

COLONISATION DE BAMBOUS PAR LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES ET ALGALES EN LAGUNE ÉBRIÉ (CÔTE-D'IVOIRE)

Bamboo colonization by bacterial and algal communities in Ebrie lagoon (Côte-d'Ivoire)

Robert ARFI¹, Marc BOUVY²

¹ ORSTOM, Centre de Recherches Océanologiques, 29 rue des Pêcheurs, BP V18, Côte-d'Ivoire

² Adresse du correspondant : ORSTOM / Departamento de Pesca, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua D. Manoel de Medeiros - S/N Dois Irmaos, 52171 030 Recife, PE, Brésil

BACTÉRIES
ALGUES
PÉRIPHYTON
BAMBOU
LAGUNE TROPICALE

RÉSUMÉ. – En Afrique de l'Ouest, des structures constituées de branchages, de palmes ou de bambous (appelées Acadja) sont implantées en zones lagunaires peu profondes afin de favoriser le développement du périphyton et permettre ainsi une production extensive de Poissons phytophages. Les premiers stades de la colonisation du bambou par les microflores bactériennes et algales (biomasses, productions) ont été suivis pendant 48 jours dans un acadja expérimental à la station d'aquaculture de Layo, lagune Ebrié, Côte-d'Ivoire. Des échantillons d'eau ont permis de caractériser le contexte hydrobiologique de la lagune (turbidité, conductivité, sels nutritifs, biomasse bactérienne et phytoplanctonique). Les prélèvements de matériel périphytique ont été effectués à différents niveaux (– 5, – 30 et – 50 cm) sur des bambous pris au hasard (longueur moyenne de 90 cm). Les microflores bactériennes sont les premières communautés à coloniser le support vierge avec des densités proches de $5 \cdot 10^7$ bactéries par cm^2 , une biomasse maximale observée après 35 jours de colonisation alors que les plus fortes mesures d'incorporation de thymidine tritiée (notion d'activité) sont notées après 20 jours de colonisation. Les diatomées adnées et les espèces benthopélagiques et filamenteuses apparaissent rapidement après le biofilm bactérien avec une évolution temporelle qui suit un schéma de type logistique. La composition définitive des communautés algales est atteinte au bout de 3 semaines alors que la biomasse s'élève jusqu'à 190 mg de chlorophylle après 48 jours de colonisation. La production photosynthétique suit le même schéma que celui de la biomasse avec une augmentation progressive des valeurs de production avec le temps et la profondeur. Le développement parallèle des activités bactériennes et algales au cours de la colonisation des bambous vierges montre qu'il existe un couplage étroit entre ces deux niveaux trophiques de la communauté périphytique.

BACTERIA
ALGAE
PERIPHYTON
BAMBOO
TROPICAL LAGOON

ABSTRACT. – In West Africa lagoons, structures made of brush, palms or bamboos (called Acadja) are installed in shallow zones creating a particular biotope in order to induce the development of periphytic material attracting or supporting the requirements of phytophagous fishes. First stages of bamboo colonization by bacterial and algal communities (biomasses and productions) were followed during 48 days in an experimental structure at the Layo aquaculture station (Ebrie lagoon, Côte-d'Ivoire). Water samples were collected near the structure to characterize the hydrobiological environment (turbidity, conductivity, nutrients, bacterial and phytoplanktonic biomass). Samplings of periphytic material were collected at different levels (– 5, – 30 and – 50 cm) on bamboos (average length of 90 cm). Bacterial microflora are the first microorganisms colonizing the bamboo with abundances close to $5 \cdot 10^7$ bactéries cm^{-2} , maximal biomass observed after 35 days of colonization and maxima of tritiated thymidine incorporation values noted after 20 days. After bacterial colonization, adnate diatoms, benthopelagic and filamentous species rapidly appeared with a temporal evolution following a logistic type pattern. The final composition of algal communities seemed to be reached after 3 weeks of colonization although the algal biomass raised to 190 mg of chlorophyll after 48 days. Variations of primary production followed the same pattern than those of biomass with progressive increase of values with time and depth. Simultaneous development of bacterial and algal activities during the colonization suggests a trophic linkage between the two periphytic communities growing on bamboos.



INTRODUCTION

La création de matière nouvelle à partir de ressources nutritives potentielles peut être permise par la disponibilité d'un nouveau support, dont la colonisation débute par la formation de biofilms bactériens (Costerton *et al.* 1978). L'implantation de récifs artificiels a donc souvent pour objectif l'augmentation sensible des surfaces colonisables par les organismes benthiques, et en conséquence l'augmentation des biomasses végétales et animales disponibles pour des échelons trophiques supérieurs. Le matériel périphytique dont la base structurale est composée d'organismes microphytiques (bactéries et algues) est souvent un composant trophique majeur dont l'activité détermine d'importants processus biochimiques (recyclage de nutriments, dégradation de contaminants; Gantzer *et al.* 1988). Avec le temps, cette biomasse se diversifie avec des Protozoaires, des Bryozoaires et des organismes fixés sur ces épi-phytes primaires (Wetzel 1983). Ces communautés sont très concentrées spatialement et peuvent présenter de fortes biomasses quand les conditions sont favorables (Brading *et al.* 1995). L'épaisseur de la couche euphotique, la qualité de l'eau (oxygénation, richesse en éléments nutritifs) et le type de substrat (nature, superficie) vont ainsi jouer un rôle prédominant quant à l'importance que ce compartiment biologique pourra représenter.

Rares sont les travaux abordant les phases pionnières de colonisation de substrats solides qui traitent simultanément le développement des microflores bactériennes et algales (Stock et Ward 1989; Couch et Meyer 1992). Or ces organismes hétérotrophes et autotrophes sont incrustés dans une matrice de polysaccharides permettant l'élaboration de nutriments et de molécules organiques (Brading *et al.* 1995). Cette étroite imbrication de matériel vivant caractérisé par des métabolismes différents favorise les relations trophiques entre les deux communautés. Dans de nombreux écosystèmes, il est reconnu que les communautés bactériennes utilisent du carbone organique dissous issu de cellules photosynthétiquement actives comme dans le cas du phytoplancton (Lancelot et Billen 1984), des macrophytes (Findlay *et al.* 1986), ou du bois (Couch et Meyer 1992).

Le périphyton représente une source de nourriture pour de nombreux consommateurs (Lamberti et Moore 1984), et en particulier, pour des Poissons omnivores ou phytophages comme *Tilapia mossambica* (Bowen et Allanson 1982), *Oreochromis niloticus* (Dempster *et al.* 1993) et *Sarotherodon melanotheron* (Fagade 1971; Legendre *et al.* 1989). Cette caractéristique est mise à profit en Afrique de l'ouest (Welcome 1972; Solarin et Udolisa 1993) où des branchages immergés en zones lagunaires peu profondes servent de

support au développement du périphyton, ce qui en conséquence attire et concentre les Poissons en un lieu donné. Ce mode de pêche traditionnelle (appelé Acadja) a également été appliqué au domaine aquacole en Côte d'Ivoire en remplaçant les amas de branchages par des bambous fichés verticalement dans le sédiment. L'Acadja au sens du système d'aquaculture extensif est donc un récif artificiel empoissonné entouré d'un filet et qui permet une production aquacole à moindre coût (Hem et Avit 1994).

Plusieurs travaux portant sur les espèces périphytiques présentes (Konan et Abe 1990; Guirai *et al.* 1993; Konan-Brou et Guiral 1994) et sur les modifications des conditions environnementales naturelles induites par la structure bambou (Konan *et al.* 1991) ont déjà été consacrés aux acadjas installés en lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire). Cependant, aucune étude de type fonctionnel, traitant à la fois des biomasses et des productions, mais aussi des rythmes de colonisation du support par les communautés bactériennes et algales n'avait été entreprise. Le but du présent travail mené dans un acadja expérimental à la station d'aquaculture de Layo est donc le suivi du développement du périphyton sur un support vierge (bambous) en termes (1) de biomasses et de productions bactérienne et algale et (2) de succession d'espèces algales au cours des premiers stades de la colonisation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site d'étude

La station de Layo est localisée sur la rive nord de la lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire; 5°N, 5°W), dans une zone où l'influence marine est très atténuée avec une alternance saisonnière d'influence continentale (mai-décembre) ou océanique (janvier-avril). Proche de l'embouchure de l'Agnéby (Fig. 1), le site est soumis à des apports importants mais périodiques d'eau douce, de matériel particulaire et d'éléments nutritifs. Ces arrivées, directement liées aux précipitations sur le sud de la Côte-d'Ivoire, sont minimales de décembre à avril.

Le 17 février 1993 (J0), une quarantaine de bambous vierges et secs (longueur 90 cm, diamètre moyen 6 cm) ont été suspendus verticalement à l'aide d'une structure métallique expérimentale au-dessus du sédiment (4 bambous au m²) dans une zone de 1 m de profondeur (marnage maximum de 10 cm). Les échantillonnages se sont déroulés du 18 février (J1) au 6 avril (J48).

Energie lumineuse

Dès la mise en place des bambous, l'énergie lumineuse (I_0 exprimée en mole m⁻² j⁻¹) disponible pour la photosynthèse (PAR : photosynthetic active radiation) immédiatement sous l'interface air-eau a été calculée d'après le rayonnement incident mesuré en continu au

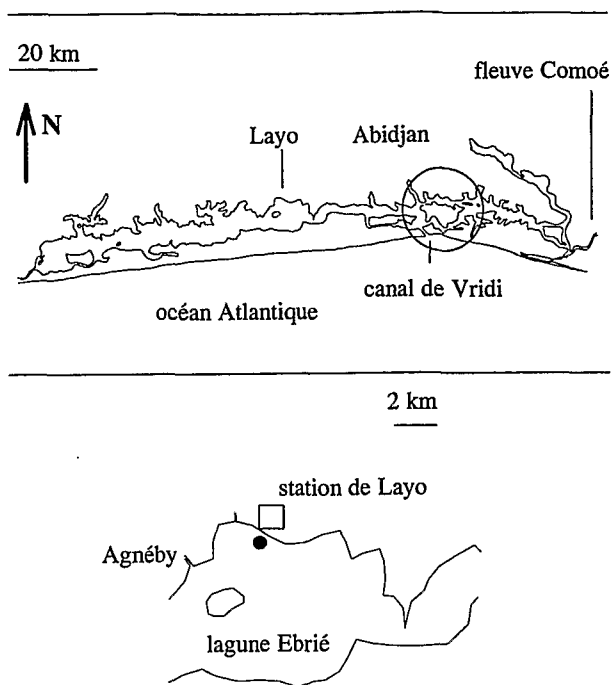


Fig. 1. – Carte de la lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire) et localisation de l'acadja expérimental à la station aquacole de Layo.

Map of Ebrie lagoon (Côte-d'Ivoire) and location of the experimental Acadja in the aquaculture station of Layo.

cours de la journée sur le site (pyranomètre Li-Cor Li200SB, intégration en Wh m^{-2}). A partir de ces données journalières et des enregistrements en continu d'un quantamètre immergé à 15 cm au-dessus du fond (capteur sphérique Li-Cor Li193SB; I_z en $\text{mole m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), un coefficient d'atténuation lumineuse moyen (k exprimé en m^{-1}) a été déterminé quotidiennement à partir de la relation $k = [\ln(I_0) - \ln(I_z)] / z$ (avec z : écart moyen entre l'interface air-eau et le quantamètre). Dans notre étude cette valeur de z est estimée à 0,85 m.

Hydrologie et matériel particulière

Les prélèvements hebdomadaires ont été effectués à 10 cm sous la surface à l'aide de bouteilles stériles. Sur les échantillons d'eau, des mesures de température (thermomètre digital), de conductivité (conductimètre Tacussel), de turbidité (turbidimètre HE9 avec des valeurs exprimées en NTU, Nephelometric Turbidity Units) et de concentrations en phosphate et ammoniac (selon Aminot et Chaussepied 1983) ont été réalisées. La densité des bactéries pélagiques a été déterminée par microscopie en épifluorescence (Porter et Feig 1980). Pour chaque échantillon, plus de 50 cellules sont photographiées (Ektachrome 200 ASA) puis projetées sur un écran et mesurées à l'aide d'une table à digitaliser pour estimer le biovolume bactérien moyen. La biomasse bactérienne est exprimée en $\mu\text{gC l}^{-1}$ à

l'aide du facteur de conversion $0,2 \text{ pgC } \mu\text{m}^3$ (Simon et Azam 1989). Les concentrations en chlorophylle *a* du phytoplancton (matériel retenu sur des filtres Whatman GF/F) ont été déterminées après extraction au méthanol au moyen d'un fluorimètre Turner Designs.

Périphyton

Le matériel périphytique a été récolté sur des bambous choisis au hasard. Pour un niveau donné, le matériel présent sur une surface calibrée ($1,8 \text{ cm}^2$) délimitée à l'emporte-pièce est détaché de la zone du bambou. L'échantillonnage est effectué en duplicats à l'aide d'un scalpel, technique préconisée par Moore (1974) et discutée dans une revue par Aloï (1990). Trois niveaux (– 5, – 30 et – 50 cm) sous la surface immergée en permanence ont été échantillonnés.

Biomasse et production bactérienne

Le matériel périphytique est placé dans un tube stérile contenant 10 ml d'eau du milieu filtrée sur $0,22 \mu\text{m}$. Deux aliquotes (3 ml) sont prélevés, fixés (formol tamponné, filtré sous $0,22 \mu\text{m}$, de concentration finale 2 %) puis soniqués (15 secondes, 30 Watts) pour détacher les cellules bactériennes. Puis le dénombrement (exprimé en cellules cm^{-2}) et la biomasse bactérienne (en $\mu\text{gC cm}^{-2}$) sont effectués comme décrit ci-dessus (cf. hydrologie). Entre duplicats, les coefficients de variation ne dépassent pas 12,5 % ($n = 42$).

La notion de production bactérienne a été recherchée à partir de l'incorporation de thymidine tritiée (Fuhrman et Azam 1980) dans les cellules isolées du support. De nombreux problèmes méthodologiques ont été rencontrés lors d'expériences préliminaires en incubant le support bambou (forte absorption passive, mauvaise reproductibilité, volume important de thymidine tritiée...). Les conditions expérimentales sont éloignées des conditions naturelles mais les conclusions émises pour la production primaire (voir ci-après) peuvent être admises pour l'incorporation de thymidine tritiée.

4 sous-échantillons de 1 ml (triplicats et témoin) sont placés chacun dans un tube stérile contenant de la ^3H -méthyl thymidine (47 Ci mmole^{-1}) à concentration finale de 60 nM, puis incubés à l'obscurité et à température simulée pendant 10 minutes. Des expériences préliminaires en fonction du temps ont montré une linéarité des réponses d'incorporation pendant 20 minutes. D'autres expériences de saturation de vitesses d'incorporation du marqueur ont montré que la saturation était systématiquement vérifiée avec une concentration finale de 60 nM. Avec une telle concentration, le degré de participation de la thymidine exogène ajoutée est maximal vis-à-vis de celle synthétisée *de novo* (Bell 1990). L'incubation est stoppée par addition d'acide trichloroacétique (TCA à concentration finale de 5 %) à 0°C , puis le matériel acido-précipitable est obtenu après 15 minutes à 2°C , filtré (filtres Whatman de porosité $0,22 \mu\text{m}$) puis rincé. Ensuite le filtre est dissous (Torréton et Bouvy 1991) avant l'ajout du scintillant et la radioactivité est dosée par scintillation liquide (Beckman, LS 5000). Entre triplicats, les coefficients de variations de vitesse d'incorporation de thymidine (obtenue à partir de la fraction insoluble au TCA froid) exprimée en $\text{pmole cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ sont de 4,7 % ($n = 42$). L'estimation de la production de biomasse bactérienne

à partir des taux d'incorporation de thymidine tritiée nécessite l'emploi d'un facteur pour convertir les taux d'incorporation en nombre de cellules produites. Lors de cette étude, nous n'avons pas pu établir de facteur empirique calculé à partir de la méthode dilution-croissance (Kirchman *et al.* 1982) et l'emploi d'un facteur théorique nous a paru délicat en raison de la méconnaissance du support bambou.

Biomasse et production algale

La détermination spécifique des algues, les mesures des biomasses chlorophylliennes et de la production primaire ont été réalisées sur les trois niveaux définis précédemment. Des mesures complémentaires de biomasse chlorophyllienne ont été réalisées tous les 10 cm afin d'estimer la biomasse totale disponible en un jour donné sur le bambou échantillonné. La détermination des espèces algales (phytoplancton et périphyton) et la quantification relative par cotation d'abondance des Diatomées épiphytes ont été réalisées à partir d'ali-quotes des différents échantillons fixés au Lugol.

La mesure de production autotrophe en flacon par la méthode au ^{14}C est appropriée à l'étude de communautés fixées sur un support biologique (Aloi 1990). L'activité photosynthétique du périphyton a donc été mesurée par marquage au $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ($4 \mu\text{Ci ml}^{-1}$; $0,1 \text{ mCi mmole}^{-1}$). Après échantillonnage, le matériel périphytique recueilli sur le bambou est resuspendu dans un tube de section équivalente à la surface échantillonnée ($1,8 \text{ cm}^2$) contenant 13 ml d'eau du milieu filtrée ($0,45 \mu\text{m}$). Lors de sa réimmersion à sa profondeur d'origine, le périphyton sédimente rapidement et tapisse le fond du récipient, simulant ainsi sa disposition originelle sur le bambou. Cette procédure a été adoptée après des essais montrant une forte absorption passive du marqueur par le bambou, et qui ont donc imposé la séparation du périphyton de son support. Les conditions d'incubation sont éloignées des conditions *in situ* mais ce protocole est généralement utilisé dans le cas de supports particuliers. Dans le cas des blocs de pierre et gravats situés à 20-30 m de profondeur, Hawes et Smith (1994) prélèvent du périphyton à l'aide de seringues puis incubent le matériel dans un flacon stérile à une profondeur donnée. Par ailleurs, il n'a pas été montré que le détachement du matériel périphytique lors de son

incubation modifie à court terme les capacités photosynthétiques de la communauté (Hooper et Robinsor 1976).

A l'issue de l'incubation réalisée entre 11 h et 13 h le matériel périphytique est retenu sur filtres Whatmar GF/F, décarbonaté (HCl à $0,01\text{N}$), rincé (eau du milieu filtrée sur $0,45 \mu\text{m}$), placé dans un tube contenant 6 ml de DMSO et conservé 12 h à l'obscurité et à 50°C , selon la procédure proposée par Palumbo *et al.* (1987). Après centrifugation, la radioactivité présente dans un aliquote de cet échantillon est mesurée par scintillation liquide (méthode des standards externes). Un autre aliquote est placé dans du méthanol, afin de mesurer la biomasse chlorophyllienne présente dans l'échantillon.

L'assimilation journalière ($\text{mg Cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$) est estimée en fonction du pourcentage de l'énergie reçue au cours de l'incubation par extrapolation des incorporations réalisées entre 11 et 13 h. Des enregistrements quantitatifs ont montré que les pourcentages horaires d'éclairement sont indépendants de la profondeur. De ce fait, un même facteur d'extrapolation a été utilisé pour les différents niveaux d'incubation.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Eclairement et atténuation lumineuse

L'étude s'est déroulée dans un contexte d'éclairement relativement favorable, avec une moyenne quotidienne de $4,83 \text{ kWh m}^{-2}$ pour les radiation incidentes (Tabl. I); au cours de ces journées, plus de 85 % des valeurs d'insolation sont supérieures à 4 kWh m^{-2} . La colonisation a débuté par des journées de faibles éclaircissements ($3,5$ à $4,0 \text{ kWh m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) puis des séquences où l'éclairement était nettement supérieure à la moyenne de l'étude (J5-J14 J23-J29) ont alterné avec des périodes de valeurs plus faibles (J15-J22, J30-J34 et J41-J46). La colonisation a débuté dans des eaux relativement peu turbides pour le site de Layo (valeurs de k comprises entre $1,6$ et $1,8 \text{ m}^{-1}$, Fig. 2) et s'es

Tabl. I. – Paramètres statistiques se rapportant à l'éclairement quotidien reçu à Layo au cours de l'étude ($n = 48$) : PYR : enregistrements du pyranomètre au-dessus de l'eau; PAR sous l'interface air-eau et PAR à proximité du fond. Coefficients d'atténuation lumineuse k et % de lumière à 1 m.

Statistical parameters linked to the daily irradiance measured at Layo station during the study ($n = 48$) : PYR : total solar radiation in air; PAR just below the interface and PAR at the bottom; light attenuation coefficient k and % of light at 1 m.

	PYR ($\text{kWh m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)	PAR en surface ($\text{mole m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)	PAR au fond ($\text{mole m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)	k (m^{-1})	% de lumière à 1 m de profondeur
moyenne	4,83	30,0	3,7	2,1	12,4
minimum	1,92	11,9	1,5	1,5	5,3
maximum	6,42	39,9	2,9	2,9	21,9
écart-type	1,11	6,9	1,4	0,4	4,0
Cv (%)	23	23	37	17	32

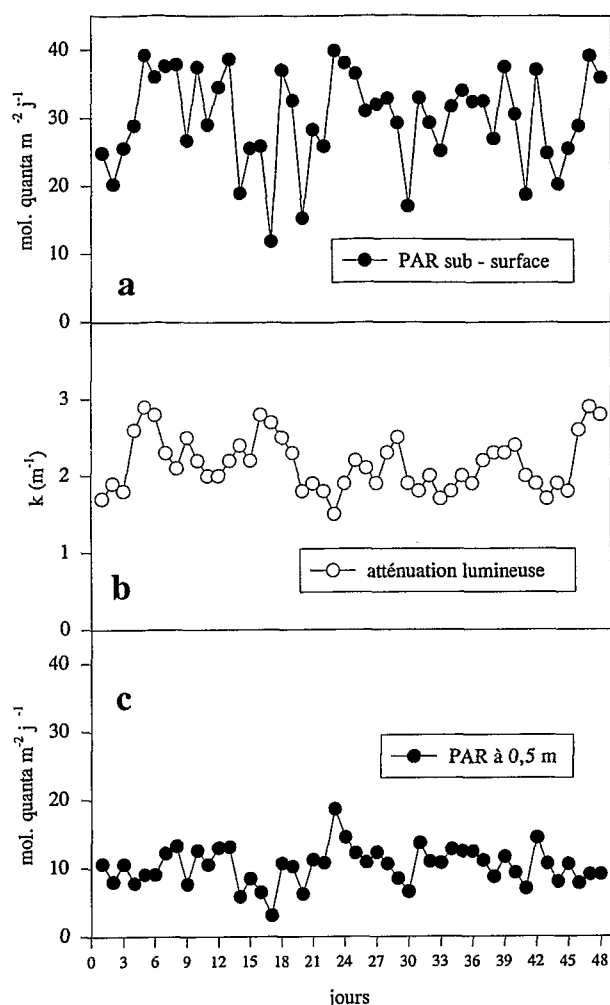


Fig. 2. – Variations quotidiennes au cours de l'étude (a) de l'irradiance en sub-surface (radiations photosynthétiquement active, PAR), (b) du coefficient d'atténuation lumineuse et (c) de l'irradiance à 0,5 m.

Diurnal variations during the study (a) of irradiance at sub-surface (photosynthetic active radiations, PAR), (b) of light attenuation coefficient and (c) of irradiance at 0.5 m.

poursuivie dans des conditions de plus forte atténuation lumineuse (2,2 à 2,8 m^{-1}). A la fin de l'étude, les valeurs fluctuent entre 1,7 et 2,1 m^{-1} . Avec de telles valeurs, on peut considérer que la colonne d'eau au site d'étude est éclairée dans son intégralité, même si le gradient de lumière est particulièrement intense en raison de la forte turbidité du milieu. L'énergie lumineuse photosynthétiquement active (PAR) atteignant la profondeur de 0,5 m montre une forte variabilité des valeurs en fonction du temps autour d'une moyenne de 10,3 $\text{mole m}^{-2} \text{j}^{-1}$, ce qui correspond à 35 % de l'énergie ayant initialement passé l'interface air-eau. Les plus fortes valeurs sont plutôt observées au milieu et vers la fin de la période d'étude.

Le site d'étude peut présenter au cours de la journée de fortes turbidités en raison de la remise

en suspension périodique des sédiments engendrées par les vents diurnes (Arfi *et al.* 1993; Bouvy *et al.* 1994). Ces travaux montrent en effet que dans ces zones peu profondes de la lagune, des conditions favorables (fetch, vitesse du vent, granulométrie...) permettent une remise en suspension et une redistribution très rapide dans la colonne d'eau des particules sédimentées dès que les processus turbulents atteignent l'interface eau-sédiment. Dans ces zones peu profondes, ces processus quasi instantanés induisent à l'échelle de la journée un faible gradient vertical de matière en suspension.

Contexte hydrobiologique

La colonisation des bambous s'est déroulée au cours de la grande saison sèche. Pendant l'étude, la température de l'eau a fluctué entre 28°C et 33°C. La conductivité moyenne est de 18,11 mS cm^{-1} (Tabl. II), avec une augmentation des valeurs entre le début (autour de 15 mS cm^{-1}) et la fin de l'étude (autour de 20 mS cm^{-1}).

La turbidité moyenne au cours de l'étude est de 10,4 NTU, les valeurs fluctuant entre 8,6 et 16,4 NTU. Les concentrations en éléments nutritifs sont similaires à celles déjà obtenues dans le même site par Arfi *et al.* (1993) avec des valeurs en P-PO_4 proches de 1 μM et des valeurs moyennes en ammoniacque comprises entre 0,8 et 10 μM .

Les abondances des communautés bactériennes fluctuent entre 0,6 et 1,1 $\cdot 10^7$ bact ml^{-1} , avec des biovolumes moyens variant de 0,035 à 0,051 μm^3 (Tabl. II). Les biomasses bactériennes (moyenne de 69 $\mu\text{gC l}^{-1}$) sont proches de celles obtenues en zone libre lagunaire dans la station de Layo (Bouvy *et al.* 1994). La biomasse phytoplanctonique est relativement élevée (moyenne de 29,4 $\mu\text{g l}^{-1}$), variant entre un minimum de 15,8 $\mu\text{g l}^{-1}$ et un maximum de 39,4 $\mu\text{g l}^{-1}$, confirmant les valeurs obtenues par Bouvy *et al.* (1995) à la même station.

Contexte périphytique

1. Compartiment bactérien

Les microorganismes bactériens sont les premières communautés à coloniser le support vierge, en créant avec d'autres micro-organismes un mucilage de polymères en plusieurs couches (Fletcher 1989; Brading *et al.* 1993). Après 6 j. d'immersion, les densités atteignent 4,7 $\cdot 10^7$ bactéries par cm^2 pour les niveaux supérieurs (Fig. 3a), avec un biovolume moyen de 0,222 μm^3 (Fig. 3b). Ces valeurs sont comparables à celles observées par Stock et Ward (1989) après 5 j. de colonisation pour une communauté périphytique naissante sur un lit rocheux. La présence de cel-

Tabl. II. – Paramètres statistiques se rapportant aux variables hydrobiologiques mesurés à la station de Layo ($n = 8$).
Statistical parameters linked to the hydrobiological variables measured at the Layo station ($n = 8$).

	Conductivité mS cm ⁻¹	P-P0 ₄ μM l ⁻¹	N- NH ₄ μM l ⁻¹	Turbidité NTU	Chlorophylle μg l ⁻¹	Bactéries cellules ml ⁻¹	Biovolume bactérien μm ³
moyenne	18,11	0,68	3,09	10,4	29,4	7,8*10 ⁶	0.044
minimum	15,06	0,53	0,83	8,6	15,8	5,7*10 ⁶	0.035
maximum	21,40	0,92	10,24	16,4	39,4	1,1*10 ⁷	0.051
écart-type	2,26	0,12	3,00	2,7	8,5	1,7*10 ⁶	0.004
Cv (%)	12	17	97	26	29	22	10

lules bactériennes sur les bambous de taille bien plus importante que les cellules libres observées dans le milieu lagunaire adjacent (0,222 μm³ contre 0,044 μm³) peut s'expliquer par le relargage par la structure interne du support bambou de composés organiques dissous. A notre connaissance, aucune étude sur ce sujet n'a été traitée dans la littérature. Seuls, Peterson et Tuchman (1992) démontrent que les communautés bactériennes épixyliques (développement sur le bois) présentent des biomasses plus fortes que celles se développant sur verre (communautés épilitiques) en raison des sources carbonées supplémentaires issues du bois.

Au cours de la colonisation, les densités bactériennes ont augmenté pour atteindre des valeurs maximales (proches de 2*10⁸ bactéries cm²) identiques pour les 3 niveaux échantillonnés (Fig. 3a). A l'inverse, les biovolumes moyens ont progressivement diminué pour atteindre des valeurs de 0,1 μm³ après 48 j. de colonisation. Ce phénomène pourrait s'expliquer par la pression de prédation exercée par les brouteurs de bactéries (Ciliés et Flagellés hétérotrophes), considérés comme les principaux facteurs de régulation des communautés bactériennes dans de nombreux écosystèmes (Gonzalez *et al.* 1990). Ainsi, la biomasse bactérienne périphtique du niveau supérieur atteint son maximum (5,8 μgC cm⁻²) après 35 j. de colonisation, avant de diminuer en raison de la réduction des cellules (4,9 μgC cm⁻² après 48 j.; fig. 3b).

Les mesures de vitesse d'incorporation de thymidine tritiée informent sur l'activité des bactéries et non sur la production vraie de biomasse bactérienne. De fortes valeurs d'incorporation de thymidine tritiée sont notées dès le 6^e j. de colonisation (Fig. 3c) et les maxima sont atteints vers le 20^e j. (proche de 20 pmole cm⁻² h⁻¹). Ces valeurs sont bien supérieures aux rares données publiées obtenues avec cette méthode. Palumbo *et al.* (1987) estiment à 0,08 pmole cm⁻² h⁻¹ la production de bactéries fixées sur un rocher en ri-

vière, alors que Stock et Ward (1989) notent des valeurs de 1 pmole cm⁻² h⁻¹. De même, Freeman et Lock (1993) rapportent des mesures d'incorporation pouvant atteindre 0,9 pmole cm⁻² h⁻¹ à partir de biofilms immergés en rivière. A Layo, des activités anormalement faibles sont observées aux 3 niveaux aux 13^e et 41^e j. de colonisation (Fig. 3c). Ces valeurs peuvent s'expliquer par le bambou échantillonné. En effet, même si les écarts entre duplicats au sein d'un même bambou sont faibles, les valeurs de production dépendent de la position du bambou au sein de la structure expérimentale : si le bambou échantillonné est en bordure externe de l'acadja, le rayonnement solaire sera maximum par rapport à celui reçu par un bambou situé plus au centre. Cependant, cette hétérogénéité tend à s'atténuer au cours de la colonisation.

2. Compartiment algal

La biomasse algale se développant sur le bambou a augmenté au cours du temps à partir d'un anneau de colonisation situé juste sous le niveau immergé en permanence. L'installation des espèces pionnières est observée quelques jours après la mise à l'eau du support. Au cours de la première semaine, les Algues sont cantonnées aux tous premiers cm sous l'eau. Puis, l'occupation du support s'étend progressivement vers les niveaux inférieurs. 48 j. après l'installation des bambous, la totalité du support est recouverte d'Algues, avec cependant un gradient vertical de biomasse correspondant au gradient de lumière.

2.1. Les communautés algales

Les premières espèces végétales observées sur le support sont des Diatomées adnées (*Nitzschia closterium*, *N. fasciculata*, *N. longissima*, *N. palea*, *Amphora veneta*, *Mastogloia smithii* et *Cocconeis placentula*). Ces espèces phytoplanctoniques, fréquemment observées dans l'environnement lagunaire (Arfi et Bouvy 1995), ont formé

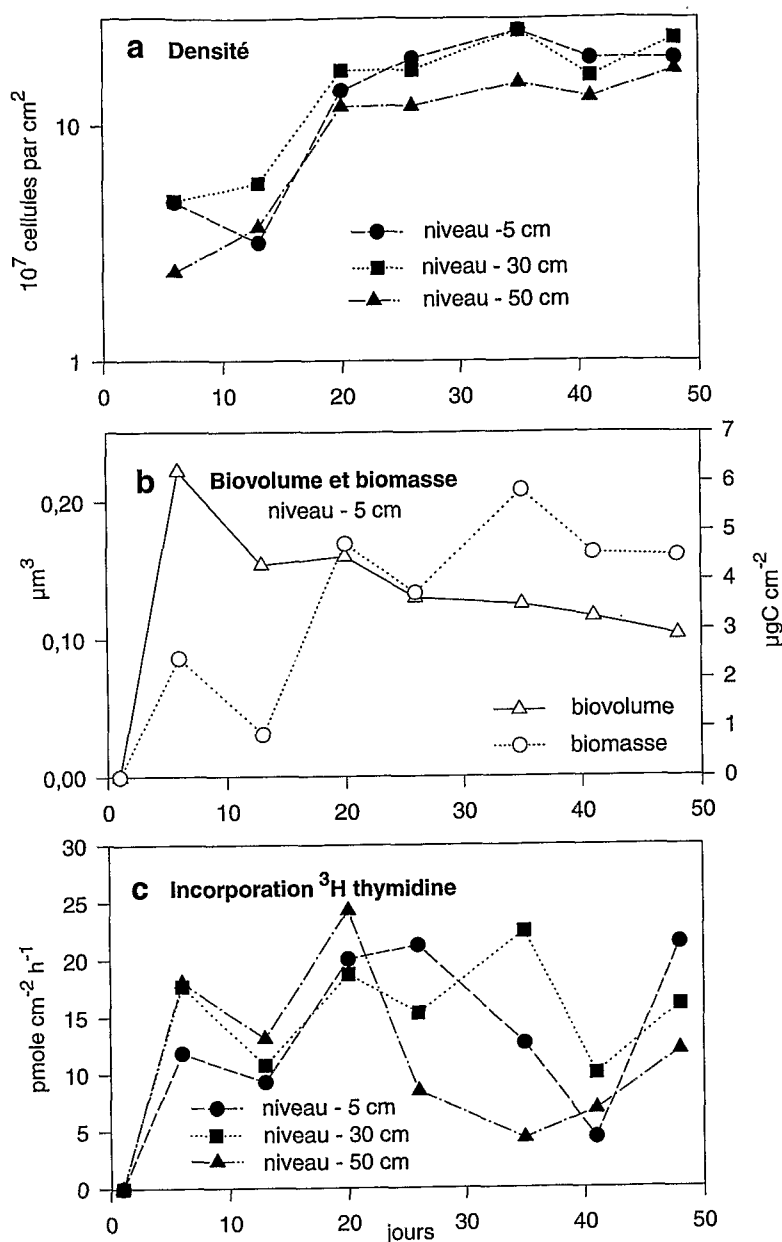


Fig. 3. – Variations temporelles des paramètres bactériens aux trois niveaux d'échantillonnage. Densités (a), biovolume moyen et biomasse pour le niveau - 5 cm (b), et incorporation en thymidine tritiée (c).

Temporal variations of bacterial parameters at 3 sampling levels. Density (a), average biovolume and biomass at - 5 cm level (b) and incorporation of tritiated thymidine (c).

une croûte à la surface du bambou, colonisant progressivement le support de haut en bas. D'autres Diatomées (*Coscinodiscus lacustris*, *Frustulia rhomboides* et *Melosira dickiei*) ont complété cette communauté pionnière, accompagnées de quelques espèces filamenteuses (une cyanobactérie, *Lyngbya epiphytica*, et une Chlorophycée, *Rhizoclonium riparium*).

Trois semaines après la mise en eau des bambous, la communauté des Diatomées benthopélagiques s'est enrichie de plusieurs espèces réputées

pour être capables de se fixer fortement sur un support (*Entomoneis alata*, *Amphora coffeaeformis*, *A. ovalis*, *Cyclotella meneghiniana*, *Cymatopleura solea*, *Cymbella minuta*, *Frustulia rhomboides*, *Gyrosigma acuminatum*, *Nitzschia filiformis*, *N. fruticosa*, *N. sigma*, *N. sigmoidea* et *N. tryblionella*). Cette communauté pionnière est progressivement complétée par des Algues filamenteuses (qui dominent rapidement en terme d'abondance), lesquelles sont à leur tour colonisées par des Diatomées épiphytes. Après 7 semaines

Tabl. III. – Liste des espèces algales colonisant le bambou 6 semaines après son immersion à Layo. Répartition par niveau et cotation d'abondance relative (3 : très abondante, 2 : abondante, 1 : présente).

List of algal species after 6 weeks of bamboo colonization. Vertical distribution of the periphytic species and relative abundance for each species (3 : very abundant, 2 : abundant, 1 : present).

Niveau -5 cm	ab.	Niveau -30 cm	ab.	Niveau -50 cm	ab.
Chlorophycées		Chlorophycées		Chlorophycées	
<i>Rhizoclonium riparium</i>	3	<i>Rhizoclonium riparium</i>	3	<i>Rhizoclonium riparium</i>	3
Cyanobactéries		Cyanobactéries		Cyanobactéries	
<i>Oscillatoria</i> sp.	1	<i>Oscillatoria</i> sp.	2	<i>Oscillatoria</i> sp.	3
		<i>Lyngbya epiphytica</i>	1	<i>Lyngbya epiphytica</i>	1
Diatomées		Diatomées		Diatomées	
<i>Nitzschia fruticosa</i>	3	<i>Mastogloia smithii</i>	2	<i>Nitzschia fruticosa</i>	2
<i>Melosira dickiei</i>	2	<i>Nitzschia fruticosa</i>	2	<i>Nitzschia closterium</i>	1
<i>Cymbella minuta</i>	2	<i>Melosira dickiei</i>	1	<i>Mastogloia smithii</i>	1
<i>Amphora veneta</i>	2	<i>Nitzschia closterium</i>	1	<i>Amphora veneta</i>	1
<i>Nitzschia closterium</i>	2	<i>Amphora veneta</i>	1	<i>Cymbella minuta</i>	1
<i>Nitzschia sigma</i>	2	<i>Cymbella minuta</i>	1	<i>Nitzschia fasciculata</i>	1
<i>Entomoneis alata</i>	1	<i>Nitzschia tryblionella</i>	1	<i>Nitzschia palea</i>	1
<i>Coscinodiscus lacustris</i>	1			<i>Nitzschia sigma</i>	1
<i>Amphora coffeaeformis</i>	1			<i>Nitzschia tryblionella</i>	1
<i>Cocconeis placentula</i>	1				
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1				
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	1				
<i>Nitzschia tryblionella</i>	1				
<i>Mastogloia smithii</i>	1				
<i>Cymatopleura solea</i>	1				
<i>Frustulia rhomboides</i>	1				

de colonisation, le peuplement épiphytique observé sur les bambous est similaire à celui décrit par Guiral *et al.* (1993), à l'exception de la Rhodophycée (*Audouinella daviesi*) habituellement observée aux niveaux inférieurs du bambou. Dans notre étude, *R. riparium* représente l'essentiel de la biomasse algale sur l'ensemble du bambou, accompagnée d'une communauté de Diatomées épiphytes diversifiée dans le tiers supérieur du bambou (Tabl. III).

2.2. Biomasses algales

L'évolution temporelle se produit selon un schéma de type logistique, une courbe en « S » à l'allure caractéristique. Une croissance suivant un modèle exponentiel est observée avec des valeurs se stabilisant au cours du temps (Fig. 4). Pour chacun des niveaux étudiés, l'accroissement absolu de biomasse présente une valeur maximale correspondant à un point d'inflexion dans l'augmentation de biomasse survenant au bout de 3 semaines. Ainsi il apparaît que les communautés algales sont définitivement installées après 3 semaines de colonisation. Stock et Ward (1988) estiment que la composition définitive des communautés algales se développant sur un lit rocheux n'est atteinte

qu'après 10 semaines de colonisation. Cette différence peut s'expliquer par les conditions favorables rencontrées en zone tropicale dans notre étude (température, éclaircissement...).

L'ajustement à un modèle logistique a été réalisé sur les données correspondant aux 3 niveaux d'échantillonnage selon la formule :

$$Y(t) = K / (1 + q \cdot \exp^{-rt}),$$

avec : $Y(t)$, biomasse chlorophyllienne au temps t (en $\mu\text{g cm}^{-2}$), K , biomasse maximale (asymptote), r , pente ou taux de croissance, $q = (K - Y(0))/Y(0)$, où $Y = Y(0)$ quand $t = 0$.

Les paramètres du modèle sont ajustés par itération en fonction de la plus petite somme du carré des écarts entre valeurs observées et valeurs calculées. Les constantes propres à chaque équation sont reportées pour chaque niveau à la Figure 4.

Le modèle logistique s'ajuste particulièrement dans la partie exponentielle de la courbe, puis la forte variabilité des concentrations observées au cours de la phase plateau réduit la puissance de l'ajustement. Cette variabilité peut s'expliquer par les changements de conditions halines avec l'arrivée de certaines pluies en fin d'expérience (Al

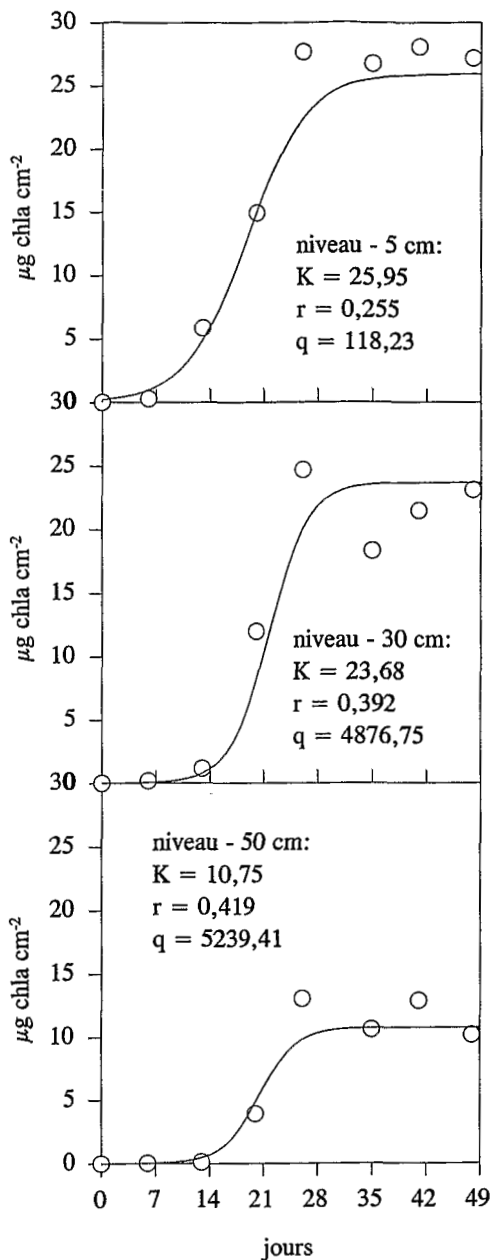


Fig. 4. – Variations temporelles de la biomasse chlorophyllienne à – 5, – 30 et – 50 cm et pour chaque niveau, dessin de la courbe logistique modélisée à partir des valeurs observées et constantes des différentes équations.

Temporal variations of chlorophyll biomass at 3 sampling levels. For each level, the logistic plot was drawn from observed values and from constants of different equations.

et al. soumis). Enfin les constantes calculées par le modèle (et en particulier K, l'asymptote) sont probablement sous-estimées.

Au cours de la colonisation, une augmentation progressive de la biomasse vers les niveaux supérieurs est observée avec une conquête des ni-

veaux plus profonds à mesure que les niveaux superficiels sont colonisés. L'extension de la colonisation se heurte cependant à 2 facteurs :

— la surface colonisable proprement dite, au moins pour les Algues filamenteuses, puisque les Diatomées épiphytes vont pouvoir se fixer sur les filaments,

— le gradient de lumière, qui limite le développement végétal en profondeur. En fin d'expérience, la biomasse algale aux niveaux inférieurs n'atteint que le tiers de la biomasse superficielle.

Sur 1 m² de bambou, 7 semaines après l'installation du support, la biomasse intégrée tend vers une asymptote de 190 mg de chlorophylle m⁻², valeur estimée à partir d'un modèle logistique (Fig. 5). On peut remarquer que la pente de ce modèle est très proche de celle calculée pour le niveau 5 cm, démontrant parfaitement que l'essentiel de la biomasse algale se concentre à la surface du tiers supérieur du bambou. Cette biomasse totale par m² est proche de celle reportée dans une étude antérieure sur le même site (245 mg m⁻²) par Guiral *et al.* (1993); ces 2 valeurs sont comparables à celles de la littérature recensées par Morin et Cattaneo (1992).

2.3. Productions algales

La production photosynthétique dépend étroitement de la biomasse algale et de la lumière inci-

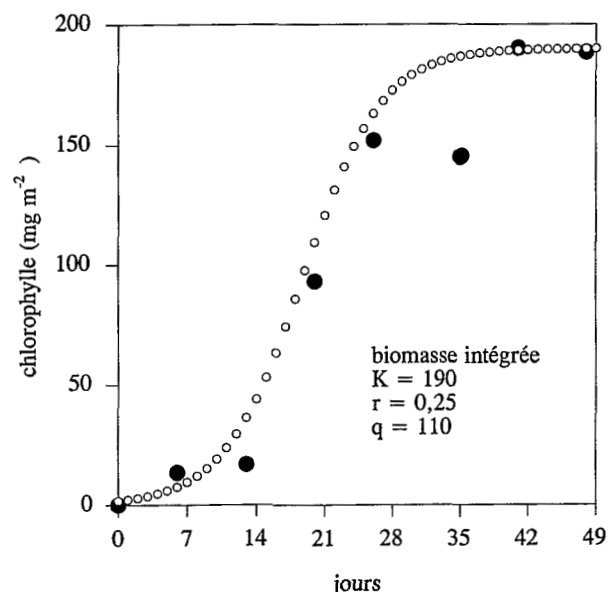


Fig. 5. – Variations temporelles de la biomasse chlorophyllienne intégrée sur un bambou moyen, dessin de la courbe logistique modélisée à partir des valeurs observées et constantes de l'équation.

Temporal variations of chlorophyll biomass integrated over an average bamboo. Logistic plot was drawn from observed values and from constants of different equations.

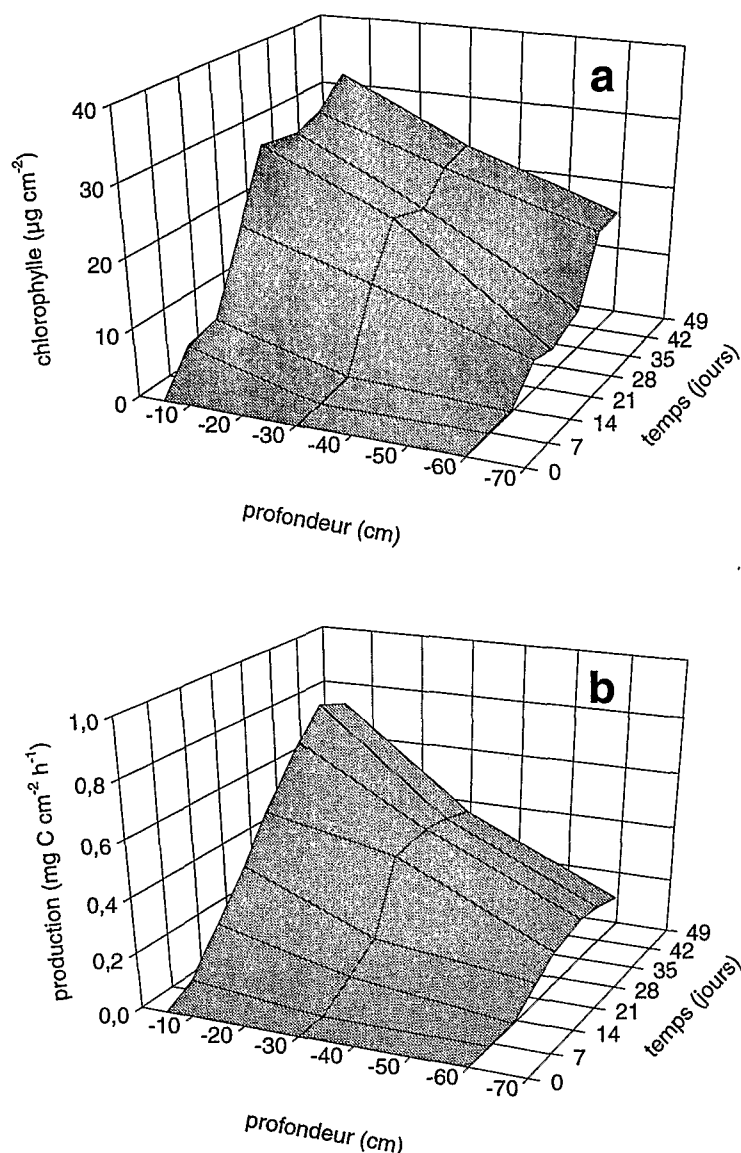


Fig. 6. — Représentation (a) des isoconcentrations en 3 dimensions de la chlorophylle en fonction de la profondeur et du temps et (b) des isovaleurs en 3 dimensions de la production primaire en fonction de la profondeur et du temps. Schematic plot of (a) isoconcentrations in three dimensions of chlorophyll amount according to the depth and the time and (b) isoconcentrations in three dimensions of primary production according to the depth and the time.

dente et le même schéma que celui de la biomasse est observé pour la production algale (Fig. 6) :

- une augmentation progressive des valeurs de production avec le temps et avec la profondeur; ce phénomène traduit le fait que les Algues produisent à mesure que la biomasse se développe sur le support;

- une limitation marquée des valeurs d'activité biologique au bout de 5 semaines. Un optimum est atteint pour tous les niveaux à l'exception des 10 premiers cm du bambou qui sont les plus exposés à la lumière. Ce niveau supérieur se caractérise après 2 semaines de colonisation par un surcroît de biomasse, et donc de

production. Mais l'inflexion de la pente des isolignes, démontrant les effets d'une saturation de la colonisation, se traduit par l'apparition d'un plateau au bout de 50 j. (Fig. 6a). Ce changement de pente coïncide avec celui noté pour la biomasse algale après 4 semaines de colonisation (Fig. 6b). La valeur maximale de production algale au bout de 50 j est d'environ $4\,500\text{ mgC m}^{-2}\text{ h}^{-1}$, production bien supérieure à celle indiquée par Guiral *et al.* (1993). Cet écart peut s'expliquer par la différence d'état physiologique des communautés algales. Ainsi au cours de la colonisation les cellules sont jeunes et actives alors que les expériences de Guiral *et al.* (1993) portent sur des commu-

nautés périphtiques récoltées sur des bambous en place depuis plus d'un an. Ces estimations de productions périphtiques sont très supérieures aux données recueillies par Morin et Cattaneo (1992) en raison du contexte tropical favorable (température élevée avec de faibles amplitudes journalières, fort éclaircissement, milieu riche en éléments nutritifs...).

CONCLUSION

Peu de travaux ont traité simultanément le développement des communautés bactériennes et algales lors d'une colonisation de support et à notre connaissance aucune investigation a abordé le bambou. Or dans de nombreux pays de la ceinture tropicale, ce support est une composante économique considérable sachant que la plupart des structures aquacoles extensives en milieu naturel intègrent le bambou (Ingles et Lao 1994; Cai et Li 1990).

Dans notre travail, le développement parallèle des activités bactériennes et algales au cours de la colonisation des bambous vierges montre qu'il existe un couplage étroit entre ces deux niveaux trophiques de la communauté périphtique, relation admise en milieu pélagique par Bird et Kalff (1984). Cette relation se réalise très probablement par l'intermédiaire des exudats algaux considérés comme étant la source majeure de composés organiques dissous pour les bactéries dans de très nombreux écosystèmes aquatiques. La séquence structurale débutant par des bactéries, suivies de Diatomées adnées et évoluant rapidement vers une structure plus complexe composée de Diatomées benthopélagiques et d'Algues filamenteuses est similaire à d'autres systèmes de colonisation et de succession naturelle déjà étudiées (Steimann et McIntire 1986). Au bout de 3 semaines, la séquence de colonisation semble achevée avec une composition définitive des communautés algales. Ces communautés qui contribuent à plus de 90 % de la biomasse périphtique (Arfi *et al.* soumis), sont des éléments disponibles pour les consommateurs tertiaires cibles de ces structures d'aquaculture extensives que sont les Tilapias phytophages exploités (*Sarotherodon melanotheron*). Cependant, malgré les fortes valeurs de productions algales par unité de surface de bambou, il semblerait que ce surcroît naturel de nourriture permis par la présence de supports colonisables dans un milieu riche en potentialités nutritives ne soit qu'un complément (Arfi *et al.* 1995), car les besoins en protéines de *S. melanotheron* ne sont que partiellement couverts par le périphton.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOI J.E. 1990. A critical review of recent freshwater periphyton field methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47** : 656-670.
- AMINOT A. et CHAUSSEPIED M. 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO/BNDO, 395 p.
- ARFI R. et BOUVY M. 1995. Size composition and distribution of particles related to wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon. *J. Plankton Res.* **17** : 557-574.
- ARFI R., BOUVY M. et LUQUET P. 1995. Nutritive characteristics of periphyton growing on bamboo (Ebrié lagoon, Côte-d'Ivoire) : potential interest in aquaculture of the Acadja system. - First Pan African Fisheries Congress (FISA), Kenya. In press.
- ARFI R., GUIRAL D. et BOUVY M. 1993. Wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **36** : 587-604.
- BELL R.T. 1990. An explanation for the variability in the conversion factor deriving bacterial cell production from incorporation of ³H thymidine. *Limnol. Oceanogr.* **35** : 910-915.
- BIRD D.F. et KALFF J. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentrations in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41** : 1015-1023.
- BOUVY M., ARFI R. et GUIRAL D. 1994. Short-term variations of seston characteristics in a shallow tropical lagoon : effect of wind-induced resuspension. *Neth. J. Aquat. Ecol.* **28** : 433-440.
- BOUVY M., ARFI R. et TROUSSELIER M. 1995. Bacterial community structuration in a tropical lagoon (Ebrié lagoon, Côte-d'Ivoire). In Abstracts of the 7th International Symposium on Marine Ecology, Santos, Brazil, September 1995, p. 160.
- BOWEN S.H. et ALLANSON B.R. 1982. Behavioral and trophic plasticity of juvenile *Tilapia mossambica* in utilization of unstable littoral habitat. *Env. Biol. Fish.* **7** : 357-362.
- BRADING M.G., JASS J. et LAPPIN-SCOTT H.M. 1995. Dynamics of bacterial biofilm formation. In : Lappin-Scott H.M. et Costerton J.W. (Eds). Microbial biofilms, Cambridge, University press, 46-63.
- CAI Y. et LI X. 1990. Oyster culture in the People's Republic of China. *World Aquat.* **21** : 67-73.
- COSTERTON J.W., GESSEY G.G. et CHENG K.J. 1978. How bacteria stick? *Scient. Am.* **238** : 86-95.
- COUCH C.A. et MEYER J.L. 1992. Development and composition of the epixylic biofilm in a blackwater river. *Freshw. Biol.* **27** : 43-51.
- DEMPSTER P.W., BEVERIDGE M.C.M. et BAIRD D.J. 1993. Herbivory in the tilapia *Oreochromis niloticus* : a comparison of feeding rates on periphyton and phytoplankton (*Microcystis aeruginosa*). *J. Fish Biol.* **43** : 385-392.
- FAGADE S.O. 1971. The food and feeding habits of *Tilapia* species in the Lagos lagoon. *J. Fish. Biol.* **3** : 151-156.