

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
des SOCIETES BOTANIQUE DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, Lyon (6^e)

La partie administrative se trouve au centre de ce Bulletin.

BIBLIOGRAPHIE

- ROUGIER J., MOREL G., GRUYER J. — Gallia, tome XXII, 1964, fasc. 2, p. 419.
DUMOULIN A. — Rhodania, 28^e année, 1933, XXVII^e Congrès Valence 1952, p. 47-50.
VASSY A. — Rhodania, 15^e année, 1953, XV^e Congrès Genève 1933, p. 138-140.
VASSY A. — Rhodania, 15^e année, 1933, XV^e Congrès Genève 1933, p. 141-144.
DUMOULIN A. — Gallia, tome XVI, fasc. 1.
DUBIEN A. — Le Bugey, août 1934.
CHAPOTTAT G. — A.R.P.P., 1969, p. 25 et 26, Les Charavelles, Vienne.
AUDIN A., JEANCOLAS L. — Le Progrès de Lyon, 1969.
HATT J.-J. — Revue Archéologique de l'Est, tome II, p. 83, Symbole de la Roue.
THÉVENOT. — Revue Archéologique de l'Est, tome IX, p. 358, Culte Solaire.
NAPIER. — Revue de l'Anthropologie Institut London, 1879.
GOWLAND W. — Revue de l'Anthropologie Institut London, 1912, The Metals in Antiquity.
BESNIER M. — Revue Archéologique, tome 12, 1920, p. 211, Le Commerce du Plomb à l'Époque Romaine.

**QUELQUES OBSERVATIONS SUR LE MICROPEUPELEMENT
DES LIMONS DES GROTTES ARCTIQUES**

par Anne-Monique GOUNOT. (*)

RÉSUMÉ

L'analyse microbiologique des limons de deux grottes de Laponie a mis en évidence la présence d'un peuplement bactérien aussi abondant et actif que dans la plupart des grottes des régions tempérées. Les propriétés physiologiques des diverses formes de bactéries isolées de ces limons sont étudiées. On constate une très forte proportion de germes psychrophiles, remarquablement adaptés aux conditions de basse température de ces milieux. Ce micropeuplement présente beaucoup d'analogies avec celui de biotopes froids superficiels, en particulier de sols périglaciaires.

* * *

L'étude microbiologique des limons souterrains a concerné jusqu'à présent des grottes de régions tempérées. Une expédition du C.N.R.S. en Laponie, organisée par J. CORBEL, m'a fourni l'occasion de poursuivre ces investigations sous d'autres climats. Au cours de l'été 1967, j'ai pu visiter ainsi plusieurs grottes du karst de Norvège et y récolter des échantillons de limons.

Les limons étudiés ici proviennent de deux grottes voisines du plateau karstique de Reingardslivatn, situé à une altitude moyenne de 400 mètres, au Sud-Ouest du Svartisen (Norvège); la grotte de Larshullet, immense réseau souterrain, et la grotte de Lapphullet. Ces cavités ont été décrites par CORBEL (1957). Dans la grotte de Larshullet, le limon a été recueilli dans la galerie principale parcourue par un torrent, à environ 400 mètres de l'entrée. C'est un dépôt fin et très humide : il contient 24,4 % d'humidité par rapport au poids frais; le pH se situe vers 8,5. Le limon de la grotte de Lapphullet a été prélevé dans une zone de remplissage sableux assez proche de la surface, il est moins humide que le sédiment précédent (14,6 % d'humidité); le

* Communication présentée au VIII^e Congrès National de Spéléologie, Drauguigan, septembre 1968.

pH est également alcalin (8,4). La température de l'eau et du sol aux points de prélèvements était comprise entre 2°5 et 3°C. En outre, j'ai pris comme terme de comparaison un échantillon du sol superficiel, sous la couche d'humus, dans la doline surmontant la grotte de Lapphullet. Ce sol sableux est acide (pH = 5,9) ; il contient 24,1 % d'humidité.

Pour conserver l'équilibre initial de la micropopulation et préserver les germes thermosensibles, les prélèvements ont été transportés dans

TABLEAU I

Activité biologique comparée d'un limon souterrain arctique (grotte de Larshullet) et d'un limon souterrain de région tempérée (grotte de Hautecourt), à 28°C.

	Limon de Larshullet	Limon de Hautecourt
pH	8,5	8,3
Microflore totale (en milieu liquide) ¹	8. 10 ⁶	11 à 45. 10 ⁶
<i>Groupements fonctionnels</i> ² :		
Fixateurs d'azote :		
— <i>Azotobacter</i>	0	10 ⁻² à 10 ⁻³
— <i>Clostridium</i>	0	10 ⁻³ à 10 ⁻⁴
Protéolytiques	10 ⁻⁴	10 ⁻³ à 10 ⁻⁵
Ammonifiants	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶ à 10 ⁻⁷
Nitrifiants :		
— nitreux	10 ⁻¹	10 ⁻³ à 10 ⁻⁴
— nitriques	0	10 ⁻¹ à 10 ⁻²
Dénitrifiants	10 ⁻⁶	10 ⁻⁵ à 10 ⁻⁶
Amylolytiques	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵
Cellulolytiques :		
— aérobies	10 ⁻¹	10 ⁻²
— anaérobies	0	traces
Sulfato-réducteurs	?	+
Oxydants des sulfures	0	traces
Oxydants du S métalloïdique ..	10 ⁻³	10 ⁻⁴
Minéralisateurs anaérobies du S organique	0	traces
Algues	0	+
Champignons	+	+

1. Nombre de germes par gramme de limon (rapporté au poids sec).
2. Dilution limite d'activité.

une glacière jusqu'au laboratoire de Lyon où les analyses microbiologiques ont été effectuées selon les techniques habituelles (POCHON et TARDIEUX, 1962 ; GOUNOT, 1967). Les premiers résultats en ont été résumés dans une précédente note (GOUNOT, 1968 b).

L'activité globale du micropeuplement du limon de la grotte de Larshullet, mise en évidence par l'étude classique des groupements fonctionnels, est très comparable à celle du limon de la grotte de Hautecourt, située en région tempérée (GOUNOT, 1967) (Tabl. I et Fig. 1). La micropopulation de ces deux limons est très active et les principaux groupes fonctionnels sont bien représentés. Toutefois, je n'ai pas trouvé dans le limon arctique d'*Azotobacter* et *Clostridium*, ni de germes nitriques, mais il est possible que la fixation d'azote soit réalisée par d'autres bactéries, oligonitrophiles. Le substrat est toujours rapidement transformé (Fig. 1). Le micropeuplement du limon de Larshullet étant, nous le verrons, composé d'un petit nombre de formes, ce sont probablement les mêmes germes, doués d'une activité polyvalente, qui remplissent les différentes fonctions physiologiques dans le limon. Cette hypothèse a été d'ailleurs vérifiée dans le cas des sols superficiels (CHALVIGNAC, 1957) et du limon de la grotte de Hautecourt (GOUNOT, 1967).

Cependant une étude plus approfondie a fait apparaître certains caractères particuliers du micropeuplement des sédiments arctiques. La numération et l'isolement des germes ont été effectués, sur plaques de gélose à l'extrait de terre, en incubant les cultures simultanément à 2, 20, 28 et 55°C, afin de distinguer les germes psychrophiles, mésophiles et thermophiles. Les résultats figurent dans le tableau II et la figure 2.

Le fait le plus frappant est la différence observée entre les cultures incubées à 20° et 28°, dans les limons souterrains surtout. Pour beaucoup de germes, la température maximum compatible avec la croissance est inférieure à 28°. Au contraire, de nombreuses colonies se développent à 2°. Ainsi, pour le limon de Larshullet, les numérations à 2° et à 20° sont presque équivalentes. Le micropeuplement de ces limons est donc composé en majorité de microorganismes *psychrophiles*, quel que soit le sens plus ou moins large attribué à ce terme¹.

Le comportement des germes isolés en culture pure à partir des colonies développées aux différentes températures confirme les résultats des numérations.

1. Le terme de « psychrophile » a été diversement défini dans la littérature suivant que l'on considère la possibilité pour les organismes de se multiplier à 0°C ou bien les températures optimum et maximum pour leur croissance. STOKES (1963) les décrit comme des organismes dont la croissance à 0°C est telle que leur culture est visible en une semaine; il faut distinguer alors parmi ceux-ci des psychrophiles obligatoires ou facultatifs selon que la température optimum pour la croissance est inférieure ou supérieure à 20°C. C'est la définition la plus généralement admise actuellement (MORITA, 1966 ; SCHMIDT-LORENZ, 1967, etc.).

Toutefois le développement des colonies sur un milieu à l'extrait de terre milieu pauvre, étant beaucoup plus lent que sur les milieux usuels, plus riches, les numérations à 2° ont été faites ici après 4 ou 5 semaines d'incubation. Dans un milieu plus favorable, les bactéries ainsi isolées ont fourni ensuite, à 0-2°, une culture visible en une semaine, conformément à la définition précédente.

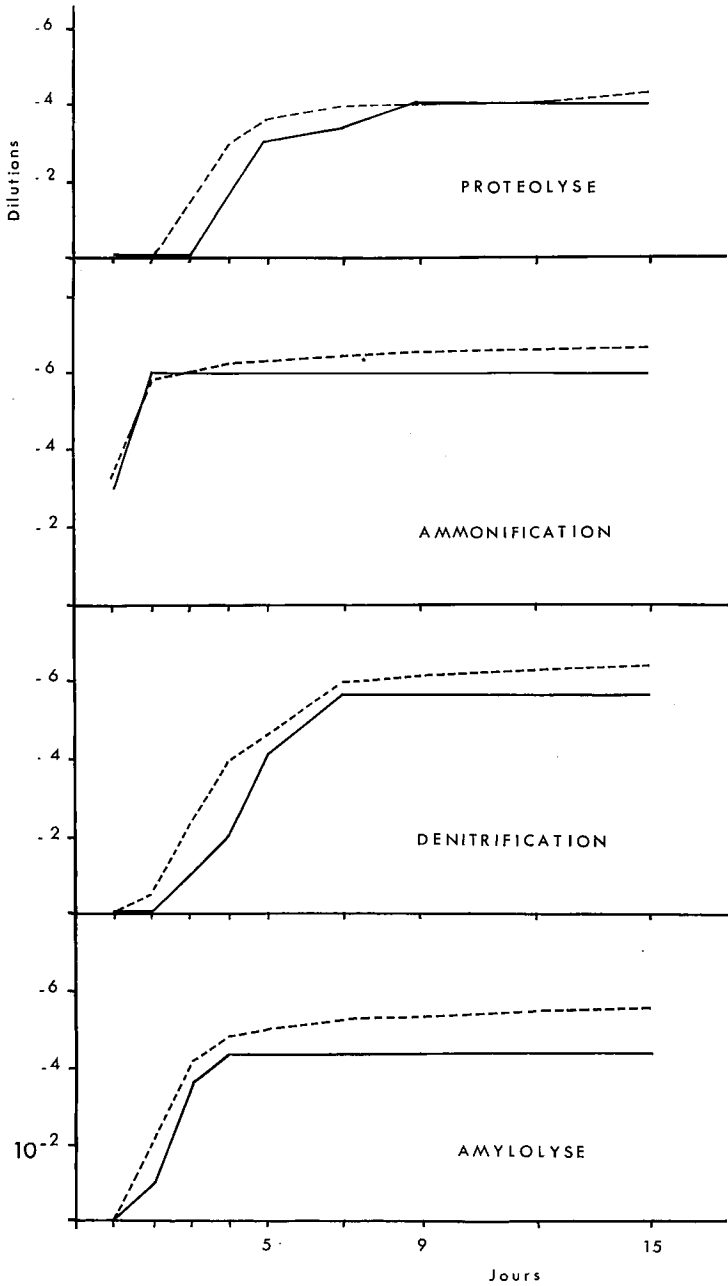


Fig. 1. — *Activité biologique comparée des limons des grottes de Larshullet (trait plein) et Hautecourt (trait interrompu) à 28°.*

Progression de l'utilisation du substrat en fonction du temps et des dilutions dans des séries de tubesensemencés avec des suspensions-dilutions de limon.

Dans le cas du limon de Larshullet, bon nombre de souches isolées à 2° ou à 20° sont effectivement incapables de se développer à 28° : ainsi, sur 14 souches choisies au hasard parmi les colonies apparues à 2°, 7 seulement croissent à 28°. Au contraire, les germes apparus à 28° peuvent être cultivés aussi à 2°. Tous ces germes sont donc bien adaptés à ce milieu froid, qu'ils soient obligatoirement ou facultativement psychrophiles. Les uns peuvent être qualifiés d'eurythermes car leur culture est abondante aussi bien à -4° qu'à 28° ; d'autres, à l'image des animaux cavernicoles, sont sténothermes et ne se développent qu'entre 0° et 20 ou 25°.

Le micropeuplement du sol superficiel apparaît moins strictement adapté aux basses températures, bien que le nombre maximum de colonies se situe encore à 20°. A 2°, les colonies sont nettement moins nombreuses qu'à 20° ou 28°. Les germes isolés à 20° ou 28° n'ont généralement qu'un développement très faible ou nul à 2°, et inversement, les souches obtenues à 2° peuvent encore se multiplier à 28°.

TABLEAU II

Micropeuplement de sédiments arctiques

Nombre de germes, en millions, dans l'équivalent frais de 1 gramme de sol sec.

Conditions d'incubation	2°C	20°C	28°C	55°C
	4 semaines	2 semaines	1 semaine	
Limon de la grotte de Larshullet . . .	5	6	3,5	0
Limon de la grotte de Lapphullet . . .	0,6	2	0,6	0
Sol superficiel au-dessus de la grotte de Lapphullet . . .	4	18	11	0
Boues glaciaires :				
1) sous le glacier . .	4 sem. : 2,8 5 sem. : 3,9	2 sem. : 3,1 3 sem. : 4,2	1 sem. : 0,5	0
2) zone dégelée en 1964-65	4 sem. : 1,5 5 sem. : 2,0	2 sem. : 2,5 3 sem. : 2,6	1 sem. : 1	0

Il existe donc des différences physiologiques entre le micropeuplement d'un limon souterrain dont la température reste constamment voisine de 0°, et celui du sol superficiel dont la température varie au cours de l'année, même si ces variations sont assez faibles et correspondent à une température moyenne² proche de 0°. Dans la région

2. On admet généralement que la température d'une cavité souterraine correspond à la température moyenne de l'extérieur (VANDEL, 1964).

du Reingardslivatn, les variations de la température du sol doivent être très amorties, en été par l'abondante couverture végétale et, en hiver, par l'épaisse couche de neige. Cependant le réchauffement estival est sans doute suffisant pour permettre le développement des germes mésophiles qui demeurent vivants mais inactifs pendant les mois défavorables. Au contraire, dans le limon souterrain, seuls peuvent finalement se maintenir les germes capables de se développer activement à basse température.

Ces différences apparaissent également dans la composition morphologique des micro-populations : le sol superficiel renferme une grande variété d'espèces bactériennes ; le limon de la grotte de Larshullet n'héberge qu'un petit nombre d'espèces (appartenant aux genres *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter*) qui sont rares ou absentes dans le sol épigé. La température joue certainement un rôle déterminant dans cette sélection.

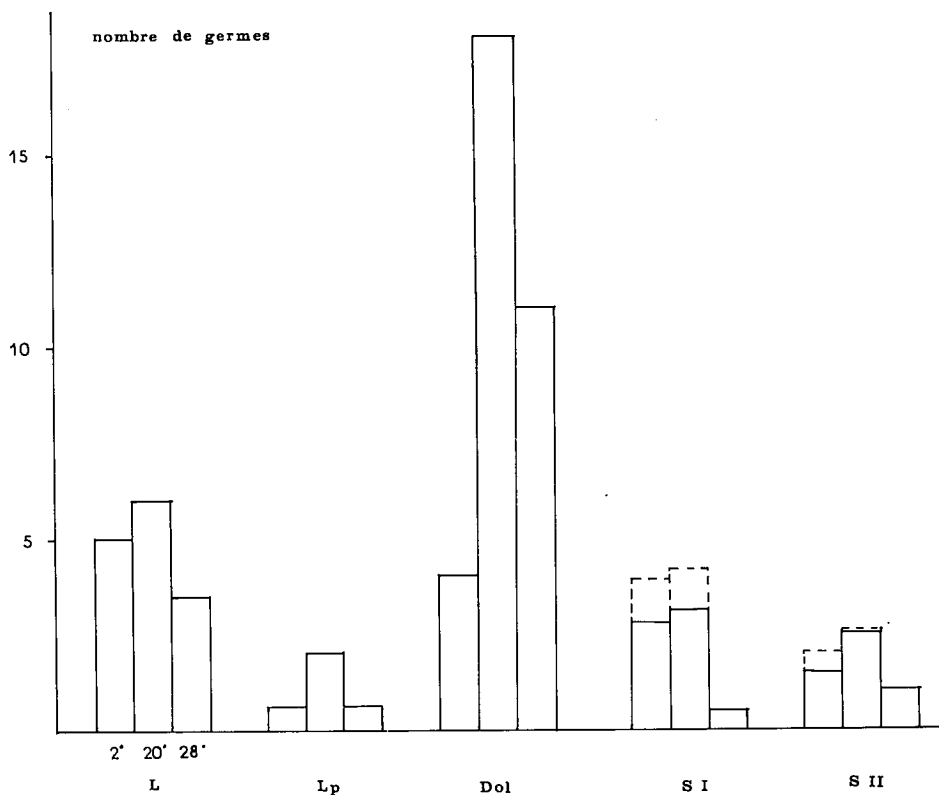


Fig. 2. — Evaluation des micropeuplements des sédiments arctiques à différentes températures (nombre de germes, en millions, dans l'équivalent frais de 1 gramme de sol sec).

A 2° : trait plein, après 4 semaines d'incubation ; trait interrompu, après 5 semaines d'incubation.

A 20° : trait plein, après 2 semaines, trait interrompu, après 3 semaines.

A 28° : après 1 semaine.

L = limon de la grotte de Larshullet ; Lp = limon de la grotte de Lapphullet ; Dol = sol superficiel au-dessus de la grotte de Lapphullet ; S I = boue morainique prélevée sous le glacier ; S II = zone dégélée en 1964-65.

Le limon de la grotte de Lapphullet pourrait représenter une transition entre les deux biotopes précédents. La température y demeure toujours basse, mais la proximité de la surface doit amener de fréquents apports de l'extérieur. La population bactérienne est plus variée que celle du limon de la grotte de Larshullet et se rapproche davantage de celle du sol superficiel. On y trouve encore des germes mésophiles dont la croissance est faible ou nulle à 2°. Cependant ce limon contient aussi une forte proportion de germes psychrophiles (au sens large), dont le développement est rapide à 2°, et même quelques formes plus strictement psychrophiles.

Le micropeuplement des limons des grottes de région tempérée présente également un caractère psychrophile, mais il est moins accentué que dans ces limons souterrains arctiques (GOUNOT, 1967). Ainsi, pour le limon de la grotte de Hautecourt, une numération à 10° avait fait apparaître moins de colonies qu'à 26° (respectivement 22 et 32,5 millions de germes par gramme de limon)³. En Europe tempérée, la température des grottes, ordinairement comprise entre 8 et 12°, est, à la limite, encore compatible avec le développement des microorganismes mésophiles. Mais les grottes situées en altitude et les grottes descendantes de type glacière ou neigère sont plus froides. Leur peuplement est sans doute plus adapté aux basses températures. Des recherches microbiologiques sont actuellement en cours dans des grottes glacées de différentes régions, afin de les comparer aux grottes arctiques.

Le biotope continental qui semble offrir le plus d'analogies avec les grottes froides se trouve à la limite des glaciers : dans la zone de dégel, dépourvue de végétation, les boues morainiques sont saturées d'eau de fonte et demeurent toujours à une température voisine de 0°. J'ai donc essayé de comparer les micropeuplements de ces deux milieux. Au cours du voyage en Laponie, j'ai effectué des prélèvements au contact de l'énorme calotte glaciaire du Svartis. Ces glaciers sont en régression, le retrait en est mesuré chaque année par les glaciologues anglais (THEAKSTONE, 1965). La boue morainique, encore mêlée de cristaux de glace, a été récoltée dans une grotte creusée par le dégel à la base du glacier d'Osterdalsisen (altitude : 200 mètres, au niveau du Cercle Polaire). Un second prélèvement a été fait à quelques mètres de là, dans la zone libérée de la glace en 1964-1965.

Les numérations bactériennes ont été effectuées dans les mêmes conditions que précédemment. Les résultats sont indiqués dans le tableau II et la figure 2. La densité du micropeuplement, sa variété et son activité, assez surprenantes dans un milieu aussi peu favorable, ont été soulignées dans une précédente communication (GOUNOT, 1968a).

Comme les bactéries des limons souterrains de cette région, les germes vivant à la limite du glacier apparaissent remarquablement adaptés aux basses températures ; ce sont des psychrophiles typiques qui, tous, se développent bien à 2° quelle que soit la température où

3. Des cultures à différentes températures ont été également envisagées par MASON-WILLIAMS et BENSON-EVANS (1958) pour l'étude de la microflore des grottes du Pays de Galles. Les auteurs constatent qu'il apparaît à 18° plus de colonies bactériennes qu'à 30° et 37°, mais aucune indication n'est donnée pour des températures inférieures à 18°.

l'on effectue auparavant l'isolement. Certains sont des psychrophiles facultatifs, leur croissance étant encore possible à 28° ; d'autres sont des psychrophiles stricts, la température maximum compatible avec leur croissance étant inférieure à 20°.

A quelque distance du glacier, le micropeuplement est déjà différent. Il n'est pas plus abondant, mais il est plus varié et plus actif. Les organismes semblent mieux tolérer une élévation de température et on ne retrouve pas certaines formes psychrophiles strictes présentes dans le premier prélèvement. Cependant toutes les bactéries isolées se développent bien à 2° et sont donc encore des psychrophiles au sens large. La température en ce point ne doit cependant pas subir de fortes variations, mais il est possible que d'autres facteurs tels que la compétition nutritive ou les antagonismes microbiens contribuent aussi à l'élimination de certains germes. On remarque en effet l'apparition de nombreux *Pseudomonas* qui croissent très rapidement à 2° et possèdent des propriétés antibiotiques.

La ressemblance entre les micropeuplements des boues glaciaires et des limons souterrains arctiques ne s'arrête pas à une simple convergence physiologique, due à l'adaptation à une température constamment basse ; certains types de bactéries, en particulier dans les genres *Flavobacterium* et *Arthrobacter*, sont présents à la fois dans le limon de la grotte de Larshullet et dans les boues glaciaires.

L'observation détaillée des caractères physiologiques et biochimiques des souches de bactéries psychrophiles isolées de ces divers sédiments arctiques se poursuit actuellement. La culture et l'identification de ces germes sont souvent difficiles, à cause de leur extrême fragilité et de leurs exigences nutritionnelles particulières.

L'étude des microorganismes psychrophiles est un domaine encore peu exploré de la Microbiologie, excepté en bactériologie alimentaire, où leur existence met en cause la conservation des produits réfrigérés ou congelés. Bien que leur répartition et leur importance dans la nature soient assez mal connues, on les soupçonne d'être très largement répandus dans les milieux les plus divers (MORITA, 1966). Ils sont notamment présents en assez grand nombre dans les sols et les eaux tempérés, mêlés aux germes mésophiles (JANOTA-BASSALIK, 1963 ; STOKES et REDMOND, 1966 ; SIEBURTH, 1967). Mais c'est évidemment dans les milieux froids que les organismes psychrophiles sont les plus fréquents et que leur rôle devient important, quand cesse l'activité des mésophiles. Là seulement peuvent se rencontrer des psychrophiles stricts. Les eaux marines constituent l'habitat par excellence des psychrophiles puisque, selon MORITA (1966), 95 % de la masse des océans se trouve à une température inférieure à 5°. Les milieux polaires continentaux offrent des biotopes plus variés et moins homogènes que les océans, la température y est moins stable. Les conditions de multiplication des microorganismes sont différentes selon que le sol demeure constamment gelé (« permafrost ») ou se réchauffe en été. Les analyses microbiologiques fournissent alors des résultats très divers. Cependant tous les travaux récents consacrés à l'écologie et la répartition quantitative des microorganismes dans les régions arctiques ou antarctiques mettent en évidence une forte proportion de germes psychrophiles. Citons par exemple les recherches de BOYD et ses collaborateurs (1958, 1964, 1966, 1967), STRAKA

et STOKES (1960), IVARSON (1965), SIEBURTH (1965), HEAL, BAILEY et LATTER (1967). Au contraire la présence de germes thermophiles y est exceptionnelle (McBEE et McBEE, 1956 ; BOYD, 1958).

Toutefois, même dans les milieux froids, l'isolement d'organismes psychrophiles obligatoires demeure rare (à cause peut-être de leur fragilité et de techniques inadéquates). Il y a dix ans, on ignorait encore leur existence et la définition en avait été purement théorique (INGRAHAM et STOKES, 1959). Cependant, diverses espèces de levures strictement psychrophiles ont été découvertes dans les régions polaires (DI MENNA, 1960 ; HAGEN et ROSE, 1961 ; BAXTER et GIBBONS, 1962 ; SINCLAIR et STOKES, 1965). Plus récemment des bactéries psychrophiles obligatoires, toutes d'origine marine, ont été décrites (HAGEN, KUSHNER et GIBBONS, 1964 ; MORITA et HAIGHT, 1964 ; HARDER et VELDKAMP, 1967). Les dépôts continentaux arctiques étudiés ici fournissent donc des exemples nouveaux de bactéries psychrophiles obligatoires.

Or, le comportement des microorganismes psychrophiles présente un grand intérêt pour les microbiologistes. Les mécanismes physiologiques et biochimiques qui permettent la croissance des psychrophiles aux basses températures et qui l'arrêtent à une température relativement peu élevée sont certainement complexes. Pour expliquer la thermosensibilité de ces organismes, on a suggéré l'existence de protéines, et, en particulier, d'enzymes extrêmement thermolabiles, la synthèse ou l'accumulation de produits toxiques, la perturbation des mécanismes de contrôle du métabolisme et le blocage de la synthèse d'acide ribonucléique, ou encore une modification de la perméabilité cellulaire (MORITA, 1966 ; JANOTA-BASSALIK, 1967 ; SCHMIDT-LORENZ, 1967 ; HARDER et VELDKAMP, 1967).

L'analyse des limons souterrains arctiques, en nous faisant découvrir un peuplement bactérien typiquement psychrophile présentant beaucoup d'affinités avec celui des milieux froids superficiels, en particulier celui des sols glaciaires, nous amène ainsi à considérer le problème plus général de l'adaptation des microorganismes aux basses températures. L'étude physiologique et biochimique approfondie des souches bactériennes nouvelles isolées de ces sédiments pourra apporter une contribution aux recherches sur la physiologie des organismes psychrophiles qui pose encore de nombreux problèmes aux microbiologistes. Les investigations prévues ou en cours dans diverses grottes froides d'Europe ainsi qu'à la limite des glaciers alpins permettront d'autre part de connaître la répartition et l'écologie des microorganismes psychrophiles dans ces milieux continentaux constamment froids.

BIBLIOGRAPHIE

- BAXTER (R.M.), GIBBONS (N.E.), 1962. — Observations on the physiology of psychrophilism in a yeast. *Canad. J. Microbiol.*, 8, 511-517.
- BOYD (W.L.), 1958. — Microbiological studies in arctic soils. *Ecology*, 39, 332-336.
- BOYD (W.L.), 1967. — Ecology and physiology of soil microorganisms in polar regions. *Proc. Symp. Pacific-Antarctic Sci., Tokyo, Jare Sci. Rep.*, Special issue n° 1, 265-275.
- BOYD (W.L.), BOYD (J.W.), 1964. — The presence of bacteria in permafrost of the alaskan arctic. *Canad. J. Microbiol.*, 10, 617-619.

- BOYD (W.L.), STALEY (J.T.), BOYD (J.W.), 1966. — Ecology of soil microorganisms of Antarctica. *Antarctic Research Series*, 8, 125-159.
- CHALVIGNAC (M.A.), 1957. — Répartition et polyvalence des groupements physiologiques au sein de la microflore totale du sol. *Ann. Inst. Pasteur*, Paris, 99, 459-462.
- CORBEL (J.), 1957. — Les karsts du Nord-Ouest de l'Europe et de quelques régions de comparaison. Etude sur le rôle du climat dans l'érosion des calcaires. Thèse, Lyon. *Inst. Et. Rhod. Univ. Lyon, Mém. Doc.*, 12, 541 p.
- GOUNOT (A.M.), 1967. — La microflore des limons argileux souterrains; son activité productrice dans la biocénose cavernicole. *Ann. Spéléol.*, 22, 23-143.
- GOUNOT (A.M.), 1968a. — Etude microbiologique de boues glaciaires arctiques. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, D, 266, 1 437-1 438.
- GOUNOT (A.M.), 1968b. — Etude microbiologique des limons de deux grottes arctiques. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, D, 266, 1 619-1 620.
- HAGEN (P.O.), KUSHNER (D.J.), GIBBONS (N.E.), 1964. — Temperature-induced death and lysis in a psychrophilic bacterium. *Canad. J. Microbiol.*, 10, 813-822.
- HAGEN (P.O.), ROSE (A.H.), 1961. — A psychrophilic *Cryptococcus*. *Canad. J. Microbiol.*, 7, 287-294.
- HARDER (W.), VELDKAMP (H.), 1967. — A continuous culture study of an obligately psychrophilic *Pseudomonas* species. *Arch. Microbiol.*, 59, 123-130.
- HEAL (O.W.), BAILEY (A.D.), LATTER (P.M.), 1967. — A discussion on the terrestrial Antarctic ecosystem. Bacterial, fungi and protozoa in Signy Island compared with those from a temperate moorland. *Philos. Trans. r. Soc. London*, B, 252, 191-197.
- INGRAHAM (J.L.), STOKES (J.L.), 1959. — Psychrophilic bacteria. *Bact. Rev.*, 23, 97-101.
- IVARSON (K.C.), 1965. — The microbiology of some permafrost soils in the Mackenzie Valley, N.W.T. *Arctic*, 18, 256-260.
- JANOTA-BASSALIK (L.), 1963. — Psychrophiles in low-moor peat. *Acta Microbiol. Polon.*, 12, 25-40.
- JANOTA-BASSALIK (L.), 1967. — Aktualny stan badan nad mikroorganizmami psychrofilnymi (Some recent news on the psychrophiles). *Post. Mikrobiol.*, 6, 419-425.
- MASON-WILLIAMS (A.), BENSON-EVANS (K.), 1958. — A preliminary investigation into the bacterial and botanical flora of caves in South Wales. *Cave Res. Group Great Brit. Publ.* n° 8, 70 p.
- MCBEE (R.H.), MCBEE (V.H.), 1956. — The incidence of thermophilic bacteria in Arctic soils and waters. *J. Bact.*, 71, 182-185.
- MENNA (M.E. DI), 1960. — Yeasts from Antarctica. *J. gen. Microbiol.*, 23, 295-300.
- MORITA (R.Y.), 1966. — Marine psychrophilic bacteria. *Oceanogr. mar. Biol.*, 4, 105-121.
- MORITA (R.Y.), HAIGHT (R.D.), 1964. — Temperature effects on the growth of an obligate psychrophilic marine bacterium. *Limnol. and Oceanogr.*, 9, 103-106.
- POCHON (J.), TARDIEUX (P.), 1962. — Techniques d'analyse en Microbiologie du sol. Ed. La Tourelle, St-Mandé, 111 p.
- SCHMIDT-LORENZ (W.), 1967. — A review paper on the behaviour of microorganisms at low temperature. *Bull. Inst. internation. Froid*, 47, 390-412 et 1 313-1 342.
- SIEBURTH (J.McN.), 1965. — Microbiology of Antarctica. *Monogr. Biol.* 15, 267-295.
- SIEBURTH (J.McN.), 1967. — Seasonal selection of estuarine bacteria by water temperature. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1, 98-121.
- SINCLAIR (N.A.), STOKES (J.L.), 1965. — Obligately psychrophilic yeasts from the polar regions. *Canad. J. Microbiol.*, 11, 259-269.
- STOKES (J.L.), 1963. — General biology and nomenclature of psychrophilic microorganisms. In *Recent Progress in Microbiology*, VIII, International Congress for Microbiology, edited by N.E. Gibbons, Univ. Toronto Press, Toronto, 193-200.
- STOKES (J.L.), REDMOND (M.L.), 1966. — Quantitative ecology of psychrophilic microorganisms. *Appl. Microbiol.*, 14, 74-78.
- STRAKA (R.P.), STOKES (J.L.), 1960. — Psychrophilic bacteria from Antarctica. *J. Bact.*, 80, 622-625.
- THEAKSTONE (W.H.), 1965. — Recent changes in the glaciers of Svartisen. *J. Glac.*, 5, 411-431.