

La dénitrification liée aux biodermes périphytiques du lit de la Garonne (France). Influences de la lumière et de la teneur en oxygène de l'eau

M. Benmoussa¹
A. Dauta¹
L. Labroue¹

Mots clés : périphyton, dénitrification, photosynthèse, oxygène, eaux courantes, Garonne.

Une série d'expérimentations a été réalisée afin de mesurer l'activité dénitrifiante liée aux biodermes périphytiques se développant sur le lit de la Garonne. Cette activité et la production au sein des biodermes ont été mesurées *in vitro* dans des chambres photo-respiratoires.

La dénitrification a été évaluée par l'accumulation de protoxyde d'azote (N_2O) après l'inhibition de sa réduction par l'acétylène. Le N_2O produit a été mesuré sur un chromatographe en phase gazeuse à détecteur à capture d'électrons.

L'état du bioderme est caractérisé par les paramètres de biomasse, de pigments chlorophylliens et d'activité photosynthétique et respiratoire. La production de N_2O liée aux biodermes est immédiate et linéaire. En présence de l'acétylène et à l'obscurité, le taux horaire moyen de dénitrification atteint des valeurs de $423 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ dans les chambres anaérobies contre $203 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ dans les chambres aérées ($7 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$). L'activité dénitrifiante est inhibée à 99 % à la lumière et, en présence de l'acétylène, son taux ne dépasse guère $1 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$.

Les taux mesurés dans nos chambres photo-respiratoires, dans les conditions de température et d'éléments nutritifs proches de celles du fleuve, sont très élevés par rapport aux valeurs citées dans la littérature. Ils témoignent de l'importante contribution qu'apportent les biodermes au processus de dénitrification et, par conséquent, à la réduction de la charge en nitrates de l'eau de la Garonne.

Denitrification associated with periphytic biofilms in the Garonne river (France). Variations related to light and water oxygen

Keywords : periphyton, denitrification, photosynthesis, oxygen, running water, Garonne river.

Experiments were made to measure denitrification associated with periphytic biofilms growing on the streambed pebbles in a site of the river Garonne. Denitrification activity and oxygen production were measured in experimental chambers. Denitrification rate was determined from N_2O accumulation in C_2H_2 incubated water and pebble samples. Gas samples were analyzed for N_2O on a chromatograph equipped with electron capture detector. Biofilm biomass, chlorophyll, photosynthetic activity and respiration rate were measured in each experiment.

N_2O production on streambed pebbles was immediate and linear in dark chamber C_2H_2 incubated. Denitrification rate was $423 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ in anaerobic chambers versus $203 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ in aerobic chambers ($7 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$). Denitrification activity was inhibited (about 99 %) in light and did not exceed $1 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ in C_2H_2 conditions.

Denitrification rates measured in the chambers at *in situ* temperature and nutrient conditions were very high compared with values in the literature values. These rates suggest that denitrification due to biofilm of streambed pebbles is important and contributes to the removal of NO_3^- from the Garonne water.

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, ERS 103, Université Paul-Sabatier, 118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex.

1. Introduction

Les communautés périphtiques constituent un microcosme fonctionnel qui inclut des processus auto- et hétérotrophes : production primaire, décomposition, recyclage d'éléments nutritifs, etc. (Lock 1981, Wetzel 1983).

Ces communautés qui vivent fixées sur des substrats immergés naturels ou artificiels (Weitzel 1979) jouent le rôle d'interface entre le substrat et l'eau environnante et peuvent, de ce fait, influencer notablement sur les cycles biogéochimiques et, notamment, sur les transformations de l'azote au sein de ces écosystèmes.

Les transformations de l'azote au sein du bioderme périphtique, impliquent de nombreux processus biologiques (Fig. 1). Parmi ces processus, la dénitrification joue un rôle très important dans la réduction de la charge en azote. Elle constitue le seul processus capable d'éliminer l'azote combiné produit par le bioderme ou contenu dans la masse d'eau vers l'atmosphère. La dénitrification associée aux biodermes périphtiques a été pendant longtemps ignorée. Cette activité dans les cours d'eau était souvent attribuée aux sédiments et évaluée essentiellement d'après les calculs des bilans de matière (Kaushik et al. 1981, Hill et al. 1981). Cependant, la mise au point de la technique du blocage à l'acétylène (Balderston et al. 1976, Yoshinari et al. 1977) a permis de faire des mesures directes. Ainsi, la dénitrification a pu être mesurée dans les sédiments des cours d'eau (Swank et al. 1982, Cooper et al. 1984, Christensen et al. 1990, Nielsen et al. 1990 a, Torre et al., 1992) et dans les biodermes périphtiques (Triska et al. 1981, Ventullo et al. 1982, Duff et al. 1984 a, b, Sørensen et al. 1988, Resbech et al. 1989, Nielsen et al. 1990 b). Tous ces auteurs s'accordent sur l'importance de ce processus dans les cours d'eau, quel que soit le substrat.

Le nombre des études réalisées sur le rôle du périphton dans le processus de la dénitrification et sur les mécanismes de cette activité reste encore limité. De nombreuses investigations sont encore nécessaires afin d'avoir plus d'informations sur les variations temporelles et spatiales de ce phénomène et sur leurs modalités. Notre étude s'inscrit dans ce cadre : elle a pour objectif principal la mise en évidence de l'activité dénitrifiante au sein des biodermes

périphtiques provenant de la Garonne, de quantifier cette activité et de comparer son importance par rapport aux études déjà réalisées dans ce domaine.

2. Matériel et méthodes

2.1. Station d'étude

Cette étude a été conduite sur le site de Saint-Nicolas de la Balerm. En aval de sa confluence avec le Tarn et en amont de la ville d'Agen, la Garonne présente à ce niveau un élargissement du lit et un courant relativement lent. Le fond du lit est recouvert essentiellement de galets qui, lors des périodes d'étiage, constituent un terrain favorable au développement des communautés périphtiques.

Situé à une centaine de kilomètres en aval de la ville de Toulouse, ce secteur de la Garonne supporte une importante charge en nutriments (Tableau 1) et en matière organique.

2.2. Matériel utilisé

Quatre chambres photo-respiratoires (Fig. 2) ont été réalisées avec du Plexiglas pour mesurer *in vitro* et avec le minimum de perturbation la production et l'activité dénitrifiante associée aux biodermes périphtiques. La conception de ces chambres est inspirée du modèle de Duff et al. (1984 b), avec quelques modifications. Les dimensions des chambres d'incubation sont de 0,15 * 0,1 * 0,1 m pour un volume total de 1,5 l. Ces chambres d'incubations sont montées dans des chambres de conditionnement. Ces dernières sont reliées à un cryostat qui régule en permanence la température de l'eau.

Les chambres d'incubation sont équipées de deux tubes avec robinet permettant l'injection de l'acétylène et le prélèvement d'eau, d'une ouverture ajustée à la dimension des sondes polarographiques pour les mesures des concentrations d'oxygène. Des bouchons à jupe rabattable sont montés sur les couvercles de ces chambres et permettent d'accéder directement à la phase gazeuse lors des mesures de dénitrification. La circulation de l'eau dans les chambres est assurée par les agitateurs magnétiques.

2.3. Techniques analytiques

Des galets colonisés sont prélevés et ramenés au laboratoire dans un container obscur et rempli d'eau du fleuve.

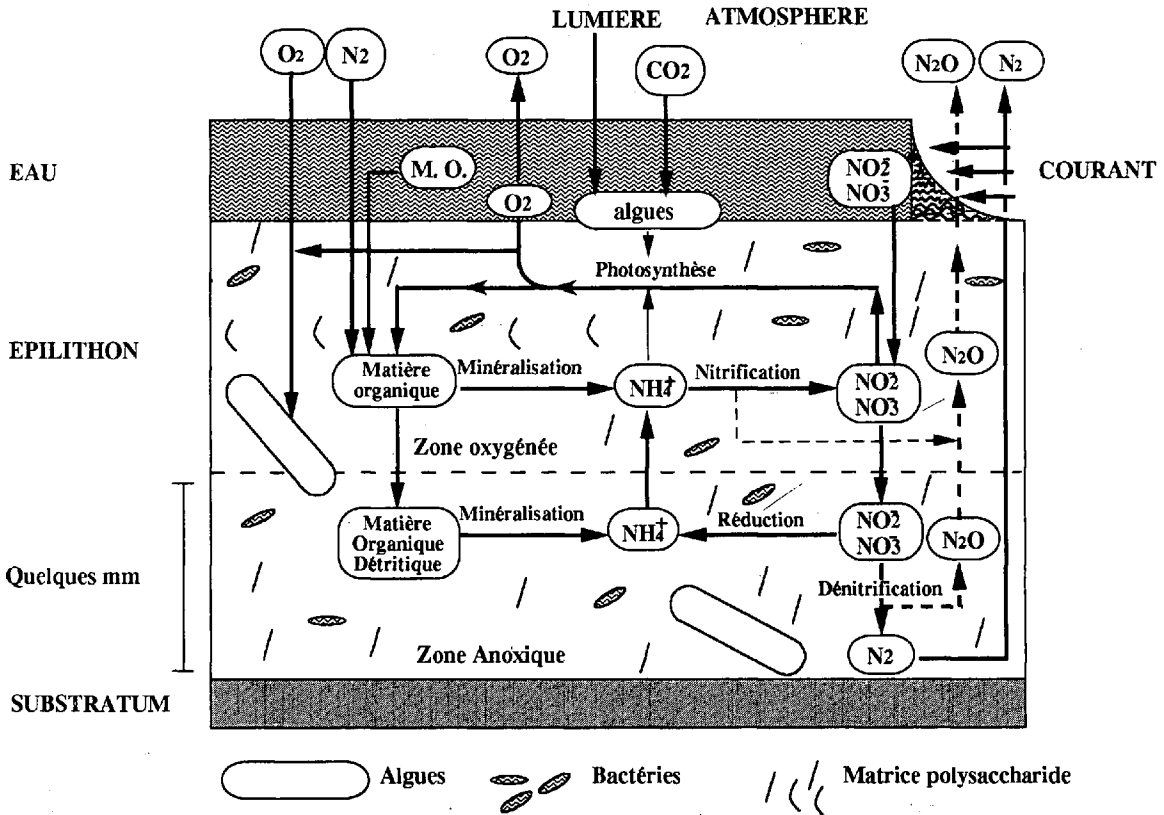


Fig. 1. Transformations biologiques de l'azote au sein des biodermes périphytiques.

Fig. 1. Biological transformations of nitrogen within the periphytic biofilm.

Tableau 1. Caractéristiques physico-chimiques, pigments chlorophylliens, M.E.S. et M.V.S. de l'eau de la Garonne (Saint-Nicolas de la Balerne. Septembre 1993).

Table 1. Physico-chemical characteristics, chlorophyll, M.E.S. and M.S.V. of the Garonne water (Saint-Nicolas de la Balerne. September 1993).

Température (°C)	Oxygène dissous (mg/dm ²)	pH	Conductivité électrique (μs/cm)	Alcalinité (mg CaCO ₃ /l)	Dureté calcaïque (mg/l)	Silice (mg/l)	Ammoniaque (μg/l N)
20.3	7.7	7.8	362	121.9	121	2.3	76
Nitrites (μg/l N)	Nitrates (μg/l N)	P-total (μg/l)	P-PO ₄ (μg/l P)	Chlorophylle-a (μg/l)	Phaeopigments (μg/l)	M.E.S. (mg/l)	(M.V.S.) (mg/l)
60	2720	150	93	8.5	8.5	22.4	20.6

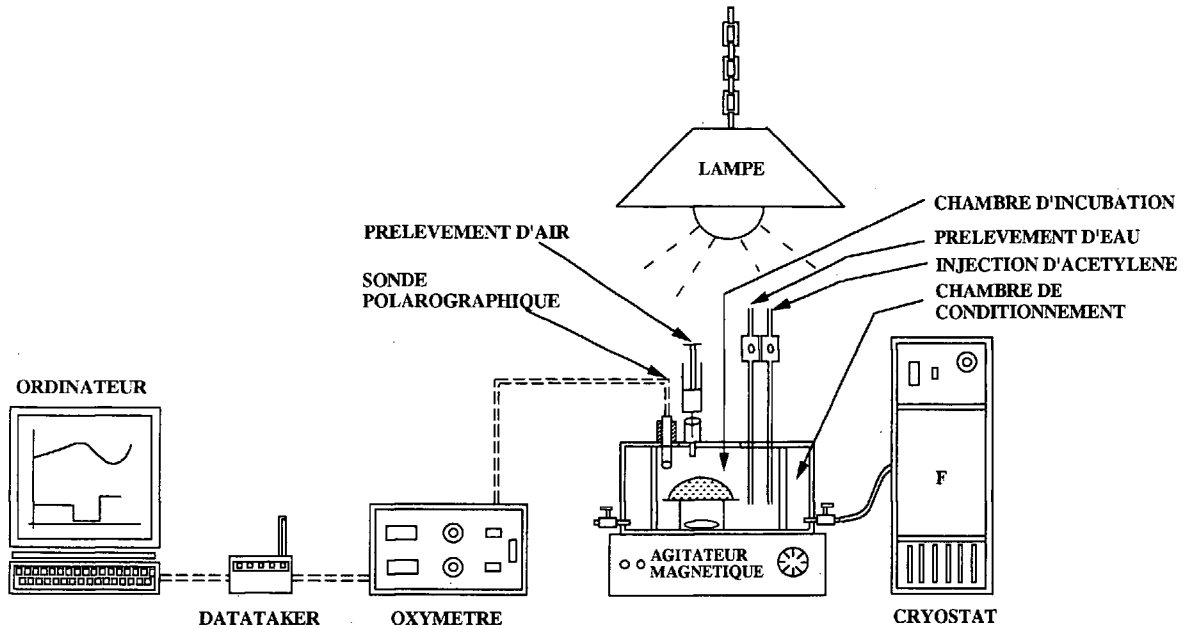


Fig. 2. Représentation schématique du dispositif utilisé pour mesurer les activités photosynthétique, respiratoire et dénitrifiante liées aux biodermes périphytiques.

Fig. 2. Schematic representation of the device used to measure the oxygen production and denitrification within the periphytic biofilm.

- *Mesure de la photosynthèse et de la respiration :*

Le galet colonisé est monté sur un support puis introduit dans la chambre photo-respiratoire remplie d'eau de milieu et fermée hermétiquement. Les variations d'oxygène sont mesurées à l'aide de deux sondes polarographiques (Y.S.I. modèle 5531) reliées à un oxymètre (Y.S.I. 5300). Chaque canal de l'oxymètre est relié à un système d'acquisition de données (DATATAKER).

Pour les mesures de photosynthèse, une lampe Phyto-Claude (400 W), placée au-dessus de la chambre, assure un éclairage de $850 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Le taux de photosynthèse spécifique et le taux de respiration sont calculés d'après les différences de consommation et de production d'oxygène durant les phases obscures et lumineuses.

- *Mesure de l'activité dénitrifiante :* La dénitrification est mesurée par accumulation de protoxyde d'azote (N_2O) après inhibition à l'acétylène.

Des galets colonisés sont mis en place dans les chambres photo-respiratoires, celles-ci sont remplies aux trois-quarts avec de l'eau du milieu puis fermées

hermétiquement. Un espace de 500 ml est laissé libre dans les chambres afin de créer un équilibre entre la phase liquide et gazeuse. 150 ml d'acétylène (10 % du volume total) sont ensuite injectés dans les chambres destinées aux mesures de l'activité dénitrifiante en présence de C_2H_2 . L'agitation est mise en route après quelques minutes de brassage, un échantillon de 10 ml est prélevé dans la phase gazeuse (t_0) suivi de prélèvements horaires sur une durée de cinq heures. Les échantillons d'air sont conservés dans des flacons à pénicilline de 25 ml sous vide.

En même temps, des échantillons d'eau de 50 ml sont prélevés à t_0 , 2 h, 4 h et 5 h pour l'analyse des nitrates, nitrites et ammoniacque.

Les chambres destinées aux mesures de la dénitrification dans des conditions d'obscurité et d'anaérobiose sont remplies complètement d'eau, puis purgées avec de l'azote gazeux (N_2) (0.3 ml/min) jusqu'à ce que les concentrations en oxygène deviennent inférieures à 0.2 mg l^{-1} (Duff et al. 1984 b). 500 ml d'eau sont ensuite soustraits de chaque chambre pour créer une phase gazeuse et sont remplacés par de l'azote.

Les chambres sont ensuite incubées, soit à la lumière (éclairage de $850 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$), soit à l'obscurité.

Le protoxyde d'azote (N_2O) a été analysé par un chromatographe en phase gazeuse avec détecteur à capture d'électrons (Delsi série 30). Ce chromatographe est équipé de deux colonnes, d'un système back-flush qui évite d'envoyer l'acétylène sur le détecteur et permet des analyses rapides (3 mn) ainsi qu'une alimentation pulsée que l'on peut varier suivant la concentration mesurée (entre 0,3 et 150 ppmv). Un mélange d'argon-méthane (95/5) est utilisé comme gaz vecteur afin d'améliorer la sensibilité. L'injection de $200 \mu\text{l}$ de l'échantillon à analyser permet d'obtenir un pic haut et étroit, ce qui autorise, lors des calculs, la seule prise en compte de leur hauteur sans intégration de la surface sous la courbe. Des étalonnages de l'air et à partir de gaz étalon (100 ppmv) sont effectués lors de chaque série de mesures. Ces étalons fournissent directement les valeurs en ppmv de N_2O de l'échantillon. Les concentrations en N_2O de la phase liquide sont estimées selon la loi de Henry, en utilisant le coefficient de Bunsen (Weiss & Price 1980) et par application de ce coefficient à l'équation de Flett et al. (1976).

Des dosages de C_2H_4 ont été effectués sur ces mêmes échantillons à l'aide d'un chromatographe à phase gazeuse équipé d'un détecteur à ionisation à flamme (Intersmat IGC 12), afin de mesurer une éventuelle activité fixatrice d'azote au sein du bioderme.

Les mesures de l'activité photosynthétique, respiratoire et dénitrifiante ont été effectuées à la température de l'eau du fleuve. Cette température a été

mesurée sur le terrain au moment des prélèvements. Chaque mesure a été réalisée sur deux galets différents afin d'évaluer l'hétérogénéité des biodermes.

- *Mesures effectuées sur le bioderme périphytique* : A la fin de chaque série de mesures, le bioderme colonisant le galet est raclé dans l'eau de la chambre (afin d'intégrer les pertes dues à l'agitation). Le niveau d'eau est ramené à un volume bien déterminé. Une forte agitation permet d'homogénéiser tout l'échantillon qui est réparti ensuite en plusieurs fractions destinées aux mesures gravimétriques et aux dosages des pigments chlorophylliens. Le tableau 2 présente l'ensemble des paramètres tirés de ces mesures. Les techniques employées pour ces différentes mesures sont décrites de façons plus détaillées par Watanabe (1985).

3. Résultats

3.1. Caractéristiques du bioderme périphytique

Le tableau 2 illustre l'ensemble des paramètres qui ont été mesurés pour caractériser la biomasse périphytique qui se développe sur les galets naturels.

— Le bioderme périphytique est essentiellement dominé par la matière minérale (résidu après ignition) qui représente environ 87 % de la biomasse totale. Cette quantité élevée de matériel minéral peut être attribuée au piégeage de matières en suspension dans le réseau de filaments algaux et de fibrilles de polysaccharides qui se développent sur le substrat.

— Les concentrations en chlorophylle des biodermes sont très élevées (2.5 mg dm^{-2}). De telles concentrations sont souvent caractéristiques de milieux eutrophes (Horner et al. 1983, Welch et al. 1988).

Tableau 2. Caractéristiques du bioderme périphytique colonisant le lit de la Garonne (Saint-Nicolas de la Balerne. Septembre 1993).
Table 2. Characteristics of the periphytic biofilm growing on streambed pebbles in the river Garonne (Saint-Nicolas de la Balerne. September 1993).

P. sec (mg/dm^2)	P. cendres (mg/dm^2)	P. matières organiques (mg/dm^2)	% P.m. org/P. sec	% P.cend/P. sec	Chlorophylle-a (mg/dm^2)	Phaeopigments (mg/dm^2)
1835	1593	242	13	87	26	16
% Phaeop / Pig photosyn	P. Algues (mg/dm^2)	P. Hétérotrophes (mg/dm^2)	% P. Algues / P.m.org. tot	% P. Hétér / P.m.org. tot	Photosynthèse ($\text{mg O}_2/\text{m}^2/\text{h}$)	Respiration $\text{mg O}_2/\text{m}^2/\text{h}$
38	157	85	65	35	181	285

— Les concentrations en phaeopigments sont importantes et représentent environ 40% des pigments photosynthétiques, témoignant d'une communauté algale en mauvais état physiologique.

— La communauté autotrophe, (déduite des dosages de chlorophylle en considérant que le rapport moyen : matières organiques / pigments chlorophylliens est égal à 60 selon Wetzel & Westlake 1969), domine la matière organique totale et représente environ 60 %.

L'activité photosynthétique au sein du bioderme est très faible. Le taux de photosynthèse spécifique ne dépasse guère 1 mg O₂ mg⁻¹ Chl-a. h⁻¹ et confirme le mauvais état physiologique de la communauté algale.

L'activité respiratoire est très importante et atteint les 12 mg O₂ g⁻¹ M.O. h⁻¹, témoin d'une communauté hétérotrophe très active. Cette activité est d'autant plus importante que la biomasse algale en dénégréscence constitue une importante source de matière organique métabolisable par la communauté hétérotrophe.

3.2. Activité dénitrifiante

La production de N₂O est immédiate et linéaire au sein des biodermes incubés à l'obscurité et en présence d'acétylène (Fig. 4 C et D). Le taux moyen horaire de dénitrification atteint des valeurs de 203 μg N. g⁻¹ M.O. h⁻¹ (Tableau 3) dans les chambres aérées (teneurs initiales de l'eau en oxygène = 7 mg O₂ l⁻¹) et des valeurs de 423 μg N. g⁻¹ M.O. h⁻¹

dans les chambres anaérobies. Une très faible accumulation de N₂O est enregistrée dans les chambres incubées à l'obscurité en absence d'acétylène (Fig. 4 A). Dans les chambres incubées à la lumière, la production de N₂O est pratiquement nulle en absence d'acétylène (Fig. 3 A), faible en présence d'acétylène (Fig. 3 B) ; cette activité ne représente qu'une émission de 0,961 μg N. g⁻¹ M.O. h⁻¹ : elle est donc inhibée à plus de 99 %, comparativement à la production enregistrée dans les chambres obscures.

L'absorption de l'ensemble NO₃⁻ + NO₂⁻ par le bioderme périphtyque est évaluée à 499 μg N. g⁻¹ M.O. h⁻¹ dans les chambres obscures, aérées et en présence d'acétylène. Ce taux atteint 914 μg N. g⁻¹ M.O. h⁻¹ dans les chambres anaérobies. Toutefois, l'activité dénitrifiante mesurée ne représente que 40 % de la quantité de nitrates et nitrites disparue dans les chambres obscures aérées et atteint 46 % dans les chambres anaérobies.

Aucune activité fixatrice d'azote n'a été détectée au sein des biodermes, ni à l'obscurité ni à la lumière. Ce résultat n'est pas surprenant car les teneurs en ammoniacque sont suffisamment importantes pour inhiber toute synthèse de la nitrogénase et aucune Cyanophycée fixatrice d'azote n'a été identifiée au sein des biodermes.

4. Discussion

Les mesures réalisées *in vivo* sur les biodermes périphtyques prélevés dans le lit de la Garonne

Tableau 3. Taux horaires moyens de N₂O produit et des NO₃⁻ + NO₂⁻ absorbés, en fonction des différents traitements (en : μg N. g⁻¹ M.O. h⁻¹ et μg N. m⁻² h⁻¹).

Table 3. Denitrification and absorption rates of NO₂⁻ + NO₃⁻ associated with each treatment (in μg N. g⁻¹ O.M. h⁻¹ and μg N. m⁻² h⁻¹).

Traitement appliqué	N ₂ O Produit (μg N/g M.O./h)	N ₂ O Produit (μg N/m ² /h)	NO ₂ + NO ₃ Absorbés (μg N/g M.O./h)	NO ₂ + NO ₃ Absorbés (μg N/m ² /h)
Chambre éclairée aérée Sans Acétylène	0.018 ± 0.003	1.5 ± 0.6	—	—
Chambre éclairée aérée + Acétylène	0.96 ± 0.45	47 ± 20	—	—
Chambre obscure aérée Sans Acétylène	5 ± 3	332 ± 82	—	—
Chambre obscure aérée + Acétylène	204 ± 80	4485 ± 774	499 ± 140	11300 ± 540
Chambre obscure anaérobie + Acétylène	423 ± 78	8609 ± 675	914 ± 464	17936 ± 7605

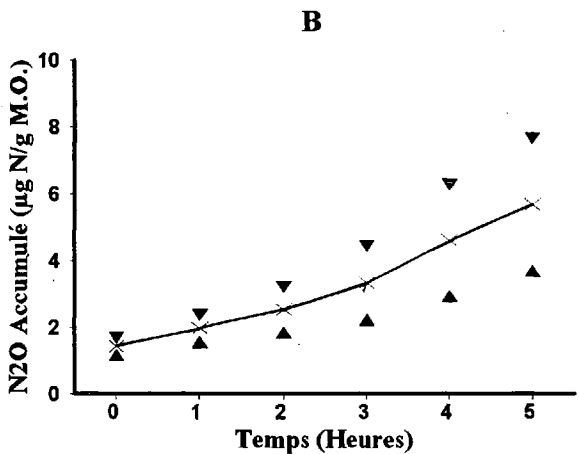
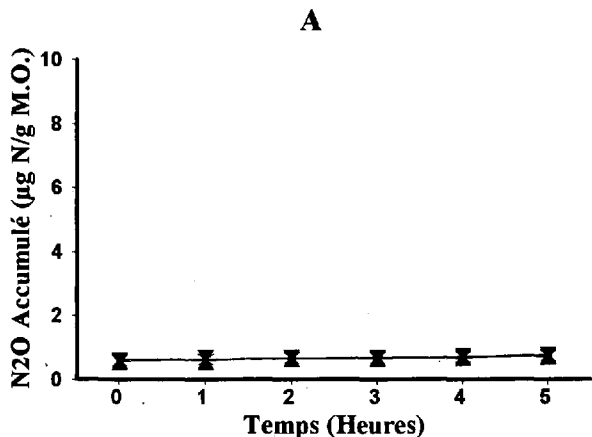


Fig. 3. Accumulation de l'oxyde nitreux dans les chambres photo-respiratoires incubées à la lumière : (A) aérée sans acétylène, (B) aérée + acétylène.

Fig. 3. Nitrous oxide accumulation in the photo-respiration chambers incubated in the light : (A) aerobic without acetylene, (B) aerobic + acetylene.

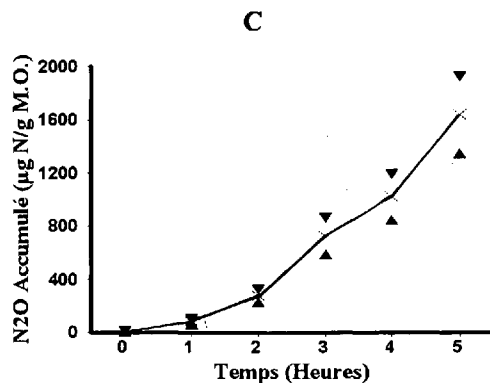
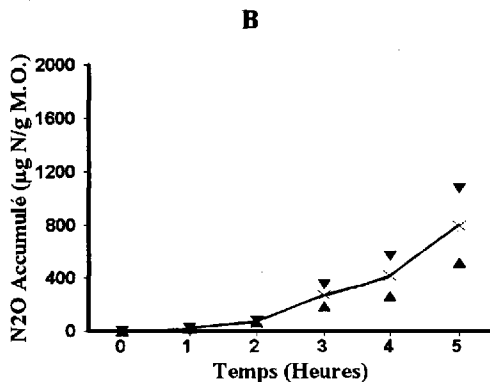
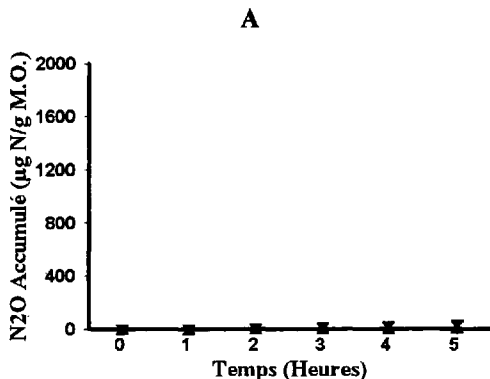


Fig. 4. Accumulation de N₂O dans les chambres photo-respiratoires incubées à l'obscurité : (A) aérée sans acétylène, (B) aérée + acétylène, (C) anaérobie + acétylène.

Fig. 4. Nitrous oxide accumulation in the photo-respiration chambers incubated in the dark : (A) aerobic without acetylene, (B) aerobic + acetylene, (C) anaerobic + acetylene.

mettent en évidence une forte activité dénitrifiante. Cette activité est variable en fonction des conditions d'incubation.

Les mesures que nous avons réalisées à la lumière montrent que l'activité dénitrifiante est inhibée à plus de 99 % comparativement à celle mesurée à l'obscurité. En effet, à la lumière, l'activité photosynthétique est très importante et l'oxygène généré diffuse à travers le bioderme et supprime la zone anaérobie favorable à la dénitrification. Une telle inhibition a été déjà enregistrée par Triska & Oremland (1981). Duff et al. (1984) ont évalué cette inhibition à 83 % lors de mesures effectuées sur un bioderme prélevé au mois d'août et à plus de 99 % sur un bioderme prélevé au mois de septembre et expliquent cette variation par la différence de l'activité photosynthétique au sein de ces biodermes. Les mesures réalisées par Revsbech et al. (1989) et Nielsen et al. (1990 a, b), à l'aide de microsondes polarographiques, confirment cette hypothèse. Ces auteurs ont démontré que la zone aérobie qui est de 1,5 mm à l'obscurité passe à environ 3,5 mm sous une intensité lumineuse saturante, réduisant la zone anoxique où se déroule la dénitrification. Ces travaux ont aussi montré qu'à la lumière et en absence de concentrations suffisantes en ammoniacque, l'assimilation des nitrates par les algues devient très importante et réduit la diffusion de cet élément vers la couche anoxique. La réduction assimilative concurrence la réduction dissimilative, ce qui explique la différence entre les NO_3^- disparus et les NO_3^- dénitrifiés.

À l'obscurité, l'activité respiratoire reste seule. Du fait de l'épuisement du milieu environnant en oxygène, la zone anoxique devient plus épaisse et la dénitrification s'active. Ceci explique les forts taux de dénitrification que nous avons obtenus à l'obscurité ($203 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ dans les chambres aérées et $499 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ dans les chambres anaérobies). Ces valeurs sont très élevées par rapport à celles obtenues par Triska & Oremland (1981) sur un bioderme raclé et mis en suspension dans des flacons (donc déstructuré). Les mesures réalisées par Duff et al. (1984 b) dans des chambres photo-respiratoires de grande taille ont abouti à des taux de $21 \mu\text{g N. g}^{-1} \text{ M.O. h}^{-1}$ et ceci dans des conditions d'obscurité et d'anaérobie. Nos fortes valeurs peuvent être expliquées par l'efficacité du dispositif utilisé pour ces mesures. En effet, les dimensions réduites des chambres permettent une bonne circulation

de l'eau et par conséquent assurent une bonne diffusion de C_2H_2 au sein du bioderme et de N_2O vers la phase gazeuse. En plus, l'état du bioderme étudié offre des conditions favorables à l'activité dénitrifiante. L'activité photosynthétique est très faible et témoigne d'une communauté algale en mauvais état ; cette communauté constitue une importante source de matières organiques métabolisables par les hétérotrophes qui, eux, sont très actifs et participent ainsi à l'épuisement du milieu environnant en oxygène (Tableau 2). Ce bioderme présente aussi une importante proportion de matériel minéral qui participe au colmatage de ce dernier, créant une barrière face à la diffusion de l'oxygène et augmente ainsi l'épaisseur de la zone anoxique. La faible différence entre les valeurs obtenues dans les chambres aérées et anaérobies ne peut être expliquée que par le rôle de barrière à la diffusion d'oxygène que joue cette importante proportion de matériel minéral. Cette barrière pourrait aussi empêcher une diffusion de l'acétylène au sein du bioderme et entraînerait une sous-estimation de la dénitrification dans nos mesures.

5. Conclusion

Cette étude montre que l'activité dénitrifiante liée aux biodermes périphytiques qui se développent sur le lit de la Garonne est très importante. Cette activité est d'abord régulée par les variations des concentrations en oxygène qui sont engendrées par la photosynthèse et la respiration au sein des biodermes plutôt que celles qui s'opèrent dans la masse d'eau. En effet, l'activité photosynthétique émet de l'oxygène dans tout le bioderme, ce qui évite le frein diffusif que rencontre l'oxygène venu de l'interface liquide-bioderme. Cependant, des mesures ponctuelles ont montré que la différence entre la lumière et l'obscurité a tendance à se réduire lorsque le bioderme devient sénescant et dépourvu d'algues actives. À ce stade de développement, la source du substrat devient purement saprophytique et succède aux excréments liés à la photosynthèse. De plus, l'influence de l'oxygène généré par cette activité tend à disparaître.

D'autres facteurs, tels les concentrations en nitrates, carbone biodégradable et température, agissent sur la vitesse de la réaction de dénitrification (résultats inédits, à paraître).

Travaux cités

- Balderston W.L., Sherr B. & Payne W.J. 1976. — Blockage by acetylene of nitrous oxide reduction in *Pseudomonas perfectomarinus*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 31 : 504-508.
- Christensen P.B., Nielsen L.P., Sørensen J. & Revsbech N.P. 1990. — Denitrification in nitrate-rich streams : Diurnal and seasonal variation related to benthic oxygen metabolism. *Limnol. Oceanogr.*, 35 (3) : 640-651.
- Cooper A.B. & Cooke J.G. 1984. — Nitrate loss and transformation in 2 vegetated headwater streams. *N.Z.J. MAR Freshwater Res.*, 18 : 441-450.
- Duff J.H., Triska J.F. & Oremland R.S. 1984 a. — Denitrification associated with stream periphyton : chamber estimates from undisrupted communities. *J. Environ. Qual.*, 13 : 514-518.
- Duff J.H., Stanley K.S., Triska F.J. & Avanzino R.J. 1984 b. — The use of photosynthesis-respiration chambers to measure nitrogen flux in epilithic algal communities. *Verh. internat. Ver. Limnol.*, 22 : 1436-1443.
- Flett R.J., Hamilton R.D. & Campbell N.E.R. 1976. — Aquatic acetylene-reduction techniques : solutions to several problems. *Can. J. Microbiol.*, 22 : 43-51.
- Hill A.R. 1981. — Nitrate-nitrogen flux and utilization in stream ecosystem during low summer flows. *Can Geogr.*, 25 : 225-239.
- Horner R.R., Welch E.B. & Veenstra R.B. 1983. — Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity. In Wetzel R.G. : *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, The Hague : 121-134.
- Kaushik N.K., Robinson J.B., Stammers W.N. & Whiteley H.R. 1981. — Aspects of nitrogen transport and transformation in headwater streams. In *Perspective in running water ecology*. Lock M.A. and Williams D.D., eds : 113-139.
- Lock M.A. 1981. — River epilithon. A light and organic energy transducer. In *Perspective in running water ecology*. Lock M.A. and Williams D.D., eds : 3-40.
- Nielsen L.P., Christensen P.B., Revsbech N.P. & Sørensen J. 1990 a. — Denitrification and photosynthesis in stream sediment studied with microsensor and whole-core techniques. *Limnol. Oceanogr.*, 35 (5) : 1135-1144.
- Nielsen L.P., Christensen P.B. & Revsbech N.P. 1990 b. — Denitrification and oxygen respiration in biofilms studied with a microsensor for nitrous oxide and oxygen. *Microb. Ecol.*, 19 : 63-72.
- Revsbech N.P., Christensen P.B., Nielsen L.P. & Sørensen J. 1989. — Denitrification in trickling filter biofilm studied by a microsensor for oxygen and nitrous oxide. *Wat. Res.*, 23 (7) : 867-871.
- Sørensen J., Jørgensen T. & Brandt S. 1988. — Denitrification in stream epilithon : seasonal variation in Gelbaek and Rabis Baek. Denmark. *Microbiol. ecol.*, 53 : 345-354.
- Swank W.T. & Caskey W.H. 1982. — Nitrate depletion in a second-order mountain stream. *J. Environ. Qual.*, 11 : 581-584.
- Torre M., Rebillard J.P., Ayphassorho H., Labroue L. & Helmer C. 1992. — Etude expérimentale de la dénitrification in situ en eaux courantes : application à la rivière Charente. *Annls. Limnol.*, 28 (3) : 263-271.
- Triska F.J. & Oremland R.S. 1981. — Denitrification associated with periphyton communities. *Appl. Environ. Microbiol.*, 42 : 745-748.
- Ventullo R.M. & Rowe J.J. 1982. — Denitrification potential of epilithic communities in a lotic environment. *Curr. Microbiol.*, 7 : 29-33.
- Watanabe T. 1985. — Etude de la relation entre le périphyton et la qualité chimique de l'eau des rivières : utilisation de bioessais « in situ » (Substrats artificiels) pour caractériser l'état de pollution des eaux. Thèse Université, Toulouse III, 120 p.
- Weiss R.F. & Price B.A. 1980. — Nitrous oxide solubility in water and seawater. *Mar. Chem.*, 8 : 347-359.
- Weitzel R.L. 1979. — Periphyton measurements and applications. In *Methods and measurements of periphyton communities : a review*. Weitzel R.L., ed. : 3-33.
- Welch E.B., Jacoby J.M., Horner R.R. & Seeley M.R. 1988. — Nuisance biomass levels of periphytic algae in streams. *Hydrobiologia*, 157 : 157-168.
- Wetzel R.G. & Westlake D.F. 1969. — *Primary production in aquatic environment*. I.B.P. Handbook n° 12 : 243 p.
- Wetzel R.G. 1983. — Recommendations for future research on periphyton. In *Periphyton of freshwater ecosystems*. Wetzel R.G., ed. : 339-346.