

# Virus planctoniques : des tueurs très utiles

Par Stéphan Jacquet\*

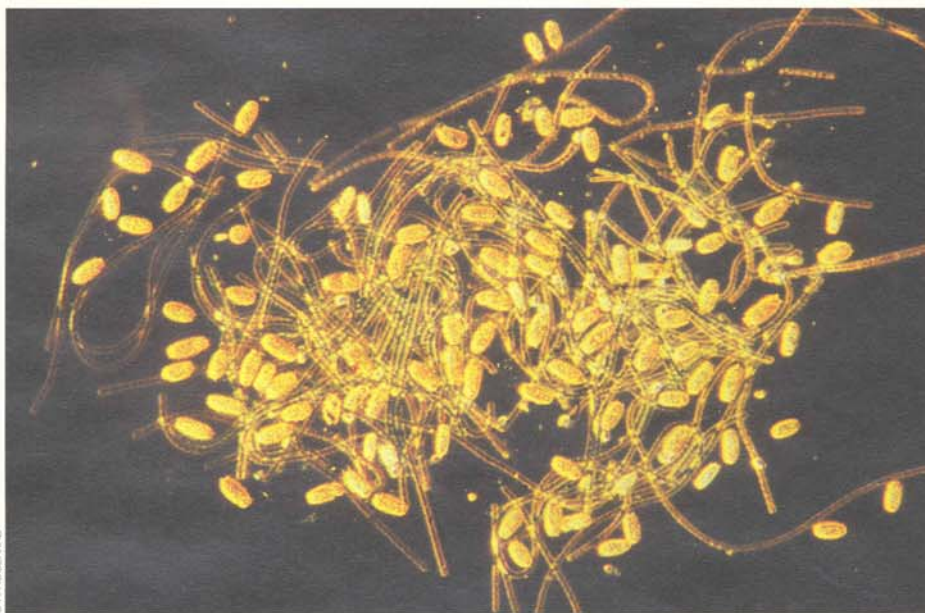
*Les virus marins ou d'eau douce infectent probablement tous les microorganismes aquatiques, dont ils provoquent tôt ou tard la mort. Mais leur action favorise aussi les flux de nutriments entre les organismes, régule la biomasse et la diversité spécifique. Tueurs au premier abord, acteurs bénéfiques au second, qui sont-ils et que font-ils vraiment ?*

rôles sont multiples : agents de mortalité cellulaire, de distribution et de redistribution des nutriments, agents régulateurs de la biodiversité\*, agents susceptibles d'affecter le climat. Bien que les processus d'action de ces virus soient encore très peu connus, tout comme l'influence qu'ont sur eux les conditions environnementales (température, ensoleillement, ultraviolets, limitation et enrichissement en nutriments...), il ne fait aucun doute que les virus sont des acteurs importants dans tous les systèmes aquatiques.

Historiquement, leur importance est apparue à la fin des années 1970, lorsque le rôle clef des bactéries hétérotrophes\* au sein du réseau trophique planctonique marin a commencé

\*À partir du 1<sup>er</sup> septembre 2001 : Station d'hydrobiologie lacustre, Inra, UMR Carrel, 75, avenue de Corzent, BP 511, 74203 Thonon-les-Bains cedex.  
E-mail : jacquet@thonon.inra.fr  
Actuellement en post-doctorat à l'université de Bergen, département de microbiologie, Jahnebakken 5, 5020 Bergen, Norvège  
E-mail : stephan.jacquet@im.uib.no

**P**arasites obligatoires, les virus (du latin suc, venin, poison) sont fort probablement des organismes régressés simplifiés et non des formes primitives de la vie. Ils ne trouvent leur salut qu'en infectant une cellule bien particulière, dite hôte, dont ils utilisent la machinerie pour synthétiser leurs acides nucléiques et de nouvelles particules virales. Biologiquement, les virus sont constitués d'une partie centrale, le virion, consistant en une enveloppe, la coque ou capside, formée de protéines et quelquefois de lipides, qui protège une molécule d'ADN ou d'ARN, simple ou double brin. Il existe une grande quantité de formes de virus et les conditions physico-chimiques de l'environnement cellulaire chez l'organisme parasité jouent un rôle majeur dans les diverses activités virales (voir l'encadré 1). Tout le monde a déjà entendu parler des virus, en raison des fléaux qu'ils représentent pour la santé humaine (grippe, herpès, sida) ou animale (rage, fièvre aphteuse). Mais qu'en est-il des virus aquatiques qui infectent les organismes bactériens et phytoplanctoniques\* ? Entités biologiques les plus petites du milieu aquatique – leur taille varie entre 20 et 200 nanomètres (nm) –, les virus n'en



L'ensemble des cyanobactéries, d'origine marine ou d'eau douce, sont très susceptibles à l'attaque virale (ici, *Cylindrospermum*, souche isolée des rizières des Philippines).

sont pas moins une composante importante des écosystèmes planctoniques (voir le tableau p.58). Leur concentration peut dépasser 10 milliards de particules par litre et leurs

à être reconnu. Il est désormais bien établi qu'une fraction importante du carbone total et du flux de nutriments en milieu aquatique passe par les bactéries hétérotrophes, via la

**Les astérisques renvoient au glossaire, p. 61**

**Les catégories d'organismes aquatiques caractéristiques du plancton**

Taille	Dénomination	Exemples d'organismes
< 0,2 µm	Femtoplankton	Virus
0,2-2 µm	Picoplankton	Bactéries, algues
2-20 µm	Nanoplankton	Algues, protozoaires (flagellés, ciliés), larves de mollusques
20-200 µm	Microplankton	Algues, ciliés, larves de mollusques et de crustacés
200-2000 µm	Mésoplankton	Chaînes d'algues, larves de mollusques, crustacés
> 2 mm	Macroplankton	Larves de poissons, ascidies coloniales
Plusieurs centimètres	Mégaplankton	Poissons, mollusques

consommation de la matière organique dissoute. Très rapidement, les scientifiques se sont rendu compte qu'en dépit de leur grande capacité à dégrader et utiliser la matière organique (et inorganique), ces bactéries conservaient une biomasse relativement constante, alors qu'elles auraient dû atteindre des concentrations phénoménales. L'action de brouteurs efficaces – des protozoaires flagellés\* et ciliés\* – a permis

de comprendre en partie cet état d'équilibre dynamique. L'accumulation de nombreuses données montra clairement, à la fin des années 1980, que d'autres entités biologiques, des virus, pouvaient aussi expliquer la mortalité des bactéries, et donc la régulation de leur abondance. Les années 1990 ont confirmé le rôle des virus dans la mortalité des populations planctoniques, bactériennes et phytoplanktoniques.

Avec des concentrations maximales atteignant 10 à 50 milliards de particules par litre dans les eaux côtières, on pense aujourd'hui que les virus présents parmi le plancton sont essentiellement des bactériophages. Explication : les bactéries sont les microorganismes vivants les plus abondants en milieu aquatique avec, en moyenne, 500 à 2 000 millions de cellules par litre. Comparativement, les organismes phytoplanktoniques sont beaucoup moins concentrés, généralement de l'ordre de 1 à 10 millions de cellules par litre. Pour autant, les virus du phytoplankton existent bel et bien ; une dizaine d'entre eux ont été isolés et sont disponibles en culture dans quelques laboratoires autour de la planète (citons les virus de *Synechococcus* sp., *Micromonas* sp., *Chrysochromulina ericina*, *Chrysocromulina brevisfilum*, *Aureococcus anophagefference*, *Emiliana huxleyi*, *Micromonas pusilla*, *Phaeocystis pouchetti*, *Pyramimonas orientalis*, *Chlorella* sp., *Heterosigma akashiwo* et *Heterocapsa circularisquama*).

**1 - Les modes de reproduction des virus.**

Une fois que le virus s'est accolé à son hôte par diffusion dans le milieu environnant, trois modes de reproduction (1) sont possibles, communément appelés cycles lytique, lysogénique et pseudolytogénique.

Lors d'une infection lytique, le virus injecte son acide nucléique dans la cellule hôte et lui commande de fabriquer de nouveaux virus à partir du matériel de la cellule infectée. Une fois formés, les virus provoquent la lyse de la cellule et sont libérés dans le milieu environnant. Il ne leur reste plus qu'à entrer en contact avec de nouvelles cellules hôtes pour que le cycle recommence. Il est possible, dans le cas d'une infection chronique, que les virus ne détruisent pas la cellule hôte, mais en soient simplement expulsés par extrusion.

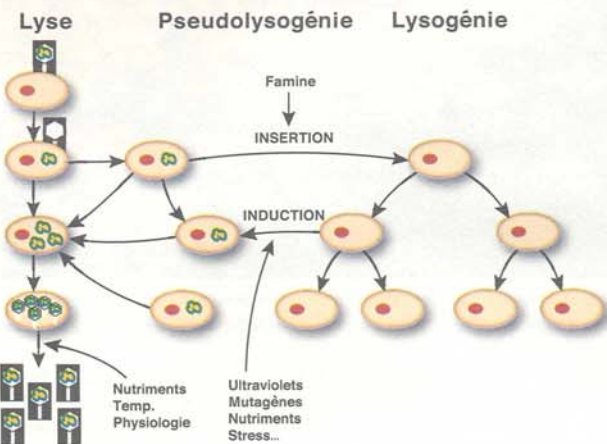
Dans le cas d'un cycle lysogénique, le génome viral s'intègre au génome de la cellule hôte et il se reproduit en même temps que le génome de l'hôte. Il est possible néanmoins qu'en réponse à un stimulus environnemental (comme l'action des UV, d'agents chimiques), le cycle lysogénique se transforme en un cycle lytique.

La pseudolytogénie ressemble à la lysogénie : après infection, le virus peut entrer dans une phase cryptique. Toutefois, et par opposition avec la vraie lysogénie, le génome viral ne s'intègre pas dans le génome de l'hôte, mais reste sous forme libre.

(1) J.H. Paul, G.A. Kellogg (2000) *In: Viral Ecol.* (C.J. Hurst, ed), Academic Press, pp. 211-246.

**> Que font donc ces virus aquatiques ?**

Une particule virale isolée ne fait rien ! Les virus ne possèdent pas de métabolisme propre et leur reproduction est tributaire de la machinerie de la cellule hôte infectée. À l'état libre, ils sont donc dans un état de « dormance » jusqu'à ce qu'ils contactent leur hôte. Et cet état semble pouvoir durer longtemps : certains chercheurs ont montré que des virus planctoniques pouvaient rester infectieux après plus de 100 ans passés dans les sédiments (C. Suttle, travaux non publiés). Une fois l'hôte infecté, l'activité virale provoque, le plus souvent, la lyse des cellules. Notons quand même qu'un autre mode de reproduction, la lysogénie (voir l'encadré 1), a été



clairement démontré en milieu aquatique. Ce que l'on sait beaucoup moins, toutefois, c'est si cette forme d'infection chronique est un fait commun ou plutôt rarissime.

### > Des parasites utiles

Il est donc clairement établi que les virus aquatiques interviennent de manière significative dans la mortalité des bactéries et du phytoplancton. Si l'on part du principe qu'il y a 10 milliards de virus par litre d'eau et, pour une espèce virale donnée, 100 000 virus par litre, la théorie écologique nous enseigne que les virus contenus dans 1 litre peuvent infecter 10 millions d'hôtes différents. Toutefois, tous les virus ne sont sûrement pas infectieux et, de plus, de nombreux mécanismes naturels les détruisent ou les inactivent : ultraviolets, ingestion par certains brouteurs, digestion par des enzymes extracellulaires. Plusieurs études ont montré que l'action virale peut tuer autant de bactéries que l'action des brouteurs protozoaires (entre 6 et 60 % de la mortalité bactérienne serait due aux virus).

De même, si les virus ne sont pas les principaux responsables de la mortalité des cyanobactéries (entre 5 et 10 % en moyenne), ils interviennent très efficacement dans l'arrêt de la prolifération de certaines microalgues eucaryotes, à l'origine des efflorescences ou marées colorées (*blooms*) (1, 2). Dans de nombreuses régions du monde, le plus souvent au printemps, certaines microalgues, potentiellement toxiques de surcroît, se développent en très grand nombre et engendrent, dans certains cas, de réelles catastrophes écologiques, sociales et économiques. Ces efflorescences sont la plupart du temps très localisées dans le temps et, si l'on sait encore peu de choses sur les raisons de leur apparition, leur disparition rapide semble attribuée à l'action des microorganismes et principalement des virus. Quelques travaux ont en effet révélé un grand nombre de cellules infectées et un accroissement significatif du nombre de virus infectieux quand ces *blooms* déclinent (voir l'encadré 2).

Ces virus interviennent à un moment précis, qui est dépendant de la densité atteinte par l'hôte. Connaissant l'action spécifique des virus – ils n'attaquent qu'un seul type de cellule, une espèce voire un clone –, il n'est pas étonnant, dès lors, que soit envisagée, de plus en plus, l'utilisation de ces entités contre les

marées colorées, potentiellement responsables de taux de mortalité élevés chez de nombreux crustacés et poissons à intérêt économique. À quand une expérience à grande échelle où un grand nombre de ces particules, préalablement cultivées et maintenues au laboratoire, seraient versées dans le milieu naturel au moment d'un *bloom* mono-spécifique, à la manière des expériences grandeur nature d'enrichissement en fer réalisées dans le Pacifique équatorial pendant Ironex I et II\* ?

### > Régulateurs de l'alimentation

Tueurs redoutables, au premier abord, mais aussi, on le perçoit maintenant, utiles pour réguler l'abondance des populations bactériennes et phytoplanctoniques, les virus révèlent ainsi un second rôle, celui d'acteurs majeurs dans les cycles biogéochimiques\*. En effet, quand les cellules sont détruites, les débris cellulaires et les virus produits, constitués d'acides nucléiques et de protéines, sont facilement

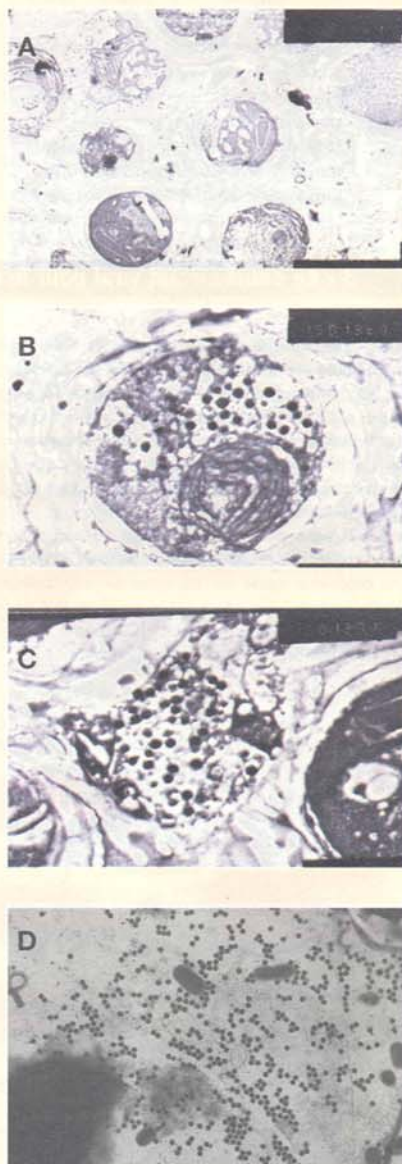
(1) G. Bratbak et al. (1993) *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 93, 39-48.

(2) K. Nagasaki et al. (1995) In : *Harmful marine Algal Blooms* (P. Lasso et al. ed), pp. 639-644.

## 2 - Le cas du coccolithophoride *Emiliana huxleyi*.

L'infection et la lyse d'une cellule phytoplanctonique typique (*Emiliana huxleyi*) ont été suivies au cours du temps dans le milieu naturel. Grâce à la microscopie électronique à transmission, il est possible d'observer très finement des cellules saines (A), une cellule infectée (B), le moment imminent de la libération des virus (C) et les virus dans le milieu à l'état libre, prêts à infecter de nouvelles cellules (D).

La dynamique de croissance de la microalgue a été étudiée par cytométrie de flux, technique qui permet de compter une par une les cellules d'un échantillon en suspension dans un liquide, de discriminer des sous-populations homogènes sur des critères de fluorescence et de taille, et éventuellement de les trier en fonction de leurs propriétés optiques, géométriques et électriques. Cette analyse à haute fréquence a permis d'observer que la production virale a lieu alors que la population hôte est encore en phase de croissance exponentielle ; que la marée colorée est stoppée par l'action lytique des virus ; et qu'une proportion significative de la population survit après la désintégration du *bloom*, en dépit d'un très grand nombre de virus infectieux. Il semble que la mortalité de la population soit due dans 40 à 100 % des cas à l'action virale.



© S. JACQUET

digérables. D'autres produits cellulaires beaucoup plus petits (des monomères, oligomères, polymères, colloïdes riches en carbone, azote, phosphore,...) sont également libérés et peuvent être utilisés par les bactéries comme nourriture. Une boucle virale se forme entre une bactérie qui est infectée puis lysée, et les produits de dégradation qui vont nourrir une nouvelle bactérie (voir l'encadré 3).

Il est clair que cette boucle existant entre les virus et les bactéries prive en partie de nourriture les consommateurs que sont les flagellés\* et les ciliés\*, mais elle permet de maintenir un certain niveau de nourriture dans la couche euphotique\* où abondent les populations bactériennes et surtout phytoplanctoniques qui ont besoin de lumière pour vivre. Inversement, dans les systèmes où l'activité virale est faible, le matériel détritique finit par sédimenter, transportant carbone et éléments nutritifs vers les profondeurs. Ainsi, l'impact de l'activité virale peut être

particulièrement important et bénéfique dans les endroits où les éléments nutritifs sont limités (soit une grande partie de l'océan mondial), permettant au final d'augmenter la biomasse et la productivité dans son ensemble.

> Acteurs de la biodiversité

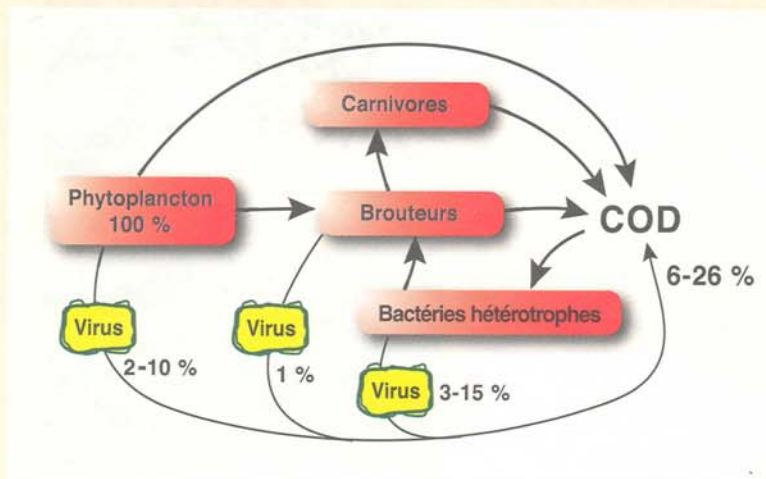
Les virus interviennent fort probablement dans la régulation de la biodiversité\*, influençant ainsi la structure et le fonctionnement des communautés. L'infection virale étant dépendante de la densité des cellules cibles, celles qui sont rares sont moins susceptibles d'être infectées que d'autres, plus communes. Les virus lytiques peuvent seulement augmenter en nombre quand le temps moyen de diffusion d'un hôte à un autre est plus court que le temps moyen nécessaire pour rester infectieux. Ainsi, quand une espèce devient plus dense, elle est plus susceptible d'être infectée par un virus. Cela est d'une grande importance

pour résoudre le célèbre paradoxe d'Hutchinson : comment différentes espèces de plancton peuvent-elles coexister sur un nombre limité de ressources quand la théorie de la compétition prédit qu'il n'y aura qu'un seul vainqueur, ou presque. Bien qu'il existe sûrement plusieurs réponses à la question, l'activité virale est sans doute la plus évidente. En effet, les espèces comptant le plus grand nombre d'individus deviennent particulièrement sujettes à l'infection, alors que les espèces plus rares en sont relativement protégées. Heureusement pour les espèces dominantes, il existe des systèmes de résistance mis en place par les cellules qui permettront à une partie de la population hôte de survivre à l'infection virale. Toutes les cellules ne sont en effet pas sensibles à l'infection virale et c'est sans doute pourquoi on enregistre encore aujourd'hui autant de bactéries, de cellules phytoplanctoniques et de virus différents dans le milieu naturel !

**3 - Le court-circuit viral pour le carbone organique dissous (COD) en milieu marin.**

Les virus détournent le flux de carbone et des nutriments des consommateurs secondaires en détruisant les cellules hôtes et en libérant leur contenu dans le pool de la matière organique dissoute. Celle-ci est alors utilisée comme source nutritive par les bactéries, qui transfèrent une partie de ce matériel dans le réseau trophique. L'action virale piège donc la matière organique dans la boucle microbienne, bloquant son exportation vers les réseaux trophiques supérieurs, d'où le terme de court-circuit. Si l'on s'intéresse plus spécifiquement au carbone (1) (voir la figure ci-contre), le modèle révèle que jusqu'à 26 % du flux du carbone organique passe par les virus, dans l'hypothèse où l'ensemble du carbone considéré est le carbone fixé par photosynthèse et où les pertes par exportation – dues à la sédimentation vers les couches profondes – sont négligeables.

Il est acquis que la lyse cellulaire induite par l'action virale constitue une source potentiellement importante de matière organique et de nutriments dans l'environnement aquatique, et qu'elle semble jouer un rôle majeur sur la structure des communautés. Mais la quantification et la biodisponibilité de ces ressources restent à mesurer. De telles mesures permettront de mieux connaître l'impact des virus marins sur la (re)distribution du carbone et plus généralement de la matière organique dissoute et des nutriments au sein du réseau trophique microbien. Cela devrait permettre de mieux comprendre les processus centraux dans la pompe biologique du carbone océanique (à savoir la production primaire et le flux de carbone au sein des réseaux trophiques) et donc de mieux appréhender le budget total en CO<sub>2</sub>, dont on ne cesse de rappeler l'enjeu depuis quelques années.



Voici quelques questions auxquelles les scientifiques devront répondre : En quelles quantités et à quelle vitesse la biomasse cellulaire est-elle convertie en matière dissoute pendant la lyse cellulaire ? La matière organique et les différents nutriments libérés par la lyse cellulaire sont-ils entièrement disponibles à la production secondaire bactérienne ou bien s'accumulent-ils en partie dans la colonne d'eau ? Quelle est l'influence des facteurs environnementaux (nutriments, lumière, brassage physique) sur la relation entre la lyse cellulaire induite par les virus et la production de matière organique et inorganique ?

(1) S.W. Wilhelm, C.A. Suttle (1999) *Biosciences* 49, 781-788.

## > Régulateurs du climat

Par ailleurs, certains virus interviennent significativement dans la libération d'un gaz, le diméthyl sulfide (DMS) qui joue un rôle potentiel sur le climat. En effet, les émissions de ce gaz, attribuables à de nombreux organismes phytoplanctoniques, contribuent pour une large part à l'entrée du soufre dans l'atmosphère au-dessus des océans. L'oxydation du DMS dans l'atmosphère se traduit par la création de microparticules (type aérosols), influençant le climat global en réfléchissant et absorbant les radiations du soleil et en affectant l'albédo nuageuse. L'effet de la lyse virale sur la libération de DMS a été clairement démontrée (3), mais il reste encore à déterminer l'importance de l'action virale sur le cycle biogéochimique du DMS dans la nature. Quoiqu'il en soit, on a ici un bel exemple de la notion de transfert d'échelle où les plus petites entités biologiques connues révèlent un rôle peut-être crucial sur un phénomène planétaire.

Enfin, les virus jouent sans doute un rôle important dans les transferts génétiques entre organismes. En effet, quand une cellule est lysée, une partie de son génome se retrouve dans le milieu environnant et peut être captée et utilisée comme matériel génétique par un autre organisme. Ce processus est bien connu des biologistes moléculaires et s'appelle la



Les marées colorées (*blooms*), dues à la prolifération de microalgues eucaryotes, peuvent engendrer des catastrophes écologiques. Pour juguler ces efflorescences, on envisage d'utiliser des virus dont l'action est très spécifique (ici, marée verte en Hollande, vue aérienne).

transformation. Un autre processus, la transduction, est également possible : après avoir intégré une partie du génome d'une première cellule hôte infectée, le virus injecte ce matériel génétique dans un nouvel hôte. Bien que l'étendue de ces deux méca-

nismes en milieu aquatique soit quasiment inconnue à ce jour, ils pourraient permettre d'homogénéiser les gènes au sein d'une population hôte, et influencer de ce fait sur l'évolution des organismes sur une plus grande échelle de temps.

(3) G. Malin et al. (1998) *Limnol. Oceanogr.* 43, 1389-1393.

## Glossaire

**Bactéries hétérotrophes** : incapables de générer la matière organique à partir de substances minérales, elles dépendent de molécules organiques déjà synthétisées (par opposition aux bactéries autotrophes).

**Bactériophage ou phage** : virus infectant spécifiquement les bactéries.

**Biodiversité** : désigne le nombre d'espèces vivantes sur la biosphère (diversité écologique, diversité spécifique et variabilité génétique).

**Boucle microbienne (*microbial loop* ou *microbial food web*)** : caractérise les microorganismes liés par des relations trophiques complexes (prédation, compétition,...).

**Ciliés** : organismes unicellulaires du phylum des protistes Ciliophora, se déplaçant au moyen de cils.

**Couche (zone) euphotique** : zone comprise entre la surface et la profondeur où la lumière est encore suffisante pour que se déroule un processus photosynthétique effectif. Traditionnellement, cette profondeur est fixée à celle recevant 1 % de l'irradiance de surface. Cependant, la photosynthèse peut se dérouler à des intensités plus faibles (jusqu'à 0,1 % de l'intensité lumineuse de surface).

**Cyanobactéries** : procaryotes photosynthétiques reconnus aujourd'hui comme les organismes les plus

vieux, les plus ubiquistes et les plus abondants de la biosphère (ou algues bleues, ou cyanophycées).

**Cycle biogéochimique** : cycle des éléments au sein des organismes et du milieu physique.

**Flagellés** : eucaryotes unicellulaires qui se déplacent au moyen d'un ou plusieurs flagelles, c'est-à-dire de longs appendices en forme de fouet.

**Ironex I et II** : deux expériences ont été menées dans le Pacifique équatorial, consistant à ensemencher une parcelle de l'océan en fer pour observer quel effet ce dernier avait sur la croissance des organismes planctoniques (bactériens et phy-

toplanctoniques). Le fer, enregistré en très petite quantité, a été suggéré comme étant le facteur limitant la croissance des organismes autotrophes. La preuve en a été donnée au moyen de ces expériences grandeur nature. (J.H. Martin et al. [1994] *Nature* 371, 123-129 - K.H. Coale et al. (1996) *Nature* 383, 495-501).

**Plancton** : organismes marins ou d'eau douce, animal (zooplancton) ou végétal (**phytoplancton**), flottant librement et qui pour la plupart se déplacent passivement avec les courants. Le phytoplancton est donc l'ensemble des organismes photosynthétiques eucaryotes et cyanobactériens.

## Pour en savoir plus

J.A. Furhman (1999) *Nature* 399, 541-548.

C.A. Suttle (2000) In : *The ecology of cyanobacteria* (B.A. Whitton, M. Potts, eds) Academic Press, pp. 563-589.

C.A. Suttle (2000) In : *Viral Ecol.* (C.J. Hurst, ed) Academic Press, pp. 247-296.

K.E. Wommack, R.R. Colwell (2000) *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64, 69-114.