



HAL
open science

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES EAUX ET DES SÉDIMENTS DE L'ÉTANG DE BAGES-SIGEAN (AUDE) III -RÉDUCTION DES COMPOSÉS SOUFRÉS

Guy Cahet

► **To cite this version:**

Guy Cahet. CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES EAUX ET DES SÉDIMENTS DE L'ÉTANG DE BAGES-SIGEAN (AUDE) III -RÉDUCTION DES COMPOSÉS SOUFRÉS. Vie et Milieu , 1965, pp.917-981. hal-02940681

HAL Id: hal-02940681

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02940681v1>

Submitted on 16 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES EAUX
ET DES SÉDIMENTS DE L'ÉTANG
DE BAGES-SIGEAN (AUDE)

III. — RÉDUCTION DES COMPOSÉS SOUFRÉS ⁽¹⁾

par Guy CAHET

SOMMAIRE

L'auteur a étudié les mécanismes intervenant dans la formation microbienne d'hydrogène sulfuré en milieu saumâtre, dans un étang du littoral du Roussillon. Il existe une métabiose entre les bactéries hétérotrophes réductrices de soufre organique, et les sulfato-réductrices, les premières préparent un redox favorable aux secondes, qui fournissent une matière organique soufrée de nature mal définie. L'auteur étudie également les conditions du dégagement d'H₂S dans les sédiments.

INTRODUCTION	918
ÉTUDE QUALITATIVE :	
— Cycle du soufre	919
— Réduction des composés soufrés	920
ÉTUDE QUANTITATIVE :	
— Répartition des bactéries réductrices des composés soufrés.	924
— Mise en évidence	926
— Examens physico-chimiques	929

(1) Travail présenté à la Faculté des Sciences de Paris le 11 juin 1964 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie biologique.

RÉSULTATS :

— Exposé général des résultats	930
— Considérations générales	942
— Facteurs physico-chimiques	946
1° Dans les eaux	946
2° Dans les sédiments	950
a) Habitat	950
b) Matière organique	953
c) Redox, relations Eh-pH	956
d) Origine des composés soufrés	958
— Données complémentaires	964
1° Étude géochimique des sédiments	964
2° Importance biologique et géologique de l'H ₂ S.....	968
DISCUSSION	969
CONCLUSIONS	972
BIBLIOGRAPHIE	975

INTRODUCTION

L'étude de la formation des sulfures et des bactéries qui y participent a déjà fait l'objet de nombreuses investigations à l'étranger, en particulier de la part des américains et des russes; mais en France, si la présence d'H₂S méphitique et toxique a été souvent signalée dans la frange côtière méditerranéenne, rares sont les travaux consacrés à son origine et à ses variations saisonnières.

En outre, la possibilité d'obtenir de la C.N.A.B.R.L. des prélèvements fréquents nous a orienté vers le système lagunaire de Sigean.

Ces raisons nous ont conduit à effectuer, durant deux années, de nombreuses mesures, dont nous présentons ici l'essentiel (1).

(1) Que le Professeur G. PETIT soit assuré de ma respectueuse reconnaissance pour le soutien qu'il a toujours manifesté à l'égard de la microbiologie marine.

Il m'est agréable de témoigner toute ma gratitude à M. le Dr LAGARDE qui m'a fait profiter de ses grandes connaissances expérimentales en ce domaine intéressant.

Je réserve une place particulière à la Compagnie Nationale d'Aménagement de la région du Bas-Rhône et du Languedoc, qui m'a permis généreusement d'obtenir régulièrement les prélèvements de l'étang de Sigean.

ÉTUDE QUALITATIVE

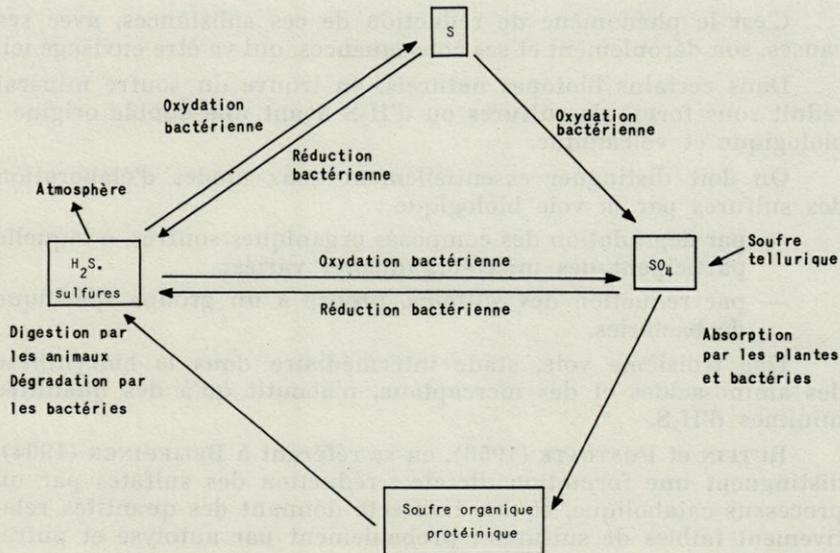
CYCLE DU SOUFRE

Le soufre, un des éléments biogènes essentiels, est soumis à de nombreuses transformations dans l'air, l'eau, le sol et la matière vivante.

Le soufre possède une large gamme d'oxyde-réduction; des sulfates aux sulfures, il en existe de nombreux composés, mais ceux qui se rencontrent en quantité notable dans la nature sont les sulfates (SO_4^{--}), le soufre élémentaire (S), les sulfures (dont l'hydrogène sulfuré H_2S) et le soufre organique (à groupements HS- ou -S-S-).

C'est la forme oxydée que les micro-organismes et les végétaux absorbent et réduisent par des processus anaboliques, ou cataboliques, pour leur métabolisme soufré. Les animaux (incapables de réduire les sulfates) et les bactéries convertissent les composés organiques soufrés en substances assimilables ou comme produits définitifs.

TABLEAU 1
Cycle biologique du soufre.



L'hydrogène sulfuré élaboré dans chacun des cas sera oxydé à son tour en soufre ou en sulfate par les bactéries ou l'oxygène atmosphérique.

Nous venons en quelques mots de retracer un cycle biologique (tabl. 1).

Sur ce cycle vient se greffer l'apport important de sulfates dû aux phénomènes géophysicochimiques naturels (par altération des roches et oxydation des sulfures), si bien que ces sulfates, généralement abondants, ne représentent pas un facteur écologique aussi essentiel que l'azote ou le phosphore par exemple.

Toutefois, c'est l'activité biologique qui joue dans ce cycle le rôle moteur : par ses oxydations et réductions elle impose au milieu les conséquences de son travail; l'influence écologique du soufre ressort alors pleinement.

Il ne faut cependant pas considérer ce cycle comme isolé; la matière organique, source d'énergie, et principalement les produits de décomposition du cycle du carbone, lui sont indispensables. Comme tous les phénomènes naturels, les différents cycles s'interpénètrent, créant une grande complexité des processus, mais aboutissant à cette remarquable unité de la vie.

RÉDUCTION BACTÉRIENNE DES COMPOSÉS SOUFRÉS

C'est le phénomène de réduction de ces substances, avec ses causes, son déroulement et ses conséquences, qui va être envisagé ici.

Dans certains biotopes naturels, on trouve du soufre minéral réduit sous forme de sulfures ou d' H_2S ayant une double origine : biologique et volcanique.

On doit distinguer essentiellement deux modes d'élaboration des sulfures par la voie biologique :

- par dégradation des composés organiques soufrés, à laquelle participent des micro-organismes variés;
- par réduction des sulfates, propre à un groupe spécifique de bactéries.

Une troisième voie, stade intermédiaire dans la biosynthèse des amino-acides et des mercaptans, n'aboutit qu'à des quantités minimes d' H_2S .

BUTLIN et POSTGATE (1956), en se référant à BEIJERINCK (1904), distinguent une formation directe : réduction des sulfates par un processus catabolique, et une indirecte donnant des quantités relativement faibles de sulfures : probablement par autolyse et putré-

B) RÉDUCTION DU SOUFRE MINÉRAL

On considère généralement que la majeure partie de l' H_2S obtenue par voie bactérienne est due à la réduction des sulfates. Signalons que :

— la réduction des sulfates ne peut se faire à la température ordinaire que grâce à une intervention bactérienne; ce processus en effet ne peut être réalisé chimiquement que par ébullition;

— le sulfate n'est pas l'unique accepteur d'hydrogène : ainsi le thio-sulfate, rare dans la nature, et le soufre S^0 plus fréquent, peuvent être réduits par des microorganismes variés (BUTLIN et POSTGATE, 1956). SO_4^{--} reste toutefois la forme la plus abondante.

Sur une base physiologique, les micro-organismes capables de réduire les sulfates avec libération d' H_2S peuvent être de deux types :

1° la plupart sont susceptibles de réduire les sulfates, comme le prouve leur aptitude à se développer avec SO_4 comme unique source de soufre; cependant, ils ne forment ainsi que des quantités minimes ou nulles de sulfure. Cette réduction de faible envergure et accessoire a été nommée « assimilatory sulfate-reduction ». Parmi les organismes qui présentent cette propriété, on retrouve la plupart des bactéries citées précédemment : *Aerobacter aerogenes*, *Proteus vulgaris*, *Bacillus* dont l'espèce *megaterium* (BROMFIELD, 1953), *Rhodopseudomonas*, et même des végétaux (BAAS BECKING et Mac KAY, 1956).

2° un nombre plus restreint de micro-organismes utilise les sulfates comme accepteur d'hydrogène ou d'électron terminal en respiration anaérobie, et produit des quantités massives d' H_2S par réduction de SO_4 . Cette réduction à grande échelle, essentielle pour les micro-organismes intéressés, est appelée « dissimilatory sulfate-reduction ».

La distinction d'ordre biochimique entre ces deux types a été faite par PECK (1962).

Ce deuxième processus (réduction catabolique des sulfates), réaction endothermique, est réalisée — en anaérobiose, quand SO_4 représente la seule source d'oxygène — par des hétérotrophes particuliers : les sulfato-réducteurs.

a) Métabolisme des sulfato-réducteurs :

Considérés depuis longtemps comme autotrophes, on a pu récemment démontrer leur nature hétérotrophe : 90 % du carbone cellulaire viendrait de la matière organique (MECHALAS, 1958).

Expérimentalement, les sulfato-réducteurs nécessitent pour leur croissance et leur édification cellulaire une source d'azote, de carbone, et un accepteur d'hydrogène. Le composé carboné, assez spécifique (lactate ou pyruvate par exemple), est indispensable à des fins constitutives et énergétiques, sans être nécessairement le même dans les deux cas.

L'oxygène des sulfates est utilisé pour oxyder la matière organique et fournir l'énergie nécessaire à la réduction endothermique des sulfates, et à l'édification du matériel cellulaire. La quantité de sulfate exigée pour sa réduction est importante par suite du faible potentiel énergétique de la réaction; l'activation de SO_4 est faite par l'ATP (adénosine triphos-

phate), le composé formé est réduit ensuite en H₂S avec un stade intermédiaire SO₃.

Il y a donc une séparation relative entre réduction des sulfates et croissance microbienne; une bonne croissance n'implique pas nécessairement une sulfato-réduction efficace. SENEZ (1951) avec une souche halophile, a observé en milieu pyruvate une croissance double de celle obtenue en milieu lactate, alors que la production de sulfures était diminuée de moitié.

Il existe des différences d'efficacité suivant les donateurs d'hydrogène et le degré d'activité des cellules.

En résumé : la production d'hydrogène sulfuré par les bactéries sulfato-réductrices dépend donc :

- de la quantité et de la qualité d'un donateur d'H₂, à rôle énergétique, et d'une source de carbone organique, à rôle constitutif;
- de l'activité cellulaire des bactéries, la croissance n'entraînant pas obligatoirement une sulfato-réduction intense;
- de la teneur en sulfate disponible, la quantité exigée pour satisfaire aux besoins d'énergie étant importante.

b) *Classification des sulfato-réducteurs* :

Les espèces microbiennes figurant dans ce groupe appartiennent à deux genres :

- le genre *Desulfovibrio* avec deux espèces (*D. desulfuricans* et *D. orientis*);
- le genre *Clostridium* avec une seule espèce (*nitrificans*). PRÉVOT a relevé d'autres espèces de *Clostridium* réductrices de SO₄ mais elles perdent leur pouvoir de réduction en sous-cultures.

Dans l'ancienne taxonomie figuraient en outre : l'espèce *Vibrio cholonicus*, et pour le genre *Desulfovibrio* une espèce (*rubentchikii*) et une variété de *D. desulfuricans* (*Thermodesulfuricans*) actuellement abandonnés (CAMPBELL et coll., 1957; SELWYN et POSTGATE, 1958; BAKER et CAMPBELL, 1961). Ces auteurs (CAMPBELL et POSTGATE) ont fortement contribué à clarifier cette classification ardue.

Ces difficultés systématiques proviennent des faits suivants :

— il est très délicat d'isoler les bactéries sulfato-réductrices en culture pure (BANFI, 1955; BENDA, 1957; POSTGATE, 1953) : il en résulte de nombreuses sources d'erreurs signalées par POSTGATE (1959).

Nous n'avons pu personnellement obtenir des souches pures que par l'emploi de la technique ci-après : les cultures d'enrichissement ont été ensemencées sur milieu gélosé, en tubes profonds; de ces derniers ont été prélevées des colonies ensuite transférées en milieu liquide réparti en tubes 5 × 100 mm incubés sous vide à 30°.

— le métabolisme de ces espèces est extrêmement capricieux : la présence de certains composés dans le milieu, la valeur du potentiel d'oxydo-réduction (POSTGATE, 1959), l'acquisition de propriétés nouvelles

par sous-cultures (RUBENTCHIK, 1946), modifient la gamme des substrats utilisés.

Aussi le critère métabolique de détermination a-t-il été complété, pour l'étude fine des souches, par d'autres tests basés sur :

- a) les pigments respiratoires transporteurs d'électrons : cytochrome C pour *D. desulfuricans*, cytochrome « protohème » pour *C. nigrificans* et *D. orientis*;
- b) le rapport des bases composant les acides désoxyribonucléiques SIGAL et coll., 1962);
- c) les réactions sérologiques (POSTGATE et CAMPBELL, 1963);
- d) les études chromatographiques d'extraits bactériens (OCHINSKI et POSTGATE, 1963).

Il sera désormais possible de classer avec plus de certitude les souches isolées.

Le fait que ces bactéries soient liées étroitement à d'autres micro-organismes, particulièrement du point de vue métabolique — l'influence synergique des accompagnateurs (BUNKER 1939, POSTGATE 1953, BENDA 1957, KIMATA et Coll. 1956) démontrant que plus leur isolement est complet, plus leur croissance est faible (BENDA, 1957) — et celui qu'elles perdent ou acquièrent certaines propriétés métaboliques par transfert en milieu de culture, raniment la pensée de WINOGRADSKY : « le principe de la culture pure est de nature à rendre impossible toute étude écologique sérieuse... en particulier la compétition ».

Ainsi l'étude de la culture pure (non envisagée ici) nous apparaît comme un moyen et non une fin; une part essentielle sera accordée aux caractères biochimiques de la culture mixte afin de mieux préciser le comportement de ces bactéries dans leur milieu naturel.

ÉTUDE QUANTITATIVE

A) RÉPARTITION DES BACTÉRIES RÉDUCTRICES DES COMPOSÉS SOUFRÉS

Depuis cent ans de multiples travaux ont été publiés soulignant la trilogie : vase noire - odeur sulfurée - bactéries; VAN BEMMELEN (1863) du point de vue chimique, MEYER (d'après BONCIU et Coll., 1958) pour la partie biologique du processus, en furent les promoteurs.

L'aire de répartition écologique des bactéries sulfato-réductrices, associées à des sédiments noirs a été étendue à des limites

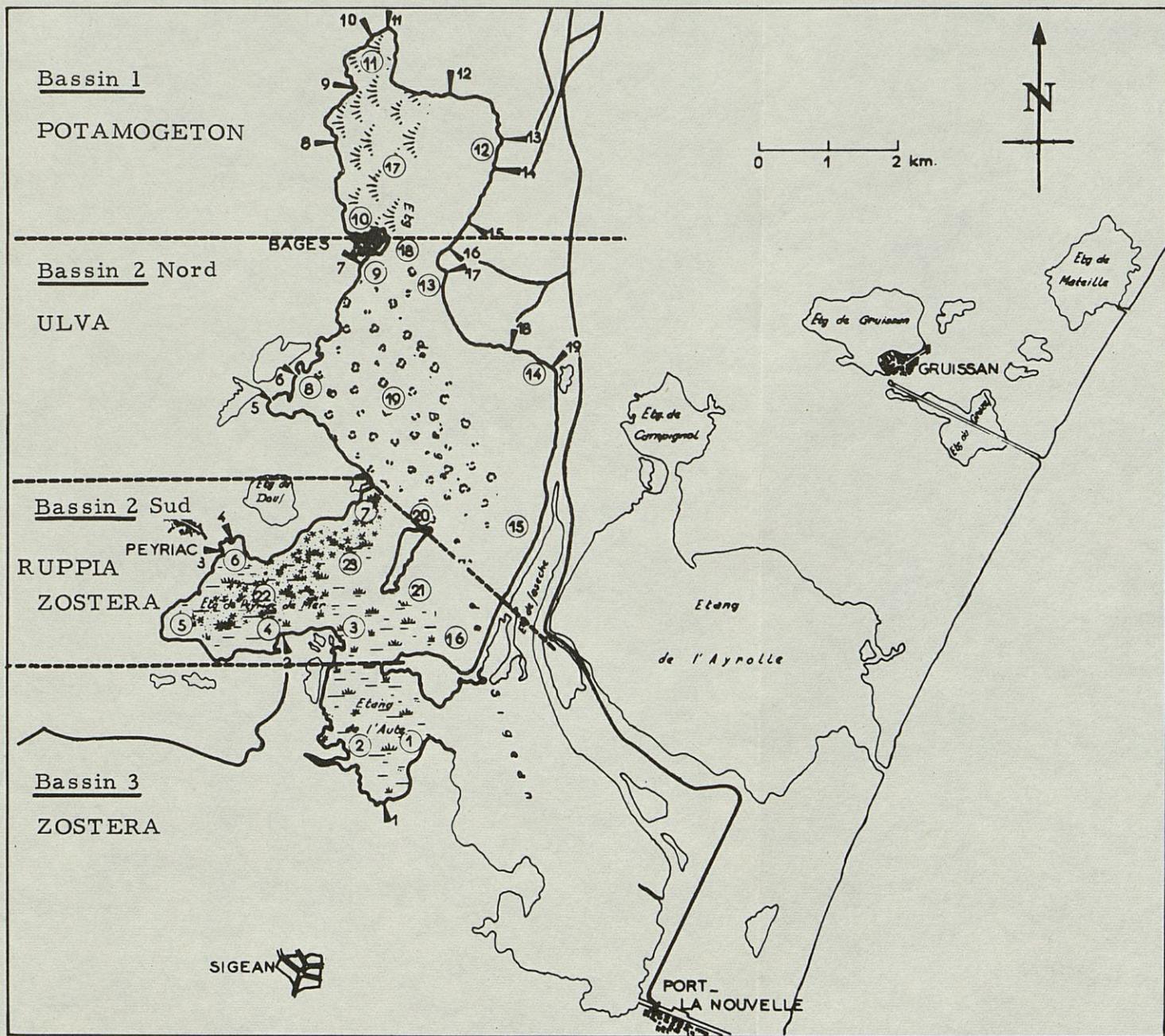


FIG. 1. — Répartition générale des stations et de la population végétale benthique réparties sur l'étang de Bages-Sigean.

extrêmes; baro-, cryo-, thermo-, halo-tolérantes, mais psychrophiles, elles sont aptes à coloniser la plupart des milieux; leur caractère anaérobie les confine plutôt à ceux pauvres en oxygène. Leur étude dans le milieu marin est très conséquente, les processus biochimiques et géochimiques qu'elles y entraînent s'étalant des plus faibles aux plus grandes profondeurs.

Si leur intérêt géologique est de première importance dans la diagenèse des sédiments, ainsi que l'ont montré EMERY et RITTENBERG (1952) dans les bassins de Californie et OSTROUMOV (1960) dans les fosses du Pacifique, leur intérêt biologique s'accroît et peut même devenir prédominant à mesure que l'on s'approche de la zone « eutrophe ».

Leur action a été principalement étudiée dans cette dernière où elles exercent, seules ou *en association*, une influence parfois prépondérante allant jusqu'à provoquer des phénomènes dystrophiques; ceux-ci se manifestent dans des systèmes isolés ou présentant une communication comparativement restreinte avec des masses d'eau plus importantes comme c'est le cas pour certaines mers (Mer Noire), baies (Walvis), et lagunes saumâtres, certains fjords, canaux, lacs et marais qui offrent en général des conditions favorables au développement d'organismes producteurs d'H₂S.

A ce type appartient l'étang de Sigean, l'un des éléments de la guirlande d'étangs méditerranéens, relié à la mer par un étroit canal : « le grau » de La Nouvelle (Fig. 1).

Il dessine, depuis son extrémité distale jusqu'à la mer, une série de bassins dont l'étude hydrologique a déjà été ébauchée (PETIT et MIZOULE, 1962); c'est uniquement sur la portion nord (bassins 1, 2 et 3) que nous avons concentré notre activité.

Nous avons choisi sur le pourtour du plan d'eau, 23 stations décrites dans un travail précédent (LAGARDE, CAHET et MOURRUT, 1964) (Fig. 7).

Contrairement aux lagunes « océaniques », cet étang ne présente pas de phases émergées et a donc peu de chance de voir s'enrichir périodiquement son potentiel physico-chimique et biologique. En outre, n'atteignant que trois mètres de profondeur, il appartient comme tel aux systèmes superficiels (moins de six mètres) qui acquièrent peu à peu les caractéristiques de l'étang, correspondant vraisemblablement au stade évolutif terminal de systèmes plus profonds. Ces derniers montrent généralement une stratification (c'est-à-dire la présence temporaire ou définitive d'une couche supérieure oxygénée et d'une inférieure plus salée, riche en hydrogène sulfuré) interdisant tout développement macrobenthique.

Une telle stratification se rencontre en Italie : dans les lacs de Caldonazzo et Levico (MARCHESONI, 1949), dans les lacs pontins profonds (Paola, 11 mètres; Lungo, 7 mètres : SOMMANI, 1954) où la vie est limitée à l'anneau marginal de 0 à 3,5 mètres.

Notre étang se rapprocherait de ceux de Fogliano, 1,70 m (MILO DI VILLAGRAZIA, 1956) ou de Caprolace (GRANDORI, 1934-1938), sans stratification, et dans lesquels une abondante végétation occupe les trois quarts de la surface totale.

Comme l'a souligné STRAKHOV (1959), ce n'est pas le régime gazeux de l'eau (présence ou absence d'oxygène) qui règle l'état de réduction des sédiments, mais la qualité et la quantité de la matière organique déposée, nous le verrons dans ce travail. Pour cette raison, la distinction faite précédemment entre systèmes profonds et superficiels n'a pour objet que de montrer la différence dans l'apport organique fourni aux sédiments, celui-ci étant en majorité planctonique dans le premier cas et macrophytique dans le second.

B) MISE EN ÉVIDENCE

Dans la nature, la répartition des organismes est déterminée par les conditions physico-chimiques que la vie altère à divers degrés par ses activités biochimiques; et, si la croissance de bactéries aussi importantes que les sulfato-réductrices influence les conditions environnantes, il y a réciprocité dans ce phénomène.

La présence de sulfato-réducteurs actifs n'a pas pour conséquence une élimination systématique des êtres vivants, mais une sélection : ils entraînent à leur suite toute une série d'organismes et l'on a appelé « sulphuretum » cette biocénose où les composants plus ou moins proches du cycle du soufre jouent un rôle prépondérant dans une tranche d'eau et de vase fonction de l'expansion de H_2S .

On a souvent fait le rapprochement entre les causes de mortalité soudaine de poissons et le phénomène bactérien de dégagement d' H_2S (SENEZ 1951, PETIT 1953, SCHACHTER, SENEZ, LEROUX-GILLERON 1953) et montré la nécessité d'une étude plus approfondie de ce problème (PETIT, 1962, p. 439).

Ce travail général aura pour but, en abordant de nombreuses disciplines de contribuer à l'étude du « sulphuretum » et de son action.

L'examen de la formation d' H_2S que nous avons abordé par la seule considération de la réduction des sulfates s'est trouvé bientôt étendu par nécessité à celle de la réduction des composés soufrés organiques ce qui explique l'absence de certaines données dans les premiers résultats.

Nous avons, après quelques recherches, pensé à cette double origine de l'H₂S, et certains travaux sont venus confirmer notre opinion (KRISSE, 1962; GUNKEL et OPPENHEIMER, 1963).

La mise en évidence des microflore bactériennes aérobie et réductrice des composés soufrés a été effectuée de la façon suivante : 10 g de sédiment, émulsionnés dans 90 ml d'eau distillée salée (10 g de NaCl par litre), constituent la dilution de base à partir de laquelle les dilutions suivantes sont effectuées (10 ml de la suspension 10⁻¹ dans 90 ml d'eau salée et ainsi de suite).

Nous avons employé de l'eau distillée salée et non pas de l'eau de mer comme à l'habitude pour éviter un apport de SO₄ lors de la mise en évidence des bactéries réductrices du soufre organique.

A partir des dilutions obtenues, nous avons pratiqué les numérations systématiques des diverses microflore selon la technique de Mac CRADY (1918) :

— microflore totale aérobie : milieu de ZOBELL (1941) I			
bacto-peptone	5 g		
phosphate ferrique	0,1 g		
eau de mer 75 %	1 000 cc.		pH 7,2
— microflore réductrice des sulfates : II			
lactate de soude 60 %	20 cc.		
extrait de levure	1 g		
sulfate de magnésium	2 g		
phosphate dipotassique	0,01 g		
NaCl	10 g		pH 7,2
eau distillée	1 000 cc.		

On ajoute à ce milieu un clou, selon la technique d'ABD EL MALEK et RIZK (1958), afin d'abaisser le potentiel redox et de visualiser la réaction par formation de FeS.

— microflore réductrice des composés soufrés organiques : III			
glucose	1 g		
phosphate dipotassique	0,5 g		
extrait de levure	1 g		
NaCl	10 g		
eau distillée	1 000 cc		
solution d'oligo-éléments	10 gouttes.		

On ajoute avant ensemencement 3 gouttes d'une solution à 6 % de chlorhydrate de cystéine stérilisée par filtration et stockée en ampoules de 2 cc.

Tous les milieux employés sont liquides, afin de mettre les microflore étudiées dans les mêmes conditions; d'autre part, des résultats nettement inférieurs ont été obtenus en substrats solides.

Le milieu II est issu de nombreuses études quantitatives effectuées par le Dr LAGARDE, et le clou, décapé à l'acide chlorhydrique, était ajouté avant stérilisation, le matin du prélèvement.

Le milieu III, imaginé et testé par nous, donne de bons résultats

lorsqu'il est préparé et stérilisé peu de temps avant l'ensemencement : une ou deux stérilisations ultérieures lui ôtent tout ou partie de son efficacité.

Il convient, ici, de soulever deux critiques générales :

1°) *Milieu naturel et milieu sélectif*

a) Il est très difficile de faire croître la quasi-totalité des bactéries existant dans l'échantillon naturel sur un milieu simple : la conséquence est le développement d'un groupe restreint d'organismes, seuls capables de proliférer dans le substrat imposé.

Dans les habitats naturels, beaucoup de bactéries vivent sur une source alimentaire restreinte; si bien que les substrats nutritifs employés peuvent, soit favoriser le développement de certains types qui sont dans la nature à l'état de vie ralentie, soit l'inhiber pour d'autres plus sensibles.

Le milieu optimal sera donc celui qui est favorable au plus grand nombre d'espèces; question délicate à résoudre d'autant plus que nos tentatives faites pour reconstituer les conditions naturelles n'ont pas toujours donné les résultats escomptés.

b) Nous avons souligné précédemment l'absence de barrière nette entre la réduction de composés soufrés organiques ou minéraux; ainsi *Proteus vulgaris* peut fournir de l' H_2S aussi bien à partir du thiosulfate que de la cystéine.

De même, SENEZ (1954) a montré qu'en présence de sulfate les sulfato-réducteurs utilisent activement la cystéine comme source carbonée, mais non comme accepteur d'hydrogène, avec libération, entre autres, d' H_2S ; sans sulfate, l'oxydation en est incomplète.

Cette action indirecte et secondaire est la seule obtenue dans ce sens; d'autres auteurs (GROSSMAN et POSTGATE, 1953; HATA, 1960) indiquent que ce composé ne sert pas d'aliment, mais abaisse seulement le redox du milieu.

Il est donc difficile de séparer rigoureusement les deux microflores.

Les milieux signalés précédemment (II et III) sont ceux où les bactéries peuvent utiliser respectivement leur aliment préféré; ils permettent d'obtenir des résultats comparatifs.

2°) *Croissance et activité*

Il est trop simple d'associer systématiquement la croissance des sulfato-réducteurs à une réduction rapide de SO_4 et une pro-

duction importante d' H_2S (IVANOV, 1956; KAPLAN & RITTENBERG, 1963).

Des organismes détectés en quantité ne sont pas nécessairement efficaces dans la nature, et réciproquement.

Aussi, pour élucider la complexité des phénomènes biologiques dans un sédiment, on peut préconiser deux sortes de mesures :

- vitesse et intensité du processus;
- mesure des paramètres relatifs aux activités de groupes bactériens déterminés.

Certaines données chimiques seront ainsi considérées comme le reflet d'une action microbienne dans un sens ou dans un autre.

Conscient de tous ces problèmes, nous avons essayé dans la mesure du possible de relier les données bactériologiques et chimiques du point de vue qualitatif et quantitatif.

Cette étude, incomplète parce que longue, sera poursuivie.

C. — EXAMENS PHYSICO-CHIMIQUES

Les facteurs envisagés furent :

— dans l'eau :

- 1) dosages de l'oxygène (méthode JACOBSEN, 1921),
- 2) dosages de la chlorinité (burette KNUDSEN, type eaux saumâtres),
- 3) dosage de l'hydrogène sulfuré précipité *in situ* par l'acétate de zinc (Stand. Meth. for Ex. Water and Waste., 1960),
- 4) dosages des sulfates (précipitation par le chlorure de baryum en milieu acide; filtration et calcination) (CHARLOT et BÉZIER, 1945),
- 5) mesure du pH (appareil PONSELLE).

— dans les sédiments :

- 1) dosages des sulfates par acidification HCl (départ d' H_2S sulfureux) et, après filtration, le filtrat est précipité au $BaCl_2$;
- 2) dosages des sulfures :

x décomposables à HCl :

dans un appareil signalé par SENEZ, PICHINOTY et GEOFFRAY (1956), une pincée de $CaCO_3$ et 20 g de sédiment sont soumis à l'action de l'acide HCl ou H_2SO_4 . L' H_2S libéré est fixé par l'acétate de zinc. Cette action terminée, on ajoute des quantités variables d'iode (10-40 cc) pour dissoudre le précipité de ZnS formé; cet iode est dosé en retour par l'hyposulfite de sodium N/100.

x décomposables à l'eau régale :

le résidu vaseux obtenu lors de la séparation des sulfates est traité à l'eau régale et cette solution, soumise à évaporation totale au bain-marie, est reprise par HCl. Le filtrat est précipité par BaCl₂ (CHARLOT et BÉZIER, 1945).

- 3) l'eau interstitielle, isolée par filtration et lavage à l'eau distillée bouillante sera examinée ultérieurement;
- 4) mesures du pH et Eh.

Une gaine de polyvinyle mince, placée à l'intérieur d'un carottier manuel de 0,04 m de diamètre, recueillait le sédiment prélevé et permettait, au laboratoire, de prendre aisément le matériel vaseux désiré.

Tous les échantillons, prélevés le matin (entre 8-9 heures), furent ensemencés dans les douze heures suivantes et les analyses physico-chimiques essentielles effectuées pendant ce laps de temps.

RÉSULTATS

A. — EXPOSÉ GÉNÉRAL DES RÉSULTATS

L'examen des teneurs des sédiments en sulfures, critère essentiel puisque uniquement d'origine biologique, montre généralement deux pics : le premier à la fin de l'automne et en hiver, le second en été (Fig. 2).

1) Les stations *peu profondes* présentent des valeurs élevées avec des variations annuelles importantes aux points 5.6.7.8.9.10. 1.13.14.22., et des teneurs élevées constantes en 2.3.4.

Les valeurs relevées sont faibles aux stations *plus profondes* (16.18.19.21.), ou à caractère particulier (12.15.23.).

2) A ces optima correspond une activité générale accrue de toutes les microflores en hiver, et limitée aux anaérobies en été. Les pics chimiques ne coïncident pas nécessairement avec une réduction bactérienne accrue des composés soufrés.

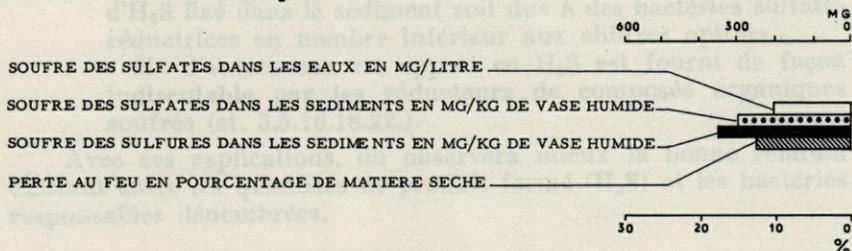
Cette constatation s'explique de la façon suivante :

a) en automne, il peut ne pas y avoir de prolifération (st. 4.19.21.22.), et même lorsque les sulfato-réducteurs sont abondants (st. 1.7.9.13.16.18.23.), on note un taux très bas de sulfures alors qu'il se maintient élevé en d'autres stations (st. 2.4.6.). Nous verrons plus tard qu'une oxydation par des eaux fortement oxygénées en cette saison est très plausible.

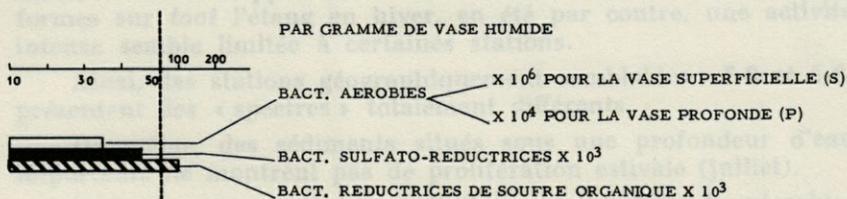
sulfures. A noter que les quantités dosées ne représentent qu'une fraction, importante certes, de l'H₂S.

Si, à la surface du sédiment le développement aérobie est maximum en hiver, surtout aux stations 12.13.14.15., il n'est nullement négligeable, bien qu'inférieur, en profondeur (20 cm); et son action est ici complétée par celle des micro-organismes réduisant

Paramètres chimiques



Résultats bactériologiques (M.P.N)



EN ORDONNEE, J^T, J^{T'}, J^{T''} SIGNIFIENT 1^{er}, 2^{ème}, 3^{ème} DIZAINE DE JUILLET.

Granulométrie

DIMENSIONS DES GRAINS EN MILLIMETRES

- A > 0,5
- B < 0,5 > 0,174
- C < 0,174 > 0,088
- D < 0,088 > 0,044
- E < 0,044

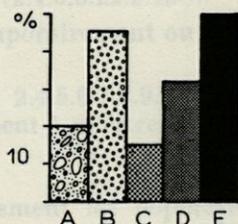


FIG. 2. — Teneurs des principaux paramètres analysés dans les eaux et les sédiments de chaque station.

d) en été grâce à la température, la vitesse du processus est telle que l'on capte difficilement le moment où une libération d' H_2S coïncide avec une numération bactérienne et une lecture en sulfures évadés; si bien que parfois, un pic d'abondance n'a pas de rapport avec la numération; l'activité maximale avait eu lieu quelques temps auparavant. Ce point de vue est confirmé par de nombreuses coupes, mais il se peut également qu'une production abondante d' H_2S fixés dans le sédiment soit due à des bactéries sulfato-réductrices en nombre inférieur aux chiffres optimaux.

En d'autres cas, un apport en H_2S est fourni de façon indiscutable par les réducteurs de composés organiques soufrés (cf. 3.5.10.18.22).

Avec ces explications, on observera mieux la bonne relation existant entre les quantités de produit formé (H_2S) et les bactéries responsables dénombrées.

3) Contrairement à ce que l'on soupçonne on admet généralement, si le développement et la sécrétion bactérienne sont uniformes sur tout l'étang en hiver, en été par contre, une activité intense semble limitée à certaines stations.

Ainsi, des stations géographiquement rapprochées : 7-8 et 8-6, présentent des « espèces » totalement différentes.

La même des sédiments situés sous une profondeur d'eau importante ne montrent pas de profération estivale (juillet).

En cette saison, l'étang paraît être une mosaïque de microclimats; cependant, par analyse détaillée, une certaine unité est retrouvée mais localisée à certaines zones de l'étang.

On distingue en juillet :

- des stations apparemment sans activité (7.8.10.18.19.21.),
- des stations temporairement actives (3.1.10.14.),
- des stations dont l'activité se poursuit durant tout l'été avec cependant certaines variations (2.4.5.6.22.9.12.).

En août, la production d' H_2S diminue temporairement ou même disparaît.

En septembre, l'action se généralise (cf. 2.4.5.6.7.8.9.11.12.13.) tant pour les stations profondes qui commencent à montrer quelque activité (cf. 10.18.).

4) En ce qui concerne plus particulièrement les populations bactériennes, on remarque une succession chez les microclimats intéressés dans la production d' H_2S : les réducteurs de sulfures organiques précèdent (mai-juin) ou suivent (septembre ou hiver) les sulfato-réducteurs pour contribuer à la formation abondante de

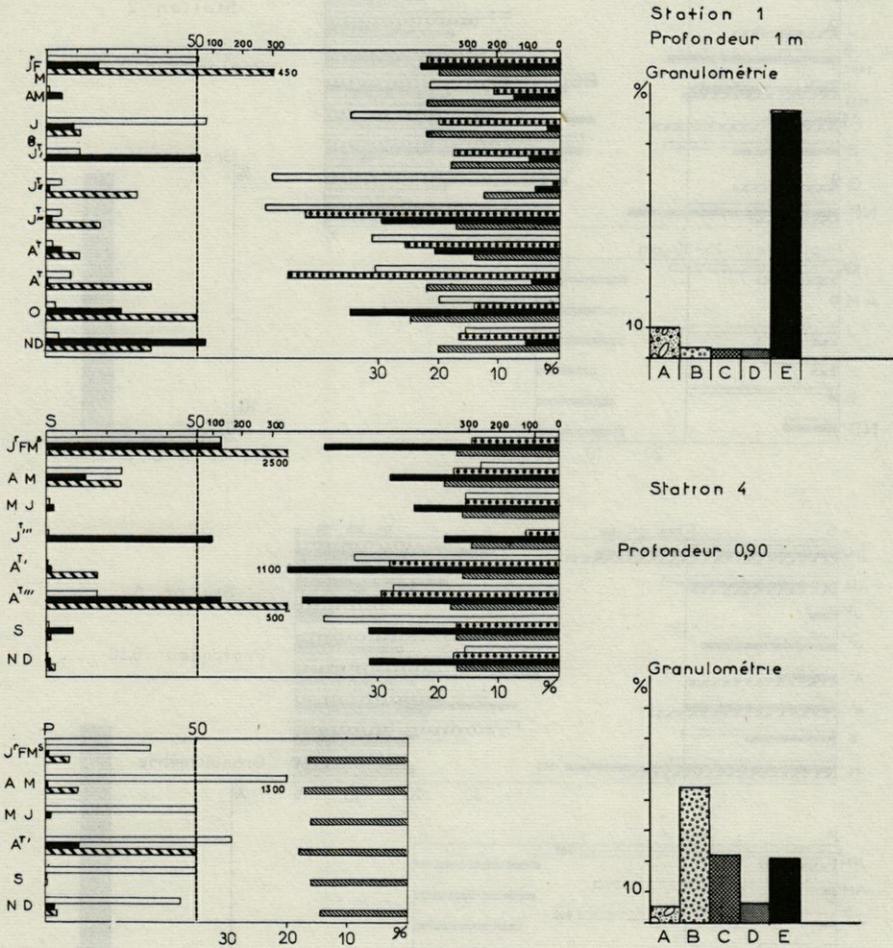


FIG. 2 A

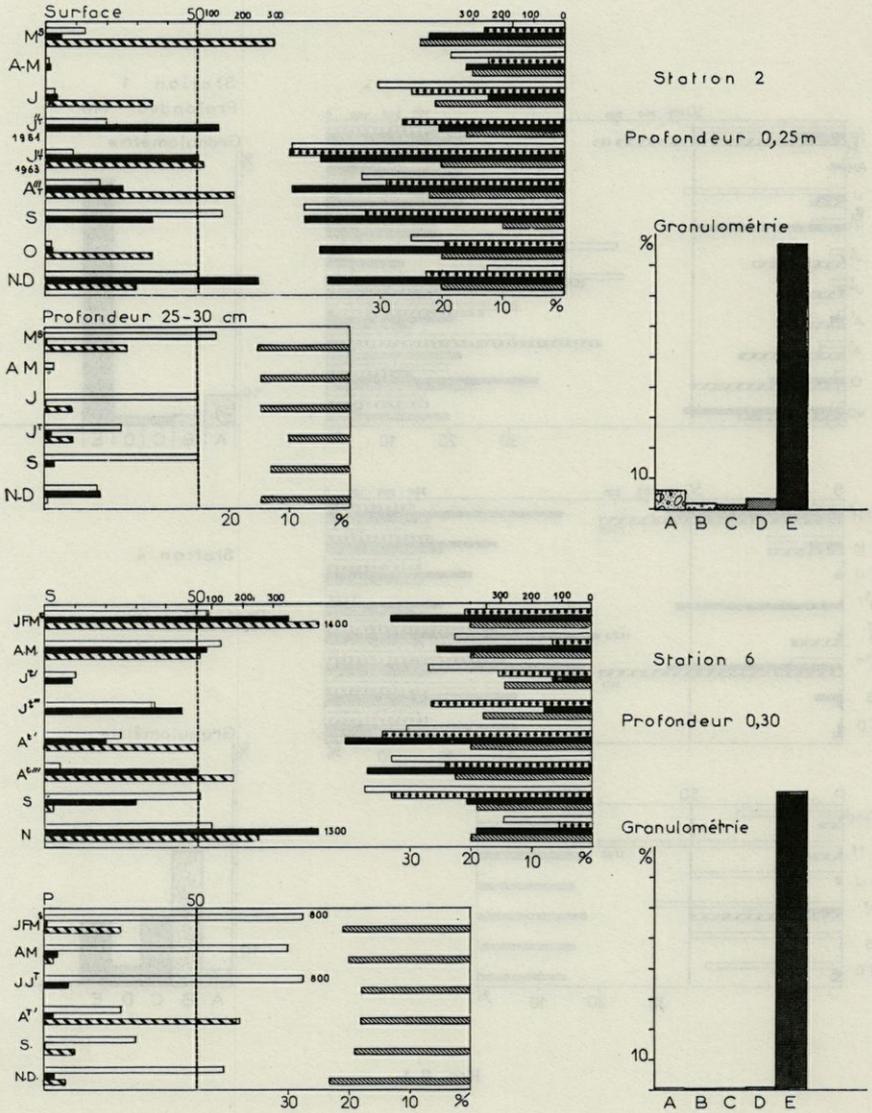


FIG. 2 B

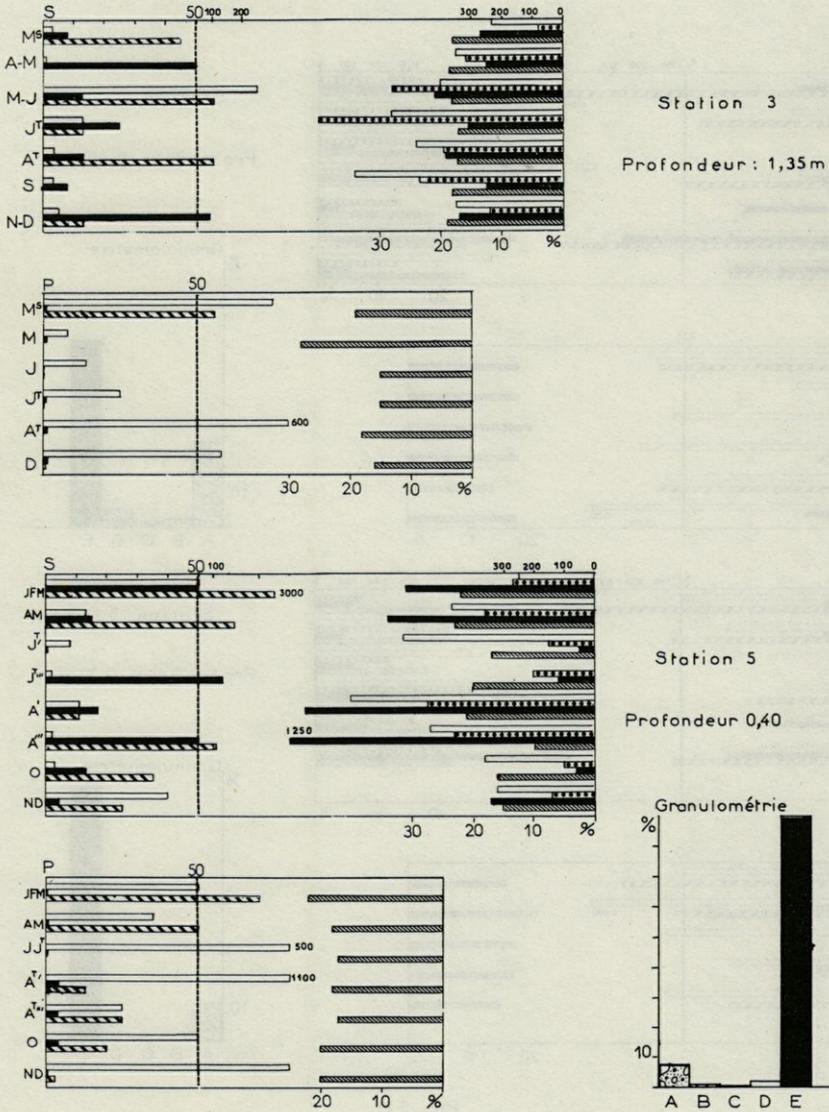
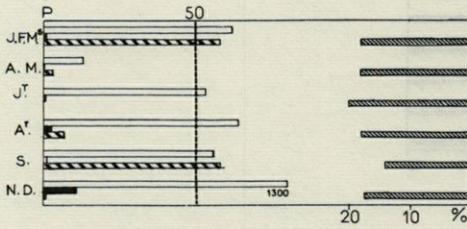
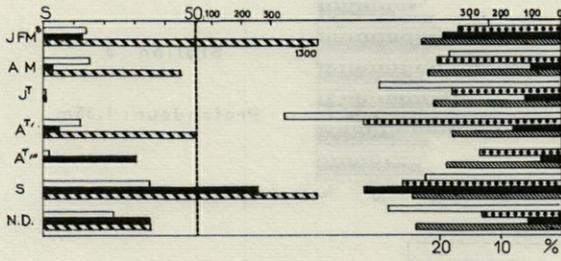
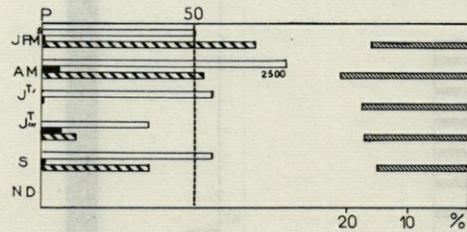
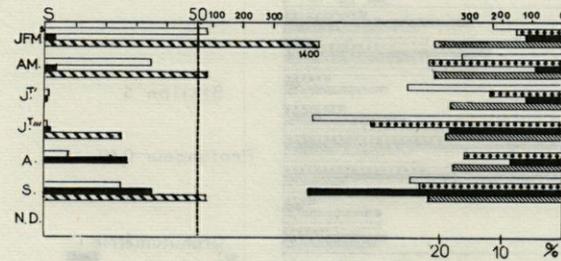
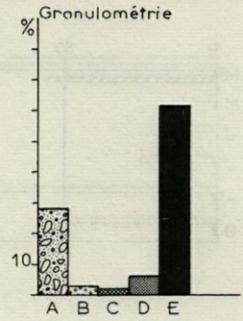


FIG. 2 C



Station 7
Profondeur 0,30 m



Station 8
Profondeur 0,30 m

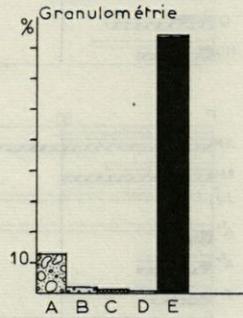


FIG. 2 D

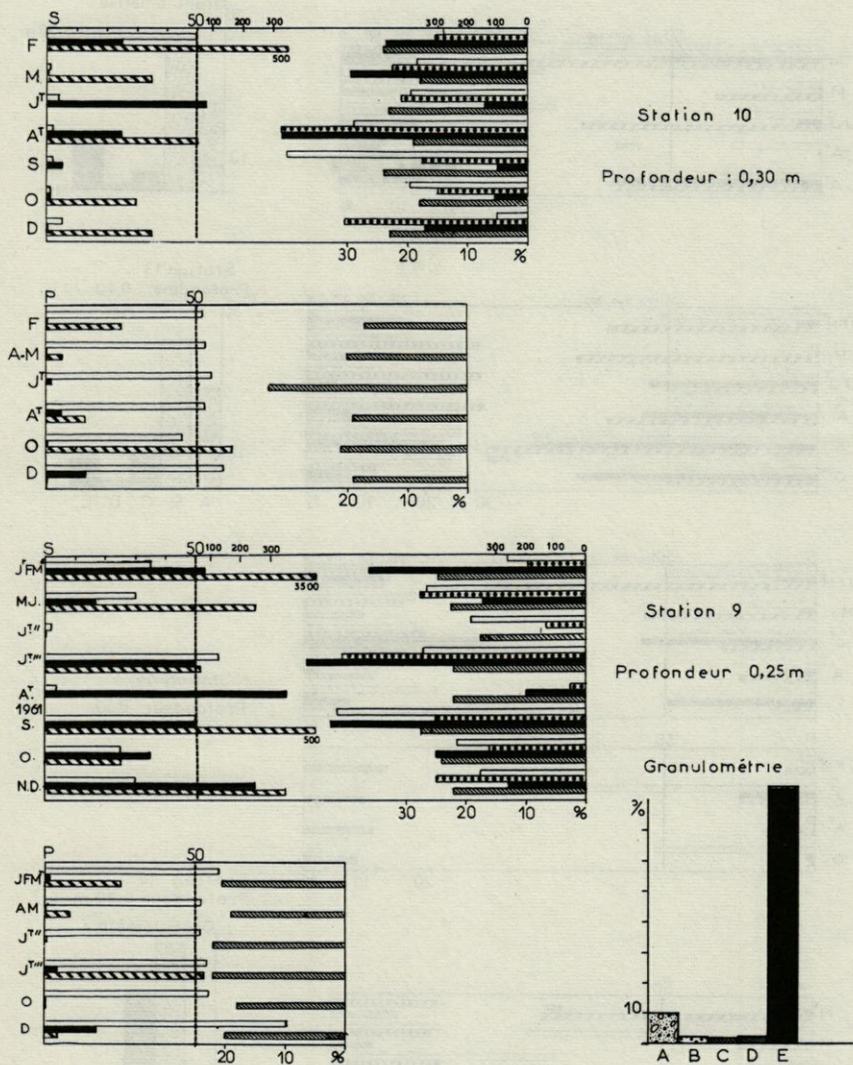


FIG. 2 E

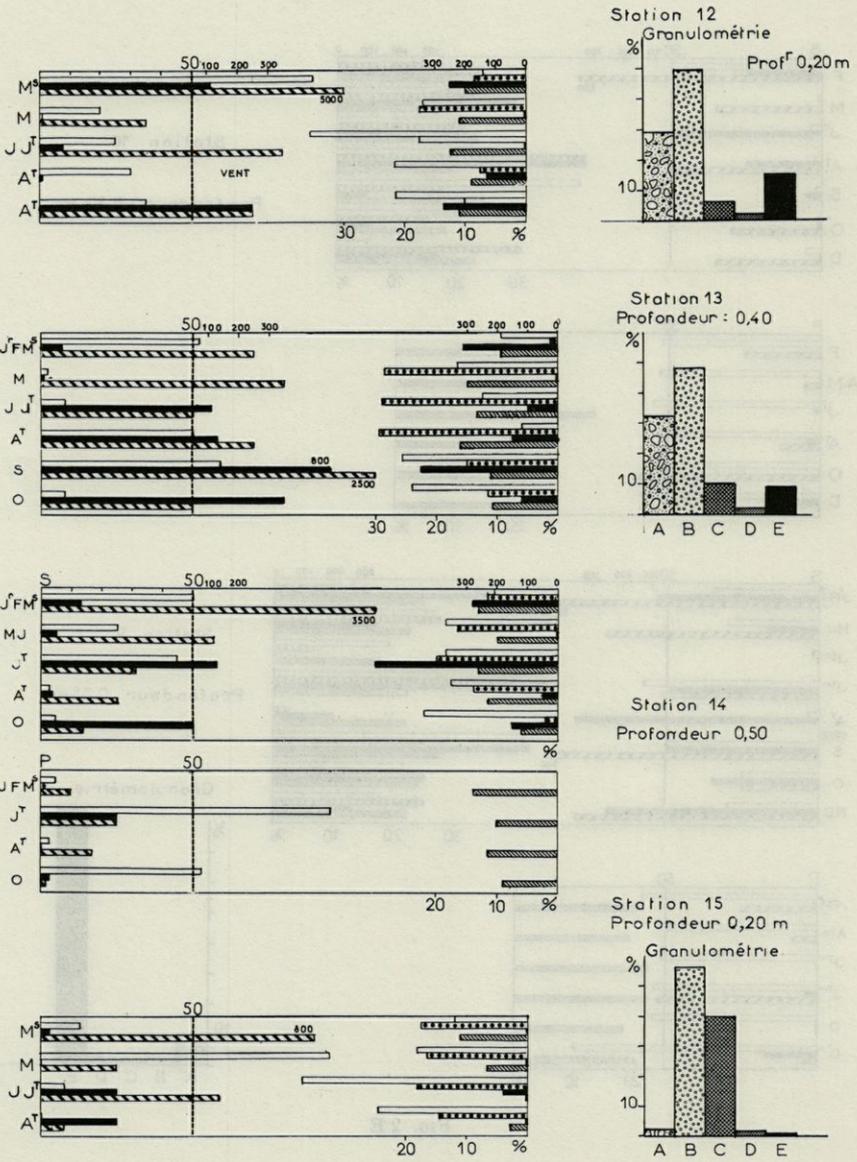
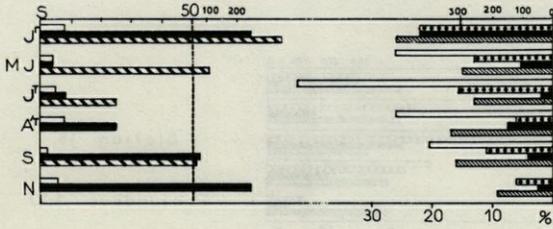


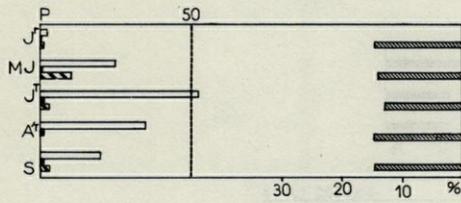
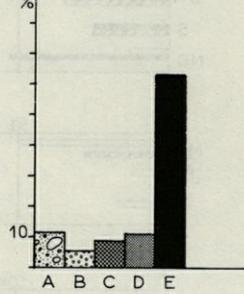
FIG. 2 F



Station 16

Profondeur: 1,80 m

Granulométrie



Station 21

Profondeur: 2,50 m

Granulométrie

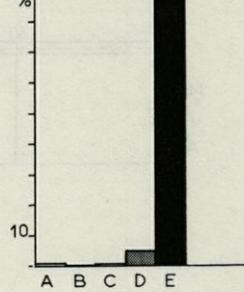


FIG. 2 G

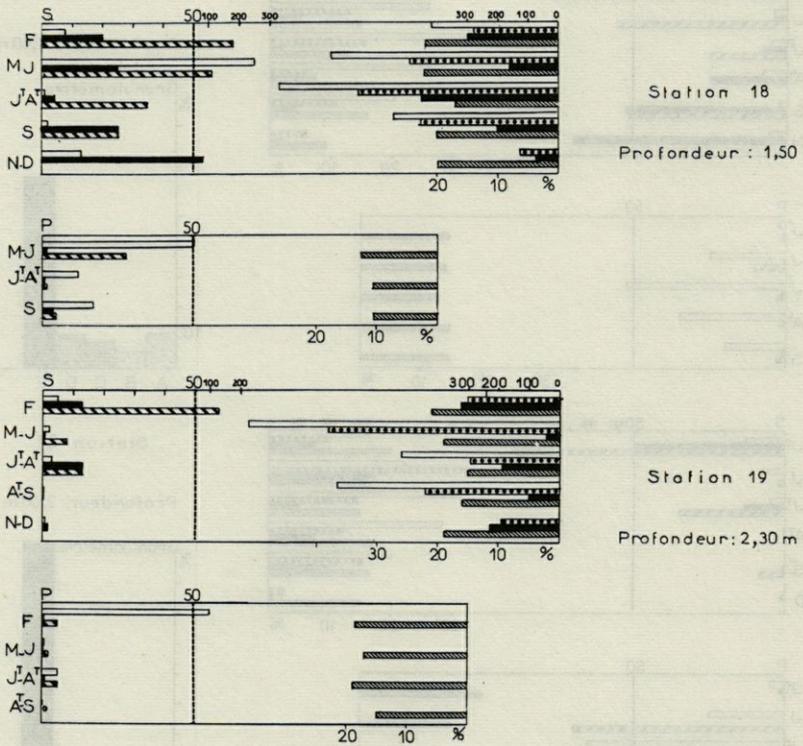


FIG. 2 H

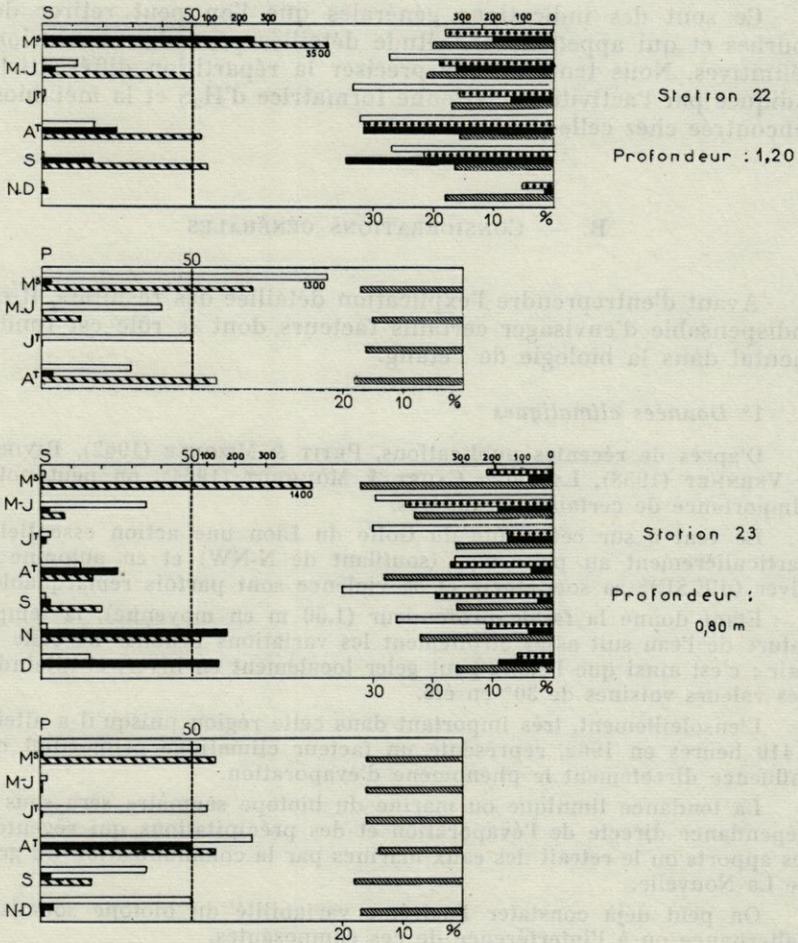


FIG. 2 I

les composés soufrés organiques, fréquemment décelés (hiver ou juillet-août) en compagnie d'H₂S libre.

En effet, il n'y a que très rarement des sulfato-réducteurs dans cette vase profonde où nulle trace de sulfures solubles dans HCl dilué n'a été détectée.

Ce sont des indications générales que l'on peut retirer des courbes et qui appellent une étude détaillée pour des conclusions définitives. Nous tenterons de préciser la répartition différentielle indiquée par l'activité bactérienne formatrice d'H₂S et la métabiose rencontrée chez celle-ci.

B. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Avant d'entreprendre l'explication détaillée des résultats, il est indispensable d'envisager certains facteurs dont le rôle est fondamental dans la biologie de l'étang.

1° *Données climatiques*

D'après de récentes publications, PETIT & MIZOULE (1962), RIVIÈRE & VERNHET (1958), LAGARDE, CAHET & MOURRUT (1964), on peut noter l'importance de certains paramètres.

Le vent a sur cette côte du Golfe du Lion une action essentielle, particulièrement au printemps (soufflant de N-NW) et en automne et hiver (d'E-SE); sa soudaineté et sa violence sont parfois remarquables.

Étant donné la faible profondeur (1,50 m en moyenne), la température de l'eau suit assez étroitement les variations brutales de celle de l'air : c'est ainsi que l'étang peut geler localement en hiver, et atteindre des valeurs voisines de 30° en été.

L'ensoleillement, très important dans cette région puisqu'il a atteint 2 410 heures en 1962, représente un facteur climatique primordial qui influence directement le phénomène d'évaporation.

La tendance limnique ou marine du biotope saumâtre sera sous la dépendance directe de l'évaporation et des précipitations qui régissent les apports ou le retrait des eaux marines par la communication du grau de La Nouvelle.

On peut déjà constater l'extrême variabilité du biotope soumis à l'alternance ou à l'interférence de ces composantes.

2° *Données hydrologiques*

L'étang dispose essentiellement de deux arrivées d'eau douce qui contrebalancent l'entrée d'eau de mer : l'une directe et principale au SW constituée par la rivière la Berre (st. 2, 3, 4), l'autre, sous forme de ramifications plus ou moins importantes du canal de la Robine (eaux résiduaires de Narbonne : st. 12, 13, 14), fig. 1.

A ces deux sources, il était tentant de faire correspondre deux zones deltaïques; cette idée a trouvé une confirmation dans l'analyse des spectres d'argile obtenus par rayons X (1) : les stations attenantes à chacune de ces deux aires présentent en effet une composition minéralogique propre, et une superposition apparaît au niveau de la station 19.

Inégalement distantes de la mer, ces deux arrivées subissent une influence marine différente et permettent d'observer un gradient de chlorinité moyenne qui a pour conséquence une succession perceptible, au fil des bassins traversés, de la population végétale, répartie principalement sur les rives occidentales.

La macroflore très abondante dans le plan d'eau prospecté est représentée essentiellement par des algues, spécialement du genre *Ulva* (bassin 2 N.) et des Phanérogames appartenant aux genres : *Zostera* (bassin 2 S., bassin 3), *Ruppia* (bassin 2 S.) et *Potamogeton* (bassin 1).

D'autres espèces (*Zostera nana*, station 4; *Cladophora* sp. station 2, *Enteromorpha*...) seraient à signaler, mais ce n'est qu'un tableau général que nous avons voulu présenter.

L'étude sommaire de cette zonation correspond aux observations effectuées auparavant (PETIT et MIZOULE, p. 220-221, 1962) sur la remontée des eaux marines vers le Nord de l'étang.

3° Données sédimentologiques

L'étude granulométrique (fig. 2) montre trois groupes distincts de stations :

— sur la rive occidentale, les unes situées sous le vent sont très riches en limons (st. 2, 5, 6, 7, 8, 9), les autres au vent, assez riches en limons grâce à la présence de végétation (st. 4, *Zostera*; st. 10 et 11, *Potamogeton*);

— sur la rive orientale, les stations au vent sont généralement très sableuses, excepté durant les périodes de calme relatif, où elles s'enrichissent en fraction fine.

La résultante de deux composantes, vent NW-SE plus fréquent, sec, et vent SE-NW humide, entraîne une accumulation de sédiments argileux sur toutes les rives occidentales, qui bénéficient en outre du matériel de ravinement et de la protection des collines calcaires les ceinturant, tandis que les rives opposées voient leur matériel fin les quitter au profit des précédentes.

Nous avons observé qu'un contre-courant de retour, en profondeur, accompagnant le vent de Nord, participe à cette redistribution.

Le tamis formé par la végétation peut arrêter les particules en suspension; et le colmatage progressif des rives occidentales crée des conditions d'autant plus stables que la hauteur d'eau est plus faible et par très faible profondeur (20 cm), la végétation peut même disparaître (bassin 2 S.).

(1) Publication ultérieure sous la direction de la Société Nationale des Pétroles d'Aquitaine.

RÉSUMÉ

Le climat régional semble engendrer deux périodes à caractères hydrologiques assez fixes : l'été sous influence maritime et l'hiver sous influence limnique, et deux transitoires régentées par le vent au printemps et par les précipitations en automne (Fig. 3 et 4).

Ces périodes exercent sur la biologie de l'étang une influence particulière : développement de la photosynthèse au printemps, dû

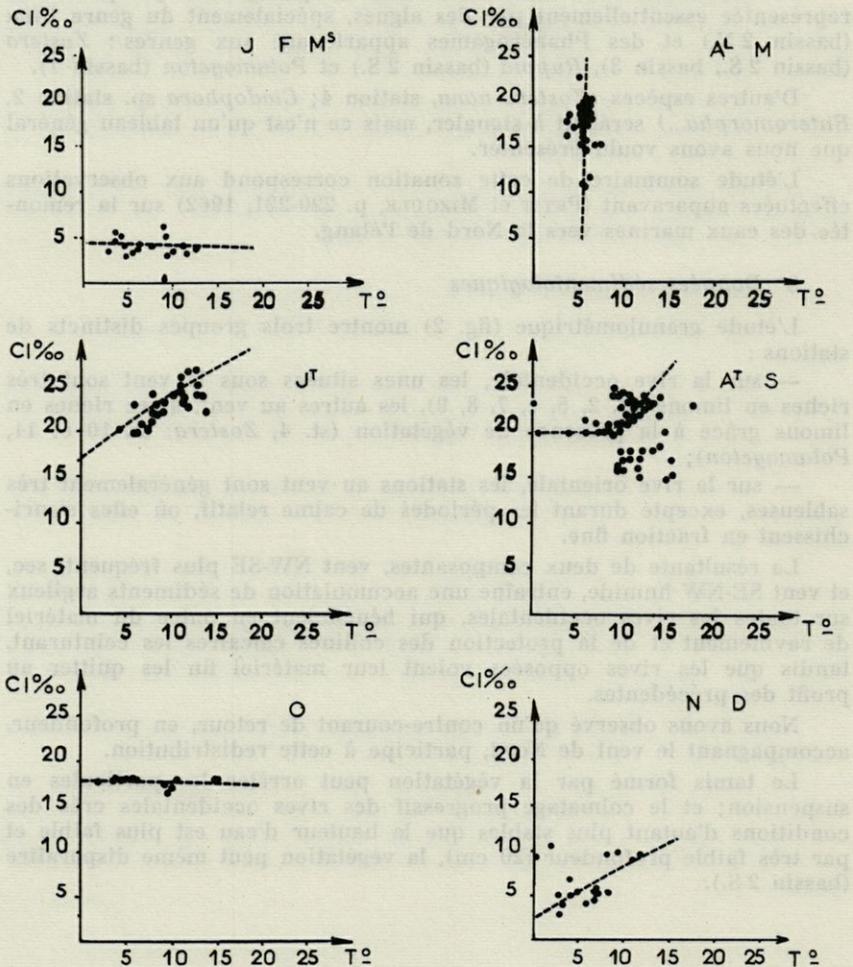


FIG. 3. — Halothermogramme périodique des eaux de l'étang de Sigean.

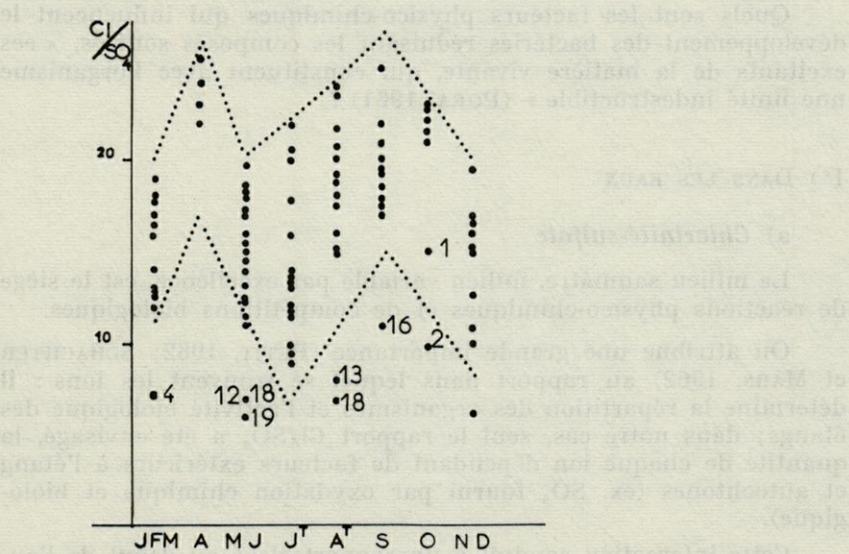
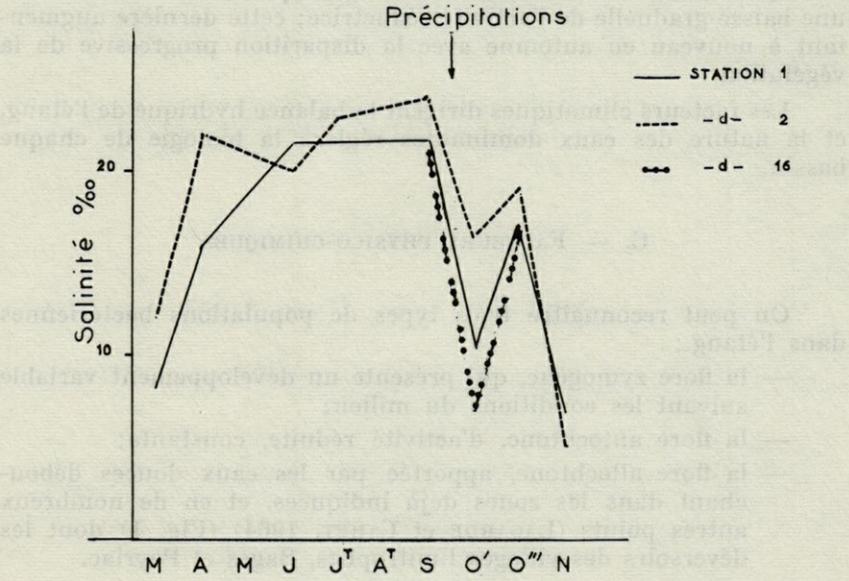


FIG. 4. — Variations annuelles de la salinité et du rapport Cl/SO₄ dans les eaux de l'étang.

à l'ensoleillement et à l'élévation de la température, et entraînant une baisse graduelle de l'activité réductrice; cette dernière augmentant à nouveau en automne avec la disparition progressive de la végétation.

Les facteurs climatiques dirigent la balance hydrique de l'étang, et la nature des eaux dominantes réglera la biologie de chaque bassin.

C. — FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES

On peut reconnaître trois types de populations bactériennes dans l'étang :

- la flore zymogène, qui présente un développement variable suivant les conditions du milieu;
- la flore autochtone, d'activité réduite, constante;
- la flore allochtone, apportée par les eaux douces débouchant dans les zones déjà indiquées, et en de nombreux autres points (LAGARDE et CAHET, 1964) (Fig. 1) dont les déversoirs des villages limitrophes, Bages et Peyriac.

Les bactéries qui nous intéressent appartiennent aux premier et troisième groupes.

Quels sont les facteurs physico-chimiques qui influencent le développement des bactéries réduisant les composés soufrés, « ces excitants de la matière vivante, qui constituent avec l'organisme une unité indestructible » (PORA, 1961) ?

1°) DANS LES EAUX

a) *Chlorinité-sulfate*

Le milieu saumâtre, milieu variable par excellence, est le siège de réactions physico-chimiques et de compétitions biologiques.

On attribue une grande importance (PETIT, 1962; SCHACHTER et MARS, 1962) au rapport dans lequel se trouvent les ions : il détermine la répartition des organismes et l'activité biologique des étangs; dans notre cas, seul le rapport Cl/SO_4 a été envisagé, la quantité de chaque ion dépendant de facteurs extérieurs à l'étang et autochtones (ex. SO_4 fourni par oxydation chimique et biologique).

Cette interaction conduit à un rapport élevé au début de l'automne (perte de SO_4) et au printemps (apport de Cl^-), bas en hiver (perte de Cl^-) et début de l'été (apport de SO_4) (Fig. 4).

L'augmentation en SO_4^{--} dans ce dernier cas, correspond à une oxydation chimique et biologique des sulfures et, semble-t-il, à une contribution limnique (tabl. 2).

TABLEAU 2

Teneur en sulfates (mg par litre) des eaux de la Berre.

Janvier	Avril	Juin	Août	Sept.	Nov.
1 200	130	3 480	1 800	990	1 730

Pour expliquer de telles différences, on peut invoquer le débit, et le fait que cette rivière traverse des terrains gypsifères et reçoit les eaux de drainage de terrains traités par des produits soufrés utilisés en viticulture.

L'ion SO_4^{--} est donc davantage sujet à des fluctuations permanentes que l'ion Cl^- .

b) *Température - oxygène - végétation*

1) Si la température accélère les processus microbiens, particulièrement en été, elle ne diminue pas, par contre, l'intensité de l'activité bactérienne en hiver, durant lequel la minéralisation est très importante.

En réalité, il existe une relation étroite entre température, oxygène dissous et action bactérienne :

- l'eau de faible profondeur est particulièrement sensible aux changements de température;
- la solubilité de l'oxygène diminue avec une élévation de cette température;
- l'orientation et l'intensité de l'activité bactérienne varieront suivant la présence ou l'absence d'oxygène.

L'oxygène dosé a été transcrit en pourcentage de saturation, fonction de la température et de la chlorinité, prenant ainsi toute sa signification biologique.

Une oxygénation relative inférieure à 100 % sera le reflet de phénomènes réducteurs dans les sédiments.

La valeur enregistrée entre 8 et 9 heures du matin est le résultat de l'équilibre entre la photosynthèse, la respiration, l'apport d'eau douce et la diffusion.

Généralement, des teneurs voisines ou supérieures à 100 % sont notées, et c'est uniquement en juillet que quelques valeurs basses ont été remarquées; il est très difficile de dominer ces résultats, car l'action du vent, soudaine et violente, sur cet étang peu profond

peut changer en quelques heures des résultats bien établis. Ce vent se manifeste très souvent au cours de l'année, et une stagnation durable, susceptible d'engendrer de faibles pourcentages de saturation, est rare (Tabl. 3).

TABLEAU 3
Oxygène % moyen des eaux de l'étang.

Saisons Bassins	Automne	Hiver	Printemps	Été	
				Juillet	Août
Bassin I	104	92	109	111	80
Bassin 2N	120	89	112	110	103
Bassin 2S	93	108	127	106	101
Bassin 3	104	130	118	80	123

Peut-être est-ce une explication de cette saturation quasi permanente de l'eau, et la raison qui nous a empêché, en dépit des méthodes précises de prélèvement et de dosage utilisées, de déceler H₂S dans les eaux, hormis des traces en juillet 1963 dans certaines stations de faible profondeur des bassins 2 Sud et 3.

L'emploi de techniques physiques (déjà envisagées en Amérique par KANWISHER, 1959, pour l'oxygène, et BERNER, 1963, pour l'H₂S) permettra peut-être par des mesures plus précises et fréquentes de confirmer ou infirmer ces constatations.

Nos observations confirment cependant celles de KURC (1961) qui a signalé la forte oxygénation des eaux d'un étang proche (étang de Thau) et de GRANDORI (1933-34) et OHLE (1954). D'ailleurs, GENOVESE (1962) et MARCHESONI (1949) n'ont détecté H₂S dans leurs lacs qu'à partir d'une profondeur de l'ordre d'une dizaine de mètres.

En été, si l'H₂S bactérien formé dans les sédiments n'est pas précipité par le fer, s'il traverse la couche oxydée superficielle, il se trouvera dans les eaux; là, bien que grande, sa solubilité est diminuée par la température élevée (20 - 30°) et le gaz passe directement dans l'atmosphère où l'odorat, sensible à 1 ppm peut le déceler.

Donc, seules des périodes de stagnation prolongée, ou une stratification légère lors de fortes précipitations, peuvent apporter les situations caractéristiques de phases dystrophiques.

2) *La végétation* : Ce milieu ne gêne apparemment pas le développement des prairies phanérogamiques et algales, végétation pro-

lifique surtout au début de septembre, qui exerce un rôle essentiel dans la biologie de la lagune.

Support et habitat de multiples formes (épiphytes et animaux variés) ne pouvant vivre sur le fond, cette végétation présente une zonation horizontale déjà signalée, et son développement saisonnier variable fait que, dans chaque bassin où elle se trouve, elle sert d'aliment aux animaux et aux bactéries proliférantes et détermine par sa nature le type de bactéries susceptibles d'évoluer.

Vivante ou morte, la végétation agit sur le « sulphuretum » auquel elle semble en fait très associée; mais on ne connaît pas la limite entre ses rôles actif et passif. Par l'équilibre photosynthèse-respiration, elle détermine la quantité d'oxygène du milieu. On a montré de plus que lorsqu'elle est vivante elle influence le « sulphuretum » par la production de composés organiques parfois volatils (KATAYAMA, 1962) tels que le diméthyl-sulfure, et la formation dans le mucilage de galactanes et polysaccharides sulfatés.

Il existe un cycle journalier et saisonnier de production. En effet, les composés volatils sont détruits ou réabsorbés à la lumière chez *Enteromorpha* (BAAS BECKING et Mc KAY, 1956) et s'ils sont produits après la floraison (juin), ils disparaissent en automne (WOOD, 1954).

Après sa mort, cette végétation, en totalité ou simplement par ses feuilles caduques (Phanérogames), contribue grâce à son apport en matière organique et soufrée, à l'activité biochimique des sédiments (Tabl. 4).

TABLEAU 4
Teneurs du soufre total de certains végétaux
(mg par gr de substance sèche).

ALGUES		PHANÉROGAMES	
<i>Enteromorpha</i> sp.	50	<i>Zostera marina</i>	8
<i>Ulva</i> sp.	29	<i>Zostera nana</i>	4
Mélange st. 1	7	<i>Potamogeton</i> sp.	8
		<i>Ruppia</i> sp.	3,8

Dans le dosage de ce soufre, les traitements des végétaux à l'acide chlorhydrique et perchlorique ne modifiaient pas les résultats sauf pour le genre *Zostera* (espèce *marina*) pour lequel nous avons trouvé successivement 4 et 8 mg S.SO₄/g de substance sèche.

On notera que l'apport fourni par les algues est de beaucoup supérieur à celui des Phanérogames.

DISCUSSION

On comprendra mieux la cause du regain d'activité des microflores, spécialement des populations anaérobies, à la fin de juin et au début de juillet. Nous avons pu observer à cette époque en certains endroits, bassin 3 surtout, une faible mortalité de la biomasse phanérogamique amenant une coloration brun-rouge à proximité du fond (Sigean, 1963). Elle coïncide avec une température élevée, et il nous semble que c'est là une des causes du déclenchement des phénomènes réducteurs *localisés* qui se déroulent en été.

2°) DANS LES SÉDIMENTS

Anaérobies strictes (sulfato-réductrices) ou facultatives, les bactéries réductrices des composés soufrés n'ont que peu d'intérêt dans les eaux étudiées, toute leur action est confinée au sédiment superficiel ou profond.

On connaît la préférence marquée des sulfato-réducteurs pour les supports solides et c'est une notion bien établie que l'activité microbienne trouve sa pleine expression et intensité dans le milieu sédimentaire.

a) *Relations entre la microflore et son habitat*

La vase est constituée de deux phases, l'une inorganique, inerte où domine le quartz, l'autre organique, fine, active (BOURCART, 1942). Cette seconde phase comprend :

- des éléments de nature particulière, par exemple la structure fibreuse notée dans le fond de nombreuses vases occidentales, qui représente des débris peu attaqués;
- des éléments minéraux, argileux de 1 à 2 μ de diamètre, particules fines détachées de la roche mère terrestre;
- des éléments humiques, matière organique à différents degrés de composition, aboutissant généralement à un complexe stable, et des hydrogels (composés de fer hydratés).

L'assemblage de tous ces organites donne au sédiment en question une texture, une structure homogène; dans le treillis ainsi formé, l'eau interstitielle reste plus ou moins libre; elle communique au sédiment sa perméabilité, et, de la vitesse à laquelle elle circule dépendent de nombreux processus biochimiques.

- Elle est liée aux colloïdes, molécules organiques et minérales porteuses de charges électriques qui captent les cations de l'eau interstitielle suivant deux modes : adsorption et échange. La capacité d'échange dépend de nombreux facteurs (NELSON, 1962); elle est importante pour le développement des micro-organismes qui ont à leur disposition des ions immédiatement utilisables, échangeables ou indisponibles.

- C'est par l'eau circulante que se fait cet échange chimique, c'est là que les micro-organismes absorbent les matières nutritives dont ils ont besoin et rejettent leurs produits d'excrétion.

Il se produira, suivant les gradients verticaux des composés en solution, une diffusion des substances oxydées vers le bas, des substances réduites vers le haut tandis que les substances insolubles restent sur place. Tel est le milieu dans lequel évoluent les bactéries.

- Les réactions et déséquilibres chimiques seront incessants dans le dépôt fraîchement formé, riche en eau et en micro-organismes; l'eau interstitielle, par suite de ses échanges permanents avec l'eau surnageante, n'est pas en équilibre avec les micelles argileuses.

Plus profondément, l'eau est en contact prolongé avec l'argile et les échanges aboutissent à un équilibre par une série de processus.

C'est dans ces deux zones que furent effectuées les mesures mentionnées : l'une superficielle, instable, mais très active, colorée alors en noir, l'autre plus profonde (25 cm), relativement plus équilibrée, mais non close ou confinée, grise. En outre, nous avons distingué de nombreux horizons sur les sédiments de Sigean et les étudierons ultérieurement.

La texture du sédiment aura une grande importance dans la circulation de l'eau :

- les sables vaseux auront une porosité marquée, tandis que les vases sableuses s'opposeront à une circulation biologique et chimique et à des échanges gazeux aussi accentués que dans le cas des sables;
- la matière organique par contre, sera mieux conservée dans les vases que dans les sables.

Cette différence (avec tous les stades intermédiaires qu'elle comporte) se rencontre dans l'étang de Sigean entre les stations situées sous le vent et celles au vent. Les coquilles fréquentes (Gastéropodes ou Lamellibranches) contribuent fortement à éviter la compacité des sédiments les plus fins, et peuvent provoquer parfois les microzones favorables à un développement microbien intense.

Une teneur en eau élevée et une activité bactérienne accrue sont généralement associées.

On note des pourcentages en eau faibles pour les stations profondes, malgré leur granulométrie (Fig. 2, st. 16 à 22), et les sédiments riches en éléments sableux; pour une même station, ils sont constants en profondeur (sauf pour la st. 10).

Les chiffres maxima dans les comptages bactériens sont obtenus pour les stations situées au vent, pauvres en eau (12, 13, 14); ceci n'est pas en accord avec des constatations antérieures

TABLEAU 5
Moyenne des teneurs en eau des sédiments de l'étang.

Stations	Teneur en eau %	
	Sédiments superficiels	Sédiments profonds
sous le vent :		
2	140	50
5	110	80
6	140	80
7	110	80
8	110	80
9	140	80
10	160	100
au vent :		
3	80	50
4	90	80
23	70	75
12	40	75
13	60	75
14	50	40
15	30	40
profondes :		
16	70	50
18	90	40
19	90	80
21	70	60
22	100	80

(ZOBELL, 1946), mais s'explique certainement par les apports microbiens des eaux polluées de la Robine.

— Dans l'eau interstitielle chargée d'électrolytes vont se produire, selon le degré d'activité bactérienne, des solubilisations, précipitations, hydrolyses, susceptibles de modifier, entre autres, la concentration en ions H^+ .

Dans l'habitat que nous venons de définir, les conditions requises pour que se produise la réduction des composés soufrés sont les suivantes :

- la présence de matière organique;
- l'absence d'oxygène et de nitrates (pour la sulfato-réduction);
- la présence de soufre organique et minéral;
- une température favorable.

Il est logique de penser que les organismes sont en nombre suffisant dans la vase superficielle et que seules des conditions non favorables les empêchent d'agir; en effet, il suffit de prendre une vase oxydée dans le lit de la Berre ou à la surface de sédiments

émergés et de la placer dans un récipient clos pour voir une activité réductrice s'exprimer rapidement.

b) *Matière organique*

Comme nous l'avons mentionné précédemment, les réducteurs de sulfate ou de soufre organique sont hétérotrophes : ils puisent leur énergie dans la matière organique.

Cette dernière est sujette à un cycle biochimique : après avoir participé à la constitution des êtres supérieurs, elle est plus ou moins oxydée, minéralisée, jusqu'à un stade peu utilisable ou même inutilisable biologiquement.

Sa quantité dans les sédiments dépend (TRASK, 1939) de l'approvisionnement en matière organique, du mouvement de l'eau libre, de la vitesse de décomposition dans le dépôt.

Si la vitesse de sédimentation est importante, il sera essentiel que la matière organique soit rapidement rendue disponible pour les végétaux avant d'être enfouie.

1°) *Approvisionnement*

D'origine végétale surtout, il est abondant, mais si sa teneur en carbone est élevée, il est difficilement utilisable par les micro-organismes intéressés. Toutefois dans l'étang de Sigean, l'apport planctonique (MIZOULE, non publié) plus facilement décomposable ne peut être négligé. Il est capable de provoquer certains processus évolutifs.

2°) *Mouvement de l'eau*

Si la nature de l'eau détermine la répartition qualitative de la végétation, son mouvement quasi permanent aidé par l'oxydation bactérienne diminuera la quantité du matériel végétal mort disponible pour les sédiments.

3°) *Vitesse de décomposition*

La décomposition dépend principalement de l'apport d'oxygène, de la température, des conditions hydroclimatiques et de l'activité bactérienne, ces facteurs étant étroitement liés.

Les conditions estivales rendent donc précaire la conservation des substances organiques.

La décomposition bactérienne de la matière organique se réalise le plus facilement dans des conditions aérobies (l'anaérobiose tendra donc à ralentir cette dégradation) et lorsqu'il y a un apport de phosphore équivalent à la quantité de carbone disponible (KAILA, 1949).

RÉSULTATS

Les techniques employées pour évaluer la matière organique présente reposent :

- sur la teneur en un élément, C ou N, relié à la matière organique totale par un coefficient. Toutefois, certains auteurs ont déconseillé l'emploi de ce facteur trop variable suivant les milieux.

Dosage du carbone, de l'hydrogène et de l'azote organique

Principe : un échantillon ayant été débarassé de ses carbonates, les mesures du CO₂ et de l'H₂O dégagés par combustion à sec traduisent les teneurs en carbone et hydrogène de la matière organique présente (appareil ETIENNE et HERRMANN).

Le dosage de l'azote a été effectué selon la méthode classique de KJELDAHL.

TABLEAU 6

Carbone, hydrogène et azote dans les sédiments de la station 2, en pourcentage de matière sèche.

St. 2 Date	Carbone %	Hydrogène %	Azote %	Rapport C/H	Rapport C/N
Juil. 1961	1,5	0,68	0,44	2,2	3,4
Mai 1962	1,2	0,73	0,56	1,64	2,1
Sept. "	2	0,71	0,66	2,8	3,3
Nov. "	2,3	1,03	0,82	2,2	2,8
Mars 1963	2,4	0,73	0,75	3,3	3,2
Juin "	2,8	0,76	0,70	3,7	4
Juil. "	2,5	0,94	0,84	2,7	3
Août "	2,6	0,93	0,76	2,8	3,4
Oct. "	2,5	0,77	0,78	3,2	3,2

- sur la perte au feu (900°). Les techniques précédentes sont très longues mais précises; celle-ci permet une détermination rapide entachée toutefois d'erreurs par suite de la présence de composés inorganiques volatils. Elle exprime en pourcentage la teneur en matière organique (voir fig. 2).

Les différences sont donc très faibles (t. 7), comme le sont celles des sédiments non traités à l'acide chlorhydrique (fig. 2) qui montrent toutefois des valeurs plus élevées en septembre, en prenant pour exemple des stations sans grandes variations granulométriques saisonnières : st. 2. 4. 6. 7. 8.

TABLEAU 7

Perte au feu (% matière sèche) obtenue pour des sédiments décarbonatés (traitement à HCl).

Date	Station 4	Station 6	Station 2
Fev.Mars	13,3 %	14,8 %	16 %
Mai-Juin	13 %	14,2 %	14 %
Juillet	13,8 %	14,7 %	15,7 %
Août	14,8 %	15,3 %	15,4 %
Septembre	13 %	14,3 %	13 %
Nov.Déc.	14 %	13,7 %	13,2 %

DISCUSSION :

Les analyses fines citées plus haut furent employées avec la pensée que leurs différences seraient suffisantes pour caractériser chaque période dans l'année.

Selon KLEEREKOPER (1957) une décomposition avancée de la matière organique se traduit par une forte teneur en hydrogène et un rapport C/N bas. Ces notions peuvent être lues dans les résultats obtenus (tabl. 6) en mai et novembre 1962, juillet et août 1963, époques qui correspondent ou sont postérieures à un développement microbien accru, en particulier des réducteurs de composés soufrés.

Etant donné les faibles variations enregistrées, il semble préférable pour l'avenir de s'orienter vers des techniques plus biochimiques, qui mettront en évidence les composés facilement oxydables. En effet, c'est bien plus la qualité que la quantité qui limite l'activité bactérienne, et spécialement celle des sulfato-réducteurs. Ces derniers ont une préférence marquée pour les substrats utilisés lors des expériences, rarement rencontrés dans les milieux naturels (voir SENEZ, 1962).

La gamme des composés organiques utilisés par ces bactéries est élargie par la diffusion dans le milieu de produits élaborés par certaines bactéries coexistantes (KIMATA & al., 1955, IV) et par des valeurs redox très négatives (POSTGATE, 1959).

Toutefois, même si la matière organique est présente, c'est le redox qui provoque un développement abondant des sulfato-réducteurs et une production accrue d'H₂S; et la part jouée par les bactéries réductrices de soufre organique, se manifestant souvent seules en mai-juin, peu avant les sulfato-réducteurs, semble essentielle.

Ces derniers ne peuvent pas croître spontanément si deux facteurs ne sont pas présents : la matière organique utilisable et un redox voisin de zéro, tant au laboratoire que dans la nature.

c) *Potentiel d'oxydo-réduction; relations Eh-pH*

1°) *Redox*

Etant donné les besoins en oxygène importants de la couche vaseuse superficielle pour la minéralisation de la matière organique, les processus de réduction peuvent remplacer les réactions oxydantes. Par exemple, à la vase oxydée ou faiblement réductrice du mois de juin fait suite, en une dizaine de jours, une vase fortement réductrice, sauf pour les quelques millimètres superficiels occupés par des organismes variés qui trouvent là l'énergie libérée par les processus d'oxydation, un matériel alimentaire abondant, ou certains produits fournis par la vase sous-jacente (ainsi utilisation de la silice par les diatomées grâce aux groupements HS^- : LEWIN, 1953).

Les sulfures apparaissent dans les sédiments même sous des eaux sans H_2S , à redox élevé (WHEATLAND, 1954); le pouvoir réducteur de la vase est alors si grand que les bactéries continuent d'agir.

Ce sont les raisons pour lesquelles :

- 1) en automne-hiver, bien que la teneur en oxygène des eaux soit élevée les bactéries réductrices des composés soufrés évoluent sans difficulté dans des sédiments riches en substances organiques;
- 2) en été, la quantité d'oxygène dans l'eau libre étant faible, là où se déposent quelques matériaux organiques, leur oxydation bactérienne apporte très vite des substances et des conditions réductrices.

En été, dans le milieu sédimentaire le paramètre chimique essentiel sera le redox et les bactéries hétérotrophes continueront, en absence d'oxygène, à exercer leur activité aux dépens d'autres accepteurs d'hydrogène : NO_3 , SO_4 , matière organique et CO_2 , par ordre de préférence énergétique.

Dans les sédiments de l'étang de Sigean, les quantités de nitrates disponibles sont faibles à cette époque comparativement aux sulfates, si bien que ces derniers tiendront une place essentielle dans la respiration anaérobie; mais la réduction des sulfates n'est pas complète ainsi qu'en témoignent leurs teneurs élevées dans les sédiments au mois d'août.

L'utilisation de chaque accepteur correspond à une valeur précise du redox (MORTIMER, 1942), si bien que ce dernier a été employé pour distinguer les différentes phases de l'anaérobiose et par là les

organismes présentement actifs. Toutefois, ces études ont porté sur l'eau libre de systèmes profonds et il est difficile d'indiquer avec la même précision le redox dans un milieu vaseux.

Nous avons noté, comme EMERY et RITTENBERG (1952), le Eh au moment où l'aiguille de l'appareil cesse son rapide déplacement initial, avant qu'elle ne poursuive lentement sa course vers des valeurs plus conséquentes.

RÉSULTATS

TABLEAU 8
Valeurs du redox relevées sur les sédiments.

Date et Valeurs	Stations	
	Vase superficielle	Vase profonde (25 cm)
Mars Valeurs très négatives (-140 à -240 mV)	Toutes stations	Toutes stations
Mai-Juin Valeurs très négatives (-140, -240 mV)	3, 4, 6, 10, 21, 22.	2, 4, 9, 22.
" peu " (-35 à -75 mV)	5, 10.	3, 21, 23.
" nulles	2, 7, 8, 9, 10, 13, 18, 23.	5, 6, 7, 8, 10, 16.
fin Juillet Valeurs très négatives (-180 à -290 mV)	2, 3, 4, 5, 6, 9, 13, 22, 23, 8, 10.	3, 4, 6, 8, 9, 10. 5.
" peu "	7, 16, 18, 21.	2, 7.
fin Août Valeurs très négatives	5.	8, 22.
" peu "		4, 5.
" nulles	2, 3, 4, 6, 7, 8, 19, 21, 22.	2, 3, 7, 19, 21.

Les lectures de Eh ne sont valables que si le système entier est équilibré; or, dans un sédiment le Eh ne reflète qu'un équilibre précaire et il est impossible de déterminer les facteurs présidant à cet équilibre.

Cependant, on peut remarquer une superposition assez fidèle entre teneurs en sulfures élevées (bassin 2 S. et 3) et redox fortement négatifs (tabl. 8), rencontrée spécialement à la fin de juillet. Un début d'oxydation a lieu en août : il correspond à des pourcentages de saturation en oxygène dans les eaux supérieurs à 100 %, et peut-être à une reprise de l'activité photosynthétique, stimulée par la chlorinité (GESSNER et HAMMER, 1960) qui augmente régulièrement en cette période.

2° pH

SCHULZE (1958) a indiqué que les nitrates pouvaient faire disparaître les odeurs (H₂S) émises lors de l'autopurification des bassins d'écoulement : en ajoutant du nitrate à une eau usée, il n'y avait pas de déga-

gement d'H₂S et cet effet lui parut plus marqué pour un pH bas; il a montré de plus que dans les mêmes conditions, une élévation du pH de 6,8 à 8 provoquait la libération de ce gaz.

Ces expériences laissent donc soupçonner une action du pH sur la formation d'H₂S.

Les changements dans le pH des sédiments sont déterminés par l'état des échanges cationiques et par les équilibres gazeux.

A partir d'un pH initial de 8,5, OPPENHEIMER et KORNICKER (1958) ont noté qu'un sédiment saturé en CO₂ et H₂S présente une diminution de pH (respectivement de 2,4 et 1,7 unités pH), que le pH est fonction de l'apport continu de l'hydrogène sulfuré et de la vitesse de diffusion de ce gaz, et qu'il augmente par exposition à l'air et en fonction du temps. Par exemple à une valeur *in situ* de pH 6,7 correspond quatre heures plus tard au laboratoire un pH de 7,1 - 7,3.

RÉSULTATS

Différents motifs nous ont empêché d'effectuer les mesures sur place; on devra donc considérer que les valeurs de pH observées sont supérieures de 0,4 à 0,6 unité aux valeurs *in situ*, par suite de l'échappement de gaz.

Si les valeurs de pH dans l'eau sont toujours proches ou supérieures à 8 (avec minima de 7,5 - 7,8 au printemps et maxima en été de 8,4 - 8,8), dans les sédiments les valeurs se rapprochent de la neutralité (7,4 - 7,6) et sont à peu près uniformes.

DISCUSSION

Malgré les difficultés présentées par les mesures d'Eh-pH *in situ* accompagnant les dosages ordinaires, elles s'avèrent indispensables pour obtenir des résultats reliant tous les facteurs envisagés.

Si le redox est essentiel au développement des sulfato-réducteurs, le pH peut affecter leur existence et celle d'autres organismes; en même temps, il agit sur les réactions chimiques. Echange de bases, propriétés de l'argile, vitesse des réactions, constantes de dissociation ou produits de solubilité (en particulier pour les sulfures) sont gouvernés par ce couple Eh-pH, lui-même influencé par la sulfato-réduction. Lorsque cette activité bactérienne ralentit, les réactions abiologiques, plus lentes, deviennent dominantes.

d) *Origine des composés soufrés dans les sédiments*

Comme nous l'avons indiqué, l'hydrogène sulfuré formé peut avoir deux origines : réduction des sulfates par les sulfato-réducteurs, réduction de soufre organique par les hétérotrophes putréfiants.

1°) *Source de sulfates dans les sédiments*

Les sulfates se trouvent essentiellement, et en presque totalité (KAPLAN et al., 1963), dans l'eau interstitielle et s'équilibrent de façon permanente, par échange d'anions avec l'eau libre; on peut, de plus, signaler une absorption et une rétention de SO_4^{--} par les sédiments révélées d'après leurs teneurs quelquefois plus élevées que celles de l'eau surnageante.

Les quantités de Cl^- ou SO_4^{--} n'atteignent jamais des valeurs qui seraient gênantes ou dangereuses pour le développement des sulfato-réducteurs ou leur pouvoir osmotique.

Toutefois, des numérations effectuées sur les st. 2, 4, 6, avec des milieux renfermant des teneurs en sel variables, montrent leur sensibilité aux fortes salinités et à l'eau douce. Les sulfato-réducteurs de l'étang semblent donc plus halotérants qu'halophiles ou limnophiles (tabl. 9).

TABLEAU 9

Nombre de bactéries sulfato-réductrices en fonction de la salinité du milieu de culture (st. 2, octobre 1963).

Conc. NaCl g/l	0	5	10	15	20	30
Nombre bact. sulfato-réductrices/g de vase hum.	250	800	2 500	1 100	1 300	500

Selon POSTGATE (1951), 100 mg/l de SO_4 fournissent une croissance optimale de *D. desulfuricans* et d'après OHLE (1954) plus il y a de sulfate, plus il se produit d' H_2S , ce qui explique la consommation énorme de sulfate en été; mais elle n'est pas complète, une quantité importante de sulfate est conservée dans les vases des stations actives, preuve d'une sulfato-réduction défailante. Ceci a été constaté également par KOYAMA et SUGARAWA (1953) et KANWISHER (1962).

2°) *Origine du soufre organique*

Contrairement aux sulfato-réducteurs asservis à une substance soufrée (qui leur est fournie, ici, en abondance) les hétérotrophes de la putréfaction n'ont qu'un approvisionnement rare ou irrégulier en aliment organique soufré; et ce n'est qu'en certaines circonstances qu'ils forment beaucoup d' H_2S . Aussi, leur mise en évidence ne signifie-t-elle pas toujours que leur développement dans la nature entraîne un dégagement abondant d' H_2S .

D'autre part, les hétérotrophes sont assez sensibles à l'eau de mer. Selon les données récentes, balance entre sels inorganiques, redox, concentration des gaz dissous et équilibres ioniques, seraient

responsables du rôle toxique de l'eau salée. VARGUES (1962) a montré que les groupements HS⁻ (méthionine surtout) étaient capables d'inhiber ce pouvoir. La résistance à l'eau de mer de ces bactéries est donc liée au « sulphuretum ».

RÉSULTATS

En examinant les résultats, on s'aperçoit que les hétérotrophes sont en nombre généralement supérieur aux sulfato-réducteurs; ils trouvent donc dans le sédiment un habitat protecteur, riche en matière et peut-être en soufre organiques, leur permettant de vivre ou survivre.

Quand ils sont seuls actifs dans la formation d'H₂S, on est obligé de suspecter quelques apports en soufre organique.

Ce dernier admet deux origines :

- apport direct par le matériel autochtone macrophytique ou microplanctonique, en hiver, principalement (voir p. 38);
- par synthèse microbienne d'acides aminés.

Les quantités fournies de cette façon, bien que parfois importantes, ne peuvent raisonnablement pas expliquer le développement accru des bactéries intéressées dans la vase profonde (st. 4, 5, 6, 8, 9, 21, 22, 23). On pouvait donc soupçonner une troisième origine.

TABLEAU 10

Chiffres bactériens obtenus à partir d'ensemencements de sédiments sur le milieu III + cystéine et milieu III + méthionine.

Date	Station	Milieu III + cystéine	Milieu III + méthionine
24/8/1963	12	250 000	80 000
" "	13	"	"
" "	14 haut	170 000	25 000
" "	14 bas	3 500	17 000
" "	15	8 000	8 000
31/8/1963	1	35 000	30 000
" "	2	170 000	80 000
" "	3	80 000	110 000
7/9/1963	8 haut	70 000	80 000
" "	8 bas	8 000	35 000
" "	7 haut	800 000	35 000
" "	7 bas	80 000	130 000
31/8/1963	22	60 000	95 000
" "	6	170 000	50 000
" "	4	500 000	350 000
" "	5	80 000	95 000

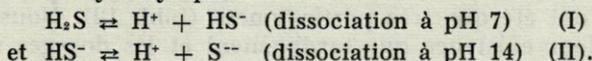
Elle nous fut fournie tardivement, par les articles d'auteurs russes OSTROUMOV, VOLKOV (nombreux travaux), qui avaient émis l'hypothèse d'une combinaison du soufre élémentaire et de la matière organique par un processus inconnu. Cette source de soufre organique permet d'attribuer une importance particulière aux organismes produisant de l' H_2S à partir de ce composé.

Les produits finaux résultant de la décomposition des acides aminés constituant ce soufre organique étant différents, nous avons effectué quelques numérations sur le milieu (III), avec addition de cystéine dans un cas et de méthionine-glutathion dans l'autre (tabl. 10).

Comme on peut s'en rendre compte, si les chiffres bactériens obtenus en présence de méthionine sont généralement inférieurs en surface, ils sont par contre supérieurs en profondeur. La décomposition de cet acide aminé aboutit à la formation de mercaptans fréquemment décelés dans les vases de l'étang de Sigean.

3° Formes de sulfures rencontrés dans les sédiments

a) L'hydrogène sulfuré, produit de l'excrétion bactérienne, peut se solubiliser facilement dans l'eau interstitielle; acide faible, il y subira une dissociation hydrolytique :



Seule la première dissociation se rencontre dans les milieux naturels (tabl. 11).

TABLEAU 11

Proportions de H_2S moléculaire et de l'ion hydrosulfure à pH 7 et 8.
Tableau emprunté à BAAS BECKING et KAPLAN (1956, III).

pH	7	8	
H_2S	0,52	0,08	} 1 unité
HS^-	0,48	0,92	

L'hydrogène sulfuré non dissocié étant considéré comme hautement toxique, on soupçonne le grand intérêt écologique de ce rapport aux pH enregistrés.

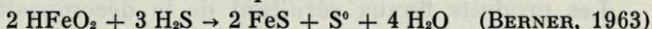
b) Si une quantité suffisante de fer ferreux est présentement disponible, l' H_2S formé sera fixé sur place pour donner divers sulfures insolubles.

Les composés élaborés sont plus ou moins hypothétiques :

- hydrotroilite $FeSH(OH)$ noir, sans odeur, hautement labile à l'air (VERHOOP, 1940; BAAS BECKING, 1956, VI);

— ce corps peut être stabilisé par H_2S donnant le fer disulphydryl $Fe(SH)_2$ ou $FeS.SH_2$ qui cause probablement l'odeur fétide et les redox fortement négatifs des vases noires. Si les concentrations en H_2S sont importantes, $Fe(SH)_2$ occasionne à pH bas une mort massive des habitants de ces vases.

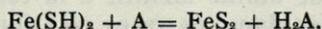
— par aération, l' H_2S est libéré; mais la persistance des deux précédents peut aboutir à un composé stable identifié FeS suivant :



Tous ces composés sont solubles dans HCl .

— la présence de ce soufre élémentaire (S^0), libre, justifie pour certains auteurs la formation de pyrite (FeS_2) à partir du sulfure de fer.

Ce disulfure stable, cristallisé, soluble dans l'eau régale, naît d'une réaction oxydante; l'agent oxydant serait l'oxygène, les oxydes ferriques, le soufre élémentaire ou la matière organique dans l'équation :



RÉSULTATS

Lors de notre investigation, si les sulfates et les sulfures solubles dans HCl ont été régulièrement dosés (voir fig. 2), par contre, les formes soufrées solubles dans l'eau régale (S-pyritique + S-organique) ne l'ont été que très partiellement (tabl. 12). Nous n'avons soupçonné leur existence que tardivement et les dosages sont très longs. Quant à la séparation du soufre organique et de la pyrite, elle est fort délicate et discutable.

La pyrite apparaît donc être la forme soufrée la plus abondante dans les sédiments de l'étang.

On a souvent signalé la contradiction entre l'accumulation de pyrite dans les couches profondes des sédiments et la nature oxydante de la réaction : sur les plans microbiologique et chimique (st. 7 bas, 16 bas, 21 bas), elle se trouve ainsi confirmée; à ce niveau, l'anaérobiose est loin d'être complète.

On a indiqué également que la pyritisation était un processus de diagenèse; la pyrite est formée lentement dans les sédiments anciens. Elle apparaît toutefois dans les vases superficielles en quantités notables, spécialement pour les vases oxydées (st. 1, 3, 10, 16, 21, 23, 8 août), et à ce niveau sa teneur montre des variations saisonnières (st. 8 août et 8 septembre; st. 2 août et 2 octobre), ce qui confirme le point de vue d'HARMSSEN (1954) sur l'origine double de la pyrite :

- l'une mobile, formée par un processus rapide dans les sédiments récents;
- l'autre, plus stable, élaborée plus lentement dans les sédiments anciens, riches en humus.

TABLEAU 12

Résultats partiels obtenus sur les différentes formes soufrées de l'étang (mg par kg de vase humide).

Stations	Date	S. SO ₄ (sulfate)	S. sulfures	S. pyritique
1	8/1963	1260	84	5 180
2	"	580	890	2 670
2	10/1963	380	808	1 080
4	8/1963	590	840	2 130
5	"	460	1 260	4 170
6	"	480	740	2 150
7	"	650	160	1 040
7 haut	9/1963	515	640	1 260
7 bas	"	385	0	1 490
3	8/1963	390	380	6 100
8	8/1963	626	370	3 080
8 haut	9/1963	465	830	870
8 bas	"	210	0	640
9	"	518	845	2 640
10	"	480	x	4 170
11	"	440	446	1 100
12	8/1963	200	0	1 610
13	"	585	150	480
15	"	240	0	540
16 haut	9/1963	320	176	7 450
16 bas	"	570	0	5 100
21 haut	"	310	192	5 630
21 bas	"	625	0	9 310
22	8/1963	433	684	3 070
23	"	340	64	7 150

4°) Provenance du fer et du soufre élémentaire; Rapport fer total / soufre total

a) le fer

Ce métal, si important dans la fixation de l'H₂S toxique, se rencontre dans la vase en quantités énormes comparativement à celles trouvées sous forme libre dans l'eau surnageante ou interstitielle.

Comme STRAKHOV (1959) l'a montré, c'est sous forme de suspensions mécaniques que le fer est apporté aux sédiments.

Suivant le degré de transformations ultérieures subies par celles-ci, le fer sera mobile, échangeable, combiné ou non. L'essentiel est de connaître son état, car si la teneur en fer est nettement supérieure à celle du soufre (rapport entre 10/1 et 20/1), c'est sa disponibilité qui prime; et seule une fraction sera susceptible de fixer l'H₂S microbien.

Le dosage du soufre total effectué sur 56 échantillons de vases

superficielles et profondes nous a donné des valeurs situées entre 0,3 et 0,7 % (expl. tabl. 13).

TABEAU 13
*Teneur en fer total et soufre total (% vase sèche)
des sédiments de la station 2.*

	Mars 1963	Mai 1962	Juin 1963	Juil. 1961	Juil. 1963	Août 1963	Sept. 1962	Oct. 1963	Déc. 1962
Fer total %	5	5,4	6	7	5	6,2	7	6	6,2
Soufre total %	0,34	0,23	0,6	0,3	0,45	0,4	0,63	0,45	0,4

b) le soufre élémentaire

Il est essentiel à l'élaboration du soufre organique et de la pyrite; il résulte de l'oxydation chimique des sulfures et de leur oxydation biologique due aux germes du soufre telles les bactéries pourpres décelées à 20 cm de profondeur dans la vase des st. 5-6, en juillet.

On a noté également sa formation lors du processus de réduction des sulfates.

Ainsi donc, seule l'étude d'une partie des composés soufrés a été envisagée; il nous reste une étape difficile dans l'analyse des formes du soufre, et leur rapport avec le fer, le redox et l'activité microbiologique.

D. — DONNÉES COMPLÉMENTAIRES

1°) ETUDE GÉOCHIMIQUE DES SÉDIMENTS

Dans l'espoir de déceler quelques facteurs responsables des irrégularités dans les résultats enregistrés en été et se traduisant par une diminution d'intensité de la sulfato-réduction (Fig. 2 : st. 2, 4, 5, 6), et par un retard ou une absence de réduction en d'autres stations, une étude chimique des sédiments a été entreprise.

Nous attendions de la composition ionique des sédiments prélevés une meilleure compréhension de la répartition biologique mentionnée, car la biologie est conditionnée par ces ions en tant que facteurs de croissance ou d'inhibition.

Les plantes aquatiques sont capables de chélater certains éléments et de supporter, par les composés soufrés volatils qu'elles excrètent, des concentrations ioniques toxiques (ARMSTRONG et BOALCH, 1960). Leur décomposition dans les sédiments, lorsqu'elle a lieu, permet aux particules colloïdales d'adsorber activement les électrolytes accumulés durant

la croissance de la plante. Le milieu réducteur peut solubiliser ces éléments leur fournissant ainsi la possibilité d'opérer. Cependant, nous sommes conscient du fait que la vase est un mélange complexe et que les données analytiques (Fig. 5) sont délicates à interpréter. La présence de certains ions n'entraîne pas une conclusion immédiate; leur interaction (ex. molybdène et cuivre, MILLER et ENGEL, 1960) et leur effet variable selon leur état, mobile ou fixé, figurent parmi les raisons qui s'y opposent.

On connaît la sensibilité des bactéries sulfato-réductrices à des faibles doses de cuivre (50 ppm inhibiteurs en culture pure pour la variété « aestuarii », BOOTH et MERCER, 1963), de chromate (POSTGATE, 1951), mais la présence de certains composés, en particulier la cystéine, risque de supprimer cette action.

La sulfato-réduction est inhibée en partie par le cobalt, le nickel et le zinc (MILLER, 1949-1950; HATA, 1960), mais ce sont des résultats de laboratoire, où un seul sel est généralement impliqué et l'opération a lieu dans des conditions optimales; de plus, ces ions (dans la nature également) peuvent être rendus inactifs par précipitation sous forme de sulfures.

BAAS BECKING et MOORE (1961) ont rapporté qu'à pH 8, les sulfures de Cu, Ni, Co et Zn se formaient pour un Eh compris entre — 45 et — 170 mv; ils seront donc rapidement fixés. Seuls Co, et peut-être Zn, en présence de fer peuvent diffuser et agir (HUTCHINSON, 1957).

TABLEAU 14

Comparaison des teneurs en oligoéléments (ppm par gr de vase sèche) obtenues sur des sédiments intacts et des argiles extraites pour quelques stations.

St. 4 surf.	Bore		Nickel		Cuivre		Chrome		Zinc		Molybdène		Cobalt	
	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.	séd.	arg.
2/1963	0	30	37	52	22	49	100	310	100	75	5	13	5	14
5/1962	32	20	45	49	0	30	100	230	160	87	8	5	16	14
5/1963	50	45	42	81	12	77	95	445	110	100	5	5	13	19
6/1961	0	45	42	49	12	18	90	310	70	70	5	5	7	14
9/1962	45	13	43	49	10	34	100	345	150	80	7	4	11	14
11/1962	105	37	58	47	10	34	130	310	65	70	5	4	29	16
St. 2 surf.														
3/1963	45	0	44	58	7	37	90	365	120	80	14	7,5	13	11
5/1962	45	55	51	50	0	35	110	320	110	80	5	4	19	16
5/1963	65	25	50	50	17	33	100	330	100	80	14	8	16	10
7/1961	17	30	40	44	20	37	90	300	110	80	6	5	11	9
8/1962	87	30	59	47	7	33	120	325	100	70	16	5	22	12
11/1962	117		51		20		100		130	80	13		17	14
St. 4 prof.														
2/1963	87	30	58	49	17	20	120	310	325	76	6	5	16	18
5/1962	70	20	55	49	5	22	115	325	110	85	5	5	10	14
5/1963	70	20	55	47	20	27	115	305	130	78	6	4	13	14
9/1962	87	30	68	45	22	20	135	305	120	76	6	4	20	16
11/1962	40	20	55	43	22	20	120	288	130	76	0	3	10	12

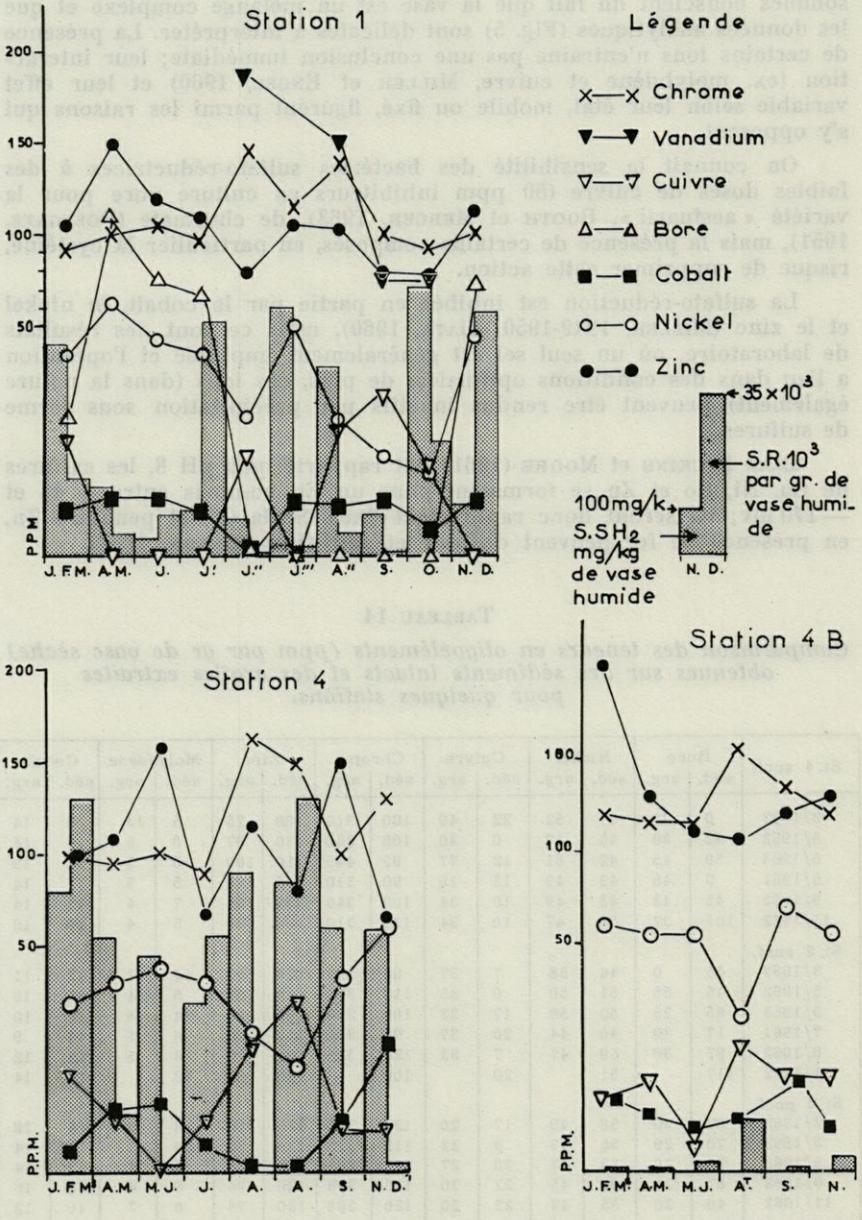


FIG. 5. — Teneurs en oligoéléments des sédiments de quelques stations (ppm par gr de vase sèche).

RÉSULTATS

Des quantités données de sédiments pulvérisés et de graphite, support inerte, sont mélangées puis transformées en pastilles. Des échantillons témoins sont préparés de façon identique et ces pastilles sont placées dans un quantomètre qui enregistre les teneurs en chacun des éléments testés. Avec pour abaques les courbes fournies par les valeurs témoins, on obtient les chiffres indiqués dans la Fig. 5.

Les résultats obtenus sur les *sédiments* primitifs ne montrent que de légères variations entre les stations, et, si quelques différences sont perceptibles dans le temps, la lecture des *argiles* les efface (voir tableau 14).

Pour chaque élément, on ne peut attribuer à une station donnée qu'une seule valeur constante, ou presque, au cours de l'année; l'action de ces ions, si elle a lieu, sera déterminée par le redox et probablement d'autres caractéristiques physico-chimiques.

Pour l'instant, il ne semble pas que ces ions plus ou moins bactériostatiques soient importants dans la présente étude écologique.

— Dans l'explication du maintien des sulfates en milieu sédimentaire anaérobie, intervient un élément qui conservera ici tout son intérêt : le manganèse, très facilement réductible, mais dont le sulfure ne précipite qu'à des redox très bas.

Or, on connaît la richesse des plantes marines en manganèse (MOLITG, cité par MARCHESONI, 1949; 380 ppm chez *Zostera marina*, CANDUSSIO, 1960), et sa toxicité (quelques mg/l) levée par les ions ferreux.

Les valeurs enregistrées (0,07 à 0,08 %, st. surf. 2) montrent sa relative abondance dans les sédiments de l'étang de Sigean et son influence écologique a été amplement montrée par KOYAMA et SUGARAWA (1953), puis par LIGHTHART (1963).

Les premiers ont attribué la dormance des sulfates dans les sédiments à l'absence de fer dans l'eau interstitielle, permettant ainsi au manganèse d'agir. L'inhibition qu'il provoque peut être immédiatement levée par addition de Fe^{++} .

Le manganèse et son antagonisme avec le fer constituent peut-être un facteur important dans la croissance variable des sulfato-réducteurs enregistrée aux stations 2, 4, 5, 6; son action dans l'étang sera examinée ultérieurement.

— Bien que l' H_2S moléculaire, forme la plus toxique des sulfures, soit facilement supporté par les sulfato-réducteurs (MILLER, 1950), ce dernier ainsi que HATA et Coll., 1959, LOVE et ZIMMERMAN, 1961, ont indiqué que la présence de certaines quantités d' H_2S libre tend à retarder la production supplémentaire de sulfures.

Or, on a pu remarquer que les redox très négatifs du mois de juillet sont accompagnés d'une teneur élevée en sulfures et d'une baisse de réduction bactérienne (st. 4, 5, 6). Il est donc possible qu'à la suite d'une acidification temporaire, la présence du composé

$\text{FeS.H}_2\text{S}$ soit la cause de cette diminution dans l'activité sulfato-réductrice, au même titre que le manganèse. Cette influence bactériostatique dure quelques temps avant le nouveau développement du mois de septembre.

— En ce qui concerne l'absence de ce processus microbien en d'autres stations, le facteur chimique des sédiments semblant écarté, c'est plutôt vers la concurrence biologique que nous devons nous pencher, et si le rôle inhibiteur ou compétitif (déjà envisagé par NOVOGILOVA, 1957) de la végétation peut être impliqué, il est certainement doublé de facteurs physico-chimiques et climatiques.

2°) Importance biologique et géologique de l' H_2S

La petite surface occupée par les zones lagunaires paraît être sans rapport avec leur importance biologique et géologique; elles captent une grande partie du matériel qui serait normalement perdu à la mer, et, grâce à leur potentiel chimique ainsi qu'à des séries cycliques de transformations, elles favorisent un développement végétal intensif et une accumulation de matière organique.

1) Du point de vue biologique : on a souvent parlé de mortalités importantes causées par l' H_2S biogène; en réalité, les causes en sont nombreuses et parmi celles-ci dans les étangs de Canet et de Sigean, le développement soudain d'un microbe pathogène pour les anguilles (travaux en cours au Laboratoire, LAGARDE et CHAKROUN) s'est révélé être le principal agent responsable (fin septembre 1963).

L'époque à laquelle se situent les mortalités semble devoir être prise en considération :

a) en été, lors des périodes de grande chaleur, de calme exceptionnel, l'oxygène peut être rapidement évacué et l' H_2S libéré; un tel processus n'a pas été noté dans l'étang ces trois dernières années, ce qui est en accord avec les données microbiologiques (seules certaines stations de faible profondeur sont actives).

Des cas de mortalité signalés il y a quatre ans n'étaient pas naturels (anguilles emprisonnées dans des filets à faible profondeur) et MIZOULE, — données non publiées — nous a rapporté qu'ils avaient lieu à des températures élevées.

b) Lors de changements brutaux dans l'hydrobiologie de l'étang; la mortalité microbienne des anguilles en est un exemple qui s'est produite pendant un radoucissement soudain de la température faisant suite à une forte pluviométrie : elles feraient un comportement singulier cherchant refuge dans la vase. L'hydrogène sulfuré n'était donc pas en cause.

- c) Période de stagnation en automne-hiver (parfois complétées par une légère stratification des eaux due aux intempéries); l' H_2S peut alors prendre une grande importance car les bactéries intéressées semblent actives en tous points, et, la basse température aidant, il est possible de noter une telle dystrophie (voir SCHACHTER, SENEZ, LEROUX-GILERON, 1953).

Ce tableau n'est pas limitatif et, comme on peut s'en rendre compte, la température est le catalyseur de ces phénomènes. De même, DOWNING et MERTENS (1957) ont montré qu'une élévation de température de 10 à 20 degrés réduisait la résistance à l'anoxie de poissons dulcaquicoles.

Ainsi donc la production de H_2S est un test apparent, mais insuffisant, pour expliquer ces phases anormales réglées par de nombreux paramètres.

Toutefois les réducteurs du soufre ont une action bénéfique dans l'apport de composés ($-HS-$) demandés pour l'activation de nombreux systèmes enzymatiques, dans la minéralisation de la matière organique, et la libération par H_2S des phosphates (KOYAMA et Coll., 1957) mis ainsi à la disposition des plantes.

2) Du point de vue géologique : la réduction bactérienne des composés soufrés aboutit à la formation chimique de sulfures métalliques, en particulier de la pyrite.

Pour ses besoins énergétiques, elle provoque une oxydation de la matière organique et cette action, jointe à la pyritisation (qui est une donation d'hydrogène) et à la méthanation, contribue au processus d'hydrogénation de la matière organique, une des interprétations possibles de la formation des hydrocarbures (SUGDEN, 1963).

Dans les zones à fort pourcentage d'éléments argileux, l'étude des horizons biochimiques permettrait d'éclaircir ce qui précède et l'évolution de l'étang jusqu'à ce jour. Elle aurait également pour but de préciser ce qui détermine la présence de sulfato-réducteurs uniquement dans les couches superficielles et celle des réducteurs de S-organique fréquents en profondeur.

DISCUSSION

Dans ce biotope aux variations brutales, se révèle une certaine harmonie biologique. En associant les données chimiques aux résultats microbiologiques, il semble que l'on doive prendre en considération, sur un plan général, un cycle bactérien dans la formation d' H_2S .

En automne et en hiver, malgré la température basse, l'activité des micro-organismes dans les sédiments, et plus spécialement celle des réducteurs de composés soufrés, est très intense; la phase anabolique de l'étang est terminée, la phase minéralisatrice s'exprime pleinement. Cette action s'étend sur cinq mois, et lorsque le matériel facilement décomposable n'est plus disponible, les sulfato-réducteurs laissent la place aux hétérotrophes putréfiants. Le redox est bas, et sur toute l'étendue lagunaire, la croissance est importante mais le métabolisme ralenti (Loi de van't HOFF) et la production d' H_2S , durable, mais moins intense qu'en été.

A cette unité hivernale s'oppose une diversité estivale. En effet, les conditions requises pour une sulfato-réduction efficace sont la présence de sulfates et de matière organique disponibles et un redox favorable.

Après les conditions photosynthétiques idéales du printemps, celles qui sont caractéristiques de la réduction des sulfates sont obtenues en juillet dans certaines stations (surtout des bassins 2 sud et 3), à la faveur d'un dérèglement physico-chimique encore inconnu : les faibles quantités de matériel organique fournies favorisent une production abondante d' H_2S (température élevée) et l'anaérobiose ainsi survenue rapidement freine la forte décomposition aérobie.

Ce dégagement intense, *déjà spatialement limité* aux stations peu profondes, *est également dans le temps* : la croissance microbienne génératrice d' H_2S va cesser complètement en certains cas, diminuer en d'autres.

En conséquence, la végétation retrouve un regain d'activité au mois d'août (influence des eaux marines affluentes) et soumet le sédiment à un régime plus oxydant; elle atteint son apogée vers la fin du mois d'août : c'est alors une prairie qui couvre densément l'étang.

En septembre, une reprise de l'activité microbienne a lieu et englobe alors toutes les stations de faible profondeur.

Il semble donc qu'il y ait une certaine dépendance entre l'activité anaérobie des sédiments et la nature du matériel végétal sus-jacent.

Dans cette lagune peu profonde, où n'apparaît pas la stratification classique des systèmes fermés aux eaux profondes riches en H_2S , la vie benthique macro- et microphytique domine cette action microbienne.

En quittant ce plan général pour celui plus particulier de la réduction des composés soufrés, on retrouve dans ces mêmes stations actives une succession dans les formes microbiennes étudiées :

l'oxydation légère du mois d'août semble fournir l'élément (S°) nécessaire à la formation du matériel de choix pour les réducteurs de soufre organique dont le développement est fortement accru en septembre; ce composé, élaboré par voie chimique, est rapidement utilisé et reconstitué tandis que celui formé biologiquement n'est que périodiquement fourni, surtout par les algues. Les hétérotrophes réducteurs de soufre organique précèdent généralement l'activité sulfato-réductrice et lui procurent le redox essentiel à son développement; cette dernière, en retour, fournit l'élément indispensable aux réducteurs de soufre organique qui succèdent activement aux sulfato-réducteurs.

Il serait donc intéressant d'étudier plus en détail cette métabiose directrice de la formation de l'H₂S.

Dans un profil sédimentaire de la côte occidentale, on doit distinguer :

— une zone superficielle colorée en noir, dont l'étendue verticale est variable suivant le degré d'activité, et où l'H₂S excrété forme un sulfure plus ou moins stable et du soufre élémentaire régulièrement utilisé dans les réactions avec la matière organique;

— une zone profonde toujours grise, à odeur sulfurée parfois forte, où la pyrite est à peu près la seule forme de sulfure rencontrée; le soufre libre est consommé dans la pyritisation et la production de soufre organique.

Les sulfates y sont présents :

Stations	23	19	18	8	7	21	16
SO ₄ mg/kg vase hum.	140	530	140	210	380	625	570

mais les sulfato-réducteurs régulièrement absents (sauf st. 23), ou plus exactement inactifs. *Ils sont beaucoup plus exigeants sur la qualité de la matière organique* que les réducteurs de soufre organique qui présentent en cette zone, avec les aérobies, un accroissement important en hiver et fin printemps, lorsque la vase superficielle à sulfato-réducteurs ralentit son activité, ainsi pour les stations 2, 4, 5, 6, 7, 8, 14, 16, 21, 22, dans le cas des aérobies et 5, 8, 21, pour les hétérotrophes. Ces derniers, en plein été, se développent au maximum en certaines stations 4, 6, 9, 21, 22, 23, libérant de l'H₂S à partir du soufre organique chimiquement formé, et plus spécialement à partir des composés de la méthionine.

CONCLUSIONS

Les résultats permettent d'aboutir à l'idée générale d'une zonation horizontale (végétation) et verticale (dans les sédiments) responsables des activités microbiennes observées et à la conclusion qu'une étude microbiologique doit être soutenue par une étude chimique détaillée, en particulier pour le soufre dont les liaisons avec le fer et la matière organique sont fragiles et interdépendantes, affectées par le redox et les microorganismes.

Etant donné cette relation étroite entre facteurs physico-chimiques et biologiques, on a de bonnes raisons de croire en un rapport théorique que des mesures plus nombreuses et plus complètes nous permettront peut-être d'obtenir.

Une telle concentration de données qualitatives et quantitatives était nécessaire avant un examen plus approfondi ou une orientation spécialisée. Elle permet d'assimiler l'étang à de nombreux autres biotopes (lagunes américaines, mers fermées) tout en montrant l'importance de son potentiel biologique phytobenthique qui entraîne semble-t-il des réactions microbiologiques variables de la part du sédiment.

La formation d' H_2S n'est pas un phénomène isolé, elle ne s'exprime pas indépendamment; elle est le résultat d'actions antérieures et prépare les séquences ultérieures, ce qui explique qu'elle soit localisée, limitée à certaines zones et que l'acide sulfhydrique ne soit pas le seul facteur responsable de la dystrophie souvent signalée dans ces milieux lagunaires.

La multiplicité des facteurs susceptibles d'intervenir rend difficile l'analyse de leur importance et de leur rôle respectif. Pour y parvenir, et élucider plus amplement certains processus, il est nécessaire d'associer les expériences de laboratoire aux mesures relevées *in situ*.

Au laboratoire, par l'emploi de cultures pures ou d'enrichissement, certains principes pourront être établis, certaines situations créées volontairement en un temps très court et le nombre des paramètres augmenté à volonté.

Des vérifications des données obtenues seront effectuées sur place, en particulier la vitesse du processus non envisagée dans cette investigation (emploi du soufre isotopique marqué : IVANOV, 1956; ou rapport S_{32}/S_{34} , le S_{32} étant utilisé préférentiellement durant la réduction des sulfates : JENSEN, 1962).

Ainsi, en reconstituant progressivement les circonstances naturelles et la compétition biologique, parviendrons-nous à donner leur juste valeur aux phénomènes ambiants.

L'approche écologique a ses pièges, et nous en sommes conscient; c'est la caractéristique de l'écologie « qui emprisonne ses propres adeptes dans le cercle toujours plus approfondi de ses techniques » (PETIT, 1962).

RÉSUMÉ

Une étude a été faite dans le but de préciser les mécanismes intervenant dans la formation microbienne d'hydrogène sulfuré en milieu saumâtre (23 stations de l'étang de Bages-Sigean, Aude).

Cette lagune peu profonde en communication avec la Mer Méditerranée, ne présente pas la stratification des systèmes fermés aux eaux profondes riches en H_2S ; c'est un stade final des systèmes lagunaires où la vie macro-phytique joue un rôle directeur.

Sur un plan général, un cycle bactérien doit être envisagé pour l'élaboration de ce gaz au rôle écologique important. Si, en automne-hiver, c'est toute l'étendue de l'étang qui participe à la formation d' H_2S , en été, par contre, la production abondante des sulfures est limitée dans le temps (un mois) et dans l'espace (*quelques* stations de faible profondeur). *Quelques* stations, car il y a une certaine dépendance entre l'activité anaérobie du sédiment et la nature du matériel végétal dans les eaux.

Sur le plan particulier des microflores génératrices d' H_2S , on peut retrouver une métabiose entre les hétérotrophes réducteurs de soufre organique et les sulfato-réducteurs, les premiers préparant un redox favorable aux seconds, ces derniers fournissant indirectement une matière soufrée organique de nature mal définie. Les réducteurs de soufre organique, moins exigeants quant à la qualité de la matière organique, sont les seuls à opérer à 30 cm de profondeur dans le sédiment.

Le dégagement d' H_2S dans les sédiments d'un milieu peu profond ne se développe pas spontanément à tous moments et en tous lieux. Des conditions doivent être créées pour qu'il se produise : l'étape de la formation des sulfures est la conséquence d'activités biologiques et micro-biologiques (dénitrification, par exemple). On ne doit pas le considérer comme le seul facteur engendrant les phases dystrophiques des lagunes et quand il agit comme tel, des conditions physico-chimiques (température, teneurs en oxygène) sont nécessaires comme catalyseurs.

SUMMARY

A study was carried out to define precisely the mechanisms happening in the bacterial hydrogen sulfide release in brackish surroundings (23 stations of Sigean mere, Aude).

This shallow lagoon connected with the Mediterranean Sea doesn't show the stratification of closed systems which have H₂S rich deep waters; it is a final stage of lagoon systems where the macrophytic life is playing a controlling part.

On a general view-point, a bacterial cycle appears in the formation of this important ecological gas. If, in autumn-winter, it is the whole lagoon sediments which contribute to the H₂S release, in summer, on the other hand, the large production of sulfides is limited in time (one month) and in space (*some* stations). *Some* stations, because there is a dependance between anaerobic activity of sediments and nature of green plant material in waters.

On the special view-point of the microflora productive of hydrogen sulfide, it is possible to perceive a metabiosis between heterotrophic organic sulfur reducing and sulfate-reducing bacteria, the first ones providing a favourable redox to the last ones which procure indirectly a sulfur organic material in ill-defined nature. Less fastidious as for the quality of organic matter, the organic sulfur reductors are the only to work inside the sediments (30 cm).

The H₂S release in the sediments of this shallow biotope doesn't spread out spontaneously at any moment and places. Conditions are necessary for its beginning: the stage of sulfides formation is the result of fore biological and microbiological activities (denitrification, for expl.). It isn't the only factor interfering in dystrophic phases of lagoons and when it takes effect, it needs physico-chemical conditions (temperature, oxygen amount) as catalysators.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Bestimmung des Ursprungs des mikrobischen Schwefelwasserstoffes im Brackwasser war Zweck dieser Arbeit (23 Stationen im Lagunenkomplex, Bages-Sigean, Aude).

Diese, mit dem Mittelmeer in Verbindung stehende, seichte Lagune zeigt nicht die klassische Stratifizierung der tiefen, H₂S reichen, abgeschlossenen Komplexe: Sie ist ein Endstadium der

lagunaren Systeme unter direkter Einwirkung des Makrophytons.

Als Ursache der Formation dieses oekologisch wichtigen Gases muss ein bakterieller Zyklus herangezogen werden. Im Herbst und im Winter trägt die ganze Fläche der Lagune zur Formation von H_2S bei. Im Sommer dagegen findet eine grössere Sulfurenproduktion nur während eines Monats und an *wenigen*, sehr seichten Stellen statt, weil eine gewisse Verbindung zwischen der anaerobischen Aktivität des Sedimentes und der Zusammenstellung der Pflanzengesellschaft besteht.

Es wurde eine Metabiose zwischen den heterotrophen Organschwefelreduktoren und den Sulfatreduktoren festgestellt. Die Ersteren bereiten den Letzteren einen günstigen Redox vor, während diese eine organische Schwefelverbindung unbestimmten Charakters bilden. Die Organschwefelreduktoren sind die einzigen die noch 30 cm tief im Sediment wirken, da sie anspruchslos gegenüber den organischen Stoffen sind.

Die H_2S Bildung findet sich nicht überall und zu jeder Zeit in den Sedimenten seichter Gewässer ein; es müssen besondere Verhältnisse vorhanden sein. Das Sulfurstadium ist die Konsequenz verschiedener biologischer und mikrobiologischer Vorkommnisse (Entnitrifizierung, zum Beispiel). Diese Gatzbildung ist nicht der einzige Faktor der die dystrophische Phasen der Lagunen hervorruft; wenn der Fall eintritt, sind zusätzlich verschiedene chemisch-physikalische Faktoren (Temperatur, Sauerstoffgehalt) als Katalysoren notwendig.

BIBLIOGRAPHIE

- ABD EL MALEK, Y. et S.G. RISK, 1958. Counting of sulfate reducing bacteria in mixed bacterial population. *Nature* (London), **182** (4634) : p. 538.
- ARMSTRONG, F.A.G. et G.T. BOALCH, 1960. Volatile organic matter in algal culture and sea water. *Nature*, **185** (4715) : 761-62.
- BAAS BECKING, L.G.M. et I.R. KAPLAN, 1956. Biological processes in the estuarine environment. III : Electrochemical considerations regarding the sulphur cycle. *Kon. Ned. Akad. Wet. Proc.*, B **59** : 85-96.
- BAAS BECKING, L.G.M. et M. Mac KAY, 1956. Biological processes in the estuarine environment. V : The influence of *Enteromorpha* upon its environment. *Kon. Ned. Akad. Wet. Proc.*, B **59** : 110-123.
- BAAS BECKING, L.G.M., 1956. Biological processes in the estuarine environment. VI : The state of iron in the estuarine mud. *Kon. Ned. Akad. Wet. Proc.*, B **59** : 181-189.
- BAAS BECKING, L.G.M., et D. MOORE, 1961. Biogenic sulfides. *Econ. Geol.*, **56** : 259-272.

- BANFI, G., 1955. Studio e tentativi di separazione di alcune forme microbiche associate in una coltura di *Vibrio desulfuricans*. *Centr. Micr. Mont. Ist. Micr. Gen. Agr.*, 6: 201-218.
- BAKER, F.D., H.R. PAPIKA et L.L. CAMPBELL, Jr., 1961. Choline fermentation by *Desulfovibrio desulfuricans*. *Bact. Proc.*: 73.
- BELJERINCK, M.W., 1904. *Arch. Neerl. Sci.*, 2, (9): 131, cité par BUTLIN, K.R. et POSTGATE, J.R., 1956.
- BENDA, I., 1957. Mikrobiologische untersuchungen über das Auftrete von Schwefelwasserstoff in den anäroben Zonen des Hochmoores. *Mit.* 12, *Arch. Mikrob.*, 27: 337-374.
- BERNER, R.A., 1962. Experimental studies of the formation of sedimentary iron sulfides. *Bioch. sulf. isot.*, *Proc. Nat. Sci. Found. Symp.*, JENSEN ed.: 107-120.
- BERNER, R.A., 1963. Electrode studies of hydrogen sulfide in marine sediments. *Geoch. Cosmoch. Acta*, 27: 563-575.
- BOOTH, G.H. et S.J. MERCER, 1963. Resistance to Cu of some oxidizing and reducing bacteria. *Nature*, 199: 622.
- BONCIU, C., V.T. DUMITRESCO-VALERIAN et B. DEMAYO, 1958. Contribution à l'étude des bactéries sulfureuses de l'eau et du limon du lac de Tekirghiol. *Arch. Roum. Path. Exp.*, 17 (12): 383-399.
- BOURCART, J., 1942. La vase, milieu biologique. *C.R. Soc. Biogeogr.*: 1-5.
- BROMFIELD, S.M., 1953. Sulfate reduction in partially sterilized soil exposed to air. *J. Gen. Micr.*, 8: 378-390.
- BUNKER, H.J., 1939. Factors influencing the growth of *Vibrio desulfuricans*. 3rd Int. Congr. Micr., *Abst. Comm.*: 64-65.
- BUTLIN, K.R. et J.R. POSTGATE, 1953. Microbiological formation of sulfide and sulphur. *Symp. Micr. Met.*, VI° Int. Cong. Micr., Roma: 126-143.
- BUTLIN, K.R. et J.R. POSTGATE, 1956. Formation enzymatique de sulfures à partir de substrats minéraux par les micro-organismes. *Coll. Int. C.N.R.S., Biochimie du soufre*: 61-7.
- CAMPBELL, L.L., Jr., H.A. FRANK et E.R. HALL, 1957. Studies on thermophilic sulfate-reducing bacteria. I. Identification of « *Sporovibrio desulfuricans* » as *Clostridium nigrificans*. *J. Bact.*, 73: 516-521.
- CANDUSSIO, R., 1960. Composizione chimica della *Zostera marina* L. *Atti Mus. Civ. Stor. Nat.*, Trieste, 12 (2): 46-65.
- CHARLOT, G. et D. BEZIER, 1945. Méthodes modernes d'analyse quantitative minérale. Masson, Paris.
- CLARKE, P.H., 1953. Hydrogen sulfide production by bacteria. *J. Gen. Micr.*, 8: 397-407.
- DOWNING, K.M. et J.C. MERTENS, 1957. The influence of temperature on the survival of several species of fish in low tensions of dissolved oxygen. *Ann. Appl. Biol.*, 45 (2): 261-7.
- EMERY, K.O. et S.C. RITTENBERG, 1952. Early diagenesis of California basin sediments in relation to origin of oil. *Bull. Amer. Assoc. Petr. Geol.*, 36 (5): 735-806.
- ETIENNE, A. et J. HERRMAN, 1950. Appareil universel pour la micro-analyse organique élémentaire par combustion, présenté aux Journ. Int. de l'analyse et des essais.
- FREDERICK, L.R., R.L. STARKEY et W. SEGAL, 1957. Decomposability of some organic sulfur compounds in soil. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.*, 21 (3): 287-292.

- GENOVESE, S., 1963. Données sur les conditions physico-chimiques de l'étang du Faro. *Comm. Int. Expl. Sci. Mer Méd.*, Rap. Proc. Verb., 17 (3) : 775-778.
- GESSNER, F., et L. HAMMER, 1960. The photosynthesis of marine plants as related to the salt content. *Planta.*, 55 : 306-12.
- GRANDORI, R. et L., 1933-34. Risultati di ricerche microbiologiche sul Lago di Caprolace (Agro Pontino). *Ann. Ist. Sup. Agr. di Milano*, I (1) : 1-15.
- GRANDORI, L., 1939. Studi sui lago di Caprolace. *Bol. Zool. Agr. e Bact. Univ. Milano*, 9 : 1-66.
- GROSSMAN, J.P. et J.R. POSTGATE, 1953. Cultivation of sulfate reducing bacteria. *Nature*, 171 (4353) : 600.
- GUNKEL, W., et C.H. OPPENHEIMER, 1963. Experiments regarding the sulfide formation in sediments of the Texas Gulf Coast. Symp. on marine microbiology, OPPENHEIMER ed. THOMAS Publ., p. 674-8.
- HARMSSEN, G.W., 1954. Observations of the formation and oxydation of pyrite in soil. *Plant and soil*, 5 (4) : 324-348.
- HATA, Y., H. MIYOSHI, H. KADOTA et M. KIMATA, 1959. Studies on the marine sulfate reducing bacteria. VII : Relation between the activity of marine sulfate reducing bacteria and the oxidation-reduction potential of the culture media (I). *Jour. Shi. Coll. Fish.*, 8 (2) : 135-145.
- HATA, Y., 1960. Influence of heavy metals upon the growth and the activity of marine sulfate reducing bacteria. *Jour. Shi. Coll. Fish.*, 9 (3) : 363-375.
- HATA, Y., 1960. Hydrogen acceptors in growth and sulfide formation of marine sulfate reducing bacteria. *Jour. Shi. Coll. Fish.*, 10 (1) : 79-87.
- IVANOV, M.V., 1956. Utilisation des isotopes pour l'étude de l'intensité du processus de réduction des sulfates dans le lac Belovod. *Mikrobiologija*, 25 (3) : 305-309.
- JACOBSEN, J.P., 1921. Dosage de l'oxygène dans l'eau de mer par la méthode de WINKLER. *Publ. Inst. Ocean.*, 144 : 1-29.
- JENSEN. Voir ouvrages généraux.
- KAILA, A., 1949. Biological absorption of phosphorus. *Soil Sci.*, 68 : 279-89.
- KANWISHER, J., 1959. Polarographic oxygen electrode. *Limnol. and ocean.*, 4 (2) : 210-217.
- KANWISHER, J., 1962. Gas exchange of shallow marine sediments. Symp. Mar. Sed., Narragan. Mar. Lab. : 13-19.
- KAPLAN, I.R. et S.C. RITTENBERG, 1963. Basin sedimentation and diagenesis. The earth beneath the sea, history. *The sea*, Vol. 3. Hill, ed. Wiley and Sons publ. : 583-608.
- KAPLAN, I.R., K.C. EMERY et S.C. RITTENBERG, 1963. Distribution and isotopic abundance of sulfur in recent marine sediments off Southern California. *Geoch. Cosm. Acta*, 27 : 297-331.
- KATAMAYA, T., 1962. Volatile constituents. Phys. and bioch. of algae. LEWIN, ed. : 467-472.
- KIMATA, M., H. KADOTA et Y. HATA, 1955. Studies on the marine sulfate reducing bacteria. (I). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 21 (4) : 229-234.
- KLEEREKOPER, H., 1957. Etude limnologique de la chimie des sédiments de fonds des lacs de l'Ontario méridional. Thèse, Paris.

- KOYAMA, T., et K. SUGARAWA, 1953. Sulphur metabolism and related problems. *J. Earth. Sci. Nag. Univ.*, 1 : 24-34.
- KURC, G., 1961. Foraminifères et ostracodes de l'étang de Thau. *Rev. Trav. Inst. Pech. Marit.*, 25 (2) : 133-247.
- LAGARDE, E., G. CAHET et M. MOURRUT, 1964. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean. I. Données climatiques. *Vie et Milieu*, suppl. n° 17 : 35-40.
- LAGARDE, E. et G. CAHET, 1964. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean. II. Recherches physico-chimiques et microbiologiques. *Vie et Milieu*, suppl. n° 17 : 41-60.
- LEWIN, J.C., 1953. Silicon metabolism in diatoms. I. Evidence for the role of reduced sulfur compounds in silicon metabolism. *J. Gen. Physiol.*, 37 : 589-599.
- LIGHTHART, B., 1963. Sulfate reducing bacteria in San Vicente reservoir, San Diego County Calif. *Limnol. and Ocean.*, 8 (3) : 349-351.
- LOVE, L.G. et D.O. ZIMMERMAN, 1961. Bedded pyrite and micro-organisms from the Mount Isa Shale. *Econ. Geol.*, 56 : 873-896.
- Mac CRADY, M.H., 1918. Tables for rapid interpretation of fermentation-tube results. *The Publ. Heath. Jour.*, 9 (5) : 201-202.
- MARCHESONI, V., 1949. Ricerche idrobiologiche ai laghi di Caldonazzo e Levico. Dati ambientali e loro correlazioni con la produttività fitoplanctonica. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 6 (1) : 1-94.
- MECHALAS, B.J., 1959. Energy coupling in *Desulfovibrio desulfuricans*. Thèse Univ. South. Calif.
- MILLER, L.P., 1949. Rapid formation of high concentrations of H₂S by sulfate-reducing bacteria. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 15 (9) : 437-465.
- MILLER, L.P., 1949. Stimulation of H₂S production by sulfate reducing bacteria. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 15 (9) : 467-80.
- MILLER, L.P., 1950. Tolerance of sulfate reducing bacteria to H₂S. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 16 (3) : 73-83.
- MILLER, L.P., 1950. Formation of metal sulfides through the activity of sulfate reducing bacteria. *Contr. Boyce Thomp. Inst.*, 16 (3) : 85-89.
- MILLER, R.F. et R.W. ENGEL, 1960. Interactions of Cu, Mo, SO₄ in nutrition. In : Symp. on interaction of mineral elements in nutrition and metabolism. *Fed. Proc.*, 19 (2) : 666-671.
- MILO DI VILLAGRAZIA, P., 1956. Ricerche fisico-chimiche e biologiche sui laghi salmastri pontini in relazione alla produttività. I. Il lago di Fogliano. A) Idrografia e condizioni fisico-chimiche. *Boll. Pesc. Pisc. Idro.*, 23 (II), 2 : 165-186.
- MORTIMER, C.H., 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, 29 : 280-329.
- MORTIMER, C.H., 1942. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.*, 30 : 147-201.
- NELSON, B.W., 1962. Important aspects of estuarine sediment chemistry for benthic ecology. Symp. Mar. Sed., Narragan. Mar. Lab., 27-41.
- NOVOGILOVA, M.N., 1957. The generation time of bacteria and the production of bacterial biomass in waters of the Rybinsk reservoir. *Mikrobiologiya*, 26 : 202-207.
- OHLE, W., 1954. Sulfat als « katalysator » des limnischen Stoffkreislaufes. *Sond. aus dem Jahr. Wasser*, 21 : 13-32.

- OPPENHEIMER, C.H. et L.S. KORNICKER, 1958. Effect of the microbial production of hydrogen sulfide and carbon dioxide on the pH of recent sediments. *Inst. Mar. Sci.*, 5 (12) : 5-15.
- OSTROUMOV, E.A. et V.M. SHILOV, 1956. Distribution of ferrous sulfide and hydrogen sulfide in deposits of the deep water depressions of the southwestern part of the Pacific Ocean. *Geokhimiya*, 7 : 25-38.
- OSTROUMOV, E.A. et L.S. FOMINA, 1960. Les formes de combinaison du soufre dans les couches des fonds de la partie Nord-Ouest de l'Océan Pacifique. *Tr. Inst. Okeanol.*, 32 : 206-14.
- OSTROUMOV, E.A. et I.I. VOLKOV, 1960. Les formes de combinaison du soufre dans les couches des fonds de la partie nord-ouest de l'Océan Pacifique. *Tr. Inst. Okeanol.*, 32 : 206-14.
- OSTROUMOV, E.A. et I.I. VOLKOV, 1960. Les formes de combinaison du soufre dans les dépôts des profondeurs de l'Océan Pacifique, près de la Nouvelle Zélande. *Trud. Inst. Okean.*, 42 : 117-124.
- OCHINSKI, F.W. et J.R. POSTGATE, 1963. Some biochemical differences between fresh water and salt water strains of sulfate-reducing bacteria. *Symp. Mar. Micr.*, OPPENHEIMER ed., Thomas Publ., p. 426-441.
- PECK, H.D., 1963. Symposium on metabolism of inorganic compounds. V. Comparative metabolism of inorganic sulfur compounds in microorganisms. *Bact. Rev.*, 26 (3) : 67-94.
- PETIT, G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie et Milieu*, 4 (4) : 569-604.
- PETIT, G., 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Coll. Int. Naples. Publ. St. Zool. Nap.*, 32, suppl. : 205-218.
- PETIT, G. et R. MIZOULE, 1962. Contribution à l'étude écologique du complexe lagunaire Bages-Sigean. *Vie et Milieu*, 12 (2) : 205-230.
- PORA, A.E., 1960. L'homéorapie, une notion à préciser dans la physiologie écologique des animaux aquatiques. *Com. Int. Expl. Sci. Mer Méd.*, Rapp. et Proc. Verb., 15 (3), 171-187.
- POSTGATE, J.R., 1951. On the nutrition of *Desulfovibrio desulfuricans*. *J. Gen. Micr.*, 5 : 714-724.
- POSTGATE, J.R., 1953. On the nutrition of *Desulfovibrio desulfuricans*, A correction. *J. Gen. Micr.*, 9 : 440-444.
- POSTGATE, J.R., 1952. Competitive and non competitive inhibitors of bacterial sulfate reduction. *J. Gen. Micr.*, 6 : 128-142.
- POSTGATE, J.R., 1959. Sulfate-reduction by bacteria. *Ann. Rev. Micr.*, 13 : 505-520.
- POSTGATE, J.R. et L.L. CAMPBELL, 1963. Identification of COLEMAN's sulfate reducing bacterium as a mesophilic relative of *Clostridium nigrificans*. *J. Bact.*, 86 (2) : 274-278.
- PREVOT, A.R., 1948. Recherches sur la réduction des sulfates et des sulfites minéraux par les bactéries anaérobies. *Ann. Inst. Past.*, 75-6 : 571-575.
- RIVIÈRE, A., et S. VERNHET, 1958. Contribution à l'étude sédimentologique de l'étang de Leucate-Salses. *Ecl. Geol. Helv.*, 51 (3) : 561-586.
- RUBENTCHIK, L.I., 1946. Sulfate reducing bacteria. *Mikrobiologiya*, 15 (5) : 443-456.
- SCHACHTER, D. et P. MARS, 1962. Contribution à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Note préliminaire sur l'écologie de l'étang de Lavalduc. *Coll. Int. Napl., Publ. St. Zool. Nap.*, 32 : 219-235.

- SCHACHTER, D., J.C. SENEZ et J. LEROUX-GILLERON, 1953. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre méditerranéen : l'étang de l'Olivier. *Vie et Milieu*, 4 (4) : 701-706.
- SELWYN, S.C. et J.R. POSTGATE, 1959. A search for the « *rubentchikii* » group of *Desulfovibrio*. *Ant. v. Leew.*, 25 : 465-472.
- SENEZ, J.C., 1951. Problèmes écologiques concernant les bactéries des sédiments marins. *Vie et Milieu*, 2 (1) : 5-43.
- SENEZ, J.C., 1951. Etude comparative de la croissance de *Sporovibrio desulfuricans* sur pyruvate et sur lactate de soude. *Ann. Inst. Past.*, 80 : 395.
- SENEZ, J.C. et J. LEROUX-GILLERON, 1954. Note préliminaire sur la dégradation anaérobie de la cystéine et de la cystine par les bactéries sulfato-réductrices. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 36 : 553-559.
- SENEZ, J.C., F. PICHINOTY et C. GEOFFRAY, 1956. Rôle des bactéries sulfato-réductrices dans la pollution des gazomètres. *Assoc. Tech. Ind. Gas Fr. Cong.* : 1-21.
- SENEZ, J.C., 1962. Rôle écologique des bactéries sulfato-réductrices. *Coll. Int. Napl., Pubbl. St. Zool. Nap.*, 32 : 327-441.
- SIGAL, N., J.C. SENEZ, J. LEGALL et M. SEBALD, 1963. Base composition of the deoxyribonucleic acid of sulfate-reducing bacteria. *J. Bact.*, 85 (6) : 1315-1318.
- SOMMANI, C., 1954. Il lago Lungo. Caratteristiche idrobiologiche de un ambiente salmastro. Osservazioni generali e biologiche. *Boll. Pesc. Pisc. Idrob.*, 30 (9) : 30-53.
- Standards methods for the examination of water and waste-water. II^e édition. 1960. APHA, A.W.W.A., W.P.C.F.
- STARKEY, R.L., 1950. Relations of micro-organisms to transformation of sulfur in soil. *Soil Sci.*, 70 : 55-67.
- STARKEY, R.L., 1956. Transformations of sulfur by micro-organisms. *Ind. Eng. Chem.*, 48 : 1429-1437.
- STARKEY, R.L., W. SEGAL et R.A. MANAKER, 1953. Sulfur products of the decomposition of methionine and cysteine by micro-organisms. *Proc. 6th Int. Cong. Micr. Rome* : 167.
- STRAKHOV, N.M., 1959. The forms of iron in the sediments of the black sea. *Ecl. Geol. Helv.*, 51 : 753-761.
- STRAKHOV, N.M., 1959. Diagenesis in marine deposits. *Ecl. Geol. Helv.*, 51 : 761-767.
- SUGARAWA, K., T. KOYAMA et A. KOZAWA, 1953. Distribution of various forms of sulfur in lake, river, and sea muds. *J. Earth Sci., Nag. Univ.* I : 17-23; II : 1-4.
- SUGARAWA, K., T. KOYAMA et E. KIMATA, 1957. Recovery of precipitated phosphate from lake muds as related to sulfate-reduction. *J. Earth Sci., Nag. Univ.*, 5 : 60-67.
- SUGDEN, W., 1963. Iron sulfides in sediments and their possible significance in respect to the origin of petroleum. *J. Inst. Petr.*, 49 : 65-69.
- TRASK, P.D., 1939. Organic content of recent marine sediments. *Recent marine sediments*. TRASK ed., p. 428-435.
- VAN BEMMELLEN, J.M., 1863. Bouwstoffen tot de kennis van de kleigronden der provincie Groningen. G.J. Mulder, *Sheik. Verh. Ond.*, III (2) : 1.
- VARGUES, H., 1962. Contribution à l'étude du caractère halophile chez les bactéries isolées du milieu marin. *Bull. Inst. Océan.*, 4 (1231) : 1-167.

- VERHOOP, J.A.D., 1940. Chemische en microbiologische omzettingen van Ijzersulfiden in den Bodem. Thesis. Veenman and sons ed. Wageningen.
- VOLKOV, I.I., 1961. Free H₂S and its products of its transformation in sediments of the Black Sea. *Tr. Inst. Okean. Akad. Nauk SSSR*, 50 : 29-67.
- VOLKOV, I.I., 1961. Iron sulfides, their interdependance and transformations in the Black Sea sediments. *Tr. Inst. Okean. Akad. Nauk SSSR*, 50 : 68-92.
- VOLKOV, I.I., 1962. State of H₂S in the water and the sediments of the Black Sea. *Tr. Inst. Okean., Akad. Nauk SSSR*, 54 : 39-46.
- WHEATLAND, A.B., 1954. Factors affecting the formation and oxydation of sulfides in a polluted estuary. *J. Hyg.*, 52 (2) : 194-210.
- WIAME, J.M., 1958. Le cycle du soufre dans la nature. In Ruhl ed., *Handb. der Pflanzenphys.* 9, Springer-Verlag. Berlin, p. 103-120.
- WINOGRADSKI, S., 1947. Principes de la microbiologie écologique. *Ant. v. Leew.*, 12 : 5-16.
- WOOD, E.J.F., 1954. Reducing substances in *Zostera*. *Nature*, 172 : 916.
- ZOBELL, C.E., 1941. Studies on marine bacteria. I. The cultural requirement of heterotrophic aerobes. *J. Mar. Res. Sears Found.*, 4 : 42-75.

OUVRAGES GÉNÉRAUX

- BAARS, J.K., 1930. Over sulfaat reductie door bacterien. Weenman ed., Thesis, Delft.
- HUTCHINSON, G.E., 1957. A treatise on limnology. *Geography, physics and chemistry*, Wiley and Sons, 1 : 978 pp.
- JENSEN, M.L., 1962. Biogeochemistry of sulfur isotopes. Jensen ed., Proc. Nat. Sci. Found. Symp.
- OPPENHEIMER, C.H., 1960. Bacterial activity in sediments of shallow marine bays. *Geoch. Cosmo. Acta*, 19 : 244-260.
- POCHON, J. et H. DE BARJAC, 1958. *Traité de microbiologie des sols. Applications agronomiques.* Paris, Dunod.
- RICHARD, F.A. et N. CORWIN, 1956. Some oceanographic applications of recent determinations of the solubility of oxygen in sea water. *Limnol. and Ocean.*, 1 (4) : 263-267.
- RITENBERG, S.C., 1941. Studies on marine sulfate-reducing bacteria. Thesis. Univ. South. Calif.
- Symposium on hydrobiology. 1941. Univ. of Wisconsin Press.
- SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON et R.H. FLEMING, 1942. *The Oceans.* Prentice Hall, Inc. New York.
- ZOBELL, C.E., 1946. *Marine microbiology.* Chronica Botanica Co., Waltham., Mass.
- ZOBELL, C.E. et S.C. RITENBERG, 1948. Sulfate-reducing bacteria in marine sediments. *Jour. Mar. Res.*, 7 (3) : 602-617.