



LES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS DES MILIEUX AQUATIQUES ET TERRESTRES

Behzad Mostajir, Christian Amblard, Evelyne Buffan-Dubau, Rutger De Wit, Robert Lensi, Téléspore Sime-Ngando

► To cite this version:

Behzad Mostajir, Christian Amblard, Evelyne Buffan-Dubau, Rutger De Wit, Robert Lensi, et al.. LES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS DES MILIEUX AQUATIQUES ET TERRESTRES. J.C. Bertrand et al. Presses Universitaires de Pau et des Pays de l'Adour, pp.28, 2012. <hal-00848692>

HAL Id: hal-00848692

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00848692>

Submitted on 27 Jul 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS DES MILIEUX AQUATIQUES ET TERRESTRES

BEHZAD MOSTAJIR*, CHRISTIAN AMBLARD*, EVELYNE BUFFAN-DUBAU,
RUTGER DE WIT, ROBERT LENSJ & TÉLESPHORE SIME-NGANDO

13.1. INTRODUCTION

13.1.1. LES ÉCOSYSTÈMES PÉLAGIQUES MARINS ET LACUSTRES

L'importance quantitative et fonctionnelle des micro-organismes dans les réseaux trophiques aquatiques n'a sérieusement été considérée que depuis une trentaine d'années (Pomeroy, 1974). Ceci malgré le fait que Lohmann, au début des années 1900 (cité dans Laval-Peuto *et al.*, 1986), reconnaissait déjà l'importance du microzooplancton. De la même façon, Vernadskii (1926, cité dans Pomeroy, 1991) se référait fréquemment aux micro-organismes comme une composante importante du fonctionnement général des océans, faisant référence, spécifiquement, aux protozoaires et à leurs rôles dans les flux de matière et d'énergie et dans les cycles biogéochimiques. En fait, les interactions entre les organismes étaient appréhendées de façon simpliste, avant la découverte du rôle fonctionnel des micro-organismes, notamment hétérotrophes. Ainsi, pour les milieux aquatiques, on considérait la structure du réseau trophique comme étant constituée de trois niveaux : la production de matière organique par le phytoplancton, sa consommation (broutage) par le zooplancton (métazoaire) et la prédation de celui-ci par les poissons. Dans cette chaîne trophique simple et linéaire, l'accent était mis, principalement, sur le broutage. Il avait ainsi été identifié, en milieu aquatique,

la chaîne trophique des brouteurs ("*Grazer food chain*") et la chaîne trophique basée sur les détritiques ("*Detritus food chain*") (Wetzel *et al.*, 1972).

Cette vision simplifiée du réseau trophique aquatique résultait de méthodes d'échantillonnage, de conservation et surtout d'observation, qui étaient bien adaptées aux organismes planctoniques de grande taille mais qui n'étaient pas appropriées pour les micro-organismes les plus petits. Pour des raisons pratiques, les organismes planctoniques ont été séparés en plusieurs classes de taille (Sieburth *et al.*, 1978) : femto (0,02-0,2 μm), pico (0,2-2 μm), nano (2-20 μm), micro (20-200 μm), méso (0,2-20 mm), macro (2-20 cm) et mega (20-200 cm) (**Tableau 13.1.**).

Le modèle conceptuel simple du réseau trophique a donc été progressivement modifié. Tout d'abord, les observations recueillies dans de nombreux sites océaniques et lacustres ont montré que les organismes pico- et nanoplanctoniques (<20 μm) étaient responsables de la plus grande partie de la respiration aérobie de la communauté pélagique (Pomeroy, 1974). Par la suite, l'observation et la quantification du picoplancton auto- et hétérotrophe dans les milieux aquatiques sont devenues possibles grâce à l'utilisation de la microscopie à épifluorescence (Hobbie *et al.*, 1977) et, accessoirement, de la microscopie électronique (cf. Chapitre 17.2.1). Le picoplancton phototrophe s'est

avéré d'une importance majeure, notamment dans les milieux oligotrophes où plus de 50 % de la production primaire totale est due à des organismes de taille < 3 µm (Li *et al.*, 1983). Ces découvertes concernant le rôle majeur du pico- et du nanoplancton dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques ont abouti au développement d'une nouvelle conception de l'écologie microbienne aquatique, dont un des champs d'étude est le réseau trophique microbien.

Les travaux conduits en milieu aquatique lacustre, au cours des trois dernières décennies, ont, de la même façon, permis de montrer que les flux de matière et d'énergie ne s'organisent pas seulement selon la voie trophique linéaire classique basée sur l'assimilation photosynthétique (Phytoplancton → Zooplancton → Poissons) mais empruntent aussi la voie du réseau microbien formé des micro-organismes de très petite taille (pico- et nanoplancton) (cf. Carpenter, 1988) pour former un véritable réseau trophique.

La structure du réseau microbien dépend, d'une part, du type de milieux, et, d'autre part, des forçages environnementaux qui s'exercent sur ces milieux (cf. *section 13.4*). En milieu aquatique, les domaines pélagique et benthique sont largement contrastés et ceci aussi bien dans les océans, que dans les lagunes ou dans les lacs. Les écosystèmes pélagiques sont situés entre l'atmosphère et la zone benthique. Les écosystèmes marins côtiers sont également à l'interface entre le continent et la zone hauturière océanique. De ce fait, les écosystèmes pélagiques côtiers sont des zones tampon, sur le plan vertical entre l'air et la zone benthique et/ou sur le plan horizontal, entre le continent et le large. L'écosystème pélagique est, par conséquent, très souvent sous l'influence de processus se déroulant dans les écosystèmes attenants (la lumière, la pluie, le vent, les apports du bassin versant, la remise en suspension des sédiments ou la remontée d'eau profonde, etc.).

13.1.2. LES ÉCOSYSTÈMES BENTHIQUES

Le benthos est défini comme étant l'ensemble des communautés d'organismes vivant à la surface ou au sein des sédiments des écosystèmes aquatiques. Le sédiment est un support physique constitué de deux phases, solide sous forme de particules, et liquide sous forme d'eau qui occupe les interstices entre les particules minérales et organiques (l'eau interstitielle). Il est à noter que les sols sont constitués de trois phases (solide, liquide et gaz). Les communautés microbiennes qui se développent à la surface des

macrophytes (périphyton) et des substrats durs des fonds des écosystèmes aquatiques appartiennent aussi au benthos.

Une grande partie des micro-organismes benthiques procaryotes et eucaryotes adhère aux surfaces et est vraiment sessile, tandis que l'autre partie est composée de micro-organismes mobiles qui se déplacent par glissement sur les surfaces ou par natation dans l'eau interstitielle. Les densités des micro-organismes procaryotes vivant dans les premiers mm du sédiment sont souvent 10^3 à 10^4 fois plus élevées que celle des bactéries de la colonne d'eau. Ainsi, le premier cm du sédiment sera l'équivalent d'une colonne d'eau d'une dizaine de mètres de hauteur. Le sédiment représente donc un vrai réacteur biogéochimique impliqué dans la reminéralisation de la matière organique (MO - cf. Chapitre 14.2.4). Dans les systèmes profonds (océan hauturier et grands lacs profonds), cette MO provient essentiellement de la production dans la colonne d'eau par sédimentation. Dans les écosystèmes aquatiques moins profonds, elle peut aussi être produite au niveau du benthos par des producteurs primaires comme les macrophytes (phanérogames et macroalgues), les microalgues et les cyanobactéries ou provenir du bassin versant pour les lacs et pour les systèmes côtiers. Ces systèmes benthiques dominés par des macrophytes ressemblent beaucoup aux systèmes terrestres.

Plusieurs espèces de procaryotes et de microalgues benthiques excrètent de grandes quantités de polymères extracellulaires dénommés EPS selon l'abréviation du terme anglais « *Extracellular polymeric substances* ». Ces polymères extracellulaires (EPS) jouent un rôle dans l'adhésion des micro-organismes aux surfaces, dans la mobilité des cellules par glissement et représentent également un stock important de matière organique.

Les EPS sont généralement très riches en carbone (C) et pauvres en azote (N) et phosphore (P). Ainsi, l'excrétion des EPS peut, aussi, être le résultat d'une croissance non équilibrée comme, par exemple, dans le cas des carences en N et P.

Ce stock de matière organique, sous forme de polymères, constitue une source de nourriture pour de multiples micro-organismes benthiques et les EPS représentent donc un compartiment important dans les chaînes trophiques benthiques. Les EPS sont particulièrement importantes dans les biofilms où ces polymères forment une véritable matrice organique qui englobe les micro-organismes. Un cas particulier est constitué par le biofilm photosynthétique où les

microalgues et les cyanobactéries sont les producteurs primaires.

13.1.3. LES ÉCOSYSTÈMES TERRESTRES

Comme les milieux aquatiques, les sols jouent un rôle important dans la fourniture de services et biens aux êtres humains. Situés à l'interface entre l'atmosphère, la lithosphère, l'hydrosphère et la biosphère, ces écosystèmes participent aux grands cycles nécessaires à la vie sur Terre : cycle de l'eau et des nutriments majeurs (carbone, azote, phosphore, etc.). Ils supportent la plupart des systèmes de production agricoles, sylvicoles et pastoraux et participent à la régulation du climat, au contrôle de l'érosion, à la détoxification (Lavelle *et al.*, 2006). On peut distinguer quatre niveaux d'organisation des constituants du sol (Ruellan et Dosso, 1998) :

- (i) l'agrégat (de quelques mm à quelques dm) : ensemble cohérent de particules élémentaires ;
- (ii) l'assemblage (association d'agrégats) ;
- (iii) l'horizon (de quelques cm à quelques mètres) : couches de sol reconnues homogènes sur le plan morphologique ;
- (iv) la couverture pédologique : ensemble tridimensionnel d'horizons.

Le poids des processus d'agrégation des niveaux d'organisation 1 et 2 entraîne une distribution spatiale tridimensionnelle des facteurs de l'environnement (pression partielle en oxygène, teneurs en MO, état rédox, etc.) dans les premières couches du sol alors que, dans les sédiments, la stratification verticale de ces facteurs reste prépondérante, à l'exception des sédiments soumis à des processus de bioturbation importants.

La présence d'une phase gazeuse dans le sol génère évidemment de très importantes différences d'oxygénation entre la zone inter-agrégats et l'intérieur des agrégats ainsi que des micro-gradients aérobieuse – anaérobieuse au sein même des agrégats (Sextone *et al.*, 1985, Renault et Stengel, 1994). Les modes d'agencement des différents constituants au sein et à la surface d'un agrégat de sol sont complexes. Cependant, l'importance de la spatialisation tridimensionnelle des conditions environnementales à micro- et méso-échelles, ainsi que la présence de microgradients, ne sont pas équivalentes dans tous les sols. Elles jouent un rôle décroissant entre les structures fragmentaires (présence d'agrégats visibles à l'œil nu), les structures particulières (dans lesquelles les particules élémentaires du sol restent

dissociées) et les structures continues (absence d'agrégats visibles).

Le fonctionnement biologique des sols regroupe l'ensemble des fonctions assurées par les organismes vivants qui, en interaction avec les composantes physiques et chimiques, permettent la dynamique de la matière organique, le recyclage des nutriments et la circulation de l'eau. Ces fonctions sont assurées par des organismes de taille variable comprenant les micro-organismes (archées, bactéries, eucaryotes unicellulaires hétérotrophes) et les invertébrés. De plus, des interactions fortes existent entre ces organismes, interactions dont dépend la qualité des services évoqués plus haut. En dépit de cette évidence, la notion de réseau trophique a beaucoup moins imprégné les études sur les sols que les études sur les milieux aquatiques. L'une des causes les plus importantes réside dans le fait que la production primaire des écosystèmes terrestres n'est pas (ou pratiquement pas) assurée par des micro-organismes mais par les végétaux supérieurs. Le fonctionnement de la composante biotique souterraine est sous la dépendance de la végétation non seulement parce que les plantes fournissent la quasi-totalité de l'énergie du système mais aussi parce que, *via* leur système racinaire, elles exercent un contrôle important (1) sur les interactions bio-physico-chimiques dans les sols et (2) sur la structuration des sols, et peuvent, à ce titre, être considérées comme d'importants **ingénieurs du sol**.

Une autre cause réside dans le fait que le sol est un milieu triphasique (eau, solide, gaz). Contrairement au milieu aquatique, l'équilibre de ces trois phases est susceptible de changer rapidement en fonction des conditions climatiques, ce qui suppose une forte adaptabilité des acteurs biologiques du sol. A titre d'exemple, comme nous le développerons ultérieurement, la présence d'un film d'eau est indispensable à l'activité (notamment prédatrice) des protozoaires. Ces derniers s'enkystent et deviennent inactifs dès que la teneur en eau s'abaisse en dessous d'un seuil critique (Bardgett, 2005). Enfin, la majorité des micro-organismes du sol, comme dans d'autres écosystèmes, n'est pas cultivable en utilisant les techniques classiques de culture et donc difficile à étudier. Certes, le développement récent de techniques moléculaires (indépendantes de la mise en culture) permet d'explorer la diversité réelle des organismes de l'environnement (voir Bardgett *et al.*, 2005 – cf. Chapitre 17.6), mais l'extraction des organismes ou de l'ADN de la matrice sol reste un verrou technique difficile à lever.

13.2. LES ACTEURS DES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS

13.2.1. LES MICRO-ORGANISMES DES MILIEUX PÉLAGIQUES MARINS ET LACUSTRES

Au cours de ces dernières années, les progrès réalisés au niveau des techniques d'identification, de dénombrement et de mesure d'activité métabolique, notamment en microscopie à épifluorescence et en biologie moléculaire, ont permis d'entrevoir l'extraordinaire diversité des micro-organismes, l'étendue de leurs conditions de vie et leurs abondances jusqu'alors largement sous-estimées, notamment dans les milieux aquatiques. De plus, l'amélioration sensible des différentes méthodes de chromatographie a permis de décrire la composition biochimique des communautés et d'aborder les transferts de matière au sein des réseaux trophiques sous un angle qualitatif.

Dans les écosystèmes pélagiques marins et lacustres, le mode de vie planctonique (flottant) est le mieux adapté. Les micro-organismes planctoniques procaryotes ou eucaryotes peuvent être hétérotrophes, **mixotrophes*** ou autotrophes. Ces micro-organismes assurent la quasi-totalité de la production de biomasse et une grande partie des fonctions de l'écosystème pélagique. Plus généralement, les systèmes pélagiques marins et d'eau douce sont les seuls écosystèmes dont la biomasse est essentiellement microbienne. La différenciation en classes de taille des micro-organismes, comme mentionnée en introduction, est un moyen pratique pour les étudier et est également liée au rôle fonctionnel joué par ces micro-organismes dans les milieux pélagiques. Les acteurs majeurs des réseaux trophiques microbiens pélagiques (**Tableau 13.1.**) sont présentés selon la classification de Sieburth *et al.*, (1978) : femtoplancton (0,02-0,2 μm), picoplancton (0,2-2 μm), nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm), et mesoplancton (0,2-20 mm).

Les principales méthodes de dénombrement et d'estimation de biomasse des micro-organismes pélagiques sont la cytométrie en flux et la microscopie à épifluorescence pour le pico- et le nanoplancton, la microscopie optique inversée pour le microplancton. La chromatographie liquide (HPLC : High performance Liquid Chromatography) est également utilisée pour estimer la biomasse du phytoplancton à partir de la quantification des pigments.

CATÉGORIE	CLASSES DE TAILLE	VIRUS ET MICRO-ORGANISMES
Femtoplancton	0,02-0,2 μm	Virus (la plupart), archaées et bactéries de petite taille
Picoplancton	0,2-2 μm	Virus de grande taille, archées et bactéries (la plupart), cyanobactéries, eucaryotes de petite taille auto- et hétérotrophes
Nanoplancton	2-20 μm	Flagellés hétérotrophes, autotrophes et mixotrophes, ciliés de petite taille, amibes nues de petite taille, zoospores et filaments de fungi
Microplancton	20-200 μm	Ciliés (la plupart), amibes (la plupart), autres Sarcodines (Foraminifères, héliozoaires), dinoflagellés, eucaryotes unicellulaires pigmentés (Desmidiées, Diatomées, etc.)
Mesoplancton	0,2-20 mm	Cyanobactéries filamenteuses

Tableau 13.1. Classification selon le critère de taille des virus et micro-organismes planctoniques.

Le femtoplancton

En plus des archées et des bactéries de très petite taille, le femtoplancton est essentiellement composé du virioplancton ou des particules de type viral (VPL, *Virus-Like Particles*), particules omniprésentes en milieu aquatique avec des concentrations de l'ordre de 10^4 à 10^8 ml⁻¹, ce qui en fait les entités biologiques les plus abondantes des milieux aquatiques (Sime-Ngando, 1997, Sime-Ngando *et al.*, 2003, *cf. section 13.4.1*).

Le picoplancton

Le picoplancton est composé d'organismes procaryotes et eucaryotes : des archées, des bactéries hétérotrophes, du picophytoplancton (cyanobactéries et cellules eucaryotes autotrophes) et des picoflagellés hétérotrophes. Plus précisément, le bactérioplancton des milieux aquatiques est représenté par deux grands domaines : les *Archaea* (ex archeabacteria) et les *Bacteria* (ex eubacteria). Les *Archaea* ne sont pas confinées aux milieux dits « extrêmes » et elles peuvent représenter jusqu'à 30 % des procaryotes dénombrés dans les zones euphotiques oxygénées des écosystèmes lacustres (Jardillier *et al.*, 2005) et marins (Delong, 1992).

La densité des bactéries hétérotrophes des milieux aquatiques pélagiques marins et lacustres varie de 10^5 ml^{-1} dans les eaux très oligotrophes (pauvre en éléments nutritifs) à 10^7 ml^{-1} dans les milieux les plus eutrophes (riche en éléments nutritifs). Généralement, on observe une faible variabilité saisonnière de la densité des bactéries hétérotrophes avec, cependant, une biomasse sensiblement plus élevée lors du développement printanier du phytoplancton.

L'abondance des cyanobactéries dans les milieux marins côtiers est très variable mais est, généralement, d'environ 10^4 ml^{-1} ($7-13 \times 10^4$ ml^{-1} en Méditerranée Nord-Ouest) et peut atteindre 17×10^4 ml^{-1} dans les lagunes méditerranéennes). L'abondance du picoplancton eucaryote, comme *Ostreococcus tauri*, est de l'ordre de 10^3 ml^{-1} , notamment dans les milieux marins côtiers (lagunaires).

Dans les milieux lacustres, l'abondance du picoplancton autotrophe (picocyanobactéries et picoplancton autotrophe eucaryote) fluctue entre 10^3 ml^{-1} dans les lacs oligotrophes à 10^6 ml^{-1} dans les eaux eutrophes. Cependant, en raison d'un biovolume cellulaire moyen plus élevé que celui des bactéries hétérotrophes, le picoplancton autotrophe constitue une part importante (20 à 50 %) de la biomasse picoplanctonique. Alors que les picocyanobactéries se développent préférentiellement en période estivale, en relation avec l'élévation de température, la densité du picoplancton autotrophe eucaryote est généralement maximale en période printanière, en lien avec les faibles éclaircissements auxquels cette communauté est particulièrement bien adaptée d'un point de vue pigmentaire.

Les picoflagellés hétérotrophes sont, avec les flagellés nanoplanctoniques, les principaux prédateurs du picoplancton dans les milieux marins et lacustres où leur abondance est d'environ 1 000 cellules ml^{-1} .

Le nanoplancton

Le nanoplancton est constitué de cellules phytoplanctoniques et de protozooplancton (**Planche 13-1**). Le nanophytoplancton représente, avec le picophytoplancton, un maillon important des réseaux trophiques microbiens marins et lacustres. L'abondance du nanophytoplancton est, généralement, inférieure d'un ordre de grandeur à celle du picophytoplancton.

La principale composante hétérotrophe du nanoplancton est le protozooplancton constitué essentiellement de flagellés et de ciliés et, accessoirement, d'amibes. Les nanoflagellés hétérotrophes forment une communauté abondante et

ubiquiste des milieux marins et lacustres. Ils sont considérés comme les principaux prédateurs des cellules picoplanctoniques et constituent, ainsi, un élément clé du réseau trophique microbien. C'est un groupe particulièrement hétérogène à la fois sur un plan morphologique et sur un plan physiologique. Ils sont caractérisés par la présence d'un ou de plusieurs flagelles qui jouent un rôle dans le déplacement des cellules et la capture de nourriture. Les protistes flagellés peuvent être autotrophes, mixotrophes ou hétérotrophes. Les nanoflagellés hétérotrophes se nourrissent par **phagotrophie*** ou par **osmotrophie***. Leur densité en milieu marin est inférieure à 1000 cellules ml^{-1} . Ils sont plus abondants dans les milieux lacustres eutrophes (10^5 ml^{-1}) que dans les eaux oligotrophes (10^2 ml^{-1}) avec une taille qui varie, généralement, entre 2 et 30 μm , mais dans les lacs des zones tempérées la plupart des espèces ont une taille inférieure à 5 μm .

Le protozooplancton cilié a longtemps été ignoré dans les milieux pélagiques en raison de son extrême sensibilité aux méthodes de prélèvement et de fixation généralement employées. Grâce à l'amélioration de ces méthodes, plus de 7000 espèces de ciliés, libres ou parasites, ont été décrites dans les écosystèmes aquatiques. Il s'agit d'un groupe caractérisé par la présence d'un cortex cilié qui peut se présenter sous forme de simple cils ou de structures ciliées beaucoup plus complexes. La plupart des ciliés présentent également un dimorphisme nucléaire puisqu'ils possèdent un macronoyau et, généralement, plusieurs micronoyaux.

Certains groupes de ciliés, tels que les Oligotriches, les Scuticociliés et les Haptoridés sont particulièrement bien représentés dans les lacs. Leur taille varie de 5-10 μm à plus de 200 μm . Leurs modes de nutrition sont très variés ; les ciliés pouvant être mixotrophes, bactérivores, algivores, détritivores ou bien encore omnivores.

Leur abondance dans les milieux marins et lacustres est, en moyenne, de 1 cellule ml^{-1} . La température, l'énergie lumineuse disponible et les ressources nutritives induisent une répartition verticale hétérogène des ciliés dans la colonne d'eau. Leur abondance varie également selon le niveau trophique des milieux aquatiques.

Le micro- et le mésoplancton

Le micro-phytoplancton contribue de façon significative à la production primaire dans les milieux pélagiques. Généralement, on estime sa biomasse par des dénombrements cellulaires en microscopie

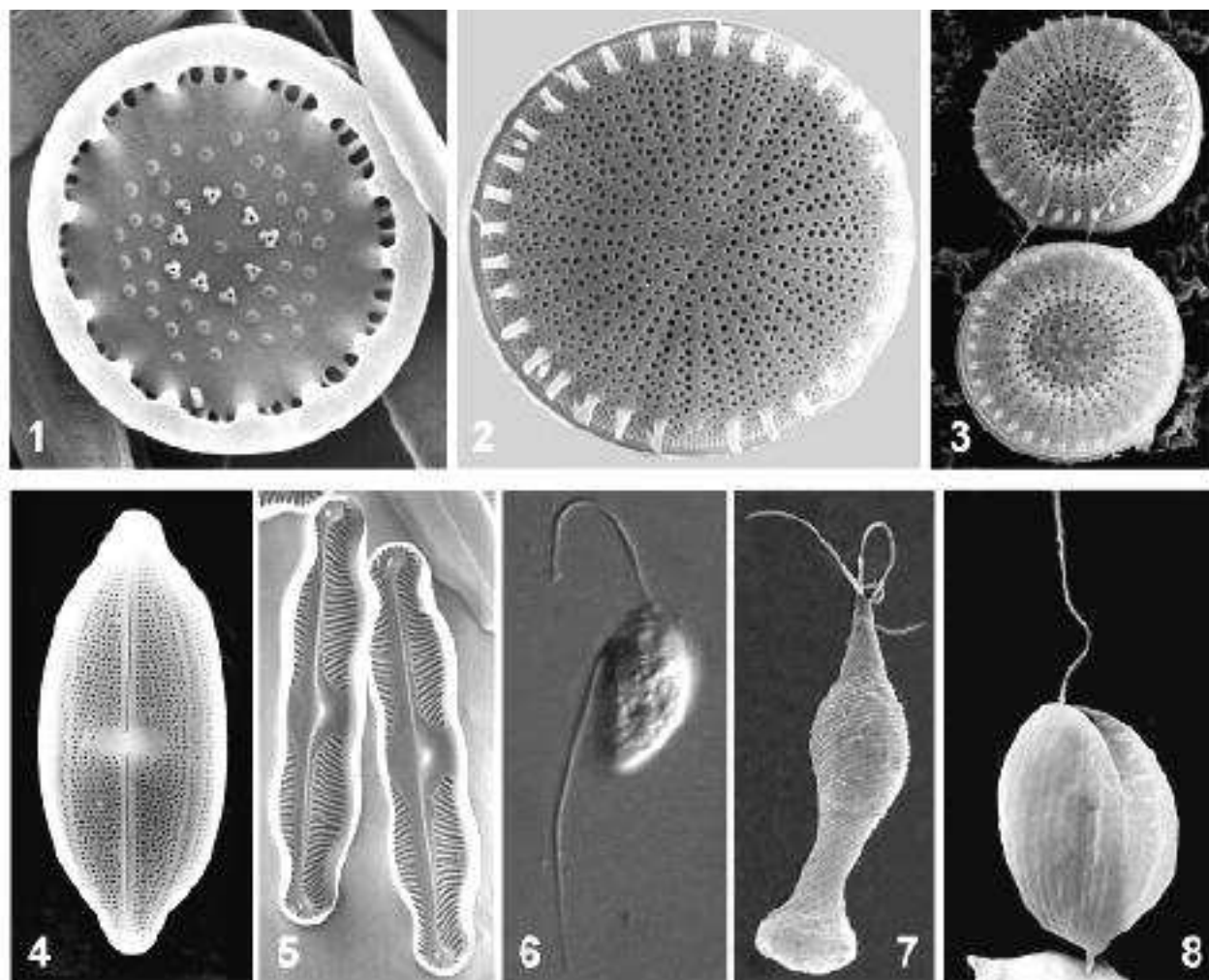


Planche 13-1 : Quelques exemples de micro-organismes eucaryotes nano- et microplanctoniques des milieux aquatiques d'eau douce. 1 : *Cyclotella comta* (taille comprise entre 8 et 40 μm), 2 : *Stephanodiscus astrea* (10 à 50 μm), 3 : *Cyclostephanos dubius* (7 à 20 μm), 4 : *Neidium* sp. (30 à 45 μm), 5 : *Pinnularia mesolepta* (30 à 60 μm), 6 : *Bodo caudatus* (10 à 20 μm), 7 : *Distigma proteus* (40 à 80 μm), 8 : *Phacus* sp. (45 à 90 μm).

inversée ou par la mesure de la chlorophylle (Chl), ou d'autres biomarqueurs pigmentaires, en HPLC (cf. Chapitre 17). Il est très difficile d'établir une valeur moyenne pour la biomasse phytoplanctonique dans les milieux marins, alors que les concentrations en chlorophylle *a* fluctuent entre 0,1 et 70 $\mu\text{g Chl a ml}^{-1}$ dans les lagunes côtières. La biomasse phytoplanctonique les milieux lacustres varie de $<1 \text{ mg m}^{-3}$ à $>25 \text{ mg m}^{-3}$, selon les niveaux trophiques.

Les champignons microscopiques (oobiontes et fungi)

Des travaux de clonage et de séquençage de l'ADN ribosomal 18S contenu dans la fraction particulière de taille 0,6-5 μm du plancton lacustre

(Lefèvre *et al.*, 2007) ont permis la mise en évidence de séquences caractéristiques de groupes de micro-organismes eucaryotes connus comme parasites ou saprotrophes obligatoires. Il s'agit, pour la plupart, de stades flagellés (zoospores) assurant la dissémination de ces organismes, qui ont, sans aucun doute, été confondus dans les études antérieures avec des protistes nanoflagellés, essentiellement considérés comme les principaux bactérivores des réseaux trophiques lacustres (Lefèvre *et al.*, 2007). Ces micro-organismes appartiennent généralement à l'Ordre des *Chytridiales*, champignons microscopiques parasites obligatoires du phytoplancton, notamment des diatomées (Kagami *et al.*, 2007). On observe aussi, parmi ces organismes, les genres *Perkinsus*, *Amoebophrys* et *Colpodella* appartenant au phylum

des Alvéolobiontes, qui sont parasites de protistes et d'autres organismes aquatiques. Dans le lac Pavin (Auvergne - France), ces micro-organismes parasites ou saprotrophes peuvent représenter plus de 40 % de la diversité génétique totale des organismes flagellés hétérotrophes de petite taille, considérés auparavant comme bactérivores dans leur totalité. L'élaboration d'outils, notamment moléculaires, favorisant l'obtention de données quantitatives et fonctionnelles, devrait permettre de préciser le rôle de ces organismes parasites ou saprotrophes obligatoires dans le fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques. D'ores et déjà, ces travaux permettent de proposer une nouvelle vision du fonctionnement des réseaux trophiques microbiens, notamment lacustres, qui prend en compte des voies de cheminement de la matière et de l'énergie généralement négligées (parasitisme, saprotrophie).

13.2.2. LES MICRO-ORGANISMES DES MILIEUX BENTHIQUES MARINS ET LACUSTRES

Les microphages benthiques regroupent des organismes unicellulaires et des métazoaires. Les eucaryotes unicellulaires hétérotrophes constituent des consommateurs potentiels importants de micro-algues benthiques et de bactéries. Les ciliés sont très souvent observés dans les sédiments marins et lacustres et au sein des biofilms où leur densité peut varier entre 87 et 1 600 ind. cm². D'autres groupes comme les amibes et les foraminifères sont également présents.

Parmi les métazoaires, la méiofaune comprend une part importante des invertébrés benthiques microphages. Les organismes méiobenthiques (passant à travers une maille de 1 mm et retenus par une maille de 63 µm) sont diversifiés et abondants dans les sédiments superficiels (10⁶ ind.m² en moyenne). La microdistribution spatiale agrégative de la méiofaune est associée à celle du microphytobenthos dans les sédiments superficiels côtiers. Ces invertébrés sont particulièrement abondants au sein des agrégats microbiens phototrophes qui leur procurent, à la fois, refuge et nourriture (Mathieu *et al.*, 2007). La méiofaune est généralement dominée, en termes d'abondance et de biomasse, par les nématodes libres, les copépodes Harpacticoïdes et les rotifères.

Les macro-invertébrés benthiques (de taille supérieure à celle de la méiofaune) microphages sont principalement représentés par des gastéropodes et par des larves d'insectes (e.g. Chironomidae, Ephemeroptera, Trichoptères).

Dans les sédiments, les techniques d'extraction sont très ciblées pour récolter certains groupes de micro-organismes. Cependant, aucune de ces techniques ne permet d'obtenir l'ensemble des micro-organismes benthiques remis en suspension et de les séparer entièrement des particules sédimentaires et détritiques. Les techniques d'extraction ont donc un recouvrement variable selon les groupes étudiés et, par conséquent, les échantillons de micro-organismes benthiques obtenus après remise en suspension ne sont pas totalement représentatifs de la composition de la communauté benthique.

Par ailleurs, et contrairement au milieu pélagique, le classement selon la taille est rarement utilisé pour les micro-organismes benthiques. Ces derniers sont classés à l'aide de critères morphologiques, fonctionnels ou phylogénétiques évalués, respectivement, par des techniques de microscopie, de biogéochimie, ou d'empreintes génétiques.

Les microalgues et les cyanobactéries

Parmi les micro-organismes, les producteurs primaires sont représentés par les microalgues (eucaryotes) et les cyanobactéries (procaryotes, Bacteria). Ce sont des photoautotrophes qui réalisent une photosynthèse oxygénique. Ce compartiment peut être étudié à l'aide de l'observation microscopique, car les formes morphologiques sont très caractéristiques, mais aussi à l'aide de l'analyse des pigments photosynthétiques par HPLC. La production d'oxygène peut être quantifiée à l'aide de micro-electrodes d'oxygène et la fixation de CO₂ en utilisant les traceurs isotopiques ¹⁴C ou ¹³C (cf. Chapitre 17). Cependant, ce ne sont pas les seuls autotrophes au sein des sédiments. Les formes filamenteuses multicellulaires des cyanobactéries sont très communes dans les systèmes benthiques.

Parmi les microalgues, les diatomées et, plus particulièrement, les formes pennées avec un raphé, sont communes à la surface des sédiments et au sein des biofilms. Les diatomées pennées et la plupart des cyanobactéries filamenteuses sont capables de migrer au sein de la communauté benthique par glissement. Ces organismes produisent également de grandes quantités de polymères extracellulaires (EPS). Ces EPS peuvent apparaître sous différentes formes :

- (i) des structures avec des morphologies caractéristiques comme les gaines ;
- (ii) des masses muqueuses structurées entourant les cellules ;
- (iii) des masses muqueuses dispersées dans l'environnement.

Hormis les diatomées, d'autres groupes d'algues sont régulièrement observés dans les biofilms et à la surface des sédiments, comme les *Chlorophyceae*.

Les bactéries phototrophes anoxygéniques

Un autre groupe de micro-organismes phototrophes des milieux benthiques est représenté par les bactéries phototrophes anoxygéniques. En raison de pigments très caractéristiques (bactériochlorophylles et caroténoïdes spécifiques), leur présence peut être révélée à l'aide d'une analyse pigmentaire par HPLC, si elles y sont suffisamment abondantes. À la place de l'eau, elles utilisent un autre donneur d'électrons, comme H_2S , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ou des composés organiques et leur source de carbone cellulaire est le CO_2 ou des composés organiques dissous. Bien qu'elles convertissent l'énergie lumineuse en biomasse, à la différence des « vrais » producteurs primaires, elles dépendent d'un substrat riche en énergie comme donneur d'électrons et peuvent être considérées comme des producteurs « para-primaires ». Ainsi, l'énergie pour la fixation du CO_2 est partiellement fournie, d'une part, par le donneur d'électrons et, d'autre part, par l'énergie lumineuse.

Plusieurs espèces ont une morphologie caractéristique qui est directement visible à l'aide de la microscopie optique comme, par exemple, les espèces de Chromatiaceae (présence de soufre intracellulaire) et les bactéries vertes filamenteuses (qui peuvent cependant être facilement confondues avec des espèces de cyanobactéries organisées en filaments étroits). En revanche, la morphologie d'autres bactéries phototrophes anoxygéniques (*Chlorobiaceae*, bactéries pourpres non sulfureuses, *Ectothiorhodospiraceae*) se confond facilement avec celle des bactéries hétérotrophes chimiolithoautotrophes.

Les bactéries chimiolithotrophes

Les bactéries chimiolithotrophes comprennent différents groupes fonctionnels qui fixent le CO_2 et diffèrent selon leur donneur d'électrons (H_2 , H_2S , autres composés soufrés réduits, NH_4^+ , NO_2). Seul un nombre très restreint de bactéries sulfo-oxydantes possède une morphologie suffisamment caractéristique pour être reconnue à l'aide de la microscopie optique (par exemple les genres *Beggiatoa* et *Thioploca*). Au sein de ce groupe fonctionnel on trouve, dans certains sédiments, des représentants de Bacteria « géantes », visibles à l'œil nu, comme des espèces de *Beggiatoa*, *Thioploca* et *Thiomargarita* (Schulz et Jørgensen, 2001, cf. Chapitre 5).

Les bactéries hétérotrophes et les archées

Les bactéries chimio-organohétérotrophes (par la suite elles seront simplement qualifiées d'hétérotrophes) utilisent des composés organiques à la fois comme donneur d'électrons et comme source de carbone. Elles comprennent un grand nombre de groupes fonctionnels qui peuvent être définis, notamment, selon leur accepteur d'électrons utilisé pour la génération d'énergie (O_2 , NO_3^- , composés organiques, métaux oxydés (Mn^{4+} , Fe^{3+}), SO_4^{2-} et CO_2 - cf. Chapitre 3). En général, la seule observation microscopique de ces procaryotes ne permet pas de déterminer leur statut fonctionnel.

Au sein des sédiments, le dénombrement des bactéries peut être problématique à cause de la présence de grandes quantités de matière détritique. Cependant, leur quantification a beaucoup progressé depuis l'introduction des fluorochromes (DAPI) et l'utilisation de la microscopie à épifluorescence (cf. Chapitre 17). Le nombre total de bactéries au sein d'un sédiment varie, à la surface, entre 10^8 et 10^{10} cellules cm^{-3} . Des bactéries persistent à 500 m de profondeur dans les sédiments océaniques, des valeurs allant jusqu'à $10^5 - 10^6$ cellules cm^{-3} ont, ainsi, été rapportées. Ces techniques d'épifluorescence, avec utilisation de fluorochromes, montrent également qu'un grand nombre de particules, avec des densités de l'ordre de 10^{11} cm^{-3} , ressemblent à des virus dans les sédiments. Cependant, dans le même temps, le nombre de bactéries infectées par des virus paraît très faible et le rôle de ces derniers au sein des sédiments reste encore énigmatique (Filippini *et al.*, 2006).

Comme dans la plupart des écosystèmes, le concept de groupe fonctionnel est particulièrement pertinent pour l'analyse des activités biogéochimiques des communautés benthiques, mais son application peut devenir problématique car il n'y a pas toujours une correspondance entre les grands groupes phylogénétiques, issus de l'analyse microscopique et de l'analyse des empreintes génétiques selon le gène codant pour le 16S rRNA, et leurs activités biogéochimiques. Cependant, l'analyse des gènes fonctionnels est une méthode de choix pour établir le lien entre phylogénie et activité biogéochimique.

L'application du concept de groupe fonctionnel, basé sur les critères biogéochimiques, peut même être problématique au niveau trophique, car les prédateurs sélectionnent leurs proies plutôt selon leur taille ou leurs microhabitats que sur leurs différentes fonctionnalités. Le concept fonctionnel a également

ex : nématodes), la mésofaune (>0,1 mm et <2 mm ; ex : micro-arthropodes et enchitreïdes) et la macrofaune (>2 mm ; ex : vers de terre, termites et diplopodes). Les micro-organismes constituent le régime alimentaire privilégié de nombreux organismes de la microfaune (de Ruiters *et al.*, 1995).

Toutefois, certains auteurs considèrent que nombre d'organismes du sol ont un régime omnivore et/ou sont capables de se nourrir à partir de différents niveaux trophiques.

Les modèles concernant les flux de carbone, d'énergie ou de nutriments, à travers le réseau trophique du sol, étant dominés par les liens trophiques entre les bactéries, les champignons, les protozoaires et les nématodes (de Ruiters *et al.*, 1997), notre analyse se limitera à ces organismes dans la suite de ce paragraphe. Ils peuvent être classés en consommateurs primaires et secondaires.

Les consommateurs primaires

Les consommateurs primaires jouent un rôle essentiel dans la dégradation des substances organiques complexes. Le rôle premier des champignons (Oobiontes et fungi) est la décomposition de la matière organique, *via* leur capacité à produire une large gamme d'enzymes extracellulaires. Dans un écosystème donné, la biomasse fongique peut largement dépasser celle des autres composantes biotiques (procaryotes, végétaux, animaux). A titre d'exemple, dans un système prairial, les hyphes de champignons peuvent atteindre une biomasse de 250 kg ha⁻¹ de matière sèche dans la couche superficielle du sol (5 cm). Cette biomasse fongique peut être 10 fois plus importante dans des sols forestiers acides. Outre leur rôle dans la décomposition de la MO, les champignons peuvent être pathogènes des plantes, favoriser la structuration du sol et constituer une ressource abondante pour la faune consommatrice de micro-organismes. Il est également important de citer ici les champignons mycorrhiziens capables d'association mutualiste avec les racines des végétaux : le champignon facilite l'accès par la plante à des éléments souvent limitants (N et P) et, en retour, la plante apporte au champignon des composés carbonés exsudés par les racines, ainsi qu'un espace de moindre compétition (cf. Chapitre 11).

La très grande abondance des bactéries dans le sol est connue depuis longtemps. Plus récemment, les méthodes moléculaires nous ont permis d'appréhender l'immense, et inattendue, diversité du monde bactérien tellurique (**Tableau 13.2**). Afin de mieux quantifier cette considérable diversité, elle peut

Habitat	Abondance (cellules cm ⁻³)	Diversité (équivalent génome)
Sols forestiers	4,8 x 10 ⁹	6000
Sols prairiaux	1,8 x 10 ⁷	3500-8800
Sols cultivés	2,1 x 10 ¹⁰	140-350

Tableau 13.2. Abondance et diversité des procaryotes dans différents sols (d'après Torsvik *et al.*, 2002).

être exprimée sur la base de l'analyse de l'ADN présent dans le sol. C'est ainsi que Torsvik *et al.*, (2002) ont estimé que 5 cc³ de sol peuvent contenir jusqu'à 10 000 types de procaryotes génétiquement distincts. Selon Curtis *et al.*, (2002), il y aurait de l'ordre de 4 x 10⁶ taxons procaryotes dans le sol. À l'instar des champignons, les bactéries jouent un rôle important dans la dégradation de la matière organique. À l'image de leur diversité taxonomique, leur diversité métabolique est considérable (cf. Chapitre 6).

Les consommateurs secondaires

Parmi les consommateurs secondaires, les groupes les plus abondants dans le sol sont les protozoaires et les nématodes.

Organismes unicellulaires, les protozoaires comprennent trois groupes principaux : les amibes, les flagellés et les ciliés. Dans les sols, la présence d'un film d'eau est nécessaire pour assurer leur locomotion et, par conséquent, conditionne leur aptitude à se nourrir. Leur activité est donc limitée à la porosité occupée par l'eau (*water-filled pore space*). En absence d'une teneur en eau suffisante, ils arrêtent leur activité, mais sont aptes à former des structures de résistance, les cystes. Leur nombre varie fortement en fonction du type du sol et des contextes climatiques. On trouve néanmoins communément des abondances de 10⁴ à 10⁶ g⁻¹ de sol dans la couche superficielle du sol, mais leur densité ne dépasse pas 100 cellules par gramme de sol dans les horizons plus profonds où la teneur en matière organique et le nombre de proies deviennent fortement limitants. Ils présentent également une grande diversité : on estime que plus de 1000 espèces de ciliés existent sur la planète au niveau des sols (Foissner, 1997a) et environ 150 ont été recensées dans un seul et même site (Foissner, 1997b). La plupart des protozoaires sont bactérivores mais il existe également des consommateurs de champignons et des saprophytes. Lorsque les conditions deviennent favorables aux

Réseaux trophiques	Taille des organismes dominants	Statut trophique du milieu	Type de production primaire	Sels nutritifs dominants	Productivité du système	Exportation ou sédimentation
Herbivore	< 200 µm	Eutrophe	Nouvelle	NO ₃ ⁻	Forte	Forte
Microbien	< 20 µm	Oligotrophe	Régénérée	NH ₄ ⁺	Faible	Faible

Tableau 13.3. Caractéristiques générales des deux types de réseaux trophiques en milieu marin.

protozoaires, la prédation qu'ils exercent sur les procaryotes se traduit par une diminution de leur nombre mais, généralement, par une augmentation concomitante de la minéralisation.

Les nématodes sont les organismes pluricellulaires les plus abondants et les plus divers dans le sol. Ils peuvent atteindre des densités de 10⁷ m⁻² (Yeates *et al.*, 1997). Une étude portant sur un sol de forêt au Cameroun a révélé la présence de plus de 400 espèces. Les nématodes sont également capables de coloniser des milieux à priori hostiles. À titre d'exemple, 27 espèces ont été trouvées dans un site de dunes sableuses dépourvu de végétation en Ecosse. Comme pour les protozoaires, la présence de films d'eau est indispensable à l'activité (de nutrition et de reproduction, notamment) des nématodes qui possèdent également l'aptitude à résister à des conditions défavorables en réduisant fortement leur métabolisme. On peut les classer en fonction de leur mode de nutrition sur la base de la morphologie des pièces buccales. Les espèces les plus fréquemment retrouvées consomment des plantes, des bactéries, des champignons ou d'autres nématodes et certaines sont omnivores.

13.3. LE FONCTIONNEMENT DES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS

13.3.1. LE FONCTIONNEMENT DES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS EN MILIEUX PÉLAGIQUES MARINS

Dans les écosystèmes pélagiques marins, deux types de réseau trophique peuvent être distingués : le réseau trophique herbivore ou classique (Cushing, 1989) et le réseau trophique microbien (Azam *et al.*, 1983).

Le réseau trophique herbivore

Le réseau trophique herbivore (**Tableau 13.3.**) est dominé par les communautés micro-phytoplanctoniques (notamment les diatomées) qui assurent l'essentiel de la productivité dans certaines régions et à certaines périodes (résurgences, floraisons printanières, etc.). Ces communautés phytoplanctoniques assimilent préférentiellement les nitrates (provenant des rivières, de la pluie ou de remontées d'eaux profondes riches en nitrates) et sont donc impliquées dans la production dite « nouvelle ». Le réseau trophique classique, par sa productivité importante, alimente le métazooplancton de grande taille et, par la suite, les poissons. Le taux de sédimentation du micro-phytoplancton et des produits associés (pelotes fécales produites par les herbivores) étant élevé, ce type de réseau est responsable d'une forte exportation de la matière organique en dehors de la couche euphotique.

Le réseau trophique microbien

Le réseau trophique microbien, qui inclut des micro-organismes auto- et hétérotrophes, est dominé par les communautés pico- et nano-planctoniques (cyanobactéries, bactéries hétérotrophes et flagellés) et est caractéristique des zones oligotrophes (**Tableau 13.3.**). La production primaire est plutôt soutenue par des formes d'azote régénéré (NH₄⁺) et, de ce fait, considérée comme production « régénérée ». Le concept classique, qui a été développé en océanographie hauturière, selon lequel la production primaire « nouvelle » est basée sur l'utilisation de NO₃⁻ et la production primaire « régénérée » est basée sur l'utilisation de NH₄⁺, ne s'applique pas forcément dans les environnements peu profonds comme certaines zones côtières et lagunaires ou la plupart des lacs. Ceci est lié au fait qu'une grande partie de NH₄⁺ n'est pas directement associée à la reminéralisation de l'azote organique

bactérienne. Dans le réseau trophique microbien, les bactéries hétérotrophes peuvent être en compétition avec le phytoplancton selon la concentration de la matière inorganique dissoute (MID), notamment de l'azote inorganique dissous (AID) (Fouilland *et al.*, 2007). Lorsque la concentration en AID est faible, les bactéries hétérotrophes sont en compétition favorable avec le phytoplancton pour l'ammonium. Ceci conduit le système vers la prédominance de la boucle microbienne. La boucle microbienne est définie à l'intérieur du réseau trophique microbien comme étant la communauté des organismes hétérotrophes : archées, bactéries, flagellés et ciliés (Azam *et al.*, 1983). La prédation des procaryotes par les flagellés hétérotrophes et par les ciliés, ainsi que celle des flagellés par les ciliés, produit de la matière organique et permet le recyclage de différents éléments nutritifs (ammonium, phosphore, etc.) qui sont mobilisés pour la croissance bactérienne.

Le réseau trophique multivore

Il existe toutefois un réseau trophique intermédiaire entre les réseaux trophiques herbivore et microbien, à savoir le réseau trophique "multivore" (Legendre et Rassoulzadegan, 1995). Dans le réseau trophique multivore, le broutage par le métazooplancton (e.g. copépodes) et le broutage par le protozooplancton (e.g. flagellés et ciliés) ont, tous les deux, un rôle significatif.

Les voies trophiques et le transfert de matière du système microbien vers les macro-organismes

Les flux de matière résultant des activités de micro-organismes autotrophes et hétérotrophes de différents réseaux trophiques sont acheminés vers les niveaux trophiques supérieurs par deux voies trophiques distinctes (**Figure 13-2**).

La voie autotrophe est basée sur l'activité des micro-organismes phototrophes des réseaux trophiques herbivore et multivore, alors que la voie hétérotrophe repose sur l'activité des micro-organismes hétérotrophes de la boucle microbienne et du réseau trophique microbien, notamment des ciliés et flagellés. Le protozooplancton constitue donc un maillon clé du fonctionnement des réseaux trophiques en transférant la matière et l'énergie des niveaux trophiques inférieurs (picoplancton : bactéries hétérotrophes, cyanobactéries et des picoalgues eucaryotes) vers le métazooplancton, les coraux, les huîtres et les larves de poissons. Dans les écosystèmes pélagiques marins, l'importance relative du flux d'éléments (e.g. carbone) acheminés par la voie hétérotrophe est, en général, inférieure à celle

des éléments transférés par la voie autotrophe. Il est évident qu'une partie de la matière et de l'énergie, nécessaire aux activités métaboliques des micro-organismes, est assurée par le flux de retour de matières issues des activités des organismes des niveaux trophiques supérieurs, telles que les pelotes fécales.

13.3.2. LE FONCTIONNEMENT DES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS EN MILIEUX PÉLAGIQUES LACUSTRES

Les travaux conduits dans des écosystèmes lacustres, au cours des trois dernières décennies, ont permis, également, de montrer que les flux de matière et d'énergie ne s'organisent pas seulement selon la voie trophique linéaire classique basée sur l'assimilation photosynthétique (Phytoplancton → Zooplancton → Poissons) mais empruntent aussi la voie de la boucle microbienne, formée des organismes hétérotrophes de petite taille (pico- et nanoplancton), pour constituer un véritable réseau trophique (**Figure 13-3**, Amblard *et al.*, 1998).

Le transfert de matière et d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs

Il est communément admis qu'une part très significative de la production primaire phytoplanctonique (10 à 50 %) n'est pas consommée directement par le zooplancton métazoaire mais est excrétée dans le milieu puis transite par la voie de la boucle microbienne.

Le carbone organique dissous (COD) excrété par le phytoplancton, généralement de faible poids moléculaire, est utilisé rapidement par les bactéries hétérotrophes qui participent aux transferts de matière et d'énergie dans les écosystèmes aquatiques par leurs activités de minéralisation et de production de biomasse. Les protistes flagellés hétérotrophes sont considérés comme les principaux prédateurs des cellules picoplanctoniques en général, et bactériennes en particulier.

Les flagellés **mixotrophes***, les ciliés, les cladocères et, à un degré moindre, les rotifères participent également à la prédation sur les communautés picoplanctoniques. Les travaux expérimentaux conduits en conditions contrôlées ont permis d'observer que le macrozooplancton, à l'exception notoire des cladocères, n'est pas capable de consommer avec efficacité les cellules picoplanctoniques en raison de leur petite taille et de leur densité relativement faible. Cette activité de prédation, qui peut être sélective en fonction de la taille, de la mobilité ou de l'activité métabolique des cellules,

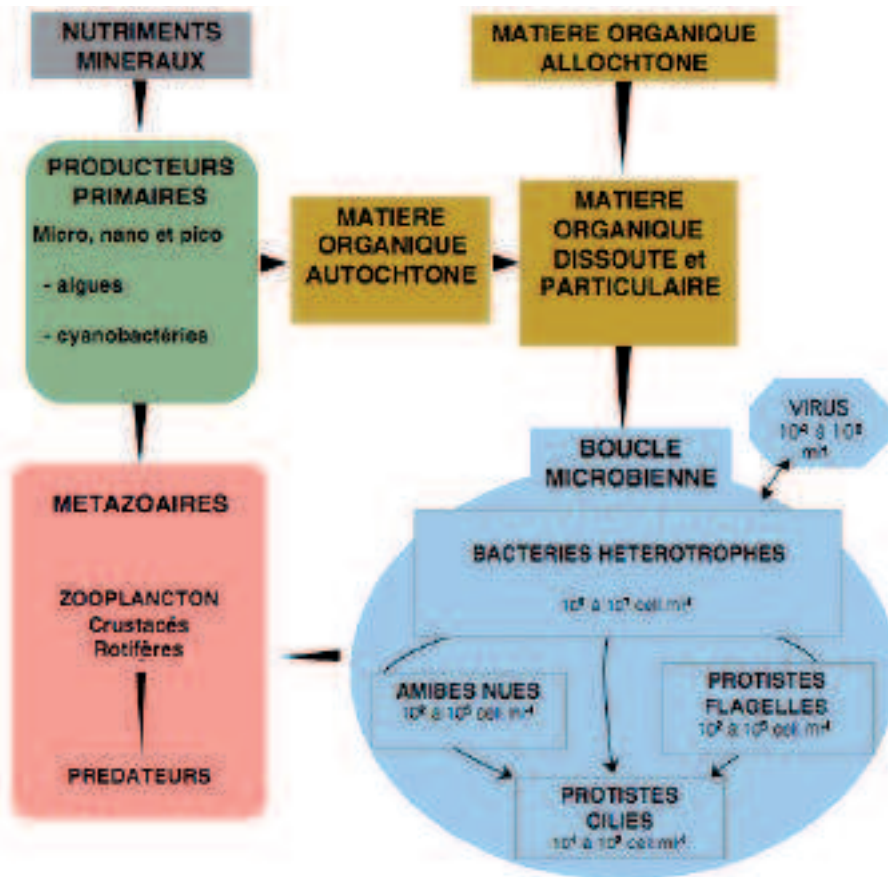


Figure 13-3 :

Schématisme des réseaux trophiques en milieu pélagique lacustre et variations de l'abondance des différentes communautés de la boucle microbienne selon le niveau trophique des milieux (modifié d'après Amblard *et al.*, 1998).

conduit à une évolution de la structure des communautés bactériennes en favorisant les espèces de grande taille et/ou filamenteuses.

La prédation des protistes phagotrophes assure la transformation de la production picoplanctonique en particules de plus grande taille, accessibles au métazooplancton. La boucle microbienne permet ainsi, d'une part, de transformer la matière organique dissoute issue de l'excrétion phytoplanctonique en matière particulaire et, d'autre part, de transférer la production picoplanctonique, via les protistes phagotrophes, vers les niveaux trophiques supérieurs, en raison de la prédation du métazooplancton sur ces derniers.

Concernant le rôle de la boucle microbienne au sein des réseaux trophiques aquatiques, une question importante concerne l'importance relative entre, d'une part, les flux de carbone générés par la prédation des protistes sur le picoplancton et, d'autre part, les pertes par respiration liées à la multiplication des niveaux trophiques entre les producteurs primaires et le zooplancton métazoaire. Ce débat, « *link or sink* », c'est-à-dire « lien trophique » ou « puits de carbone »,

au sujet de la boucle microbienne, a été vif au cours des années 1980-90 (Sherr et Sherr, 1988). En fait, l'importance fonctionnelle du réseau trophique microbien par rapport au réseau trophique herbivore (classique) varie selon le niveau trophique des milieux, les saisons, la profondeur et la structure des peuplements (Amblard *et al.*, 1995 ; Carrias *et al.*, 1998). Ainsi, il est admis, par exemple, que les cladocères lacustres, et notamment les Daphnies, peuvent consommer directement les communautés bactériennes avec une efficacité qui les rend compétitifs par rapport au protozooplancton. Dans ce cas, il existe un lien trophique direct entre les communautés picoplanctoniques et le métazooplancton.

De plus, en raison de leur composition biochimique, les micro-organismes sont la source de composés essentiels (acides gras, stérols, acides aminés, etc.) indispensables au développement de leurs prédateurs. Un déficit de ces éléments essentiels se traduit par une baisse de la croissance et de la fécondité des prédateurs animaux.

Dans ce contexte, les protistes hétérotrophes de la boucle microbienne améliorent la qualité nutritionnelle

du picoplancton autotrophe qu'ils ingèrent par leurs capacités de bioconversion, au niveau, par exemple, de la composition en acides gras, selon le concept de « trophic up grading » qui correspond à une amélioration de la qualité nutritive de la biomasse le long de la chaîne trophique, (Bec *et al.*, 2006).

Plus généralement, ce processus de « trophic up grading » semble jouer un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres et leur productivité.

Le recyclage des éléments nutritifs

Les nutriments inorganiques, principalement l'azote et le phosphore, sont indispensables à la croissance phytoplanctonique. Bien que l'apport en ces nutriments puisse avoir lieu directement par voie aérienne (transport atmosphérique, précipitations), les nutriments inorganiques allochtones proviennent majoritairement du milieu terrestre, par l'intermédiaire d'une rivière ou par le lessivage du bassin versant. La remise en suspension des sédiments peut également constituer un apport important en nutriments inorganiques.

Les micro-organismes hétérotrophes sont également largement impliqués dans les cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphore, certains comme assimilateurs et d'autres comme régénérateurs de nutriments inorganiques. Longtemps vu comme seul reminéralisateur de la matière organique dans les écosystèmes aquatiques stagnants, le compartiment bactérien est considéré comme étant d'une importance capitale pour la croissance phytoplanctonique, notamment en période de limitation en éléments minéraux. Cependant, les bactéries peuvent incorporer plus de nutriments inorganiques qu'elles n'en produisent. Il a aussi été mis en évidence que les bactéries, du fait de leur fort rapport surface / volume, sont plus compétitives que le phytoplancton vis-à-vis de l'assimilation des nutriments inorganiques, notamment en conditions de faibles concentrations. De ce fait, les bactéries constituent un pool de phosphore et d'azote inexploitable par le phytoplancton strictement autotrophe.

Quelques études expérimentales (Dolan, 1997), ont mis en évidence que les flagellés hétérotrophes pourraient également jouer un rôle très important dans la reminéralisation de la matière organique. En effet, en excréant une partie des nutriments assimilés, principalement sous forme d'ammonium pour l'azote et de phosphates solubles pour le phosphore, les flagellés hétérotrophes contribueraient à la croissance phytoplanctonique de deux manières :

- (i) par leur activité bactéricide, ils limiteraient les populations bactériennes et donc la compétition qu'elles représentent pour le phytoplancton vis-à-vis des nutriments ;
- (ii) par la production de nutriments inorganiques, ils stimuleraient la croissance phytoplanctonique.

13.3.3. LE FONCTIONNEMENT DES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS EN MILIEUX BENTHIQUES MARINS ET LACUSTRES

Différentes interactions trophiques ont été identifiées permettant de conclure que dans les systèmes benthiques, les transferts de matière et d'énergie ne s'organisent pas seulement selon la voie trophique classique (photoautotrophes benthiques → invertébrés herbivores → invertébrés et vertébrés prédateurs). En effet, un grand nombre d'interactions trophiques potentielles entre les micro-organismes ont été identifiées indiquant qu'un réseau trophique microbien existe au sein des systèmes benthiques (**Figure 13-4**), même si la quantification de ces transferts trophiques reste encore problématique (voir ci-après).

La densité élevée des micro-organismes et les distances relativement courtes les séparant favorisent un transfert trophique des composés dissous basé sur la diffusion moléculaire et l'**osmotrophie***. Ce transport diffusif est très efficace à micro-échelle, où il favorise l'osmotrophie, mais il devient extrêmement contraignant à des échelles spatiales supérieures. Pour cette raison, la taille des organismes osmotrophes est généralement limitée. Des exceptions sont observées pour les bactéries chimio-lithotrophes de différents sédiments (Schulz et Jørgensen, 2001). Ainsi, *Thioploca* est capable, par ses mouvements, de créer un courant advectif qui augmente le transport des solutés vers les cellules. D'autres bactéries « géantes » comme certaines espèces de *Beggiatoa*, et notamment *Thiomargarita namibiensis*, sont capables de stocker de grandes quantités de soufre (donneur d'électrons) et de nitrate (accepteur d'électrons) dans leurs vacuoles et deviennent, ainsi, indépendantes vis-à-vis de la variabilité dans le temps ou dans l'espace de la disponibilité de leurs donneurs et accepteurs d'électrons (Schulz et Jørgensen, 2001).

Dans les sédiments non perméables comme les vases, le déplacement de l'eau interstitielle est faible et le transport des solutés dépend donc exclusivement de la diffusion moléculaire. Le temps pour parcourir 1 µm linéaire par diffusion pour l'oxygène est égal à 0,3 ms, alors que le temps pour traverser 1 cm linéaire est

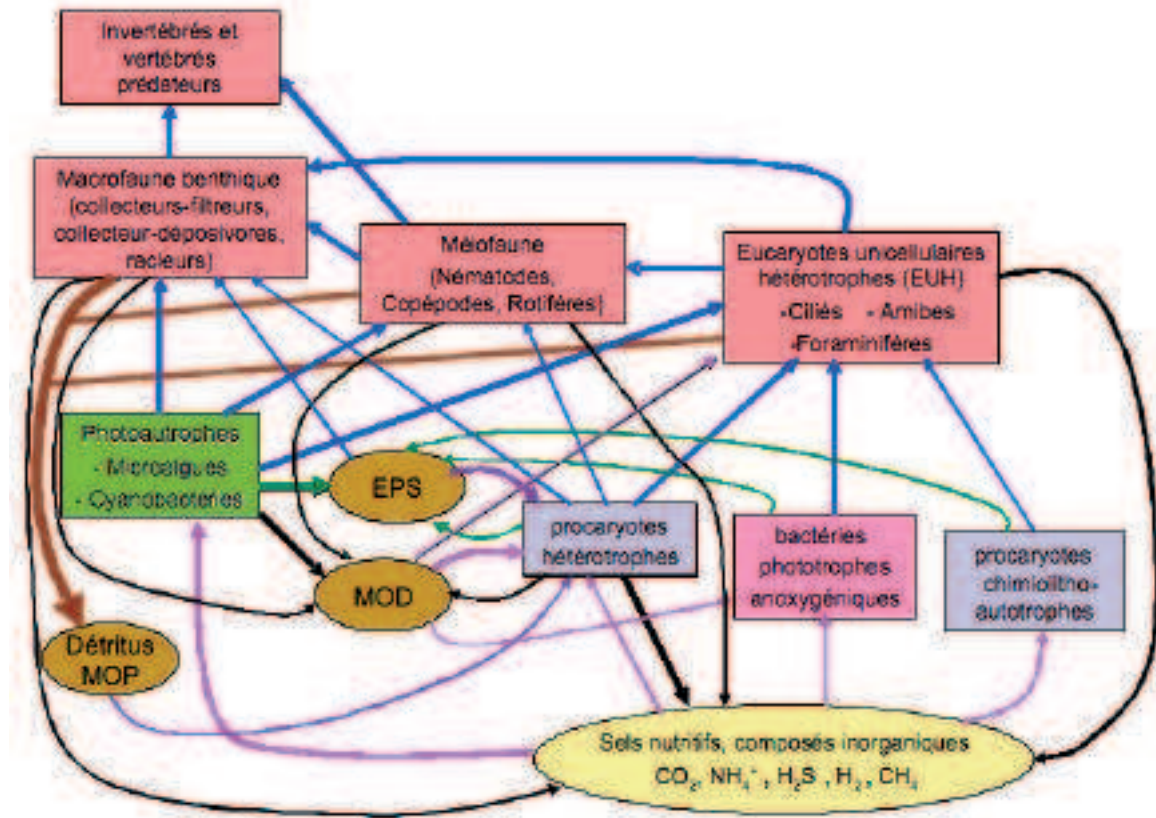


Figure 13-4 : Schéma des interactions trophiques identifiées au sein des communautés benthiques. Les micro-organismes producteurs primaires sont représentés par les microalgues et les cyanobactéries. Différents procaryotes autotrophes (bactéries phototrophes anoxygéniques et procaryotes chimiolithotrophes) fixent aussi le CO_2 en utilisant des donneurs d'électrons issus des zones anoxygènes (NH_4^+ , H_2S , H_2). La production primaire des macrophytes entre dans le réseau trophique microbien principalement sous forme de débris (Flèches bleues : relations de prédation - Flèches mauves : prise de MID et de MOD - Flèches noires : relargage de MID et de MOD - Flèches brunes : retour de matière des échelons trophiques supérieurs alimentant les micro-organismes à travers le compartiment débris - Flèches vertes : excréation de EPS - Flèches violettes : hydrolyse de MOP et prise de MO).

égal à 7h. Le micro-habitat devient anoxygène lorsque l'apport en oxygène est inférieur à la demande locale. Il est à noter que le coefficient de diffusion pour O_2 est 10^4 fois plus élevé dans l'air que dans l'eau. Ainsi, le transport diffusif des gaz est beaucoup plus efficace dans les sols non saturés en eau par rapport aux sédiments et aux sols saturés en eau des zones humides. Dans beaucoup de systèmes benthiques, les zones anoxygènes se trouvent donc à proximité des zones oxygènes ce qui implique une tendance à la stratification des groupes fonctionnels microbiens au sein des sédiments (cf. Chapitre 14.2.4). Les archées et les bactéries hétérotrophes vivant dans la partie anoxygène du sédiment fonctionnent en réseaux qui sont relativement bien connus. Ainsi, les bactéries sulfato-réductrices et les archées méthanogènes sont seulement capables d'utiliser un très petit nombre de composés organiques et ne peuvent donc pas

cataboliser, seules, l'ensemble de la MO. Elles sont organisées, de fait, en consortia avec des bactéries fermentatives et acétogènes qui produisent les métabolites intermédiaires (acides gras de faible poids moléculaire, acide acétique et hydrogène) utilisés comme substrats par les bactéries sulfato-réductrices et les archées méthanogènes (cf. Chapitre 14.2.4). Les produits du métabolisme anaérobie, c'est-à-dire principalement NH_4^+ , Mn^{2+} , Fe^{2+} , HS^- et CH_4 , peuvent diffuser dans les habitats oxygènes du sédiment ou directement dans la colonne d'eau où ils peuvent être utilisés comme donneur d'électrons par des bactéries chimiolithotrophes.

Le couplage des processus bactériens aérobie et anaérobie est donc une autre spécificité des systèmes benthiques. Le couplage entre la nitrification et la dénitrification représente un bel exemple de cette spécificité. L'osmotrophie est également répandue

parmi les micro-organismes eucaryotes unicellulaires qui bénéficient ainsi des produits d'excrétion et de lyse des bactéries, ainsi que de leurs activités d'hydrolyse des polymères extracellulaires.

La macrofaune peut être classée (**Figure 13-4**) selon le mode d'acquisition de la nourriture. Les racleurs prélèvent les agrégats microbiens en surface en les décollant de leurs supports avant de les ingérer (e.g. les gastéropodes). Les dépositivores (e.g. Chironomidae) ingèrent les particules superficielles avec leur microbiota associé. Ces deux groupes se nourrissent donc, potentiellement, à la fois des microalgues, des cyanobactéries et d'autres bactéries ainsi que de leurs EPS associés. Les « collecteurs-filtreurs » (e.g. Simuliidae) benthiques accèdent à leur nourriture par filtration de l'eau surnageante. Ce groupe se nourrit donc du plancton et constitue ainsi un lien trophique entre les communautés benthiques et pélagiques. Cependant, par leur mise en suspension, les micro-organismes benthiques peuvent aussi constituer un apport nutritif pour les « collecteurs-filtreurs » benthiques. La méiofaune se déplace de façon active à travers les interstices dans le sédiment ou au sein du biofilm (Mathieu *et al.*, 2007) et consomme des bactéries et des microalgues telles que les diatomées (Buffan-Dubau et Carman, 2000). Les eucaryotes unicellulaires se nourrissent par phagocytose des microalgues, des cyanobactéries et d'autres bactéries, ainsi que par osmotrophie de la MOD.

L'activité des animaux dans les sédiments ne se résume pas uniquement à leurs rôles trophiques ; la méiofaune et la macrofaune ont également un rôle fonctionnel et contribuent, en particulier, au mélange du sédiment, à la formation de terriers au sein du sédiment et à l'irrigation de ces derniers par le maintien d'un courant d'eau. L'ensemble de ces activités est décrit par le terme de « bioturbation ». Ce processus favorise les échanges d'oxygène et d'autres composés à l'interface eau-sédiment. Le creusement de terriers par la macrofaune benthique donne lieu à une structuration spatiale très complexe du sédiment avec des zones relativement bien oxygénées comme les parois des terriers et des zones anoxiques. Cette faune exerce donc un rôle **d'organismes ingénieurs*** de l'écosystème comme cela a aussi été observé dans les écosystèmes terrestres.

Dans les sédiments perméables, qui sont composés de sables, de graviers et de galets, le transport de l'oxygène dissous et des autres solutés peut être favorisé par les courants d'advection qui percolent à travers le sédiment sous l'impact de l'hydrodynamisme.

Les détritiques jouent un rôle trophique très important dans les écosystèmes benthiques. Les systèmes benthiques où se développent des phanérogames peuvent être comparés aux systèmes terrestres. Les grands brouteurs herbivores sont représentés par des vertébrés comme par exemple les anatidés. Cependant, une grande partie de la production de macrophytes entre dans le réseau trophique sous forme de détritiques. La macrofaune benthique comprend des invertébrés broyeurs qui consomment ces détritiques de façon partielle et réduisent les particules grossières en particules fines qui peuvent être colonisées et minéralisées par les micro-organismes hétérotrophes. Ces derniers sont consommés, par la suite, par les micro-organismes eucaryotes et les invertébrés.

La connaissance de l'importance quantitative de la prédation sur les communautés de bactéries au sein des sédiments et du transfert vers les échelons trophiques supérieurs est encore réduite. Une des raisons pour lesquelles le rôle et l'importance des réseaux trophiques microbiens sont moins étudiés dans les sédiments que dans la colonne d'eau est que la communauté sédimentaire ne se prête pas aux manipulations telles que les techniques de dilution et de filtration selon la taille des organismes, car ces techniques engendrent une désorganisation totale de la structure spatiale des sédiments. De nouvelles techniques basées sur l'utilisation des traceurs isotopiques stables sont prometteuses. Des substrats spécifiques pour les microalgues et les bactéries hétérotrophes enrichis en ^{13}C sont ainsi additionnés aux systèmes benthiques et leur devenir peut être suivi par traçage en étudiant les rapports isotopiques $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ dans les différents compartiments. Après un temps d'incubation donné, des individus appartenant à la macrofaune et à certaines espèces de la méiofaune sont récoltés et leurs signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ sont analysées à l'aide d'un spectromètre de masse. Cependant, il est très difficile de séparer physiquement les microalgues et les bactéries hétérotrophes benthiques et des biomarqueurs spécifiques sont donc nécessaires pour mesurer le marquage de ces deux groupes. L'addition de $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ à un biofilm de diatomées d'un sédiment intertidal a permis de montrer une incorporation croissante du traceur dans les diatomées pendant 4 heures et un transfert trophique notable vers les nématodes à partir d'une heure d'incubation et de façon croissante jusqu'au 3^e jour d'incubation. En même temps, les acides gras spécifiques des bactéries hétérotrophes s'enrichissaient également en ^{13}C , leur marquage en cet élément étant maximal après un jour d'incubation (Middelburg *et al.*, 2000). Ceci montre un transfert trophique très

rapide de la MO des diatomées vers les bactéries hétérotrophes probablement à travers le compartiment EPS (**Figure 13-4**). Dans une autre expérience utilisant le même type de biofilms photosynthétiques, les bactéries hétérotrophes ont été marquées par l'addition de ^{13}C glucose. De cette façon, il a été calculé que la biomasse bactérienne constitue 8 % et 11 % de la nourriture de la méiofaune et de la macrofaune, respectivement.

13.3.4. LE FONCTIONNEMENT DES RÉSEAUX TROPHIQUES MICROBIENS EN MILIEUX TERRESTRES

Le paragraphe 13.2.3 présente une partie des acteurs constituant les réseaux trophiques telluriques. Le présent paragraphe porte sur le rôle fonctionnel de ces acteurs et de leurs interactions.

Il est maintenant largement admis que la structure des réseaux trophiques du sol a des impacts directs sur son fonctionnement en général (Beare *et al.*, 1995).

La composante biotique contribue aux processus fonctionnels du sol *via* des mécanismes directs et indirects. Les mécanismes directs sont la conséquence de processus métaboliques de dégradation de molécules complexes et de libération d'énergie, de carbone, d'azote et de minéraux à travers la respiration, l'excrétion et la chimiotrophie. Les mécanismes indirects comprennent de nombreux effets de rétro-actions et les organismes responsables sont qualifiés d'« **ingénieurs de l'écosystème*** » (Anderson, 2000).

La décomposition de la MO dans les sols

La fonction de décomposition de la matière organique (MO) est évidemment l'un des rôles majeurs des réseaux trophiques du sol. La décomposition de la MO produit du CO_2 mais aussi des composés solubles qui sont des nutriments pour les végétaux. Dans les milieux terrestres « naturels » (non fertilisés), la quasi-totalité des besoins des plantes en azote et une fraction de leurs besoins en phosphore proviennent de la décomposition de la MO. Même dans les systèmes recevant des **intrants***, le rôle de la décomposition de la MO demeure central dans le maintien d'une production acceptable sur le plan environnemental.

En milieu non cultivé, 80-90 % de la production primaire retourne au sol sous forme de litière et de racines mortes. Les champignons et les procaryotes hétérotrophes sont les principaux acteurs de la décomposition de ces apports végétaux. La faune

détritivore joue, au travers de la fragmentation et de l'ingestion, essentiellement un rôle de facilitation de l'activité microbienne (via notamment l'augmentation des surfaces de colonisation). L'énorme palette de capacités métaboliques des micro-organismes permet à ces derniers de dégrader la quasi-totalité des molécules présentes dans les végétaux. Dans de nombreux écosystèmes, les champignons sont les décomposeurs « primaires » les plus abondants. Ils sont mieux adaptés que les bactéries pour débiter la décomposition du matériel végétal non soluble dans la mesure où leurs hyphes peuvent pénétrer et proliférer à l'intérieur des cellules végétales. À l'instar des bactéries, ils possèdent une large gamme de possibilités métaboliques qui leur permettent, notamment, de dégrader des composants récalcitrants des cellules végétales, comme la lignine. De plus, le fait de pouvoir mobiliser des nutriments à travers tout le réseau d'hyphes leur donne la possibilité d'exploiter de nouveaux substrats même lorsque les teneurs locales en P et N sont faibles. Ces caractéristiques d'exploitation active des substrats par les champignons contrastent avec l'immobilité ou la mobilité passive (mouvements de l'eau du sol par exemple) des bactéries. En conséquence, ces dernières sont probablement plus fréquemment inactives par manque de ressources dans leur environnement immédiat.

Le rôle de la prédation sélective

Comme cela a été évoqué précédemment, les champignons et les procaryotes hétérotrophes sont les acteurs prépondérants de la transformation de la MO dans les sols et, en particulier, de sa dégradation/minéralisation. Cependant, l'activité de ces micro-organismes est fortement affectée par des organismes des niveaux trophiques supérieurs (Bardgett, 2005).

La consommation sélective des micro-organismes peut modifier l'abondance, la structure et l'activité des communautés fongiques et bactériennes. Même si un nombre grandissant d'études fait état du caractère généraliste et/ou opportuniste des consommateurs secondaires, d'autres études mentionnent un véritable « choix » des prédateurs pour leurs proies. Certains nématodes ont, par exemple, des pièces buccales adaptées, soit à la consommation des bactéries (bactérovores), soit à la consommation des champignons (fongivores) (Yeates *et al.*, 1993). Il a également été montré que certains protozoaires peuvent détecter des signaux chimiques pour discriminer entre des proies bactériennes et algales

potentielles (Verity, 1991). Cette consommation sélective des proies peut avoir un impact important sur le fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, en milieu forestier, la consommation sélective par le collembole *Onychiurus latus* du champignon *Marasmius androsaceus* se traduit par une diminution de l'abondance de ce dernier au profit d'un autre champignon *Mycena galopus* non consommé par le collembole. Ce changement dans la structure de la communauté fongique a pour conséquence une réduction du taux de décomposition des litières de conifère car *M. galopus* présente une efficacité spécifique de décomposition moindre que *M. androsaceus*.

La consommation d'une espèce de micro-organisme par un prédateur peut également stimuler l'activité de la proie sans que des mécanismes de compétition entrent en jeu. Hedlund *et al.* (1991) ont montré, ainsi, que l'activité spécifique amylase du champignon *Mortierella Isabellina* est très nettement supérieure lorsque ce champignon est consommé par un collembole que lorsqu'il est protégé de la prédation.

Enfin, si l'on se réfère au rôle des animaux de taille plus importante sur le devenir des acteurs de la décomposition que sont les champignons et les procaryotes hétérotrophes, il convient de prendre en compte l'influence de l'ingestion des micro-organismes et de leur exposition au liquide intestinal. Les données de la littérature sont à cet égard très contrastées. En effet, Brown (1995) a montré que la communauté bactérienne était plus abondante et active après passage dans le tractus intestinal des vers de terre alors qu'à l'inverse, Moody *et al.* (1996) ont observé une réduction de la germination de spores de champignon après ingestion par un ver de terre.

Le rôle des autres interactions biotiques et abiotiques

Certaines interactions reposent davantage sur des modifications physiques de l'habitat que sur des relations trophiques. Elles ont une importance considérable dans le fonctionnement du sol. C'est le cas des organismes qui ingèrent des débris végétaux et produisent des pelotes fécales dont la dimension est très inférieure au matériel ingéré. La création de ces agrégats d'origine biologique a pour conséquence de modifier fondamentalement les propriétés physiques du sol (compaction élevée, capacité de rétention de l'eau accrue). Cette litière transformée devient un milieu très favorable à la composante bactérienne et il en résulte une augmentation considérable du rapport

bactéries/champignons. Ainsi, il a été mis en évidence une multiplication par 100 des bactéries et par seulement 3 des champignons présents dans des pelotes fécales d'arthropodes par rapport au matériel initial. Il est probable que la compaction du matériel constitue le facteur directement impliqué dans cet effet différentiel. Cette interaction est de type mutualiste dans la mesure où (1) la stimulation de la microflore dans les pelotes s'accompagne d'une augmentation de la minéralisation de la MO et (2) la ré-ingestion par la faune des pelotes modifiées participe à améliorer son alimentation. Ce système fonctionne comme un « rumen externe » et devient très important quand la faune consomme une litière non encore conditionnée par la microflore et pauvre en nutriments.

Outre la relation mutualiste décrite ci-dessus, les **ingénieurs de l'écosystème*** ou ingénieurs du sol modifient physiquement l'environnement et créent de nouveaux habitats pour les micro-organismes et la microfaune du sol. C'est le cas des vers de terre, des termites et des fourmis. Par exemple, nombre d'auteurs ont montré que la microflore était stimulée dans les structures créées par les vers de terre *via* une amélioration de l'aération et des conditions hydriques du sol et/ou en favorisant l'accessibilité aux ressources par la microflore (enfouissement de la litière, par exemple) (Brown, 1995). Il est à noter que, dans certains cas, cet effet stimulateur n'est que transitoire et que, sur le long terme, ces structures peuvent, au contraire, freiner la décomposition de la MO.

L'apport de matière organique, *via* la litière végétale, constitue la base vitale du fonctionnement de ces réseaux comportant une très grande diversité d'organismes telluriques, essentiellement hétérotrophes. Ceci est à rapprocher de la notion de chaîne trophique basée sur les détritus (*Detritus food chain*) dans les milieux aquatiques, évoquée en introduction. Dans un contexte pédo-climatique donné, la quantité de litière retombant au sol, ainsi que sa qualité, exercent un fort contrôle sur la structure des réseaux trophiques. Les études, visant à comprendre la manière dont cette structure est régulée dans le sol par l'environnement, qui restaient encore peu nombreuses il y a quelques années (Wardle, 2002), s'intensifient à l'heure actuelle. Ceci est dû, notamment, à de nouveaux développements méthodologiques. Parmi eux, on peut citer l'utilisation des variations d'abondance naturelle des isotopes stables du carbone et de l'azote ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) (Schmidt *et al.*, 2004).

13.4. LES FACTEURS DE CONTRÔLE DES RÉSEAUX MICROBIENS

13.4.1. LES FACTEURS DE CONTRÔLE DES RÉSEAUX MICROBIENS PÉLAGIQUES MARINS ET LACUSTRES

Dans les milieux pélagiques, différentes structurations de réseaux trophiques peuvent co-exister. La prédominance d'un réseau trophique par rapport à un autre est sous le contrôle de forçages environnementaux comme la nature et la concentration des nutriments, la température (responsable de la stratification ou du mélange vertical), la pollution, etc. Ainsi, la différence de structure du réseau trophique pélagique entre les écosystèmes marins hauturiers et les environnements côtiers est liée aux différents types de forçages environnementaux qui s'exercent. Le milieu marin côtier est régulièrement enrichi en éléments nutritifs par les fleuves et la pluie. Cela conduit à la prédominance du réseau trophique herbivore avec une forte biomasse phytoplanctonique en milieu côtier par rapport au large, ce dernier milieu étant caractérisé, généralement, par un réseau trophique microbien.

Les forçages environnementaux font évoluer la structure du réseau trophique au profit des micro-organismes qui s'adaptent le mieux au nouvel environnement. Cette évolution temporelle est à rapprocher du concept de succession écologique. La succession des réseaux trophiques peut conduire, de façon réversible, de la boucle microbienne aux réseaux trophiques microbien, multivore et herbivore. La notion de « bascule d'équilibre et de réversibilité d'état » entre les différents réseaux trophiques signifie que sous l'effet des forçages environnementaux, une situation peut basculer de l'une vers l'autre. Les conséquences de la dominance d'un réseau trophique par rapport à un autre sont très importantes, car elles conduisent l'écosystème vers des niveaux complètement différents en ce qui concerne la production, la régénération, les flux de matière, le broutage, la séquestration ou l'exportation de matière (e.g. pêche). Le réseau trophique herbivore et la boucle microbienne seraient des systèmes transitoires et instables, alors que les réseaux trophiques multivore et microbien seraient beaucoup plus stables et durables (Legendre et Rassoulzadegan, 1995).

En dehors des forçages climatiques (vent, température, lumière), on considère généralement deux groupes principaux de facteurs de contrôle des réseaux trophiques microbiens pélagiques. Les facteurs ascendants ou 'bottom-up' sont constitués par

les ressources et affectent plus le taux de croissance des organismes que leur biomasse. Les facteurs descendants ou *top-down* sont représentés par l'ensemble des pressions de prédation qui conduisent à des prélèvement de biomasse. Par extension, tous les facteurs affectant la biomasse, comme la lyse virale où le parasitisme, sont considérés comme des facteurs descendants, même si leurs effets sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques sont fondamentalement différents. Selon McQueen *et al.*, (1989), les facteurs ascendants et descendants ne sont pas exclusifs et l'intensité relative de chaque type de contrôle varie dans l'espace et dans le temps.

Les aspects de prédation sur les communautés picoplanctoniques et le recyclage des éléments minéraux au sein du réseau et de la boucle microbienne étant abordés dans les sous-chapitres 13.3.1 et 13.3.2, seule la régulation via la lyse virale est évoquée ci-dessous.

Les rôles des virus dans les réseaux trophiques microbiens aquatiques

L'abondance et la diversité des virus

L'écologie virale aquatique est une discipline relativement récente. Mieux étudiés dans les écosystèmes marins (Fuhrman, 1999 ; Suttle ; 2005 ; Suttle, 2007) que dans les eaux douces (Sime-Ngando, 1997, Sime-Ngando *et al.*, 2003), les virus sont omniprésents dans l'environnement aquatique pélagique et benthique où, très souvent, ils représentent l'entité biologique la plus abondante. Les densités moyennes fluctuent généralement entre 10^4 et 10^8 virus ml^{-1} dans les écosystèmes pélagiques lacustres, et sont étroitement liées à l'abondance des principaux hôtes potentiels (les procaryotes) et au statut trophique du milieu. En milieu lacustre, les plus fortes abondances virales ($6,5 \times 10^8$ à $1,83 \times 10^{10}$ virus ml^{-1}) ont été rapportées dans les eaux interstitielles du sédiment superficiel d'un petit lac oligomésotrophe (lac Gilbert, Canada) par Maranger et Bird (1996). En termes de carbone, les virus représentent le deuxième réservoir de biomasse dans les écosystèmes aquatiques après les procaryotes (Mann, 2003 ; Weinbauer, 2004 ; Suttle, 2005).

La diversité des virus reste largement méconnue en milieu aquatique où il existe une forte variété de formes phénotypiques, généralement dominées par des virus encapsidés de type phage (**Planche 13-2**). Les familles morphologiques les mieux représentées sont les Myovirus (phages à queue contractile, exemple phage T4) et les Siphovirus (phages à longue

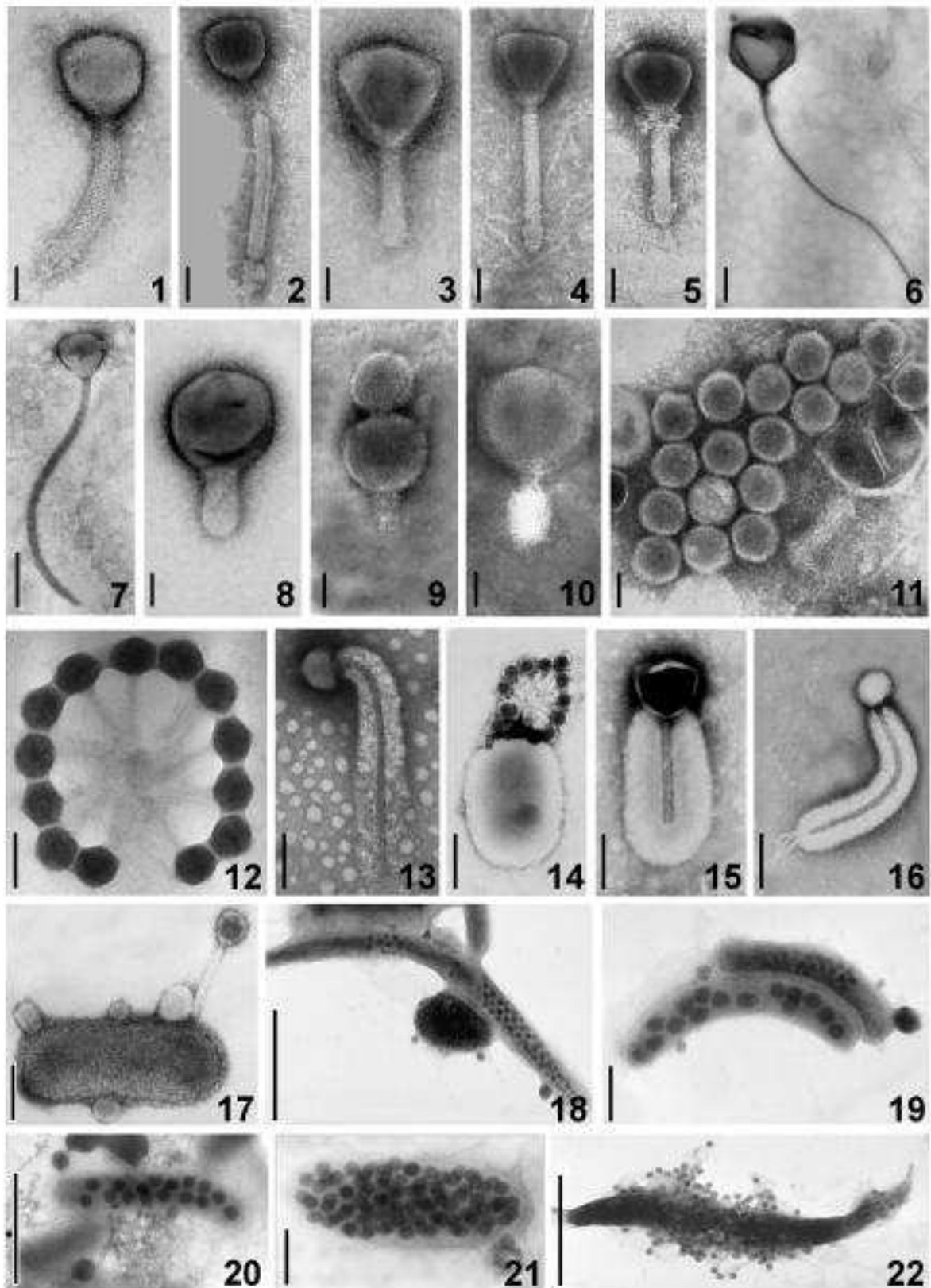


Planche 13-2 : Les virus (phages) dans les écosystèmes aquatiques : importance de la diversité phénotypique (1-16) et illustration de leur rôle fonctionnel dans la mortalité de bactéries infectées (17-22). Les trois principales familles représentées dans le plancton comprennent les Myovirus (1-5), les Siphovirus (6-7) et les Podovirus (8-10). Il est à noter également la présence de phages sans queue (11) qui peuvent être très abondant dans le plancton, et de phages de forme dite 'atypique' (12-16) dans des environnements particuliers, ici dans le monimolimnion anoxique du lac Pavin situé dans le Massif Central, France (Colombet 2008). Les trois longueurs de barres d'échelle correspondent, par ordre croissant, à 50 nm (1-6, 8-11), 100 nm (7, 12-17, 19, 21) et 200 nm (18, 20, 22).

queue flexible, exemple phage lambda), suivies des Podovirus (phages à courte queue non contractile, exemple phage T7). Les traits phénotypiques sont révélateurs des pressions sélectives subies par les virus. Ainsi, les Myovirus sont essentiellement lytiques avec un large spectre d'hôtes, présentant un avantage compétitif assimilable à des **stratégies r*** avec de fortes capacités de prolifération. Contrairement aux Myovirus, les Podovirus et, dans une moindre mesure, les Siphovirus, sont plus spécifiques de leurs hôtes. De plus, les Siphovirus peuvent facilement crypter leur propre génome dans celui de leurs hôtes pour plusieurs générations (lysogénie). Ils présentent donc un faible taux de prolifération assimilable à une **stratégie de développement de type K*** (Suttle, 2005). D'un point de vue génomique, on suppose que les virus aquatiques constituent un réservoir important de diversité génétique et biologique, sans doute le plus vaste de la biosphère, étant donné leur mode de développement et la susceptibilité de toutes les cellules vivantes aux infections virales. Ainsi, une étude métagénomique a montré que 200 litres d'eau de mer contiennent entre 400 et 7000 génotypes viraux différents et que 1 kg de sédiments contiendrait 1 million de génotypes viraux. De manière générale, les données métagénomiques montrent que la richesse génétique des virus aquatiques, bien que sous échantillonnée, reste largement supérieure à celle des procaryotes.

Les principaux rôles des virus en milieu aquatique pélagique

La plupart des virus aquatiques libres seraient infectieux, certains pouvant conserver ce pouvoir infectieux très longtemps, plusieurs dizaines d'années pour ce qui concerne les virus des sédiments (Suttle, 2005).

Il est admis que l'intervention des virus est essentielle dans différents processus écologiques se déroulant dans l'environnement aquatique, notamment dans les processus de perte affectant les communautés microbiennes (archées, bactéries hétérotrophes, cyanobactéries, microalgues, etc.), dans la dynamique de la biodiversité microbienne et dans le cycle des éléments chimiques (carbone, azote, phosphore, etc.) ; autant de processus qui sont à la base du fonctionnement des réseaux trophiques (Fuhrman, 1999).

Ainsi, on estime que la mortalité microbienne liée à la lyse virale (**Planche 13-2**) est équivalente à celle due à l'activité des organismes bactériovores, même si la lyse virale semble être très faible au niveau du benthos où

les virus libres sont, paradoxalement, plus abondants que dans la colonne d'eau (Filippini *et al.*, 2006).

Les processus viraux qui sont susceptibles d'intervenir dans la dynamique de la diversité spécifique et génétique des micro-organismes procaryotes (hôtes les plus abondants et les plus étudiés) sont résumés sur la **Figure 13-5**. Le principal facteur limitant de la prolifération virale est la disponibilité des hôtes. Outre l'action structurante des produits de la lyse virale, les virus infectent préférentiellement les populations les plus abondantes, permettant ainsi le développement des espèces les moins compétitives vis-à-vis d'autres facteurs de régulation comme la disponibilité des ressources (hypothèse dite de « *killing the winner* », Thingstad, 2000). La conversion lysogénique de bactéries compétentes permet la dissémination et le maintien des peuplements viraux, tout en procurant aux hôtes de nouvelles propriétés phénotypiques, génotypiques et métaboliques, comme la résistance à la surinfection ou la production de toxines.

Par leurs activités, les virus représentent donc de véritables catalyseurs dans les cycles biogéochimiques qui se déroulent dans les écosystèmes aquatiques. Ils court-circuitent le transfert de la matière vers les niveaux trophiques supérieurs, en réduisant les particules vivantes en matière organique dissoute et en accélérant les processus respiratoires. Les produits de lyse comprennent également des éléments autres que le carbone, l'azote ou le phosphore. Ainsi, dans certains cas, le fer contenu dans les produits de la lyse virale peut combler les besoins métaboliques des organismes planctoniques. Les virus étant des particules riches en azote et en phosphore, la production virale correspond à une séquestration de ces éléments dans la colonne d'eau (Suttle 2005, 2007). Cette séquestration change les rapports des éléments minéraux dans la colonne d'eau (C, N et P), ce qui peut affecter la production primaire essentielle au fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques.

Les virus interviendraient également, de manière directe (par transduction) ou indirecte (par transformation à partir des produits de la lyse) dans les transferts horizontaux de gènes entre les micro-organismes (Weinbauer et Rassoulzadegan, 2004). Cet aspect de l'écologie virale reste, cependant, très largement inexploré. A titre d'exemple, il a été montré que certains génomes viraux, notamment ceux des myovirus de picocyanobactéries, présentent des gènes typiquement viraux, qui codent pour des

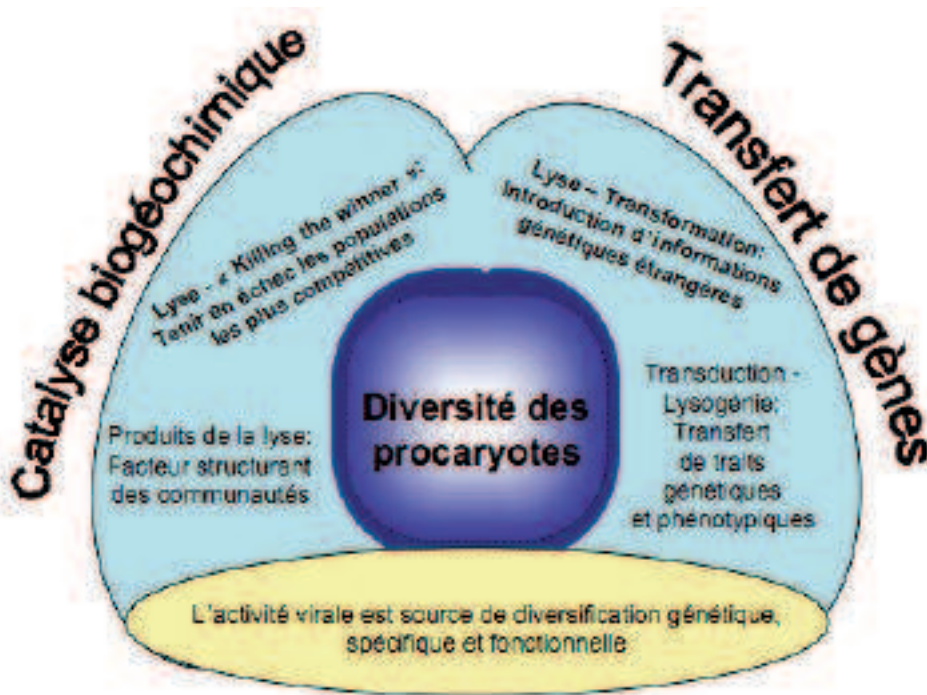


Figure 13-5 :

Rôles potentiels des virus dans la dynamique de la diversité microbienne et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

Ce schéma est centré sur la diversité des procaryotes qui représentent le plus grand réservoir d'hôtes pour les virus aquatiques. Les interactions entre ces deux communautés sont les mieux étudiées en écologie virale aquatique. Modifiée de Weinbauer & Rassoulzadegan (2004).

protéines photosynthétiques (Mann, 2003). Un virus géant, comportant un phénotype mimant un micro-organisme et, de ce fait, nommé Mimivirus (étymologiquement '*mimicking microbe*'), a été récemment découvert chez une amibe aquatique (*Acanthamoeba polyphaga*) isolée dans des tours de refroidissement en Angleterre (La Scola *et al.* 2003). Ce virus est géant par son génome qui comprend 1,2 million de paires de bases, et code pour plus de 900 protéines différentes.

De manière générale, les recherches récentes en écologie virale sont source de nouvelles connaissances, non seulement dans le domaine de la diversité du vivant et du fonctionnement des écosystèmes, mais également dans le domaine de l'évolution (Forterre, 2007).

13.4.2. LES PRINCIPAUX FACTEURS DE CONTRÔLE DES RÉSEAUX MICROBIENS BENTHIQUES MARINS ET LACUSTRES

Les effets du broutage (« *top-down* ») exercé par la macrofaune benthique ont principalement été mis en évidence sur les communautés microbiennes de biofilms. Ces effets du broutage sont directs et provoquent une réduction de la diversité et de la biomasse des microphytes de grande taille. De façon indirecte, le broutage engendre une augmentation de

la capacité photosynthétique des micro-organismes phototrophes du biofilm non consommés.

Il est à noter que le comportement des prédateurs est également un facteur à considérer dans le contrôle des réseaux trophiques benthiques. Ainsi, le broutage par des gastropodes, en eau douce et en milieu marin, dépend de leurs déplacements et de leurs visites aux habitats benthiques. Leur broutage sur les biofilms est souvent drastique et c'est pour cette raison que ces visites sont appelées « les raids trophiques ». A la suite d'un raid trophique, un nouveau cycle de colonisation peut s'enclencher et un nouveau biofilm photosynthétique est formé lorsque l'intensité du broutage par la macrofaune devient très faible.

Ainsi, la pression de broutage par la macrofaune empêche souvent une accumulation de la MO comme on peut l'observer pour les tapis microbiens. La présence de tapis microbiens est actuellement limitée aux zones où la pression de prédation est moindre, c'est-à-dire les environnements extrêmes (milieu hypersalés, hautes et basses températures, fort hydrodynamisme). Néanmoins, il est à noter qu'à l'époque du précambrien, avant l'apparition des métazooaires eucaryotes, les tapis cyanobactériens étaient très largement répandus sur terre (cf. Chapitre 4.x.x).

La production des micro-organismes photosynthétiques benthiques dans les sédiments superficiels intertidaux est principalement soumise aux processus de régulation de type « *bottom-up* » c'est-à-dire essentiellement limitée par la disponibilité des ressources telles que la lumière et les nutriments. Cependant, des études ont indiqué que la biomasse et la production des micro-organismes benthiques sont étroitement couplées à l'intensité du broutage exercé par les consommateurs méio-benthiques (Buffan-Dubau et Carman, 2000). Le broutage assure une régulation qui, toutefois, ne représente pas le processus de contrôle primordial. En revanche, la production des microphytes benthiques est indirectement favorisée par le broutage de la méiofaune qui modifie le contrôle « *bottom-up* » potentiel en améliorant les conditions de pénétration de la lumière et la régénération des nutriments dans les sédiments superficiels côtiers. La bioturbation et le remaniement des sédiments par l'activité de la méiofaune peuvent aussi augmenter la porosité et les taux de transport des solutés dans les sédiments et les agrégats microbiens, ce qui améliore la disponibilité des nutriments dissous pour les micro-organismes photo-autotrophes (Aller et Aller, 1992 ; Mathieu *et al.*, 2007).

Le broutage par la méiofaune induit des effets indirects pouvant agir sur la structure des communautés bactériennes (composition et abondance relative des taxons bactériens) et susceptibles de provoquer une augmentation de l'activité bactérienne des sédiments superficiels de cours d'eau en raison de l'excrétion de métabolites par les invertébrés (Traunspurger, 1997).

13.4.3. LES FACTEURS DE CONTRÔLE DES RÉSEAUX MICROBIENS TERRESTRES

Compte tenu du fait que la quasi-totalité de la production primaire des écosystèmes terrestres provient des végétaux supérieurs, il convient évidemment de considérer les plantes comme des éléments centraux de la régulation des organismes du sol et de leurs interactions, au moins aussi importants que les facteurs environnementaux et les perturbations.

La régulation par les facteurs environnementaux et les perturbations

Comme dans les milieux aquatiques, le réseau trophique microbien du sol dépend à la fois de facteurs de contrôle *top-down* et *bottom-up*. Il est généralement admis que les bactéries sont prioritairement régulées

par la prédation alors que les champignons sont surtout régulés par les ressources. Il est à noter cependant qu'il existe de nombreux cas de contrôles « *top down* » des champignons. A titre d'exemple, la présence de protozoaires et de nématodes dans la rhizosphère des arbres réduit la colonisation des racines d'arbres par des champignons mycorrhiziens (Wardle, 2002).

La diversité au sein d'un groupe donné dans le sol dépend d'un grand nombre de facteurs parmi lesquels on peut mentionner la disponibilité des ressources, la température, le pH ou l'état hydrique, ainsi que de perturbations telles que la mise en culture ou des événements climatiques extrêmes et rapides. Certaines études montrent qu'une augmentation des ressources s'accompagne d'une stimulation de la diversité fonctionnelle microbienne du sol (Degens et Harris, 2000). Cette observation va à l'encontre de la théorie élaborée à partir des végétaux, à savoir que l'augmentation des ressources devrait avoir pour conséquence une réduction de la biodiversité. Dans l'étude de Degens et Harris (2000), la diversité est mesurée *in vitro* par l'aptitude de la microflore du sol à utiliser des substrats apportés et il est probable que les résultats observés traduisent davantage les aptitudes métaboliques des bactéries que des champignons. Les bactéries sont, en effet, aptes à croître rapidement sur les substrats et seraient, de ce fait, moins régulées par la compétition que des groupes à croissance plus lente comme les champignons.

Il est pourtant généralement reconnu que la diversité de la faune du sol se maintient même lorsque les conditions deviennent plus favorables. Yeates et Bongers (1999) observent que la diversité des nématodes (groupe que l'on suppose peu régulé par la compétition) se réduit progressivement avec un accroissement de la concentration en métaux lourds et n'est pas réduite par un apport calcique au sol. Plus généralement, la diversité de nombreux groupes dans le sol est plus importante sur un *mull** à *Fagus sylvatica* où règnent des conditions relativement favorables pour l'activité des organismes (pH : 4,3-6,8, capacité d'échange des cations élevée) que dans un *mull* sous la même couverture végétale où les conditions sont nettement moins favorables (pH : 3-4, capacité d'échange des cations faible). La plupart des études tendent à montrer que la diversité des organismes décomposeurs ne diminue pas avec l'amélioration des conditions de milieu. Ces organismes ne semblent donc pas, de ce point de vue, suivre les modèles les plus fréquemment observés

chez les plantes. A l'inverse, et comme indiqué au début de ce paragraphe, certains groupes comme les champignons peuvent être régulés par la compétition. Ainsi, Egerton-Warburton et Allen (2000) montrent que l'addition d'azote réduit la diversité des champignons. Ce résultat suggère que l'accroissement des ressources favorise l'**exclusion compétitive***.

La régulation par les facteurs biotiques

Les études portant sur la régulation biotique des organismes du sol et de leurs activités sont peu nombreuses, à l'exception notable des relations plantes-micro-organismes. La présence d'une microfaune consommatrice de champignons influence généralement, mais non systématiquement, la diversité fongique. Ceci peut s'expliquer par l'effet combiné de l'importance du caractère sélectif des consommateurs (voir plus haut) et du rôle de la compétition dans la structuration des communautés fongiques (McLean et Parkinson, 2000).

Par ailleurs, les organismes ingénieurs tels que les vers de terre peuvent avoir un impact sur la diversité – notamment des champignons – par leur rôle sur la modification de la structure du sol, qui conduit à la création d'habitats nouveaux. McLean et Parkinson (2000) ont observé, ainsi, à partir d'expériences en microcosmes, que le ver de terre *Dendrobaena octaedra* pouvait modifier la structure de la communauté fongique dans le sol et, dans certaines conditions, augmenter la diversité des champignons en diminuant l'intensité de la compétition. Dans d'autres expériences, ces mêmes auteurs montrent que la présence de *D. octaedra* peut, au contraire, réduire la diversité en favorisant une espèce à croissance rapide, cette dernière devenant très dominante.

De très nombreux travaux prouvent, par ailleurs, que les espèces végétales peuvent orienter la diversité, l'abondance et l'activité des micro-organismes du sol. Ainsi, Badejo et Tian (1999) montrent, dans des parcelles en monoculture au Nigeria, que la diversité de certains groupes de la microfaune du sol était plus élevée sous l'espèce *Leucaena leucocephala* que sous trois autres espèces végétales étudiées. De même, il a été montré que la richesse spécifique des champignons mycorhiziens sur les racines des végétaux est très différente entre cinq espèces de plantes sur le même site.

Enfin, le rôle de la composition de la végétation sur la diversité des organismes du sol a également été montré dans les différents stades de la succession végétale qui sont dominés par des types fonctionnels de plantes différents (Wardle, 2002).

13.5. CONCLUSION

Les organismes des réseaux trophiques microbiens (RTM), incluant les virus, les archées, les bactéries, les champignons, le phytoplancton, les phytobenthos et les protozoaires, jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, benthiques et terrestres. Il existe cependant des différences fondamentales entre ces différents écosystèmes au niveau du rôle fonctionnel des micro-organismes.

Le fonctionnement des écosystèmes aquatiques pélagiques est largement dépendant de phénomènes d'advection, de mélange vertical ou de stratification de la masse d'eau et de leurs effets induits. Le mode de vie planctonique est le mieux adapté à cet environnement dynamique. En conséquence, les écosystèmes aquatiques pélagiques sont particulièrement originaux puisque les communautés microbiennes assurent la quasi-totalité de la production primaire, constituent l'essentiel de la biomasse présente et forment, ainsi, la base de tous les réseaux trophiques aquatiques.

En lien avec la nature physique des sédiments et des sols, le fonctionnement des RTM benthiques et terrestres est sensiblement différent.

Dans les écosystèmes terrestres, au contraire des milieux aquatiques pélagiques et même s'il existe les mêmes groupes de micro-organismes que dans l'eau, avec une diversité au moins aussi importante, la base fonctionnelle de ces écosystèmes est constituée par les plantes supérieures comme principaux producteurs primaires. De plus, ces dernières exercent, via leur système racinaire, un contrôle important sur la structuration des sols et sur les interactions biophysico-chimiques. Dans ce contexte, les micro-organismes jouent, cependant, un rôle primordial dans les cycles biogéochimiques terrestres et ils interviennent comme des « bioréacteurs », en transformant et en recyclant la matière organique primaire provenant des plantes.

Sur ce dernier point, les sédiments possèdent, selon les cas, des similitudes soit avec les sols, lorsqu'une végétation de phanérogames aquatiques assure l'essentiel de la production primaire, soit avec les systèmes pélagiques lorsque les micro-organismes autotrophes de la surface du sédiment ou ceux provenant par sédimentation de la colonne d'eau représentent l'essentiel des apports en MO.

En raison des caractéristiques biophysiques des sols, à macro-, méso- et micro-échelles, les réseaux

trophiques microbiens terrestres sont généralement appréhendés de manière sensiblement différente et la notion de réseau trophique a beaucoup moins imprégné les études sur les sols que sur les écosystèmes aquatiques. Les processus d'agrégation, en favorisant une structuration tridimensionnelle des facteurs environnementaux, conduisent à une distribution tridimensionnelle des caractéristiques taxonomique et fonctionnelle des micro-organismes. Comme dans les sédiments, cette structuration se traduit par une dissociation partielle dans l'espace des types de micro-organismes.

En outre, la présence d'oxygène sous forme gazeuse dans le sol, associée aux mécanismes d'agrégation, a pour conséquence de favoriser la co-existence à micro-échelle de zones aérobies et anoxiques. Ces micro-gradients d'oxygénation orientent la « colonisation » des agrégats par les micro-organismes en fonction de leur caractère aérobie strict, aérobie-anaérobie ou anaérobie strict. De tels gradients d'oxygénation existent également au voisinage immédiat des racines et affectent la distribution des micro-organismes en fonction de la gamme d'accepteurs d'électrons qu'ils sont capables d'utiliser dans les processus de respiration.

Il est à noter, cependant, que les milieux aquatiques pélagiques ne sont pas, eux non plus, strictement homogènes, notamment en raison de micro-agrégats qui peuvent conduire à la présence, à micro-échelle, de zones anoxiques au sein d'une colonne d'eau globalement aérobie.

Plus généralement, la structure des réseaux trophiques microbiens dans les milieux aquatiques pélagiques, benthiques et terrestres reflète l'adaptation des micro-organismes face aux forçages physiques, chimiques et biologiques de l'environnement. La compréhension des mécanismes responsables de ces adaptations aux conditions fluctuantes de l'environnement constitue un enjeu majeur pour les années à venir.

REMERCIEMENTS

Nous remercions L. Legendre, F. Rassoulzadegan, M. Troussellier, F. Vidussi et les autres membres du CNRS-GDR 2476 « Réseaux Trophiques Aquatiques » pour toutes les discussions enrichissantes que nous avons eues sur la thématique développée dans ce chapitre.

LECTURES COMPLÉMENTAIRES

OUVRAGES GÉNÉRAUX

Bardgett, R.D., Usher, M.B., and Hopkins D.W. (2005) *Biological Diversity and Functions in Soils*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Carpenter, S.R. (1988) *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag, N.Y.

Reid, P.C., Turley, C.M., and Burkill, P.H. (1991) *Protozoa and their role in marine processes*. Springer, New York.

ARTICLES

Aller, R.C., and Aller, J.Y. (1992) Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnol Oceanogr* **37**: 1018-1033.

Amblard, C., Boisson, J.C., Bourdier, G., Fontvieille, D., Gayte, X., and Sime-Ngando, T. (1998) Ecologie microbienne en milieu aquatique : des virus aux protozoaires. *Rev. Sc. Eau, N° Spécial : Les Sciences de l'Eau : Bilan et perspectives*, 145-162.

Amblard, C., Carrias, J.F., Bourdier, G., and Maurin, N. (1995) The microbial loop in a humic lake : seasonal and vertical variations in the structure of the different communities. *Hydrobiologia* **300/301**: 71-84.

Anderson, J.M. (2000) Food web functioning and ecosystem processes. In *Invertebrates as webmasters in ecosystems* (Eds Colemab D.C., and Hendrix P.F., C.A.B. International, Wallunford, UK. Pp. 3-24.

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.

Badejo, M.A., and Tian, G. (1999) Abundance of soil mites under four agroforestry tree species with contrasting litter quality. *Biology and Fertility of Soils* **30**: 107-112.

Bardgett, R.D. (2005) Organism interactions ans soil processes. In *The Biology of Soil, A community and Ecosystem Approach* (Eds M.J. Crawley, C. Little, T.R.E. Southwood, and S. Ulfstrand), Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 57-85.

Bardgett, R.D. (2005) The diversity of life in soil. In *The Biology of Soil, A community and Ecosystem Approach* (eds M.J. Crawley, C. Little, T.R.E. Southwood, and S. Ulfstrand), Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 24-56.

Beare, M.H., Coleman D.C., Crossley, D.A., Hendrix, P.F., and Odum, E.P. (1995) A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and soil* **170**: 5-22.

- Bec, A., Martin-Creuzburg, D., and von Elert, E. (2006) Trophic upgrading of autotrophic picoplankton by the heterotrophic nanoflagellate *Paraphysomonas* sp. *Limnol Oceanogr* **51**: 1699-1707.
- Brown, G.G. (1995) How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity. *Plant and Soil* **170**: 209-231.
- Buffan-Dubau, E., and Carman, K.R. (2000) Diel feeding behavior of meiofauna and their relationships with microalgal resources. *Limnol Oceanogr* **45**: 381-395.
- Carrias, J.F., Amblard, C., and Bourdier, G. (1998) Seasonal dynamics and vertical distribution of planktonic ciliates and their relationship to microbial food resources in the oligomesotrophic lake Pavin. *Archiv für Hydrobiol* **143**: 227-255.
- Colombet, J. (2008) Importance de la variabilité verticale dans un lac méromictique profond : diversité et activité lysogène des communautés virales. Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal, 204 p.
- Curtis, T.P., Sloan, W.T., and Scannel, J.W. (2002) Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **99**: 10494-10499.
- Cushing, D.H. (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plank. Res* **11**: 1-13.
- De Ruiter, P.C., Neutel, A.N., and Moore, J.C. (1995) Energetics, patterns of interactions strengths and stability in real ecosystems. *Science* **269**: 1257-1260.
- De Ruiter, P.C., Neutel, A.N., and Moore, J.C. (1997) Soil foodweb interactions and modelling: In *Fauna in Soil Ecosystems* (ed. G. Benckiser) Dekker, New York, pp. 363-386.
- Degens, B., and Harris, J.A. (2000) Decreases in organic C reserves in soil can reduce the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* **32**: 189-196.
- Delong, E.F. (1992) Archaea in coastal marine environments. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **89** : 5685-5689.
- Dolan, J.R. (1997) *Phosphorus and ammonia excretion by planktonic protists*. *Mar Geol* **139**: 109-122.
- Egerton-Warburton, L., and Allen, E.B. (2000) Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications* **10**: 484-496.
- Filippini, M., Buesing, N., Bettarel, Y., Sime-Ngando, T., and Gessner, M.O. (2006) Infection paradox: high abundance but low impact of freshwater benthic viruses. *Appl Environ Microbiol* **72**: 4893-4898.
- Foissner, W. (1997a) Global soil ciliate (Protozoa : Ciliophora) diversity : a probability-based approach using large sample collections from Africa, Australia and Antarctica. *Biodiversity and Conservation* **5**: 1627-1638.
- Foissner, W. (1997b) Soil ciliates (Protozoa : Ciliophora) from evergreen rain forest of Australia, South America and Costa Rica: diversity and description of new species. *Biology and Fertility of Soils* **25**: 317-339.
- Forterre, P. (2007) *Microbes de l'enfer*. Edition Belin, Paris 250pp.
- Fouilland, É., Gosselin, M., Rivkin, R.B., Vasseur, C., and Mostajir, B. (2007) Nitrogen uptake by heterotrophic bacteria and phytoplankton in Arctic surface waters. *J. of Plankton Res* **29**: 369-376.
- Fuhrmann, J.A. (1999) Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* **399**: 541-548.
- Hedlund, K., Boddy, L., and Preston, C.M. (1991) Mycelial response of the soil fungus, *Mortierella Isabellina*, to grazing by *Onychiurus armatus* (collembolan). *Soil Biology and Biochemistry* **23**: 361-366.
- Hobbie, J.E., Daley, R.J., and Jasper, S. (1977) Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol* **33**: 1225-1228.
- Jardillier, L., Boucher, D., Personnic, S., Jacquet, S., Thenot, A., Sargos, D., Amblard, C., and Debroas, D. (2005) Relative importance of nutrients and mortality factors on prokaryotic community composition in two lakes of different trophic status: Microcosm experiments. *FEMS Microbiol Ecol* **53**: 429-443.
- Kagami, M., De Bruin, A., Ibelings, B.W., and Van Donk, E. (2007) Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton communities and food-web dynamics. *Hydrobiologia* **578**: 113-129.
- Kolber, Z.S., Van Dover, C.L., Niederman, R.A., and Falkowski, P.G. (2000) Bacterial photosynthesis in surface waters of the open ocean. *Nature* **407**: 177-179.
- La Scola B., Audic S., Robert C., Jungang L., de Lamballerie X., Drancourt M., Birtles R., Claverie J.M., Raoult D. (2003) A giant virus in amoebae. *Science* **299**: 2033.
- Laval-Peuto, M., Heinbokel, J.F., Anderson, R., Rassoulzadegan, F., and Sherr B.F. (1986) Role of micro- and nanozooplankton in marine food webs. *Insect Sci. Applic* **7**: 387-395.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin,

- M., Bureau, F., Margerie P., Mora P., and Rossi J.P. (2006) Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* **42**: 3-15.
- Lefèvre, E., Bardot, C., Noël, C., Carrias, J.-F., Viscogliosi, E., Amblard, C., and Sime-Ngando, T. (2007) Unveiling fungal zooflagellates as members of freshwater picoeukaryotes: evidence from a molecular diversity study in a deep meromictic lake. *Environ Microbiol* **9**: 61-71.
- Legendre, L. and Rassoulzadegan, F. (1995) Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia* **41**: 153-172.
- Li, K.W., Subba Rao, D.V., Harrison, G.W., Smith, C.J., Cullen, J.J., Irwin, B., and Platt, T. (1983) Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science* **219**: 292-295.
- Mann, N.H. (2003) Phages of the marine cyanobacterial phytoplankton. *FEMS Microb Rev* **27**: 17-34.
- Mathieu, M., Leflaive, J., Ten-Hage, L., de Wit, R., and Buffan-Dubau, E. (2007) Free-living nematodes affect oxygen turn-over of artificial diatom biofilms. *Aquat Microb Ecol* **49**: 281-291.
- McLean, M.A., and Parkinson, D. (2000) Field evidence of the effects of the epigenic earthworm *Dendrobaena octaedra* on the microfungus community in pine forest floor. *Soil Biology and Biochemistry* **32**: 351-360.
- McQueen, D.J., Johannes, M.R.S., Post, J.R., Steward, T.J., and Lean, D.R.S. (1989). Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol Monogr* **59**: 289-310.
- Middelburg, J.J., Barranguet, C., Boschker, H.T.S., Herman, P.M.J., Moens, T., and Heip, C.H.R. (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: an *in situ* ¹³C labelling study. *Limnol. Oceanogr* **45**: 1224-123.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L.; and Waide, R.B. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* **82**: 2381-2396.
- Moody, S.A., Pearce, T.G., and Dighton, J. (1996) Fates of some fungal spores associated with wheat straw decomposition on passage through the guts of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectoeda longa*. *Soil Biology and Biochemistry* **28**: 533-537.
- Newbould, P. (1982) Biological nitrogen fixation in upland and marginal areas. *Philosophical Transactions of The Royal Society, London B* **296**: 405-417.
- Pomeroy, L.R. (1974) The ocean's food web, a changing paradigm. *BioScience* **24**: 499-504.
- Pomeroy, L.R. (1991) Status and future needs in protozoan ecology. In: Reid, P.C., Turley, C.M., and Burkill, P.H. (Eds), *Protozoa and their role in marine processes*. p. 475-492. Nato Asi series. Springer, New York.
- Renault, P., and Stengel, P. (1994) Modelling oxygen diffusion in aggregated soils: anaerobiosis inside the aggregates. *Soil Sci. Soc. Am. J* **58**: 1017-1023.
- Ruellan, A., and Dosso, M. (1998) *Regard sur le sol* (Foucher et *Aupelf* éditeurs), 192 p.
- Schmidt, O., Curry, J.P., Dyckmans, J., Rota, E., and Scrimgeour, C.M. (2004) Dual stable isotope analysis (delta C-13 and delta N-15) of soil invertebrates and their food source. *Pedobiologia* **48**: 171-180.
- Schulz, H.N., and Jorgensen, B.B. (2001) Big bacteria. *Annu Rev Microbiol* **55**: 105-137.
- Sextone, A.J., Revbesh, N.P., Parkin, T.B., and Tiedje, J.M. (1985) Direct measurement of oxygen profiles and denitrification rates in soil aggregates. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **49**: 645-651.
- Sherr, E.B., and Sherr, B.F. (1988) Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol Oceanogr* **33**: 1225-1227.
- Sieburth, J. Mc.N., Smetacek, V., and Lenz, J. (1978) Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr* **23**: 1256-1263.
- Sime-Ngando, T. (1997). Importance des virus dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques microbiens aquatiques. *Ann. Biol* **36**: 181-210.
- Sime-Ngando, T., Bettarel, Y., Chartogne, C., and Sean, K. (2003) The imprint of wild viruses on freshwater microbial ecology. *Recent Res. Devel. Microbiology* **7**: 481-497.
- Suttle, C.A. (2005) Viruses in the sea. *Nature* **437**: 356-361.
- Suttle, C.A. (2007) Marine viruses – major players in the global ecosystem. *Nature Reviews* **5**: 801-812.
- Swift, M.J., Heal, O.W., and Anderson, J.M. (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, Berkeley.
- Thingstad, T.F. (2000) Element of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacteria viruses in aquatic systems. *Limnol Oceanogr* **45**: 1320-1328.
- Torsvik, V., Ovreas, L., and Thingstad, T.F. (2002) Prokaryotic diversity: magnitude, dynamics and

controlling factors. *Science* **296**: 1064-1066.

Traunspurger, W., Bergtold, M., and Goedkoop, W. (1997) The effects of nematodes on bacterial activity and abundance in a freshwater sediment. *Oecologia* **112**: 118-122.

Verity, P.G. (1991) Feeding in planktonic protozoans – evidence for non-random acquisition of prey. *Journal of Protozoology* **38**: 69-76.

Wardle, D.A. (2002) Linking the aboveground and belowground components. Princeton, Princeton University Press.

Weinbauer, M.G. (2004) Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS microb Rev* **28**: 127-181.

Weinbauer, M.G., and Rassoulzadegan, F. (2004) Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environ Microbiol* **6**: 1-11.

Wetzel, R.G., Rich, P.H., Miller, M.C., and Allen, H.L.

(1972) Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard-water lake. In: Melchiorri-Santolini, U., and Hopton, J.W. (Ed.) Detritus and its role in aquatic ecosystems. *Memoire Inst. Ital. Idrobiol* **29**: 185-243.

Yeates, G.W., Bardgett, R.D., Cook, R., Hobbs, P.J., Bowling, P.J., and Potter, J.F. (1997) Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic managements regimes. *Journal of Applied Ecology* **34**: 453-471.

Yeates, G.W., and Bongers, T. (1999) Nematode biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **74**: 113-135.

Yeates, G.W., Bongers, T., De Groede, R.G.M., Freckman, D.W., and Georgieva, S.S. (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for ecologists. *Journal on Nematology* **25**: 315-331.