

UTILISATION PAR LA FLORE HÉTÉROTROPHE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE NATURELLE DANS L'EAU DE MER

A. HERBLAND

ORSTOM, Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan, Côte d'Ivoire

Abstract: The utilization by natural heterotrophic microflora of intra- and extracellular products of tropical phytoplankton population has been followed. The incorporation of these substrates is maximum within 24-36 h and then decreases slowly. The efficiency of biosynthesis upon natural organic substrates is low, and its result is an important mineralization by CO₂ production in a few days.

The importance of extracellular products which are refractory to bacterial degradation seems to be about 25 %. The respective rôles of bacteria and zooplankton in regeneration processes are discussed.

Résumé: La réutilisation par la flore hétérotrophe des produits d'excrétion et cellulaires d'une population naturelle de phytoplancton a été suivie.

L'assimilation de ces composés est maximum en 24-36 h, et décroît lentement. La dégradation en CO₂ est importante: 60 à 80 % des composés utilisés pendant la phase de croissance, et plus de 90 % après 7 jours. Plus de 25 % des produits d'excrétion du phytoplancton sont réfractaires à une dégradation rapide.

L'importance respective des bactéries et du zooplancton dans la régénération minérale est discutée.

INTRODUCTION

S'il paraît désormais acquis qu'une grande fraction de la matière organique particulaire (MOP) et de la matière organique dissoute (MOD) est reminéralisée dans les eaux de surface, on connaît encore mal la vitesse de cette reminéralisation par voie bactérienne et l'importance de ce recyclage pour la production de régénération (concept de Dugdale, 1967).

Les principales origines de la MOD dans les zones océaniques du large résident dans les processus d'excrétion du phytoplancton et du zooplancton et dans les processus de dégradation après leur mort, de ces mêmes organismes. Mais étant donné l'importance de la biomasse et du métabolisme phytoplanctoniques par rapport à ceux du zooplancton, il est probable que la MOD tire son origine essentiellement de l'activité (excrétion) et de la biomasse (dégradation) végétales.

L'excrétion organique du phytoplancton marin dans les conditions naturelles a été démontrée par plusieurs auteurs (Antia *et al.*, 1963; Hellebust, 1967; Horne, Fogg & Eagle, 1969; Anderson & Zeutschel, 1970; Thomas, 1971; Samuel, Shah & Fogg, 1971; Chung il Choi, 1972; Gieskes, 1972; Ignatiades, 1973). Son importance par rapport à l'assimilation totale du CO₂ est très variable: entre 1 et 50 %, mais dans les zones productives, elle aurait une valeur moyenne de 15 à 20 % (Hellebust,

1965; Eppley & Sloan, 1965). Cela pourrait représenter une source importante de nourriture pour les bactéries hétérotrophes.

Cet article décrit une série d'expériences mettant en évidence la vitesse et l'importance de l'utilisation par les bactéries hétérotrophes du milieu, des produits d'excrétion

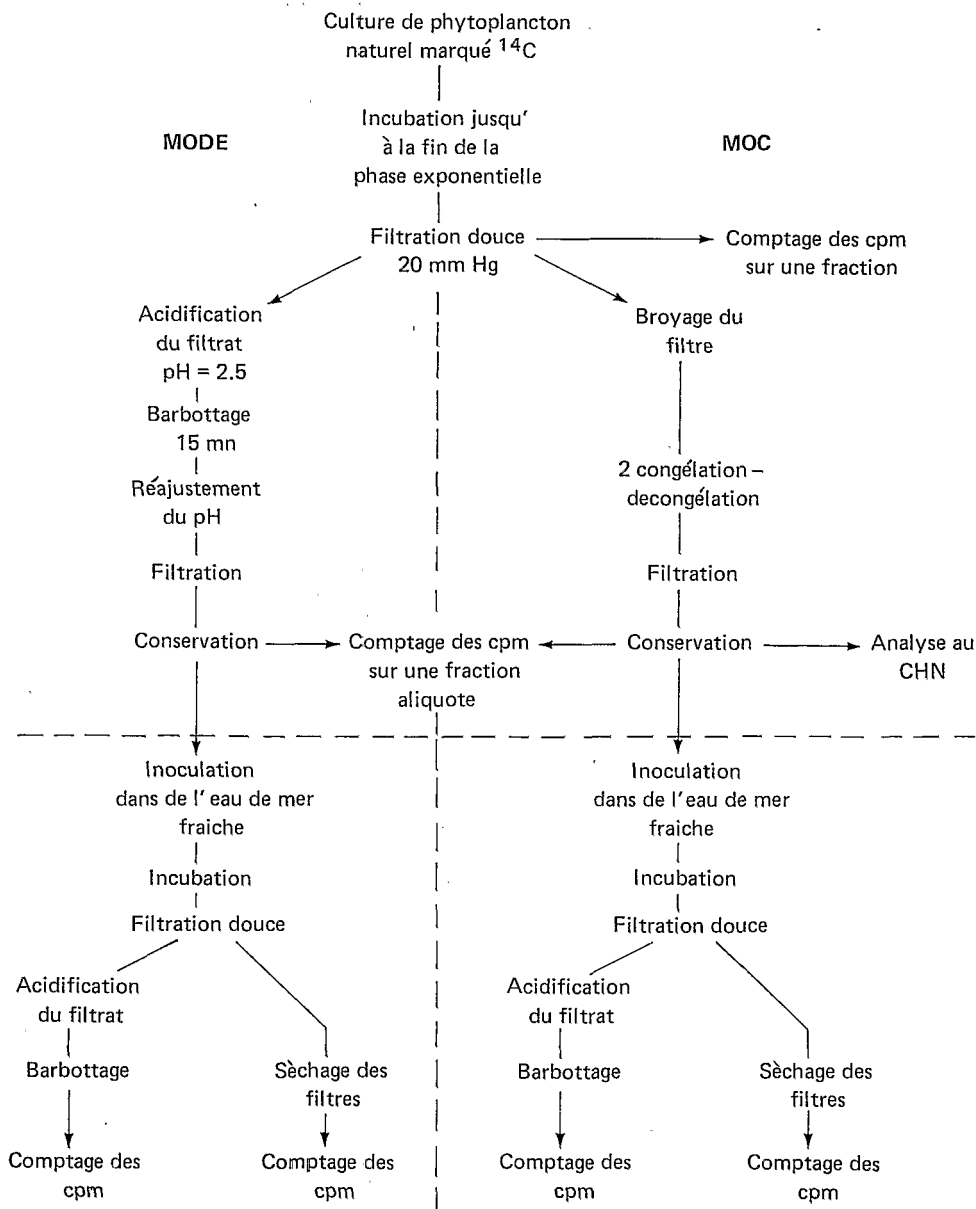


Fig. 1. Organigramme des opérations effectuées pour la mise en évidence de la réutilisation par la microflore hétérotrophe, des produits cellulaires et d'excrétion du phytoplancton.

et de dégradation d'une population naturelle de phytoplancton d'une eau tropicale côtière.

MÉTHODES

Le principe de la méthode est le suivant: Un broyat filtré de culture d'une population naturelle de phytoplancton d'une part, et ses produits d'excrétion d'autre part, marqués au ^{14}C , sont inoculés dans de l'eau de mer fraîchement prélevée. L'incorporation par la flore bactérienne des éléments marqués est suivie pendant plusieurs jours (Fig. 1).

Une culture de phytoplancton a été réalisée à partir d'eau côtière d'Abidjan: 50 ml d'eau de surface, tamisée sur $200\ \mu\text{m}$ ont été inoculés dans 500 ml d'eau profonde (250 m) filtrée. De l'EDTA a été ajouté à la concentration de $2 \cdot 10^{-6}$ mole/l pour écourter la phase de latence de la croissance (Barber, 1973). La solution de $^{14}\text{CO}_3\text{HN}_a$ (CEA, France) utilisée avait une activité spécifique de 58.7 mCi/mM; 12 μCi en solution dans un millilitre d'eau de mer filtrée ont été introduits dans la culture au début de l'incubation. A la fin de la phase exponentielle, la culture a été filtrée sur filtre en fibre de verre avec une dépression de 20 mm Hg.

PRÉPARATION DES SUBSTRATS NATURELS MARQUÉS

Produits d'excrétion

Pour chasser le carbonate marqué introduit le filtrat de la culture de phytoplancton a été acidifié avec 4 ml de 0.5 N HCl, ce qui correspond à un pH voisin de 2.5. De l'air a été envoyé sous pression à travers un verre fritté dans le filtrat pendant 15 min. Le pH a été réajusté à 7.80 avec 0.1 N NaOH et la salinité à 35,5 ‰ avec de l'eau distillée. Cette solution a été filtrée à nouveau sur filtre Gelmann et conservée à 4 °C pendant une nuit dans un flacon stérile, entièrement en verre. La radioactivité résiduelle correspond aux produits d'excrétion marqués de la culture de phytoplancton. On appellera cette matière organique MODE (matière organique dissoute excrétée).

Produits cellulaires

Le filtre retenant les cellules a été broyé avec un broyeur de Potter, dans 6 ml d'eau distillée pour favoriser l'éclatement des cellules. Le broyat a été congelé puis décongelé deux fois successivement, complété à 10 ml avec de l'eau distillée, filtré sur filtre Gelmann et enfin conservé à $-20\ ^\circ\text{C}$. On appellera MOC (matière organique cellulaire) la radioactivité contenue dans ce broyat.

Pour avoir une idée de la quantité de carbone contenue dans le broyat, 5 fois 0.05 ml ont été analysés avec un analyseur CHN (Hewlett Packard). Les résultats montrent que la quantité de carbone est voisine de $3.15\ \mu\text{g}/0.05\ \text{ml}$ (CV = 14.5 %).

RÉUTILISATION DES SUBSTRATS NATURELS MARQUÉS

Produits d'excrétion

La réutilisation par la flore hétérotrophe de la MODE a été suivie de la façon suivante: dans des flacons stériles de 35 ml, 10 ml d'eau de mer côtière fraîchement prélevée, et 10 ml de filtrat ont été mélangés. La radioactivité introduite sous forme de MODE était de 16,771 cpm (CV = 1,31 %). L'incubation a eu lieu à l'obscurité et à température constante (24 °C); à des intervalles de temps appropriés, trois flacons étaient filtrés simultanément sur filtre Gelmann avec une dépression de filtration inférieure à 20 mm Hg. Les filtres ont été rincés avec quelques millilitres d'eau de mer filtrée, puis séchés à l'étuve pendant quelques heures à 60 °C et conservés à -20 °C dans des fioles à scintillation. Le comptage de la radioactivité a été réalisé avec un spectromètre à scintillation liquide (Intertechnique SL 30), en utilisant un liquide scintillant classique (Toluène 1 l, PPO 5 g, POPOP 0.1 g) à raison de 6 ml par fiole. Les comptages ont été faits quelques heures après l'adjonction du liquide scintillant pour permettre une bonne incorporation du liquide dans les filtres. Des témoins où toute activité biologique avait été supprimée par l'adjonction de 0.5 ml de formol à 20 % ont été traités exactement de la même façon. Pour savoir quelle fraction de la MODE initiale a été consommée, les deux dernières séries d'échantillons ont été acidifiés après la filtration, puis 'bullés' pendant 15 min afin de chasser le CO₂ produit par respiration pendant l'incubation. La radioactivité résiduelle a été mesurée sur 8 ml de filtrat, avec 8 ml d'Instagel (Packard).

Produits cellulaires

La réutilisation par la flore hétérotrophe naturelle de la MOC a été suivie de la façon suivante: dans des flacons stériles de 35 ml, 20 ml d'eau de mer fraîchement prélevés ont été répartis. Chaque échantillon a reçu 0.2 ml de la solution extrait contenant la MOC, soit en moyenne 12.6 µgC. La quantité de radioactivité initiale a été évaluée à 21,325 cpm (CV = 2,1 %). L'incubation a eu lieu à l'obscurité et à la température de la pièce (24 °C). La filtration et le comptage de la radioactivité ont été faits de la même façon que celle décrite plus haut. Dès le début de l'expérience, le filtrat a été acidifié et "bullé" afin de déterminer la MOC restante et par différence avec la MOC initiale, celle qui a été respirée. Comme dans l'expérience précédente, des témoins ont été conduits exactement de la même façon.

RÉSULTATS

RÉUTILISATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DISSOUE EXCRETÉE (MODE)

Expérience 1

La radioactivité recueillie sur les filtres des échantillons témoins est faible, mais cependant différente du bruit de fond du compteur (Tableau I). Cette radioactivité

TABLEAU I

Expérience 1: évolution des témoins où toute activité biologique avait été supprimée: radioactivité initialement introduite, 16,771 cpm; CV = 1.31 %.

No	Date	Heure	Radioactivité sur les filtres (cpm)	Radioactivité de la MODE résiduelle (cpm)	Bruit de fond du compteur (cpm)
T ₁	29.viii.74	16.15	652	—	92
T ₂	2. ix.74	16.10	632	15,477	95
T ₃	5. ix.74	16.15	513	15,761	98

doit représenter à la fois l'absorption par le filtre de la radioactivité soluble, mais surtout, étant donné la faible radioactivité introduite (16,771 cpm), celle des petits débris cellulaires marqués, que deux filtrations successives n'ont pas réussi à éliminer. L'incorporation par la flore hétérotrophe de la MODE semble très rapide, puisqu'elle atteint un maximum en 24 h. Cette incorporation représente 19.5 % de la MODE initiale (Fig. 2). Il y a ensuite une décroissance plus lente et régulière qui tend vers zéro (1 % après 9 jours).

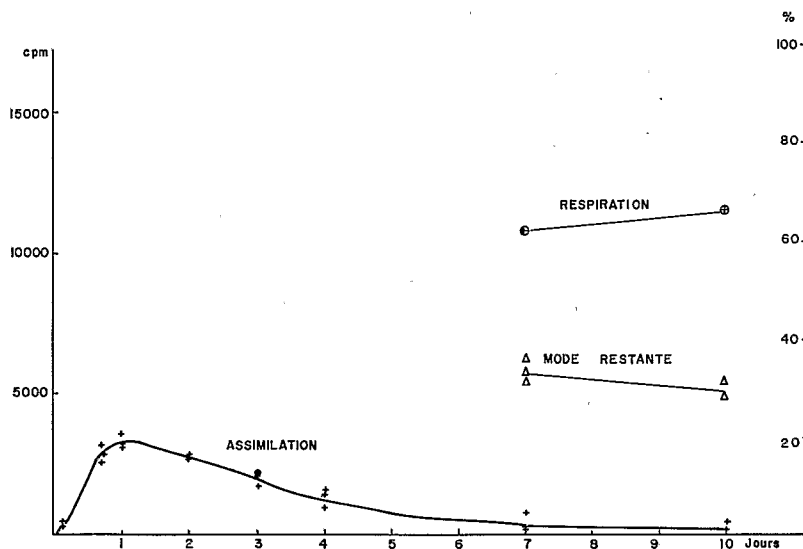


Fig. 2. Réutilisation par la microflore hétérotrophe des produits d'excrétion du phytoplancton (MODE): expérience 1 montrant l'évolution dans le temps de la fraction assimilée de la MODE.

Après 9 jours, il ne reste plus que 30.4 % de la MODE initiale – la quasi totalité de la MODE disparue a été transformée en CO₂ (98.5 %). En revanche, dans les échantillons témoins, la quantité de MODE n'a pratiquement pas changé: 15,620 cpm contre 16,771 au début. Si l'on ajoute à cette valeur les 600 cpm retenus sur les filtres on

trouve seulement 3 % de la radioactivité initiale perdue sous forme de CO_2 . Etant donné le degré de précision de nos mesures, cette différence ne peut être considérée comme significative. L'oxydation chimique dans les témoins est donc négligeable; si l'on suppose un comportement identique dans les échantillons, cela veut dire que la MODE disparue a été transformée en CO_2 par oxydation bactérienne uniquement.

Il faut remarquer qu'entre les deux derniers prélèvements (3 jours de délai), la diminution de la MODE est encore de 567 cpm en moyenne. Donc, parallèlement à l'autolyse et à la respiration bactériennes, de la MODE nouvelle continue à être utilisée. L'expérience n'a pas duré assez longtemps pour connaître la fraction de MODE réfractaire à la dégradation.

TABLEAU II

Expérience 1a: évolution des témoins (T_1 et T_2) où toute activité avait été supprimée: comparaison avec un échantillon filtré au temps zéro (0): radioactivité initialement introduite, 15,403 cpm; CV = 1.43 %.

No	Date	Heure	Radioactivité sur les filtres		MODE restante		Bruit de fond du compteur cpm
			cpm	\bar{x}	cpm	\bar{x}	
0	9.ix.74	14.30	1292	1290.5	13,121	13,829	103
			1289		14,401		
			2119		13,966		
T_1	11.ix.74	17.00	1130	—	13,272	—	95
T_2	16.ix.74	08.00	738	—	13,566	—	98

Expérience 1a

Afin de confirmer le phénomène, une deuxième expérience en tous points semblables a été réalisée. Dès le début, la MODE restante a été mesurée afin d'avoir une idée de la cinétique de son utilisation.

En plus des témoins, une filtration a été effectuée au temps zéro, pour avoir une valeur initiale de la quantité de radioactivité retenue sur le filtre par processus physique et de la radioactivité initiale utilisable. La radioactivité retenue sur les filtres au temps zéro est importante et irrégulière (Tableau II), ce qui nuit à la précision des résultats, surtout pour les faibles valeurs en fin d'incubation. Le nombre de cpm des filtres témoins, comme pour l'expérience précédente, diminue avec le temps; cette baisse semble prouver que les fortes valeurs sont dues à des particules qui s'autolysent progressivement. S'il s'agissait d'une autoabsorption de MOD marquée, la valeur ne devrait pas diminuer puisque la MODE dans les témoins reste constante.

Comme dans l'expérience précédente, la valeur de l'incorporation de la MODE est maximum en 24 h (Fig. 3). La fraction assimilée au moment du maximum représente 17.8 % contre 19.5 % dans la première expérience. En fin d'incubation, 35 % de la MODE n'a pas encore été utilisée. La fraction reminéralisée est de nouveau très

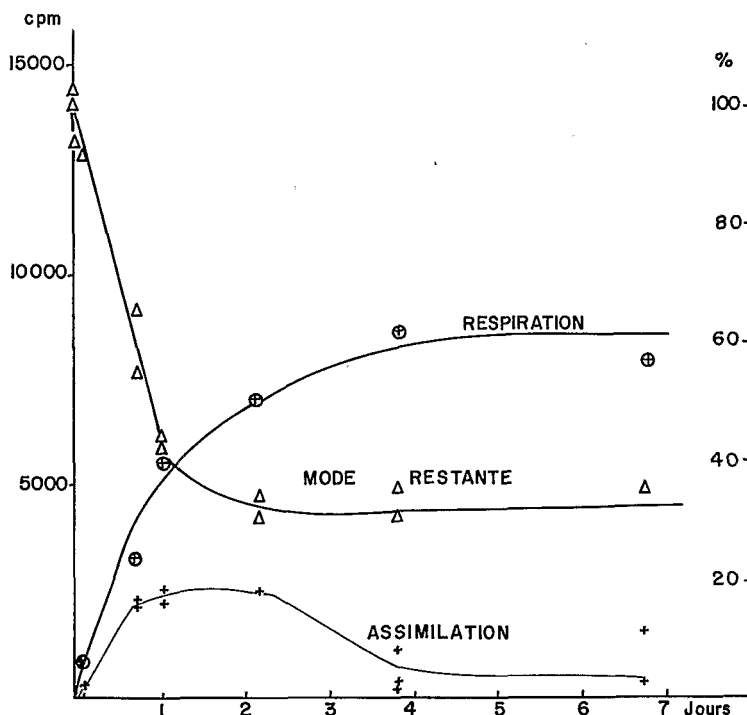


Fig. 3. Réutilisation par la microflore hétérotrophe des produits d'excrétion du phytoplancton (MODE): expérience 1a, montrant l'évolution dans le temps des fractions assimilées, respirées et réfractaires de la MODE.

importante puisqu'en 7 jours 60 % de la MODE initiale a été transformée en CO_2 , c'est à dire 92 % de la MODE utilisée. Pendant la phase de croissance (prélèvements 2 et 3) la partie assimilée représente 38.9 % (valeur moyenne) de la MODE utilisée, c'est à dire que l'efficacité de biosynthèse des cellules bactériennes à partir des produits d'excrétion du phytoplancton est approximativement de $\frac{1}{3}$.

RÉUTILISATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE CELLULAIRE (MOC)

Expérience

La radioactivité recueillie sur les filtres des échantillons témoins est toujours faible. Elle semble encore diminuer avec le temps (Tableau III), tandis que la MOC résiduelle demeure constante. L'ensemble des résultats concernant la réutilisation de la MOC est exprimé sur la Fig. 4. La fraction assimilée passe par un maximum environ 30 h après le début de l'incubation et correspond à 16.4 % de la radioactivité initiale. Comme pour la MODE, il y a ensuite une décroissance lente et régulière: 13 jours après le début de l'expérience, la fraction particulière ne représente plus que 1.1 % de

TABLEAU III

Expérience 2: évolution des témoins où toute activité biologique avait été supprimée: radioactivité initialement introduite, 21,325 cpm; CV = 2.10 %.

No	Date	Heure	Radioactivité sur les filtres (cpm)	MOC restante (cpm)	Bruit de fond du compteur (cpm)
T ₁	3.ix.74	14.30	457	19,600	98
T ₂	5.ix.74	17.09	311	18,622	85
T ₃	12.ix.74	17.30	287	19,331	92

la MOC initiale. A la fin de l'expérience, 89.3 % de la MOC initiale a été minéralisée sous forme de CO₂ et il n'en reste plus que 9.6 %. Comme précédemment, par différence entre la matière organique initialement présente et la somme fraction assimilée + MOC résiduelle, on obtient la fraction respirée pour les besoins énergétiques. Pendant la phase de croissance (prélèvements 2 et 3) la fraction assimilée ne représente respectivement que 20.0 et 20.7 % de la MOC utilisée. Ainsi les bactéries ont consommé les produits cellulaires du phytoplancton avec une efficacité voisine de $\frac{1}{5}$.

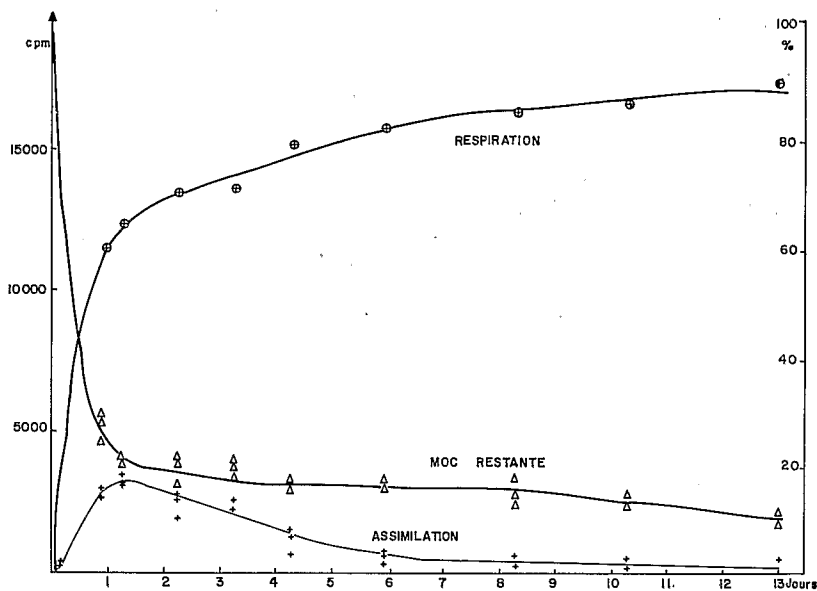


Fig. 4. Réutilisation par la microflore hétérotrophe des produits cellulaires du phytoplancton (MOC): expérience 2, montrant l'évolution dans le temps des fractions assimilées respirées, et réfractaires de la MOC.

DISCUSSION

INFLUENCE DES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

La réutilisation par la flore hétérotrophe naturelle de la matière organique issue du phytoplancton est très rapide, puisque dans nos trois expériences, le maximum d'incorporation est atteint entre 24 et 30 h. Il se peut que les conditions expérimentales favorisent un tel développement, ce qui donnerait alors peu de valeur à ces résultats puisqu'inaapplicables aux conditions naturelles. Trois facteurs sont à considérer.

Le volume des échantillons

Il est faible (entre 20 et 60 ml) et le rapport surface/volume est grand, ce qui permet une fixation de la flore bactérienne sur les parois et sa multiplication rapide (ZoBell & Anderson, 1936). C'est un facteur qui intervient dans toutes les expériences *in vitro* (production primaire; respiration, excrétion et grazing du zooplancton). Sheldon, Sutcliffe & Prakash (1973) ont montré que la croissance des particules (essentiellement du phytoplancton) était une fonction inverse de la taille des échantillons, et que dans les flacons de 20 l aucune croissance n'était détectable, parce qu'équilibrée par une consommation simultanée. C'est un facteur qui ne peut être évité et qui n'est donc pas spécifique à nos expériences.

La concentration des substrats marqués

Si elle est trop différente de celle des milieux naturels, la cinétique d'utilisation de la MODE sera modifiée. Dans le cas de l'utilisation des produits cellulaires (MOC) des mesures directes de carbone à l'analyseur CHN ont montré que la quantité de carbone introduite dans chaque échantillon était de 12,6 μg , soit une concentration de 630 $\mu\text{g/l}$. Dans le cas de la réutilisation des produits excrétés (MODE) des mesures de l'excrétion organique ont montré que la culture de phytoplancton avait excrété 1,073 $\mu\text{gC/l}$ au stade où elle avait été filtrée. La teneur en MODE dans les échantillons au début de l'expérience était donc voisine de 500 $\mu\text{gC/l}$ puisque le volume de l'eau de mer était le même que celui du filtrat.

Il apparaît donc que dans aucune des expériences la teneur en MOD n'était excessive puisque dans les eaux de surface côtières, la concentration en MOD atteint souvent 1 mg C/l (Menzel, 1967; Menzel & Ryther, 1971).

La nature des substrats marqués

Dans le cas de l'utilisation des produits d'excrétion, on peut penser que la nature des composés radioactifs est un fidèle reflet des composés réellement excrétés par des cellules en bonne état, ou libérés de façon passive par des cellules à demi dégénérées. Il se pourrait en fait que ce soit le deuxième cas, qui dans la nature soit le principal responsable de la formation de la MOD. Dans notre culture de phytoplanc-

ton, si l'on fait exception des deux premières journées où la quantité excrétée était trop faible pour être précisément déterminée, le rapport excrétion/excrétion + assimilation augmentait avec le temps, particulièrement à la fin de la phase exponentielle. Ce phénomène a déjà été mis en évidence par différents auteurs (Guillard & Wangersky, 1958; Kuenzler, 1970; Sharp, 1972; Herbland & Voituriez, 1974). Dans la plupart des cas il ne s'agirait donc pas d'une 'excrétion vitale', mais d'une lyse des cellules devenues fragiles faute de conditions de croissance satisfaisantes. Dans les deux expériences et à la part de MODE non utilisée par la flore hétérotrophe est à peu près la même: 30 % en 9 jours pour la première, 35 % en 7 jours pour la seconde; il est probable que la MODE résiduelle est de plus en plus réfractaire à la dégradation.

Dans le cas de l'utilisation des produits cellulaires (MOC) le mode d'extraction des composés organiques (broyage par de la fibre de verre et 2 congélations-décongélation successives) est un traitement partiel, parce qu'une partie seulement des composés passe en solution. Cette fraction soluble a été déterminée de deux façons. 1) Par différence entre la radioactivité des particules d'une fraction aliquote de la culture de phytoplancton au moment de la filtration, et celle d'une fraction du broyat; cette méthode indique que 52 % des composés radioactifs sont passés en solution. 2) Par différence entre la production primaire particulaire calculée par la méthode au ^{14}C (en supposant une biomasse nulle au début de l'incubation) et la mesure directe du carbone dans le broyat par l'analyseur CHN. Cette méthode indique que 48 % des composés radioactifs sont passés en solution.

Il n'y aurait donc qu'environ 50 % des produits cellulaires extraits. Il est probable que les composés les plus solubles sont aussi les plus facilement dégradables par les bactéries. Cette hypothèse se trouve confirmée par la valeur du taux d'utilisation de la MOC. En 9 jours il n'y a plus que 14.4 % de la MOC initiale (soit deux fois moins que de MODE) et en 13 jours, cette fraction n'est plus que de 9.6 %.

En conclusion, on peut avancer que la réutilisation par la flore hétérotrophe naturelle des produits excrétés par le phytoplancton semble rapide (le maximum étant atteint en 24 h) et partielle (il en reste 30 à 35 % après une semaine). Etant donné la pente de la courbe, il est probable que la fraction de MODE réfractaire à la dégradation soit de 25 % au minimum. En revanche, il est difficile de conclure pour la réutilisation des produits cellulaires. Le procédé d'extraction, trop imparfait, empêche de préciser le taux exact de réutilisation. On peut toutefois dire qu'au minimum, 50 % des composés cellulaires sont réutilisés en deux semaines. Il semble difficile de réaliser une expérience qui permette de se rapprocher davantage des conditions naturelles, car la croissance bactérienne se fait au détriment de la solubilisation du phytoplancton. Il est impossible de séparer, tout au moins par filtration, la fraction qui se crée de celle qui se détruit.

IMPORTANCE DE LA RÉMINÉRALISATION BACTÉRIENNE COMPARÉE AUX AUTRES PROCESSUS

Il semblerait, au vu de nos résultats, que l'activité bactérienne soit un processus particulièrement efficace de régénération. Or Johannes (1968) a avancé de nombreux

arguments pour démontrer que les bactéries avaient un rôle mineur dans la régénération des sels nutritifs. Il attribuait ce rôle principalement au zooplancton (*sensu lato*), aux processus d'autolyse et, il affirmait que la présence de bactéries n'est pas le signe d'une minéralisation, mais au contraire d'une mise en particules de la MOD, par assimilation bactérienne.

Il est vrai que le zooplancton rejette pendant sa vie de nombreuses fois sa propre masse de sels nutritifs, et que par conséquent l'excrétion est écologiquement beaucoup plus importante que la dégradation. Mais l'excrétion du zooplancton est autant organique que minérale (Pomeroy, Mathews & Min, 1963; Satomi & Pomeroy, 1965; Johannes & Webb, 1965; Webb & Johannes, 1967; Le Borgne, 1973) et Mayzaud (1973) a montré que les bactéries réutilisaient rapidement la MOD excrétée, pouvant même entraîner une sur-estimation de l'excrétion minérale et une sous-estimation de l'excrétion organique dans les expériences. Les processus d'autolyse interviennent également, mais une autolyse n'est pas une oxydation. Dans nos échantillons témoins, les particules s'autolysent, mais la quantité de MOD demeure constante (Tableaux II et III) et aucune réminéralisation n'est intervenue. L'assimilation des composés dissous ne peut se faire avec un rendement de 100 %. Il y a nécessairement excrétion des déchets du catabolisme, la respiration étant un cas particulier de l'excrétion du carbone. Sorokin (1970), en utilisant des hydrolysats de *Chlorella* marqués au ^{14}C trouve qu'en moyenne 45 % des produits d'hydrolyse sont assimilés, pendant la phase de croissance, tandis que 55 % sont respirés. Williams (1970) avec du glucose ^{14}C et un mélange d'acides aminés trouve une efficacité de 67 et 78 % respectivement. Hobbie & Crawford (1969) ont montré que sur 19 composés organiques marqués la fraction respirée variait entre 60 % (acide aspartique) et 8 % (arginine), avec de nombreux cas compris entre 25 et 30 %, soit une efficacité d'assimilation de 70 à 75 %. Parsons & Seki (1970) sur des milieux peptonés trouvent une efficacité de 30 %, après 2 jours de croissance. Nous avons trouvé une efficacité comprise entre 20 et 40 % pendant la phase de croissance. Les composés naturels ou complexes seraient donc consommés avec une efficacité inférieure à celle des acides aminés libres ou du glucose. La réminéralisation du carbone organique naturel par les bactéries apparaît donc comme la principale manifestation quantitative de leur croissance. Il est logique de penser que le phénomène est identique pour l'azote et le phosphore.

Il est pour l'instant impossible de déterminer la part respective du zooplancton *sensu lato* et de la flore bactérienne hétérotrophe dans les processus de régénération. Nos expériences auraient tendance à montrer que les bactéries peuvent rivaliser de vitesse avec le zooplancton dès lors qu'elles ont les composés organiques à leur disposition. L'importance de la régénération bactérienne par rapport à celle du zooplancton doit être plus fonction de l'intensité de l'excrétion du phytoplancton ou de sa mortalité naturelle que de la capacité propre des bactéries à se multiplier et à minéraliser la matière organique produite. Si, comme l'écrit Johannes (1968), les écosystèmes aquatiques sont essentiellement caractérisés par des "grazing food chains", avec de faible mortalité naturelle par opposition aux écosystèmes terrestres

où les "detritus food chains" prédominent, il n'en demeure pas moins qu'à tous les niveaux des détritiques sont produits et consommés partiellement, mais très rapidement par la microflore hétérotrophe dans les eaux superficielles.

A l'appui de cette dernière thèse, Menzel & Goering (1966) et Barber (1968) ont montré que la MOD et la MOP des eaux profondes étaient réfractaires à la dégradation hétérotrophe, et que par conséquent, tout ce qui était dégradable l'avait été dans les eaux superficielles.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON, G. C. & R. P. ZEUSCHEL, 1970. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the northern Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 15, pp. 402-407.
- ANTIA, N. J., C. D. McALLISTER, T. R. PARSONS, K. STEPHENS & J. D. H. STRICKLAND, 1963. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 8, pp. 166-183.
- BARBER, R. T., 1968. Dissolved organic carbon from deep waters resists microbial oxydation. *Nature, Lond.*, Vol. 220, pp. 274-275.
- BARBER, R. T., 1973. Organic ligands and phytoplankton growth in nutrient-rich waters. In, *Trace metals and metal-organic interactions in natural waters*, Ann Arbor Science Publishers, pp. 321-338.
- CHUNG IL CHOI, 1972. Primary production and release of dissolved organic carbon from phytoplankton in the western north Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, Vol. 19, pp. 731-735.
- DUGDALE, R. C., 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 12, pp. 685-695.
- EPPLEY, R. W. & P. R. SLOAN, 1965. Carbon balance experiments with marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd Can.*, Vol. 22, pp. 1083-1097.
- GIESKES, W. W., 1972. Primary production, nutrients and size spectra of suspended particles in the southern North sea. *Netherlands Inst. Sea Res., Publ. Rep.*, Vol. 16, pp. 1-39.
- GUILLARD, R. L. & P. J. WANGERSKY, 1958. The production of extracellular carbohydrates by some marine flagellates. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 3, pp. 449-454.
- HELLEBUST, J. A., 1965. Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 10, pp. 192-206.
- HELLEBUST, J. A., 1967. Excretion of organic compounds by cultured and natural populations of marine phytoplankton. In, *Estuaries*, edited by G. H. Lauff, Am. Ass. Advmt Sci., Washington D.C., pp. 361-366.
- HERBLAND, A. M. & B. VOITURIEZ, 1974. La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. *Cahiers ORSTOM, sér. Océanogr.*, T. 12 (sous presse).
- HOBBIE, J. E. & C. C. CRAWFORD, 1969. Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 14, pp. 528-533.
- HORNE, A. J., G. E. FOGG & D. J. EAGLE, 1969. Studies *in situ* of primary production of an area of inshore Antarctic sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 49, pp. 393-405.
- IGNATIADIS, L., 1973. Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in field conditions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 53, pp. 923-935.
- JOHANNES, R. E., 1968. Nutrient regeneration in lakes and oceans. In, *Advances in microbiology of the sea*, edited by M. R. Droop and E. J. F. Wood, Academic Press, New York, pp. 203-213.
- JOHANNES, R. E. & K. L. WEBB, 1965. Release of dissolved amino-acid by marine zooplankton. *Science, N.Y.*, Vol. 150, pp. 76-77.
- KUENZLER, E. J., 1970. Dissolved organic phosphorus excretion by marine phytoplankton. *J. Phycol.*, Vol. 6, pp. 7-13.
- LE BORGNE, R. P., 1973. Étude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril, 1972). *Mar. Biol.*, Vol. 19, pp. 249-257.

- MAYZAUD, P., 1973. Respiration and nitrogen excretion. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.*, Vol. 21, pp. 19-28.
- MENZEL, D. W., 1967. Particulate organic carbon in the deep sea. *Deep-Sea Res.*, Vol. 14, pp. 229-238.
- MENZEL, D. W. & J. J. GOERING, 1966. The distribution of organic detritus in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 11, pp. 333-337.
- MENZEL, D. W. & J. H. RYTHER, 1971. Organic carbon and the oxygen minimum in the South Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, Vol. 15, pp. 327-337.
- PARSONS, T. R. & H. SEKI, 1970. Importance and general implications of organic matter in aquatic environments. In, *Organic matter in natural waters*, edited by D. W. Hood, University of Alaska, Institute of Marine Science, pp. 1-27.
- POMEROY, L. R., H. M. MATHEWS & H. S. MIN, 1963. Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 8, pp. 50-55.
- SAMUEL, S., N. M. SHAH & G. E. FOGG, 1971. Liberation of extracellular products of photosynthesis by tropical phytoplankton. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 51, pp. 793-798.
- SATOMI, M. & L. R. POMEROY, 1965. Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology*, Vol. 46, pp. 877-881.
- SHARP, J. H., 1972. The formation of particulate organic matter in sea-water. Ph.D. Dissertation, Dalhousie University.
- SHELDON, R. W., W. H. SUTCLIFFE & A. PRAKASH, 1973. The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 18, pp. 719-733.
- SOROKIN, YU., 1970. Determination of the activity of heterotrophic microflora in the ocean using ¹⁴C containing organic matter. *Mikrobiologiya*, Vol. 39, pp. 149-156 (in Russian).
- THOMAS, J. P., 1971. Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, Vol. 11, pp. 311-323.
- WEBB, K. L. & R. E. JOHANNES, 1967. Studies of the release of dissolved free amino acids by marine zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 12, pp. 376-382.
- WILLIAMS, P. J. LE B., 1970. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of populations and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 50, pp. 859-870.
- ZOBELL, C. E. & D. Q. ANDERSON, 1936. Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea-water and the influence of oxygen tension and solid surfaces. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, Vol. 71, pp. 324-342.