

Biodégradabilité de la matière organique dans le bouchon vaseux et la crème de vase de l'estuaire de la Loire

Estuaire de la Loire
Zone de turbidité maximale
Matière organique
Sels nutritifs
Biomasse bactérienne

Loire estuary
Maximum turbidity zone
Organic matter
Nutrients
Bacterial biomass

Laurence MAURICE*

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Direction de l'Environnement Littoral, B.P. 330, 83507 La Seyne/Mer, France.

* Adresse actuelle : ORSTOM, Département des Eaux Continentales, 911, avenue Agropolis, B.P. 5045, 34032 Montpellier Cedex 1.

Reçu le 30/11/93, révisé le 10/08/94, accepté le 6/09/94

RÉSUMÉ

La matière organique piégée dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, en tant que support de l'activité bactérienne, constitue l'un des maillons de base du cycle biogéochimique permettant de comprendre les origines du déficit en oxygène dissous généralement observé en septembre. Deux campagnes de mesures des principaux paramètres physiques et chimiques ainsi que des biomasses bactériennes ont été réalisées dans le bouchon vaseux, c'est-à-dire dans la colonne d'eau et dans la couche de sédiments déposés sous forme de crème de vase, en septembre 1990 et 1991. La crème de vase, systématiquement anoxique, est supposée être le siège de processus fermentatifs et/ou d'hydrolyses; en effet, en période de dépôts, la formation de carbone organique dissous dans cette couche a été estimée à $3 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{jour}^{-1}$. Au cours de sa remise en suspension dans la colonne d'eau généralement oxygénée, les produits organiques formés dans la crème de vase peuvent alors entrer dans le cycle métabolique aérobie et contribuer à la diminution des teneurs en oxygène dissous du bouchon vaseux. La crème de vase participe également à la régénération d'azote ammoniacal dans la zone de turbidité maximale; son taux de formation a été estimé entre 3 et $10 \text{ nmol N-NH}_4 \cdot (\text{g de matériel particulaire})^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Le fonctionnement biogéochimique de la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire et la mise en place de conditions anoxiques dans cette zone ne peuvent donc s'appréhender sans une connaissance approfondie des processus de transformation des composés organiques et minéraux en cours dans la crème de vase.

ABSTRACT

Biodegradability of organic matter in the water column and fluid mud of the Loire estuary.

The organic matter trapped in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, as a support of bacterial activity, constitutes a basic element in the biogeochemical cycle which permits us to understand the causes of the anoxia observed in September. Measurements of the main physical and chemical parameters and of bacterial biomass were carried out in the water column and in the fluid mud in September 1990 and 1991. The anaerobic fluid mud is presumed to be the centre of fermentation and/or hydrolysis processes; the formation rate of dissolved

organic carbon (DOC) in this layer reaches $3 \text{ g C.m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$. When particles are suspended in the water column, the organic products formed in the fluid mud are integrated into the aerobic metabolic cycle and contribute to the decrease of dissolved oxygen concentrations in the water column. The fluid mud participates in ammonia regeneration in the turbidity maximum zone; the formation rate of this component ranges from 3 to $10 \text{ nmol N-NH}_4 \cdot (\text{g of particulate matter})^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Causes of the anoxia cannot be studied without a thorough knowledge of the transformation processes of organic and mineral components in the fluid mud.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 5, 501-516.

INTRODUCTION

Depuis plusieurs années, dans l'estuaire de la Loire, on observe une forte mortalité de mullets au cours de leur avalaison en septembre. Cette mortalité est apparue directement liée à la présence d'une zone anoxique. Comme dans d'autres estuaires européens, les minima d'oxygène dissous correspondent à la zone de turbidité maximale (Morris *et al.*, 1982). En effet, la majorité des grands estuaires macrotidaux européens (Loire, Gironde, Tamise, etc.) se caractérise par la formation d'une zone de mélange des eaux douces et salées, où se concentre le matériel particulaire; cette dernière constitue la zone de turbidité maximale, communément appelée bouchon vaseux (Glangeaud, 1938). Dans l'estuaire de la Loire (Fig. 1), situé sur la façade Atlantique française, le stock total de matériel particulaire accumulé dans la zone turbide varie de 500 000 tonnes en débit d'étiage à un million de tonnes en débit de crue (CSEEL, 1984); la fraction organique peut représenter entre 3 et 10 % de cette charge (Romaña et Thouvenin, 1987). Les particules déposées au fond du chenal en marée de morte-eau, soit 7 jours environ, sont remises en suspension dès que les coefficients de marée dépassent 70 (CSEEL, 1984). La zone de turbidité maximale peut schématiquement se compartimenter, en fonction des teneurs en matières en suspension (MES), en deux niveaux distincts:

- La *colonne d'eau*, où les concentrations en MES évoluent de 100 mg.l^{-1} à 4 g.l^{-1} .
- La *crème de vase* (Allen, 1973), formée par les dépôts en morte-eau du matériel présent dans la colonne d'eau, est caractérisée par des teneurs en MES nettement supérieures, pouvant atteindre 200 g.l^{-1} .

En période d'étiage estival, la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, caractérisée par un important déficit en oxygène dissous, peut remonter jusqu'à la commune de Nantes. Pour répondre à cette problématique, l'IFREMER, à la demande du Port Autonome de Nantes-Saint Nazaire, a développé plusieurs outils numériques sur la base de mesures réalisées en 1988. Un modèle d'oxygène dissous a été mis en œuvre afin de reproduire l'évolution des teneurs en oxygène dissous le long de l'estuaire (Thouvenin *et al.*, 1992). Les premiers résultats ont souligné l'importance, dans la demande en oxygène dissous, du processus d'oxydation de la matière organique piégée dans le bouchon vaseux.

De nombreuses études ont été engagées pour appréhender les mécanismes de production, de dégradation et de transfert de la matière organique dans l'estuaire de la Loire. Les premières se sont intéressées aux origines et au comportement de la matière organique à partir de campagnes de mesures. Le suivi longitudinal des paramètres physico-chimiques et des principaux marqueurs biogéochimiques (Saliot *et al.*, 1984; Billen *et al.*, 1986; Meybeck *et al.*, 1988) a mis en évidence une accumulation de matériel organique détritique à forte empreinte continentale dans les suspensions du bouchon vaseux. Mais aucune étude chimique, ni bactériologique n'avait été jusqu'alors engagée dans la crème de vase. Si les premières campagnes de mesures réalisées sur l'estuaire ont apporté des informations intéressantes sur le fonctionnement global du système, elles apparaissent cependant insuffisantes pour connaître les principaux processus de minéralisation dans la zone de turbidité maximale. C'est la raison pour laquelle nous avons organisé, au cours des mois de septembre de 1990 et 1991, de nouvelles campagnes de mesures des principaux paramètres physico-chimiques, chimiques et bactériologiques dans le bouchon vaseux et la crème de vase.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cadre des campagnes de septembre 1990 et 1991

Dans le souci de se placer dans des conditions optimales d'apparition de l'anoxie, les campagnes se sont déroulées en période d'étiage fort, soit septembre. La première campagne de prélèvements s'est déroulée le 27 septembre 1990, par un coefficient de marée de morte-eau, de manière à avoir un niveau d'épaisseur maximale de crème de vase (tableau 1). La seconde campagne a été réalisée au cours d'une phase de remise en suspension de la crème de vase, par des coefficients de marée croissants de 28 (morte-eau) à 83 (début de vive-eau). En raison des très faibles débits fluviaux mesurés en ces dates (tableau 1), le bouchon vaseux est remonté en amont à quelques kilomètres de la commune de Nantes. Les prélèvements ont été effectués à la verticale d'un niveau d'épaisseur de lentille de vase d'au minimum 2 mètres en morte-eau, recherché par écho-sondeur au milieu du chenal et détecté, en 1990, à 3 km en aval de la commune de Nantes et en

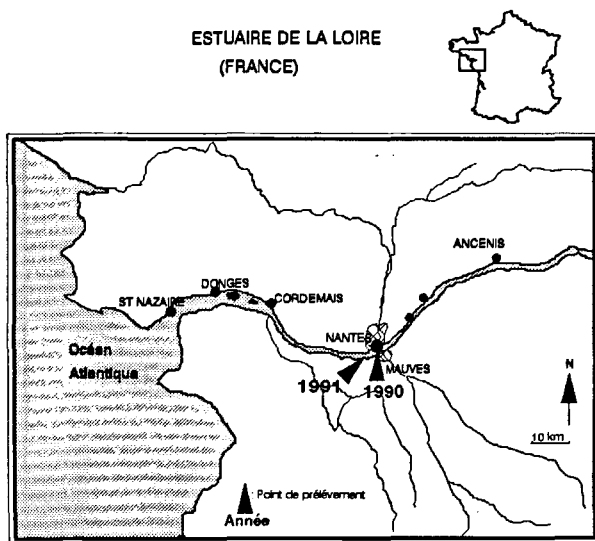


Figure 1

Présentation générale de l'estuaire de la Loire. Position des points de prélèvements des campagnes de 1990 et 1991.

Map of the Loire estuary. Sampling sites (September 1990 and September 1991).

Tableau 1

Caractéristiques hydrodynamiques et sédimentaires relevées aux points de prélèvements.

Hydrodynamic and sedimentary characteristics noted at the sampling sites.

	27.09.90	17.09.91	18.09.91	19.09.91	20.09.91	23.09.91
Débits fluviaux (m ³ .s ⁻¹)	300	126	130	135	136	115
Coefficients de marée	31	28	29	37	49	83
Température eau de surface (°C)	17	20	21	21	21	20
Épaisseur de la crème de vase (m)	2	3	2,8	2,5	2	0,5

1991, à 10 km en aval de cette même commune (Fig. 1). Les prélèvements ont été effectués à chaque état de pleine mer; l'état de surface de la zone du bouchon vaseux étant calme. Pour chacune des 2 campagnes, la profondeur totale au droit des points de prélèvement était de 10 mètres.

Prélèvements et filtration

En septembre 1990, les prélèvements ont été effectués dans la colonne d'eau à partir de bouteilles horizontales, à raison d'un tous les 1,50 mètres. Dans la crème de vase,

ils ont été réalisés à partir d'un tube vertical en polyvinyl-chlorure de 3 mètres de hauteur et cloisonné tous les 25 centimètres. Cet appareil, conçu par nos soins, fut spécialement fabriqué à l'IFREMER (Maurice, 1993). Chaque compartiment était muni d'orifices dont l'ouverture a été déclenchée dans la crème de vase après sa restabilisation.

En septembre 1991, les prélèvements ont été effectués à partir de bouteilles horizontales, aux 5 profondeurs suivantes: 1; 3,5; 7; 8 et 9 mètres.

Analyses des paramètres physico-chimiques, carbone et azote organique, sels nutritifs, chlorophylle a et phéopigments

A bord, les prélèvements ont aussitôt été transvasés dans des flacons en verre pour les mesures des paramètres physico-chimiques (température, salinité, oxygène dissous, pH et potentiel d'oxydo-réduction, Eh) et les analyses de la matière organique dissoute: le carbone organique dissout (COD) et l'azote organique dissout (NOD). Des flacons en polyéthylène ont été utilisés pour les mesures des sels nutritifs, des MES, des matières volatiles en suspension (MVS) et du matériel organique particulaire: le carbone organique particulaire (COP), l'azote organique particulaire (NOP), la chlorophylle a et les phéopigments. Les flacons destinés à l'analyse des principaux paramètres physico-chimiques ont été maintenus à 4°C et transférés au laboratoire une heure après les prélèvements.

Les fractions dissoute et particulaire ont été séparées par filtration sur des filtres en fibres de verre Whatman GF/F, de porosité 0,7 µm, prépesés et traités au four à 450 °C pendant 2 heures. L'eau destinée à la mesure du COD a été conservée en ampoule de 20 ml scellée et traitée au persulfate de potassium. Les filtres, pour les analyses du matériel particulaire, ont été conservés au congélateur à - 25 °C. Sur chacun des échantillons destinés à l'analyse du COP et du NOP, 3 réplicats ont été réalisés.

Méthodes analytiques

Analyses chimiques et comptages bactériens

Les méthodes d'analyse des paramètres chimiques et des comptages bactériens sont présentées dans le tableau 2.

Dénombrements bactériens par épifluorescence

Les prélèvements des 17, 19 et 23 septembre 1991, effectués à 3,5 et 9 m de profondeur, ont été échantillonnés dans des flacons stériles de 10 ml, puis dilués au 1/10 et fixés avec 0,5 ml de formol (à 25%) pour 10 ml. Après traitement, la filtration a été réalisée sur des filtres Nuclepore noirs de porosité 0,2 µm (PC membrane 25 mm).

Estimation de la biodégradabilité de la matière organique: contrôles en début et fin d'expérience des teneurs en COP, NOP et en sels nutritifs

Des mesures de COP, NOP, NH₄⁺, NO₃⁻ et NO₂⁻ ont été réalisées en début et en fin d'incubation, soit 60 jours, sur les eaux brutes et interstitielles des 6 échantillons prélevés dans la crème de vase en septembre 1990; en 1991, elles ont été réalisées sur des échantillons issus des mêmes prélèvements que ceux destinés aux comptages bactériens. En

Tableau 2

Méthodes analytiques (campagnes de 1990 et 1991).

Analytical methods (1990 and 1991 measurements).

Matières en suspension (totales et volatiles)		
MES	Premier passage à l'étuve (110°C pendant 6 h)	
MVS	Second passage à l'étuve (450°C pendant 6 h) élimination des matières organiques	
Carbone et azote organique		
COD	Oxydation à l'acide phosphorique dosage du CO ₂ par absorption IR	
COP	Oxydation du filtre; dosage du CO ₂ Analyse au CHN (Carlo Erba)	Strickland et Parsons, 1972
NOD	Dosage par la méthode Kjeldahl Soustraction de l'ammonium	
NOP	Oxydation du filtre Analyse au CHN (Carlo Erba)	
pigments chlorophylliens		
Chlorophylle <i>a</i> et phéopigments	Extraction des pigments par l'acétone (90%) après broyage des filtres Spectrophotométrie	Lorenzen, 1967
Sels nutritifs azotés		
Azote ammoniacal	Méthode au phénol-nitroprussiate + hypochlorite, Spectrophotométrie	Koroleff, 1969
Azote nitrique	Réduction sur colonne de cadmium traitée au cuivre, Spectrophotométrie	Wood <i>et al.</i> , 1967
Biomasses bactériennes		
Bactéries totales	Traitement au Na ₄ P ₂ O ₇ ; sonication (30 s sous 10 W); traitement au N ₃ Na; dilution au 1/400; coloration au DAPI (0,5 µg/ml); fixation à 4°C pendant 1 h; filtration à 0,2 µm (filtres Nuclepore noirs); comptage direct par épifluorescence	méthode mise au point par Maurice et Ferrara-Guerrero d'après Yoon et Rosson, 1990

Tableau 3

Gradient vertical des paramètres physiques (température, salinité, pH et Eh) et de l'oxygène dissous (mg.l⁻¹) mesurés dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, le 27 septembre 1990.

Vertical gradients of physical parameters (temperature, salinity, pH and Eh) and of the dissolved oxygen (mg.l⁻¹) measured in the maximum turbidity zone of the Loire estuary, on 27 September 1990.

Prof. (m)	Temp. (°C)	Salinité (‰)	pH	Eh (mV)	O ₂ (% sat.) (mg.l ⁻¹)
0,00	17,0	0,40			
1,50	17,0	0,40	7,64	216	1,9 (20 %)
3,00	17,0	0,40	7,64	211	1,8 (19 %)
4,50	17,0	0,40	7,58	209	1,7 (18 %)
6,12	17,0	0,40	7,47	133	0,4 (4 %)
6,37	17,0	0,40	7,46	124	0,2 (2 %)
6,62	17,0	0,40	7,42	160	0,0 (0 %)
6,87	17,0	0,40	7,48	131	0,0 (0 %)
7,12	17,0	0,40	7,49	122	0,0 (0 %)
7,37	17,5	0,40	7,49	077	0,0 (0 %)
7,62	18,0	0,40	7,50	091	0,0 (0 %)
7,87	18,4	0,40	7,52	070	0,0 (0 %)

plus de l'évaluation de la biodégradabilité potentielle de la matière organique présente en conditions aérobies, ces essais nous ont permis de mesurer en continu la consommation d'oxygène par les bactéries (Maurice, 1993).

Description de l'expérience:

L'échantillon d'eau brute est placé dans un flacon stérile, plongé dans un bain-marie maintenu à la température de l'eau mesurée au moment du prélèvement. La quantité échantillonnée dans des flacons de 1250 ml, représente un gramme en poids sec. Elle est diluée avec un mélange d'eau distillée et d'eau de mer stérile reproduisant la salinité de l'échantillon. Ce flacon, placé à l'obscurité, est relié à un générateur d'oxygène dissous, lui-même relié à un manomètre enregistreur en continu les dépressions liées à la consommation d'oxygène dans le milieu échantillonné. La teneur en oxygène dissous est ainsi maintenue à saturation tout au long de l'expérience. Cette mesure a été réalisée sur des appareils VOITH (GmbH, Allemagne) de type SAPROMAT D12.

La différence entre les concentrations en COP (ou NOP) mesurées en début et fin de respirométrie rapportée au car-

Tableau 4

Gradient vertical des paramètres physiques (salinité et pH) et de l'oxygène dissous mesurés dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, les 17, 18, 19, 20 et 23 septembre 1991.

Vertical gradients of physical parameters (temperature, salinity, pH and Eh) and of the dissolved oxygen (mg.l⁻¹) measured in the maximum turbidity zone of the Loire estuary, on 17, 18, 19, 20 and 23 September 1991.

Jour de sept.	17	18	19	20	23	17	18	19	20	23	17	18	19	20	23
Profondeur (m)	Salinité (‰)					pH					Oxygène dissous (mg.l ⁻¹) % saturation				
-1,0	0,9	0,9	0,6	0,5	0,8	7,4	7,5	7,3	7,3	7,2	2,5 28	2,4 27	2,2 25	2,3 26	1,3 14
-3,5	0,9	1,1	0,9	0,5	0,8	7,4	7,4	7,4	7,3	7,3	2,0 22	1,9 21	1,8 20	1,7 19	1,2 13
-7,0	2,0	9,6	8,1	1,7	1,4	7,3	7,4	7,3	7,3	7,2	0,3 3	0,3 3	0,4 5	0,7 8	0,6 7
-8,0	5,2	6,9	5,8	4,7	1,3	7,3	7,5	7,5	7,4	7,3	0,1 3	0,1 1	0,2 2	0,0 0	0,4 5
-9,0	3,3	6,1	5,1	4,0	1,3	7,5	7,5	7,5	7,4	7,3	0,1 1	0,0 0	0,1 1	0,0 0	0,0 0

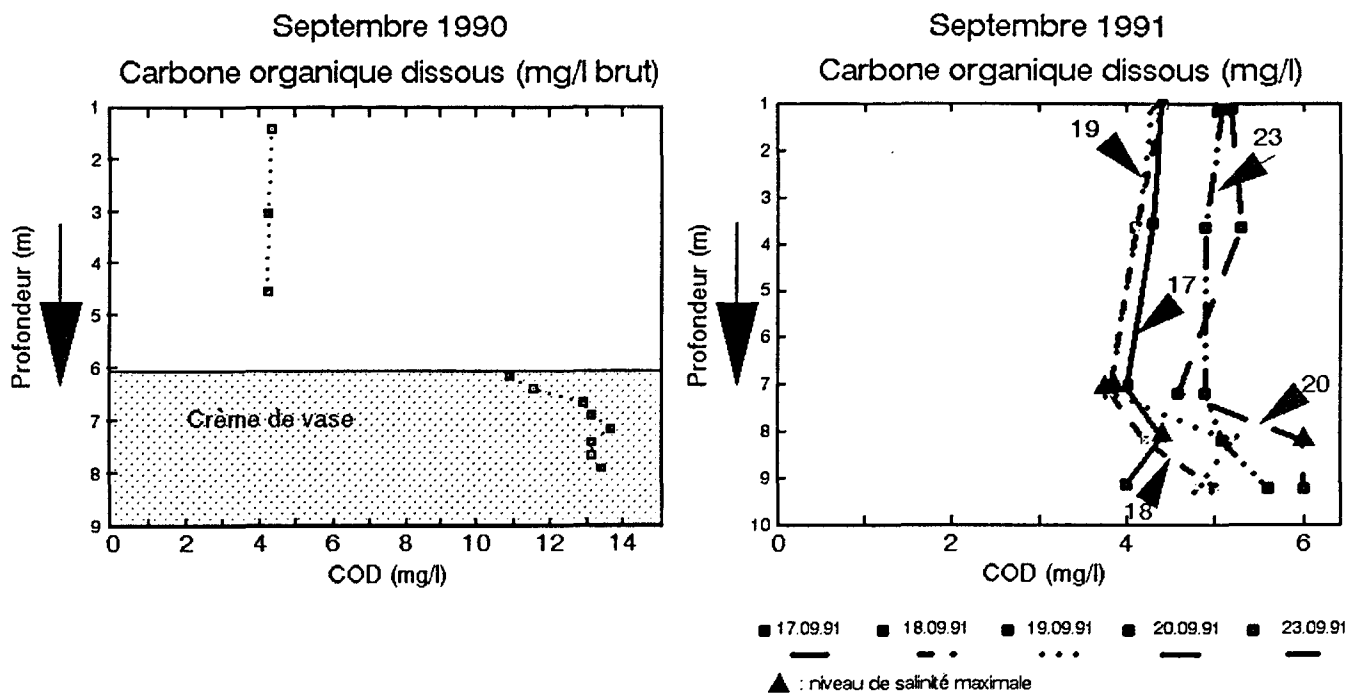


Figure 2

Profils verticaux du COD (en mg C.l⁻¹) mesurés dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, le 27 septembre 1990 et les 17, 18, 19, 20 et 23 septembre 1991.

Vertical profiles of dissolved organic carbon (DOC) measured (in mg C.l⁻¹) in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, in September 1990 and on 17, 18, 19, 20 and 23 September 1991.

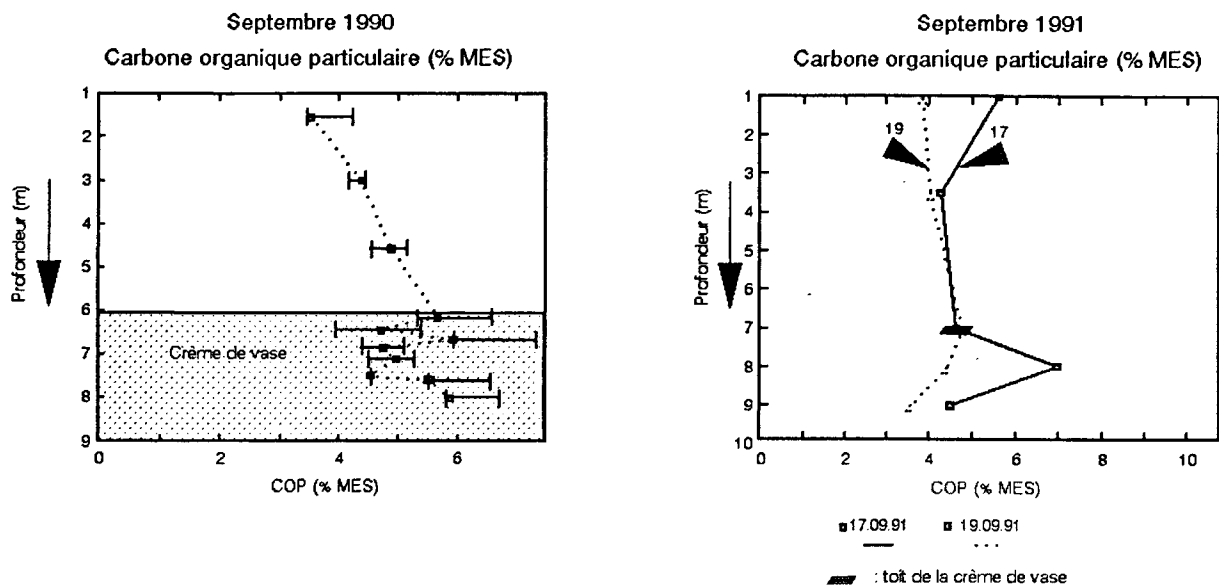


Figure 3

Profils verticaux du COP rapporté aux MES (en %) mesurés dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, le 27 septembre 1990 et les 17 et 19 septembre 1991.

Vertical profiles of particulate organic carbon (POC, in % of suspended matter) measured in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, in September 1990 and on 17 and 19 September 1991.

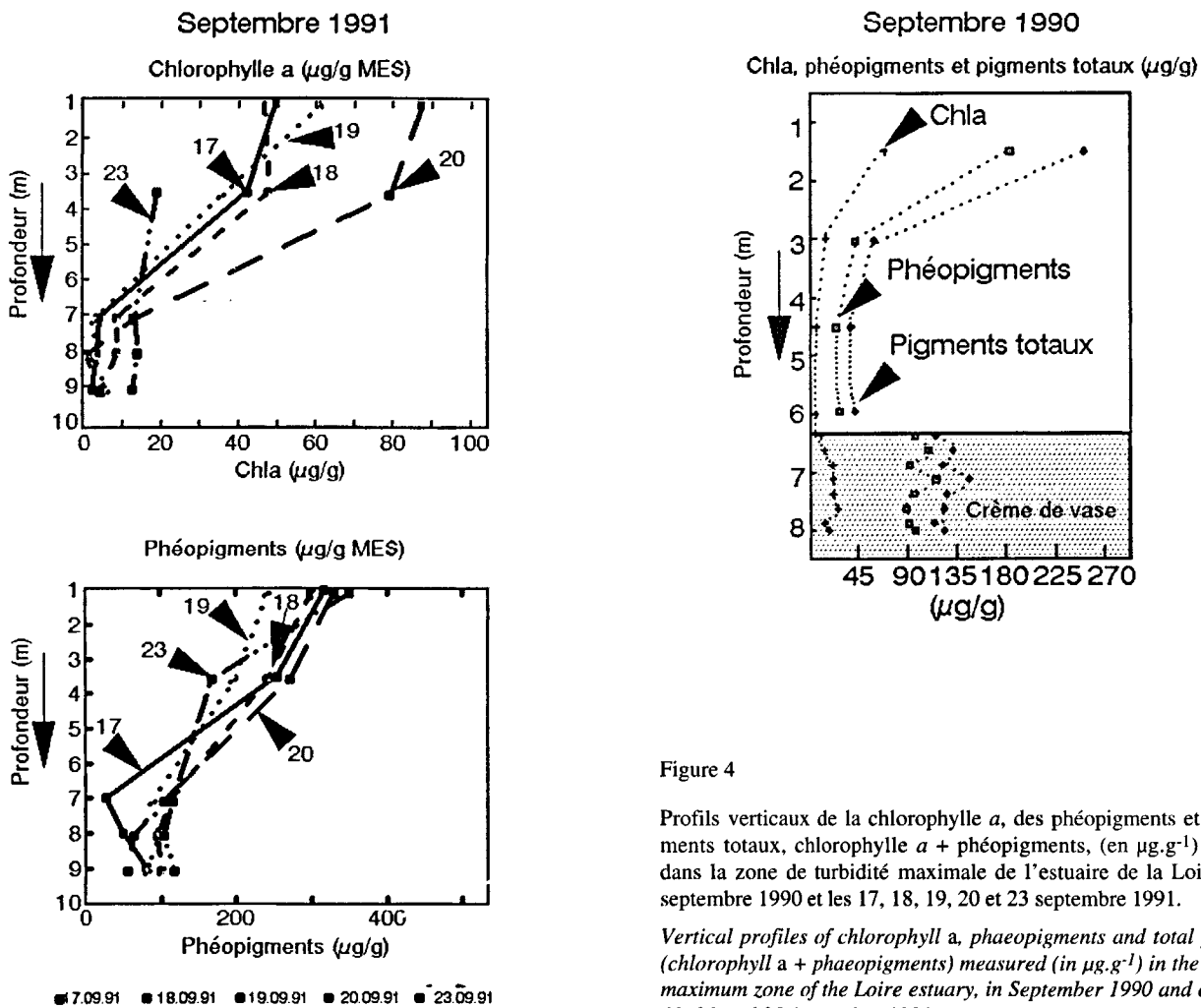


Figure 4

Profils verticaux de la chlorophylle a, des phéopigments et des pigments totaux, chlorophylle a + phéopigments, (en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) mesurés dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, le 27 septembre 1990 et les 17, 18, 19, 20 et 23 septembre 1991.

Vertical profiles of chlorophyll a, phaeopigments and total pigments (chlorophyll a + phaeopigments) measured (in $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, in September 1990 and on 17, 18, 19, 20 and 23 September 1991.

bone organique total (COT ou à l'azote organique total, NOT) nous renseigne sur la biodégradabilité potentielle de la matière organique en conditions aérobies, en supposant que les fractions carbonées (ou azotées) mesurées après 60 jours d'incubation sont très lentement biodégradables, voire réfractaires.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Paramètres physico-chimiques

Les valeurs des principaux paramètres physico-chimiques mesurés en septembre 1990 sur la verticale de la zone turbide sont présentées dans le tableau 3. Les valeurs des concentrations en oxygène dissous à saturation sont calculées à partir de la formule de Weiss (1970). Nous remarquons une certaine homogénéité en température et en salinité sur toute la hauteur d'eau. Par contre, le potentiel d'oxydo-réduction (Eh) diminue avec l'augmentation des MES. En septembre 1991, le suivi des teneurs en oxygène dissous au cours de la remise en suspension de la crème de vase précise la mise en place de conditions hypoxiques; les concentrations mesurées à 1 m de profondeur diminuent de 2,5 mg.l⁻¹, en morte-eau, à 1,3 mg.l⁻¹, en début de vive-eau, soit respectivement de 28 à 14 % des teneurs en oxygène à saturation (tableau 4). La crème de vase est, en cette période, toujours anoxique.

Zone fluviale (Ancenis)

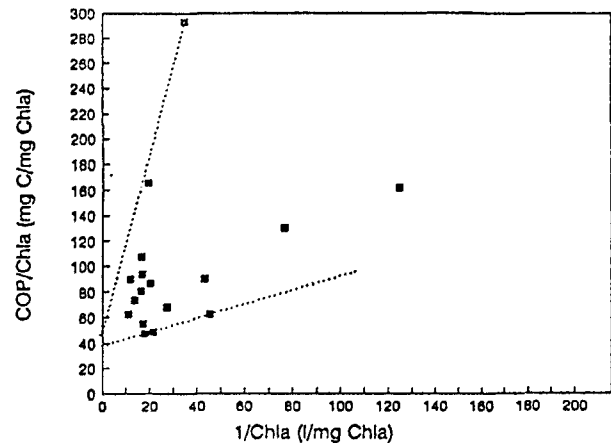


Figure 5

Rapport COP/Chlorophylle *a* (en mg C.mg⁻¹ Chl_a) en fonction de 1/Chlorophylle *a* (l.mg⁻¹ Chl_a), mesuré à la limite en amont de l'estuaire de la Loire, à Ancenis en 1988.

*Relationship between the POC/Chl_a ratio and 1/Chlorophyll *a* ratio measured in Ancenis, at the upstream limit of the Loire estuary, in 1988.*

Caractérisation de la matière organique

La matière organique est étudiée à partir des résultats des mesures de carbone organique dissous et particulaire, d'azote organique dissous et particulaire, des pigments chlorophylliens et des biomasses bactériennes.

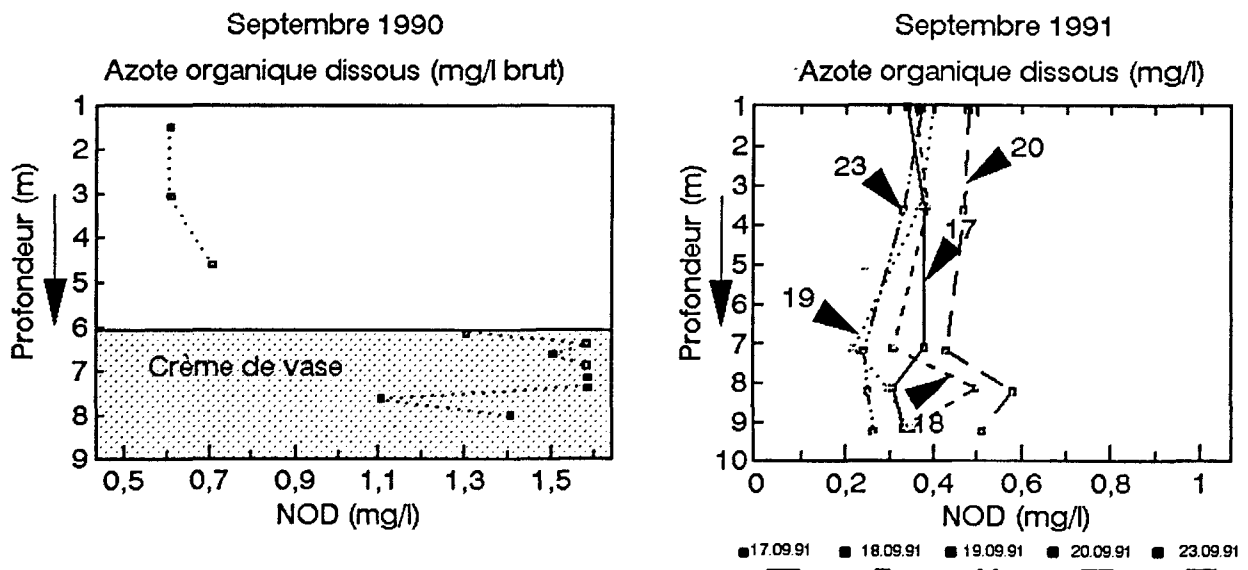


Figure 6

Profils verticaux de l'azote organique dissous (en mg N.l⁻¹) mesuré dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, le 27 septembre 1990 et en septembre 1991).

Vertical profiles of dissolved organic nitrogen (DON) measured (in mg N.l⁻¹) in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, in September, 1990 and in September 1991.

Tableau 5

Mesures des MES (matières en suspension) et des MVS (matières volatiles en suspension) et caractérisation de la matière organique dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, à partir de l'analyse de ses fractions carbonée et azotée et des pigments chlorophylliens. Prélèvements en étiage et par morte-eau, septembre 1990.

Measurements of the MES (suspended matter) and the MVS (volatile suspended matter) and characterization of the organic matter of the maximum turbidity zone of the Loire estuary from analysis of dissolved and particulate carbon and nitrogen and chlorophyll-derived pigments, in September 1990 (low river flow and neap tide).

	Bouchon vaseux					Crème de vase					
Prof. (m)	1,5	3,0	4,5	6,1	6,4	6,6	6,9	7,1	7,4	7,6	7,9
MES (g.l ⁻¹)	3,6	3,5	4,5	91,5	109,2	110,1	121,4	130,7	135,9	138,6	144,7
MVS (g.l ⁻¹)	0,4	0,4	0,5	8,1	8,2	8,7	10,0	10,6	11,4	11,4	11,8
(% MES)	11	12	11	9	8	8	8	7	8	8	8
COD (mg.l ⁻¹)	4,4	4,3	4,2	11,0	11,8	13,0	13,2	13,8	13,2	13,2	13,4
NOD (mg.l ⁻¹)	0,6	0,6	0,7	1,3	1,6	1,5	1,6	1,6	1,6	1,1	1,4
COP (mg.l ⁻¹)	122,4	150,5	220,5	5215,5	5132,4	6606,0	5827,2	6535,0	6115,5	7484,4	8537,3
(% MES)	3,4	4,3	4,9	5,7	4,7	6,0	4,8	5,0	4,5	5,4	5,9
NOP (mg.l ⁻¹)	18,0	14,0	18,0	549,0	436,8	440,4	607,0	392,1	407,7	693,0	1012,9
(% MES)	0,5	0,4	0,4	0,6	0,4	0,4	0,5	0,3	0,3	0,5	0,7
COT (mg.l ⁻¹)	126,8	154,8	224,7	5226,5	5144,2	6619,0	5840,4	6548,8	6128,7	7497,6	8550,7
NOT (mg.l ⁻¹)	18,6	14,6	18,7	550,3	438,4	441,9	608,6	393,7	409,3	694,1	1014,3
C/N dis	7,3	7,2	6,0	8,5	7,4	8,7	8,2	8,6	8,2	12,0	9,4
C/N part	7,2	9,7	12,4	9,8	10,4	16,3	9,7	15,6	15,0	10,8	8,4
C/N tot	6,9	10,6	12,0	9,5	11,7	15,0	9,6	16,6	15,0	10,8	8,4
Chl _a (µg.g ⁻¹)	63,8	7,6	5,9	13,1	13,4	9,7	13,2	15,3	9,8	11,6	9,4
Phéopig. (µg.g ⁻¹)	160,3	19,7	20,5	105,3	97,8	108,3	99,2	96,2	97,4	99,7	96,9
Pig. tot (µg.g ⁻¹)	224,1	-	-	118,4	111,2	118,0	112,4	111,5	107,2	111,3	106,3
Phéop.(%)/Pigm. tot	71,5	-	-	88,9	87,9	91,8	88,2	86,3	90,8	89,6	91,1
COP/Pigm. tot	152	-	-	481	422	508	427	448	420	485	555
COP phyto (mg.g ⁻¹)	2,5	0,3	0,2	0,5	0,5	0,4	0,5	0,6	0,4	0,5	0,4
COP phyto(%)/COP total	7,3	0,7	0,5	0,9	1,1	0,6	1,1	1,2	0,9	0,9	0,6
COP/Chl _a	0,5	5,7	8,3	4,3	3,5	6,2	3,6	3,3	4,6	4,6	6,3

Carbone organique dissous

Les concentrations en COD présentent une double évolution (Fig. 2):

- *sur la verticale*, les teneurs en COD ont tendance à augmenter avec la profondeur. En 1990, le COD présente des concentrations dans le bouchon vaseux de 4 à 5 mg C.l⁻¹, légèrement supérieures à la moyenne observée dans les fleuves tempérés, de 3 mg C.l⁻¹ (Meybeck, 1982). Par contre, il atteint entre 10 et 14 mg C.l⁻¹ dans l'eau intersti-

tielle de la crème de vase (Fig. 2). L'augmentation du COD avec la profondeur peut s'expliquer par une formation de matière organique dissoute au cours du dépôt de la crème de vase. Cette formation peut consister en produits de fermentation (acétate, lactate, éthanol, ...) ou en produits d'hydrolyse exoenzymatique (acides aminés ou peptides, oligosaccharides, ...). Mais en plus de ces produits, le COD peut également résulter des produits d'excrétion des biomasses planctoniques (Caron *et al.*, 1985) et bactériennes (Newell et Linley, 1984). En 1991, la différence de

Tableau 6.

Mesures des MES et des MVS et caractérisation de la matière organique dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire à partir de l'analyse de ses fractions carbonée et azotée et des pigments chlorophylliens (résultats moyennés dans la colonne d'eau et dans la crème de vase). Prélèvements en étiage du 17, 18, 19, 20 et 23 septembre 1991.

Measurements of the MES and the MVS and characterization of the organic matter of the maximum turbidity zone of the Loire estuary from analysis of dissolved and particulate carbon and nitrogen and chlorophyll-derived pigments, from 17 to 23 September 1991 (low river flow).

	17 - 09 - 1991		18 - 09 - 1991		19 - 09 - 1991		20 - 09 - 1991		23 - 09 - 1991	
	colonne d'eau	crème	colonne d'eau	crème	colonne d'eau	crème	colonne d'eau	crème	colonne d'eau	crème
MES (g.l ⁻¹)	0,4	96,4	0,6	104,3	0,6	109,0	0,4	88,3	1,2	43,5
MVS (g.l ⁻¹)	0,05	10,31	0,08	11,16	0,07	11,99	0,06	9,71	0,14	4,78
(% MES)	13,5	10,7	14,0	10,7	12,5	11,0	14,0	11,0	12,0	11,0
COD (mg.l ⁻¹)	4,3	4,4	4,2	4,3	4,1	5,0	5,2	5,6	5,0	5,2
NOD (mg.l ⁻¹)	0,4	0,3	0,4	0,4	0,4	0,3	0,5	0,5	0,3	0,3
COP (mg.l ⁻¹)	18,0	5109,2			24,0	4578,0				
(% MES)	4,5	5,3			4,0	4,2				
NOP (mg.l ⁻¹)	2,8	482,0			3,0	545,0				
(% MES)	0,7	0,5			0,5	0,5				
COT (mg.l ⁻¹)	22,3	5113,6			28,1	4583,0				
NOT (mg.l ⁻¹)	3,2	482,3			3,4	545,3				
C/N dissous	10,7	14,7	10,6	10,8	10,6	16,7	10,8	11,0	14,3	20,8
C/N part.	6,7	9,8			7,7	9,1				
C/N total	7,0	10,6			8,3	8,4				
Chl _a (μg.l ⁻¹)	21	454	26	685	30	391	35	467	32	569
Chl _a (μg.g ⁻¹)	47	5	43	7	46	4	86	5	27	13
Phéopigments (μg.l ⁻¹)	131	6666	148	10634	140	9861	124	5793	255	4869
Phéopigments (μg.g ⁻¹)	292	69	102	247	217	90	310	66	212	112
Pigments totaux (μg.g ⁻¹)	339	74	290	109	263	94	396	71	239	125
phéopigments (%)/pigm. tot.	39	94	85	94	83	96	78	93	89	89
COP (%)/pigments totaux	13	72			15	45				
COP phyto (μg.g ⁻¹)	1,8	0,1			1,9	0,1				
COP phyto (%)/COP total	4,0	0,3			4,9	0,3				
COP/Chl _a	0,9	10,6			0,9	10,5				

concentrations en COD entre la colonne d'eau et la crème de vase, est au minimum de 1 % (17 septembre) et au maximum, de 11 % (20 septembre).

• *dans le temps*, les concentrations en COD mesurées en différentes profondeurs augmentent avec le passage de la marée en vives eaux. Dans la colonne d'eau, elles augmentent, en valeur moyenne, de 16 % entre le premier et le dernier jour de mesures. Cette augmentation peut s'expliquer par un double processus, à commencer par une dilution progressive de la crème de vase au cours de son érosion mais également par un éventuel apport aval d'eau

marine. Or, les valeurs de salinité maximale ne coïncident pas nécessairement avec les valeurs maximales de COD; c'est le cas des résultats des 18, 20 et 23 septembre. L'augmentation des concentrations en COD entre les 17 et 23 septembre est de 21 % pour les prélèvements réalisés sous la surface libre et de 39 % pour ceux réalisés au fond de la crème de vase.

Carbone organique particulaire

Dans la zone de turbidité maximale, le COP, exprimé en pourcentage des teneurs en MES, est compris entre 3 et

Tableau 7.

Résultats des dénombrements bactériens et des biomasses bactériennes (en mg C.l⁻¹ et en % relativement au COP et au COT) mesurés par microscopie à épifluorescence dans le bouchon vaseux et la crème de vase de l'estuaire de la Loire, en septembre 1991.

Results of the enumeration of bacteria by epifluorescence microscopy (in mg C.l⁻¹ and in % of POC and TOC) counted in the water column and in the fluid mud of the Loire estuary, in September 1991.

Jour de prélèvement	Dénombrement (10 ⁹ bact.l ⁻¹)			Biomasse (mg C.l ⁻¹) totale	COT (mg C.l ⁻¹)	Cbact/COT (%)	Cbact/COP (%)
	sphér	bât	total				
17/09/1991							
colonne d'eau	143	25	168	4	22	18	22
crème de vase	118	150	268	38	5113	0,7	0,7
19/09/1991							
colonne d'eau	33	611	644	16	28	57	67
crème de vase	632	429	1061	150	4583	3	3
23/09/1991							
colonne d'eau	262	1851	2113	51			
crème de vase	506	632	1138	161			

6 % MES (Fig. 3). En comparant les valeurs moyennes sur chaque couche, colonne d'eau et crème de vase, les teneurs en COP dans la crème de vase ont tendance à être supérieures à celles de la colonne d'eau. Cet enrichissement peut être dû à une augmentation de la biomasse bactérienne. De nombreux auteurs ont constaté une relation étroite, entre les concentrations bactériennes et la charge particulaire du milieu (Van Es et Laane, 1982; Clarke et Joint, 1986). Les fortes concentrations en COP mesurées dans la crème de vase permettent de supposer qu'une partie de ce matériel peut être hydrolysé en environnement

anoxique, justifiant alors l'augmentation du COD dans cette même couche.

Pigments chlorophylliens : chlorophylle a et phéopigments

Les concentrations en **chlorophylle a**, exprimées relativement aux MES (en µg.g⁻¹), atteignent entre 10 et 15 µg.g⁻¹ dans la crème de vase. En revanche, dans la colonne d'eau, les concentrations sont nettement supérieures et leur gamme de valeurs est plus large. En septembre 1990, la chlorophylle a

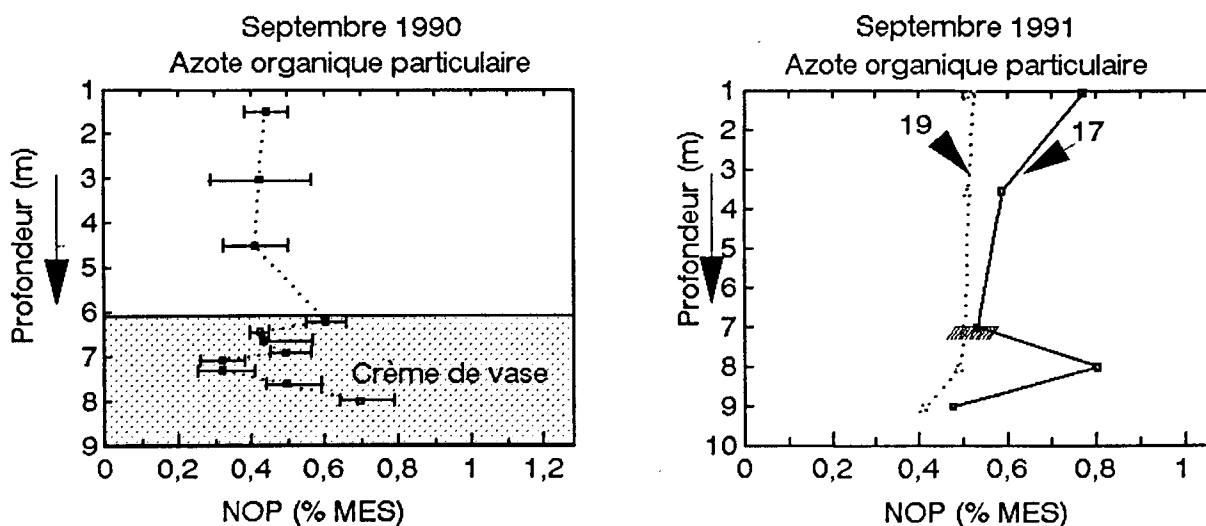


Figure 7

Profils verticaux des teneurs en azote organique particulaire (NOP, en % MES) dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, le 27 septembre 1990 et les 17 et 19 septembre 1991. Les barres d'erreur correspondent aux valeurs minimales et maximales mesurées sur les répliquats et (*) à la valeur moyenne.

Vertical profiles of particulate organic nitrogen (PON) measured (in % suspended matter) in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, in September, 1990 and on September 17 and 19, 1991. |---|: minimal and maximal values obtained on the different replicates of each sample; (*) : medium value.

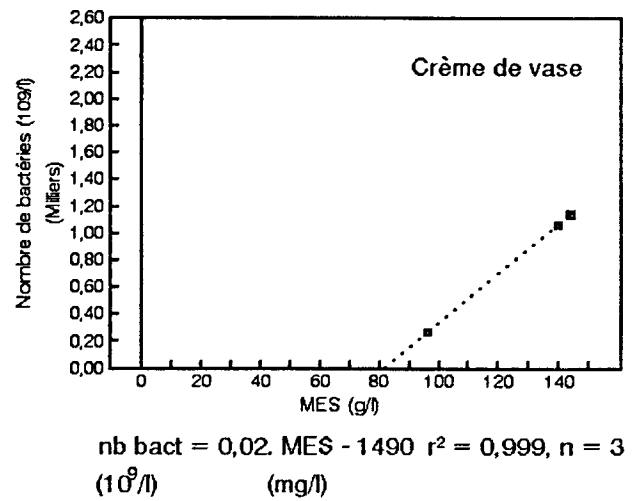
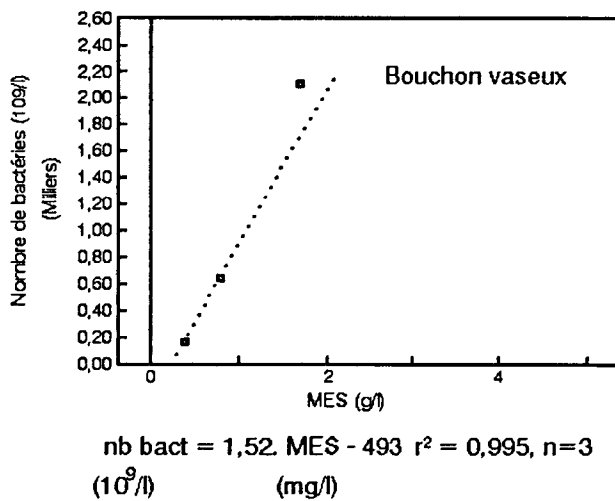


Figure 8

Relations entre le nombre de bactéries (10¹².l⁻¹) dénombrées et les MES (g.l⁻¹) dans la colonne d'eau et dans la crème de vase de l'estuaire de la Loire, les 17 et 19 septembre 1991.

Relationship between the bacteria number (in 10¹².l⁻¹) counted by epifluorescence and suspended matter (in g.l⁻¹) in the water column and the fluid mud of the Loire estuary, on 17 and 19 September 1991.

atteint 64 µg.g⁻¹; au cours du passage en vive-eau, soit entre les 17 et 20 septembre 1991, les teneurs augmentent puisqu'elles passent de 47 à 86 µg.g⁻¹ (Fig. 4).

Exprimées relativement aux MES, les teneurs en **phéopigments** sont en général plus faibles dans la crème de vase que dans la colonne d'eau. En moyenne sur les deux campagnes, elles atteignent 107 µg.g⁻¹ dans la crème de vase et 215 µg.g⁻¹ dans la colonne d'eau (Fig. 4). Le gradient vertical des phéopigments diminue avec la remise en suspension progressive des particules déposées sous forme de crème de vase. Leur diminution moyenne, entre la surface libre et le fond, est de 76 % le 17 septembre, contre 47 % le 23 septembre.

Mais l'incidence de la dilution de la crème de vase dans la colonne d'eau est difficile à estimer en raison des apports

Tableau 8.

Pourcentages de COP et NOP "biodégradables" obtenus sur des échantillons prélevés dans le bouchon vaseux et la crème de vase de l'estuaire de la Loire (campagne septembre 1991).

Biodegradability of the POC and PON (in % of POC and PON) measured in samples taken in the water column and in the fluid mud of the Loire estuary, September 1991.

Zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire	COP "biodégradable" (% COP)	NOP "biodégradable" (% NOP)
bouchon vaseux		
17.09.1991	11,4	49,9
19.09.1991	23,8	46,0
crème de vase		
17.09.1991	27,9	65,9
19.09.1991	4,3	58,6

continus de matériel par l'amont et l'aval qui peuvent perturber les bilans globaux.

Afin de caractériser les origines de la matière organique pénétrant dans le bouchon vaseux, la fraction de carbone organique d'origine phytoplanctonique contenue dans le COP total a été déterminée. Les phéopigments étant déjà des produits de dégradation, nous avons choisi d'estimer le COP phytoplanctonique à partir des concentrations en chlorophylle *a* et non des pigments totaux comme certains auteurs (Saliot *et al.*, 1984) l'avaient fait, malgré la grande variabilité du rapport COP/pigments totaux.

Part de carbone organique phytoplanctonique calculée à partir des mesures de chlorophylle a.

En répartissant le COP en deux fractions, l'une phytoplanctonique, représentative de matériel organique "frais", et l'autre détritique, la part (*b*) de carbone organique phytoplanctonique peut être estimée à partir de la chlorophylle *a*, en posant:

$$\text{COP} = \text{COP}_{\text{phytoplanctonique}} + \text{COP}_{\text{détritique}}$$

$$\text{COP} = b \cdot [\text{Chl}a] + \text{COP}_{\text{dét}}$$

$$\text{COP}/[\text{Chl}a] = \text{COP}_{\text{dét}}/[\text{Chl}a] + b$$

De manière à déterminer *b*, l'évolution du rapport COP/[Chl*a*] en fonction de 1/[Chl*a*] a été tracée à partir des données de COP et de chlorophylle *a* relevées au cours de l'année 1988 à Ancenis, c'est-à-dire à la limite amont de la pénétration de la marée dynamique de l'estuaire de la Loire (Maurice, 1993). Cette méthode a été proposée par Gosse et Khalanski (1982) sur la Loire. C'est ainsi que pour la zone fluviale de la Loire (Fig. 5), nous posons le rapport COP_{phytoplanctonique}/Chl*a* à une valeur de 40 (mg COP/mg Chl*a*) ce qui reste comparable aux valeurs obtenues en Oise de 30, en Seine ou sur le Lot (Capblancq, 1982) comprises entre 30 et 50.

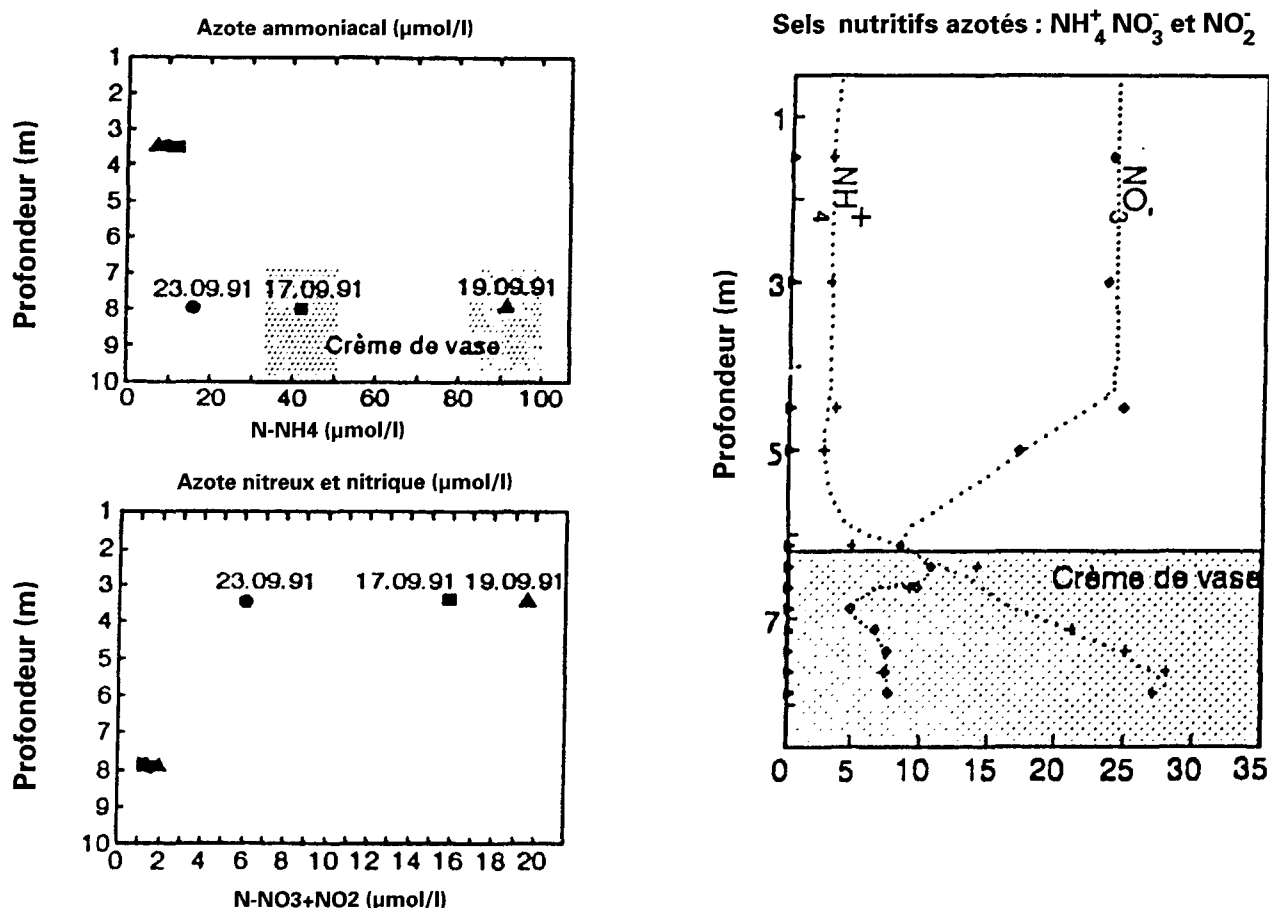


Figure 9

Profils verticaux de l'azote ammoniacal, nitrique et nitreux mesurés en septembre 1990 (en mg.l^{-1}) et en septembre 1991 (en $\mu\text{mol.l}^{-1}\text{N}$) dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire.

Vertical profiles of dissolved nitrogenous nutrients ammonia (NH_4^+), nitrate (NO_3^-) and nitrite (NO_2^-) measured in the turbidity maximum zone of the Loire estuary, in September, 1990 (in mg N.l^{-1}) and in September 1991 (in $\mu\text{mol.l}^{-1}\text{N}$).

Azote organique dissous

Le 27 septembre 1990, la concentration moyenne en NOD augmente de $0,6 \text{ mg.l}^{-1}$ dans la colonne d'eau à $1,4 \text{ mg.l}^{-1}$ dans l'eau interstitielle de la crème de vase (Fig. 6). Cette augmentation peut s'expliquer par des processus de fermentation et/ou d'hydrolyse du matériel organique particulaire mais également par des processus d'excrétion et de mortalité bactérienne et planctonique; l'importance des biomasses bactériennes dans la crème de vase sera à confirmer par les résultats de la seconde campagne. En effet, les populations bactériennes soumises soit à une mortalité par lyse, soit à une mortalité par broutage peuvent être à l'origine de la formation de produits organiques dissous. Certains auteurs (Andersson *et al.*, 1985; Nagata et Kirchman, 1991) ont montré que les flagellés bactériovores pouvaient rejeter, au cours de leur phase de croissance, 4 à 22 % de l'azote organique bactérien ingéré, sous forme d'acides aminés libres ou combinés.

Azote organique particulaire

Les teneurs en NOP sont comprises entre $0,3$ et $0,8 \%$ MES (Fig. 7) sans tendance significative entre la surface et le fond. Les valeurs maximales de NOP ($8 \mu\text{g.g}^{-1}$ NOP,

$\pm 10 \%$) et de salinité coïncident le 17 septembre 1991, ce qui conduit à supposer qu'une partie de ce matériel est apportée de l'aval par les eaux d'origine marine. Le 19 septembre 1991, les valeurs mesurées dans la crème de vase ont tendance à diminuer avec la profondeur (de 20 à 25 %).

Synthèse des résultats des mesures de carbone et d'azote organique

Le tableau 5 présente une synthèse des résultats des paramètres chimiques permettant de caractériser la matière organique de la zone de turbidité maximale, en septembre 1990. La matière organique est majoritairement présente sous forme particulaire puisque les rapports C/N de la matière organique totale et particulaire sont très proches. Ils augmentent de 7 dans la colonne d'eau à des valeurs comprises entre 9 et 15 dans la crème de vase. Cette tendance confirme l'état de dégradation de la matière organique, plus avancé dans cette dernière couche que dans l'eau. En mortes-eaux, la composition du COP évolue nettement entre la colonne d'eau et la crème de vase. Les pourcentages de COP phytoplanctonique par rapport au COP total passent de 7 % à 1,5 m de profondeur à 0,9 %,

en moyenne, dans la crème de vase; la part des phéopigments dans les pigments totaux augmente de 71,5 % dans la colonne d'eau à 92 % au maximum dans la crème de vase. Le rapport COP/pigments totaux de 152, mesuré dans la colonne d'eau est comparable à la valeur de 123 obtenue par Billen *et al.* (1986). Par contre, dans la crème de vase, ce rapport est compris entre 422 et 555 pour une moyenne de 468.

Les résultats obtenus au cours de la seconde campagne confirment les premiers. Les valeurs des paramètres présentés dans le tableau 6 sont indiquées sous la forme de moyennes dans la colonne d'eau et dans la crème de vase. Le rapport C/N (calculé à partir du COP et du NOP) est en moyenne sur les 17 et 19 septembre, de 7,2 dans la colonne d'eau et de 9,4 dans la crème de vase. Son augmentation avec les matières en suspension est significative; elle s'élève au minimum à 18 %, pourcentage supérieur à l'erreur induite par les mesures. Dans l'eau, la part des phéopigments dans les pigments totaux passe en moyenne de 39 à 83 % au cours de l'érosion de la crème de vase.

Biomasses bactériennes

Les bactéries observées au microscope, se présentent schématiquement sous deux formes différentes, sphériques ou en bâtonnets. Les volumes de ces bactéries peuvent alors être calculés en les traitant respectivement comme des sphères ou des cylindres de diamètre et de hauteur moyens. A partir des dénombrements et des volumes géométriques observés, un biovolume est calculé. Ce biovolume est converti en biomasse à partir du rapport exprimant le contenu moyen en carbone organique par unité de volume cellulaire. De nombreux auteurs ont cherché à estimer ce rapport en différents sites d'étude, en considérant une densité de matériel cellulaire de 1,1, une teneur en eau de 70 à 80 % et un contenu en carbone de la matière organique de 40 %. La valeur médiane de ces résultats est $1,2 \cdot 10^{-13}$ g C. μm^{-3} (Servais, 1987).

En ce qui concerne les dénombrements effectués dans la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, nous avons utilisé deux estimations différentes; l'une pour les échantillons prélevés dans la colonne d'eau et la seconde, pour ceux de la crème de vase. Nous avons en effet remarqué au cours du comptage des bactéries dans les échantillons prélevés en morte-eau, une nette différence de forme de ces microorganismes entre les deux couches. Le 17 septembre 1991, les bactéries de la colonne d'eau se trouvaient en majorité (85 %) sous une forme sphérique, alors que celles de la crème de vase se présentaient, à raison de 56 %, sous la forme de filaments plus ou moins longs. Les 19 et 23 septembre 1991, ce rapport n'était que de 5 % et de 12,5 % dans la colonne d'eau et de 40 % et 55 % dans la crème de vase. Nous avons pu également remarquer dans la crème de vase, une forte concentration de flagellés hétérotrophes bactériovores; certaines bactéries avaient d'ailleurs été ingérées par différentes espèces de protozoaires. Cette distinction s'est estompée pour les échantillons des derniers jours de prélèvements, c'est-à-dire au cours de l'érosion de la crème de vase. Il semble, à partir de ces six observations seulement, que les bactéries soient de plus grandes tailles lorsqu'elles sont soumises d'une part, à une forte prédation et d'autre part, à une forte

charge organique. Il apparaît, d'après les résultats de certains auteurs (Wright *et al.*, 1987; Clarke et Joint, 1986), que les bactéries associées aux particules sont de plus grandes tailles. Ainsi, pour le calcul de la biomasse des bactéries sphériques, nous avons choisi l'estimation de Wright *et al.* (1987) établie en milieu estuarien, et pour les bactéries de la crème de vase, la valeur proposée par Servais (1987) de 0,141 mg C. 10^{-9} bactéries. Les résultats des dénombrements et des biomasses bactériennes sont exposés dans le tableau 7.

Il existe, à notre connaissance, peu de travaux sur le dénombrement bactérien par microscopie à épifluorescence dans des milieux aussi fortement chargés en matériel organique particulaire. Nous pouvons constater que la concentration en bactéries est très importante tant dans la colonne d'eau que dans la crème de vase. Son ordre de grandeur est 100 fois (colonne d'eau) à 1 000 fois (crème de vase) supérieur aux résultats des dénombrements également effectués par microscopie à épifluorescence à partir d'échantillons prélevés en rivière, telles que la Meuse (Servais, 1987), la Seine (Servais *et al.*, 1990), ou l'estuaire de Humber (Goulder, 1976), où les concentrations en MES ne dépassent pas 0,5 g.l⁻¹. Cette différence peut s'expliquer par des erreurs de mesure induites par la très forte charge particulaire de la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, entraînant des comptages par excès. Il convient donc de relativiser les résultats de biomasses bactériennes à la richesse du milieu en carbone organique. Dans nos résultats (tableau 7), nous pouvons remarquer au cours de la remise en suspension de la crème de vase, un accroissement du carbone organique d'origine bactérienne contenu dans le carbone organique particulaire. Entre le 17 et le 19 septembre, cette part est multipliée par 4 dans la couche crème de vase et par 3 dans l'eau sus-jacente.

Malgré le nombre très faible de mesures, il est intéressant de remarquer que le nombre de bactéries (en 10^{12}) par litre apparaît bien corrélé aux teneurs en MES dans la colonne d'eau et dans la crème de vase (Fig. 8); les valeurs de MES correspondent aux mesures réalisées sur les échantillons prélevés aux profondeurs où ont été effectués les comptages bactériens, c'est-à-dire à -3,5 m et -9 m.

Biodégradabilité de la matière organique

La différence entre les concentrations en COP (ou NOP) mesurées en début et fin de respirométrie rapportée au carbone organique total (COT ou à l'azote organique total, NOT) peut nous renseigner sur la biodégradabilité de la matière organique contenue dans le bouchon vaseux et la crème de vase de l'estuaire de la Loire. Pour les échantillons prélevés dans le bouchon vaseux et la crème de vase de l'estuaire de la Loire (tableau 8), nous avons défini les fractions «biodégradables» du COP (ou du NOP) de la manière suivante :

$$\text{fraction COPbiodégradable} = \frac{[\text{COP}]_{t_0} - [\text{COP}]_{t_{60}}}{[\text{COP}]_{t_0}}$$

avec, $[\text{COP}]_{t_0}$: concentration en COP mesurée dans l'échantillon avant son incubation,

$[COP]_{t60}$: concentration en COP mesurée dans l'échantillon après 60 jours d'incubation.

Les résultats obtenus en septembre 1991 permettent de formuler trois remarques :

1. La biodégradabilité du COP dans la colonne d'eau tendrait à augmenter avec son enrichissement en populations bactériennes: de 11 à 24 % du COP.
2. La biodégradabilité du NOP dans l'eau reste à peu près constante sur les deux premiers jours de prélèvements et relativement élevée, en moyenne 48 % du NOP, ce qui laisserait supposer une dégradation préférentielle du NOP par rapport au COP. Cette hypothèse est à rapprocher de l'augmentation du rapport C/N observée dans les dépôts.
3. La biodégradabilité du carbone organique particulaire dans la crème de vase tendrait à diminuer avec le temps de séjour des particules dans cette couche: de 28 à 4 % du COP.

A titre de comparaison, les mesures de biodégradabilité du matériel organique menées par différents auteurs sont généralement relatives à des bioessais de temps d'incubation plus courts, de l'ordre d'une dizaine de jours. Sur des échantillons prélevés en Meuse, Servais (1987) a obtenu des parts de COP «biodégradable» comprises entre 24 et 28 % du COP. Le carbone et l'azote organique particulaire de la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire apparaissent donc constitués de matériel plus réfractaire que celui prélevé en rivière, probablement moins riche en composés organiques lentement biodégradables.

Sels nutritifs azotés

En septembre 1990, les profils verticaux de l'azote minéral dissous montrent nettement (Fig. 9) qu'entre la colonne d'eau et la crème de vase, les teneurs en azote nitrique diminuent (de 25 à 5 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ N- NO_3) avec celles de l'oxygène dissous, tandis que les concentrations en azote ammoniacal augmentent nettement (de 3 à 28 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ N- NH_4). Ces profils ont été confirmés par les mesures de la seconde campagne (Fig. 9).

De ces résultats découlent deux hypothèses majeures sur les processus biochimiques en cours dans la crème de vase:

1. Lorsque les teneurs en oxygène dissous rapportées à leurs valeurs à saturation deviennent inférieures à 2 %, ce qui est le cas dès les premiers centimètres de la crème de vase, en étiage estival et en morte-eau, les nitrates sont utilisés comme oxydants. L'hypothèse de dénitrification a été confirmée par des mesures d'azote gazeux réalisées en mars 1991 dans des échantillons prélevés dans la crème de vase.
2. L'eau interstitielle de la crème de vase contient jusqu'à 9 fois plus d'azote ammoniacal que la colonne d'eau. On peut donc supposer qu'une certaine quantité d'ammonium est vraisemblablement formée dans la crème de vase. Deux sources sont envisageables:

– D'une part, la crème de vase peut être le siège d'une **ammonification** importante, puisqu'elle ne paraît pas limitée par l'azote organique dissous, dont les teneurs dans

les eaux interstitielles de ces dépôts atteignent en moyenne 1,4 mg.l^{-1} NOD. On peut supposer une baisse de rendement bactérien en anaérobiose; les cellules bactériennes rejetteraient alors plus d'ammonium pour produire une certaine quantité de biomasse, et ce, en consommant plus d'azote organique. L'hypothèse d'excrétion des populations bactériennes paraît justifiée par l'augmentation de l'activité organotrophe observée dans cette zone par Billen *et al.* (1986). En effet, les bactéries ont longtemps été considérées comme principales responsables de la régénération de sels nutritifs en milieu aquatique. Les expériences réalisées par Van Wambeke et Bianchi (1986) sur des systèmes expérimentaux (eau de mer enrichie en acides aminés) ont montré que la reminéralisation de l'azote organique s'accélère lors des phases de brouillage des bactéries par les microflagellés hétérotrophes. Quantitativement, dans la crème de vase de l'estuaire de la Loire, la production d'ammonium peut être estimée à partir du temps de dépôt de la crème de vase et de sa concentration moyenne en MES (Maurice, 1993). Pour un dépôt maximal de 3 jours (intervalle de temps entre la fin de la dernière vive-eau et le jour du prélèvement) et une concentration moyenne en MES de 123 g.l^{-1} , le taux d'ammonification moyen est de 3 $\text{nmol N-NH}_4.\text{g}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Mais le processus de diffusion entre la crème de vase et la colonne d'eau sus-jacente, pris implicitement en compte dans le calcul, tend à minorer cette estimation. Entre les 17 et 19 septembre 1991, la concentration moyenne dans la crème de vase augmente de 43 à 92 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ N- NH_4 . Avec une concentration moyenne de 103 g.l^{-1} MES, le taux d'ammonification s'élève alors à 10 $\text{nmol N-NH}_4.\text{g}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Si en première approximation, d'après les résultats du modèle hydrosédimentaire et d'oxygène dissous développé dans l'estuaire de la Loire (Thouvenin *et al.*, 1992), le tonnage de la crème de vase est posé égal à 482 000 tonnes en mortes-eaux, le taux de production d'ammonium dans la crème de vase est alors de 1,6 tonnes N- $\text{NH}_4.\text{jour}^{-1}$.

– D'autre part, cette richesse en ammonium peut également s'expliquer par une **réduction** assimilatrice ou dissimilatrice **des nitrates** et aboutit à la production d'ammonium: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+$ (dans le cas du processus d'**ammonification**) et à la production de N_2 (dans le cas du processus de **dénitrification**). Les conditions d'ammonification et de dénitrification sont sensiblement les mêmes mais ces deux processus peuvent être compétitifs en anaérobiose, en fonction de la richesse du milieu en substrat organique. L'ammonification devient prédominante dans les milieux riches en matière organique. Les nitrates apparaissent largement utilisés comme oxydants dans la couche de dépôts puisque leurs concentrations diminuent, sur cinq mètres de profondeur, de 93 % le 17 septembre et de 91 % le 19 septembre 1991.

La crème de vase constitue donc une source non négligeable d'**azote ammoniacal** par rapport aux apports amont, en débit d'étiage, d'environ 1,9 tonne N- $\text{NH}_4.\text{jour}^{-1}$ (Maurice, 1993), ou aux rejets d'origine anthropique, en moyenne de 0,4 tonnes N- $\text{NH}_4.\text{jour}^{-1}$ (Maurice, 1993). Cependant, l'augmentation d'ammonium comprend en plus de sa formation par ammonification, le processus de dilution par une masse d'eau apportée de l'aval; cette eau peut être enrichie en ammonium par les rejets de la Centra-

le d'engrais Hydro-Azote ou par l'usine de la Grande Paroisse (à Montoir, situé à 5 km de l'embouchure). En revanche, dans la crème de vase, les teneurs en ammonium diminuent de 92 à 16 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ N-NH₄ entre les 19 et 23 septembre, en raison de l'amorce de la dilution de la crème de vase dans la colonne d'eau. Cette forme azotée représentée en moyenne, dans la crème de vase, 95 % de l'azote minéral total.

CONCLUSION

Ainsi, pour la première fois, des mesures ont pu être réalisées sur toute la profondeur de la colonne d'eau et de la crème de vase en deux points de la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire, à 3 et 10 km en aval de la commune de Nantes; les prélèvements ont été réalisés dans des conditions optimales d'apparition de l'anoxie, à savoir par débit d'étiage estival et par marée de vives-eaux. Les résultats obtenus au cours de la première campagne ont permis de mettre en évidence certains processus biogéochimiques en cours dans la crème de vase et d'avancer des hypothèses quant au rôle de cette couche dans la demande en oxygène dissous du bouchon vaseux. Ces dernières ont été confirmées par les résultats de la seconde campagne. En effet, au cours de son dépôt, la crème de vase s'enrichit en substances organiques dissoutes à un taux moyen de 3 g COD.m⁻³.jour⁻¹ (Maurice, 1993) et en populations bactériennes

dont l'activité s'exerce en anaérobiose. Au cours d'une marée de vives-eaux, le processus d'érosion de la crème de vase entraîne dans la colonne d'eau un enrichissement en matière organique biodégradable détritrique ou vivante, et dans laquelle les bactéries jouent un rôle prépondérant dans la demande en oxygène dissous du bouchon vaseux. Cette richesse induit dans la colonne d'eau une augmentation de l'activité organotrophe (Maurice, 1993), si les conditions en oxygène dissous ne sont pas limitantes, et favorise ainsi la mise en place de conditions hypoxiques pouvant conduire à l'anoxie dans le bouchon vaseux.

Remerciements

Ces recherches ont été menées au sein d'IFREMER sous la direction scientifique de L.A. Romana (Centre de La Seyne-Sur-Mer) en collaboration avec des chercheurs des centres de Brest et de Nantes (France); le financement a été assuré par l'Association pour la Protection de l'Environnement de l'Estuaire de la Loire (APEEL). Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé à cette étude, en particulier le personnel du Port Autonome de Nantes-Saint Nazaire pour sa participation aux campagnes, et du Laboratoire de Microbiologie Marine de Luminy (M. Bianchi, CNRS - UPR 223, Marseille) pour son accueil et sa collaboration.

RÉFÉRENCES

- Allen G.P. (1973). Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. *Mém. Inst. Géol. Bassin Aquitaine*, 5, 314 p.
- Andersson A., C. Lee, F. Azam et A. Hagström (1985). Release of amino acids and inorganic nutrients by heterotrophic marine flagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23, 99-106.
- Billen G., G. Cauwet, S. Dessery, M. Meybeck et M. Somville (1986). Origines et comportements du carbone organique dans l'estuaire de la Loire. *Rap. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 186, 375-391.
- Capblancq J. (1982). Variations journalières de la production du phytoplancton en rivière; modélisation d'un bief du Lot. *Annls. Limnol.*, 18: 101-132.
- Caron D.A., J.C. Goldman, O.K. Andersen et M.R. Dennett (1985). Nutrient cycling in a microflagellate food chain: 2. Population dynamics and carbon cycling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24, 243-254.
- Clarke K.R. et I.R. Joint (1986). Methodology for estimating numbers of free-living and attached bacteria in estuarine water. *Appl. environ. Microbiol.*, 51, 1110-1120.
- CSEEL (1984). Rapport final du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire. *Rapport CNEXO/CNRS*, n°55.
- Glangeaud L. (1938). Transport et sédimentation dans l'estuaire et à l'embouchure de la Gironde. *Bull. Soc. Géol. de Fr.*, 5ème série, 8, 599-631.
- Gosse P. et M. Khalanski (1982). La biomasse phytoplanctonique en Loire et son influence sur la DBO5. *Rapport EDF*, HE 31/82/59.
- Goulder R. (1976). Relationships between suspended solids and standing crops and activities of bacteria in an estuary during a neap-spring-neap tidal cycle. *Oecologia* (Berl.), 24:83-90.
- Koroleff F. (1969). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Hydr. Comm.*, ICES, C.M. 1969/C, 9.
- Lorenzen C.J. (1967). Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 6, 343-346.
- Maurice L. (1993). Modélisation du cycle de dégradation bactérienne de la matière organique. Application à la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire. *Thèse de 3ème cycle*. Institut National Polytechnique de Toulouse, 225 p.
- Meybeck M. (1982). Carbon, nitrogen and phosphorus transport by world rivers. *Am. J. Sci.*, 282: 401-450.
- Meybeck M., G. Cauwet, S. Dessery, M. Somville, D. Gouleau et G. Billen (1988). Nutrients (organic C, P, N, Si) in the eutrophic river Loire (France) and its estuary. *Estuar., Coast. Shelf Sci.*, 27, 595-624.
- Morris A.W., D.H. Loring, A.J. Bale, R.J.M. Howland, R.F.C. Mantoura et E.M.S. Woodward (1982). Particles dynamics, particulate carbon and the oxygen minimum in an estuary. *Oceanol. Acta*, 5 (3).
- Nagata T. et D.L. Kirchman (1991). Release of dissolved free and combined amino acids by bacterivorous marine flagellates. *Limnol. Oceanogr.*, 36 (3), 433-443.
- Newell R.C. et E.A.S. Linley (1984). Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton: estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16, 105-119.

Relexans J.C., M. Meybeck, G Billen., M. Brugeaille, H. Etcheber et M. Somville (1988). Algal and microbial processes involved in particulate organic matter dynamics in the Loire estuary. *Estuar., Coast. Shelf Sci.*, **27**, 625-644.

Romaña L.A. et B. Thouvenin (1987). Faisabilité d'un modèle mathématique d'oxygène dissous dans l'estuaire de la Loire, *Rapport interne Ifremer, DERO/EL 87.07*, 85 p.

Salot A. et le Groupe de Géochimie Organique du GRECO I.C.O. (1984). Biogéochimie de la matière organique en milieu estuarien: stratégies d'échantillonnage et de recherche élaborées en Loire (France), *Oceanol. Acta.*, **7** (2), 191-207.

Servais P. (1987). Etude de la dégradation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes dans une rivière. Développement d'une démarche méthodologique et application à la Meuse belge. *Thèse de 3ème cycle*, Université Libre de Bruxelles, 271 p.

Servais P., J. Garnier, G. Billen et A. Barillier (1990). Dégradation de la matière organique et dynamique des bactéries hétérotrophes. *Rapport technique PIREN-Seine, I/90/01*.

Strickland J.D.H. et T.R. Parsons (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **167**, 311 p.

Thouvenin B., L.A. Romaña et P. Le Hir (1992). Modélisation mathématique de l'oxygène dissous dans l'estuaire de la Loire, *Rapport interne Ifremer, DEL/CCM/92.01*.

Van Es F.B. et W.P.M. Laane (1982). The utility of organic matter in the Ems Dollard estuary. *Neth. J. Sea Res.*, **1**, 101-118.

Van Wambeke F. et M. Bianchi (1986). Transfert et minéralisation de la matière organique azotée à travers les deux premiers échelons de la micro communauté hétérotrophe. Deuxième Colloque International de Bactériologie Marine, CNRS, Brest, Oct. 1984, Ifremer, *Actes de colloques*, **3**, 385-391.

Weiss R.F. (1970). The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and sea water. *Deep-Sea Res.*, **17**, 721-735.

Wood E.D., F.A.J. Armstrong et F.A. Richards (1967). Determination of nitrate in sea water by cadmium copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **47**, 23-31.

Wright R.T., R.B. Coffin, et M.E. Lebo (1987). Dynamics of planktonic bacteria and heterotrophic microflagellates in the Parker Estuary, northern Massachusetts. *Cont. Shelf Res.*, Vol. 7, **11/12**, 1383-1397.

Yoon W.B. et R.A. Rosson (1990). Improved method of enumeration of attached bacteria for study of fluctuation in the abundance of attached and free living bacteria in response to diel variation in seawater turbidity. *Appl. environ. Microbiol.*, Vol. 56, **3**, 595-600.
