

Les apports organiques et leur transformation en milieu abyssal à l'interface eau-sédiment dans l'Océan Atlantique tropical

Milieu abyssal
Flux particulaire
Atlantique tropical
Bilan d'énergie
Biochimie des particules
et des sédiments
Deep-sea
Particles flux
Tropical atlantic
Energy budget
Biochemistry of particles
and sediments

Alexis KHRIPOUNOFF ^a, Gilbert T. ROWE ^b

^a Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Centre de Brest, BP n° 337, 29273 Brest cedex, France.

^b Oceanographic Sciences Division, Brookhaven National Laboratory, Upton, New York 11973, USA.

Reçu le 18/10/84, révisé le 21/3/85, accepté le 29/3/85.

RÉSUMÉ

Cinq pièges à particules ont été déployés à des profondeurs comprises entre 4 400 et 4 900 m sur deux stations dans la plaine abyssale de Demerara et une station dans la plaine abyssale du Cap Vert (Atlantique tropical). Dans le même temps, un échantillonnage intensif du sédiment superficiel a été réalisé à l'aide d'un carottier de 0,25 m² d'ouverture. Le flux particulaire total mesuré varie de 372 mg de matière sèche/m²/jour à 87,7 mg/m²/g de matériel récolté. Dans les sédiments superficiels, elle n'est plus que d'environ 4 mg/g. Il existe une relation directe entre l'intensité du flux organique et la richesse en composés organiques du sédiment. D'après nos estimations, plus de 90% du matériel organique arrivant sur le fond sont consommés par les organismes benthiques abyssaux et seulement 1% est perdu dans la sédimentation permanente. Pour 100 calories consommées par le benthos, 99 le sont par la petite faune et la flore vivant dans le sédiment, 0,7 calories sont utilisées par les holothuries (méga-faune) et 0,3 calories par les poissons.

La composition biochimique des particules se caractérise, à toutes les stations, par la prédominance des composés organiques transformés néobiogéniques (« humus ») dans la matière organique totale (plus de 55%). La part des molécules de la matière vivante varie d'une station à l'autre : à la station la plus océanique, les protéines dominent et composent 20% de l'énergie totale des apports. Dans la station plus soumise aux influences continentales, la concentration en lipides augmente et peut égaler celle des protéines. Dans ce cas, le taux de glucides des particules est très faible (7% des apports organiques). Enfin, les préférences nutritionnelles des animaux qui s'alimentent sur ces particules se portent principalement sur les molécules les plus énergétiques (lipides) et les plus facilement hydrolysables (protéines labiles) : les autres molécules, comme les composés néobiogéniques sont moins recherchés bien qu'ils contribuent pour moitié à l'énergie consommée par les animaux benthiques abyssaux.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 3, 293-301.

ABSTRACT

The supply and the transformation of organic material at the deep-sea floor in the tropical Atlantic Ocean.

Five particle traps were deployed at depths of 4 400 to 4 900 m at two stations on the Demerara abyssal plain and one station on the Cape Verde abyssal plain (tropical Atlantic). At the same time, an intensive sampling of superficial sediments was carried out using a 0,25 m² box corer. The total particle flux varied from 372 to 87,7 mg dry weight/m²/day. The average concentration of organic carbon was 40 mg/g of material collected. In the surface sediment this was only 4 mg/g. A direct relationship existed between the intensity of the flux of organic matter and the richness of the organic matter of the deposited sediment. According to our calculations, more than 90% of the organic matter arriving at the bottom is consumed by the abyssal benthos and

only 1% is lost to permanent sediment deposits. For 100 calories consumed by the benthos, 99 are utilized by the infauna and flora, 0,7 by the holothurian megafauna and 0,3 by near-bottom fishes.

The biochemical composition of the particles is characterized at all stations by a predominance of "humic" material in the total organic matter (more than 55%). The part of the molecules unaltered from living material varied from one station to another: for the most oceanic station the protein dominated, composing 20% of the total energy. At the station under the influence of the continent the lipid fraction grew and was almost equal to that of the protein. In this case, the carbohydrate fraction was very weak (7% of the organic matter). Finally the preference of the animals which feed on the particles is principally for the most energetic (lipid) and the most easily hydrolysable (labile protein) molecules: the other molecules, such as the humic matter, are less preferred, although they still contribute to about half of the energy consumed by the abyssal benthic animals.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 3, 293-301.

INTRODUCTION

La matière organique synthétisée à la surface des océans subit sous l'action de l'activité biologique une transformation et une décomposition plus ou moins rapide durant sa sédimentation dans la colonne d'eau. Ainsi, il existe deux zones principales où se situe le maximum de remaniement des composés organiques :

- 1) La zone euphotique, où environ 90% de la matière produite se recycle continuellement.
- 2) L'interface eau-sédiment, où la majeure partie des 10% restant est consommée par les organismes benthiques.

Jusqu'à présent, les études de la matière organique dans l'océan mondial ont porté presque exclusivement sur le devenir des particules depuis la surface jusqu'à quelques mètres au-dessus du fond. L'utilisation de pièges à particules ou de pompes *in situ* a permis de quantifier les flux verticaux de matière à différentes profondeurs et d'effectuer sur ces particules les analyses élémentaires (Wiebe *et al.*, 1976; Bishop *et al.*, 1977; Honjo, 1978; Hinga *et al.*, 1979 *a* and *b*; Rowe, Gardner, 1979) ou de dosage de certaines molécules associées (Crisp *et al.*, 1979; Lee, Cronin, 1982; de Baar *et al.*, 1983). Cependant, il existe à notre connaissance très peu de données sur les transformations des composés organiques au niveau du sédiment permettant de mesurer l'activité des organismes benthiques abyssaux (Rowe, Gardner, 1979; Honjo, 1980).

L'objectif de ce travail est d'effectuer, à partir des données d'analyses biochimiques du flux vertical et du sédiment superficiel, une description détaillée des modifications subies par la matière organique à l'interface eau-sédiment. A partir de ces résultats, la consommation d'énergie par l'ensemble du benthos peut être déduite dans le cas de deux zones abyssales : la plaine de Demerara et la plaine du Cap Vert. Enfin, les préférences nutritionnelles des organismes limivores profonds dans ces régions sont précisées en comparant les concentrations des différentes molécules organiques dans les particules et dans le sédiment.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localisation et méthode de prélèvement

Les pièges à particules décrits par Rowe et Gardner (1979) ont été déployés à 200 m au-dessus du fond dans deux stations de la plaine de Demerara (station A : 8°08 N-49°05 W, 4400 m de profondeur; station B : 10°23 N-46°48 W, 4800 m de profondeur) et une station de la plaine du Cap Vert (station CV₂) : 19°14 N-29°48 W, 4900 m de profondeur). A la station B, deux autres pièges ont été mouillés à 20 et 70 m au-dessus du fond, afin de quantifier les remises en suspension néphéloïde. La durée moyenne de résidence des pièges a été de 9 jours. Après récupération, les particules ont été concentrées sur filtres en fibre de verre préalablement passés au four à 550°C puis conservées au congélateur à -20°C jusqu'au retour au laboratoire. Les prélèvements de sédiment superficiel ont été effectués à l'aide de carottier USNEL dans les trois stations (5 prélèvements par station); un sous-échantillon de sédiment est obtenu par une microcarotte de 3 cm de diamètre qui est ensuite congelée.

Au retour au laboratoire, 15 jours plus tard, particules et sédiments sont d'abord tamisés afin d'éliminer les organismes puis sont lyophilisés.

Analyse au laboratoire

L'énergie disponible dans le sédiment ou les particules, est stockée sous forme de molécules organiques. Ces dernières peuvent être classées en deux catégories :

- 1) Le groupe des molécules de la matière vivante ou molécules biogéniques qui est composé de glucides, protéines et lipides.
- 2) Le groupe des molécules néobiogéniques ou « humus » qui par définition est le résultat de la condensation des molécules biogéniques sous l'action bactérienne et chimique.

Tout ce matériel organique est plus ou moins bloqué dans des liaisons chimiques ou piégé par la matière minérale. Le degré de fixation des composés nutritifs vis-à-vis de la fraction argileuse varie en fonction de

la qualité et de l'origine des molécules organiques. Schématiquement, on peut définir trois états principaux de la matière organique dans les sédiments :

- les éléments solubles dans l'eau interstitielle;
- les éléments particulaires facilement hydrolysables par les organismes hétérotrophes;
- les éléments engagés dans des combinaisons complexes insolubles dans le milieu naturel.

Faute de connaissance sur l'activité ou la spécificité des enzymes digestives de l'ensemble de la faune benthique profonde, chacun de ces états de la matière organique a été analysé selon ses possibilités de mise en solution par des solvants chimiques de force croissante (fig. 1). Cette méthode d'extraction et de dosage, déjà utilisée sur les sédiments contenus dans les tubes digestifs d'holothuries abyssales (Sibuet *et al.*, 1982) permet d'estimer d'une façon générale la part des molécules organiques pouvant être assimilée par les organismes limivores.

Les analyses biochimiques utilisées sur les particules et sédiments sont schématisées à la figure 1. Les détails de chaque technique ont été décrits par Khripounoff (1979) et Le Coz (1985).

— Le carbone total et l'azote du sédiment sont dosés directement par l'auto-analyseur C.H.N. Hewlett Packard 185 B.

— La concentration en carbone organique des sédiments est mesurée par l'auto-analyseur Leco après décarbonatation à l'acide d'un poids connu de sédiment.

— Le carbone organique et l'azote des particules recueillies par les pièges sont mesurés directement par l'auto-analyseur C.H.N. Perling Elmer 240 B après décarbonatation par l'acide phosphorique 0,5 N.

— Les glucides sont mesurés en équivalent glucose par la méthode de Dubois *et al.* (1956) adaptée au sédiment par Liu *et al.* (1973).

— Les protéines solubles sont dosées en équivalent sérum albumine de bœuf par la méthode de Lowry *et al.* (1951).

— Les protéines insolubles sont quantifiées en équivalent leucine sous forme d'acides aminés par la méthode à la fluorescamine (Stein *et al.*, 1973).

Les composés néobiogéniques, par définition, ne réagissent pas aux méthodes de dosage ci-dessus. Sous le terme de néobiogénique sont compris les acides humiques, fluviques, humines, *etc.* Mais les méthodes de dosages de tous ces composés utilisées par les géochimistes ne sont pas assez spécifiques pour pouvoir être utilisées dans ce travail.

En effet, la dénomination des humus repose uniquement sur des critères de solubilité et non sur une identification avec des substances chimiquement définies. Il existe ainsi des protéines et des sucres dans les extraits d'acide humique ou d'acide fluviatique. Aussi, l'estimation quantitative des composés transformés ne peut se faire qu'indirectement par différence entre matière organique totale et la somme des lipides, glucides et protéines, ou bien entre le carbone organique total et la somme des carbones lipidiques, glucidiques et protéiques (cellulose 44,4% de carbone, protéines 52,5% de carbone, lipides 76,5% de carbone d'après Obre et Chanton, 1971). Les concentrations des composés transformés données en poids de carbone peuvent

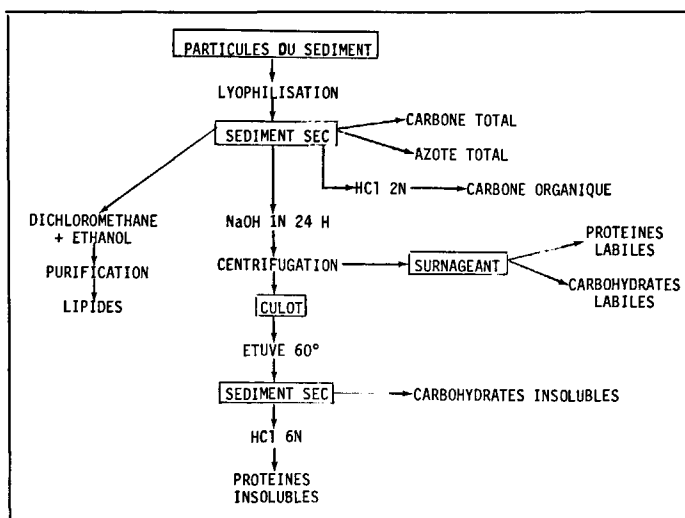


Figure 1

Séquence d'extraction et analyse des différents constituants de la matière organique des particules et des sédiments.

Sequence of extraction and analysis of the different constituents of the organic matter of particles and of sediments.

être obtenues en énergie sachant que 1 mg de carbone est égal à 11 calories (Salonen *et al.*, 1976).

L'estimation du contenu énergétique directement par bombe calorimétrique n'est pas réalisable sur des particules ou des sédiments. En effet, si cette méthode donne d'excellent résultat sur du matériel très concentré en matière organique (plus de 30% en poids), elle devient inopérante dans le cas où les molécules organiques sont trop dispersées dans la fraction minérale. La présence d'un excès de matière inorganique produit des réactions endothermiques invalidant la mesure de combustion (Paine, 1973).

L'estimation du contenu énergétique des particules et des sédiments a donc été calculée, sachant qu'il y a 5,65 kcal/g de protéines, 4,1 kcal/g de sucres et 9,45 kcal/g de lipides (Brody, 1945). Le même coefficient a été pris pour les protéines solubles dans la soude et les protéines solubles dans l'acide fort car la différence entre ces deux groupes de protéines se situe moins dans la composition biochimique et donc dans leur pouvoir énergétique que dans les liaisons qu'elles ont avec la matrice minérale. Ce même raisonnement a été fait pour les glucides.

RÉSULTATS

Flux particulaire

A 200 m au-dessus du fond, le flux total de matière mesuré par les pièges à particules est en poids sec de 372 mg de particules/m²/jour à la station A, de 241 mg/m²/jour à la station B et enfin de 87,7 mg/m²/jour à la station CV₂. Les apports sont donc plus importants à la station la plus soumise aux dépôts continentaux canalisés par le cône de l'Amazone (station A) et inversement, ils sont réduits à la station isolée dans la ride médio-atlantique (station CV₂). Le carbone organique représente entre 3,5% et 4,5% du matériel arrivant sur le sédiment qui correspond à un

Tableau 1
Résultats des mesures de flux dans trois stations de l'Océan Atlantique tropical.
Flux at three stations in the tropical Atlantic.

	Flux de matière (mg/m ² /jour)	Flux de carbone organique (mg/m ² /jour)	Flux d'azote (mg/m ² /jour)	Flux de carbonate (mg/m ² /jour)
<i>Plaine de Demerara</i>				
Station A				
200 m au-dessus du fond	372	15,9	1,37	245
<i>Station B</i>				
- 145 m du fond	241	9,8	1,1	112
- 70 m du fond	299	9,4	0,82	85
- 20 m du fond	282	9,4	0,82	103
<i>Plaine du Cap Vert</i>				
200 m au-dessus du fond	87,7	3,29	0,27	

Tableau 2
Composition biochimique des particules.
Biochemical composition of the particles.

	Station A 4 400 m	Station B 4 800 m	Station CV ₂ 4 900 m
Carbone organique (mg/g)	42,7	40,7	37,5
Azone (mg/g)	3,5	4,5	3,1
Protéines totales (mg/g)	—	16,2	14,0
Protéines solubles (mg/g dans NaOH)	—	6,8	5,3
Glucides totaux (mg/g)	—	7,5	14,0
Glucides solubles (mg/g dans NaOH)	—	1,0	1,9
Lipides totaux (mg/g)	—	9,5	5,3
Autres composés organiques (mg/g)	—	48,3	41,8

Tableau 3
Composition élémentaire des sédiments superficiels (2 premiers centimètres dans trois zones de l'Atlantique équatorial.
Elemental composition of surface sediments (top 2 cm in three zones of the equatorial Atlantic).

	Station A	Station B	Station CV ₂
Carbone organique (mg/g)	6,05 ± 0,58	4,54 ± 0,13	2,47 ± 0,14
Carbone minéral (mg/g)	24,84 ± 7,00	42,06 ± 0,84	76,69 ± 1,19
Azote total (mg/g)	0,96 ± 0,11	0,69 ± 0,02	0,50 ± 0,06
Carbone organique/Azote total	6,3	6,6	5,00
Pourcentage d'eau	61,6	59,4	48,80

Tableau 4
Flux de carbone organique dans la sédimentation permanente aux 3 stations de l'Océan Atlantique tropical.
Accumulation of organic carbon in sediments at 3 stations in the tropical Atlantic.

Localité	Taux de sédimentation cm/1 000 ans (d'après Mauviel <i>et al.</i> , 1982)	Densité du sédiment g sec/cm ³ humide sous la couche de bioturbation	Pourcentage de carbone organique de bioturbation	Flux de carbone organique dans la sédimentation permanente
Plaine de Demerara Station A	1,8	0,80	0,35	5,04.10 ⁻³ g/cm ² /1 000 ans 0,138 mg/m ² /j
Plaine de Demerara Station B	0,4	0,80	0,25	0,80.10 ⁻³ g/cm ² /1 000 ans 0,022 mg/m ² /j
Plaine du Cap Vert Station CV ₂	0,7	0,85	0,13	0,77.10 ⁻³ g/cm ² /1 000 ans 0,021 mg/m ² /j

flux de carbone organique compris entre 15,9 mg C/m²/jour à la station A, 9,8 mg C/m²/jour à la station B et 3,29 mg C/m²/jour à la station CV₂ (tab. 1). Les concentrations en azote sont en moyenne de 3,7 mg/g de particules sèches. On obtient ainsi un rapport C/N égal ou supérieur à 11. A la station B, le flux total ne varie pas significativement en fonction de l'éloignement

du fond (20, 70 et 140 m). La couche néphéloïde est donc peu marquée ou elle dépasse l'épaisseur de 200 m. Faute de données hydrologiques précises dans cette zone, il n'est pas permis de mettre en avant l'une ou l'autre hypothèse.

L'étude de la composition biochimique des particules a été réalisée sur les prélèvements des stations B et

CV₂. Les résultats, donnés au tableau 2, indiquent que les composés néobiogéniques, avec une concentration variant de 41,8 à 48,3 mg/g (poids sec) représentent en moyenne la moitié de la masse organique arrivant sur le fond. Les protéines sont le deuxième type de molécules par ordre d'importance aux deux stations, elles composent 20 à 23% du carbone total. Ces proportions sont comparables à celles obtenues dans le bassin de Panama par Lee *et al.* (1983). Plus de 40% des protéines peuvent être mises en solution dans NaOH IN. A la station CV₂, les glucides, avec une concentration de 14 mg/g, représentent encore 19% du carbone organique total et les lipides 7%. Ces proportions sont très voisines de celles obtenues dans le Golfe de Gascogne (Khripounoff *et al.*, 1985). Par contre, les particules recueillies à la station B diffèrent nettement par leur concentration élevée en lipides (14% du carbone total) et leur faible proportion en sucres (10,8%).

Sédiments

La teneur en carbone organique du sédiment superficiel (2 premiers centimètres) est de $6,05 \pm 0,58$ mg/g de sédiment sec à la station A; $4,54 \pm 0,13$ mg/g à la station B et enfin $2,47 \pm 0,14$ mg/g à la station CV₂. Comme pour le flux vertical, il existe une diminution progressive des concentrations en carbone organique entre la station la plus proche du continent et la station CV₂. On observe le phénomène inverse pour le carbone minéral (tab. 3).

La concentration en carbone organique décroît rapidement dans le sédiment jusqu'au niveau -14 cm à la station A, -8 cm à la station B et -6 cm à la station CV₂. D'après Mauviel *et al.*, ces niveaux correspondent à la zone de bioturbation où les animaux peuvent vivre et se nourrir. Plus profond, le taux en carbone organique se stabilise à une valeur égale à environ 50% du carbone organique de surface (fig. 2).

Le flux de carbone organique incorporé dans ces dépôts permanents peut être calculé à partir du taux de sédimentation de ces 3 stations (Mauviel *et al.*, 1982) et de la densité du sédiment mesurée à chaque station. Par cette méthode, on obtient une accumulation de carbone organique qui varie de 0,318 mg C/m²/jour (station A) à 0,021 mg C/m²/jour à la station CV₂ (tab. 4).

Les analyses biochimiques des sédiments ont été effectuées sur les 2 premiers centimètres. Pour faciliter les comparaisons entre les différentes stations, les dosages sont rapportés en volume *in situ*. Ainsi, la dilution effective due à l'eau interstitielle peut être prise en compte. L'unité choisie est la calorie/m² sur une profondeur de 2 centimètres (fig. 3).

L'énergie totale contenue dans les sédiments des trois stations, calculée à partir de la concentration en carbone organique varie de 678 kcal/m² à 389 kcal/m². La fraction biogénique soluble dans la soude représente encore 72 ± 6 kcal/m² à la station A; 62 ± 4 kcal/m² à la station B et enfin 38 ± 3 kcal/m² à la station CV₂. La fraction biogénique réfractaire, à l'opposé du carbone organique ou de la fraction soluble varie très peu d'une station à l'autre (fig. 3). Il en résulte que le rapport énergie soluble dans la soude sur énergie réfractaire

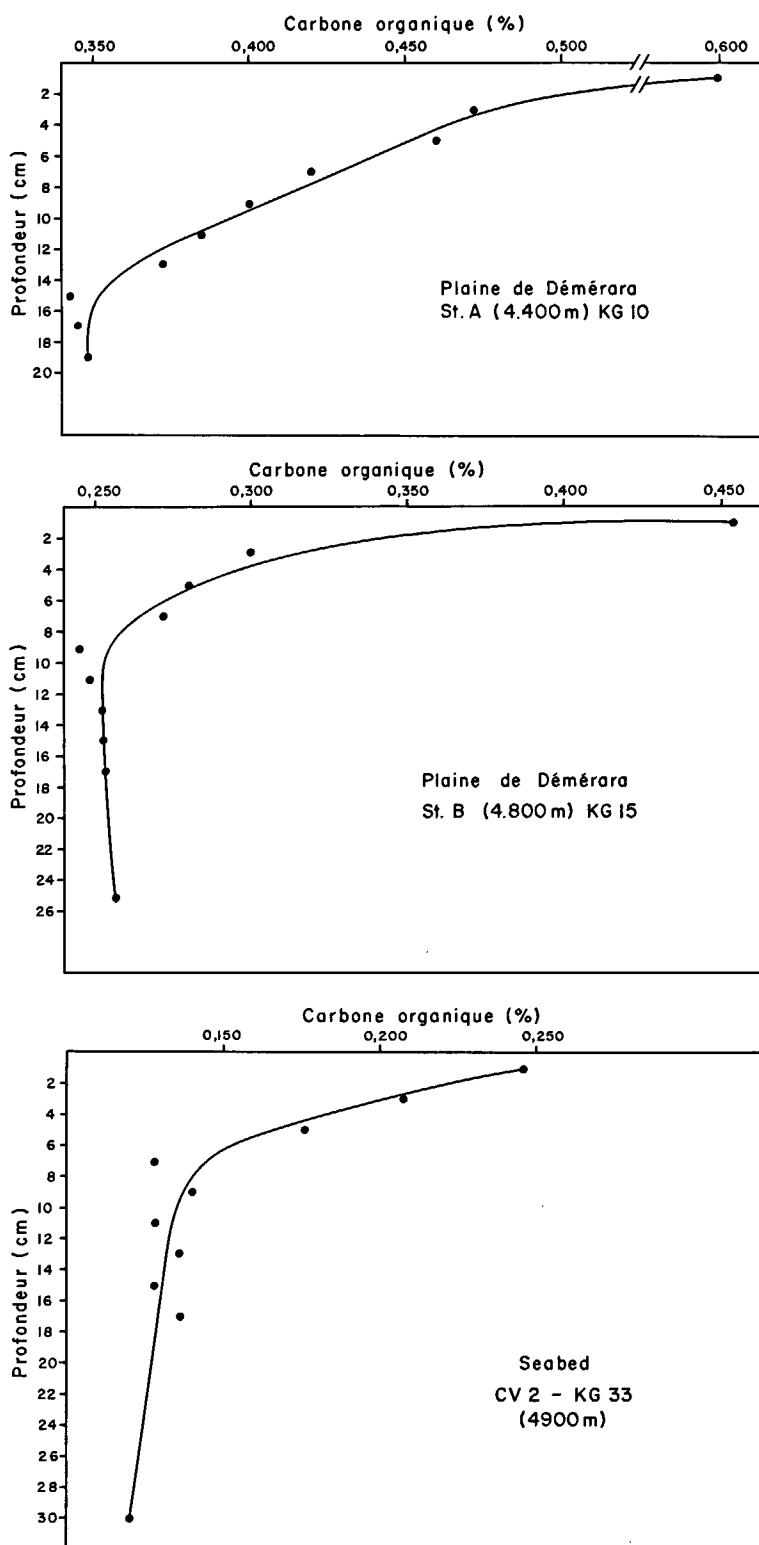


Figure 2

Concentration en carbone organique à différentes profondeurs dans le sédiment des stations A, B et CV₂.

Concentration of organic carbon at different depths in the sediment at stations A, B and CV₂.

diminue régulièrement de la station A (0,43) à la station B (0,36) et enfin à la station CV₂ (0,24). Nos résultats montrent que plus la sédimentation est faible, plus les molécules organiques sont résistantes aux hydrolyses. Comme dans les particules, les composés néobiogéniques comptent en moyenne pour la moitié de l'énergie totale des sédiments. Leurs concentrations varient,

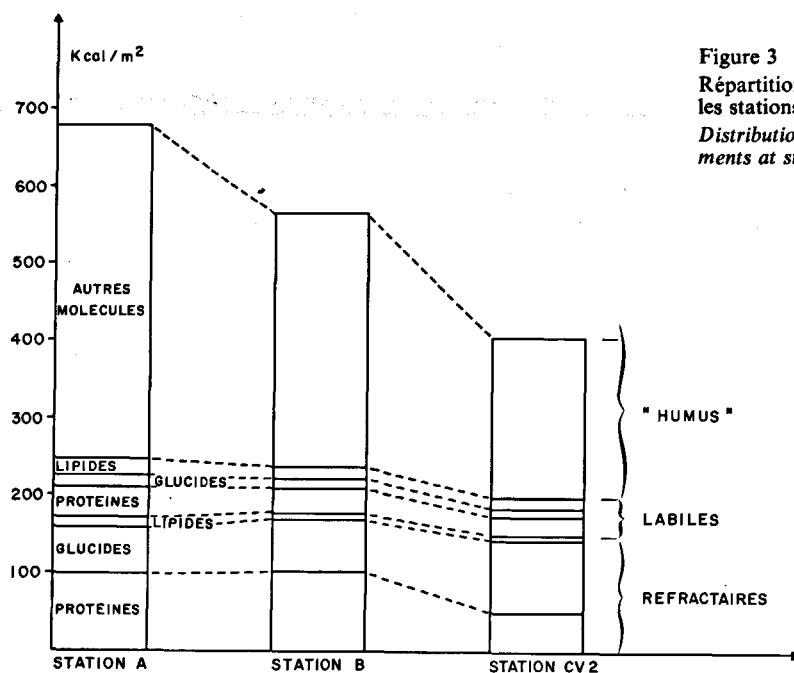


Figure 3
Répartition des composés organiques du sédiment superficiel dans les stations A, B et CV₂.
Distribution of different kinds of organic matter in the surface sediments at stations A, B and CV₂.

entre les trois stations, plus fortement que celles observées sur les composés biogéniques. Ainsi, la station A, près du cône de l'Amazone, est la zone la plus riche en composés transformés (64% du carbone organique), et la station CV₂ la plus pauvre (47%).

DISCUSSION

Faute d'une production d'énergie autochtone suffisante dans les sédiments, les organismes hétérotrophes benthiques abyssaux doivent se nourrir du matériel organique produit à l'extérieur de l'écosystème profond. Depuis quelques années, de nombreuses études ont donc porté sur la mesure des apports sous forme de flux particulaire vertical en utilisant en général des pièges à particules. Ainsi, Honjo (1980) donne une estimation du flux dans la plaine de Demerara obtenue à l'aide d'un piège conique. Son lieu d'étude se situe à près de 400 milles au nord-ouest de la station B par 5 000 m de profondeur. D'après ce travail, les apports verticaux sont de 47 mg de matière/m²/jour à 200 m au-dessus du fond, soit une valeur 5,1 plus faible que celle obtenue à la station B. Ce chiffre est cité ici à titre indicatif : les différences considérables de conception des pièges et de mouillages rendent très difficiles toute comparaison entre les mesures effectuées à partir d'engins distincts ayant une efficacité variable (Gardner, 1980; Blomqvist, Kofoed, 1981). De plus, la station de Honjo est beaucoup plus éloignée des dépôts provenant du cône de l'Amazone que notre station B. Seule la comparaison entre les flux obtenus à partir de même piège est retenue dans ce travail. Ainsi grâce aux données recueillies aux trois stations de l'Atlantique tropical, on observe une bonne relation entre les flux et la richesse en composés organiques des sédiments. D'une façon générale, la concentration en carbone organique double dans le sédiment quand le flux particulaire vertical augmente d'un facteur 5. Le sédiment se comporte comme un atténuateur efficace

des différentes fluctuations des apports sur le fond. Ce résultat confirme ceux de Muller et Suess (1979) obtenus par des méthodes d'investigations très différentes de celles employées dans cette étude.

Toute matière organique qui arrive sur le fond, subit une minéralisation plus ou moins complète sous l'action des organismes benthiques. La quantité de carbone organique ainsi consommée peut être estimée par différence entre le flux organique entrant dans l'écosystème profond (to du sédiment) et le flux organique perdu dans les dépôts sédimentaires permanents (Rowe, Gardner, 1979; Hinga *et al.*, 1979). Ce calcul sous-entend d'abord que l'on admette l'existence d'apports énergétiques constants dans le temps et l'espace, et ensuite que le taux de minéralisation de la matière organique dans le sédiment superficiel ne varie pas aussi au cours des ans. Aucune variation saisonnière de la densité phytoplanktonique n'a été retrouvée dans les eaux de surface dans nos zones d'études (Steven, Glombitza, 1972). Dans ce cas, on peut raisonnablement penser que les flux particuliers près du fond qui dépendent de la production de surface, ne fluctueront pas au cours de l'année. Enfin, il est généralement admis que la biomasse est stable en milieu profond. Il en résulte que les besoins en énergie des animaux abyssaux peuvent être considérés comme constants dans le temps. Ces deux hypothèses une fois admises, les besoins énergétiques du benthos peuvent être calculés par différence entre le flux entrant et les pertes par sédimentation permanente. On obtient ainsi une consommation de 15,7 mg de carbone organique/m²/jour à la station A; 9,3 mg C/m²/jour à la station B et 3,2 mg C/m²/jour à la station CV₂. Ces chiffres correspondent à plus de 99% du flux total organique qui sédimente sur le fond. ce rendement très élevé de l'oxydation de la matière organique démontre la grande efficacité avec laquelle l'écosystème benthique abyssal utilise au maximum les apports énergétiques. Grâce à un taux de sédimentation faible en milieu profond, les molécules organiques restent dans la zone de bioturba-

tion pendant un temps suffisamment long permettant à l'ensemble des organismes benthiques d'utiliser au mieux l'énergie contenue dans la matière organique. La comparaison de la composition biochimique des particules avec celle du sédiment sous-jacent permet aussi de suivre globalement le devenir des différentes molécules organiques à l'interface eau-sédiment entre le moment où elles arrivent sur le fond et le moment où elles sont enfouies dans la sédimentation permanente. Il est possible ensuite d'analyser par cette méthode les préférences nutritionnelles de l'ensemble du benthos (fig. 4). Ainsi, peut-on observer que le taux de carbone organique des particules est 15 fois supérieur à celui du sédiment sous-jacent à la station CV₂. Ce chiffre est très proche de celui obtenu par Khrpounoff *et al.* (1985) dans le Golfe de Gascogne. Par contre, ce rapport ou coefficient d'utilisation n'est plus que de 7,5 aux stations A et B. La matière organique arrivant sur le sédiment semble s'oxyder proportionnellement moins complètement dans ces deux dernières stations et se transformer en molécules plus complexes. Ainsi, la part des composés transformés du sédiment est beaucoup plus élevée par rapport aux autres molécules organiques dans les stations A et B que dans la station CV₂.

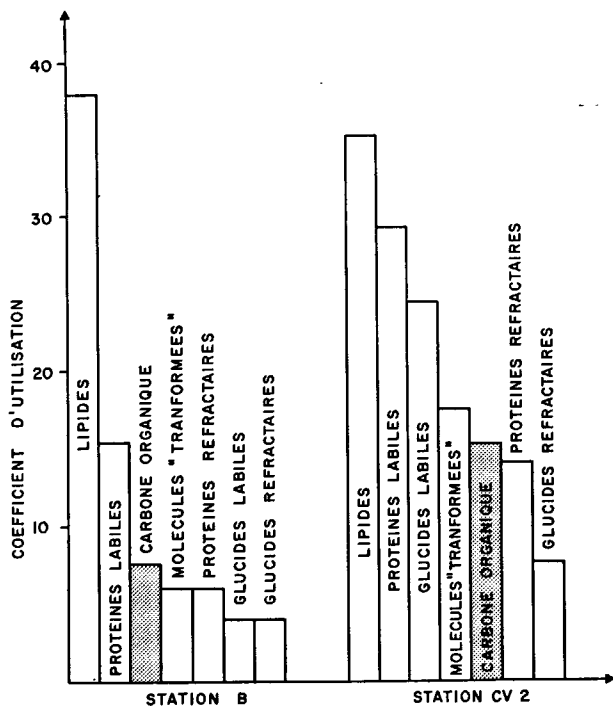
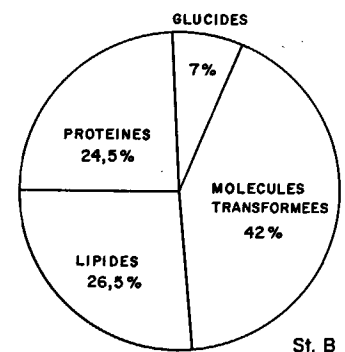


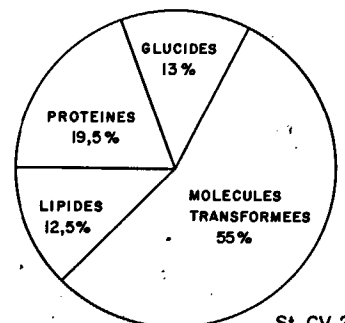
Figure 4
 Coefficient d'utilisation pour chaque groupe de molécules organiques aux stations B et CV₂.
 Coefficient of utilization for each group of organic molecules at stations B and CV₂.

Le calcul du coefficient d'utilisation (rapport de la concentration dans les particules sur la concentration dans les sédiments) pour toutes les molécules analysées dans ce travail (fig. 4) permet aussi de souligner que les lipides (en totalité) et les protéines (les plus facilement hydrolysables) sont les composés les plus facilement oxydés dans les deux stations B et CV₂. Les organismes

hétérotrophes assimilent donc préférentiellement les molécules les plus énergétiques (lipides) ou les plus solubles (protéines dans NaOH). Sibuet *et al.* (1982) retrouvent les mêmes préférences nutritionnelles chez les holothuries et les bactéries associées à leur tube digestif (Deming, Colwell, 1982) prélevées à la station B. Inversement, les composés les plus liés aux éléments minéraux (sucres et protéines réfractaires, composés transformés) sont moins recherchés bien qu'ils contribuent pour une part appréciable à l'alimentation du benthos abyssal. Ainsi, l'importance de chaque groupe de molécules dans le budget énergétique total peut être appréhendée en étudiant les différences de la composition biochimique du flux particulaire et du flux dans les sédiments. On observe ainsi que pour 100 calories consommées, environ la moitié provient de l'oxydation du matériel néobiogénique (fig. 5). La vie, en milieu abyssal, semble donc basée en majorité sur l'énergie produite par l'oxydation de composés organiques inexistant dans les êtres vivants. La part des autres groupes de molécules dans l'énergie consommée à l'interface eau-sédiment, varie d'une station à l'autre. Ainsi, à la station CV₂, les molécules protéiques, qui composent près de 20% de l'énergie totale utilisée est le deuxième groupe par ordre d'importance suivi par les glucides et les lipides (12%). Cet ordre et les proportions entre les différentes molécules ont déjà été observés dans le Golfe de Gascogne (Khrpounoff *et al.*, 1985) et semblent indiquer des zones où les apports sont essentiellement d'origine marine. Par contre, la station B se caractérise par une oxydation particulièrement élevée des lipides (26,5% de l'énergie consommée) et une faible minéralisation des glucides (7%; fig. 5). La proximité de cône de l'Amazonie à cette dernière station, peut être à l'origine d'apports organiques d'origine terrigène dont la composition biochimique diffère nettement des particules marines (de Baar *et al.*, 1983).



St. B



St. CV2

Figure 5
 Pourcentage de chacun des groupes de molécules organiques dans le bilan énergétique à l'interface eau-sédiment (stations B et CV₂).
 Percentage of each group of organic molecules in the energy budget at the sediment-water interface (stations B and CV₂).

Les peuplements d'animaux abyssaux sont généralement considérés comme stables dans le temps et l'espace et se trouvent en équilibre dynamique (Sanders, 1968). Dans ce cas, l'écosystème benthique profond n'est ni en expansion (augmentation de la biomasse) ni en régression, et l'énergie entrant dans la communauté est intégralement compensée, à tout moment, par la perte d'une même quantité d'énergie. Il est possible, dans le cas de notre station B, de vérifier l'exactitude de cette théorie. Les besoins énergétiques de la petite faune benthique profonde dans la plaine de Demerara peuvent être estimés à partir de l'équation prédictive proposée par Smith Jr. et Hinga (1983). A la station B, on obtient à partir de cette équation une valeur de respiration égale à 0,65 ml O₂/m²/heure, soit une consommation de 7,13 mg de carbone/m²/jour. La petite faune vivant dans le sédiment minéraliserait donc 73% des apports organiques verticaux mesurés à l'aide des pièges à particules. Le chiffre est nettement supérieur aux valeurs obtenues par Smith Jr. (1978) aux mêmes profondeurs dans le Nord-Est Atlantique (15 à 29%). Dans le modèle de Smith Jr. et Hinga (1983) ne sont pas pris en compte la faune épibenthique de grande taille et les animaux benthopélagiques. D'après Sibuet *et al.* (1984), la densité des poissons à la station B est de 0,6 ind./10³m² = 9,5 g humide/10³m². Le taux respiratoire de ces organismes étant en moyenne de 2,47 ml O₂/h/ind./10m³m² (Smith Jr., White, 1982), les besoins totaux en oxygène de la population de poissons atteindraient donc 35,57 ml O₂/10³m²/jour. Cette respiration représente, avec un coefficient respiratoire de 0,85 (Smith Jr., 1978), une consommation de 0,02 mg C/m²/jour. La mégafaune, à la même station, est constituée en majorité d'holothuries (Sibuet *et al.*, 1984). Faute de données sur les taux respiratoires de ces animaux, l'estimation de leurs besoins énergétiques ne peut être obtenue qu'indirectement à partir des quantités de carbone organique assimilées par l'ensemble de la population d'holothuries. Sachant que :

- 1) le taux d'assimilation moyen au cours d'un transit intestinal est de 75 mg de carbone organique (donnée personnelle),
- 2) la durée d'un transit intestinal est estimée à 24 h (Deming, Colwell, 1982),

3) la densité des holothuries est de 7 individus/10⁴m² (Sibuet *et al.*, 1984),

on obtient une assimilation égale à 0,053 mg de carbone/m²/jour.

L'énergie totale consommée par l'ensemble de la faune et flore vivant près ou dans le sédiment est égale à la somme des énergies utilisées par chaque groupe d'animaux précédemment cité, soit 7,13 + 0,02 + 0,05 = 7,20 mg de carbone/m²jour = 79,2 cal/m²/jour.

Il en résulte que d'après la formule :

$$R = \frac{\text{oxygène faune}}{\text{apport-perte par sédimentation}} \times 100.$$

74% des apports sont oxydés à l'interface eau-sédiment dans la station B. L'estimation des densités des poissons et des holothuries étant très sous-estimée car obtenue à partir de prélèvements faits aux chaluts, on peut considérer que le bilan des échanges énergétiques est en équilibre à la station B.

En milieu profond, les apports nutritifs sont admis comme le facteur essentiel dans l'installation de la faune abyssale (Sanders, Hessler, 1969). Il doit donc exister une relation entre la quantité d'énergie entrant dans cet écosystème et la richesse animale sur les fonds des océans. D'après Sibuet *et al.* (1984) et Sibuet (comm. pers.), la biomasse de la macrofaune est respectivement de 78 mg poids sec/m² à la station A; 28 mg/m² à la station B et enfin 12,2 mg/m² à la station CV₂, soit un rapport égal à 6,4/2,3/1. En terme de flux organique, on obtient des rapports très voisins : 4,8/2,9/1. Bien que le nombre de données soit faible dans cette étude, on peut observer déjà que dans le cas de l'Océan Atlantique tropical, la vie dans les sédiments abyssaux doit être conditionnée en grande partie par l'intensité des apports organiques sur les sédiments.

Remerciements

Nous remercions M. Sibuet, responsable des campagnes Demeraby et Sea-Bed, de nous avoir permis de recueillir dans les meilleures conditions les échantillons de sédiments et de particules.

RÉFÉRENCES

- Bishop J.K.B., Edmond J.M., Ketten D.R., Bacon M.P., Silker W., 1977. The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic Ocean, *Deep-Sea Res.*, **24**, 511-548.
- Bligh E.G., Dyer W.J., 1959. Rapid method of total lipid extraction and purification, *Can J. Biochem. Physiol.*, **37**, 911-917.
- Blomqvist S., Kofoed C., 1981. Sediment trapping. A subaquatic *in situ* experiment, *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 585-590.
- Brody S., 1945. *Bioenergetics and growth*, New York Hafnen Publications, New York, 1023 p.
- Crisp P.T., Brenner S., Venkatesan M.J., Ruth E., Kaplan I.R., 1979. Organic chemical characterization of sediment trap particulates from San Nicolas, Santa Barbara, Santa Monica and San Pedro Basins, California, *Geochim. Cosmochim. Acta*, **43**, 1791-1801.
- de Baar H.J.W., Farrington J.W., Wakeham S.G., 1983. Vertical flux of fatty acids in the North Atlantic Ocean, *J. Mar. Biol.*, **41**, 19-41.
- Deming J.W., Colwell R.R., 1982. Barophilic bacteria associated with digestive tracts of abyssal holothurians, *Appl. Environ. Microbiol.*, **44**, 1222-1230.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebers P.A., Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars, *Anal. Chem.*, **28**, 350-356.
- Gardner W.D., 1980. Field assessment of sediment traps, *J. Mar. Res.*, **38**, 41-52.
- Hinga K.R., Sieburth J. Mc N., Ross Heath G., 1979. The supply and use of organic material by the deep-sea benthos, *J. Mar. Res.*, **37**, 557-579.
- Honjo S., 1978. Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at 5367 m deep station, *J. Mar. Res.*, **36**, 469-492.
- Honjo S., 1980. Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones, *J. Mar. Res.*, **38**, 53-97.
- Khripounoff A., 1979. Relations trophiques dans l'écosystème benthique abyssal atlantique. Descriptions et bilan énergétiques, *Thèse 3^e cycle*, Univ. P. et M. Curie, Paris.
- Khripounoff A., Crassous P., Desbruyères D., Le Coz J.-R., 1985. Le flux organique particulaire et ses transformations à l'interface eau-sédiment, in: *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne*, édité par L. Laubier et C. Monniot, Publ. IFREMER, 101-118.
- Le Coz J.-R., 1985. Techniques d'analyse de la matière organique dans les sédiments, in: *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne*, édité par L. Laubier et C. Monniot, Publ. IFREMER, 603-615.
- Lee C., Cronin C., 1982. The vertical flux of particulate organic nitrogen in the sea: decomposition of amino-acids in the Peru upwelling area and the equatorial Atlantic, *J. Mar. Res.*, **40**, 227-251.
- Lee C., Wakeham S.G., Farrington J.W., 1983. Variations in the composition of particulate organic matter in a time-series sediment trap, *Mar. Chem.*, **13**, 181-194.
- Liu D., Wong P.T.S., Dutka B.J., 1973. Determination of carbohydrate in the lake sediment by a modified phenol-sulfuric acid method, in: *Water research*, Pergamon Press, vol. 17, 741-746.
- Lowry O.H., Rosebrough N.J., Fair A.L., Randal R.J., 1951. Protein measurements with the folin-phenol reagent, *K. Biol. Chem.*, **193**, 265-275.
- Mauviel A., Nguyen H., Chesselet R., Sibuet M., Yokoyama Y., Auffret G., 1982. Étude des variations des taux de bioturbation par la spectrométrie gamma non destructive (Ge HP) dans trois zones, *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitaine*, **31**, 257-274.
- Muller P.J., Suess E., 1979. Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans. 1. Organic carbon preservation, *Deep-Sea Res.*, **26**, 1347-1362.
- Obre A., Chanton R., 1971. *Biologie cellulaire*. Tome 1, Doin éd. Paris, 410 p.
- Paine T., 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 145-164.
- Rowe G.T., Gardner N.D., 1979. Sedimentation rates in the slope water of the Northwest Atlantic Ocean measured directly with sediment traps, *J. Mar. Res.*, **37**, 581-600.
- Salonen K., Sarvala J., Hakala I., Viljanen M.L., 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates, *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 724-730.
- Sanders H.L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study, *Am. Nat.*, **102**, 243-282.
- Sanders H.L., Hessler R.R., 1969. Ecology of the deep-sea benthos, *Science*, **163**, 1419-1424.
- Sibuet M., Monniot C., Desbruyères D., Dinet A., Khripounoff A., Rowe G., Segonzac M., 1984. Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara dans l'Océan Atlantique, *Oceanol. Acta*, **7**, 3, 345-358.
- Smith Jr. K.L., 1968. Benthic community respiration in the NW Atlantic Ocean *in situ* measurements from 40 to 5200 m, *Mar. Biol.*, **47**, 337-347.
- Smith K.L. Jr., White G.A., 1982. Ecological energetic studies in the deep-sea benthic boundary layer: *in situ* respiration studies, in: *The environment of the deep-sea*, vol. 2, edited by W.G. Ernst and Pentrice-Hall, 279-300.
- Smith K.L. Jr., Hinga K.R., 1983. Sediment community respiration in the deep-sea, in: *Deep-sea biology*, vol. 8, edited by G. Rowe, Wiley Interscience, 331-370.
- Stein S., Bohlen P., Stone J., Dairman W., Underfrier S., 1973. Amino-acid analysis with fluorescamine at the picomole level, *Arch. Biochem. Biophys.*, **155**, 202-212.
- Steven D.M., Glombitza R., 1972. Oscillatory variation of a phytoplankton population in a tropical ocean, *Nature*, **237**, 105-107.
- Wiebe P., Boyd S.H., Winget C., 1976. Particulate matter sinking to the deep-sea floor at 2000 m in the tongue of the ocean, Bahamas, with a description of a new sedimentation trap, *J. Mar. Res.*, **34**, 341-354.