



**HAL**  
open science

# PROBLÈMES ÉCOLOGIQUES CONCERNANT LES BACTÉRIES DES SÉDIMENTS MARINS

J Senez

► **To cite this version:**

J Senez. PROBLÈMES ÉCOLOGIQUES CONCERNANT LES BACTÉRIES DES SÉDIMENTS MARINS. Vie et Milieu , 1951, 2, pp.5-43. hal-02529196

**HAL Id: hal-02529196**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02529196>**

Submitted on 2 Apr 2020

**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.

PROBLÈMES ÉCOLOGIQUES  
CONCERNANT  
LES BACTÉRIES DES SÉDIMENTS MARINS <sup>(1)</sup>

par

J. SÉNEZ

---

O'est aux célèbres travaux de BEIJERINCK et de WINOGRADSKY qu'on doit d'avoir introduit en Microbiologie Générale, et plus particulièrement dans l'étude des micro-organismes du sol, la conception écologique définie par BEIJERINCK lui-même (1940) comme « l'étude des rapports entre les conditions extérieures et les formes spéciales de vie qui lui correspondent ».

Bien qu'elle soit loin encore d'avoir atteint son complet développement, la Microbiologie Ecologique s'est déjà révélée une voie extrêmement féconde et l'application de ses principes et de ses méthodes aux problèmes agrobiologiques a déjà conduit, on le sait, à de remarquables résultats. La bactériologie des sédiments marins est sans aucun doute beaucoup moins bien connue que celle du sol et parmi les travaux qui lui ont été consacrés un très petit nombre seulement ont été entrepris dans un but et à l'aide de techniques proprement écologiques. Toutefois, la littérature qui se rapporte aux bactéries marines renferme dès maintenant des données d'un grand intérêt écologique, soit parce qu'elles concernent les corrélations entre les variations du milieu et celles des populations microbiennes, soit parce qu'elles démontrent l'influence capitale des bactéries et des produits de leur métabolisme sur la vie des autres organismes sédimentaires et aquicoles.

---

(1) Texte complet d'un rapport présenté au Colloque International d'Ecologie des Groupements Animaux et Mixtes, Paris, 20-25 Février 1950.

L'objet du présent rapport est d'envisager la bactériologie des sédiments marins de ce double point de vue. Après avoir analysé les notions générales sur la répartition des populations bactériennes au sein du biotope sédimentaire, on considérera donc de façon plus particulière l'incidence de certains groupes microbiens sur la fertilité des mers. Enfin on rapportera les résultats de quelques recherches personnelles sur le rôle écologique des bactéries appartenant au cycle du soufre.

## I. — REPARTITION DES POPULATIONS BACTERIENNES DANS LES SEDIMENTS MARINS

Les premières observations bactériologiques sur les sédiments marins sont celles de CERTES (1884) qui, étudiant le matériel recueilli par les expéditions du *Talisman* et du *Travailleur*, a constaté la présence de bactéries dans tous les échantillons de vase examinés par lui. Quelques années plus tard, RUSSEL (1891, 1892, 1893) effectua de nombreuses numérations de germes sur de la vase prélevée dans le golfe de Naples, puis à Buzzard-Bay, sur la côte du Massachusetts, par fonds allant de 50 à 1.100 mètres, mais à une distance du rivage ne dépassant pas 15 kilomètres. Bien qu'employant des techniques rudimentaires, cet auteur put établir que les deux facteurs fondamentaux, qui régissent la densité microbienne dans les sédiments, sont la distance par rapport au rivage et la nature physico-chimique du dépôt.

A l'occasion des expéditions allemandes du Plancton et de l'Antarctique, FISCHER (1894) et GAZERT (1912) ont réalisé les premières numérations bactériennes sur des échantillons de dépôts pélagiques, prélevés à grande profondeur et dans des zones marines situées en dehors de tout apport terrigène. Ces chercheurs ont souligné qu'une proportion assez élevée des échantillons de vase étudiés par eux se sont avérés stériles. En fait, ces résultats négatifs sont certainement erronés et doivent être attribués à des déficiences techniques dont la plus évidente est un très long délai entre le prélèvement du matériel et son ensemencement. Les investigations ultérieures ont démontré la présence universelle de bactéries dans tous les sédiments marins quels que soient la profondeur ou le lieu dont ils proviennent.

Dans ces vingt dernières années, les moyens de prélèvement d'échantillons sédimentaires et les techniques de numération bactériologique ont connu d'importants perfectionnements. En particulier, les appareils carottiers modernes, comme celui d'EMERY et DIETZ (1941), ont permis

d'étudier de façon satisfaisante la distribution verticale des micro-organismes et de pénétrer de plus en plus profondément dans l'épaisseur des dépôts meubles. Par ailleurs, les travaux sur la constitution chimique et physico-chimique des sédiments marins, notamment les recherches de WAKSMAN (1933) et de TRASK (1933) sur la teneur en composés organiques, ont fourni des bases nouvelles pour l'interprétation écologique des populations bactériennes.

On trouvera dans le récent ouvrage analytique de ZoBELL (1946), ainsi que dans les publications de REUSZER (1933), de WAKSMAN *et al.* (1933 c), de ZoBELL et FELTHAM (1934), de ZoBELL et ANDERSON (1936), de ZoBELL (1938 et 1939), de BUTKEWITCH (1938), de RITTENBERG (1940), le détail des techniques bactériologiques actuelles. Dans le cadre du présent rapport on se bornera à exposer les résultats concernant les corrélations écologiques entre les populations bactériennes et les variations du milieu sédimentaire.

En ce qui regarde la *distribution horizontale* des bactéries, tous les auteurs s'accordent pour signaler son extrême variabilité. Comme l'avait signalé RUSSEL dès 1892, la nature du fond constitue à cet égard un facteur essentiel : d'une manière générale, les populations sont beaucoup plus nombreuses dans la vase que dans le sable et leur densité est liée de façon frappante à la taille des particules sédimentaires. Ce fait est bien illustré par les chiffres du tableau I, emprunté à ZoBELL (1938).

TABLEAU I

Teneur moyenne en azote, en eau et en bactéries dans des sédiments de différents types provenant des Chanell Islands. (ZoBELL, 1938).

Type sédimentaire	Diamètre moyen des particules en $\mu$	Parties d'azote pour 10.000	Teneur en eau %	Bactéries par g. (poids humide)
Sable .....	50-1.000	9	33	22.000
Vase .....	5-50	19	56	78.000
Argile .....	1-5	37	82	390.000
Colloïde .....	< 1	> 100	> 98	1.510.000

La pauvreté relative des sables en micro-organismes est susceptible de varier dans une assez large mesure. HUMM, dans sa contribution bactériologique à l'écologie des sables de Beaufort (PEARSE, HUMM et WARREN, 1942), a relevé, dans cette localité où les sables sont enrichis par des apports terrigènes et brassés par les marées, une population moyenne de 200.000 germes par gramme, les valeurs extrêmes observées au cours de ses 256 numérations étant de 5.000 et 1.250.000 bactéries par gramme.

Sur le tableau I, on remarque une relation évidente entre les dimensions moyennes des particules sédimentaires et la concentration de l'azote organique dans le milieu. Par contre, REUSZER (1933) n'a pas constaté le même parallélisme entre les populations microbiennes et la teneur en carbone organique total. Cet auteur en conclut que le nombre des bactéries proliférant à la surface de la vase est déterminé moins par l'abondance totale en matières organiques que par le degré d'assimilabilité de celles-ci. Cette conception est étayée par le fait que la distribution verticale des bactéries dans un sédiment donné décroît toujours beaucoup plus vite que la teneur en carbone.

BUTKEWITCH (1938) aboutit à des conclusions analogues et établit un rapport direct entre la vitesse de la sédimentation et l'abondance des bactéries. La pullulation des micro-organismes atteint son maximum là où le fond marin se trouve sous une eau peu profonde et riche en organismes, notamment en algues. Dans ces conditions, les débris végétaux et animaux se déposent avant d'avoir été fortement altérés par la flore aquicole et leur accumulation forme un milieu nutritif aisément attaqué par les bactéries. Par contre, dans les zones pélagiques, en l'absence de tout apport terrigène, la sédimentation ne s'effectue qu'avec une extrême lenteur. Suivant les estimations récentes de PETERSSON (1947), les dépôts de l'Atlantique Nord s'accroîtraient à raison de 80 mm. seulement par mille années. Les résidus organiques qui finissent par atteindre le fond ne sont plus constitués, en ce cas, que par des substances hautement résistantes, ce qui explique la pauvreté relative des populations dans les rares échantillons pélagiques qui ont été examinés. C'est ainsi qu'un échantillon de vase prélevé par RITTENBERG (1940) en haute mer et par fond de 3.005 m. ne recérait que 3.900 germes par gramme.

Dans certaines conditions particulièrement favorables, notamment lorsque la sédimentation est abondante et rapide, les populations peuvent atteindre des densités considérables. Dès 1913, DREW a signalé dans les dépôts crayeux des Bahamas, où s'effectue une intense précipitation calcique, jusqu'à 160 millions de bactéries par cm<sup>3</sup>. Cette extrême pullulation a été retrouvée ultérieurement dans les mêmes parages sub-tropicaux par LIPMAN (1929) et par BAVENDAMM (1932).

Le nombre des numérations jusqu'ici effectuées est encore trop restreint pour qu'on puisse en tirer des conclusions d'ensemble sur la répartition horizontale des populations microbiennes dans les dépôts océaniques. D'autant que, comme le soulignent ZOBELL et ANDERSON (1936), on relève des variations déconcertantes entre des points de prélèvement espacés de quelques mètres seulement et où les conditions océanographiques paraissent à première vue identiques.

Rapportant l'analyse bactériologiques de 116 échantillons de vase recueillis à plus de 100 milles de la côte californienne et par 2.000 mètres de profondeur moyenne, ZoBELL et ANDERSON ont vu les résultats de leurs numérations varier entre 420.000.000 et 10.000 bactéries par gramme. Des écarts aussi considérables sont difficiles à interpréter dans l'état actuel de nos connaissances. S'il semble établi que l'importance des populations bactériennes est étroitement liée à la richesse du sédiment en matières organiques, on s'explique mal qu'en eau profonde et en dehors de la zone côtière proprement dite, il y ait des changements dans la teneur organique assez brusques et assez marqués pour expliquer les constatations de ZoBELL et ANDERSON.

En dehors de la concentration en substances organiques, divers autres facteurs ont été envisagés comme pouvant avoir une influence effective sur la distribution des micro-organismes dans les sédiments marins. C'est ainsi qu'ayant constaté des populations bactériennes moins nombreuses dans les dépôts de Buzzard-Bay que dans ceux du golfe de Naples, RUSSELL (1892) attribuait cette différence au fait que, dans le premier cas, la température du fond était sensiblement plus basse. En fait, le froid abyssal n'est pas incompatible avec le développement des espèces bactériennes autochtones, celles-ci étant capables de se développer entre 0° et + 4° (ZoBELL, 1938). Aux basses températures, la croissance des germes est très lente et, lorsqu'on procède à des numérations sur plaque de gélose incubées dans ces conditions thermiques, il faut en général plusieurs semaines avant que n'apparaissent des colonies macroscopiques. Le résultat final de la numération est toutefois identique à celui que fournit le même échantillon incubé dans les conditions normales, c'est-à-dire à + 20-25°.

BARTHOLOMEW et RITTENBERG (1949) viennent de signaler dans les sédiments océaniques la présence surprenante de bactéries thermophiles strictes. A partir de vases prélevées sur fonds de 877 et de 1.311 m., ils ont isolé plusieurs souches aérobies sporulées ne se développant au laboratoire qu'à + 60°, alors que la température de leur habitat naturel est inférieure à + 10°.

Les énormes pressions hydrostatiques qui règnent dans les abysses ne paraissent pas exercer une influence défavorable sur la micro-flore. ZoBELL et JOHNSON (1949) ont récemment constaté que, contrairement à l'opinion de plusieurs auteurs, les bactéries terrestres sont inhibées et ne peuvent se développer si on les maintient sous 600 atmosphères. Toutefois, un petit nombre seulement des espèces étudiées sont tuées par ces fortes pressions et la plupart retrouvent leur aptitude à se multiplier sitôt qu'on les replace dans les conditions normales. Quant aux espèces marines, celles qui ont été isolées dans des eaux de surface présentent un

comportement analogue à celui des espèces terrestres, ou seulement une résistance un peu plus grande. Par contre, les espèces provenant des grandes profondeurs sont nettement « barophiles », leur croissance n'étant pas ralentie, mais parfois même favorisée par les fortes pressions. D'après ZoBELL et JOHNSON, la « barophilie » des bactéries abyssales pourrait s'expliquer par une adaptation génétique au milieu, les activités métaboliques de la cellule s'orientant vers des réactions chimiques qui n'entraînent pas une augmentation de volume ou même qui le diminuent.

Les études écologiques sur la *répartition verticale* des micro-organismes dans les sédiments marins sont relativement récentes et demeurent encore peu nombreuses. Les premiers expérimentateurs se contentaient, en effet, de recueillir la vase par dragage et il a fallu attendre, pour pénétrer plus profondément, le développement des appareils carottiers dont il existe actuellement plusieurs modèles satisfaisants (ZoBELL, 1946).

L'épaisseur de la couche sédimentaire prélevée pour examen bactériologique a rarement dépassé 1 mètre et le seul auteur qui ait cherché systématiquement à atteindre des profondeurs plus grandes est RITTENBERG (1940) lequel a obtenu, en particulier, une carotte de 370 cm., longueur qui correspondrait, en tenant compte du tassement, à une pénétration effective de 770 cm. Ces résultats sont faibles si on considère que, d'après les mesures effectuées par PETERSSON (1947), les dépôts meubles atteindraient en certains points de l'Atlantique une épaisseur de 7.800 mètres.

Au cours des expéditions dirigées par PETERSSON (1947 et 1948), KULLENBERG a prélevé de nombreuses carottes ayant entre 10 et 15 mètres de long, mais aucune recherche bactériologique n'a été pratiquée sur ce matériel d'un intérêt cependant tout à fait exceptionnel.

Les données les plus intéressantes sur la distribution verticale sont celles qui ont été établies en tenant compte du rapport numérique entre les populations aérobie et anaérobie (WAKSMAN et *al.*, 1933 c ; ZoBELL et ANDERSON, 1936 ; ZoBELL, 1938 et 1939 ; RITTENBERG, 1940). En effet un des caractères essentiels du milieu sédimentaire marin est d'être très fortement réducteur et très pauvre en oxygène libre. L'incidence de cette particularité sur les conditions de la vie microbienne a été analysée en détail dans une revue de littérature antérieure (SENEZ, 1949).

Il suffira de rappeler ici que, sauf rares exceptions, le potentiel d'oxydo-réduction de la vase devient électro-négatif presque immédiatement au dessous de l'interface avec l'eau libre, celle-ci ayant par contre toujours un Eh faiblement positif. Au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la surface, le Eh continue à s'abaisser graduellement et finit par atteindre des potentiels négatifs extrêmes. Vers 60 cm., on a relevé un Eh de - 0,58 volt, c'est-à-dire un potentiel inférieur à la valeur théorique de l'électrode normale d'hydrogène (ZoBELL et ANDERSON, 1936).

TABLEAU II

Nombre de bactéries aérobies et anaérobies par gramme de vase marine (poids humide), dans trois types caractéristiques de sédiments. (D'après RITTENBERG, 1940).

Type de la population .....	Forte		Intermédiaire			Faible			
Profondeur de la mer .....	676 mètres		1.190 mètres			935 mètres			
Délai entre prélèvement et ense- mencement ....	108 heures		12 heures			8 heures			
	NIVEAU à partir de la surface de la vase en cm.	AEROBIES	ANAEROBIES	NIVEAU à partir de la surface de la vase en cm.	AEROBIES	ANAEROBIES	NIVEAU à partir de la surface de la vase en cm.	AEROBIES	ANAEROBIES
	0-12	23.000.000	290.000	0-3	7.500.000	1.500	0-5	180.000	7.500
	12-25	138.000	26.000	3-8	250.000	2.250	5-17	60.000	6.500
	51-64	63.000	3.100	8-16	200.000	7.200	30-43	1.100	30
	100-115	24.000	4.800	13-18	100.000	1.350	56-69	50	0
	127-140	23.000	4.700	18-22	20.000	470	81-94	100	0
				28-43	3.200	5	185-198	50	0
				58-74	100	10	211-224	100	0
				89-104	150	45	326-249	50	0
				119-134	50	5			
				149-165	50	0			
				180-196	200	5			

D'une manière générale, on constate que la densité des populations bactériennes décroît rapidement avec la profondeur. Les chiffres de RITTENBERG (1940), qui sont reproduits sur le tableau II, constituent un exemple typique des distributions observées.

Bien que des exceptions aient été signalées, les aérobies prédominent ordinairement sur les anaérobies quelque soit la profondeur, mais leur raréfaction est cependant plus rapide que celle des anaérobies. C'est ainsi que, pour un des échantillons de vase étudiés par ZOBELL et ANDERSON (1936), le rapport anaérobies : aérobies était de 1/64 à la surface, de 1/21 à 5 cm., de 1/3 à 25 cm. et de 1/2 à 68 cm.

Dans le cas des aérobies, la courbe représentative des populations en fonction de la profondeur revêt dès son origine une forme logarithmique et a, de ce fait, la signification d'une courbe de léthalité (ZOBELL, 1939). Il semble donc que la flore aérobie meure progressivement à partir de 5 à 10 cm. Pour les anaérobies, la courbe ne prend une allure



logarithmique que vers 40 ou 60 cm., et on peut penser que les germes de ce groupe demeurent actifs jusqu'à ce niveau. BUTKEWITCH (1938) conclut de même à l'inactivité des bactéries dans les couches profondes, et appuie son opinion sur le fait qu'en dessous d'une vingtaine de centimètres, les examens microscopiques directs ne montrent plus de cellules végétatives mais seulement des spores.

La rapide décroissance des populations aérobies s'explique aisément par l'absence d'oxygène libre dans le milieu. Par contre la présence conjointe de conditions fortement réductrices et d'une teneur élevée en matières organiques paraîtrait, à première vue, favorable à une prolifération des anaérobies beaucoup plus considérable que celle qui est effectivement observée.

Analysant les causes de cette anomalie apparente, RITTENBERG (1940) fait remarquer que les densités microbiennes réelles sont, sans aucun doute, très supérieures aux résultats fournis par les techniques forcément imparfaites de numération par culture. D'autre part, la faible teneur en eau des dépôts anciens et le ralentissement des activités bactériennes aux basses températures constituent des conditions défavorables qui interviennent dans une certaine mesure pour limiter la multiplication des germes au sein de leur habitat naturel. Mais le facteur dominant qui tend à réduire le nombre des bactéries dans les sédiments est la faible valeur nutritive du milieu. Sur les 1.000 g. de matière organique qui se forment annuellement en moyenne par mètre carré d'océan, la proportion finissant par atteindre le fond est, d'après TRASK (1939), de 0,02 à 2 % seulement. Ces résidus qui ont échappé à l'action prolongée des bactéries aquicoles sont également très résistants à l'égard des bactéries intra-sédimentaires.

WAKSMAN (1933) a constaté que l'humus marin est activement décomposé *in vitro* par les bactéries et que le taux de cette décomposition mesurée par la libération d'azote ammoniacal et de CO<sub>2</sub> est relativement supérieur à celui qu'on observe avec de l'humus terrestre placé dans les mêmes conditions. Ces expériences ont été réalisées en cultures artificielles et en milieu saturé d'oxygène par barbottage d'air. Dans les conditions naturelles qui caractérisent les couches sédimentaires profondes, c'est-à-dire en anaérobiose, il est probable que les substances humiques sont beaucoup plus résistantes à l'action bactérienne. Les processus d'oxydo-réduction anaérobie nécessitent en effet des sources énergétiques très supérieures, par suite du caractère endothermique de leur terme réducteur. C'est ce qui explique que le 1/17<sup>e</sup> de la matière organique sédimentaire est détruit au cours des premiers centimètres de son enfouissement et surtout à la surface de la vase, là où peut s'exercer la respiration aérobie, alors que dans les couches plus profondes la teneur en carbone organique se stabilise.

La haute résistance des matières humiques à la fermentation est démontrée par le fait que les roches sédimentaires d'âges géologiques très

différents recèlent en moyenne 1,5 % de substances organiques, teneur à peine inférieure à celle des sédiments marins récents où elle est de l'ordre de 2,5 % (TRASK, 1936).

Malgré les restrictions apportées à leur développement par les caractères du milieu, les bactéries constituent pondéralement un des plus importants parmi les groupements écologiques qui vivent dans les sédiments marins. La communauté benthique étudiée par MARE (1942) comprenait environ 17 mg. d'organismes animaux et végétaux par gramme de vase (poids sec) et les bactéries entraient dans ce total pour 0,3 à 2 mg. La répartition des différents groupes d'organismes a été estimée dans ce biotope en fonction de la profondeur et exprimée en grammes par mètre carré de surface. Elle s'établissait de la manière suivante :

Gros macrobenthos (dans les 10 cm. supérieurs) .....	75,0 g.
Petit macrobenthos (dans les 5 cm. supérieurs) .....	33,0
Meïobenthos (couche superficielle de 0,5 cm.) .....	1,15
Faune microbenthique (couche superficielle de 0,5 cm.) ..	0,02
Diatomées (couche superficielle de 0,5 cm.) .....	0,05
Bactéries (couche superficielle de 0,5 cm.) .....	0,36

Dans la classification adoptée par Miss MARE, le macrobenthos rassemble les gros animaux, le meïobenthos comprend les Copépodes, les Polychètes, les Lamellibranches, les Nématodes et les Foraminifères, enfin le microbenthos est constitué par les Protozoaires, à l'exception des Foraminifères, et par les autres êtres unicellulaires.

On doit faire remarquer que les estimations précédentes ont été faites, pour les bactéries, à l'aide de numérations par culture sur plaques de gélose, tandis que dans le cas des autres groupes il s'agit de dénombrements directs. En outre les bactéries n'ont été considérées que dans la couche toute superficielle de la vase alors qu'à la différence des autres organismes elles se trouvent aussi, bien qu'en nombres moins élevés, dans les couches plus profondes. Si on tient compte de ces considérations, la proportion des bactéries par rapport à l'ensemble des communautés benthiques apparaît comme plus considérable encore.

Comme l'ont constaté de nombreux auteurs, les numérations microscopiques directes fournissent en général des résultats de cent à mille fois supérieurs à ceux des numérations par culture. Recourant à ces techniques directes, BUTKEWITCH (1938) a effectivement pu assigner aux biomasses bactériennes des sédiments de la Caspienne et de la mer d'Azov des valeurs beaucoup plus élevées que celles de Miss MARE, mais ses études sont d'un moindre intérêt écologique car elles ne comportent pas d'estimations comparatives des autres groupements animaux et végétaux.

Les rapports biocénotiques entre les bactéries et les autres organismes sont encore mal connus. Il est cependant établi que la plupart des

animaux unicellulaires (LUCK *et al.*, 1931) et un certain nombre d'animaux plus complexes, comme les Copépodes, (BAIER, 1935), les Lamelibranches (ZoBELL et FELTHAM, 1938 et 1942), et d'une manière générale les organismes limivores (Mac GINITIE, 1935 ; MARE, 1942), se nourrissent de bactéries. Il est possible que ces micro-prédateurs contribuent à réduire sensiblement la densité des bactéries dans les sédiments.

Inversement, les bactéries sont susceptibles d'influer sur le développement des autres organismes en transformant les conditions chimiques et physico-chimiques du milieu. On verra dans un autre chapitre le rôle particulier que jouent à cet égard les germes sulfato-réducteurs et producteurs d'hydrogène sulfuré. D'une manière plus générale, les populations bactériennes concurrencent les autres groupes biologiques par leur très forte consommation d'oxygène. Les mesures effectuées par JOHNSON (1936) et par ZoBELL (1940) indiquent de façon concordante une consommation moyenne d'oxygène de l'ordre de  $20,9 \times 10^{-12}$  mg. par cellule et par heure, à 22°. L'intensité de ces échanges respiratoires est considérable, si on la rapporte à l'unité de poids. Elle serait suivant ZoBELL (1940) de 30 à 15.000 fois plus grande que celle des animaux, et relativement indépendante de la tension en oxygène lorsque cette dernière est comprise entre 0,43 et 17,84 mg. par litre.

Dans les sédiments marins, la consommation d'oxygène par les bactéries aérobies est trop rapide pour être compensée par la diffusion de l'oxygène dissous dans l'eau libre et provenant de l'atmosphère. C'est ainsi que dans la vase de Mission Bay, ZoBELL et FELTHAM (1942) estiment qu'il y a suffisamment de bactéries pour consommer de 8,4 à 25,2 mg. d'oxygène par jour et par mètre carré, à 20°. De même, WAKSMAN et HOTCHKISS (1938) ont constaté dans les dépôts de la région de Woods Hole une consommation de 0,08 à 2,83 mg. de O<sub>2</sub> par gramme de vase, en 14 jours et à une température de 25°. On doit donc considérer que les organismes bactériens contribuent, de façon peut-être prédominante, à réaliser dans les sédiments les conditions fortement réductrices qui les caractérisent.

Ainsi que l'a constaté FRANCIS-BOEUF (1947), la perte en oxygène due aux bactéries peut être partiellement compensée par l'activité photosynthétique des organismes végétaux et en particulier des algues. Cette action compensatrice, qui ne s'exerce évidemment que dans la zone euphotique, à la surface des sédiments situés en eau peu profonde, est vraisemblablement un des facteurs dont dépend la plus grande fertilité des hauts fonds proches des côtes.

Parmi les microorganismes qui prolifèrent dans les dépôts marins, un certain nombre sont spécialisés dans des activités métaboliques importantes du point de vue biologique général. C'est le cas notamment

des espèces protéolytiques, de celles qui fixent l'azote, qui transforment les sels ammoniacaux en nitrites et en nitrates (nitrosation et nitrification), qui hydrolysent les graisses ou qui dégradent les composés organiques résistants, comme l'acide alginique, la chitine, l'agar et la cellulose. La plupart des travaux dont ces germes ont fait l'objet sont d'ordre taxonomique ou physiologique et on ne possède que très peu de données sur leur écologie proprement dite. Dans leur étude très complète sur la bactériologie du golfe du Maine, WAKSMAN *et al.* (1933, c) se contentent de signaler que les différents groupes bactériens ci-dessus énumérés sont largement représentés dans la vase, sans en donner d'estimations numériques relatives. Ils soulignent par ailleurs que les espèces nitrifiantes sont abondantes dans les sédiments et à peu près absentes dans l'eau libre, tandis que les espèces dénitrifiantes réduisant les nitrates en nitrites sont également présentes dans l'eau et dans la vase. La publication de PEARSE, HUMM et WHARTON (1942) sur l'écologie des sables littoraux de Beaufort contient une étude comparative de la flore bactérienne totale et des germes qui attaquent l'agar. Ces derniers variaient, suivant le lieu et les conditions du prélèvement, entre 200 et 15.000 individus par gramme de sable, la moyenne des numérations totales s'établissant d'autre part à 200.000 environ par gramme.

L'intérêt spécial porté aux bactéries agaro-lytiques tient au fait que ces organismes paraissent être les seuls capables de métaboliser cette substance glucidique particulièrement résistante, que les algues élaborent en quantités parfois considérables. Les bactéries cellulolytiques et chitinoclasiques offrent un intérêt analogue, par leur action spécifique sur la cellulose et sur la chitine, principaux résidus des organismes végétaux et animaux. On doit regretter que la distribution et les rapports écologiques de ces groupes d'organismes n'aient pas fait l'objet de recherches détaillées.

ZoBELL (1938) paraît être le seul auteur qui se soit efforcé d'établir une comparaison numérique d'ensemble entre les différents types physiologiques de bactéries. Les exemples reproduits sur le tableau III suffisent à montrer combien est variée la composition de la flore bactérienne sédimentaire et combien est forte la proportion des espèces protéolytiques et dénitrifiantes.

Ces observations écologiques sont encore trop peu nombreuses pour qu'on puisse généraliser leurs résultats. Elles mériteraient d'être multipliées, car elles revêtent une grande valeur pour la définition des biotopes benthiques. Il ressort des notions déjà acquises que les bactéries constituent, parmi les hôtes des dépôts marins, un groupe remarquable par sa masse et surtout par ses activités biochimiques. Leur distribution, si étroitement liée aux conditions du milieu, peut aider dans certains cas, ainsi que l'a montré BUTKEWITCH (1938), à déterminer les modalités, et

TABLEAU III  
(d'après ZoBELL, 1938)

Nombres relatifs des différents types physiologiques de bactéries trouvées dans les 3 à 5 premiers centimètres de vase, pour trois échantillons caractéristiques. Les valeurs numériques sont l'inverse de la plus haute dilution pour laquelle l'action spécifique a été constatée dans les cultures.

Le signe (+) indique que les bactéries ont été mises en évidence, mais que leur abondance relative n'a pas été déterminée.

N° de l'échantillon .....	8.160	8.330	9.309
Situation de la Station .....	32° 51.2' N. 117° 28.3' W.	33° 25.9' N. 118° 06.5' W.	33° 44.2' N. 118° 46.1' W.
Profondeur de l'eau .....	780 mètres	505 mètres	1.322 mètres
	<b>Bactéries par gramme de sédiment (poids humide)</b>		
Total des aérobies (numération sur plaques de gélose) .....	930.000	31.000.000	8.800.000
Total des anaérobies (numération en tubes ovales) .....	190.000	2.600.000	1.070.000
Ammonification : peptone $\rightarrow$ NH <sub>4</sub> .....	100.000	1.000.000	1.000.000
Ammonification : nutrose $\rightarrow$ N <sub>4</sub> .....	10.000	1.000.000	100.000
Fermentation de l'urée .....	100	+	1.000
Protéolyse : liquéfaction de la gélatine ..	100.000	10.000.000	1.000.000
Protéolyse : peptone $\rightarrow$ H <sub>2</sub> S .....	10.000	1.000.000	100.000
Dénitrification : NO <sub>3</sub> $\rightarrow$ N <sub>2</sub> .....	100	10.000	10.000
Réduction des nitrates .....	100.000	10.000.000	10.000
Fixation de l'azote .....	0	0	0
Nitrification : NH <sub>3</sub> $\rightarrow$ NO <sub>2</sub> .....	0	0	0
Réduction des sulfates : SO <sub>4</sub> $\rightarrow$ H <sub>2</sub> S .....	1.000	1.000	10.000
Fermentation du glucose .....	10.000	100.000	1.000
Fermentation du xylose .....	10.000	+	10.000
Hydrolyse de l'amidon .....	10.000	100.000	10.000
Décomposition de la cellulose .....	1.000	+	1.000
Hydrolyse des graisses .....	1.000	+	+
Digestion de la chitine .....	100	+	+

notamment la vitesse, suivant lesquelles s'effectue la sédimentation, ou encore à déceler les mouvements des fonds océaniques.

En comparant la distribution et la nature des populations microbiennes et celles des autres organismes, la Microbiologie Ecologique conduira vraisemblablement à établir des corrélations nouvelles et d'une grande signification théorique et pratique. Mais ce développement de nos connaissances exige un perfectionnement des méthodes. En particulier, il serait nécessaire d'orienter les techniques dans le sens indiqué par WINOGRADSKY (1947) et par POCHON et TCHAN (1948) pour la bactériologie du sol, c'est-à-dire d'étudier les populations dans des conditions aussi proches que possible de celles qui caractérisent leurs habitats. A

cet égard, il convient d'appliquer au cas particulier des sédiments marins les remarques formulées par ROMELL (1936) en ces termes :

« Soil microbiology is not mere bacterial physiology ; its main problems are ecological in nature ; in the soil the organisms are specialized as to fonction due to natural competition. The competition factor cannot be replaced by any artifice in technique. A method for analyzing the microbial soil populations according to true soil functions of the organisms, must work on this soil population as a whole. This is the principle of Winogradsky's direct method. ....The method is not a substitute for pure culture methods where such are needed, but a new development for an ecological purpose, wich cannot be served by pure culture study ».

## II. — BACTERIES DU CYCLE DE L'AZOTE

L'azote, élément indispensable à la vie, ne se trouve dans la mer qu'à des concentrations relativement faibles et sa teneur y subit de sensibles variations. Résumant les données établies par de nombreux chercheurs, HARVEY (1945) indique que la quantité d'azote par mètre cube d'eau de mer peut varier de 1 à 600 mgr. pour l'azote-nitrates, de 0,1 à 50 mgr. pour l'azote-nitrites, de moins de 5 mgr. à 50 mgr. pour l'azote ammoniacal, et enfin de 30 à 200 mgr. pour l'azote en combinaisons organiques. Ces différentes formes ne varient pas parallèlement et surtout ne sont pas équivalentes du point de vue biologique. On sait, en effet, que les nitrates, et à un moindre degré les nitrites, sont les seuls composés azotés assimilables par les végétaux, eux-mêmes source directe ou indirecte de l'azote animal.

Dans la mer comme dans le sol, les bactéries sont les agents indispensables par lesquels s'opère la minéralisation de l'azote à partir de ses combinaisons organiques et sa restitution aux végétaux sous forme minérale utilisable.

Cette transformation s'effectue en plusieurs étapes successives : l'azote des résidus organiques est d'abord libéré sous forme d'ammoniaque par les germes de la décomposition (ammonification), puis oxydé en nitrites (nitrosation) et finalement en nitrates (nitrification). Le déroulement du cycle est encore compliqué par l'intervention d'autres groupes bactériens agissant en sens inverse des précédents et réduisant les nitrates en nitrites, en ammoniaque, ou même en azote gazeux non-combiné (dénitrification). La perte qui résulte de la dénitrification, lorsqu'elle se poursuit jusqu'à l'azote moléculaire, est compensée en partie par l'activité des bactéries fixatrices de l'azote atmosphérique.

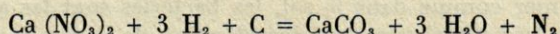
Ces divers processus ont fait l'objet de nombreuses observations ayant toutes une incidence évidente sur l'écologie marine en général. On analysera ici les recherches qui concernent plus particulièrement les sé-

diments, milieu où certains termes du cycle s'effectuent de façon exclusive ou prédominante.

L'ammonisation s'accomplit sur une large échelle, aussi bien au sein des eaux libres qu'au niveau des sédiments. Activité non spécifique, elle est réalisée par une grande variété d'espèces protéolytiques banales qui décomposent rapidement *in vitro* les organismes du plancton et les algues, en libérant des quantités élevées de  $\text{CO}_2$  et de  $\text{NH}_3$  (von BRAND *et al.*, 1937 ; WAKSMAN *et al.*, 1933 a et b, 1935, 1938). La libération d'ammoniaque peut également se faire à partir de l'urée et il a été constaté que les germes possédant ce pouvoir sont spécialement nombreux (10 à 1.000 par gr.) dans la couche superficielle des vases où vivent de fortes populations d'organismes uréo-excréteurs (ZoBELL et FELTHAM, 1935).

Une partie de l'ammoniaque produite par cette flore est utilisée directement comme constituant des cellules bactériennes. Lorsque les ressources en azote offertes par le milieu dépassent celles en carbohydrates oxydables, l'ammoniaque est libérée en excès et se dissout dans les eaux dont le pH tend ainsi à devenir alcalin. Expérimentalement, ZoBELL et FELTHAM (1935) ont constaté que le pH de cultures contenant de l'eau de mer enrichie d'urée peut s'élever jusqu'à 9,7.

Dans certaines conditions naturelles, et en particulier, dans les parages sub-tropicaux des Bahamas et de la ceinture insulaire qui borde les côtes de Floride, l'activité des ammonio-formateurs conditionne étroitement la nature des fonds, qui sont composés d'aragonite presque pure. En 1910, DREW a isolé aux Bahamas une bactérie qui précipite le calcium dissous dans l'eau de mer et dont l'activité lui paraissait spécifique. Le schéma de réaction proposé était la formation directe de carbonate de calcium insoluble par les produits d'oxydation anaérobie de la matière organique :



En ce qui concerne l'azote, il s'agissait donc d'un processus de dénitrification. L'espèce décrite par DREW sous le nom impropre de *Bacterium calcis* a été ultérieurement étudiée par KELLERMAN et SMITH (1914) et reclassée dans le genre *Pseudomonas*.

Les conclusions de DREW sur la spécialité et le mode d'action de *Ps. calcis* ont été vivement critiquées par LIPMAN (1924).

Pour cet auteur, la seule manière par laquelle les bactéries sont susceptibles d'intervenir sur la précipitation calcique est de nature indirecte et liée à la production d'ammoniaque. L'alcalinisation de l'eau par  $\text{NH}_3$  modifie l'équilibre du système carbonates-bicarbonates et le déplace dans le sens d'une augmentation des ions carbonate. Ceux-ci précipitent le calcium à l'état de  $\text{CO}_3\text{Ca}$ , insoluble. D'après LIPMAN, cette précipitation nécessiterait, en outre, un apport exogène de sels de calcium. Quelques années plus tard, ce même auteur (LIPMAN, 1929) a émis des doutes quant à la réalité de ce processus microbien dans les conditions naturelles.

Actuellement, on considère, à la suite des travaux de nombreux investigateurs, que la précipitation calcique est bien déterminée par les bactéries, comme le pensait DREW, mais que le phénomène est dépourvu de spécificité enzymatique et résulte de l'ammonification, ainsi que l'avait d'abord indiqué LIPMAN. MOLISCH (1925) a constaté que *Pseudomonas calcis* et une nouvelle espèce, isolée par lui sous le nom de *Ps. calciprecipitans*, sont d'actifs producteurs d'ammoniaque. SMITH (1926) a observé une forte teneur en  $\text{NH}_3$  dans les échantillons d'eau prélevés aux Bahamas. Ces résultats et leur interprétation ont été confirmés par BAVENDAMM (1931), par GEE (1932) et par BAUER (1937) dont la publication contient une importante revue bibliographique.

A côté des *Pseudomonas* et des espèces protéolytiques voisines, d'autres germes contribuent à la précipitation calcique, non plus par action extra-cellulaire, mais par accumulation de sels de chaux à l'intérieur de leurs propres cellules. BERSA (1926) a notamment montré la fréquence des inclusions de  $\text{CO}_2\text{Ca}$  dans certaines bactéries sulfureuses pourprés. Par contre, il ne semble pas qu'il faille retenir l'opinion de NADSON (1928) qui attribuait aux bactéries sulfato-réductrices des propriétés calci-précipitantes. Les produits métaboliques de ces organismes comportent, en effet, une proportion élevée d'acides organiques, tendant ainsi à abaisser le pH et, par conséquent, à augmenter, plutôt qu'à diminuer, la solubilité du calcium dans le milieu naturel.

En fait, la précipitation du calcium dépend moins de la nature des bactéries présentes que des conditions dans lesquelles s'effectuent leurs activités physiologiques. Suivant qu'elles trouvent l'azote nécessaire à leur développement sous forme organique ou sous forme de nitrates minéraux, les mêmes espèces se comportent tantôt en ammonio-formateurs protéolytiques, tantôt en dénitrificateurs, pouvant poursuivre la réduction des nitrates jusqu'à l'ammoniaque ou même jusqu'à l'azote gazeux. Au cours de leur métabolisme, tous ces germes libèrent simultanément de l'acide carbonique et des acides organiques qui ont sur l'équilibre calcique un effet inverse, c'est-à-dire agissent en favorisant la solubilisation. Le rapport des deux actions antagonistes varie dans une large mesure en fonction du substrat attaqué par les micro-organismes, et règle, en définitive, le comportement du calcium. D'une manière générale, il semble que la protéolyse et l'aérobiose tendent à alcaliniser le milieu, tandis que l'anaérobiose et la dénitrification ont plutôt un bilan acide. C'est ce qui explique que la précipitation du carbonate de calcium ne se produise que dans certains parages, en particulier dans les eaux stagnantes, peu profondes et très riches en matières organiques.

La nitrification bactérienne a été observée pour la première fois dans la mer par BAUR et BRANDT, en 1900. Ayant ensemencé de la vase dans une solution de sels d'ammonium, ces auteurs ont obtenu une formation abondante de nitrates, tandis que les cultures ensemencées avec de l'eau de mer se révélaient toutes négatives (BRANDT, 1902). GRAN (1901) et NA-



THANSON (1906) ne purent déceler de bactéries nitrifiantes que dans les sédiments prélevés au voisinage de la terre ferme, et en tirèrent cette conclusion que la flore nitrifiante marine ne serait pas indigène, mais proviendrait exclusivement d'apports terrestres.

En 1907, THOMSEN a publié les résultats de nombreuses investigations effectuées dans le golfe de Naples, en baie de Kiel et dans la Mer du Nord. Dans tous les échantillons de vase, cet auteur a constaté un nombre considérable de bactéries nitrosantes, qui par contre étaient pratiquement absentes de l'eau et des algues de la surface. Quant à la flore nitrifiante proprement dite, c'est-à-dire celle qui transforme les nitrites en nitrates, THOMSEN ne put la mettre en évidence que dans les sédiments des fonds littoraux. Les micro-organismes spécifiques, isolés en cultures pures, se sont avérés être en tous points semblables aux *Nitrosomonas* et aux *Nitrobacter* découverts par WINOGRADSKY dans le sol. L'absence de ces micro-organismes dans l'eau libre était expliquée par la faible teneur de l'eau en ammoniacque.

ISSATCHENKO (1908-1914) a confirmé que la flore nitrifiante se trouve de façon à peu près exclusive dans les dépôts du fond, et a signalé qu'elle existe même en dehors de tout apport terrigène, en haute mer. Des recherches ultérieures (ISSATCHENKO, 1926) ont établi une certaine corrélation entre la nature du fond et la densité des bactéries de la nitrification, celles-ci étant beaucoup plus nombreuses sur les fonds de sable ou de débris coquillers que sur les fonds d'argile, et absentes dans les sédiments riches en hydrogène sulfuré.

Malgré les résultats négatifs de PIRIE (1912) et de LIEBERT (1915), la répartition universelle des bactéries nitrifiantes dans les sédiments marins et leur absence dans les eaux de surface a été reconnue par de nombreux autres auteurs plus récents (BRANDT, 1904-1927, WAKSMAN, HOTCHKISS et CAREY, 1933 b, CAREY, 1938).

Les expériences de WAKSMAN et de ses collaborateurs (1933 b) ont montré que la formation de nitrites à partir des sels ammoniacaux se manifeste *in vitro* presque immédiatement après l'ensemencement. Par contre les nitrates n'apparaissent que très tardivement, de 60 à 62 jours après le début des cultures et atteignent leur concentration maxima au bout de 77 à 84 jours seulement. Cette particularité est la raison pour laquelle plusieurs chercheurs, faute d'avoir poursuivi leurs observations assez longtemps, avaient conclu à l'absence de la flore nitrifiante proprement dite. La latence considérable de la nitrification s'explique par le fait que les *Nitrobacter* sont inhibés par des concentrations faibles d'ammoniacque et ne peuvent se développer que lorsque les dernières traces de celle-ci ont été transformées en nitrites par les *Nitrosomonas*.

Le fait que la nitrification bactérienne ait été observée exclusivement au niveau du fond est surprenant, si on considère que la teneur la plus élevée en ammoniacque se trouve dans les eaux de surface, là où un grand nombre d'organismes végétaux et animaux sont décomposés par les bac-

téries protéolytiques et ammonio-formatrices. L'interprétation la plus communément admise pour rendre compte de cette anomalie apparente est que les eaux de surface, riches en ammoniacque, sont conduites, par des mouvements de convection verticale, jusqu'au fond où s'opère l'oxydation de  $\text{NH}_3$  en nitrites, puis en nitrates. Ces derniers seraient entraînés en sens inverse, vers la surface, où ils sont consommés par les végétaux.

Des doutes ont toutefois été émis sur la valeur de cette théorie (RAKESTRAW, 1936). Il semble en effet contestable que les bactéries nitrifiantes des sédiments puissent exercer *in situ* les mêmes activités qu'elles manifestent en cultures artificielles. Suivant ZOBELL (1935), le potentiel d'oxydo-réduction optimum pour la nitrification est situé dans la zone aérobie, entre + 0,3 et + 0,55 volt. Cette condition est peu compatible avec les propriétés fortement réductrices qui caractérisent les sédiments dès leur surface. De même VON BRAND *et al.* (1942) ont constaté que les nitrificateurs sont pour la plupart inhibés par les températures de l'ordre de + 5° qui règnent en général au niveau du fond marin.

Il demeure possible que la nitrification se produise aussi à la surface des océans, mais qu'elle y soit effectuée par des processus encore inconnus, de type photosynthétique, ou par des bactéries ayant jusqu'ici échappé à nos moyens d'investigation.

A cet égard, on doit souligner que VON BRAND, RAKESTRAW et RENN (1937) ne sont pas parvenus à isoler en culture pure les germes qui, dans leurs cultures d'enrichissement, décomposaient le plancton en libérant activement des nitrites et des nitrates. Récemment, KALINENKO (1948) aurait isolé à partir de l'eau de mer des bactéries nitrifiantes hétérotrophes ne se développant pas sur les milieux minéraux de WINOGRADSKY, mais seulement en présence de matière organique. Lorsque les conditions sont modifiées, les mêmes micro-organismes pourraient se comporter comme des dénitrifiants et réduiraient les nitrates à l'état d'azote gazeux. Si ces observations se confirmaient, elles combleraient les lacunes de nos connaissances sur les processus de nitrification au sein des mers.

Le pouvoir de *dénitrification*, c'est-à-dire de réduire les nitrates, est partagé par une grande variété de bactéries marines : sur les 60 espèces nouvelles décrites par ZOBELL et UPHAM (1944), 34 présentaient cette propriété, tout au moins en cultures artificielles. Ainsi que l'a montré GRAN (1901), il convient de classer ces micro-organismes en trois groupes physiologiques distincts, suivant que la réduction accomplie s'arrête au stade nitrite, se poursuit jusqu'à l'ammoniacque ou aboutit à l'azote gazeux. La première éventualité est de beaucoup la plus fréquente, mais son importance écologique est relativement faible du fait que le phyto-plancton est capable d'assimiler aussi bien les nitrites que les nitrates (VON BRAND, RAKESTRAW *et al.* 1937, 1942). L'activité de ces bactéries n'influe donc pas de manière sensible sur la concentration en azote utilisable par les végétaux, ni sur la fertilité de la mer en général.

Les espèces connues pour réduire les nitrates en ammoniacque sont peu nombreuses (MEIKLEJOHN, 1949). Aucune d'entre elles n'a été signalée de façon explicite dans les sédiments marins, bien qu'on puisse s'attendre à y trouver les anaérobies stricts qui exercent cette activité dans le sol, en particulier *Welchia perfringens*, et les autres Clostridiales dénitrifiantes et ammonio-formatrices. Comme on l'a indiqué à propos de l'ammonification, il est par ailleurs vraisemblable que les espèces normalement protéolytiques puissent, lorsque les conditions nutritives et physico-chimiques sont modifiées, réduire les nitrates en  $\text{NH}_3$  et satisfaire, par ce processus de suppléance, leurs besoins en azote ammoniacal. Ces modifications physiologiques suivant la nature du milieu ont un grand intérêt écologique et il serait souhaitable que leur déterminisme fasse l'objet d'une étude plus détaillée.

La dénitrification proprement dite est la libération d'azote gazeux, c'est-à-dire l'action bactérienne qui tend à appauvrir le milieu océanique en azote combiné. Résumant la littérature antérieure et les résultats de leurs propres investigations, WAKSMAN, HOTCHKISS et CAREY (1933 b) indiquent que les dénitrificateurs vrais sont à peu près absents des eaux libres et ne trouvent les conditions nécessaires à leur activité qu'au niveau des sédiments. BUTKEWITCH (1938) a constaté que la vase de la Caspienne contient de très nombreux organismes transformant les nitrates en  $\text{N}_2$  et a isolé une espèce paraissant appartenir au genre *Pseudomonas*. L'activité de ce germe est surtout intense en anaérobiose, mais peut s'accomplir également en présence d'oxygène, à condition que lui soit fournie une source carbonée appropriée.

Du point de vue écologique, on a considéré, à la suite de BRANDT (1899), que l'activité des bactéries dénitrifiantes est un des facteurs essentiels de la fertilité des mers. On lui a notamment attribué la rareté relative des nitrates et du plancton à la surface des mers équatoriales. Toutefois, cette théorie a été ébranlée par les observations d'ISSATCHENKO (1914), qui a constaté que la flore dénitrifiante est aussi abondante dans les sédiments de l'Océan Glacial, mer eutrophique, que dans ceux des mers chaudes. En fait, il est douteux que les bactéries dénitrifiantes vraies puissent exercer *in situ* une activité comparable à celle de leurs cultures artificielles, au laboratoire. La réduction de l'azote est, en effet, une réaction fortement endothermique, exigeant un apport considérable d'énergie. D'après COOPER (1937) son bilan thermodynamique entraîne une dépense de 59.400 calories-gramme. Les rapports de l'azote et du carbone dans l'humus marin sont essentiellement favorables à la production d'ammoniacque et à son oxydation secondaire en nitrates, et la dénitrification ne semble possible que dans la couche toute superficielle de la vase où existent, en quantités d'ailleurs toujours assez limitées des résidus organiques facilement utilisables (WAKSMAN *et al.*, 1933 b). Même dans ces conditions, il est peu probable que le processus de dénitrification prenne le pas sur celui de la nitrification.

Quoi qu'il en soit de l'importance réelle qu'on doit accorder à la

dénitrification biologique dans la mer, la perte azotée qui en résulte est théoriquement compensée par l'activité des *bactéries fixatrices de l'azote*. Celles-ci ont été observées pour la première fois en milieu marin par BENECKE et KEUTNER (1903), peu après leur découverte dans le sol par WINOGRADSKY. Comme celles du sol, elles appartiennent à deux groupes très différents, dont l'un est aérobie et constitue le genre *Azotobacter*, tandis que l'autre est formé de clostridies anaérobies ayant les caractères de ferments butyriques.

Les recherches de KEDING (1906), de BENECKE (1907), d'ISSATCHENKO (1914), de BAVENDAMM (1931), de WAKSMAN, HOTCHKISS et CAREY (1933) ont démontré qu'*Azotobacter chroococcum* se trouve presque exclusivement au voisinage de la surface et se fixe en grands nombres à la surface des algues où il trouve la source énergétique nécessaire pour accomplir la fixation de l'azote. Dans les sédiments, ce sont, par contre, les anaérobies qui prédominent et paraissent être seuls actifs.

Les données sur les anaérobies azo-fixateurs sont encore très fragmentaires. Jusqu'ici, la seule espèce qui ait été signalée est *Clostridium pasteurianum*, et, ainsi que nous l'avons souligné ailleurs (SENEZ, 1949), son identification a le plus souvent été établie de manière sommaire, sur le seul examen de cultures mixtes. Il est probable qu'une étude plus précise permettrait d'isoler d'autres micro-organismes doués du même pouvoir, en particulier des formes marines des espèces terrestres *Clostridium amylobacter*, *Cl. acetobutylicum*, *Cl. naviculum*, ou encore des types nouveaux.

Le rôle effectivement joué par la flore azo-fixatrice dans les conditions naturelles a fait l'objet de réserves analogues à celles qui s'appliquent au cas des bactéries dénitrifiantes. D'après WAKSMAN et ses collaborateurs (1933 b), l'humus marin serait trop pauvre en substances nutritives pour que *Cl. pasteurianum* puisse y exercer une activité appréciable à l'échelle des ressources azotées de la mer. Peut-être en est-il autrement pour les *Azotobacter*, si étroitement associés avec les végétaux marins et disposant ainsi d'abondantes ressources en carbohydrates. Ces considérations ont été reprises par VON BRAND, RAKESTRAW et ZABOR (1942) qui en ont tiré des conclusions encore plus catégoriques et dénie à la fixation bactérienne de l'azote toute importance réelle dans la mer.

### III. — BACTERIES SULFATO-REDUCTRICES ET ECOLOGIE MARINE

MURRAY et IRVINE (1893) sont les premiers à avoir signalé la réduction naturelle des sulfates dans la mer et à l'avoir rattachée à des causes biologiques. Au cours de l'expédition du *Challenger*, ces auteurs ont analysé de nombreux échantillons de vase bleue-noire et ont constaté que ce type sédimentaire est caractérisé par sa faible teneur en ions sulfate

et par un accroissement proportionnel de la concentration en ions carbonate. Comme la teneur en calcium dissous ne subit pas d'augmentation parallèle, le gain en carbonates ne peut être expliqué par une solubilisation du  $\text{CO}_2$  des sédiments. L'hypothèse envisagée était que les sulfates sont d'abord réduits par la matière organique, puis que les sulfures ainsi produits seraient décomposés par l'acide carbonique en carbonates en carbonates alcalins et alcalino-terreux et en hydrogène sulfuré. Ce dernier précipiterait finalement sous forme de sulfure de fer.

L'intervention des micro-organismes dans le processus était démontrée expérimentalement par le fait que, *in vitro*, la concentration en sulfates s'abaisse rapidement de 25 à 50 % lorsque le milieu estensemencé avec de la vase fraîche, tandis qu'avec de la vase préalablement stérilisée il ne se produit aucune transformation.

Ces observations ont eu un retentissement immédiat par la lumière nouvelle qu'elles apportaient sur un problème d'un grand intérêt océanographique. Divers auteurs russes, dont les travaux étaient analysés par Sir John MURRAY (1900), avaient déjà constaté, en effet, que les eaux de la Mer Noire recèlent des quantités considérables d'hydrogène sulfuré et en avaient conclu qu'on doit attribuer à la présence de ce composé hautement toxique la stérilité de cette mer au-dessous d'une certaine profondeur. A peu près absent en surface,  $\text{H}_2\text{S}$  devient décelable vers 180 mètres, où sa teneur moyenne est de l'ordre de 30  $\text{cm}^3$  (environ 45 mg.) par litre. La concentration s'accroît au fur et à mesure qu'on se rapproche du fond et atteint à 2.160 mètres la valeur extrême de 665  $\text{cm}^3$  (994 mg.) par litre.

Dès 1893, ZELINSKY et BROUSILOVSKY (ZELINSKY, 1893) avaient cru avoir isolé à partir des eaux de la Mer Noire le micro-organisme spécifique de la production d' $\text{H}_2\text{S}$ . Mais la bactérie qu'ils décrivaient sous le nom de *Bact. hydrosulfuricans ponticans* a été par la suite identifiée par NADSON avec *Proteus vulgaris*, germe banal de la putréfaction.

Les véritables bactéries sulfato-réductrices ont été découvertes deux ans plus tard par BELJERINCK (1895), dans la vase d'un canal marécageux d'eau douce, en Hollande. L'organisme individualisé par BELJERINCK sous le nom de *Spirillum desulfuricans* est un anaérobie strict, qui réduit activement les sulfates en hydrogène sulfuré et utilise, comme sources énergétiques et donateurs d'hydrogène spécifiques, un nombre assez restreint de composés carbonés, parmi lesquels les plus favorables sont les lactates. Ce germe, reclassé par MIGULA (1900) dans le genre *Microspira*, a été obtenu en cultures pures par van DELDEN (1904) qui, par ailleurs, a trouvé dans les eaux salées fluvio-

marines un autre organisme, *Microspira aestuari*, ne se différenciant du précédent que par son halophilie obligatoire.

Depuis cette époque, les anaérobies sulfato-réducteurs ont fait l'objet de nombreux et importants travaux concernant la systématique de leur groupe et leur comportement physiologique. ELION découvre, en 1925, une souche thermophile, *Vibrio thermodesulfuricans*. BAARS, en 1931, rattache tous ces micro-organismes au genre *Vibrio* et démontre que les souches thermophile d'ELION et halophile de VAN DELDEN ne sont, en fait, que de simples variétés adaptatives, artificiellement reproductibles au laboratoire, du *V. desulfuricans* de BEIJERINCK. Il a par contre individualisé une deuxième espèce stable et bien définie, *V. rubentschicki* et sa variété *anomalus*, germes doués d'un comportement nutritionnel différent de l'espèce type. KLUYVER et VAN NIEL (1936) ont séparé les vibrions anaérobies sulfato-réducteurs des autres vibrions et les ont groupés dans le genre spécial *Desulfovibrio* qui est uniquement défini par la propriété biochimique de réduire les sulfates. Cette dénomination, qui a été conservée dans la dernière édition du *Bergey's Manual* (1947), est encore celle qui est la plus communément employée par les auteurs de langue anglaise. Cependant STARKEY (1938) a montré que les particularités physiologiques de ces micro-organismes s'accompagnent, sur le plan morphologique, du fait que ce sont des bactéries sporulées. Etant donné l'importance taxonomique de ce dernier caractère, STARKEY a proposé le nom générique de *Sporovibrio* qui a été avalisé par PRÉVOT (1940 a et b) et qui sera utilisé ici.

Les *Sporovibrio* actuellement connus comprennent donc :

(1) *Sp. desulfuricans* avec ses variétés *aestuari* (halophile) et *thermodesulfuricans* (thermorésistante) ;

(2) *Sp. rubentschicki* et sa variété *anomalus*.

A ces espèces classiques, ZOBELL (1943 a et b) a récemment ajouté *Sp. hydrocarbonoclasticus*, isolé à partir de l'eau douce, et *Sp. halo-hydrocarbonoclasticus*, isolé à partir de la mer, qui attaquent les hydrocarbures à longue chaîne et les décomposent en molécules plus petites.

Les bactéries sulfato-réductrices sont des agents biochimiques remarquablement actifs, capables d'accomplir, dans les diverses conditions naturelles où elles peuvent se trouver, toute une série de transformations d'un grand intérêt théorique et pratique. Le comportement physiologique de ces germes, leur intervention dans les phénomènes de corrosion en milieu anaérobie, ont fait l'objet d'importants travaux dont l'analyse sortirait du cadre strictement écologique qui est celui du présent rapport.

Il est cependant nécessaire de mentionner ici le rôle capital que paraissent avoir joué les *Sporovibrio* marins dans la formation naturelle des pétroles. Cette intéressante question a fait récemment l'objet d'une revue

générale de PRÉVOT (1949), à laquelle on se référera. De même, on consultera les publications de RITTENBERG (1941) et de ZOBELL et RITTENBERG (1948) pour l'étude des caractères physiologiques et morphologiques des souches marines isolées par ces auteurs et par leurs devanciers. Quant aux techniques actuellement employées pour les cultures d'enrichissement et l'isolement de ces micro-organismes, on en trouvera l'exposé détaillé dans les articles de STARKEY (1948) et de BUTLIN, ADAMS et THOMAS (1949), qui ont étudié de nombreuses souches provenant d'eaux douces ou de sédiments marins.

Les investigations poursuivies depuis les découvertes de BEIJERINCK et de VAN DELDEN ont montré la répartition très étendue et pratiquement universelle des *Sporovibrio* dans les sédiments marins. ZOBELL (1938) a signalé leur présence dans la totalité des échantillons de vase examinés par lui, leur densité variant entre 1.000 et 10.000 germes par gramme. RITTENBERG (1941), ensemençant 2 à 3 grammes de vase sur milieu de culture spécifique, a constaté l'existence de sulfato-réducteurs viables dans la moitié environ des 250 échantillons de vase qu'il avait prélevés en 160 stations différentes, sur les côtes californiennes.

La densité des bactéries sulfato-réductrices dépend du type sédimentaire. Le pourcentage de cultures positives obtenues par RITTENBERG s'établit à 92 % pour les sables vaseux, à 86 % pour les vases sableuses et à 51 % seulement pour les vases argileuses. D'autre part l'étude de la répartition verticale de ces germes montre que leur nombre décroît progressivement avec la profondeur du niveau sédimentaire. La proportion des cultures d'enrichissement positives est de 10 % avec la vase prélevée à plus de 150 cm. au-dessous de la surface du fond marin, de 32 % avec la vase recueillie entre 30 et 150 cm., et de 64 % avec les inocula provenant du niveau situé entre la surface et 30 cm.

La présence de bactéries sulfato-réductrices viables a cependant été démontrée non seulement dans les dépôts récents, mais encore dans les sédiments marins de formation géologique ancienne et très profondément enfouis dans le sol. En 1926, BASTIN a signalé l'abondance considérable de ces micro-organismes dans les eaux salées qui jaillissent de certains puits de pétrole californiens. Par la suite ses observations ont été confirmées et complétées par GAHL et ANDERSON (1928), par GINSBURG-KARAGITCHEVA (1933), et par d'autres auteurs qui ont étudié la flore bactérienne des eaux pétrolifères provenant de gisements très divers quant à leur situation géographique et à leur profondeur.

Analysant dans son travail les diverses théories proposées pour expliquer la réduction des sulfates dans la nature, BASTIN concluait que le seul processus effectivement démontré est l'activité des bactéries spécialisées. Les théories faisant appel à une réduction abiotique par le carbone (HOFMAN et MOSTOKOWITCH, 1910, PALMER, 1924), ou par les hydrocarbures (ROGERS, 1919), sont à rejeter, car elles ne sont possibles que dans des conditions thermiques très différentes de celles qui caractéri-

sent les milieux naturels. Par contre, les bactéries sulfato-réductrices sont actives aux températures normales et pullulent partout où on constate une réduction des sulfates.

La libération d'hydrogène sulfuré par les *Sporovibrio* revêt, dans certains cas particuliers, une très grande importance écologique. Dès ses premières recherches, BEIJERINCK avait indiqué que le micro-organisme qu'il venait de découvrir était vraisemblablement le responsable des quantités considérables d'hydrogène sulfuré relevées dans les eaux de la Mer Noire. Cette hypothèse a été pleinement vérifiée par ISSATCHENKO (1924) qui a constaté dans de nombreux échantillons de vase prélevés dans cette mer par diverses profondeurs, des bactéries en tous points identiques à celles de BEIJERINCK et de VAN DELDEN. ISSATCHENKO insistait sur le fait que les organismes en cause libèrent  $H_2S$  directement à partir des sulfates, et non pas, comme le pensait ZELINSKY, par réduction secondaire à la putréfaction de la matière organique.

En milieu marin, les bactéries sulfato-réductrices ont été retrouvées dans de nombreuses localités, réparties sous toutes les latitudes, et où leur pullulation détermine parfois des conditions abiotiques semblables à celles de la Mer Noire. BAVENDAMM (1933) les a observées sur les fonds calcaires des Bahamas et leur a attribué, à tort comme il a déjà été dit, un rôle dans la précipitation calcique. BERTEL (1935) les a signalées en Méditerranée. Dans la baie de Walvis, sur la côte occidentale de l'Afrique du Sud, CAMPBELL et JUDD (1934) ont procédé à d'intéressantes observations écologiques. Cette zone de 12.800 km<sup>2</sup> environ est remarquable par une très forte mortalité estivale du poisson et des algues, et par un dégagement concomittant d'hydrogène sulfuré. La libération d' $H_2S$  avait été attribuée à diverses causes, notamment à une activité volcanique sous-marine. Miss JUDD a démontré qu'en réalité le phénomène relève de l'activité de bactéries sulfato-réductrices ayant les caractères de la variété décrite par VAN DELDEN. Ces micro-organismes manifestent une extrême tolérance à l'égard de l'hydrogène sulfuré qu'ils libèrent et cette particularité, qui a été également soulignée par ISSATCHENKO (1924), a été utilisée pour l'obtention de cultures pures sur milieux d'enrichissement où la croissance des autres bactéries était inhibée par adjonction préalable d' $H_2S$ , à raison de 74 cm<sup>3</sup> par litre.

Au cours de ses recherches sur la flore cellulolytique du Liman de Kujolnizki, RUBENTSCHICK (1928, 1933) a constaté que la vase de cet étang saumâtre proche d'Odessa, recèle à la fois des germes détruisant la cellulose et de très nombreuses bactéries sulfato-réductrices. L'action de ces deux groupes microbiens paraît être complémentaire, les produits de dégradation de la cellulose fournissant aux *Sporovibrio* les sources énergétiques qui leur sont nécessaires pour effectuer la réduction des sulfates.

Les travaux de BUTKEWITCH (1938) sur les sédiments de la Caspienne et de la Mer d'Azov, ont élucidé le mécanisme qui règle les variations



saisonnnières de la teneur en  $H_2S$  dans les eaux de ces mers. A la surface de la vase où vivent en profondeur les anaérobies sulfato-réducteurs, se trouve une mince pellicule de bactéries aérobies qui réoxydent l'hydrogène sulfuré à l'état de soufre métalloïdique ou de sulfates. Ces organismes thio-oxydants appartiennent aux Leucothiobactéries et comprennent *Beggiatoa mirabilis*, ainsi que des membres des genres *Thiophysa* et *Thiospira*. La pellicule superficielle de la vase contient, en même temps que des germes réoxydant  $H_2S$ , d'autres espèces aérobies qui exercent une action analogue sur le méthane, l'ammoniaque et l'hydrogène libérés par la flore anaérobie des couches sédimentaires sous-jacentes. Lorsque les eaux du fond contiennent suffisamment d'oxygène dissous, la pellicule aérobie sulfoxydante joue le rôle d'une barrière efficace et empêche que l'hydrogène sulfuré ne se dissolve dans les eaux libres. Par contre, pendant la saison chaude, la concentration en oxygène devient insuffisante et l'hydrogène sulfuré diffuse librement, ce qui entraîne la mort des organismes supérieurs.

Des conditions comparables à celles de la Mer Noire existent dans certains fjörds norvégiens dont le caractère pratiquement abiotique est dû, ainsi que l'a montré STRÖM (1939), à l'activité des bactéries sulfato-réductrices de la vase.

S'il semble bien que les vibrions anaérobies sulfato-réducteurs sont les plus remarquables et les plus importants parmi les micro-organismes produisant de l'hydrogène sulfuré, ils ne sont cependant pas les seuls à être doués de cette activité. ELLIS (1932) et ZOBELL (1938) ont montré en effet qu'une proportion très élevée des saprophytes pullulant dans les sédiments marins sont capables de libérer  $H_2S$  à partir des substances protéiques. Il est cependant peu vraisemblable que cette source d'hydrogène sulfuré puisse atteindre une ampleur naturelle comparable à celle de la réduction des sulfates. Il existe, par contre, des organismes sulfato-réducteurs différents des *Sporovibrio* actuellement connus. C'est ainsi que parmi de nombreuses souches provenant de la Mer du Japon, HAMADA MINORU (1947) en a relevé plusieurs paraissant appartenir à des types nouveaux. Récemment, PRÉVOT (1948, 1949) a signalé l'activité sulfato-réductrice d'anaérobies non-spécialisés qui venaient d'être isolés à partir de boues d'eaux douces ou de sources thermales. Ces organismes (*Clostridium flabelliferum*, *Cl. caproicum*, *Cl. cauteretsensis*) perdent rapidement cette propriété lorsqu'on les repique sur milieux artificiels, mais il est possible qu'ils soient actifs au sein de leurs habitats naturels et il serait important de rechercher leur présence en milieu marin. Enfin, STURM (1948) a isolé des eaux de la Mer Noire un anaérobie facultatif, *Pseudomonas zelinskii*, qui réduit les sulfates en  $H_2S$  lorsqu'on le cultive en anaérobiose, mais qui perd cette propriété lorsqu'on le repique un certain nombre de fois en milieu aérobie.

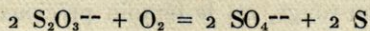
On a déjà mentionné, à propos des travaux de BUTKEWITCH sur les sulfato-réducteurs de la Caspienne et de la Mer d'Azov, le rôle écologique

des *bactéries thio-oxydantes*. La présence de ces organismes dans les eaux libres et dans les sédiments est connue depuis longtemps, mais c'est seulement depuis les travaux de RAVICH-SHERBO (1939) et de BUTKEWITCH (1938) que leur action protectrice à l'égard des animaux et des végétaux supérieurs a été précisée. Les bactéries thio-oxydantes marines se groupent en deux catégories suivant qu'elles puisent l'énergie nécessaire à leur croissance dans l'oxydation biochimique d'H<sub>2</sub>S ou qu'elles empruntent cette énergie à la lumière, grâce à la possession d'un pigment photosynthétique. Ce dernier type, constitué par les bactéries sulfureuses pourprées ou Rhodothiobactéries, ne peut évidemment exercer son activité qu'à la surface des eaux ou des sédiments assez peu profonds pour que la lumière solaire y parvienne. Il a donc une répartition géographique restreinte et une importance relativement limitée. ISSATCHENKO (1914), BAVENDAMM (1924, 1932), UTERMOHL (1925), ont étudié ce groupe dont ils ont observé une grande diversité d'espèces sur les hauts fonds de l'Océan Glacial Arctique, des Bahamas et de la côte danoise.

Les sulfo-bactéries achromiques sont d'un intérêt plus général, du fait qu'elles ne sont pas sous la dépendance de la lumière et qu'elles peuvent se développer en dehors de la zone euphotique. Plusieurs espèces d'*Achromatium*, *Thiophysa*, *Beggiatoa*, *Thiotrix* et *Thioploca* ont été retrouvées ou découvertes dans les sédiments océaniques par BAVENDAMM (1932), ELLIS (1932), HINZE (1903), BUTKEWITCH (1938). En milieu très riche en H<sub>2</sub>S ces bactéries oxydent le soufre à l'état métalloïdique et l'accumulent sous forme d'inclusions à l'intérieur de leur cytoplasme. Lorsque la teneur en hydrogène sulfuré s'abaisse au-dessous d'une certaine limite, la réserve de soufre intra-cellulaire est secondairement oxydée à l'état de sulfates.

A côté des Thiobactériales pigmentés ou incolores, on a également observé dans les sédiments marins des représentants du genre *Thiobacillus* qui est composé d'organismes autotrophes stricts, non photosynthétiques.

NATHANSON (1902), BELJERINCK (1904), RAVICH-SHERBO (1930) et BUNKER (1936) ont signalé la présence dans des vases marines de provenances très diverses, de l'espèce *Th. thioparus*, germe qui oxyde aérobiquement H<sub>2</sub>S et les thiosulfates à l'état de soufre métalloïdique et de sulfates, conformément aux schémas suivants :



Par ailleurs, ISSATCHENKO (1914) a isolé, à partir de vase de l'Océan Glacial Arctique, *Th. denitrificans*, organisme anaérobie qui utilise les nitrates comme accepteurs d'hydrogène pour oxyder H<sub>2</sub>S en soufre, l'azote étant simultanément réduit à l'état moléculaire gazeux.

D'après ELLIS (1932), deux germes décrits par MOLISCH, *Thiobacillus thioigenes* et *Th. bovista*, seraient des espèces exclusivement marines, mais

leur appartenance au genre *Thiobacillus* ne semble pas établie de façon certaine.

#### IV. — FERRO-BACTERIES

Découvertes dans les eaux douces par KÜTZING (1833) et par EHRENBURG (1836), les ferro-bactéries ont été retrouvées en milieu marin par MOLISCH (1910), à qui on doit la description de la première espèce halotolérante, *Leptothrix longissima*. L'existence d'espèces marines autochtones a d'abord été niée par HARDER (1919), mais, depuis, elle a été confirmée par THIEL (1925), et BUTKEWITCH (1928) a individualisé deux nouvelles espèces halophiles, *Gallionella tortuosa*, isolée à partir de la mer de Petschora, et *G. resiculosa*, trouvée dans la Mer Blanche.

Tout récemment, PRINGSHEIM (1949 a et b) a publié une analyse détaillée de la littérature consacrée à ce groupe de micro-organismes et a apporté une très importante contribution à l'étude de leur taxonomie et de leur comportement physiologique.

Les ferro-bactéries présentent un grand intérêt écologique du fait de leur association habituelle avec des anaérobies sulfato-réducteurs, et avec la flore sulfoxydante, les activités de ces trois groupes bactériens s'intriquant de la manière suivante (PRINGSHEIM, 1949 a) : les bactéries sulfato-réductrices réduisent simultanément le fer à l'état ferreux et les sulfates à l'état d'hydrogène sulfuré, et les deux produits finaux de leur métabolisme se combinent pour former du sulfure ferreux, qui confère à la vase sa coloration noire caractéristique. En présence d'oxygène et d'anhydride carbonique, le sulfure de fer se décompose en hydrogène sulfuré, que les bactéries sulfoxydantes réoxydent en sulfates, et en bicarbonate ferreux, qui est oxydé par les ferro-bactéries.

La nécessité pour les ferro-bactéries de disposer à la fois d'oxygène libre et de fer ferreux, c'est-à-dire l'exigence de conditions physico-chimiques apparemment contradictoires, explique que, dans la nature, on les trouve seulement dans certains biotopes très limités, à la surface des vases noires des estuaires et des étangs littoraux, en eau peu profonde. En corollaire, le fait de constater un développement abondant de ferro-bactéries, notamment la présence macroscopiquement visible de flocons colorés en brun-rouge, est le témoin précieux de conditions écologiques bien définies.

L'assimilabilité du fer-ferreux contenu dans le milieu est un facteur important. Comme le souligne PRINGSHEIM (1949 a), une proportion élevée du fer naturel est susceptible de se combiner avec divers composés organiques, en particulier avec les humates, pour former des complexes organiques très stables, de telle sorte que le fer ionique peut manquer, malgré une teneur considérable en fer total. Il est établi que le manganèse peut, dans une certaine mesure, remplacer le fer, mais son oxyda-

tion est plus lente et on a encore peu de renseignements sur les conditions écologiques qui permettent cette suppléance.

Enfin une concentration trop élevée en matière organique paraît être défavorable au développement en masse des ferro-bactéries, car elle entraîne une concurrence effective de la part des micro-organismes hétérotrophes banaux.

On doit aux belles recherches de PRINGSHEIM (1949 *a* et *b*) d'avoir montré comment de faibles variations des conditions écologiques entraînent chez les ferro-bactéries en général, et surtout chez les espèces à gaines, ou *Chlamydobacteriaceae*, d'importantes modifications morphologiques. La plupart des très nombreuses espèces individualisées par les auteurs antérieurs sur la base de caractères morphologiques ne sont en réalité que des modifications réversibles d'un petit nombre de type fondamentaux. C'est ainsi que *Sphaerotilus natans* (Kützing), qui se trouve dans les eaux naturelles bien aérées et riches en ressources nutritives, représente la « *forma eutrophica* » d'un organisme qui, en milieu plus pauvre, prend la forme *dichotoma* individualisée à tort par COHN sous le nom de *Cladothrix dichotoma*. De même, *Leptothrix ochracea* (Kuntzig) n'est, en fait, que les gaines de *S. natans* vieillies, incrustées d'oxyde ferrique et déshabitées par les cellules vivantes.

Ces observations ont un intérêt taxonomique évident. Elles ne sont pas moins remarquables du point de vue écologique car elles fournissent un exemple particulièrement frappant de l'influence que les conditions du milieu extérieur peuvent exercer sur la morphologie des organismes.

## V. — TRAVAUX PERSONNELS

Sous la direction de M. le Professeur PETIT, Directeur du Laboratoire Arago, nous avons entrepris une étude bactériologique destinée à déterminer les causes d'une forte mortalité de la flore et de la faune se produisant en été, dans l'étang salé du Canet, près de Perpignan. Cet étang littoral, dont la superficie est de 755 hectares environ, a une profondeur moyenne inférieure à deux mètres, et le niveau des eaux y est, par ailleurs, soumis à d'importantes fluctuations saisonnières.

En effet, le grau qui traverse le cordon littoral est presque toujours obstrué et la communication avec la mer ne s'établit guère qu'au moment des grandes tempêtes d'équinoxe. Quant au ruisseau par lequel s'effectue l'apport d'eau douce, il est de faible importance et de débit très intermittent.

La description détaillée de ce biotope, ainsi que l'exposé des techniques bactériologiques utilisées, feront l'objet de publica-

tions ultérieures et on se bornera ici à donner l'essentiel des résultats obtenus.

Les premiers prélèvements de vase et d'eau pour examen

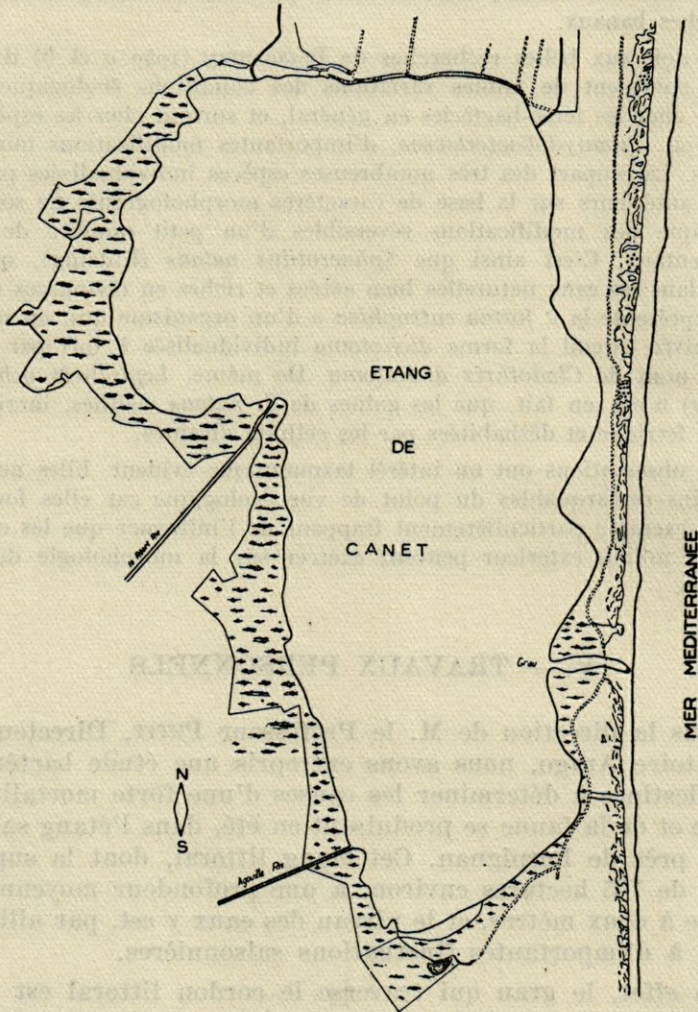


Fig. 1. — Plan de l'étang littoral du Canet.

bactériologique ont été réalisés au mois d'août 1949, période où la mortalité des algues et du poisson atteignait son maximum annuel, et où les dosages effectués sur des échantillons d'eau

recueillies en différents points de l'étang montraient une teneur en  $H_2S$  allant de 1,12 à 7,14 mg. par litre. L'ensemencement de 0,1 g. de vase ou de 5 cm<sup>3</sup> d'eau en milieu lactate-sulfate de BAARS a fourni, pour tous les échantillons, une culture positive de bactéries sulfato-réductrices au bout de quatre à cinq jours seulement d'incubation. L'étude ultérieure des caractères morphologiques et biochimiques de plusieurs souches isolées en culture pure a montré qu'il s'agissait de vibrions anaérobies et a permis de les identifier avec *Sporovibrio desulfuricans* var. *aestuari* (van Delden-Baars) Prévot 1940.

Dans certaines des cultures primaires d'enrichissement réalisées en récipients hermétiquement bouchés, mais où le milieu liquide était demeuré en contact avec une faible quantité d'air, on a constaté, quelques jours après l'apparition du précipité de sulfure de fer noir qui témoignait de la formation d' $H_2S$ , une épaisse pellicule superficielle de soufre métalloïdique. En même temps, on notait la disparition progressive de l'hydrogène sulfuré produit par les organismes sulfato-réducteurs. Des repiquages sur milieu au thiosulfate de soude ont montré que cette réoxydation du soufre était due à *Thiobacillus thioparus* (Beijerinck), germe autotrophe et aérobie strict, qui a également été isolé en cultures pures.

Sur ces mêmes cultures primaires, qui avaient été laissées à la lumière, on a observé au bout de plusieurs semaines la formation, sur les parois des récipients, d'une pellicule rouge-foncé, constituée par des bactéries mobiles, isolées, de forme ovoïde et dont les cellules contenaient de volumineux granules de soufre. Ces Rhodothiobactéries appartenant de manière évidente au genre *Chromatium* ont été repiquées avec succès en milieu minéral de VAN NIEL contenant 0,5 % de  $NaHCO_3$  et 0,2 % de  $Na_2S$ , 9  $H_2O$ , à pH 8,1. L'isolement et l'identification spécifique de plusieurs souches de ces bactéries sulfureuses pourprées sont actuellement en cours.

Les recherches effectuées par la suite sur de nouveaux prélèvements de vase ont chaque fois montré la présence des mêmes organismes, mais, bien qu'on les ait systématiquement recherchées, on n'a pas constaté de bactéries appartenant aux genres et aux espèces voisins du point de vue taxonomique et physiologique. L'incubation à + 55° de cultures sur milieu lactate-sulfate est toujours demeurée infructueuse et n'a pas montré la présence de la variété *thermodesulfuricans* de *Sporovibrio desulfuricans*. De même, on n'a jamais observé *Sporovibrio ru-*

*bentschicki*, non plus que d'autres espèces de *Thiobacillus*, notamment *Th. thiooxydans*, ou d'autres genres de Rhodothiobactéries que le genre *Chromatium*.

Pour estimer comparativement les populations des germes sulfato-réducteurs et thio-oxydants, on a procédé à plusieurs déterminations numériques par la méthode des dilutions successives et ensemencement sur milieux sélectifs. La plus faible quantité de vase ayant fourni une culture positive a varié entre 0,01 et 0,001 gr. pour les bactéries sulfato-réductrices, et entre 0,1 et 0,01 gr. pour *Thiobacillus thioparus*. Etant donnée l'imperfection des méthodes de numération bactérienne par culture, ces données ont une valeur essentiellement relative et ne sauraient être considérées comme l'expression exacte de la densité microbienne réelle dans le milieu naturel. Par ailleurs notre étude n'a pas encore été poursuivie suffisamment longtemps pour que nous puissions établir si le rapport des *Sporovibrio* aux *Thiobacillus* subit des variations saisonnières significatives.

La répartition verticale des bactéries sulfato-réductrices s'est avérée sensiblement constante entre la surface de la vase et 19 cms de profondeur. Par contre, on a constaté que le nombre des *Thiobacillus*, organismes aérobies, tend à décroître avec la profondeur, sans cependant que cette diminution soit brusque ni massive. Dans un des échantillons examinés, on a même observé une répartition inverse, le nombre des thiobacilles étant de 700 par gr. de vase en surface et de 1.000 à 13 cms.

En ce qui concerne l'halophilie, les numérations comparatives sur milieux salé et non salé ont donné, aussi bien pour les *Sporovibrio* que pour les *Thiobacillus*, des densités bactériennes un peu plus fortes en eau de mer qu'en milieu à l'eau douce. Toutefois, il est important de souligner que les souches récemment isolées des deux espèces se sont montrées capables de se développer, sans adaptation progressive, dans une large zone de concentrations en chlorure de sodium (0 à 4 %). Cette particularité, qui s'oppose aux constatations de van DELDEN et de BAARS sur l'halophilie obligatoire des souches marines, s'explique peut-être par les conditions spéciales que rencontrent les souches dans un habitat naturel soumis à de grandes variations de salinité.

La flore du soufre est associée, dans le biotope étudié, à une flore cellulolytique abondante, comprenant surtout des *Cytophagas* et des espèces anaérobies encore en cours d'identification.

Le développement de ces organismes n'est aucunement gêné par l' $H_2S$  que libèrent les sulfato-réducteurs, ce qui confirme les observations de RUBENTSCHICK sur la synergie entre les deux flores. La même tolérance remarquable à l'égard de l'hydrogène sulfuré caractérise certains *Pseudomonas* dont le pigment fluorescent caractéristique finit par colorer intensément celles des cultures d'enrichissement sur lactate-sulfate qui sont en contact avec une quantité d'air suffisante.

Des observations expérimentales précédentes, on peut conclure que la mortalité saisonnière observée dans l'étang du Canet est effectivement liée à la libération d'hydrogène sulfuré par les bactéries anaérobies sulfato-réductrices. Comme l'avaient signalé RAVICH-SHERBO et BUTKEWITCH, dont les travaux ont été analysés plus haut, cette flore réductrice est étroitement associée à des bactéries sulfo-oxydantes et c'est l'équilibre entre les activités de ces deux flores qui régit essentiellement la vie de l'étang. Contrairement aux auteurs russes, on n'a pas constaté que les bactéries chargées de réoxyder l'hydrogène sulfuré se confinent dans une mince pellicule superficielle à la surface de la vase mais on les a retrouvées sur toute la longueur des carottes examinées. En outre, la flore thio-oxydante qui a été observée contient non seulement des Thiobactériales, mais encore *Thiobacillus thioparus*, organisme aérobie et autotrophe strict. Sur les cultures d'enrichissement primaires, la succession en trois stades des *Sporovibrio*, des thiobacilles et des bactéries sulfureuses pourprées est particulièrement intéressante du point de vue écologique.

## CONCLUSIONS

L'écologie des populations bactériennes vivant dans les sédiments marins n'a encore donné lieu qu'à des observations assez fragmentaires, mais, comme on s'est efforcé de le montrer, les faits déjà acquis apportent cependant une vive lumière dans de nombreux domaines. Représentant par leur biomasse un des principaux groupements des communautés sédimentaires, les bactéries ont, par leurs diverses activités métaboliques, une influence capitale sur la fertilité des mers, et, à cet égard, les espèces qui interviennent dans les cycles de l'azote et du soufre revêtent un grand intérêt écologique.

Dans ce rapport, il a été fait une large place aux bactéries anaérobies sulfato-réductrices, qui réduisent les sulfates à l'état d'hydrogène sulfuré, corps hautement toxique pour la plupart



des autres organismes animaux et végétaux. La prolifération considérable de ces micro-organismes dans certains parages, comme la Mer Noire, les fjörds norvégiens et, d'une manière générale, les fonds à vase noire néritiques, aboutit à la suppression complète de toute autre forme de vie. Nous avons nous-mêmes eu l'occasion d'étudier un biotope où ces conditions se trouvent réalisées et nous avons pu procéder à diverses observations sur les rapports écologiques entre les germes sulfato-réducteurs et la flore thio-oxydante.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est certain que, lorsqu'on se propose de définir le biotope sédimentaire en général ou encore un biotope sédimentaire particulier, on ne peut négliger les populations bactériennes qui y vivent. Sans doute peut-on attendre des résultats obtenus par les méthodes de la Microbiologie Ecologique un large développement et la réponse à de nombreux problèmes de Biologie Marine encore à résoudre.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAARS (J.-K.), 1930. — Over Sulfaatreductie door bacterien. *Thèse, Delft*, 164 pp.
- BAIER (C.-R.), 1935. — Studien zur Hydrobakteriologie stehender Binnengewässer. *Arch. f. Hydrobiol.*, 29, 183-264.
- 1937. — Die Bedeutung der Bakterien für der Kalktransport in der Gewässern. *Geol. d. Meere u. Binnengewässer*, 1, 75-105.
- BARTHOLOMEW (J.-W) et RITTENBERG (S.-C.), 1949. — Thermophilic bacteria from deep ocean bottom cores. *J. Bact.*, 57, 658.
- BASTIN (E.-S.), 1926. — The problem of natural reduction of sulfates. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 10, 1270-1299.
- BAUR (E.), 1902. — Ueber zwei denitrificirende Bakterien aus der Ostsee. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel. N.F.*, 6, 9-22.
- BAVENDAMM (W.), 1924. — Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß — und Salzwassers. G. Fischer, Iena, 124 pp.
- 1931. — Die Frage der bakteriologischen Kalkfällung in der tropischen See. *Ber. deu. botan. Ges.*, 49, 282-287.
- 1932. — Die mikrobiologische Kalkfällung in der tropischen See. *Arch. f. Mikrobiol.*, 3, 205-276.
- BEIJERINCK (M.-W.), 1895. — Ueber *Spirillum desulfuricans* als Ursache von Sulfatereduction. *Centrablt. f. Bakt., II Abt.*, 1, 1-19 ; 49-59 ; 104-114.

- 1904. — Ueber die Bakterien welche sich im Dunkeln mit Kohlensäure als Kohlenstoffquelle ernähren können. *Centrablt. f. Bakt., II Abt., 11*, 593-599.
- 1921-1940. — *Verzamelde Werken*, 6 vols, La Haye, M. Nijhoff.
- BENECKE (W.), 1907. — Ueber stickstoffbindende Bakterien am den Golf von Neapel. *Ber. deut. botan. Ges.*, 25, 1.
- BENECKE (W.) et KEUTNER (J.), 1903. — Ueber stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee. *Ber. deut. botan., Ges.*, 21, 333-345.
- Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 1947. — Williams and Wilkins, Baltimore, 6th ed.
- BERSA, 1926. — *Ber. deut. botan. Ges.*, 44, 474-478.
- BERTEL (R.), 1935. — Les bactéries marines et leur influence sur la circulation de la matière dans la mer. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 672, 1-12.
- BRAND (T. VON), RAKESTRAW (N.-W.) et RENN (C.-E.), 1937. — The experimental decomposition and regeneration of nitrogenous organic matter in sea water. *Biol. Bull.*, 72, 165-175.
- BRAND (T. VON), RAKESTRAW (N.-W.) et ZABOR (J.-W.), 1942. — Decomposition and regeneration of nitrogenous matter in sea water. V. — Factors influencing the length of the cycle ; observations upon the gaseous and dissolved organic nitrogen. *Biol. Bull.*, 83, 273-282.
- BRANDT (K.), 1899. — Ueber den Stoffwechsel im Meere. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel*, 4, 213-230.
- 1904. — Ueber die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meere. *Botan. Centr. Beih.*, 16, 383.
- 1927. — Stickstoffverbindungen im Meere. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel*, 20, 201.
- BUNKER (H.-J.), 1936. — A review of the Physiology and Biochemistry of the Sulphur bacteria. His Majesty's Stationery Office, London, 48 pp.
- BUTKEWITCH (V.-S.), 1928 — Die Bildung der Eisenmangan-Ablagerungen am Meeresboden und die daran beteiligten Mikroorganismen. *Ber. d. wiss. Meeresinst., Moscou*, 3 (3) : 5-81.
- 1938. — On the bacterial population of the Caspian and Azov Seas. *Microbiologia*, 7, 1005-1021.
- BUTLIN (K.-R.), ADAMS (M.-E.) et THOMAS (M.), 1949. — The isolation and cultivation of sulfate reducing-bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 3, 46-59.
- CAMPBELL (W.) et JUDD (M.), 1934. — Occurrence of sulfides in certain Areas of the Sea Bottom on the South African Coast. Part II : Bacteriological Aspect. *Fish. and Mar. Biol. Survey, Report n° 11*, 12.

- CAREY (C.-L.), 1938. — The occurrence and distribution of nitrifying bacteria in the sea. *J. Mar. Res.*, 1, 291-304.
- CERTES (A.), 1884. — Sur la culture, à l'abri des germes atmosphériques, des eaux et des sédiments rapportés par les expéditions du Talisman et du Travailleur. *C.R. Ac. Sci.*, 98, 690-693.
- COOPER (L.-H.-N.), 1937. — The nitrogen cycle in the sea. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 22, 183-204.
- DELLEN (A. VAN), 1904. — Beitrag zur Kenntnis der Sulfatreduktion durch Bakterien. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 11, 81-94 et 113-119.
- DREW (G.-H.), 1911. — The action of some denitrifying bacteria in tropical and temperate seas and the bacterial precipitation of calcium carbonate in the sea. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 9, 142-155.
- 1913. — On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine bacteria, and on the action of denitrifying bacteria in tropical and temperate seas. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 9, 479-524.
- ELION (L.), 1924. — A thermophilic sulphate-reducing bacterium. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 63, 58-67.
- ELLIS (D.), 1932. — Sulphur bacteria, Longman, Green and Co, New York, 261 pp.
- EMERY (K.-O.) et DIETZ (R.-S.), 1941. — Gravity coring Instruments and Mechanics of Sediment Coring. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 52, 1685-1714.
- FISCHER (B.), 1894. — Ergebniss der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, 4, 1-83.
- 1894 b. — Die Bakterien des Meeres nach den Untersuchungen der Plankton-Expedition unter gleichzeitiger Berücksichtigung einiger älterer und neuerer Untersuchungen. *Centrablt. f. Bakt.*, 15, 657-666.
- FRANCIS-BOEUF (C.), 1947. — Physiologie des sédiments marins ; consommation d'oxygène de quelques vases fluviomarines in vitro. *C.R. Ac. Sci.*, 225, 1083-1084.
- GAHL (R.) et ANDERSON (B.), 1928. — Sulphate reducing bacteria in California oil waters. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 73, 331-339.
- GAZERT (H.), 1902. — Bakteriologische Untersuchungen (Die Deutsche Südpolar-Expedition). *Veröff. Inst. Meeresk.*, Berlin, 1, 53-55.
- GEE (A.H.), 1932. — Lime deposition and the bacteria. I. — Estimate of bacterial activity at the Florida Keys. *Papers from the Tortugas Lab., Carnegie Inst., Washington*, 28, 67-82.
- GINSBOURG-KARAGITSHEVA (T.-L.), 1933. — Microflora of oil waters and biochemical processes caused by it. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 17, 52-65.

- GRAN (H.-H.), 1901. — Studien über Meeresbakterien. I. — Reduktion von Nitraten und Nitriten. *Bergens Museum Aarbog*, n° 1, 1-23.
- HAMADA-MINORU, 1947. — *Saiensu*, 160, 154.
- HARDER (E.-C.), 1919. — Iron depositing bacteria and their geologic relations. *U.S. Geol. Survey, Prof. Paper*, 113, 1-89.
- HARVEY (H.-W.), 1945. — Recent advances in the Chemistry and Biology of Sea Water. University Press, Cambridge, 164 pp.
- HINZE (G.), 1903. — *Thiophysa volutans*, eine neue Schwefelbakteria. *Ber. deut. botan. Ges.*, 21, 309-316.
- HOFMAN (H.-O.) et MOSTOKOWITCH (W.), 1910. — The reduction of calcium sulphate by carbon monoxid and carbon and the oxidation of calcium sulphide. *Trans. A.I.M.*, 41, 763-785.
- ISSATCHENKO (B.), 1908. — Zur Frage von der Nitrification in den Meeren. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 21, 430.
- 1914. — Investigations on the bacteria of the Glacial Arctic Ocean. Petrograd, 300 pp.
- 1924. — Sur la fermentation sulfhydrique de la Mer Noire. *C.R. Ac. Sci.*, 178, 2204-2206.
- 1926. — Sur la nitrification dans les mers. *C.R. Ac. Sci.*, 182, 185-186.
- JOHNSON (F.-H.), 1936. — The oxygen uptake of marine bacteria. *J. Bact.* 31, 547-556.
- KALINENKO (V.-O.), 1948. — Heterotrophic bacteria as nitrifiers. *Pochvo-vednie (Pédologie)*, 357-363.
- KEDING (M.), 1906. — Weitere Untersuchungen über stickstoffbindende Bakterien. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N.F.*, 9, 273-309.
- KELLERMAN (K.-F.), et SMITH (N.-R.), 1914. — Bacterial precipitation of calcium carbonate. *J. Wash. Ac. Sci.*, 4, 400-402.
- KLUYVER (A.-J.) et VAN NIEL (C.-B.), 1936. — Prospects for a natural system of classification of bacteria. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 94, 369.
- KÜTZING (F.), 1833. — *Sphaerotilus natans*, eine neue Süßwasseralgae. *Linnaea*, p. 385.
- LIEBERT (F.), 1915. — Ueber mikrobiologische Nitrite- und Nitratebildung im Meere. *Rapp. Verhandl. Rijksinst. Visscherijonderz.*, 1, 3.
- LIPMAN (C.-B.), 1924. — A critical and experimental study of Drew's bacterial hypothesis on CaCO<sub>3</sub> precipitation in the sea. *Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst., Wash.*, 19, 179-191.
- 1929. — Further studies on marine bacteria with special to the Drew's hypothesis on CaCO<sub>3</sub> precipitation in the sea. *Papers from the Tortugas Laboratories, Carnegie Inst., Wash.*, 26, 231-248.

- LUCK (J.-M.), SHEETS (G.) et THOMAS (J.-O.), 1931. — The rôle of bacteria in the nutrition of protozoa. *Quart. Rev. Biol.*, 6, 46-58.
- MACGINITIE (G.-E.), 1935. — Ecological aspects of a California marine estuary. *Amer. Midland Naturalist*, 16, 629-765.
- MARE (M.), 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 25, 517-555.
- MEIKLEJOHN (J.), 1949. — Réduction des nitrates et anaérobiose. *Ann. Inst. Pasteur*, 77, 389-394.
- MURRAY (Sir J.), 1900. — On the deposits of the Black Sea. *Scot. Geograph. Mag.*, 16, 673-703.
- MURRAY (Sir J.) et IRVINE (R.), 1895. — On the chemical changes which take place in the composition of the sea-water associated with blue muds on the floor of Ocean. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 37, 481-508.
- MOLISCH (H.), 1910. — Die Eisenbakterien. Iéna, G. Fischer, 83 pp.
- 1925. — Ueber Kalkbakterien und andere Kalkfällende Pilze. *Centralbl. f. Bakt., II Abt.*, 65, 130-139.
- NADSON (G.-A.), 1928. — Beitrag zur Kenntnis der bakteriologischen Kalkablägerungen. *Arch. f. Hydrobiol.*, 19, 154-164.
- NATHANSON (A.), 1902. — Ueber ein neue Gruppe von Schwefelbakterien und ihren Stoffwechsel. *Mitt. zool. Sta. Neapel*, 15, 655-680.
- 1906. — Ueber die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. *Abhandl. math-phys. Klasse K, sächs. Ges. Wiss.*, 29, 335-441.
- PALMER (C.), 1924. — California oil fields waters. *Econ. Geol.*, 19, 128.
- PEARSE (A.-S.), HUMM (H.-J.) et WHARTON (G.-W.), 1942. — Ecology of sand beaches at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 12, 135-190.
- PETERSSON (H.), 1947-1948. — The Swedish Deep-Sea Expedition. *Nature*, 160, 559-560 ; 162, 324-325.
- PIRIE (J.-H.-H.), 1912. — Notes on Antarctic Bacteriology. Scottish National Antarctic Expedition Report on the scientific results of the voyage of S.Y. « Scotia » during the years 1902, 1903 and 1904. *Scottish. Oceanogr. Lab. Edinburgh, Botany*, 3, (10), 137-148.
- POCHON (J.) et TCHAN (Y.), 1948. — Précis de Microbiologie du Sol. Masson, Paris, 222 pp.
- PRÉVOT (A.-R.), 1940. — Etudes de Systématique Bactérienne. V. — Essai de classification des vibrions anaérobies. *Ann. Inst. Pasteur*, 64, 117-125.
- 1940 b et 1948. — Manuel de classification et de détermination des bactéries anaérobies, Masson, Paris, 1° éd., 1940 ; 2° éd. 1948, 287 pp.

- 1948. — Recherches sur la réduction des sulfates et des sulfites minéraux par les bactéries anaérobies. *Ann. Inst. Pasteur*, 75, 571-574.
- 1949. — Anaérobies réducteurs des sulfates et formation des pétroles. *Ann. Inst. Pasteur*, 77, 400-418.
- PRINGSHEIM (E.-G.), 1949 a. — Iron bacteria. *Biol. Rev.* 24, 200-245.
- 1949 b. — The filamentous bacteria *Sphaerotilus*, *Leptothrix*, *Cladotrix*, and their relation to iron and manganese. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 233, 453-482.
- RAKESTRAW (N.-W.), 1936. — The occurrence and signification of nitrite in the sea. *Biol. Bull.*, 71, 133-167.
- RAVICH-SHERBO (J.), 1930. — To the question of bacterial thin layer in the Black Sea according to the hypothesis of Prof. Egounoff. *Trav. Sta. biol. Sébastopol*, 2, 127-141.
- REUSZER (H.-W.), 1933. — Marine bacteria and their rôle in the cycle of life in the sea. III. — The distribution of bacteria in the ocean waters and muds about Cape Cod. *Biol. Bull.*, 65, 480-497.
- RITTENBERG (S.-C.), 1940. — Bacteriological analysis of some long cores of marine sediments. *J. Mar. Res.*, 3, 191-201.
- 1941. — Studies on marine sulfate-reducing bacteria. Dissertation n° 650, Univ. Calif., La Jolla, 115 pp.
- ROGERS (G.-S.), 1919. — The Sunset Midway Oil Field, California. *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper* n° 1117.
- ROMELL (L.-G.), 1936. — *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 93, 442.
- RUBENTSCHIK (L.), 1928. — Ueber Sulfatreduktion durch Bakterien bei Zellulosegarungsprodukten als Energiequelle. *Centrablt. f. Bakt.*, 73, 483-496.
- 1928. — Zur Frage der aeroben Zellulosezerzung in Salzeen. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 76, 305-314.
- 1933. — Zur anaeroben Zellulosezerzung in Salzeen. *Centrablt. f. Bakt.*, II Abt., 88, 182-186.
- RUSSELL (H.-L.), 1891. — Untersuchungen über im Golf von Neapel lebende Bakterien. *Zeitschrift. f. Hyg.*, 11, 165-206.
- 1892. — Bacterial investigations of the sea and its floor. *Botan. Gaz.*, 17, 312-321.
- 1893. — The bacterial flora of the Atlantic Ocean in the vicinity of Woods Hole, Mass. *Botan. Gaz.*, 18, 383-395; 411-417; 439-447.
- SENEZ (J.), 1949. — Bactéries anérobies des sédiments marins. *Ann. Inst. Pasteur*, 77, 512-536.
- SHTURM (L.-D.), 1948. — Sulfate reduction by facultative aerobic bacteria. *Mikrobiologiia*, 17, 415-418.

- SMITH (R.-L.), 1926. — Report on a bacteriological examination of « chaly mud » and sea-water from the Bahamas Banks *Dept. Marit. Biol., Carnegie Inst., Wash.*, 23, 67-72.
- STARKEY (R.-L.), 1938. — A study of spore formation and other morphological characteristics of *Vibrio desulfuricans*. *Arch. f. Mikrobiol.*, 9, 268-304.
- STRÖM (K.-M.), 1939. — Land-locked waters and the deposition of black muds. Recent Marine Sediments. *Amer. Assoc. Petrol. Geol., Tulsa, Oklahoma*, 356-372.
- THIEL (G.-A.), 1925. — Manganese precipitated by micro-organisms. *Econ. Geol.*, 20, 301-310.
- THOMSEN (P.), 1910. — Ueber das Vorkommen von Nitrobakterien im Meere. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N.E.*, 11, 1-27.
- TRASK (P.-D.), 1936. — Note introductive à l'article de ZOBELL et ANDERSON (*Bull. Amer. Soc. Petrol. Geol.*, 1936, 20, 258-259.)
- 1939. — Recent Marine Sediments. *Amer. Soc. Petrol. Geol., Tulsa, Oklahoma*, 428-453.
- UTERMÖHL (H.), 1925. — Limnologische Phytoplankton-Studien. *Arch. f. Hydrobiol., Suppl.* 5, 1-527.
- WAKSMAN (S.-A.), 1933. — On the distribution of organic matter in the sea bottom and the chemical nature and origin of marine humus. *Soil Sci.*, 36, 125-147.
- WAKSMAN (S.-A.) et CAREY (C.), 1935. — Decomposition of organic matter in sea water by bacteria. I. — Bacterial multiplication in stored sea-water. *J. Bact.*, 29, 531-543 ; II. — Influence of addition of organic substances upon bacterial activities. *Ibid.*, 29, 545-561.
- WAKSMAN (S.-A.), CAREY (C.-L.) et REUSZER (H.-W.), 1933 a. — Marine bacteria and their rôle in the cycle of the life in the sea. I. — Decomposition of marine plant and animal residues by bacteria. *Biol. Bull.*, 65, 57-79.
- WAKSMAN (S.-A.) et HOTCHKISS (M.), 1938. — On the oxidation of organic matter in marine sediments by bacteria. *J. Mar. Res.*, 1, 101-118.
- WAKSMAN (S.-A.), HOTCHKISS (M.) et CAREY (C.-L.), 1933 b. — Marine bacteria and their rôle in the cycle of life in the sea. II. — Bacteria concerned in the cycle of nitrogen in the sea. *Biol. Bull.*, 65, 137-167.
- WAKSMAN (S.-A.), HOTCHKISS (M.), CAREY (C.-L.) et HARDMAN (Y.), 1938. — Decomposition of nitrogenous substances in sea water by bacteria. *J. Bact.*, 35, 477-486.
- WAKSMAN (S.-A.), REUSZER (H.-W.), CAREY (C.-L.), HOTCHKISS (M.) et RENN (C.-E.), 1933 c. — Studies on the Biology and Chemistry of the Gulf of Maine. III. — Bacteriological investigations of the sea water and marine bottom. *Biol. Bull.*, 64, 183-205.

- WINOGRADSKY (S.), 1947. — Principes de la Microbiologie Ecologique. *Antonie Leeuwenhoek*, 12, 5-15.
- ZELINSKY (N.-D.), 1893. — On the hydrogen sulphide fermentation in the Black Sea and the Odessa estuaries. *Proc. Russ. Phys. Chem. Soc.*, 25, 298-303.
- ZOBELL (C.-E.), 1935. — Oxidation-reduction potentials and the activity of marine nitrifiers. *J. Bact.*, 29, 78.
- 1938. — Studies on the bacterial flora of marine bottom sediments. *J. Sediment. Petrol.*, 8, 10-18.
- 1939. — Occurrence and activity of bacteria in marine sediments. Recent marine Sediments. *Amer. Assoc. Petrol. Geol., Tulsa, Oklahoma*, 416-427.
- 1940. — The effect of oxygen tension on the rate of oxidation of organic matter in sea water by bacteria. *J. Mar. Res.*, 4, 42-75.
- 1943. — Bacteria as geological agents with particular reference to petroleum. *Petroleum World*, 40, 30-43.
- 1946. — Marine Microbiology. Waltham, Mass., 240 pp.
- ZOBELL (C.-E.) et ANDERSON (D.-Q.), 1936. — Vertical distribution of bacteria in marine sediments. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 20, 258-269.
- ZOBELL (C.-E.) et FELTHAM (C.-B.), 1934. — Preliminary studies on the distribution and characteristics of marine bacteria. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Tech. Ser.*, 3, 279-296.
- 1935. — The occurrence and activity of urea-splitting bacteria in the sea. *Science*, 81, 234-236.
- 1938. — Bacteria as food for certain marine invertebrates. *J. Mar. Res.*, 1, 312-327.
- 1942. — The bacterial flora of a marine mud flat as an ecological factor. *Ecology*, 23, 69-78.
- ZOBELL (C.-E.), GRANT (C.-W.) et HAAS (H.-F.), 1943. — Marine microorganisms which oxidize petroleum hydrocarbons. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 27, 1175-1193.
- ZOBELL (C.-E.) et JOHNSON (F.-H.), 1949. — The influence of hydrostatic pressure on the growth and viability of terrestrial and marine bacteria. *J. Bact.*, 57, 179-190.
- ZOBELL (C.-E.) et RITTENBERG (S.-C.), 1948. — Sulfate reducing bacteria in marine sediments. *J. Mar. Res.*, 7, 602-617.
- ZOBELL (C.-E.) et UPHAM (H.-C.), 1944. — A list of marine bacteria including descriptions of sixty new species. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 5, 239-292.
-