

ACTIVITÉ BACTÉRIENNE DANS L'UPWELLING MAURITANIEN RELATION AVEC L'OXYGÈNE ET LA MATIÈRE ORGANIQUE

Alain HERBLAND

O.R.S.T.O.M., Abidjan, COTE D'IVOIRE

Summary : New upwelled waters were followed for 8 days with a drogue, and bacterial activity (assimilation and respiration) was measured twice a day.

The energetic yields of bacteria (ratio = Assimilation/Assimilation + respiration) have a mean value of 35,3 % (S.D. = 9,4). In oxygen over-saturated waters, the variability is less (S.D. = 5.0) and in oxygen poor waters, (≤ 40 %) the yields distribution is anarchic.

The organic excretion of phytoplankton seems to induce a bacterial growth which is then increased with the breakdown of algal cells. This breakdown releases a great quantity of dissolved products in the sea.

Good correlations between oxygen, bacterial activity, and organic matter are observed.

A great part of the organic matter photosynthesized in this upwelling area is not used up by the upper steps of marine food chains, but is degraded. The extra-cellular products liberated, are used by bacteria.

Résumé : Pendant 8 jours, des eaux fraîchement remontées ont été suivies à l'aide d'une drogue, et des mesures de l'activité bactérienne (assimilation et respiration) ont été faites deux fois par jour.

Les rendements énergétiques (Assimilation/Assimilation + respiration) des bactéries se distribuent symétriquement autour d'une valeur moyenne de 35,3 % ($\sigma=9,4$). La sursaturation en oxygène favorise le fonctionnement régulier de la machine bactérienne ($\sigma=5.0$) tandis qu'une forte sous-saturation (≤ 40 %) implique une distribution anarchique des rendements.

L'excrétion organique du phytoplancton semble induire un développement bactérien qui est ensuite largement intensifié par la lyse des cellules algales qui libèrent de grandes quantités de matière organique dissoute.

De bonnes corrélations sont observées entre la distribution verticale des activités bactériennes de celle de l'oxygène d'une part, et celle de la matière organique d'autre part.

Une part importante de la matière végétale synthétisée dans l'upwelling n'est pas utilisée par les échelons supérieurs de la chaîne alimentaire, mais se dégrade. Les produits de dégradation sont utilisés par les bactéries.

INTRODUCTION

Si l'aspect systématique de la bactériologie marine commence à être bien connu, l'aspect écologique, au contraire, l'est beaucoup moins. L'impact des bactéries hétérotrophes en tant qu'agent de minéralisation de matière organique dissoute, et de fabrication de matière particulaire n'a pas encore été évalué, et l'existence de relations étroites, dans l'océan, entre le nombre des bactéries et d'autres paramètres physico-chimiques est difficilement mise en évidence (Bianchi et Bianchi, 1971).

En mars 1972, le N.O. "Capricorne" du Centre ORSTOM d'Abidjan (Côte d'Ivoire) a entrepris une campagne d'étude de l'écosystème de l'upwelling mauritanien. Le but de cette campagne était de suivre une masse d'eau nouvellement remontée. Le maximum de remontée a été localisé à $18^{\circ}46'N$ et $16^{\circ}20'W$, c'est-à-dire à l'est d'un canyon qui entaille le plateau continental, sur des fonds de 20 m (fig. 1).

C'est à cet endroit qu'une drogue a été mise à l'eau, et nous l'avons suivie pendant 8 jours. En fait le vent n'a soufflé régulièrement que pendant 5 jours, et nous avons pu suivre pendant ce temps l'évolution des principaux paramètres concernant les productions primaire et secondaire et la régénération des sels nutritifs. Ces résultats sont exposés dans une étude en cours de publication (Herbland *et al.*, 1973).

Rappelons brièvement que nous avons assisté à la diminution très rapide des sels nutritifs (nitrate, phosphate, silicate) jusqu'à épuisement en surface, pendant que la production primaire et la chlorophylle

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 7406 Océa

EX 2

augmentaient exponentiellement ; simultanément la teneur en O_2 passait de moins de 50 % de saturation à plus de 190 % en fin de parcours. La production secondaire suivait de très près (24 h) la production primaire (fig. 2).

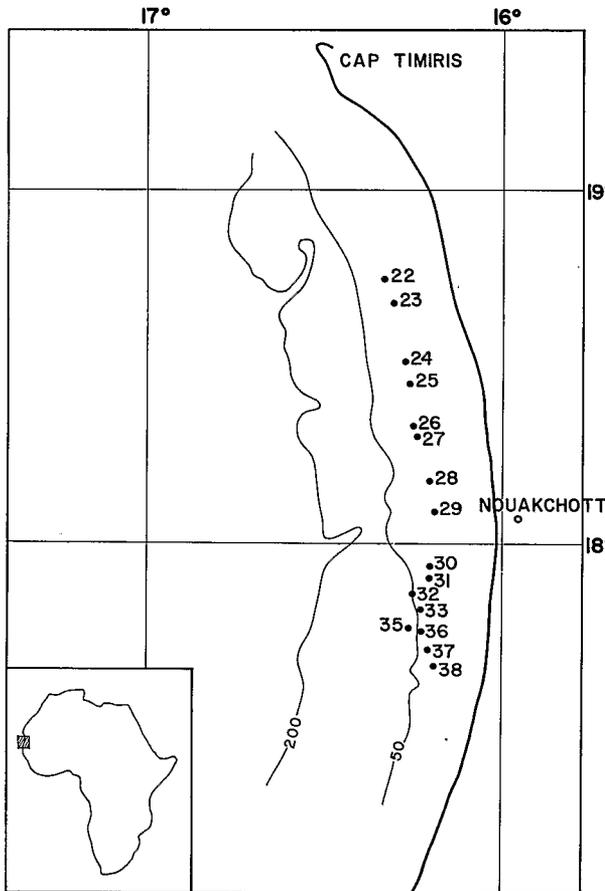


Figure 1 – Parcours suivi par la drogue immergée entre 6 et 8 m, position des stations.

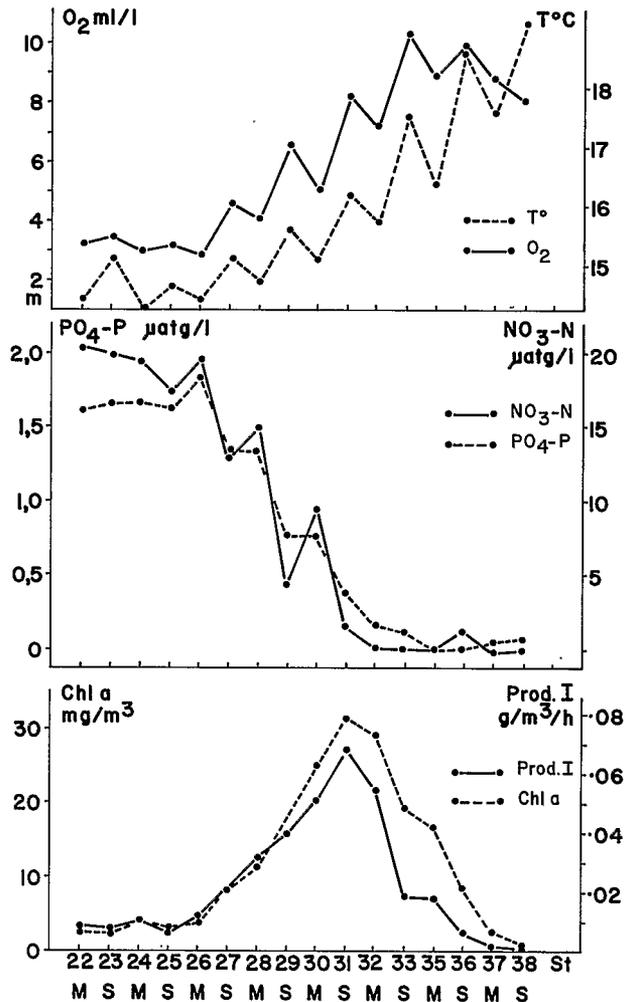


Figure 2 – Evolution des principaux paramètres de surface pendant le parcours de la drogue (d'après Herbland *et al.*, sous presse).

MATERIEL ET METHODES

Pendant le trajet de la drogue, des mesures de l'activité bactérienne ont été faites à 5 ou 6 niveaux, 2 fois par jour.

La méthode utilisée est basée sur le principe d'incubation en présence de molécules organiques marquées en ^{14}C (Parsons et Strickland, 1962).

Cette méthode présente l'avantage de mesurer à la fois la quantité de carbone assimilée et celle qui est brûlée pour les besoins énergétiques des bactéries (Herbland et Bois, 1974) : du glucose marqué ($0,18 \mu g$) est ajouté à un échantillon d'eau de mer fraîchement prélevé (100 ml). L'incubation a lieu dans un erlenmeyer de 500 cm^3 hermétiquement clos (fig. 3). Au sommet de l'erlenmeyer est suspendue une fiole à scintillation liquide contenant 1 ml d'hydroxyde de hyamine 10 X adsorbée sur une languette en fibre de verre. Ce dispositif permet le piégeage du CO_2 dégagé par la respiration. A la fin de l'incubation (3 h), 1 ml de formol à 20 % est injecté pour tuer les bactéries ainsi qu'un ml de PO_4H_3 à 50 % pour déplacer l'équilibre carbonate – acide carbonique vers la formation de CO_2 . Une agitation magnétique permet de

recupérer 90 % du CO_2 dans la fiole à scintillation en 4 h. La filtration de l'incubat sur filtre Millipore (HA) permet de récupérer les bactéries. Les filtres sont rincés avec de l'eau de mer filtrée, séchés à l'air, introduits dans des fioles à scintillation et recouverts de liquide scintillant. Les comptages ont lieu à terre avec un compteur Intertechnique SL 30.

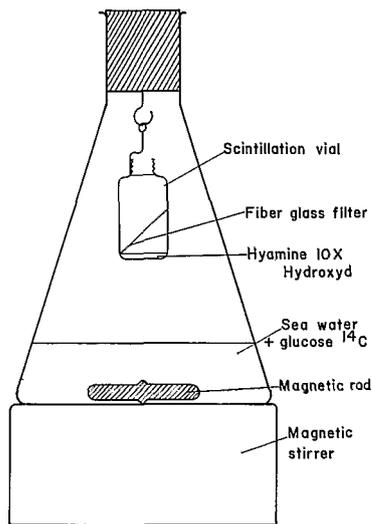


Figure 3 — Dispositif d'incubation et de piégeage du CO_2 utilisé pour mesurer l'assimilation et la respiration bactériennes.

Les autres paramètres en relation avec l'activité bactérienne ont été mesurés par les méthodes suivantes :

- Température : Sonde STDO
- Oxygène : Sonde STDO et méthode de Winkler
- Phosphore organique : Méthode d'Armstrong et Tibbitts (1968)
- Chlorophylle "a" : Méthode fluorimétrique *in vivo* — (Lorenzen 1966)
- Phaeophytine : Méthode spectrophotométrique de Lorenzen (1967)
- Production primaire : Méthode au ^{14}C (Steemann — Nielsen, 1952)
- Excrétion organique primaire : Méthode d'Anderson et Zeutschel (1969)

RESULTATS

Trois aspects seront envisagés, l'étude des rendements énergétiques bactériens, l'évolution de l'activité bactérienne pendant le parcours de la drogue, et la distribution verticale de cette activité en relation avec celle de l'oxygène et de la matière organique.

Les rendements énergétiques

Le rendement énergétique se définit comme le rapport de ce qui a été assimilé par la cellule sur ce qui a été ingéré, c'est-à-dire approximativement, (si l'on néglige l'excrétion organique carbonée qui ne peut être évaluée, et qui doit être très faible) :

$$R = \frac{\text{Assimilation}}{\text{Assimilation} + \text{Respiration}}$$

Si on considère toutes les mesures de toutes les stations à tous les niveaux, et en ayant précédemment éliminé les valeurs particulièrement aberrantes (9 sur 175), on constate que la distribution des rendements suit approximativement une loi normale, avec une valeur moyenne de 35,3 % (fig. 4). Cependant la distribution n'est pas exactement normale parce que la classe médiane est trop nombreuse. (Test du χ^2 , seuil 0.01)

Etant donné l'importance de la respiration sur le rendement énergétique (R est en moyenne deux fois plus grand que A) on peut supposer que la teneur en oxygène, facteur essentiel de la respiration, influencera la valeur des rendements. Cependant, la valeur moyenne des rendements semble indépendante de la concentration en oxygène du milieu.

Tableau 1 : Moyennes, variances, écarts type et coefficients de variation des différentes séries d'échantillons (voir texte).

	n	m	σ^2	σ	Cv	Loi normale
Ensemble des échantillons	166	35,3	88,0	9,40	26,5	oui
Echantillons avec $O_2 \geq 100\%$	34	32,5	25,4	5,04	15,5	oui
Echantillons avec $O_2 \leq 40\%$	37	34,0	81,7	9,10	26,6	non
Echantillons à forte activité $H \geq 5 \mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$	64	34,3	68,4	8,27	24,1	oui
Echantillons à faible activité $0,5 \leq H \leq 2$	43	34,1	76,9	8,77	25,7	oui

Si l'on considère la moyenne des échantillons dont la concentration en O_2 est supérieure à la saturation et celle des échantillons dont la concentration est faible ($\leq 40\%$ de saturation), on constate qu'elles ne sont pas significativement différentes : 32,5 % dans le premier cas, 34,0 dans le second (test de l'erreur standard, seuil 0,05, Lamotte 1948).

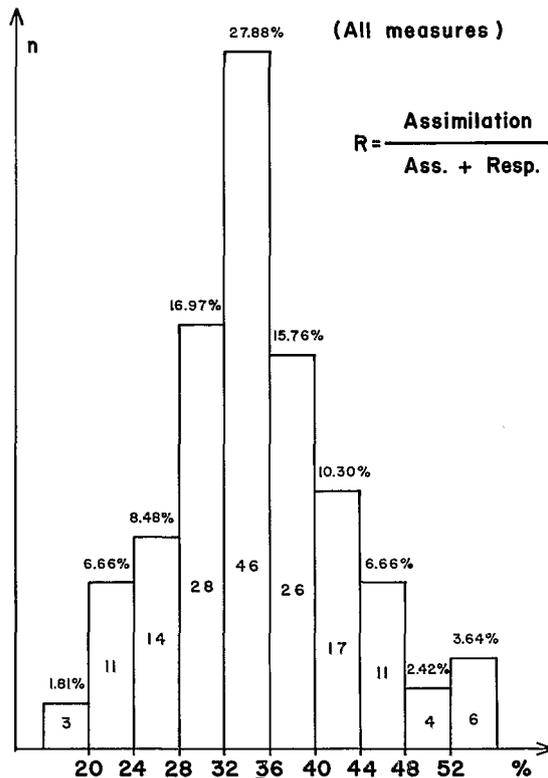


Figure 4 - Distribution des rendements énergétiques de l'ensemble des échantillons.

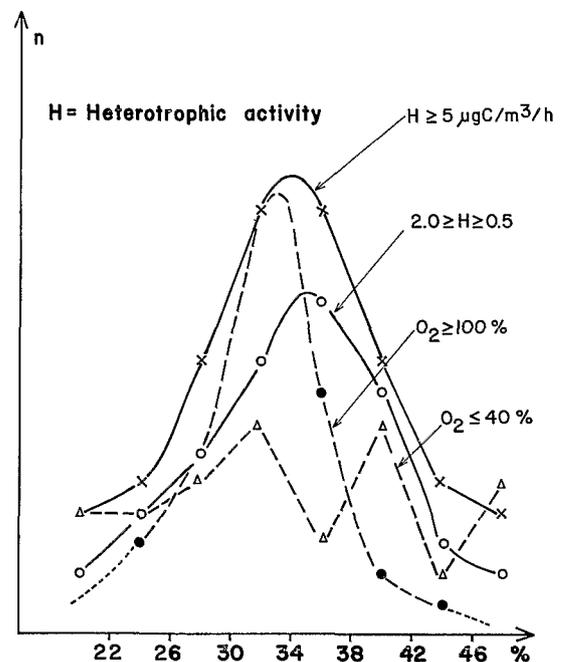


Figure 5 - Distribution des rendements énergétiques. Influence de l'oxygène et de l'intensité de l'activité.

En revanche, la distribution des rendements autour de ces valeurs moyennes n'est pas la même. Dans les eaux sursaturées, la distribution ne contredit pas une loi normale (test du X^2 , seuil 0,05), tandis que dans les eaux pauvres en O_2 , la distribution est aléatoire (fig. 5). Mais cette différence peut être due à un artéfact dans le choix des échantillons. En effet, on constate que sur les 34 mesures effectuées dans les eaux sursaturées, 23 montrent une forte activité (supérieure à $5 \mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$) et seulement 4 ont une faible activité (comprise entre $0,5$ et $2 \mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$). Puis, sur les 37 mesures effectuées dans les eaux largement sous-saturées ($\leq 40\%$) seulement 7 ont une forte activité (supérieure à $5 \mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$) et 18 une faible activité

(comprise entre 0,5 et $2 \mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$ — Tableau 2). Il se pourrait donc que la bonne homogénéité des rendements dans les eaux sursaturées soit plus liée à une forte activité qu'à des conditions favorables d'oxygénation, et réciproquement dans les eaux sous-saturées, car la méthode est d'autant plus précise que le nombre de cpm recueillis est grand.

Tableau 2 : Répartition de l'intensité de l'activité bactérienne en fonction de la concentration en O_2 .
Nombre d'échantillons dans chaque catégorie.

Activité bact. H $\mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$	Echantillons avec $\text{O}_2 \geq 100\%$	Echantillons avec $\text{O}_2 \leq 40\%$
$H \geq 5$	23	7
$5 > H > 2$	7	7
$2 \geq H \geq 0.5$	4	18
$H < 0.5$	0	5

Mais, en considérant toutes les mesures dont l'activité est faible et comprise entre 0,5 et $2 \mu\text{gC}/\text{m}^3/\text{h}$ on constate que la distribution suit encore une loi normale (test, du χ^2 $P = 0.85$), (fig. 5).

De plus, en comparant les variances des 5 séries d'échantillons, (Tableau 1), seule la variance de la série B ($\text{O}_2 \geq 100\%$) est significativement différente des autres (Test F, seuil 0.01).

C'est donc bien la teneur en oxygène qui, influence la régularité du fonctionnement de la machine bactérienne sans néanmoins modifier la valeur moyenne des rendements. Une bonne oxygénation favorise une distribution normale et étroite autour d'une valeur moyenne, tandis qu'un déficit en O_2 implique une distribution aléatoire.

Evolution de l'activité bactérienne pendant le parcours de la drogue

En intégrant sur 20 m l'activité bactérienne (les fonds étaient de 25 m) on a une bonne représentation globale de l'activité hétérotrophe pendant le parcours de la drogue (fig. 6).

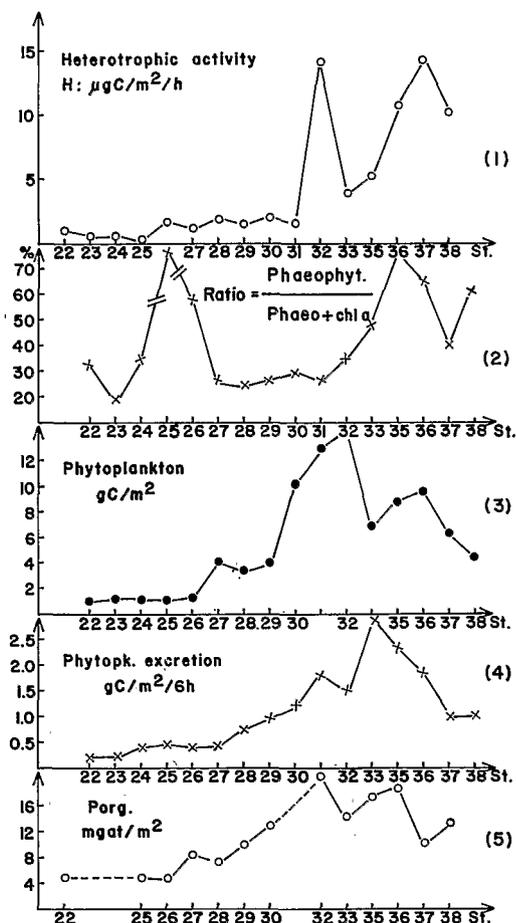


Figure 6 — Evolution de l'activité bactérienne pendant le parcours de la drogue et des paramètres en relation avec cette activité.

Pendant les deux premiers jours (stations 22-25) l'activité est faible, elle augmente régulièrement pendant les trois jours suivants (stations 26-31), et prend de très fortes valeurs en fin de parcours (stations 32-38).

Parallèlement, l'évolution de l'excrétion organique du phytoplancton permet de penser que de la matière organique dissoute est mise à la disposition des bactéries en quantité importante à la fin du "bloom" (fig. 6). Mais il faut être réservé pour ce paramètre, car les valeurs obtenues sont particulièrement fortes comparées à celles de la production brute (60 %). Il est probable qu'au moment de la filtration une partie de la matière organique assimilée passe dans le filtrat, bien que la dépression soit faible (200 mm de Hg), (Herbland *et al.*, 1973). Cette hypothèse est confirmée par l'évolution du rapport Phaeophytine/Phaeophytine + Chlorophylle "a" (fig. 6), qui représente un indice de dégradation du phytoplancton, donc de fragilité.

Il y a donc libération dans le milieu de matière organique par deux processus bien distincts : Excrétion par les cellules bien portantes, et lyse de ces cellules en fin de bloom, causée à la fois par grazing et mort naturelle des populations. Remarquons que les courbes 1 et 2 de la figure 6 coïncident remarquablement si on les décale d'une demi-journée : la teneur en phaeophytine précède le développement bactérien de quelques heures. A la station 25, le taux de phaeophytine est inexplicablement élevé (139 %) mais la quantité de phytoplancton étant faible l'augmentation de l'activité bactérienne à la station 26 n'est pas spectaculaire.

La distribution du phosphore organique (particulaire + dissous) montre qu'en fin de parcours, les teneurs sont élevées ; confirmant qu'après le "bloom", une quantité importante de matière organique est à la disposition des bactéries.

Distribution verticale de l'activité bactérienne, relation avec l'oxygène et la matière organique dissoute et particulaire.

A défaut de mesures de carbone, le phosphore organique nous servira d'indice d'abondance de la matière organique (particulaire + dissoute), présente dans l'eau.

Pour prouver l'existence d'un lien entre l'activité bactérienne et ces deux paramètres (oxygène et matière organique) on a calculé pour chaque station le coefficient de corrélation de rang de Spearman (Lamotte, 1948). Les résultats de ces corrélations sont exprimés dans le tableau 3.

Tableau 3 : Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre l'activité bactérienne et la teneur en oxygène d'une part, et la quantité de phosphore organique d'autre part.

Niveau de signification $\left\{ \begin{array}{l} \text{seuil 0.1 : R = 0.83} \\ \text{seuil 0.05 : R = 0.88} \\ \text{seuil 0.01 : R = 0.94} \end{array} \right.$

Station	Corrélation avec O ₂	Corrélation avec P _{org.}	Activ. bact. H µgC/m ² /h
22	+ 0.30	- 0.10	0.91
23	- 0.48	.	0.51
24	+ 0.20	.	0.48
25	+ 0.78	+ 0.30	0.08
26	+ 0.58	+ 0.90	1.64
27	- 0.90	+ 0.12	0.96
28	+ 0.28	+ 0.50	1.86
29	+ 0.83	+ 0.83	1.42
30	+ 0.33	+ 0.18	1.93
31	+ 0.20	.	1.38
32	+ 0.98	+ 0.90	13.92
33	+ 0.93	+ 0.82	3.67
35	+ 0.96	+ 0.97	4.97
36	+ 0.80	+ 0.74	10.52
37	+ 0.90	+ 1.00	14.15
38	+ 0.08	+ 0.78	10.04

Pour chaque facteur, trois parties se dégagent :

1. Au début (stations 22 à 27 pour l'oxygène et 22 à 25 pour le phosphore organique) les coefficients sont très variables et faibles en moyenne, signifiant qu'il n'y a pas de corrélation. A ces stations, l'activité bactérienne est faible et les gradients d'oxygène et de phosphore organique inexistant (fig. 7).

2. Ensuite (stations 28 à 31 pour l'oxygène, et 26 à 31 pour le phosphore organique) les coefficients sont tous positifs, et d'une valeur moyenne plus élevée signifiant que les paramètres évoluent dans le même sens. Seule la station 29 est significativement corrélée (seuil 0.10) pour les deux facteurs, mais déjà aux stations 30 et 31, les profils se ressemblent (fig. 8).

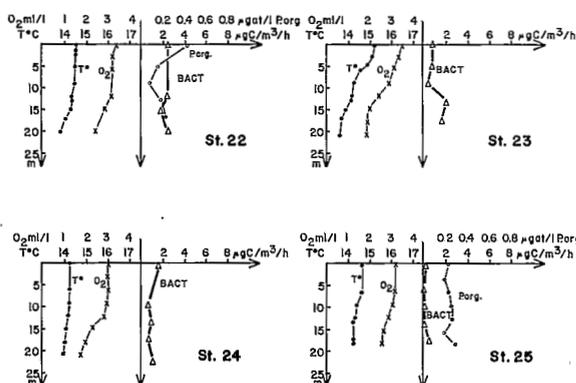


Figure 7 - Distribution verticale de l'activité bactérienne (Δ — Δ), de l'oxygène (x—x) et du phosphore organique (o—o) aux stations du début de parcours de la drogue.

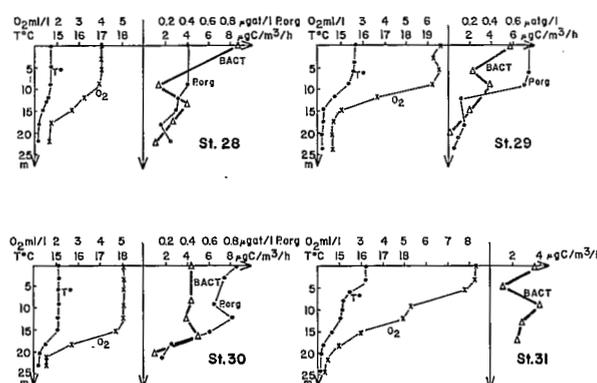


Figure 8 - Distribution verticale de l'activité bactérienne (Δ — Δ), de l'oxygène (x—x) et du phosphore organique (o—o) aux stations de milieu de parcours de la drogue.

3. Enfin, à partir de la station 32, les coefficients de corrélation sont tous très élevés (sauf un) et les gradients de phosphore organique et d'oxygène sont bien prononcés (fig. 9).

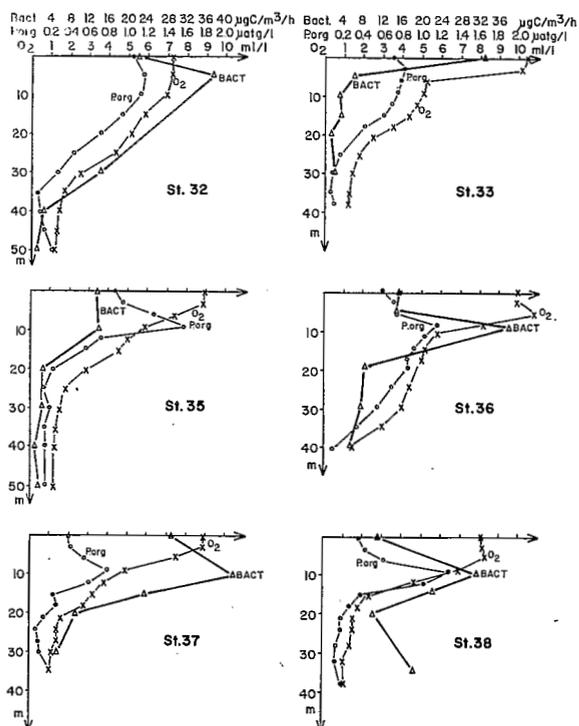


Figure 9 - Distribution verticale de l'activité bactérienne (Δ — Δ), de l'oxygène (x—x) et du phosphore organique (o—o) aux stations de fin de parcours de la drogue.

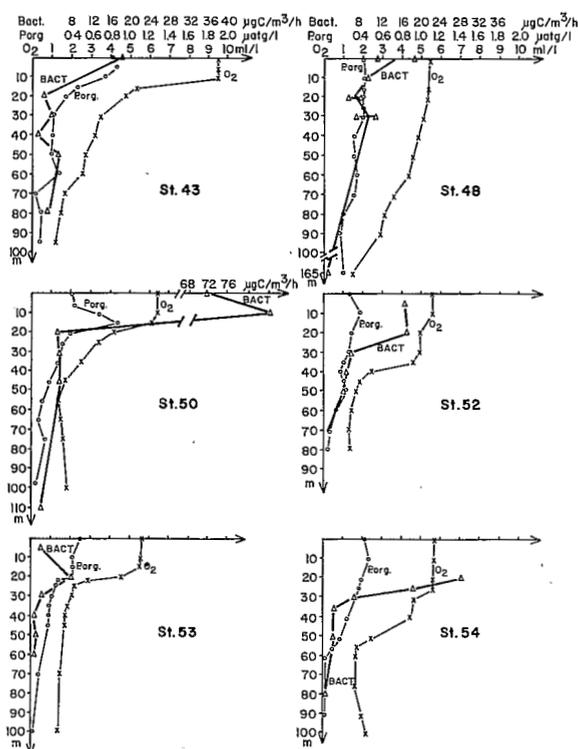


Figure 10 - Distribution verticale de l'activité bactérienne (Δ — Δ), de l'oxygène (x—x) et du phosphore organique (o—o) aux stations du large.

De même, pour des stations situées plus au large, les distributions verticale de ces trois paramètres sont liées (fig. 10). La liaison est d'autant plus nette que les gradients (oxycline et phosphocline) sont marqués.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étude des rendements énergétiques des populations bactériennes dans les eaux naturelles a fait l'objet de peu d'études. Hobbie et Crawford (1969), Williams (1970) ont fait quelques mesures avec du glucose et des acides aminés. Ces auteurs trouvent des rendements extrêmement élevés : 70-80 % pour les premiers, et 67 % en moyenne pour le second ($\sigma = 8.8$). En revanche, dans les cultures bactériennes on a l'habitude de trouver qu'approximativement un tiers du substrat consommé est assimilé, tandis que les deux tiers restants sont oxydés. Nos résultats concordent donc avec ceux obtenus lors de cultures.

Le bilan énergétique théorique de l'oxydation aérobie du glucose est voisin de 42 % pour la seule fabrication de l'ATP au niveau des phosphorylations oxydatives du cycle de Krebs. Si nous tenons compte du fait que les cellules sont des "systèmes thermodynamiques ouverts" (qui échangent de la matière avec le milieu extérieur) et si nous corrigeons les valeurs de $\Delta G'$ (variation d'énergie libre standard à pH 7) en fonction des concentrations réelles d'ADP, d'ATP et de phosphate dans la cellule, le rendement doit dépasser largement les 60 % (Lehninger, 1965), pour la seule mise en réserve de l'énergie sous forme d'ATP. En plus, l'utilisation de l'ATP pour les biosynthèses organiques ne se fait pas sans frottements (au sens thermodynamique du terme) et si l'on suppose un rendement énergétique moyen également voisin de 60 % pour les phénomènes de synthèse, on arrive à un rendement global de $60\% \times 60\% = 36\%$ pour l'ensemble des réactions cataboliques et anaboliques d'une cellule aérobie se nourrissant de glucose. Le rendement moyen de 35,3 % que l'on trouve, semblerait confirmer cette hypothèse. Williams pense que dans la mer, les bactéries ont le choix entre de nombreux substrats, alors que dans les cultures, la source énergétique est souvent unique, et c'est cette variété de molécules "toutes prêtes" qui permettrait aux cellules de se multiplier avec les rendements si élevés qu'il trouve. Cette explication peut être retenue, d'autant plus que l'hétérotrophie se définit justement par le besoin de molécules organiques déjà synthétisées. Pour expliquer les différences entre les résultats de Williams et les nôtres, il faut admettre que les conditions trophiques sont différentes : Dans notre cas le glucose est essentiellement utilisé comme source d'énergie donc dégradé en CO_2 , alors que dans le cas de Williams c'est essentiellement un matériel de construction cellulaire, donc incorporé. Cette explication, n'est pas satisfaisante et ne fait que repousser le problème. Mais notons que cette année, dans la même zone, en utilisant des acides aminés à la place du glucose, les rendements obtenus ont été supérieurs (voisins de 50 %).

Bien que beaucoup de paramètres soient liés, (pression, température, oxygène, phytoplancton, etc.) il semble logique de penser que la teneur en oxygène du milieu aura une action plus directe que les autres sur la respiration et par conséquent sur les rendements énergétiques. Ce postulat posé, on constate qu'une bonne oxygénation favorise la distribution normale et étroite des rendements autour d'une valeur moyenne de 32,5 % alors qu'une déficience en O_2 implique une distribution anarchique. L'oxygène est l'accepteur ultime de l'hydrogène au cours de la respiration cellulaire (Harper, 1967). S'il fait défaut, le fonctionnement de la chaîne respiratoire sera perturbé et cela peut expliquer les valeurs irrégulières des rendements. Ces résultats posent le problème de savoir à partir de quelle concentration l'oxygène devient déficient, parce que le 40 % choisi est une limite arbitraire, indépendante de toute considération biologique, et qu'en plus, pendant l'incubation, la concentration en O_2 réaugmente par contact avec l'air de la fiole de façon non négligeable.

La distribution verticale montre que les fortes activités bactériennes sont localisées dans la couche homogène, (quand celle-ci existe). En profondeur, généralement au dessous de 100 m, les activités sont très faibles ainsi que les teneurs en matière organique et en oxygène.

L'évolution de l'activité bactérienne pendant le parcours de la drogue montre que deux facteurs semblent influencer sa distribution et son intensité : la matière organique dissoute et l'oxygène. Récemment, Bell et Mitchell (1972) ont montré que la croissance bactérienne dans des cultures d'algues est d'autant plus rapide que l'âge des cultures augmente, et que la lyse des cellules algales est évidente. Ces conditions de laboratoire sont exactement celles que nous avons retrouvées dans la mer. Au début, la croissance active du phytoplancton avec de faibles taux d'excrétion ne permet pas un développement bactérien important. Puis la population phytoplanctonique vieillit, (le rapport Phaeophytine/

Phaeophytine + Chlorophylle "a" augmente) les cellules se lysent facilement et libèrent dans la mer des molécules organiques qui induisent une activité bactérienne intense.

Corrélativement la poussée phytoplanctonique a produit des quantités importantes d'oxygène qui permettent aux organismes hétérotrophes de se développer dans de bonnes conditions.

Cette poussée bactérienne semble suivre de près (quelques heures) la quantité de nourriture disponible. Cette courte échelle de temps n'est pas surprenante étant donné la taille des organismes : leur temps de génération est très faible, parfois de l'ordre de la minute (Vacelet, 1972).

Contrairement à ce qu'on a l'habitude de penser pour les zones d'upwelling, toute la production primaire n'est pas utilisée par les échelons supérieurs de la chaîne alimentaire. Une fraction importante de cette production se dégrade par manque de sels nutritifs et amincissement de la couche euphotique avant que le zooplancton herbivore ait le temps de se développer suffisamment, pour la consommer toute entière. Ce sont les bactéries, organismes à temps de réponse très court qui en profitent, le "gaspillage" étant d'autant plus important que les rendements énergétiques sont faibles.

REFERENCES

- Anderson G.G., Zeitschel R.P., 1969. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the northeast Pacific ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 402-407.
- Armstrong F.A.J., Tibbitts S., 1968. Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 48 : 143-152.
- Bell W., Mitchell R., 1972. Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. *Biol. Bull.*, 143 : 265-277.
- Bianchi A., Bianchi M., 1971. Distribution des bactéries hétérotrophes aérobies au large des côtes atlantiques françaises. *Rapp. Scient. Techn. CNEXO*, 6 : 1-10.
- Harper H.A., 1969. Précis de biochimie (trad. de Review of Physiological Chemistry 1967) Lange Medical publications : 1-565.
- Herbland A., Bois J.F., 1974. Assimilation et minéralisation de la matière organique dissoute dans la mer. Méthode par scintillation liquide *Mar. Biol.*, 24 : 203-212.
- Herbland A., Le Borgne R., Voituriez B., 1973. Productions primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie O.R.S.T.O.M. *Doc. sci.*, 4 : 1-75.
- Hobbie J.E., Crawford C.C., 1969. Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 528-532.
- Lamotte M., 1948. Introduction à la biologie quantitative. Paris, Masson et Cie : 1-369.
- Lehninger A.L., 1965. Bioenergetics : the molecular basis of biological energy transformations. New York, W.A. Benjamin : 1-158.
- Lorenzen C.J., 1966. A method for continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, 13 : 223-227.
- , 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.
- Parsons T.R., Strickland J.D.H., 1962. On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in sea water. *Deep-Sea Res.*, 8 : 211-222.
- Steemann-Nielsen E., 1952. The use of radioactive carbon (^{14}C) ampoules for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 18 : 117-140.
- Vacelet E., 1972. Des temps de génération de l'ordre de la minute pour des bactéries marines. *C.R. Acad. Sci. Paris*, (D) 274 : 2083-2085.
- Williams P.J. Le B., 1970. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 859-870.