

Effets de l'assèchement des bassins ostréicoles sur le cycle biogéochimique de nutriments azotés : ammonification préférentielle

Ammonification
Assèchement
Argile
Bassin ostréicole
Sédiment

Ammonification
Drying
Clay
Oyster pond
Sediment

Dominique GOULEAU, Michelle FEUILLET-GIRARD, James GERMANEAU et Serge ROBERT

CNRS-IFREMER, Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L'Houmeau, B.P. 5, 17137 L'Houmeau, France.

Reçu le 26/04/95, révisé le 01/12/95, accepté le 05/12/95.

RÉSUMÉ

A l'inverse des zones humides qui exportent une grande partie de la matière organique produite vers les océans ou de nutriments azotés vers l'atmosphère par dénitrification, les bassins aquacoles, et en particulier les bassins d'élevage d'huîtres, constituent de véritables accumulateurs de matière organique. Pour éviter les phénomènes de dystrophie consécutifs aux accumulations de matière organique, il est effectué un assèchement temporaire de ces bassins dont les conséquences physiques sont bien connues, mais dont les actions biogéochimiques sont mal comprises jusqu'à présent. A partir d'un assèchement d'un bassin ostréicole, nous avons décrit les modifications engendrées dans le cycle de l'azote: processus de minéralisation au sein des cinq premiers centimètres de sédiment, variations des concentrations des éléments nutritifs dans les eaux interstitielles, et flux à travers l'interface eau/sédiment. Avant assèchement, l'ammonium est la forme prédominante de l'azote dans la colonne d'eau et dans les eaux interstitielles des cinq premiers centimètres de sédiment ; les concentrations en NH_4^+ dissous augmentent en fonction de la profondeur, alors que NH_4^+ adsorbé sur les sédiments diminue. A la fin de l'assèchement, lorsque les premières précipitations du sel apparaissent à l'interface air/sédiment, les sédiments restent réduits, malgré une légère oxydation superficielle autour des blocs de dessiccation, environ 1 mm, ne permettant une nitrification importante. Il s'ensuit une prédominance du processus d'ammonification au sein du sédiment. Les teneurs en NH_4^+ dissous des eaux interstitielles de l'interface sont 45 fois plus élevées qu'au début de l'assèchement, alors qu'elles demeurent constantes à 5 cm sous l'interface ; l'ammonium adsorbé n'augmente pas en conséquence ; bien au contraire, il tend à diminuer à l'interface. Les fortes augmentations de l'ammonium dissous suivent rigoureusement les augmentations de la salinité des eaux interstitielles. La non-adsorption de NH_4^+ sur les sédiments et la défixation simultanée de NH_4^+ à partir des minéraux argileux de type illitique sont dues à la présence de plus en plus importante des ions K^+ , suite aux sursalinités provoquées par l'assèchement. La submersion effectuée lors des premiers jours après le début de la précipitation du sel a pour conséquences : (1) installation de flux d'ammonium maximum, flux qui se maintiennent longtemps après la submersion ; (2) restauration d'un milieu réducteur prévenant une perte d'azote pour le milieu par le couple nitrification-dénitrification ; (3) effacement des sursalinités des eaux interstitielles supprimant l'action des ions K^+ sur les minéraux argileux et permettant la réadsorption et la fixation de NH_4^+ sur le sédiment, un stockage momentané en équilibre avec les formes dissoutes.

L'assèchement temporaire des bassins ostréicoles permettrait donc d'améliorer la production d'ammonium dans les sédiments, indépendamment de la régénération benthique, spontanée, bactérienne, qui est contrôlée par la température.

ABSTRACT

Effects of drying-out on the biogeochemical cycle of nitrogenous nutrients in oyster ponds: preferential ammonification.

Oyster ponds behave as organic matter accumulators, unlike wetlands which export a large part of their natural productivity towards the ocean as well as inorganic nitrogen towards the atmosphere through denitrification. Thus, to prevent eutrophication temporary drying-out is necessary, the physical effects of which are well known but whose biogeochemical processes are still poorly documented. The aim of the present study was to perform a drying-out operation in an oyster pond, and to describe the modifications which occurred within the nitrogen cycle: *i.e.* mineralization processes within the top 5 cm of the sediment; changes in nutrient pore-water concentrations; and fluxes through the water/sediment interface. Prior to the operation, ammonia was the major nitrogen form in the water column and in pore waters (top 5 cm); concentrations of free NH_4^+ increased as a function of depth, whereas exchangeable NH_4^+ decreased. At the end of drying-out, when salt precipitation first occurred at the water/sediment interface, the sediment remained reduced despite a slight oxidation around dessication cracks, thus preventing nitrification. In consequence, ammonification was the prevailing process within the sediment. At the surface of the sediment, concentrations of free NH_4^+ in pore waters were 45 times as high as at the beginning of the drying-out, whereas they remained constant at 5 cm depth; exchangeable NH_4^+ did not increase accordingly, but tended, rather, to decrease. Strong increases of free ammonia were correlated to those of pore-water salinity. The non-adsorption of NH_4^+ on sediment and the concomitant defixing of NH_4^+ from illitic clays were due to increasing quantities of K^+ , as a consequence of the high salinities induced by drying. The flooding carried out a few days after the occurrence of salt precipitation had the following effects: (i) maximum ammonia fluxes through the water/sediment interface which persisted for a long time after flooding; (ii) restoration of reduced conditions which prevented nitrogen loss due to the coupling of nitrification and denitrification; (iii) disappearance of high salinities in pore waters, thus eliminating the effect of K^+ on clays, and allowing NH_4^+ fixing and adsorption on sediments. In conclusion, drying-out might help physically to control ammonia production, independently of the biological production (bacterial mineralization) which is controlled by temperature.

Oceanologica Acta, 1996, 19, 2, 101-115.

INTRODUCTION

Les zones humides estuariennes ou marines sont les lieux où la productivité naturelle est la plus élevée (Walker et Mossa, 1982). Une grande partie de cette matière organique est exportée sous forme particulaire vers l'océan par le jeu des marées (Teal et Valiela, 1978 ; Valiela et Teal, 1979). L'autre partie, sédimentée sur le lieu de la production, devient le siège d'une intense activité microbienne (Martens, 1982) qui aboutit à une minéralisation par production de sels nutritifs dissous dans les eaux interstitielles. L'ammonification, premier terme de la minéralisation, s'effectue dans les sédiments oxydés ou réduits (Rysgaard *et al.*, 1993) ; les ions ammonium restent sous forme dissoute dans les eaux interstitielles, ou s'adsorbent sur les sédiments (Rosenfeld, 1979 ; Mackin et Aller, 1984 ; Blackburn, 1986 ; Simon et Kennedy, 1987 ; Simon, 1989 ; Laima, 1992). Le second terme de la minéralisation, la nitrification, n'a lieu que dans des sédiments oxydés, c'est-à-dire dans les premiers centimètres sous l'interface eau/sédiment pour des sédiments riches en matière organique (Vanderborgh et

Billen, 1975 ; Andersen *et al.*, 1984 ; Jørgensen et Sørensen, 1988). Dans les sédiments réduits, la dénitrification succède immédiatement à la nitrification et peut atteindre 40 % de la nitrification (Seitzinger, 1988), causant une perte d'azote pour l'écosystème (Nixon, 1981). Il peut en résulter une limitation de la production primaire aussi bien macrophytique que microphytique par déficit d'azote (Ryther et Dunstan, 1971).

Les bassins aquacoles, installés dans ces zones humides, sont à la fois des pièges à sédiment par décantation des masses d'eau nécessaires à leur exploitation, et des accumulateurs de matière organique par le développement biologique intense qui y règne. La minéralisation par les bactéries hétérotrophes d'une fraction de cette matière organique conduit à un abaissement de la teneur en oxygène de l'interface eau/sédiment et de la colonne d'eau. Ceci peut aboutir à une désoxygénation des bassins, particulièrement la nuit en été à cause des températures élevées et de la présence de fortes biomasses microalgales, benthique et planctonique. Les sédiments deviennent alors réduits et produisent de grandes quantités d'ammonium (libre et adsorbé) et de phosphates, ce qui se traduit par des

caractéristiques hypereutrophes, dommageables pour les élevages.

Afin d'éviter ces extrêmes, les ostréiculteurs assèchent les bassins pendant plusieurs mois pour réoxygéner l'interface eau/sédiment des bassins d'élevage et d'affinage des huîtres. Cet assèchement (Ranson, 1951) revêt deux avantages principaux: 1) creusement naturel des bassins par tassement et durcissement des fonds vaseux, 2) destruction des macrophytes et des compétiteurs - macroalgues, crustacés, (Grelon, 1978).

Hormis ces effets très visuels, les mécanismes physiques, biologiques et géochimiques intervenant à l'interface air/sédiment lors de la période d'assèchement, puis à l'interface eau/sédiment après la remise en eau, sont mal connus dans ce type de bassins ostréicoles.

On sait néanmoins, grâce aux travaux effectués dans les domaines agronomique et pédologique, que les séquences successives assèchement-humectation, menées aussi bien en laboratoire que *in situ*, stimulent la minéralisation du carbone (par un accroissement du dégagement de CO₂) et de l'azote (Birch, 1960-1964 ; Agarwal *et al.*, 1971 ; Sørensen, 1974). Le rapprochement ou tassement des particules au cours de l'assèchement joue un grand rôle dans la stimulation de cette activité minéralisatrice (Birch, 1960, 1964 ; Groffman et Tiedje, 1988). Des résultats similaires ont été obtenus pour des sédiments provenant de la zone intertidale (Rigomier *et al.*, 1971 ; Bachelier, 1968) et de prés-salés (Gehu et Ghestem, 1965 ; Ghestem, 1966). Dans le cas du cycle complet assèchement-humectation-submersion, en rizière (Hasebe *et al.*, 1987) ou en bassin à poissons d'eau douce (Diab et Shilo, 1986), il se produit une nitrification suivie d'une dénitrification dans le sédiment en voie d'assèchement ; ces processus apparaissent dans les micro-environnements des sédiments desséchés. De plus, la dénitrification dans les sols après submersion est d'autant plus élevée que le degré d'assèchement a été important (Hasebe *et al.*, 1987 ; Groffman et Tiedje, 1988).

L'objectif de la présente étude est donc d'étudier la dynamique des éléments nutritifs azotés à l'interface eau/sédiment au cours d'un cycle complet assèchement-humectation-submersion dans des bassins ostréicoles, en s'attachant plus particulièrement à comprendre les aspects suivants: (1) les variations de l'état physique du sédiment agissent-elles sur la minéralisation de la matière organique, sur les échanges et les processus biogéochimiques intervenant à l'interface eau/sédiment ? (2) comment le métabolisme de l'azote va-t-il évoluer dans les sédiments au cours du changement des conditions d'oxydo-réduction à l'interface et dans les premiers centimètres de sédiment ? (3) quelle sera, lors de la remise en eau, la nature des échanges de nutriments entre le sédiment et la colonne d'eau ? (4) comment évoluera la biomasse microalgale dans la colonne d'eau et à l'interface eau/sédiment ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localisation du site d'études et chronologie des opérations

Les observations et les expériences ont été conduites dans le bassin expérimental du CREMA de L'Hourneau, dont le

bilan azoté a été largement étudié (Sornin *et al.*, 1990). Le bassin a une superficie de 1500 m², pour une profondeur moyenne de 0,4 m. Il a été réalisé un assèchement de 78 jours (du 9 avril au 25 juin 1990). Après la submersion, les observations sur la colonne d'eau et sur le sédiment se sont poursuivies jusqu'au 12 novembre 1990.

Texture des sédiments

Le bassin est creusé dans le bri, sédiment de colmatage argilo-sableux déposé lors de la transgression flandrienne le long du littoral atlantique français (Verger, 1968). Sur ce bri reposent 15 cm de sédiments très fins (95 à 99 % de particules inférieures à 63 µm (médiane = 10 µm) dont 50 % sont des minéraux argileux, taille inférieure à 5 µm), portant de nombreuses traces de bioturbation, telles que les terriers qui constitueront les amorces des fentes de dessiccation et les chemins préférentiels des écoulements d'eau. La teneur en carbonates varie de 14 % pour la vase superficielle à 17 % dans le bri, et dépasse 25 % dans les horizons coquilliers. Dans les cinq premiers centimètres de sédiment, les teneurs en carbone organique particulaire sont comprises entre 1,68 et 1,39 % du poids de sédiment sec, et entre 0,27 et 0,21 % pour l'azote organique particulaire (tab. 1).

Tableau 1

Variations des teneurs en COP et NOP (% du poids sec de sédiment) entre l'interface et 5 cm sous l'interface, et % de diminution (COP et NOP) ou d'augmentation (C/N) calculés par rapport aux teneurs de l'interface.

Changes in POC and PON content (% of dry weight sediment) between the interface and 5 cm. Decrease of POC and PON, and increase of the C/N ratio, expressed as a percentage of the interface values.

Niveaux	COP	%	NOP	%	C/N	%
0-0,5cm	1,68 ± 0,05	-17,3	0,27 ± 0,008	-21,4	6,24 ± 0,07	+5,3
4-5cm	1,39 ± 0,02		0,21 ± 0,002		6,58 ± 0,1	

Colonne d'eau

A la remise en eau, la lame d'eau de quelques millimètres d'épaisseur est prélevée à l'aide d'une seringue de 300 ml, type seringue drogueuse à usage vétérinaire ; l'eau est filtrée immédiatement sur filtre Whatman GF/C.

Les mesures *in situ* de température et d'oxygène dissous de la colonne d'eau sont effectuées deux à trois fois par semaine au centre de chacun des quatre côtés du bassin, à l'aide d'un oxymètre YSI 58. Au même instant, un litre d'eau est prélevé à 5-10 cm sous la surface pour détermination des pigments chlorophylliens par fluorimétrie (Holm-Hansen *et al.*, 1965), et des sels nutritifs azotés.

Tous les nutriments de la colonne d'eau, des eaux interstitielles, des flux et des processus sont dosés selon les techniques de Strickland et Parsons (1972), légèrement adaptées pour l'autoanalyseur Skalar.

Sédiment

Pendant la période d'assèchement, lors de chaque série d'observation, trois carottes de 15 cm de diamètre sont prélevées au centre des polygones de dessiccation. Le découpage des cinq premiers centimètres en six tronçons : 0-0,5 cm - 0,5-1 cm - 1-2 cm - 2-3 cm - 3-4 cm - 4-5 cm permet de mesurer les profils de la teneur en eau, exprimée par rapport au poids de sédiment sec (séchage à 60 °C jusqu'à poids constant), du pH, du potentiel d'oxydo-réduction (pHmètre Knick Portamess 651-2), du COP et NOP (CHN, Carlo Erba 1500). Après extraction des eaux interstitielles de chaque tronçon par centrifugation à 3500 tours/minutes pendant 20 minutes, pour dosages de la salinité et des nutriments azotés, une fraction des culots de centrifugation est remise en suspension dans du KCl N, à raison de 1 ml de solution de KCl par gramme de sédiment, puis agitée pendant 30 minutes avant d'être centrifugée à nouveau pour mesurer l'ammonium adsorbé sur le sédiment (selon la technique de Mackin et Aller, 1984).

Pendant la phase de submersion, trois carottes sont prélevées à proximité des chambres benthiques et sont regroupées en un seul échantillon pour chaque niveau.

Flux

Pendant la phase d'assèchement, les flux potentiels des sels nutritifs ont été mesurés afin de déterminer l'instant le plus favorable de la remise en eau pour bénéficier des flux maximaux. Il a été mesuré des potentialités de flux à travers l'interface eau/sédiment, dont le degré d'humidité diminuait de plus en plus alors que l'assèchement se prolongeait, par une réhumidification temporaire de l'interface air/sédiment. On a utilisé trente mini-incubateurs ; chacun est constitué d'un cylindre en PVC de 10 cm de longueur, une extrémité est fermée hermétiquement par une plaque soudée sur laquelle est ménagé un orifice clos par un bouchon pour permettre la mise en place et le retrait de l'eau d'incubation à l'aide d'une seringue de 300 ml, l'autre est enfoncée de 3 cm dans le sédiment. Ils contiennent 265 ml d'eau et couvrent une surface de sédiment de 36,30 cm² (Gouleau *et al.*, 1994). Les trente mini-incubateurs sont placés à l'interface air/sédiment, et par groupe de cinq sont laissés en contact avec le sédiment pendant 1 heure, 2 h, 3 h 30, 5 h, 6 h et 7 heures. L'eau contenue dans les mini-incubateurs n'est pas agitée pendant la durée des incubations ; on a suivi le protocole d'incubation de Callender et Hammond (1982) qui ne trouvent pas de différences systématiques entre les incubateurs agités et non agités.

Après la submersion, la mesure des flux est basée sur les changements au cours du temps de la concentration en éléments dissous dans les eaux incubées à la lumière ou à l'obscurité (Van Es, 1977 ; Boynton *et al.*, 1981 ; Hall, 1984 ; Grenz *et al.*, 1991) en présence ou non de l'interface eau/sédiment. (1) les eaux incubées sans sédiment sont contenues dans deux cubitainers opaques et transparents de polyéthylène souple de 33 litres et (2) les eaux incubées avec sédiment sont contenues dans deux chambres

benthiques cylindriques, transparentes et opaques, (Gouleau *et al.*, 1986). Les incubations sont effectuées durant un cycle de 24 heures, débutant une heure après le lever du soleil ; le pas d'échantillonnage est d'une heure et demie pendant le jour, et de trois heures la nuit.

L'oxygène dissous est mesuré par la méthode de Winkler. Pour les nutriments, les eaux sont immédiatement filtrées sur Whatman GF/C, et congelées.

Les flux sont déterminés à partir des pentes des droites de régression montrant les variations de concentration des nutriments en fonction du temps, lorsque ces pentes sont significativement différentes de zéro. Les flux mesurés dans les chambres benthiques sont corrigés de ceux mesurés dans les cubitainers, lorsque cela s'avérait nécessaire.

Les flux diffusifs sont calculés à partir des gradients de concentration mesurés entre interface et colonne d'eau, selon le protocole de Callender et Hammond (1982), modifié par Simon (1988).

Étude des processus de minéralisation

Les taux d'ammonification et de nitrification potentiels sont mesurés par incubations de sédiments frais prélevés par carottage. Le découpage en six tronçons est analogue à la technique utilisée pour les eaux interstitielles.

Ammonification potentielle

Les échantillons sont incubés à 22 °C. L'augmentation de la concentration en ammonium de l'eau interstitielle est suivi au cours du temps: 0, 4, 12, 24 heures. Une nitrification éventuelle est inhibée par ajout de N-Serve, à raison de 5 mg.l⁻¹. (Billen, 1978 ; Aller et Yingst, 1980 ; Rosenfeld, 1981).

Nitrification potentielle

Deux échantillons, d'environ 4 g de sédiment humide, sont incubés dans 80 ml d'eau de mer filtrée enrichie avec NH₄Cl (0,5 mmol l⁻¹) et KH₂PO₄ (0,1 mmol l⁻¹), agitée constamment (130 rpm), en milieu aérobie pour empêcher la dénitrification. Des aliquotes de suspensions sont prélevées après 0, 4, 12 et 24 heures d'incubation, et le taux de nitrification potentielle est la moyenne des valeurs mesurées pour chaque intervalle de temps. Selon Hansen (1980) cette méthode donne une estimation de l'activité potentielle des bactéries nitrifiantes dans le sédiment lorsque l'oxygène et l'ammonium ne sont pas des facteurs limitants.

Le taux de nitrification réelle

Il a été mesuré selon la méthode de Henriksen (1980) qui utilise le N-Serve, inhibiteur spécifique du processus de la nitrification. Douze carottiers en plexiglas de 2,6 cm de diamètre et de 20 cm de longueur ont été utilisés pour chaque mesure. Toutes les carottes sont incubées pendant 3 à 4 jours, à l'obscurité et à la température ambiante (20 °C) ; l'aération de l'eau surnageante est assurée par bullage. Le taux de

nitrification réelle, exprimé en $\text{nmole m}^{-2} \text{h}^{-1}$, est calculé à partir de la différence entre les teneurs en NH_4^+ (eau + sédiment) des carottes traitées et des carottes « témoin » non traitées au N-Serve. Cette méthode, utilisant un sédiment non perturbé, se rapproche plus des phénomènes se produisant réellement dans le sédiment naturel (production de nitrite + nitrate à partir de l'ammonium dissous) que ne le fait la technique de remise en suspension utilisée pour mesurer la nitrification potentielle, indice de l'activité bactérienne nitrifiante globale.

Ces deux mesures permettent d'estimer la profondeur de pénétration de l'oxygène dans les sédiments (Kemp *et al.*, 1990), en voie d'assèchement.

Le taux de dénitrification calculé

La mesure du taux de dénitrification réelle par la méthode de blocage à l'acétylène sous-estime les résultats selon Koike et Sørensen (1988), Christensen *et al.* (1989) et Kemp *et al.* (1990). Aussi, dans ce travail, estimera-t-on la dénitrification comme la somme algébrique du taux mesuré de nitrification réelle selon la technique de Henriksen (1980), et du flux de nitrate mesuré *in situ* à l'interface eau/sédiment. Ce flux peut être positif ou négatif selon que le sédiment libère ou consomme du nitrate.

RÉSULTATS

Teneur en eau

Premier paramètre évolutif d'un assèchement, la diminution de la teneur en eau observée dans les premiers centimètres de sédiment (fig. 1) permet de définir deux étapes essentielles de la période d'assèchement:

- l'ouverture des fentes de dessiccation, lorsque le gradient des teneurs en eau devient très faible sur les cinq premiers centimètres, de 175 à 145 % d'eau, contre à 300-155 % au début de l'assèchement ;
- les premières précipitations diurnes du sel (apparition d'efflorescences blanches de chlorure de sodium) à l'interface air/sédiment, lorsque le gradient des teneurs en eau devient nul sur 5 cm, 115 %, puis s'inverse (la teneur en eau devient plus faible à l'interface qu'en profondeur).

pH et Eh des sédiments

Le pH (fig. 2 a) devient légèrement acide lors de l'apparition des efflorescences de chlorure de sodium à l'interface eau/sédiment. Malgré une aération de l'interface sédimentaire, le potentiel d'oxydoréduction, d'une valeur supérieure à + 200 mV en surface (fig. 2 b), diminue pendant

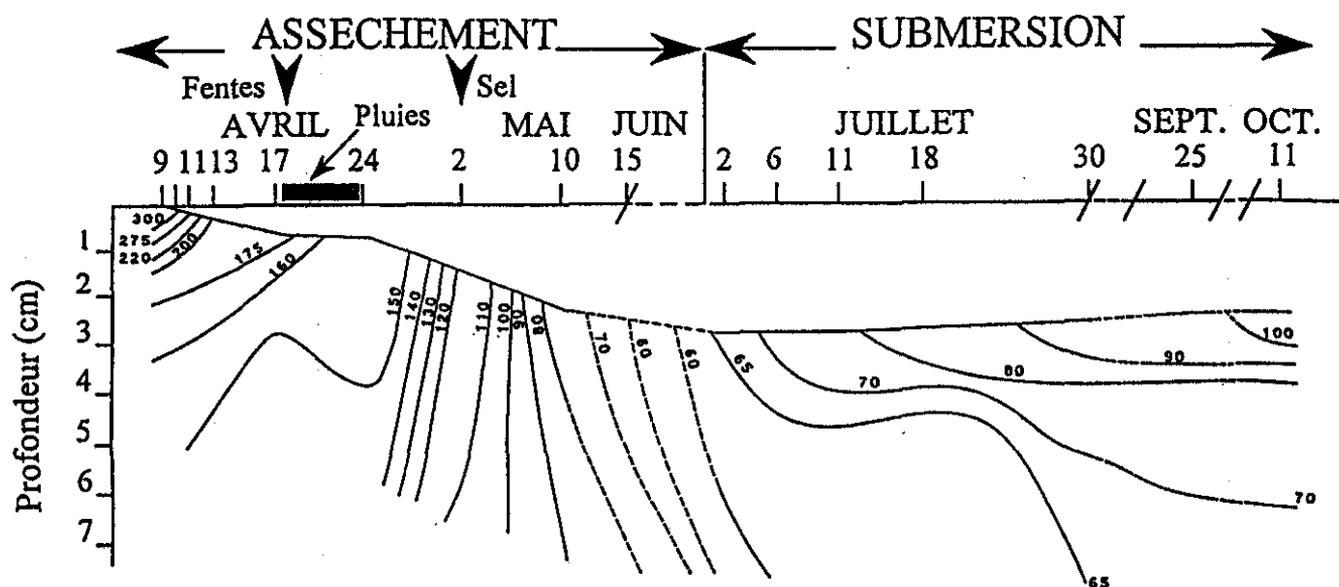


Figure 1

Variations de la teneur en eau dans les 5 premiers cm de sédiment, pendant les deux périodes assèchement et submersion. La teneur en eau est exprimée par rapport au poids sec de sédiment. La ligne brisée représente le tassement (atteignant 2,6 cm à la fin de la période d'assèchement) ou le gonflement des sédiments. Le tassement, ou le gonflement, est calculé à partir de la teneur en eau, de la densité humide et de la densité sèche, pour les niveaux 0-0,5 cm - 0,5-1 cm - 1-2 cm - 2-3 cm - 3-4 cm - 4-5 cm, lors de chaque observation.

Water content (as a percentage of the sediment dry weight) isopleths within the first 5 cm of sediment, during drying and rewetting periods. The broken line represents sediment shrinkage (reaching 2.6 cm at the end of the drying period), or swelling (rewetting period). Sediment shrinkage or swelling are calculated from water content, wet specific weight and dry specific weight at the 0-0.5 cm - 0.5-1 cm - 1-2 cm - 2-3 cm - 3-4 cm - 4-5 cm levels during every survey.

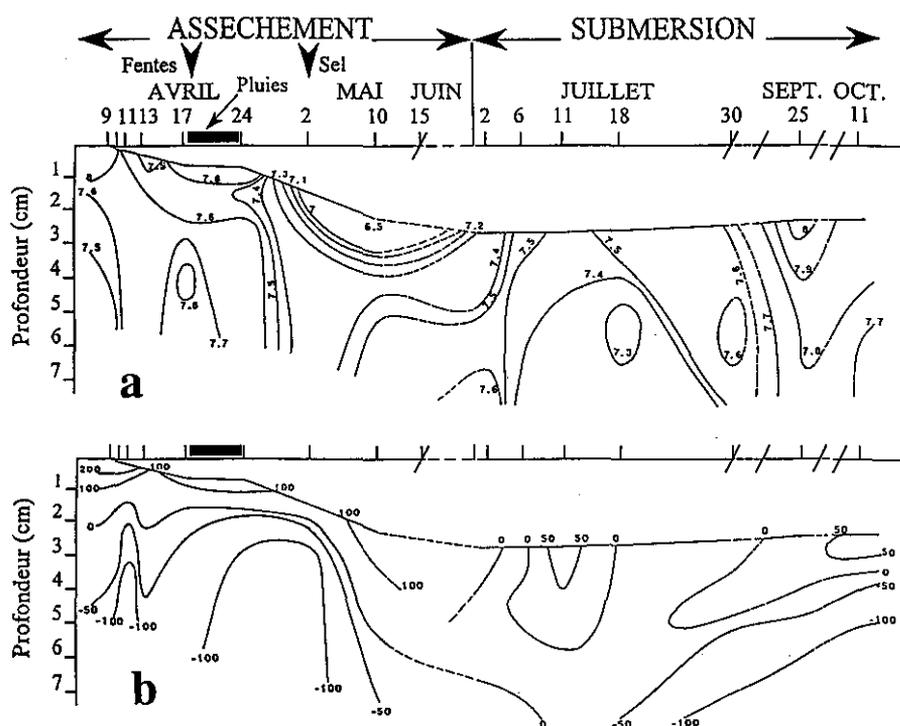


Figure 2

Variations du pH (a) et du potentiel d'oxydo-réduction (b) dans les 5 premiers centimètres de sédiment, pendant les deux périodes assèchement et submersion.

pH (a) and oxido-reduction potential (b) isopleths within the first 5 cm of the sediment, during drying and rewetting periods.

l'assèchement et reste bas tout au long de la période de submersion, très au-dessous de sa valeur de départ, particulièrement dans le premier centimètre de sédiment.

Matière organique des sédiments

Au début de l'assèchement, les teneurs en Carbone Organique Particulaire (COP) et en Azote Organique Particulaire (NOP) des cinq premiers centimètres de sédiment décroissent en fonction de la profondeur, alors que le rapport C/N augmente légèrement. Ce schéma demeure constant tout au long des observations, mais présente de légères fluctuations positives ou négatives par rapport aux concentrations initiales pendant les deux phases assèchement et submersion. Ces fluctuations traduisent plus l'hétérogénéité des teneurs en matière organique des sédiments que de réelles évolutions dues aux divers traitements qu'ils subissent. Globalement, la diminution des teneurs en COP est de 17,3 % entre interface et 5 cm de profondeur, celle du NOP de 21,4 % (tab. 1) ; le rapport C/N, au contraire, augmente de 5,3 % indiquant une perte d'azote plus importante que celle du carbone.

Sels nutritifs azotés de la colonne d'eau

Avant assèchement, les eaux du bassin ont des concentrations en nutriments azotés faibles: de 1,61 µM, toutes formes comprises (tab. 2), les formes nitrate et ammonium étant en concentration sensiblement équivalentes.

Réhumectation

A la remise en eau, l'eau de mer pénétrant dans le bassin asséché selon une lame d'eau de quelques millimètres d'épaisseur s'enrichit immédiatement en azote minéral dissous, 5,5 µM pour NO₂⁻, à plus de 47 µM (tab. 2) pour

NH₄⁺, forme largement prédominante sur les formes NO₂⁻ et NO₃⁻

Submersion

Après la réhumectation, les teneurs en nutriments de la colonne d'eau diminuent par simple dilution, de 68 à 9 µM, puis se maintiennent pendant trois jours autour de 20 µM, jusqu'à ce que débute un premier bloom phytoplanktonique (Chlorophylle a : 11,8 µg.l⁻¹, tab. 2). A partir de cet instant, les concentrations en nutriments redeviennent alors semblables à celles mesurées avant l'assèchement.

Tableau 2

Concentrations en nutriments azotés de la colonne d'eau exprimées en µM, au début de chaque série de mesures des flux et en chlorophylle a, en µg l⁻¹.

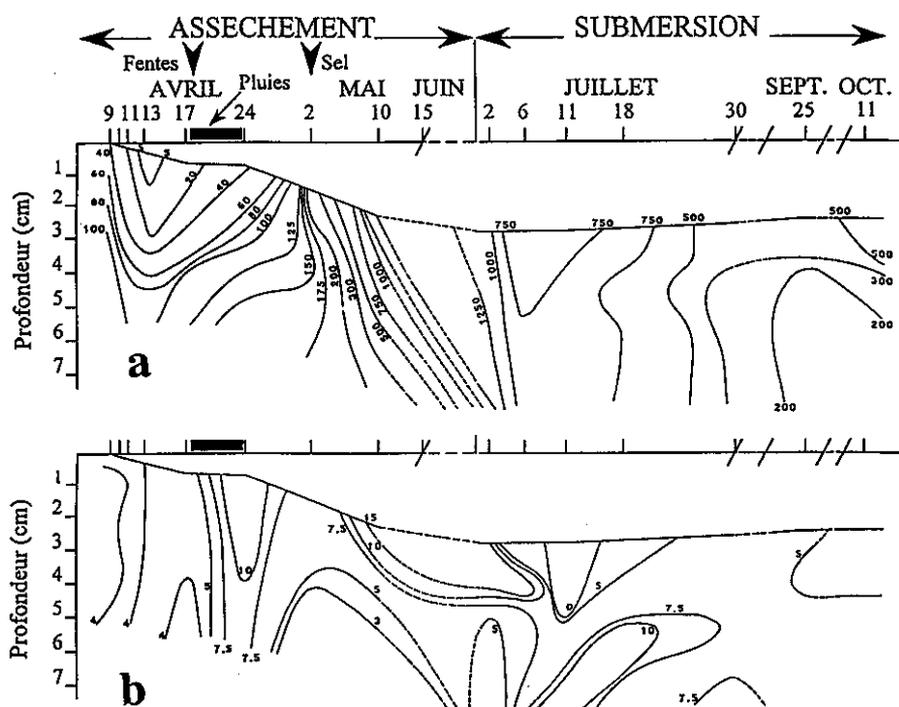
Concentrations of nitrogenous nutrients and chlorophyll a in the water column (µM) at the beginning of every flux measurement.

Date	Jours	Période	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Total	Chl a
27.03	0	Point Zéro	0,45	0,04	0,10	0,59	2,24
9.04	0	Assèchement	0,71	0,15	0,75	1,61	1,78
25.06	0	Lame d'eau	47,50	5,50	15,50	68,00	1,60
26.06	1	Submersion	1,27	0,83	6,90	9,00	1,56
28.06	3	«	14,71	1,27	4,63	20,01	8,18
2.07	7	«	0,07	0	0,50	0,57	11,80
6.07	11	«	0,10	0,01	0,35	0,46	6,06
11.07	16	«	0	0	0,78	0,78	2,62
18.07	23	«	0,75	0,06	0,66	1,47	5,96
30.07	35	«	0,11	0,12	0,75	0,98	10,33
20.08	56	«	0,58	0,12	0,88	1,58	35,41
5.09	92	«	0	0	1,96	1,96	50,53
11.10	108	«	0	0	0	0	16,46

Figure 3

Variations des concentrations des nutriments azotés dissous dans les eaux interstitielles de 5 premiers centimètres de sédiment, exprimées en μM , pendant les deux périodes assèchement et submersion, (a) NH_4^+ ; (b) NO_3^- .

Dissolved nitrogenous nutrient concentration isopleths within the first 5 cm of the sediment, during drying and rewetting periods: (a) NH_4^+ ; (b) NO_3^- . Broken line, see Figure 1.



Sels nutritifs azotés des eaux interstitielles ou adsorbés dans le sédiment

L'ammonium est la forme la plus abondante de l'azote minéral dissous dans les eaux interstitielles, alors que les nitrite + nitrate restent en très faibles concentrations. La figure 3 montre l'évolution de ces deux formes au cours des deux phases assèchement et submersion. Pour l'ammonium, trois faits se dégagent (fig. 3 a) : (1) au début des observations, les teneurs en ammonium augmentent en fonction de la profondeur ; (2) lorsque le chlorure de Na précipite à l'interface air/sédiment, le gradient de concentration s'inverse par suite de très fortes augmentations dans les horizons superficiels ; (3) enfin, après la submersion, les concentrations restent de dix à deux fois plus élevées qu'au début de l'expérience. Pour les nitrite + nitrate (fig. 3 b), en très faibles concentrations, il y a rarement stratification, excepté en fin d'assèchement et au début de la submersion où les horizons supérieurs s'enrichissent en nitrate ou au contraire disparaissent totalement (11 juillet).

L'ammonium adsorbé sur les sédiments, selon la définition de Rosenfeld (1979), montre, comme pour l'ammonium

dissous, une distribution stratifiée aussi bien pendant la période d'assèchement que pendant la submersion (fig. 4). Cependant, lors de la remise en eau, les concentrations subissent une très forte augmentation dans toute la colonne sédimentaire d'un facteur 10 au moins, qui tend à masquer légèrement la stratification.

Flux à l'interface air:eau/sédiment

Au début de l'assèchement, les flux mesurés *in situ* des trois formes de l'azote sont extrêmement faibles (tab. 3). C'est un mois après le début de l'assèchement, lors de la précipitation du sel à l'interface air/sédiment, que les flux d'ammonium commencent à augmenter, atteignant $267 \mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$, à la fin des observations d'assèchement. Après la submersion, les nitrite + nitrate de la colonne d'eau sont consommés par l'interface eau/sédiment induisant des flux négatifs ; par contre, les flux positifs d'ammonium restent élevés pendant plus d'un mois, et diminuent progressivement pour disparaître totalement à l'automne.

Figure 4

Variations des teneurs en NH_4^+ adsorbé dans les 5 premiers centimètres de sédiment exprimés en nmol.g^{-1} sédiment sec, pendant les deux périodes assèchement et submersion.

Adsorbed NH_4^+ concentration isopleths within the first 5 cm of the sediment, during drying and rewetting periods. Broken line, see Figure 1.

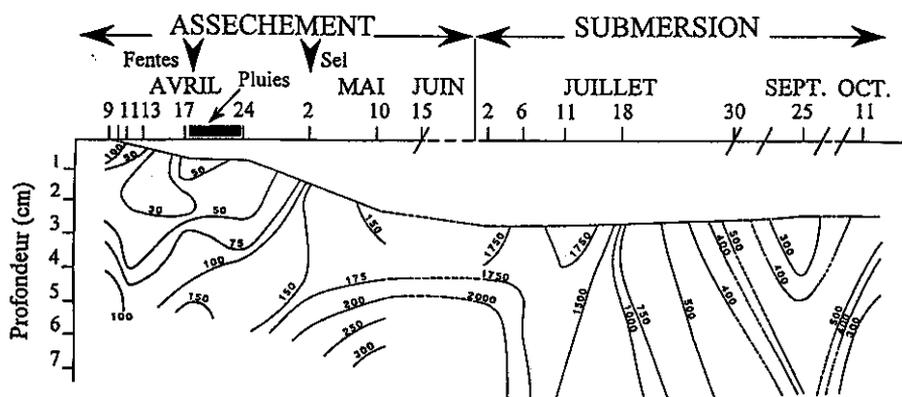


Tableau 3

Flux des nutriments ($\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$). En numérateur : flux diffusifs calculés à partir du gradient de concentration entre interface (premier cm) et colonne d'eau. En dénominateur : flux mesurés dans les chambres benthiques (flux potentiels au cours de l'assèchement, flux réels au cours de la submersion).

Nutrient fluxes ($\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$). In numerator: diffusive fluxes calculated from porewater nutrient gradients (first 1 cm) and water column. In denominator: measured fluxes in benthic chambers; potential fluxes during drying period, and actual fluxes during flooding period.

Flux potentiels, période assèchement				Flux réels mesurés, période submersion			
Date	NO_2^-	NO_3^-	NH_4^+	Date	NO_2^-	NO_3^-	NH_4^+
27.03	-0,04 / 0	1,87 / 24,70	23,67 / 1,75	26.06	nd / - 8	nd / - 31,30	nd / 200
10.04	-0,03 / 0	2,04 / -0,87	15,57 / 5,56	28.06	nd / - 8	nd / - 44,30	nd / 832
11.04	0,08 / 0	2,24 / 0,79	15,34 / 7,66	02.07	8,72 / - 6	- 0,24 / 0	547 / 227
13.04	-0,04 / 0	3,01 / -0,44	0,20 / 7,62	06.07	0,05 / 0	0,35 / 0	291 / 0
17.04	-0,02 / 0	2,76 / -0,17	7,11 / 4,81	11.07	0 / 0	-0,41 / 0	303 / 300
24.04	0,14 / 0	-5,34 / -20,58	22,95 / -1,32	18.07	-0,04 / -9,5	0,95 / 0	532 / 59
02.05	0,35 / 0	4,62 / -1,31	187,2 / 0,52	30.07	0,42 / 0	2,39 / 0	203 / 235
10.05	0,43 / 0	8,91 / -3,06	1039 / 61,26	20.08	nd / 0	nd / 0	nd / 121
6.06	nd / 0	nd / -22,4	nd / 267,0	25.09	0,42 / 0	1,58 / 0	184 / 0
				11.10	0,71 / 0	2,15 / 0	293 / 0

Les flux diffusifs sont parfois beaucoup plus élevés que les flux mesurés *in situ*, révélant la consommation immédiate de l'ammonium par la biomasse microalgale benthique qui masque complètement les flux à l'interface eau/sédiment.

Processus de minéralisation

Au cours de la période d'assèchement, dans les cinq premiers centimètres de sédiment, les taux d'ammonification potentielle (fig. 5 a) et de nitrification potentielle (fig. 5 b) sont fortement accrus lors de la précipitation du sel, respectivement de 30 à 250 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$, et de 20 à 250 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$.

Pendant les deux premiers mois de la submersion, l'ammonification potentielle se maintient à ces fortes

valeurs et la nitrification potentielle diminue rapidement: environ 60 % de l'ammonium potentiellement produit est potentiellement nitrifié. A la fin des observations, l'ammonification potentielle s'amplifiant et la nitrification potentielle diminuant, seulement 20 à 30 % de l'ammonium potentiellement produit est potentiellement nitrifié.

A l'interface air/sédiment, si les processus de nitrification réelle et de dénitrification calculée n'augmentent pas dans les mêmes rapports que les processus potentiels, la succession des deux phases d'assèchement et de submersion modifie de façon significative les processus réels de la nitrification, multipliés par 5, et ceux de la dénitrification calculée, multipliés par 4 (tab. 4). Après la submersion, l'ammonification potentielle reste très élevée jusqu'à la fin des observations, alors que la dénitrification calculée reste

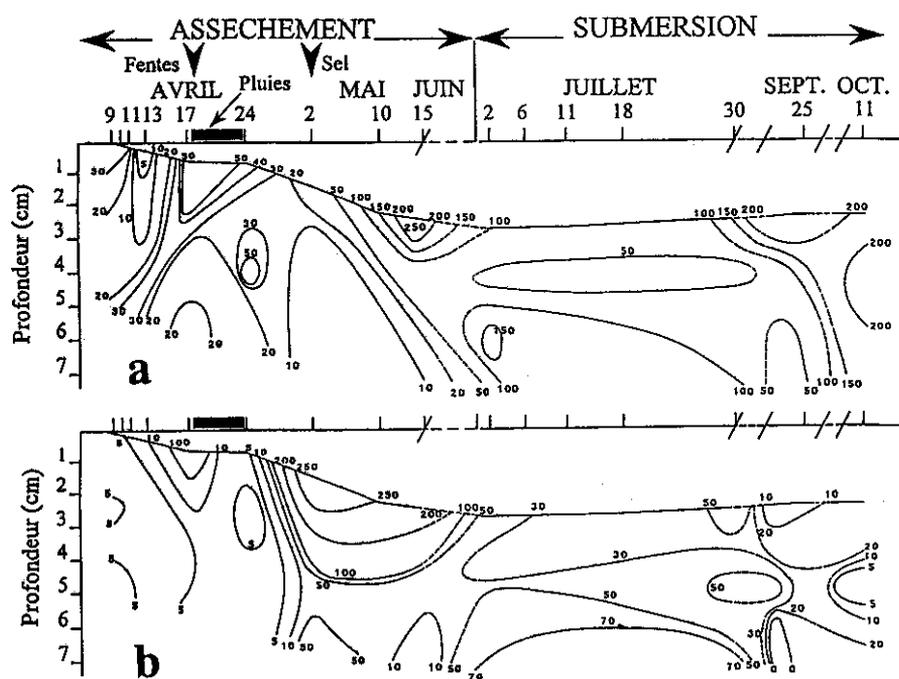


Figure 5

Variations des potentialités d'ammonification (a) et de nitrification (b) dans les 5 premiers centimètres de sédiment, exprimées en $\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$, pendant les deux périodes assèchement et submersion.

Potential ammonification (a) and potential nitrification (b) isopleths within the first 5 cm of the sediment, during drying and rewetting periods. Broken line, see Figure 1.

Tableau 4

 Processus de transformation de l'azote organique à l'interface air/eau/sédiment ($\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$) au cours des périodes assèchement et submersion.

 Transformation processes of organic nitrogen at the air/water/sediment interface ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) during drying and flooding periods.

Date	Evènement	Ammonification potentielle	Nitrification potentielle	Nitrification réelle	Dénitrification calculée
9.04	début assèchement	32,6	4,0	20,9	33,2
18.04	pluies	51,5	170,8	33,4	33,2
2.05	début sel	23,0	290,4	40,5	41,8
15.05	sel	250,0	217,5	111,1	114,2
2.07	submersion	95,0	41,2	26,0	26,0
30.07	submersion	100,0	67,5	28,5	28,6
5.09	submersion	226,7	3,2	8,3	8,3
2.11	submersion	181,9	17,6	21,0	21,0

inférieure à ce qu'elle était avant l'assèchement. Deux comparaisons chiffrées montrent bien ce phénomène : lors du départ de la période d'assèchement, la dénitrification calculée est équivalente à l'ammonification potentielle : 33,2 et 32,6 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$, et à la fin de la stabulation, elles sont respectivement de 21 et de 181,9 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (tab. 4).

DISCUSSION

Mouvements des eaux interstitielles

Au cours de l'assèchement, l'augmentation de la salinité consécutive à l'évaporation n'apparaît que sur le premier centimètre de sédiment lorsque s'ouvrent les premières fentes de dessiccation (fig. 6), la salinité restant constante au-dessous. Par la suite, la perte d'eau de la colonne sédimentaire se fait par évapo-ascension capillaire, puisque les sursalinités restent en surface, et non par percolation, ce qui conduirait à des sursalinités dans les horizons inférieurs. Donc il y a toujours mouvement *per ascensum* (Plaisance et Cailleux, 1958 ; Ali et West, 1983) des eaux interstitielles pendant l'assèchement.

L'assèchement a fait précipiter les sels dissous des eaux interstitielles à l'interface eau/sédiment et sur les parois des fentes de dessiccation. La submersion s'accompagne d'une dissolution de ces sels et donc d'une sursalinité de la colonne d'eau. Il s'y ajoute une seconde sursalinité par suite

du non-renouvellement des eaux du bassin, par évaporation au cours de la submersion. Ces sursalinités se répercutent par diffusion, *per descensum* (Plaisance et Cailleux, 1958 ; Ali et West, 1983) dans les eaux interstitielles de toute l'épaisseur de sédiment observée (fig. 6).

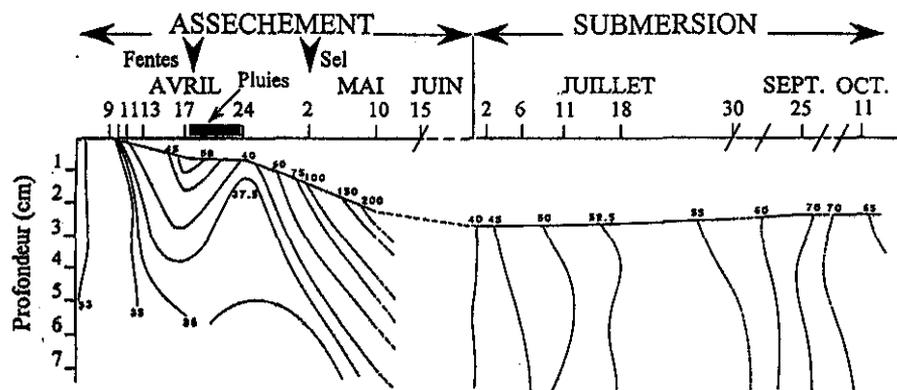
Minéralisation de la matière organique

La minéralisation de la matière organique passe par trois étapes principales: ammonification, nitrification et dénitrification (Billen, 1978). Dans des cycles d'assèchement-humectation expérimentaux effectués en laboratoire pour divers sols agricoles (Agarwal *et al.*, 1971) montrent que l'ammonium est préférentiellement libéré dans des sols à fort rapport C/N (18), alors qu'au contraire les nitrates représentent la majeure partie de l'azote minéralisé pour des sols ayant un faible rapport C/N (8-10). La nature et la composition de la matière organique des sols (Agarwal *et al.*, 1971) ou des sédiments marins (Bordovskiy, 1965) peuvent donc être responsables de la prépondérance de l'une ou l'autre étape de la minéralisation. Cependant, la nitrification ne peut se faire que pour des valeurs élevées du potentiel d'oxydo-réduction qui peut varier rapidement en fonction de la bioturbation à l'interface eau/sédiment, de l'activité bactérienne et de la texture des sédiments. Dans les bassins ostréicoles étudiés ici, creusés dans des sédiments marins dont le rapport C/N est compris entre 6 et

Figure 6

Variations de la salinité, en ‰, des eaux interstitielles des 5 premiers centimètres de sédiment, pendant les deux périodes assèchement et submersion.

Pore-water salinity isopleths within the first 5 cm of the sediment, during drying and rewetting periods. Broken line, see Figure 1.



7 (tab. 1), l'ammonification est le processus principal, car le potentiel d'oxydo-réduction reste faible (fig. 2), limitant les possibilités de nitrification.

Ammonification

Selon Wollast (1980), dans les sédiments marins, l'ammonification relève d'un ensemble de phénomènes complexes qui se succèdent dans le temps:

- l'hydrolyse des particules organiques azotées sous l'action des exoenzymes, fabrication d'acides aminés ;
- puis utilisation de composés organiques azotés de faible poids moléculaire par les bactéries conduisant à la production d'ammonium durant l'oxydation de la matière organique ;
- adsorption et fixation d'ammonium par les sédiments, et en particulier par les minéraux argileux.

Au cours de l'assèchement, ces phénomènes semblent exacerbés à partir de la précipitation du sel à l'interface air/sédiment. L'augmentation mesurée de l'ammonification est sans doute la conséquence directe de la mort des organismes par suite des fortes augmentations de salinité, à l'interface, mais aussi dans les premiers centimètres de sédiment: larves de Chironomes, Lamelli-branches, et surtout les micro-organismes (Van Gestel *et al.*, 1991). Il se produit une minéralisation très rapide de cette matière organique fraîche, stimulée par une nouvelle population microbienne: flores bactériennes résistant aux fortes salinités, bactéries halotolérantes jusqu'à 250 ‰, ou hyperhalophiles au-delà (Cornée, 1982). A la remise en eau, la flore bactérienne va changer, passant d'hyperhalophile à halotolérante, d'où constitution d'une matière organique fraîche (Kieft *et al.*, 1987) qui sera rapidement minéralisée par cette jeune population microbienne (Birch, 1958 ; Soullides et Allison, 1961). A cette action bactérienne s'ajoute la possible désorption de substrats organiques à partir des sédiments, et une augmentation des surfaces d'exposition des surfaces organiques (Birch, 1960). Toutefois, la contribution de chacun de ces facteurs à une augmentation de l'ammonification n'a été que peu abordée dans le domaine marin (Rigomier *et al.*, 1971), et elle n'est pas très bien comprise dans d'autres milieux, comme les sols agricoles par exemple (Cabrera, 1993).

Nitrification

Selon Billen (1975), la nitrification ne peut apparaître au-dessous d'un potentiel d'oxydo-réduction inférieur à + 250 mV. Au cours de l'assèchement, le potentiel d'oxydo-réduction reste très bas, compris entre + 200 et + 100 mV à l'interface air/sédiment, et atteint - 100 mV à 4 cm de profondeur (fig. 2 b). Au moment de l'ouverture des fentes de dessiccation, et lors de la précipitation du sel, on mesure encore + 100 mV à l'interface air/sédiment, ce qui traduit une faible pénétration de l'oxygène. Celle-ci est confirmée par la relation entre la nitrification réelle et la nitrification potentielle (fig. 7) :

$$T \text{ Nitrification Réelle} = 21,16 + 0,99 T \text{ Nitrification Potentielle} ; R^2 = 0,85.$$

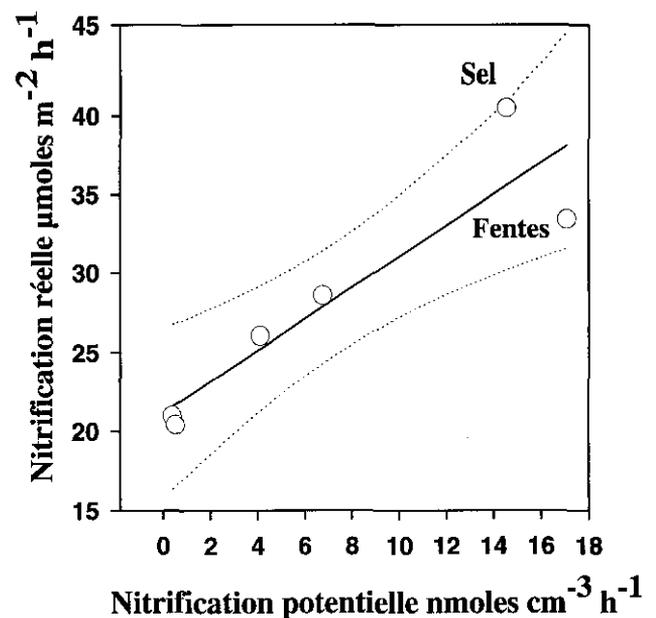


Figure 7

Relation entre la nitrification réelle (inhibition par le N-serve dans des carottes intactes) et la nitrification potentielle (production de NO₃ à partir de mixture enrichie en NH₄Cl et KH₂PO₄ de sédiment superficiel 0-1cm), pendant la période d'assèchement.
Nitrification réelle = 21,16 + 0,99 Nitrification potentielle ; R² = 0,85

Actual nitrification (N-serve inhibition for intact cores) vs potential nitrification (NO₃ production from NH₄Cl and KH₂PO₄ amended slurries of surficial sediments, 0-1 cm) for drying period. Notable events are indicated: cracking, salt precipitation at the air/sediment interface.
Actual nitrification = 21,16 + 0,99 Potential nitrification ; R² = 0,85

La pente de cette relation (0,99) donnerait une estimation grossière de la profondeur de pénétration de l'oxygène en millimètres dans le sédiment selon Kemp *et al.* (1990). Cette estimation de 0,99 mm correspond aux mesures *in situ* de l'épaisseur de la couche oxydée recouvrant l'interface air/sédiment ou entourant les blocs de dessiccation. Elle est intermédiaire entre l'estimation de Kemp *et al.* (1990) faite sur des sédiments toujours immergés et en état d'hypoxie au cours de l'été (0,75 mm), et les mesures faites par microélectrodes sur des sédiments des côtes danoises (1,5 à 5,5 mm) par Henriksen *et al.* (1981). Ainsi, l'assèchement, provoque la constitution d'une enveloppe oxydée autour des blocs de dessiccation où peut se développer la nitrification, sans assurer une profonde pénétration de l'oxygène à l'intérieur des sédiments.

Après la remise en eau, les conditions de la nitrification tendent à disparaître contrairement à ce qui a été décrit dans les sols des rizières où la réhumidification provoque une très forte nitrification (Hasebe *et al.*, 1987), et dans les sédiments des bassins à poissons d'eau douce (Diab et Shilo, 1986). En effet, la demande en oxygène du sédiment, lors des fortes chaleurs, devient très élevée, 60 à 120 mg m⁻² h⁻¹, valeurs tout à fait comparables à celles déterminées par Hofman *et al.* (1991) sur des sédiments intertidaux de l'estuaire de la Meuse. Ces conditions de déficit chronique en oxygène de la colonne d'eau à l'interface eau/sédiment, saturation inférieure à 40 %, contribuent à entretenir un potentiel d'oxydo-réduction très bas et donc limitent la nitrification.

Dénitrification

Dans les sédiments marins, la dénitrification est limitée par la disponibilité des nitrite + nitrate dissous dans les eaux interstitielles (Koike and Sørensen, 1988). Pendant l'assèchement, une relation linéaire hautement significative (fig. 8), lie la dénitrification calculée aux teneurs en $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ des eaux interstitielles ($R^2 = 0,92$). Dans les sédiments de la Baie de Chesapeake, Kemp *et al.* (1990) trouvent une corrélation significative entre les taux de dénitrification et les teneurs en nitrate des eaux interstitielles, ($R^2 = 0,42$), mais de pente 20 fois plus faible. Cette disparité est sans doute due à la différence des taux de dénitrification utilisés pour ces corrélations: taux de dénitrification mesuré par la technique de blocage à l'acétylène pour Kemp *et al.* (1990) qui, pour certains auteurs, sous-estime les résultats (Koike et Sørensen, 1988 ; Christensen *et al.*, 1989) jusqu'à sept fois pour Kemp *et al.* (1990), dénitrification calculée comme la somme algébrique des flux des nitrite + nitrate à l'interface et de la nitrification réelle mesurée au N-serve, selon la technique de Henriksen (1980) dans la présente étude. Cette forte pente est l'indice d'un taux de dénitrification très important au cours de l'assèchement, consommant tous les nitrite + nitrate produits lors de la nitrification ou apportés par les eaux sus-jacentes lors des essais de potentialités, dénitrification entretenue par des potentiels d'oxydo-réduction de plus en plus faibles. De plus, la corrélation passant par l'origine (pas significativement différente de 0) montre bien que la dénitrification ne peut avoir lieu que s'il y a des ions nitrite + nitrate disponibles

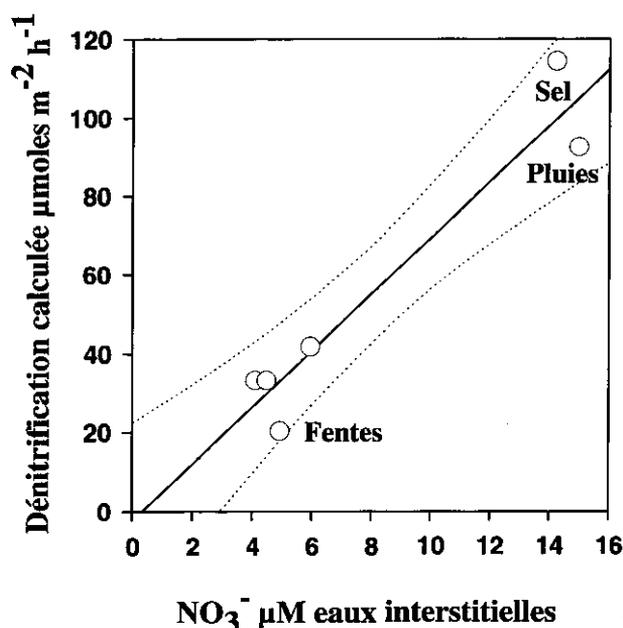


Figure 8

Relation entre la dénitrification calculée (somme algébrique du taux de nitrification réelle et des flux de NO_3^- mesurés *in situ* à l'interface eau/sédiment) et la concentration en NO_3^- des eaux interstitielles. Dénitrification calculée = $-2,31 + 7,17 \text{NO}_3^-$; $R^2 = 0,92$

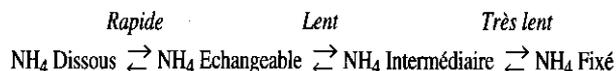
Calculated denitrification (algebraic sum of actual nitrification and in situ measured NO_3^- fluxes) vs pore water NO_3^- content. Calculated denitrification = $-2,31 + 7,17 \text{NO}_3^-$; $R^2 = 0,92$

dans les eaux interstitielles, ou dans la colonne d'eau (Kemp *et al.*, 1990).

Après la submersion, les flux de nitrite + nitrate sont inexistant, aussi bien depuis le sédiment (où a lieu la nitrification) que vers le sédiment, apport par la colonne d'eau dont les teneurs en nitrite + nitrate sont très faibles (tab. 2). Tous les nitrite + nitrate produits réellement sont donc dénitrifiés. La dénitrification calculée est équivalente à la nitrification réelle. Ce résultat est en accord avec les travaux cités en introduction : lors de la submersion d'un sol asséché, la dénitrification suit immédiatement la nitrification, et est d'autant plus élevée que le degré d'assèchement a été important (Hasebe *et al.*, 1987, Groffman et Tiedje, 1988).

Les différentes formes d'ammonium

N'étant pas entièrement nitrifié, l'ammonium a tendance à s'accumuler dans les eaux interstitielles. Mais l'ammonium ne reste pas uniquement sous forme dissoute: plus il augmente, plus il s'adsorbe et se fixe sur les particules sédimentaires selon une loi d'équilibre de vitesse très variable (Mikkelsen, 1987). Cet auteur propose le schéma suivant pour illustrer les quatre formes que peut prendre l'ammonium dans les sédiments ou dans les sols:



Contrairement à l'ammonium échangeable qui est adsorbé sur les particules et peut passer très facilement à la forme dissoute, l'ammonium intermédiaire occupe des sites intercouches dans les réseaux argileux et est remis en position échangeable ou dissoute de manière lente lors de l'ouverture des feuillets argileux au cours de l'altération. L'ammonium fixé remplace le K^+ dans les espaces interfoliaires qui séparent les couches tétraédriques des argiles TOT, type illite-vermiculite (Caillère *et al.*, 1982), et se déplace très lentement (Mikkelsen, 1987).

Ammonium échangeable ou adsorbé sur les sédiments

Malgré les très grandes différences de concentration entre les deux périodes assèchement et submersion, facteur 10, les teneurs en ammonium échangeable ou adsorbé sur les sédiments exprimées en $\mu\text{mol g}^{-1}$ de sédiment sec sont corrélées linéairement aux teneurs en ammonium dissous dans les eaux interstitielles, exprimées en mM, (fig. 9). Quatre situations se dégagent (tab. 5) : (1) à l'interface air/sédiment, 0-0,5 cm : l'ammonium dissous est en quantité plus faible que l'ammonium adsorbé, comparativement aux niveaux sédimentaires plus profonds ; la nitrification y fait disparaître une partie de l'ammonium dissous ; (2) au cours de l'assèchement, pour tous les sédiments compris entre 0,5 et 5 cm et pour toutes les observations, le coefficient d'adsorption K est faible mais reste tout à fait comparable aux coefficients minimum donnés par Rosenfeld, 1979 (0,5), par Mackin et Aller, 1984 (1,3), et par Feuillet-Girard, 1988 (0,15), pour des sédiments de textures comparables et de localisations

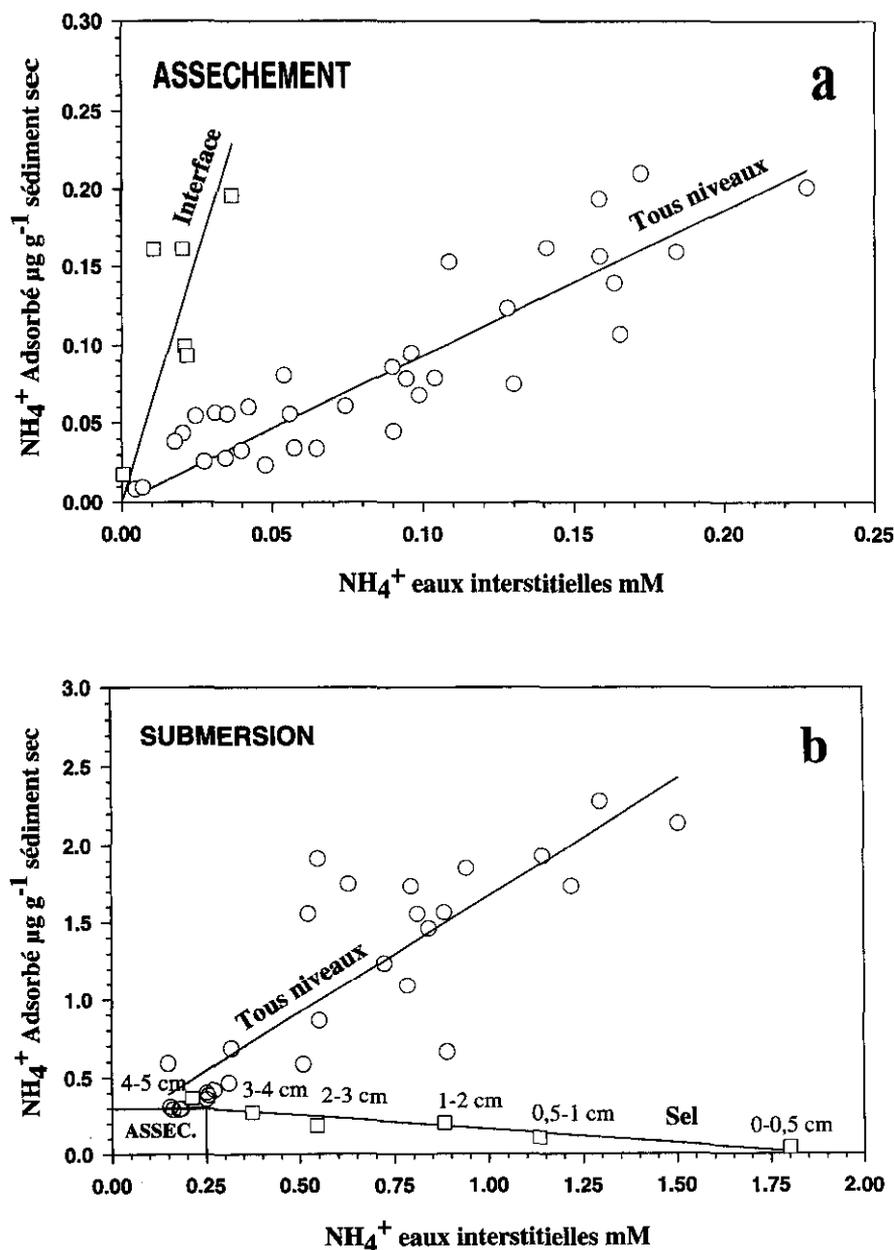


Figure 9

Relations entre ammonium adsorbé sur les sédiments (en $\mu\text{g g}^{-1}$ de sédiment sec) et ammonium dissous dans les eaux interstitielles (en mM), pour les 6 niveaux observés dans les 5 cm superficiels des sédiments carottés : (a) période d'assèchement seule (distinction de l'interface par rapport aux autres niveaux) ; (b) période de submersion et précipitation du sel à l'interface eau/sédiment (indication des niveaux 0-0,5 cm à 4-5 cm) et représentation de la période d'assèchement.

Adsorbed vs pore-water NH_4^+ concentrations in the sedimentary column: (a) drying period; (b) submersion period and period of salt precipitation at the air/sediment interface (marked levels from 0-0,5 cm to 4-5 cm). The drying period (a) is also represented in the lower left corner of (b).

semblables (marais-estuariens) ; (3) pendant la précipitation du sel, la relation ammonium dissous/ammonium adsorbé devient négative, par suite d'une très forte augmentation de l'ammonium dissous sans augmentation

Tableau 5

Pente des corrélations ammonium dissous vs ammonium adsorbé, porosité moyenne des sédiments et coefficients d'adsorption de l'ammonium K (Mackin et Aller, 1984) pour quatre situations bien distinctes au cours de la succession assèchement/submersion.

Regression slopes of dissolved ammonia vs adsorbed ammonia, average porosity and adsorption coefficient of ammonia K (Mackin et Aller, 1984) at four different times during drying and flooding periods.

Situations	Pente	Porosité	K
Interface	$5,87 \pm 0,99$	0,85	2,79
Assèchement	$0,93 \pm 0,05$	0,81	0,59
Sel	$-0,26 \pm 0,18$	0,68	-0,33
Submersion	$1,70 \pm 0,09$	0,72	2,50

simultanée de l'ammonium échangeable, qui reste à des concentrations semblables à celles mesurées pendant l'assèchement. Il se crée donc un déséquilibre qui, selon Mikkelsen (1987), favorise l'échange de l'ammonium fixé sur les minéraux argileux par les ions K^+ , et accentuant le phénomène de défixation de l'ammonium (Lumbanraja et Evangelou, 1994) alors que la salinité augmente constamment ; (4) enfin, dès les premiers jours de la submersion, l'ammonium échangeable augmente très rapidement (d'un facteur 10) pour revenir en équilibre avec les fortes concentrations en ammonium dissous rencontrées lors de la précipitation du sel : coefficient d'adsorption de 2,5, compris dans la gamme de valeurs (0,90-6,73) déjà mesurées (Rosenfeld, 1979 ; Mackin et Aller, 1984 ; Feuillet-Girard, 1988). Puis au cours de la submersion, les concentrations en ammonium fixé et en ammonium échangeable diminuent proportionnellement (même coefficient d'adsorption) pour revenir en fin d'observation à des teneurs équivalentes à celle du début de l'assèchement.

Figure 10

Relations entre ammonium dissous (en mM) et la salinité (en ‰) des eaux interstitielles des sédiments prélevés par carottages pour différentes observations au cours de la période d'assèchement. La pente des relations est différente de 1 : 1,5 lors du début de la précipitation du sel à l'interface eau/sédiment ($R^2 = 0,998$), 8,6 après 8 jours ($R^2 = 0,98$ avec indication des niveaux 0-0,5 cm à 4-5 cm).

$NH_4^+ = 1,51 S‰ \pm 0,08$; $R^2 = 0,998$ lors du début de la précipitation du sel à l'interface eau/sédiment
 $NH_4^+ = 8,67 S‰ \pm 0,09$; $R^2 = 0,99$ après 8 jours.

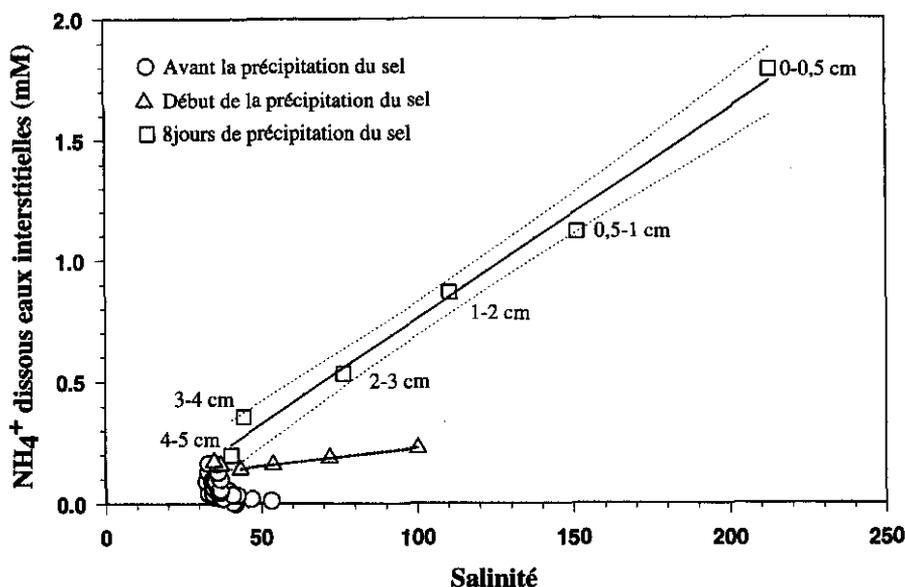
Pore-water NH_4^+ concentrations vs pore-water salinity at different times of drying period. Regression lines are different from 1: 1.5 ($R^2 = 0.998$), 8.6 ($R^2 = 0.98$), the levels 0-0.5 cm to 4-5 cm are indicated as in Figure 8.

$NH_4^+ = 1.51 S \pm 0.08$; $R^2 = 0.998$ at the beginning of salt precipitation
 $NH_4^+ = 8.67 S‰ \pm 0.09$; $R^2 = 0.99$ eight days later.

Ammonium fixé sur les minéraux argileux

Les sédiments des bassins utilisés dans ces expériences d'assèchement sont très riches en illite, 30 à 40 % du cortège des minéraux argileux, ceux-ci représentant environ 50 % du sédiment. Les minéraux argileux, et particulièrement la vermiculite et l'illite, contiennent de grandes quantités d'ammonium intermédiaire, en position bordure foliaire, ou fixé, en position interfoliaire, dans les sols de rizières (de 10 à 94 % de l'azote total, selon le type d'argile, Mikkelsen, 1987) et dans les sédiments marins profonds (de 4 à 94 % de l'azote total du sédiment, De Lange, 1992). Cet ammonium intermédiaire, ou fixé, peut être libéré lentement si les conditions physico-chimiques du milieu changent (Mikkelsen, 1987), principalement par échange avec des ions K^+ (Barshad, 1951 ; 1954).

L'ammonium fixé et les ions K^+ n'ont pas été déterminés dans ces expériences d'assèchement. Cependant, à partir du moment où le chlorure de sodium commence à précipiter à l'interface air/sédiment, l'ammonium dissous et la salinité présentent de très fortes corrélations linéaires (fig. 10), de pente variable, 1,5 le premier jour de la précipitation du sel ($R^2 = 0,998$), 8,6 après huit jours ($R^2 = 0,98$). En effet, selon les critères de Mikkelsen (1987), toutes les conditions sont réunies pour une désorption de l'ammonium fixé : pH inférieur à 7 (fig. 2 a), très faibles teneurs en ammonium adsorbé (fig. 9), augmentation très élevée de l'activité des ions dissous dans les eaux interstitielles, particulièrement des ions K^+ (la salinité de l'eau de mer est multipliée par 10, et les ions K^+ ne peuvent commencer à précipiter avec les chlorures qu'au-delà d'un facteur de concentration supérieur à 30 de l'eau de mer d'origine - Perthuisot, 1982), et enfin rapprochement maximum des particules (tassement maximum). Après la submersion, les conditions de salinité redeviennent lentement « normales » dans les



eaux interstitielles (fig. 6), la « pression » des ions K^+ s'arrête et l'ammonium peut à nouveau s'adsorber sur les minéraux argileux.

CONCLUSION

Ces expériences d'assèchement des bassins ostréicoles conduisent à un tassement temporaire des sédiments, à une fracturation par ouverture de fentes de dessiccation, et à une oxydation des premiers millimètres de sédiment. On s'attend donc à retrouver une très forte nitrification, et une dénitrification consécutive. Mais en réalité, cette oxydation reste très superficielle, environ 1 mm, ne pouvant atteindre le cœur des blocs de dessiccation. Il s'ensuit une très forte prédominance du processus d'ammonification au sein du sédiment particulièrement lors de la précipitation du sel, selon un double mécanisme:

- biogéochimique: minéralisation de la matière organique fraîchement morte suite aux sursalinités dues à l'évaporation ;
- physico-chimique: les sursalinités sont à l'origine d'une désorption par les ions K^+ de l'ammonium adsorbé et fixé sur les minéraux argileux illitiques.

La submersion des bassins, effectuée à cet instant de la précipitation du sel, profite donc de ces surconcentrations d'ammonium dans les eaux interstitielles et installe des flux de NH_4^+ beaucoup plus importants qu'au début de l'assèchement, flux qui se maintiennent longtemps après la submersion. De plus, la submersion réinstalle un milieu réduit qui inhibe la formation de nitrate, et qui prévient ainsi une perte d'azote par le couplage nitrification-dénitrification au cours de la minéralisation de la matière organique. Enfin la remise en eau efface les sursalinités

des eaux interstitielles, supprimant l'action des ions K^+ sur les minéraux argileux et permettant la réadsorption et la fixation d'ammonium sur le sédiment, un stockage momentané, en équilibre avec la forme dissoute.

L'assèchement temporaire des bassins ostréicoles permettrait donc d'améliorer la production d'ammonium dans les sédiments, indépendamment de la régénération benthique spontanée, bactérienne, qui est contrôlée par la température.

RÉFÉRENCES

- Ali Y.A., I.M. West** (1983). Relationships of modern gypsum nodules in sabkhas of loess to composition of brines and sediments in northern Egypt. *J. sedim. Petrology* **53**, 1151-1168.
- Aller R.C., J.Y. Yingst** (1980). Relationships between microbial distributions and the anaerobic decomposition of organic matter in surface sediments of Long Island Sound. *Mar. Biol.* **56**, 29-42.
- Andersen T.K., M.H. Jensen, J. Sørensen** (1984). Diurnal variation of nitrogen cycling in coastal, marine sediments. *Mar. Biol.* **83**, 171-176.
- Agarwal A.S., B.R. Singh, Y. Kanehiro** (1971). Soil nitrogen and carbon mineralization as affected by drying-rewetting cycles. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **35**, 96-100.
- Bachelier G.** (1968). Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mém. ORSTOM*, **30**, 145 p.
- Barshad I.** (1951). Cation exchange in soils: I. Ammonium fixation and its reaction to potassium fixation and to determinations of ammonium exchange capacity. *Soil Sci.* **77**, 361-372.
- Barshad I.** (1954). Cation exchange in micaceous minerals. I. Replaceability of NH_4^+ and K^+ from vermiculite, biotite, and montmorillonite. *Soil Sci.* **77**, 463-472.
- Billen G.** (1975). Nitrification in the Sheldt estuary (Belgium and The Netherlands). *Estuar. coast. mar. Sci.* **3**, 79-89.
- Billen G.** (1978). A budget of nitrogen recycling in North Sea sediments off the Belgian coast. *Estuar. coast. mar. Sci.* **7**, 127-146.
- Birch H.F.** (1960). Nitrification in soils after different periods of dryness. *Pl. Soil.* **12**, 81-96.
- Birch H.F.** (1964). Mineralization of plant nitrogen following alternate wet and dry conditions. *Pl. Soil.* **20**, 43-49.
- Blackburn T.H.** (1986). Nitrogen cycle in marine sediments. *Ophelia* **26**, 65-76.
- Boynton W.R., W.M. Kemp, C.G. Osborne, K.R. Kaumeyer, M.C. Jenkins** (1981). Influence of water circulation rate on in situ measurements of benthic community respiration. *Mar. Biol.* **65**, 185-190.
- Bordovskiy O.K.** (1965). Transformation of organic matter in bottom sediments and its early diagenesis. *Mar. Geol.* **3**, 83-114.
- Cabrera M.L.** (1993). Modeling the flush of nitrogen mineralization caused by drying and rewetting soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **57**, 63-66.
- Caillère S., S. Henin, M. Rautureau** (1982). *Minéralogie des argiles. -II. Classification des argiles et nomenclature.* Masson éd. Paris. 189 p.
- Callender E., D.E. Hammond** (1982). Nutrient exchange across the sediment-water interface in the Potomac River Estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **15**, 395-413.
- Christensen P.B., L. Nielsen, N.P. Revsbech, J. Sørensen** (1989). Microzonation of denitrification activity in stream sediments as studied by combined oxygen and nitrous oxide microsensor. *Appl. environ. Microbiol.* **55**, 1234-1241.
- Cornée A.** (1982). Bactéries des saumures et des sédiments des marais salants de Salin-de-Giraud (Sud de la France). *Géo. Méditerr.* **9**, 369-389.
- De Lange G.J.** (1992). Distribution of exchangeable, fixed, organic and total nitrogen in interbedded turbiditic/pelagic sediments of the Madeira Abyssal Plain, eastern North Atlantic. *Mar. Geol.* **109**, 95-114.
- Diab S., M. Shilo** (1986). Transformation of nitrogen in sediments of fish ponds in Israel. *Bamidgeh* **38**, 67-88.
- Feuillet-Girard M., M. Héral, J.-M. Sornin, J.-M. Deslous-Paoli, J.-M. Robert, F. Mornet, D. Razet** (1988). Éléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron: influence des huîtres. *Aquat. Living Resour.* **1**, 251-265.
- Gehu J.M., A. Ghestem** (1965). La minéralisation expérimentale de l'azote organique de deux systèmes pédobiologiques littoraux naturels: dunes et prés salés. *Ann. Inst. Pasteur* **109**, 136-152.
- Ghestem A.** (1966). Etude des prés salés de la Baie de Canche en relation avec les caractères physico-chimiques des sédiments. *Thèse de Pharmacie, Université de Lille, France*, 148 p.
- Gouleau D., F. Ottmann, M. Chaigneau** (1986). Sur un appareillage destiné à l'étude des flux à l'interface eau/sédiment des vasières littorales. *J. Rech. océanogr.* **11**, 60-62.
- Gouleau D., G. Blanchard, V. Cariou-Le Gall** (1994). Production potentielle et consommation d'oxygène sur une vasière intertidale au cours d'une émergence. *Vie Milieu* **44**, 109-115.
- Grelon M.** (1978). *Saintonge, pays des huîtres vertes.* Rupella, La Rochelle, France. 361 p.
- Grenz C., M.-R. Plante-Cuny, R. Plante, E. Alliot, D. Baudinet, B. Berland** (1991). Measurement of benthic nutrient fluxes in Mediterranean shellfish farms: a methodological approach. *Oceanologica Acta* **14**, 195-201.
- Groffman P.M., J.-M. Tiedje** (1988). Denitrification hysteresis during wetting and drying cycles in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **52**, 1626-1629.
- Hall P.O.J.** (1984). Chemical fluxes at the sediment-seawater interface; *in situ* investigations with benthic chambers. *Ph. D. Thesis, University of Göteborg, Sweden*, 183 p.
- Hansen J.L.** (1980). Potential nitrification in marine sediment. *M. Sc. Thesis, Aarhus University, Denmark*, 73 p.
- Hasebe A, I. Koike, M. Ohmori, A. Hattori** (1987). Variations in the process of nitrification and nitrate reduction in submerged paddy soils as measured by ^{15}N isotope dilution technique. *Soil Sci. Plant Nutr.* **33**, 202-211.
- Henriksen K.** (1980). Measurement of *in situ* rates of nitrification in sediment. *Microb. Ecol.* **6**, 329-337.
- Henriksen K., J.I. Hansen, T.H. Blackburn** (1981). Rates of nitrification, distribution of nitrifying bacteria, and nitrate fluxes in different types of sediment from Danish waters. *Mar. Biol.* **61**, 299-304.
- Henriksen K., W.M. Kemp** (1988). Nitrification in estuarine and coastal marine sediments: Methods, patterns and regulating factors, in: *Nitrogen cycling in coastal marine environments.* T.H. Blackburn and Sørensen ed. Wiley, Chichester, 207-250.
- Hofman P.A.G., S.A. de Jong, E.J. Wagenvoort, A.J.J. Sandee** (1991). Apparent sediment diffusion coefficients for oxygen and

- oxygen consumption rates measured with microelectrodes and bell jars: applications to oxygen budgets in estuarine intertidal sediments (Oosterschelde, SW Netherlands). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **69**, 261-272.
- Holm-Hansen O., C.J. Lorenzen, R.W. Holmes, J.D.H. Strickland** (1965). Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **30**, 3-15.
- Jørgensen K. S., J. Sørensen** (1988). Two annual maxima of nitrate reduction and denitrification in estuarine sediment (Norsminde Fjord, Denmark). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **48**, 147-154.
- Kemp W.M., P. Sampou, J. Caffrey, M. Mayer, K. Henriksen, W.R. Boynton** (1990). Ammonium recycling versus denitrification in Chesapeake Bay sediments. *Limnol. Oceanogr.* **35**, 1545-1563.
- Kieft T.L., E. Soroker, M.K. Firestone** (1987). Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biol. Biochem.* **19**, 119-126.
- Koike I., J. Sørensen** (1988). Nitrate reduction and denitrification in marine sediments, in: *Nitrogen cycling in coastal marine environments*. T.H. Blackburn and J. Sørensen eds. Wiley, Chichester, 251-274.
- Laima M.J.C.** (1992). Extraction and seasonal variation of NH₄⁺ pools in different types of coastal marine sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **82**, 75-84.
- Lumbanjara J., V.P. Evangelou** (1994). Adsorption-desorption of potassium and ammonium at low cation concentrations in three Kentucky subsoils. *Soil Sci.* **157**, 269-278.
- Mackin J.E., R.C. Aller** (1984). Ammonium adsorption in marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* **29**, 250-257.
- Martens C.S.** (1982). Biogeochemistry of organic-rich coastal lagoon sediments. *Oceanologica Acta* SP, 161-167.
- Mikkelsen D.S.** (1987). Nitrogen budgets in flooded soils used for rice production. *Pl. Soil.* **100**, 71-97.
- Nixon S.W.** (1981). Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems, in: *Estuaries and Nutrients*. Neilson and Cronin editors, Humana Press, Clifton, New Jersey, 111-138.
- Perthuisot J.P.** (1982). Introduction générale à l'étude des marais salants de Salin-de Giraud. *Géo. Méditerran.* **9**, 309-327.
- Plaisance G., A. Cailleux** (1958). *Dictionnaire des sols*. La Maison Rustique, Paris, France, 604 p.
- Ranson G.** (1951). - *Les huîtres - biologie - culture*. Lechevalier, Paris, France, 260 p.
- Rigomier D., J. Dupuis, P. Jambu** (1971). Les phénomènes de maturation du sol et leur incidence sur les modifications de l'activité biologique dans une séquence d'assèchement des vases marines. *Revue Géogr. phys. Géol. dynam.* **2**, 101-122.
- Rosenfeld J.K.** (1979). Ammonium adsorption in nearshore anoxic sediments. *Limnol. Oceanogr.* **24**, 356-364.
- Rosenfeld J.K.** (1981). Nitrogen diagenesis in Long Island Sound sediments. *Am. J. Sci.* **281**, 436-462.
- Rysgaard S., N. Risgaard-Petersen, L.P. Nielsen, N.P. Revsbech** (1993). Nitrification and denitrification in lake and estuarine sediments measured by the ¹⁵N dilution technique and isotope pairing. *Appl. environ. Microbiol.* **59**, 2093-2098.
- Ryther J.H., W.M. Dunstan** (1971). Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* **171**, 1008-1013.
- Seitzinger S.P.** (1988). Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.* **33**, 702-744.
- Simon N.S.** (1989). Nitrogen cycling between sediment and the shallow-water column in the transition zone of the Potomac River and Estuary. II. The role of wind-driven resuspension and adsorbed ammonium. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **28**, 531-547.
- Simon N.S., M.M. Kennedy** (1987). The distribution of nitrogen species and adsorption of ammonium in sediments from the tidal Potomac River and Estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **25**, 11-26.
- Sørensen L.H.** (1974). Rate of decomposition of organic matter in soil as influenced by repeated air drying and repeated additions of organic material. *Soil Biol. Biochem.* **6**, 287-293.
- Sornin J.M., Y. Collos, D. Delmas, M. Feuillet-Girard, D. Gouleau** (1990). Nitrogenous nutrient transfers in oyster ponds: role of sediment in deferred primary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **68**, 15-22.
- Soulides D.A., F.E. Allison** (1961). Effect of drying and freezing of soils on carbon dioxide production, available mineral nutrients, aggregation, and bacterial population. *Soil Sci.* **91**, 291-298.
- Strickland J.D.H., T.R. Parsons** (1972). A manual of seawater analysis (2nd edn.). *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* **167**, 310 p.
- Teal J.M., I. Valiela** (1978). Nitrogen budget of a coastal marine ecosystem. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* **173**, 101-105.
- Valiela I., J.M. Teal** (1979). The nitrogen budget of a salt marsh ecosystem. *Nature, Lond.* **280**, 652-656.
- Vanderborcht J.P., G. Billen** (1975). Vertical distribution of nitrate concentration in interstitial water of marine sediments with nitrification and denitrification. *Limnol. Oceanogr.* **20**, 953-961.
- Van Es F.B.** (1977). A preliminary carbon budget for a part of the Ems estuary: the Dollard. *Helgoländer Meeresunters.* **30**, 283-294.
- Van Gestel M., J.N. Ladd, M. Amato** (1991). Carbon and nitrogen mineralization from two soils of contrasting texture and micro-aggregate stability: Influence of sequential fumigation, drying and storage. *Soil Biol. Biochem.* **23**, 313-322.
- Verger F.** (1968). *Marais et Wadden du littoral français*. Biscaye Frères, Bordeaux, France 524 p.
- Walker H.J., J. Mossa** (1982). Effects of artificial structures on coastal lagoon processes and forms. *Oceanologica Acta* SP, 191-198.
- Wollast R.** (1980). Degradation mechanism of organic nitrogen in surficial sediments and its mathematical modelling. In: *Biogéochimie de la matière organique à l'interface eau-sédiment marin, Colloques Internationaux du C.N.R.S., France*, **293**, 155-166.

c

c