



Review Paper

<http://ajol.info/index.php/ijbcs>

<http://indexmedicus.afro.who.int>

Les microorganismes dans le maintien de l'équilibre et la réhabilitation des écosystèmes de mangrove pollués par les hydrocarbures. Revue bibliographique

Firmin SEMBOUNG LANG^{1*}, Jacqueline DESTAIN¹, Philippe DRUART²,
Marc ONGENA¹ et Philippe THONART¹

(1) Université de Liège - Gembloux Agro Bio-Tech. Centre Wallon de Biologie Industrielle. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgique).

(2) Centre Wallon de Recherche Agronomique (CRA-W). Chaussée de Namur, 24. B-5030 Gembloux (Belgique).

* Auteur correspondant ; E-mail : langsemb@yahoo.fr

RESUME

Les mangroves constituent un écosystème particulier. Leur développement est fortement lié à leur fonctionnement. La microflore y joue un rôle de premier plan. Grâce à son activité de dégradation de la matière organique, elle pourvoit, aux organismes supérieurs, les éléments nutritifs d'importance tels que l'azote et le phosphore indispensables à leurs cycles biologiques. Il existe une relation entre la composition globale des microorganismes et la demande en éléments nutritifs. Une simulation artificielle de la dégradation des hydrocarbures par les bactéries demande une addition d'azote et de phosphore. La biodégradation qui est un phénomène naturel de dégradation des molécules organiques par les microorganismes (bactéries et champignons, etc.), dont la croissance s'effectue par l'oxydation du carbone utilisé comme source d'énergie est une réaction qui met en jeu l'azote et le phosphore qui participent à la synthèse protéique. Lorsque l'oxydant est représenté par l'oxygène, on parle de condition d'aérobiose. Dans le cas d'anaérobiose, l'oxygène est remplacé par les nitrates, phosphates, sulfates ou le méthane.

© 2016 International Formulae Group. All rights reserved.

Mots clés : mangroves, microflore, pollution, biodégradation, réhabilitation.

Microorganisms in maintaining balance and rehabilitation of polluted mangrove ecosystem by oil. A review

ABSTRACT

Mangroves are a particular ecosystem. Their development is strongly linked to their operation. The microflora plays a prominent role. Through its degradation of organic matter of activity, it provides higher organisms, nutrients matter such as nitrogen and phosphorous essential for their biological cycles. There is a relationship between the overall composition of the microorganisms and the nutrient demand. An artificial simulation of hydrocarbon degradation by bacteria requires the addition of nitrogen and phosphorus. Biodegradation is a natural phenomenon of degradation of organic molecules by microorganisms (bacteria and

fungi, etc.), the growth is carried out by oxidation of the carbon used as an energy source is a reaction that involves the nitrogen and phosphorus involved in protein synthesis. When the oxidant is represented by oxygen, it is called aerobic condition. In the case of anaerobiosis, oxygen is replaced by nitrates, phosphates, sulphates or methane.

© 2016 International Formulae Group. All rights reserved.

Keywords: Mangroves, microflora, pollution, biodegradation, rehabilitation.

INTRODUCTION

Les mangroves sont considérées comme un écosystème interface entre milieu terrestre et milieu océanique. Ce sont des écosystèmes forestiers qui se développent dans des zones intertidales (zones de balancement des marées) des régions tropicales. Elles couvrent une superficie d'environ 150 000 km² sur notre planète, c'est-à-dire 75% des côtes tropicales du monde, ce qui correspond à moins de 1% de la superficie de l'ensemble des forêts tropicales (Spalding et al., 1997; FAO, 2007). Les espèces ligneuses qui composent cet écosystème sont les palétuviers. Ce sont des espèces arborescentes caractérisées par une morphologie et une physiologie particulières qui leur permettent de survivre et de se développer dans un milieu anaérobie (racines aériennes, pneumatophores), salé (halotolérance) et instable. Ces forêts jouent un rôle tampon primordial de préservation et de protection du littoral. Elles participent non seulement au filtrage des pollutions et à la qualité des eaux littorales (Schaffelke et al., 2005), mais elles constituent également une barrière physique qui atténue l'effet érosif (et parfois meurtrier) des houles de tempêtes, d'ouragans voire de tsunamis (Tanaka et al., 2007). La forte productivité liée à la dynamique accélérée de l'écosystème de mangrove (présence de nombreuses espèces avec une capacité de régénération rapide) alimente la chaîne trophique côtière et constitue un refuge-habitat pour de nombreuses espèces animales (oiseaux, crabes, crevettes, etc.). Selon Nagelkerken et al. (2008), la totalité de la litière utilisée et/ou exportée sur l'ensemble du domaine côtier par l'action des marées via un réseau dense de

chenaux, permet le bon fonctionnement de l'écosystème et le renouvellement des ressources halieutiques. Selon la FAO (2007), 75% des espèces tropicales commercialisées ont passé une partie de leur vie dans les mangroves. Par ailleurs, l'exploitation du bois dans les mangroves fournit des matières premières pour la construction et l'industrie du papier, du charbon de bois, du tanin et des substances médicinales (Walters et al., 2008). Malgré le rôle que jouent les forêts de mangrove dans le maintien des équilibres écologiques, on note entre 1980 et 2000, un dépérissement d'environ 35% de la superficie mondiale des mangroves (Valiela et al., 2001). Ce dépérissement a pour origine l'augmentation d'activités industrielles (aquaculture, barrages hydro-électriques, industries portuaire et pétrolière) et de l'urbanisation, elles-mêmes liées à une augmentation importante des populations vivant sur le littoral (FAO, 2007). Les pressions sur les ressources côtières ne sont pas que locales. Par exemple, la forte demande mondiale de crevettes pousse les gouvernements et les industriels à poursuivre l'installation de fermes aquacoles extensives en opposition avec une gestion à long terme du milieu côtier (Sathirathai et Barbier, 2005). Mais depuis une dizaine d'années, il y a un regain d'intérêt pour la protection voire la restauration des mangroves. Pour ce faire, il est important de comprendre le fonctionnement biologique et de l'évolution de cet écosystème. Les processus de minéralisation de la matière organique bien que particulièrement complexes, doivent être analysés. Car ils font intervenir des mécanismes bien différents selon qu'ils se situent dans la partie aérobie du système ou

dans la partie réductrice, une foule de microorganismes, protozoaires, champignons, bactéries, etc. (Snedaker, 1978).

TRANSFORMATION DE LA MATIERE ORGANIQUE PAR LES MICROORGANISMES

Dans les écosystèmes de mangrove, les microorganismes sont les principaux responsables de la dégradation des feuilles et du bois des palétuviers (Alongi et al., 1989). Cette dégradation commence immédiatement après leur colonisation par les bactéries et les champignons qui résident dans les sédiments et peut durer entre 2 et 6 mois ou plus pour ce qui concerne la dégradation du bois (Steinke et al., 1990). La communauté bactérienne hétérotrophe dans les mangroves se compose de microorganismes avec une activité cellulolytique, pectinolytique, amylolytique, et protéolytique (Holguin et al., 2001). Les champignons qui dégradent les mangroves ont une activité pectinase, protéase et d'amylase et possèdent la capacité à dégrader les composés lignocellulosiques (Holguin et al., 2001). Ainsi, la dégradation du matériel végétal dans les écosystèmes de mangroves produit des détritiques qui peuvent être définis comme de la matière organique en phase de décomposition. Les détritiques sont riches en énergie et contiennent une grande population microbienne active (Bano et al., 1997). En plus des bactéries et des champignons, d'autres organismes peuvent également coloniser le matériel végétal et contribuer à la formation des détritiques (D'Croz et al., 1989). Selon Blum et al. (1988), la biomasse microbienne totale ne dépasse jamais 1,2% de la masse déritique totale, et dans la plupart des cas est sensiblement moins de 1%. Il est donc peu probable que les organismes détritiques (qui se nourrissent de particules déritiques) ne puissent compter uniquement que sur les microorganismes en tant que source d'énergie. Odum et Heald (1975) ont déterminé que la teneur initiale en protéines des feuilles de mangroves nouvellement tombées est de 6%. Six mois plus tard, cette

teneur en protéines des feuilles passe à 20%, probablement par suite de la transformation des matières grasses, des glucides et des protéines végétales contenus dans les feuilles par les populations microbiennes. De même, la teneur en azote totale synthétisée au cours de la décomposition des feuilles et du bois des mangroves augmente avec le temps. Ainsi, au cours de la décomposition des feuilles de la litière de *Avicennia marina*, la concentration d'azote augmente de 0,7% à 1,2% (par poids sec) après 105 jours principalement par exportation de carbone sous forme de CO₂. L'augmentation de 41% à 64% de l'azote de la litière peut aussi être causée par la fixation biologique de l'azote (Holguin et al., 2001). La teneur en azote dans les troncs tombés de *Rhizophora* spp. augmente de 500% au cours des deux premiers mois de décomposition (Robertson et Daniel, 1989). Dans les feuilles de palétuviers rouges décomposés ayant montré une Perte de 50% en poids sec après 27 jours d'immersion, les concentrations d'azote augmentent de 0,3% à 2,9% (en poids sec) dans les 93 jours, et les concentrations en phosphore augmentent de 0,04% à 0,13% (en poids sec) pendant la même période (D'Croz et al., 1989). Les produits finaux de la décomposition des feuilles sont une biomasse microbienne riche en énergie, de l'azote, des protéines, et des substances humiques (Holguin et al., 2001).

TRANSFORMATION DES NUTRIMENTS PAR LES MICROORGANISMES DANS UN ECOSYSTEME DE MANGROVE

Bien que les écosystèmes de mangroves soient riches en matières organiques en général, ils sont déficients en nutriments, en particulier en azote et phosphore (Holguin et al., 1992; Vazquez et al., 2000). En dépit de cela, les mangroves sont très productives. Ce paradoxe peut s'expliquer par le fait qu'il existe dans les mangroves, un système de recyclage de nutriments très efficace dans lequel les éléments nutritifs essentiels rares sont

conservés et de nouveaux éléments nutritifs sont régénérés à partir de la décomposition de feuilles de mangroves. L'azote total est synthétisé au cours de la décomposition des feuilles et du bois des mangroves et augmente avec le temps. Ainsi, au cours de la décomposition des feuilles de la litière de *Avicennia marina*, la concentration d'azote augmente de 0,7% à 1,2% (par poids sec) après 105 jours principalement par exportation de carbone sous forme de CO₂. L'augmentation de 41% à 64% de l'azote de la litière peut aussi être causée par la fixation biologique de l'azote (Holguin et al., 2001). La teneur en azote dans les troncs tombés de *Rhizophora* spp., augmente de 500% au cours des deux premiers mois de décomposition (Robertson et Daniel, 1989). Dans les feuilles de palétuviers rouges décomposés ayant montré une perte de 50% en poids sec après 27 jours d'immersion, les concentrations d'azote augmentent de 0,3% à 2,9% (en poids sec) dans les 93 jours, et les concentrations en phosphore augmentent de 0,04% à 0,13% (en poids sec) pendant la même période (D'Croz et al., 1989). Les produits finaux de la décomposition des feuilles sont une biomasse microbienne riche en énergie, de l'azote, des protéines, et des substances humiques (Holguin et al., 2001). L'activité microbienne est responsable pour les grandes transformations de nutriments dans un écosystème de mangrove (Holguin et al., 1999). Dans les mangroves tropicales, bactéries et champignons constituent 91% de la biomasse microbienne totale, alors que les algues et protozoaires représentent seulement 7% et 2% (Holguin et al., 2001). Les bactéries sont responsables de la majorité du flux de carbone dans les sédiments de mangroves tropicales. Elles traitent la plupart des flux d'énergie et de nutriments, et agissent comme un puits de carbone. Par exemple, dans les écosystèmes de mangroves semi-arides, les bactéries sont attachés aux particules des sédiments et transforment la plupart des nutriments de l'écosystème (Bano et al., 1997). En consommant du carbone organique

dissous présent dans les eaux interstitielles, les populations bactériennes dans les sédiments de mangrove empêchent l'exportation de cette forme de carbone vers les écosystèmes adjacents (Alongi et al., 1989). La concentration du carbone organique dissous dans les eaux interstitielles est supérieure à celle qui se trouve dans les eaux des sédiments, cependant, il n'y a pas de flux net de carbone entre les deux couches d'eau. Les taux et les flux des différents types de composés azotés dans un écosystème de mangroves dépendent des caractéristiques du milieu. Dans certaines mangroves, la perte d'azote par dénitrification est négligeable du fait que l'azote est consommé avant qu'il puisse être libéré dans l'atmosphère sous forme de N₂ (Holguin et al., 2001). Il peut y avoir une forte concurrence entre les bactéries et les plantes pour l'azote disponible dans l'écosystème. Les nitrates présents dans les sédiments et provenant de la dégradation des composés azotés organiques sont probablement convertis en ions ammoniums par des bactéries et sont ensuite assimilés par les plantes et les bactéries. Ce processus conserve l'azote à l'intérieur de l'écosystème (Holguin et al., 2001). D'autres processus existent et pourraient conserver l'azote dans le milieu comme la réduction des nitrates en ammonium et la possible oxydation anaérobie de l'ammonium (Holguin et al., 2001). Dans d'autres mangroves, le taux et le flux provenant de la transformation de l'azote inorganique par les processus de nitrification, de dénitrification, et de fixation de N₂ est minime, par conséquent il existerait un couplage entre les processus de minéralisation et d'assimilation (Kristensen et al., 1991). Dans les écosystèmes tropicaux, aquatiques ou terrestres, le recyclage des nutriments par les communautés microbiennes est habituellement un processus efficace (Alongi, 1994). Les déversements d'hydrocarbures, les eaux usées domestiques, les effluents industriels entraînent des perturbations dans l'équilibre du système aérobie-anaérobie pour établir un système anaérobie complet moins

efficace et lent dans le recyclage des nutriments, entraînant l'accumulation et la libération de sulfures toxiques. Ainsi, on peut affirmer que la restauration des écosystèmes tropicaux, y compris les écosystèmes de mangroves, dépend de la préservation des communautés microbiennes benthiques et de leur environnement géochimique (Alongi, 1994).

RÔLE DES MICROORGANISMES DANS L'ÉQUILIBRE ET LA SURVIE DE LA PRODUCTION DES ÉCOSYSTÈMES DE MANGROVES

Les microorganismes jouent plusieurs rôles très importants pour maintenir l'équilibre et assurer la survie des écosystèmes de mangroves. Il existe dans les mangroves, des bactéries responsables de la fixation de l'azote atmosphérique, de la solubilisation des phosphates, des bactéries sulfato-réductrices, des bactéries photosynthétiques anoxygéniques et des bactéries méthanogènes.

La fixation de l'azote dans les écosystèmes des mangroves

L'une des fonctions écologiques des microorganismes est la fixation de l'azote utile dans les cycles biologiques. Selon Masepohl et Klipp (1996), les écosystèmes terrestres et marins peuvent être colonisés par les microorganismes fixateurs d'azote ou diazotrophes. Cette fixation est catalysée généralement par la présence d'une source d'énergie. Dans les écosystèmes de mangroves, les teneurs élevées d'azote observées proviennent généralement de la décomposition des feuilles mortes (Mann et Steinke, 1992), des pneumatophores au niveau des racines aériennes, de la rhizosphère (Holguin et al., 1992), des écorces des palétuviers, du tapis de cyanobactéries recouvrant la surface des sédiments, et des sédiments eux-mêmes (Holguin et al., 2001). Les teneurs en N_2 diminuent lorsque qu'il y a insuffisance de sources d'énergie. Cette énergie est probablement apportée par la

décomposition des feuilles et des racines, par la microflore non diazotrophe qui colonise les feuilles mortes des palétuviers (Holguin et al., 2001). La concentration de l'azote soluble dans l'eau de la mangrove peut également influencer le taux de fixation de l'azote atmosphérique par les bactéries diazotrophes. Les faibles taux de N_2 observés dans les sédiments et la rhizosphère de la mangrove *Avicennia marina* ont été attribués à la forte concentration de N_2 soluble (jusqu'à 25 mg/L) dans l'eau de mangrove et à l'absence de sources de carbone appropriées (Mann et Steinke, 1992). Ces constatations suggèrent que les bactéries associées aux mangroves qui reçoivent une entrée d'azote par le drainage des eaux usées fixent peu d'azote. Les bactéries fixatrices d'azote identifiées appartiennent aux genres *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Clostridium*, et *Klebsiella*. Elles ont été isolées des sédiments, de la rhizosphère, et des racines dans diverses espèces de mangrove. La surface des pneumatophores (racines aériennes) du palétuvier noir est complètement colonisée principalement par des microorganismes, fixateurs de N_2 , des cyanobactéries non-fixatrices de N_2 , des diatomées, des microalgues vertes, des bactéries et des champignons (Holguin et al., 2001).

La solubilisation du phosphate par les bactéries

Le phosphore (P) est l'élément essentiel du métabolisme énergétique de toutes les formes de vie. Principal composant de l'ADN, de l'ARN, de l'ATP et des phospholipides (composant majeur des membranes cellulaires), le P est indispensable pour les cellules vivantes. Le phosphore est fortement impliqué dans la division cellulaire, la transmission de l'information génétique, le transfert et le stockage d'énergie et aussi dans le système photosynthétique. Toutes ces propriétés font de cet élément l'un des trois macronutriments (avec l'azote (N) et le potassium (K)) nécessaires pour la croissance et le développement des plantes. La disponibilité du phosphore influe fortement

sur le processus par lequel les organismes photosynthétiques fixent le carbone inorganique au niveau de la biomasse cellulaire. La flore microbienne du sol a un rôle essentiel dans le cycle du P, car elle établit un lien entre le réservoir de P dans l'environnement vivant et non vivant. Certains microorganismes facilitent, en effet, l'altération, la minéralisation et la solubilisation des différentes formes de P, rendant l'orthophosphate à la disposition des communautés microbiennes et végétales. En effet, en plus d'agir comme des réservoirs de P dans l'environnement, les microorganismes contribuent à la transformation du P dans les autres réservoirs, comme dans le sol ou dans les environnements aquatiques environnants. Habituellement les phosphates précipitent en raison de l'abondance des cations dans l'eau interstitielle des sédiments de mangrove rendant le phosphore largement inaccessible aux plantes. La solubilisation du phosphate par la flore microbienne joue un rôle important dans la conversion du P insoluble en P soluble. En effet, il a été démontré que certaines bactéries du sol sont impliquées dans la solubilisation des phosphates insolubles. Ces bactéries bénéficient directement du P biodisponible nécessaire pour leur croissance. De même, d'autres organismes sont en mesure de profiter du P solubilisé, tels que les champignons et les plantes supérieures. Notons que les bactéries qui solubilisent les phosphates produisent des acides organiques et relâchent des protons, qui à travers leurs groupements carboxyliques, chélatent les cations fixés aux phosphates insolubles ce qui permet de les convertir en formes solubles (mono et dibasiques) (Holguin et al., 2001). Ainsi les bactéries en tant que fournisseurs potentiels des formes solubles du phosphore, sont d'une très grande importance pour les plantes de mangrove. Les conditions généralement anoxiques des sédiments sous la zone aérobie auraient tendance à favoriser la dissolution de phosphate non soluble à travers la production de sulfure. Toutefois, selon le degré d'aération de la rhizosphère par translocation d'oxygène des racines, les

bactéries sont susceptibles de solubiliser les phosphates au niveau des racines où les sédiments ne sont pas toujours complètement anoxiques.

Les bactéries sulfato-réductrices

Les sédiments de mangrove sont principalement anaérobies avec une mince couche sus-jacente de sédiments aérobie. La dégradation de matières organiques dans la zone aérobie se produit principalement par le biais de la respiration aérobie tandis que dans la zone anaérobie la décomposition de la couche se fait principalement par réduction du sulfate (Sherman et al., 1998). La réduction du sulfate représente près de 100% de l'émission totale du CO₂ des sédiments (Kristensen et al., 1991). Le taux de réduction des sulfates dépend de la disponibilité de la matière organique et des processus physiques qui affectent le mélange et le mouillage des sédiments superficiels. Dans les sédiments de mangroves, la disponibilité du fer et du phosphore peut dépendre de l'activité des bactéries sulfato-réductrices. Dans des conditions aérobie, le phosphate dissous réagit avec l'oxyhydroxyde de fer pour donner un complexe FeOOH-PO₄ insoluble. Lorsque le sulfate est réduit par les bactéries sulfato-réductrices, les composés soufrés solubles tels que H₂S et HS sont produits. Ces composés soufrés solubles réagissent avec le fer, ce qui réduit le Fe(III) en Fe(II) pour donner la pyrite (FeS₂). La pyrite est le principal produit de la réduction du sulfate dans les marais salants (Sherman et al., 1998). La réduction de Fe(III) en Fe(II) libère le phosphate soluble. Il semble que les bactéries sulfato-réductrices, principaux agents de décomposition de la matière organique dans les sédiments anaérobies, jouent un rôle majeur dans la minéralisation du soufre organique et dans la production de fer et de phosphore solubles utilisés par les organismes dans les écosystèmes de mangroves. Les bactéries sulfato-réductrices peuvent également contribuer au bien-être de l'écosystème en fixant l'azote.

Les bactéries photosynthétiques anoxygéniques

Les bactéries pourpres sulfureuses (aussi appelée bactéries phototrophes sulfuroxydantes) sont des bactéries primitives. Elles font partie de la famille des bactéries photosynthétiques avec les bactéries vertes sulfureuses et les cyanobactéries. Les bactéries photosynthétiques anoxygéniques ne produisent pas d'oxygène comme un produit de la photosynthèse et utilisent le sulfure d'hydrogène (ou autre soufre inorganique réduit) à la place de l'eau en tant que donneur d'électron dans la réaction: $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} + 2\text{S}$. Les écosystèmes de mangrove sont riches en soufre. Les sols sont principalement anaérobies et offrent des conditions favorables à la prolifération de ces bactéries. Plusieurs souches bactériennes appartenant à la famille des Chromatiaceae (bactéries pourpres sulfureuses) et Rhodospirillaceae (bactéries pourpres non sulfureuses) ont été isolées de certains sédiments de mangrove (Vethanayagam et Krishnamurthy, 1995). Les bactéries appartenant aux genres *Chloronema*, *Chromatium*, *Beggiatoa*, *Thiopedia*, et *Leucothiobacteria* ont également été identifiées dans les sédiments des mangroves. Certaines bactéries photosynthétiques sont anoxygéniques et également diazotrophes. Les bactéries du genre Rhodospirillaceae et les cyanobactéries non-hétérocystées sont probablement responsables des deux tiers de la fixation de N_2 associés aux feuilles en décomposition de *Rizophora mangle* (Holguin et al., 2001). Les bactéries photosynthétiques anoxygéniques qui sont les organismes photosynthétiques prédominants dans les milieux anaérobies, peuvent contribuer à la productivité de la mangrove. Dans les estuaires, une grande partie du carbone fixé par la photosynthèse est probablement déposée dans les sédiments et minéralisée par voie anaérobie par des bactéries. L'énergie dérivée de ces processus soutient la croissance bactérienne, qui à son tour donne des produits qui peuvent fournir de l'énergie aux

invertébrés et aux poissons via les chaînes alimentaires détritiques.

Les bactéries méthanogènes

La présence des bactéries méthanogènes dans la communauté bactérienne des écosystèmes de mangroves est très importante. Leur nombre est fonction des conditions du milieu tels que la température, le pH, le potentiel redox, la salinité de l'eau et les sédiments (Mohanraju et Natarajan, 1992). Leur population fluctue au cours de l'année entre $3,6 \times 10^2$ à $1,1 \times 10^5$ CFU par gramme de matières fraîches. La présence de bactéries sulfato-réductrices limite la prolifération de ces bactéries (Ramamurthy et al., 1990). Une souche de la bactérie méthanogène, *Methanocoides methylutens* (Mohanraju et al., 1997), et quatre souches de bactéries méthanogènes thermotolérants non identifiés (Marty, 1985) ont été isolés à partir des sédiments d'une forêt de mangrove. Selon Giani et al. (1996), les sols des mangroves possèdent un potentiel d'émission du méthane assez élevé quand il y a de l'activité anthropogénique.

Les champignons

Plus d'une centaine d'espèces de champignons ont été identifiés dans différentes communautés de mangroves. Ils sont capables de synthétiser toutes les enzymes nécessaires pour dégrader la lignine et la cellulose (Bremer, 1995). Les champignons commencent la décomposition de la matière végétale et permettent ainsi la colonisation par des bactéries secondaires et les levures qui la décomposent en matière organique (Holguin et al., 2001). Ainsi, l'intérêt des champignons en bioremédiation de polluants très hydrophobes comme les HAP réside en grande partie dans leurs enzymes lignolytiques extracellulaires. Ces dernières peuvent en effet diffuser jusqu'aux micropolluants non dissous et initier l'étape d'oxydation, les rendant par la suite hydrosolubles et accessibles aux bactéries dégradantes. Par ailleurs, les enzymes

lignolytiques ne sont pas spécifiques, du fait de la diversité des noyaux aromatiques polymérisés constituant la lignine, et peuvent oxyder une grande diversité de composés organiques (Gianfreda et Rao, 2004). La biodégradation des HAP dans les sols, en particulier celle des HAP «lourds», résulterait en réalité de clivages séquentiels des cycles aromatiques, initiés par les champignons et pris en charge ensuite par les cultures mixtes bactériennes (Boonchan et al., 2000).

IMPACTS DE LA POLLUTION PÉTROLIÈRE SUR UN ÉCOSYSTÈME DE MANGROVE

Les déversements d'hydrocarbures peuvent avoir des répercussions sérieuses sur les écosystèmes de mangroves, tant par engluement physique que par toxicité. La sévérité de l'impact dépend généralement de la quantité et du type d'hydrocarbure déversé, des conditions ambiantes, ainsi que de la sensibilité aux hydrocarbures des organismes touchés et de leurs habitats (Duke et al., 2000). La pollution des mangroves peut entraîner la destruction des palétuviers et mettre ainsi en difficulté la survie de la faune associée (crabes, huîtres et autres invertébrés). Cette pollution conduit à la destruction de leurs habitats ainsi que d'importantes frayères et nourricières pour les poissons et les crevettes (Holguin et al., 2001). En outre, du fait de la présence des hydrocarbures dans les mangroves, il devient difficile à la structure des racines des palétuviers de jouer leurs rôles de piégeage et de stabilisateur des sédiments, de réduire l'érosion des littoraux et de minimiser le dépôt de sédiments terrestres sur les herbiers et récifs coralliens voisins. Les palétuviers poussent généralement sur des sédiments anaérobies vaseux, denses et dépendent de l'apport d'oxygène par les petits pores de leurs racines aériennes, appelés lenticelles. Selon le rapport ITOPF (2013), le recouvrement des systèmes racinaires aériens par des hydrocarbures peut bloquer l'arrivée d'oxygène et causer la mort des palétuviers.

Cependant, dans les sédiments aérés ouverts, qui permettent un échange d'eau relativement libre, les systèmes de racines tirent l'oxygène de l'eau de mer et tolèrent donc davantage l'engluement par les hydrocarbures. Dans ce second mécanisme, les composants toxiques des hydrocarbures, notamment des produits raffinés légers, perturbent les systèmes de maintien de la salinité des végétaux, affectant ainsi leur tolérance à l'eau salée. La mortalité des palétuviers due à l'engluement par des hydrocarbures lourds paraît moins probable que la mortalité due à la couverture par des produits plus légers qui peuvent induire une perte localisée de la couverture arborée. Les organismes qui vivent dans l'écosystème des mangroves peuvent subir à la fois les effets directs des hydrocarbures et, à plus long terme, la perte de leur habitat (Leahy et Colwell, 1990).

Selon Holguin et al. (2001), les bactéries et les champignons représentent 91% de la biomasse microbienne totale des mangroves tropicales, alors que les algues et les protozoaires ne représentent que 7% et 2%, respectivement. Cette microflore subit parfois de façon irréversible les effets néfastes de la pollution. Les hydrocarbures présents dans le milieu sont cytotoxiques. Ils affectent négativement les fonctions microbiennes par destruction de leur membrane cytoplasmique entraînant une réduction de la biomasse microbienne, l'activité enzymatique du sol et la réduction des populations de micro algues (Megharaj et al., 2000). Les hydrocarbures sont également mutagènes pour les microorganismes dans les mangroves. (Horn, et al., 2004). Si le rétablissement naturel de l'écosystème complexe des mangroves peut demander beaucoup de temps, diverses mesures de réhabilitation offrent un réel potentiel d'accélération. La biostimulation et la bioaugmentation sont des traitements par voie biologique par lesquels les pouvoirs d'assimilation des hydrocarbures des microorganismes sont utilisés pour épurer les écosystèmes des mangroves.

INFLUENCE DES ÉLÉMENTS NUTRITIFS SUR LA BIODÉGRADATION DES HYDROCARBURES

La dégradation optimale des hydrocarbures passe par la surveillance de certains facteurs du milieu dont le pH, la température, l'aération et la présence des nutriments. Le pH semble ne pas jouer un rôle particulièrement important du fait que les microorganismes adaptés à la dégradation des hydrocarbures, seront différents suivant que le milieu est acide (levures, champignons), neutre ou basique (bactéries); de même, la biodégradation est possible aussi bien en milieu aérobie qu'en milieu anaérobie. La température dans les écosystèmes de mangroves oscille entre 25 °C et 35 °C, ce qui est idéal pour la croissance bactérienne. Par contre, l'absence des nutriments (azote et phosphore organiques) ralentit et bloque le processus de dégradation des hydrocarbures par les microorganismes. Le rejet des hydrocarbures dans les environnements qui contiennent des éléments nutritifs inorganiques en faibles concentrations, conduit généralement à des rapports carbone/azote et carbone/phosphore très élevés, défavorables pour la croissance microbienne (Leahy et Colwell, 1990). Ces éléments sont présents sous forme de composés hétérocycliques (exemple des dérivés de la pyridine et du pyrrole pour l'azote) ou organométalliques complexes. Selon Bertrand et Mille (1989), ces deux formes ne sont pas utilisables par les microorganismes. Dans ce cas, l'azote et le phosphore constituent des facteurs limitant la biodégradation des hydrocarbures dans les sédiments. S'il convient de dire que les hydrocarbures constituent une source importante de carbone bien que ne contenant ni azote, ni phosphore disponibles pour les microorganismes, il faut reconnaître que leur présence dans les sédiments des mangroves, peut engendrer à moyen terme une réduction significative de la quantité de nutriments disponibles pour les plantes dans les sols (Xu et al., 1997). En effet, selon Kaye et Hart

(1997), lorsque les microorganismes dégradent les hydrocarbures, ils puisent en même temps les nutriments disponibles dans le milieu, entraînant des déficiences et accentuant les phénomènes de compétition préexistants. De plus, la contamination en hydrocarbures peut être toxique pour certaines populations bactériennes et fongiques impliquées dans les cycles biogéochimiques, amplifiant les carences des plantes en nutriments (Muratova et al., 2003). En général, un ratio C/N/P de 120/10/1 [mg] est considéré comme optimal pour la croissance des bactéries en présence de contaminants (Wilson et Jones, 1993). De manière plus spécifique à la bioremédiation des sols, la plupart des études font état d'un ratio C/N/P optimal de 120/14/3 [mg] soit 100/10/1 [mole] (Bouchez et al., 1995).

LES NUTRIMENTS DANS LES ÉCOSYSTÈMES DE MANGROVES

Pour comprendre le flux des nutriments dans les écosystèmes de mangroves, deux modèles de base peuvent être approchés : celui de Bano et al. (1997) et celui de Holguin et al. (2001). Le modèle de Bano (Figure 1) démontre que les bactéries sont les seules pourvoyeuses des nutriments (azote et phosphore organiques) aux protozoaires et métazoaires jusqu'aux organismes de niveau trophique supérieur. Selon ce modèle, l'énergie nécessaire aux réactions chimiques devant aboutir à la transformation de l'azote et du phosphore inorganiques sous leurs formes organiques est libérée par les détritiques produits par la mangrove. En effet les détritiques fournissent de l'énergie aux bactéries à travers la matière organique particulaire ou dissoute. Ainsi les bactéries à leur tour ont la possibilité de fixer et de rendre soluble l'azote et le phosphore inorganiques. Ces bactéries sont ensuite consommées par les protozoaires et métazoaires. Les deux nutriments (azote et phosphore) vont se retrouver au niveau trophique supérieur à travers le mécanisme fonctionnel de la chaîne alimentaire. Ainsi ce modèle très simplifié stipule que le dépérissement des forêts de mangroves

pourrait avoir un impact majeur sur la structure, le fonctionnement et la productivité de cet écosystème.

Par contre le modèle de Holguin et al. (2001) (Figure 2) s'appuie sur le rôle que jouent plusieurs groupes bactériens (cycle de l'azote, la solubilisation du phosphate, la sulfato-réduction, la photosynthèse aérobie et bactéries méthanogènes) et les champignons dans la survie et le développement de l'écosystème des mangroves en considérant en fin de compte la flore et la faune comme consommateurs des produits d'origine bactérienne. La bactérie étant bien sûr à la base de la chaîne alimentaire des animaux marins. Selon ce modèle, la structure microbienne et la fonction de l'écosystème de mangroves sont étroitement liées pour le bien-être des écosystèmes de mangroves. En effet, les organismes de niveau trophique supérieur seront gravement touchés si la structure et la fonction de ces microorganismes sont perturbées ou détruites.

Les deux modèles complémentaires développées par ces auteurs nous emmènent à conclure que la destruction des forêts de mangroves (modèle de Bano) et la rupture partielle de l'activité microbienne (modèle de Holguin) auront un impact négatif majeur sur la productivité de la mangrove. Les hydrocarbures présents dans les eaux et les sédiments des mangroves sont des polluants qui de par leurs effets négatifs sur les paléotuviers et les communautés microbiennes peuvent impacter négativement la productivité des mangroves.

APPORT DES NUTRIMENTS DANS LE PROCESSUS DE BIODEGRADATION DES HYDROCARBURES

Dans la littérature, les recherches sur l'apport des nutriments tels que l'azote et le phosphore dans les processus de dégradation des hydrocarbures par voie microbienne ont suscité plusieurs débats. Plusieurs chercheurs (Atlas et Bartha, 1972 ; Bartha et Atlas, 1973 ; Floodgate, 1973 ; Floodgate, 1979 ; Gunkel, 1967 ; LePetit et Barthelemy, 1968 ; LePetit et N'Guyen, 1976) ont indiqué que les

concentrations d'azote et de phosphore disponibles dans les eaux de mer sont très restrictives à la biodégradation des hydrocarbures. D'autres par contre (Kinney et al., 1969), affirment que l'azote et le phosphore sont des facteurs qui accélèrent le processus de biodégradation des hydrocarbures dans les eaux de mer. La différence de résultats est paradoxale et semble être basée sur les études visant à évaluer la biodégradation des hydrocarbures solubles dans un microcosme. En effet, lors de ces études, malgré la disponibilité du carbone apporté par les hydrocarbures pour la croissance microbienne, on a constaté que les microorganismes ont besoin de l'azote et du phosphore pour incorporer ce carbone. La disponibilité de ces deux éléments nutritifs à l'intérieur du microcosme contenant les hydrocarbures est très importante. Dans les écosystèmes marins, le mélange entre les nutriments et les hydrocarbures se fait par l'intermédiaire des vagues qui provoquent des turbulences au niveau des eaux de mer. Mais dans de nombreux cas, l'apport de l'azote et du phosphore dépend de la diffusion de la nappe de pétrole. Les taux de diffusion peuvent être inadéquats pour fournir suffisamment de l'azote et du phosphore afin d'établir des rapports C/N et C/P optimaux pour la croissance et le métabolisme microbiens. Les chercheurs qui étudient le devenir des grands déversements de pétrole ont ainsi correctement conclu dans de nombreux cas, que les concentrations de N et P sont restrictives à l'égard des taux de biodégradation des hydrocarbures. En effet, l'efficacité de N et de P ne se fait sentir que lorsque leurs concentrations dans le milieu permettent l'établissement d'un rapport C/N ou C/P favorable. Ceci permet d'obtenir de meilleurs taux de dégradation des hydrocarbures.

Floodgate (1979), en tenant compte de la disponibilité des nutriments dans le processus de biodégradation des hydrocarbures dans les écosystèmes marins, a proposé le concept de détermination de la «demande d'azote», analogue au concept de la

demande biochimique en oxygène (DBO). Il a ainsi déterminé que dans les écosystèmes marins à basse température (14 °C), la demande d'azote nécessaire est de 4 µmol d'azote pour 1 mg de pétrole brut. Bridie et Bos (1971) ont déterminé que l'addition de 3,2 mg d'azote d'ammonium et 0,6 mg de phosphate sont les taux maximaux admis pour la dégradation du pétrole brut dans l'eau de mer à une concentration de 70 mg/L de pétrole. Atlas et Bartha (1972) ont démontré que les concentrations de 1 mg d'azote et 0,07 mg de phosphore par litre sont suffisantes pour la dégradation maximale du pétrole brut dans l'eau de mer avec une concentration de 8 g/L de pétrole. Reisfeld et al. (1972) ont déclaré que les concentrations optimales d'azote et de phosphore sont de 11 et 2 mg/L respectivement pour la dégradation de 1 g/L de pétrole brut dans l'eau de mer. Colwell et al. (1978) ont conclu que le pétrole se dégrade lentement dans l'environnement marin, probablement en raison des limitations imposées par des concentrations relativement faibles de l'azote et de phosphore disponibles dans l'eau de mer. Ward et Brock (1976) ont déclaré que, bien que la température soit le principal facteur limitant durant plusieurs années, les carences en éléments nutritifs en ont limité la biodégradation du pétrole dans les lacs tempérés. Des taux plus élevés de biodégradation du pétrole pourraient être obtenus par l'addition d'azote et de phosphore. Les taux élevés de dégradation des hydrocarbures étaient relevés seulement pendant un mois de l'année où la température et l'apport de nutriments étaient optimaux. Ils ont conclu que la disponibilité de microorganismes métabolisant les hydrocarbures au sein de la communauté microbienne indigène n'était pas un facteur limitant mais plutôt les facteurs environnementaux que sont la température et la disponibilité des nutriments.

LePetit et N'Guyen (1976) ont constaté que la stimulation artificielle des bactéries dégradant les hydrocarbures nécessite l'addition de phosphore dans l'eau de mer. Ils ont signalé des concentrations optimales de phosphore pour soutenir la dégradation des

hydrocarbures comprise entre 2×10^{-4} et 8×10^{-4} M pour l'eau de mer et entre $1,5 \times 10^{-3}$ et 3×10^{-3} M pour les eaux côtières recevant un apport important de l'eau douce. Cependant l'inhibition du développement bactérien a été observée avec des concentrations plus élevées de phosphate. Gibbs (1975) a calculé que 1 m³ d'eau de mer contient une quantité d'azote suffisante pour dégrader 30 g de pétrole par an à des températures d'été et 11 g de pétrole par an à des températures d'hiver. Bergstein et Vestal (1978) ont étudié la biodégradation de pétrole brut dans les étangs de la toundra en Arctique. Ils ont conclu que les fertilisants oléophiles peuvent constituer un outil intéressant pour améliorer la biodégradation du pétrole brut déversé dans des milieux marins oligotrophes. Dans ces milieux, sans addition d'azote et de phosphore, la biodégradation des hydrocarbures est très limitée. Atlas et Bartha (1973) ont décrit que les engrais oléophiles contenant l'azote et le phosphore pourraient relever les concentrations d'azote et de phosphore dans l'eau de mer et de stimuler la biodégradation de pétrole dans l'eau de mer. Les engrais constitués d'urée de paraffines et d'octylphosphate avec des rapports optimaux C/N et C/P de 10:1 et 100:1 respectivement, peuvent booster la dégradation de pétrole dans les eaux de mer. Olivieri et al. (1976) ont démontré qu'une libération lente des engrais contenant du magnésium de paraffine avec le phosphate d'ammonium comme ingrédients actifs favorise la biodégradation du pétrole. Ils ont indiqué que la biodégradation du pétrole brut dans l'eau de mer a été considérablement renforcée par addition des engrais contenant de la paraffine. Après 21 jours, ils ont noté une dégradation de 63% de pétrole avec ajout d'engrais par rapport à 40% en zone de contrôle. Kator et al. (1972) ont suggéré l'utilisation de l'ammonium paraffiné et les sels de phosphate pour améliorer la biodégradation du pétrole dans l'eau de mer. Raymond et al. (1976) ont été capables de stimuler la dégradation microbienne des hydrocarbures dans les eaux souterraines contaminées par des procédures qui comprenait l'addition des nutriments tels que

l'azote et le phosphore. Une étude comparative a été menée par Dibble et Bartha (1976) en vue d'examiner l'effet du fer sur la biodégradation du pétrole dans l'eau de mer du Sud de Louisiane et les effets combinés de l'azote, du phosphore, et des suppléments de fer sur la biodégradation du pétrole brut dans l'eau de mer du littoral pollué et relativement propre recueillies le long de la côte du New Jersey. Les résultats ont montré que le taux de dégradation était négligeable dans les échantillons d'eau de mer du Sud de Louisiane. L'addition de l'azote et du phosphore a permis une dégradation très rapide du pétrole dans les échantillons du New Jersey où on a relevé après trois jours, un taux de dégradation du brut de 73%. La quantité de fer total relevé dans les échantillons de Louisiane était de 5,2 mM et l'ajout du fer dans les échantillons du New Jersey n'a eu aucun effet sur le taux de dégradation constaté. Dans le même temps, avec des échantillons d'eau de mer du Sud de Louisiane moins pollués et moins riches en fer (1,2 mM de fer), le taux de dégradation du pétrole brut relevé après trois jours est de 21%. Ces auteurs ont conclu que la

biodégradation du brut dans les eaux de mer de Louisiane serait plus rapide et efficace avec l'ajout de l'azote et du phosphore à condition que les températures soient favorables. Dibble et Bartha (1979) ont examiné l'effet des facteurs environnementaux sur la biodégradation des boues d'hydrocarbures. Ils ont mené une étude en laboratoire visant à évaluer et à optimiser les facteurs environnementaux dans les terres agricoles exposées à la pollution par des boues d'hydrocarbures issues du raffinage du pétrole brut et dont soumises à un processus de biodégradation. Ils ont constaté que la biodégradation des boues d'hydrocarbures était optimale sur des terres ayant une capacité de rétention d'eau de 30 à 90%, un pH de 7,5 à 7,8, un rapport C/N de 60: 1, et un rapport C/P de 800:1. Les températures optimales sont de 20 °C et plus. Les exemples ci-dessus montrent que l'azote et le phosphore sont des facteurs limitants de la biodégradation. Leur disponibilité à des concentrations suffisantes combinée à une température optimale stimule la croissance microbienne et accélère la dégradation des hydrocarbures.

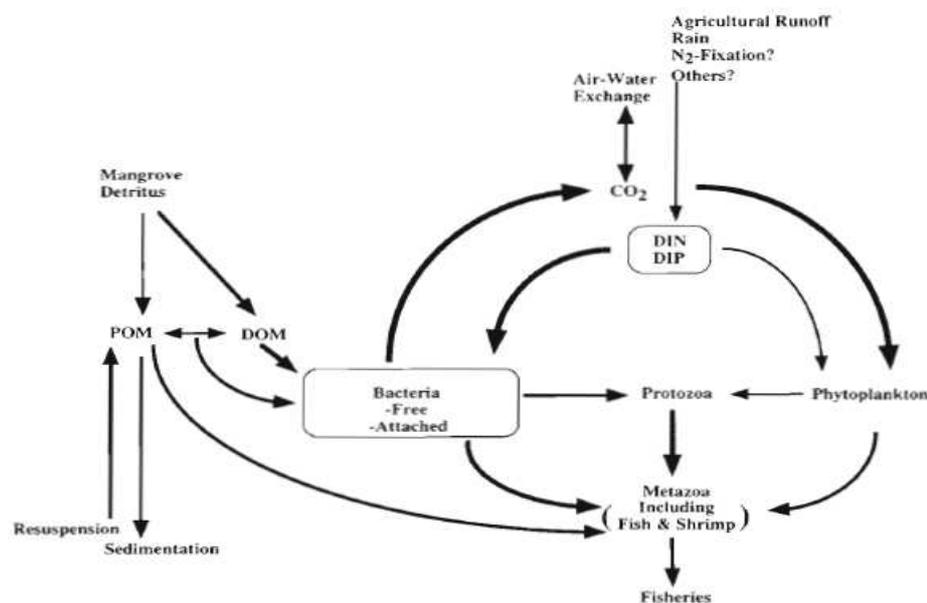


Figure 1: Modèle conceptuel des principaux flux de carbone induits par des bactéries hétérotrophes dans un écosystème de mangroves. POM, DOM: particulate and dissolved organic matter; DIN, DIP: Dissolved Inorganic Nitrogen and Phosphorus (Bano et al., 1997).

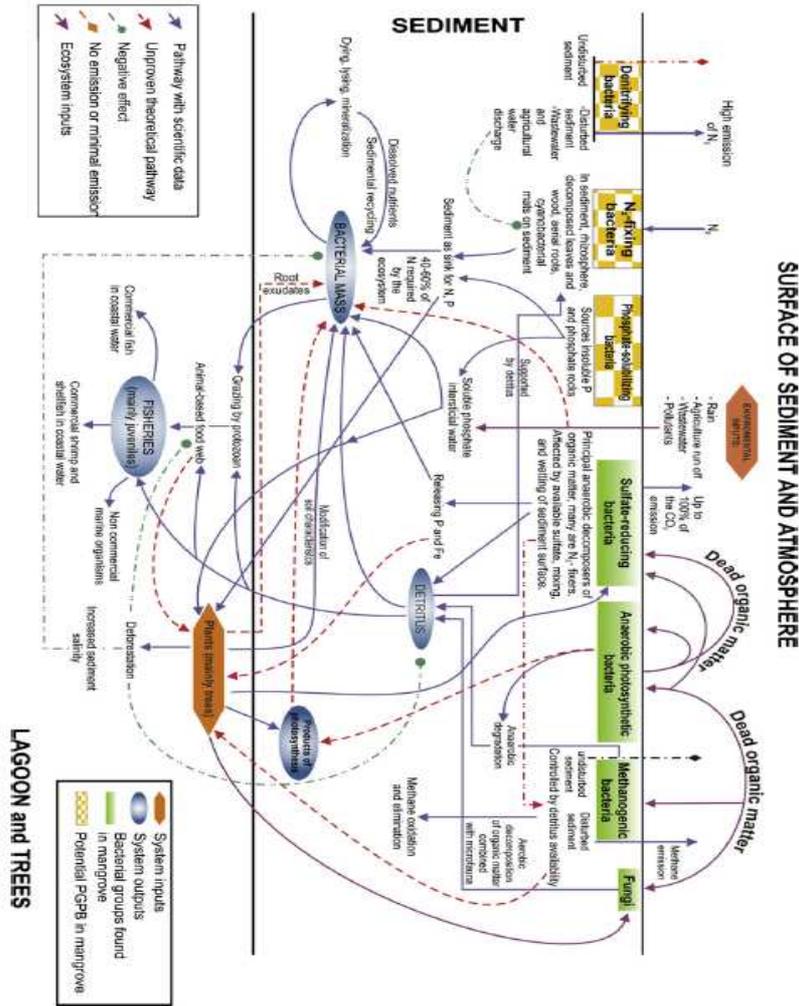


Figure 2: Modèle conceptuel des interactions microbiennes dans un écosystème de mangrove (Holguin et al., 2001).

Conclusion

Les mangroves sont des écosystèmes particuliers de part leur structure et leur fonctionnement. Elles renferment en leur sein une microflore abondante et diversifiée dont le rôle est de synthétiser les éléments nutritifs utiles pour l'ensemble de la chaîne alimentaire spécifique à cet écosystème. La structure fonctionnelle de l'écosystème des mangroves génère une intense activité microbienne que l'on ne retrouve nulle part ailleurs. Cette spécificité se caractérise également par l'extrême sensibilité de cette microflore aux

changements du milieu. Les microorganismes jouent un rôle essentiel dans le maintien de l'équilibre des mangroves. La rupture de cet équilibre entraîne un dysfonctionnement dans l'alimentation et le flux des nutriments produits par la microflore, vers les niveaux trophiques supérieurs. Les conséquences de cette rupture pouvant provoquer le dépérissement des palétuviers. La restauration de l'écosystème devra passer par des techniques qui favorisent une approche fonctionnelle intégrée du système. La dégradation des substances pétrolières par

voie biologique appelle un certain nombre de techniques dont l'atténuation naturelle, la biostimulation et la bioaugmentation. Ces techniques doivent être mises en œuvre dans une approche intégrée. La biostimulation ne doit être envisagée que si le manque ou l'insuffisance des nutriments dans le milieu constitue un facteur limitant à la biodégradation. De même, la bioaugmentation ne peut être envisagée que si les capacités dégradatives de la microflore endogène sont insuffisantes. Avant d'envisager un traitement par voie biologique, il est nécessaire d'effectuer des analyses spécifiques sur la microflore endogène spécifique apte à dégrader les hydrocarbures, les facteurs limitants (pH, température, apport en quantité suffisante des nutriments, etc.), l'accessibilité et la toxicité du polluant et la disponibilité des accepteurs finaux d'électrons. De ces analyses préalables dépendent le succès de la biodégradation des hydrocarbures dans les écosystèmes de mangroves.

CONTRIBUTION DES AUTEURS

FSL a travaillé sur l'initiation, la conception et la planification des différentes parties de ce manuscrit et a assuré toute la rédaction. JD et PD ont contribué à la conception et l'agencement des différentes parties et à la relecture du manuscrit. MO et PT ont contribué à la correction et la relecture du manuscrit.

CONFLIT D'INTERETS

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cette synthèse.

REFERENCES

- Alongi DM. 1994. The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems. *Hydrobiologia*, **285**: 19-32.
- Alongi DM, Boto KG, Tirendi F. 1989. Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxes in adjacent tropical nearshore sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **56**: 133-144.
- Atlas RM, Bartha R. 1973. Stimulated biodegradation of oil slicks using oleophilic fertilizers. *Environ. Sci. Technol.*, **7**: 538-541.
- Atlas RM, Bartha R. 1972. Degradation and mineralization of petroleum in seawater: limitation by nitrogen and phosphorus. *Biotechnol. Bioeng.*, **14**: 309-317.
- Bano N, Nisa MU, Khan N, Saleem M, Harrison PJ, Ahmed SI, Azam F. 1997. Significance of bacteria in the flux of organic matter in tidal creeks of mangrove ecosystem of the Indus River delta, Pakistan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **157**: 1-12.
- Bartha R, Atlas RM. 1973. Biodegradation of oil in seawater: limiting factors and artificial stimulation. In *The Microbial Degradation of Oil Pollutants*, Ahearn DG and Meyers SP (eds). Center for Wetland Resources: Louisiana State University, Baton Rouge; 147-152.
- Bergstein PE, Vestal JR. 1978. Crude oil biodegradation in Arctic tundra ponds. *Arctic*, **31**: 158-169.
- Bertrand JC, Mille G. 1989. Devenir de la matière organique exogène. Un modèle : les hydrocarbures. In *Microorganismes dans les Ecosystèmes Océaniques*, Bianchi M (ed), Masson: Paris ; 343-385.
- Blum LK, Mills AL, Ziemann JC, Ziemann RT. 1988. Abundance of bacteria and fungi in seagrass and mangrove detritus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **42**: 73-78.
- Boonchan S, Britz ML, Stanley GA. 2000. Degradation and Mineralization of High-Molecular-Weight Polycyclic Aromatic Hydrocarbons by Defined Fungal-Bacterial Cocultures. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**(3): 1007-1019.
- Bouchez M, Blanchet D, Vandecasteele JP. 1995. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by pure strains and by defined strain associations: inhibition phenomena and

- cometabolism. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, **43**(1): 156-164.
- Bremer GB. 1995. Lower marine fungi (*Labyrinthulomycetes*) and the decay of mangrove leaf litter. *Hydrobiologia*, **295**: 89-95.
- Bridie AL, Bos J. 1971. Biological degradation of mineral oil in seawater. *J. Inst. Pet.*, **57**: 270-277.
- Colwell RRR, Mills AL, Walker JD, Garcia-Tello P, Campos PV. 1978. Microbial ecology studies of the Metula spill in the Straits of Magellan. *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**: 573-580.
- D'Croz L, Del Rosario J, Holness R. 1989. Degradation of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) leaves in the Bay of Panama. *Rev. Biol. Trop.*, **37**: 101-104.
- Dibble JT, Bartha R. 1979. Effect of environmental parameters on the biodegradation of oil sludge. *Appl. Environ. Microbiol.*, **37**: 729-739.
- Dibble JT, Bartha R. 1976. The effect of iron on the biodegradation of petroleum in seawater. *Appl. Environ. Microbiol.*, **31**: 544-550.
- Duke NC, Burns KA, Swannell RPJ, Dalhaus O, Rupp RJ. 2000. Dispersant use and a bioremediation strategy as alternate means of reducing impacts of large oil spills on mangroves: The Gladstone field trials. *Mar. Pollut. Bull.*, **41**: 403-412.
- FAO 2007. The world's mangroves 1980-2005. A thematic study prepared in the framework on the Global Forest Resources Assessment 2005. Roma: *FAO Forestry Paper*, **153**: 89.
- Floodgate GD. 1973. A threnody concerning the biodegradation of oil in natural waters. In *The Microbial Degradation of Oil Pollutants*, Ahearn DG, Meyers SP (eds). Center for Wetland Resources, Louisiana State University, Baton Rouge; 17-24.
- Floodgate GD. 1979. Nutrient limitation. In *Proceedings of Workshop, Microbial Degradation of Pollutants in Marine Environments*, Bourquin AW, Pritchard PH (eds). Environmental Research Laboratory, Gulf Breeze, Fla: 107-118.
- Gianfreda L, Rao MA. 2004. Potential of extra cellular enzymes in remediation of polluted soils: a review. *Enzyme Microbial Technol.*, **35**(4): 339-354.
- Giani L, Bashan Y, Holguin G, Strangmann A. 1996. Characteristics and methanogenesis of the Balandra lagoon mangrove soils, Baja California Sur, Mexico. *Geoderma*, **72**: 149-160.
- Gibbs CF. 1975. Quantitative studies in marine biodegradation of oil. Nutrient limitation at 14 °C. *Proc. R. Soc. London Ser. B.*, **188**: 61-82.
- Gunkel W. 1967. Experimentell-okologische Untersuchungen uber die limitierenden Faktoren des mikrobiellen Olabbaues in marinen Milieu. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, **15**: 210-224.
- Holguin G, Vazquez P, Bashan Y. 2001. The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Biol. Fertil. Soils*, **33**: 265-278.
- Holguin G, Bashan Y, Mendoza-Salgado RA, Amador E, Toledo G, Vazquez P, Amador A. 1999. La Microbiologia de los manglares. Bosques en la frontera entre el mar y la tierra. *Ciencia Desarrollo*, **144**: 26-35.
- Holguin G, Guzman MA, Bashan Y. 1992. Two new nitrogen-fixing bacteria from the rhizosphere of mangrove trees: their isolation, identification and in vitro interaction with rhizosphere *Staphylococcus* sp. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **101**: 207-216.
- Horn RC, Rocha JA, Vargas VM. 2004. Determination of sediment mutagenicity and cytotoxicity in an area subjected to petrochemical contamination. *Mutagenesis*, **19**(6): 445-451.
- ITOPF. 2013. Effet de la pollution par les hydrocarbures sur l'environnement. *Guide d'Informations Techniques 13*.

- The International tanker Owners Pollution Federation Limited (ITOPF)*, London.
- Kator H, Miget R, Oppenheimer CH. 1972. Utilization of paraffin hydrocarbons in crude oil by mixed cultures of marine bacteria. Symposium on Environmental Conservation. Society of Petroleum Engineers, Dallas, Tex. Paper no. SPE 4206.
- Kaye JP, Hart SC. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends Ecol. Evolut.*, **12**(4): 139-143.
- Kinney PJ, Button DK, Schell DM. 1969. Kinetics of dissipation and biodegradation of crude oil in Alaska's Cook Inlet. In Proceedings of 1969 Joint Conference on Prevention and Control of Oil Spills. American Petroleum Institute: Washington D.C; 333-340.
- Kristensen E, Holmer M, Bussarawit N. 1991. Benthic metabolism and sulfate reduction in a south-east Asian mangrove swamp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**: 93-103.
- Leahy JG, Colwell RR. 1990. Microbial degradation of hydrocarbons in the environment. *Microbiol. Rev.*, **54**: 305-315.
- LePetit J, N'Guyen MH. 1976. Besoins en phosphore des bactéries métabolisant les hydrocarbures en mer. *Can. J. Microbiol.*, **22**: 1364-1373.
- LePetit J, Barthelemy MH. 1968. Les hydrocarbures en mer le problème de l'épuration des zones littorales par les microorganismes. *Ann. Inst. Pasteur Paris*, **114**: 149-158.
- Mann FD, Steinke TD. 1992. Biological nitrogen fixation (acetylene reduction) associated with decomposing *Avicennia marina* leaves in the Beachwood Mangrove Nature Reserve. *S. Afr. J. Bot.*, **58**: 533-536.
- Marty DG. 1985. Description de quatre souches méthanogènes thermo tolérantes isolées de sédiments marins ou intertidaux. *C. R. Acad. Sci. III*, 300: 545-548.
- Masepohl B, Klipp W. 1996. Organization and regulation of genes encoding the molybdenum nitrogenase and the alternative nitrogenase in *Rhodobacter capsulatus*. *Arch. Microbiol.*, **165**: 80-90.
- Megharaj M, Singleton I, McClure NC, Naidu R. 2000. Influence of petroleum hydrocarbon contamination on microalgae and microbial activities in a long-term contaminated soil. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, **38**(4): 439-445.
- Mohanraju R, Natarajan R. 1992. Methanogenic bacteria in mangrove sediments. *Hydrobiologia*, **247**: 187-193.
- Mohanraju R, Rajagopal BS, Daniels L, Natarajan R. 1997. Isolation and characterization of a methanogenic bacterium from mangrove sediments. *J. Mar. Biotechnol.*, **5**: 147-152.
- Muratova A, Bner T, Narula N, Wand H, Turkovskaya O, Kuschik P, Jahn R, Merbach W. 2003. Rhizosphere microflora of plants used for the phytoremediation of bitumen-contaminated soil. *Microbiol res.*, **158**(2): 151-161.
- Nagelkerken SJM, Blaber S, Bouillon P, Green M, Haywood LG, Kirton JO, Meynecke J, Pawlik HM, Penrose A, Sasekumar PJ, Somerfield. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany*, **89**: 155-185.
- Odum WE, Heald EJ. 1975. Mangrove forests and aquatic productivity. In *Coupling of Land and Water Systems*, Hasler AD (ed). Springer: Berlin Heidelberg, New York; 129-136.
- Olivieri R, Bacchin P, Robertiello A, Oddo N, Degen L, Tonolo A. 1976. Microbial degradation of oil spills enhanced by a slow-release fertilizer. *Appl. Environ. Microbiol.*, **31**: 629-64.

- Ramamurthy T, Raju RM, Natarajan R. 1990. Distribution and ecology of methanogenic bacteria in mangrove sediments of Pitchavaram, east coast of India. *Indian J. Mar. Sci.*, **19**: 269-273.
- Raymond RL, Jamison VW, Hudson JO. 1976. Beneficial stimulation of bacterial activity in ground waters containing petroleum products. American Institute of Chemical Engineers, New York; 319-327.
- Reisfeld A, Rosenberg E, Gutnick D. 1972. Microbial degradation of oil: factors affecting oil dispersion in seawater by mixed and pure cultures. *Appl. Microbiol.*, **24**: 363-368.
- Robertson AI, Daniel PA. 1989. Decomposition and the annual flux of detritus from fallen timber in tropical mangrove forests. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 640-646.
- Sathirathai S, Barbier EB. 2005. Valuing mangrove conservation in Southern Thailand. *Contemp. Econ. Policy.*, **19**(2): 109-122.
- Schaffelke B, Campbell ML, Hewitt CL. 2005. Reproductive phenology of the introduced kelp *undaria pinnatifida* (Phaeophyta Laminariales) in Tasmania, Australia. *Phycologia*, **44**: 84-94.
- Sherman RE, Fahey TJ, Howarth RW. 1998. Soil-plant interactions in a neotropical mangrove forest: iron, phosphorus and sulfur dynamics. *Oecologia*, **115**: 553-563.
- Snedaker SC. 1978. Les mangroves: leur intérêt et leur conservation. *Nature et Ressources Paris*, **14**(3): 7-15.
- Spalding MD, Blasco F, Field CD. 1997. *World Mangrove Atlas*. International Society for Mangrove Ecosystems: Okinawa, Japon; 178 p.
- Steinke TD, Barnabas AD, Somaru R. 1990. Structural changes and associated microbial activity accompanying decomposition of mangrove leaves in Mgeni Estuary. *S. Afr. J. Bot.*, **56**: 39-48.
- Tanaka N, Sasaki Y, Mowjood M, Jinadasa K, Homchuen S. 2007. Coastal vegetation structures and their functions in tsunami protection: experience of the recent Indian Ocean tsunami. *Landsc. Ecol. Eng.*, **3**(1): 33-45.
- Valiela I, Bowen JL, York JK. 2001. Mangrove forests: one of the world's threatened major tropical environments. *BioSci.*, **51**(10): 807-815.
- Vazquez P, Holguin G, Puente ME, Lopez-Cortes A, Bashan Y. 2000. Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biol. Fertil. Soils.*, **30**: 460-468.
- Vethanayagam RR, Krishnamurthy K. 1995. Studies on anoxygenic photosynthetic bacterium *Rhodospseudomonas* sp. from the tropical mangrove environment. *Ind. J. Mar. Sci.*, **24**: 19-23.
- Walters BB, Rönnbäck P, Kovacs J, Crona B, Hussain S, Badola R, Primavera J, Barbier EB, Dahdouh-Guebas F. 2008. Ethnobiology, socio-economics and adaptive management of mangroves: a review. *Aquatic Bot.*, **89**(2): 220-236.
- Ward DM, Brock TD. 1976. Environmental factors influencing the rate of hydrocarbon oxidation in temperate lakes. *Appl. Environ. Microbiol.*, **31**: 764-772.
- Wilson SC, Jones KC. 1993. Bioremediation of soil contaminated with polynuclear aromatic hydrocarbons (PAHs): a review. *Environ. Pollut.*, **81**(3): 229-49.
- Xu JG, Johnson RL. 1997. Nitrogen dynamics in soils with different hydrocarbon contents planted to barley and field pea. *Can. J. Soil Sci.*, **77**(3): 453-458.