

Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en Baie de Biétri (Lagune Ebrié, Cote d'Ivoire). Relations trophiques

Pierre Caumette, Marc Pagano & Lucien Saint-Jean

Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18, Abidjan, Cote d'Ivoire

Keywords: bacterial vertical distribution, stratified lagoon, phototrophic bacteria, zooplankton feeding

Abstract

During the period of September–November 1981, a stratified condition was observed in Biétri Bay, a part of Ebrié Lagoon (Ivory Coast, Africa). The epilimnion was oxidised and in the hypolimnion, high concentrations of hydrogen sulfide were noted ($200\text{--}400\text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$).

At the surface of the hypolimnion, a large population of phototrophic bacteria developed, constituting a brown layer composed of the purple and green bacteria *Rhodospseudomonas sp.*, *Chromatium gracile*, *Chlorobium vibrioforme*, *C. phaeobacteroides* and *Pelodictyon sp.* These bacteria can be considered as particulate organic matter producers. Their production is estimated at about $1\,530\text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. In the epilimnion, the algal production is $2\,200\text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. Therefore, phototrophic bacterial production represented 41% of the total photosynthetic production. In the epilimnion, the zooplankton community (composed of copepods, rotifers and some cyclopids) was particularly concentrated near the chemocline where only low concentration of dissolved oxygen was available.

Analysis of gut contents of the copepod *Acartia clausi*, which is the dominant species of the zooplankton, shows the importance of phototrophic bacteria and especially Rhodospirillaceae and *Chromatium* in its diet. This copepod seems to prefer phototrophic bacteria to both heterotrophic bacteria and phytoplankton. The vertical migration of the zooplankton community is partly conditioned by the search for nutrients i.e. phototrophic bacteria. Thus, bacteria contribute to the first trophic level of the food chain in this lagoon. Since they derive part of their energy from organic matter formed by primary producers, they cannot be considered as pure primary producers. However, in respect to the food chain they form food material for secondary producers (zooplankton).

Introduction

Les milieux stratifiés ont été bien étudiés, au point de vue physique et chimique avec, ces dernières années, un regard particulier sur la distribution des organismes vivants et leur production. Dans le cas des eaux saumâtres ainsi que des eaux salées continentales, ils sont fréquemment caractérisés par la présence d'une halocline et d'une oxycline qui délimitent un épilimnion aérobie et un hypolimnion généralement riche en hydrogène sulfuré.

Dans certains de ces milieux stratifiés, il a été observé, en surface de l'hypolimnion, la prolifération de bactéries phototrophes sulfo-oxydantes. Elles oxydent en conditions anaérobies l'hydrogène sulfuré produit et stocké dans l'hypolimnion. Les bactéries phototrophes vertes (Chlorobiaceae) y ont été plus souvent rencontrées que les bactéries pourpres et notamment le genre *Pelodictyon* qui a été observé par Gorlenko *et al.* (1978) et Parkin & Brock (1980), ainsi que le genre *Chlorobium* (Lawrence *et al.*, 1978; Takahashi & Ichimura, 1968). Les bactéries phototrophes pourpres qui ont été dé-

crites appartiennent surtout au genre *Chromatium* (Guerrero *et al.*, 1978; Matsuyama & Shirouzu, 1978).

Associées à ces proliférations bactériennes, des concentrations localisées de zooplancton au niveau de l'oxycline ont été quelquefois décrites dans ces milieux stratifiés (Culver & Brunskill, 1969; Gorklenko *et al.*, 1978; Guerrero *et al.*, 1978; Matsuyama & Shirouzu, 1978...). Ceux-ci peuvent donc être considérés comme des situations privilégiées pour l'étude du rôle que jouent les bactéries dans l'alimentation du zooplancton, et plus généralement dans la chaîne pélagique des transferts de matière. En effet, les bactéries phototrophes occupent une strate bien individualisée et peuvent apparaître comme des producteurs sur le plan des relations trophiques avec le zooplancton dont elles semblent régir la répartition chaque fois qu'elles sont abondantes.

Une telle situation a été observée dans une partie de la baie de Biétri, baie qui reçoit sur tout son pourtour, d'importants effluents domestiques et

industriels. A cause de la faible profondeur de cette baie, ces apports s'accumulent en partie au niveau des sédiments, entretenant ou favorisant les conditions d'anoxie dans l'hypolimnion.

Les répartitions algales, bactériennes et du zooplancton ont été étudiées dans cette baie en septembre et novembre 1981, période pendant laquelle l'état stratifié a été bien marqué. L'étude de la relation entre ces organismes a été développée dans le but de mettre en évidence l'importance des bactéries phototrophes comparativement aux bactéries hétérotrophes et au phytoplancton, dans la nourriture du zooplancton.

Matériel et méthodes

Site et prélèvements

Décrite par de nombreux auteurs recensés par Charles-Dominique & Durand (1979), la lagune Ebrié (Fig. 1) s'étend parallèlement au littoral atlantique.

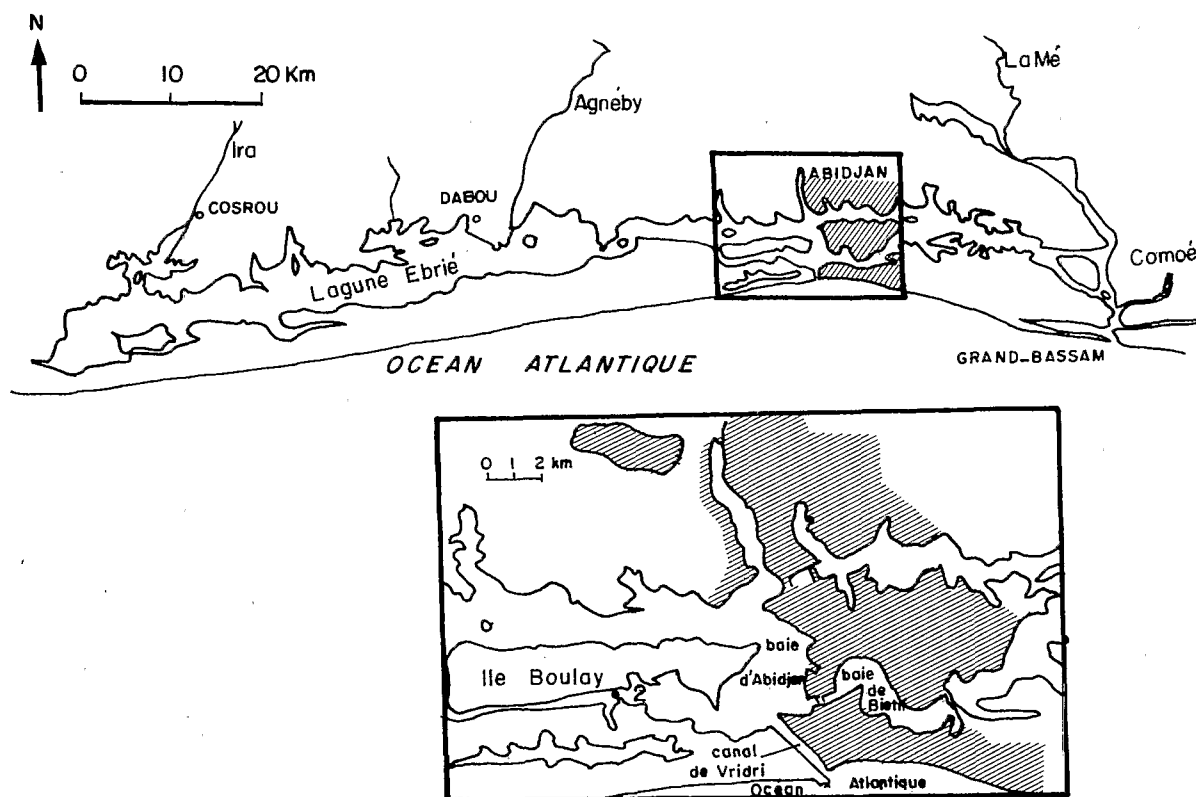


Fig. 1. Ebrié Lagoon (Ivory Coast). Note the position of Biétri Bay in Abidjan. 2 = Boulay sampling station.

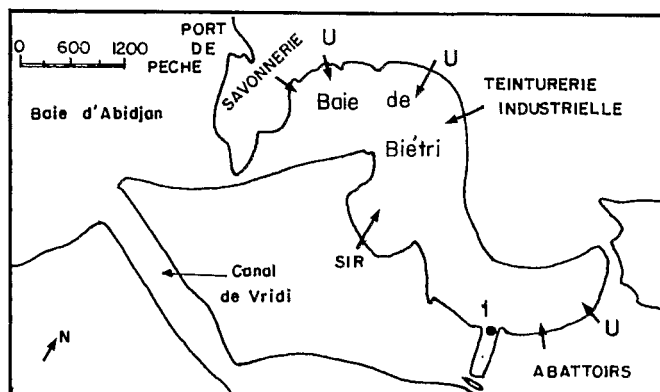


Fig. 2. Biétri Bay. Position of industrial and urban sewage entries. U = urban sewage. 1 = sampling station.

tique, sur 140 km de long et occupe une superficie de 520 km². Relativement peu profonde (profondeur moyenne = 4,8 m), elle peut être divisée en 2 zones: une partie ouest oligohaline ($1 < S_{\text{‰}} < 5$) et une partie centre-est, instable ($0 < S_{\text{‰}} < 35$), soumise aux apports marins par le canal de Vridi et aux apports continentaux par l'intermédiaire de 3 fleuves dont le Comoé qui présente une crue annuelle en octobre. La température des eaux est peu variable (25–26 °C à 31–32 °C).

La baie de Biétri (550 ha de superficie) est située dans la partie centre-est de la lagune, et présente les mêmes caractères d'instabilité liés aux différents apports aquatiques. De plus, située au coeur de la ville d'Abidjan, elle reçoit de nombreux effluents domestiques et industriels (Fig. 2) qui en font un milieu fortement eutrophe voire dystrophe (Arfi *et al.*, 1981). La zone de prélèvements a été choisie pour sa morphologie (une des parties les plus profondes de la baie) et pour son caractère dystrophe lié à la pollution.

Les prélèvements ont été réalisés en un point fixe (station 1), à chaque mètre de profondeur dans toute la tranche d'eau. En vue des analyses physico-chimiques et bactériologiques, les prélèvements d'eau ont été effectués à l'aide d'une bouteille Niskin de 2 l; le zooplancton a été récolté par traction verticale ou horizontale d'un filet cylindro-conique de 30 cm de diamètre; les sédiments ont été prélevés à l'aide d'une benne.

Variables physiques et chimiques

– l'oxygène dissous, la température et la salinité

ont été mesurés in situ, à l'aide d'un oxymètre YSI et d'un salinomètre YSI;

– le pH a été mesuré sur le terrain, à l'aide d'un pH mètre digital Knick portatest;

– les sels nutritifs (nitrates, nitrites, ammoniacque, phosphates) ont été dosés au laboratoire, par méthode colorimétrique à l'aide d'un analyseur automatique TECHNICON®, après conservation des échantillons en piluliers de verre à –20 °C, selon des méthodes recommandées par Strickland & Parsons (1968).

– les sulfures ont été dosés par la méthode colorimétrique de formation de bleu de méthylène, à 680 nm (Jorgensen *et al.*, 1979). Les 1 ml, 10 ml ou 50 ml de prélèvement sont fixés immédiatement par une solution d'acétate de zinc à 2%.

Phytoplancton

L'abondance du phytoplancton a été estimée par le dosage de la chlorophylle a selon la méthode fluorimétrique de Holm-Hansen *et al.* (1965), à l'aide d'un fluorimètre Turner, après filtration et extraction des pigments dans l'acétone à 90%. La production primaire phytoplanctonique a été estimée par la mesure des concentrations d'oxygène après incubation dans des bouteilles claires et noires (Strickland & Parsons, 1968). L'oxygène a été dosé par la méthode de Winckler.

Bactéries

Après dilution des échantillons dans de l'eau physiologique stérile, les dénombrements bacté-

riens ont été réalisés par la méthode indirecte de comptage des colonies qui se sont développées (colony forming unit)*:

- sur le milieu Marine Agar DIFCO (Milieu de ZoBell 2216) ensemencé par étalement en boîte de Pétri, pour les bactéries hétérotrophes aérobies;
- sur le milieu S de Postgate (1966) ensemencé par étalement en boîte de Pétri, pour les Thiobacilles;
- dans le milieu de Pfennig (Pfennig & Trüper, 1981), ensemencé en gélose profonde et incubé à 500 lx, pour les bactéries phototrophes;
- dans le milieu C de Postgate (1966), ensemencé en gélose profonde et adapté aux conditions lagunaires, pour les bactéries sulfato-réductrices.

Les biomasses bactériennes ont été estimées par calcul des biovolumes mesurés au microscope, après coloration de Gram ou en contraste de phase (Sorokin & Kadota, 1972).

Les bactéries hétérotrophes ont été identifiées à l'aide du dispositif API 20 B (Trousselier & Baleux, 1981), ensemencé à partir des colonies qui se sont développées sur milieu Marine Agar.

L'identification des bactéries phototrophes a été basée sur des critères morphologiques et de pigmentation décrits par Trüper & Pfennig (1978).

Les bactériochlorophylles ont été dosées selon la méthode décrite par Takahashi & Ishimura (1968), après filtration des bactéries et extraction des pigments dans l'acétone à 90%. Les bactériochlorophylles a, 650 et 660 sont mesurées à l'aide d'un spectrophotomètre Jean et Constant, Prolabo, respectivement aux longueurs d'onde, $\lambda = 772$ nm, 654 nm, 662 nm.

La production de bactéries phototrophes a été estimée par comparaison des consommations d'hydrogène sulfuré dans des bouteilles claires et noires, incubées in situ.

Zooplankton

Pour l'étude des répartitions verticales, les échantillons ont été récoltés par traction verticale, depuis différentes profondeurs jusqu'en surface, de 2 filets (60 μ m de vide de maille). 2 ou 3 traits de filet ont été réalisés pour chaque niveau et mélangés.

* Les dénombrements correspondent aux bactéries qui se développent sur les milieux de culture (colony forming units), c'est à dire aux bactéries vivantes (viable count) et sous-estiment les nombres réels.

La biomasse a été estimée à partir des poids des différents stades de développement évalués à partir d'individus formolés (Pagano & Saint-Jean, 1983). Le biovolume a été déterminé par décantation en éprouvette de 50 ml.

- Analyse des contenus du tractus digestif d'*Acartia clausi*:

Le zooplankton a été séparé en différents lots de 100 individus adultes anesthésiés au CO₂.

- quantité de chlorophylle a: les individus sont rincés dans de l'eau distillée, récupérés sur un filtre, broyés et traités selon la méthode de Mackas & Bohrer (1976). La chlorophylle a été dosée par fluorimétrie.

- nombre de bactéries: plusieurs lots de 100 individus ont été rincés 5 fois dans de l'eau physiologique stérile et broyés au broyeur de Potter. La suspension obtenue et ses dilutions sont ensemencées dans les milieux de culture utilisés et décrits ci-dessus.

Resultats

Variables physiques et chimiques

La Fig. 3 représente la distribution verticale moyenne des paramètres physico-chimiques analysés. L'oxycline et l'halocline sont bien définies à 3.50 m de profondeur. La thermocline est nettement moins marquée, mais il apparaît des différences d'environ 2 °C entre les valeurs de température relevées dans l'épilimnion (plus froid) et celles de l'hypolimnion.

Les concentrations d'oxygène dissous dans l'épilimnion varient très rapidement de 9.5 ppm en surface à 0.0 ppm à 3.50 m, témoignant d'une consommation importante supérieure à la production à partir du 1er mètre de profondeur. En dessous de l'oxycline, les concentrations de sulfure sont très élevées, proches de 200 ppm (6.25 mol · l⁻¹) dès 4 m de profondeur. Au fond, les teneurs en sulfure sont environ 2 fois plus fortes, figurant parmi les valeurs les plus élevées observées dans les milieux stratifiés.

Les concentrations des différents sels nutritifs sont essentiellement fonction de l'état stratifié du milieu. En effet, dans l'hypolimnion, milieu réduit et anoxique, les fortes teneurs en ammoniacque et en phosphate observées sont en grande partie issues de la fermentation et de la minéralisation bactérienne.

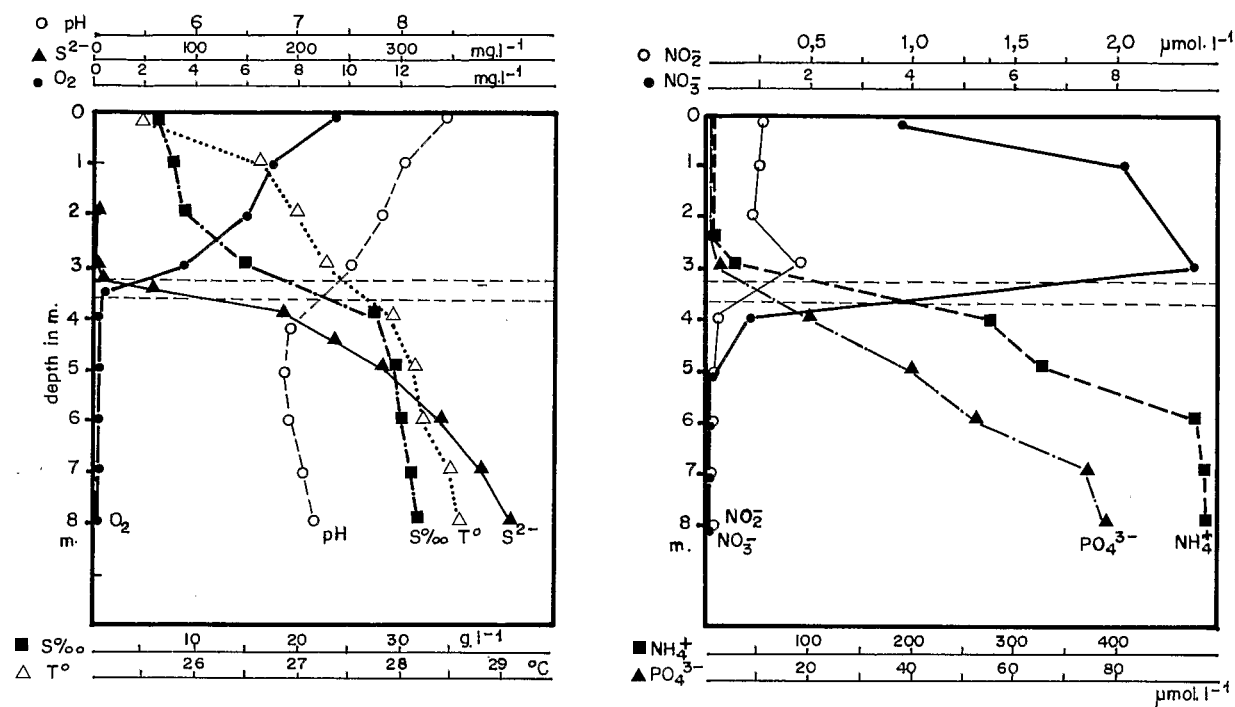


Fig. 3. Hydrochemical characteristics of Biétri Bay (station 1), September 1981. Horizontal lines between 3.25 m and 3.80 m delimit the metalimnion.

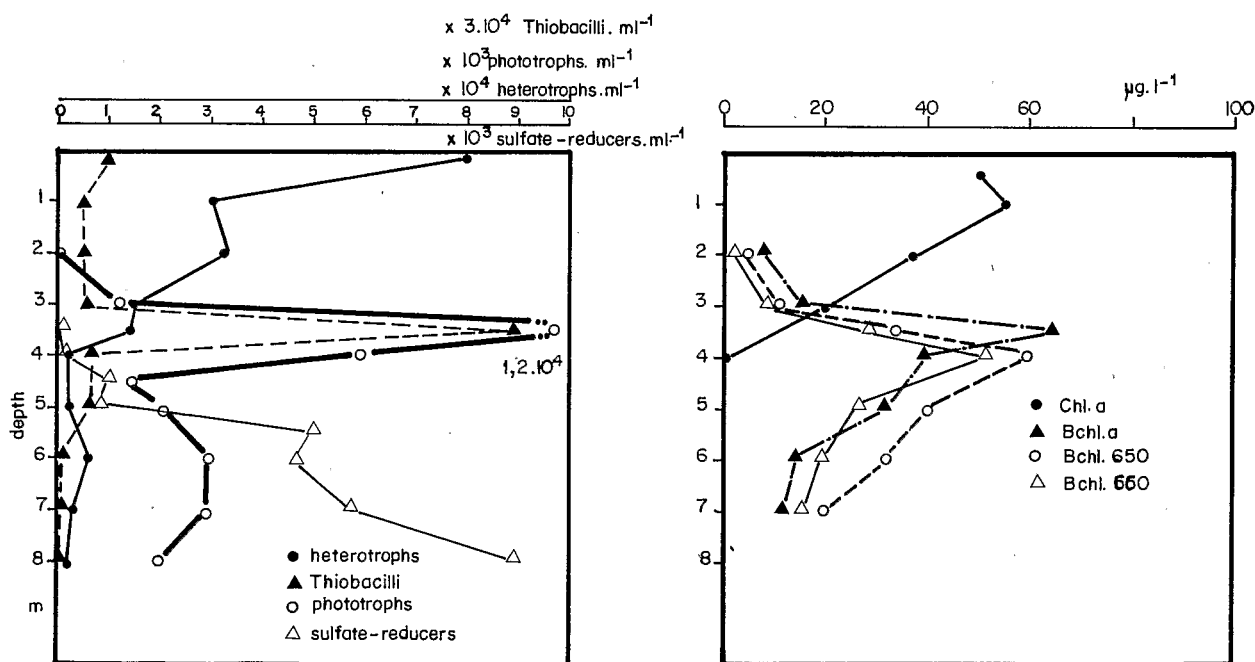


Fig. 4. Vertical distribution of bacteria, chlorophyll a and bacteriochlorophylls in the water of Biétri Bay, September 1981.

Ce processus, caractéristique en milieu anaérobie, peut être considéré comme la source essentielle des apports en ammoniacque et en phosphate depuis le sédiment vers les strates supérieures. Les concentrations diminuent au voisinage de la chimiocline et ces sels présentent des valeurs relativement faibles dans l'épilimnion ($5 \text{ à } 10 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$): le phosphate est consommé rapidement par les algues et les bactéries; l'ammoniacque est également consommé, mais aussi oxydé en partie en nitrate et nitrite, eu égard aux concentrations notables de ces 2 formes minérales de l'azote dans l'épilimnion. Le pH, alcalin dans l'épilimnion (circa 8.0) est proche des pH observés dans les eaux de mer. Il devient plus acide au niveau de l'oxycline et dans tout l'hypolimnion, conséquence de la production d'acides organiques dans la strate anaérobie.

Répartition verticale des organismes

– phytoplancton: la répartition du phytoplancton estimé par les concentrations de chlorophylle a, présente un pic d'abondance en subsurface suivi d'une diminution relativement forte entre 1 m et 3 m (Fig. 4). Les concentrations maximales ($50\text{--}60 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) ne sont pas les valeurs les plus importantes observées en milieu lagunaire.

– bactéries: la moyenne des résultats obtenus (Fig. 4) à partir de 3 profils verticaux réalisés à 8 H, 14 H et 22 H, fait apparaître une hétérogénéité remarquable des abondances dans toute la tranche d'eau. Dans l'épilimnion, les bactéries hétérotrophes aérobies qui se sont développées sur le milieu Marine Agar, sont surtout abondantes en surface. En profondeur, leur nombre décroît très rapidement de 8×10^4 bactéries $\cdot \text{ml}^{-1}$ en surface, à 2×10^3 bactéries $\cdot \text{ml}^{-1}$ au niveau de la chimiocline (viable count); elles se maintiennent à des densités voisines dans tout l'hypolimnion.

En ce qui concerne les bactéries du cycle du soufre qui ont été plus particulièrement étudiées les bactéries sulfooxydantes sont surtout abondantes entre 3 m et 4 m de profondeur. Il s'agit des Thiobacilles et des bactéries phototrophes. A l'interface (3.50 m), les nombres de thiobacilles et de bactéries phototrophes sont respectivement de 27×10^4 et de 1.2×10^4 cellules $\cdot \text{ml}^{-1}$ (viable count). Dans l'épilimnion, les thiobacilles sont beaucoup moins abondants et disparaissent dans l'hypolimnion; par contre, les bactéries phototrophes qui sont absentes

dans l'épilimnion, restent abondantes (à un degré moindre) dans la strate anaérobie. Elles peuvent être mises en évidence par le dosage des bactériochlorophylles. Dans l'eau, les concentrations en bactériochlorophylles sont élevées comparativement aux teneurs en chlorophylle a dosée dans l'épilimnion. A 3.50 m, les concentrations de Bchl a + 650 + 660 atteignent des valeurs de $118 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, alors que les concentrations de chlorophylle a maximales ne dépassent pas $60 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (dosée à 1 m de profondeur).

La population de bactéries phototrophes qui forment une couche brune à l'interface entre l'épilimnion et l'hypolimnion, est composée d'espèces appartenant à la famille des Chlorobiaceae (*Chlorobium vibrioforme*, *C. phaeobacteroides*, *Pelodictyon* sp.), d'une espèce appartenant à la famille des Chromatiaceae (*Chromatium gracile*) et d'une espèce appartenant à la famille des Rhodospirillaceae (*Rhodopseudomonas* sp.). Ces bactéries ont été apparentées à des espèces connues, d'après des critères simples de pigmentation et de morphologie; toutefois, leur étude plus détaillée fera l'objet de publications ultérieures. Les bactéries phototrophes rouges sont surtout abondantes dans la partie supérieure de la couche brune avec à partir de 3 m de profondeur, la présence de Rhodospirillaceae et à 3.25 m la dominance des Chromatiaceae. Dans les niveaux inférieurs, les bactéries phototrophes vertes (Chlorobiaceae) dominent avec à 3.5 m une plus grande abondance des *Chlorobium vibrioforme* (verts) et en dessous, la dominance des *C. phaeobacteroides* et des *Pelodictyon* (bruns).

Pour l'étude des bactéries sulfato-réductrices, le milieu au lactate utilisé a été enrichi en acétate, de façon à pouvoir énumérer en plus les bactéries capables d'utiliser ce 2ième substrat (Widdel & Pfennig, 1981). Dans l'hypolimnion du milieu étudié, le nombre de bactéries sulfato-réductrices est élevé; il augmente avec la profondeur; il est maximum à la surface des sédiments où il peut atteindre des valeurs comprises entre 10^4 et 10^5 bactéries $\cdot \text{ml}^{-1}$ de sédiment frais.

– zooplancton: le peuplement peu diversifié, est dominé par le calanide *Acartia clausi gabonensis* et par des rotifères dont la plupart appartient à l'espèce *Brachionus plicatilis*. Quelques cyclopidés non identifiés sont également présents. Les nauplii rencontrés appartiennent essentiellement à l'espèce *A. clausi*.

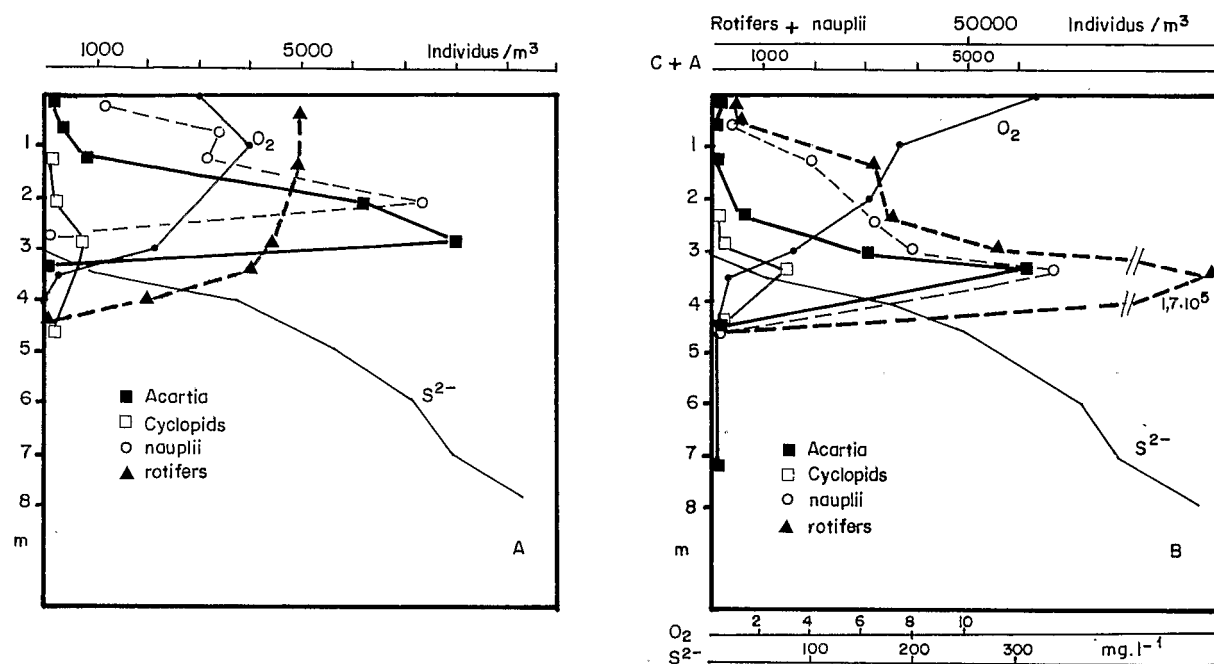


Fig. 5. Vertical distribution of zooplankton organisms in the water of Biétri Bay. Samples were collected on September 8, 1981 at 8 a.m. (A) and 6 p.m. (B).

Les 2 répartitions verticales de zooplancton observées à 8 H (Fig. 5A) et à 18 H (Fig. 5B) sont similaires: le peuplement de zooplancton présente un pic d'abondance très particulier au voisinage de la chimiocline, mais sa position est difficile à situer précisément à cause des incertitudes d'échantillonnage. Cependant, il apparaît que les pics d'abondance sont situés légèrement plus bas à 18 H, laissant supposer un déplacement de la population vers le bas au cours de la journée. Par contre à 8 h, les rotifères se répartissent uniformément dans l'épilimnion. Au niveau des pics d'abondance, les effectifs sont de l'ordre de 66 000 et de 80 000 individus $\cdot$ m^{-3} pour le total nauplii + copépodites + adultes de l'espèce *A. clausi* et de 172 000 individus $\cdot$ m^{-3} pour les rotifères (à 18 H).

Les biomasses correspondant à ces effectifs sont respectivement de 25 et 31 mg de poids sec $\cdot$ m^{-3} pour le copépode *A. clausi* et de 17.2 mg de poids sec $\cdot$ m^{-3} pour les rotifères en considérant un poids individuel de 0.1 μ g de poids sec (Dumont *et al.*, 1975).

Phytoplankton et bactéries dans le tractus digestif des copépodes

La quantité de phytoplankton consommée par le

copépode *A. clausi* a été estimée par dosage de la chlorophylle a + la phéophytine dans des lots de 100 individus adultes. Les résultats obtenus (Table 1) font apparaître une différence notable entre la récolte de zooplancton réalisée le matin (11 H) et celle réalisée à 16 H. Par contre les lots ne se différencient pas selon les niveaux choisis (0–2 m ou 0–4 m) à 16 H. Les teneurs en pigments ont été converties en

Table 1. Pigments and organic material weights in gut contents of copepods collected on September 8, 1981 at 11 a.m. and 4 p.m. Chlorophyll a + phaeophytin, POT and CA are expressed in nanogram per copepod. The weight of one copepod is an estimated value according to a length-weight relation (Pagano & Saint-Jean, 1983). Copepods were collected between 0–2 m and 0–4 m by horizontal net hauls (W.P₂).

Time of sample 8-09-81	Depth	Chl a + phae ng $\cdot$ i^{-1}	P.O.T. ng $\cdot$ i^{-1}	R %	C.A. ng $\cdot$ i^{-1}
11 h	0–4 m	0.13	39.0	0.7	5.6
16 h	0–2 m	0.37	111.0	2.1	16.0
	0–4 m	0.46	138.0	2.6	19.9

P.O.T. = organic weight in gut contents = Chl + phae $\times$ $30 \cdot 10^4$ (calculated in water).

R = repletion rate = POT/5400 (organic weight of one Copepod).

C.A. = Algal carbon in gut contents = chl a $\times$ 60.

Table 2. Numbers and biomasses of aerobic heterotrophic bacteria (B.H.A.), thiobacilli and phototrophic bacteria in gut contents of copepods collected on September 8, 1981 at 11 a.m. and 4 p.m. Biomasses were expressed in nanogram per copepod.

Time of sample 8-09-81	Depth	B.H.A.		Thiobacilli		Phototrophs	
		$nb \cdot B \cdot i^{-1}$	$P.O. ng \cdot i^{-1}$ $\bar{v} = 0.43$	$nb \cdot B \cdot i^{-1}$	$P.O. ng \cdot i^{-1}$ $\bar{v} = 0.50$	$nb \cdot B \cdot i^{-1}$	$P.O. ng \cdot i^{-1}$ $\bar{v} = 3.79$
11 h	0-4 m	1.52×10^4	1.31	1.7×10^4	1.70	3.5×10^3	2.60
16 h	0-2 m	1.33×10^5	11.44	2.4×10^4	2.40	4.1×10^4	31.08
	0-4 m	9.13×10^4	7.85	1.25×10^5	12.50	5.25×10^4	39.80

P.O. = organic weight in gut contents = 20% of bacterial weight; $d = 1$.

$\bar{v}$ = mean volume of bacteria measured by micrometric observation (in μm^3)

$nb \cdot B \cdot i^{-1}$ = number of bacteria by copepod.

poids de matériel organique total et en poids de carbone autotrophe. Pour le poids organique, le coefficient de conversion a été établi à partir de la récolte des particules $<60 \mu m$, dans l'eau environnante, par pesée du matériel organique et dosage en parallèle de la chl. a + phaeophytine. Ce poids organique total obtenu, rapporté au poids organique moyen d'un copépode adulte permet d'évaluer un taux de répletion R exprimé en %. Ce taux augmente considérablement dans la journée. Il varie de 0.7% à 11 H, à 2.6% à 16 H. Le coefficient de conversion de chl. a en carbone autotrophe est une donnée de la littérature communément utilisée.

L'analyse bactériologique des tractus digestifs des copépodes adultes est présentée dans le tableau 2 (Table 2). Les résultats sont rapportés en nombre de bactéries par individu. Le poids organique bactérien a été estimé à 20% de la biomasse calculée d'après les mesures des biovolumes moyens. Comme dans le cas précédent, le poids organique bactérien est beaucoup plus élevé à 16 H. Dans tous les cas, les bactéries phototrophes représentent la fraction dominante en terme de biomasse. De plus, des différences moindres mais néanmoins notables apparaissent entre les 2 niveaux de prélèvement à 16 H. En effet, la biomasse de bactéries hétérotrophes aérobies (B.H.A.) est plus abondante dans les récoltes réalisées dans la strate 0-2 m que dans la strate 0-4 m. Par contre, les thiobacilles et les bactéries phototrophes sont plus abondants dans le tractus digestif des copépodes récoltés dans la strate 0-4 m.

L'analyse qualitative des bactéries hétérotrophes aérobies dans les tractus digestifs comparée à celle de l'eau environnante (Table 3) fait apparaître que la plupart des genres bactériens rencontrés dans le

milieu se retrouvent à l'intérieur du tractus digestif des copépodes étudiés. Par contre, il est important de noter la présence de levures dans les contenus digestifs. Ces levures qui n'ont pas été déterminées, se sont développées sur le milieu Marine Agar. Elles ont été observées au microscope en contraste de phase et après coloration de Gram. L'analyse des pourcentages de genres met en évidence une dominance des bactéries bacilles oxydatifs que ce soit dans l'eau du milieu comme dans les copépodes. Toutefois, il semble apparaître une sélection des cocci Gram + dans le tractus digestif de *Acartia*.

Table 3. Aerobic heterotrophic bacteria in Biétri Bay water and in gut contents of copepods: percentages of genera in each bacterial population collected. Description of genera from Bergey's manual.

Genera	Copepods 11 h %	Copepods 16 h %	Water in situ %
<i>Staphylococci</i>	15.38	4.54	0
<i>Micrococci</i>	7.69	18.18	4.54
<i>Escherichia</i>	7.69	9.09	9.09
<i>Klebsiella</i>	7.69	9.09	9.09
<i>Aeromonas</i>	0	0	4.50
<i>Actinobacillus</i>	0	4.54	0
<i>Lucibacterium</i>	0	0	4.54
<i>Plesiomonas</i>	0	0	4.54
<i>Pseudomonas</i>	7.69	4.54	13.63
<i>Flavobacterium</i>	23.07	22.72	4.54
<i>Agrobacterium</i>	15.38	4.54	22.72
<i>Alcaligenes</i>	7.69	4.54	22.72
<i>Yeast</i>	7.69	18.18	0
Cocci gram +	23.07	22.72	4.54
Fermentative rods	15.38	22.72	31.80
Oxidative rods	53.83	36.34	63.61

Discussion

L'origine de l'état stratifié observé dans cette partie de la baie de Biétri est surtout lié à la présence d'une halocline. Les différences observées dans les salinités font apparaître une dessalure de l'épilimnion très importante pendant cette période de l'année. Elle correspond aux apports massifs d'eau douce drainés par la crue du fleuve Comoé. Par contre, l'hypolimnion, où les apports d'eau marine par le canal de Vridi sont dominants, accuse des salinités élevées. Il peut être considéré comme un milieu relativement bloqué. En effet, cette partie de la baie de Biétri, plus profonde, peut jouer le rôle d'une cuvette et empêcher les eaux de fond, plus denses, de se déplacer facilement. Les échanges entre les 2 couches d'eaux étant restreints et conditionnés par la force de la barrière de densité créée, l'hypolimnion apparaît donc comme un milieu relativement fermé. De plus, les apports organiques des effluents y favorisent les fermentations bactériennes surtout au niveau des sédiments. De ce fait, ce milieu est anaérobie, très riche en hydrogène sulfuré.

Dans de nombreux milieux de même type, les concentrations en sulfure dans l'hypolimnion sont de l'ordre de 0.5 ppm à 80 ppm. Certains auteurs rapportent des valeurs de sulfure observées au fond, supérieures à 100 ppm (Romanenko *et al.*, 1976; Sorokin, 1970; Takahashi & Ishimura, 1968) et pouvant même atteindre 800 ppm (Gorlenko *et al.*, 1974). Dans la baie de Biétri, des valeurs de 400 ppm ne sont pas extraordinaires mais peuvent être considérées comme importantes et peu habituelles.

Cette stratification des eaux conditionne la répartition verticale des micro-organismes. En effet, dans l'épilimnion aérobie, les bactéries hétérotrophes surtout issues des apports polluants, sont beaucoup plus abondantes dans les eaux de surface que dans tout le reste de la colonne d'eau. La répartition du phytoplancton est similaire. Ces 2 groupes forment dans l'épilimnion une biomasse importante, surtout en subsurface, dans le 1er mètre de profondeur. Par contre, dans l'hypolimnion, toute la stratification bactérienne est conditionnée par la présence et la production de sulfure. Ainsi, dans la partie supérieure de l'hypolimnion, le nombre de bactéries sulfo-oxydantes, qu'elles soient aérobies (thiobacilles) ou anaérobies (bactéries photo-

trophes) est très élevé. Les bactéries phototrophes qui se sont développées à la surface de l'hypolimnion, lui confèrent une coloration brune due au mélange des pigments des différentes espèces rencontrées. Ces espèces se répartissent dans toute la couche brune en fonction des conditions d'anaérobiose et de lumière. Elles n'utilisent pas les mêmes longueurs d'onde que le phytoplancton et nécessitent une intensité lumineuse beaucoup plus faible. Par conséquent, leur production peut être considérée comme un complément de la production algale vis-à-vis de l'énergie lumineuse. Leur stratification spécifique peut s'expliquer par le fait que les bactéries phototrophes vertes et brunes tolèrent des teneurs en sulfure plus élevées que les bactéries pourpres mais par contre, sont limitées par de trop fortes intensités lumineuses (Trüper & Genovese, 1968). Au contraire, les bactéries phototrophes pourpres peuvent accepter des intensités lumineuses plus fortes. Le genre *Pelodictyon* qui apparaît être le genre le plus abondant de toute la population de bactéries phototrophes observée, a souvent été rencontré dans des milieux stratifiés (Gorlenko *et al.*, 1974; Romanenko *et al.*, 1976...).

En ce qui concerne le zooplancton, les résultats obtenus montrent qu'il se localise essentiellement à proximité de la couche brune formée par les bactéries phototrophes (Fig. 6).

Selon le schéma le plus communément admis, les migrations du zooplancton sont liées à la photopériode. Il se localise dans les couches profondes le jour et effectue une remontée crépusculaire, se répartissant de façon plus homogène dans la masse d'eau pendant la nuit (Landry, 1978). La répartition verticale diurne du zooplancton observée en septembre est donc cohérente avec ce schéma. Par contre, sa position permanente au niveau de la chimiocline ne peut s'expliquer que par le fait qu'il réalise une recherche active de nourriture (en l'occurrence, les bactéries phototrophes).

Pour confirmer le phénomène observé, 2 études complémentaires ont été réalisées en novembre: l'une à la même station 1 (Biétri) et l'autre dans un milieu non stratifié, station 2 (Boulay). Les résultats sont présentés dans la Fig. 7. La situation observée dans le milieu non stratifié (station 2) se caractérise par une répartition homogène du zooplancton pendant le jour et par une migration nocturne vers la surface. Par contre, dans l'eau de la station 1 (Biétri), le zooplancton est, comme en septembre,

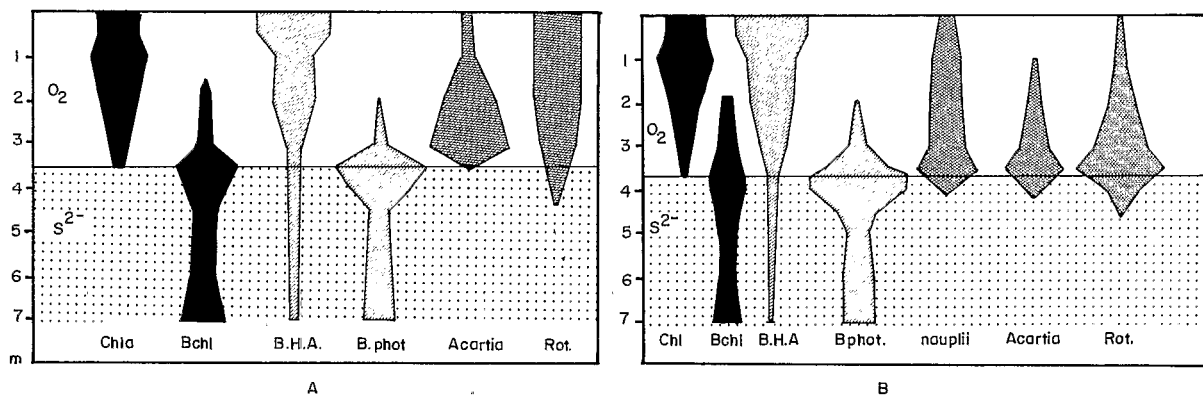


Fig. 6. General vertical distribution of chlorophylls, micro-organisms and zooplankton in the water of Biétri Bay. September 8, 1981 at 8 a.m. (A) and 6 p.m. (B). BChl = bacteriochlorophyll, B.H.A. = aerobic heterotrophic bacteria, B. phot = phototrophic bacteria. Rot. = rotifers. Relative values are given in Fig. 4 and Fig. 5.

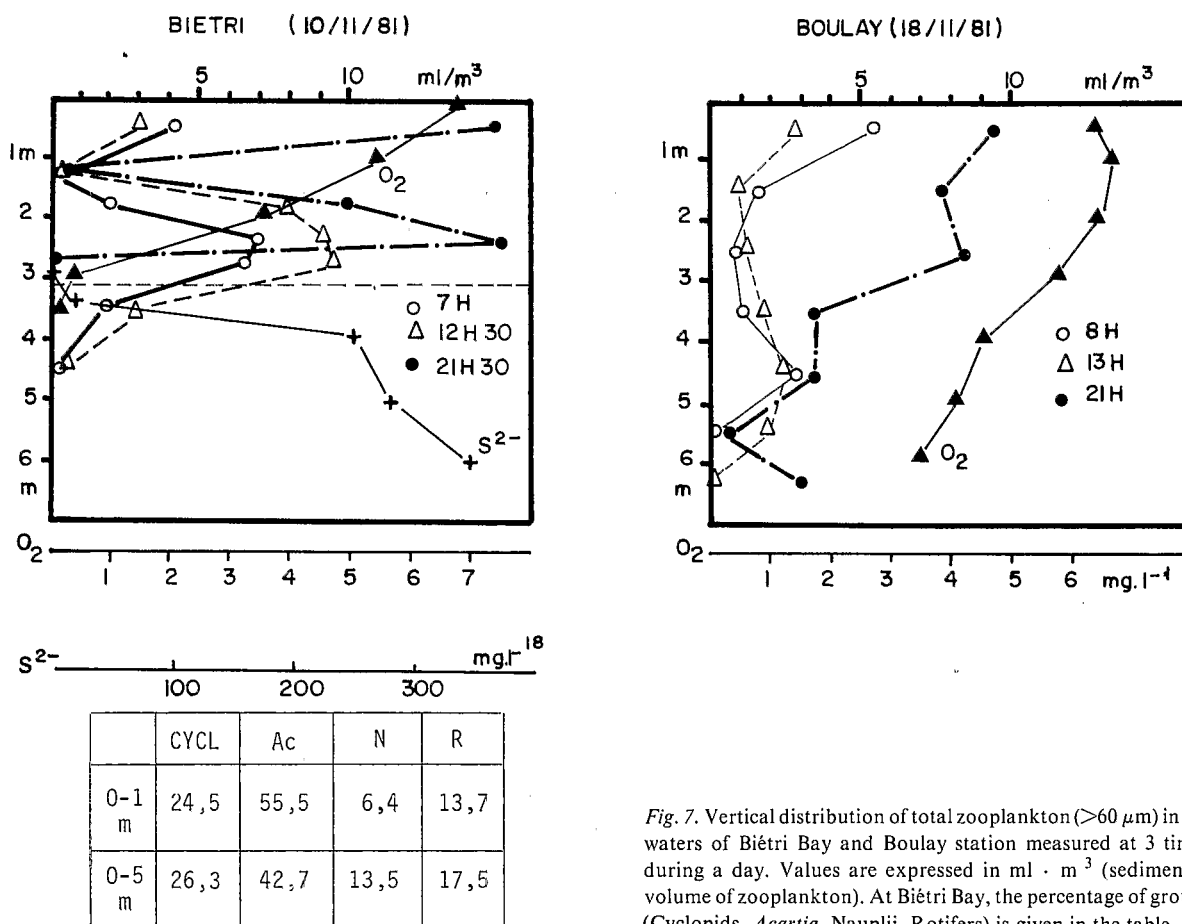


Fig. 7. Vertical distribution of total zooplankton (>60 μm) in the waters of Biétri Bay and Boulay station measured at 3 times during a day. Values are expressed in $\text{ml} \cdot \text{m}^{-3}$ (sedimented volume of zooplankton). At Biétri Bay, the percentage of groups (Cyclopids, *Acartia*, Nauplii, Rotifers) is given in the table.

particulièrement abondant en permanence au niveau de la chimiocline où les concentrations de bactéries phototrophes sont aussi élevées. Sa biomasse est beaucoup plus élevée (150 mg de poids sec · m⁻² en septembre et 900 mg de poids sec · m⁻² en novembre*). Toutefois, sa répartition est bimodale. En effet, un 2^{ème} pic d'abondance apparaît en surface, particulièrement pendant la nuit. Entre les 2 pics observés les densités sont pratiquement nulles. Les compositions spécifiques entre ces 2 strates sont très voisines et se caractérisent par de plus fortes proportions de copépodes que dans les populations observées en septembre. Il est probable que les pics diurnes de surface sont sous-estimés du fait d'un phénomène d'évitement des filets.

La répartition bimodale observée en novembre à la station 1, peut s'expliquer par le fait que les plus fortes biomasses observées entraînent une partition des populations entre les 2 stocks de nourriture (phytoplancton et bactéries hétérotrophes en surface, bactéries phototrophes au niveau de la chimiocline). Dans cette hypothèse, l'intensité de la prédation exercée sur chacun des 2 stocks se trouverait ainsi diminuée. En corollaire, il y aurait de la part du zooplancton une recherche active de nourriture, thèse qu'accréditent les observations expérimentales de Gophen *et al.*, (1974) et de Sorokin (1969).

Les résultats obtenus en septembre et confirmés en novembre, font donc apparaître la présence permanente de zooplancton au voisinage de la chimiocline, dans le milieu stratifié, et permettent d'avancer une interprétation globale des mécanismes de répartition verticale dans ce milieu. En effet, la migration semble être conditionnée par une compétition entre les facteurs nourriture et photopériode, le facteur nourriture étant prééminent dans la mesure où il s'oppose à un mécanisme habituel de remontée nocturne (Bohrer, 1980). Pour confirmer cette hypothèse, l'étude des contenus digestifs de *Acartia clausi* (espèce dominante) a été entreprise de façon à déterminer la part de bactéries qui se développent au niveau de la chimiocline (bactéries phototrophes), dans son alimentation (Table 4).

L'étude de la nutrition d'*Acartia* en septembre

Table 4. Algal, bacterial and dead organic material weights in gut contents of copepods calculated from Table 1 and Table 2.

Time of sample	Depth	P.O.B. (1)	P.O.A. (2)	P.O.V. (1 + 2)	P.O.I.
8-09-81					
11 h	0-4 m	5.6	11.2	16.8	22.2
16 h	0-2 m	44.9	32.0	76.9	34.1
	0-4 m	60.1	39.8	100.0	38.0

(1) P.O.B. = Total organic weight of bacteria.
= P.O. BHA + P.O. Thiob. + P.O. photot. ng · i⁻¹.

(2) P.O.A. = C.A. × $\frac{100}{50}$ · ng · i⁻¹ (organic weight of algae)

P.O.V. = Leaving organic weight = P.O.B. + P.O.A., ng · i⁻¹.

P.O.I. = . P.O.T. - P.O.V. ., ng · i⁻¹ (organic dead material)

fait apparaître une augmentation du taux de répletion R entre 11 H et 16 H. La variation de R coïncide avec un accroissement de la part du matériel vivant (P.O.V.) dans son alimentation. Il provient surtout des bactéries (P.O.B.) et notamment des bactéries phototrophes dont la proportion augmente de 46% à 66% dans le tractus digestif des copépodes. Ces résultats traduisent une accentuation de l'effort de nutrition axé plus particulièrement sur l'ingestion des bactéries phototrophes.

Les bactéries phototrophes observées dans les contenus digestifs des copépodes, appartiennent aux genres *Rhodopseudomonas* et *Chromatium*, bactéries qui se développent surtout dans la partie supérieure de la couche brune. Les bactéries phototrophes vertes n'ont pas été mises en évidence dans le tractus digestif de ces copépodes. Toutefois, il pourrait s'agir d'un biais lié à la technique d'isolement. En effet, ces espèces plus sensibles à l'oxygène que les bactéries pourpres, ont pu être inhibées par un brassage d'air lors du broyage des copépodes.

Parmi les bactéries hétérotrophes, les cocci Gram + sont plus nombreux dans le tractus digestif des copépodes que dans le milieu environnant. Deux hypothèses sont envisageables: ces bactéries immobiles, peuvent être plus facilement prédatées, ou bien, certaines d'entre elles vivent en symbiose dans le tractus digestif des copépodes. Les levures observées dans les contenus digestifs n'ont pas été retrouvées dans l'eau environnante. Quoiqu'il en soit leur étude nécessiterait l'emploi de milieux

* Il s'agit des biomasses nocturnes (strate 0-3.5 m).

septembre: estimation à partir des tailles et corrigée par l'évitement des filets.

novembre: estimation par pesée.

appropriés et le fait qu'elles n'ont pas été retrouvées dans les eaux ne signifie pas qu'elles en sont absentes. De ce fait, les copépodes peuvent les consommer et les concentrer dans les tractus digestifs, ou bien, ce sont aussi des organismes qui vivent en symbiose dans le tractus digestif des copépodes.

Les copépodes ne semblent pas réaliser de sélection de proies dans la population de bactéries hétérotrophes comme ils en réalisent pour les bactéries phototrophes. Et, les différences observées entre les populations collectées dans l'eau de la baie de Biétri et dans les tractus digestifs pourraient aussi bien être liées aux modes de fixation ou d'agglomération des bactéries sur les détritux en suspension. Dans les tractus digestifs, la part des détritux n'est pas négligeable (P.O.I. = 28 à 58%). Elle correspond aux valeurs observées par Gerber & Marshall (1974) pour *Acartia tonsa*. L'ingestion des organismes de petite taille comme les bactéries peut être favorisée

par leur distribution en agrégats ou par leur association à des particules de détritux. L'efficacité de l'association détritux-bactéries a par ailleurs été mise en évidence chez *Eurytemora affinis* et *Scotolana canadensis* par Heinle *et al.* (1977).

Ce régime particulier basé sur l'ingestion de bactéries et notamment de bactéries phototrophes semble induire de fortes fécondités chez les femelles d'*Acartia clausi* récoltées dans les eaux de Biétri. En effet, il a été observé des pontes de 12 à 80 oeufs par femelle et par jour dans la population prélevée en baie de Biétri et se nourrissant en majorité de bactéries phototrophes. Par contre, les femelles observées dans l'eau de la station 2 (Boulay), ne pondent en moyenne que 1 à 6 oeufs par jour.

Par conséquent, comparées au phytoplancton, les bactéries phototrophes associées aux bactéries hétérotrophes et au détritux, apparaissent comme une meilleure nourriture pour les copépodes étudiés. Elles constituent l'élément essentiel du lien

Table 5. Phototrophic bacterial production and algal production in stratified waters with a description of zooplankton populations near the chemocline.

Authors	Name of lake	Year	Genera of photosynthetic bacteria	Bchl in optimum depth mg · m ⁻³	P.B.* mg · m ⁻² · day ⁻¹	P.A.* mg · m ⁻² · day ⁻¹	P.B.*	Zooplankton near chemocline
							P.T. %	
Culver & Brunskill	Green lake U.S.A.	1969	<i>Chlorobium</i>	1600	2500	—	85	<i>Daphnia</i> Cyclopids Diaptomids Rotifers
Gorlenko, W.	Mogilnoye U.S.S.R.	1978	<i>Chlorobium</i> <i>Pelodictyon</i> <i>Prosthecochloris</i>	—	385	106	78	Protozoa
Guerrero <i>et al.</i>	Banyoles España	1978	<i>Chromatium</i> sp <i>Chlorobium</i> sp	—	—	—	—	Rotifers
Matsuyama <i>et al.</i>	Kaiike Japan	1978	<i>Chromatium</i> sp	—	84-465	—	30-80	<i>Paracalanus</i> <i>Acartia</i> <i>Brachionus</i>
Sorokin, S.	Belovod U.S.S.R.	1970	<i>Chromatium</i>	50	50	—	20	<i>Daphnia</i>
Takahashi <i>et al.</i>	Kisaratsu Japan	1968	<i>Chromatium</i> <i>Chlorobium</i>	a:186 650:828	600	—	60	<i>Daphnia</i>
This study	Biétri bay Ivory Coast	1982	<i>Chromatium</i> <i>Pelodictyon</i> <i>Chlorobium</i>	a + d:128	1530	2200	41	<i>Acartia</i> Rotifers Cyclopids

* P.B. = production of phototrophic bacteria.

P.A. = production algae.

P.T. = Total production: algae + phototrophic bacteria.

maillon de la chaîne alimentaire détritique qui se développe dans ce milieu stratifié (baie de Biétri).

Avec le phytoplancton, les bactéries phototrophes contribuent à la production photosynthétique. Lors des observations de septembre dans l'eau de la baie de Biétri, leur production a été estimée à $1\,530\text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$, tandis que la production algale était d'environ $2\,200\text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$. La production due aux bactéries phototrophes est donc importante et représente 41% de la production photosynthétique totale.

Toutefois, ces bactéries utilisent, pour leur développement, des composés organiques et minéraux issus de la transformation anaérobie de la matière organique formée par les producteurs primaires. Par conséquent, si elles sont considérées comme des producteurs photosynthétiques, elles ne peuvent pas être considérées comme de vrais producteurs primaires. Mais, comme elles forment de la matière organique particulière pour le premier maillon des chaînes alimentaires qui se développent à partir du détritus, elles ont été classées plus proches des producteurs primaires que secondaires (Sorokin, 1969). Pour définir plus précisément leur place dans la chaîne trophique, Pfennig (1978) cita le terme de Secondary-primary production, de façon à les différencier des vrais producteurs primaires. Toutefois, leur production a souvent été comparée aux productions algales (Table 5, bibliographie donnée par Biebl & Pfennig, 1979) dans les milieux stratifiés, et dans plusieurs cas, il a été noté la présence de populations importantes de zooplancton au voisinage de la chimiocline. Ainsi, dans la baie de Biétri comme dans de nombreux milieux stratifiés, les bactéries phototrophes contribuent grandement au premier niveau de la chaîne trophique. En introduisant une nouvelle énergie dans le système, elles permettent de récupérer l'énergie contenue dans les composés organiques issus de la dégradation du détritus qui sédimente dans la strate anaérobie, énergie qui serait perdue pour l'écosystème.

Remerciements

Les auteurs remercient le Professeur Norbert Pfennig pour les discussions à propos des résultats, ainsi que les collègues et techniciens du C.R.O. d'Abidjan qui ont contribué à l'obtention des différents résultats.

Addendum

Au moment de la mise sous presse de cet article, une étude réalisée sur le copepode harpacticoïde *Heteropsyllus pseudonunni*, souligne l'importance des bactéries dans son alimentation (Ustach, 1982). Une plus grande fécondité est observée chez les femelles nourries avec des bactéries ou des détritus comparativement à celles nourries avec du phytoplancton.

References

- Arfi, R., Dufour, P. & Maurer, D., 1981. Phytoplancton et pollution: premières études en baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanol. Acta* 4: 319-329.
- Biebl, H. & Pfennig, N., 1979. CO_2 fixation by anaerobic phototrophic bacteria in lakes, a review. *Arch. Hydrobiol.* 12: 48-58.
- Bohrer, R., 1980. Experimental studies on diel vertical migration. In: Kerfoot, W. (ed.). *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*, Univ. press, Lond.: 65-68.
- Charles-Dominique, E. & Durand, J. R., 1979. Les lagunes de Côte d'Ivoire. Bibliographie provisoire. *Arch. Sci. C.R.O. Abidjan* 5: 1-24.
- Culver, D. A. & Brunskill, G. J., 1969. Fayetteville green Lake, New York. 5. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic marl lake. *Limnol. Oceanogr.* 14: 862-873.
- Dumont, H. J., Van de Velde, I. & Dumont, S., 1975. The dry weight estimates of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.
- Gerber, R. P. & Marshall, N., 1975. Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atoll. *Limnol. Oceanogr.* 19: 815-824.
- Gophen, M., Cavari, Z. B. & Berman, T., 1974. Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature* 247: 393-394.
- Gorlenko, V. M., Chebotarev, E. N. & Kachalkin, V. I., 1974. Microbial oxidation of hydrogen sulfide in lake Veisovo (Slavyank lakes). *Microbiology* 43: 450-453.
- Gorlenko, V. M., Vainstein, M. B. & Kachalkin, V. I., 1978. Microbiological characteristic of lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.* 81: 475-492.
- Guerrero, R., Abella, C. & Miracle, M., 1978. Spatial and temporal distribution of bacteria in a meromictic karstic lake basin: relationships with physico-chemical parameters and zooplankton. *Verh. int. Verh. Limnol.* 20: 2264-2271.
- Heinle, D. R., Harris, R. P. & Flemer, D. A., 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.* 40: 241-353.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C., Holmes, R. & Strickland, J., 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. explor. mer.* 30: 3-15.

- Jørgensen, B. B., Kuenen, J. G. & Cohen, Y., 1979. Microbial transformation of sulfur compounds in a stratified lake (Solar lake, Sinai). *Limnol. Oceanogr.* 24: 799-822.
- Landry, M. R., 1978. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan island, Washington. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 63: 77-119.
- Lawrence, J. C., Haynes, R. C. & Hammer, U. T., 1978. Contribution of photosynthetic green sulfur bacteria to total primary production in a meromictic saline lake. *Ver. int. Ver. Limnol.* 20: 201-207.
- Mackas, D. L. & Bohrer, N. R., 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25: 77-85.
- Matsuyama, M. & Shirouzu, E., 1978. Importance of photosynthetic bacteria, *Chromatium* sp., as an organic matter producer in lake Kaiike. *Jap. J. Limnol.* 39: 103-111.
- Pagano, M. & Saint-Jean, L., 1983. Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 16(2).
- Parkin, T. B. & Brock, T. D., 1980. Photosynthetic bacterial production in lakes: the effects of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* 25: 711-718.
- Pfennig, N., 1978. General physiology and ecology of photosynthetic bacteria. In: Clayton, R. & Sistrom, W. (eds.). *The Photosynthetic Bacteria*. Plenum Press Corporation. N.Y.: 3-18.
- Pfennig, N. & Trüper, H. G., 1981. Isolation of members of the Families Chromatiaceae and Chlorobiaceae. In: Starr, M., Stolp, H., Trüper, H. G., Balows, A. & Schlegel, H. (eds.). *The Prokaryotes*. Springer-Verlag, N.Y.: 279-289.
- Postgate, J. R., 1966. Media for sulfur bacteria. *Lab. Pract.* 15: 12-39.
- Romanenko, V. I., Peires-Eiris, M., Kudryavtsev, V. M. & Pubiene, A., 1976. Microbiological processes in meromictic lake Vae de San Juan, Cuba. *Microbiology* 45: 466-472.
- Sorokin, Y. I., 1969. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. In: Goldman, C. R. (ed.). *Primary Productivity in Aquatic Environments*. Univ. California press: 199-205.
- Sorokin, Y. I., 1970. Interrelations between sulfur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.* 66: 391-446.
- Sorokin, Y. I. & Kadota, H., 1972. Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh waters. *IBP Handbook 23*, Blackwell Scientific Publications, Lond.
- Strickland, J. D. & Parsons, T. R., 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* 167, 370 pp.
- Takahashi, M. & Ishimura, S., 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.* 13: 644-655.
- Trousselier, M. & Baleux, B., 1981. Approche méthodologique pour l'analyse des peuplements bactériens hétérotrophes des étangs littoraux. *Acta oecol.* 2: 63-74.
- Trüper, H. G. & Genovese, S., 1968. Characterization of phototrophic bacteria causing red water in lake Faro (Sicily). *Limnol. Oceanogr.* 13: 225-232.
- Trüper, H. G. & Pfennig, N., 1978. Taxonomy of Rhodospirillales. In: Clayton, R. & Sistrom, W. (eds.). *The Photosynthetic Bacteria*. Plenum Publishing Corp., N.Y.: 19-27.
- Ustach, J. F., 1982. Algae, bacteria and detritus as food for the hapacticoid copepod *Heteropsyllus pseudonunni*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 64: 203-214.
- Widdel, F. & Pfennig, N., 1981. Studies on dissimilatory sulfate reducing bacteria that decompose fatty acids. 1: Isolation of new sulfate reducing bacteria enriched with acetate from saline environments. Description of *Desulfobacter postgatei* gen. nov., sp. nov. *Arch. Microbiol.* 129: 395-400.

Received 24 April 1982; in revised form 4 October 1982; Accepted 5 October 1982.