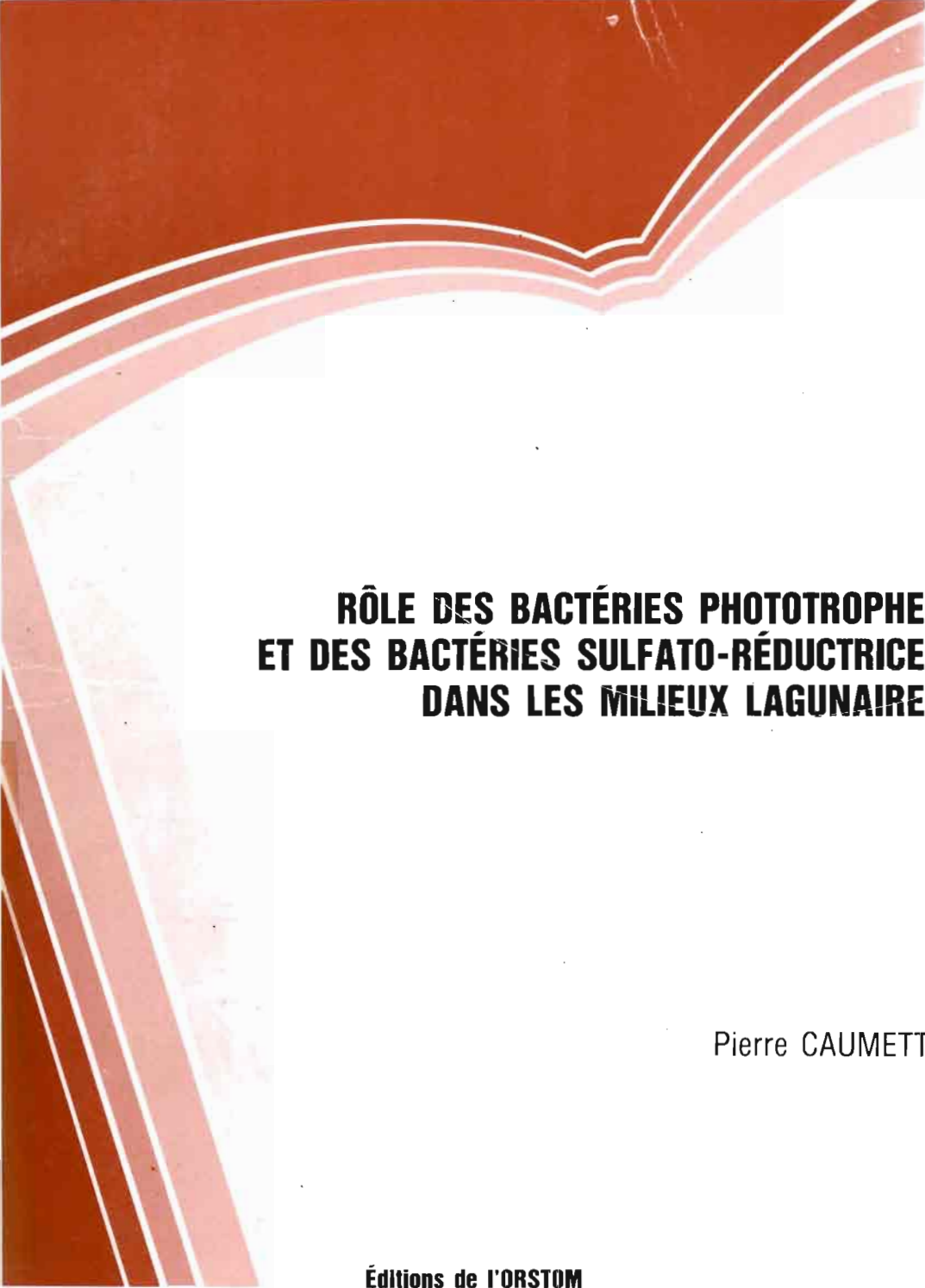


Etudes et Thèses



RÔLE DES BACTÉRIES PHOTOTROPHES ET DES BACTÉRIES SULFATO-RÉDUCTRICES DANS LES MILIEUX LAGUNAIRES

Pierre CAUMETTE

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Pierre CAUMETTE

**RÔLE DES BACTÉRIES PHOTOTROPHES
ET DES BACTÉRIES SULFATO-RÉDUCTRICES
DANS LES MILIEUX LAGUNAIRES**

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection **ÉTUDES et THÈSES**

PARIS 1987

Ce mémoire a fait l'objet d'une Thèse de Doctorat ès Sciences, soutenue le 11 juin 1985 devant l'Université AIX-MARSEILLE III, portant le titre suivant :

"DEVELOPPEMENT DES BACTERIES PHOTOTROPHES ET DES BACTERIES SULFATO-REDUCTRICES DANS DES LAGUNES PEU PROFONDES ET DES LAGUNES STRATIFIEES. ETUDE DE LEUR ROLE DANS LE CYCLE DU SOUFRE ET DANS LA PRODUCTION DE BIOMASSE".

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal.

à Nicole

pour sa compréhension
et son aide morale,

à Guilhem et Vincent

qui ont supporté
toutes mes absences.

REMERCIEMENTS

J'exprime toute ma reconnaissance et ma gratitude à M. le Professeur Norbert Pfennig pour l'attention et la gentillesse avec lesquelles il a guidé mes recherches. Je le remercie pour tous les conseils et encouragements qu'il m'a prodigués au cours des nombreux séjours passés dans son laboratoire, à Göttingen et ensuite à Konstanz. Je n'oublie pas les longues et amicales discussions que nous avons eues.

Je remercie Mme Germaine Stanier, Mme Paulette Vignais, MM. Robert Matheron, Jean Lepetit, Jean Giudicelli et Nardo Vicente pour leur lecture critique et leurs précieux conseils.

Ce travail a été en partie réalisé dans le Laboratoire d'Hydrobiologie Marine de l'USTL à Montpellier, dirigé par M. le Professeur Michel Amanieu que je remercie ainsi que MM. Bernard Baleux et Marc Troussellier pour l'aide qu'ils m'ont apportée lors des recherches menées dans les milieux lagunaires peu profonds tempérés. L'étude des milieux tropicaux a eu lieu au Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan. Je remercie son Directeur, tous les chercheurs, techniciens et administratifs pour l'aide qu'ils m'ont apportée à la réalisation du travail. Je remercie en particulier MM. Jean-Pierre Carmouze, Roland Djedje, Daniel Guiral, Alain Lanusse, Marc Pagano et Jean-Pascal Torréton qui m'ont fait bénéficier de leur compétence et de leur aide.

La première partie de l'étude a pu être effectuée grâce au support financier de l'USTL, du CNRS et de la DGRST. La deuxième partie, menée au C.R.O. d'Abidjan a été réalisée avec l'aide du Département C de l'ORSTOM, dirigé par Jean-René Durand que je remercie tout particulièrement, et du Ministère de la Recherche Scientifique de Côte d'Ivoire.

Je suis reconnaissant à l'équipe du Professeur Norbert Pfennig, et notamment à Hanno Biebl et Friedrich Widdel qui m'ont apporté de précieux conseils ; je remercie Karin Schmidt pour les analyses de caroténoïdes et les photographies au microscope électronique ; je garde le souvenir de leur accueil sympathique pendant mes séjours à Göttingen et à Konstanz.

Je remercie Isabelle Perraud qui a participé à la présentation et à la mise en page du texte, ainsi que Patricia Charlier et Elisabeth Limon qui ont eu la tâche fastidieuse de dactylographier le manuscrit.

RESUME

L'étude des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices (BSR) dans six milieux lagunaires (trois lagunes en région tempérée, littoral méditerranéen et atlantique ; trois lagunes en région tropicale, Côte d'Ivoire) a été développée dans le but de mieux comprendre le rôle de ces organismes dans le cycle du soufre et la production de biomasse dans ces écosystèmes. Les résultats obtenus font apparaître le caractère ubiquiste de ces bactéries qui se rencontrent dans les zones anoxiques de tous les milieux étudiés. Dans les milieux peu profonds, les bactéries sulfato-réductrices (*Desulfovibrio*, *Desulfobacter*) et les bactéries phototrophes essentiellement pourpres (*Thiocapsa*, *Chromatium*) se localisent dans le sédiment de surface. Dans deux milieux tropicaux stratifiés, les BSR appartenant aux genres *Desulfovibrio*, *Desulfobulbus* et *Desulfobacter*, et les bactéries phototrophes pourpres et vertes (*Chromatium*, *Chlorobium*, *Pelodictyon*) colonisent l'hypolimnion anoxique, riche en hydrogène sulfuré. Dans ces milieux, les productions de sulfure dans l'hypolimnion sont supérieures à celles obtenues dans le sédiment.

Dans un des milieux lagunaires peu profonds, l'étude d'une eau rouge due à la prolifération de bactéries pourpres (*Thiocapsa*), conséquence d'une crise dystrophique, a mis en évidence le rôle essentiel de ces bactéries dans le cycle du soufre et dans l'épuration du milieu (oxydation d'un composé toxique, le sulfure, en conditions anaérobies). Dans un des milieux stratifiés où elles prolifèrent en formant une couche brune (*Chromatium*, *Chlorobium*, *Pelodictyon*) à l'interface entre l'épilimnion et l'hypolimnion, leur rôle dans le cycle du soufre est limité par les faibles intensités lumineuses qui parviennent jusqu'à la couche brune : elles ne recyclent que 35 % du sulfure produit. Dans ce milieu, elles servent de nourriture pour des organismes du zooplancton qui se maintiennent au voisinage de la couche brune. Les analyses effectuées sur les tractus digestifs ont montré leur importance (40 à 60 %) dans le régime des Copépodes.

Dans les milieux lagunaires, ces bactéries jouent donc un rôle important : elles participent à l'épuration du milieu et permettent le recyclage de la matière dans la chaîne trophique, matière et énergie qui seraient perdues pour l'écosystème.

Mots clés : Bactéries phototrophes, bactéries sulfato-réductrices, milieux lagunaires, milieux stratifiés, eaux rouges, cycle du soufre, prédation.

AVANT - PROPOS

Vouloir tenter une généralisation du comportement et du rôle des bactéries phototrophes anoxygéniques et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires peut paraître un peu hasardeux dans la mesure où la connaissance de ces organismes est limitée aux espèces jusqu'à présent décrites et le fonctionnement des biotopes lagunaires difficile à globaliser d'une façon précise. Toutefois, les études d'observation in situ associées aux expériences de laboratoire ont toujours eu des résultats très prometteurs. Il était donc séduisant de réaliser ce type de recherche dans différents milieux lagunaires, en appliquant des méthodes identiques et comparables permettant ainsi de discuter et de relier entre eux les résultats obtenus.

Ces recherches n'auraient pu voir le jour sans M M. Michel Amanieu et Bernard Baleux qui ont été les initiateurs aux études écologiques des milieux lagunaires et avec lesquels l'idée d'étudier les sulfo-bactéries dans les lagunes a mûri au cours de travaux préliminaires, qui ont duré 21 mois. Le véritable travail de recherche a commencé en avril 1977, lors d'une première rencontre avec le professeur Norbert Pfennig, qui a été et reste le directeur scientifique ayant suivi tout le travail de recherche effectué pendant sept années, jusqu'en avril 1984.

La première moitié de ces sept années a été consacrée à l'étude de différents biotopes lagunaires des régions tempérées (Montpellier, et Arcachon), menée au laboratoire d'hydrobiologie marine, à l'université des Sciences et Techniques du Languedoc avec le soutien scientifique du Dr Bernard Baleux et du Pr Michel Amanieu. Les résultats obtenus ont fait l'objet de différentes publications et sont en partie présentés dans les chapitres 3 et 4 (Baleux et al, 1977a, 1977b ; Caumette, 1978 ; Caumette, 1979 ; Caumette, 1981 ; Caumette et Baleux, 1980). La 2ème moitié de ces sept années a été consacrée à l'étude de différents biotopes de la lagune

Ebrié en région tropicale (Côte d'Ivoire), étude effectuée dans le cadre de l'ORSTOM, au Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan. Une partie des résultats obtenus a été publiée (Caumette, 1982 ; Caumette et al, 1983 ; Caumette, 1984 ; Caumette et al, 1985). Dans tous ces biotopes, l'étude des bactéries phototrophes anoxygéniques et des bactéries sulfato-réductrices a été entreprise de façon à comprendre et comparer leurs rôles dans le fonctionnement de ces écosystèmes. Ce mémoire a été écrit dans le but de constituer une synthèse espérant ainsi contribuer à la connaissance du comportement de ces bactéries dans les milieux lagunaires où elles prolifèrent.

INTRODUCTION

Les bactéries phototrophes anoxygéniques et les bactéries sulfato-réductrices se rencontrent dans la plupart des milieux aquatiques anoxiques où elles vivent en étroites associations fondées sur la base des différents états d'oxydo-réduction des composés soufrés. Ces micro-organismes qui se sont développés sur la Terre depuis très longtemps ont été considérés comme les premières formes de vie (Postgate, 1984.). Ainsi, pendant une longue période de l'histoire de la Terre, les bactéries phototrophes anoxygéniques ont été probablement à l'origine d'un processus biologique important, celui de la formation des sulfates à partir des composés réduits du soufre abondants dans l'atmosphère primitive dépourvue d'oxygène (Pfennig et Widdel, 1981).

Actuellement, dans la nature, le soufre subit de nombreuses transformations sous l'action d'agents chimiques et biologiques aussi divers que les végétaux, les animaux et les bactéries, qui s'inscrivent dans un cycle général de la matière englobant en outre les échanges des composés soufrés entre l'atmosphère et les biotopes terrestres ou aquatiques.

Le cycle du soufre. Historique

Dans les milieux aquatiques, les composés soufrés suivent deux voies de transformation interdépendantes. La première correspond à l'incorporation du soufre dans la matière organique par une réduction assimilative ; elle est le fait de différents organismes (animaux, végétaux ou bactériens). A la mort de ces organismes, le soufre protéique est libéré sous forme de H_2S lors des processus de putréfaction. Toutefois, le soufre incorporé dans la matière organique ne

dépasse pas 1 à 2 % du poids sec du matériel biologique (Ohle, 1954 ; Van Gernerden, 1967 ; Jørgensen, 1982). Par conséquent, les transformations du soufre par cette voie, sont de moindre importance que celles qu'il subit au cours de la deuxième voie de transformation. Cette dernière, dans laquelle il est utilisé en tant qu'accepteur ou donneur d'électrons, constitue un cycle du soufre exclusivement bactérien appelé aussi " cycle rédox du soufre "(la Rivière, 1966 ; Van Gernerden, 1967). En effet, les bactéries sulfato-réductrices réduisent en anaérobiose les composés oxydés (sulfates) en sulfures : ces derniers sont à leur tour oxydés en sulfates soit par les bactéries phototrophes anoxygéniques dans les milieux anoxiques éclairés, soit par les thiobacilles ou les thiobactéries aérobies dont le métabolisme nécessite la présence d'oxygène moléculaire.

Dans le cycle bactérien du soufre, trois groupes de sulfobactéries peuvent être définis :

- les bactéries sulfato-et sulfo-réductrices qui produisent des sulfures ;
- les sulfobactéries phototrophes pourpres et vertes qui oxydent les sulfures en les utilisant comme donneurs d'électrons pour leur photosynthèse ;
- les bactéries " incolores " sulfo-oxydantes aérobies qui oxydent les sulfures par chimolithotrophie (voir Fig.1).

Dans les écosystèmes anoxiques où les productions de sulfures sont importantes, les bactéries phototrophes anoxygéniques peuvent proliférer en formant des masses colorées, rouges ou vertes selon la nature de leurs pigments photosynthétiques (bactériochlorophylles et caroténoïdes). Bien avant la connaissance du microscope, les nappes rouges ou vertes apparaissant dans les eaux douces stagnantes anoxiques et résultant de la prolifération de ces organismes, ont suscité un vif intérêt et fait naître les superstitions les plus diverses. Ehrenberg (1830) fut un des premiers à les observer à partir d'une tache rouge apparue dans un ruisseau ; il crût identifier alors un nouveau type de protozoaire. Fleicher (1860) et Cohn (1874) observèrent des étangs colorés en rouge et notèrent la pullulation de micro-organismes rouges. En milieu marin, Warming (1875) a été un des premiers à les décrire à partir de nuages rouges formés dans les herbiers de Zostera marina

de la côte danoise ; ces mêmes organismes furent ensuite étudiés par Gietzen (1931). A la fin du siècle dernier, Winogradski (1887) découvrit la vie autotrophe grâce aux sulfo-bactéries. Il montra que les granules réfringents des sulfuraires pourpres contenaient du soufre colloïdal et Engelmann (1888) mit en évidence l'activité photosynthétique de ces micro-organismes. Bavendamm (1924) confirma cette hypothèse en réalisant les premières cultures en laboratoire. Enfin, les bactéries phototrophes vertes ont été reconnues comme sulfo-bactéries par Van Niel (1931).

Associées aux bactéries phototrophes, les bactéries sulfo-oxydantes aérobies ont aussi été observées dans de nombreux milieux aquatiques, Beijerinck (1904) découvrit de petits bâtonnets mobiles autotrophes sulfo-oxydants aérobies, nommés Sulfomonas par Orla-Jensen (1909) et définitivement appelés Thiobacillus par Ellis en 1932. Hinze (1913) décrivit sous le nom de Thiovolum une bactérie sulfureuse de grande taille autotrophe et aérobie.

Les bactéries sulfato-réductrices ont été découvertes par Beijerinck (1895) qui isola le genre Sporovibrio nommé par la suite Desulfovibrio par Kluyver et Van Niel (1936). Les bactéries sulfo-réductrices n'ont été découvertes que très récemment (Pfennig et Biebl, 1976).

Dans les écosystèmes aquatiques anoxiques et éclairés, les bactéries sulfato-réductrices et les bactéries phototrophes anoxygéniques se rencontrent en associations plus ou moins étroites, formant des microcosmes dans lesquels elles vivent en syntrophie, aussi longtemps qu'il y a de la matière organique dégradable. A l'interface entre ces écosystèmes et les biotopes aérés, il peut être observé des bactéries sulfo-oxydantes aérobies qui utilisent les produits terminaux du métabolisme des bactéries sulfato-réductrices, non utilisés par les bactéries phototrophes. Ces associations complexes de différents groupes de sulfo-bactéries qui se distribuent selon des gradients de potentiel rédox, ont été observées depuis longtemps et dénommées Sulfureta par Baas-Becking en 1925. En milieu anoxique, le Sulfuretum est un bon exemple pour étudier le fonctionnement bactérien du cycle du soufre.

Ces vingt dernières années, le cycle du soufre a eu une importance capitale dans de nombreux problèmes économiques comme les pollutions de certains écosystèmes terrestres et aquatiques (pluies acides contenant H_2SO_4), la pollution atmosphérique par le SO_2 , la corrosion des métaux

et des ouvrages de maçonnerie... Tous ces problèmes ont amorcé le regain d'intérêt pour les sulfo-bactéries au cours de la dernière décade. Actuellement, l'étude des sulfo-bactéries dans les milieux aquatiques s'est développée parallèlement à l'écologie bactérienne, conséquence de la sensibilisation des chercheurs au rôle important que joue le compartiment bactérien dans ces écosystèmes.

En 1887, Winogradsky affirmait : " les germes des sulfo-bactéries sont répandus dans presque tous les bassins d'eau stagnante mais ils n'attirent pas l'attention car ils ne donnent pas lieu à des pullulations tant soit peu abondantes. Une multiplication notable n'existe qu'au sein des eaux chargées en hydrogène sulfuré ". De fait, récemment, de nombreuses espèces nouvelles de bactéries phototrophes et sulfato-réductrices ont été isolées lors d'études écologiques d'écosystèmes aquatiques souvent pollués par du matériel organique et dans lesquels les bactéries phototrophes pullulaient en formant des masses rouges ou vertes.

Les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux aquatiques.

Les différentes études ont montré le caractère ubiquiste de ces organismes qui ont été observés dans tous les milieux aquatiques où existe une zone anoxique (sédiment, hypolimnion des milieux stratifiés) contenant suffisamment de sulfate pour favoriser la sulfato-réduction. Les bactéries phototrophes ont été isolées autant de milieux marins (Trüper, 1970 ; Fujita et Zenitani, 1975 ; Matheron, 1976 ; Herbert et Tanner, 1977) que des milieux dulçaquicoles (Pfennig, 1967 ; Biebl, 1973 ; Kohler et al, 1984) ; de ces environnements ont été extraites des espèces typiquement continentales (halophobes) et d'autres typiquement marines (halophiles stricts). Dans les milieux lagunaires caractérisés par des salinités variables, ces deux types de bactéries phototrophes co-existent avec des espèces halotolérantes capables de se développer dans de larges échelles de salinité. Ainsi, de nombreuses espèces isolées à l'origine dans des milieux continentaux d'eau douce, se retrouvent en milieu lagunaire et quelquefois en milieu marin côtier (Matheron, 1976 ; Caumette, 1978).

Dans les milieux d'eau douce, riches en hydrogène sulfuré, tels que les hypolimnia de certains lacs stratifiés ou les bassins de lagunage pour l'épuration des eaux usées, des proliférations de bactéries

phototrophes ont attiré l'attention de nombreux microbiologistes qui ont ainsi isolé de nouvelles espèces de bactéries vertes et brunes (Dubinina et Gorlenko, 1975 ; Gorlenko et Pivavara, 1977) ou de bactéries pourpres autant sulfureuses que non sulfureuses (Pfennig, 1967, 1969 a,b, 1974, 1978 b ; Eimhjellen, 1970 ; Hansen et al, 1975 ; Keppen et Gorlenko, 1975 ; Satoh et al, 1976 ; Eckensley et Dow, 1980 ; Akiba et al, 1983). De nombreuses espèces furent récemment décrites dans des milieux salés, écosystèmes côtiers, estuariens ou lagunaires (Gorlenko, 1970 ; Puchkova et Gorlenko, 1976 ; Imhoff et Trüper, 1980, 1983 ; Gibson et al, 1984 ; Neutzing et al, 1984) et étangs salés continentaux méromictiques (Gorlenko, 1972 ; Puchkova et Gorlenko, 1982 ; Pfennig, 1977). De plus, des études réalisées dans des milieux extrêmes ont permis de mettre en évidence l'adaptation de certaines de ces bactéries à des conditions extrêmes de température et de salinité et d'isoler des espèces particulièrement adaptées. Ainsi, Pierson et Castenholz (1974), Castenholz et Pierson (1981) ont observés et isolés des bactéries vertes filamenteuses dans des sources sulfureuses chaudes (Yellowstone Hot Springs). De ces mêmes habitats, Madigan (1984) a isolé une souche de bactérie pourpre sulfureuse. Dans les milieux hypersalés, plusieurs espèces nouvelles de bactéries pourpres ont été décrites, isolées à partir de prélèvements effectués dans les lacs hypersalés continentaux (Raymond et Sistom, 1969 ; Drews, 1981), des lacs alcalins, natronés (Wadi Natrum : Imhoff et Trüper, 1981 ; Imhoff et al, 1981) et des marais salants (Nissen et Dundas, 1984).

Souvent en association avec les bactéries phototrophes anoxygéniques, que ce soit en eau douce ou en eau salée, de nombreuses espèces de bactéries sulfato-réductrices ont été décrites récemment. Jusqu'à ces dernières années, les bactéries sulfato-réductrices connues appartenaient aux genres Desulfovibrio et Desulfotomaculum, bactéries oxydant incomplètement les substrats organiques (lactate, pyruvate, éthanol), l'acétate étant le produit final de leur métabolisme (Postgate, 1984 ; Pfennig et Widdel, 1981). Devant ces résultats, une question reste posée : que devient l'acétate formé par les sulfato-réducteurs dans les milieux anoxiques riches en sulfates, quand les productions de méthane sont très faibles ?

Badziong et al (1978) ont montré qu'une souche de Desulfovibrio était capable de se développer par sulfato-réduction en utilisant

H_2 comme source d'énergie et l'acétate + CO_2 en tant que source de carbone. Cette observation a permis de considérer la sulfato-réduction dissimilative comme un processus conservateur d'énergie analogue à la réduction des nitrates (Pfennig et Widdel, 1981) suggérant ainsi que d'autres substrats organiques pouvaient être utilisés comme source de carbone par les sulfato-réducteurs (1). Ces derniers sont alors considérés comme les oxydants terminaux de la matière organique dans les milieux anoxiques riches en sulfates. Cette idée a aussi été soutenue par Jørgensen et Fenchel (1974) au cours d'études d'écologie quantitative du cycle du soufre dans des fjords danois.

La possibilité d'utilisation de différentes sources de carbone organique par les sulfato-réducteurs a été établie par Widdel (1980) qui isola et décrit de nouveaux genres et espèces de bactéries sulfato-réductrices capables de se développer sur acétate, propionate, butyrate, acides gras (C_{14} , C_{16}) et benzoate, et dont certains peuvent réaliser une oxydation complète de la matière organique jusqu'à la formation de CO_2 . De plus, Jansen et al (1984) ont mis en évidence un métabolisme autotrophe pour une espèce de Desulfovibrio (D. baarsii) qui synthétise du carbone organique à partir de formiate, CO_2 ou CO.

Position systématique des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices

La description de nouvelles souches de bactéries phototrophes et sulfato-réductrices a posé le problème de leur position systématique et a suscité des modifications importantes dans la taxonomie de ces micro-organismes. Actuellement, la systématique du monde bactérien est en pleine évolution. De nouveaux concepts basés sur les études d'évolution moléculaire apparaissent dans la littérature et proposent une idée de l'évolution du monde bactérien comparable à celle qui constitue la base de la classification du Règne Animal et du Règne Végétal. Ainsi, des groupements systématiques basés sur des études phylogénétiques faisant intervenir l'analyse des ARN ribosomiaux ont été suggérés très récemment. Woese (1981) qui introduisit le terme de " Archaeobactéries " pour caractériser les bactéries "primaires ou primitives" ayant colonisé au début de l'histoire de la Vie, les biotopes encore dépourvus

(1) Ce nouveau concept avait été pressenti par Cahet (1975) qui pensait que dans certains milieux lagunaires, l'acétate pouvait être utilisé par les sulfato-réducteurs.

d'oxygène, s'intéressa avec d'autres chercheurs à l'étude des bactéries phototrophes anoxygéniques. Ces dernières sont considérées à présent comme des organismes importants dans l'évolution des bactéries ancestrales (Olson, 1970 ; Broda, 1975 ; Gibson et al, 1979 ; Stackebrandt et Woese, 1981). En tenant compte de ces concepts d'évolution, d'importants changements ont été proposés dans les manuels de systématique et la classification des bactéries phototrophes anoxygéniques de même que celle des bactéries sulfato-réductrices est en ce moment en voie de transformation (Imhoff, 1984 ; Imhoff et al, 1984 ; Stackebrandt et al, 1984 ; Widdel et Pfennig, 1984 ; Fowler et al, 1984).

Si ces deux groupes d'organismes - par leur présence dans les premières manifestations de la Vie sur la Terre - intéressent de nombreux microbiologistes qui tentent de parvenir à une meilleure compréhension des origines et de l'évolution du monde vivant, ils présentent aussi un grand intérêt pour les écologistes, par le rôle qu'ils jouent dans les écosystèmes aquatiques, anoxiques et riches en sulfates.

Les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires

Les bactéries phototrophes pourpres ont fait l'objet de nombreuses études au cours des phénomènes d'eaux rouges qui surviennent notamment dans les zones côtières (milieux estuariens et lagunaires peu profonds). Sur le pourtour de la Méditerranée, de telles manifestations ont souvent été décrites ou citées (Forti, 1933 ; Cerruti, 1938). Cviic (1955, 1960) a attribué à une prolifération de Rhodopseudomonas la formation d'eau rouge dans deux étangs saumâtres de l'île de Mljet en Yougoslavie. Devèze et Fauvel (1966) ont étudié la pullulation de bactéries du genre Rhodopseudomonas colorant en rouge les eaux de l'étang de l'Ingril, sur la côte languedocienne. Dans la baie de Tunis, Stirn (1971) a analysé le processus de formation des " eaux rouges " provoquées par des bactéries phototrophes sulfo-oxydantes pourpres, vraisemblablement du genre Chromatium (Heldt, 1952). De même, sur la côte du Languedoc, l'étang du Prévost subit des crises dystrophiques au cours desquelles ses eaux deviennent rouges par suite de la multiplication intense de bactéries phototrophes. Ces crises dystrophiques ont déjà fait l'objet de différentes études (Amanieu et al, 1975 ; Baylet et Sinègre, 1979 ; Baleux et Baleux, 1979 ; Caumette et Baleux, 1980).

Dans les milieux lagunaires plus profonds, ou dans des milieux estuariens, qui sont stratifiés une partie de l'année à cause des différences de salinité existant entre l'épilimnion et l'hypolimnion, les bactéries peuvent proliférer à l'interface entre les eaux aérées et l'hypolimnion anoxique. Elles forment des couches colorées rouges, vertes ou brunes en fonction des espèces qui s'y multiplient. Trüper et Genovese (1968) ont isolé des Chromatium et des Chlorobium dans la couche brune qui se développe dans le lac Faro (Sicile) (Genovese, 1963). Gorlenko et al (1978) ont décrit des milieux stratifiés où prolifèrent des Chlorobium et des Pelodictyon. Dans les lacs d'eaux douces, stratifiés en été par la température, il a souvent été observé des couches colorées par une prolifération de bactéries phototrophes (Pfennig, 1961 ; Van Gemerden, 1967 ; Takahashi et Ishimura, 1968 ; Biebl, 1973 ; Caldwell et Tiedje, 1975 a, b ; Parkin et Brock, 1980 a ; Steenbergen et Korthals, 1982 ; Kohler et al, 1984). Ce même genre d'observation a été réalisé dans des milieux méromictiques continentaux, lacs salés ou hypersalés (Culver et Brunskill, 1969 ; Hayden, 1972 ; Gorlenko et al, 1973 ; Cohen et al, 1977 ; Gorlenko et al, 1978 ; Goehle et Storr, 1978 ; Guerrero et al, 1978 ; Lawrence et al, 1978 ; Matsuyama, 1979 ; Jørgensen et al, 1979 ; King et Tyler, 1982 ; MacIntyre et Melack, 1982 ; Montesinos, 1982). En milieu tropical, dans la lagune Ebrié, une stratification des eaux apparaît dans certaines baies confinées, due à des différences de salinité entre l'épilimnion aéré et l'hypolimnion anoxique (Varlet, 1978). Quelquefois des proliférations de bactéries phototrophes ont été observées à l'interface entre ces deux masses d'eaux.

Dans les milieux lagunaires, qu'ils soient peu profonds ou stratifiés, les bactéries phototrophes jouent un rôle important dans le cycle du soufre et - en association avec les bactéries sulfato-réductrices - dans la minéralisation et le recyclage de la matière organique. Ce rôle a été en partie mis en évidence au cours d'expériences de laboratoire (Biebl et Pfennig, 1977, 1978 ; Bharati et al, 1980, 1982 ; Van Gemerden, 1980). Dans les écosystèmes aquatiques où elles prolifèrent elles deviennent des producteurs de biomasse et peuvent quelquefois servir de nourriture pour les organismes du zooplancton (Culver et Brunskill, 1969 ; Sorokin, 1970 ; Hayden, 1972 ; Gophen et al, 1974 ; Sorokin et Donato, 1975 ; Gorlenko et al, 1978 ; Guerrero et al, 1978 ; Lawrence et al, 1978 ; Matsuyama et Shirouzu, 1978).

Ainsi de part les rôles différents qu'elles jouent dans les écosystèmes aquatiques et de façon à mieux les caractériser dans les milieux lagunaires, il est apparu particulièrement intéressant d'aborder leur étude dans différents biotopes lagunaires où elles prolifèrent. L'étude synthétique et comparative qui peut s'en dégager, permettra d'apporter certains éclaircissements sur le rôle de ces bactéries dans le fonctionnement des milieux lagunaires peu profonds où elles forment des eaux rouges (milieux lagunaires languedociens) et dans ceux plus profonds, stratifiés où elles se développent en formant des couches colorées (Lagune Ebrié, Côte d'Ivoire).

CHAPITRE UN

LES BACTERIES PHOTOTROPHES ET SULFATO-REDUCTRICES DANS LE CYCLE DU SOUFRE. CLASSIFICATION ET IDENTIFICATION

	pages
1.1. <u>Le cycle du soufre</u>	19
1.1.1. Généralités.....	19
1.1.2. Les organismes intervenant dans le cycle du soufre. Relations syntrophiques.....	21
1.1.2.1. Le cycle biologique du soufre en condi- tions aérobies.....	21
1.1.2.2. La partie anaérobie du cycle du soufre.....	23
1.2. <u>Position systématique des bactéries photo- trophes et des bactéries sulfato-réductrices</u>	25
1.2.1. Problèmes de la systématique bactérienne.....	25
1.2.2. Différentes approches systématiques des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices.....	27
1.2.2.1. Analyse phylogénétique de l'ARN 16S ribosomal.....	27
1.2.2.2. Analyse des cytochromes C, des lipides des quinones et des voies assimilatives du sulfate.....	28
1.2.2.3. Analyse systématique classique.....	28
1.2.3. Les genres des bactéries phototrophes ano- xygéniques.....	29
1.2.4. Les genres des bactéries sulfato-et sulfo- réductrices.....	35
1.3. <u>Les bactéries phototrophes et sulfato-réduc- trices dans les milieux lagunaires</u>	39
1.3.1. Bactéries phototrophes.....	40
1.3.2. Bactéries sulfo-et sulfato-réductrices.....	40
1.4. <u>Résumé</u>	41

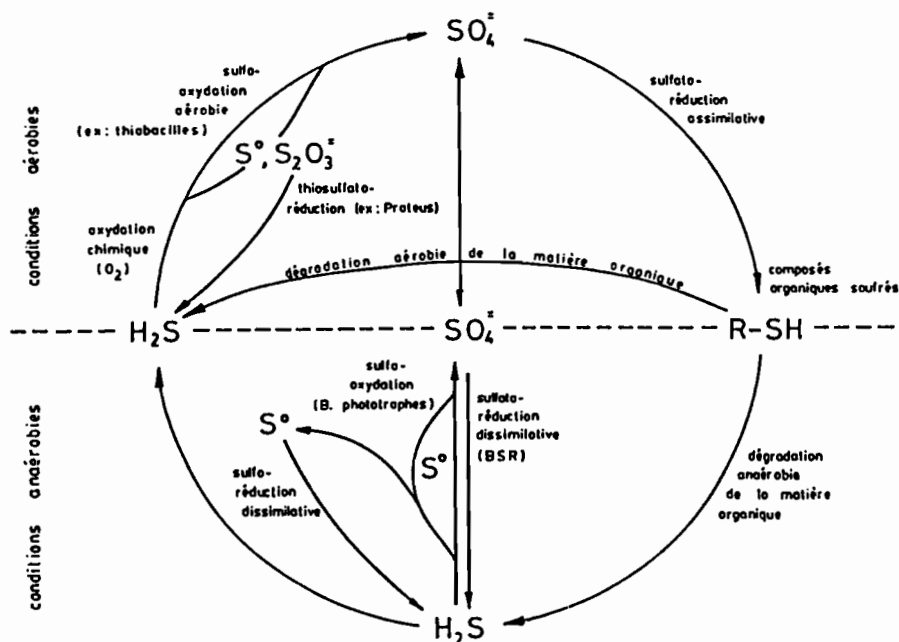


Fig. 1 - Le cycle biologique du soufre (modifié d'après Pfennig et Widdel, 1981)
The biological sulfur cycle.

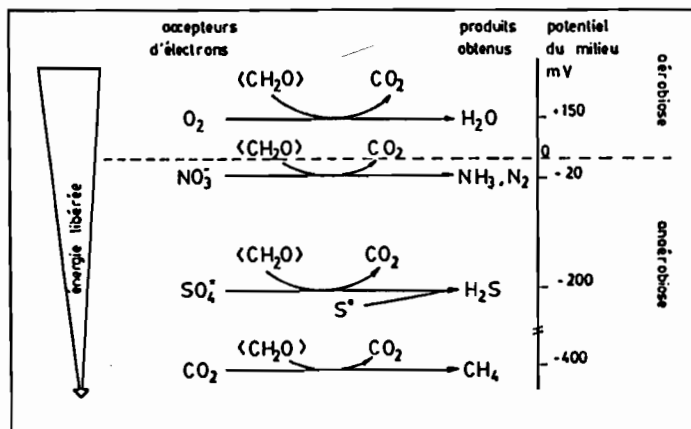


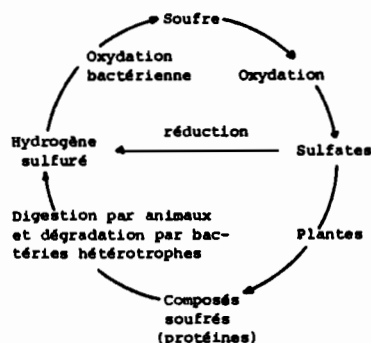
Fig. 2 - Utilisations successives de l'oxygène, du nitrate, du sulfate et du gaz carbonique comme accepteurs d'électrons lors de la dégradation de la matière organique, en fonction de la diminution du potentiel redox, et de la diminution de l'énergie libérée.

Successive involvement of oxygen, nitrate, sulfate and CO_2 as electron acceptors during the mineralization of organic matter, with the decreasing of redox potential and decreasing of free energy.

1.1. Le cycle du soufre

1.1.1. Généralités

La transformation des composés soufrés dans la nature est très complexe et fait intervenir différents groupes de microorganismes, des végétaux et des animaux. Bunker (1936) et Zobell (1946) ont proposé le cycle suivant :



Les organismes hétérotrophes aérobies, les décomposeurs et les bactéries sulfato-réductrices concourent à la formation d'hydrogène sulfuré. Butlin (1953) a pensé que cette formation de sulfure est le point de départ d'un cycle du soufre actif dans un milieu naturel. Des deux voies qui permettent la formation d'hydrogène sulfuré, la dégradation de la matière organique soufrée est moins importante que la sulfato-réduction et n'a de signification que dans les milieux pauvres en sulfate.

En conditions aérobies, l'hydrogène sulfuré est produit par des bactéries hétérotrophes qui réduisent le thiosulfate ou dégradent les protéines soufrées. Il est ensuite oxydé par voie chimique, principalement en soufre élémentaire et en thiosulfate ou par voie bactérienne jusqu'au stade sulfate (bactéries chimiolithotrophes). En anaérobiose, le cycle du soufre est entièrement bactérien. Le sulfure provient de la réduction des sulfates par des bactéries sulfato-réductrices ou de la décomposition bactérienne des protéines soufrées. Il est ensuite oxydé par des bactéries phototrophes anoxygéniques qui nécessitent la présence de lumière, ou par les bactéries chimiolithotrophes qui nécessitent le nitrate comme accepteur d'électrons (Fig.1). Le sulfure est aussi engendré par la sulfo-réduction et la thiosulfato-réduction.

Tableau 1 - Transformation dissimilative des composés soufrés et carbonés par les groupes bactériens chimiotrophes. Dans le cas des bactéries phototrophes, l'utilisation du carbone est assimilative. (1) d'après Kuenen et Tuovinen (1981); (2) d'après Brock (1984); (3) d'après Widdel (1980); (4) d'après Biebl et Pfennig (1976).

Dissimilative transformation of sulfur and carbon compounds by chemotrophic bacteria. In case of phototrophic bacteria, the carbon utilization is assimilative.

Thiobacilles	$\text{H}_2\text{S} + 2 \text{O}_2 \longrightarrow \text{H}_2\text{SO}_4$	Aérobiose
(1)	$2 \text{H}_2\text{S} + \text{O}_2 \longrightarrow 2 \text{S}_0 + 2 \text{H}_2\text{O}$	
	$2 \text{S}_0 + 3 \text{O}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} \longrightarrow 2 \text{H}_2\text{SO}_4$	
	$\text{H}_2\text{O} + \text{Na}_2 \text{S}_2\text{O}_3 + 2 \text{O}_2 \longrightarrow \text{Na}_2 \text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4$	
	$2 \text{FeS}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} + 7 \text{O}_2 \longrightarrow 2 \text{FeSO}_4 + 2 \text{H}_2\text{SO}_4$	
Thiobacilles dénitrifiants	$5 \text{H}_2\text{S} + 8 \text{KNO}_3 \longrightarrow 4 \text{K}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4 + 4 \text{N}_2 + 4 \text{H}_2\text{O}$	
	$5 \text{S}_0 + 6 \text{KNO}_3 + 2 \text{H}_2\text{O} \longrightarrow 3 \text{K}_2\text{SO}_4 + 2 \text{H}_2\text{SO}_4 + 3 \text{N}_2$	
	$5 \text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 + 8 \text{NaNO}_3 + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow 9 \text{Na}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4 + 4 \text{N}_2$	
Bactéries phototrophes	$\text{HS}^- + 2 \text{H}_2\text{O} + 2 \text{CO}_2 \longrightarrow 2 (\text{CH}_2\text{O}) + \text{SO}_4^{2-} + \text{H}^+$	Anaérobiose
(2)	$\text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{S} \longrightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} + 2 \text{S}_0$	
Sulfato-réducteurs	<u>Oxydation complète des substrats</u>	
(3)	$4 \text{H} (\text{CH}_2)_n \text{COO}^- + (3n + 1) \text{SO}_4^{2-} + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow$	
	$(4n + 4) \text{HCO}_3^- + (3n + 1) \text{HS}^- + \text{H}^+ + \text{OH}^-$	
	- <u>Oxydation incomplète des substrats carbonés :</u>	
	- <u>Substrats pairs :</u>	
	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{2n} \text{COO}^- + \frac{n}{2} \text{SO}_4^{2-} + \frac{n}{2} \text{OH}^- \longrightarrow$	
	$(n + 1) \text{CH}_3 \text{COO}^- + \frac{n}{2} \text{HS}^- + \frac{n}{2} \text{H}_2\text{O}$	
	- <u>Substrats impairs :</u>	
	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{2n+1} \text{COO}^- + \frac{n}{2} \text{SO}_4^{2-} + \frac{n}{2} \text{OH}^- \longrightarrow$	
	$\text{CH}_3 \text{CH}_2 \text{COO}^- + n \text{CH}_3 \text{COO}^- + \frac{n}{2} \text{HS}^- + \frac{n}{2} \text{H}_2\text{O}$	
	- <u>Oxydation des composés aromatiques :</u>	
	$4 \text{C}_6 \text{H}_5 \text{COO}^- + 15 \text{SO}_4^{2-} + 16 \text{H}_2\text{O} \longrightarrow$	
	$28 \text{HCO}_3^- + 15 \text{HS}^- + 9 \text{H}^+$	
Sulfo-réducteurs	$\text{CH}_3 \text{COOH} + 2 \text{H}_2\text{O} + 4 \text{S}_0 \longrightarrow 2 \text{CO}_2 + 4 \text{H}_2\text{S}$	
(4)		

1.1.2. Les organismes intervenant dans le cycle du soufre. Relations syntrophiques.

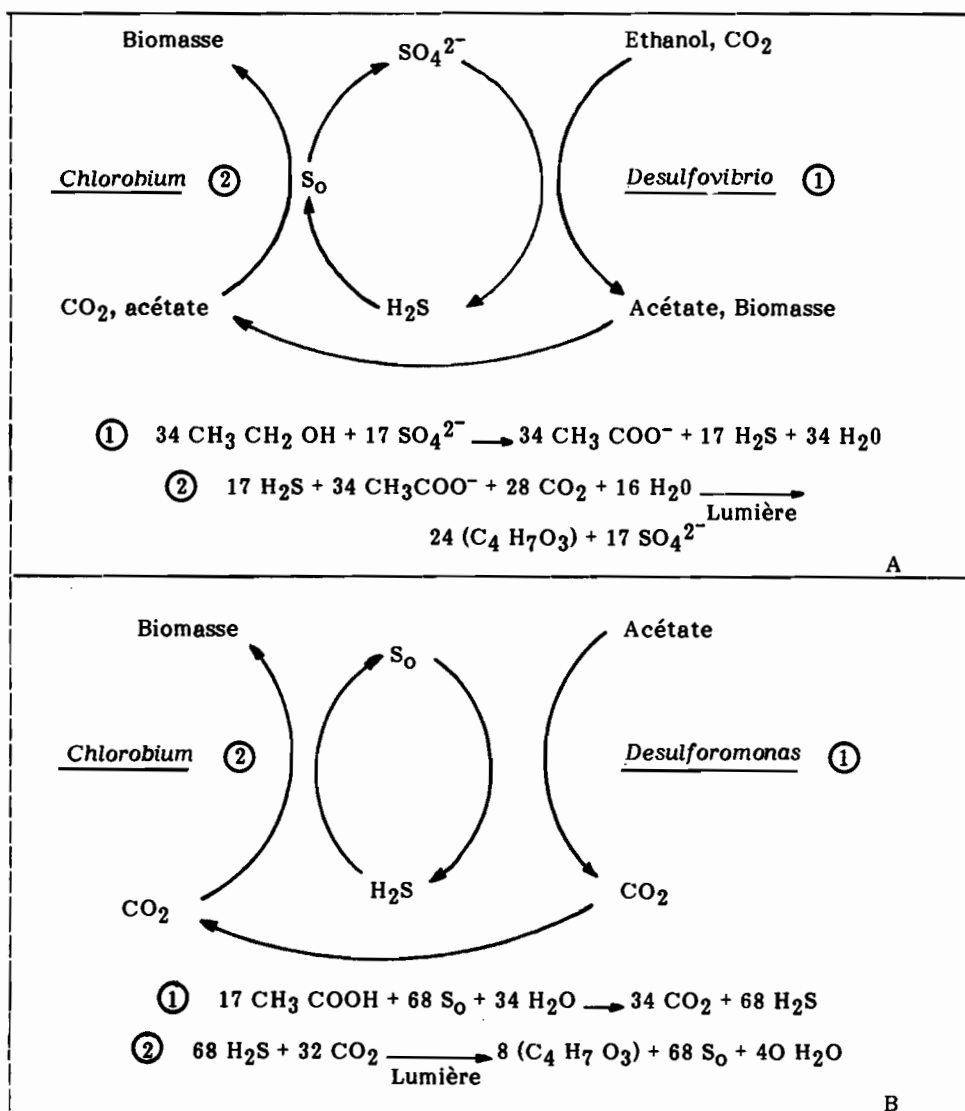
Les deux cycles, aérobie et anaérobie, peuvent être séparés en fonction des conditions d'oxydo-réduction du milieu environnant. Dans la nature, ces deux cycles sont en général superposés et se complètent par les échanges des composés soufrés entre les zones aérées et anoxiques. Ils forment le cycle biologique du soufre (Fig.1).

1.1.2.1. Le cycle biologique du soufre en conditions aérobies

Dans les écosystèmes exclusivement aérobies, des bactéries hétérotrophes aérobies ou anaérobies facultatives comme des Bacillus, des Proteus ou d'autres entérobactéries libèrent du sulfure par dégradation des groupements sulfhydriles organiques. Certains de ces organismes sont aussi capables d'une thiosulfato-réduction en conditions aérobies. Les bactéries autotrophes aérobies oxydent le sulfure formé jusqu'au stade thiosulfate ou sulfate, le sulfure jouant le rôle de donneur d'électrons : ce sont les sulfo-bactéries chimiolithotrophes incolores (Thiobacillus, Thiomicrospira) rencontrées dans de nombreux milieux aquatiques aérés, à proximité des zones anoxiques. Ces micro-organismes utilisent le sulfure produit dans le milieu aéré issu de la dégradation des protéines soufrées, ou celui qui diffuse depuis les zones anoxiques dans lesquelles il est engendré par la sulfato-réduction (Kuenen et Tuovinen, 1981). D'autres micro-organismes très souvent présents dans ces biotopes et dont les voies métaboliques sont encore mal définies, interviennent dans l'oxydation du sulfure (Beggiatoa, Achromatium, Thiovolum), (La Rivière et Schmidt, 1981). Toutes les voies d'oxydation du soufre par les Thiobacilles libèrent de l'acide sulfurique ou des sulfates (Tableau 1) qui sont en partie incorporés dans les protéines des organismes vivants, par sulfato-réduction assimilative. Toutefois dans la nature, le cycle du soufre en conditions aérobies se maintient très difficilement. En effet, les micro-organismes qui y participent nécessitent la présence permanente d'un double gradient d'oxygène et de sulfure. En général, ce type de cycle peut se rencontrer dans des milieux recevant de la matière organique et bien aérés (bassins d'aération d'une station d'épuration, par exemple). En fait, très souvent les trop fortes productions de sulfure, la faible solubilité de l'oxygène dans l'eau, et les consommations accrues d'oxygène provoquent l'anoxie

Tableau 2 - Relations syntrophiques entre les sulfobactéries anaérobies (d'après Biebl et Pfennig, 1978). A = bactérie sulfato-réductrice + bactérie phototrophe. B = bactérie sulforéductrice + bactérie phototrophe.

Syntrophy between anaerobic sulfur bacteria (after Biebl and Pfennig, 1978). A = sulfate-reducer + phototrophic bacteria ; B = sulfur-reducer + phototrophic bacteria.



et font basculer le cycle du soufre vers les métabolismes anaérobies.

1.1.2.2. La partie anaérobie du cycle du soufre

Dans les milieux naturels anoxiques et riches en sulfates, la production de sulfure est essentiellement due à l'activité des bactéries sulfato-réductrices. Les teneurs en soufre étant relativement faibles dans la matière organique, la production de sulfure à partir de l'activité des bactéries fermentatives est ainsi négligeable. Dans certains milieux anoxiques, se rencontrent aussi des bactéries réduisant le soufre élémentaire, bactéries sulfo-réductrices (Pfennig et Biebl, 1976 ; Biebl et Pfennig, 1977) qui produisent du sulfure en quantité parfois aussi importante que la sulfato-réduction (R. Bache, com. pers.). Ces deux groupes bactériens utilisent des composés organiques comme donneurs d'électrons et sources de carbone. Les bactéries sulfo-réductrices métabolisent essentiellement l'acétate qu'elles oxydent en gaz carbonique (Tableau 2). Les bactéries sulfato-réductrices assimilent différents composés organiques (acides organiques simples, éthanol, acides gras, composés aromatiques). Elles réalisent selon les espèces des oxydations complètes (jusqu'au CO_2) ou incomplètes des substrats. Dans le cas d'une oxydation incomplète, si le substrat possède un nombre n de carbone pair, il y a formation de $n/2$ molécules d'acétate ; si le substrat possède un nombre impair supérieur ou égal à 5 atomes de carbone et égal à $2n + 3$, il y a formation d'une molécule de propionate et de n molécules d'acétate (Widdel, 1980). Certaines souches de bactéries sulfato-réductrices isolées récemment sont autotrophes. Elles fixent le CO_2 en utilisant le formiate ou l' H_2 comme donneur d'électrons (Pfennig et Widdel, 1981, 1982 ; Widdel et al, 1983 ; Jansen et al, 1984).

D'un point de vue écologique, dans les milieux naturels où la matière organique s'accumule dans les zones anoxiques (hypolimnion, sédiment), les bactéries sulfato-réductrices sont capables de dégrader complètement les composés organiques jusqu'à la formation de CO_2 et assurer ainsi l'oxydation terminale de la matière organique dans les zones riches en sulfates, où le potentiel rédox est inférieur à -200 mV (Fig. 2). Dans ce type de biotope, les bactéries sulfato-réductrices et les bactéries méthanogènes entrent en compétition pour l'utilisation de l'acétate, du formiate, du CO_2 et de l' H_2 ; la présence ou l'absence

de sulfate oriente les flux d'électrons soit vers la sulfato-réduction soit vers la méthanogénèse.

Le sulfure formé qui s'accumule dans la zone anoxique, diffuse vers la zone aérée du milieu aquatique ; il est alors recyclé dans la partie aérobie du cycle du soufre. Dans la zone anoxique, il peut être oxydé par les bactéries chimolithotrophes qui utilisent le nitrate comme accepteur d'électrons (Thiobacillus denitrificans) ou par les bactéries phototrophes sulfureuses en présence de lumière. Les thiobacilles peuvent utiliser le sulfure, le soufre ou le thiosulfate comme donneurs d'électrons. Toutefois, leur activité dans les milieux anoxiques est très faible car elle est fonction de la concentration en nitrate qui n'est pas un composé abondant en anaérobiose. Quand il est présent, les thiobacilles entrent en compétition avec les bactéries dénitrifiantes hétérotrophes qui le respirent préférentiellement. En fait, en anaérobiose, l'oxydation des composés réduits du soufre est surtout la résultante des activités des bactéries phototrophes sulfureuses rouges et vertes qui forment du soufre élémentaire et du sulfate. Parallèlement à la voie énergétique d'oxydation du sulfure en sulfate, les bactéries phototrophes produisent du soufre élémentaire qu'elles accumulent intra ou extra-cytoplasmiquement, un cytochrome c intervenant comme accepteur d'électrons (Trüper et Fischer, 1982). Dans le cas des Chromatiaceae (bactéries pourpres), les globules de soufre élémentaire s'accumulent dans le cytoplasme, entourés d'une pseudo-membrane et servent ainsi de réserve de pouvoir réducteur : en effet, quand le sulfure du milieu est épuisé, le soufre élémentaire de réserve est réduit en sulfure grâce à un cytochrome c donneur d'électrons ; le sulfure est ensuite oxydé jusqu'au stade sulfate et sert de donneur d'électrons pour réduire le CO_2 . Dans le cas des Ectothiorhodospiraceae (pourpres) et des Chlorobiaceae (vertes) les globules de soufre sont extra-cellulaires et sont le plus souvent perdus pour ces organismes. Dans les milieux naturels anoxiques, ils peuvent être transformés par les bactéries sulfo-réductrices qui les réduisent jusqu'en sulfure ou par les thiobacilles dénitrifiants qui les oxydent jusqu'en sulfate.

Contrairement au cycle du soufre aérobie, le cycle du soufre anaérobie dans la nature peut se maintenir très longtemps, tant que de la matière organique est présente pour les activités sulfato-réductrices.

Dans les milieux anoxiques éclairés, les bactéries sulfato-réductrices peuvent vivre en syntrophie avec les bactéries phototrophes sulfureuses sans qu'il n'y ait d'échanges avec les milieux aérés. Ces associations syntrophiques ont été mises en évidence au cours d'expériences de laboratoire. Le tableau n°2 montre différentes associations syntrophiques intéressant ces groupes bactériens. Toutefois, dans ces cycles syntrophiques, la matière n'est pas complètement recyclée. Une partie de la biomasse formée par les bactéries phototrophes n'est pas complètement dégradée et de ce fait est perdue pour le système qui demande donc un apport de matière organique facilement métabolisable. De plus, une partie du soufre est piégée dans la biomasse. Dans le système syntrophique elle n'est pas recyclée alors que dans la nature elle l'est de 1 à 3% .

En l'absence d'oxygène moléculaire, le cycle du soufre anaérobie était le seul possible pendant l'évolution précambrienne de la biosphère. La formation de l'oxygène a ouvert le cycle aux métabolismes aérobies. De nos jours, à l'exception de milieux anoxiques particuliers et clos, où de telles relations syntrophiques peuvent se développer, le cycle du soufre correspond à un échange entre les milieux aérés et anoxiques ; la majorité des micro-organismes sulfo-oxydants se situent à leur interface, dans une strate où les sulfures, l'oxygène ou la lumière co-existent. Dans les milieux lagunaires, ces zones d'échanges se situent à l'interface eau/sédiment ou à l'interface entre l'épi- et l'hypolimnion dans le cas des milieux stratifiés. Elles constituent de bons exemples d'étude du cycle du soufre et notamment des relations existant entre les différentes sulfo-bactéries.

1.2. Position systématique des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices

1.2.1. Problèmes de la systématique bactérienne

Jusqu'à présent, dans les manuels de systématique, la classification bactérienne reposait uniquement sur des groupements réalisés à partir des critères de morphologie, physiologie et écologie des bactéries. Cette méthode de classification est toutefois très artificielle et ne permet pas de prendre en considération les relations évolutives pouvant exister entre les groupes bactériens (Pfennig et Trüper, 1983). De fait, l'examen de la classification des Règnes "Animal et Végétal" montre dans les groupements taxonomiques un classement ou un arrangement

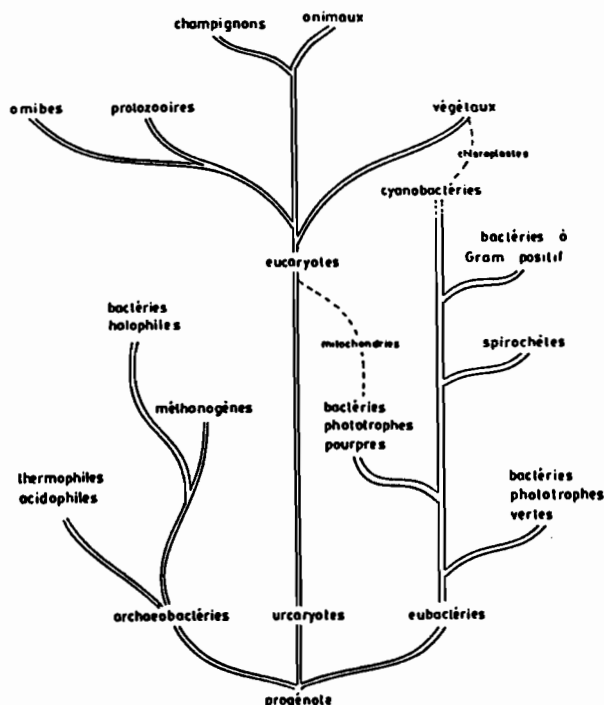


Fig. 3 - Schéma de l'évolution présentant les 3 règnes primaires, redessiné de Wåse, 1981.

Scheme of the life evolution with the 3 primary kingdoms, redrawn from Wåse, 1981.

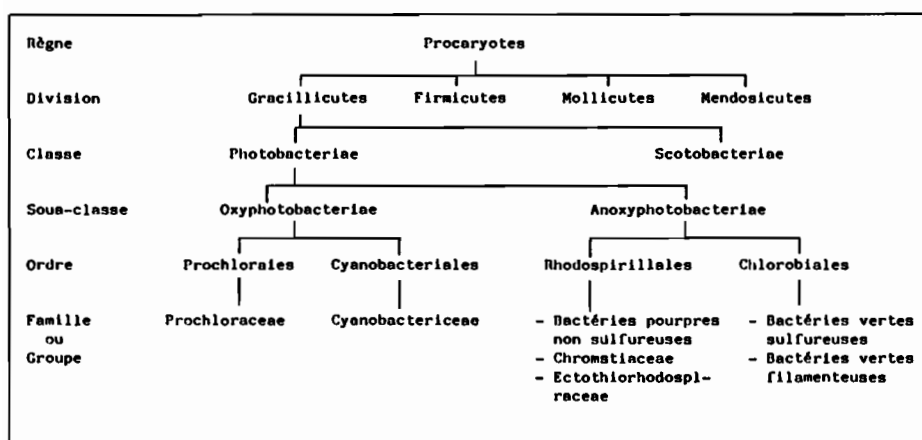


Fig. 4 - Le règne des Procaryotes proposé par Gibbons et Murray, 1978. Classement des "hauts groupements".

The Prokaryotae kingdom, after Gibbons and Murray, 1978.
- High Taxa -

qui tient compte de l'idée d'évolution du monde vivant. L'idée d'évolution dans le monde bactérien a surtout été introduite par Woese et ses collaborateurs (1975,1977,1981) qui proposèrent la notion de trois règnes primaires : les Archaeobactéries, les Eubactéries et les Urcaryotes (ancêtres des eucaryotes), qui auraient eu un ancêtre commun (le progénote), cellule primitive très simplifiée (Fig.3).

Actuellement, le Règne Eucaryote qui s'est formé lorsque des mitochondries et des chloroplastes sont apparus dans la cellule ancestrale(urcaryote), vraisemblablement par infestation bactérienne, est divisé en deux règnes : le Règne Animal et le Règne Végétal. Les deux autres règnes primaires sont confondus dans le Règne des Procaryotes proposé par Gibbons et Murray (1978) , Murray (1968), et Stanier et al (1976). Dans ce règne , les archaeobactéries (certaines bactéries thermophiles, certaines bactéries halophiles et les bactéries méthanogènes) regroupent les micro-organismes qui sont phylogénétiquement moins évolués que les eubactéries. Woese et Fox (1977) ont montré que les archaeobactéries n'étaient pas plus proches des eubactéries que des cellules eucaryotes, en s'appuyant sur l'analyse phylogénétique de la structure des ARN 16S des ribosomes.

1.2.2.Différentes approches systématiques des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices

1.2.2.1. Analyse phylogénétique de l'ARN 16 S ribosomal

Cette méthode d'analyse proposée par Fox et al (1977) et Woese et al (1975) correspond au séquençage des bases nucléiques de l'ARN qui constitue la fraction 16 S du ribosome bactérien. L'analyse phylogénétique de l'ARN 16 S ribosomal des bactéries phototrophes a été entreprise par Gibson et al (1979) qui ont proposé des regroupements différents des genres et des espèces notamment pour la famille des bactéries pourpres non sulfureuses (Rhodospirillaceae). Ces analyses ont été complétées par Stackebrandt et al (1984) et Fowler et al (1984) qui ont réorganisé la famille des Chromatiaceae. Les analyses de similarités entre les séquences des ARN ont permis de réaliser des groupements par la constitution de dendrogrammes, qui sont ensuite analysés pour estimer le degré de liaison entre les différents taxons.

1.2.2.2. Analyses des cytochromes c, des lipides, des quinones et des voies assimilatives de SO_4^{2-}

L'étude des séquences des acides aminés présents dans les cytochromes a été réalisée par Ambler et al (1979) et poursuivie par Imhoff (1982). Elle a permis de regrouper les bactéries phototrophes non sulfureuses en trois groupes possédant chacun un cytochrome différent et correspondant au groupement réalisé par l'analyse de l'ARN ribosomal (Pfennig et Trüper, 1983). Ces différents résultats ont aussi conforté l'hypothèse de Broda (1975) en indiquant des similarités avec certaines bactéries aérobies et suggérant ainsi la possibilité d'ancêtres phototrophes pour les scotobactéries.

D'autres approches systématiques sont basées sur les analyses des lipides des bactéries phototrophes (Imhoff et al, 1981) ou sur les analyses des quinones du photosystème de ces bactéries (Imhoff, 1982 ; Hiraishi et al, 1984). Ces dernières analyses font apparaître 4 groupes de bactéries phototrophes basés sur la présence des ubiquinones 7, 8, 9, 10 et des ménaquinones.

L'analyse des différentes voies d'assimilation des sulfates a permis de classer les bactéries pourpres non sulfureuses (Schmidt et Trüper, 1977). Imhoff (1982) a utilisé cette méthode pour diviser en deux groupes les Rhodospirillaceae, basés sur la sulfato-réduction assimilative par la 3-phosphoadénylylsulfate (PAPS) ou par l'adénylyl-sulfate (APS) (Pfennig et Trüper, 1983).

1.2.2.3. Analyse systématique classique

Toutes les méthodes précédemment décrites et qui sont proposées pour créer une nouvelle systématique adaptée à l'évolution du monde bactérien, sont, malgré tout, difficiles à mettre en oeuvre et ne peuvent vraiment servir que de complément d'information pour la classification de nouvelles espèces. L'analyse classique basée sur l'étude morphologique et physiologique (métabolisme, nutrition, croissance) des bactéries reste la plus facile à utiliser et permet une identification plus rapide et souvent suffisante des espèces rencontrées. Dans les études écologiques, elle reste la meilleure méthode utilisant la physiologie de ces organismes et permettant une meilleure connaissance de leur rôle dans les milieux naturels. Il est de toute façon évident que les systèmes différents de

classification seront, dans l'avenir, utilisés en compléments de l'analyse classique de façon à créer une systématique plus juste reflétant mieux la réalité du monde vivant.

Proches des préoccupations des systématiciens, Gibbons et Murray (1978) ont proposé le Règne des Procaryotes dans lequel les bactéries sont divisées en quatre groupes : les Gracillicutes (bactéries à gram négatif), les Firmicutes (bactéries à paroi gram positif), les Mollicutes (mycoplasmes) et les Mendosicutes qui regroupent les archaeobactéries. Dans la division des Gracillicutes, les bactéries phototrophes font partie de la classe des Anoxyphotobacteriae et les bactéries sulfato-réductrices de la classe des Scotobacteriae (Fig. 4).

1.2.3. Les genres des bactéries phototrophes anoxygéniques

Les bactéries phototrophes anoxygéniques sont des organismes procaryotes anaérobies qui réalisent une photosynthèse grâce à différents pigments (bactériochlorophylles et caroténoïdes). Certaines sont des photoautotrophes utilisant le sulfure ou le soufre comme donneurs d'électrons ; d'autres sont photoorganotrophes utilisant des composés organiques simples comme sources de carbone et d'énergie. Elles sont qualifiées d'anoxygéniques par opposition aux bactéries phototrophes oxygéniques qui regroupent les Cyanobactériales et les Prochlorales (Fig. 4).

Les cyanobactéries - anciennement cyanophycées - ont été rassemblées avec les Prochlorales dans la classe des Oxyphotobacteriae (Stanier et al, 1976, 1978 ; Gibbons et Murray, 1978). Au cours de leur photométabolisme, elles libèrent de l'oxygène comme produit final de leur photosynthèse. Certaines espèces possèdent des voies métaboliques anaérobies (Cohen et al, 1975 ; Stal et Krumbein, 1985). Les bactéries phototrophes anoxygéniques et les cyanobactéries sont des organismes très proches de par leur organisation cellulaire de base (Stanier et al, 1981 ; Rippe et Cohen-Bazire, 1983). Ces deux groupes d'organismes diffèrent essentiellement par leur composition pigmentaire et leur activité photosynthétique. Dans la classe des Anoxyphotobactéries, les bactéries phototrophes anoxygéniques ont été séparées en deux ordres : les Rhodospirillales et les Chlorobiales, c'est à dire les bactéries pourpres et les bactéries vertes. Les bactéries pourpres séparées en

Tableau 3 - Description des genres et des espèces de bactéries phototrophes appartenant au groupe des bactéries pourpres non sulfureuses, qui ont été observées ou isolées dans les milieux lagunaires étudiées dans ce travail.

Genera and species of purple non sulfur-bacteria observed or isolated in the lagoons described in this monograph.

Genre	Espèce	Morphologie Largeur x Longueur (μ m)	Appareil photosynthétique	Division	Couleur de la suspension cellulaire	Caroténoides dominants	BChl dominante
<i>Rhodospirillum</i> <i>Rsp.</i>	<i>rubrum</i>	spirale 0,8-1 x 7-10	vésicules	binaire	rose-rouge	sp	a
<i>Rhodopseudomonas</i> <i>Rps.</i>	<i>palustris</i>	bâtonnet 0,6-0,9 x 1.2-2	lamelles parallèles à la membrane	bourgeon ^t	rouge à brun	sp, ly, rh	a
<i>Rps.</i>	<i>viridis</i>	bâtonnet 0,6-0,9 x 1.2-2	lamelles parallèles à la membrane	bourgeon ^t	verte	H-neu, H-ly	b
<i>Rps.</i>	<i>acidophila</i>	bâtonnet 1. - 1,3 x 2-5	lamelles parallèles à la membrane	bourgeon ^t	pourpre- rouge à orange	rh, rhg rlg	a
<i>Rhodobacter</i> <i>Rb.</i>	<i>capsulatus</i>	ovoïde 0,5-1,2 x 2-2,5	vesicules	binaire	jaune-brun à rouge	Spe, Spo	a
<i>Rb.</i>	<i>sphaeroides</i>	sphérique 0,7 - 4	vésicules	binaire	vert-brun à brun	Spe, Spo	a

sp = spirilloxanthine ; ly = lycopenal ; rh = rhodopinal ; H-neu = Hydro-neurosporène ; H-ly = Hydro-lycopène ;
rhg = rhodopineglucoside ; rlg = rhodopinalglucoside ; spe = sphéroidène ; spo = sphéroidénone.

trois familles (Imhoff, 1984), possèdent des bactériochlorophylles a ou b et différents caroténoïdes (lycopénil, spirilloxanthine, okénone...) qui colorent les suspensions cellulaires, du jaune-brun au pourpre-violet. Deux familles sont photoautotrophes, utilisant le sulfure comme donneur d'électrons (Chromatiaceae et Ectothiorhodospiraceae). Le groupe des bactéries pourpres non sulfureuses (famille des Rhodospirillaceae) comprend les organismes photoorganotrophes (Tableau 3). Les bactéries vertes se divisent deux groupes : les bactéries vertes sulfureuses (famille des Chlorobiaceae) et le groupe des bactéries vertes filamenteuses (famille des Chloroflexaceae). Ces organismes possèdent des bactériochlorophylles c, d, e, de faibles quantités de bactériochlorophylle a (centres réactionnels) et quelques caroténoïdes (isoréniératènes, chlorobactène). Les Chloroflexaceae qui sont des bactéries se déplaçant par glissements préfèrent utiliser le carbone organique.

Parmi les trois familles qui oxydent le sulfure, seules les Chromatiaceae accumulent le soufre élémentaire sous forme de globules de soufre intra-cytoplasmiques. Les Ectothiorhodospiraceae et les Chlorobiaceae forment des globules de soufre à l'extérieur de leur cytoplasme.

D'un point de vue écologique, les bactéries pourpres étant des organismes plus versatiles, elles peuvent s'adapter à différentes conditions d'oxydo-réduction et, par exemple, de se développer à l'obscurité, en micro-aérophilie (Kämpf et Pfennig, 1980). Par contre, les bactéries vertes sulfureuses colonisent les habitats très riches en sulfure, défavorables aux bactéries phototrophes pourpres qui sont sensibles à des concentrations en sulfure supérieures à 4 mM (Pfennig, 1975).

Imhoff, Trüper et Pfennig, (1984, Com. Pers.) ont proposé un réarrangement de la classification des bactéries phototrophes anoxygéniques. Ces auteurs ne considèrent le nom de famille, de genre ou d'espèce que dans le cas où il est parfaitement établi par les analyses phylogénétiques (ARN 16 S, cytochrome c, lipides). En se basant sur la description des genres et espèces proposée par Pfennig et Trüper (1974), Trüper et Pfennig (1978, 1981), Imhoff, Trüper et Pfennig (1984), La clé d'identification suivante est proposée :

Tableau 4 - Description des genres et espèces de bactéries phototrophes sulfureuses pourpres qui ont été observées ou isolées dans les milieux lagunaires étudiées dans ce travail.

Genera and species of phototrophic purple sulfur bacteria observed and/or isolated in the lagoons described in the monograph.

Genre	Espèce	Morphologie Largeur x Longueur (μ m)	Mobilité	Vacuole de Gaz	Agrégats cellulaires	Couleur de la suspension cellulaire	Caroténoïdes dominants	BChl dominante
<i>Thiospirillum</i>	<i>jenense</i>	<i>spirillum</i> 2,5-4 x 30-40	+	-	-	Orange-brun	rh, ly	a
<i>Chromatium</i>	<i>buderi</i>	bâtonnet 3,5-4,5 x 4,5-9,0	+	-	-	pourpre-violet	rl	a
	<i>violascens</i>	bâtonnet ovoïde 2 x 2,5-6	+	-	-	pourpre-violet	rl	a
	<i>vinosum</i>	bâtonnet 2 x 2,5-6	+	-	-	brun-rouge	sp, ly, rh	a
	<i>gracile</i>	bâtonnet 1.-1,3 x 2-6	+	-	-	brun-rouge	sp, ly, rh	a
	<i>minutissimum</i>	bâtonnet 1-1,2 x 2,0	+	-	-	brun-rouge	sp, ly, rh	a
<i>Thiocystis</i>	<i>violacea</i>	sphère 2,5-3,0	+	-	- ou amas irrégulier	pourpre-violet	rl	a
<i>Thiocapsa</i>	<i>roseopersicina</i>	sphère 1,2 -3,0	-	-	ou tetrades ou amas réguliers	rose-rouge	sp	a
<i>Thiodictyon</i>	<i>elegans</i>	bâtonnet 1,5-2 x 3-8	-	+	réseaux	pourpre-violet	rl, rh	a
<i>Ectothiorhodospira</i>	<i>mobilis</i>	<i>spirillum</i> 0,8-0,9 x 1,5- 2,5	+	-	-	brun-rouge	sp, rh	a
	<i>halophila</i>	<i>spirillum</i> 0,7-1 x 2.-2,6	+	-	-	rouge	sp	a

+ Bactéries pourpres :

. Groupe des bactéries phototrophes non sulfureuses. (Famille des Rhodospirillaceae)

Ces organismes ne forment pas une famille phylogénétiquement bien définie.

* cellules se développant par bourgeonnement ou division asymétrique :

- cellules en bâtonnets..... Rhodopseudomonas
- cellules ovoïdes..... Rhodomicrobium

* cellules se développant par division binaire :

- cellules spiralées..... Rhodospirillum
- cellules en vibrions ou disposées en couronne..... Rhodocyclus
- cellules sphériques..... Rhodopila
- cellules en bâtonnets ou ovoïdes..... Rhodobacter

. Famille des Chromatiaceae (bactéries phototrophes sulfureuses) avec des globules de soufre intracellulaires

* cellules ne contenant pas de vacuole de gaz :

- cellules mobiles

- ° cellules ovoïdes ou en bâtonnets..... Chromatium
- ° cellules sphériques..... Thiocystis
- ° cellules sphériques en sarcines..... Thiosarcina
- ° cellules spiralées..... Thiospirillum

- cellules non mobiles..... Thiocapsa

* cellules contenant des vacuoles de gaz :

- cellules mobiles

- ° cellules sphériques..... Lamprocystis
- ° cellules en bâtonnets..... Lamprobacter

- cellules non mobiles

- ° cellules en bâtonnets..... Thiodictyon
- ° cellules ovoïdes..... Thiopedia
- ° cellules sphériques..... Amoebobacter

. Famille des Ectothiorhodospiraceae (bactéries phototrophes sulfureuses) avec des globules de soufre extracellulaires

- cellules spiralées..... Ectothiorhodospira

Tableau 5 - Description des genres et espèces de bactéries phototrophes sulfureuses vertes qui ont été observées ou isolées dans les milieux lagunaires étudiées dans ce travail.

Genera and species of phototrophic green sulfur bacteria observed and/or isolated in the lagoons described in the monograph.

Genre	Espèce	Morphologie Largeur x Longueur (μm)	Mobilité	Vacuole de Gaz	Agrégats cellulaires	Couleur de la suspension cellulaire	Caroténoides dominants	BChl dominante
<i>Chlorobium</i>	<i>limicola</i>	bâtonnet 0.7-1.1 x 0.9-1.5	-	-	- ou chaines	verte	chbt	c ou d
	<i>Vibrioforme</i>	bâtonnet incurvé 0.5-0.7 x 1-2	-	-	- ou spirales	verte	chbt	d ou c
	<i>phaeobacteroides</i>	bâtonnet 0.6-0.8 x 1.3-2.7	-	-	- ou chaines	brune	irt	e
	<i>phaeovibrioides</i>	bâtonnet incurvé 0.3- 0.4 x 0.7-1.4	-	-	- ou spirales	brune	irt	e
<i>Pelodictyon</i>	<i>luteolum</i>	ovoïde 0.6-0.9 x 1.2-2	-	+	reseaux plans	verte	chbt	c ou d
	<i>phaeum</i>	bâtonnet incurvé 0.6-0.9 x 1-2	-	+	- ou spirales	verte	chbt	e
<i>Prosthecochloris</i>	<i>aestuarii</i>	sphère ou appendices 0.5- 0.7 x 1.-2	-	-	- ou chaines	verte	chbt	c

Chbt = Chlorobactène ; irt = isorénieratène.

+ Bactéries vertes :

. Groupe des bactéries vertes sulfureuses. (Famille des Chlorobiaceae)

* cellules ne contenant pas de vacuole de gaz :

- cellules en bâtonnets droits ou incurvés..... Chlorobium
- cellules irrégulières (appendices)..... Prosthecochloris

* cellules contenant des vacuoles de gaz :

- cellules en bâtonnets ou ovoïdes (amas)..... Pelodictyon
- cellules sphériques..... Clathrochloris
- cellules sphériques avec des appendices..... Ancalochloris

. Groupe des bactéries vertes se déplaçant par glissements. (Famille des Chloroflexaceae)

* filaments sans vacuole de gaz :

- cellules en bâtonnets dans le filament..... Chloroflexus

* filaments contenant des vacuoles de gaz :

- filaments engainés, droits ou spiralés..... Chloronema
- trichomes de plusieurs mm..... Oscillochloris

Les espèces types qui correspondent aux espèces identifiées dans le présent travail sont présentées dans les tableaux 3, 4 et 5.

1.2.4. Les genres des bactéries sulfato-et sulfo-réductrices

A l'exception de quelques espèces capables d'utiliser le formiate comme source de carbone, les bactéries sulfato-réductrices sont des bactéries hétérotrophes anaérobies qui nécessitent le sulfate comme accepteur final d'électrons lors de l'oxydation de la matière organique. Au cours de cette réaction, l'hydrogène sulfuré (ou le sulfure) est excrété et s'accumule dans les habitats où elles prolifèrent. Les bactéries sulfo-réductrices appartiennent au même groupe éco-physiologique que les bactéries sulfato-réductrices ; elles se différencient par leur choix de l'accepteur final d'électrons. Les bactéries sulfo-réductrices utilisent le soufre élémentaire comme accepteur d'électrons ; le sulfate n'est jamais utilisé. Elles oxydent la matière organique jusqu'à la formation de CO₂ (Biebl et Pfennig, 1978).

Tableau 6 - Description des genres et espèces de bactéries sulfatoréductrices observées et/ou isolées dans les milieux lagunaires étudiés dans ce travail.

Genera and species of sulfate-reducing bacteria observed or isolated in the lagoons described in this monograph.

Genre	Espèce	Morphologie		Mobilité	Spore	NaCl %	Formiate	Acétate	Propionate	Butyrate	Lactate	succinate	Fumarate	Benzoate	Ethanol	n.c(1) Acide gras
		Largeur x Longueur µm														
<i>Desulfovibrio</i>	<i>desulfuricans</i>	spirille 0,5 x 4		+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
	<i>salexigens</i>	vibrio 0,7 x 4		+	-	2,5	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
	<i>vulgaris</i>	vibrio 0,7 x 4		+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Desulfotomaculum</i>	<i>acetoxidans</i>	bâtonnet 1,3 x 5		+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	5
<i>Desulfobacter</i>	<i>postgatei</i>	bâtonnet 0,5 x 2		+	-	0,7	-	+	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Desulfobulbus</i>	<i>propionicus</i>	ovoïde (citron) 1,3 x 2		-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	3
<i>Desulfonema</i>	<i>limicola</i>	filament 2,5 x -	glissements	-	-	1,5	+	+	+	+	-	+	-	-	-	12
	<i>magnum</i>	filament 7 x -	glissements	-	-	2	-	+	+	+	-	+	+	+	-	10

(1) nombre de carbones.

Les bactéries sulfato-réductrices sont réparties en différents genres caractérisés essentiellement par la morphologie et la physiologie des espèces (Widdel et Pfennig, 1984). Dans certains cas, outre le sulfate d'autres composés soufrés (thiosulfate, sulfite, soufre ou tétrathionate) peuvent servir d'accepteurs d'électrons. Plusieurs espèces sont capables d'assimiler des acides gras à longue chaîne de plus de 10 atomes de carbone ; elles se rattachent aux genres Desulfococcus, Desulfonema, Desulfosarcina et à deux espèces du genre Desulfovibrio (D. baarsii et D. sapovorans). De plus, à l'exception de D. sapovorans et Desulfonema magnum, ces espèces sont aussi autotrophes, assimilant le formiate, le CO_2 , le CO avec l' H_2 , faisant apparaître leur grande versatilité métabolique. Par contre, d'autres espèces sont étroitement adaptées à des substrats spécifiques : par exemple, Desulfobacter postgatei n'utilise que l'acétate qui joue le rôle de source d'énergie et de carbone (Widdel et Pfennig, 1981 a).

De nombreuses espèces sont capables d'une oxydation complète des substrats organiques jusqu'à la formation de CO_2 : Desulfovibrio baarsii, Desulfococcus multivorans, Desulfobacter postgatei, Desulfosarcina variabilis, Desulfotomaculum acetoxidans, Desulfonema magnum et Desulfonema limicola. Les autres espèces décrites oxydent incomplètement la matière organique jusqu'à la formation d'acétate dans le cas des substrats pairs et de propionate + acétate dans le cas des substrats impairs (Tableau 1). Dans la classification de Gibbons et Murray (1978), elles appartiennent à la classe des Scotobactéries, dans la division des Gracillicutes. Dans la nouvelle édition du Bergey's Manual (9° ed), elles forment le groupe éco-physiologique des bactéries sulfato et sulfo-réductrices dissimilatives (Widdel et Pfennig, 1984). Deux genres ont été déplacés de ce groupe :

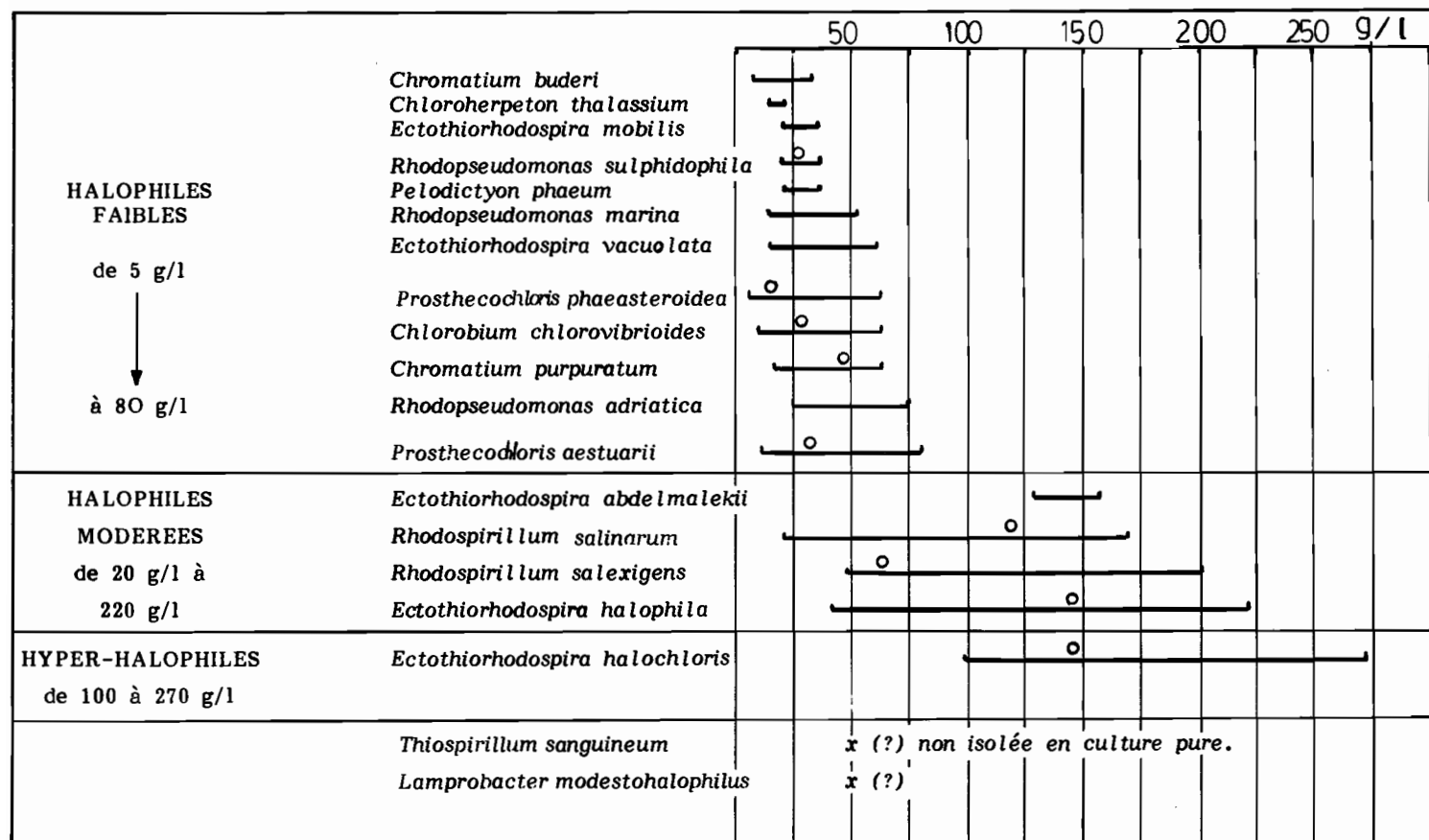
- le genre Desulfotomaculum qui possède une endospore, est classé parmi les bactéries sporulées ;
- le genre Desulfonema qui représente les bactéries sulfato-réductrices se déplaçant par glissements, est classé parmi les "gliding bacteria".

D'après les travaux de Widdel et Pfennig (1984) auxquels s'a-

Tableau 7 - Classement des bactéries phototrophes halophiles selon leurs besoins en sels, et l'échelle des halophiles.

Halophilic phototrophic bacteria and their salinity range. O = culture optimum. The range is the extreme tolerance to salt.

38



joutent différentes autres publications (1), la clé suivante est proposée pour établir une identification des genres :

- * bactéries utilisant le soufre comme accepteur d'électrons. Sulfate jamais utilisé..... Desulforomonas
- * bactéries utilisant le sulfate comme accepteurs d'électrons.
 - cellules libres, par paires ou courtes chaînes
 - ° présence d'une endospore..... Desulfotomaculum
 - ° cellules sans spore
 - °° bâtonnets, vibrions ou spirales, mobiles..... Desulfovibrio
 - °° bâtonnets non mobiles..... Desulfomonas
 - °° cellules sphériques..... Desulfococcus
 - °° cellules ellipsoïdes ou en bâtonnets, avec des extrémités arrondies, néces- sitant du NaCl..... Desulfobacter
 - °° cellules ellipsoïdes en forme de citrons..... Desulfobulbus
 - cellules formant des tétrades ou des paquets irréguliers..... Desulfosarcina
 - cellules filamenteuses se déplaçant par glissements..... Desulfonema

Les espèces types correspondant à celles observées ou isolées dans le présent travail sont présentées dans le tableau 6.

1.3. Les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires

Les lagunes, considérées comme des milieux intermédiaires entre les continents et les mers, sont des lieux propices au développement de la plupart des espèces de bactéries phototrophes et sulfato-réductrices. Toutefois, comme ces milieux sont soumis à de grandes variations de salinité -

(1) Desulfotomaculum (Campbell, 1974) ; Desulfovibrio (Postgate, 1984) ; Desulfotomaculum acetoxidans (Widdel et Pfennig, 1977, 1981 b) ; Desulforomonas (Biebl et Pfennig, 1977, 1981) ; Desulfovibrio baarsii (Jansen et al, 1984) ; Desulfonema (Widdel et al, 1983) ; sulfato-réducteurs (Widdel, 1980).

selon les conditions climatiques -, seules les espèces capables de s'adapter à de larges échelles de salinité s'y développent aisément. Ainsi, en fonction des optima de salinité, mais aussi de température ou de potentiel redox, une espèce particulière peut dominer la communauté en place.

1.3.1. Bactéries phototrophes

Certaines bactéries phototrophes sont halophiles, exigeant du NaCl et du $MgCl_2$ pour se développer (Tableau 7). La plupart sont des halophiles faibles, mais quelques unes sont des halophiles modérées à hyper-halophiles dont les optima de développement se situent entre 6% et 15% de NaCl (famille des Ectothiorhodospiraceae). Ces dernières se rencontrent surtout dans les lagunes d'évaporation et les marais salants. La plupart des autres espèces (non citées dans le tableau) sont des bactéries halotolérantes, acceptant en général des salinités allant jusqu'à 2% et parfois 4%. Quelques unes sont des halophobes ; il s'agit surtout des grandes formes de Chromatiaceae (Chromatium okenii, C. weissii, C. warmingii).

1.3.2. Bactéries sulfo- et sulfato-réductrices

A l'exception de Desulfovibrio thermophilus, de Desulfotomaculum nigricans (thermophiles) et de Desulfomonas pigra (isolé du tube digestif de l'homme), toutes les autres bactéries sulfato-réductrices peuvent être rencontrées dans les milieux lagunaires. La plupart d'entre elles sont halotolérantes et se développent de 0% à 2-3% de NaCl. Certaines sont des halophiles stricts faibles : Desulfovibrio salexigens (0,6 à 5%) , Desulfovibrio desulfuricans sub. sp. aestuari (1 à 2,5%) , Desulfobacter postgatei (0,7 à 1,5%) , Desulfosarcina variabilis (1,5%) , Desulfonema limicola (1,5%), Desulfonema magnum (2%) , Desulforomonas acetoxidans (2%).

Ainsi, à l'exception d'un petit nombre d'espèces, les bactéries sulfato-réductrices et les bactéries phototrophes peuvent se développer dans les milieux lagunaires. La sélection d'espèces dépend des conditions de l'environnement telles que salinité, potentiel-redox, température, matière organique, intensité lumineuse...

1.4. Résumé du chapitre 1

La place des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans le cycle du soufre, ainsi que les problèmes relatifs à leur classification et identification ont été définis à partir des données de la littérature et présentés d'une manière synthétique.

Dans la nature, le soufre subit des transformations chimiques ou biologiques qui peuvent être réalisées en conditions aérobies ou anaérobies. En conditions anaérobies, le cycle du soufre, entièrement bactérien, est essentiellement basé sur des activités de sulfato-réduction par les bactéries sulfato-réductrices, et de sulfo-oxydation par les bactéries phototrophes sulfo-oxydantes.

Dans de nombreux milieux lagunaires, ces deux types de micro-organismes co-existent, localisés dans les zones anoxiques telles que les sédiments ou bien les eaux profondes des milieux stratifiés. Les milieux lagunaires, riches en sulfates issus du milieu marin, favorisent la voie de la sulfato-réduction qui intervient dans la dégradation finale de la matière organique " autochtone ou allochtone " déposée dans les parties anoxiques de ces milieux.

Les découvertes récentes de nombreuses espèces de bactéries phototrophes et de bactéries sulfato-réductrices ont bouleversé la systématique bactérienne ainsi que les notions de métabolisme et d'écologie de ces organismes. En effet, de nombreuses espèces de bactéries sulfato-réductrices, récemment décrites, sont capables d'une oxydation complète de la matière organique et peuvent ainsi être considérées comme les oxydants terminaux de cette matière qui sédimente dans les zones anoxiques des milieux lagunaires. De même, de nombreuses bactéries phototrophes ont été isolées de différents milieux aquatiques, parmi lesquels des milieux aux conditions extrêmes de température ou de salinité ; des organismes nouveaux, bien adaptés à ces conditions ont été identifiés.

Ces dernières années, les études phylogénétiques et de biologie moléculaire amorcées par Woese et ses collaborateurs ont posé le problème de la classification de ces microorganismes. Plusieurs possibilités de regroupement des bactéries phototrophes ont été décrites : elles permettent d'introduire une notion d'évolution dans la systématique des procaryotes. D'après toutes ces données, des nouvelles clés d'identification et de classement des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices sont proposées.

CHAPITRE DEUX

MATERIEL ET METHODES

	pages
2.1. <u>Description des milieux lagunaires étudiés.....</u>	45
2.1.1. Les milieux lagunaires peu profonds	47
2.1.1.1. Les lagunes de la côte méditerranéenne.....	47
2.1.1.1.1. L'étang de l'Or	47
2.1.1.1.2. L'étang du Prévost	49
2.1.1.2. Les lagunes de Certes sur la côte atlantique	51
2.1.2. Les milieux lagunaires en zone tropicale humide	51
2.1.2.1. Description de la lagune Ebrié.....	51
2.1.2.2. La baie de Biétri.....	53
2.1.2.3. Les baies de Abou-Abou et de Toupah.....	54
2.2. <u>Techniques de prélèvements.....</u>	54
2.2.1. Prélèvements d'eaux.....	54
2.2.2. Prélèvements de sédiments.....	55
2.3. <u>Méthodes d'analyses physiques et chimiques.....</u>	55
2.3.1. Mesure de la température.....	55
2.3.2. Mesure de la salinité.....	57
2.3.3. Mesure du pH	57
2.3.4. Mesure du potentiel d'oxydo-réduction.....	57
2.3.5. Mesure du taux d'oxygène dissous.....	57
2.3.6. Dosage des sulfures.....	59
2.3.7. Dosage des sulfates.....	60
2.3.8. Dosage des composés azotés minéraux.....	60
2.3.9. Dosage des phosphates.....	60
2.3.10. Dosage du gaz carbonique.....	60
2.3.11. Dosage de la chlorophylle <u>a</u> du phytoplancton.....	61
2.3.12. Dosage des bactériochlorophylles.....	61
2.3.13. Mesure de la pénétration lumineuse.....	61
2.4. <u>Méthodes d'analyses bactériologiques.....</u>	62
2.4.1. Préparation des échantillons.....	62
2.4.2. Culture et isolement des Thiobacilles.....	62
2.4.2.1. Milieux de culture utilisés.....	63
2.4.2.2. Dénombrement et isolement des Thiobacilles...	65
2.4.3. Culture et identification des bactéries phototrophes.....	65

	pages
2.4.3.1. Milieux de culture utilisés.....	65
2.4.3.2. Ensemencement et dénombrement des bactéries phototrophes.....	66
2.4.3.3. Isolement et obtention de souches pures....	67
2.4.3.4. Méthodes d'étude des caractéristiques physiologiques des bactéries phototrophes..	68
2.4.3.5. Etude morphologique des bactéries pho- totrophes isolées.....	70
2.4.4. Mesures d'activité des bactéries phototrophes	70
2.4.5. Culture et identification des bactéries sulfato-réductrices (BSR).....	71
2.4.5.1. Milieux de culture utilisés.....	71
2.4.5.2. Dénombrement des bactéries sulfato- réductrices.....	72
2.4.5.3. Isolement et identification des souches de bactéries sulfato-réductrices.....	74
2.4.6. Activités relatives des bactéries sulfato- réductrices.....	74
2.5. <u>Méthodes d'analyses du zooplancton et des relations trophiques</u>	75

2.1. Description des milieux lagunaires étudiés

Les milieux lagunaires, milieux charnières sous influences autant continentales que marines, ont été de tous temps des lieux privilégiés d'implantation humaine, que ce soit au niveau touristique ou au niveau économique. A cause des accroissements gigantesques de la démographie urbaine, ils subissent de fortes pressions anthropiques qui soulèvent de nombreux problèmes relatifs à leur protection et leur aménagement. Leur instabilité biologique les rend très sensibles aux pollutions et, quelquefois, en tant qu'exutoires naturels des effluents urbains, ces milieux peuvent être soumis à des crises dystrophiques, étapes finales d'une eutrophisation intense. Leur situation entre les continents et les mers les rend difficilement définissables, les caractérisant comme des milieux charnières où les organismes rencontrés sont soit des organismes transitoires, soit des êtres adaptés à ces biotopes particuliers.

De façon à analyser le rôle des sulfo-bactéries anaérobies dans les milieux lagunaires, différents biotopes ont été choisis en fonction de leur situation géographique et leurs caractéristiques abiotiques. Trois milieux peu profonds ont été étudiés dans la zone tempérée : deux sur la côte languedocienne (étang du Prévost et étang de l'Or) et un

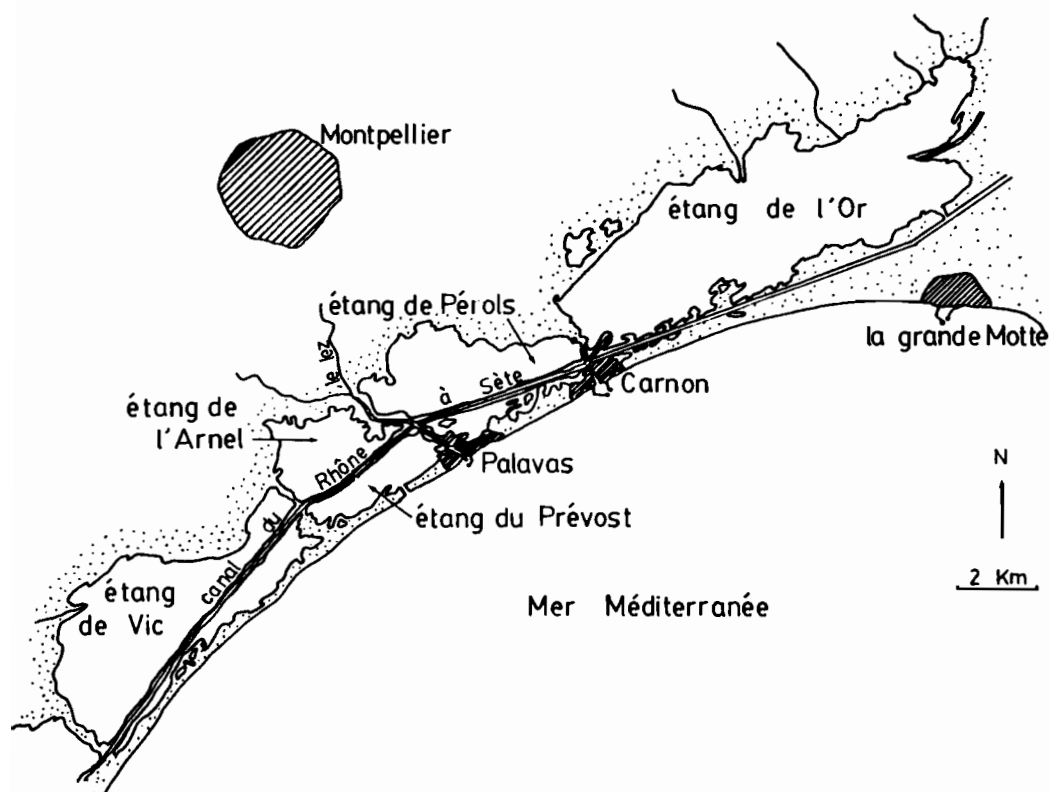


Fig. 5 - Les milieux lagunaires languedociens, région de Montpellier.
Mediterranean lagoons, in the Montpellier region, France.

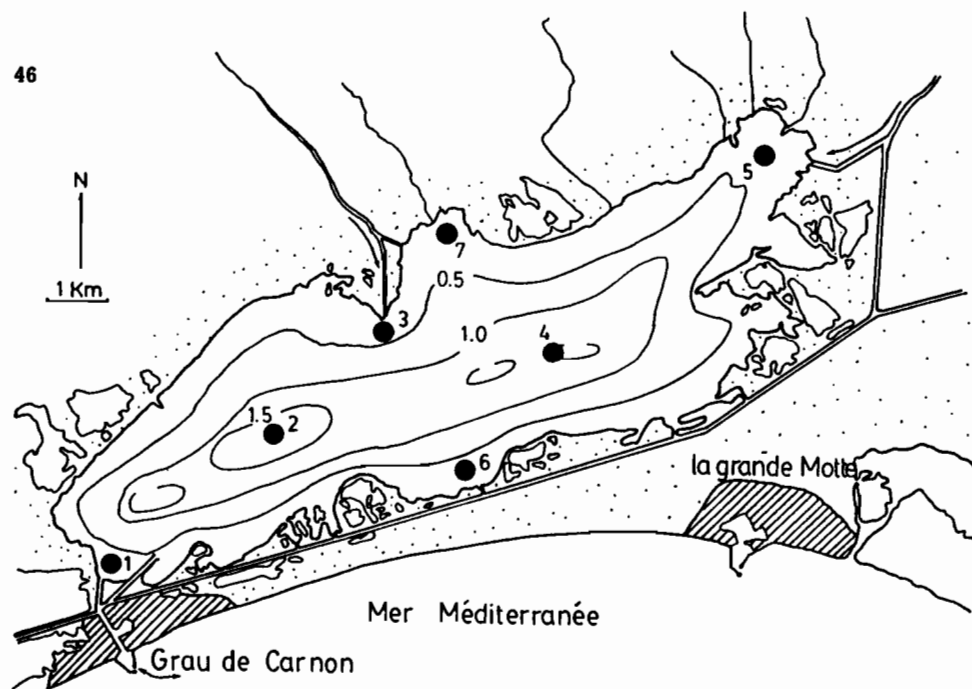


Fig. 6 - L'étang de l'Or. Bathymétrie exprimée en mètres et emplacements (●) des 7 stations de prélèvement.

Or Lagoon. Bathymetry (in meters) and positioning of the 7 sampling stations (●).

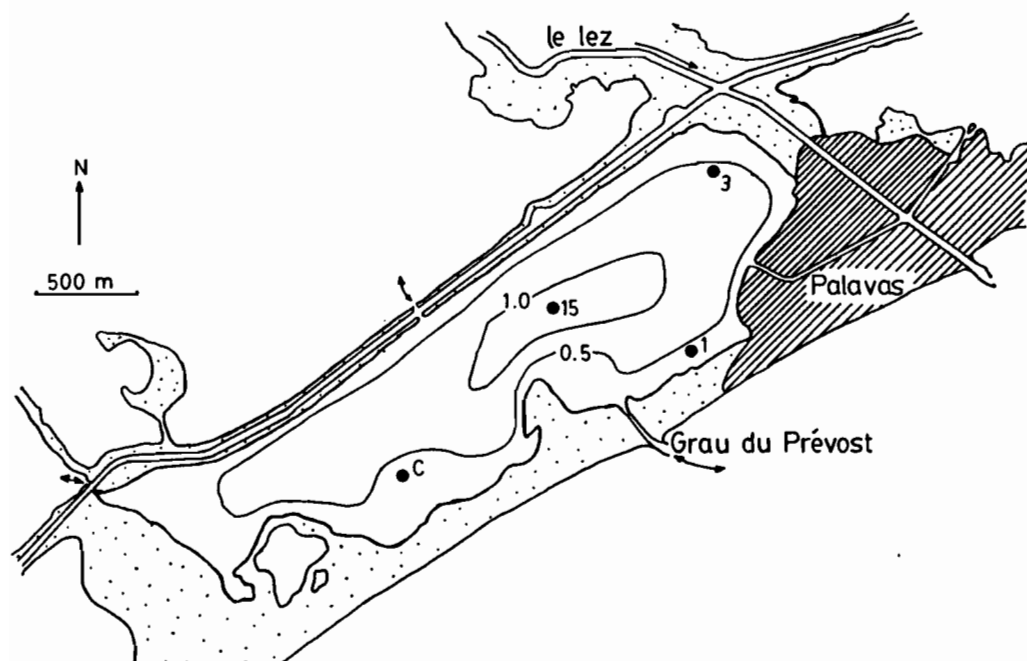


Fig. 7 - L'étang du Prévost. Bathymétrie exprimée en mètres et emplacements des 4 stations de prélèvement.

Prévost Lagoon. Bathymetry (in meters) and positioning of the 4 sampling stations (●).

sur la côte atlantique (lagune de Certes, bassin d'Arcachon). Un milieu plus profond a été analysé en région tropicale humide, sur le littoral de l'Afrique Occidentale (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire).

2.1.1. Les milieux lagunaires peu profonds

2.1.1.1. Les lagunes de la côte méditerranéenne

Le littoral du Languedoc est constitué d'une succession d'étangs côtiers saumâtres, entourés de plaines marécageuses et séparés de la mer par une côte basse sablonneuse permettant de petites communications avec la mer (graus). Les deux étangs étudiés sont situés dans le complexe lagunaire délimité au sud-ouest par le bassin de Thau et le promontoire de Sète, et au nord-est par la Camargue et le delta du Rhône (Fig.5). Ces étangs sont de formation géologique récente, en transformation constante par un courant côtier permanent dirigé d'est en ouest.

2.1.1.1.1. L'étang de l'Or

Atteignant 11 km de longueur et 3 km dans sa partie la plus large, il s'étend sur une superficie de 3166 ha. C'est la plus grande lagune de tout le complexe lagunaire de la région de Montpellier (Fig. 5 et 6). Il est séparé de la mer par un cordon littoral et est longé sur toute sa côte sud par un canal avec lequel il communique par de petits passages. Au nord, les abords de l'étang sont marécageux et envahis par des roseaux (*phragmites*) et des joncs (*Juncus maritimus*). Les plaines marécageuses de la partie nord sont essentiellement à vocation agricole. Son contour découpé présente une succession de golfes et de pointes. Généralement ces pointes correspondent aux débouchés des ruisseaux ou des canaux par lesquels les apports continentaux d'eaux douces se déversent dans la lagune. Allongé parallèlement à la mer, il échange ses eaux avec les eaux marines au niveau du grau de Carnon, seule communication avec la mer. C'est un milieu de faible profondeur (0,75 m de moyenne) dans lequel se développe un gradient de salinité entre la communication avec la mer au sud-ouest et l'extrême nord-est où débouchent les rivières les plus importantes. A la suite de ces influences marines ou continentales les sédiments de l'étang sont différents: au sud, les sédiments proches de la communication avec la mer sont de type sableux, au centre de l'étang ils sont essentiellement constitués de débris coquilliers, tandis qu'au nord, dominent des vases argileuses, fluides, conséquences des déversements continentaux. Tous ces sédiments sont anoxiques, noirs et chargés en sulfure de fer. Sept stations de prélèvement ont été implantées dans

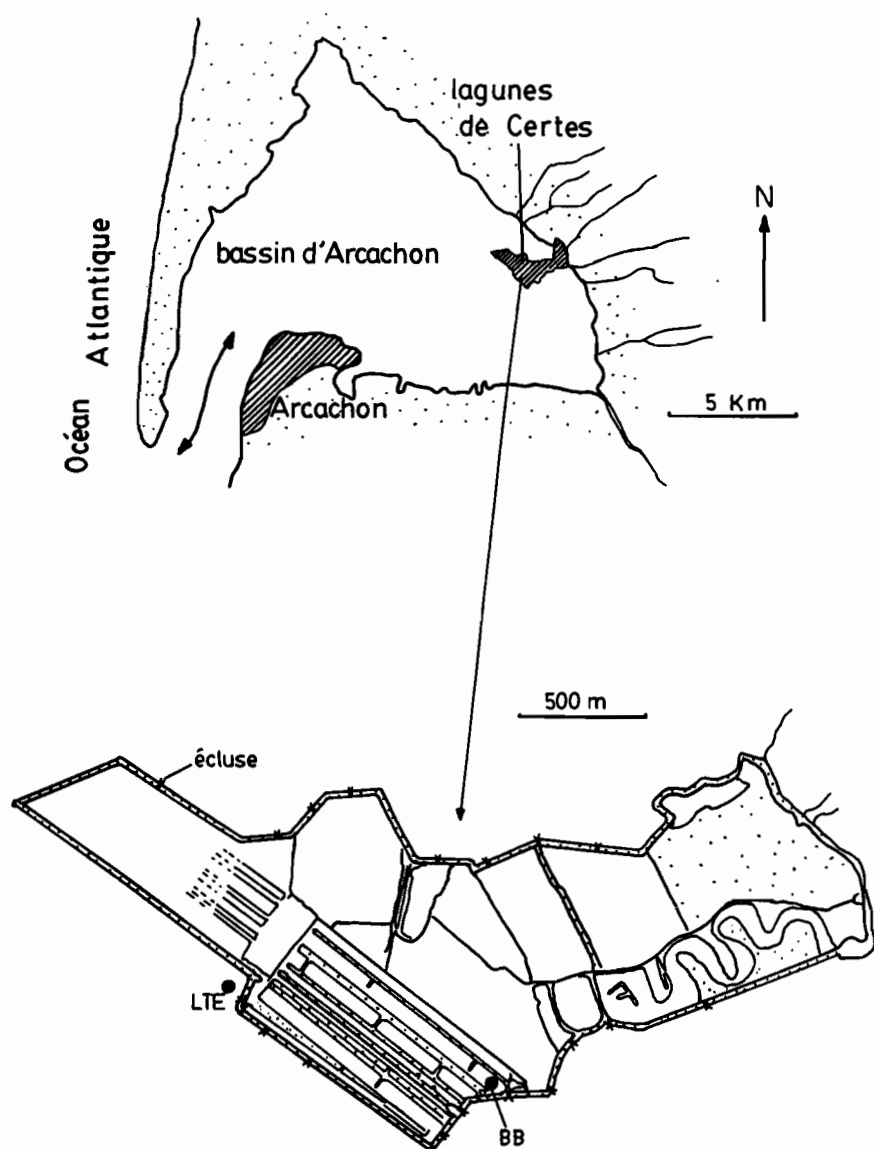


Fig. 8 - Les lagunes de Certes dans le bassin d'Arcachon. Position des stations BB et LTE.

Certes Lagoons in Arcachon Bay. Positioning of the sampling stations BB and LTE.

cette lagune. La station 1 se situe proche de la communication avec la mer, dans une zone de faible profondeur (0,75 m) qui possède un sédiment sablo-vaseux. La station 2 est localisée dans la partie centrale de la région ouest de la lagune. C'est la partie la plus profonde de la lagune (1,50 m). La station 3 au débouché de la rivière " Salaison " est située dans une partie où les eaux continentales pénètrent dans l'étang. La station 4 est la station centrale de la partie est du bassin, de 1,30 m de profondeur. La station 5 se trouve à la pointe est dans une zone d'eaux oligohalines, au milieu d'un herbier à Potamogeton pectinatus ; les eaux sont peu profondes (0,25 à 0,50 m). La station 6 est implantée dans la partie sud, près du cordon littoral, dans des herbiers à Zoostera et Ruppia ; le sédiment est vaseux, recouvert par une faible épaisseur d'eau (0,20 m). Enfin, la station 7 se situe dans la partie nord de la lagune, dans une zone de joncs et de phragmites, de faible profondeur (0,20 à 0,50 m) qui possède un sédiment vaseux.

2.1.1.1.2. L'étang du Prévost

Il a fait l'objet d'études très approfondies (Amanieu et al, 1975 ; Lasserre, 1976 ; Guelorget et Michel, 1979). Il continue à être un lieu de recherches très importantes dans le domaine de l'écologie lagunaire. A dix km de Montpellier, il s'étend sur une superficie de 380 ha, long de 3,5 km et large de 0,8 km (Fig. 7). Il est longé sur toute sa côte nord par le canal du Rhône à Sète qui le sépare des autres étangs avec lesquels il communique. Il communique avec la mer par l'intermédiaire d'un grau. Il reçoit des apports continentaux et des effluents urbains par un petit fleuve côtier (le Lez). Sa profondeur est faible (0,30 à 1 m) sur tout son plan d'eau avec une zone plus profonde (3 m) proche de la communication avec la mer. Le fond de cette lagune est essentiellement constitué de sédiments sablo-vaseux souvent anoxiques et chargés en sulfures de fer. Sa flore est composée d'algues macrophytes (Chlorophycées appartenant aux genres Ulva et Enteromorpha) qui forment quelquefois des étalements recouvrant en partie la surface des eaux. Dans cette lagune, quatre stations de prélèvements ont été choisies. La station 1 est située dans la partie sud, proche du cordon littoral : c'est une zone très peu profonde (0,20 m), possédant un sédiment sablo-vaseux, enrichi par des accumulations d'algues. La station 3 est installée dans la partie Est de l'étang,

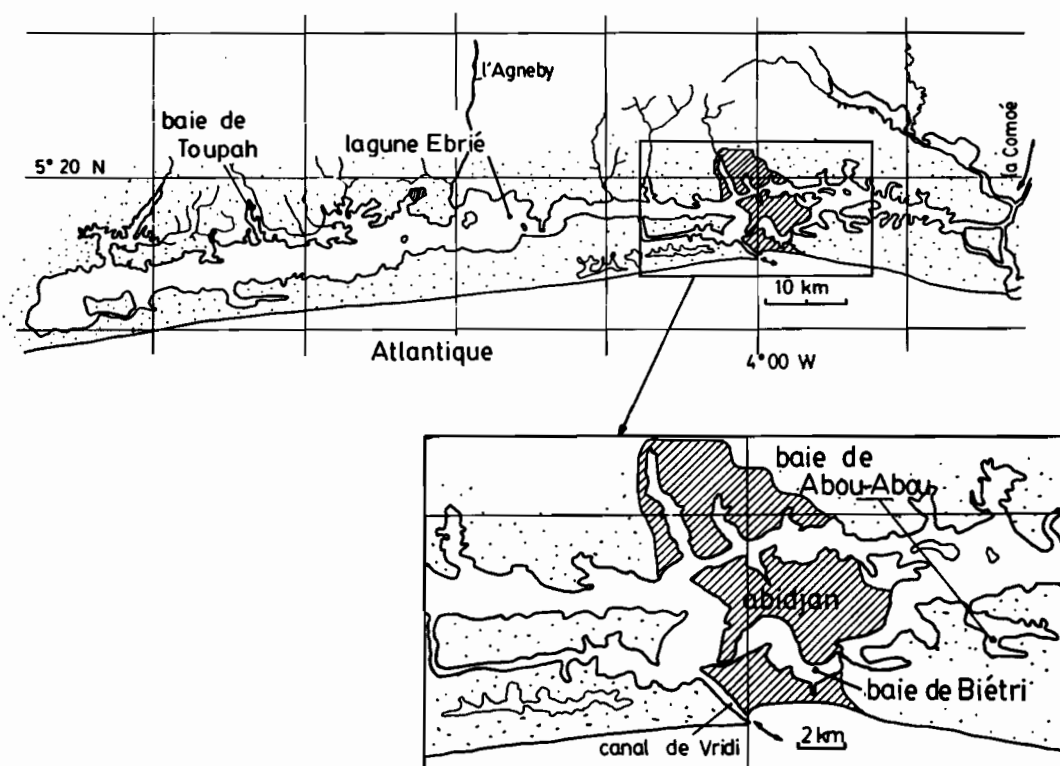


Fig. 9 - La lagune Ebrié en Côte d'Ivoire. Emplacement des stations de prélèvements en Baie de Biétri (Station 1), Baie de Abou Abou (Station 2), Baie de Toupah (Station 4). La baie de Biétri est entourée par la ville d'Abidjan. *Ebrie lagoon, in Ivory Coast. Positioning of sampling stations in Biétri Bay (station 1), Abou Abou Bay (station 2), Toupah Bay (station 4). Note the position of Biétri Bay surrounded by the town of Abidjan, near Vridi Channel.*

dans une région peu profonde (0,50 à 0,70 m) où les eaux sont calmes et peu renouvelées. C'est généralement dans cette zone que débutent les crises dystrophiques. La station 15 au centre de la lagune, reçoit en fonction de la marée, les eaux marines ou les eaux continentales en provenance de l'étang de l'Arnel. Elle se trouve dans une zone de profondeur moyenne (1 à 1,20 m) possédant un sédiment beaucoup plus sableux. La station C dans la partie ouest de l'étang est dans une région peu profonde (0,20 à 0,50 m), peu influencée par les courants marins.

2.1.1.2 Les lagunes de Certes sur la côte atlantique

Ces milieux sont des réservoirs utilisés depuis le 18ème siècle pour la pisciculture (Fig. 8) et se situent dans la partie continentale du bassin d'Arcachon, au milieu d'une zone de marais asséchés pendant les périodes de basses eaux (Amanieu, 1967 ; Labourg, 1975 ; Troussellier, 1981). Des digues d'argile retiennent l'eau pendant les périodes de marées basses. Au cours des marées de vives eaux, le renouvellement en eau de mer est assuré par un système d'écluses régulièrement réparties tout au long des digues. La pluie et des ruisseaux qui débouchent dans les lagunes (et dont les débits sont contrôlés par une écluse) apportent des eaux douces. Ces lagunes sont des milieux saumâtres fermés dont les salinités varient en fonction des apports contrôlés. Leur profondeur varie de 0,20 à 0,50 m dans certaines zones (plats) et de 1,50 à 2m ailleurs (profonds). Elles sont morcelées en nombreuses petites parcelles aménagées pour l'aquaculture. Deux stations d'étude ont été choisies et définies par Troussellier (1981). La station BB, toujours immergée, est située à l'intérieur des bassins, des algues vertes (Cladophora) y prolifèrent ; sur le fond vaseux et noir (sulfure de fer), se développe un herbier à Ruppia. La station LTE est située à l'extérieur des bassins d'élevage, et périodiquement exondée ; son sédiment est recouvert de débris de phanérogames (Ruppia), il est anoxique et riche en sulfure de fer.

2.1.2. Milieux lagunaires en zone tropicale humide

2.1.2.1. Description de la lagune Ebrié (Fig. 9)

Dans le golfe de Guinée, parallèlement au littoral de la Côte d'Ivoire, la lagune Ebrié s'étend d'est en ouest, sur 140 km de long (Fig. 9). Elle a fait l'objet de nombreux travaux de chimie, d'hydrologie ou de biologie recensés par Charles-Dominique et Durand

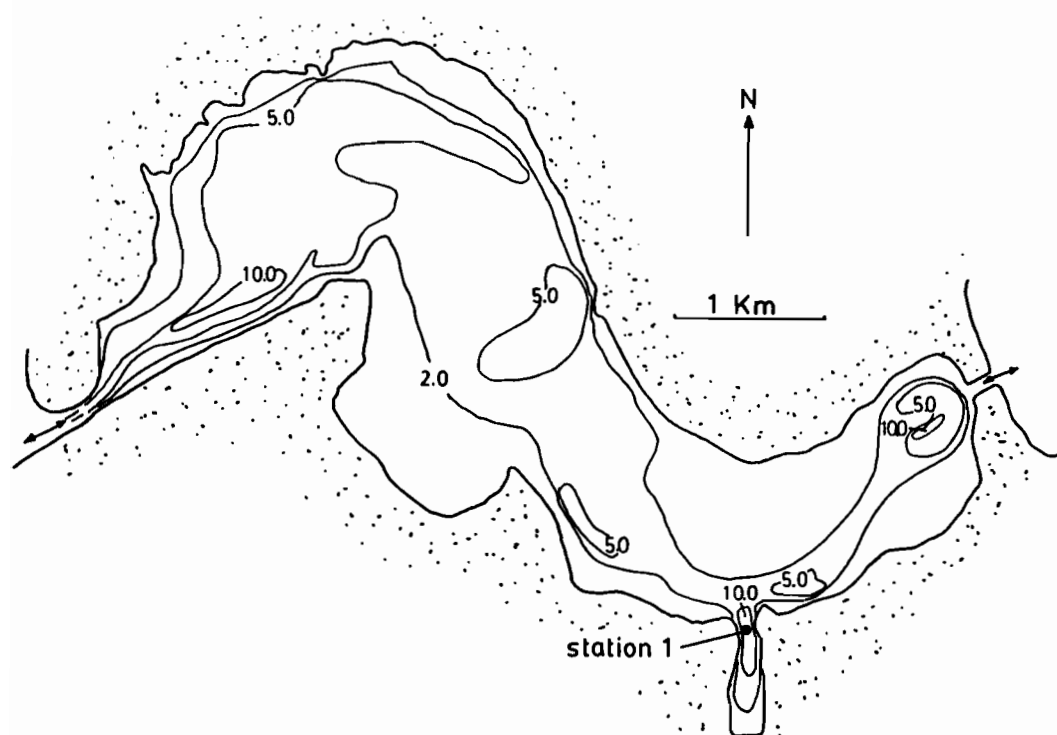


Fig. 10 - La baie de Bietri. Bathymétrie exprimée en mètres et position de la station 1.

Bietri Bay. Bathymetry (in meters) and positioning of station 1.

(1979). D'une largeur de 1 à 7 km, elle couvre une superficie de 523 km². C'est la lagune la plus vaste de tout le complexe lagunaire ivoirien qui s'étend sur 300 km de long (Varlet, 1978). Sa profondeur moyenne est de 4,5 m. Seules, les zones du port d'Abidjan et de la baie de Abou-Abou (station 2) atteignent les profondeurs respectives de 20 et 24 m. Cette lagune est constituée d'un long chenal central bordé de nombreuses baies plus ou moins fermées dont la superficie totale correspond à 1/3 du plan d'eau (Varlet, 1978). Jusqu'en 1950, cette lagune communiquait avec la mer par le grau de Grand-Bassam. A partir de 1950, son régime hydrologique et hydrochimique a été profondément modifié par l'ouverture du canal de Vridi, dans sa partie centrale, lors de la création du port commercial d'Abidjan. Cette ouverture de 370 m de large et 15 m de profondeur, a provoqué l'ensablement rapide du grau de Grand-Bassam et la pénétration des eaux marines vers les régions ouest de la lagune. Cette dernière est ainsi devenue un milieu saumâtre dont la partie centrale subit un régime estuarien et qui reçoit l'essentiel des eaux continentales par les apports de l'Agneby et de la Comoé, deux fleuves drainant les bassins versants nord de la lagune. De nombreux petits fleuves côtiers se déversent tout le long de la côte nord et contribuent aussi aux apports d'eaux douces. La partie centrale proche du canal de Vridi, est sous influence marine plus ou moins marquée en fonction des saisons tandis que les parties extrêmes, est et ouest, sont formées d'eaux oligo-halines ($0 < S\text{‰} < 4 \text{ g.l}^{-1}$) et constituent des milieux à caractère lacustre. Autour du canal de Vridi, la zone estuarienne est caractérisée par une alternance bien marquée des intrusions d'eaux marines au cours des saisons sèches et des apports fluviaux lors des saisons des pluies en juin-juillet et des crues, d'août à novembre-décembre.

2.1.2.2. La baie de Biétri

Elle est située dans la partie estuarienne de la lagune Ebrié (Fig. 9), proche du canal de Vridi, dans la zone sous influence marine bien marquée. C'est une baie d'une superficie de 6,95 km² et d'une profondeur moyenne de 3,5 m (Fig. 10). Elle se situe au sein de l'agglomération d'Abidjan (> 1 000 000 habitants) et reçoit sur tout son pourtour des rejets industriels (raffineries de pétrole, savonneries, abattoirs, teintureries) ainsi que des effluents domestiques (Dufour et Maurer, 1979). Pendant les saisons de pluies et de crues dans les zones où la profondeur d'eau est supérieure à 6 m, des différences de salinité entre épilimnion et hypolim-

nion, apparaissent très souvent et provoquent une stratification des eaux. Le sédiment y est vaseux, anoxique, chargé en sulfures alors que dans les zones peu profondes, le sédiment est sableux. La station 1 se situe dans une de ces zones profondes (8 à 10 m de profondeur) où les eaux, stratifiées pendant toute la saison de pluies et de crues, délimitent un hypolimnion anoxique.

2.1.2.3. Les baies de Abou-Abou et de Toupah (Fig. 9)

La station 2 située dans la baie de Abou-Abou, est soumise autant aux apports marins que continentaux. Profonde de 24 m, ses eaux sont stratifiées pendant toute la saison de pluies et de crues, avec un hypolimnion plus salé et anoxique. Le sédiment est riche en sulfure de fer.

La station 4 est située dans la baie de Toupah ($4,75 \text{ km}^2$), dans la partie lacustre, à l'extrême ouest de la lagune Ebrié (Fig. 9). C'est une zone de faible profondeur (4 m) dont les sédiments sont vaseux et anoxiques, mais pauvres en sulfures. Quelques inclusions noires de sulfure de fer sont rencontrées, éparses dans les sédiments. Cette baie est polluée par des effluents organiques en provenance d'une usine de traitement de latex.

2.2. Techniques de prélèvements

2.2.1. Prélèvements d'eaux

Dans les milieux lagunaires méditerranéens, les prélèvements d'eaux ont été réalisés à bord d'une embarcation légère, qui permettait le transport d'appareillage de terrain. Dans la lagune Ebrié, l'emploi d'un bateau-laboratoire a permis non seulement de réaliser aisément les prélèvements d'échantillons, mais aussi de pratiquer certaines expériences " in situ " et d'analyser certains échantillons à bord. Dans les lagunes de Certes, les prélèvements ont été effectués depuis le bord ou à pied, lors des assèchements consécutifs aux marées basses (Troussellier, 1981).

Dans les milieux peu profonds (profondeur $\leq 1 \text{ m}$), les échantillons d'eau ont toujours été prélevés 20 cm sous la surface de l'eau à l'aide de flacons de verre ou de tubes à essais munis de bouchons métalliques vissés, complètement remplis ; quelquefois, un deuxième prélèvement a été réalisé au-dessus de la surface des sédiments.

Dans les milieux plus profonds (Lagune Ebrié), les prélèvements d'eau ont été effectués à chaque mètre de profondeur, au moyen d'une bouteille de prélèvements Niskin 1010 (General Oceanics, USA) de 2 l de contenance ou bien d'une bouteille Hydrobios (Hydrobios, RFA) de 0,7 l de contenance. Les échantillons ont été collectés dans des pilluliers de verre pour les analyses chimiques et dans des flacons à bouchons vissés munis d'un joint de caoutchouc et complètement remplis, en vue des analyses bactériologiques. Dans le cas des eaux stratifiées, de façon à apprécier la nature et les conditions de la stratification et de la zone d'interface, et pour ne pas perturber la colonne d'eau, les prélèvements ont été effectués au moyen d'une pompe péristaltique raccordée à un tube en plastique souple de 0,5 cm de diamètre muni à son extrémité d'un tube en T permettant des prélèvements dans une lame d'eau horizontale (Fig. 11). Des analyses ont été ainsi réalisées tous les 10 cm de profondeur, dans la zone de transition entre l'épilimnion et l'hypolimnion. Entre chaque prélèvement, le tube est rincé avec l'eau du milieu pendant 2 min, les flacons sont ensuite remplis avec débordement de l'eau pendant 30 sec, de façon à prévenir des contaminations par l'oxygène atmosphérique.

2.2.2. Prélèvements de sédiments

Dans les milieux peu profonds, les sédiments ont été prélevés à l'aide d'un carotier en PVC de 5 cm de diamètre, bisauté à son extrémité. Le tube est plongé verticalement dans la vase ; la carotte de sédiment est extraite du tube, découpée de façon à prélever des échantillons à différents niveaux. Dans les milieux profonds, les prélèvements ont été effectués depuis le bateau, au moyen d'une benne.

Tous les échantillons récoltés ont été analysés sur place, ou bien conservés au froid (à + 4°C pour les analyses de microbiologie et à - 20°C pour les analyses de chimie), retournés au laboratoire et analysés dans les 24 heures.

2.3. Méthodes d'analyses physiques et chimiques

2.3.1. Mesure de la température

La température a été mesurée dans les eaux et à la surface des sédiments par immersion d'un thermomètre au 1/10° de degré, pendant 1 min ou par immersion d'une sonde de température reliée à un SCT-mètre, YSI 33.

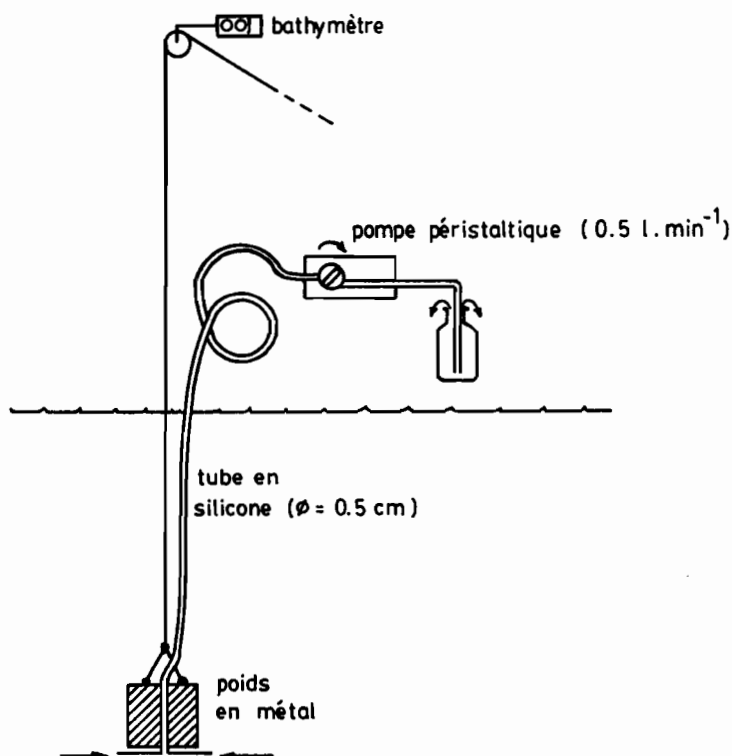


Fig. 11 - Récolte des prélèvements avec une pompe péristaltique. Le tube souple est terminé par une embouchure permettant des prélèvements en position horizontale.

Sample collection with a peristaltic pump fitted with a silicon tube that was bent at the sampling end so as to have its opening in the horizontal position.

2.3.2. Mesure de la salinité

La salinité a été enregistrée au moyen d'un SCT mètre YSI 33 conjointement avec la température, par immersion d'une sonde spécifique.

2.3.3. Mesure du pH

Les mesures de pH ont été réalisées dans des pilluliers de verre, après récolte des échantillons, à l'aide d'un pH mètre Tacussel B 50 ou d'un pH mètre Knick Portatest. Dans les sédiments, le pH a été mesuré dans l'eau interstitielle du sédiment de surface.

2.3.4. Mesure du potentiel d'oxydo-réduction

Bien qu'il soit difficile d'interpréter précisément une mesure de potentiel d'oxydo-réduction, sa détermination est réalisée depuis très longtemps (Gillepsie, 1920). C'est une mesure qui renseigne sur le niveau d'anoxie, mais que les présences de métaux lourds, de sulfures métalliques et de dépôts de matière organique rendent alléatoire. Le potentiel rédox a été mesuré avec un millivoltmètre Tacussel B 50 ou un mVmètre Knick Portatest munis d'une électrode de platine combinée. En présence de sulfure, l'électrode se polarise et il est nécessaire de la nettoyer avec un papier abrasif ou dans les cas extrêmes de l'immerger dans de l'acide nitrique bouillant. Les mesures ont été effectuées dans les échantillons d'eau en évitant leur contamination par l'oxygène atmosphérique. Il est souvent nécessaire de dépolariser l'électrode entre chaque mesure.

2.3.5. Mesure du taux d'oxygène dissous

In situ, l'oxygène dissous a été mesuré à l'aide d'un oxymètre de terrain Ponselle ou d'un oxymètre YSI 51, équipés avec des sondes polarographiques à oxygène. La pression partielle d'oxygène varie avec la température, la salinité et la pression atmosphérique ; aussi, avant chaque série de mesure, l'appareil est étalonné en fonction de ces paramètres. Le pourcentage de saturation de l'oxygène dissous, est calculé à partir d'abaques qui tiennent compte des paramètres cités précédemment. Le dosage de l'oxygène dissous a été quelquefois effectué selon la méthode de Winckler (1888) modifiée par Strickland et Parsons (1968) sur des échantillons prélevés par débordement pour éviter

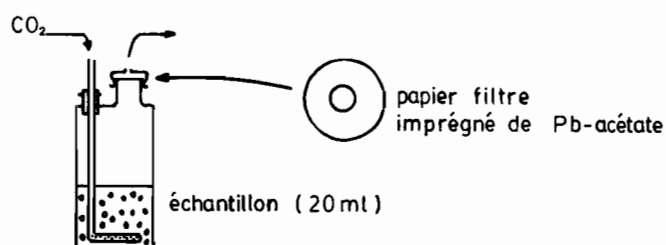


Fig. 12 - Technique utilisée pour estimer semi-quantitativement la quantité d'hydrogène sulfuré présent dans l'eau (voir texte).

Apparatus utilized for semi-quantitative analysis of hydrogen sulfide in waters (see text).

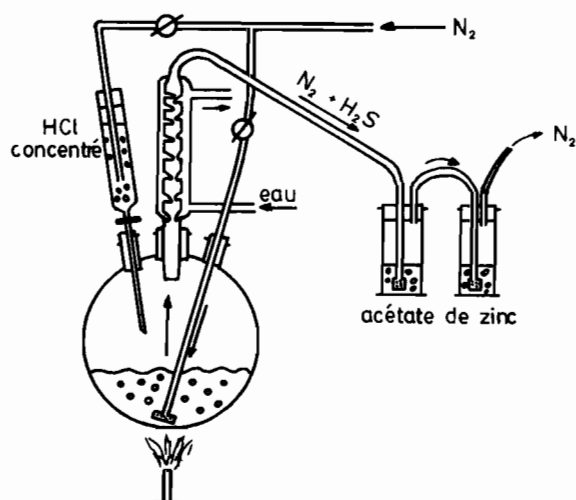


Fig. 13 - Méthode de distillation pour le dosage des sulfures libres ($H_2S + HS^-$) et fixés (Sulfures acido-solubles : FeS) dans les sédiments.

Distillation of free sulfide ($H_2S + HS^-$) and acid - soluble sulfide (FeS) in sediments.

une contamination par l'oxygène atmosphérique.

2.3.6. Dosage des sulfures

De façon à déceler rapidement la présence d'hydrogène sulfuré dans les eaux des lagunes étudiées, une méthode très simple quoique peu précise, a été utilisée. Elle est fondée sur la formation de sulfure de plomb qui noircit un papier filtre : un barbotage de CO_2 ou N_2 dans un volume d'échantillon précis, chasse l' H_2S qui est piégé à la sortie du flacon sur un papier filtre imprégné d'acétate de plomb. Il se forme du sulfure de plomb dont l'intensité de la coloration est fonction de la quantité d'hydrogène sulfuré présente dans l'échantillon (Fig. 12).

Les sulfures ($\text{H}_2\text{S} + \text{SH}^- + \text{S}^{2-}$) ont été analysés par une méthode colorimétrique de formation de bleu de méthylène, décrite par Cline (1969). Les échantillons ont été prélevés dans les flacons remplis par débordement de façon à prévenir toute contamination par l'oxygène atmosphérique. Dans un flacon jaugé de 100 ml, le sulfure contenu dans 1, 5, 10 ou 50 ml de prélèvement, est immédiatement fixé par 10 ml d'une solution d'acétate de zinc à 2 % dans de l'acide acétique à 10 %. Le principe de la méthode de dosage repose sur la formation de bleu de méthylène résultant de la liaison de deux molécules de diméthyl-p-phénylène diamine grâce à un pont sulfure. La quantité de bleu de méthylène formé est fonction de la quantité de sulfure. Les mesures colorimétriques ont été effectuées à 670 nm à l'aide d'un spectrophotomètre Bausch et Lomb Spectronic ou d'un spectrophotomètre Jean et Constant. Les densités optiques sont reportées à une courbe d'étalonnage effectuée par la même méthode et vérifiée par la méthode titrimétrique à l'iode (Standard methods, 1960).

Dans les sédiments, les sulfures ont été extraits par distillation en milieu acide et ont été récupérés dans des pièges contenant de l'acétate de zinc (Fig. 13). L'acidification permet de déplacer et de récupérer le sulfure fixé dans le sédiment sous forme de sulfure de fer. Un gramme de sédiment est suspendu dans 100 ml d'eau distillée préalablement gazée par un courant d'azote pendant 1/4 d'heure ; après addition d'un ml d'acide chlorhydrique concentré, l'hydrogène sulfuré formé dans le ballon est déplacé par ébullition et entraîné par un courant d'azote ; il est piégé dans des flacons contenant de l'acétate

de zinc (voir Fig. 13). Le sulfure est ensuite dosé par la même méthode que celle utilisée pour les échantillons d'eau (formation de bleu de méthylène).

2.3.7. Dosage des sulfates

Différentes méthodes sont proposées dans la littérature : des méthodes néphélométriques ou turbidimétriques (Standard methods, 1960), des méthodes gravimétriques (Jørgensen et al, 1979) ou des méthodes volumétriques. La méthode néphélométrique a été choisie pour sa simplicité. Le principe de la méthode est basé sur la précipitation du sulfate par du chlorure de baryum (Standard methods, 1960). La turbidité a été mesurée au spectrophotomètre, à 420 nm. La lecture obtenue est comparée à une courbe étalon réalisée à partir d'une solution de sulfate de sodium.

2.3.8. Dosage des composés azotés minéraux

Les composés azotés minéraux (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) ont été dosés par une technique automatisée à l'aide d'un Technicon[®], d'après les méthodes préconisées par Strickland et Parsons (1968). L'ammoniaque est préalablement oxydé en nitrite par l'hypochlorite en solution alcaline ; le nitrate est réduit en nitrite par passage de l'échantillon au travers d'une colonne contenant un amalgame de Cadmium. Le dosage final des nitrites est basé sur la diazotation de l'acide sulfanilique et la formation d'un complexe coloré en rose vif avec la N(1-naphtyl)éthylène diamine. L'intensité de la couleur est fonction de la concentration en nitrites dans l'échantillon. La lecture est réalisée sur un spectrophotomètre à 540 nm. Les concentrations en nitrate ou ammoniaque sont calculées par différence entre la valeur totale (nitrites + nitrates, nitrites + ammoniaque) et la valeur relative aux nitrites seuls.

2.3.9. Dosage des phosphates

A partir des échantillons conservés à -20°C , le phosphate a été dosé selon la méthode préconisée par Strickland et Parsons (1968). Les phosphates forment un complexe bleu avec le paramolybdate d'ammonium et le tartrate d'antimoine et de potassium. La lecture de l'intensité de la couleur, est effectuée au spectrophotomètre, à 690 nm. Les résultats obtenus sont rapportés à une courbe étalon réalisée avec une solution standard de phosphate dihydrogéné.

2.3.10. Dosage du gaz carbonique

Le CO₂ a été estimé à partir des mesures d'alcalinité, de température, de salinité et de pH, selon un modèle thermodynamique établi par Carmouze (1984).

2.3.11. Dosage de la chlorophylle a du phytoplancton

Un volume V d'échantillon est filtré à travers un filtre Wathman GF/C de 25 mm de diamètre, par faible dépression, de façon à retenir le phytoplancton. Le filtre est ensuite broyé au broyeur de Potter, dans un volume v d'un mélange acétone 90 % - eau distillée 10 % dans lequel les pigments sont extraits. Immédiatement après centrifugation, le surnageant est récupéré, homogénéisé et analysé. Le dosage de chlorophylle a a été pratiqué par fluorimétrie, selon la méthode de Holm-Hansen et al (1965) sur un fluorimètre Turner, ou par photométrie à l'aide de trois mesures à 663 nm, 645 nm et 630 nm. Dans ce cas, le résultat exprimé en mg.m⁻³ de chlorophylle a, est obtenu à partir de l'équation suivante : (Strickland et Parsons, 1968)

$$\text{Chl } \underline{a} \text{ (mg. m}^{-3}\text{)} = (11,64 E_{663} - 2,16 E_{645} + 0,10 E_{630}) \times \frac{v}{V \times l}$$

l = longueur du trajet optique en cm ;

v = en ml ; V = en litres ;

L'extraction des pigments s'effectue à l'obscurité, les chlorophylles étant photosensibles ; la mesure des phaeopigments a été réalisée par ajout directement dans la cuve de mesure d'une goutte d'acide chlorhydrique pur et lecture aux mêmes longueurs d'onde que la mesure précédente.

2.3.12. Dosage des bactériochlorophylles

Les bactéries phototrophes anoxygéniques possèdent des bactério-chlorophylles (BChl) a, b, c, d, e, et g, qui absorbent à différentes longueurs d'onde. Le dosage des différentes bactériochlorophylles a été réalisé selon la méthode préconisée par Takahashi et Ishimura (1968, 1970). Les échantillons contenant des bactéries phototrophes sont filtrés sur filtre Wathman (0,45 µm). Les filtres sont broyés dans un mélange acétone-eau distillée (9/1, v/v) ; l'analyse est pratiquée au spectrophotomètre à 772 nm pour la BChl a, à 662 nm pour la BChl c, à 654 nm pour la BChl d et à 647 nm pour la BChl e.

Les concentrations en BChl sont déterminées en utilisant les équations suivantes :

$$\text{BChl } \underline{a} \text{ (mg. m}^{-3}\text{)} = 25,2 \times E_{772} \times \frac{v}{V \times l}$$

E_{772} = densité optique lue à 772 nm ; v = volume du solvant en ml ; V = volume de l'échantillon en litres ; l = trajet optique de la cuve de mesure.

$$\text{BChl } \underline{c} \text{ (mg. m}^{-3}\text{)} = 10,8 \times E_{662} \times \frac{v}{V \times l}$$

$$\text{BChl } \underline{d} \text{ (mg. m}^{-3}\text{)} = 10,2 \times E_{654} \times \frac{v}{V \times l}$$

Les coefficients d'extinction ne sont valables qu'avec l'acétone comme solvant.

2.3.13. Mesure de la pénétration lumineuse

La mesure de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau a été estimée par immersion d'une cellule photoélectrique reliée à un Quantalux-mètre LICOR 180 A.

2.4. Méthodes d'analyses bactériologiques

2.4.1. Préparation des échantillons

A partir des échantillons prélevés pour les analyses bactériologiques, ont été réalisés :

- des observations directes au microscope à contraste de phase,
- des enrichissements semi-sélectifs pour favoriser certaines espèces bactériennes,
- des dilutions en vue des ensemencements sur des milieux sélectifs afin de dénombrer les populations bactériennes.

Les échantillons d'eau sont dilués de 1/10 en 1/10, soit dans l'eau du milieu prélevé, filtrée et stérilisée, additionnée de 0,1 % d'ascorbate de sodium, soit dans le milieu de culture liquide, qui sert de milieu pour les dénombrements et pour les isollements de souches en culture pure.

Les prélèvements de sédiment sont suspendus dans le milieu de culture liquide (1g de sédiment / 9 ml d'eau ou de milieu) et fortement agités pendant plusieurs minutes. A partir de cette suspension,

les dilutions sont pratiquées comme précédemment.

Pour chaque série de dilution, (jusqu'à 10^{-4} pour les eaux et 10^{-6} ou 10^{-7} pour les sédiments), deux ou trois tubes de milieu sont ensemencés par dilution : - en milieu liquide pour dénombrer les bactéries par la méthode du M.P.N. en utilisant les tables de Mac Crady (1918),

- en milieu gélosé dans lequel sont comptées les colonies qui se développent à partir d'une cellule isolée.

2.4.2. Culture et isolement des thiobacilles

2.4.2.1. Milieux de culture utilisés

- le milieu S (Postgate, 1966) :

Il est utilisé pour le diagnostic de genre des Thiobacilles.

Il comprend :

Soufre 10 g ou $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, 5 g ; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 2 à 4 g ; KH_2PO_4 , 2 g ; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0,25 g ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,5 g ; FeSO_4 , 0,01 g ; NaHCO_3 , 1 g ; eau distillée qsp 1000 ml.

Le milieu est stérilisé par tyndallisation à 100°C quand le soufre est utilisé comme substrat, ou à l'autoclave (30 min. à 121°C) dans les autres cas. Le pH est ajusté à pH 7,0 à l'aide de solutions H_2SO_4 2M ou Na_2CO_3 2M, stériles. A pH 7,5 le milieu sélectionne le groupe des Thiobacillus thioparus (neutrophiles) ; à pH 5,0, le groupe des Thiobacillus thiooxidans, est favorisé.

- le milieu R (Postgate, 1966) : utilisé pour les Thiobacilles anaérobies,

NH_4Cl , 0,5 g ; $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 0,5 g ; KH_2PO_4 , 2 g ; $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 5 g ; KNO_3 , 2 g ; NaHCO_3 , 1 g ; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,01 g ; eau distillée qsp 1000 ml.

Stériliser à l'autoclave pendant 30 min. à 121°C . Le pH est ajusté à pH 7,0.

Dans les deux milieux, 1 % de la solution d'oligo-éléments suivante est ajoutée stérilement:

E.D.T.A., 50 g ; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 22 g ; CaCl_2 , 5,54 g ; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 5,06 g ; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 4,99 g ; $(\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24} \cdot \text{H}_2\text{O}$, 1,1 g ; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 1,57 g ;

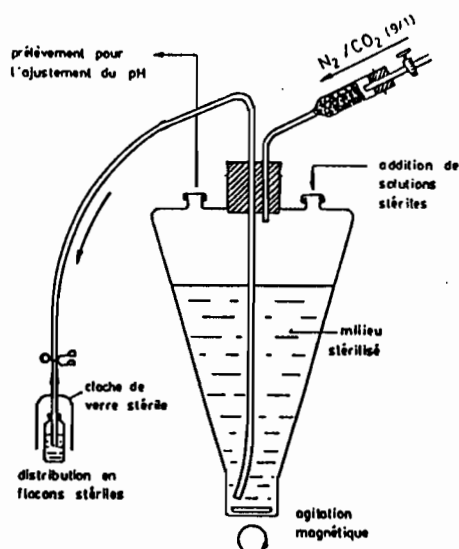


Fig. 14 - Flacon conique de 2 l utilisé pour la préparation et la distribution des milieux de cultures pour les bactéries phototrophes et les bactéries sulfato-réductrices, en conditions anaérobies (d'après Widdel, 1980).

The 2 l Flask used for preparation and distribution of culture media for phototrophic and sulfate reducing bacteria, under anaerobic conditions (after Widdel, 1980).

Tableau 8a - Solutions d'oligo-éléments utilisés dans la préparation des milieux de culture des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices.

8b - Solution de vitamines (V.7) utilisée dans la préparation des milieux de culture pour les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices.

Trace element solutions (SL 7 - 1 + SL 7 - 2) and vitamin solution (V.7) used in the culture media for phototrophic bacteria and sulfate-reducing bacteria.

S L 7 - 1		S L 7 - 2		Vit. 7.	
Eau distillée	1000ml	Eau distillée	1000ml	Eau distillée	160ml
HCl 25 %	6,5ml	HCl 25 %	6,5ml	Sol. de Biotine 1 %	40ml
Zn Cl ₂	70mg	FeCl ₂ ·4 H ₂ O	1,5g	nicotinate-Na	4mg
Mn Cl ₂ ·4H ₂ O	100mg	-----	-----	Thiamine	2mg
H ₃ BO ₃	62mg			p.amino benzoate-Na	2mg
CO Cl ₂ ·6H ₂ O	190mg	Tous les composés		penthoténate-Na	1mg
Cu Cl ₂ ·2H ₂ O	17mg	doivent être dissous		pyridoxine-HCl	10mg
Ni Cl ₂ ·6H ₂ O	24mg	dans l'ordre donné.		vit. B 12	1mg
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	36mg	Steriliser à l'auto-		(cyanocobalamine)	
		clave 120° C, 30mn		Steriliser par filtration	

$\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 1,61 g ; eau distillée qsp 1000 ml ; pH 6,0.

Pour obtenir des milieux solides, 15 g d'agar par litre de milieu sont ajoutés avant l'autoclavage. L'agar utilisé est de l'agar-agar DIFCO, lavé selon la technique décrite en 2.4.3.5., de façon à éliminer les traces de sels métalliques et de matière organique.

2.4.2.2. Dénombrement et isolement des Thiobacilles

A partir des séries de dilutions réalisées précédemment, 0,1 ml de chaque dilution est étalé à la surface du milieu gélosé réparti en boîte de Petri. Après huit jours d'incubation à 30°C en aérobiose - ou en anaérobiose sous atmosphère de N_2 pour les thiobacilles anaérobies qui se développent dans le milieu R - les dénombrements sont réalisés par comptage des colonies apparues à la surface du milieu gélosé. La plupart des thiobacilles forment des colonies très petites, lisses, jaune-pâle à l'exception de Thiobacillus thiooxidans dont les colonies sur le milieu S sont incolores et très petites (1 mm de diamètre). Les différentes colonies ont été repiquées et ensemencées en milieu liquide. Après purification, les souches de Thiobacilles ont été conservées et identifiées à partir de critères morphologiques et de l'observation des colonies.

2.4.3. Culture et identification des bactéries phototrophes

2.4.3.1. Milieux de culture utilisés

- milieu 1 : milieu de Pfennig pour les bactéries pourpres non sulfureuses ou Rhodospirillaceae (Pfennig, 1969 ; Biebl et Pfennig, 1981).

KH_2PO_4 , 0,5 g ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,2 g ; NaCl, 0,4 g ; NH_4Cl , 0,4 g ; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0,05 g ; disodium succinate, 1 g ; extrait de levure, 0,2 g ; eau distillée qsp 1000 ml.

Pour les souches marines, 25 g de NaCl et 2,5 g de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, ont été ajoutés à chaque litre de milieu.

Le milieu est préparé dans un flacon conique (Fig. 14), selon Widdel (1980). Autoclavé à 120° pendant 30 à 45 min., il est ensuite refroidi sous flux d'azote. Les solutions stériles suivantes sont ajoutées au milieu froid (Tableau 8 a, b) :

- solution d'oligo-éléments SL 7 - 1 1 ml / l

- solution d'oligo-éléments SL 7 - 2 1 ml/ 1
- solution de vitamines V 7 4 ml/ 1

Le milieu est ajusté à pH 6,8 à l'aide de solutions stériles de H_2SO_4 2M ou Na_2CO_3 2M. Pour l'utilisation des acides gras comme substrats carbonés, du bicarbonate est ajouté au milieu à raison de 40 ml/ 1 d'une solution de NaHCO_3 à 5 %. Le pH est alors ajusté à pH 7,3.

Le milieu est ensuite distribué dans des flacons stériles à bouchons métalliques vissés et étanches (joint de butyl blanc), en laissant une petite bulle d'air pour compenser les variations de pression. Les flacons sont conservés ainsi plusieurs mois à l'obscurité.

- Milieu 2 : milieu de Pfennig pour les bactéries sulfureuses (Pfennig et Trüper, 1981), additionné d'acétate.

Eau distillée, 950 ml ; solution oligo-éléments SL7-1, 1 ml ; SL7-2, 1 ml ; KH_2PO_4 , 1 g ; NH_4Cl , 0,5 g ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,4 g ; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0,05 g ; acétate-Na, 0,5 g ; H_2SO_4 2M, 1,5 ml ;

Pour les souches marines, 25 g de NaCl et 2,6 g de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, sont additionnés à chaque litre de milieu.

Le milieu est préparé comme précédemment (Fig. 14), stérilisé à l'autoclave pendant 30 min. à 120°C et refroidi sous un courant de N_2/CO_2 (90/10). Après refroidissement, les solutions stériles suivantes sont ajoutées :

- NaHCO_3 à 5 %, 40 ml ; $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ à 5 %, 12 ml ; solution de vitamines (Tableau 8), 4 ml ; pour 1000 ml de milieu. Les solutions de carbonate et de sulfure sont stérilisées à l'autoclave (120°C, 30 min.) sous atmosphère de N_2/CO_2 .

Le milieu, ajusté à pH 6,8 pour les bactéries vertes (Chlorobiaceae) et à pH 7,2 - 7,4 pour les bactéries pourpres (Chromatiaceae, Ectothiorhodospiraceae), est ensuite réparti dans des flacons stériles de 50 ou 100 ml comme pour le milieu précédent.

2.4.3.2. Ensemencement et dénombrement des bactéries phototrophes.

A partir des prélèvements, les ensemencements ont été réalisés dans des milieux solidifiés répartis en tubes de 20 ml. Les milieux solides sont préparés au moment de l'emploi selon la méthode recommandée

par Pfennig et Trüper (1981) : des tubes à essai de 15 x 150 mm contiennent un culot d'agar à 3 % lavé selon la méthode décrite en 2.4.3.5., et stérilisé pendant 20 min. à 120°C. Au moment de l'emploi, les tubes sont chauffés au bain-marie pour liquéfier le culot d'agar, et maintenus en surfusion à 60°C. 6ml de milieu de Pfennig, sont additionnés à chaque tube. Les tubes ainsi préparés contiennent 9 ml de milieu de Pfennig à 1 % d'agar et sont maintenus en surfusion dans un bain-marie à 42°C. Des séries de tubes sontensemencées en double par 1 ml de chaque échantillon et de ses dilutions. Après avoir homogénéisé le contenu de chaque tube par renversement, le milieu gélosé est rapidement refroidi, recouvert d'un bouchon constitué par un mélange de paraffine - huile de paraffine (1/ 3), et placé à l'obscurité pendant une heure. Les séries de tubes ainsi préparées sont ensuite incubées à 30°C, pendant 8 à 15 jours, à une intensité lumineuse de 500 lux, intermittante (16 heures de lumière/ 8 heures d'obscurité), provenant de lampes à incandescence. Les tubes contenant moins de 50 colonies sont choisis pour les dénombrements.

2.4.3.3. Isolement et obtention de souches pures

A partir des colonies rouges, vertes ou brunes qui se sont développées dans les milieux gélosés, des souches pures ont été obtenues en réalisant de nouvelles séries de dilutions. Une colonie repiquée selon la méthode habituelle de repiquage des anaérobies, est mise en suspension dans 0,5 ml de milieu de Pfennig. Cette suspension est diluée dans une nouvelle série de 7 tubes de milieu de Pfennig gélosé,ensemencés comme précédemment. Deux à trois séries successives sont en général nécessaires pour l'obtention d'une culture pure. La pureté des cultures est vérifiée par ensemencement des souches dans le milieu AC medium (DIFCO) et par leur examen au microscope en contraste de phase.

Parfois les isolements ont été précédés par des enrichissements, afin de pouvoir sélectionner des types bactériens observés au microscope et dont l'isolement a été impossible à obtenir par les méthodes citées précédemment. Dans ce but, certains enrichissements ont été réalisés en milieu de Pfennig liquide, en flacons exposés à 500 lux pour les bactéries pourpres et à 100 lux pour les bactéries vertes ; d'autres enrichissements ont été obtenus directement à partir de l'eau prélevée en lagune, additionnée d'acétate à la concentration finale de 0,05 % et incubée à différentes intensités lumineuses, de 50 à 500 lux ; ces méthodes sont mieux appropriées à la prolifération de certaines

bactéries phototrophes difficiles à cultiver dans les milieux synthétiques.

La conservation des souches se fait en milieu de Pfennig liquide, dans des flacons de 50 ou 100 ml, à l'obscurité, à + 4°C. Tous les six mois, les souches sont ré-activées par exposition à la lumière (500 lux) après ajout de 0,7 ml d'une solution stérile et neutralisée de sulfure (0,12 M) et de carbonate de sodium (0,13 M) pour un flacon de 50 ml (Siefert et Pfennig, 1984).

2.4.3.4. Méthodes d'étude des caractéristiques physiologiques des bactéries phototrophes

- Utilisation des composés soufrés et des substrats organiques

1,5 l de milieu 2 de Pfennig et Trüper (1981), préparés 24 h. avant utilisation en flacon de Widdel de 2 l (Fig. 14), sont additionnés de 60 ml de carbonate à 5 %, de 0,01 % de sulfure, de 6 ml de vitamines (V 7) et ajustés à pH 7,0 à 7,3. Ce milieu estensemencé avec 100 ml d'une culture pure de bactéries phototrophes, en phase exponentielle de croissance, et distribué dans des tubes munis de bouchons à vis, de 20 ml, contenant déjà le substrat à tester sous forme de 0,2 ml d'une solution neutralisée et stérile à 5 %. Les tubes complètement remplis sont incubés à 30°C, et à 200-500 lux. 1,5 l de milieu permettent de tester 36 substrats en double et de les comparer à deux témoins contenant du milieu de base sans addition de substrat. Les croissances sont évaluées en mesurant les densités optiques des cultures, tous les jours pendant deux semaines, à 650 nm.

Les substrats testés sont les suivants :

composés soufrés : sulfure, soufre, sulfite et thiosulfate.

alcools : méthanol, éthanol, propanol, glycérol et mannitol

sucres : glucose, fructose et gluconate

acides organiques : formiate, acétate, propionate, butyrate, valérate, caprylate, pélargonate, palmitate, pyruvate, lactate, malate, fumarate, succinate, tartrate, benzoate, cyclohexanecarboxylate, glutamate

substrats complexes : phloroglucine, acide gallique, ethyl-glycol, butane-diol, acide nicotinique, catéchol, casaminoacides.

Les différents substrats sont préparés en solution à 5 %, neutralisés et stérilisés à l'autoclave à 120°C pendant 30 min. Les substrats suivants sont conservés sous atmosphère d'azote : sulfure,

sulfite, catéchol et acide gallique.

- Analyse des pigments :

Les spectres d'absorption des bactériochlorophylles (BChl) et des caroténoïdes ont été réalisés sur des suspensions cellulaires, dans le milieu de culture contenant des cellules vivantes en phase exponentielle de croissance, additionnées de 5g de saccharose pour 3,5 ml de suspension bactérienne (Trüper et Pfennig, 1981). Les spectres ont été enregistrés sur un spectrophotomètre à double faisceau, à balayage, de 300 à 900 nm, par comparaison avec un témoin (5 g de saccharose dissous dans 3,5 ml d'eau distillée.). Les caroténoïdes de la souche 5811 (Thiocapsa) ont été analysés par le Dr Karin Schmidt (Göttingen, RFA) à partir d'une culture de 20 litres, concentrée par une centrifugation en continu.

- Tests de salinité :

Pour étudier l'influence de la concentration en sel sur la croissance des souches isolées, des quantités croissantes d'une solution de NaCl-MgCl₂ (5 M - 0,2 M) ont été ajoutées à du milieu de Pfennig liquide réparti en flacons de 50 ml. Une gamme de salinité de 0 % à 10 % a été ainsi obtenue. Chaque série est ensuiteensemencée avec la même quantité (5 ml) d'une culture en phase exponentielle de croissance, incubée à une intensité lumineuse de 200 à 500 lux, à 30°C. Les densités optiques des cultures sont mesurées à 650 nm après 1, 2, 4, 8 et 15 jours d'incubation.

- Tests d'intensité lumineuse :

L'optimum d'intensité lumineuse a été déterminé pour chaque souche isolée en incubant des flacons de 50 mlensemencés chacun avec 5 ml de culture en phase exponentielle de croissance. Les flacons sont incubés à 30°C, à des intensités lumineuses de 100, 200, 300, 500, 700, 1000 et 1500 lux. Les résultats sont comparés à un témoin placé à l'obscurité.

- Tests de croissance en microaérophilie, à l'obscurité :

Ces tests ont été pratiqués selon la méthode préconisée par Kämpf et Pfennig (1980), en utilisant le milieu de Pfennig de base, additionné de sulfure, de thiosulfate ou d'acétate. Après ensemencement,

les tubes de milieu gélosé ont été incubés à 30°C, à l'obscurité, ouverts à l'air (simplement fermés avec un bouchon de coton) ou bien placés sous atmosphère composée de 1 % de CO₂, 74 % de N₂ et 25 % d'air. Après 8 à 15 jours, la croissance bactérienne apparaît sous forme d'une bande de micro-colonies qui se développent dans la zone microaérophile.

2.4.3.5. Etude morphologique des bactéries phototrophes isolées

- Préparation des lames d'agar pour l'observation au microscope optique :

Une suspension d'agar est lavée 5 fois à l'eau distillée froide, par agitation vigoureuse et décantation. Elle est ensuite ajustée à un volume précis de façon à obtenir une concentration finale de 3 %, et stérilisée pendant 30 min. à 120°C. A la sortie de l'autoclave, la suspension gélosée est rapidement étalée sur les lames de verre. Les lames sont mises à sécher, à l'abri de la poussière et des contaminations, jusqu'à l'obtention d'une très fine pellicule d'agar séché.

- Préparation et observation d'une suspension bactérienne :

Cinq ml d'une suspension bactérienne sont centrifugés (3000 rpm). Le culot cellulaire est ensuite suspendu dans 1 ml de milieu de culture frais. Sur une lame d'agar, trois gouttes (de volume précis de 0,023 ml, 0,025 ml et 0,027 ml) sont déposées et recouvertes d'une lamelle de 18 x 18 ; les lamelles sont lutées avec un mélange de paraffine/huile de paraffine (1/3, p/p). L'observation au microscope doit être rapide. Les photographies en contraste de phase (x 1000) sont réalisées dans les zones où les bactéries sont immobiles mais peu écrasées entre l'agar et la lamelle. A partir des photographies, la morphologie et la morphométrie sont déterminées.

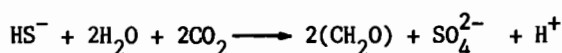
- Microscopie électronique :

Pour certaines souches, la structure cellulaire a été étudiée en microscopie électronique. Les photographies en microscopie électronique sont dues à l'obligeance de Dr Karin Schmidt (Göttingen, RFA).

2.4.4. Mesures d'activité des bactéries phototrophes

L'activité des bactéries phototrophes sulfo-oxydantes a été estimée par la mesure des quantités de sulfure consommées, dans l'hypolimnion des milieux stratifiés. Les diminutions de sulfure au bout de 12 heures ont été suffisantes pour donner une estimation assez précise de l'activité sulfo-oxydante sans utiliser des composés marqués au ¹⁴C

ou au ^{35}S . L'eau du milieu a été prélevée à différents niveaux, distribuée par débordement dans des flacons de 100 ml (deux flacons clairs et deux flacons sombres) et incubée in situ aux mêmes profondeurs. Deux incubations de 12 heures ou trois incubation de 8 heures ont été réalisées par cycle de 24 heures. L'activité phototrophe sulfo-oxydante a été estimée à partir des mesures de sulfures, avant et après incubation dans les flacons clairs et sombres. Les résultats ont été exprimés en $\mu\text{moles de sulfure} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$. La quantité de carbone assimilé au cours de l'activité sulfo-oxydante des bactéries phototrophes, a été évaluée en appliquant l'équation suivante :



dans laquelle, pour chaque mole de sulfure oxydée, 2 moles de CO_2 sont réduites.

2.4.5. Culture et identification des bactéries sulfato-réductrices

2.4.5.1. Milieux de culture utilisés

- Milieu C de Postgate (1966) :

KH_2PO_4 , 0,5 g ; NH_4Cl , 1 g ; Na_2SO_4 , 4,5 g ; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0,06 g ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,06 g ; lactate-Na, 6 g ; extrait de levure, 1 g ; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0,1 g ; citrate-Na, $2\text{H}_2\text{O}$, 0,3 g ; eau distillée qsp 1000 ml ; pH : 7,5 ; pour les souches marines, 20 g de NaCl et 2,94 g de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ sont ajoutés au milieu. Le milieu est préparé avec le dispositif décrit par Widdel (Fig. 14), autoclavé à 120°C pendant 30 à 45 min. et refroidi sous atmosphère d'azote. Il est ensuite réparti aseptiquement en flacons de 50 ml ou 100 ml, fermés avec des bouchons métalliques vissés.

- Milieu de Widdel (1980), Pfennig et al (1981) :

Le milieu de base est préparé dans le flacon de Widdel (Fig. 14).

Na_2SO_4 , 2-3 g ; KH_2PO_4 , 0,22 g ; $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 0,4 g ; NaCl, 1-2 g ; NH_4Cl , 0,26 g ; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0,11 g ; KCl, 0,37 g ; eau distillée qsp 1000 ml ;

Pour les souches marines, la quantité de NaCl est augmentée jusqu'à 20 g et celle de $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, jusqu'à 3 g. Le milieu est autoclavé pendant 30 à 45 min. à 120°C et refroidi sous atmosphère de N_2/CO_2 (90/10). Quand le milieu est froid, les solutions suivantes sont ajoutées :

- solution d'oligo-éléments (tableau 8), SL7-1, 1 ml ; SL7-2, 1 ml ; NaHCO_3 1M (saturée en CO_2 et stérilisée par filtration), 30 ml ; $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9 \text{H}_2\text{O}$, 0,5 M, (autoclavée sous N_2), 3-4 ml ; solution de vitamines V7 (tableau 8), 4 ml. Le pH est ajusté à pH 7,2-7,4 à l'aide de solutions de HCl 2 M ou Na_2CO_3 2 M.

Le milieu est ensuite réparti aseptiquement et conservé en flacons de 50 ou 100 ml, bouchés avec une capsule métallique à vis munie d'un joint de caoutchouc.

Additionné au milieu de culture au moment de l'emploi, le substrat carboné dépend des espèces de bactéries sulfato-réductrices à cultiver : pour 50 ml de milieu de base, 0,5 ml d'une solution 1M, est ajouté dans le cas des substrats de poids moléculaire élevé (>50) ; dans le cas de substrats de poids moléculaire faible, 1 ml d'une solution 1M est additionné à 50 ml de milieu de base. Quand les acides gras et le benzoate ont été testés comme sources de carbone et d'énergie, une solution de sélénite de sodium (0,01 mM dans de la soude 10 mM) a été ajoutée au milieu de culture à raison de 0,05 ml par flacon de 50 ml. Le sélénium est nécessaire pour les activités enzymatiques (sélénoprotéines) des bactéries sulfato-réductrices quand elles utilisent les acides gras (C_{14} - C_{16}) et le benzoate (Widdel, 1980).

La formation d'une opalescence blanchâtre dans les flacons conservés à l'obscurité, indique une oxydation du sulfure, ce qui rend le milieu inutilisable.

2.4.5.2. Dénombrement des bactéries sulfato-réductrices

A la suite de la découverte par Widdel (1980) de nouvelles espèces de bactéries sulfato-réductrices, le dénombrement de ces organismes dans les milieux naturels s'est avéré incomplet ; en conséquence, deux nouvelles méthodes sont proposées pour quantifier relativement mieux les communautés de bactéries sulfato-réductrices : une méthode réalisée en milieu de Widdel liquide (MPN) et une méthode réalisée en milieu gélosé, de façon à isoler les colonies qui se sont développées, en vue d'une identification ultérieure.

- Méthode en milieu liquide :

Un litre de milieu de Widdel, additionné de 10 ml d'une solution 1M de formiate (F), d'acétate (A), de lactate (L), de propionate (P)

ou de butyrate (B), est distribué en tubes de 12 ml (tubes de dilution pour la technique de Hungate, Bellco). Au moment de l'analyse, 1 ml de milieu est enlevé de chaque tube et remplacé par 1 ml d'un échantillon et de ses dilutions. Trois tubes sont utilisés par dilution. Pour une meilleure anaérobiose, chaque tube reçoit 0,005 ml de dithionite à 3 % (solution stérile conservée sous atmosphère de N_2). Les tubes sont ensuite incubés à 30°C, à l'obscurité pendant une période de 15 jours à trois semaines. Après cette période, chaque tube est additionné de quelques gouttes d'une solution de sulfate de cuivre 5 mM dans de l'HCl 50 mM. Dans les tubes où du sulfure a été formé, il apparaît une coloration brun-noir due à un précipité de sulfure de cuivre. Ces tubes sont comptés " positifs " ; les résultats obtenus sont reportés sur une table du MPN (Mac Crady, 1918). Cette méthode permet de dénombrer les bactéries sulfato-réductrices capables de se développer sur le substrat carboné choisi et donc d'orienter partiellement l'identification des espèces dénombrées. Pour le dénombrement global des bactéries sulfato-réductrices, le milieu de culture contient à la fois du lactate (10 mM) et de l'acétate (10 mM) ; ces deux substrats permettent de cultiver toutes les espèces de bactéries sulfato-réductrices.

- Méthode en milieu solide :

Le principe d'ensemencement reste le même que celui utilisé pour les bactéries phototrophes. Toutefois, quelques modifications doivent être apportées au milieu de Widdel : addition avant l'emploi de 0,01 % d'une solution de $FeCl_2 \cdot 4H_2O$ et de 0,05 % d'extrait de levure.

Après ensemencement, chaque tube de milieu gélosé est additionné d'une goutte de dithionite. Les tubes sont ensuite rapidement refroidis et paraffinés selon la méthode décrite pour les bactéries phototrophes. Après incubation à 30°C pendant 15 jours à 3 semaines ou 1 mois, les dénombrements des bactéries sulfato-réductrices sont estimés par comptage des colonies noires (précipité de sulfure de fer) qui se sont développées dans les tubes gélosés.

- Dénombrement dans le milieu C gélosé :

La méthode utilisée est la même que celle utilisée pour le dénombrement des bactéries phototrophes.

Une étude comparative préliminaire entre les différentes méthodes a montré que la meilleure technique pour le dénombrement des

bactéries sulfato-réductrices, est celle du MPN en milieu de Widdel liquide, en utilisant le lactate + acétate comme double source de carbone. Les dénombrements obtenus par cette méthode sont souvent 10 fois plus élevés que ceux obtenus avec les milieux gélosés. Ces derniers ont toutefois été utilisés pour isoler des souches de bactéries sulfato-réductrices.

2.4.5.3. Isolement et identification des souches de bactéries sulfato-réductrices (BSR)

Les colonies noires apparues dans les milieux solidifiés sont repiquées et purifiées selon la méthode décrite pour les bactéries phototrophes. La pureté des cultures a été vérifiée par observation au microscope et par ensemencement dans des milieux gélosés pour bactéries hétérotrophes aérobies, pour bactéries fermentatives, pour thiobacilles et pour bactéries phototrophes.

Certaines souches de BSR ont été obtenues après enrichissements sélectifs en milieu de Widdel liquide, en utilisant des substrats organiques spécifiques.

Les BSR isolées ont été identifiées à l'aide de critères morphologiques, morphométriques et des tests d'utilisation des substrats carbonés. Ces derniers sont testés en flacons de 50 ml (concentration de 10 mM) ensemencés avec 5 ml d'une souche pure en phase exponentielle de croissance, et incubés à l'obscurité pendant 15 jours. Les résultats positifs sont mis en évidence par addition de 0,5 ml de la culture à 2 ml de la solution de sulfate de cuivre précédemment décrite, qui devient noire si du sulfure a été produit, et par observation de la croissance bactérienne (trouble du milieu de culture et observation au microscope).

2.4.6. Activités relatives des bactéries sulfato-réductrices

L'activité des BSR a été mesurée "in situ", en présence de différents substrats organiques. Ces activités correspondent à des mesures relatives qui permettent de comparer "in situ" l'utilisation préférentielle de tel ou tel substrat.

- Mesures dans les sédiments :

Dans des flacons de 50 ml de milieu de Widdel, 1g de sédiment est homogénéisé et incubé "in situ" à l'obscurité, en présence de différents substrats. 5 substrats ont été testés : formiate, lactate, acétate, propionate et butyrate (2 mM). Après 24 heures d'incubation, les productions de sulfure dans les flacons sont mesurées par rapport à celles

d'un flacon témoin contenant la même quantité de sédiment, sans substrat. Elles sont exprimées en μ moles de sulfure par gramme de sédiment et par jour.

- Mesures dans la colonne d'eau :

La même méthode est appliquée à l'hypolimnion des milieux stratifiés. Les flacons de 50 ml teintés (obscurs), contenant 0,5 ml de chaque substrat (2 mM), sont complètement remplis avec de l'eau du milieu prélevée à différents niveaux, et incubés "in situ" à ces mêmes profondeurs.

Après 24 heures d'incubation, les productions de sulfure sont analysées comme précédemment. Les résultats sont exprimés en μ moles de sulfure par litre d'eau et par jour.

2.5. Méthodes d'analyses du zooplancton et des relations trophiques

Dans l'épilimnion de la baie de Biétri (Lagune Ebrié, côte d'Ivoire), le zooplancton a été récolté par traction verticale ou horizontale de deux filets de 60 μ m de vide de maille. Les filets sont tirés depuis différentes profondeurs, afin de déterminer la structure de la répartition verticale du zooplancton dans la colonne d'eau. Pour obtenir un échantillonnage moyen, 2 ou 3 traits de filets ont été mélangés. La biomasse a été estimée à partir des poids des différents stades de développement d'individus formolés (Pagano et Saint Jean, 1983). Le biovolume a été déterminé par décantation en éprouvette de 50 ml.

Les comptages et la structure des communautés ont été obtenus par observation et tri des différentes espèces au stéréomicroscope (loupe binoculaire, x 40).

- Analyse des contenus du tractus digestif de l'espèce

Acartia clausi (copépode, calanoïde) :

Des individus adultes de l'espèce A. clausi ont été répartis par lots de 100 individus puis anesthésiés par du CO_2 .

La quantité de chlorophylle a contenue dans les tractus digestifs a été déterminée selon la méthode de Mackas et Bohrer (1976). Les individus sont préalablement rincés 5 fois dans de l'eau distillée, récupérés sur un filtre Wathman et broyés au broyeur de Potter. La chlorophylle a été dosée par fluorimétrie à l'aide d'un fluorimètre TURNER.

Les bactériochlorophylles obtenues par la même méthode ont été analysées selon la méthode de Takahashi et Ishimura (1968).

Les bactéries présentes dans les tractus digestifs ont été dénombrées par ensemencement sur milieux sélectifs, de suspensions de 100 individus adultes de A. clausi, préalablement lavés 5 fois dans de l'eau distillée stérile, ultrasonifiés (50 KHZ pendant 10 min) et broyés dans 9 ml d'eau isotonique stérile ou de milieu de culture stérile.

- Analyse des ingestions et des pontes de l'espèce A. clausi en laboratoire :

5 individus adultes femelles de A. clausi ont été placés dans des pilluliers contenant 50 ml d'eau de lagune stérilisée par filtration, nourris à partir de cultures pures de différentes espèces d'algues unicellulaires ou de bactéries phototrophes, et mis en incubation à la température du milieu lagunaire, dans une enceinte thermostatée, à l'obscurité.

Toutes les 6 heures, au cours de cycles de 24 heures, les analyses suivantes ont été réalisées : estimation des pontes des femelles et taille des femelles ; estimation des biomasses algales et bactériennes par comptages bactériens ; dosages des chlorophylles et des bactériochlorophylles ; dosages du carbone, de l'azote et du phosphore organique par les méthodes préconisées par Strickland et Parsons (1968).

Les résultats obtenus ont permis d'apprécier la quantité de nourriture ingérée et l'activité des femelles de copépodes, en fonction de la qualité de la nourriture fournie.

CHAPITRE TROIS

REPARTITION ET DEVELOPPEMENT DES BACTERIES PHOTOTROPHES ET SULFATO-REDUCTRICES DANS LES MILIEUX LAGUNAIRES

	pages
<u>3.1. Les milieux lagunaires des régions tempérées.....</u>	79
3.1.1. Les sulfobactéries dans l'étang de l'Or.....	79
3.1.1.1. Evolution des paramètres physiques et chimiques au cours d'un cycle annuel.....	79
3.1.1.2. Evolution des populations bactériennes.....	83
3.1.1.3. Discussion	93
3.1.2. Les bactéries phototrophes dans les lagunes de Certes.....	99
3.1.2.1. Evolution des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques	99
3.1.2.2. Cas d'une prolifération localisée de bactéries phototrophes	103
3.1.2.3. Discussion.....	103
3.1.3. Les sulfobactéries dans l'étang du Prévost.....	105
3.1.3.1. Etude des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques au cours de cycles annuels....	107
3.1.3.1.1. Les paramètres physiques et chimiques.....	107
3.1.3.1.2. Les paramètres bactériologiques.....	109
3.1.3.2. Evolution des paramètres chimiques et bacté- riologiques dans la profondeur du sédiment, selon les saisons	113
3.1.3.2.1. Les paramètres chimiques.....	113
3.1.3.2.2. Les paramètres bactériologiques.....	113
3.1.3.3. Discussion.....	117
<u>3.2. Les milieux lagunaires tropicaux. Etude de la lagune Ebrié.....</u>	123
3.2.1. La baie de Biétri.....	123
3.2.1.1. Paramètres physiques et chimiques.....	123
3.2.1.2. Paramètres bactériologiques.....	131
3.2.1.3. Discussion.....	151
3.2.2. La baie de Abou-Abou.....	151
3.2.2.1. Distribution et évolution des paramètres physiques et chimiques.....	151
3.2.2.2. Les paramètres bactériologiques.....	157
3.2.2.3. Discussion.....	163
3.2.3. La baie de Toupah.....	171
3.2.3.1. Evolution des paramètres physiques et chimiques.....	171

3.2.3.2. Paramètres bactériologiques.....	173
3.2.3.3. Discussion.....	175
<u>3.3. Conclusions sur la répartition et le développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato- réductrices dans les milieux lagunaires.....</u>	<u>177</u>
<u>3.4. Résumé</u>	<u>189</u>

L'étude des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices a été réalisée dans différentes lagunes des régions tempérées et tropicales, afin de tenter une généralisation du développement et du rôle de ces organismes dans les milieux lagunaires. De 1975 à 1980, ces études ont porté sur des milieux lagunaires méditerranéens et atlantiques ; ensuite, de 1980 à 1984, ce même type de recherche a été développé dans des milieux lagunaires tropicaux.

Les différentes lagunes étudiées sont toutes des milieux saumâtres (Tableau 9) dont les salinités varient dans la tranche des milieux mixohalins (classification du symposium de Venise, 1958). Les salinités les plus fortes sont voisines de celles de l'eau de mer, à l'exception de l'étang du Prévost où, parfois, l'évaporation conduit à des sursalures du milieu. Les salinités les plus basses ont été observées pour la baie de Toupah, milieu oligohalin.

3.1. Les milieux lagunaires des régions tempérées

Plusieurs études, correspondant à des cycles d'analyses annuels ont été menées dans deux lagunes de la côte méditerranéenne (étangs du Prévost et de l'Or) et une lagune de la côte atlantique (lagunes de Certes).

3.1.1. Les sulfo-bactéries dans l'étang de l'Or

3.1.1.1. Evolution des paramètres physiques et chimiques au cours d'un cycle annuel

Pendant l'année 1977, de février à octobre, des prélèvements mensuels ont été effectués dans les eaux et les sédiments des 7 stations de prélèvement.

Tableau 9 - Variation des salinités des eaux des différentes lagunes étudiées et classement des lagunes selon l'échelle de salinité définie par le symposium de Venise (1958).

Salinity ranges in the water of the 6 sampled lagoons : their classification according to the salinity range proposed by the symposium of Venice (1958).

MILIEUX	LAGUNES	limnique 0	MIXOHALIN				HYPERHALIN 38 — — — → 350
			OLIGOHALIN 0.5	MESOHALIN 5	POLYHALIN 18	EUHALIN 30	
Tempérés	3. Prévost (1)			6.5 ←			39
	1. Or (1)		1 ←			25	
	2. Certes (2)			7.1 ←		30	
Tropicaux	4. Biétri			6 ←		30	
	5. Abou-Abou		0.5 ←			28	
	6. Touyah	0 ←		4			

Salinité exprimée en $g.l^{-1}$.

(1) d'après Guelorget & Michel (1979)

(2) d'après Troussellier (1981)

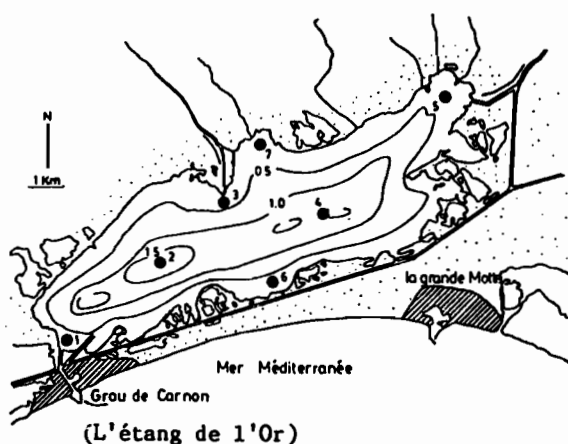
Tableau 10a - Taux d'oxygène dissous (en ppm) dans les eaux de surface des stations 1 à 7 de l'étang de l'Or, de Février à Octobre 1977.

10b - Taux d'oxygène dissous (en ppm) dans les eaux de fond des stations 1 à 7 de l'étang de l'Or, de Février à Octobre 1977.

Dissolved oxygen (ppm) in surface water (10a) or bottom water (10b) of the 7 sampling stations in Or Lagoon, from February 1977 to October 1977.

10a									
Stations	F	M	A	M	J	J	A	S	O
E ₁	15,5	9,3	-	11	-	11	5,5	10,5	10
E ₂	15,4	10	-	8,0	-	7	3	6,5	9,5
E ₃	16,5	9,7	-	7,0	-	6	2,5	7	10
E ₄	15,9	10,3	-	9	-	8	4	7,5	9,5
E ₅	15,4	9,0	-	9	-	8	0,5	6	9
E ₆	16,3	10,6	-	8	-	7	2,5	9	9,5
E ₇	17,3	11,4	-	7	-	5	1,5	6,5	9
Moyennes	16,1	10,1	-	8,5	-	7,4	2,8	7,6	9,5
10b									
Stations	F	M	A	M	J	J	A	S	O
F ₁	14	10	-	10	-	10,5	3,5	10	11
F ₂	15	10,5	-	7,5	-	7,5	2	7	10
F ₃	15,5	10	-	7	-	6	3	7	10
F ₄	16	10	-	8	-	8,5	1,0	6,5	9
F ₅	14,5	9	-	8,5	-	7,5	0,0	7	8,5
F ₆	16	11	-	7,5	-	6	1,5	8,5	8,5
F ₇	16,5	10,5	-	6,5	-	6	1,0	7,0	8,0
Moyennes	15,5	10,1	-	7,9	-	7,5	1,7	7,6	9,3

- l'oxygène dissous (Tableaux 10 a et b)



D'une manière générale, le taux d'oxygène dissous est toujours nul dans le sédiment de la lagune, quelles que soient les stations d'études et les saisons. Par contre, l'oxygène dissous est toujours présent, à des taux variables, dans toute la colonne d'eau, à

l'exception de la station 5 située dans la partie la plus continentale, recevant des apports d'eau douce. Dans cette dernière, à la saison la plus chaude (août 1977), les teneurs d'oxygène dissous ont été très faibles dans les eaux de surface (0,5 ppm) et nulles dans les eaux de fond. Pour toutes les autres stations, les valeurs les plus élevées ont été obtenues en période froide et au début du printemps (avril-mai), les valeurs les plus basses étant observées en période chaude.

- Les sulfures (Tableau 11)

Dans les eaux de surface, les teneurs en sulfure ($\text{H}_2\text{S} + \text{HS}^- + \text{S}^{2-}$) sont toujours extrêmement faibles (0,01 ppm soit $0,3 \mu\text{moles. l}^{-1}$) et peuvent être considérées comme négligeables. Par contre, dans les sédiments, les valeurs toujours élevées témoignent d'une grande activité sulfato-réductrice. Dans ce cas, elles correspondent aux sulfures libres + les sulfures fixés (FeS). Au cours de l'année, ces valeurs ont peu fluctué, ne faisant pas apparaître très nettement de variation saisonnière. Toutefois, l'analyse des valeurs des moyennes mensuelles pour l'ensemble des stations montre une production de sulfure maximum durant les mois de février et mars. Les influences continentales et marines sont par contre marquées. En effet, dans les stations proches de la communication avec la mer, les valeurs observées dans les sédiments ont été inférieures à celles des sédiments des stations plus continentales (4, 5 et 7), à l'exception de la station 3, où les valeurs obtenues

Tableau 11 - Taux de sulfure exprimé en ppm de S^{2-} , enregistrés dans les eaux de fond (E) et les sédiments (S) des stations 1 à 7 dans l'étang de l'Or, de Février 1977 à Octobre 1977.

Sulfide (ppm of S^{2-}) in bottom water (E) and sediments (S) of the 7 sampling stations in Or Lagoon, from February 1977 to October 1977.

X_1 = annual means of sulfide in sediment samples at each sampling stations.

X_2 = means of sulfide for the 7 stations, at each sampling month.

X_1	Stations	F	M	A	M	J	J	A	S	O
3,8. 10^3	E 1	0,70	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 1	6,6. 10^3	8,5. 10^3	1,5. 10^3	2,7. 10^2	3,1. 10^3	3,3. 10^3	3,5. 10^3		
5,6. 10^3	E 2	0,08	0,06	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 2	15,9. 10^3	2,4. 10^2	6,9. 10^3	3. 10^3	6,7. 10^3	2,7. 10^3	3,8. 10^3		
2,5. 10^3	E 3	0,50	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 3	6,7. 10^3	1,1. 10^3	2,9. 10^3	1,8. 10^3	1,1. 10^3	1,8. 10^3	1,8. 10^3		
6,8. 10^3	E 4	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 4	11,8. 10^3	15,3. 10^3	1,4. 10^3	10,2. 10^3	1,8. 10^3	4,2. 10^3	2,9. 10^3		
7,2. 10^3	E 5	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 5	9. 10^3	22,1. 10^3	8. 10^3	2. 10^3	1,2. 10^3	5,04. 10^3	7,3. 10^3		
2,9. 10^3	E 6	0,18	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 6	11,5. 10^3	4,9. 10^3	7,8. 10^2	7,6. 10^2	7,5. 10^2	5,6. 10^2	9,0. 10^2		
6,9. 10^3	E 7	0,06	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	
	S 7	4,8. 10^3	14,2. 10^3	17,3. 10^3	7,4. 10^3	4,8. 10^2	7,4. 10^2	3,5. 10^3		
	X_2	9,4. 10^3	8,2. 10^3	5,5. 10^3	3,6. 10^3	2,2. 10^3	3,04. 10^3	4,8. 10^3		

Sédiments : X_1 = moyenne annuelle à chaque station.

X_2 = moyenne des stations par mois de prélèvement.

($2,5 \cdot 10^3$ ppm) sont les plus faibles. La moyenne annuelle la plus élevée est observée à la station 5 ($7,2 \cdot 10^3$ ppm), qui est une zone d'accumulation détritique correspondant à la partie de l'étang où les valeurs d'oxygène dissous sont les plus faibles, au cours de la saison chaude.

- La température :

Les températures des eaux (Tableau 12) varient de 4°C à 26°C .

3.1.1.2. Evolution des populations bactériennes

Des dénombrements des thiobactéries aérobies, des bactéries phototrophes anoxygéniques et des bactéries sulfato-réductrices ont été réalisés à partir des prélèvements d'eau et de sédiment effectués chaque mois aux 7 stations de prélèvement.

- Evolution des thiobacilles (Fig. 15 a et b)

Les dénombrements de thiobacilles effectués sur milieu S, sont toujours plus élevés dans les échantillons de sédiment de surface que dans les eaux. Toutefois, bien que dans ces dernières, les teneurs en sulfure soient toujours très faibles, les nombres de thiobacilles y sont relativement élevés. Pendant la période hivernale, les valeurs obtenues aux 7 stations sont semblables (10^2 à 10^3 bactéries par ml d'eau). Elles augmentent au cours du réchauffement des eaux pour atteindre 10^5 - 10^6 bactéries par ml de juillet à septembre, à l'exception de la station 1, proche de la communication avec la mer, où les valeurs restent relativement stables (10^2 à 10^3 bactéries par ml) pendant toute la période d'étude. Dans les sédiments de surface, les nombres de thiobacilles évoluent de la même façon. Ils sont toutefois 10 fois supérieurs à ceux obtenus dans les eaux de surface, et restent élevés en automne. Les nombres les plus élevés ont été obtenus dans les sédiments des trois stations de type continental (3, 5 et 7).

Les représentations des valeurs moyennes (Fig. 16 a, b, c, d) font bien apparaître la différence entre les stations sous influence continentale, et les stations sous influence marine, essentiellement les stations 1 et 2, dans lesquelles les nombres fluctuent peu quelles que soient les saisons.

- Evolution des bactéries phototrophes :

Les dénombrements des bactéries phototrophes (Fig. 17 a, b) totalisent les colonies rouges, vertes et brunes qui se sont développées

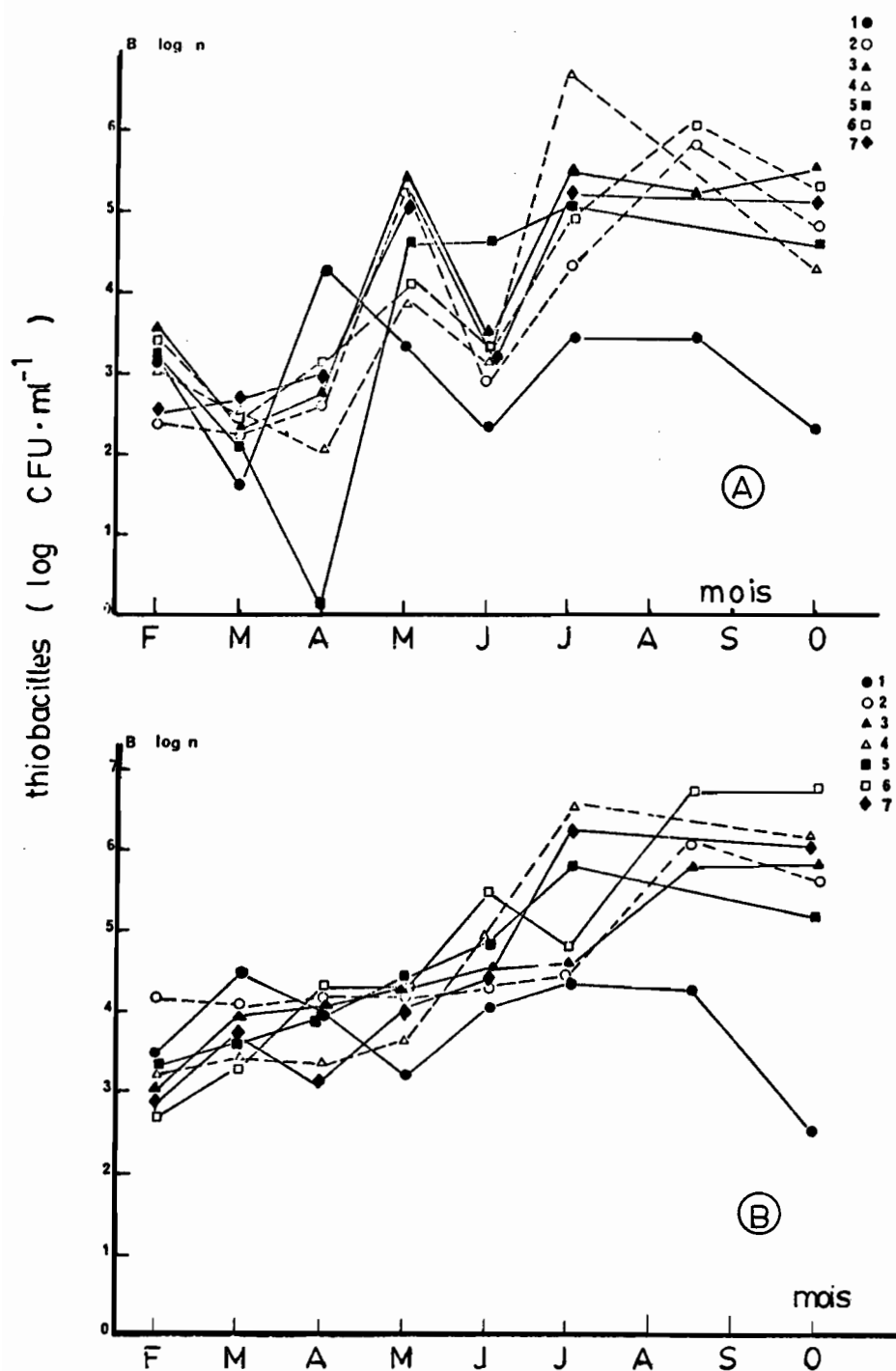


Fig. 15a, b - Evolution du nombre de Thiobacilles dans les eaux (a) et dans les sédiments (b) des station 1 à 7 de l'étang de l'Or de Février 1977 à Octobre 1977.

Distribution of Thiobacilli in waters (a) and sediments (b) of stations 1 to 7 in Or Lagoon, Feb. 1977 through Oct. 1977.

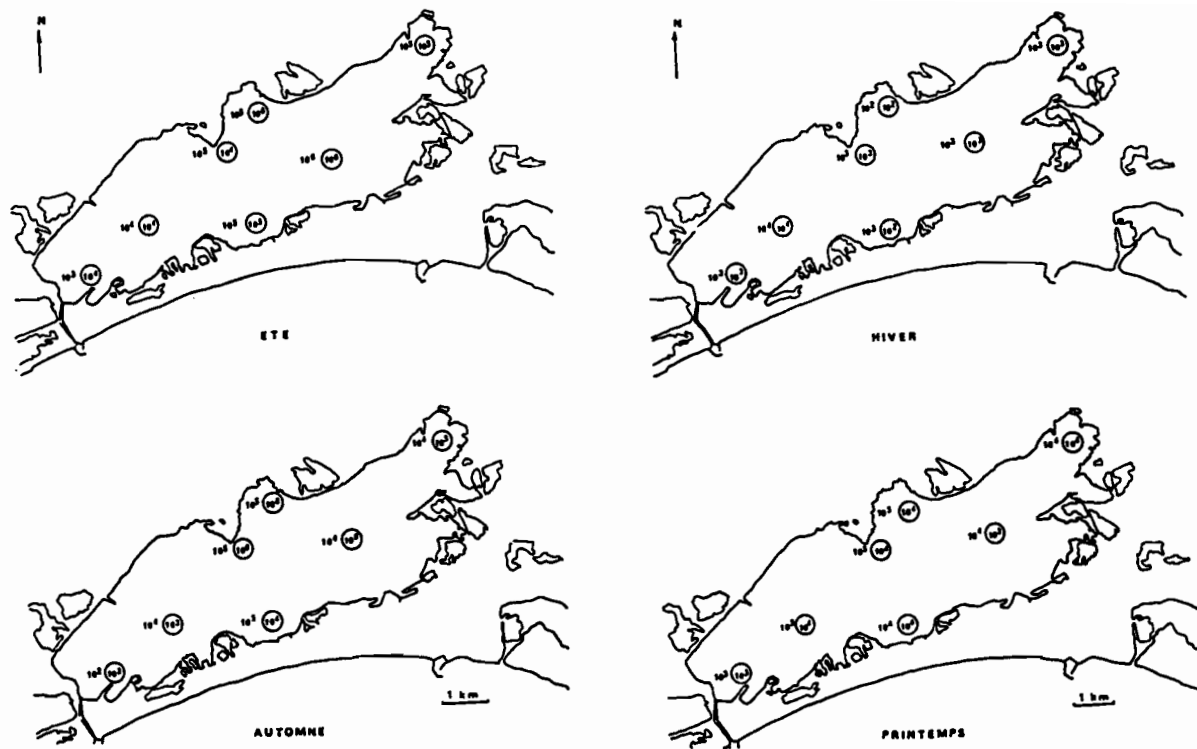


Fig. 16 - Moyenne des nombres de Thiobacilles dans les eaux et les sédiments de l'étang de l'Or, à chaque saison de l'année 1977. Les nombres dans un rond correspondent aux analyses dans les sédiments. (valeurs en nb.CFU. ml⁻¹).

Means of Thiobacilli numbers in waters and sediments of Or Lagoon, at different seasons in 1977. Numbers in circles indicate values obtained in sediments (number of CFU.ml⁻¹).

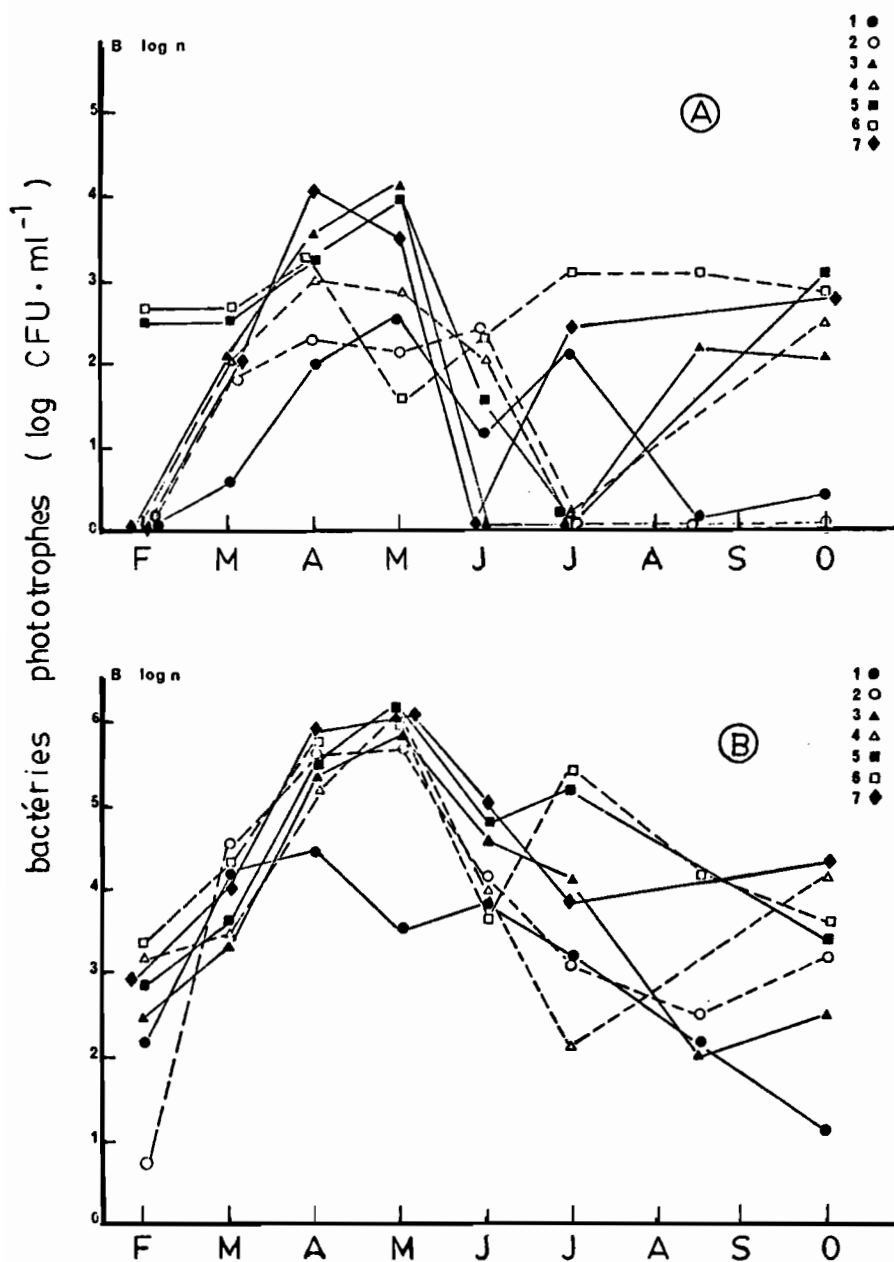


Fig. 17 - Evolution du nombre de bactéries phototrophes dans les eaux (a) et les sédiments (b) des 7 stations de l'étang de l'Or, de Février à Octobre 1977.

Distribution of phototrophs in waters (a) and sediments (b) of the 7 sampling stations in Or Lagoon, Feb. 1977 through Oct. 1977.

dans le milieu gélosé de Pfennig. Bien que cela paraisse surprenant, des bactéries phototrophes ont été dénombrées dans les eaux de surface aérées, provenant certainement d'une remise en suspension des sédiments provoquée par des perturbations biologiques, physiques (mouvements des masses d'eaux) ou issues des apports continentaux et en cours de sédimentation.

Pendant la période hivernale, leur nombre est peu élevé, à l'exception des stations 5 et 6 (10^2 - 10^3 bactéries. ml^{-1}). Les valeurs les plus élevées ont été observées au printemps (en mai), pour les stations 3 et 5 (10^4 bactéries. ml^{-1} d'eau) ; pendant la saison chaude, les nombres de bactéries phototrophes restent élevés.

Dans les sédiments, les résultats obtenus présentent une évolution analogue, mais à des taux plus élevés. Pendant la saison froide, les nombres de bactéries phototrophes varient de 10 à 1000 bactéries. ml^{-1} de sédiment de surface. Ces valeurs augmentent au cours du réchauffement des eaux pour atteindre 10^5 - 10^6 bactéries. ml^{-1} de sédiment, au mois de mai 1977. Seule, la station 1 fait exception, les nombres de bactéries phototrophes n'excédant pas 10^4 bactéries. ml^{-1} de sédiment. En période estivale, les valeurs restent relativement élevées, quoique plus faibles que celles observées au printemps.

Les dénombrements moyens, calculés par saisons, sont reportés sur les figures 18 a, b, c, d. D'une façon générale, les résultats font apparaître une plus grande concentration des bactéries phototrophes dans les sédiments des régions sous influence continentale (stations 3, 4 et 5) et dans les zones d'herbiers (stations 6 et 7), tout le long de l'année et au cours des "blooms" printaniers.

L'analyse de la structure des communautés de bactéries phototrophes, montre une dominance des bactéries pourpres sulfureuses (Fig.19). L'identification des genres repose sur des critères morphologiques et pigmentaires (Pfennig et Trüper, 1974). Au cours de l'hiver, deux genres sont dominants : Rhodospseudomonas et Thiocapsa. Les bactéries phototrophes sulfureuses, pourpres et vertes représentent 65 % de la communauté, les bactéries pourpres formant à elles seules 40 %. Au printemps, les Chromatiaceae (formées par les genres Thiocapsa, Chromatium et Thiocystis) représentent 80 % de la communauté, les 20 % restant étant formés par les Chlorobiaceae. Les bactéries phototrophes non sulfureuses

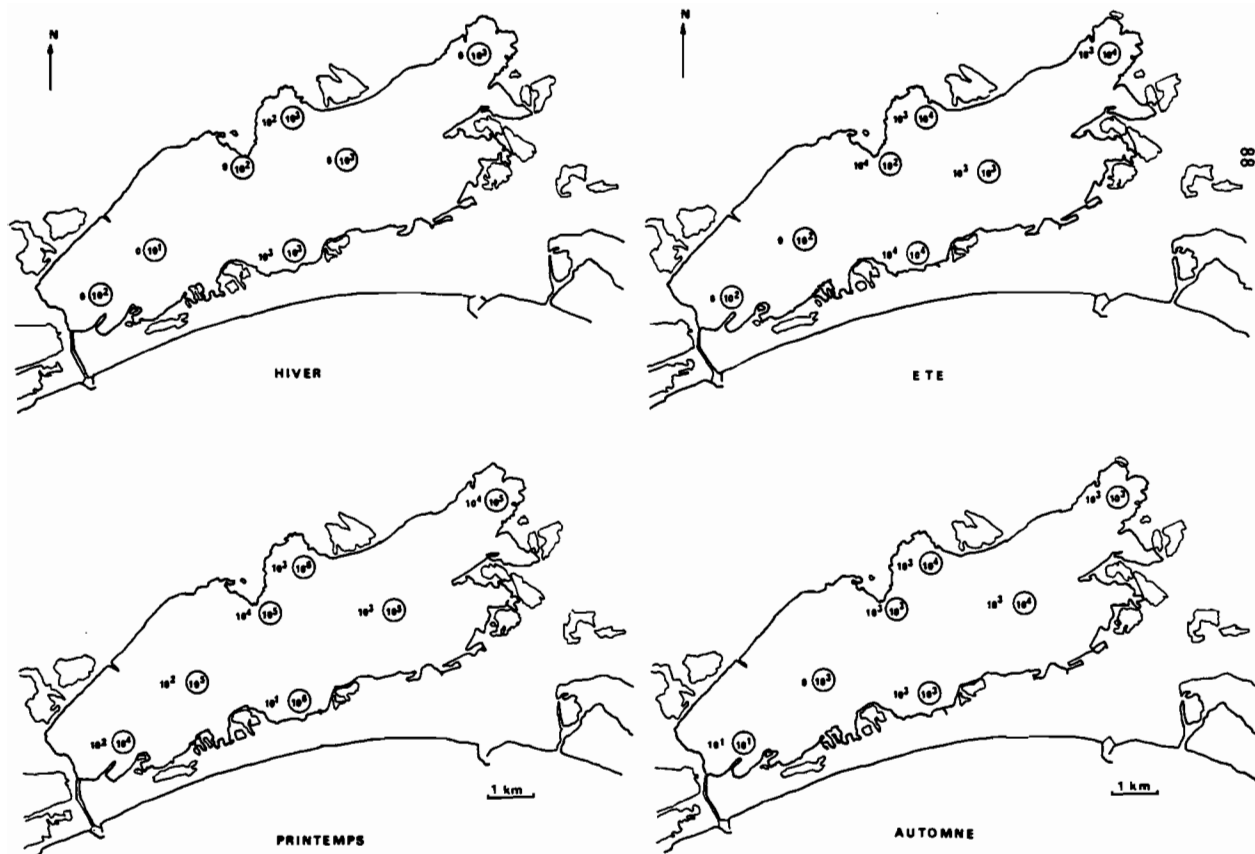


Fig. 18 - Moyenne des nombres de bactéries phototrophes dans les eaux et les sédiments de l'étang de l'Or, à chaque saison de l'année 1977. Les nombres dans un rond correspondent aux analyses dans les sédiments. (Nombre CFU.ml⁻¹).

Means of phototrophic bacteria numbers in waters and sediments of Or Lagoon, at different seasons in 1977. Numbers in circles indicate values obtained in sediments (CFU.ml⁻¹).

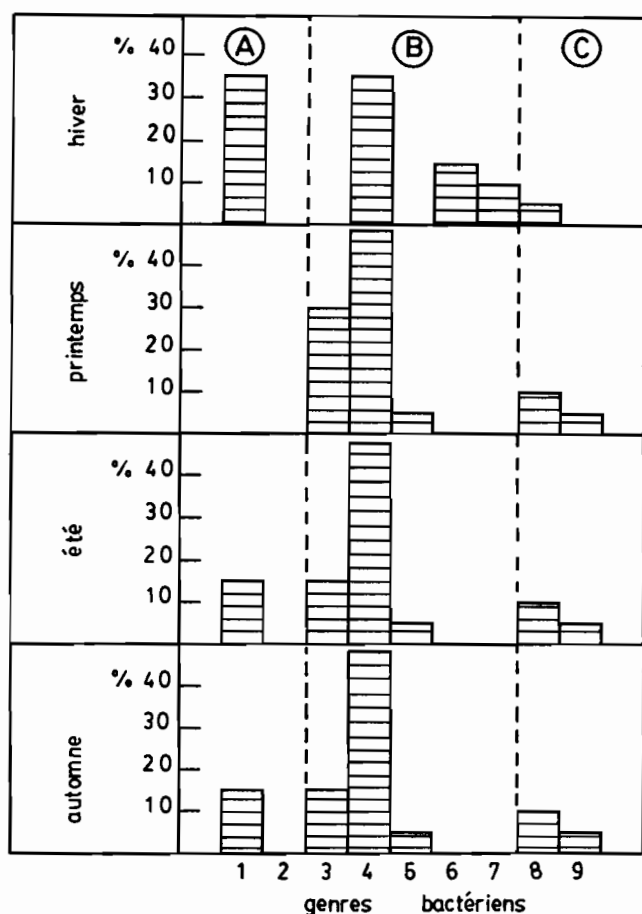


Fig. 19 - Pourcentage et répartition des genres formant les communautés de bactéries phototrophes dans les sédiments de l'étang de l'Or à chaque saison en 1977.

Percentages and distribution of genera that compose communities of phototrophic bacteria in the sediments of Or Lagoon, at different seasons, in 1977.

A = phototrophic non sulfur bacteria :

1 = *Rhodospseudomonas* ; 2 = *Rhodospirillum*.

B = purple sulfur bacteria

3 = *Chromatium* ; 4 = *Thiocapsa* ; 5 = *Thiocystis* ;

6 = *Ectothiorhodospira* ; 7 = *Thiospirillum* ;

C = green sulfur bacteria :

8 = *Chlorobium* ; 9 = *Prosthecochloris*.

Tableau 12 - Température des eaux de surface et des eaux de fond de l'étang de l'Or, de Février 1977 à Octobre 1977. Chaque valeur correspond à une moyenne des mesures pratiquées aux 7 stations de prélèvement.

Temperature of surface and bottom waters in Or Lagoon, from February 1977 to October 1977. Each value is a mean of measurements made at the 7 sampling stations.

Mois	F	M	A	M	J	J	A	S	O
T° eau de surface	6°	3	15	-	20	22	25	-	18
T° eau de fond	4°	3	14	-	22	24	26	-	18

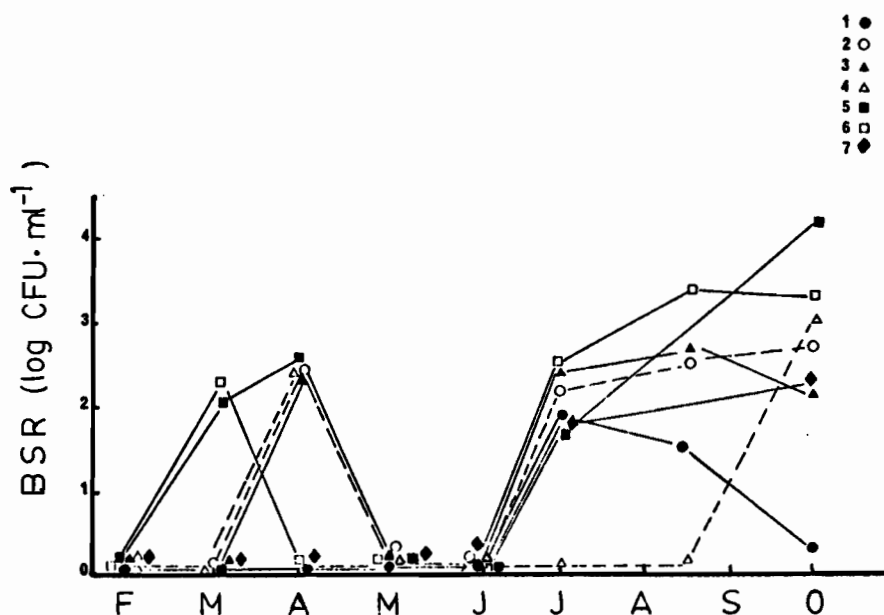


Fig. 20 - Evolution du nombre de bactéries sulfato-réductrices utilisant le lactate dans les sédiments des 7 stations de l'étang de l'Or, de Février 1977 à Octobre 1977.

Distribution of sulfate reducers growing on lactate, in the sediments of the 7 stations in Or Lagoon, from Feb. 1977 to Oct. 1977.

n'ont pas été isolées des sédiments à cette période, ce qui suggère que la prolifération des bactéries phototrophes sulfureuses, conséquence d'une activation du cycle du soufre, masque la présence des *Rhodospirillaceae* à l'analyse. Pendant l'été, avec la diminution du nombre de bactéries phototrophes, les bactéries phototrophes non sulfureuses réapparaissent dans les cultures. Elles représentent 20 % de la communauté ; les bactéries phototrophes sulfureuses qui en représentent les 80 %, appartiennent aux *Chromatiaceae* (60 %) et aux *Chlorobiaceae* (20 %). En automne, ce pourcentage s'est maintenu aux différentes stations mettant toujours en évidence la dominance du genre Thiocapsa.

- Evolution des bactéries sulfato-réductrices (Fig. 20) :

Les bactéries sulfato-réductrices (BSR) ont été dénombrées dans des milieux gélosés contenant du lactate comme source de carbone et d'énergie. Dans les eaux de surface, les résultats toujours nuls, suggèrent que ces bactéries anaérobies sont plus sensibles à la présence d'oxygène que les bactéries phototrophes. Dans les sédiments, par contre, les nombres de bactéries sulfato-réductrices varient au cours du temps, en fonction des stations étudiées. Pendant la saison hivernale, le nombre de BSR dans le sédiment de surface, est très faible (1 à 5 bactéries. ml^{-1}). Il augmente rapidement dès le mois de mars dans les sédiments des stations sous influence continentale (stations 3 et 5) et des stations centrales (2 et 4) ; il atteint des valeurs de 10^2 à 10^3 bactéries. ml^{-1} au printemps. Ce nombre est toujours très bas dans les zones d'herbiers et dans la zone proche de la communication avec la mer (station 1). Les valeurs maximales ont été observées au cours de la période chaude : 10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1} .

Les dénombrements moyens de BSR sont représentés sur les figures 21a, b, c, d. Pendant le printemps et l'automne, les concentrations les plus importantes de BSR se situent dans les zones sous influence continentale essentiellement aux stations 3, 5 et 7.

De façon à caractériser les 7 stations, des comparaisons ont été établies entre les nombres de bactéries sulfato-réductrices et les teneurs en soufre dans les sédiments de surface. Les résultats regroupés sur la figure 22 correspondent aux valeurs moyennes des prélèvements annuels pour chaque station. Ils montrent, à l'exception de la station 3, que l'importance des populations sulfato-réductrices est liée aux teneurs

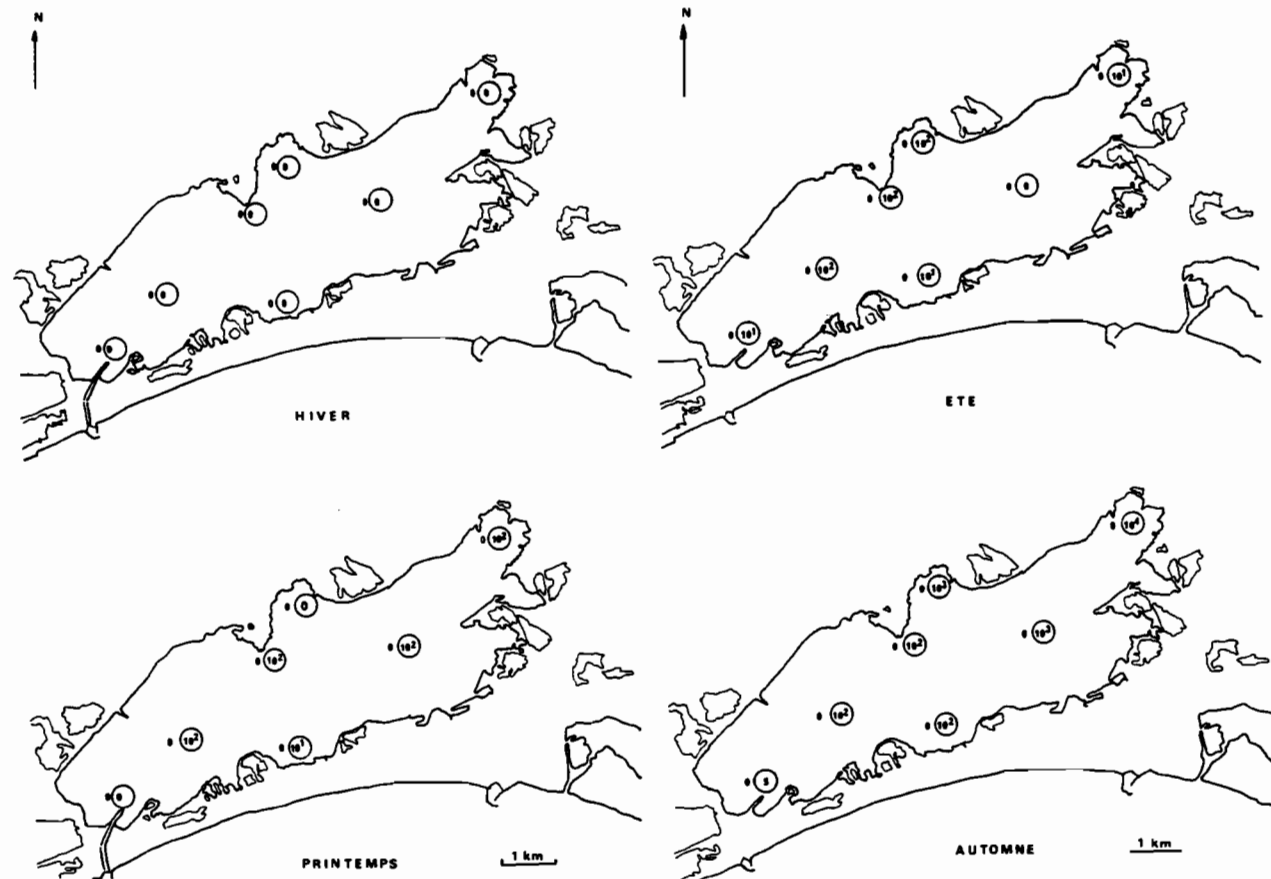


Fig. 21 - Moyennes des nombres de B.S.R. dans les eaux et les sédiments de l'étang de l'or, à chaque saison de l'année 1977. Les nombres encadrés correspondent aux analyses dans les sédiments (C.F.U.ml⁻¹).
Means of Sulfate reducers in waters and sediments of Or Lagoon, at different seasons in 1977. Numbers in circles indicate values obtained in sediments (CFU.ml⁻¹).

en sulfure : les nombres moyens les plus élevés sont observés pour les stations où les teneurs en sulfure sont également les plus élevées (stations 2, 4, 5, 7). Dans les sédiments des stations 1 et 6 où l'influence marine est maximum, les nombres de BSR moyens ainsi que les taux moyens de sulfure, sont les plus faibles.

Des comparaisons de même genre ont été réalisées entre les nombres moyens de BSR et de bactéries phototrophes, de thiobacilles et de BSR, de thiobacilles et de bactéries phototrophes. Les différents résultats obtenus sont présentés respectivement dans les figures 23 et 24. Il en ressort que la station 1 se distingue des autres stations par des nombres moyens de BSR, de thiobacilles ou de bactéries phototrophes, beaucoup plus faibles. Les nombres moyens de thiobacilles et de bactéries phototrophes calculés pour toutes les autres stations, se regroupent (Fig. 24b). Par contre, les systèmes BSR/bactéries phototrophes ou BSR/thiobacilles, séparent clairement les stations 5 et 6, soulignant l'importance du nombre de sulfato-réducteurs, élevé à la station 5 et faible à la station 6.

Au cours du cycle d'étude, les saisons ont eu une influence bien marquée sur les communautés de sulfo-bactéries. Une représentation des valeurs moyennes des 7 stations met en évidence les évolutions saisonnières des différents paramètres choisis (Fig. 25). Ainsi, pendant le printemps, les nombres de bactéries phototrophes augmentent alors que les teneurs de sulfure mesurées à la surface des sédiments diminuent. Ces nombres bactériens sont minimums en juin et augmentent de nouveau en automne, parallèlement à l'augmentation du nombre de BSR. Au cours de l'été, les nombres de thiobacilles sont très élevés, correspondant aux valeurs faibles d'oxygène dissous et aux températures maximales.

3.1.1.3. Discussion

Dans l'étang de l'Or, comme dans de nombreux milieux lagunaires, les caractéristiques physiques et chimiques des eaux et des sédiments sont bien distinctes par suite de l'existence de conditions d'oxydo-réduction différentes. Les sédiments toujours anoxiques, riches en matière organique, sont le siège d'activités bactériennes intenses qui concourent à la maintenance des conditions anaérobies (Pfennig, 1979). Ainsi, dans la plupart des milieux sédimentaires marins et lagunaires, la pénétration de l'oxygène n'excède pas quelques mm (Jørgensen, 1982). Dans les sédiments

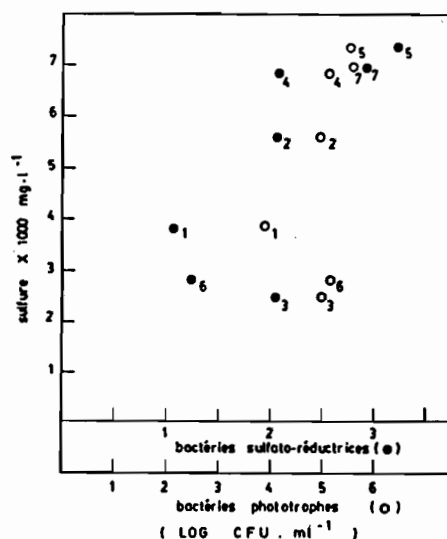


Fig. 22 - Caractérisation des 7 stations de l'étang de l'Or dans un système de coordonnées BSR/Sulfure (●) et Bactéries phototrophes/sulfures (○). Chaque valeur correspond à la moyenne des mesures effectuées en 1977 dans les sédiments. C.F.U. = colonie formée par unités ou cellules (colonies qui se sont développées dans les milieux de culture).

Characterization of the 7 stations of Or Lagoon by BSR/Sulfide (●) and phototrophic bacteria/sulfide (○). Each value is a mean of analyses obtained in 1977 in the sediments. C.F.U. = colony forming units.

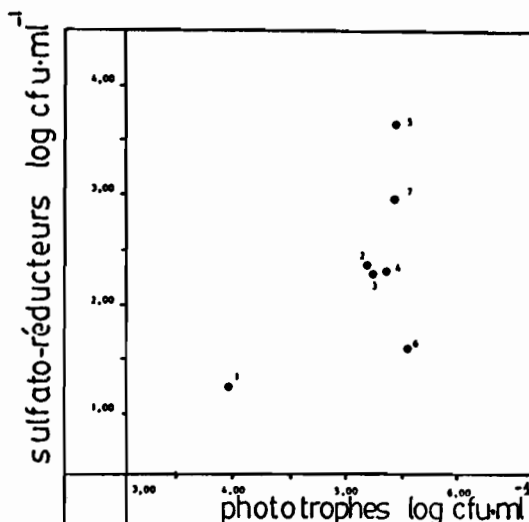


Fig. 23 - Caractérisation des 7 stations de l'étang de l'Or en fonction des nombres de BSR et de bactéries phototrophes dans les sédiments. Moyennes d'analyses obtenues au cours de l'année 1977.

Characterization of the 7 stations of Or Lagoon with BSR/phototrophic bacteria in sediments. Means of counts through 1977. (Log. Numbers of colony/g).

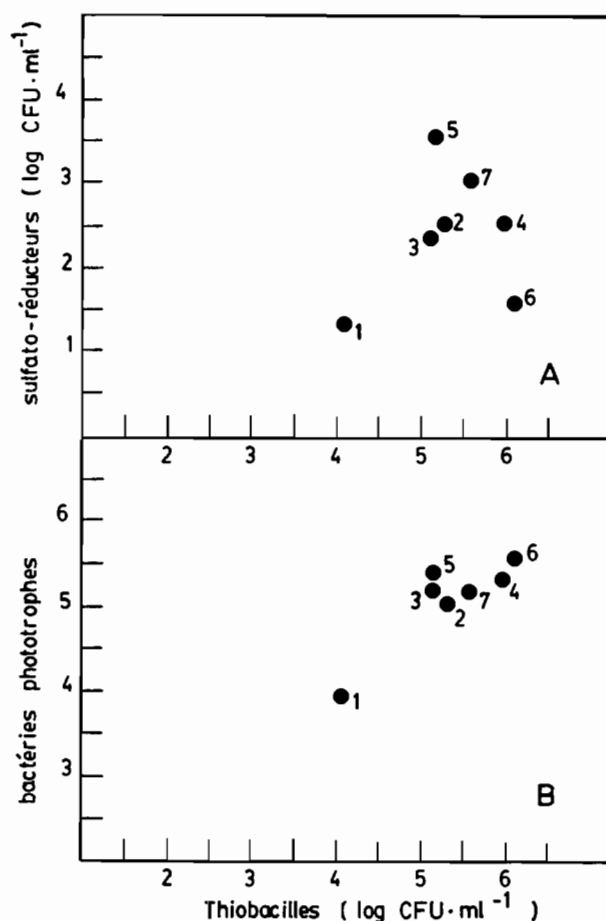


Fig. 24 - Caractérisation des 7 stations de l'étang de l'Or selon des axes de coordonnées entre les nombres de Bactéries S.R./Thiobacilles (A) ou Bactéries phototrophes/Thiobacilles (B) estimés dans les sédiments en 1977. CFU = colonies formées par unités ou cellules.

Charaterization of the 7 stations of Or Lagoon with BSR numbers/Thiobacilli numbers (A) and phototrophs numbers/Thiobacilli numbers (B). Means of counts through 1977. CFU = colony forming units.

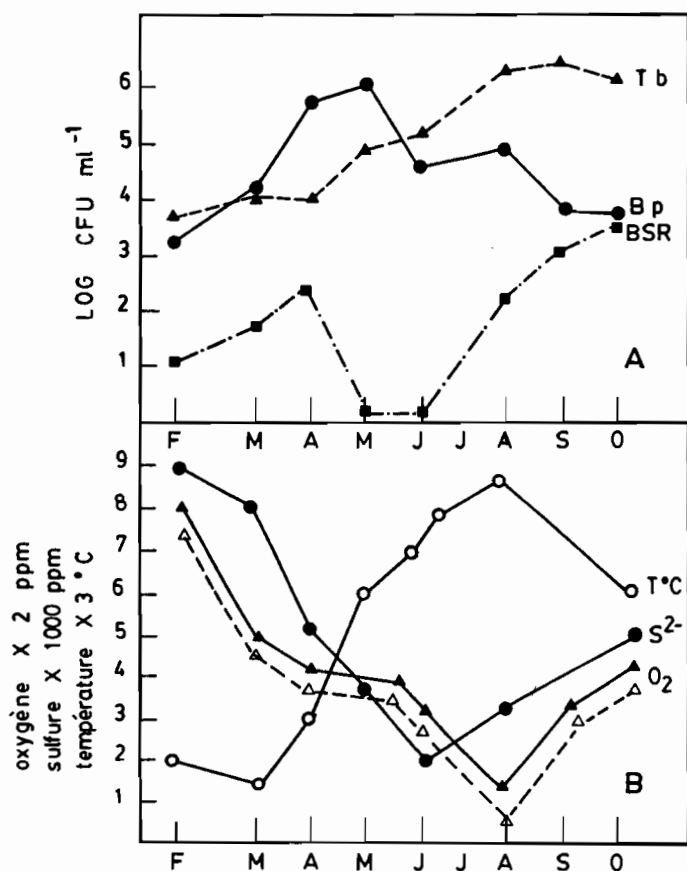


Fig. 25 - Evolution générale des bactéries (A) et de quelques paramètres physiques et chimiques (B) dans les eaux et les sédiments de l'étang de l'Or, de Février à Octobre 1977.

A = Tb : Thiobacilles (eau de surface) ; Bp : Bactéries phototrophes (sédiment) ; BSR : Bactéries sulfato-réductrices (sédiment) ;

B = T°C = Température (eau de surface) ; O₂ = oxygène (▲ eau de surface ; Δ eau de fond) ; S²⁻ = sulfure (sédiment = H₂S + HS⁻ + S²⁻ + FeS).

General evolution of bacteria (A) and some physical and chemical features (B) in water and sediments of Or Lagoon, from February 1977 to October 1977.

A = Tb : Thiobacilli (surface water) ; Bp : phototrophs (sediment) ; BSR : sulfate - reducers (sediment) ;

B = T°C = Temperature (surface water) ; O₂ = Oxygen (▲ surface water ; Δ bottom water) ; S²⁻ = free and acid-soluble total sulfide (in sediment = H₂S + HS⁻ + S²⁻ + FeS).

de l'étang de l'Or, les conditions anoxiques et les apports de sulfates par le milieu marin, favorisent le développement des bactéries sulfato-réductrices qui participent à l'abaissement du potentiel rédox. Les teneurs en sulfure (libre et fixé sous forme de sulfure de fer) sont très élevées dans les sédiments des 7 stations d'étude, alors que le sulfure n'a été détecté qu'à l'état de traces dans les eaux. Les teneurs en sulfure sont plus élevées dans les zones de la lagune qui, situées sous influence continentale, reçoivent des apports d'eau douce chargée en composés organiques. C'est aussi dans ces zones que les nombres de bactéries sulfato-réductrices (BSR) sont les plus élevés. Des observations similaires réalisées sur des lagunes de différentes salinités ont été reportées par Tezuka (1979). Cet auteur a observé d'une part, une corrélation positive entre les teneurs en sulfure et les nombres de sulfato-réducteurs, et, d'autre part, une limitation de la sulfato-réduction par le sulfate, dans les zones d'eau douce qui reçoivent de la matière organique. Dans les zones dessalées de l'étang de l'Or où des plantes aquatiques prolifèrent (plantes des milieux dulçaquicoles, Guelorget et Michel, 1979), les sulfates ne sont pas limitants pour l'activité sulfato-réductrice, bien que leurs taux soient 2 à 3 fois inférieurs à ceux observés dans les stations recevant des apports marins (Laporte, 1979). Les bactéries SR dénombrées sur le milieu au lactate, appartiennent toutes au genre Desulfovibrio. C'est le genre le plus fréquemment observé dans les milieux lagunaires et marins anoxiques (Trüper et al, 1969). Toutefois, il est à peu près certain que d'autres BSR, capables d'utiliser des substrats organiques divers, sont présentes dans ces sédiments lagunaires comme cela a été démontré par Cahet (1965) dans l'étang de Bages-Sigean, et par les études réalisées dans l'étang du Prévost (citées dans ce travail).

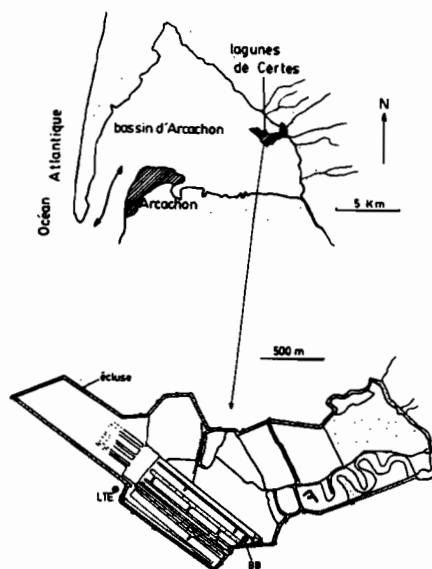
A la surface des sédiments et souvent dans les eaux susjacentes, des populations de bactéries chimolithotrophes et de bactéries phototrophes, sulfo-oxydantes, ont été observées et analysées. Malgré une répartition des espèces fluctuant au cours des saisons, les communautés de bactéries phototrophes sont essentiellement dominées par deux genres de bactéries pourpres, les genres Chromatium et Thiocapsa qui représentent plus de 60 % de la communauté totale. Ces résultats sont proches de ceux obtenus par Matheron et Baulaigue (1976 a, b) et Trüper (1970) dans des sédiments marins. Ces bactéries, de même que les thiobactéries

aérobies, contribuent à l'oxydation des sulfures, à l'interface eau/sédiment. Elles sont plus nombreuses dans les zones sous influence continentale très marquée et dans les zones d'herbiers : cette répartition est dépendante des teneurs en sulfure dans les sédiments. Ainsi, dans les zones où les teneurs de sulfure sont les plus élevées, les nombres de bactéries sulfo-oxydantes sont également les plus élevés. La plus grande part du sulfure produit par les BSR est oxydé par les bactéries sulfo-oxydantes présentes à l'interface eau/sédiment. D'après Ingvorsen et Jørgensen (1982), la diffusion de sulfure à partir des sédiments vers l'atmosphère n'excède pas 1 % du sulfure formé.

Dans l'étang de l'Or, au cours de l'année, les populations de sulfo-bactéries obéissent à un phénomène cyclique dépendant des saisons. Les sulfures produits en saison hivernale sont rapidement consommés au printemps par les bactéries phototrophes qui prolifèrent. Jusqu'au début de l'été, l'activité sulfo-oxydante, due aux bactéries phototrophes et ensuite, aux thiobacilles, domine l'activité sulfato-réductrice. Ensuite, lors de la période la plus chaude et pendant l'automne, l'activité sulfato-réductrice paraît dominer; elle coïncide avec une prolifération des BSR. Cette activité automnale a déjà été observée par Cahet (1975) à l'étang de Bages-Sigean. Au printemps, les proliférations simultanées du phytoplancton (Henard et Vaulot, 1979), des bactéries phototrophes et des bactéries hétérotrophes aérobies (Baleux et Baleux, 1979), suggèrent un effet favorable de l'augmentation de la température et de l'intensité lumineuse. Toutefois, ces évolutions ne se poursuivent pas au cours de la période estivale, contrairement aux milieux lagunaires de même type où se forment des "eaux rouges". Il faut en rechercher la cause dans la topographie de la lagune. En effet, les eaux de l'étang de l'Or suffisamment profondes n'ont jamais été totalement anoxiques, à l'exception des anoxies temporaires des eaux de fond de certaines zones sous influence continentale (station 5). Par ailleurs, dans les zones de faible profondeur, la présence d'herbiers contribue à empêcher l'anoxie totale de l'eau et ainsi, à limiter la prolifération des bactéries phototrophes (Cahet, 1975).

3.1.2. Les bactéries phototrophes dans les lagunes de Certes

3.1.2.1 Evolution des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques



(Les lagunes de Certes)

Des analyses de température, de salinité, d'oxygène dissous et des dénombrements de bactéries phototrophes ont été réalisés dans les sédiments et les eaux des lagunes de Certes, à deux stations de prélèvements (BB et LTE).

- Analyse des paramètres physiques et chimiques :

Que ce soit à la station localisée à l'intérieur des lagunes aménagées (station BB) ou à la station située dans le bassin d'Arcachon (station LTE), les paramètres testés évoluent de

la même façon. L'oxygène dissous dans l'eau de surface est minimum (1 à 2 ppm) pendant certaines périodes de la saison chaude, alors qu'il est en sursaturation au cours des autres saisons (Fig. 26). A l'intérieur des lagunes, la salinité est plus faible que celle mesurée à la station LTE soumise à une influence océanique très marquée (Troussellier, 1981).

- Evolution des bactéries phototrophes (Tableau 13) :

En toute saison, les bactéries phototrophes ont été observées dans les sédiments des deux stations. Leur nombre est toujours voisin de 10^3 à 10^5 bactéries par ml de sédiment. Les moyennes annuelles montrent une plus grande abondance des bactéries phototrophes dans les sédiments de la station BB ($1,6 \times 10^5$ bactéries. ml^{-1}) que dans ceux de la station LTE ($1,1 \times 10^4$ bactéries. ml^{-1}). Les variations climatiques ne semblent

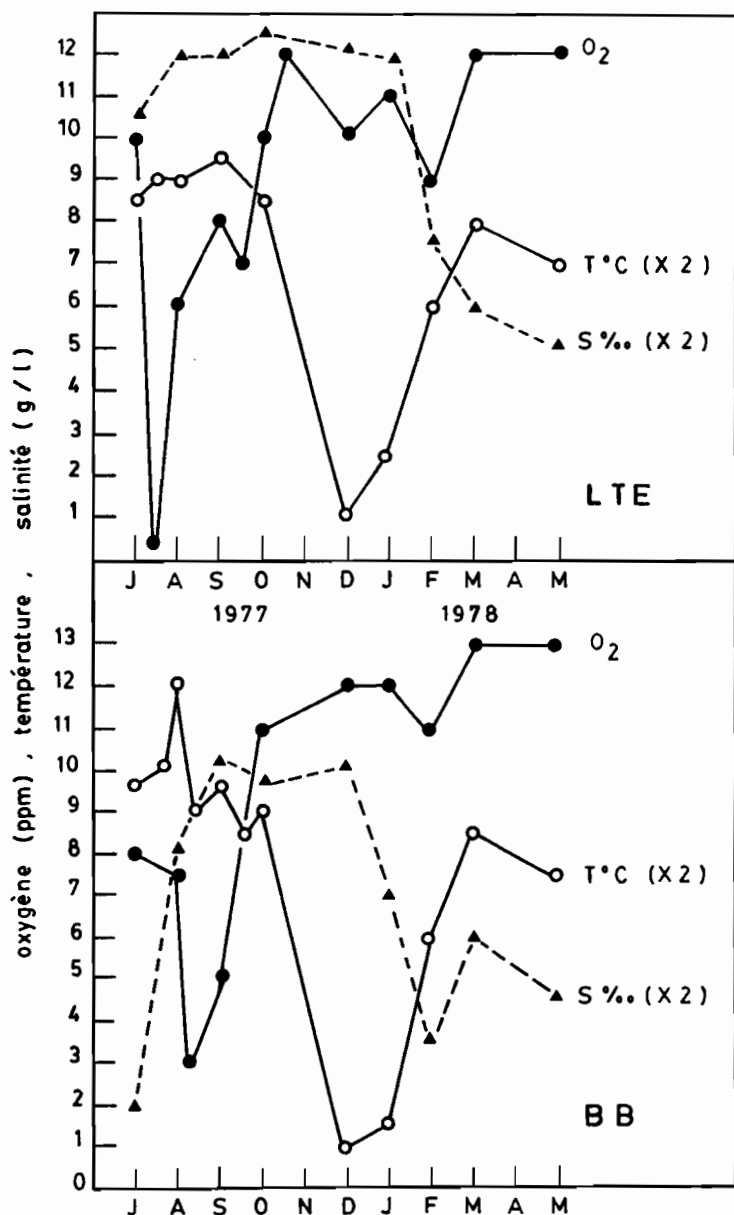


Fig. 26 - Caractéristiques physiques et chimiques des eaux des stations LTE et BB dans les lagunes de Certes, de Juillet 1977 à Mai 1978 (d'après Troussellier, 1981).

Physical and chemical features of waters of sampling stations LTE and BB in Certes Lagoon, (Arcachon), from July 1977 to May 1978 (After Troussellier, 1981).

Tableau 13 - Distribution annuelle du nombre de bactéries phototrophes sulfo-oxydantes (CFU/g de sédiment, ml d'eau) dans les eaux et les sédiments des stations LTE et BB (Lagunes de Certes en 1977).

Numbers of phototrophic sulfur-bacteria (CFU/g of sediment, or ml of water) in water and sediment of the sampling stations LTE and BB (Certes Lagoon), in 1977.

	Station LTE			Station BB		
	Eau	Sédiment	Moyenne saisonnière	Eau	Sédiment	Moyenne saisonnière
Décembre	0	3.10^4		0	6.10^3	
Janvier	0	1.10^4	1.10^4	0	1.10^4	8.10^3
Février	0	7.10^3		0	8.10^3	
Mars	0	2.10^4		0	1.10^5	
Avril	-	-	2.10^4	-	-	1.10^5
Mai	-	-		-	-	
Juin	0	1.10^4		0	1.10^5	
Juillet	0	9.10^2	4.10^3	0	1.10^4	5.10^4
Août	0	4.10^3		0	5.10^4	
Septembre	0	5.10^3		0	5.10^4	
Octobre	0	3.10^4	1.10^4	0	1.10^6	5.10^5
Novembre	0	2.10^4		0	9.10^4	
Moyenne annuelle			$1,1.10^4$			$1,6.10^5$

Tableau 14 - Morphologie et caractéristiques des bactéries phototrophes isolées des sédiments des lagunes de Certes en 1977.

Morphological characteristics of phototrophic bacteria isolated from sediments of Certes Lagoon in 1977.

Souches	Morphologie	Dimensions	Globules de soufre	Mobilité	Couleur de la suspension	Nom d'espèce
ARC 001	Cellules rondes	3 à 5 μ de $\emptyset$	intracel.	-	rose	<i>Thiocapsa roseopersicina</i>
ARC 002	Cellules spiralées	3 à 5 μ de long 0,5 à 1 μ de large	Extracel.	+	rouge-brun	<i>E. mobilis</i>
ARC 009	Cellules ovoïdes	4,5 μ de long 2 μ de large	intracel.	+	Rouge-brun	<i>C. vinosum</i>

pas avoir d'influence notable sur l'évolution annuelle des nombres bactériens obtenus. Dans les eaux, les bactéries phototrophes n'ont jamais été détectées.

Parmi les souches isolées, quelle que soit la saison, les Chromatiaceae ont constitué la totalité de la communauté analysée. Elles sont représentées par trois genres : Thiocapsa, Chromatium et Ectothiorhodospira (Tableau 14). Parmi ces 3 genres, Thiocapsa prédomine dans les sédiments des deux stations et forme 80 % de la communauté. Les Chromatium, appartenant à l'espèce C. vinosum, représentent 15 % de la communauté et Ectothiorhodospira (E. mobilis) les 5 % restant.

3.1.2.2. Cas d'une prolifération localisée de bactéries phototrophes

Pendant la saison chaude, d'août à octobre 1977, des zones d'eaux blanches et "d'eaux rouges" très localisées, ont été observées dans des régions d'eaux stagnantes, à l'intérieur des lagunes aménagées. L'analyse chimique et bactériologique d'une zone d'eau rouge (Tableau 15) a révélé la présence de bactéries pourpres appartenant au genre Thiocapsa (10^4 à 10^6 bactéries. ml^{-1}). Dans les sédiments sous-jacents, le nombre de bactéries phototrophes a été estimé à $5-7 \times 10^8$ bactéries. ml^{-1} . Les analyses physiques et chimiques montrent un pH élevé lors de la prolifération bactérienne, ainsi que la présence de sulfures et de carbonates ($90 \mu\text{mol.l}^{-1}$) dans l'eau de fond, sus-jacente au sédiment. Le 11 octobre, une eau blanche s'est formée, contiguë à "l'eau rouge". Les résultats des analyses des échantillons prélevés dans les deux eaux simultanément, font apparaître des différences importantes (Tableau 16). Dans l'eau blanche, le pH est beaucoup plus bas, de même que le taux d'oxygène dissous analysé dans l'eau de surface. De plus, dans les eaux de fond, les sulfures, les phosphates, les carbonates et le CO_2 ont été détectés à des taux plus élevés que ceux analysés dans "l'eau rouge". Dans les eaux blanches, il n'a jamais été observé de bactéries phototrophes ni de bactéries sulf oxydantes aérobies telles que des thiobacilles ou des Beggiatoa.

3.1.2.3. Discussion

De même que dans l'étang de l'Or, les nombres de bactéries phototrophes, dans le sédiment de surface des lagunes de Certes ou du bassin d'Arcachon (zones d'accumulations détritiques), sont relativement

Tableau 15 - Caractéristiques physiques, chimiques et bactériologiques d'une "eau rouge" dans les lagunes de Certes de Août à Octobre 1977. Les échantillons sont prélevés à l'interface eau/sédiment ; les résultats sont exprimés par volume (bactéries phototrophes = CFU.ml⁻¹).

Physical chemical and bacteriological characteristics of a "red water" in Certes Lagoon, from August to October 1977. Samples were made at the water/sediment interface. Bacterial numbers are expressed in CFU.ml⁻¹.

Dates	pH	T° C	H ₂ S ppm	SO ₄ ⁼ ppm	NO ₂ ⁻ μM/l	NO ₃ ⁻ μ M/l	PO ₄ ⁼ μM/l	HCO ₃ ⁻ μM/l	CO ₂ μM/l	Nbre B.phot.
11.08	7,5	25°	1,5	-	-	-	-	-	-	8.10 ²
19.08	6,5	18°	0	-	-	-	-	-	0	2.10 ⁴
30.09	-	18°	0	-	-	-	-	-	0	3.10 ⁴
11.10	8,4	18°	1	1120	0,03	0,4	0,09	90	0	2.10 ⁶
19.10	8	16°	0	-	-	-	-	-	-	-
25.10	7,2	16°	0	-	0,02	0,7	0,06	-	0	4.10 ³

Tableau 16 - Comparaison des paramètres physiques et chimiques analysés dans une "eau rouge" due à la prolifération de bactéries phototrophes et une eau blanche contiguë due à une précipitation minérale apparue le 11 Octobre 1977 dans les lagunes de Certes.

Physical and chemical parameters analyzed in a "red water" due to phototrophic bacterial bloom and a "white water" due to mineral precipitation, that occurred October 11, 1977 in Certes Lagoon.

	pH	T° C	H ₂ S ppm	SO ₄ ⁼ ppm	NO ₂ ⁻ μmole/l	NO ₃ ⁻ μmole/l	PO ₄ ⁼ μmole/l	HCO ₃ ⁻ μmole/l	CO ₂ μmol/l	C.O.T mg/l
Eau rouge	8,4	18°	1	1120	0,03	0,4	0,09	90	0	16mg/l
Eau blanche	6,8	15°	>5	1200	0,03	0,3	0,16	200	380	11mg/l

élevés. Ces bactéries sont toujours présentes, à des taux variant de 10^3 à 10^5 bactéries. ml^{-1} , laissant penser qu'elles sont peu sensibles aux variations climatiques. Les valeurs observées sont comparables à celles trouvées dans l'étang de l'Or ainsi qu'à celles reportées par différents auteurs dans des sédiments marins ou lagunaires (Fujita et Zenitani, 1975 ; Matheron, 1976).

Les genres bactériens déterminés s'apparentent à ceux observés dans l'étang de l'Or. Le genre Thiocapsa est largement dominant. Il a souvent été décrit dans les biotopes marins et lagunaires et cité comme un organisme de grande potentialité métabolique, capable ainsi de s'adapter à différentes conditions environnementales (Trüper, 1980). Les bactéries phototrophes pourpres qui représentent la totalité des organismes phototrophes anoxygéniques isolés des sédiments des lagunes de Certes, sont plus fréquentes que les bactéries vertes, dans les sédiments de surface des zones peu profondes et fortement illuminées (Trüper, 1970 ; Pfennig, 1975 ; Matheron, 1976). Pendant la formation de l'eau rouge, Thiocapsa roseopersicina oxyde le sulfure qui diffuse depuis le sédiment ; sa prolifération a conféré à l'eau la couleur rouge.

L'eau blanche contigüe doit essentiellement sa coloration à une précipitation des carbonates issus de la minéralisation de la matière organique par les bactéries sulfato-réductrices, ainsi qu'à la formation de soufre colloïdal, par oxydation chimique du sulfure qui diffuse depuis le sédiment. De tels phénomènes ont déjà été observés dans ces milieux lagunaires (Labourg, 1975). Dans cette eau blanche, l'absence de bactéries phototrophes pourrait s'expliquer par un pH trop bas qui limite le développement des Chromatiaceae. Ces dernières, en proliférant pour former une "eau rouge", oxydent le sulfure formé et assimilent le CO_2 , qui sont les deux composés issus de la sulfato-réduction intense des sédiments.

3.1.3. Les sulfo-bactéries dans l'étang du Prévost

L'étude des sulfo-bactéries (bactéries phototrophes et BSR) dans l'étang du Prévost s'est étendue sur plusieurs années de 1976 à 1980, de façon à bien comprendre le rôle joué par ces micro-organismes dans le cycle du soufre, et plus particulièrement, celui des bactéries phototrophes lors des phénomènes de crises dystrophiques qui surviennent

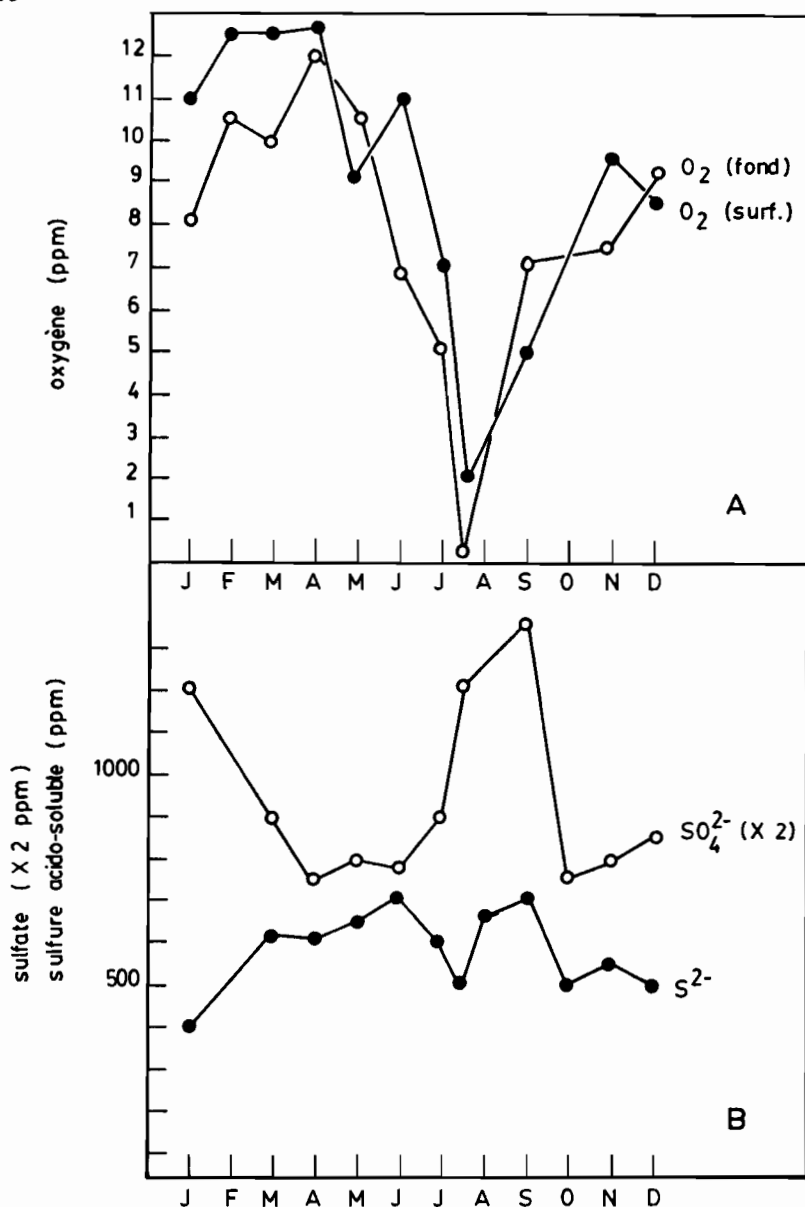
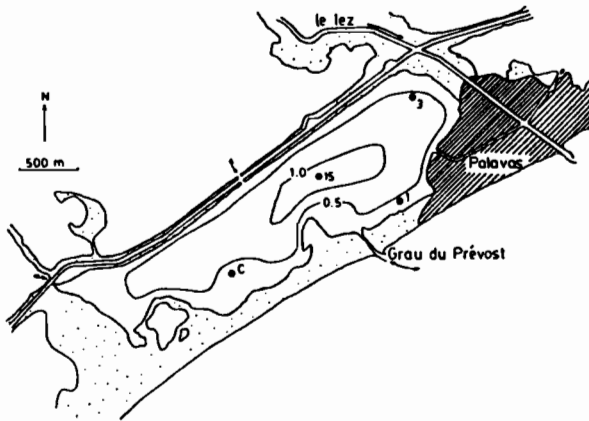


Fig. 27 - Caractéristiques physiques et chimiques de la station 3, dans l'étang du Prévost, de Janvier 1979 à Décembre 1979.

Physical and chemical features of sampling station 3, in Prevost Lagoon, from January 1979 to December 1979.

A = oxygen : ● surfate water ; ○ : bottom water

B = Sulfate in sediment (○) ; Total acid soluble sulfide ($S^{2-} = H_2S + HS^- + S^{2-} + FeS$) in sediment (●).



(Etang du Prévost)

périodiquement dans cette lagune. Ces "eaux rouges" ont été étudiées précisément au cours de deux périodes estivales ; elles sont décrites dans le chapitre suivant.

Pour suivre l'évolution des bactéries

phototrophes et des BSR, hors des crises dystrophiques, des cycles annuels ont été réalisés de 1977 à 1979, au cours desquels, ont été analysés les eaux et les sédiments de la station où ont été observés les phénomènes de crise les plus intenses (station 3, décrite par Caumette, 1978 et Caumette et Baleux, 1980).

3.1.3.1. Etude des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques au cours de cycles annuels

3.1.3.1.1. Les paramètres physiques et chimiques

- L'oxygène dissous (Fig. 27) :

Dans l'eau de surface ou dans l'eau de fond de la station 3, le taux d'oxygène dissous analysé chaque fois entre 12 et 13 heures, présente la même évolution. Il varie entre 7 et 15 ppm tout le long de l'année et chute brutalement et très ponctuellement entre les mois de juillet et d'août, pendant les phénomènes de crises dystrophiques. Le taux d'oxygène dissous est maximum au printemps (avril) : les valeurs mesurées correspondent à une sursaturation et peuvent même atteindre 160 % de saturation. Par contre, dans les sédiments, le taux d'oxygène dissous a toujours été nul.

- Les sulfures dans les sédiments (Fig. 27) :

Les sédiments toujours anoxiques contiennent des quantités

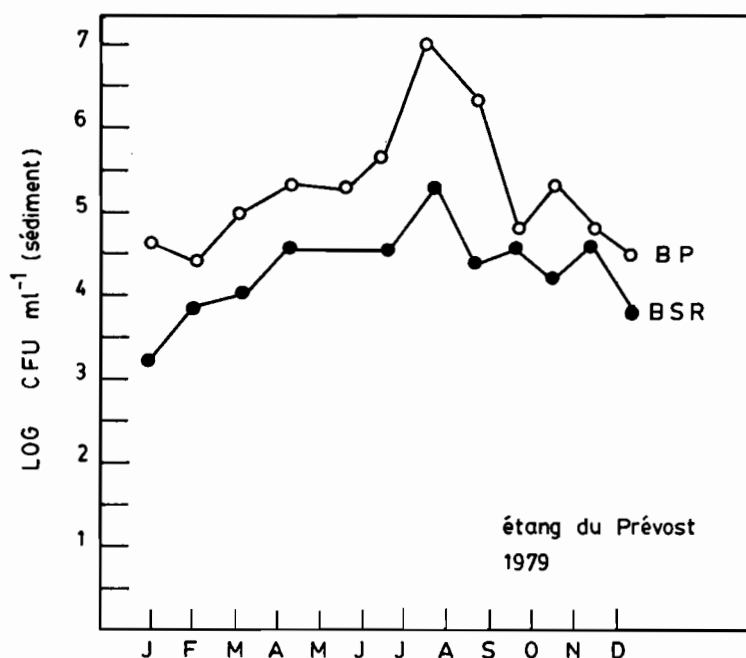


Fig. 28 - Evolution des nombres de bactéries phototrophes (○ BP) et de bactéries sulfato-réductrices (● BSR) à la surface des sédiments de la station 3 de l'étang du Prévost, de Janvier 1979 à Décembre 1979 (comptage des colonies).

Numbers of phototrophic bacteria (○ BP) and sulfate reducers (● BSR), in the sediment surface of station 3 in Prevost Lagoon, from January 1979 to Décembre 1979 (Colony counts).

très élevées de sulfure. Sur la Figure 27 b, sont reportées les valeurs de sulfure correspondant à la somme $S^{2-} + SH^- + H_2S + FeS$. Les teneurs sont surtout élevées au printemps (700 ppm en juin) et en automne (710 ppm en septembre) ; elles diminuent pendant la phase hivernale jusqu'à 420 ppm, ainsi qu'au mois de juillet, pendant la période d'eau rouge (500 ppm).

- Les sulfates dans les sédiments (Fig. 27) :

Une évolution particulière et intéressante apparaît sur la figure 27. Les taux de sulfate analysés dans le sédiment de surface, sont assez élevés pendant la période hivernale (2400 ppm) ; ils correspondent à des salinités élevées mais aussi à un taux faible de sulfure, dénotant une sulfo-oxydation active. Les teneurs théoriques de sulfate, calculées par rapport à la salinité moyenne à cette période, devraient être de 2000 ppm ; ce résultat confirme l'hypothèse d'une sulfo-oxydation active et d'une accumulation de sulfate à la surface des sédiments. Les valeurs de sulfate diminuent au printemps, parallèlement à la diminution de la salinité (25 g.l.) à cause des pluies printanières et de la sulfato-réduction qui provoque une augmentation très nette des teneurs en sulfure à cette période. Au cours de la saison chaude, le taux de sulfate augmente très fortement (2400 ppm). Il continue d'augmenter, parallèlement à la salinité jusqu'à 2800 ppm. Cette augmentation est due en partie à une sulfo-oxydation active et à une évaporation pendant la saison chaude. Les valeurs diminuent en automne, conséquence de la dilution par les pluies d'automne.

3.1.3.1.2. Les paramètres bactériologiques

- Les bactéries phototrophes anoxygéniques :

Ces bactéries ont été dénombrées dans les sédiments et dans l'eau de la station 3 au cours de l'année 1979. Elles ont été quelquefois rencontrées dans l'eau, où leur présence alléatoire, surtout due aux mécanismes physiques et biologiques de remise en suspension du sédiment, ne peut pas être significative d'une activité, tant que règnent les conditions aérobies.

Dans les sédiments, leurs nombres, relativement élevés, varient de 10^4 à 10^5 bactéries. ml^{-1} de sédiment (Fig. 28), tout au long de l'année. Ils sont supérieurs à 10^6 bactéries. ml^{-1} de sédiment pendant la saison estivale.

Tableau 17 - Caractéristique des bactéries phototrophes isolées ou observées dans les sédiments de la station 3 de l'étang du Prévost, prélevés régulièrement entre 1976 et 1980.

Characterization of phototrophic bacteria isolated or observed in the sediments at station 3 of Prevost Lagoon, sampled regularly between 1976 and 1980.

Souche n°	Nom	Morphologie Largeur x Longueur (μ m)	Mobilité	Couleur	BChl	Globules de soufre
PRE 010	<i>Chromatium vinosum</i>	2,5 x 4,7 μ ovoïde	+	Rouge-brun	a	intra $\varnothing$
PRE 040	<i>Chromatium gracile</i>	1,5 x 2-4 μ bâtonnet	+	Rouge	a	intra $\varnothing$
PRE 022	<i>Thiocapsa roseopersicina</i>	$\varnothing$ 3-3,5 μ sphérique	-	Rose	a	intra $\varnothing$
PRE 018	<i>Thiocystis violacea</i>	2,5 x 3-4 sphérique à ovoïde	+	Violet	a	intra $\varnothing$
PRE 100	<i>Chlorobium vibrioforme</i>	0,7 x 1,5 bâtonnets incurvés	-	Vert	d	extra $\varnothing$

Bactéries rarement observées : *Rhodopseudomonas palustris*
Rhodobacter capsulatus
Rhodobacter sphaeroides
Chromatium buderii (3 x 7-8 μ),
Chromatium sp ? (1 x 1,5 μ)
Ectothiorhodospira sp. (1 x 2-3),
Prosthecochloris aestuarii.

Au cours des différentes saisons, l'observation des colonies, développées dans les milieux gélosés utilisés pour les dénombrements, et des souches isolées en culture pure, montre la dominance permanente des Chromatiaceae. Les différentes bactéries phototrophes isolées ou observées dans ces sédiments sont décrites dans le tableau 17. Les Chromatiaceae représentent 90 % de la communauté et le genre Thiocapsa 80 % à lui seul. Les bactéries vertes sulfureuses ont rarement été observées, de même que les bactéries pourpres non sulfureuses. Les quelques grandes formes de Chromatium s'apparentent à l'espèce C. buderii (voir photo 1) :

- Les bactéries sulfato-réductrices (Fig. 28) :

Les milieux de culture pour le dénombrement des bactéries sulfato-réductrices ont été enrichis en lactate + acétate de façon à dénombrier les bactéries sulfato-réductrices en tenant compte des espèces nouvellement décrites. Dans les eaux, les faibles nombres de BSR quelquefois observés correspondent à la remise en suspension des sédiments. Par contre, dans les sédiments de surface, ces bactéries sont abondantes. Les analyses ont fait apparaître une évolution parallèle entre les BSR et les bactéries phototrophes, avec un maximum en juillet (10^5 bactéries SR. ml^{-1} de sédiment). Leur nombre reste ensuite relativement constant pendant la période automnale (10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1}).

D'un point de vue systématique, la majorité des BSR isolées appartient au genre Desulfovibrio et se développe en utilisant le lactate comme source de carbone et d'énergie. Toutefois, et surtout pendant la période de printemps et d'été, une population assez abondante de Desulfobacter s'est développée en oxydant l'acétate ; l'espèce se rapproche de l'espèce récemment décrite : Desulfobacter postgatei. Ces deux genres décrits constituent l'essentiel de la communauté de BSR. Il convient de préciser que d'autres espèces ont été isolées du sédiment de la station 3, en particulier, Desulfonema magnum, D. limicola et Desulfosarcina variabilis. (photo 3).

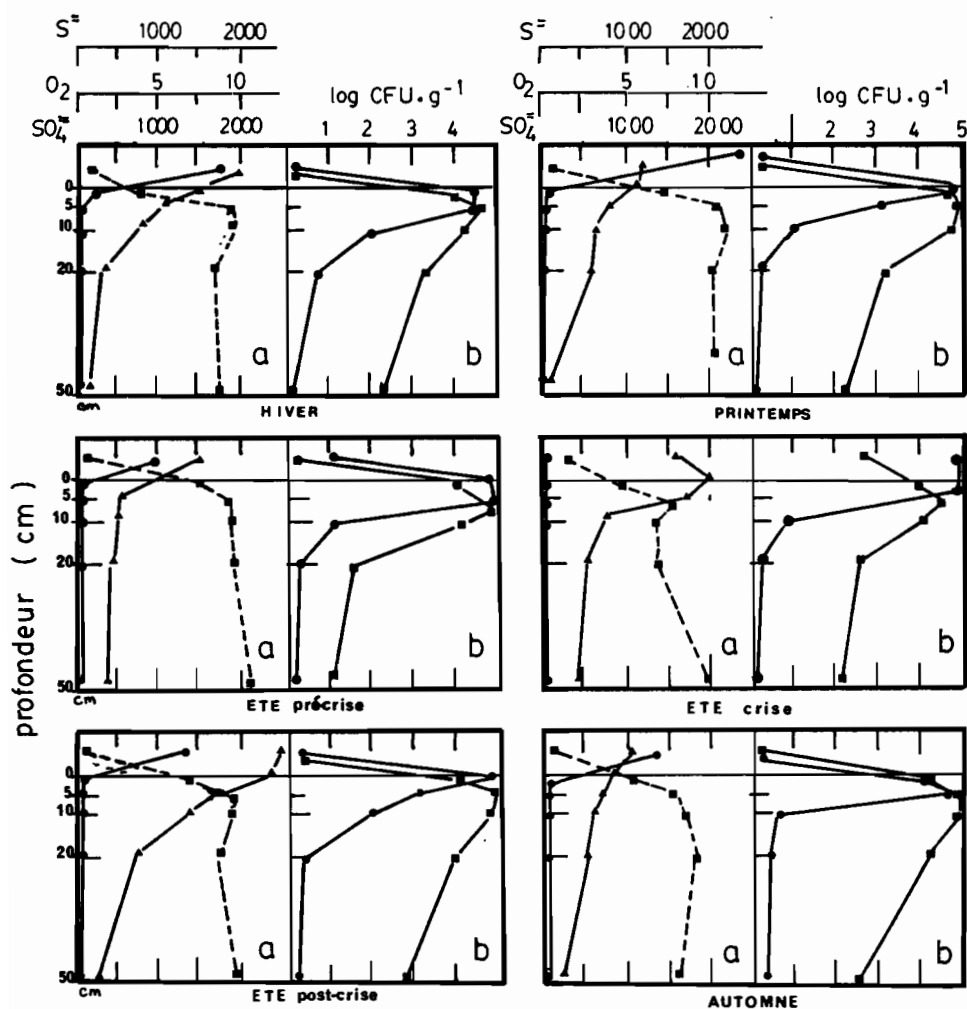


Fig. 29 - Distribution des paramètres chimiques et bactériologiques dans le sédiment (de 0 à 50 cm de profondeur) de la station 3 de l'étang du Prévost. Moyenne par saison en 1979 et 1980.

Distribution of some chemical and bacterial parameters in the sediment column (50 cm depth) at station 3 in Prevost Lagoon. Means for each season in 1979 and 1980.

a = total acid-soluble sulfide (S^{2-} ■) ; Sulfate (▲) ,
Oxygène (●) ppm ppm

b = phototrophic bacteria (●) ; BSR (■).

3.1.3.2. Evolution des paramètres bactériologiques dans la profondeur du sédiment de la station 3 selon les saisons

3.1.3.2.1. Les paramètres chimiques

- Le sulfure :

Relativement élevé dès la surface des sédiments (800 à 1550 ppm), son taux fluctue au cours des saisons, surtout dans les 10 premiers cm de profondeur (Fig. 29). En dessous de 20 cm, les valeurs de sulfure restent constantes (1800 à 2000 ppm) quelle que soit la saison d'étude. Entre 0 et 10 cm de profondeur, le taux de sulfure augmente très vite dès les 5 premiers cm (1000 à 1500 ppm) pour atteindre les valeurs maximales entre 5 et 10 cm de profondeur, témoignant d'une activité sulfato-réductrice importante à cette profondeur. Ces valeurs, entre 5 et 10 cm, sont surtout élevées au printemps ; elles peuvent dépasser 2000 ppm. Par contre, les valeurs les plus basses ont été observées pendant la période estivale, au cours de la crise dystrophique à eau rouge, laissant penser que l'activité sulfo-oxydante anaérobie importante à cette période suffit à diminuer le stock de sulfure du sédiment récent.

- Le sulfate (Fig. 29) :

Les teneurs en sulfate, élevées dans les eaux et à la surface des sédiments (2000 à 2400 ppm), chutent très vite à de faibles valeurs à 50 cm de profondeur (100 ppm). La diminution la plus grande se situe entre 0 et 10 cm de profondeur (variation de 1000 ppm), correspondant à l'augmentation très forte des teneurs en sulfure décrite précédemment.

3.1.3.2.2. Les paramètres bactériologiques

- Les bactéries phototrophes anoxygéniques (Fig. 29) :

Les populations de bactéries phototrophes se développent essentiellement à l'interface eau/sédiment et dans la couche superficielle du sédiment. Dans la profondeur du sédiment, leur nombre est très faible elles sont absentes en dessous de 20 cm de profondeur.

- Les bactéries sulfato-réductrices (Fig. 29 et Fig. 30) :

Le développement maximum des BSR à partir d'acétate + lactate,

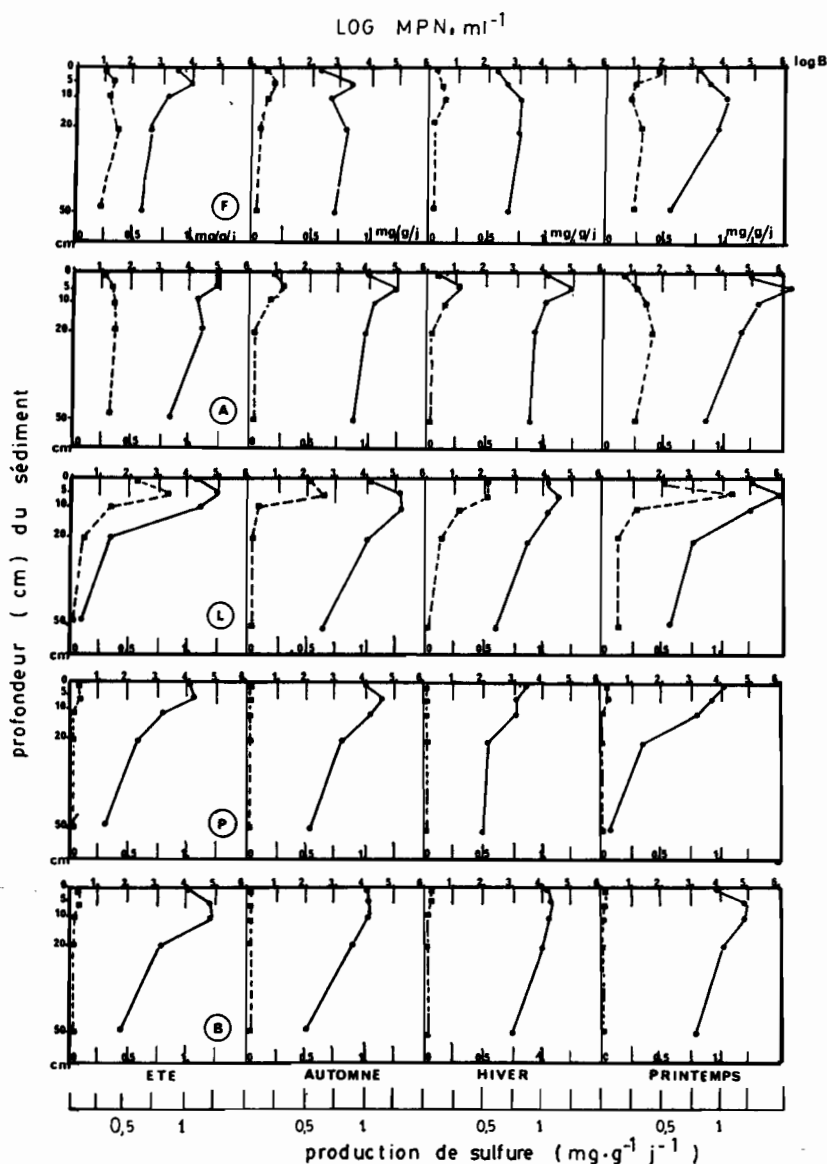


Fig. 30 - Nombre de bactéries sulfato-réductrices (● BSR Log. MPN ml⁻¹) et production de sulfure (■ mg S²⁻.g⁻¹.j⁻¹) dans la colonne de sédiment (50 cm) de la station 3 de l'étang du Prévost. Les nombres et les productions ont été estimés après incubation en présence de différents substrats : Formiate (F), Acétate (A), Lactate (L), Propionate (P), Butyrate (B) en été 1979 - automne 1979 - hiver 1980 - printemps 1980.

Numbers of sulfate reducers (● BSR Log. MPN ml⁻¹) and sulfide production (■ mg S²⁻ per gram per day) in the sediment column (50 cm) of station 3 of the Prévost Lagoon. Numbers and productions were estimated after incubation with different substrates : formate , acetate, lactate, propionate, butyrate. For further explanations see text (material and methods).

se situe entre 5 et 10 cm de profondeur dans le sédiment. Il atteint 10^5 à 10^6 bactéries. ml^{-1} . En dessous de 10 cm, leurs nombres diminuent. A partir de 20 cm de profondeur, ces nombres restent relativement constants (10^3 bactéries. ml^{-1}). La prolifération entre 5 et 10 cm de profondeur, correspond aux maximums de sulfures et aux minimums de sulfates, laissant présager d'une grande activité sulfato-réductrice à cette profondeur. L'activité sulfato-réductrice a été estimée par des incubations "in situ", dont les résultats font l'objet de la figure 30. Dans cette figure, sont rassemblées les données sur l'activité et le dénombrement des BSR dans une colonne de sédiment de 50 cm de profondeur, en fonction de différents substrats organiques, sources de carbone et d'énergie.

Quelle que soit la saison, mais surtout au printemps, le lactate provoque les plus fortes activités des BSR (Fig. 30), en particulier entre 5 et 10 cm de profondeur (0,5 à 1,0 mg de sulfure produit. g^{-1} de sédiment. jour^{-1}). A partir de 10 cm de profondeur, les activités diminuent (0,1 à 0,2 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$) et s'annulent en dessous de 20 cm de profondeur. Elles sont corrélées avec les nombres de sulfato-réducteurs estimés à partir du lactate.

Quoique moins utilisé, l'acétate est aussi un substrat bien assimilé par les BSR du sédiment. Les activités présentent un maximum de 0,3 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ à 5 cm de profondeur, en hiver et en automne. Par contre, au printemps et en été, les activités se maintiennent à cette valeur dans toute la colonne de sédiment et ont même tendance à augmenter en dessous de 20 cm de profondeur. A partir du formiate, les résultats obtenus sont semblables (Fig. 30). En outre, les nombres de BSR estimés à partir du formiate ou de l'acétate dans le sédiment prélevé à 50 cm de profondeur, sont supérieurs à ceux estimés à partir du lactate. Ces différentes observations suggèrent que les BSR enfouies dans les sédiments, métabolisent surtout de petites molécules organiques ou bien se développent en autotrophie à partir du formiate.

A partir du propionate ou du butyrate, les activités des BSR ont été nulles, alors que les dénombrements sont élevés, surtout dans les 10 premiers cm du sédiment. En fait, il peut s'agir d'un inconvénient de la méthode du MPN qui doit être utilisée avec précaution pour ces substrats organiques. En effet, les bactéries qui fermentent le propionate ou le butyrate, libèrent du lactate ou de l'acétate, substrats préférentiels des BSR du sédiment analysé.

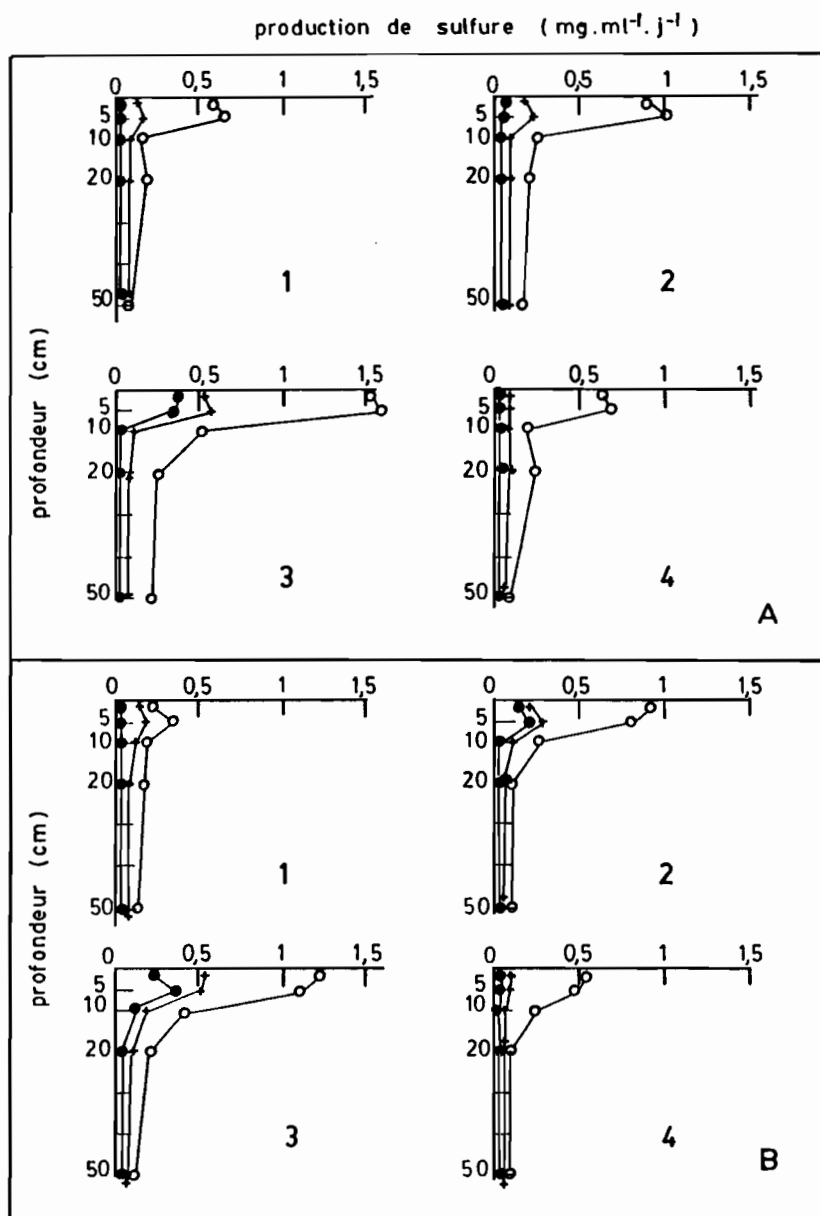


Fig. 31 - Production de sulfures dans la colonne de sédiment (50 cm) de la station 3 de l'étang du Prévost en été 1980 (A) et en hiver 1979-1980 (B). Les productions sont estimées en présence de formiate (1), acétate (2), lactate (3) et butyrate (4), incubées pendant 24 H. à 4° C (●), à la température *in situ* (+ : 20° C en été et 10° C en hiver) et à 30° C (○).

Sulfide production in the sediment column (50 cm depth) of station 3 in Prévost Lagoon in summer 1980 (A) and winter 1979-1980 (B). Productions were estimated with formate (1), acetate (2), lactate (3) and butyrate (4) as substrates for sulfate reduction, after incubations of 24 H. at 4° C (●), at the "in situ" temperature (+:20° C in summer and 10° C in winter), and at 30° C (○).

Les activités des bactéries SR à partir de formiate, lactate, acétate ou butyrate, ont été établies en fonction de la température, lors des saisons froides et chaudes (Fig. 31). Trois températures ont été choisies : 4°C, la température in situ (20°C en été automne et 10°C en hiver) et 30°C. Quelle que soit la période ou le substrat proposé, les activités les plus élevées ont été observées pour une incubation à 30°C. Aux températures in situ, pour les substrats les mieux utilisés (lactate et acétate), les activités observées sont presque identiques, laissant penser que les microflore sulfato-réductrices s'adaptent à des variations de température. De plus, la microflore hivernale semble beaucoup plus active à 4°C que la microflore estivale. Avec les substrats peu utilisés (formiate et butyrate), l'incubation à 4°C bloque les activités des BSR, alors qu'avec le lactate, substrat le plus favorable, les BSR s'adaptent à une large plage de températures et leurs activités sont presque identiques à 4°C et à la température in situ.

3.1.3.3. Discussion

L'étang du Prévost, lagune de faible profondeur, est un biotope très particulier, qui a intéressé les chercheurs depuis de nombreuses années, ne serait ce que par l'ampleur des crises dystrophiques dont il est périodiquement le siège (Amanieu et al., 1975 ; Caumette et Baleux, 1980). Ces études précédentes ont montré l'importance des crises dystrophiques dans la partie la plus éloignée de la communication avec la mer. Ces crises sont les manifestations extrêmes d'un déséquilibre dans le cycle de soufre et commencent avec la prolifération des macrophytes (Ulva lactuca), au printemps.

Un travail précédent (Caumette, 1978) réalisé dans les eaux et les sédiments de la station 3 de cette lagune, a montré que l'évolution du cycle du soufre représentait deux phases à sulfato-réduction dominante, au printemps et en automne, et une phase à sulfo-oxydation dominante en été. Les résultats extraits de cette étude, sont condensés dans la figure 32. Ils peuvent être rapprochés de ceux obtenus en 1979 et en 1980. De toutes ces observations, il apparaît une période très courte, de l'ordre de 15 jours, entre juillet et août, pendant laquelle, la lagune subit de grandes perturbations : les taux d'oxygène dissous très bas et même parfois nuls, ainsi que la présence de sulfure dans les

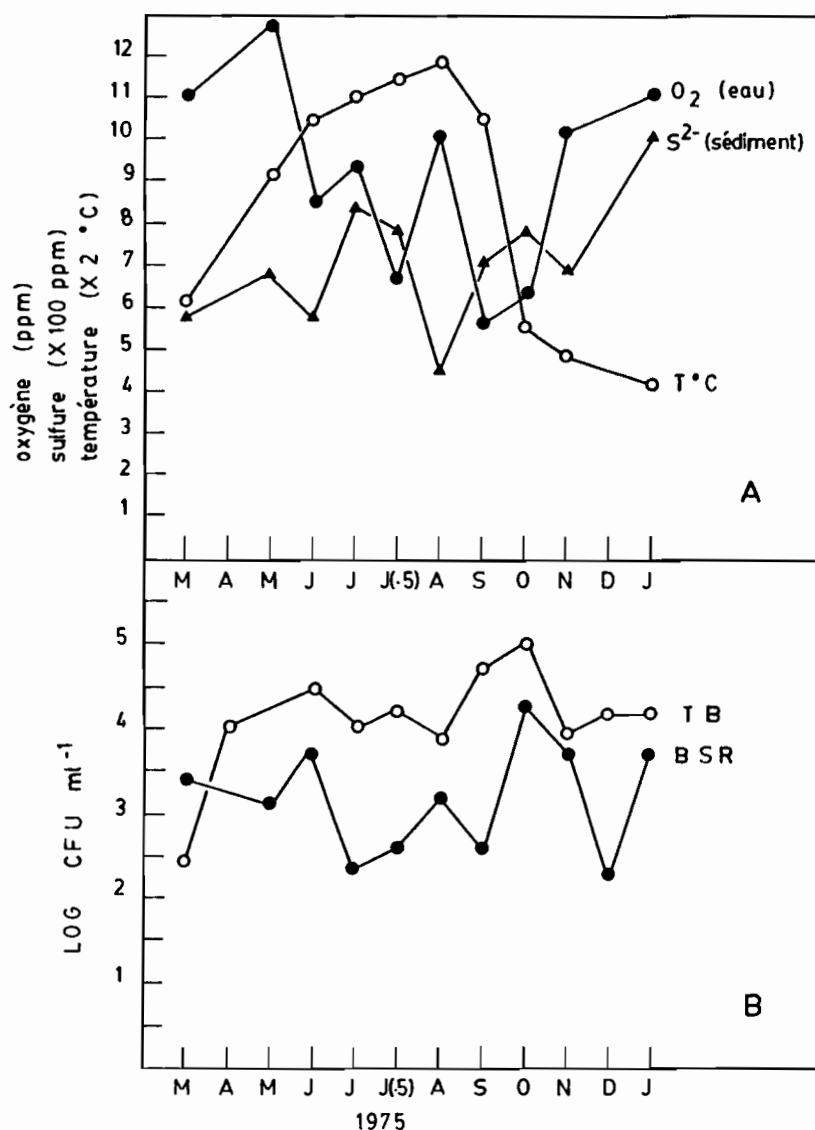


Fig. 32 - Evolution des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques dans l'eau ou le sédiment de la station 3 de l'étang du Prévost de Mars 1975 à Janvier 1976 (d'après Caumette, 1978).

A = Oxygène (eau de surface), sulfure acido-soluble total: $H_2S + HS^- + S^{2-} + FeS$ (sédiment); température (eau de surface);

B = bactéries sulfato-réductrices (BSR); Thiobacilles (T.B.).

J(.5) = 2^o prélèvement en juillet; CFU = colonies formées par unités ou cellules comptées en milieux gélosés.

Evolution of some physical, chemical and bacteriological features in water or sediment of station 3 in Prévost Lagoon from March 1975 to January 1976 (After Caumette, 1978).

J(.5) = 2^d sample in July; CFU = colonies in agar counts.

eaux, sont la cause des mortalités importantes qui affectent la faune vivant dans ce biotope.

L'évolution annuelle des paramètres analysés, est surtout liée aux variations de la température qui régule en partie l'intensité des activités sulfo-oxydantes et sulfato-réductrices (Cahet, 1974 ; Abdollahi et Nedwell, 1979 ; Nedwell et Abram, 1979). L'élévation de la température, en stimulant les activités microbiennes et en abaissant le seuil de saturation des eaux en oxygène dissous, provoque la diminution des teneurs des eaux en oxygène dissous.

Parallèlement aux variations saisonnières de la température, les communautés de bactéries phototrophes et de BSR subissent de grandes modifications au cours du cycle annuel. Au printemps, l'augmentation simultanée du nombre de BSR, de leurs activités sur acétate et lactate, et des teneurs en sulfure traduisent aussi l'impact de l'accroissement de la température sur l'évolution biogéochimique du milieu et corroborent les observations de Cahet (1975) et Fujita et al (1967). De même, Jørgensen (1977) a montré que l'évolution de la température est parfaitement liée à l'évolution de l'activité sulfato-réductrice, au cours de cycles annuels. Toutefois, les résultats obtenus lors d'incubations à différentes températures (Fig. 31) suggèrent que la communauté de bactéries sulfato-réductrices s'adapte aux températures environnementales ; en effet, lorsque les températures sont stables, qu'elles soient basses (10°C) ou élevées (20°C), les activités des BSR sont sensiblement les mêmes. Par contre, dans le milieu naturel, au printemps, l'activité des BSR augmentent parallèlement à l'accroissement de la température (Fig. 30), de même que dans les activités en incubation expérimentale, quand la communauté bactérienne est soumise à une température de 30°C (Fig. 31). Mais en été, avec la stabilisation de la température dans le milieu naturel, la production de sulfure diminue, suggérant que l'activité sulfato-réductrice est surtout fonction des variations de température ; c'est l'augmentation de la température qui active la communauté de BSR. De même, les résultats reportés par Jørgensen (1977, 1983) au cours de l'étude annuelle d'un sédiment de fjord, montrent une évolution semblable. Lorsque la température augmente de 4° à 17°C, l'activité des BSR augmente fortement ; ensuite, dès que la température se stabilise entre 17 et 18°C, l'activité des BSR diminue. Ce type d'observation n'a pas

pu être mis en évidence sur des organismes isolés en souches pures qui ont toujours montré une plus grande activité à une température élevée. En conséquence, ces dépendances aux variations de la température plutôt qu'à la température elle-même, sont vraisemblablement dues à la structure de la communauté bactérienne qui se modifie en fonction des températures. Les analyses réalisées entre 1979 et 1980 n'ont pas pu mettre en évidence de telles modifications. Le genre Desulfovibrio est toujours le genre dominant, ainsi qu'à un degré moindre, le genre Desulfobacter. Toutefois, cette stabilité apparente n'exclut ni les modifications spécifiques du genre Desulfovibrio, ni l'adaptation des souches en place, à de nouvelles conditions environnementales. En effet, dans l'étang du Prévost, de nouvelles espèces de BSR ont été récemment découvertes par Widdel (1980), ce qui suggère que les organismes isolés jusqu'à ce jour ne représentent qu'une partie de la communauté et, qu'une fraction encore inconnue de cette communauté, est responsable des adaptations et des modifications de structure induites par la température.

L'accroissement du nombre de BSR en automne 1975, observé dans d'autres milieux lagunaires, et qui n'est pas visible au cours de l'année 1979, reste par contre difficile à expliquer. Il correspond à une augmentation de l'activité des BSR automnale (Cahet, 1974), qui a été observée au cours de l'année 1980 dans les sédiments de l'étang du Prévost.

La production de sulfures la plus forte se situe entre 5 et 10 cm de profondeur dans le sédiment ; elle correspond à l'activité des BSR comme cela a déjà été observé par Jørgensen (1977) et Christensen (1984). Une production de sulfure a aussi été mise en évidence dans le sédiment de surface. Toutefois, dans ce type de milieu lagunaire, l'oxygène produit dans l'eau peut diffuser dans le sédiment de surface. En général, dans les sédiments détritiques, sa diffusion n'excède pas 2 mm de profondeur (Revsbech et al, 1980 a, b). Dans ces milieux sédimentaires tant que les sulfates ne sont pas limitants, la sulfato-réduction est une activité importante dans la transformation de la matière organique, dès les premiers cm de profondeur. Dans les sédiments de l'étang du Prévost, les sulfates ne sont pas limitants, même dans les sédiments profonds (300 ppm à 50 cm de profondeur). En plus, des activités sulfato-réductrices ont été observées dans des environnements pauvres en sulfate (Smith et

Klug, 1981). Dans l'étang du Prévost, l'activité sulfato-réductrice, faible en dessous de 20 cm, est limitée par d'autres facteurs. De fait, Aller et Yingst (1980), ont montré que l'activité des BSR est dépendante de la quantité de carbone organique, ainsi que de la qualité de la matière organique transformée par les bactéries fermentatrices : cette matière organique devient par conséquent, un facteur important dans le contrôle de l'activité sulfato-réductrice en profondeur dans les sédiments. La sulfato-réduction prend place essentiellement dans le sédiment de surface, enrichi par des apports organiques récents dont la fermentation fournit des substrats convenables aux bactéries sulfato-réductrices. Les substrats les plus oxydés (acétate, formiate) sont mieux utilisés par les bactéries sulfato-réductrices présentes en dessous de 20 cm de profondeur, alors que des substrats moins transformés sont essentiellement utilisés dans le sédiment de surface. Donc, lors de son enfouissement, la matière organique subit des transformations successives, jusqu'à l'oxydation totale, qui peuvent être le fait de la sulfato-réduction. Cahet l'avait suggéré lors d'études dans l'étang de Bages-Sigean (1974) ; Howes et al (1984) l'ont démontré dans un sédiment marin où la production de CO_2 est équivalente à la sulfato-réduction.

Les bactéries phototrophes qui se développent en consommant les sulfures produits commencent à proliférer au printemps et deviennent abondantes en été, notamment pendant le phénomène "d'eau rouge" où elles envahissent la colonne d'eau anoxique.

L'anaérobiose des eaux est en partie provoquée par la diffusion de l'hydrogène sulfuré des sédiments. Une faible partie des sulfures produits dans les sédiments diffuse sous forme d'hydrogène sulfuré vers l'eau et l'atmosphère (Ingvorsen et Jørgensen, 1982). Elle représente 1 à 3 % de la sulfato-réduction, le restant du sulfure produit se trouvant libre dans l'eau intersticielle des sédiments ou piégé sous forme de sulfure de fer. L'hydrogène sulfuré, peu soluble dans l'eau, co-existe avec l'oxygène dissous (Ingvorsen et Jørgensen, 1979). Lors de sa diffusion dans la colonne d'eau, il contribue à la consommation d'oxygène, d'une part dans les métabolismes chimiolithotrophes et, d'autre part, dans les réactions chimiques de formation du soufre élémentaire. Pendant la saison chaude, l'équilibre entre la consommation d'oxygène et sa production pendant la journée devient de plus en plus fragile au fur et à mesure que la dégradation des composés organiques augmente (Bagander,

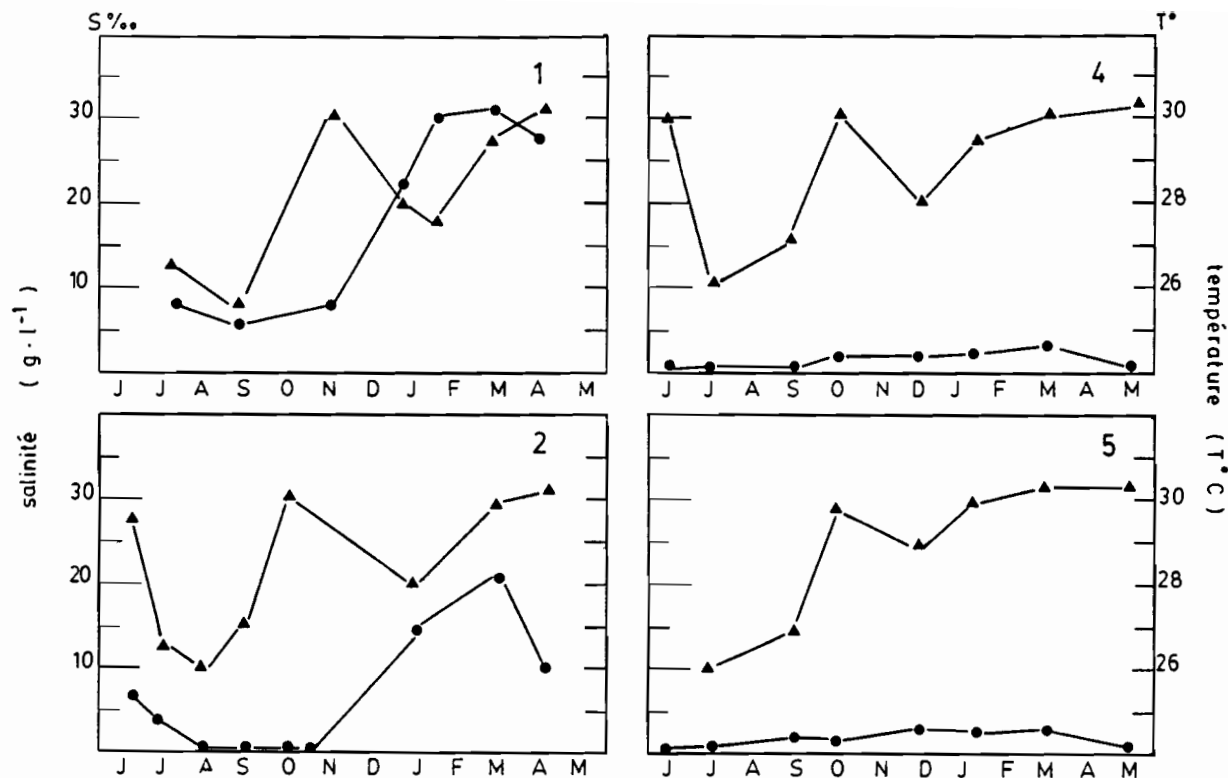


Fig. 33 - Salinité (●) et Température (▲) des eaux de surface des 3 stations de la lagune Ebrié, de Juin 1981 à Mai 1982.

1 = baie de Biétri, 2 = Baie de Abou-Abou, 4 = baie de Toupah.

Salinity (●) and Temperature (▲) of surface waters of 3 sampling stations in Ebrié Lagoon, from June 1981 to May 1982.

1 = Bietri Bay, 2 = Abou-Abou Bay, 4 = Toupah Bay.

1980) et contribue en quelques jours, à faire basculer le système vers l'anaérobiose. Les bactéries phototrophes, présentes toute l'année dans les sédiments de surface où elles se développent grâce à leurs différentes potentialités métaboliques (Caumette, 1978 ; Kämpf et Pfennig, 1980), envahissent, en l'espace de quelques jours, toute la colonne d'eau en formant une "eau rouge". Le genre dominant la communauté bactérienne pendant toute l'année (Thiocapsa) reste le genre principal constituant la communauté de bactéries phototrophes qui forment "l'eau rouge". Cette dominance du genre Thiocapsa dans les milieux anoxiques, très éclairés, d'origine marine, a souvent été décrite (Matheron, 1976 ; Trüper, 1980). C'est un micro-organisme particulièrement résistant capable de s'adapter à d'importantes variations environnementales telles que la salinité - quoique la plupart des souches marines soient des halophiles stricts (Matheron et Baulaigue, 1972) - ou la présence d'oxygène dans le milieu.

Ainsi, dans un milieu lagunaire de faible profondeur, les relations entre les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices sont fonction des conditions environnementales. Les deux types d'organismes co-habitent, souvent en développant des relations syntrophiques, et contribuent au cycle du soufre et à la transformation de la matière organique, lors des échanges entre l'eau et le sédiment. Ces rôles importants sont étudiés en détail dans le chapitre suivant, au cours de l'analyse d'une prolifération de bactéries phototrophes qui forme une "eau rouge", pendant la période estivale, dans cette lagune.

3.2. Les milieux lagunaires tropicaux. Etude de la lagune Ebrié

3.2.1. La baie de Biétri

De juillet 1981 à mai 1982, des analyses périodiques des eaux et des sédiments de la station 1, située dans une partie profonde de la baie de Biétri (8 m de profondeur), ont été entreprises.

3.2.1.1. Paramètres physiques et chimiques

Les mesures ont été effectuées dans toute la colonne d'eau, à chaque mètre de profondeur.

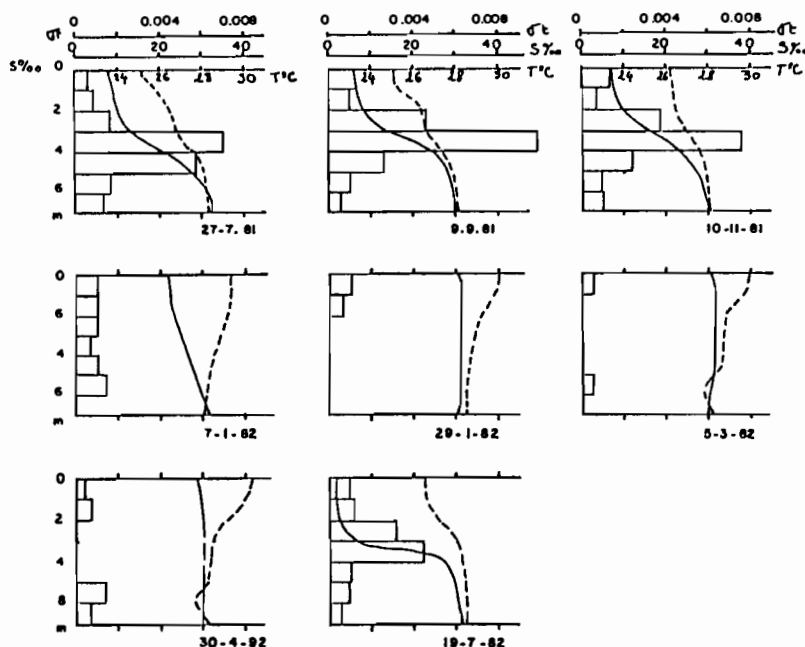


Fig. 34 - Distribution verticale de la salinité (—) et de la température (---) dans la colonne d'eau de la station 1 en Baie de Biétri. Les diagrammes représentent la force de densité calculée d'après les valeurs de $T^{\circ}C$ et $S\text{‰}$.

Vertical distribution of salinity (—) and temperature (---) in the water column of station 1 in Biétri Bay (Ivory Coast). Diagrams represent the density differences in the water column estimated from temperature and salinity.

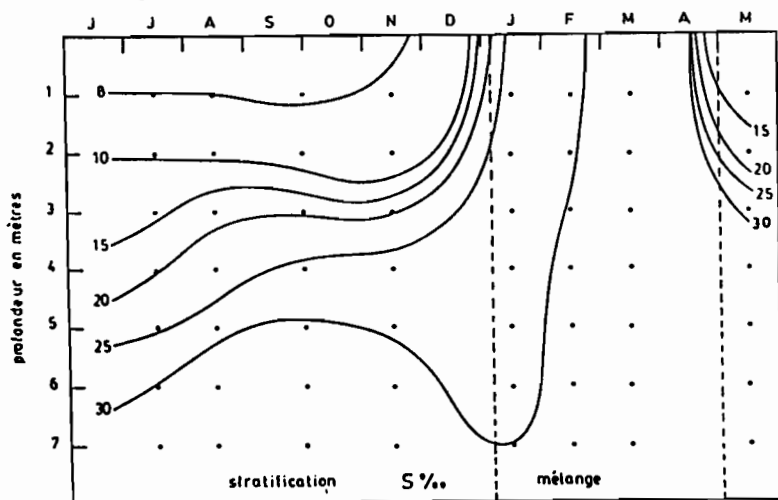
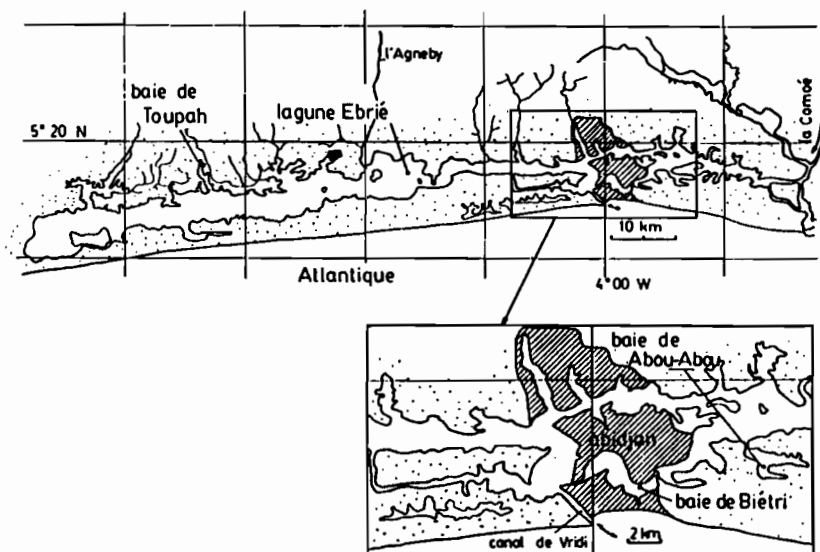


Fig. 35 - Courbes isohalines obtenues dans l'eau de la station 1 en baie de Biétri, de Juin 1981 à Mai 1982. Les résultats sont exprimés en $g.l^{-1}$.

Isoclines of salinity in the water column of the station 1 in Biétri Bay from June 1981 to May 1982, expressed in $g.l^{-1}$.



(La lagune Ebrié)

- Evolution de la température et de la salinité de l'eau de surface :

La température de l'eau de surface (Fig. 33.1), quoique de variation faible, délimite une saison "froide" jusqu'à octobre, suivie d'une saison chaude de novembre à mai ; cette dernière est coupée en janvier ou février, par une courte période froide de 15 jours à 3 semaines (selon les années) correspondant météorologiquement à la période d'Illar-mattan (vent froid, venu des savanes du nord). Pendant la période dite "froide", la température des eaux de surface de la lagune, est de 25 à 26°C ; au cours de la période chaude, elle atteint 31°C.

La salinité de l'eau de surface a une évolution parallèle. Au cours de la saison froide, la salinité est basse (8 à 10 g. l⁻¹), correspondant aux périodes de crues et de pluies tropicales. A partir du mois de novembre, la salinité des eaux de surface augmente très rapidement pour atteindre ses valeurs les plus élevées dès le mois de janvier (30 g. l⁻¹). Elle se maintient à ces valeurs pendant la durée de la période chaude, jusqu'au mois de mai, c'est à dire au début de la saison des fortes pluies tropicales qui provoquent les diminutions de salinité et de température.

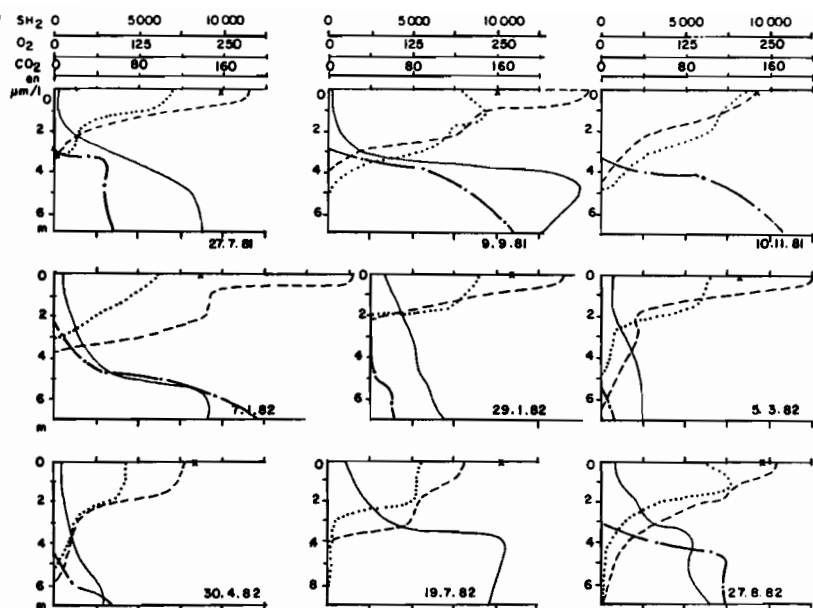


Fig. 36 - Distribution verticale des concentrations en O_2 dissous à 6 H. (....) et 18 H. (---) en sulfure ($H_2S + SH^-$ -----) et en CO_2 (—) dans la colonne d'eau de la station 1, exprimés en $\mu\text{mol. l}^{-1}$.

Vertical distribution of dissolved oxygen measured at 6 H. (....) and 18 H. (---), free sulfide ($H_2S + SH^-$ -----) and CO_2 (—) in the water column of station 1 (Bietri Bay), expressed in $\mu\text{mol. l}^{-1}$.

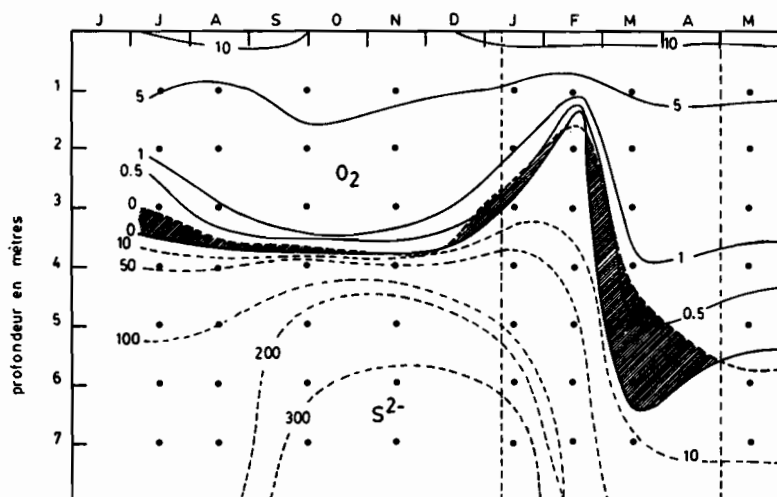


Fig. 37 - Courbes isoclines d'oxygène dissous et de sulfure ($H_2S + SH^-$) dans l'eau de la station 1 en baie de Biétri de Juin 1981 à Mai 1982, exprimés en ppm.

Isoclines of oxygen and free sulfide ($H_2S + SH^-$) in the water column of station 1 (Bietri Bay), from June 1981 to May 1982, expressed in ppm.

- Température et salinité dans la colonne d'eau (Fig. 34) :

Au cours de la saison froide, les différences de salinité entre l'épilimnion et l'hypolimnion sont la principale cause de la stratification des eaux de la station 1. Dans les eaux de surface et jusqu'à 3 mètres de profondeur, la salinité est de l'ordre de $8 \text{ à } 12 \text{ g. l}^{-1}$, elle augmente très rapidement de $12 \text{ à } 22\text{-}25 \text{ g. l}^{-1}$, entre 3 et 4 m de profondeur, et fluctue peu dans l'hypolimnion ($26 \text{ à } 30 \text{ g. l}^{-1}$). Le gradient de salinité ainsi créé pendant la saison des pluies conditionne la stratification des eaux et délimite à 3,50 m de profondeur, une interface entre l'épilimnion et l'hypolimnion, visualisée par le calcul de la force de densité présenté sur la figure 34. La température intervient peu dans la stratification : les différences entre l'épilimnion ($26^\circ \text{ à } 27^\circ\text{C}$) et l'hypolimnion ($28^\circ \text{ à } 28,5^\circ\text{C}$), sont faibles et, de plus, le gradient formé est inversé pendant cette période ; en effet, les eaux profondes sont plus chaudes que les eaux de surface.

Au cours de la période chaude et sèche, la salinité devient homogène (30 g. l^{-1}) dans toute la colonne d'eau et la stratification observée disparaît. Le gradient de température qui s'inverse (eaux de surface plus chaudes) ne suffit pas à créer une barrière de densité entre les eaux de surface et les eaux de fond. La période de stratification et la période holomictique (période de mélange) apparaissent bien sur la figure 35. La période la plus stratifiée correspond aux mois de septembre à novembre, pendant lesquels, les variations de salinité entre 3 et 4 m de profondeur, sont supérieures à 10 g. l^{-1} . Globalement, au cours de l'année d'étude, la période de stratification a duré 8 mois et la période de mélange des eaux, 4 mois. Cette dernière, centrée sur février-mars, correspond aux températures saisonnières les plus élevées ainsi qu'à une pénétration plus importante de l'eau de mer en lagune, conséquence de la diminution des apports d'eau douce par les fleuves.

- L'oxygène dissous (Fig. 36) :

La stratification physique des eaux conditionne la répartition verticale des composés chimiques. Ainsi, pendant la période de stratification, l'oxygène dissous n'est détecté que dans l'épilimnion bien aéré, jusqu'à 3,5 ou 4 m de profondeur. Il est souvent en sursaturation dans l'eau de surface, surtout en fin de journée, conséquence de la

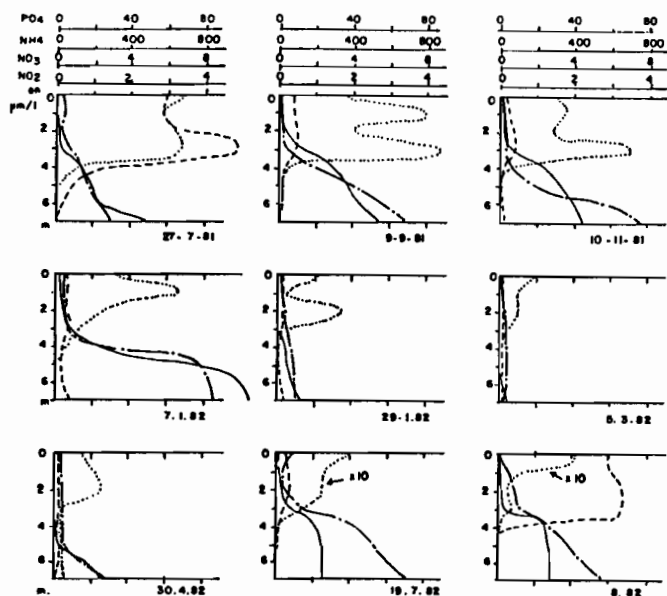


Fig. 38 - Distribution verticale des composés azotés (NH_4^+ —, NO_2^- ---, NO_3^- ) et des phosphates (— · — ·) dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) exprimés en $\mu\text{mol. l}^{-1}$.

Vertical distribution of nitrogen compounds (NH_4^+ —, NO_2^- ---, NO_3^- ) and phosphates (— · — ·) in the water column of station 1 (Bietri Bay from July 1981 to August 1982, expressed in $\mu\text{mol. l}^{-1}$.

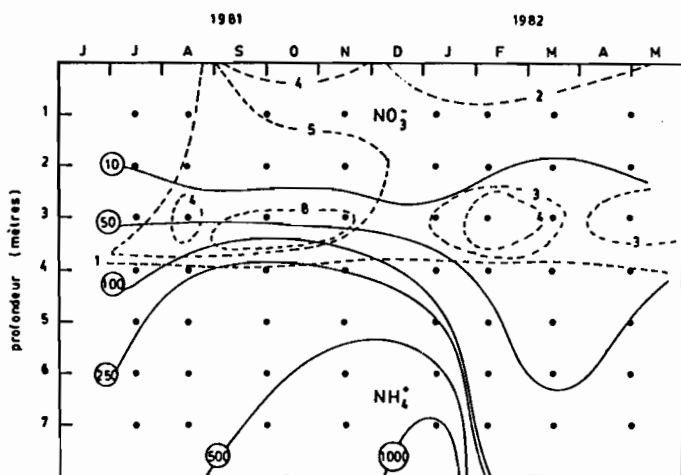


Fig. 39 - Courbes isoclines des concentrations en nitrate (NO_3^-) et en azote ammoniacal (N-NH_4^+) exprimées en $\mu\text{mol. l}^{-1}$ dans l'eau de la station 1 (Baie de Biétri) de Juin 1981 à Mai 1982.

Isoclines of NO_3^- (---) and NH_4^+ (—) expressed in $\mu\text{mol. l}^{-1}$, in the water column of station 1 (Bietri Bay, from June 1981 to May 1982).

photosynthèse, et en sous-saturation à partir de 1 m de profondeur. Son taux est toujours inférieur à 2 ppm, en dessous de 2 m de profondeur.

Au cours de la période holomictique, de février à mai, l'oxygène dissous a été détecté jusqu'à 6 m de profondeur (Fig. 37), toutefois, en dessous de 2 m de profondeur, ses valeurs sont très faibles.

- Le gaz carbonique (Fig. 36) :

Son taux est relativement faible dans les eaux de l'épilimnion (10 à 20 $\mu\text{moles. l}^{-1}$) et augmente très vite, dès l'interface entre épilimnion pour atteindre des valeurs dépassant 150 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ pendant toute la période de stratification. En février, les valeurs observées dans les eaux profondes sont inférieures à 80 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ et celles des eaux de surface augmentent, faisant apparaître l'action du mélange des eaux. Au cours des périodes de stratification, les valeurs les plus fortes ont été observées dans les eaux supérieures de l'hypolimnion, entre 3,5 et 4,5 m de profondeur.

- Le sulfure (Fig. 36) :

La répartition des teneurs en sulfure concorde avec celle du CO_2 . Pendant la période méromictique (stratification), l'hypolimnion compris entre 3,5 m et le sédiment est toujours anoxique, riche en sulfure. Dès 3,5 m de profondeur, les valeurs sont très élevées (2500 $\mu\text{moles. l}^{-1}$) augmentent pour atteindre 8000 à 10 000 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ à la surface des sédiments. Souvent, le sulfure diffuse au dessus de l'interface, dans l'épilimnion, où il peut être détecté (100 à 200 $\mu\text{moles. l}^{-1}$) jusqu'à 3 m et même parfois 2,75 m de profondeur.

Au début de la période de mélange des eaux, essentiellement à la fin janvier 1982, le sulfure a gagné les eaux de surface jusqu'à 1,5 m de profondeur (Fig. 37). Toutefois, l'oxygène diffusant rapidement dans la colonne d'eau oxyde le sulfure dont le taux diminue très vite. A partir du mois de mars, ce dernier n'est plus détecté que dans le dernier mètre de profondeur à des valeurs inférieures à 10 ppm (300 $\mu\text{moles. l}^{-1}$). Pendant cette période, le sulfure et l'oxygène co-existent entre 4 et 6 m de profondeur.

- Les composés azotés et le phosphate (Fig. 38) :

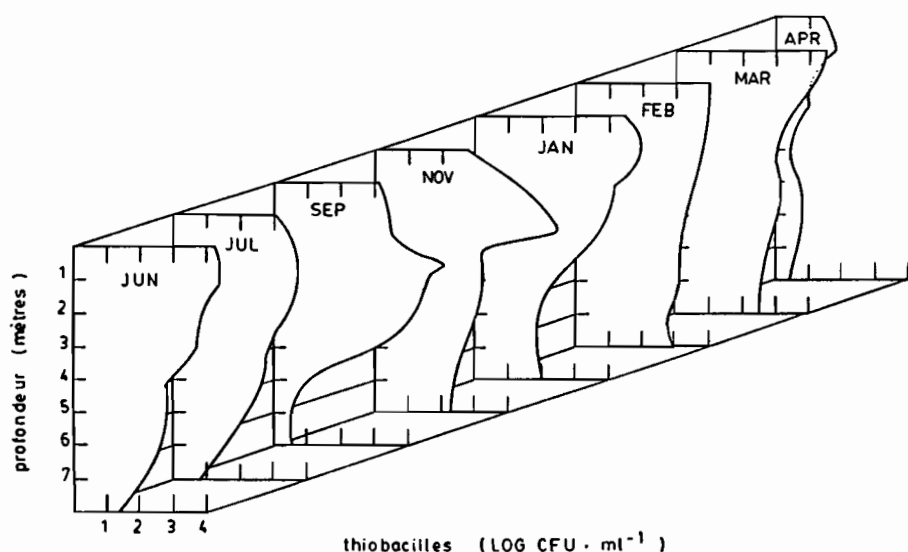


Fig. 40 - Distribution verticale des nombres de Thiobacilles (log. C.F.U. .ml⁻¹), dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) de Juin 1981 à Avril 1982.

Vertical distribution of Thiobacilli numbers (Log. CFU. ml⁻¹) in the water column of station 1 (Bietri Bay) from June 1981 to April 1982.

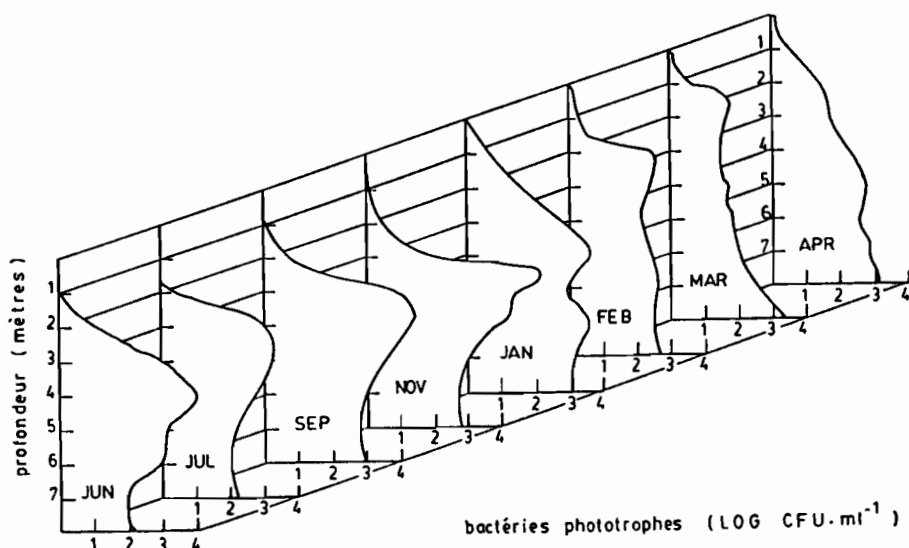


Fig. 41 - Distribution verticale des nombres de bactéries phototrophes (Log. CFU. ml⁻¹) dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) de Juin 1981 à Avril 1982.

Vertical distribution of phototrophic bacteria numbers (Log. CFU. ml⁻¹) in the water column of station 1 (Bietri Bay), from June 1981 to April 1982.

Les analyses des teneurs en composés azotés (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) et en phosphates (PO_4^{3-}) montrent des répartitions analogues pendant la période de stratification des eaux. Les phosphates et l'azote ammoniacal sont surtout abondants dans l'hypolimnion, alors que les nitrites et les nitrates ont été essentiellement détectés dans l'épilimnion. Les concentrations de nitrates et de nitrites les plus élevées ($7 \mu\text{moles. l}^{-1}$ et $0,8 \mu\text{moles. l}^{-1}$) ont été observées immédiatement au dessus de la halocline. Pendant la même période, les concentrations en N-ammoniacal et en phosphates sont très élevées dans l'hypolimnion, atteignant des valeurs supérieures à $1000 \mu\text{moles. l}^{-1}$ et $80 \mu\text{moles. l}^{-1}$, à la fin du mois de décembre. Par contre, dans les eaux de surface, ces composés sont peu abondants.

A partir de la fin janvier, lors de la période d'homogénéisation des eaux, les concentrations d'N-ammoniacal et de phosphates diminuent rapidement dans les eaux profondes. Par exemple, du 7 au 21 janvier 1982, les teneurs en N-ammoniacal des eaux de fond chutent de 1200 à $100 \mu\text{moles. l}^{-1}$ et celles de phosphates de 80 à $7 \mu\text{moles. l}^{-1}$. Les concentrations en nitrites et nitrates dans les eaux de surface restent sensiblement constantes. En juillet 1982, lors d'une nouvelle période de stratification des eaux, la distribution verticale de ces composés est pratiquement identique à celle observée en 1981.

La répartition de l'azote minéral concorde avec les conditions de potentiel rédox pendant la période de stratification. La représentation de la forme la plus oxydée et de la forme la plus réduite (N-NH_4^+) montre le rôle de la salinité et de la stratification sur la distribution de ces composés (Fig. 39). Ainsi, toute l'année, l'azote NO_3^- se trouve à l'état de traces en dessous de 4 m de profondeur, les valeurs les plus fortes se situant entre $2,5 \text{ m}$ et $3,5 \text{ m}$ de profondeur (métalimnion).

3.2.1.2. Paramètres bactériologiques

De même que pour les paramètres physiques et chimiques, les paramètres bactériologiques, dénombrement et activités des sulfo-bactéries, ont été estimés à chaque mètre de profondeur de juillet 1981 à mai 1982. Pendant la période de stratification des eaux, les analyses au niveau de l'interface, ont été plus nombreuses (tous les dix cm de profondeur).

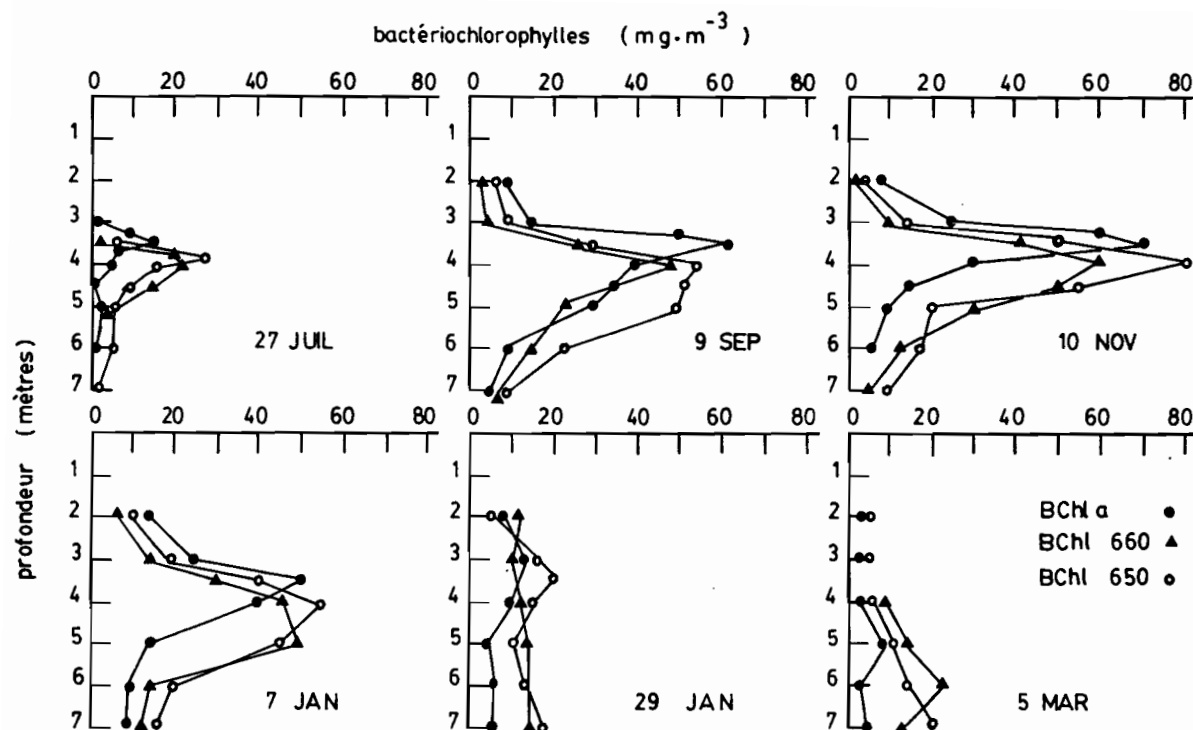


Fig. 42 - Distribution verticale des bactériochlorophylles (Bchl a ●; Bchl 660 ▲; Bchl 650 ○) exprimées en mg·m⁻³, dans la colonne d'eau de la station 1 en Baie de Biétri de Juillet 1981 à Mars 1982.

Vertical distribution of Bacteriochlorophylls (Bchl a ●; Bchl 660 ▲; Bchl 650 ○) expressed in mg·m⁻³, in the water column of station 1 in Bietri Bay, from July 1981 to March 1982.

- Dénombrement des thiobacilles (Fig. 40) :

Quelle que soit la période d'étude, les nombres de thiobacilles sont plus élevés dans l'épilimnion et diminuent avec la profondeur. Pendant la stratification des eaux (juin à janvier), ils varient de 10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1} dans l'eau de surface et atteignent 10^5 bactéries. ml^{-1}

dans le métalimnion, au cours des fortes stratifications (septembre et novembre 1981). Dans l'hypolimnion, les nombres de thiobacilles sont toujours beaucoup plus faibles et diminuent avec la profondeur. De l'ordre de 10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1} à la surface de l'hypolimnion, ils n'ont été estimés qu'à 10 ou 100 bactéries. ml^{-1} à la surface des sédiments. Toutefois, dans cette couche d'eau anoxique, leur nombre ne correspond pas à une activité. Organismes essentiellement aérobies, ils sont en "dormance" au cours de leur sédimentation dans l'hypolimnion anoxique. Certains thiobacilles anaérobies ont été dénombrés et isolés (10^2 à 10^3 bactéries. ml^{-1}). Toutefois, ces organismes nécessitent le nitrate comme accepteur d'électrons, composé très limitant dans l'hypolimnion; leur activité est certainement alléatoire.

Pendant l'homogénéisation des eaux, les nombres de thiobacilles se maintiennent à 10^3 - 10^4 bactéries. ml^{-1} dans toute la colonne d'eau. Ces nombres diminuent fortement la fin de la période holomictique.

- Les bactéries phototrophes anoxygéniques (Fig. 41) :

Contrairement aux thiobacilles, les bactéries phototrophes rouges et vertes sont surtout abondantes dans la zone anoxique pendant la période de stratification, particulièrement en surface de l'hypolimnion, où elles prolifèrent (10^4 à 10^5 bactéries. ml^{-1}). Leur nombre diminue dans l'hypolimnion profond (10^2 à 10^3 bactéries. ml^{-1} à la surface des sédiments).

Dans l'épilimnion, ces bactéries sont absentes des eaux de surface, mais elles ont souvent été isolées du métalimnion (10 à 100 bactéries. ml^{-1}).

En février, lors de la période de mélange des eaux, elles suivent la remontée du sulfure et se répartissent dans toute la colonne d'eau à partir de 2 m de profondeur (100 à 1000 bactéries. ml^{-1}). En mars et avril, malgré la présence d'oxygène dans l'eau jusqu'à 6 m de profondeur, ces bactéries ont été aisément dénombrées dans la colonne d'eau aérée,

Tableau 18- Caractérisation des différentes espèces de bactéries phototrophes observées, isolées ou partiellement isolées des eaux de la Baie de Biétri (Station 1) entre 1981 et 1983.

Characterization of the different species of phototrophic bacteria isolated purified or non completely purified from the water of Bietri Bay, between 1981 and 1983.

Espèces	Souche isolée	Morphologie	Mobilité	Vacuole	Globules de soufre	BChl dominante
<i>Rhodopseudomonas palustris</i>	BI 02	bâtonnet 0.5-0.8x1.5-3.5	+	-	-	a
<i>Chromatium violascens</i>	BI 01, BI 07	ovoïde 2.8-3x3.5-6	+	-	intra	a
<i>Chromatium vinosum</i>	BI03, BI05, BI08	ovoïde 1.6-2x2-4.5	+	-	intra	a
<i>Chromatium gracile</i>	BI04, BI06, BI09	bâtonnet 1-1.5x2.4	+	-	intra	a
<i>Thiodictyon elegans</i>	non isolé en culture pure	bâtonnet 1.5-2x3.5-6	-	+	intra	a
<i>Chlorobium vibrioforme</i>	BI20, BI21, 22, 25	incurvé 0.4-0.5x0.8-1.5	-	-	extra	d
<i>Chlorobium phaeobacteroides</i>	BI11, 15, 28, 30	bâtonnet 0.5x0.7-1.6	-	-	extra	e
<i>Chlorobium phaeovibrioides</i>	BI29	incurvé 0.5x0.9-1.8	-	-	extra	e
<i>Prosthecochloris (sp)</i>	non isolé	cocci avec appendice 0.8-1.5	-	-	extra	d
<i>Pelodictyon luteolum</i>	non isolé	ovoïde 0.8x1-1.4	-	+	extra	d
<i>Pelodictyon phaeum</i>	BI40	incurvé 0.8-1.5x2.4	-	+	extra	e
<i>Pelodictyon (sp) ?</i>	BI50 partiellement purifié	incurvé 1-2x2.5-4	-	+	extra	e

par dénombrements dans les milieux gélosés.

La présence des bactéries phototrophes dans les eaux est aussi mise en évidence par le dosage des bactériochlorophylles (BChl) qui est présenté sur la figure 42. La BChl a correspond aux bactéries pourpres sulfureuses et non sulfureuses, les BChl 660 et 650 correspondent aux bactéries vertes et brunes. Pendant toute la période de stratification l'analyse des BChl montre un pic de concentration entre 3,5 et 4,5 m de profondeur, sous la chimiocline, concordant avec les comptages bactériens. A ce niveau, les bactéries phototrophes forment une couche brune plus ou moins dense, de 0,5 à 1 m d'épaisseur.

Dans cette couche brune, l'analyse des BChl fait apparaître une concentration plus forte de la BChl a dans la partie supérieure de la couche brune (entre 3,25 et 3,50 m de profondeur), alors que les BChl d et e sont surtout concentrées dans la partie inférieure de la couche brune. Dans l'hypolimnion, bien que leurs concentrations diminuent rapidement, la BChl e reste dominante.

Lors de l'homogénéisation des eaux, à la fin janvier, les concentrations de BChl diminuent et à partir du mois de mars, elles deviennent difficilement détectables. En septembre et novembre 1981, la présence de deux pics de concentration de BChl, l'un de BChl a à 3,25-3,50 m de profondeur et l'autre de BChl 660 + 650 à 4 m de profondeur, dénote une stratification bactérienne. En effet, dans la partie supérieure de la couche brune, des Rhodopseudomonas ainsi que quelques Chromatium (C. violascens, C. vinosum et C. gracile) se développent, C. gracile étant l'espèce dominante dans cette partie de la couche brune. Cette espèce a été retrouvée en décembre 1983 et en janvier 1984 au cours d'une nouvelle étude pendant la stratification des eaux. Dans la partie inférieure de la couche brune, ont surtout été isolées des Chlorobiaceae : Chlorobium vibrioforme et C. phaeobacteroides. D'autres Chlorobiaceae ont été observées et partiellement isolées : Pelodictyon luteolum et Pelodictyon phaeum (Tableau 18). Ce dernier organisme a été fréquemment observé au cours des années 1981, 1982 et 1984. Il constitue l'un des organismes les plus importants de la partie inférieure de la couche brune et de tout l'hypolimnion. Son isolement s'avérant difficile, il n'a pu être que partiellement purifié. Il a été rapproché de Pelodictyon phaeum d'après sa morphologie et sa pigmentation.

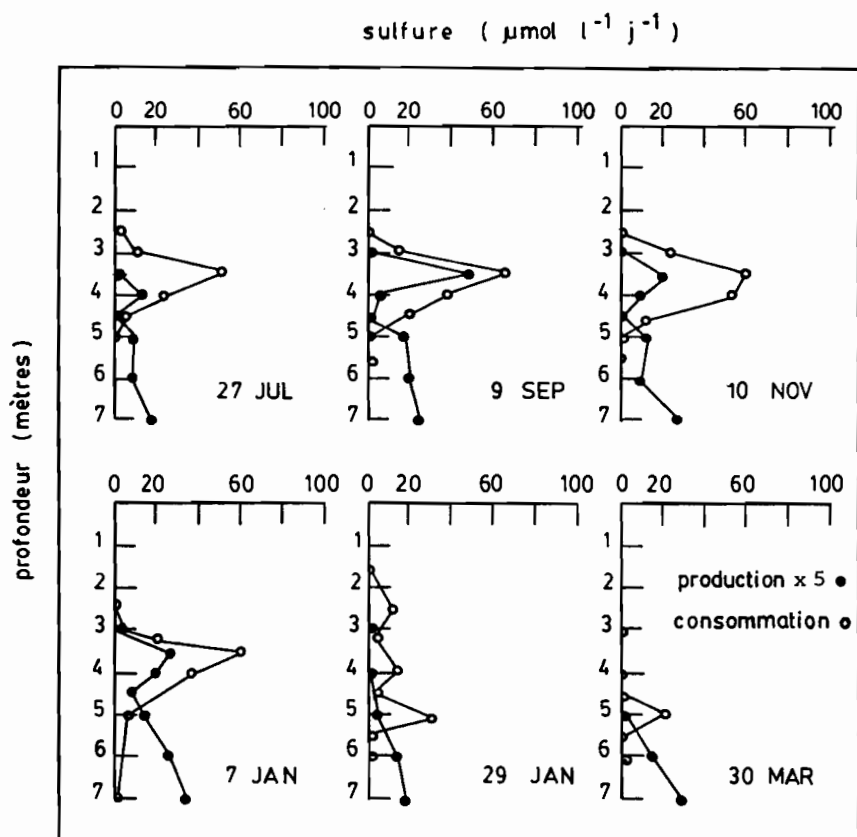


Fig. 43 - Production de sulfure par les BSR (●), et consommation de sulfure par les bactéries phototrophes (○) dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) de Juillet 1981 à Mars 1982, estimées à l'aide d'incubation "in situ" dans des bouteilles claires et sombres.

Sulfide production by SRB (●) and sulfide consumption by phototrophic bacteria (○) in the water column of station 1 in Bietri Bay from July 1981 to March 1982, measured by the dark-light bottle method.

Pendant toute la période de stratification, les genres Chlorobium et Pelodictyon dominent la communauté de bactéries phototrophes dont ils représentent 80 % dans la couche brune et 100 % dans l'hypolimnion. A partir des cultures sur agar, quelques colonies brun très pâle ont été observées. Les observations microscopiques ont révélé des micro-organismes contenant des vacuoles de gaz et formant des amas sphériques bruns de 10 à 20 cellules, morphologiquement rapprochés de Pelodictyon luteolum ; d'autres colonies de même aspect, formées par des bâtonnets incurvés contenant une vacuole de gaz groupés en amas bruns, ont également été observées. Jusqu'à présent, ils ont été obtenus en culture d'enrichissement et partiellement purifiés.

Les activités des bactéries phototrophes estimées par la mesure des consommations de sulfure, sont présentées dans la figure 43. Ces activités atteignent leur maximum (100 μ moles de sulfure consommé par litre d'eau et par jour) à 3,5 et 4 m de profondeur, respectivement en novembre 1981 et en janvier 1982, au niveau de la couche brune de bactéries phototrophes. Dès la période de mélange des eaux, ces activités diminuent considérablement. Elles ont été détectées, entre 5 et 6 m de profondeur à l'interface entre l'eau aérée et l'eau anoxique, à des valeurs inférieures à 20 μ moles de sulfure consommé par litre d'eau et par jour.

- Les bactéries sulfato-réductrices (Fig. 44) :

Les bactéries sulfato-réductrices (BSR), dénombrées sur milieu liquide contenant du lactate + acétate, sont exclusivement présentes dans l'hypolimnion pendant la période de stratification et dans les sédiments pendant toute la période d'étude. En nombres relativement élevés entre 3,5 et 4 m de profondeur ($10^2 - 10^3$ bactéries. ml^{-1}), elles sont beaucoup moins abondantes immédiatement au dessous (entre 4 et 4,5 m). Leur nombre augmente dans l'hypolimnion pour atteindre 10^4 à 10^5 bactéries. ml^{-1} à la surface des sédiments.

En mars et avril 1982, leur nombre décroît considérablement dans toute la colonne d'eau. Nul dans les eaux de surface, il atteint 10 à 100 bactéries. ml^{-1} à la surface des sédiments.

Dans les sédiments de surface, le nombre de BSR a peu varié tout le long de l'année (10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1}). Il décroît dans la profondeur du sédiment (Fig. 46). A partir de 8 cm de profondeur, il a

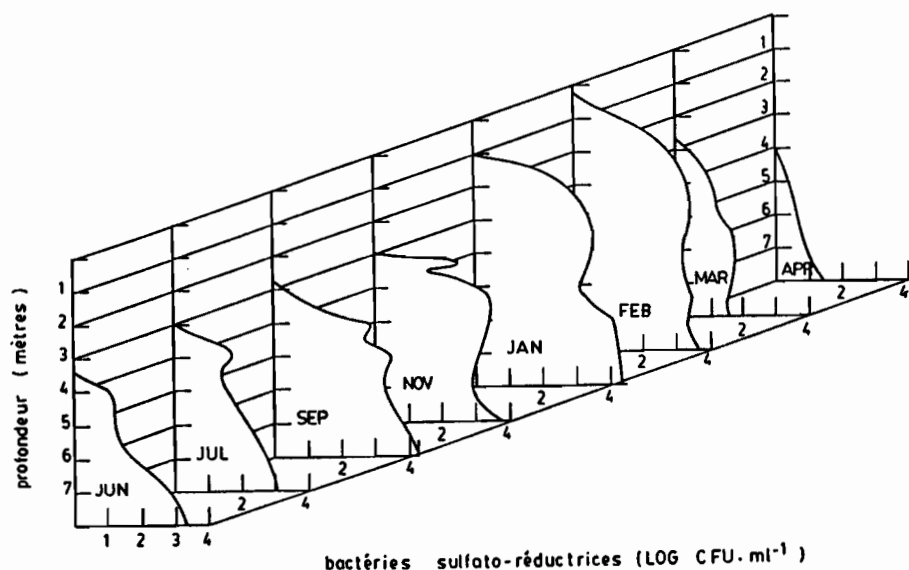


Fig. 44 - Distribution verticale du nombre de bactéries sulfato-réductrices (CFU. ml⁻¹) cultivant sur lactate + acétate, dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) de Juin 1981 à Avril 1982.

Vertical distribution of sulfate reducers (CFU. ml⁻¹) growing on lactate + acetate, in the water column of station 1 (Bietri Bay, June 1981 through April 1982).

été estimé à 10^2 bactéries. ml^{-1} , lors d'analyses réalisées en février 1982.

La plupart des BSR isolées appartiennent au genre Desulfovibrio qui forme 50 à 60 % de la communauté de BSR. Parmi les autres bactéries BSR observées ou isolées, soit à partir de colonies dans les milieux gélosés, soit à partir d'enrichissements sélectifs sur différents substrats, le genre le plus rencontré a été Desulfobulbus (20 à 25 %) ; les genres Desulfotomaculum (D. nigrificans) et Desulfobacter constituent le reste de la communauté. Dans tout l'hypolimnion et en surface des sédiments, la structure de la communauté n'a pas varié significativement au cours de la saison d'étude, avec toutefois, une augmentation du genre Desulfobacter (15 %), lors de la saison sèche et de l'intrusion des eaux marines dans la lagune.

L'activité des bactéries sulfato-réductrices dans la colonne d'eau est présentée sur la figure 43. Cette activité correspond à une production de sulfures par incubation de flacons "in situ" et doit être considérée comme une activité relative. Les productions maximales de sulfure ont été enregistrées dans la colonne d'eau, entre 3,5 et 4 m de profondeur, dans la zone correspondant à la partie inférieure de la couche brune de bactéries phototrophes. Elles sont deux fois plus fortes que celles mesurées dans l'hypolimnion profond, entre 5 m et le sédiment. Entre 4 et 4,5 m, ces activités sont nulles, concordant avec la baisse notable du nombre de BSR. Lors de la période de mélange des eaux, la production de sulfure n'est détectée que dans les eaux de fond anoxiques.

Les productions de sulfure dans le sédiment sont 100 fois supérieures à celles des eaux : de l'ordre de $20 \text{ à } 200 \mu\text{moles. l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ en moyenne dans les eaux, elles sont de $2000 \text{ à } 2500 \mu\text{moles. l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ dans les sédiments. Par contre, en tenant compte des productions de toute la couche d'eau anoxique, rapportées au m^2 de surface, elles sont supérieures aux productions du sédiment de surface (pour une surface de 1 m^2 et une profondeur de 1 cm). En effet, pendant toute la période de stratification, la production de sulfure dans la colonne d'eau varie de 100 à $300 \text{ mmoles. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, alors que la production du premier cm de sédiment varie de 13 à $36 \text{ mmoles. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ (Fig. 45), faisant apparaître l'importance de la sulfato-réduction dans la colonne d'eau.

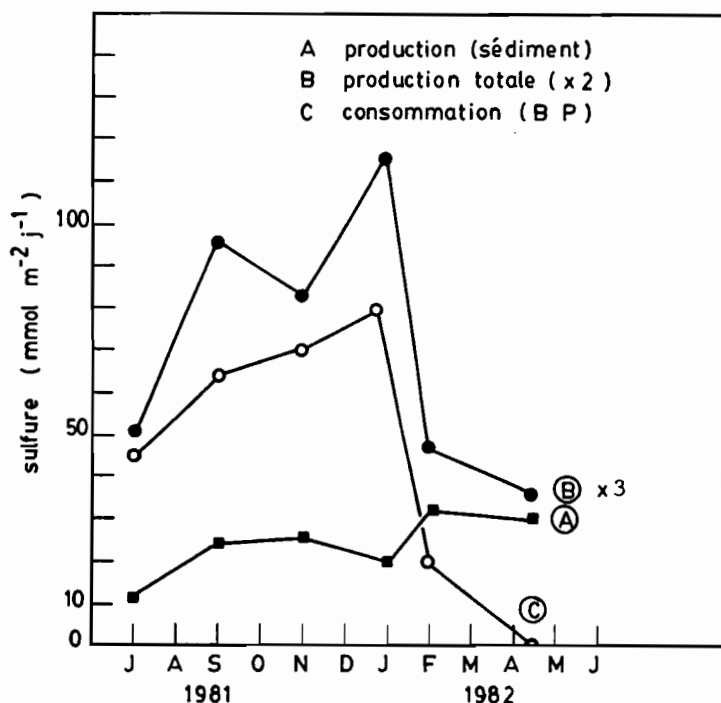


Fig. 45 - Production de sulfure par les BSR et consommation de sulfure par les bactéries phototrophes, dans la station 1, en Baie de Biétri, de Juillet 1981 à Avril 1982.

A = production de sulfure par m² de sédiment pour une profondeur de 1 cm.

B = production totale de sulfure pour 1 m² de surface intégrant tout la colonne d'eau + 1 cm de sédiment.

C = Consommation de sulfure par les bactéries phototrophes pour 1 m² de surface intégrant toute la colonne d'eau.

Sulfide production by sulfate reducers and sulfide consumption by phototrophic bacteria in station 1 (Bietri Bay) from July 1981 to April 1982.

A = sulfide production of 1 m² of sediment for 1 cm depth.

B = total sulfide production per m² for the all water column + 1 cm depth in sediment.

C = consumption of sulfide by phototrophic bacteria per m² for the all water column.

Au cours de la période de mélange des eaux, la production cumulée chute fortement ($90 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) ; elle est essentiellement d'origine sédimentaire ($29 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$).

Les productions relatives de sulfure en fonction des substrats sont présentées dans le tableau 19. Elles mettent en évidence l'importance du lactate comme substrat préférentiel des BSR du sédiment de la station 1. L'importance relative du propionate et de l'acétate concorde avec celle des pourcentages des genres Desulfobulbus (D. propionicus) et Desulfobacter. Ainsi, l'augmentation du % de Desulfobacter en février, coïncide avec l'augmentation relative de la production de sulfure à partir de l'acétate.

3.2.1.3. Discussion

La stratification des eaux dans cette zone profonde de la baie de Biétri ainsi que la distribution verticale des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques sont surtout liées à la présence d'une halocline bien marquée pendant la période de pluies et de crues.

Dans cette partie estuarienne de la lagune Ebrié, soumise à un climat tropical-subéquatorial, les paramètres tant abiotiques que biotiques, sont dépendants de la combinaison des deux systèmes hydrologiques, l'un marin et l'autre continental (Durand et Chantraine, 1982), dont les eaux se distinguent par leur salinité totale. Pendant la saison des pluies et des crues, en général de mai à novembre ou décembre, les eaux continentales envahissent la lagune jusqu'à la communication avec la mer et se déversent dans la zone marine côtière. Le mois de décembre est une période de transition, prélude à la saison sèche qui s'étend de janvier à avril. Au cours de cette dernière, les eaux marines pénètrent dans la lagune dont la salinité des eaux augmente notablement. La baie de Biétri, soumise à ce régime hydroclimatique, présente la particularité de posséder trois cuvettes dont la profondeur est de 8 à 15 m, alors que la profondeur générale de la baie est de 3,5 m. Ces zones plus profondes constituent des "pièges" pour les eaux marines qui s'y maintiennent pendant la période de pluies et de crues. En conséquence, dans ces parties profondes, il se crée un gradient de salinité entre les eaux de surface "dessalées" par les apports continentaux et les eaux profondes d'origine marine. C'est le cas de la station 1 située dans une de ces cuvettes. De juillet 1981 à janvier 1982, les analyses des salinités montrent la dessalure de l'épilimnion, qui correspond aux apports

Tableau 19 - Productions relatives de sulfure par ml de sédiment prélevé en Septembre 1981 et en Janvier 1982 à la station 1 (Baie de Biétri). Les substrats sont ajoutés pour obtenir une concentration finale 10 mM. Les productions comparées à un témoin sont mesurées après 24 H. d'incubation en flacon de 100 ml contenant le milieu de base de Widdel et incubés "in situ".

Relatives productions of sulfide per ml of sediment sampled in September 1981 and January 1982 at station 1 (Bietri Bay), and incubated "in situ", in 100 ml bottle containing basal medium supplemented with different substrates, added to a final concentration of 10 mM. After 24 H. of incubation, productions are compared to a blank (Without substrates).

Substrats	Septembre 1981	Janvier 1982
Formiate	0 $\mu\text{mol.ml}^{-1}.\text{j}^{-1}$	0
Acétate	4	67
Lactate	204	153
Propionate	20	44
Butyrate	0	0
Benzoate	0	0

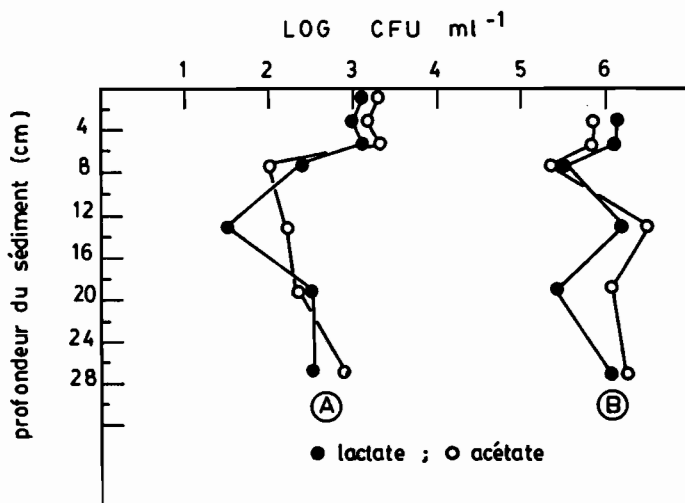


Fig. 46 - Nombres de bactéries hétérotrophes anaérobies (B) et de bactéries sulfato-réductrices (A) cultivant sur lactate ou acétate dans la colonne de sédiment (0 - 28 cm).

A = Colonies noires ; B = Colonies totales (Blanches et noires), à la station 1 (Baie de Biétri) en Mars 1982.

Numbers of sulfate reducers (A) and anaerobic heterotrophic bacteria (B) growing on lactate or acetate through the sediment depth (0 - 28 cm) at station 1 (Bietri Bay), March, 1982. .

A = black colonies ; B = Total colonies (white + black).

massifs d'eaux douces drainées par la crue du fleuve Comoé. Par contre, l'hypolimnion accuse des salinités élevées et peut être considéré comme un milieu relativement fermé, dont les échanges avec les eaux susjacentes sont restreints et conditionnés par la force de la barrière de densité créée à l'interface (voir Fig. 34). Dans ce milieu, la consommation rapide de l'oxygène provoque l'anoxie des eaux et favorise les fermentations essentiellement au niveau des sédiments (Guiral, en préparation). De ce fait, ce milieu est très riche en hydrogène sulfuré.

De nombreux lacs présentant des états de stratification des eaux sont décrits dans la littérature. Dans certains cas, la stratification est permanente (milieux méromictiques) et due dans tous les cas à un gradient de salinité soit dans des milieux d'origine marine ou des eaux salées intérieures. Dans d'autres cas, beaucoup plus nombreux, la stratification est temporaire (milieux holomictiques) et peut être la conséquence d'un gradient de température dans les lacs ou d'un gradient de salinité dans les milieux estuariens. La baie de Biétri présente une longue période de stratification de 7 à 8 mois et une courte période holomictique, dans ces parties profondes qui peuvent être considérées comme des milieux monomictiques chauds se mélangeant au cours de la période chaude. Par extension, la période de stratification peut être appelée période méromictique et la période de mélange des eaux, période holomictique (Wetzell, 1975). Ces caractéristiques sont à rapprocher de celles observées dans le Solar Lake (Cohen et al, 1977 a) et dans le lac Kinneret (Bergstein et al, 1979) en Israël, qui sont stratifiés la majeure partie de l'année.

Dans de nombreux milieux de même type, les hypolimnia sont anoxiques et riches en hydrogène sulfuré. Selon la littérature abondante sur ce sujet, les concentrations en sulfure relevées dans ces hypolimnia varient en général de 0,5 à 100 ppm. Toutefois, certains auteurs rapportent des concentrations supérieures (Takahashi et Ishimura, 1968 ; Sorokin, 1970 ; Romanenko et al, 1976) pouvant atteindre 800 ppm (Gorlenko et al, 1974 a, b). Dans la baie de Biétri, pendant la période de forte stratification, des valeurs de 400 ppm peuvent être considérées comme importantes et peu habituelles. La halocline qui se situe entre 3 m et 3,5 m de profondeur, conditionne la répartition des composés chimiques. En effet, l'oxycline et la redoxcline coïncident avec la halocline. Par contre, la thermocline qui n'est pas très marquée délimite une stratifi-

cation inverse pendant la période de pluie, faisant apparaître le rôle important de la salinité dans la maintenance de la stratification.

Au niveau de la halocline, le sulfure et l'oxygène diffusent quelquefois, et peuvent co-exister dans une strate de 20 à 30 cm, migrant au cours des cycles diurnes. De nombreux auteurs ont observé la concomitance de l'oxygène et du sulfure dans les milieux stratifiés (Jørgensen et al, 1979 ; Sorokin, 1972) et l'estimation des teneurs des deux composés s'avère toujours difficile quand ils sont présents dans le même échantillon (Ingvorsen et Jørgensen, 1979).

Dans l'hypolimnion, les teneurs en azote ammoniacal, phosphates et gaz carbonique sont aussi très élevées. Tous ces composés, issus des transformations anaérobies de la matière organique, s'accumulent dans eaux profondes et diffusent à travers la halocline vers l'épilimnion où ils sont utilisés dans les différents métabolismes. Leurs concentrations élevées dans les hypolimnia de nombreux lacs ont souvent été notées (Takahashi et Ishimura, 1968 ; Sorokin et Donato, 1975 ; Hamner et al, 1982 ; King et Tyler, 1982).

Dans l'épilimnion, juste au dessus de la halocline, les concentrations importantes de nitrites et de nitrates laissent présager une activité de nitrification (Sorokin et Donato, 1975). Par contre, la diminution rapide des phosphates, du gaz carbonique et du sulfure dans la partie supérieure de l'hypolimnion est l'indice de leur rapide assimilation par des micro-organismes au niveau de la halocline.

Pendant la période méromictique, l'état de stratification s'amplifie ; à la fin de cette période, les concentrations en composés minéraux issus des métabolismes anaérobies, sont les plus élevées dans l'hypolimnion, montrant ainsi que les mouvements de marée caractéristiques de cette zone estuarienne n'affectent pas les eaux profondes de la station 1. Bien que faisant partie d'un milieu lagunaire ouvert, cette partie de la baie de Biétri se comporte donc comme un milieu fermé dont les caractéristiques sont proches des lacs stratifiés.

Au cours du mélange des eaux, les composés accumulés dans les eaux profondes se distribuent dans toute la colonne d'eau, entraînant une désoxygénation passagère des eaux de surface. Cette période holomictique correspond à la période chaude et sèche pendant laquelle l'eau de mer pénètre en lagune. La salinité devient homogène, facilitant le

le mélange et la diffusion des composés accumulés dans les eaux profondes pendant la période méromictique. Cette pénétration d'eau de mer constitue un véritable lavage du milieu lagunaire et provoque la diminution simultanée des teneurs en azote ammoniacal, phosphate, gaz carbonique et sulfure dans les mêmes proportions.

Pendant toute la période de stratification, les conditions d'oxydo-réduction et la distribution verticale des composés chimiques conditionnent la répartition des micro-organismes et leurs activités. Plus particulièrement, dans le cas des sulfo-bactéries, les abondances des trois groupes étudiés se situent à des niveaux différents. Ainsi, les thiobacilles sont abondants dans l'épilimnion et dans le métalimnion, dans une zone où co-existent sulfure (principal donneur d'électrons) et oxygène (principal accepteur d'électrons). En surface de l'hypolimnion, une couche brune de bactéries phototrophes a été observée. Elles se sont développées dans une strate anoxique contenant du sulfure, et recevant suffisamment de lumière nécessaire à leur photosynthèse.

Dans les milieux stratifiés, de telles proliférations de bactéries phototrophes à l'interface entre un épilimnion aéré et un hypolimnion anoxique riche en hydrogène sulfuré, ont souvent été mises en évidence (Pfennig, 1967 ; Van Gemerden, 1967 ; Takahashi et Ishimura, 1968 ; Trüper et Genovese, 1968 ; Kuznetsov, 1970 ; Sorokin, 1970 ; Biebl, 1973 ; Cohen et al, 1977 b ; Gorlenko et al, 1978 ; Parkin et Brock, 1980 a, b ; Montesinos, 1982 ; Kohler et al, 1984...). Les bactéries phototrophes vertes et brunes ont été plus souvent isolées que les bactéries pourpres et ont été identifiées en général à des Chlorobium ou des Pelodictyon (Takahashi et Ishimura, 1968 ; Gorlenko et al, 1978 ; Lawrence et al, 1978 ; Bergstein et al, 1979 ; Parkin et Brock, 1980 ; King et Tyler, 1982). Parmi les bactéries phototrophes pourpres, le genre Chromatium a été le plus fréquemment décrit (Sorokin, 1970 ; Guerrero et al, 1978 ; Matsuyama et Shirouzu, 1978 ; Hamner et al, 1982) ainsi que les genres Lamprocystis, Lamprobacter, Thiopedia (Hayden, 1972 ; Kohler et al, 1984) et quelquefois, le genre Thiocapsa (Northcote et Halsey, 1969). Dans la baie de Biétri, la coloration brune de la couche de bactéries phototrophes, résulte du mélange des pigments des différentes espèces observées. En fonction de leurs pigments et de leur affinité pour la lumière, les différents genres se distribuent à travers la couche brune, selon une stratification spécifique. Les quelques Rhodospirillaceae (Rhodopseudomonas palustris) présentes

dans la partie supérieure de la couche brune, ne constituent pas une caractéristique majeure de la communauté bactérienne observée. Seulement quelques colonies se sont développées dans les milieux de culture. Les bactéries sulfureuses rouges, vertes et brunes ont formé la quasi-totalité de cette communauté. Les bactéries sulfureuses rouges du genre Chromatium sont plus abondantes dans la partie supérieure de la couche brune, alors que les bactéries vertes et brunes dominent dans la partie inférieure et sont présentes dans l'hypolimnion. Elles sont représentées par les genres Chlorobium et Pelodictyon. Ce dernier genre est le genre dominant dans la couche brune avec l'espèce P. luteolum qui forme des amas sphériques verts de 10 à 20 cellules, et une sorte de bâtonnets incurvés vacuolés agglomérés en amas irréguliers et mucilagineux, proches de l'espèce P. phaeum. La présence des bactéries vacuolées explique la maintenance de la couche brune à un niveau précis où la densité de l'eau leur permet de "flotter". Très souvent, les bactéries phototrophes vacuolées (Thiodictyon, Thiopedia, Pelodictyon, Chloronema) ont été signalés à l'interface entre épi- et hypolimnion, dans les milieux stratifiés (Pfennig, 1967 ; Caldwell et Tiedge, 1975 ; Dubinina et Kuznetsov, 1976 ; Clark et Walsby, 1978 ; Gorlenko et al, 1978 ; Kohler et al, 1984). Dans la couche brune de la baie de Biétri, les bactéries vacuolées du genre Pelodictyon, qui forment des voiles de cellules enrobées dans un mucilage (voiles bruns visibles à l'oeil nu, voir photos) et flottant en dessous de la halocline, maintiennent entre 3,5 et 4 m de profondeur, les Chlorobium verts et bruns, en les englobant dans le mucilage. Les Chromatium mobiles se maintiennent dans la partie supérieure de la couche brune, en se déplaçant activement, compensant une densité cellulaire légèrement supérieure à 1 à cause de l'accumulation de globules de soufre (Guerrero et al, 1984).

Les bactéries vacuolées vertes et brunes contiennent respectivement de la BChl d et la BChl e et se développent en dessous des bactéries pourpres qui contiennent de la BChl a. Des stratifications semblables d'espèces (bactéries pourpres au dessus de bactéries vertes) ont été décrites par de nombreux auteurs (Trüper et Genovese, 1968 ; Caldwell et Tiedge, 1975 a, 1975 b ; Cohen et al, 1977 ; Montesinos, 1982 ; Kohler et al, 1984), et les bactéries brunes telles que Chlorobium et Pelodictyon ont souvent été observées dans les niveaux inférieurs des lacs stratifiés (Pfennig, 1967 ; Takahashi et Ishimura, 1968 ; Culver et Brunskill, 1969 ; Gorlenko et al, 1978 ; Lawrence et al, 1978).

Les gradients de sulfure et de lumière dans le milieu expliquent cette stratification spécifique. L'activité des bactéries phototrophes est sévèrement limitée par l'intensité lumineuse aussi bien que par la qualité de la lumière qui pénètre dans la halocline. Parkin et Brock (1980) et Steenbergen et Korthals (1982) ont noté des intensités lumineuses au niveau de la couche de bactéries phototrophes, de $0,9$ à $2,2 \mu E. m^{-2}.s^{-1}$ et de $0,2$ à $4,7 \mu E. m^{-2}.s^{-1}$, qui correspondent respectivement à $0,08 - 0,2 \%$ et $0,01 - 0,3 \%$ de la lumière disponible en surface des eaux. Ces intensités quoique limitantes, ont toutefois permis la croissance de bactéries phototrophes rouges pour les intensités les plus fortes et de bactéries vertes pour les intensités les plus faibles. Dans la baie de Biétri, l'intensité lumineuse au niveau de la couche brune de bactéries phototrophes varie de 2 à $20 \mu E. m^{-2}.s^{-1}$ soit $0,7$ à 4% de l'intensité disponible en surface, selon les saisons (Fig. 47). Elle est beaucoup moins limitante pour le développement des bactéries phototrophes que celles mesurées dans de nombreux lacs où la halocline est plus profonde (9 à 11 m). La qualité de la lumière est aussi déterminante du développement des bactéries phototrophes ; c'est elle qui conditionne la stratification d'espèces. Le spectre visible de la lumière transmise en dessous de $3,5$ m de profondeur dans la baie de Biétri, s'est appauvri en certaines radiations lumineuses, absorbées par les particules en suspension dans les eaux, par le phytoplancton et par les bactéries phototrophes pourpres (BChl a + caroténoïdes). Les radiations qui pénètrent à ces niveaux, sont généralement comprises entre 450 et 500 nm ; elles peuvent varier de 420 à 480 nm et 570 à 650 nm (Montesinos, 1982). Aussi, les Chlorobium verts et bruns se développent-ils en utilisant les longueurs d'onde 400 à 450 nm et 450 à 550 nm grâce à leurs caroténoïdes et leurs bactériochlorophylles. Différents auteurs ont signalé et étudié cette influence de la lumière sur le développement des bactéries phototrophes (Trüper et Genovese, 1968 ; Matheron et Baulaigue, 1977 ; Parkin et Brock, 1980 ; Steenbergen et Korthals, 1982). Dans la baie de Biétri, l'intensité lumineuse n'est pas limitante pour le développement des bactéries pourpres, et c'est la qualité de la lumière qui détermine en partie la stratification d'espèces. Le gradient de sulfure joue aussi un rôle important dans cette stratification ; les bactéries vertes tolérant de plus fortes teneurs en sulfure que les bactéries pourpres (Pfennig, 1975) se développent mieux dans les eaux profondes où

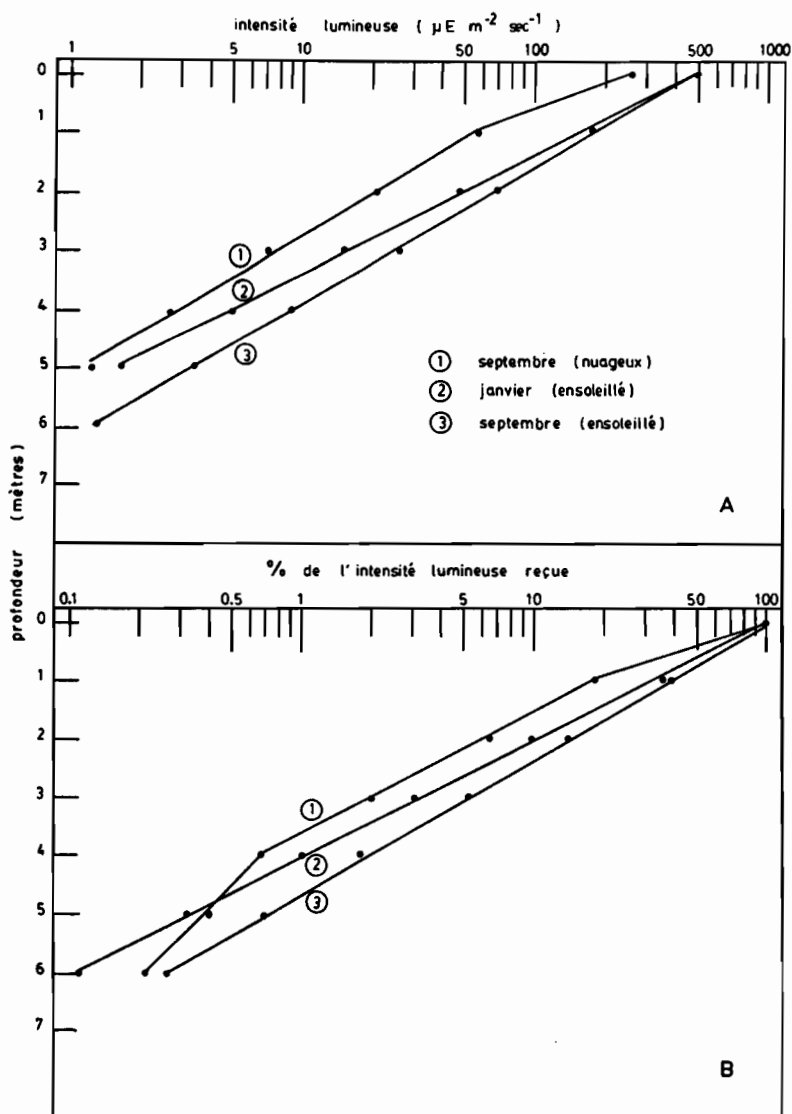


Fig. 47 - Mesure de la pénétration lumineuse dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) en Septembre 1981 et Janvier 1982.

A = mesure en $\mu E.m^{-2}.sec^{-1}$

B = pourcentage calculé de l'intensité lumineuse reçue en surface.

Light intensity measurements in the water column of station 1 (Biétri Bay) in September 1981 and January 1982.

1 = September (Cloudy)

2 = January (sunny)

3 = September (sunny)

A = measurements in $\mu E.m^{-2}.sec^{-1}$; B = % of surface light intensity.

les teneurs en sulfure sont plus élevées. Dans la baie de Biétri, le développement des bactéries phototrophes sulfureuses dépend de la teneur en sulfure dans l'hypolimnion, issue de l'activité des BSR. Les productions de sulfure coïncident avec les abondances de BSR. Ces bactéries sont stimulées par les grandes concentrations en sulfate d'origine marine (voir chapitre suivant). Les nombres élevés de BSR en témoignent. L'activité de ces organismes est importante au niveau du sédiment comme cela a été noté dans d'autres milieux stratifiés où l'activité sulfato-réductrice dans la colonne d'eau est négligeable comparée à celle du sédiment (Jørgensen et al, 1979 ; Kohler et al, 1984). Toutefois, dans la baie de Biétri, les nombres de BSR ainsi que les productions de sulfure montrent une activité sulfato-réductrice importante en dessous de la couche brune de bactéries phototrophes, activité la plus forte observée dans toute la colonne d'eau. De telles activités ont souvent été signalées au niveau des redoxclines dans les milieux stratifiés (Sorokin, 1970). En fait, les BSR trouvent dans ces environnements, la matière organique sédimentant à partir de l'épilimnion ainsi que l'anaérobiose nécessaire à leur développement. Elles participent avec les bactéries phototrophes à un cycle du soufre anaérobie qui se développe sous la halocline. Dans la baie de Biétri, les nombres importants de bactéries vertes et brunes qui excrètent du soufre extracellulaire, suggèrent que des bactéries sulfo-réductrices (Desulforomonas) interviennent dans le recyclage du soufre en syntrophie avec les Chlorobiaceae (Biebl et Pfennig, 1978). Leur présence n'ayant pas été recherchée, il est cependant vraisemblable qu'elles soient présentes à ce niveau, comme le proposent Parkin et Brock (1980) dans leurs études de lacs stratifiés.

Dans la baie de Biétri, immédiatement en dessous de la couche brune, la diminution des nombres de BSR et de bactéries phototrophes ainsi que l'inhibition des activités pourraient s'expliquer par une accumulation de polysulfures (Jørgensen et al, 1979 ; Cohen, Com. Pers.).

Les relations entre les BSR et les bactéries phototrophes présentes dans l'hypolimnion de cette station, ainsi que leurs rôles dans le cycle du soufre et les transformations de la M. O. sont présentés dans le chapitre suivant.

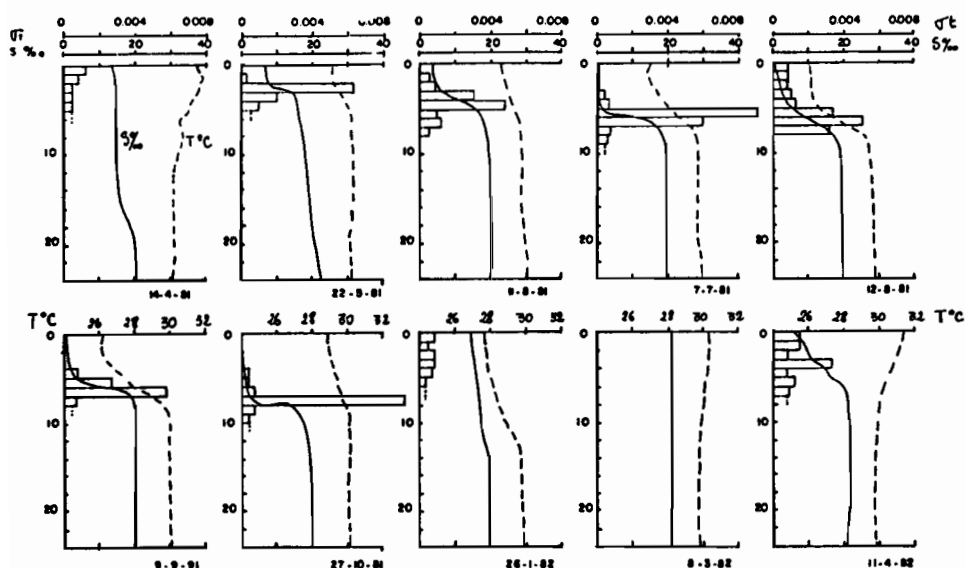


Fig. 48 - Salinité (—), température (---) dans la colonne d'eau de la station 2 (Abou-Abou) de Avril 1981 à Avril 1982. Les diagrammes représentent la force de densité de l'eau calculée par différences à chaque mètre de profondeur, d'après les mesures de Température et de salinité.

Salinity (—) and température (---) in the water column of station 2 (Abou-Abou) from April 1981 to April 1982. Diagrams represent density water differences estimated from temperature and salinity.

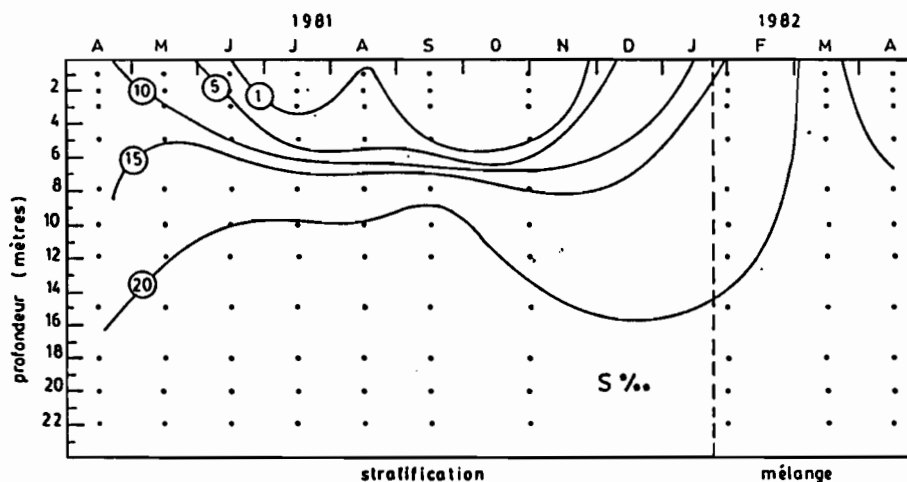


Fig. 49 - Isoclines de la salinité dans la colonne d'eau de la station 2 (Abou-Abou) de Avril 1981 à Avril 1982. Valeurs exprimées en g.l⁻¹.

Isoclines of salinity in the water column of station 2 (Abou-Abou) from April 1981 to April 1982. Values expressed in g.l⁻¹.

3.2.2. La baie de Abou-Abou

La station d'étude (station 2) située dans la partie la plus profonde de cette baie, se trouve dans la région médiane de la lagune Ebrié, soumise tant aux influences continentales que marines. Ses eaux ont la particularité d'être stratifiées pendant la saison des pluies, comme dans la station 1 en baie de Biétri ; mais, n'étant pas le siège d'une pollution organique directe, les activités biologiques sont plus faibles. D'avril 1981 à avril 1982, des analyses physiques, chimiques et bactériologiques ont été réalisées périodiquement, afin de suivre l'évolution des communautés bactériennes présentes dans la colonne d'eau.

3.2.2.1. Distribution et évolution des paramètres physiques et chimiques

Les paramètres physiques et chimiques ont été analysés au cours d'un cycle annuel à différents niveaux de la colonne d'eau. Pour chaque série de prélèvements, les résultats sont exprimés par la moyenne des valeurs mesurées lors de 4 prélèvements effectués sur une période de 24 heures.

- La température et la salinité :

L'évolution des températures et des salinités des eaux de surface suit celle des températures et des salinités des eaux de la baie de Biétri (voir Fig. 33). Le profil vertical de salinité et de température est présenté sur la figure 48. Pendant la saison de pluie et de crue, de mai à décembre 1981, la salinité des eaux de surface est très faible ($< 10 \text{ g. l}^{-1}$) et souvent proche de 0 (de juillet à octobre) à cause des apports massifs d'eau douce drainés par le fleuve Comoé. Les eaux profondes, par contre, ont toujours des salinités élevées, voisines de 20 g. l^{-1} . Le gradient de salinité ainsi créé, conditionne une stratification des eaux, entre un épilimnion peu salé et un hypolimnion plus salé et plus dense. La figure 48 met en évidence la force de la barrière de densité calculée à partir des gradients de température et de salinité. Les séparations très nettes entre l'épi- et l'hypolimnion apparaissent surtout en juillet (période de grandes pluies en 1981) et octobre (période de crues), causant les plus fortes barrières de densité observées

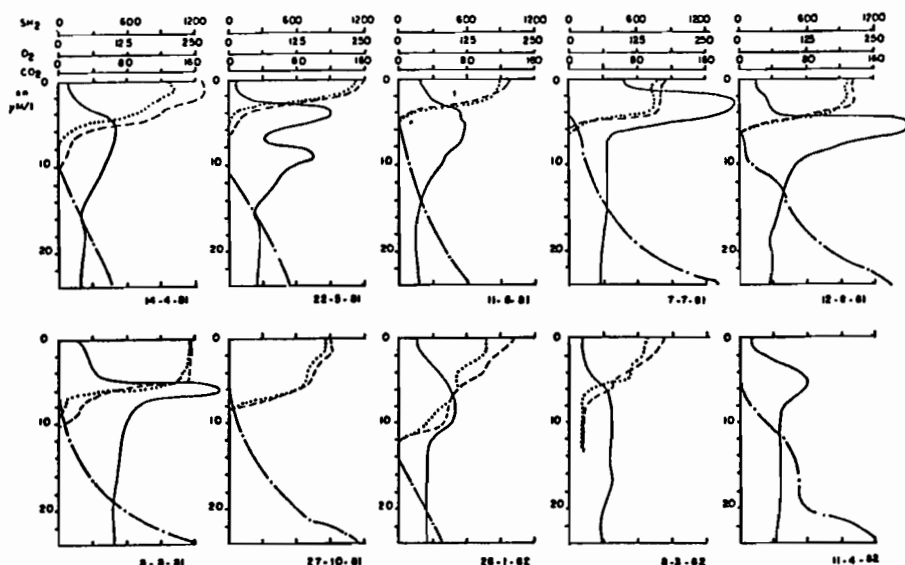


Fig. 50 - Distribution verticale de l'oxygène dissous (mesuré à 6 H. et à 18 H. ---) du sulfure ($H_2S + HS^-$ - · - · - ·) et du gaz carbonique (—) dans la colonne d'eau de la station 2 (Baie de Abou-Abou), de Avril 1981 à Avril 1982.

Vertical distribution of oxygen (measured at 6 H. and 18 H. ---), sulfide ($H_2S + HS^-$ - · - · - ·) and carbon dioxide (—) in the water column of station 2 (Abou-Abou Bay), from April 1981 to April 1982.

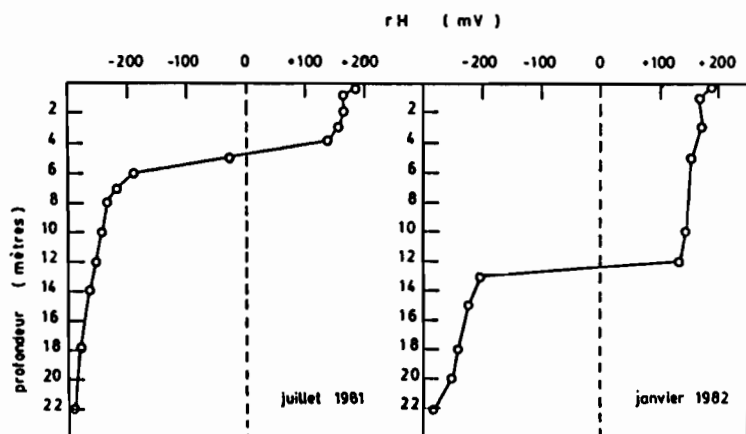


Fig. 51 - Potentiel d'oxydo-réduction mesuré dans la colonne d'eau de la station 2 (Baie de Abou-Abou) en Juillet 1981 et en Janvier 1982, par rapport à une électrode de platine.

Redox potential in the water column at station 2 (Abou-Abou Bay) in July 1981 and January 1982 (Pt electrode).

dans le cycle annuel.

De même que dans la baie de Biétri, la stratification inverse de la température est une conséquence de la force de densité due à la salinité.

Durant la saison sèche, la salinité devient homogène dans toute la colonne d'eau (20 à 21 g. l⁻¹) ; cette saison étant beaucoup plus chaude, la température des eaux de surface est supérieure à celle des eaux profondes.

L'évolution de la salinité au cours du cycle annuel est bien représentée dans la figure 49. La stratification la plus importante apparaît entre septembre et octobre où la salinité varie de 1 à 15 g. l⁻¹ entre 5 et 8 m de profondeur. La halocline ainsi créée se maintient entre 4 et 7 m de profondeur. De même que dans la baie de Biétri, la période holomictique est courte, de 4 mois environ, permettant une longue période méromictique.

- L'oxygène dissous (Fig. 50) :

Pendant la période de stratification, l'oxygène dissous est présent dans l'épilimnion. Son taux varie de 190 à 250 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ (6 à 8 ppm), dans l'eau de surface. Il décroît rapidement avec la profondeur et est nul au niveau de la halocline, faisant bien apparaître le rôle important de la salinité. Au cours de l'homogénéisation des eaux, l'oxygène pénètre profondément dans la colonne d'eau. Il a été détecté jusqu'à 20 m de profondeur en avril 1982. Toutefois, à partir de 8 m de profondeur, ses valeurs ont été très faibles (20 à 30 $\mu\text{moles. l}^{-1}$).

- Le gaz carbonique (Fig. 50) :

Pendant toute la période de stratification, le gaz carbonique présente un maximum de concentration au niveau de la halocline, ou légèrement au dessus, dans le métalimnion. Ce maximum varie de 80 μmoles à 200 $\mu\text{moles. l}^{-1}$. Dans tout l'hypolimnion, les valeurs de gaz carbonique sont faibles et pratiquement constantes entre 10 m et le sédiment. Elles oscillent entre 30 et 60 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ selon les mois de prélèvements. Dès la période de mélange des eaux, la distribution du gaz carbonique devient homogène et les valeurs mesurées se situent entre 30 et 40

dans le cycle annuel.

De même que dans la baie de Biétri, la stratification inverse de la température est une conséquence de la force de densité due à la salinité.

Durant la saison sèche, la salinité devient homogène dans toute la colonne d'eau (20 à 21 g. l⁻¹) ; cette saison étant beaucoup plus chaude, la température des eaux de surface est supérieure à celle des eaux profondes.

L'évolution de la salinité au cours du cycle annuel est bien représentée dans la figure 49. La stratification la plus importante apparaît entre septembre et octobre où la salinité varie de 1 à 15 g. l⁻¹ entre 5 et 8 m de profondeur. La halocline ainsi créée se maintient entre 4 et 7 m de profondeur. De même que dans la baie de Biétri, la période holomictique est courte, de 4 mois environ, permettant une longue période méromictique.

- L'oxygène dissous (Fig. 50) :

Pendant la période de stratification, l'oxygène dissous est présent dans l'épilimnion. Son taux varie de 190 à 250 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ (6 à 8 ppm), dans l'eau de surface. Il décroît rapidement avec la profondeur et est nul au niveau de la halocline, faisant bien apparaître le rôle important de la salinité. Au cours de l'homogénéisation des eaux, l'oxygène pénètre profondément dans la colonne d'eau. Il a été détecté jusqu'à 20 m de profondeur en avril 1982. Toutefois, à partir de 8 m de profondeur, ses valeurs ont été très faibles (20 à 30 $\mu\text{moles. l}^{-1}$).

- Le gaz carbonique (Fig. 50) :

Pendant toute la période de stratification, le gaz carbonique présente un maximum de concentration au niveau de la halocline, ou légèrement au dessus, dans le métalimnion. Ce maximum varie de 80 μmoles à 200 $\mu\text{moles. l}^{-1}$. Dans tout l'hypolimnion, les valeurs de gaz carbonique sont faibles et pratiquement constantes entre 10 m et le sédiment. Elles oscillent entre 30 et 60 $\mu\text{moles. l}^{-1}$ selon les mois de prélèvements. Dès la période de mélange des eaux, la distribution du gaz carbonique devient homogène et les valeurs mesurées se situent entre 30 et 40

$\mu\text{moles. l}^{-1}$, dans toute la colonne d'eau.

- Le sulfure (Fig. 50) :

Pendant toute la période de stratification, le sulfure est présent dans l'hypolimnion, à partir de la halocline, jusqu'au niveau du sédiment. Ses teneurs augmentent avec la profondeur et atteignent $1200 \mu\text{moles. l}^{-1}$ à la surface des sédiments, pendant la période de plus forte stratification (juillet à octobre). Au niveau de la halocline, les teneurs en sulfures sont voisines de 0. La zone de contact entre l'oxygène et le sulfure détermine l'oxycline. Elle correspond à la rédoxcline qui est mise en évidence sur la figure. 51.

Pendant la période de stratification, la chimiocline se trouve au même niveau que la halocline et varie avec elle, faisant apparaître l'importance de la salinité dans la distribution des composés chimiques. Elle varie de 4 à 7 m de profondeur, selon le mois de prélèvement. Quelquefois, l'oxygène et le sulfure sont présents dans une même strate qui peut atteindre 1 m d'épaisseur (septembre 1981), l'oxygène diffusant vers l'hypolimnion (Fig. 52).

Pendant la période holomictique, l'oxygène pénètre dans les eaux profondes et le sulfure n'est plus détecté qu'à partir de 20 m (mars 1983) à des teneurs très faibles ($100 \mu\text{moles. l}^{-1}$) à la surface des sédiments. A la fin de la période holomictique, en avril, l'oxygène et le sulfure forment à nouveau une chimiocline dont la position dans la colonne d'eau varie de 6 à 15 m de profondeur.

L'interface entre oxygène et sulfure est mise en évidence sur la figure 52. Pendant la période de stratification des eaux, les teneurs en sulfure à la surface des sédiments sont dix fois supérieures à celles analysées au cours de la période holomictique. Entre juillet et octobre, l'oxygène et le sulfure co-existent dans la zone d'interface ; dès que les eaux se mélangent, les fronts d'oxygène et de sulfure s'éloignent de 3 m environ, créant une strate où ces deux composés n'ont pas été détectés par les méthodes utilisées.

- Les composés azotés et les phosphates :

La répartition des différents composés minéraux azotés et des phosphates, est aussi fonction des conditions d'oxydo-réduction (Fig. 53). Ainsi, pendant toute la période de stratification, l'azote ammoniacal

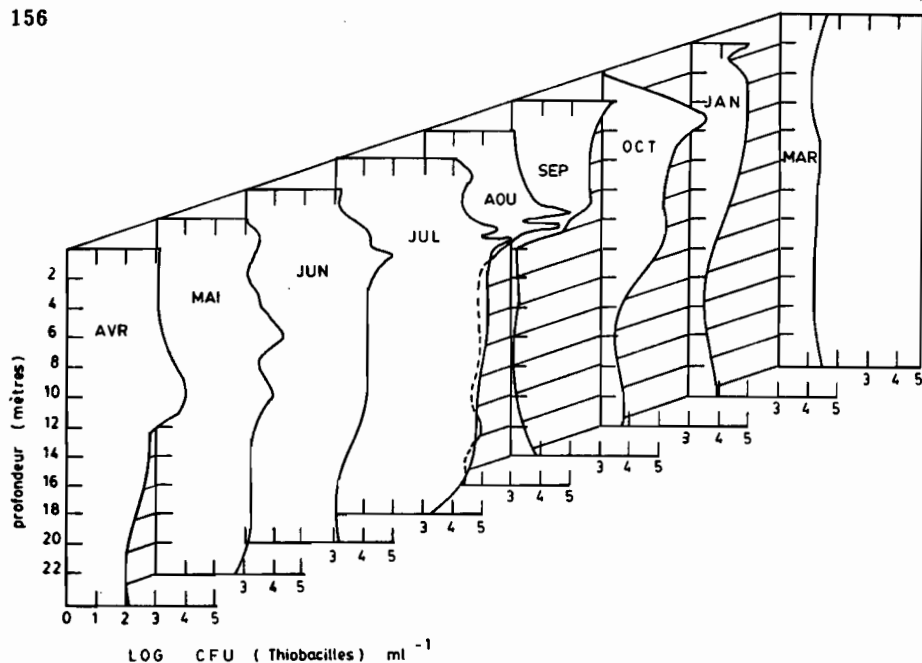


Fig 54 - Distribution verticale des Thiobacilles (Log. CFU. ml^{-1}) dans la colonne d'eau de la station 2 (Baie de Abou-Abou) de Avril 1981 à Mars 1982.

Vertical distribution of Thiobacilli (Log. CFU. ml^{-1}) in the water column at station 2 (Abou-Abou Bay) from April 1981 to March 1982.

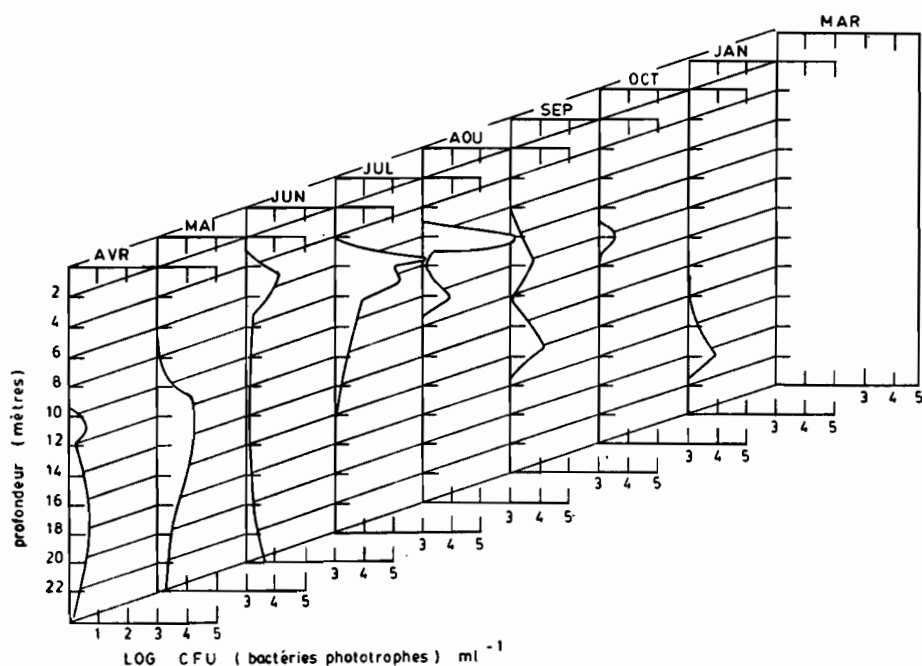


Fig. 55 - Distribution verticale des bactéries phototrophes (Log. CFU. ml^{-1}) dans la colonne d'eau de la station 2 (Baie de Abou-Abou) de Avril 1981 à Mars 1982.

Vertical distribution of phototrophic bacteria (Log CFU. ml^{-1}) in the water column at station 2 (Abou-Abou Bay) from April 1981 to March 1982.

et les phosphates s'accumulent dans l'hypolimnion. Leurs teneurs respectives de 200 et 40 $\mu\text{moles. l}^{-1}$, diminuent vers la halocline (20 à 50 et 2 à 5 $\mu\text{moles. l}^{-1}$). Toutefois, contrairement à la baie de Biétri, ces deux composés sont encore détectés dans l'épilimnion, leurs valeurs n'excédant pas 1 à 2 $\mu\text{moles. l}^{-1}$.

Au niveau de la halocline, une partie de l'azote ammoniacal est oxydée en nitrites puis en nitrates, comme le montre la répartition des maximums de nitrites (à l'interface) et de nitrates dans le métalimnion. La stratification des composés azotés est particulièrement visible en janvier 1982, au début de la période de mélange des eaux, suggérant une activation des bactéries nitrifiantes par l'intrusion de l'oxygène dans les eaux profondes.

Pendant l'homogénéisation des eaux (mars 1982), l'azote ammoniacal et les phosphates diminuent très fortement, tandis que les nitrites et les nitrates sont détectés dans toute la colonne d'eau à des valeurs élevées (>2 et $>15 \mu\text{moles. l}^{-1}$).

3.2.2.2. Paramètres bactériologiques

Des dénombrements et des mesures d'activité des bactéries participant au cycle du soufre (thiobacilles, bactéries phototrophes et bactéries sulfato-réductrices) ont été effectués dans la colonne d'eau au cours du cycle annuel. A l'interface oxygène/sulfure, zone favorable à ces activités, les analyses ont été plus rapprochées dans l'espace pour mieux définir la répartition et le rôle des micro-organismes.

- Les thiobacilles (Fig. 54) :

Pendant la période de stratification des eaux, le nombre de thiobacilles, élevé surtout dans l'hypolimnion, varie de 10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1} dans les eaux de surface, à 10^5 - 10^6 bactéries. ml^{-1} dans le métalimnion, au dessus de la halocline (juillet et août 1981). Dans l'hypolimnion, il est plus faible et décroît avec la profondeur (10^2 à 10^3 bactéries. ml^{-1}). La distribution des thiobacilles est particulière au niveau de la chimiocline (Fig. 56) où, au lieu de présenter un maximum d'abondance selon les schémas classiquement admis, elle révèle l'existence de deux maximums bien distincts, apparaissant essentiellement pendant juillet et août. L'un d'eux se situe dans le métalimnion où les teneurs en oxygène dissous varient de 2,5 à 4 ppm ; l'autre se trouve en dessous de la chimiocline,

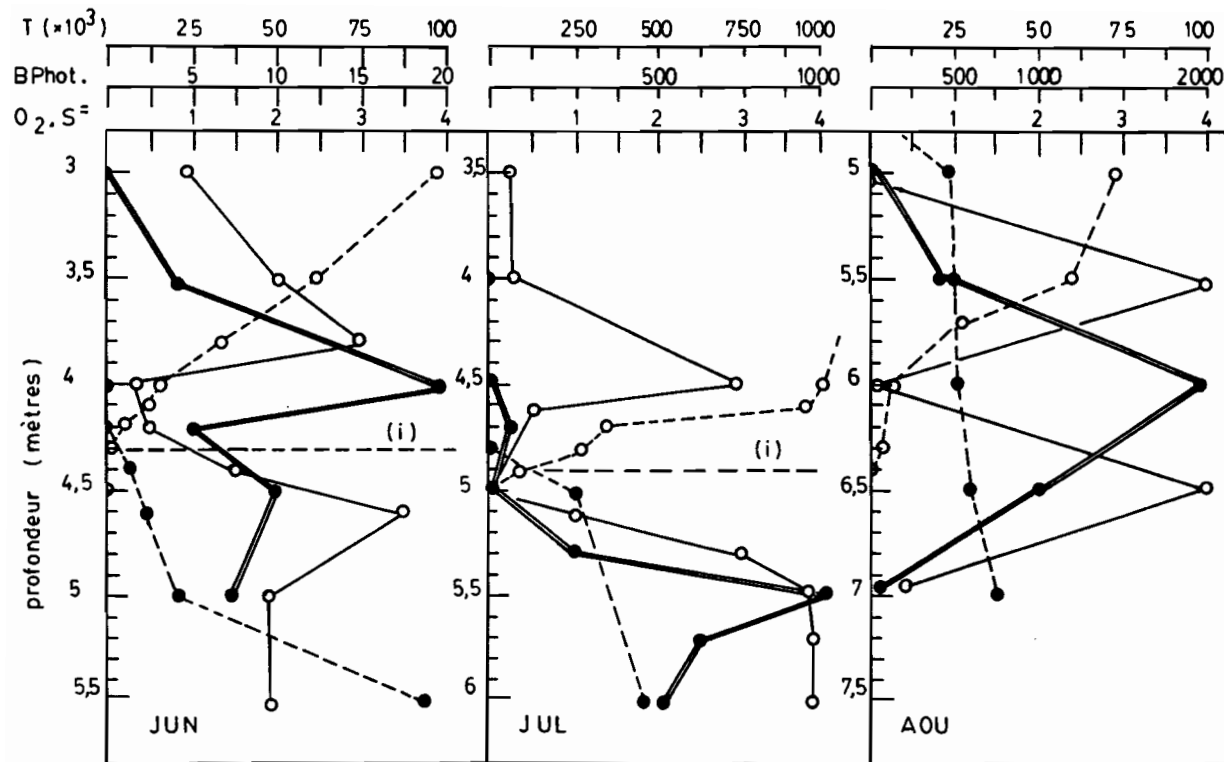


Fig. 56 - Distribution verticale des bactéries phototrophes (●—● B.phot, CFU.ml $^{-1}$), des Thiobacilles (○—○, T , CFU.ml $^{-1}$), de l' O_2 dissous (○—○, ppm) et du sulfure (●—●, S^{2-} ppm) autour de l'oxycline dans l'eau de la station 2 (Abou-Abou) en Juin, Juillet et Août 1981.

Vertical distribution of phototrophic bacteria (●—● B.phot, CFU.ml $^{-1}$), Thiobacilli (○—○, T , CFU.ml $^{-1}$), dissolved oxygen (○—○, ppm) and sulfide (●—●, S^{2-} ppm) at the chemocline in the water of station 2 (Abou-Abou Bay, in June, July and August 1981).

dans une zone privée d'oxygène.

A partir du mois de septembre, le nombre global de thiobacilles diminue. S'ils sont encore abondants dans l'épilimnion, leur nombre s'abaisse fortement dans l'hypolimnion où il atteint des valeurs de 1 à 10 bactéries. ml^{-1} à partir de 12 m de profondeur. Lors de l'homogénéisation des eaux, la répartition des thiobacilles devient uniforme dans toute la colonne d'eau (10^1 à 10^2 bactéries. ml^{-1}).

- Les bactéries phototrophes anoxygéniques (Fig. 55) :

Contrairement à la baie de Biétri, les nombres de bactéries phototrophes dans la colonne d'eau de la baie de Abou-Abou sont toujours très peu élevés. Elles se développent à l'interface entre épi- et hypolimnion, où leur nombre atteint 10^3 bactéries. ml^{-1} en juillet et $2 \cdot 10^3$ bactéries. ml^{-1} en août 1981. Dès le mois de septembre, leur nombre diminue au niveau de la chimiocline et, en octobre, 4 à 6 bactéries. ml^{-1} seulement ont été dénombrées dans les milieux de culture.

Pendant la période de mélange des eaux, elles disparaissent de la colonne d'eau.

Pendant la période de stratification, les bactéries phototrophes n'ont réellement proliféré à l'interface entre épi- et hypolimnion que lorsque celle-ci était à sa position la plus haute dans la colonne d'eau (4 à 6 m de profondeur). Toutefois, leur prolifération n'a jamais été aussi intense que celle observée en baie de Biétri, et elles n'ont pas formé de couche colorée, visible à l'oeil nu.

Les Chromatiaceae ont toujours été dominantes avec le genre Chromatium (C. gracile). Des Rhodospirillaceae (Rhodopseudomonas palustris) ont été également isolées. Enfin, quelques bactéries phototrophes vertes, appartenant aux espèces Chlorobium vibrioforme et Chlorobium limicola, ont été observées. Les Chlorobiaceae brunes ainsi que les bactéries vacuolées n'ont pour l'instant pas été observées ni isolées dans cette baie.

L'activité des bactéries phototrophes, exprimée par les consommations de sulfure, est toujours très faible. Deux maximums d'activité apparaissent en juillet et en août, aux profondeurs où les abondances sont les plus fortes (Fig. 57), entre 5 et 6 m de profondeur. Ils atteignent 30 μmoles de sulfure consommé. $\text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ en juillet et 25 μmoles .

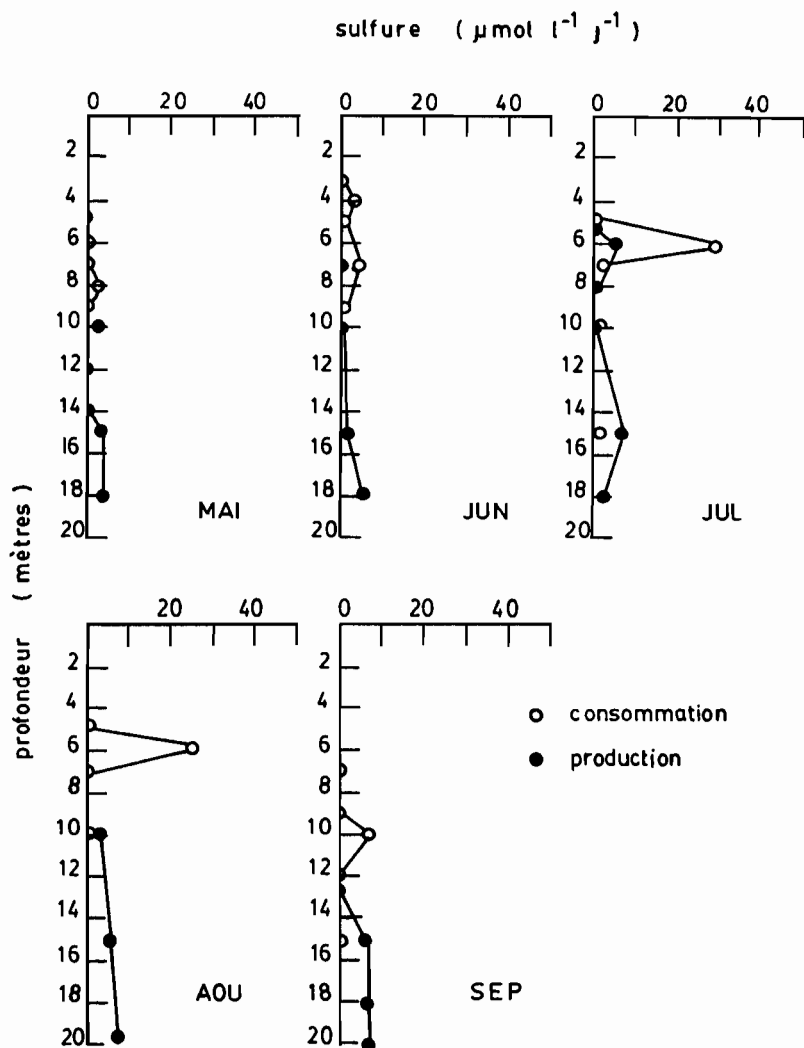


Fig. 57 - Production de sulfure par les bactéries sulfato-réductrices (●) et consommation de sulfure par les bactéries phototrophes (○) dans la colonne d'eau de la station 2 en baie d'Abou-Abou de Mai 1981 à Septembre 1981.

Sulfide production by sulfate-reducers (●) and sulfide consumption by phototrophic bacteria (○) in the water column at station 2 (Abou-Abou Bay), from May 1981 to September 1981, expressed in $\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{d}^{-1}$.

$1^{-1} \cdot j^{-1}$ en août; ce qui correspond à, respectivement, 30 et 25 μmoles de sulfure consommé. $\text{m}^{-2} \cdot j^{-1}$ en intégrant toute la colonne d'eau. Les activités analysées au cours des autres mois ont été toujours inférieures à 10 $\mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot j^{-1}$.

- Les bactéries sulfato-réductrices (Tableau 20) :

Dans la colonne d'eau, les nombres de bactéries sulfato-réductrices sont très faibles, voir nuls, à partir des comptages réalisés sur le milieu de Widdel gélosé, contenant du lactate et de l'acétate comme substrats.

Pendant la période de stratification, les BSR ont été observées dans les eaux profondes à raison de 5 à 100 bactéries. ml^{-1} , en dessous de 10 m de profondeur. Au cours du mois de juillet, elles se sont faiblement développées à l'interface épilimnion aéré/hypolimnion anoxique, entre 5 m et 5,5 m de profondeur, en dessous de la halocline. Leur maximum d'abondance concorde avec celui des bactéries phototrophes. Lors du mélange des eaux, elles n'ont pas été détectées dans la colonne d'eau.

Leur abondance concorde avec les productions de sulfure analysées in situ et présentées sur la figure 57. Dans les eaux profondes, en dessous de 15 m de profondeur, une production notable (de 5 à 7 $\mu\text{moles} \cdot \text{l}^{-1} \cdot j^{-1}$) a été observée. Il n'a jamais été noté de production de sulfure au dessus de 15 m, à l'exception du mois de juillet, où une production de 6 $\mu\text{moles} \cdot \text{l}^{-1} \cdot j^{-1}$ a été enregistrée au niveau de la chimiocline, coïncidant avec la multiplication des BSR.

Dans les sédiments de surface, par contre, les nombres de BSR sont relativement constants pendant toute la période d'étude, variant entre 5 et $7,5 \cdot 10^3$ bactéries. ml^{-1} .

La production de sulfure dans les sédiments a été estimée aux mois de mai et de septembre 1981, par incubation de sédiment en milieu de Widdel liquide. En mai (Fig. 56), la production de sulfure est de 0,9 $\mu\text{moles} \cdot \text{ml}^{-1}$ de sédiment. j^{-1} .

La production de sulfure par les BSR du sédiment, en présence d'acétate, a été estimée en fonction de la température, de la salinité et de la concentration en sulfates. Cette production (Fig. 58) est optimale pour une température comprise entre 25 et 30°C et une salinité de 20 g. l^{-1} . La concentration en sulfates a aussi un rôle important sur

Tableau 20 - Dénombrements de bactéries sulfato-réductrices dans l'eau et le sédiment de la station 2 (Baie de Abou-Abou) entre Avril 1981 et Mars 1982 (CFU.ml⁻¹, cultivées sur lactate + acétate).

Sulfate reducing bacteria counts, in water and sediment of station 2 (Abou-Abou Bay), from April 1981 to March 1982 (CFU.ml⁻¹, grown in medium with lactate + acetate).

0 = bactéries non détectées par la méthode utilisée

Profondeurs	1981					1982			
	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Janvier	Mars
S	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1 m	0	0	0	0	0				
3 m	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 m	0	0	0	0	0				
4,5m				20					
5m	0	0	0	1.10 ²	0				
5,5m				1.10 ²	0	0	0	0	0
6m	0	0	0		0				
6,5m						0	0	0	0
7m	0	0	0	5.10 ¹	0				
7,5m								0	0
8m	3,8.10 ²	0	0	0		0	0	0	0
10m	4.10 ¹	0	6		1.10 ⁰	0	0	0	0
12m	2.10 ¹	0	-						0
15m	4.10 ¹	5	0	100	-			0	0
18m			5						
20m	2.10 ¹	1,0.10 ¹	7	100	-	3	2	5	0
22m	3.10 ¹	3,5.10 ¹	10						
24m			40						
Sédiment	5.10 ³	5.10 ³	3.10 ³	5.10 ³	2,5.10 ³	7,5.10 ³	2.10 ³		

la limitation de la production de sulfure. A 0,08 mmoles de sulfate. l^{-1} soit 7,68 ppm, la production de sulfure est très faible. Sans sulfate dans le milieu d'incubation, elle n'est que de 0,1 mmole. $l^{-1} \cdot j^{-1}$, alors qu'à partir de 1 mmole. l^{-1} de sulfate, soit 96 ppm, elle est de 1,2 mmoles. $l^{-1} \cdot j^{-1}$ et augmente peu (2,3 mmoles. $l^{-1} \cdot j^{-1}$) quand la concentration en sulfate est décuplée (960 ppm). Ainsi, en présence d'acétate, la production de sulfure sans sulfate dans le milieu d'incubation ne correspond qu'à 4,5 % de la production totale.

Au mois de septembre (Fig. 59), la production de sulfure a été estimée à 1,1 μ moles. ml^{-1} de sédiment. j^{-1} . Les productions relatives ont été comparées en présence de 5 substrats : formiate, lactate, acétate propionate et butyrate. Avec l'acétate, le lactate et le propionate, la production optimum de sulfure a été obtenue à la température de 30°C qui correspond à la température in situ à cette période. La production la plus élevée, a été observée en présence de lactate (12 μ moles. $ml^{-1} \cdot j^{-1}$) ; elle est 3 fois supérieure à celle analysée en présence de propionate (4,5 μ moles. $ml^{-1} \cdot j^{-1}$). La production obtenue en présence d'acétate est identique à celle de mai (2,2 μ moles. $ml^{-1} \cdot j^{-1}$). Ces résultats soulignent l'importance du lactate et du propionate, comme substrats pour les BSR du sédiment de cette baie. En présence de formiate ou de butyrate, les productions de sulfure ont été nulles.

Des enrichissements réalisés à partir de lactate et d'acétate ont permis d'isoler les genres Desulfovibrio et Desulfobacter. A partir du propionate, le genre Desulfobulbus a été obtenu.

Entre mai et septembre, les productions de sulfure dans le sédiment, sont proches de 1 μ mmole. $ml^{-1} \cdot j^{-1}$, équivalent à 10 mmoles. $m^{-2} \cdot j^{-1}$, en tenant compte de 1 cm de profondeur dans le sédiment. Dans la colonne d'eau, la production de sulfure pendant la période de stratification peut être estimée à 5 μ moles. $l^{-1} \cdot j^{-1}$ à partir de 15 m de profondeur. Elle correspond à 45 mmoles. $m^{-2} \cdot j^{-1}$ dans toute la colonne d'eau, soit 4 fois la production obtenue dans la surface du sédiment.

3.2.2.3. Discussion

Comme la station 1 en baie de Biétri, la station 2 se trouve soumise aux influences marines et continentales, les eaux étant stratifiées pendant la période sous influence continentale. Plus profonde que la station 1, son hypolimnion peut atteindre 20 m d'épaisseur, alors

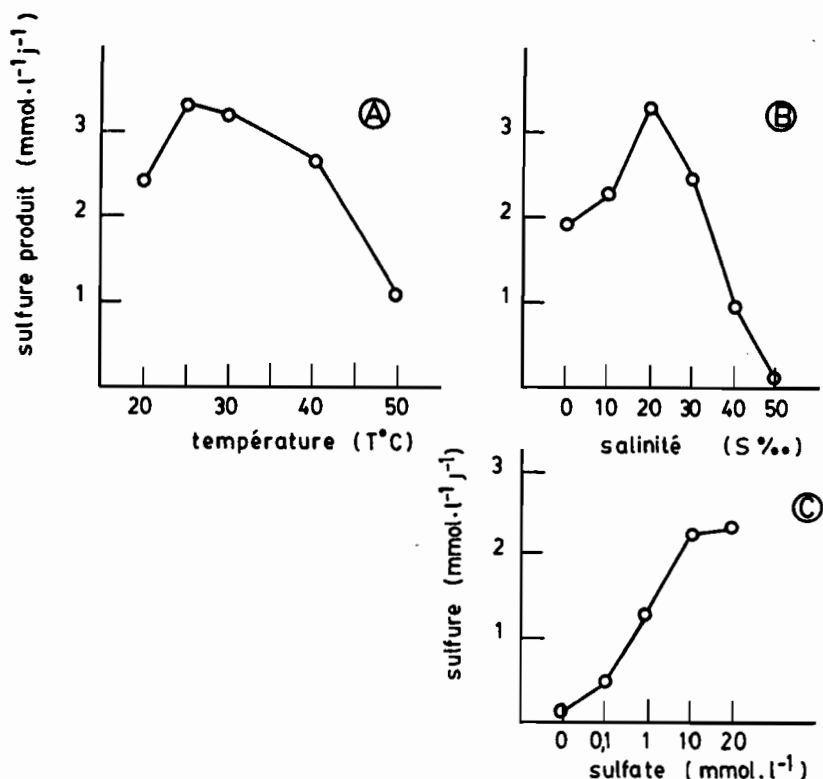


Fig. 58 - Production de sulfure dans le sédiment de la station 2 (mmol par litre de sédiment par jour), à différentes températures (A), différentes salinités (B) et différentes concentrations de sulfate (C), Mai 1981.

Sulfide production in the sediment surface of station 2 (Abou-Abou Bay), at different temperatures (A), different salinities (B) or different sulfate concentrations (C). Values expressed in mmols per liter of sediment per day (May, 1981).

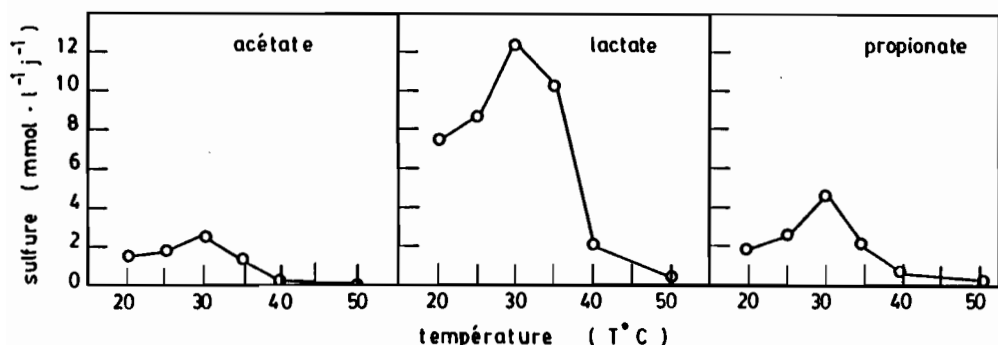


Fig. 59 - Production de sulfure dans le sédiment de la station 2 (Baie de Abou-Abou) en fonction de la température d'incubation avec de l'acétate, du lactate ou du propionate comme substrats, en Septembre 1981.

Sulfide production in the sediment surface of station 2 (Abou-Abou Bay) at different temperatures, after incubation with acetate, lactate or propionate as substrates, September 1981.

qu'il ne dépasse pas 5 m dans la baie de Biétri. La stratification des eaux est causée par le gradient de salinité et détermine une halocline entre 5 m et 8 m de profondeur, de juin 1981 à décembre 1981. A partir du mois de janvier, début de la période chaude et sèche, l'eau de mer pénètre dans la lagune. Elle homogénéise la salinité et assure le mélange des eaux dans cette baie, comme cela a déjà été observé dans la baie de Biétri.

Pendant la période de stratification, la chimiocline et la redoxcline sont confondues avec la halocline, essentiellement pendant les mois de juin, juillet et août. Au cours de cette période, les teneurs en sulfure dans l'hypolimnion sont 10 fois plus faibles que celles analysées dans l'hypolimnion de la baie de Biétri, suggérant une activité sulfato-réductrice plus faible. En effet, la courbe représentant la répartition verticale des teneurs en sulfure a une forme de courbe de diffusion ; quelques mètres en dessous de la halocline, les teneurs en sulfure sont encore très faibles, ce composé ne s'accumulant visiblement qu'à partir de 15 m de profondeur. Par contre, dans la baie de Biétri, où l'hypolimnion est moins profond, le sulfure s'accumule très vite et ses teneurs sont très élevées dès la halocline.

Dans d'autres lacs de même profondeur que la baie de Abou-Abou, des observations similaires ont été faites. Ainsi, Van Gemerden (1967) a noté dans le Plussee, une accumulation de sulfure à partir de 20 m de profondeur; au dessus, entre 20 m et la chimiocline (11 m), la courbe de sulfure présente une forme de diffusion. Cette même observation est reportée par Takahashi et Ishimura (1968). En conséquence, dans ces milieux relativement profonds (profondeur supérieure à 20 m) et pauvres en sulfure, comparativement à des milieux hyper-eutrophes comme la station 1 en baie de Biétri, le sulfure s'accumule dans la moitié inférieure de l'hypolimnion où il est produit, et diffuse dans la moitié supérieure de l'hypolimnion. Les analyses des productions de sulfure en baie de Abou-Abou confirment cette hypothèse : les productions n'ont été décelables qu'à partir de 15 m de profondeur c'est-à-dire 9 m en dessous de la halocline et 9 m au dessus du sédiment, à l'exception du mois de juillet où une production de sulfure relativement faible a été observée au niveau de la chimiocline. Ces analyses de productions coïncident avec la distribution des BSR. Bien que plusieurs auteurs aient affirmé que la sulfato-réduction et les BSR se localisent essentiellement dans les sédiments

des milieux stratifiés, quelques travaux montrent que ces bactéries peuvent se développer dans tout l'hypolimnion de ces milieux, holomictiques ou méromictiques où elles sont actives (Van Gernerden, 1967 ; Sorokin, 1970 ; Chebotarev et al, 1973 ; 1974 ; Jørgensen et al, 1979 ; Kohler et al, 1984). Les activités calculées par volume d'eau ou de sédiment frais, sont toujours plus élevées dans le sédiment (100 à 1000 fois plus). Toutefois, en évaluant les productions de sulfure par m^2 , la comparaison de l'activité sulfato-réductrice de toute la colonne d'eau et de celle d'une couche de 1 cm d'épaisseur de sédiment, est différente selon la hauteur d'eau de l'hypolimnion. Dans les milieux profonds comme le lac Veisovoe (Chebotarev et al, 1974) et le lac Pluss (Van Gernerden, 1967), la production de toute la colonne d'eau est supérieure à celle du sédiment de surface. Dans le lac Veisovoe, la production de la colonne d'eau est 4,5 fois supérieure à celle du sédiment de surface, résultat comparable à celui obtenu dans la baie de Abou-Abou. Par contre, dans les milieux où l'hypolimnion est moins profond (lac Rot par exemple ; Kohler et al, 1984), la production dans la colonne d'eau est moins importante et en général, inférieure à celle obtenue dans les sédiments, sans toutefois être négligeable (40 % de la production totale). Vis à vis de la matière organique qui sédimente, les bactéries sulfato-réductrices en surface des sédiments interviennent après les bactéries sulfato-réductrices de l'hypolimnion. Comme elles sont capables d'une minéralisation totale de la matière organique (Widdel, 1980) et même d'utiliser le gaz carbonique formé (Jansen et al, 1984), la matière organique qui arrive à la surface des sédiments peut être totalement transformée selon la durée de sa sédimentation. Donc, l'activité sulfato-réductrice en place à la surface des sédiments est très dépendante de l'activité SR qui a lieu dans l'hypolimnion ainsi que de la profondeur de celui-ci qui détermine le temps de sédimentation de la matière organique, et par voie de conséquence, la quantité et la qualité de celle-ci à la surface des sédiments.

Au mois de juillet, dans la baie de Abou-Abou, une production de sulfure a été notée juste en dessous de la halocline, quand celle-ci était à son niveau le plus haut. De même, dans d'autres milieux stratifiés, une sulfato-réduction importante a été souvent mesurée au niveau de la chimio-cline (Sorokin, 1970). Elle correspond à une zone où la sulfo-oxydation chimiolithotrophe aérobie ou phototrophe anaérobie, est intense. Comme dans la baie de Biétri, la communauté de BSR est essentiellement formée de bactéries appartenant aux genres Desulfovibrio et Desulfobulbus. Les

résultats des productions de sulfure à partir de lactate et de propionate le confirment. Le genre Desulfobacter, utilisant l'acétate, a été représenté par un moins grand nombre d'isollements. Ces résultats soulignent l'importance déjà mise en évidence dans des sédiments marins côtiers (Lambroeck et Pfennig, 1981), de Desulfobulbus dans la transformation de la matière organique.

Dans la baie de Abou-Abou, la sulfo-oxydation par les bactéries phototrophes n'a réellement été notée au niveau de la chimiocline que pendant les mois de juillet et août. Ces organismes ont été isolés à ce niveau en juin, juillet et août 1981. Contrairement à la baie de Biétri où elles abondent au niveau de la chimiocline pendant la période de stratification, dans la baie de Abou-Abou, les bactéries phototrophes se sont développées très faiblement, n'excédant pas 2×10^3 bactéries. ml^{-1} d'eau, et ne formant pas de couche colorée comme dans les eaux de la station 1, en baie de Biétri. Elles se sont multipliées lorsque la chimiocline a été comprise entre 4 et 6 m de profondeur, soit à sa position la plus haute. A ce niveau, l'intensité lumineuse perçue est comprise entre 1 et 0,5 % de l'intensité lumineuse disponible en surface des eaux, correspondant respectivement à 6 et $2 \mu\text{E. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Cette intensité, est suffisamment élevée pour permettre le développement des Chromatiaceae et des Rhodospirillaceae qui se sont multipliées plus rapidement que les Chlorobiaceae (Fig. 60), en utilisant leurs caroténoïdes comme capteurs de la lumière présente au niveau de la chimiocline (radiations lumineuses de 450 à 500 nm). Quand la chimiocline est plus basse, dès le mois de septembre, elle se situe dans des zones où l'intensité lumineuse est inférieure au 1 % de l'intensité de surface ($0,8 \mu\text{E. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Cette intensité lumineuse, bien qu'excessivement faible, devrait permettre le développement de certaines Chlorobiaceae (Parkin et Brock, 1980 b) en limitant toutefois leur activité (Steenbergen et Korthals, 1982). Le fait qu'elles n'ont pas proliféré dans la baie de Abou-Abou, contrairement à la baie de Biétri, peut être expliqué soit par la présence d'acides humiques dans les eaux de surface à cette période, qui absorbent les longueurs d'onde les plus pénétrantes (460-480nm), utilisées par les caroténoïdes des Chlorobiaceae, soit par les trop faibles teneurs en sulfure au niveau de la chimiocline. Pendant le développement des Chromatiaceae en juillet et en août, le sulfure présent au niveau de la chimiocline est rapidement consommé et l'oxygène diffuse ensuite à travers la halocline, déplaçant

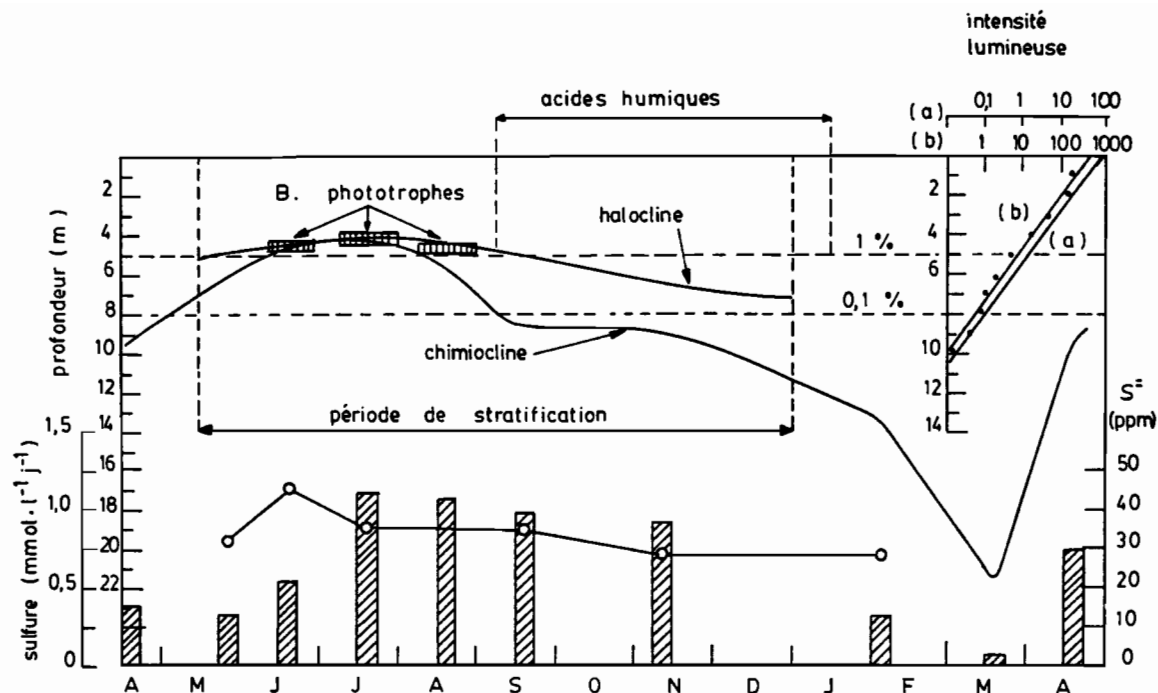


Fig. 60 -

Schéma général de l'évolution de la colonne d'eau à la station 2 (Baie de Abou-Abou) de Avril 1981 à Avril 1982. Positions de la chimiocline et de la halocline ; présence de bactéries phototrophes en Juin, Juillet et Août ; production de sulfure à la surface du sédiment (○—○) ; teneur en sulfure dans l'eau de fond (▨ S^{2-} , ppm) ; mesure de l'intensité lumineuse (a : % de l'intensité lumineuse reçue en surface, limitation du 1 % et du 0,1 % ; b : intensité lumineuse mesurée en $\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$). Période de stratification : Mai à Décembre ; présence d'acides humiques et argile dans les eaux de surface : de Septembre à Janvier.

General scheme for the evolution of the water column at station 2 (Abou-Abou Bay, April 1981 through April 1982. Positioning of chemocline and halocline ; presence of phototrophic bacteria in June, July, August.

- Sulfide production at the sediment surface (○—○ in mmols per liter of sediment per day) ;
- Sulfide concentration in the deepest water (▨ S^{2-} , ppm) ;
- light intensity measurements (a : % of light intensity at the water surface ; b : light intensity expressed in $\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$; limits of 1 % and 0.1 %).
- stratification time : May through December ;
- humic acids and clays in the water surface : September through January.

vers le bas la chimiocline (voir les Fig. 50, 52 et 60) ; les teneurs en sulfure trop faibles, ainsi que les intensités lumineuses, limitent sévèrement la multiplication des bactéries phototrophes.

Pendant la période de stratification, la plus grande part de la sulfo-oxydation est assurée par les thiobacilles qui prolifèrent à l'interface entre la zone aérée et l'hypolimnion contenant du sulfure. Dans les milieux stratifiés où l'interface eau aérée/eau anoxique est trop profonde pour permettre le développement des bactéries phototrophes, en général, les thiobacilles ou d'autres bactéries sulfo-oxydantes aérobies se développent en utilisant le sulfure et le gaz carbonique comme sources d'énergie et de carbone. Souvent, les thiobacilles ont été rencontrés dans de tels milieux (Sorokin, 1970 ; Gorlenko et al, 1978). Dans la baie de Abou-Abou, ils ont proliféré en formant deux maximums d'abondance : l'un habituel, au dessus de la chimiocline, dans une zone où l'oxygène est encore présent ; l'autre, plus particulier, en dessous de la chimiocline, dans la zone anoxique, probablement dû à une population différente de thiobacilles capables de se développer en anaérobiose, en utilisant le nitrate comme accepteur final d'électrons. En effet, au niveau de la chimiocline de la baie de Abou-Abou, les concentrations en nitrate ($8 \text{ à } 16 \mu\text{moles. l}^{-1}$) semblent suffisantes pour permettre le développement de ces micro-organismes.

Les fortes teneurs de nitrite et de nitrate au niveau de la chimiocline, laissent supposer une activité nitrifiante importante, responsable de l'oxydation de l'azote ammoniacal qui diffuse depuis l'hypolimnion où il est produit. Ainsi, la nitrification engendrerait une stratification des composés azotés, surtout en janvier, début de la période holomictique au cours de laquelle, à l'accumulation de l'azote ammoniacal dans les eaux profondes se superposent dans les eaux susjacentes, un maximum de la teneur en nitrite, et en surface, un maximum de la teneur en nitrate. Une telle activité nitrifiante a aussi été notée au niveau de la chimiocline du lac Faro (Sorokin et Donato, 1975). Lors du mélange total des eaux de la baie de Abou-Abou, en mars 1982, l'azote ammoniacal est en partie oxydé en nitrite et nitrate, et ces deux composés se retrouvent en teneurs élevées dans toute la colonne d'eau, contrairement à ce qui a été observé dans l'eau de la station 1, en baie de Biétri.

La différence essentielle observée entre les deux stations,

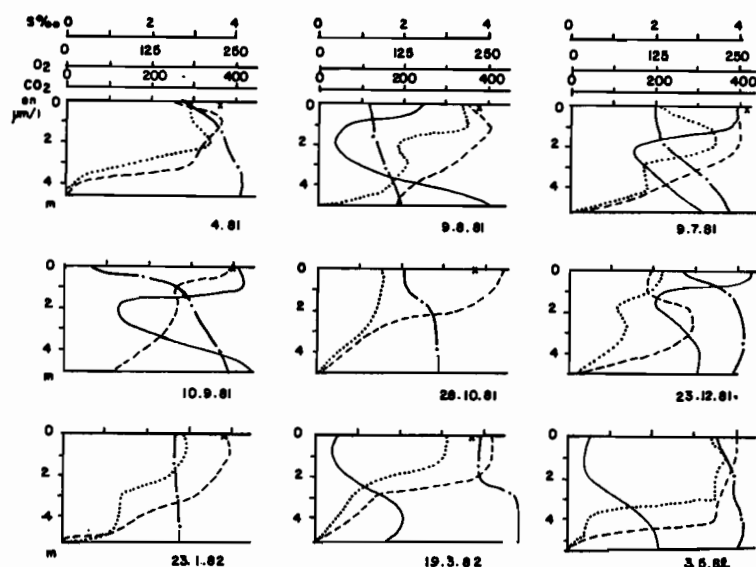


Fig. 61 - Distribution verticale de la salinité (--- en $g.l^{-1}$), de l'oxygène dissous (mesuré à 6 H. et à 18 H. ---, en $\mu mol.l^{-1}$) et du gaz carbonique (— en $\mu mol.l^{-1}$) dans l'eau de la station 4 (Baie de Toupah) de Avril 1981 à Mai 1982.

Vertical distribution of salinity (--- $g.l^{-1}$) of dissolved oxygen (measured at 6 H. and 18 H. ---, $\mu mol.l^{-1}$) and carbon dioxide (—, $\mu mol.l^{-1}$) in the water of station 4 (Toupah Bay), April 1981 through May 1982

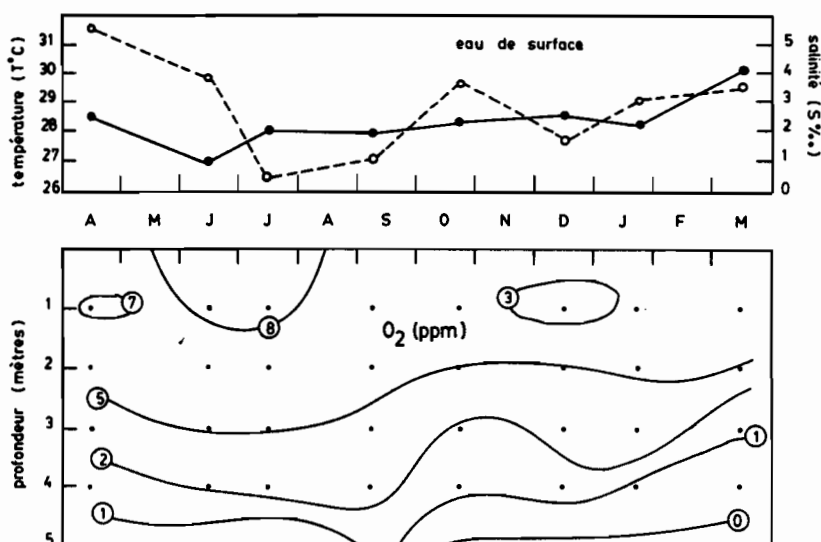


Fig. 62 - Evolution des températures (○) des salinités (●) des eaux de surface, et des isoclines d'oxygène dissous dans l'eau de la station 4 (Baie de Toupah), de Avril 1981 à Mai 1982.

Evolution of temperatures (○) and salinities (●) of surface water, and isoclines of oxygen in the water column of station 4 (Toupah Bay). April 1981 through April 1982

situées dans des milieux relativement fermés et stratifiés une grande partie de l'année, à l'instar des milieux monomictiques chauds, réside surtout dans les biomasses et activités des micro-organismes. Ainsi, à la station 1 localisée dans un milieu récepteur d'effluents urbains et industriels, les activités bactériennes et phytoplanctoniques (Dufour et Maurer, 1979) sont plus élevées qu'à la station 2, vraisemblablement stimulées par les apports organiques excessifs. Ces différences entraînent des modifications dans les teneurs des composés chimiques issus des activités bactériennes. Les concentrations en sulfure dans l'hypolimnion sont dix fois plus faibles à la surface des sédiments de la baie de Abou-Abou qu'à celle de la baie de Biétri. Il en est de même des productions bactériennes, que ce soit dans l'hypolimnion (activité sulfato-réductrice) ou au niveau de la chimiocline (activité sulfo-oxydante). Dans cette baie de Abou-Abou, il a été facile d'observer certaines activités bactériennes (comme l'activité nitrifiante) par l'analyse de l'évolution dans le temps et en fonction de la profondeur (zone aérée, zone anoxique), des composés azotés minéraux.

Pendant la période de mélange des eaux, la pénétration de l'eau de mer assure un brassage des eaux profondes anoxiques et permet de recycler les composés accumulés dans les hypolimnia des stations 1 et 2. A la station 1, elle apporte un véritable "renouveau" au milieu fortement perturbé par les pollutions excessives, véritables fléaux de la croissance trop rapide et désordonnée de certaines métropoles.

3.2.3. La baie de Toupah

Une étude des bactéries du cycle du soufre a été entreprise dans une des régions oligohalines de la lagune Ebrié (baie de Toupah), polluée par du matériel organique apporté par les effluents d'une industrie de l'Hévéa. La station 4, située en fond de baie, est de faible profondeur, et ses eaux n'ont jamais été stratifiées au cours de la période d'étude. Dans cette baie, des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques ont été périodiquement mesurés entre avril 1981 et mars 1982, dans la colonne d'eau et à la surface des sédiments.

3.2.3.1. Evolution des paramètres physiques et chimiques

- Température et salinité (Figs. 61 et 62) :

Contrairement aux deux stations étudiées précédemment, la tem-

Tableau 21 - Dénombrements des sulfo-bactéries dans l'eau et le sédiment de la station 4 (Baie de Toupah), de Avril 1981 à Mars 1982. (CFU.ml⁻¹).

Sulfur bacteria counts in water and sediment at station 4 (Toupah Bay), from April 1981 to March 1982 (CFU.ml⁻¹).

Profondeurs	1981					1982			
	Avril	Mai	Juin	Juillet	Septembre	Octobre	Décembre	Janvier	Mars
Thiobacilles									
Surface	5,77.10 ²		4.10 ³	1,2.10 ⁴	1,6.10 ⁴	8,8.10 ³	3,5.10 ⁴	3,22.10 ⁴	5.6.10 ⁴
1m	-		1,1.10 ⁴	4.10 ⁴	6.10 ³	4,8.10 ³	1,9.10 ⁴	2,19.10 ⁴	2.5.10 ⁴
2m	-		2,7.10 ³	1,2.10 ⁴	3.10 ³	2,2.10 ⁴	2,1.10 ⁴	1,41.10 ⁴	3.10 ⁴
3m	-		4,5.10 ²	1,2.10 ⁴	2.10 ³	3,8.10 ³	2.10 ⁴	1,0.10 ³	2.10 ⁴
4m	-		3.10 ²	2,2.10 ⁴			1.10 ⁴	1.10 ³	5.10 ³
5m			1,5.10 ³	3.10 ⁴	5.10 ³	3,5.10 ⁴		9.10 ²	1.10 ³
Sédiment	1,77.10 ³		1,1.10 ³	1.10 ³			6.10 ³	7.10 ³	9.10 ⁴
Phototrophes									
Surface	2.10 ⁰		0	0	0	0	0	0	0
1m	-		0	0					
2m	-		0	0					
3m	-		0	0					
4m	-		1.10 ¹	2.10 ²					
5m									
Sédiment	1,2.10 ²		1.10 ²	3.10 ³		8.10 ²	1.10 ¹		1.10 ²
Sulfato-réducteurs									
Surface	2.10 ⁰		0	0	0	0	0	0	0
1m	-		0	0					
2m	-		0	0					
3m	-		0	0					
4m	-		0	0					
5m	-								
Sédiment	6.10 ¹		1.10 ¹	4.10 ¹		3.10 ¹	3.10 ¹		

pérature des eaux est assez homogène dans toute la colonne d'eau (4,5 m de profondeur). En surface, elle varie de 31-31,5°C pendant la période chaude et sèche, à 26-27°C pendant la période froide (juillet-août 1981, Fig. 62).

La salinité des eaux est moins homogène, les eaux de surface étant moins salées que les eaux profondes. Dans les eaux de surface, elle varie de 1 g. l⁻¹ en juin (saison des pluies) à 4 g. l⁻¹ en mars (saison sèche). Dans les eaux de fond, elle varie de 2 à 5 g. l⁻¹. Toutefois, dans cette baie, température et salinité ne délimitent pas de barrière de densité.

- Oxygène dissous (Figs. 61 et 62) :

Les profils d'oxygène dissous dans la colonne d'eau sont relativement semblables, tout au long de la période d'étude. Les teneurs de surface sont comprises entre 5 et 8 ppm et diminuent très vite à partir de 3 m de profondeur pour être nulles à la surface des sédiments, à l'exception du mois de septembre, où elles sont très fortes dans toute la colonne d'eau.

3.2.3.2 Paramètres bactériologiques

- Dénombrement des thiobacilles (Tableau 21) :

Les nombres de thiobacilles sont toujours élevés, quelle que soit la profondeur ou la saison. Ils fluctuent de 10³ à 10⁴ bactéries. ml⁻¹ dans la colonne d'eau, et de 10³ à 10⁵ bactéries. ml⁻¹ à la surface des sédiments. Ces nombres sont relativement homogènes que ce soit en fonction des saisons ou de la profondeur des eaux.

- Dénombrement et identification des bactéries phototrophes (Tableau 21) :

Dans la colonne d'eau, les bactéries phototrophes n'ont été détectées que dans les eaux profondes, en juin et juillet 1981, période correspondant à la saison des pluies. C'est aussi à cette saison que leur nombre le plus élevé a été observé dans le sédiment (3.10³ bactéries.ml⁻¹).

Tableau 22 - Caractéristiques morphologiques et physiologiques des souches de bactéries phototrophes non sulfureuses isolées du sédiment de la station 4 (Baie de Toupah) en 1981.

Morphological and physiological characterization of purple non sulfur bacteria strains isolated from sediment of station 4 (Toupah Bay) through 1981

Substrats	<i>Rhodopseudomonas palustris</i>	<i>Rhodobacter sphaeroides</i>
	T0 06	T0 01
Sulfure	(+)	-
Soufre	-	-
Thiosulfate	+	++
Sulfite	-	-
Méthanol	-	-
Ethanol	+	-
Propanol	+	-
Glycérine	+	-
Mannitol	+	-
Glucose	-	+
Fructose	+	+
Gluconate	+	-
Formate	+	-
Acétate	+	+
Propionate	+	-
Butyrate	+	-
Valérate	+	-
Pyruvate	+	+
Lactate	+	+
Malate	+	+
Fumarate	+	+
Succinate	+	+
Tartrate	+	-
Benzoate	+	-
Cyclohexane Carboxylate	+	-
Glutamate	+	-
Catéchol	(+)	-
Palmitate	+	+
Caprylate	+	-
Pélagonate	+	-
Morphologie	bâtonnet	bâtonnet
Taille	0.5-0.8x1.5-3.5	0.6-0.8x1.0-2
Division	bourgeonnement	binaire
Couleur de la suspension	rouge-brun	jaune à rouge.

Toutes les souches isolées ont été identifiées comme des bactéries phototrophes non sulfureuses (Rhodospirillaceae). Deux espèces dominent la communauté qui se développe à l'interface eau/sédiment. Il s'agit d'un Rhodobacter, apparenté soit à l'espèce Rhb. capsulatus soit à Rhb. sphaeroides, capables d'utiliser le thiosulfate comme donneur d'électrons, et un Rhodopseudomonas (Rps. palustris). Les caractéristiques de ces deux souches sont présentées dans le tableau 22.

- Dénombrement des bactéries sulfato-réductrices (Tableau 21) :

Toujours absentes dans la colonne d'eau, les BSR ont été observées dans le sédiment de surface (10 à 100 bactéries. ml^{-1} de sédiment), alors que les teneurs en sulfure dans les sédiments ont été toujours excessivement faibles, irrégulièrement réparties en microniches, et qu'aucune activité sulfato-réductrice n'a pu être décelée.

3.2.3.3. Discussion

Dans cette baie, aux eaux très oligohalines ($1 < S^{\circ}/\text{‰} < 4 \text{ g.l}^{-1}$), les conditions environnementales limitent fortement le développement des bactéries du cycle du soufre. Les productions de sulfure n'ont jamais été décelées dans les sédiments de surface. De plus, la présence de sulfure n'a jamais été détectée lors des analyses des eaux de fond anoxiques tandis que, dans les sédiments de surface, le sulfure a toujours été présent en très faibles quantités. Pourtant, les teneurs en sulfate ne semblent pas limitantes pour la sulfato-réduction. Elles varient de 2 à 3 mmoles. l^{-1} en fonction des prélèvements dans le temps et dans l'espace, valeurs qui ne sont pas limitantes pour les productions de sulfure analysées dans la baie de Abou-Abou (voir Fig. 58). Malgré ces conditions, le nombre de BSR est toujours très faible dans les 5 premiers cm de sédiment.

Par contre dans les eaux de surface, le nombre de thiobacilles est très élevé et relativement constant tout le long de la période d'étude, suggérant que des apports de sulfure peuvent être issus des effluents industriels riches en acétate qui se déversent au fond de la baie. En effet, dans ces effluents, les nombres de BSR ont toujours été élevés (10^3 à 10^4 bactéries. ml^{-1}) de même que les nombres de bactéries phototrophes (10^4 à 10^5 bactéries. ml^{-1}).

A l'interface eau/sédiment dans la lagune, les bactéries

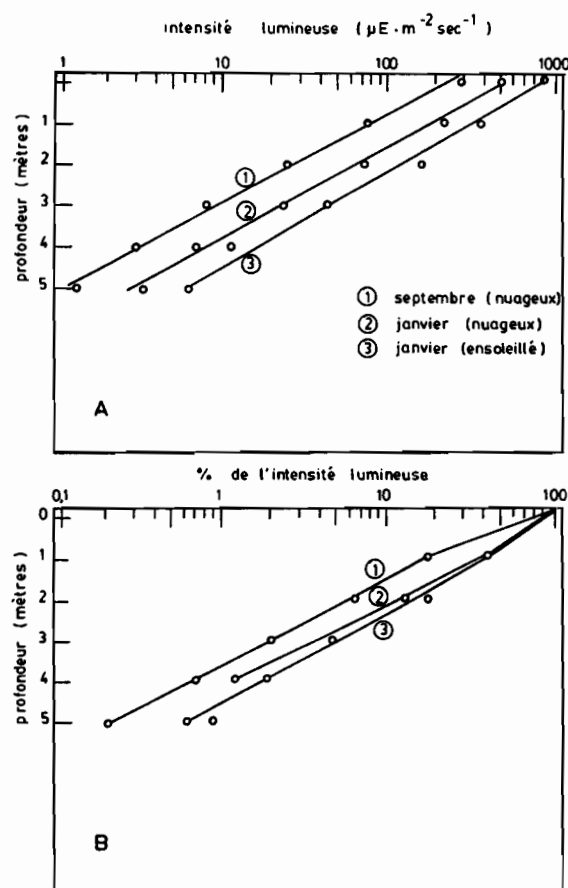


Fig. 63 - Mesure de l'intensité lumineuse dans l'eau de la station 4 (Baie de Toupah) en Septembre 1981 et Janvier 1982.

A = intensité lumineuse en $\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$;

B = % de l'intensité lumineuse mesurée en surface de l'eau.

Light intensity measurements in the water of station 4 (Toupah Bay) in September 1981 (cloudy, 1) and January 1982 (cloudy, 2 ; sunny, 3).

A = light intensity in $\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$,

B = % of light intensity measured at the water surface.

phototrophes sont toujours présentes ; toutefois, il n'a été observé que des bactéries pourpres non sulfureuses. A cette profondeur, l'intensité lumineuse est suffisante pour permettre le développement de ces organismes. Elle varie de 1,2 à 7,5 $\mu\text{E. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Fig. 63), correspondant à 0,2 à 1 % de l'intensité lumineuse disponible en surface. Toutefois, la croissance des bactéries phototrophes non sulfureuses est un peu limitée à cette intensité lumineuse. Ces bactéries ont été plus communément isolées des milieux pollués d'eau douce que les bactéries phototrophes sulfureuses. Dans les effluents urbains et les rejets organiques industriels, elles trouvent l'anaérobiose, la matière organique simple et la lumière nécessaires à leur développement (Kobayashi, 1976 ; Sawada et Rogers, 1977 ; Siefert, Irgens et Pfennig, 1978). Elles participent à l'épuration des eaux dans des conditions anaérobies. Dans la baie de Toupah, les souches isolées sont capables d'utiliser des molécules complexes (palmitate, benzoate, cyclohexane carboxylate, catéchol) et peuvent participer activement à l'épuration de ce milieu lagunaire. De plus, les effluents industriels qui s'y déversent contiennent de grandes quantités d'acétate (issu du traitement du latex) et qui est un substrat bien assimilé par les souches isolées du sédiment de la baie. Pour l'instant les deux espèces identifiées représentent 100 % de la communauté de bactéries phototrophes. L'absence d'activité des BSR explique aisément l'absence de bactéries phototrophes sulfureuses.

Ainsi, ce milieu lagunaire aux eaux oligohalines, ne semble pas favoriser la voie de la sulfato-réduction dans le processus terminal de l'oxydation anaérobie de la matière organique et en conséquence, ne permet pas le bon fonctionnement d'un cycle du soufre comme dans les autres milieux étudiés où les eaux sont plus salées. Seules les bactéries phototrophes non sulfureuses s'y multiplient en utilisant en partie la matière organique apportée ou produite dans ce milieu, et en assimilant les composés organiques issus de l'oxydation anaérobie de la matière organique (acétate). Elles participent ainsi à l'épuration de ce milieu lagunaire.

3.3. Conclusions sur la répartition et le développement des bactéries phototrophes et des BSR dans les milieux lagunaires

Dans les six milieux lagunaires étudiés, bien différents de par leur situation géographique et leurs caractéristiques topographiques, des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices ont été observées

et isolées. Très souvent associées aux bactéries chimiolithotrophes aérobies, elles s'y sont développées en constituant des communautés plus ou moins complexes basées sur les propriétés d'oxydo-réduction des composés soufrés. Ces associations appelées "sulfureta" (Baas-Becking, 1925), ont été observées et souvent analysées ces dernières années dans différents milieux aquatiques. Le cycle du soufre qui est formé à partir de ces associations est une caractéristique des milieux lagunaires. De tels milieux, charnières ou frontières entre les continents et les mers, reçoivent par les apports continentaux, de la matière organique indispensable aux activités bactériennes anaérobies. Dans les parties anoxiques des milieux lagunaires, ces substrats favorisent la voie de la sulfato-réduction qui devient le processus le plus important dans l'oxydation ultime de la matière organique (Pfennig et Widdel, 1981). Ainsi, les bactéries sulfato-réductrices, en réduisant les sulfates, produisent de grandes quantités de sulfures dans ces zones anoxiques qui se limitent en général aux sédiments récents, mais peuvent s'étendre aux eaux susjacentes dans les milieux stratifiés (hypolimnia).

Les lagunes sont très souvent des bassins de faible profondeur, presque fermés où la sédimentation est rapide et conditionne l'anoxie des zones profondes ou des sédiments. A cause des faibles profondeurs, les zones anoxiques sont souvent éclairées, suffisamment pour assurer le développement des bactéries phototrophes anoxygéniques qui photo-oxydent les composés soufrés (S^{2-} , S^0 , $S_2O_3^{2-}$) en produisant des sulfates ou photo-assimilent la matière organique. Nombre de ces milieux lagunaires possèdent de telles conditions, favorables au développement des bactéries phototrophes, et Winogradski affirmait en 1887 (Winogradski, 1951, pages 86-87) :

"les germes des sulfo-bactéries sont répandus dans presque tous les bassins d'eau stagnante, mais ils n'attirent pas l'attention car ils ne donnent pas lieu à des pullulations tant soit peu abondantes. Une multiplication notable n'existe qu'au sein des eaux riches en hydrogène sulfuré".

De même à propos de la distribution des sulfo-bactéries dans la nature, Van Niel en 1931 (page 5), écrivait :

"The idea of a general and universal distribution of the various types of micro-organisms has become so familiar to the microbiologist that it seems hardly necessary to emphasize this point here. It is true that the purple sulfur bacteria are found in large quantities, which often become visible to the naked eye, only in those places where conditions for their development are favorable".

Dans les milieux lagunaires, les conditions favorables au développement des bactéries phototrophes sont souvent réunies et en conséquence, il n'est pas rare de les observer ou de les isoler même si elles ne prolifèrent pas pour former des masses colorées visibles à l'oeil nu.

Les résultats obtenus dans les six lagunes étudiées et condensés dans le tableau 23, font apparaître la présence constante des Rhodospirillaceae dans les six milieux en nombres relativement faibles, alors que les Chromatiaceae et les Chlorobiaceae isolées n'abondent que dans les sédiments ou les eaux anoxiques des milieux dont les salinités sont élevées et qui contiennent suffisamment de sulfure (Lagunes de l'Or, de Certes et du Prévost, Baie de Biétri). Ces résultats montrent le caractère ubiquiste des Rhodospirillaceae, comme l'a écrit Van Gernerden (1983, page 73) :

" The abundance of phototrophic bacteria in nature very much depends on the group of organisms taken into consideration. Chromatiaceae and Chlorobiaceae often occurs in high densities (Blooms), Rhodospirillaceae are ubiquitous but invariably found in low numbers..."

De même, les bactéries sulfato-réductrices ont été observées en nombres plus ou moins élevés et isolées des parties anoxiques des différents milieux lagunaires étudiés, suggérant aussi un caractère ubiquiste de ces organismes dans les milieux lagunaires.

Distribution et développement des bactéries sulfato-réductrices

Les milieux lagunaires sont en général des systèmes aquatiques d'origine marine (par définition), presque fermés, eutrophes, dans lesquels les productions sont importantes. Celles-ci sont stimulées par les apports continentaux, riches en matière organique et en sels nutritifs. Dans les eaux de surface, les productions végétales fournissent au milieu l'oxygène, souvent en sursaturation, nécessaire aux activités des bactéries qui décomposent la matière organique. Dans les eaux profondes ou dans les sédiments, les productions d'oxygène sont très limitées et la compétition entre production et consommation, provoque une anoxie qui favorise les métabolismes anaérobies.

Les bactéries sulfato-réductrices - parmi les premières formes de vie sur la Terre (Broda, 1975 ; Pfennig, 1979) - disposèrent d'habitats de plus en plus restreints, au cours de l'envahissement progressif de l'oxygène dans le milieu aquatique. Elles se sont localisées dans les

Tableau 23 - Dénombrements moyens (①) CFU.ml⁻¹, et pourcentages des genres de bactéries phototrophes et sulfato-réductrices (②) dans les six milieux lagunaires étudiés.

Average counts (CFU.ml⁻¹) and percentage of genera for phototrophic and sulfate reducing bacteria (2) in the 6 studied Lagoons.

Bactéries Observées	Milieux Tempérés			Milieux Tropicaux		
	1'Or	Certes	Prévost	Biétri	Abou-Abou	Toupah
Profondeur d'eau	1,50 m	0,50 m	0,70 m	8 m	24 m	5 m
Thiobacilles						
① Eau	10 ⁴ -10 ⁵	nD	10 ³ -10 ⁴	10 ³ -10 ⁴	10 ³ -10 ⁴	10 ³ -10 ⁴
Interface	-	nD	-	10 ⁴ -10 ⁵	10 ⁴ -10 ⁵	-
Sédiment	10 ⁵ -10 ⁶	nD	10 ⁴ -10 ⁵	10 ² -10 ³	10 ² -10 ³	10 ³ -10 ⁴
Bactéries phototrophes						
① Eau	10 ¹ -10 ²	0	0 à faible	0	0	0
Interface	-	-	-	10 ⁴ -10 ⁵	10 ¹ -10 ³	-
Sédiment	10 ³ -10 ⁴	10 ⁴ -10 ⁵	10 ⁴ -10 ⁶	nD	nD	10 ² -10 ³
Rhodospirillaceae						
Rhodospseudom.	10 %	QQ	3 %	5 %	30 %	50 %
② Rhodobacter	-	-	-	-	-	50 %
Rhodospirillum	QQ	-	-	-	-	-
Chromatiaceae						
Chromatium	20 %	15 %	5 %	20 %	65 %	-
Thiocapsa	50 %	80 %	80 %	-	-	-
Thiocystis	5 %	-	5 %	QQ	-	-
Thiodictyon	-	-	-	QQ	-	-
Ectothiorhodosp.	QQ	5 %	QQ	-	-	-
Chlorobiaceae						
Chlorobium						
Verts	15 %	QQ	5 %	15 %	5 %	-
Bruns	-	-	-	30 %	-	-
Prosthecochloris	QQ	-	2 %	-	-	-
Pelodictyon	-	-	-	30 %	-	-
Sulfato-réducteurs						
① Eau	0	0	0 à faible	0	0	0
Interface	-	-	-	10-10 ²	10-10 ²	-
Sédiment	10 ² -10 ³	-	10 ⁵ -10 ⁶	10 ³ -10 ⁴	10 ³	10 ¹ -10 ²
② Desulfovibrio	θ	θ	+++	+++	+++	θ
Desulfobacter	θ	θ	++	+	+	θ
Desulfobulbus	θ	θ	-	++	++	θ
Desulfosarcina	θ	θ	(+)	-	-	θ
Desulfonema	θ	θ	(+)	-	-	θ

QQ = quelques cellules ; - = non observé ; 0 = comptages nuls ; θ = non réalisé ;
+++ = forte présence ; ++ = présence ; (+) = faible présence ; nD = non déterminé.

milieux anoxiques, où, par leur production de sulfure, elles maintiennent un potentiel rédox très négatif et des conditions d'anaérobiose. De telles conditions, pour être maintenues, nécessitent :

- un apport constant de matière organique nécessaire aux métabolismes anaérobies,
- un apport constant de sulfate nécessaire aux activités sulfato-réductrices,
- un blocage des mouvements physiques du milieu limitant l'homogénéisation avec les milieux aérés susjacentes et la diffusion de l'oxygène à travers les gradients de densité et les sédiments (Pfennig, 1979).

Dans les milieux lagunaires étudiés, de telles conditions sont établies dans les sédiments des milieux peu profonds et dans les hypolimnia des milieux plus profonds, au cours de leur stratification annuelle. Les BSR y ont été toujours rencontrées, en nombres plus ou moins élevés, montrant leur caractère ubiquiste dans les parties anoxiques des milieux lagunaires où les apports de sulfate et de matière organique sont suffisants.

L'activité et la maintenance des BSR dans ces milieux, dépendent des conditions environnementales et, en particulier des concentrations en sulfates et en matière organique. Ainsi, dans la baie de Toupah où les BSR se maintiennent difficilement, les concentrations en sulfate dans les eaux susjacentes aux sédiments n'excèdent pas $2 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ et sont donc, 10 à 15 fois moindre que celles observées dans les autres milieux lagunaires étudiés. Dans cette baie, il a été noté la présence de méthane en quantités importantes (Varlet, 1978 ; Caumette, résultats non publiés) supérieures à $5 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$, suggérant une limitation des activités sulfato-réductrices dans cette baie, non pas par la matière organique mais par les teneurs en sulfate. Bien que des auteurs aient observé des productions de sulfure dans des milieux d'eau douce où les concentrations en sulfate ne dépassaient pas $0,1 \text{ à } 1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ (Winfrey et Zeikus, 1977; Kohler et al, 1984), il semble que dans les milieux d'origine marine, les BSR soient plus sensibles aux baisses des concentrations en sulfate. Ainsi, Jørgensen (1983) a montré une limitation de la sulfato-réduction et une accumulation de méthane dans un sédiment de fjord quand les concentrations en sulfate sont inférieures à $5 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$.

Dans les milieux lagunaires de salinité élevée, les concentrations en sulfate sont excédentaires ; comprises entre 20 et 30 mmol. l^{-1} dans les eaux et les sédiments de surface, elles sont encore de 2 à 3 mmol. l^{-1} dans les sédiments profonds de l'étang du Prévost, par exemple, où toutefois, les productions de sulfure ne sont plus décelées. Dans ces milieux, la sulfato-réduction est vraisemblablement limitée par les apports organiques et les températures. Ainsi, la comparaison des résultats obtenus dans les baies de Biétri et de Abou-Abou, deux milieux de même type, fait apparaître une plus grande production de sulfure dans la baie de Biétri qui reçoit une pollution organique plus importante, stimulant les activités bactériennes et, en conséquence, les productions de sulfure.

Dans les milieux tempérés comme dans les milieux tropicaux étudiés, les analyses montrent la dominance des bactéries sulfato-réductrices oxydant le lactate. Toutefois, l'acétate est aussi un composé bien assimilé par les BSR des milieux étudiés. C'est l'un des principaux substrats terminaux de la dégradation de la matière organique. Son utilisation par les BSR démontre leur rôle dans l'oxydation totale de la matière organique. Dans certains milieux lagunaires, l'acétate mais aussi le propionate peuvent représenter des substrats importants, utilisés préférentiellement au lactate (Laambroeck et Pfennig, 1981). Ces deux substrats ont souvent été rencontrés en quantités notables dans les sédiments anoxiques (Ansbaeck et Blackburn, 1980). Par contre, dans les milieux lagunaires étudiés, le lactate reste le substrat essentiel ; l'acétate est bien utilisé par les BSR de l'étang du Prévost, alors que, dans les milieux lagunaires tropicaux étudiés, les BSR sont adaptées à utiliser le propionate. Corroborant ces résultats, les communautés des BSR observées dans l'étang du Prévost sont surtout composées de Desulfovibrio (utilisant le lactate) et Desulfobacter (utilisant l'acétate), tandis que celles qui peuplent les zones anoxiques des baies de Biétri et Abou-Abou sont essentiellement formées par les genres Desulfovibrio et Desulfobulbus (utilisant le propionate).

Ainsi, les communautés de BSR peuvent se maintenir dans ces milieux en oxydant différents substrats organiques issus des métabolismes en place. Quand la matière organique devient limitante, certaines BSR sont capables d'utiliser le formiate et même le gaz carbonique en présence d'hydrogène ; elles réalisent une chimioautotrophie dans les

milieux où le sulfate est toujours présent (Pfennig et Widdel, 1981), conservant dans de tels milieux la voie de la sulfato-réduction comme type d'énergie.

Dans les milieux tempérés, la température joue un rôle important sur le développement et les activités des BSR. Lors du réchauffement printanier, l'augmentation de la température stimule les activités bactériennes et engendre des productions excessivement élevées, alors que dans les milieux tropicaux, la température ne variant pas au niveau des sédiments, les productions de sulfure sont restées constantes au cours du cycle d'étude. Toutefois, dans les milieux tropicaux, des variations faibles des températures des eaux de surface influent sur l'activité des micro-organismes (Carmouze et Caumette, en préparation).

Conditionnées par les écarts de température, par les apports en sulfate et en matière organique, les BSR qui se développent dans les zones anoxiques des milieux lagunaires assurent l'oxydation finale de la matière organique et participent grandement au maintien des conditions favorables au développement des bactéries phototrophes anoxygéniques.

Distribution et développement des bactéries phototrophes

Si les bactéries phototrophes non sulfureuses sont largement répandues dans les milieux aquatiques anoxiques et éclairés, il n'en est pas de même pour les bactéries phototrophes sulfureuses qui nécessitent pour leur développement la présence d'un composé réduit du soufre (S^{2-} , S^0 , $S_2O_3^{2-}$). En milieu lagunaire, en général, les bactéries phototrophes sulfureuses co-existent avec les BSR dans les zones anoxiques éclairées où elles développent, en syntrophie, un cycle du soufre entièrement anaérobie. Elles ont été observées dans cinq des six milieux lagunaires étudiés. Dans le sixième (baie de Toupah), la communauté de bactéries phototrophes a été exclusivement composée de bactéries non sulfureuses.

Dans les cinq milieux où les bactéries sulfureuses sont présentes, les différences observées dans l'importance relative des espèces au sein des communautés analysées sont surtout dues à l'adaptation des organismes aux intensités lumineuses et aux teneurs en sulfure. L'importance du gradient de sulfure est mise en évidence dans les deux milieux stratifiés tropicaux (baies de Abou-Abou et de Biétri). Les résultats globaux présentés dans le tableau 23 montrent la dominance des Chromatiaceae

dans la baie de Abou-Abou et la dominance des Chlorobiaceae dans la baie de Biétri. Les intensités lumineuses, qui atteignent l'hypolimnion de la baie de Biétri et qui permettent le développement des Chlorobiaceae brunes, sont de même grandeur que celles qui atteignent la chimiocline et les quelques mètres sousjacents dans la baie de Abou-Abou. Toutefois, dans cette dernière, la croissance des Chlorobiaceae est limitée par le gradient de sulfure et la diffusion de l'oxygène vers l'hypolimnion. Les Chlorobiaceae brunes et vacuolées qui, grâce à leurs vacuoles, aident la couche brune à se maintenir à l'interface et à flotter dans la baie de Biétri, sont très sensibles à l'oxygène et nécessitent la présence constante de sulfure ; elles sont capables de se développer à des teneurs en sulfure plus élevées que les Chromatiaceae (Pfennig, 1975). Dans la baie de Abou-Abou, les intensités lumineuses favoriseraient le développement des Chlorobiaceae qui restent limitées par les gradients de sulfure et d'oxygène. Ainsi, quand la chimiocline remonte vers la surface, l'augmentation de l'intensité lumineuse favorise le développement des Chromatiaceae qui sont moins sensibles à l'oxygène et qui peuvent même se développer à l'obscurité, par chimiolithotrophie en utilisant l'oxygène (Kämpf et Pfennig, 1980).

Dans les milieux de faible profondeur, les Chromatiaceae sont dominantes. Elles se trouvent dans des zones d'interface où l'oxygène peut diffuser et qui, en recevant 20 à 30 % de l'intensité lumineuse de surface, sont fortement illuminées. Dans les 3 milieux étudiés, le genre Thiocapsa est dominant. Il est très souvent rencontré dans les milieux de faible profondeur. Il nécessite des intensités lumineuses élevées et est capable de s'adapter à différentes conditions, grâce à ses grandes potentialités métaboliques et à sa résistance aux variations de température et de salinité. Il n'a pas été retrouvé dans les milieux stratifiés étudiés. Dans ces derniers, la qualité de la lumière qui atteint l'hypolimnion est très importante et conditionne le développement des bactéries phototrophes. Une grande partie des radiations lumineuses est absorbée dans les eaux des épilimnia par les particules terrigènes, le phytoplancton... Les radiations qui pénètrent le plus en profondeur peuvent être captées par les caroténoïdes des bactéries vertes. Celles-ci sont plus souvent rencontrées que les bactéries pourpres dans les zones anoxiques profondes des milieux stratifiés.

Dans les milieux lagunaires, les bactéries phototrophes doivent souvent s'adapter à une large échelle de salinité. Les variations de salinité observées dans les milieux lagunaires étudiés ne semblent pas constituer

un élément limitant l'activité ou la maintenance des bactéries phototrophes dans ces lagunes. Par contre, la température peut être un facteur conditionnant le développement des bactéries phototrophes, surtout dans les milieux tempérés où les écarts de température sont parfois importants. L'activité des bactéries phototrophes augmente ainsi pendant la période de réchauffement des eaux du milieu lagunaire. Toutefois, pendant les périodes hivernales et froides, l'activité des bactéries phototrophes n'est jamais nulle, ce qui souligne leur adaptation aux variations climatiques.

Dans les milieux stratifiés, se pose le problème de la localisation et de la maintenance des bactéries phototrophes à des niveaux favorables à leur développement, dans un double gradient opposé de sulfure et de lumière. En conséquence, ces bactéries doivent nager ou flotter "entre deux eaux" pour se maintenir au niveau favorable ; cet aspect de leur écologie conditionne le développement de certaines espèces et en limite beaucoup d'autres. Ainsi, les espèces le plus souvent rencontrées dans ces niveaux possèdent une ciliature ou des vacuoles de gaz qui leur permettent de se mouvoir ou de flotter. Parmi les Chromatiaceae, deux espèces mobiles appartenant aux genres Chromatium et Thiocystis, et des espèces vacuolées appartenant au genre Thiodictyon, ont été isolées des deux milieux stratifiés. Le genre Thiocapsa, genre dominant à la surface des sédiments des milieux peu profonds, n'a jamais été trouvé au niveau des deux chimioclines. Les organismes de ce genre, immobiles, paraissent mieux adaptés aux types sédimentaires illuminés (sédiments, vases, débris végétaux...). Parmi les Chlorobiaceae, toutes immobiles, les voiles de mucilage constitués par les cellules vacuolées appartenant au genre Pelodictyon forment des supports dans lesquels les Chlorobium (bactéries non vacuolées) peuvent se développer en se maintenant dans la couche brune de l'hypolimnion de la baie de Biétri. Par contre, les quelques Chlorobium isolés de la chimiocline de Abou-Abou, représentent très certainement des cellules en transit, apportées depuis les sédiments des zones peu profondes en bordures de la baie lors des mouvements des eaux. Dans la littérature exhaustive sur les milieux stratifiés, ce sont surtout des bactéries mobiles ou vacuolées qui ont été isolées ou observées. Les bactéries immobiles isolées ont toujours été rencontrées en association avec des bactéries mobiles ou vacuolées. Dans ces milieux, quand la chimiocline est peu profonde, ce sont surtout des Chromatiaceae qui ont été isolées (mobiles

ou vacuolées) ; quand la chimiocline est plus profonde, et donc, l'intensité lumineuse plus faible, les Chlorobiaceae peuvent se développer, mais elles sont dépendantes du gradient de sulfure, nécessitant pour leur développement des teneurs plus élevées que les Chromatiaceae (baies de Biétri et de Abou-Abou).

Dans les six milieux lagunaires étudiés, les nombres de bactéries phototrophes les plus élevés ont été trouvés dans les zones où les nombres de BSR ont été également les plus élevés, suggérant que des relations étroites existent entre ces deux groupes d'organismes. De fait, des relations syntrophiques ont été mises en évidence entre ces deux groupes (Matheron et Baulaigue, 1976 ; Biebl et Pfennig, 1977 ; Bharati et al, 1982). Ainsi, dans les milieux lagunaires éclairés, et anoxiques, elles réalisent un cycle du soufre anaérobie tant dans les sédiments de surface des milieux peu profonds que dans la chimiocline des milieux stratifiés, en établissant entre elles ces relations syntrophiques. Parfois, les bactéries phototrophes sulfureuses prolifèrent intensément et provoquent les phénomènes "d'eaux rouges" qui colorent les eaux des milieux lagunaires peu profonds. Dans les milieux stratifiés, elles colorent des couches d'eau, en rouge, vert ou brun à l'interface des eaux aérées et anoxiques.

Une question reste posée. Pourquoi les bactéries phototrophes sulfureuses prolifèrent-elles si rapidement et se manifestent-elles par de tels phénomènes d'ampleur spectaculaire, alors que les bactéries phototrophes non sulfureuses ne se développent pas d'une façon aussi surprenante ?

Il faut envisager que ce phénomène est l'aboutissement naturel d'un déséquilibre provoqué par des processus métaboliques trop intenses, et y voir un "signe de la nature". En effet, si les micro-organismes de l'environnement peuvent être considérés comme formant les "organes de digestion de la Terre" (Grohmann, 1978), leur prolifération correspondrait à un état pathologique de la région où ils prolifèrent. Ainsi, les bactéries phototrophes sulfureuses qui interviennent dans le processus final de la digestion anaérobie de la matière organique apportée ou formée dans le milieu aquatique, peuvent être considérées, quand elles se développent d'une façon intensive, comme la manifestation d'un processus évolutif qui a débuté par l'eutrophisation et l'intoxication

progressives du milieu où elles se sont multipliées.

Elles sont en quelque sorte, la manifestation finale d'un processus d'auto-épuration, ou bien, beaucoup plus grave, leur prolifération est-elle un symptôme d'une intoxication et d'une dégradation progressive des écosystèmes par les pollutions excessives ? Dans leurs développements colorés, les égyptiens voyaient un signe ou une colère divine (Exode, 7) ; l'homme du XX^e siècle devrait y voir un signe de la nature, signe ou appel qui s'intensifie et se multiplie au rythme des pollutions. Pendant ces phénomènes de prolifération intense, les bactéries phototrophes jouent un rôle important en permettant à l'écosystème perturbé de se régénérer ; ce rôle ainsi que leur relation avec les BSR font l'objet du chapitre suivant.

3.4. Résumé du chapitre 3

Dans les six milieux lagunaires étudiés (3 milieux en région tempérée : étang du Prévost, étang de l'Or, lagunes de Certes ; 3 milieux en région tropicale : Baie de Biétri, Baie de Abou-Abou, Baie de Toupah) des bactéries phototrophes ainsi que des bactéries sulfato-réductrices ont été observées, dénombrées, isolées et identifiées. Leurs activités ont été estimées et discutées en fonction des paramètres physiques et chimiques des milieux étudiés.

Ces lagunes sont des bassins de faible profondeur, presque fermés, dont les zones profondes où les sédiments anoxiques reçoivent suffisamment de lumière pour permettre le développement des bactéries phototrophes anoxygéniques. Ces dernières s'y sont développées en constituant des communautés plus ou moins complexes. Les résultats obtenus dans les 6 milieux montrent le caractère ubiquiste de ces deux groupes bactériens. Parmi les bactéries phototrophes, les bactéries pourpres non sulfureuses ont été isolées ou observées dans les six milieux lagunaires, tandis que les bactéries sulfureuses pourpres et vertes n'ont été isolées que des milieux contenant de l'hydrogène sulfuré (les trois milieux de la région tempérée et 2 milieux stratifiés de la région tropicale : baies de Biétri et de Abou-Abou). Par contre, les bactéries sulfato-réductrices (BSR) ont été observées ou isolées dans tous les milieux étudiés, même dans celui dont les zones anoxiques pauvres en hydrogène sulfuré ne permettaient pas le développement des bactéries phototrophes sulfureuses (baie de Toupah). Dans tous les cas, les BSR oxydant le lactate (*Desulfovibrio*) ont été largement dominantes, en nombre comme en activité : la production de sulfure à partir du lactate a toujours été très supérieure à celle obtenue à partir d'acétate ou de propionate.

Dans les 3 milieux peu profonds de la région tempérée (1 à 2 m de profondeur d'eau), ces organismes ont toujours été localisés dans les 10 premiers centimètres de sédiment, l'intensité lumineuse reçue à la surface des sédiments permettant le développement des bactéries phototrophes pourpres. Les nombres de bactéries phototrophes les plus élevés ont été trouvés dans des zones où les nombres de bactéries sulfato-réductrices ainsi que les teneurs en sulfure dans les sédiments de sur-

face étaient aussi les plus élevés (régions sous influence continentale). Dans les 3 milieux lagunaires, le genre Thiocapsa a été dominant, représentant 60 à 80 % de la communauté de bactéries phototrophes. L'activité de ces bactéries est maximum au printemps, lors de l'accroissement de température, de même que l'activité des BSR. Cette dernière, associée à l'augmentation de la température et de la demande en oxygène, provoque quelquefois l'anoxie passagère des eaux pendant la période estivale, au cours de laquelle les bactéries phototrophes prolifèrent en formant des "eaux rouges" (voir chapitre suivant).

Dans les deux milieux tropicaux plus profonds (Baie de Biétri : 8 m ; Baie de Abou-Abou : 24 m), les différences de salinité entre les eaux de surface et les eaux de fond ont conditionné la stratification des eaux pendant la période de pluies et de crues (8 mois), avec un hypolimnion anoxique riche en sulfure. Les productions de sulfure sont plus importantes dans la colonne d'eau de l'hypolimnion qu'à la surface des sédiments, rapportées au m² de surface. Dans l'eau de la baie de Biétri, les productions les plus fortes ont été observées au niveau de la chimiocline, entre 3,5 et 4 m de profondeur. A ce niveau, des bactéries phototrophes (Rhodopseudomonas, Chromatium, Chlorobium et Pelodictyon) ont proliféré en formant une couche brune. Les genres Chlorobium et Pelodictyon sont les genres dominants. Dans la baie de Abou-Abou, les productions de sulfure sont beaucoup plus faibles et les bactéries phototrophes (Chromatium) sont rarement présentes au niveau de la chimiocline. La comparaison entre les deux milieux fait apparaître l'impact de la pollution organique dans la baie de Biétri où les teneurs en sulfure, azote ammoniacal et phosphate sont 8 à 10 fois plus élevées. Dans la baie de Toupah qui est un milieu peu profond d'eaux oligohalines, les teneurs en sulfate faibles ne favorisent pas la voie de la sulfato-réduction. En conséquence, seules les bactéries phototrophes non sulfureuses se sont développées dans les sédiments de cette baie. Ces différents résultats font apparaître l'influence des conditions de l'environnement (influences marines ou continentales) sur les voies métaboliques dominantes dans les milieux étudiés. Les bactéries phototrophes sulfureuses sont très dépendantes des productions de sulfure. Leur développement est surtout conditionné par les gradients de sulfure et de lumière qui sélectionnent certaines espèces.

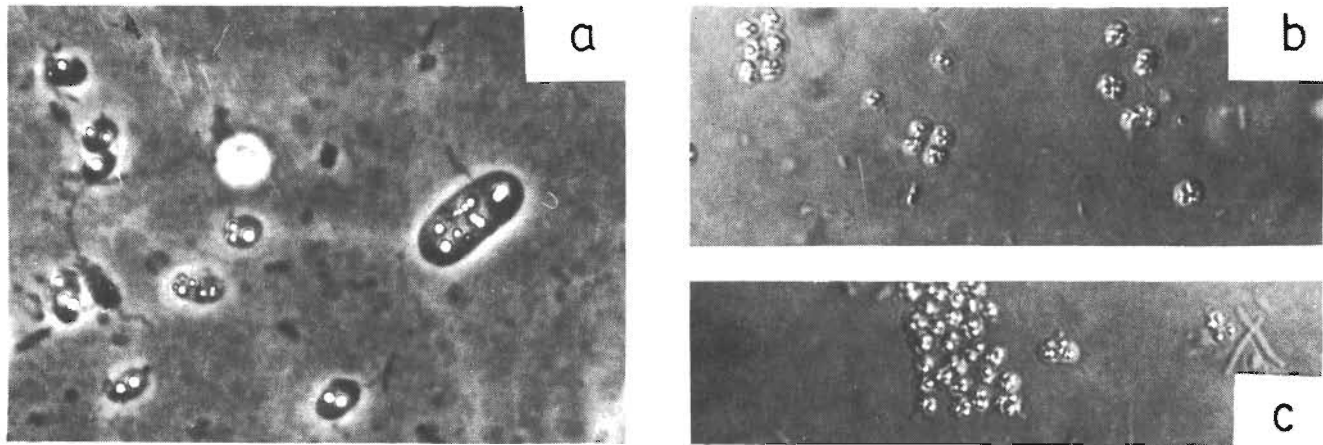


Photo 1 - Morphologie des bactéries phototrophes pourpres observées ou isolées de l'eau rouge survenue dans l'étang du Prévost en 1977.

a, b et c : photographies de l'eau rouge montrant différentes bactéries.

a = *Chromatium buderii* et *Chromatium vinosum* (contraste de phase, X 2 000). b, c = *Thiocapsa* présentant différents arrangements cellulaires, en diplocoques, en tétrades ou en plaques régulières (contraste interférentiel, X 2 000). d et e = *Thiocapsa* pourpre-violet souche 5811 (contraste de phase, X 2 000). f = *Thiocapsa* 5811, coloration à l'encre de chine faisant apparaître la capsule autour de la cellule (X 5 000). g = *Thiocapsa* 5811 : section fine au microscope électronique montrant la structure des vésicules photosynthétiques (X 54 000).

Morphology of phototrophic purple bacteria observed or isolated from the red water that occurred in Prévost Lagoon, July 1977.

a, b, c : picture of the red water sample showing different purple bacteria : *Chromatium buderii* (a), *Chromatium vinosum* (a) phase contrast, X 2 000). *Thiocapsa* (b,c) in tetrads or regular packets (interferential contrast, X 2 000). d and e = *Thiocapsa* purple-violet 5811 (phase contrast, X 2 000). f = *Thiocapsa* 5811, India ink staining showing the capsule around the cells (X 3 000). g = *Thiocapsa* 5811 : thin section under electron microscopy showing the structure of photosynthetic apparatus (vesicles), X 54 000.

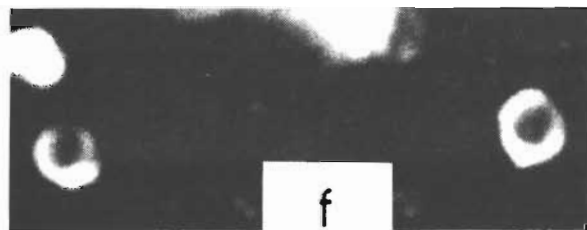
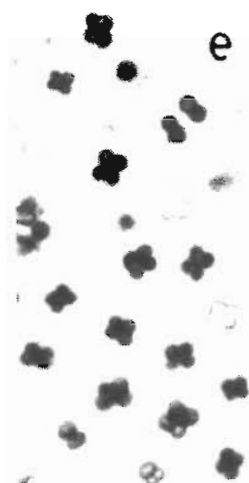
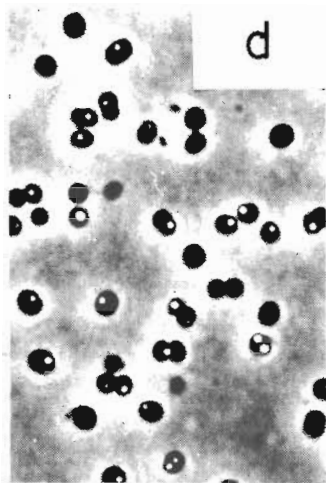


Photo 1 (suite)

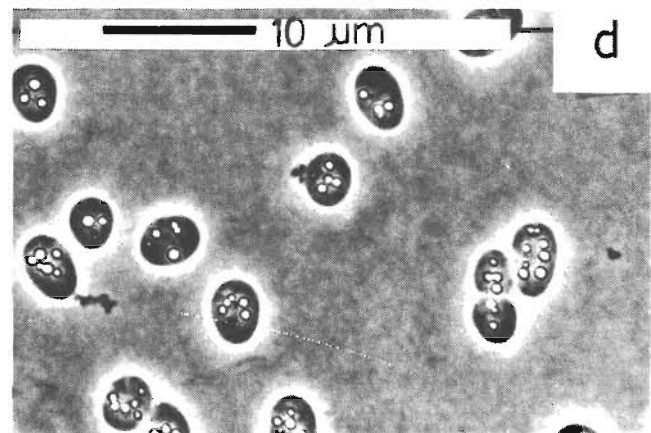
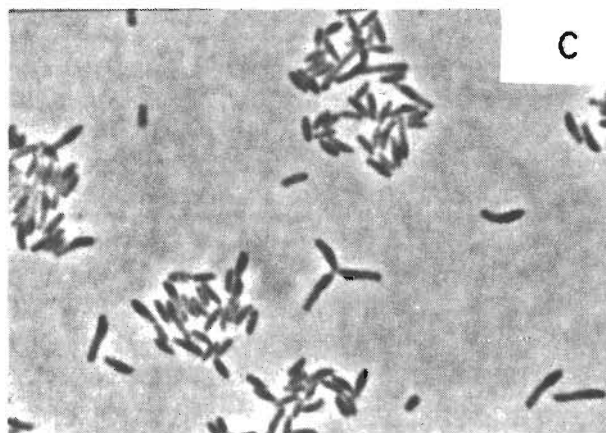
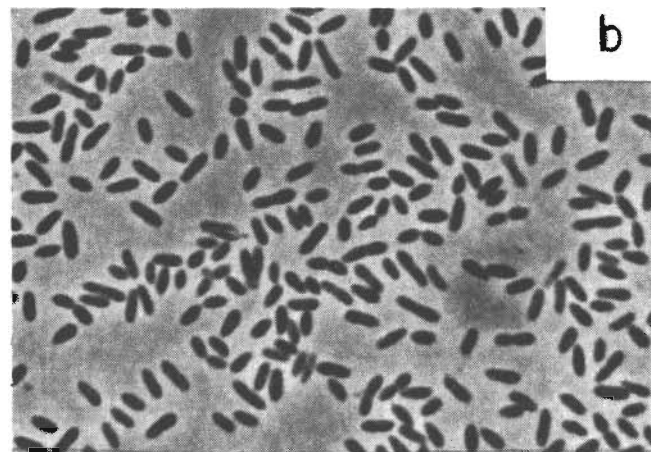
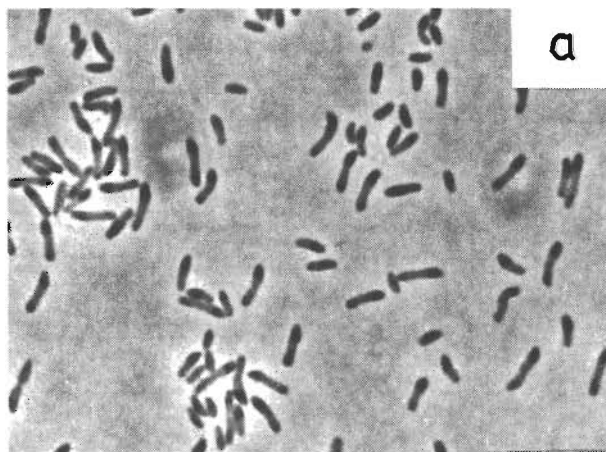


Photo 2

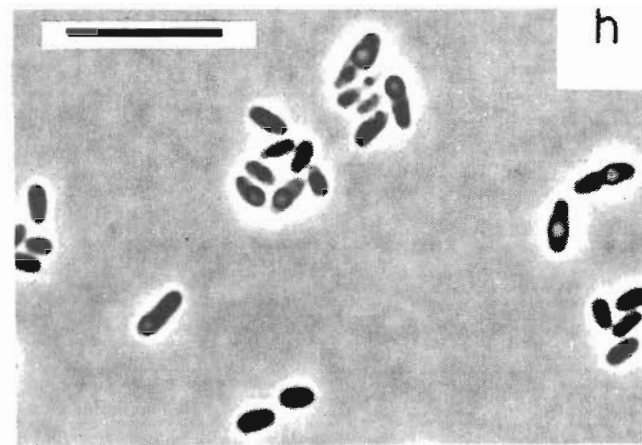
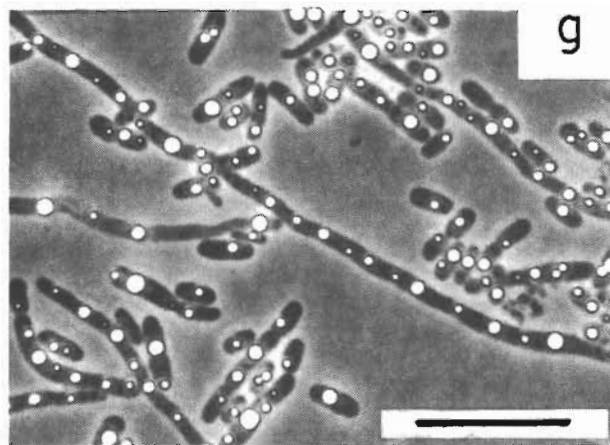
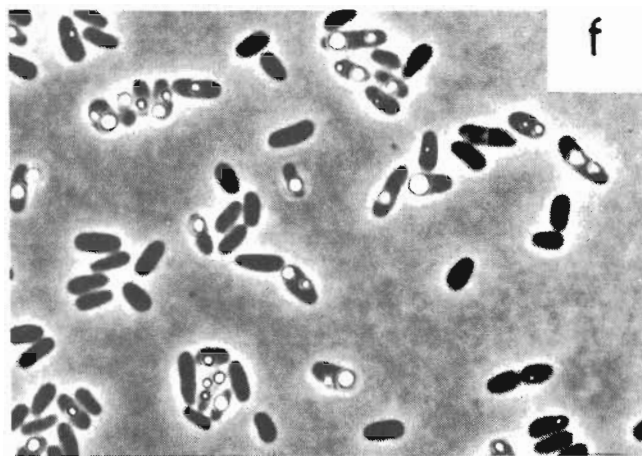
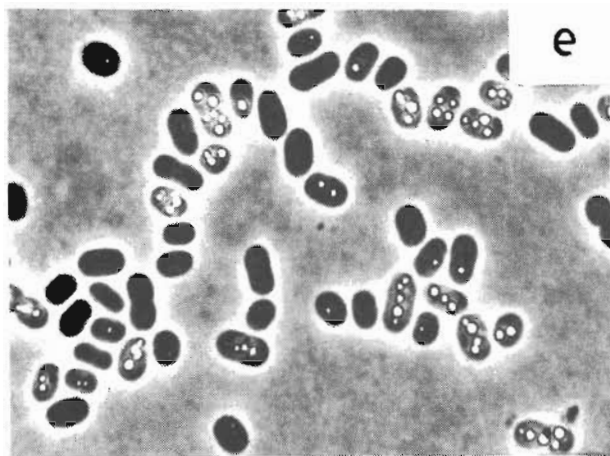


Photo 2 (suite)

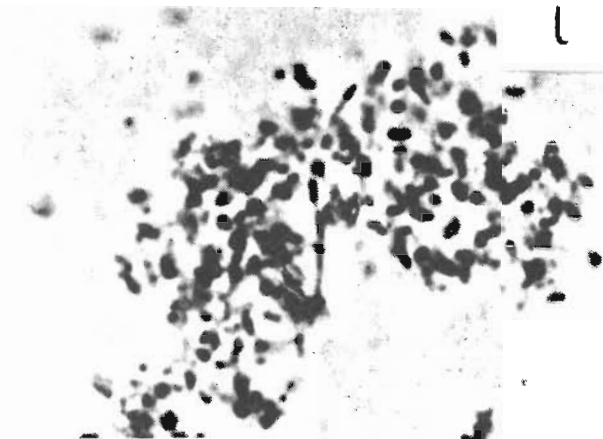
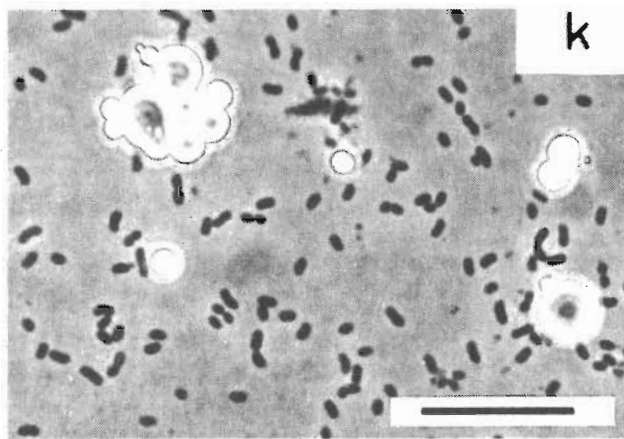
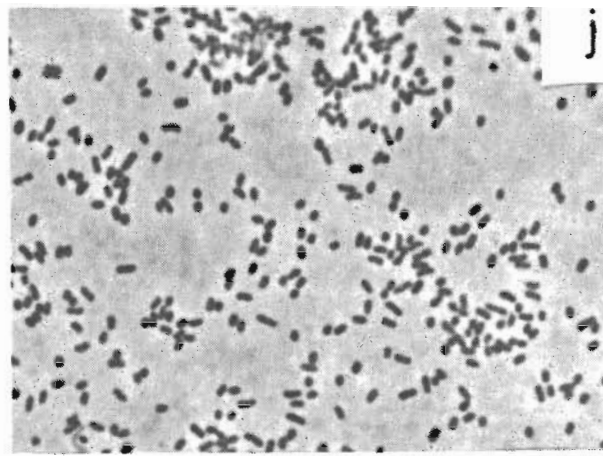
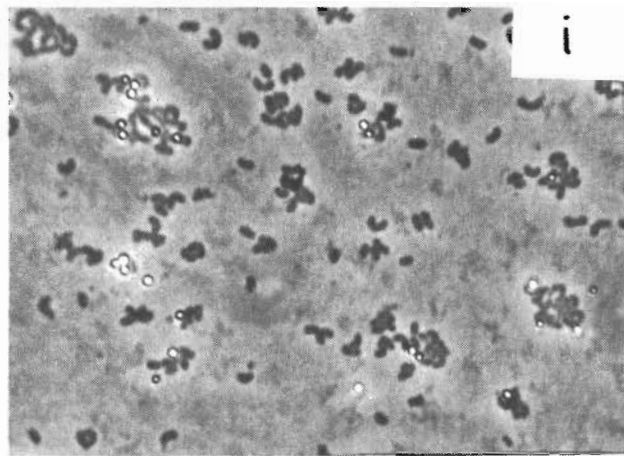


Photo 2 (suite)

Photo 2 - Morphologie des différentes bactéries phototrophes observées et isolées de la couche brune qui se développe dans l'eau de la Baie de Biétri.

a et c = *Rhodopseudomonas palustris* BI02. d = *Chromatium violascens* BI01. e = *Chromatium vinosum* BI05. f = *Chromatium gracile* BI09 (cultivé en photo-autotrophie avec du sulfure). g = *Chromatium gracile* BI09 (cultivé en mixotrophie avec du sulfure + acétate), cellules formant des longs filaments. h = *Chromatium gracile* BI09 (cultivé en photo-organotrophie avec du butyrate), cellules contenant des globules de poly β hydroxy-butyrate. i = *Chlorobium vibrioforme* BI20. j = *Chlorobium phaeobacteroides* BI15. k = *Chlorobium phaeobacteroides* BI28. l = photographie d'un amas brun contenant des cellules vacuolées de *Pelodictyon*. b = *Rhodobacter capsulatus* isolé du sédiment de la baie de Toupah. Contraste de phase X 2 000. Les barres représentent 10 μ m.

Morphology of the different phototrophic bacteria observed or isolated from the brown layer that developed in the water of Biétri Bay (september 1981).

a and c = *Rhodopseudomonas palustris* BI02 ; d = *Chromatium violascens* BI01 ; e = *Chromatium vinosum* BI05 ; f = *Chromatium gracile* BI09 (grown in photoautotrophy with sulfide) ; g = *Chromatium gracile* BI09 (grown in photomixotrophy with sulfide + acetate), cells form long filaments ; h = *Chromatium gracile* BI09 (grown in photoorganotrophy with butyrate), cells contain globules of PHB ; i = *Chlorobium vibrioforme* BI20 ; j = *Chlorobium phaeobacteroides* BI15 ; k = *Chlorobium phaeobacteroides* BI28 ; l = picture of a brown clump containing vacuolate cells of *Pelodictyon*. b = *Rhodobacter capsulatus* isolated from sediment of Toupah Bay. Phase contrast X 2 000 ; bars represent 10 microns.

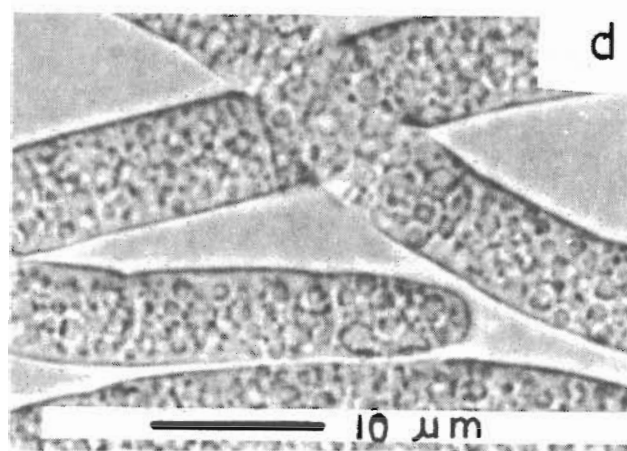
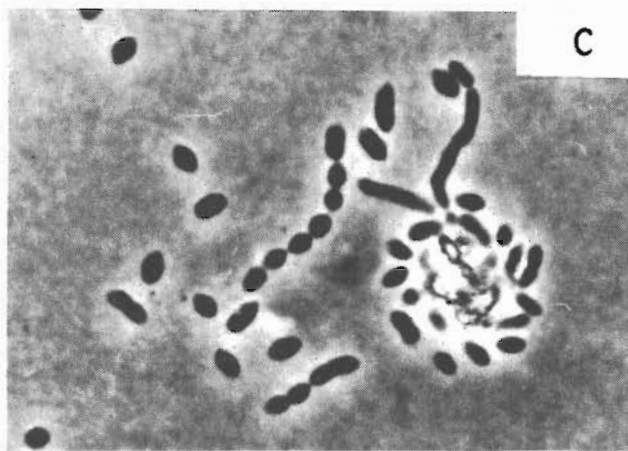
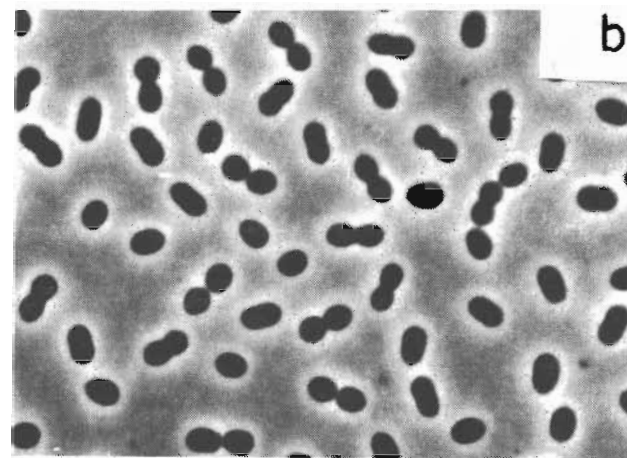
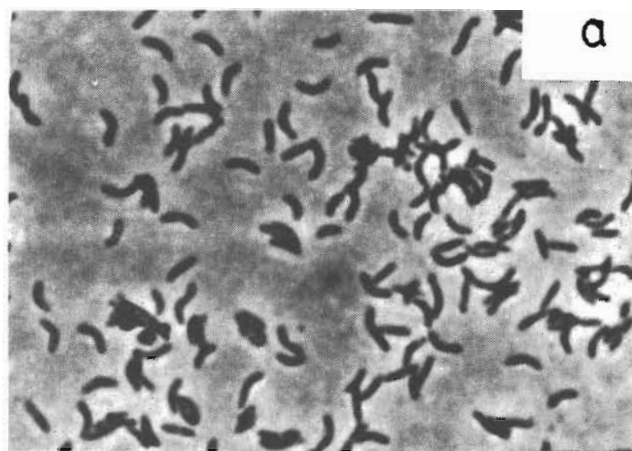


Photo 3

CHAPITRE QUATRE

ETUDE PHYSIOLOGIQUE ET RÔLE DES BACTÉRIES PHOTOTROPHES ET SULFATO-REDUCTRICES DANS LES MILIEUX LAGUNAIRES

	pages
<u>4.1. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans l'équilibre du cycle du soufre en milieu lagunaire eutrophe.....</u>	193
4.1.1. Etude d'une "eau rouge" en milieu lagunaire peu profond (étang du Prévost).....	193
4.1.1.1. Analyse des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques pendant la crise dystrophique.....	195
4.1.1.2. Etude physiologique des souches de bactéries phototrophes isolées au cours du phénomène "d'eau rouge" à la station 3 de l'étang du Prévost en 1977.....	201
4.1.1.3. Discussion.....	207
4.1.2. Etude d'une prolifération de bactéries phototrophes qui forment une couche brune dans un milieu stratifié (Baie de Biétri).....	217
4.1.2.1. Analyse des paramètres physiques chimiques et bactériologiques.....	219
4.1.2.2. Etude physiologique des bactéries phototrophes isolées de la couche brune.....	231
4.1.2.3. Discussion.....	235
4.1.3. Conclusion sur le rôle des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans le cycle du soufre en milieu lagunaire.....	241
<u>4.2. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans la production de biomasse et dans le cycle du carbone.....</u>	245
4.2.1. Relations bactéries/zooplancton dans la baie de Biétri pendant la période de stratification.....	
4.2.1.1. Répartition des organismes dans la colonne d'eau.....	247
4.2.1.2. Analyse des contenus stomacaux du copépode <u>Acartia clausi</u>	249
4.2.1.3. Comparaison des pontes des femelles d' <u>Acartia clausi</u> en fonction de leur alimentation.....	251

4.2.2. Les bactéries phototrophes comme producteurs de biomasse dans la baie de Biétri.....	253
4.2.3. Discussion.....	255
4.3. Résumé.....	267

Les bactéries phototrophes anoxygéniques et les bactéries sulfato-réductrices qui se développent dans les zones anoxiques des milieux lagunaires jouent un rôle important, ne serait-ce que par la masse bactérienne qu'elles forment lorsqu'elles sont présentes en nombres relativement élevés. Ainsi, que ce soit pendant les périodes où elles se maintiennent dans ces milieux ou bien, pendant les périodes de leurs proliférations intenses, elles ont toujours un rôle à jouer dont l'importance dépend de leur activité. D'un point de vue écologique elles participent par leur métabolisme, au cycle du soufre mais aussi, au cycle du carbone en assurant la minéralisation de la matière organique et la synthèse de biomasse. D'un point de vue économique, elles interviennent dans les processus d'auto-épuration ou de dépollution, ainsi que dans les productions de biomasse et d'énergie (production d'hydrogène). Ces aspects de leur rôle ont été analysés lors de proliférations massives dans des milieux eutrophes perturbés par des pollutions organiques.

4.1. Rôle des bactéries phototrophes et des BSR dans l'équilibre du cycle du soufre en milieu lagunaire eutrophe

Deux exemples de prolifération massive de bactéries phototrophes ont été analysés afin de comparer leur rôle, lors de la formation d'une "eau rouge" dans un milieu lagunaire peu profond (étang du Prévost), et lors de la formation d'une couche brune dans un milieu stratifié (Baie de Biétri).

4.1.1. Etude d'une "eau rouge" en milieu lagunaire peu profond (étang du Prévost)

L'étang du Prévost, milieu lagunaire méditerranéen, est périodiquement sujet à des crises dystrophiques estivales qui bouleversent complètement l'écosystème. Au cours de ces crises appelées "malaïgues", en langage vernaculaire, l'anoxie de la colonne d'eau s'accompagne d'un dégagement atmosphérique d'hydrogène sulfuré et d'un rougissement progressif

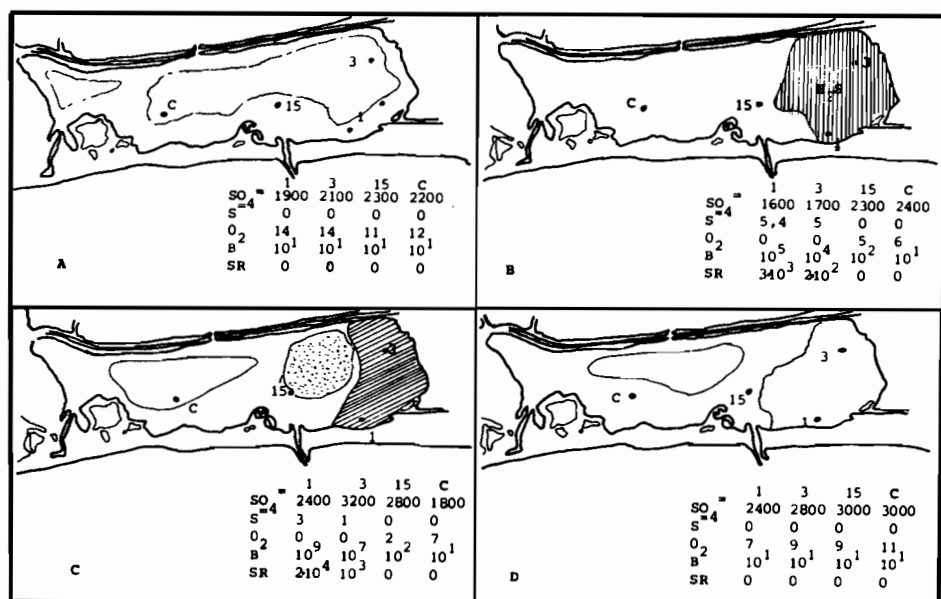


Fig. 64 - Caractéristiques chimiques et bactériologiques de l'étang du Prévost pendant la saison estivale 1977.

A = avant la crise dystrophique (Juin 1977) ; B = début de la crise dystrophique (10-12 Juillet 1977) ; C = pendant le phénomène d'eau rouge (12-18 Juillet 1977) ; D = après la crise dystrophique (Septembre 1977). Les valeurs de sulfates, de sulfures (S²⁻) et d'oxygène sont exprimées en ppm ; les nombres de bactéries phototrophes (B) et de Bactéries sulfatoréductrices (SR) sont exprimées en CFU.ml⁻¹.

Chemical and bacteriological characteristics of Prévost Lagoon during summer 1977.

A = Before the dystrophic crisis (June 1977) ; B = beginning of dystrophic crisis (10-12 of July 1977) ; C = during red water (12-18 of July 1977) ; D = after dystrophic crisis (September 1977). Sulfates, sulfide and oxygen are expressed in ppm ; numbers of phototrophic bacteria (B) and sulfate reducers (SR) are given in CFU.ml⁻¹.

▨ H₂S in water ; ▤ eau blanche ; white water due to mineral precipitates ; ▩ red water.

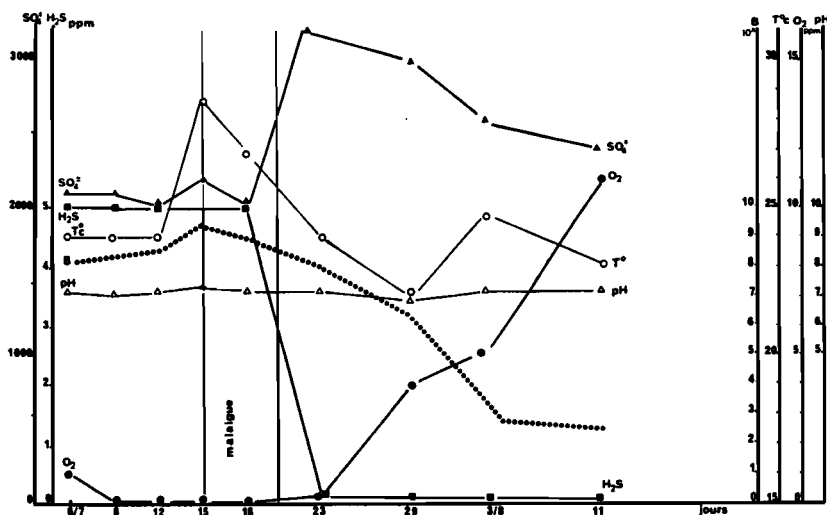


Fig. 65 - Evolution du taux d'oxygène dissous (O_2 ppm) de sulfures (S^{2-} ppm) des sulfates (SO_4^{2-} ppm) du pH, de la température ($T^\circ \text{C}$) et des bactéries phototrophes (B , $\log \text{CFU.ml}^{-1}$) dans l'eau de la station 1 de l'étang du Prévost de Juillet à Août 1977.

Evolution of dissolved oxygen (O_2 , ppm), sulfide (S^{2-} , ppm); sulfate (SO_4^{2-} , ppm) pH, température ($T^\circ \text{C}$) and phototrophic bacteria (B , $\log \text{CFU.ml}^{-1}$) in the water at station 1 of Prevost Lagoon, July and August 1977

des eaux. Les êtres vagiles se sauvent en mer, ou bien meurent par asphyxie tout comme les êtres fixés. La crise dystrophique a pour conséquence directe la forte mortalité des espèces animales et végétales entraînant une diminution de la production lagunaire et un apport considérable de matière organique qui s'ajoute à celle déjà présente dans ce milieu eutrophe.

La crise dystrophique avec formation "d'eau rouge" qui a eu lieu en 1977, a été analysée en détail pendant la saison estivale, de juin 1977 à septembre 1977 ; les analyses ont été réalisées dans l'eau et le sédiment des quatre stations décrites dans le chapitre "matériel et méthodes".

4.1.1.1. Analyses des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques pendant la crise dystrophique

Le phénomène de crise n'est apparu que dans la partie de l'étang dans laquelle deux stations de prélèvements avaient été choisies (stations 1 et 3). Cette partie de la lagune correspond à une zone d'accumulation des végétaux flottants (Ulva lactuca), déplacés par le vent dominant (ouest-nord ouest) ; loin de la communication avec la mer, les eaux y sont calmes. La figure 64 résume les changements des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques, avant, pendant et après la crise dystrophique survenue en été 1977, dans l'étang du Prévost. Avant la crise, en juin (Fig. 64 a), le taux d'oxygène dissous est en sursaturation dans l'eau des 4 stations de prélèvement, conséquence d'une photosynthèse algale intensive due à une espèce de macrophytes (Ulva lactuca) qui prolifère à cette période. Les taux de sulfates mesurés correspondent aux sulfates théoriques calculés d'après la salinité. Le sulfure est absent de l'eau, toutefois, les bactéries phototrophes y sont dénombrées (10 bactéries. ml^{-1}) à toutes les stations. Au début de la crise dystrophique (Fig. 64 b) qui a débuté vers la mi-juillet, les algues ont en grande partie disparu de la surface des eaux où elles formaient des tapis flottants. Décomposées à la surface des sédiments, elles participent à l'apport en matière organique autochtone. Les teneurs en oxygène dissous diminuent, et dans la partie est, elles deviennent nulles alors que les teneurs en hydrogène sulfuré atteignent 5,4 et 5 ppm dans les eaux des stations 1 et 3. Les nombres de bactéries phototrophes sont plus élevés (10^5 et 10^4 bactéries. ml^{-1}) que dans les eaux des deux autres stations. Les BSR apparaissent

Tableau 24 - Dénombrements des sulfo-bactéries dans les eaux de surface et les sédiments de la station 1 (Etang du Prévost), été 1977. (CFU.ml⁻¹).

Counts of sulfur bacteria in surface water and sediment surface at station 1 in Prevost Lagoon during summer 1977 (CFU.ml⁻¹).

Groupe	Dates	6.7 12 h	8.7 11 h	12.7 12h30	15.7 12 h	18.7 12 h	23.7 12 h	29.7 12 h	3.8 12 h	11.8 12 h	1.9 12 h
Bactérie phototrophes											
Eau de surface/ml		8.10 ⁷	-	6.10 ⁸	3.10 ⁹	4.10 ⁸	9.10 ⁷	4.10 ⁶	8.10 ²	5.10 ²	1.10 ³
Sédiment/g		3.10 ⁸	-	4.10 ⁹	8.10 ¹⁰	10 ¹²	4.10 ⁹	5.10 ⁹	7.10 ⁹	8.10 ⁵	4.10 ⁶
Bactéries sulfooxydantes aérobies											
Eau de surface/ml		4.10 ⁴	-	3.10 ⁴	6.10 ³	8.10 ³	4.10 ²	3.10 ²	4.10 ³	8.10 ²	6.10 ²
Sédiment/g		5.10 ²	-	7.10 ²	6.10 ¹	8,5.10 ²	2.10 ¹	8.10 ¹	4.10 ²	5.10 ³	8.10 ²
Bactéries sulfato-réductrices											
Eau de surface/ml		0	-	10 ¹	10 ²	10 ³	0	0	0	0	0
Sédiment/g		3.10 ²	-	3.10 ²	2.10 ³	2.10 ⁴	2.10 ²	3.10 ²	1.10 ²	8.10 ¹	3.10 ²

Tableau 25 - Dénombrement des sulfo-bactéries dans les eaux de surface et les sédiments de la station 3 (Etang du Prévost), été 1977. (CFU.ml⁻¹).

Counts of sulfur bacteria (CFU. ml⁻¹) in surface water and sediment surface at station 3 (Prevost Lagoon) during summer 1977.

Groupe	Dates	6.7 12 h	8.7 11 h	12.7 12h30	15.7 12 h	18.7 12 h	23.7 12 h	29.7 12 h	3.8 12 h	11.8 12 h	1.9 12 h
Bactéries phototrophes											
Eau de surface/ml		8.10 ⁶	7.10 ⁶	8.10 ⁷	3.10 ⁶	6.10 ⁷	2.10 ⁵	6.10 ⁴	8.10 ⁴	1.10 ³	1,5.10 ³
Sédiment/g		5.10 ⁶	4.10 ⁵	5.10 ⁷	4.10 ⁸	10 ⁸	5.10 ⁷	8.10 ⁶	9.10 ⁶	4.10 ⁵	3.10 ⁶
Bactéries sulfooxydantes aérobies											
Eau de surface/ml		8.10 ⁴	1.10 ⁵	9.10 ⁴	2.10 ⁵	1.10 ⁵	3.10 ⁴	2.10 ⁴	8.10 ³	9.10 ³	1.10 ⁴
Sédiment/g		6.10 ⁵	2.10 ⁵	5.10 ⁵	9.10 ⁴	4.10 ⁴	8.10 ⁴	2.10 ⁵	5.10 ⁴	2.10 ⁴	4.10 ⁴
Bactéries sulfato-réductrices											
Eau de surface/ml		0	0	10 ²	10 ³	4.10 ³	10 ²	10 ²	10 ¹	0	0
Sédiment/g		5.10 ⁴	3.10 ³	5.10 ²	8.10 ²	5.10 ³	4.10 ³	8.10 ²	8,5.10 ²	6.10 ²	7.10 ²

également dans les eaux.

Quelques jours après (entre le 15 et le 20 juillet), une "eau rouge" s'est formée dans cette partie de la lagune, par suite d'une prolifération de bactéries phototrophes sulfureuses (Fig. 64 c). Au cours de ce phénomène, les teneurs en sulfate dans les eaux s'accroissent considérablement, alors que dans les eaux des deux autres stations, les valeurs de sulfate restent proches des valeurs théoriques. Après "l'eau rouge", les teneurs en oxygène dissous augmentent très vite. Les bactéries phototrophes disparaissent de l'eau mais elles restent présentes dans les sédiments où elles co-habitent avec les BSR.

Les résultats détaillés de l'évolution estivale du milieu lagunaire analysé aux stations 1 et 3 (zones "d'eau rouge") sont présentés dans les figures 65 et 66 et les tableaux 25 et 26.

- Analyses réalisées à la station 1 (Fig. 65, tableau 24) :

La présence d' H_2S dans l'eau coïncide avec la disparition de l'oxygène dissous et avec la prolifération des bactéries phototrophes sulfo-oxydantes et des bactéries sulfato-réductrices ; par contre, les taux de thiobacilles diminuent durant cette période, notamment entre le 15 et le 18 juillet. Ces différentes évolutions concordent avec une augmentation rapide de la température (24 à 29°C). Ensuite, entre le 18 et le 23 juillet, l'hydrogène sulfuré disparaît de l'eau, tandis que les teneurs en sulfate augmentent considérablement alors que les nombres de bactéries phototrophes commencent à diminuer de même que la température. Ainsi, pendant la prolifération de bactéries phototrophes, entre le 15 et le 18 juillet, les modifications rapides des teneurs en sulfure et en sulfate font apparaître le rôle de ces organismes dans l'oxydation du sulfure produit, rôle d'autant plus essentiel que les nombres de thiobacilles ont diminué pendant cette période. Après le 23 juillet, le taux d'oxygène dissous augmente à nouveau.

Pendant ce phénomène de crise, 9 jours d'anoxie des eaux ont été nécessaires pour percevoir le développement des bactéries phototrophes visualisé par une "eau rouge", consécutive à l'élévation de la température. Pendant toute "l'eau rouge", les bactéries qui ont proliféré appartiennent aux genres Thiocapsa (80 %), Chromatium et Thiocystis.

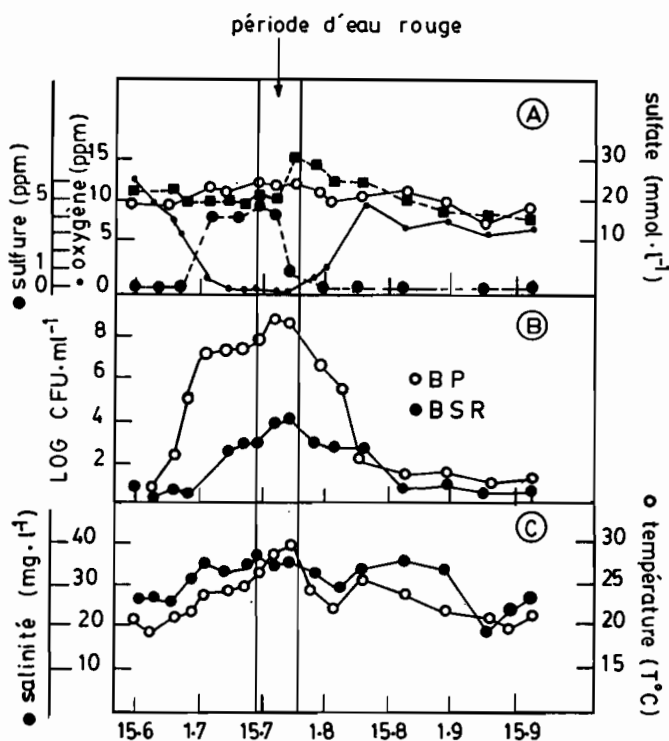


Fig. 66 - Evolution des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques de Juin à Septembre 1977 dans les eaux de la station 3 de l'étang du Prévost.

A = oxygène dissous (●—, ppm); sulfure (●---, ppm); sulfate mesuré (■---, ppm) et sulfate théorique calculé à partir de la salinité (○—, ppm).

B = bactéries phototrophes (BP ○, log. CFU.ml⁻¹); bactéries sulfato-réductrices (BSR ●, log. CFU.ml⁻¹).

C = température (○, T° C); salinité (●, g.l⁻¹).

Evolution of some physical, chemical and bacteriological parameters from June to September 1977 in the water of station 3 in Prévost Lagoon.

A = dissolved oxygen (●—, ppm); sulfide (●---, ppm); sulfate measured (■---, ppm); sulfate calculated from salinity (○—, ppm).

B = phototrophic bacteria (BP ○, Log. CFU.ml⁻¹); sulfate-reducers (BSR ●, Log. CFU.ml⁻¹).

C = temperature (○, T° C); salinity (●, g.l⁻¹).

Quelques Chlorobiaceae ont été isolées du sédiment avant la formation de "l'eau rouge". Leur présence a ensuite été masquée à l'analyse par la prolifération de Thiocapsa roseopersicina. Durant "l'eau rouge", l'activité sulfo-oxydante des bactéries phototrophes domine l'activité sulfato-réductrice.

- Analyses à la station 3 (Fig. 66, tableau 25) :

Cette station a fait l'objet d'études beaucoup plus détaillées au cours de la saison estivale 1977, ainsi qu'en 1979 et en 1980.

Le taux d'oxygène dissous (Fig. 66), en sursaturation au mois de juin (13 à 14 ppm) chute très rapidement pour être nul dans l'eau de surface dès la première semaine de juillet. Il reste nul jusqu'au début du mois d'août. Ensuite, il augmente rapidement, atteignant 9 ppm le 12 août et se maintenant à ces valeurs par la suite.

L'hydrogène sulfuré (Fig. 66) apparaît dans l'eau anoxique à partir du 1^{er} juillet et son taux reste relativement constant jusqu'au 18 juillet (entre 5 et 5,5 ppm). Ensuite, il diminue et devient nul à partir du 23 juillet, marquant la fin de "l'eau rouge". Pendant le reste de l'année, l'hydrogène sulfuré n'est jamais détecté dans l'eau.

Le taux de sulfate varie de 2200 à 2400 ppm et augmente brusquement jusqu'à 3200 ppm le 23 juillet, concordant avec la chute brutale de l'hydrogène sulfuré. La comparaison entre les teneurs théoriques en sulfate calculées à partir de la mesure de la salinité globale et les teneurs réelles montre, de la fin juin au 18 juillet, un déficit en sulfate des eaux. Du 18 juillet au 10 août, les sulfates deviennent excédentaires, puis les valeurs théoriques et mesurées s'équilibrent en septembre.

Cette évolution des différents paramètres chimiques coïncide avec l'augmentation des nombres de bactéries phototrophes et de BSR dans les eaux. Dès la fin du mois de juin, avec la disparition de l'oxygène dans l'eau et la présence de sulfures, les bactéries phototrophes se multiplient. Leur nombre atteint très rapidement 10^7 bactéries. ml^{-1} et se maintient à cette valeur jusqu'au début de la période "d'eau rouge" (13 juillet). Il augmente ensuite jusqu'à 10^9 bactéries. ml^{-1} et diminue à partir du 23 juillet, pour devenir inférieur à 10 bactéries. ml^{-1} après le 10 août. Pendant la phase de prolifération intensive, au cours de laquelle se forme "l'eau rouge", l'espèce dominante, Thiocapsa roseoper-

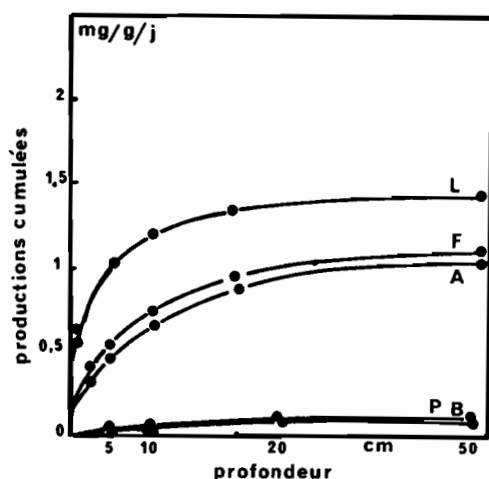


Fig. 67 - Productions cumulées de sulfure en fonction de la profondeur du sédiment à la station 3 de l'étang du Prévost ; moyenne annuelle (1979). Les productions en $\text{mg S}^{2-}/\text{g}$ de sédiment/jour ont été estimées après incubation avec du Formiate (F), Acétate (A), Lactate (L), Propionate (P) et Butyrate (B) comme substrats.

Cumulative production of sulfide with depth in the sediment at station 3 of Prevost Lagoon, annual mean in 1979. Productions in $\text{mg S}^{2-}/\text{g}$ of sediment/day were estimated after incubation with Formate (F), Acetate (A), Lactate (L), Propionate (P) and Butyrate (B) as substrates.

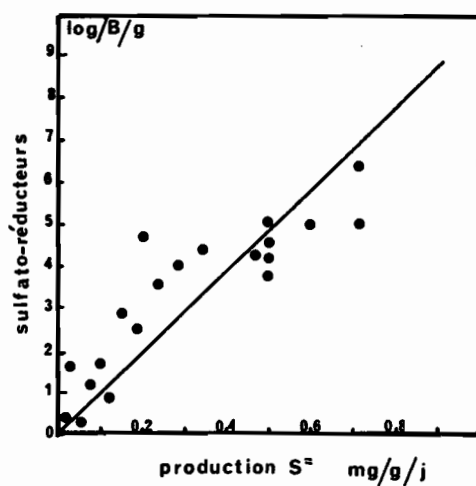


Fig. 68 - Correlation entre le nombre de bactéries sulfatoréductrices cultivant sur lactate (Log. MPN. g^{-1} sédiment) et la production de sulfure à partir du lactate ($\text{mg S}^{2-}/\text{g}$ de sédiment/jour).

Correlation between the number of sulfate-reducers growing on lactate (Log. MPN. g^{-1} sediment) and the sulfide production estimated from lactate as substrate ($\text{mg S}^{2-}/\text{g}$ sediment/day).

sicina, représente plus de 90 % de la communauté des bactéries phototrophes, les 10 % restant étant constitués par le genre Chromatium, avec les espèces C. vinosum et C. buderii. Parmi le genre Thiocapsa, l'espèce principale a été T. roseopersicina ; toutefois, quelques colonies d'un Thiocapsa pourpre-violet se sont développées dans les milieux gélosés ayant servi au dénombrement des bactéries phototrophes. Elles ne représentent qu'un très faible pourcentage de la communauté isolée. Les souches purifiées ont été analysées afin de déterminer et de comparer ce type bactérien à l'espèce dominante dans l'étang du Prévost. L'étude physiologique des deux Thiocapsa est présentée ci-après. (photo 1, couleurs h et i).

Les bactéries sulfato-réductrices apparaissent dans les eaux de la station 3 pendant la période d'anoxie. Leur nombre est toujours peu élevé (100 bactéries. ml⁻¹) et culmine pendant la période "d'eau rouge" à 10³-10⁴ bactéries. ml⁻¹. Dès que les eaux sont à nouveau aérées, il diminue et devient nul à partir du 15 août. Les BSR des eaux proviennent des sédiments où elles se multiplient essentiellement dans les 10 premiers cm qui sont le siège de leur activité maximale. Celle-ci s'exprime "in vitro" avec des intensités différentes selon la source de carbone proposée. A la station 3, les activités des BSR sont maximums avec le lactate (voir aussi chapitre précédent) (Fig. 67). Le formiate et l'acétate sont également utilisés, mais le propionate et le butyrate ne sont pas des substrats importants pour les BSR de l'étang du Prévost. La production de sulfure par les BSR est fonction du nombre de BSR de l'échantillon, comme cela s'observe dans la figure 68, qui montre une corrélation positive entre le nombre de BSR développées sur lactate et la production de sulfure dans le sédiment.

4.1.1.2. Etude physiologique des souches de bactéries phototrophes isolées au cours d'un phénomène "d'eau rouge", à la station 3

Parmi les différentes souches de Thiocapsa, certaines, morphologiquement identiques au genre Thiocapsa (cellules en forme de coque, immobiles, dépourvues de vacuole) présentent une pigmentation pourpre-violet qui les différencient des deux espèces actuellement connues : Thiocapsa roseopersicina, pigmentée en rose, et Thiocapsa pfennigii, pigmentée en jaune-brun. Cette particularité suggérant un nouveau type bactérien appartenant au genre Thiocapsa, une étude détaillée et comparative

Tableau 26 - Utilisation des substrats carbonés et soufrés par les différentes souches de *Thiocapsa* isolées de l'étang du Prévost comparées à l'espèce Type *T. roseopersicina* 1711 (d'après Thiele.).

Carbon and sulfur sources of the different strains of Thiocapsa isolated from sediment or red water in Prevost Lagoon, compared to the type species of T. roseopersicina 1711 (after Thiele).

Thiocapsa

Substrats	PRE 022	5813	1711 (type)	5811	5812	PRE 150
Sulfure	+	+	+	+	+	+
Sulfite	0	+	-	+	0	0
Thiosulfate	+	+	+	+	+	+
Soufre	+	+	+	+	+	+
Formiate	-	-	-	(+)	(+)	-
Acétate	+	+	+	+	(+)	+
Propionate	-	-	-	(+)	(+)	0
Butyrate	-	-	-	-	-	-
Pyruvate	+	+	+	+	+	+
Malate	+	(+)	+	+	+	+
Fumarate	0	-	+	+	0	0
Succinate	-	-	+	+	-	0
Glycérol	0	-	+	+	0	0
Glucose	(+)	+	-	-	(+)	-
Fructose	(+)	-	+	+	+	(+)
Citrate	0	-	-	-	0	-
Ethanol	-	-	-	-	-	-
Propanol	-	-	-	-	-	-
Couleur de la suspension cellulaire	Rose	Rose	Rose	Pourpre violet	Pourpre violet	Pourpre violet

+, bien utilisé ; (+), faiblement utilisé ; -, non utilisé ; 0, non testé.

des deux types de Thiocapsa isolés de l'étang du Prévost a été entreprise. Les souches suivantes ont été étudiées : Thiocapsa rose-rouge souches PRE 022, PRE 025, et 5813 ; Thiocapsa pourpre-violet souches 5811, 5812 et PRE 150 (photo 1).

- Exigences nutritionnelles des souches :

Deux Thiocapsa roses (T. 5813 et PRE 022) ont été comparées à l'espèce type (T. roseopersicina 1711 fournie par N. Pfennig, souche DSM) et à 3 souches de Thiocapsa pourpre-violet (T. 5811, 5812 et PRE 150). Les résultats sont présentés dans le tableau 26.

Comparativement à l'espèce type, quelques différences apparaissent dans l'assimilation des substrats carbonés. Deux souches du Thiocapsa pourpre-violet sont capables d'utiliser le formiate et le propionate, alors que ces substrats, et surtout le formiate, sont rarement utilisés par les bactéries phototrophes sulfureuses. L'utilisation des autres substrats par le Thiocapsa pourpre-violet se rapproche de celle du Thiocapsa 1711. Par contre, les autres Thiocapsa roses isolés de l'étang du Prévost (PRE 022 et 5813) se développent sur un moins grand nombre de substrats et peuvent être cultivés sur glucose, alors que la souche type ainsi que le Thiocapsa pourpre-violet utilisent le fructose, substrat caractéristique de cette espèce. La souche de Thiocapsa pourpre-violet 5811 est incapable de se développer sur acétate en l'absence de soufre réduit ; cette souche ne possède pas la voie de la réduction assimilative du sulfate contrairement à l'espèce type de Thiocapsa.

- Morphologie et cytologie des différentes souches de Thiocapsa :

Tous les Thiocapsa isolés de l'étang du Prévost se ressemblent d'un point de vue morphologique (tableau 27). Les cellules se présentent sous l'aspect de cocci non mobiles, non vacuolés, contenant des globules de soufre et mesurant de 1,5 à 2,5-2,8 μm de diamètre. Dans le milieu naturel, elles sont groupées en paquets de 8, 12 ou 16 cellules, arrangés en carrés d'une seule épaisseur cellulaire. Dans les milieux de culture, elles se disposent souvent en tétrades. Les coupes cellulaires examinées au microscope électronique montrent la même organisation intracytoplasmique pour la souche 5813 (rose) et la souche 5811 (pourpre-violette) : les cellules sont complètement remplies de vésicules intracytoplasmiques de diamètre compris entre 40 et 70 nm. L'enveloppe cellulaire du Thiocapsa

Tableau 27 - Caractéristiques morphologiques et pigmentaires de différentes souches de *Thiocapsa* isolées de l'étang du Prévost, entre 1976 et 1980.

Morphological and pigment characterization of the different strains of Thiocapsa isolated from Prevost Lagoon, between 1976 and 1980.

Souches	Morphologie Taille $\emptyset$	Mobilité	Caroténoïdes majeurs	Couleur de la la suspension	BChl	Agrégat amas cellulaires
<i>Thiocapsa</i> PRE 022	cocci 2-3 μ m	-	spirillox.	rose	a	diplocoques paquets de 8 diplocoques Tétrades
5813	1.5-2.5 μ	-	spirillox.	rose	a	
5811	1.5-2.5 μ	-	Okenone	Pourpre violet	a	
5812	1.6-2.3 μ	-	Okenone	Pourpre violet	a	Diplocoques Tétrades paquets de 8
PRE 150	1.6-2.8 μ	-	Okenone	Pourpre violet	a	

Tableau 28 - Composition pigmentaire (Caroténoïdes) de deux *Thiocapsa* isolés de l'étang du Prévost : *Thiocapsa* 5811 (pourpre violet) et *Thiocapsa* 5813 (rose-rouge).

Pigment analysis (Carotenoids) of two strains of Thiocapsa isolated from Prevost Lagoon : Thiocapsa 5811 (purple violet) and Thiocapsa 5813 (rose-red).

Caroténoïdes %	5811		5813	
	400 lux	2 000 lux	400 lux	2 000 lux
Rhodopine	-	-	2 %	traces
Anhydrorhodovibrine	-	-	30	0.5 %
Rhodovibrine	-	-	2	8
Spirilloxanthine	11 %	14 %	66	91
Okénone	78	71	-	-
Rg - cétocaroténoïdes	11	15	-	-
BChla/caroténoïdes m/m ⁽¹⁾	1.48	1.41	5.21	2.22

Incubations à 2 intensités lumineuses différentes : 400 lux et 2 000 lux.

(1) m/m = rapport moléculaire.

Analyses effectuées par K. Schmidt.

5811 pourpre-violet est plus complexe que celle du Thiocapsa 5813 rose, isolé du même échantillon. L'enveloppe du Thiocapsa 5811 consiste en deux membranes tri-lamellaires séparées par une couche mucopeptidique. La cellule est entourée d'une capsule. Une telle structure cellulaire a été déjà rencontrée pour des Thiocapsa roses. Par contre, le Thiocapsa rose 5813 ne possède que deux couches électroniques denses au niveau de la membrane plasmique (photo 1).

- Caractéristiques pigmentaires :

La composition pigmentaire de Thiocapsa pourpre-violet 5811 diffère considérablement de celle du Thiocapsa rose-rouge. Les spectres "in vitro" (Fig. 69) font apparaître des différences à la fois dans les maximums de BChl a et dans ceux des caroténoïdes. Ainsi, pour la BChl a, deux maximums sont clairement distincts (800 et 840 nm) pour la souche rose (PRE 022), alors qu'un seul maximum à 825 nm précédé par un épaulement à 800 nm caractérise la souche 5811. De même dans celle-ci, la présence d'okénone est responsable d'un large maximum d'absorption à 520 nm, alors que dans le Thiocapsa rose PRE 022, l'absorption des caroténoïdes est très nette à 484, 512 et 549 nm.

L'analyse des caroténoïdes (tableau 28) montre que dans la souche pourpre-violette 5811, l'okénone est le principal pigment, que la souche soit cultivée à 400 lux ou à 2000 lux ; elle représente 71 à 78 % de la composition pigmentaire, associée aux Rg cétocaroténoïdes (11 à 15 %) et à la spirilloxanthine (11 à 14 %). Par contre, dans la souche rose 5813 comme dans le Thiocapsa roseopersicina type, la spirilloxanthine dont la concentration augmente de 66 à 91 % lorsque l'intensité lumineuse passe de 400 à 2000 lux, est le pigment principal associé à d'autres pigments de la série normale de la spirillixanthine (série 1A de Schmidt et al, 1965).

- Influence de la salinité et de l'oxygène sur le développement des Thiocapsa dans l'étang du Prévost :

Les souches pourpre-violet et les souches roses de Thiocapsa isolées de l'étang du Prévost sont capables de se développer dans une large échelle de salinité, de 0 % à 4 % de NaCl. Une croissance plus faible est encore visible jusqu'à 7 % de NaCl pour les souches violettes et 6 % pour les souches roses testées (Tableau 29).

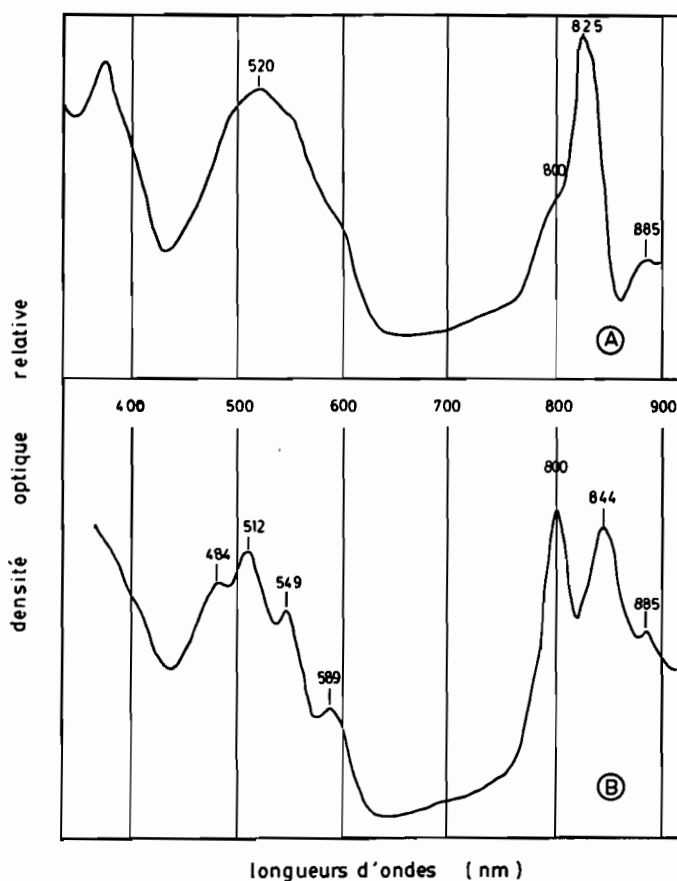


Fig. 69 - Spectres d'absorption (300-900 nm) "in vivo" des deux types de *Thiocapsa*, cultivés avec du sulfure + acétate, à 500 lux.

Absorption spectra (300-900 nm in living cells of the two types of *Thiocapsa* grown on sulfide + acétate, at 500 lux.

A = *Thiocapsa* 5811, purple violet ; B = *Thiocapsa* PRE 022 rose-red.

Les différentes souches sont aussi capables de se développer en microaérophilie à l'obscurité, en utilisant comme donneurs d'électrons, le sulfure, le thiosulfate ou l'acétate (Tableau 30). Toutefois, l'acétate n'étant bien utilisé qu'en présence de sulfure ou de thiosulfate montre que la voie de l'autotrophie semble prédominer en microaérophilie, à l'obscurité.

4.1.1.3. Discussion

Pendant le phénomène d' "eau rouge" qui s'est développé dans une partie de l'étang du Prévost, une bactérie phototrophe sulfureuse a proliféré, conférant à l'eau sa couleur rouge. Les souches isolées s'apparentent à Thiocapsa roseopersicina, espèce type, et forment la majorité de la communauté observée dans l'eau anoxique. Quelques colonies violet-pourpre se sont développées dans les milieux de culture ; elles étaient formées par des cellules microscopiquement apparentées au genre Thiocapsa. La comparaison des deux types de Thiocapsa, montre peu de différences d'un point de vue morphologique. Les deux Thiocapsa ont des cellules de même taille que l'espèce type Thiocapsa roseopersicina (Pfennig et Trüper, 1974) et les observations au microscope électronique ont révélé la même organisation cellulaire que T. roseopersicina (Cohen-Bazire, 1963 ; Takacs et Holt, 1971). Toutefois, des différences importantes apparaissent dans les propriétés physiologiques et la composition pigmentaire.

Le Thiocapsa pourpre-violet utilise la plupart des substrats assimilés par le T. roseopersicina ; les espèces pourpre-violet isolées de l'étang du Prévost sont capables d'utiliser le propionate et le formiate.

Des différences essentielles entre les deux types de Thiocapsa apparaissent dans la composition pigmentaire et dans la réponse aux intensités lumineuses. Le Thiocapsa pourpre-violet dont le spectre d'absorption dans les cellules vivantes ressemble à celui de Chromatium okenii (Schlegel et Pfennig, 1961 ; Thornber et al, 1978) et de C. purpuratum (Imhoff et Trüper, 1980) possède de l'okénone comme caroténoïde principal, alors que l'espèce type et les souches roses isolées de l'étang du Prévost possèdent de la spirilloxanthine. Dans la souche pourpre-violet 5811, en plus de l'okénone, de la spirilloxanthine et des Rg cétocaroténoïdes ont été aussi analysés mais leur pourcentage est beaucoup plus faible. Parmi ceux-ci, a été notée la présence de Rg cétocaroténoïde 1V qui doit

Tableau 29 - Influence de la concentration en sel ($\text{NaCl} + \text{MgCl}_2$) sur la croissance de 3 souches de *Thiocapsa* isolées de l'étang du Prévost (pourpre-violet : 5811 et PRE 150 ; rose-rouge : PRE 022).

*Influence of salt ($\text{NaCl} + \text{MgCl}_2$) concentration on growth of 3 strains of *Thiocapsa* isolated from Prévost Lagoon (purple-violet : 5811 and PRE 150 ; rose-red : PRE 022).*

$\text{NaCl}, \text{MgCl}_2$		5811	PRE 150	PRE 022
0	%	+	+	(+)
0,5		+	+	+
1		+	+	+
2		+	+	+
3		+	+	+
4		+	+	+
5		(+)	(+)	(+)
6		(+)	(+)	(+)
7		(+)	(+)	-
8		-	-	-
9		-	-	-
10		-	-	-

Tableau 30 - Capacité de croissance de *Thiocapsa* isolé de l'étang du Prévost, en chimiotrophie, en cultures gélosées en contact avec l'air.

*Capacity of growth for 3 strains of *Thiocapsa* isolated from Prévost Lagoon, in chemotrophy, in agar media in contact with air.*

<i>Thiocapsa</i>	Autotrophie		Organotrophie	Mixotrophie	
	Thiosulf.	Sulfure		Thiosulf. + Acétate	Sulfure + Acétate
PRE 022	0	+(3)	+(1)	0	+(3)
PRE 036	0	+(2)	+(3)	0	+(1)
5811 (a)	+(1-3)	+(1-3)	+(3-5)	++(0-2)	+(1-3)

O, non testé ; (+), faible culture ; +, bonne culture.

(Chiffres entre parenthèses) = distance de la zone de développement à l'interface (en mm) agar/air.

(a) = d'après Kämpf et Pfennig (1980).

être considéré comme un produit d'oxydation de l'okénone (Pfennig et al., 1968; Andrews et Liaaen-Jensen, 1972). Dans cette nouvelle souche de Thiocapsa, la présence des trois voies de biosynthèse des caroténoïdes (série de l'okénone, série des cétocaroténoïdes et série de la spirilloxanthine) montre la grande versatilité de cette souche dans la biosynthèse des caroténoïdes, fait qui n'a jamais été observé auparavant (Caumette et al., 1985). Tous ces résultats permettent de considérer les Thiocapsa pourpre-violet comme une sous-espèce de Thiocapsa roseopersicina ou bien comme une nouvelle espèce.

Dans l'étang du Prévost, les deux types de Thiocapsa sont capables de se développer en microaérophilie à l'obscurité en utilisant le sulfure ou le thiosulfate (chimolithotrophie), l'acétate (chimioorganotrophie) ou l'acétate + thiosulfate (chimio mixotrophie). Ils partagent cette propriété avec de nombreuses autres bactéries phototrophes pourpres (Caumette, 1978 ; Kämpf et Pfennig, 1980). Ces observations expliquent que ces organismes peuvent se maintenir dans les premiers mm du sédiment pendant les périodes hivernales lors de la diffusion de l'oxygène dans le sédiment de surface ; ils se réfugient dans les strates sédimentaires obscures et micro-aérophiles.

Dans les sédiments de l'étang du Prévost, les Thiocapsa sont en compétition avec les BSR pour l'utilisation des composés organiques (acétate et formiate). En effet, les BSR isolées des sédiments de l'étang du Prévost oxydent essentiellement le lactate, l'acétate et le formiate. Il n'a pas été mis en évidence un accroissement de la production de sulfure quand du propionate ou du butyrate ont été introduits dans un échantillon de sédiment. De fait, dans les sédiments marins et lagunaires, très souvent l'acétate se trouve en concentration notable (Ansbaeck et Blackburn, 1980), alors que le propionate ou le butyrate n'y sont détectés qu'à de faibles concentrations. Les BSR qui sont capables d'oxyder l'acétate (voir chapitre 1), en se développant dans les sédiments de l'étang du Prévost, assurent la minéralisation totale de la matière organique en formant du gaz carbonique. Au vu des résultats obtenus (voir Fig. 67), il apparaît que la matière organique qui sédimente est en grande partie transformée par les BSR dans les 10 premiers cm du sédiment. Ces micro-organismes produisent du CO₂ et du sulfure. Les résultats reportés sur la figure 70 b montrent que 15 % du sulfure seulement se trouve sous forme libre (H₂S, HS⁻, S²⁻),

le restant étant "piégé" sous forme de sulfure de fer. Une fraction du sulfure libre diffuse vers la zone susjacente aérée, à l'interface eau/sédiment, où elle est oxydée par les bactéries phototrophes sulfureuses ou les thiobacilles. Ces organismes utilisent aussi pour leurs biosynthèses, une partie du CO_2 formé par les BSR lors de l'oxydation de la matière organique. Ce fonctionnement parallèle des cycles du S et du C à l'interface eau/sédiment de l'étang du Prévost, se maintient tant que l'apport de matière organique est suffisant. Dans les milieux sédimentaires que sont les lagunes, la matière organique est un facteur limitant de la sulfato-réduction. De fait, dans une lagune servant à la mytiliculture, Dahlbäck et Gunnarsson (1981) ont montré que la sulfato-réduction était fortement activée quand les apports en matière organique sédimentée étaient accrus.

Dans l'étang du Prévost, l'augmentation des apports organiques au niveau des sédiments coïncide avec celle de la température. Ces deux changements dans les conditions environnementales, provoquent une activation de la sulfato-réduction qui précède les phénomènes de crises dystrophiques survenant périodiquement dans cette lagune.

La crise dystrophique survenue en juillet 1977, semble être la conséquence d'une succession de phénomènes écologiques qui débutent au printemps avec la prolifération des algues macrophytes (*Ulva lactuca*) dont la biomasse peut dépasser 5 kg (poids humide)/ m^2 , et peut atteindre 30 à 40 kg/m^2 (Riouall, 1976).

A partir du mois de mai et jusqu'à la fin du mois de juin, une floraison de ces macrophytes s'est développée dans tout l'étang. Cette eutrophisation intense est la conséquence de pollutions organiques ou chimiques (nitrates, phosphates), apportées massivement lors des pluies printanières qui entraînent autant les effluents organiques des principales cités urbaines que les engrais organiques ou chimiques, au cours du lessivage des sols cultivés bordant la lagune. L'accumulation des algues macrophytes n'est pas sans danger pour l'écosystème. En effet, il se crée des variations importantes des concentrations en oxygène dissous entre le jour (photosynthèse) et la nuit (respiration), entraînant progressivement la colonne d'eau vers une anoxie nocturne. De plus, la masse végétale empêche la pénétration lumineuse jusqu'aux algues déposées à la surface des sédiments, qui, sans activités, se dégradent lentement.

Leur décomposition enrichit le sédiment en matière organique facilement transformable par les bactéries cellulolytiques, les bactéries fermentatives et enfin les bactéries sulfato-réductrices. Cette chaîne de dégradation, stimulée par l'apport organique et l'élévation de la température, provoque une surproduction d'hydrogène sulfuré qui diffuse dans la colonne d'eau, prélude à la crise dystrophique. L'anaérobiose et la présence d'hydrogène sulfuré dans l'eau, ainsi que la baisse du pH et l'élévation de la température, définissent l'état de crise. L'anoxie de l'eau est surtout une conséquence des respirations intenses, tant végétales que bactériennes. En effet, un maximum de l'activité des bactéries hétérotrophes aérobies a été observé au début du mois de juillet, dans la période qui précède le phénomène de crise (Amanieu et al, 1975). Dès l'anoxie et la présence de sulfure dans l'eau, la mortalité des organismes vivants devient spectaculaire. C'est ainsi que des bancs de poissons décimés flottent à la surface des eaux, et les organismes benthiques (crabes, coquillages) restent, morts, à la surface des sédiments.

Quelques jours après l'apparition de l'anoxie, les eaux deviennent rouges à cause d'une prolifération de bactéries phototrophes pourpres. Ces dernières avaient commencé à proliférer à la surface des sédiments et sur les débris végétaux, en utilisant la lumière en partie filtrée par les macrophytes étalés à la surface des eaux, grâce à leur pigments capables d'absorber dans le proche infra-rouge (BChl a). Ces longueurs d'onde ne sont pas absorbées par les végétaux, et bien que pénétrant très peu dans les milieux aquatiques (Trüper et Genovese, 1968 ; Matheron et Baulaigue, 1976 ; Parkin et Brock, 1981 ; Montesinos, 1982), parviennent à la surface des sédiments de l'étang du Prévost.

La couleur rose-rouge de la lagune est due à la prolifération de cellules du genre Thiocapsa. Leur croissance pendant le phénomène d' "eau rouge" est extrêmement rapide. Ce genre est très souvent rencontré dans les milieux aquatiques où il semble inféodé aux vases en décomposition, aux fragments végétaux (Kaiser, 1966). Dans l'étang du Prévost, sa multiplication commence sur les ulves en décomposition. Comme il s'agit d'un organisme immobile, sa multiplication dans les eaux est difficilement explicable, d'autant plus qu'il ne possède aucun système lui permettant de flotter, comme des vacuoles de gaz, par exemple. Toutefois, il peut être mis en suspension dans l'eau par les mouvements des eaux et sa

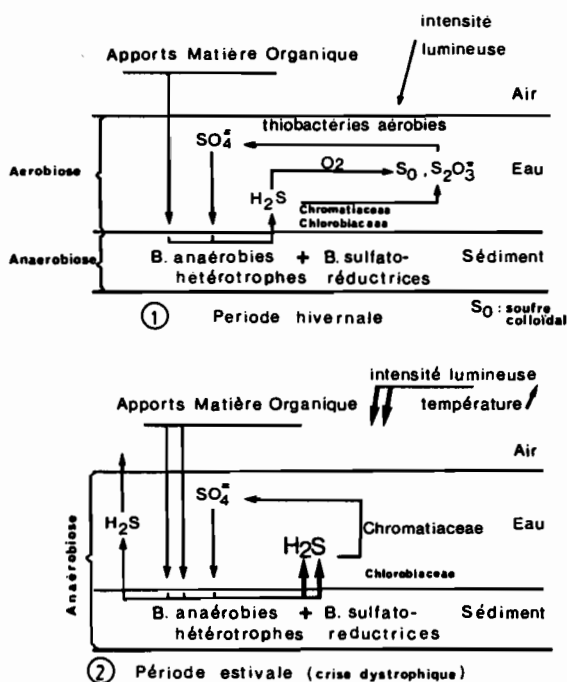


Fig. 70A - Interprétation du cycle bactérien du soufre dans une lagune peu profonde.

Période hivernale : cycle normal.

Période de crise dystrophique : les apports organiques accrus stimulent l'activité sulfato-réductrice. Les bactéries phototrophes envahissent la colonne d'eau anoxique et oxydent le sulfure accumulé.

Bacterial sulfur cycle in a shallow lagoon as Prevost Lagoon.

① Winter time : normal sulfur cycle with aerobic and anaerobic - metabolic pathways.

② Dystrophic crisis : the increase in organic amounts stimulate the activity of sulfate reducers. The sulfide accumulated in anoxic water column is oxidized by phototrophic bacteria which form a red water.

multiplication rapide compense la sédimentation, lente grâce à une densité de 1,09 à 1,1, alors que la densité de l'eau de la lagune est de 1,05 au cours de cette période. De plus, chaque cellule est entourée d'une large capsule qui augmente sa capacité de flotter.

Pendant la durée de l' "eau rouge", le taux d'hydrogène sulfuré dans l'eau diminue très rapidement, tandis que les teneurs en sulfate augmentent considérablement par l'action des Chromatiaceae, et notamment du genre Thiocapsa. Ce sont des organismes qui agissent dans le sens d'une épuration du milieu aquatique en oxydant un composé toxique qui s'était accumulé (hydrogène sulfuré) et en le transformant en un composé nécessaire aux activités biologiques (assimilation du sulfate par les végétaux ou les bactéries). Il est connu que l'hydrogène sulfuré est plus toxique que le sulfure (S^{2-}). Dans l'étang du Prévost, à partir des sédiments où la sulfato-réduction est intense, c'est surtout l' H_2S qui diffuse vers l'eau. Bien que ses teneurs soient faibles dans l'eau, elles se trouvent au delà du seuil de toxicité : une teneur de 1 ppm est suffisamment toxique pour la faune et la flore.

Pendant la durée de l' "eau rouge", les bactéries phototrophes sont les seuls organismes capables d'oxyder le sulfure grâce à leur métabolisme photosynthétique dans un environnement anoxique et réducteur où les taux de nitrates sont pratiquement nuls. Elles se développent en utilisant les produits du métabolisme des bactéries fermentatives et sulfato-réductrices (H_2S , CO_2 , formiate, acétate...) qui interviennent dans la dégradation terminale de la matière organique. L'association syntrophique "bactéries phototrophes + bactéries sulfato-réductrices" contribue à assurer la minéralisation totale et le recyclage dans la biomasse, de l'énergie et la matière sédimentée à la surface des sédiments. Les résultats présentés dans la figure 70 b laissent penser que seulement 10 à 15 % de l' H_2S , est récupéré par les bactéries sulfo-oxydantes, le restant étant définitivement piégé dans le sédiment.

La crise dystrophique est donc une réaction violente d'un écosystème saturé par une accumulation de matière végétale qu'il métabolise difficilement (Fig. 70 a). En 1977, cette accumulation végétale n'a pas affecté toute la lagune ; seule la partie Est a été le siège d'une telle manifestation. Cette zone correspond à une partie de l'étang éloignée de la communication avec la mer, dans laquelle les végétaux flottants s'accumulent sous l'action des vents dominants. Pendant toute la durée de

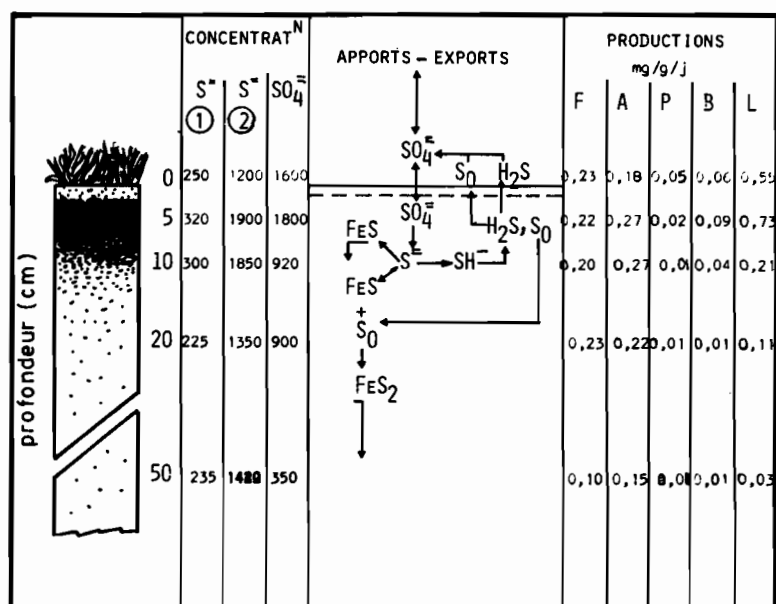


Fig. 70B - Production et accumulation de sulfure dans la profondeur du sédiment à la station 3 de l'étang du Prévost, moyennes annuelles en 1979. Les concentrations de S²⁻ libre (①, H₂S + HS⁻), S²⁻ total (②, H₂S + HS⁻ + FeS) et sulfate (SO₄²⁻) sont en ppm. Les productions sont estimées à partir du Formiate (F), Acétate (A), Propionate (P), Butyrate (B) et Lactate (L).

Production and accumulation of sulfide in the depth of sediment (50 cm) at station 3 of Prévost Lagoon; annual means in 1979. Concentration of free sulfide (①, H₂S + HS⁻), total sulfide (②, H₂S + HS⁻ + FeS) and sulfate (SO₄²⁻) are expressed in ppm.

Productions are estimated from Formate (F), Acetate (A), Propionate (P), Butyrate (B) and Lactate (L) as substrates.

la crise, le rôle important des bactéries phototrophes est mis en évidence par les variations des concentrations en sulfates et en sulfures dans les eaux. Au début de l'anoxie, les taux de sulfates mesurés sont inférieurs aux valeurs de sulfates théoriques, estimées à partir des valeurs de salinité de la lagune (voir Fig. 66), et font apparaître l'importance de la sulfato-réduction. Par contre, pendant la durée de l' "eau rouge", alors que les teneurs en sulfures diminuent dans les eaux, les taux de sulfates mesurés deviennent supérieurs aux sulfates théoriques, mettant en évidence la sulfo-oxydation par les bactéries phototrophes. En trois jours, du 15 au 18 juillet, la concentration en sulfates a augmenté de 800 ppm, ce qui laisse supposer une activité sulfo-oxydante de $3 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$, soit 1 à 2 moles $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Cette activité est beaucoup plus importante que l'activité sulfato-réductrice qui se maintient à $0,2 \text{ mole} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en tenant compte d'une profondeur de 10 cm dans le sédiment. Ainsi, pendant la période d' "eau rouge", l'écosystème est dominé par l'activité sulfo-oxydante qui permet de rééquilibrer le cycle du soufre perturbé lors des accumulations de sulfure liées à une activité sulfato-réductrice trop intense. Le processus de dystrophie qui suit la prolifération des algues dans l'étang du Prévost est similaire à celui de la baie de Tunis (Stirn, 1971) ou des lagunes yougoslaves (Cviic, 1955). Dans ces milieux, la dégradation des algues macrophytes est suffisante pour déclencher le processus de crise. Des expériences réalisées en aquariums ont démontré que cette dégradation des ulves est seule responsable de l'anoxie de l'eau et du déclenchement de la prolifération du genre Thiocapsa (Caumette, 1978). Cette prolifération est aussi conditionnée par l'élévation de la température au moment de la crise.

Après le phénomène de crise dystrophique, les bactéries phototrophes disparaissent de l'eau et se localisent dans les sédiments. Leur disparition rapide peut s'expliquer par une sédimentation accélérée par le fait que ces bactéries s'agglomèrent en paquets plus ou moins réguliers dès que les conditions de développement deviennent défavorables. En plus, il a été mis en évidence récemment des micro-cellules vivant attachées aux bactéries phototrophes qu'elles parasitent, au cours d'une prolifération de bactéries phototrophes dans un lac stratifié en Espagne (Estève et al, 1983). L'action de ces parasites peut être comparable à celle des Bdellovibrio sur les bactéries hétérotrophes aérobies. Ils pourraient être à l'origine de la destruction rapide des bactéries phototrophes de

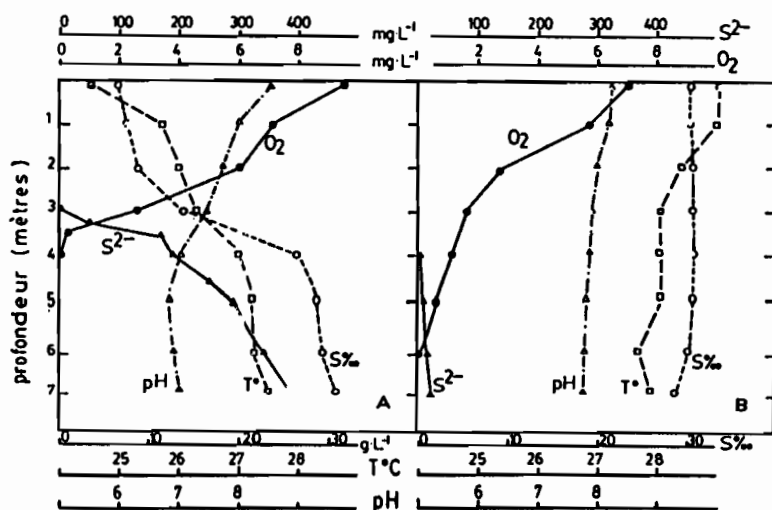


Fig. 71 - Distribution verticale de la salinité (S o/oo), température ($T^{\circ}\text{C}$), pH, oxygène (O_2) et sulfure (S^{2-}) dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri). A : Septembre 1981 ; B : Mars 1982.

Vertical distribution of salinity (S o/oo) temperature ($T^{\circ}\text{C}$), pH, oxygen (O_2) and free sulfide (S^{2-}) in the water column at station 1 in Biétri Bay. A = September 1981 (stratification) ; B : March 1982 (Holomixis).

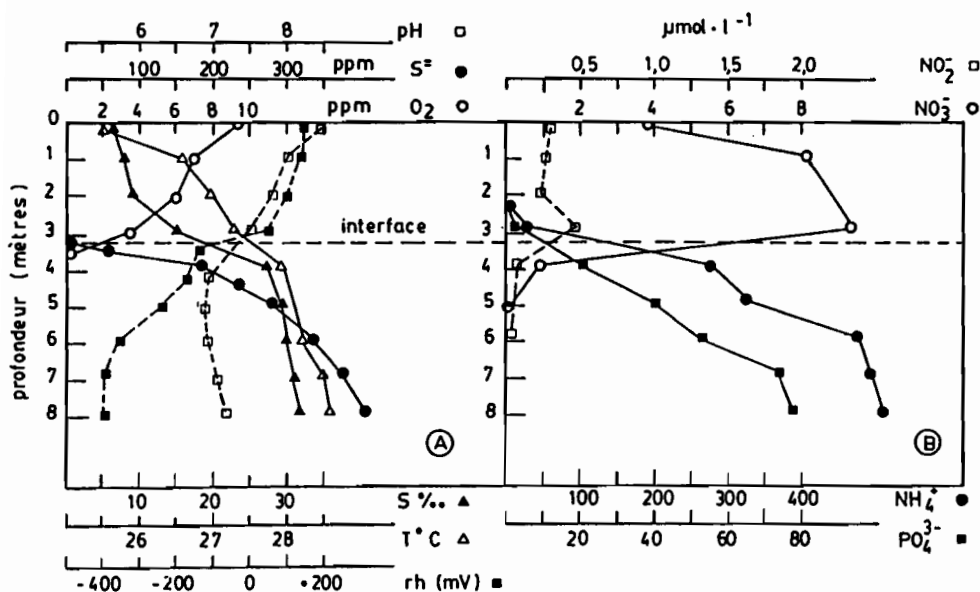


Fig. 72 - Caractéristiques hydrochimiques de l'eau de la station 1 (Baie de Biétri) pendant la période de stratification (Septembre 1981).

Hydrochemical characteristics of the water at station 1 in Biétri Bay during stratified conditions (September 1981).

l'eau. Enfin, la disparition de ces dernières peut aussi s'expliquer par une prédation active des organismes du zooplancton. En effet, après une crise dystrophique, l'alevinage est intensif, conséquence d'une grande production de nourriture pendant le phénomène d'"eau rouge"; cette production est essentiellement assurée par les bactéries phototrophes.

La crise dystrophique, réaction excessive d'un écosystème perturbé, devient une "soupape de sureté" qui permet à l'écosystème de récupérer son rythme d'évolution saisonnière. Les bactéries sulfato-réductrices à cause des grandes teneurs en sulfates sont sollicitées pour assurer la dégradation terminale de la matière organique qui s'accumule dans les zones anoxiques. Pendant l'anoxie, les bactéries phototrophes sont les seuls organismes capables d'assurer une épuration de l'écosystème en éliminant l' H_2S toxique. Elles limitent ainsi les effets d'une pollution excessive des milieux lagunaires. Durant cette "détoxication", elles assurent le recyclage de l'énergie et de la matière sédimentée, en formant une biomasse vivante qui peut être récupérée par les organismes supérieurs.

4.1.2. Etude d'une prolifération de bactéries phototrophes qui forment une couche brune dans un milieu stratifié (baie de Biétri)

La baie de Biétri (voir chapitre précédent) présente une période de stratification des eaux de mai à décembre, pendant laquelle des bactéries phototrophes prolifèrent entre l'épilimnion aéré et l'hypolimnion anoxique, formant une couche colorée en brun par le mélange de différentes espèces. Ces bactéries sulfo-oxydantes se sont développées en oxydant le sulfure accumulé dans l'hypolimnion. Pendant toute la durée de leur prolifération, elles ont joué un rôle important dans la transformation du sulfure en sulfate, dans la production de biomasse ainsi que dans le recyclage de la matière (et de l'énergie) qui s'accumule dans l'hypolimnion. Cette prolifération bactérienne a été analysée et détaillée en septembre et novembre 1981, au moment de la plus forte stratification des eaux. Les analyses ont été effectuées à chaque mètre de profondeur dans la colonne d'eau et tous les 10 cm dans la couche brune, située entre 3 et 4 m de profondeur.

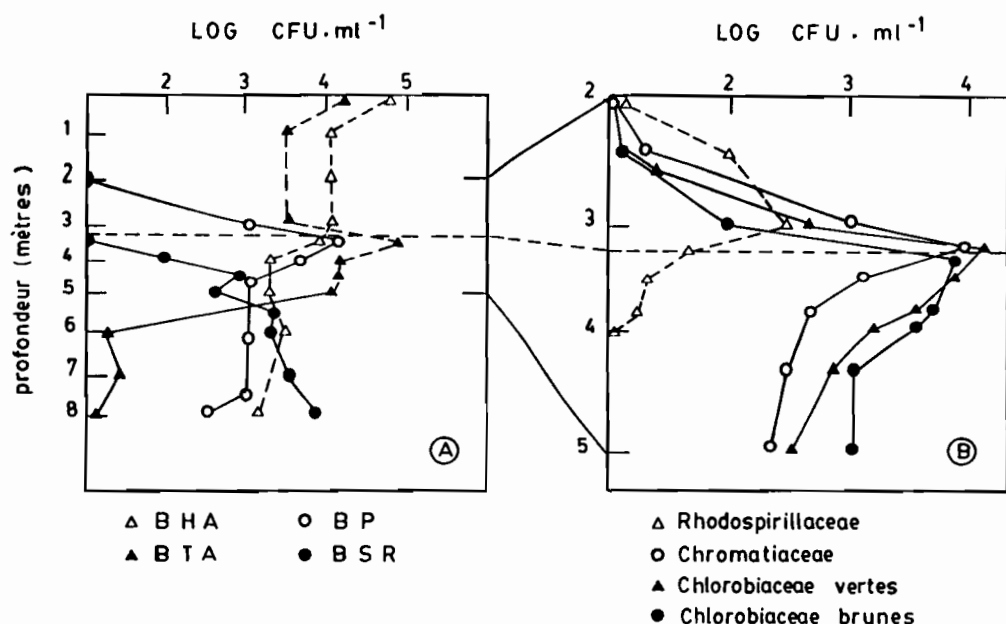


Fig. 73 - Distribution verticale des microorganismes dans l'eau de la station 1 (Baie de Biétri) pendant la période de stratification (Septembre 1981).

BHA : bactéries hétérotrophes aérobies ; BP : bactéries phototrophes ; BTA : Thiobacilles aérobies ; BSR : bactéries sulfato-réductrices.

A = distribution dans la colonne d'eau ; B = détail de la distribution des familles de bactéries phototrophes autour de la chimiocline. (entre 2 et 5 m de profondeur).

Vertical distribution of bacteria in the water of station 1 (Bietri Bay) during meromixis in September 1981.

A = The whole water column ; BHA : aerobic heterotrophic bacteria ; BP : phototrophic bacteria ; BTA : aerobic Thiobacilli ; BSR : sulfate reducing bacteria.

B = Detail of the vertical distribution of phototrophic bacteria around the chemocline (between 2 and 5 m depth).

4.1.2.1. Analyse des paramètres physiques, chimiques et bactériologiques

Pendant la période de stratification des eaux, les variations de salinité entre les eaux de surface et les eaux de fond délimitent une halocline (Fig. 71 A) qui conditionne une chimiocline et une rédoxcline. Au cours de la période de mélange des eaux, la salinité et la température devenant homogènes, l'oxygène dissous gagne les eaux profondes (Fig. 71 B). L'intérêt de la période de stratification réside dans le fait qu'elle permet la multiplication intensive des bactéries phototrophes.

- Conditions physiques et chimiques de l'état stratifié :

Pendant la stratification, la distribution verticale des composés minéraux est liée au gradient de potentiel rédox dans la colonne d'eau. Le changement de potentiel rédox concorde avec la halocline (Fig. 72). Il se situe entre 3,25 et 3,50 m de profondeur. Entre ces deux profondeurs, l'oxygène dissous et le sulfure co-existent, mais leurs valeurs observées sont faibles. Par contre, l'oxygène est souvent en sursaturation dans les eaux de surface et dans le premier mètre de profondeur, alors que le sulfure s'accumule dans l'hypolimnion pour atteindre des valeurs très élevées à la surface des sédiments. Dans l'hypolimnion, les concentrations d'oxygène dissous varient très rapidement de 9,5 ppm en surface à 0 ppm à 3,5 m de profondeur, témoignant d'une consommation importante dès le premier mètre de profondeur. En dessous de l'oxycline, les teneurs en sulfure sont très élevées, de 100 à 200 ppm dès 4 m de profondeur. Le potentiel rédox positif dans l'épilimnion (+ 120 à + 150 mV) chute brutalement à 3 m (+ 40 mV) et devient négatif entre 3,25 et 3,5 m de profondeur (- 80 mV) pour atteindre - 250 mV à 4 m de profondeur et - 350 mV au fond.

La répartition des différents sels nutritifs (composés azotés et phosphates) est fonction de la stratification (Fig. 72 b). En effet, dans l'hypolimnion, les fortes teneurs en N-ammoniacal et en phosphates sont issues de la dégradation anaérobie de la matière organique, en grande partie accomplie par les bactéries fermentatrices et minéralisatrices qui se développent à des potentiels rédox aussi négatifs. Ce processus, dominant en milieu anoxique riche en matière organique, peut être considéré comme la source essentielle des apports en N-ammoniacal et en phosphates

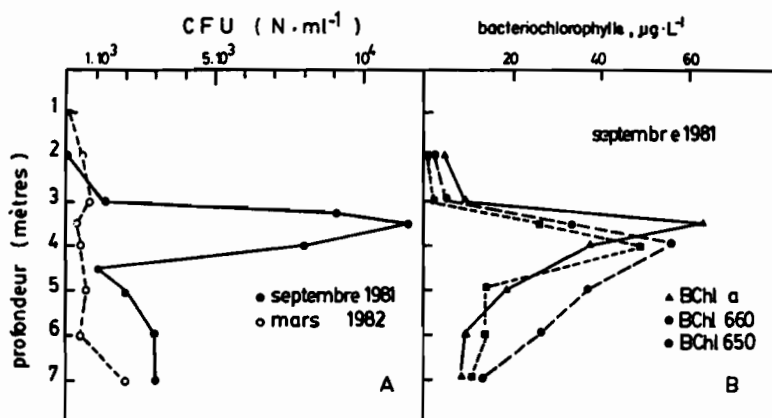


Fig. 74 - Distribution verticale des bactéries phototrophes totales (A) et des bactériochlorophylles (B : Bchl) dans la colonne d'eau de la station 1 dans la baie de Biétri .

Vertical distribution of phototrophic bacteria (A, purple + green + brown colonies) and bacteriochlorophylls (B, Bchl *a*, *660*, *650*) in the water column at station 1 in Biétri Bay.

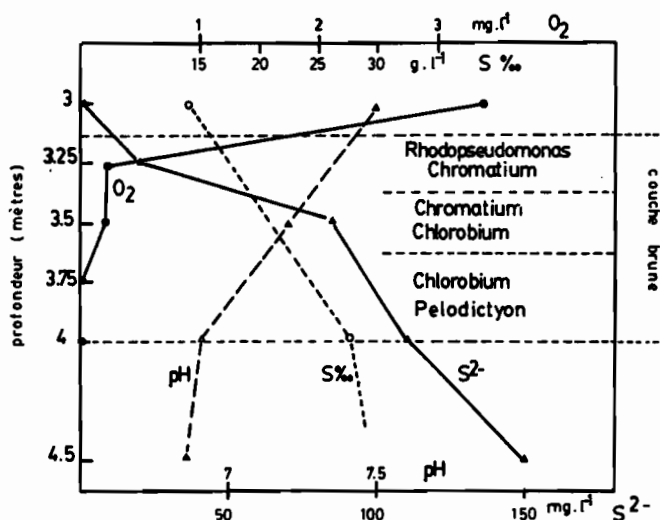


Fig. 75 - Détail de la couche brune de bactéries phototrophes observées entre 3 et 4 m de profondeur (chimiocline), dans l'eau de la station 1 en Baie de Biétri, pendant la période de stratification (Septembre 1981). Caractéristiques physiques et chimiques ; stratification spécifique des bactéries phototrophes.

Detail of the brown layer of phototrophic bacteria observed between 3 and 4 m depth (chemocline) in the water of station 1 (Biétri Bay) during meromixis (September 1981). Physical and chemical characteristics ; specific stratification of phototrophic bacteria.

depuis le sédiment vers les eaux susjacentes. Les concentrations diminuent au niveau de la chimiocline et sont très faibles dans l'épilimnion. Une partie de l'N-ammoniacal est oxydée en nitrites et nitrates dont les concentrations sont notables dans l'épilimnion.

- Distribution verticale des micro-organismes :

La moyenne des résultats obtenus (Fig. 73 a) à partir de 3 profils verticaux réalisés le 8 septembre 1981 à 8 heures, 14 h et 22 h, fait apparaître une hétérogénéité remarquable des abondances dans toute la colonne d'eau. Dans l'épilimnion, les bactéries hétérotrophes aérobies qui se sont développées sur le milieu Marine Agar (Difco) sont surtout abondantes en surface ($8 \cdot 10^4$ bactéries. ml^{-1}) et leur nombre diminue avec la profondeur ($2 \cdot 10^3$ bactéries. ml^{-1} au niveau de la chimiocline). Elles se maintiennent à des densités voisines dans l'hypolimnion. En ce qui concerne les bactéries participant au cycle du soufre, les bactéries sulfo-oxydantes sont surtout abondantes entre 3 et 4 m de profondeur ; il s'agit des thiobacilles et des bactéries phototrophes dont les nombres sont, respectivement, $27 \cdot 10^4$ et 1,2 à $5 \cdot 10^4$ bactéries. ml^{-1} . Les bactéries phototrophes peuvent être mises en évidence par le dosage des bactériochlorophylles (Fig. 74).

La distribution des BChl fait apparaître une stratification d'espèces au sein de la couche brune de bactéries phototrophes. La BChl a est dominante entre 3,25 et 3,50 m de profondeur, tandis que les concentrations de BChl c, d, e les plus élevées ont été trouvées entre 3,5 et 4 m de profondeur. En effet, les Chromatiaceae et à un degré moindre les Rhodospirillaceae sont surtout abondantes dans la partie supérieure de la couche à bactéries phototrophes, alors que les Chlorobiaceae, caractérisées par les BChl c, d, e, sont plus nombreuses dans la partie inférieure de la couche brune et dans tout l'hypolimnion. Les différentes espèces observées et isolées se distribuaient dans la couche brune de la façon suivante :

- dans la partie supérieure : Rhodopseudomonas palustris (BI 02) ; Chromatium violascens (BI 01 ; BI 07) ; Chromatium vinosum (BI 03 ; BI 04 ; BI 05) ; Chromatium gracile (BI 06 ; BI 09) ;
- dans la partie inférieure : Chlorobium vibrioforme (BI 20 ; BI 21) ; Chlorobium phaeobacteroides (BI 11 ; BI 14 ; BI 15), (photo 2).

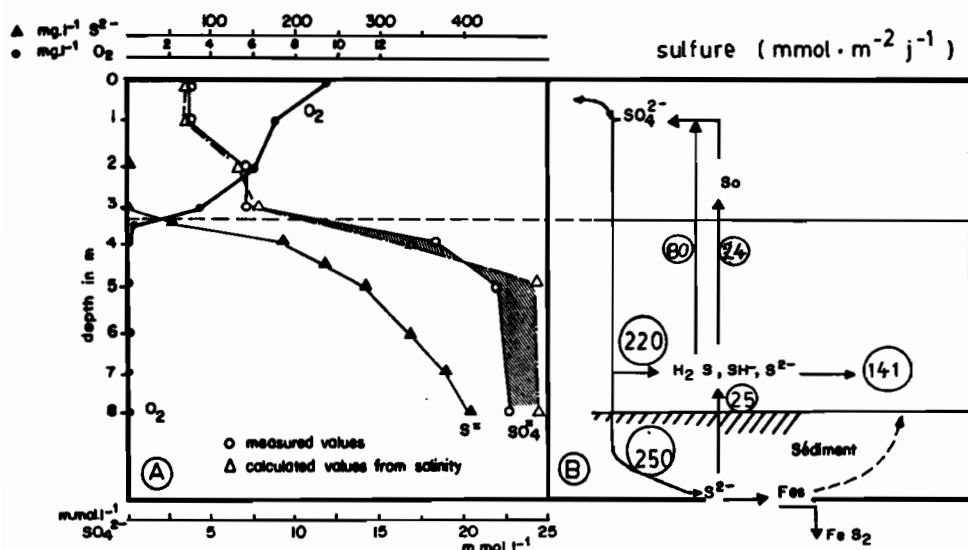


Fig. 76 - Distribution verticale du sulfate (A, mesuré et théorique) et interprétation du cycle du soufre (B) dans l'eau de la station 1 (Baie de Biétri) pendant la période de stratification (Septembre 1981).

En A, les hachures correspondent à la perte de sulfate par la sulfatoréduction entre 5 et 8 m et, entre 3 et 4 m à l'accumulation de sulfate par sulfatoxydation.

En B : les valeurs (dans les ronds) ont été obtenues d'après les résultats présentés dans le chapitre précédent (productions et consommations de sulfure en $\text{mmol.m}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

Vertical distribution of sulfate (A, measured and calculated from salinity) and turnover of sulfur (B) in the water of station 1 (Biétri Bay) during meromixis (September 1981).

In A, the hatched zone between 5 and 8 m depth is the decrease of sulfate by sulfate reduction, and between 3 and 4 m depth is the increase of sulfate by sulfide oxidation.

In B, the values (in circles) were obtained from results presented in the previous chapter (productions and consumption of sulfide in $\text{mmol.m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

De plus, dans la partie inférieure de la couche brune, des Pelodictyon verts (P. luteolum) et des Pelodictyon bruns (P. phaeum) ont été observés mais non isolés en culture pure. Ces derniers ont constitué des agrégats de 10 à 20 cellules sphériques et vacuolées, pris dans un mucilage formant des voiles brunâtres visibles à l'oeil nu. La répartition des genres représentée dans la figure 75 montre que les bactéries pourpres se situent dans la zone où S^{2-} et O_2 co-existent et qui reçoit une intensité lumineuse de 5 à 20 $\mu E. m^{-2}. s^{-1}$. Les bactéries vertes et brunes qui abondent entre 3,5 et 4 m de profondeur se trouvent en surface de l'hypolimnion, dans une zone privée d'oxygène où les intensités lumineuses sont plus faibles (0,4 à 5 $\mu E. m^{-2}. s^{-1}$).

Les bactéries phototrophes présentes au niveau de la chimiocline sont surtout les bactéries sulfo-oxydantes qui oxydent le sulfure produit dans l'hypolimnion et à la surface des sédiments. Les teneurs en sulfates mesurées dans la colonne d'eau et comparées aux valeurs théoriques estimées d'après les mesures de salinité soulignent l'action des bactéries sulfato-réductrices dans l'hypolimnion profond. La zone hachurée de la Figure 76 a, met en évidence une perte de 2 à 3 mmoles de sulfates, l^{-1} vraisemblablement utilisées par les BSR qui se développent dans l'hypolimnion. Entre 3 et 4 m de profondeur, les taux de sulfate mesurés sont supérieurs aux valeurs théoriques, dénotant le rôle des bactéries phototrophes qui forment la couche brune, ainsi que des thiobacilles.

Entre septembre et novembre 1981, les productions de sulfure dans toute la colonne d'eau de l'hypolimnion ont été estimées à 220 mmoles. $m^{-2}. j^{-1}$. En plus, en sachant que l'essentiel de la production de sulfure ($2,5 \mu moles. ml^{-1}. j^{-1}$) se trouve dans les 10 premiers cm du sédiment, et que 10 % restent ionisés et peuvent diffuser vers l'eau sus-jacente (Fig. 76 b), les quantités de sulfure émises par le sédiment peuvent être estimées à 25 mmoles. $m^{-2}. j^{-1}$. Ainsi, globalement, tout le sulfure produit dans l'hypolimnion et dans le sédiment de surface n'est pas réoxydé par les bactéries phototrophes. Ces dernières, en transformant seulement le 1/3 ($80 mM. m^{-2}. j^{-1}$). Les 2/3 restant sont en partie oxydés par les bactéries chimiolithotrophes (Thiobacilles) et par oxydation chimique et s'accumulent en partie dans l'hypolimnion. Cette accumulation peut être estimée à 18750 mmoles. m^{-2} entre les mois d'août et de novembre (d'après les résultats présentés dans le chapitre précédent). Pendant ces 4 mois, la production de sulfure peut être évaluée à 32400 mmoles. m^{-2}

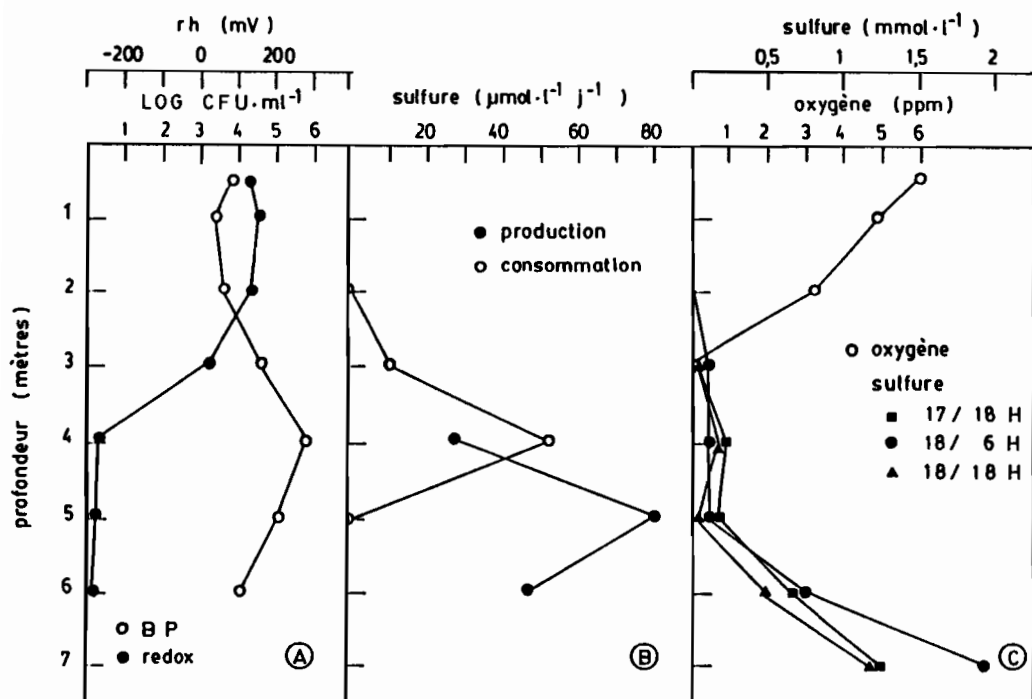


Fig. 77 - Profils d'oxygène, sulfure, rh et bactéries phototrophes dans l'eau de la station 1 (Baie de Biétri) en fin de période de stratification (17-18 Janvier 1984).

A = nombres de bactéries phototrophes (○ BP) et potentiel d'oxydo-réduction (● redox) ; B = production de sulfure par les bactéries sulfato-réductrices (●) et consommation de sulfure par les bactéries phototrophes (○) ; C = profils d'oxygène dissous (○) et de sulfure libre (mesurés le 17 Janvier à 18 H. ■, le 18 Janvier à 6 H. ●, le 18 Janvier à 18 H. ▲).

Vertical distribution of oxygen, sulfide, rh and phototrophic bacteria in the water of station 1 (Biétri Bay) at the end of meromixis (17-18 Janvier 1984).

A = Phototrophic bacteria numbers (Log. CFU. ml⁻¹, BP○) ; redox potential (rh ●) ; B = sulfide production by sulfate reducers (●) and sulfide consumption by phototrophic bacteria (○) ; C = oxygen (○) and free sulfide measured 17 January at 18 H. (■), 18 January at 6 H. (●) and 18 January at 18 H. (▲).

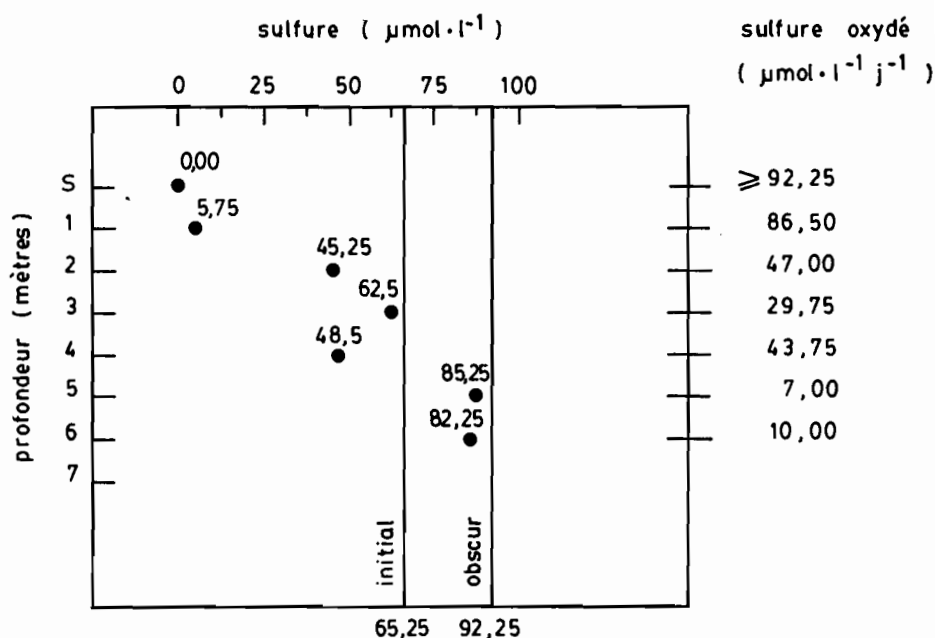


Fig. 78 - Incubation "in situ" dans toute la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri), de l'eau prélevée dans la couche brune de bactéries phototrophes (3 à 4 m de profondeur), en Janvier 1984.

Résultats : (●) sulfure mesuré dans les flacons clairs après 24 H. d'incubation, initial = concentration en sulfure dans l'eau de 4 m prélevée au temps t_0 de l'incubation.

Obscur : concentration en sulfure dans les flacons placés à l'obscurité et incubés pendant 24 H., dans les mêmes conditions de température.

Incubation "in situ" in the whole water column at station 1 in Biétri Bay, of the water sampled in the brown layer of phototrophic bacteria (3-4 m depth), in January 1984.

(●) = sulfide measured in light bottles after 24 H. of incubation.

Initial = sulfide measured in the 4 m depth water before incubation.

Obscur : sulfide measured in dark bottles incubated during 24 H. at same temperature.

Tableau 31 - Caractéristiques cellulaires de quelques souches de bactéries phototrophes isolées de l'eau de la station 1 en baie de Biétri.

Cell characteristics of some strains of phototrophic bacteria isolated from water at station 1 in Biétri Bay.

Espèces	Souche	Morphologie		Mobilité	Division	Couleur de la suspension cellulaire	BChl
		Largeur x	Longueur				
		μm					
Rhodopseudomonas palustris	BI02	bâtonnet		+	bourgeonnement	rouge à brun	a
		0,5-0,8x1,5-3,5					
Chromatium violascens	BI01	ovoïde		+	binaire	pourpre-violet	a
		2,8-3x3,5-6					
Chromatium vinosum	BI05	bâtonnet à ovoïde		+	binaire	brun-rouge	a
		1,6-2x2-4,5					
Chromatium gracile	BI09	bâtonnet		+	binaire	brun-rouge	a
		1-1,5x2-4					
Chlorobium vibrioforme	BI20	incurvé		-	binaire	vert	d
		0,4-0,5x0,8-1,5					(714 nm)
Chlorobium phaeobacteroides	BI15	bâtonnet		-	binaire	brun	e
		0,5x0,7-1,6					(713 nm)
Chlorobium phaeobacteroides	BI28	bâtonnet		-	binaire	brun	e
		0,6x1-2					(706 nm)

et la consommation par les bactéries phototrophes à $7800 \text{ mmol}/\text{m}^2$. Donc, la quantité de sulfure qui diffuse à travers la halocline et qui est oxydée en zone aérée peut être calculée à $2850 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2}$ soit $23,75 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

La distribution verticale des bactéries phototrophes analysée au cours de 24 h ne montre pas de variation de niveau : les maximums d'abondance se situent toujours au voisinage de 4 m de profondeur. Toutefois, si une fluctuation de niveau existe entre le jour et la nuit, la perturbation créée par les mouvements des marées de faible amplitude, rend les observations difficiles.

Dans une étude développée en janvier 1983 dans la même station, les analyses font apparaître des variations journalières des teneurs en sulfure (Fig. 77). Ces variations sont de 0,4 à 0,6 mmole de sulfure. l^{-1} entre le jour et la nuit, et laissent penser que pendant le jour, une diffusion de sulfure a lieu vers la chimiocline pour compenser l'activité sulfo-oxydante photosynthétique. Ainsi, le sulfure produit en dessous de 5 m de profondeur s'accumule pendant la nuit. Pendant la journée, la diminution de teneurs en sulfure au niveau de la chimiocline, due à l'activité des bactéries phototrophes, entraîne une diffusion du sulfure accumulé en dessous de 5 m, vers les niveaux supérieurs.

L'intensité lumineuse qui parvient au niveau de la chimiocline constitue un facteur limitant pour le développement des bactéries phototrophes. Afin de vérifier cette hypothèse, des prélèvements d'eau réalisés au sein de la couche brune ont été mis à incuber dans des flacons clairs et sombres, disposés tous les mètres dans la colonne d'eau. La comparaison des teneurs en sulfure dans des flacons clairs et sombres qui contiennent au départ $65,25 \mu\text{mol}$ de sulfure. l^{-1} a mis en évidence l'influence de l'intensité lumineuse sur la photo-oxydation du sulfure par les bactéries phototrophes (Fig. 78). Il apparaît une sévère limitation de l'activité photosynthétique dès 2 m de profondeur. En dessous de 5 m de profondeur, il existe encore une activité phototrophe, de l'ordre de 10 % de l'activité de surface et de 20 % de l'activité mesurée à 4 m de profondeur.

Tableau 32 - Utilisation des composés soufrés et organiques par les bactéries phototrophes pourpres et vertes isolées de l'eau de la station 1 en Baie de Biétri. La croissance fut estimée par densité optique à 650 nm

Utilization of sulfur and organic compounds by phototrophic purple and green bacteria isolated from the water of Biétri Bay. Growth was checked by optical density measurements at 650 nm.

Substrats	<i>R. palustris</i> BI02	Chromatium			Chlorobium		Chlorobium
		<i>violascens</i> BI01	<i>vinosum</i> BI05	<i>gracile</i> BI09	<i>vibriiforme</i> BI20	<i>phaeobacteroides</i> BI15	<i>phaeobacteroides</i> BI28
Sulfure	(+)	++	++	++	++	+	+
Soufre	-	++	++	+	+	+	+
Thiosulfate	+	-	+	+	+	+	+
Sulfite	-(i)	-	+	+	-	-(i)	-(i)
Methanol	-	-	-	-	-	-	-(i)
Ethanol	++	-	-	-	(+)	-	-(i)
Propanol	++	(+)	-	-	-	-	-
Glycérol	++	-	-	-	-	-	-
Mannitol	-	-	-	-	-	-	-
Glucose	-	-	-	-	-	-	-
Fructose	-	-	(+)	-	-	-	-
Gluconate	(+)	-	(+)	-	-	-	-
Formiate	(+)	-	-	-	-	(+)	-
Acétate	++	++	++	++	+	+	+
Propionate	++	++	++	++	-	-	-
Butyrate	++	-	-	++	-	-	-
Valérate	++	-	-	++	-	-	-
Caprylate	+	-(i)	-	-(i)	-(i)	-(i)	-(i)
Pélarionate	(+)	-(i)	-	-(i)	-(i)	-(i)	-(i)
Palmitate	++	-	-	-	-	-	-
Pyruvate	+	+	++	++	(+)	(+)	(+)
Lactate	+	-	-	++	-	-	-
Malate	+	-	++	++	-	-	-(i)
Fumarate	+	-	++	++	-	-	-
Succinate	+	-	++	++	-	-	-
Tartrate	-	-	-(i)	-	-	-(i)	-(i)
Benzoate	+	-	-	-	-	-	-
Cyclohexane carboxylate	(+)	-	-	-	-	-	-(i)
Glutamate	+	-	-	-	-	-	-
Casamino-acides	+	-	-	(+)	(+)	-	-

-(i), (inhibé), densité optique inférieure au contrôle ; -, densité optique est égale au contrôle ; (+), D.O. supérieure au contrôle ; +, D.O. deux fois plus que le contrôle ; ++, D.O. trois fois plus que le contrôle.

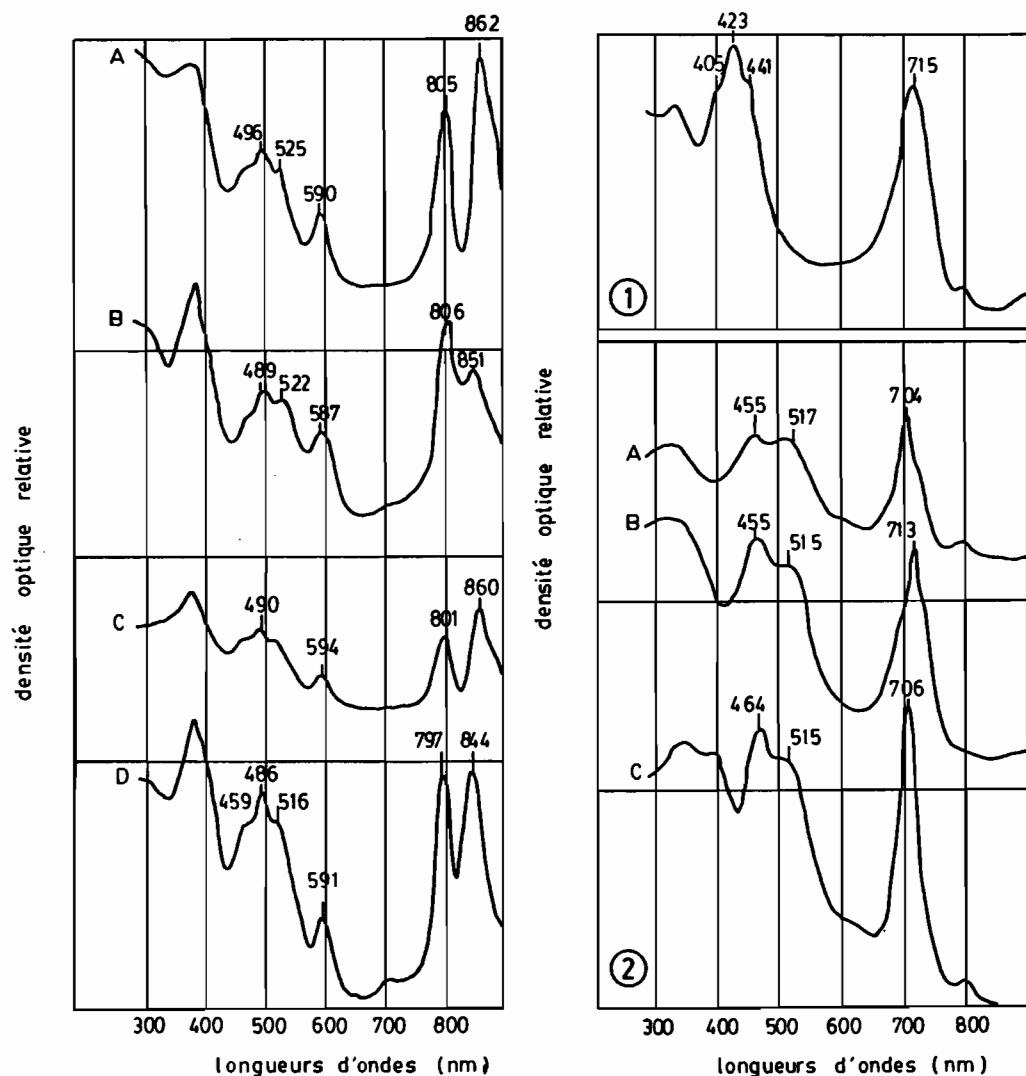


Fig. 79 - Spectres d'absorption "in vivo" des bactéries phototrophes isolées de la couche prélevée dans l'eau de la station 1 en Baie de Biétri.

Absorption spectra in living cells of phototrophic bacteria isolated from the brown layer in the water of station 1 in Biétri Bay.

Gauche : A : *Rhodopseudomonas palustris* B1 02 ; B : *Chromatium violascens* B1 01 ; C : *Chromatium vinosum* B105 ; D : *Chromatium gracile* B1 09.

Droite : ① : *Chlorobium vibrioforme* : B1 20.

(right) ② : *Chlorobium phaeohacteroides* : B1 11 (A), B1 15 (B), B1 28(C).

Tableau 33 - Influence de l'intensité lumineuse sur la croissance de Chromatiaceae et Chlorobiaceae isolées de l'eau de la station 1 en Baie de Biétri.

Influence of light intensity on growth of Chromatiaceae and Chlorobiaceae isolated from the water of station 1 in Bietri Bay.

Intensité lumineuse <i>lux</i>	% de la (a) lumière solaire	Chromatium			Chlorobium		
		<i>violascens</i> B101	<i>vinosum</i> B105	<i>gracile</i> B109	<i>vibrioforme</i> B120	<i>phaeobacteroides</i> B115	B128
0	0	-	-	-	-	-	-
100	0,5-1	+	-	-	++	+	+
200	2	++	(+)	(+)	+++	++	++
300	3	+++	++	+++	+++	++	++
500	5	+++	+++	+++	++	+	+
700	7	++	++	+++	(+)	-	-
1000	10	++	++	++	-	-	-
1500	15	+	+	+	-	-	-

(a) pourcentage approximatif de l'intensité lumineuse mesurée à la surface de la baie.

-, pas de culture ; (+), faible croissance ; +, croissance ; ++, bonne croissance ; +++, très bonne croissance.

(a) approximate percentage of the solar light intensity measured at the surface of Bietri Bay water.

-, no growth ; (+) low growth ; +, growth ; ++, good growth ; +++ very good growth.

4.1.2.2. Etude physiologique des bactéries phototrophes isolées de la couche brune

L'étude physiologique des bactéries phototrophes isolées de l'eau brune a été entreprise afin de les déterminer et analyser leur mode d'adaptation aux conditions environnementales.

Les caractéristiques des différentes espèces obtenues en culture pure sont présentées dans le tableau 31. La morphologie des souches est proche des souches types des espèces auxquelles elles se rattachent. Toutefois, le Chlorobium BI 20 et le Chl. phaeobacteroides BI 28 possèdent des BChl qui présentent des maximums d'absorption beaucoup plus bas que ceux proposés dans la littérature, respectivement 714 nm et 704-706 nm. L'utilisation des composés carbonés est présentée dans le tableau 32.

Le Rhodospseudomonas palustris BI 02 est capable de se multiplier en utilisant des acides gras comme le palmitate et des composés aromatiques tels que le benzoate ou le cyclohexanecarboxylate. Il peut se développer en photo-autotrophie en utilisant le sulfure ou le thiosulfate comme donneurs d'électrons et le carbonate comme source de carbone. Les bactéries phototrophes sulfureuses pourpres et vertes se développent photo-autotrophiquement en utilisant le sulfure, le soufre ou le thiosulfate (à l'exception de Chrom. violascens) comme donneurs d'électrons. Chrom. vinosum et Chrom. gracile sont aussi capables d'utiliser le sulfite comme donneur d'électrons.

Toutes les souches pourpres et vertes sont capables d'une croissance photo-organotrophe en utilisant acétate ou pyruvate comme source de C, en présence de carbonate et de traces de sulfure. Les trois souches de bactéries phototrophes pourpres assimilent de nombreux composés organiques, notamment malate, fumarate et succinate. En outre, Chrom. gracile BI 09 se développe en utilisant butyrate, valérate et lactate. Cette souche présente des changements morphologiques selon le mode de nutrition. En mixotrophie (acétate 0,05 % + sulfure 0,05 %) et en présence de carbonate, la souche forme des longues cellules et des filaments non segmentés ; par contre, en présence de butyrate comme source de carbone, la souche accumule des globules de poly-hydroxy-butyrate à l'intérieur des cellules (photo 2,f,g,h).

Tableau 34 - Influence de la concentration en sel ($\text{NaCl} + \text{MgCl}_2$) sur la croissance des bactéries phototrophes isolées de l'eau de la station 1 en Baie de Biétri.

Influence of salt ($\text{NaCl} + \text{MgCl}_2$) concentration on growth of phototrophic bacteria isolated from water of station 1 in Bietri Bay.

Concentration, % $\text{NaCl} + \text{MgCl}_2$	<i>R. palustris</i> B102	<i>Chromatium</i>			<i>Chlorobium</i>		
		<i>violascens</i> B101	<i>vinosum</i> B105	<i>gracile</i> B109	<i>vibrioforme</i> B120	<i>phaeobacteroides</i> B1 15	B128
0	+++	+++	+++	-	++	-	-
1	+++	+++	+++	+	+++	-	-
2	+	++	+++	++	++	++	++
3	+	+	++	+++	+	+++	+++
4	+	+	++	++	-	++	++
5	-	-	+	+	-	-	-
6	-	-	+	+	-	-	-
7	-	-	+	+	-	-	-
8	-	-	-	+	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-

Parmi les différentes souches de Chlorobium isolés, certaines possèdent des pigments dont les maximums d'absorption "in vitro" sont différents de ceux décrits dans la littérature (Fig. 79, 2). Ainsi, le Chlorobium vert, Chl. vibrioforme BI 20, a une BChl c dont le maximum d'absorption est à 714 nm et non entre 720 et 745 nm comme indiqué dans la littérature. De même, les Chlorobium phaeobacteroides BI 11 et BI 28 possèdent des BChl e (d'après la littérature, Pfennig, 1968) dont les maximums d'absorption sont à 704 et 706 nm au lieu de 715 à 720 nm habituellement cités (Gloe et al, 1975). Des analyses supplémentaires sont nécessaires pour identifier ces BChl comme des nouveaux types de chlorophylles qui restent pour l'instant rattachées aux groupes des BChl d et e.

- Développement des bactéries phototrophes isolées de la couche brune. Influence de la salinité, de l'intensité lumineuse et de l'oxygène :

Bien que les bactéries pourpres soient capables de se développer à des intensités lumineuses supérieures à 1000 lux (tableau 33), leur optimum de croissance se situe aux environs de 500 lux, et toutes les souches peuvent se multiplier à partir de 200 lux correspondant à 1-2 % de l'intensité lumineuse de surface. Le Chromatium violascens BI 01 a pu même se développer à partir de 100 lux (0,5 à 1 % de l'intensité lumineuse de surface). Les bactéries phototrophes vertes et brunes se développent très bien à des intensités lumineuses faibles (200 à 500 lux) et sont capables de bien se multiplier à de très faibles intensités (100 lux). Leur croissance est inhibée au dessus de 700 lux.

L'influence de la concentration en sels sur la croissance des différentes espèces isolées est présentée dans le tableau 34 et la figure 80. La plupart des bactéries pourpres et vertes isolées se développent dans une grande échelle de salinité. Rhodopseudomonas palustris, Chromatium vinosum et Chromatium violascens se développent mieux dans les milieux de culture ne contenant pas de sels ; toutefois, ils tolèrent des salinités allant jusqu'à 4 % et même 7 % dans le cas de Chrom. vinosum. Le Chromatium gracile et les Chlorobium (verts et bruns) se multiplient mieux en présence de sel. Chrom. gracile ainsi que les Chlorobium phaeobacteroides (BI 11, BI 14 et BI 28) isolés, sont des halophiles stricts dont les optimums de salinité se situent à 3%.

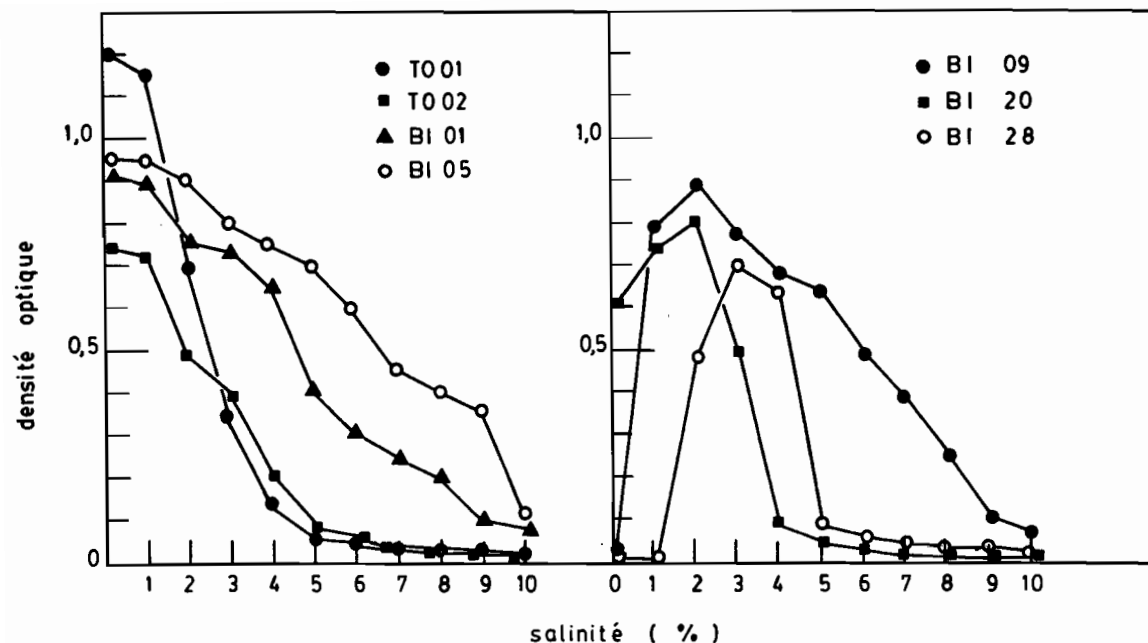


Fig. 80 - Croissance des bactéries phototrophes isolées de la couche brune dans l'eau de la station 1 (Biétri Bay) et dans l'eau de Toupah à différentes salinités.

Salinité = % de NaCl + Mg Cl₂.

Densité optique mesurée à 650 nm.

Growth of phototrophic bacteria isolated from the brown layer in the water of station 1 (Biétri Bay) and in water of Toupah Bay at different salinities (NaCl + Mg Cl₂). Optical density was checked at 650 nm.

Rhodobacter capsulatus T001; Rhodospseudomonas palustris T002; Chromatium violascens BI 01; Chrom. vinosum BI 05; Chrom. gracile BI 09; Chlorobium vibrioforme BI 20; Chlor. phaeobacteroides BI 28;

La croissance des bactéries phototrophes pourpres et vertes peut être autotrophe, organotrophe ou mixotrophe. Les trois souches de Chromatiaceae sont capables de chimolithotrophie et de chimio-organotrophie, à l'obscurité, sous des conditions microaérophiles. A l'obscurité, la croissance a été observée dans tous les cas (Tableau 35) dans la partie supérieure du milieu gélosé, en tube, 4 à 7 mm en dessous de la surface de l'agar en contact avec l'air, sous forme d'une étroite bande de micro-colonies de 3 à 5 mm d'épaisseur. Par contre, les bactéries vertes et brunes testées ne se sont pas développées dans de telles conditions.

4.1.2.3. Discussion

Pendant la durée de la stratification des eaux dans la baie de Biétri, la couleur brune observée à la surface de l'hypolimnion a été causée par la prolifération et le mélange de plusieurs espèces de bactéries phototrophes différemment pigmentées (BChl + caroténoïdes). Bien que quelques Rhodospirillaceae aient été isolées de la partie supérieure de la couche brune, elles ne peuvent pas être considérées comme une caractéristique réelle de la prolifération intense de la communauté de bactéries phototrophes décrite. En fait, seules quelques colonies de Rhodopseudomonas se sont développées dans les milieux de culture et certaines d'entre elles ont été isolées. La grande majorité de la communauté est représentée par les bactéries sulfo-oxydantes pourpres et vertes. Les Rhodospirillaceae doivent être considérés comme des organismes ubiquistes qui se trouvent dans toute la lagune Ebrié (voir chapitre précédent) comme dans de nombreux milieux aquatiques (Van Gernerden, 1983). Par contre, les Chromatiaceae et les Chlorobiaceae ont proliféré intensément en formant une eau colorée et en participant activement à la transformation des composés soufrés. Dans cette couche d'eau brune, les bactéries phototrophes se sont développées en constituant une stratification spécifique. Les bactéries pourpres (Chromatiaceae) ont colonisé essentiellement la partie supérieure de la couche brune, tandis que les Chlorobiaceae vertes et brunes abondaient au dessous. Lors de proliférations intenses de même type, des stratifications d'espèces similaires ont été décrites par différents auteurs (Trüper et Genovese, 1968 ; Caldwell et Tiedje, 1975 a, b ; Guerrero et Abellà, 1978 ; Guerrero et al, 1978 ; Van Gernerden, 1983). Souvent, les bactéries pourpres et vertes ont été observées simultanément aux mêmes profondeurs (Gorlenko et al, 1978) et le Chlorobium brun apparaît être un des organismes

Tableau 35 - Capacité de croissance de Chromatiaceae et de Chlorobiaceae isolées de l'eau de la station 1 en Baie de Biétri, selon différentes conditions de culture en milieux gélosés.

Capacity of growth for Chromatiaceae and Chlorobiaceae isolated from water of station 1 in Bietri Bay, in different growth conditions in agar media.

Souches	Lithotrophie				Organotrophie		Mixotrophie	
	Phototrophie anaérobie		Chimiotrophie microaérobie obscurité		Phototrophie anaérobie	Organotrophie microaérobie obscurité	Phototrophie anaérobie	Mixotrophie microaérobie obscurité
	Sulfure	Thiosulfate	Sulfure	Thiosulfate	Acétate	Acétate	Acétate + Thiosulfate	Acétate + Thiosulfate
<i>Chromatium</i>								
Bl 01	++	-	(+)(7)	-	++	+(5)	++	(+)(5)
Bl 05	++	+	+(4)	+(5)	++	+(6)	+++	++(6)
Bl 09	++	+	+(4)	+(6)	++	++(4)	+++	++(4)
<i>Chlorobium</i>								
Bl 20	++	+	-	-	++	-	++	-
Bl 28	++	+	-	-	++	-	++	-

-, pas de culture ; (+), faible culture ; +, culture ; ++, bonne culture ; +++, très bonne culture.
Les nombres entre parenthèses indiquent la distance de la culture de la surface de l'agar (mm).

Numbers in parentheses represent the distance of growth from the agar surface (in mm).

les plus communs dans l'hypolimnion des milieux stratifiés (Pfennig, 1967 ; Takahashi et Ishimura, 1968 ; Culver et Brunskill, 1969 ; Gorlenko et al, 1978 ; Lawrence et al, 1978 ; Montesinos, 1982). Dans la baie de Biétri, la stratification des espèces est dépendante de la pénétration lumineuse.

En effet, les bactéries pourpres nécessitent pour se développer des intensités lumineuses supérieures ou égales à 1 % de l'intensité lumineuse reçue en surface des eaux, et leur optimum se situe à 5 % de cette intensité lumineuse. Par conséquent, bien qu'elles soient capables de survivre à de faibles intensités lumineuses, elles se développent préférentiellement (Van Gernerden, 1980), dans la partie supérieure de la couche brune, là où l'intensité lumineuse est suffisante. Par contre, les bactéries phototrophes vertes se développent très bien à 0,5 et 1 % de l'intensité lumineuse de surface. De plus, elles captent par leurs caroténoïdes et la BChl e (certaines espèces) des radiations lumineuses comprises entre 450 et 500 nm, qui sont celles qui pénètrent le plus profondément dans les eaux (Matheron et Baulaigue, 1977 ; Trüper et Genovese, 1968 ; Abella et al, 1980 ; Parkin et Brock, 1981 ; Montesinos, 1982). Ainsi, le gradient de lumière détermine la stratification spécifique observée à travers la couche brune.

L'étude du métabolisme a montré qu'à l'opposé des bactéries pourpres, les bactéries vertes ne sont pas capables de se développer à l'obscurité en présence d'oxygène. Les bactéries phototrophes pourpres isolées de la couche brune, de même que celles isolées de l'étang du Prévoist, se développent par chimiolithotrophie en présence d'oxygène moléculaire. Cette propriété est largement distribuée chez ces bactéries (Kämpf et Pfennig, 1980). Ces résultats expliquent la présence des bactéries pourpres dans la partie supérieure de la couche brune, dans une zone où l'intensité lumineuse est suffisante, et contenant de l'oxygène qu'elles peuvent tolérer et utiliser pendant les périodes nocturnes. Par contre, les bactéries vertes se réfugient dans les eaux plus profondes et anoxiques, en utilisant de faibles intensités lumineuses auxquelles elles sont adaptées.

Enfin, le gradient de sulfure est aussi un facteur responsable de la stratification d'espèces. Il est connu que les bactéries vertes tolèrent des teneurs en sulfure supérieures à 250 ppm, alors que les bactéries pourpres sont inhibées par des concentrations en H_2S supérieures

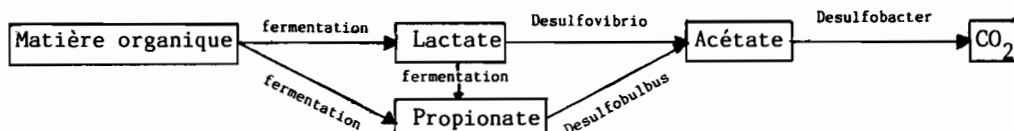
à 130 ppm. Ces dernières préfèrent des concentrations de 12 à 128 ppm, les Rhodospirillaceae tolérant des concentrations de 12 à 64 ppm (Pfennig, 1975). Ainsi, les bactéries pourpres se développent dans la partie supérieure de la couche brune, là où co-existent oxygène et sulfure. Entre 3,2 et 3,5 m de profondeur, des concentrations de sulfure de 10 à 90 ppm sélectionnent les Chromatiaceae ; entre 3,2 et 3,3 m, des concentrations plus faibles de 10 à 50 ppm autorisent une faible croissance des Rhodospirillaceae. Les Chlorobiaceae prolifèrent en dessous, en absence d'oxygène et avec des teneurs en sulfure supérieures à 90 ppm. Par conséquent, la stratification des bactéries phototrophes dans la couche brune dépend d'un délicat équilibre entre les quantités de sulfure disponibles, la présence d'oxygène et la pénétration de la lumière. La sélection par la salinité reste faible car les micro-organismes isolés se développent très bien dans une échelle de salinité qui couvre le gradient observé à travers la couche brune. De même, le pH ne joue qu'un rôle mineur dans cette stratification. En effet, l'ensemble des bactéries qu'elles soient pourpres ou vertes, se multiplient parfaitement entre pH 7 et 7,5 qui sont les valeurs limites mesurées dans la couche brune.

La maintenance des bactéries phototrophes au niveau de la chimiocline dépend des conditions d'anaérobiose et de lumière, mais aussi de leur stabilisation dans ces zones favorables à leur croissance. Pour cela, parmi les espèces présentes, les cellules appartenant au genre Pelodictyon, qui possèdent une vacuole de gaz leur permettant de flotter forment des voiles de mucilage qui peuvent ainsi maintenir en place les cellules immobiles et non vacuolées comme les Chlorobium (voir chapitre précédent).

Pendant toute la période de stratification, les conditions de développement des bactéries phototrophes sont présentes au niveau de la chimiocline. Toutefois, la lumière limite sévèrement les activités de ces organismes. Ainsi, quand l'eau de la couche brune est incubée à des intensités lumineuses supérieures, l'activité des bactéries phototrophes augmente rapidement (voir Fig. 79). En remontant de 4 m à 1 m de profondeur, l'intensité lumineuse s'accroît de 0,5 à 30-50 % de l'intensité de surface, et l'activité des bactéries phototrophes est doublée. De même dans de nombreux milieux stratifiés, l'activité des bactéries phototrophes est limitée par la pénétration lumineuse (Van Gernerden, 1967 ; Parkin et Brock, 1980 ; Steenbergen et Korthals, 1982). Ainsi, à

cause de leur activité limitée, les bactéries phototrophes n'assurent qu'une partie de l'oxydation du sulfure produit dans l'hypolimnion.

Dans la baie de Biétri, les quantités importantes de sulfure sont issues de la sulfato-réduction fortement stimulée par les apports organiques. En effet, la baie de Biétri reçoit de nombreux effluents domestiques et industriels. Ces apports riches en matière organique stimulent les processus de fermentation et de sulfato-réduction dont les produits de fin de métabolisme s'accumulent dans l'hypolimnion. De même, pendant toute la période de stratification, le carbone organique dissous s'accumule dans l'hypolimnion (voir Fig. 90), mettant en évidence l'activité des bactéries fermentatives et les apports organiques. La communauté de BSR constituée des genres Desulfovibrio, Desulfobulbus et Desulfobacter permet à l'écosystème de conserver la voie de la sulfato-réduction, pour assurer l'oxydation finale de la matière organique jusqu'au stade du CO_2 comme le propose le schéma suivant :



Les composés issus des métabolismes anaérobies s'accumulent donc dans l'hypolimnion (H_2S , CO_2 , NH_4^+ , PO_4^{3-}) ; toutefois, ces processus ne suffisent pas à minéraliser la totalité des apports organiques, en égard aux concentrations de Carbone Organique Dissous (COD) qui s'accumule dans l'hypolimnion pendant la période de stratification.

Les BSR et les bactéries phototrophes forment dans les eaux anoxiques de la baie de Biétri, un cycle du soufre anaérobie qui est alimenté par les apports organiques (Fig.81). Le sulfure qui n'est pas complètement oxydé par les bactéries phototrophes diffuse en partie vers les couches d'eau aérées, ouvrant le cycle sur les activités aérobies (thiobacilles). L'autre partie du sulfure formé, plus importante (>50 %), s'accumule dans l'hypolimnion. Les bactéries vertes et brunes qui produisent du soufre extracellulaire doivent réaliser une association syntrophique avec les bactéries sulfo-réductrices, créant ainsi un véritable "shunt" dans le cycle anaérobie du soufre au niveau de la chimiocline. Le soufre élémentaire n'a pas été recherché en baie de Biétri, mais c'est un composé commun dans les chimioclines des milieux stratifiés (Jørgensen et al, 1979 ; Kohler et al, 1984).

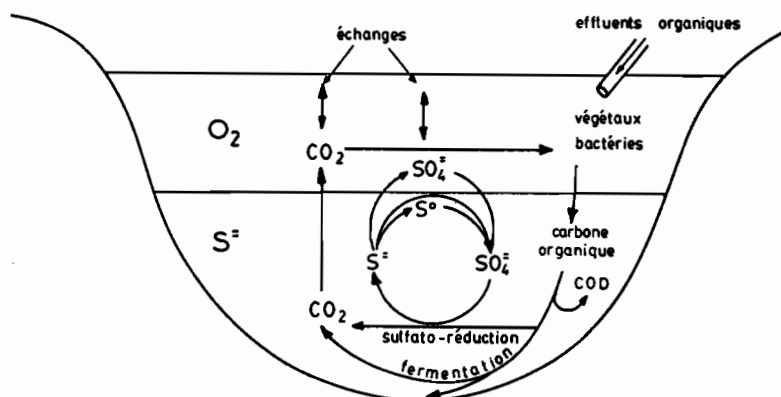


Fig. 81 - Schéma des transformations du soufre et du carbone dans un milieu stratifié. C.O.D. = carbone organique dissous.

Scheme of biotransformation of sulfur and carbon in a stratified lagoon with hypolimnion rich in hydrogen sulfide. C.O.D. = dissolved organic carbon.

	accepteurs d'électrons	produits terminaux	gain ou perte d'électrons
	$\langle \text{CH}_2\text{O} \rangle$		C : $0 \rightarrow +4$ (+4)
zone aérée	O_2	H_2O CO_2	O : $0 \xrightarrow{\times 2} -2$ (-4)
zone anoxique	NO_3^-	N_2 CO_2	N : $+5 \rightarrow 0$ (-5)
	SO_4^{2-}	H_2S CO_2	S : $+6 \rightarrow -2$ (-8)
	CO_2	CH_4 C_2O_2	C : $+4 \rightarrow -4$ (-8)

Fig. 82 - Utilisation de l' O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} ou CO_2 comme accepteurs d'électrons pour la minéralisation de la matière organique, en fonction de la profondeur dans le sédiment et de la disponibilité des donneurs d'électrons.

Involving of O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} or CO_2 as electron acceptors for the mineralization of organic matter in the sediment depth.

Le sulfure accumulé dans l'hypolimnion ainsi que les autres composés de la dégradation anaérobie sont rapidement recyclés pendant la période holomictique (voir chapitre précédent). Pendant cette période, quelques bactéries phototrophes ont été retrouvées dans la colonne d'eau aérée. Il s'agit de Chlorobium bruns (Caumette, 1984). Ces micro-organismes, réputés pour leur sensibilité et leur intolérance à l'oxygène (voir tableau 35), sont tout de même capables de résister à ce composé bien qu'aucune croissance ne soit possible dans ces conditions.

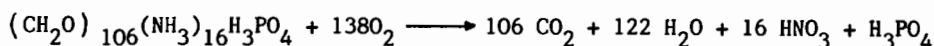
Pendant la période de stratification, les bactéries phototrophes jouent un rôle dans le recyclage du sulfure et du CO_2 qui s'accumulent dans l'hypolimnion ainsi que du N-ammoniacal et du phosphate, nécessaires à leur métabolisme. Toutefois, contrairement à l'étang du Prévost où l'intensité lumineuse est suffisante pour qu'elles puissent recycler la totalité du sulfure produit par les BSR, dans la baie de Biétri, la faible pénétration lumineuse limite leurs activités et entraîne une accumulation du sulfure durant la stratification des eaux. Les bactéries phototrophes assurent le 1/3 du recyclage du sulfure ; le 1/10 diffuse vers l'épilimnion où il est recyclé en présence d'oxygène.

4.1.3. Conclusion sur le rôle des bactéries phototrophes et des BSR dans le cycle du soufre en milieu lagunaire

En milieu lagunaire peu profond (étang du Prévost) ou en milieu stratifié (baie de Biétri), seules les bactéries phototrophes anoxygéniques sulfureuses ont proliféré en oxydant les sulfures accumulés dans toute la colonne d'eau ou dans l'hypolimnion. Dans le milieu peu profond, les sulfures qui proviennent essentiellement de l'activité sulfato-réductrice localisée dans le sédiment de surface, envahissent progressivement la colonne d'eau lors du phénomène de crise dystrophique. Dans le milieu stratifié, les sulfures produits en partie dans le sédiment de surface, mais surtout dans la colonne d'eau anoxique, s'accumulent dans l'hypolimnion, diffusant très faiblement au dessus de la halocline.

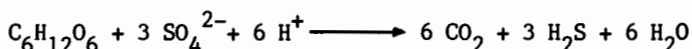
Dans ces milieux lagunaires, la sulfato-réduction est un processus dominant dans la dégradation ultime de la matière organique accumulée dans les zones anoxiques, par suite de l'apport permanent de sulfates de l'eau de mer où leur teneur varie entre 2400 et 2800 ppm. Une partie de la matière organique apportée ou produite dans le milieu est transformée dans la zone aérée, complètement jusqu'à la formation de CO_2 et H_2O .

Richards (1965) a proposé l'équation globale suivante :

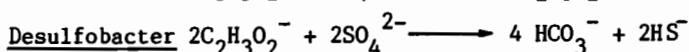
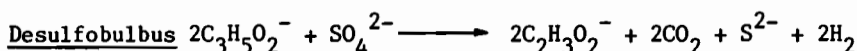
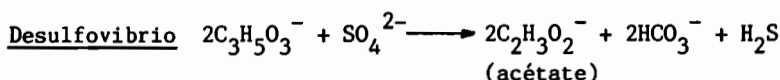
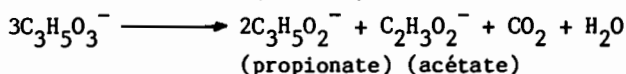
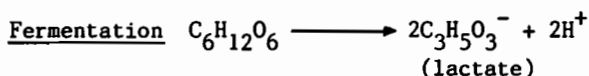


La matière organique partiellement transformée dans la zone anoxique est minéralisée par les processus de fermentation et par les métabolismes anaérobies faisant intervenir différents accepteurs d'électrons (NO_3^- , SO_4^{2-} , CO_2). La succession de ces différents métabolismes est présentée sur la figure 82.

Dans les sédiments lagunaires ou dans les hypolimnia, le sulfate est un composé très répandu, apporté par les eaux marines. Donc, quand le nitrate, généralement peu abondant dans les zones anoxiques des milieux lagunaires, est totalement épuisé, la sulfato-réduction devient le processus énergétique principal et domine la méthanogénèse tant que le sulfate est présent (Fig. 82). Les BSR oxydent des molécules organiques simples qu'elles minéralisent complètement jusqu'au CO_2 . C'est ainsi qu'agissent les communautés présentes dans les deux milieux lagunaires étudiés. Globalement, par la sulfato-réduction, 3 molécules de sulfure sont produites lors de l'oxydation de 6 atomes de carbone :

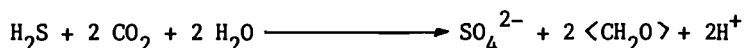


Incapables de dégrader les grosses molécules organiques, les BSR n'interviennent qu'après l'oxydation partielle due aux bactéries fermentatives. Les produits organiques de fin de fermentation sont alors utilisés par les BSR. La chaîne de dégradation formée par les bactéries fermentatives et les bactéries SR peut s'écrire de la façon suivante :

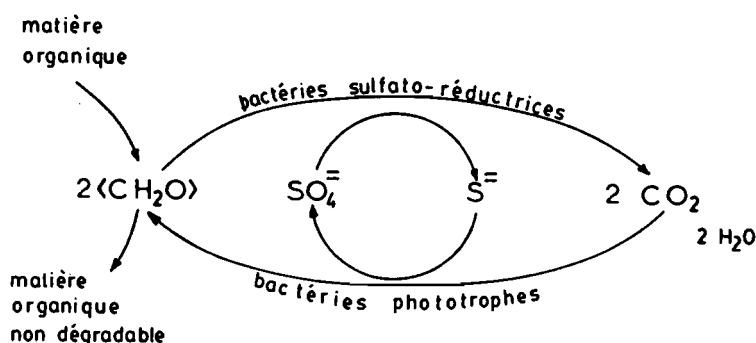


Pour chaque molécule de H_2S libérée, 2 molécules de CO_2 sont produites.

Quand les bactéries phototrophes sulfo-oxydantes prolifèrent dans les milieux lagunaires, elles oxydent le sulfure formé et assimilent le CO_2 . L'équation globale de leur métabolisme peut s'écrire :



dans laquelle, les bactéries phototrophes oxydent une molécule de sulfure pour assimiler 2 molécules de CO_2 . La relation trophique entre les BSR et les bactéries phototrophes devient alors :



En conséquence, dans un système lagunaire anoxique où le cycle du soufre fonctionne d'une façon active, toute la matière organique dégradée par la voie de la sulfato-réduction conduit à $\underline{n}$ moles de H_2S + $2\underline{n}$ moles de CO_2 . Cette matière organique peut être recyclée par les bactéries phototrophes qui se développent en formant $2n$ (CH_2O) à partir de $2n$ CO_2 + n H_2S .

Dans l'étang du Prévost, milieu peu profond, le recyclage par les bactéries phototrophes est total. Une forte intensité lumineuse est fournie aux bactéries phototrophes à la surface des sédiments (20% de l'intensité de surface). Ainsi, les bactéries phototrophes ne sont pas limitées par l'intensité lumineuse et leur activité (1 à 2 moles de sulfure oxydé. $\text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) est 10 fois supérieure à l'activité sulfato-réductrice (200 $\text{mmoles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$).

Dans le milieu stratifié en baie de Biétri, l'intensité lumineuse arrivant au niveau de la couche brune limite l'activité des bactéries phototrophes qui n'est que de 60 à 80 $\text{mmoles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, alors que les activités sulfato-réductrices sont de même ordre que celles analysées dans l'étang du Prévost.

Ainsi, le rôle des bactéries phototrophes est capital dans les milieux peu profonds lorsqu'ils sont perturbés par des crises dystrophiques, conséquences des pollutions de l'environnement. L'extrême rapidité

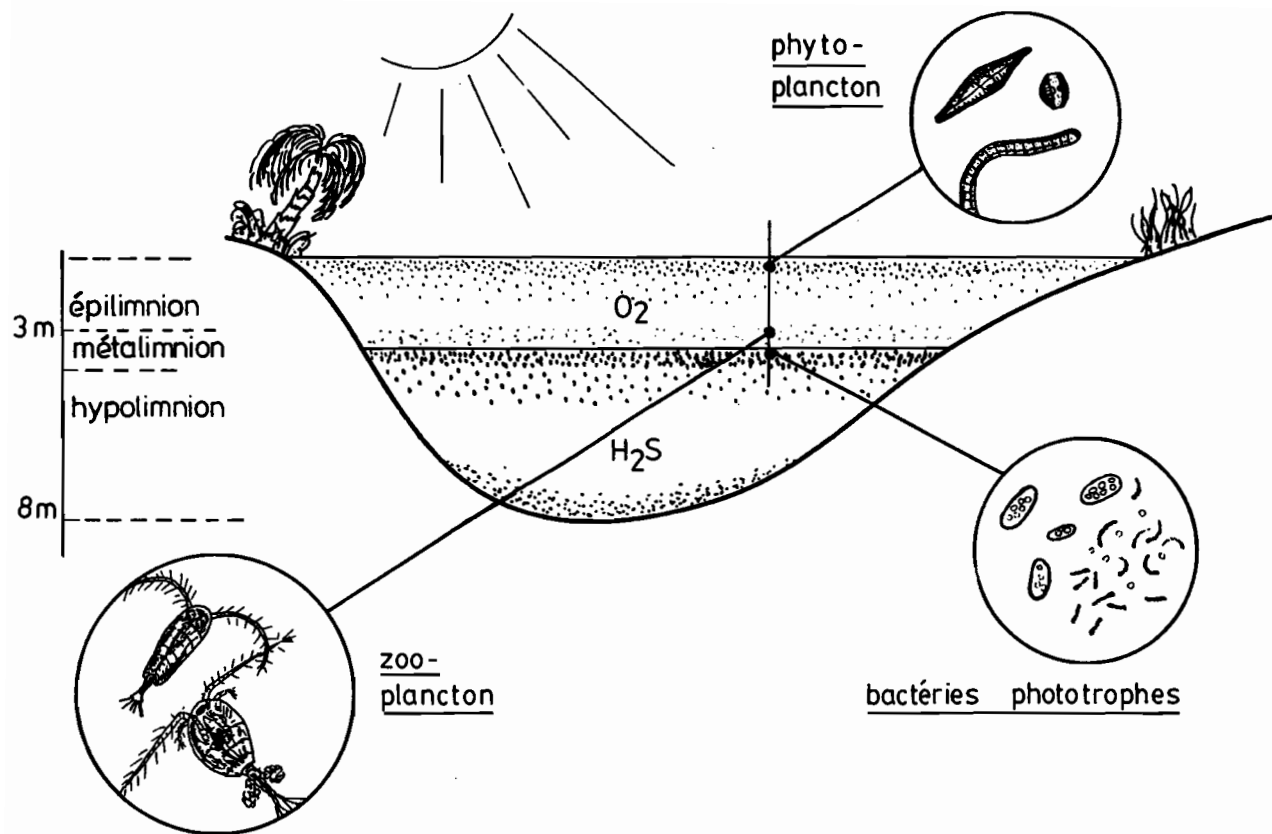


Fig. 83 - Schéma général de la station 1 en baie de Biétri pendant la stratification des eaux. Le zooplancton se localise à proximité de la chimiocline et de la couche de bactéries phototrophes.
Scheme of station 1 (Biétri Bay) during the meromixis. Note the position of zooplankton, above the brown layer of phototrophic bacteria.

avec laquelle les bactéries phototrophes oxydent le sulfure accumulé pendant la crise, dénote une grande aptitude de ces milieux à s'auto-épurer ; les bactéries par leur manifestation spectaculaire agissent dans le sens d'une limitation des effets excessifs de la crise dystrophique (Czeczuga, 1973). Dans les milieux stratifiés, les bactéries phototrophes ont un rôle de moindre importance dans l'épuration de l'écosystème ; leur activité est souvent limitée par les conditions environnementales, et les métabolites issus de la décomposition de la matière organique s'accumulent dans l'hypolimnion. Ils sont homogénéisés dans la colonne d'eau et recyclés lors des périodes holomictiques qui permettent la régénération de ces types de milieux lagunaires.

Une question se pose. Quel est l'impact de cette biomasse bactérienne formée dans le milieu lagunaire ? En effet, lors de leurs proliférations massives, les bactéries phototrophes synthétisent des biomasses cellulaires considérables qui ont été estimées à $40-500 \text{ mg de C. l}^{-1}$, soit $20 \text{ à } 200 \text{ g de C. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ dans l'étang du Prévost ; En baie de Biétri, ces productions sont plus modestes, de $1 \text{ à } 10 \text{ mg de C. l}^{-1}$ soit $1 \text{ à } 10 \text{ g de C. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

Cette biomasse va en partie sédimenter et être minéralisée par les voies métaboliques anaérobies. Elle va être en partie détruite par des bactériovores parasites intracellulaires (Estève et al, 1983) ; mais, il semble que cette biomasse constitue surtout une source de nourriture très importante pour la méiofaune. En effet, dans ces milieux lagunaires, les bactéries phototrophes représentent un aliment de choix pour le zooplancton et contribuent ainsi au recyclage de la matière vers la chaîne trophique de l'écosystème.

4.2. Rôle des bactéries phototrophes et des BSR dans la production de biomasse et dans le cycle du carbone

Lors des proliférations intenses des bactéries phototrophes dans les étangs languedociens ou à l'interface des eaux stratifiées en baie de Biétri, le zooplancton très abondant se nourrissait de bactéries phototrophes. Dans l'étang du Prévost, les organismes sont des copépodes du genre Tysbe. Ils se sont développés au cours de la période "d'eau rouge", contribuant ainsi à l'élimination des bactéries phototrophes et à la chaîne trophique qui se développe dans cet écosystème.

En baie de Biétri, la communauté zooplanctonique s'est localisée

Tableau 36 - Pigments et matériel organique dans les contenus digestifs des Copépodes récoltés le 8 septembre 1981 à 11 h et à 16 h. La chlorophylle a + phaeophytine, le P.O.T. et le C.A. sont exprimés en nanogrammes par Copépode. Le poids d'un Copépode a été estimé d'après une relation taille-poids (Pagano et Saint-Jean, 1983). Les Copépodes ont été collectés entre 0-4 m par des filets coniques horizontaux (W.P₂).

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. P.O.T. and C.A. are expressed in nanogram per Copepod. The weight of one Copepod is an estimated value according to length-weight relation (Pagano & Saint-Jean, 1983). Copepods were collected between 0-2 m and 0-4 m by horizontal net hauls (W.P₂).

Heure de collecte	Profondeur	Chl a + phae ng.i ⁻¹	P.O.T. ng.i ⁻¹	R %	C.A. ng.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. = poids organique dans les tractus digestifs = $\text{Chl} + \text{phae} \times 30.10^4$ (calculé dans l'eau). R = taux de réplétion = $\text{P.O.T.} / 5\,400$ (poids organique d'un Copépode). C.A. = carbone algal dans les tractus digestifs = $\text{Chl} \times 60$.

P.O.T. = organic weight in gut contents = $\text{Chl} + \text{phae} \times 30.10^4$ (calculated in water). R = repletion rate = $\text{P.O.T.} / 5\,400$ (organic weight of one Copepod). C.A. = Algal carbon in gut contents = $\text{Chl} \times 60$.

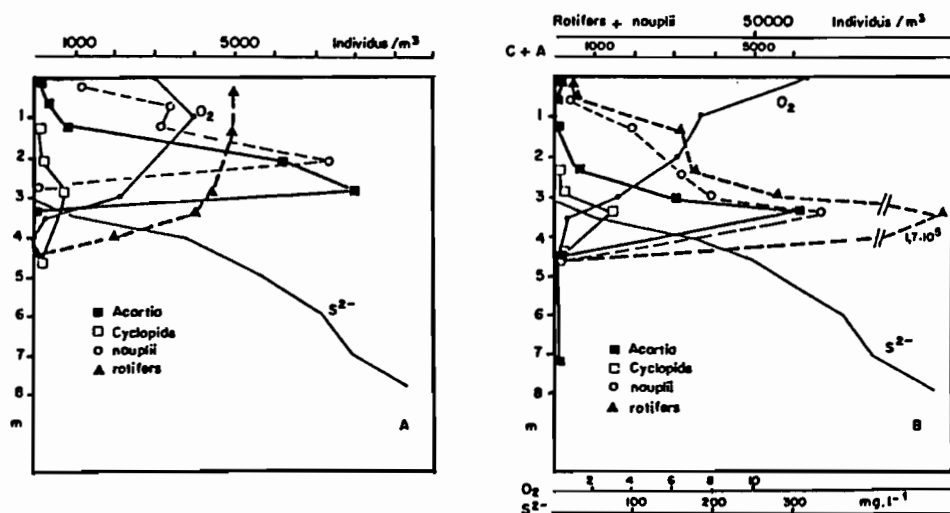


Fig. 84 - Distribution verticale du zooplancton dans l'eau de la station 1 (Baie de Biétri) en Septembre 1981. A = 6 H. - 8 H.; B = 16 H. - 18 H. nauplii = nauplii de l'espèce *Acartia clausi*.

Vertical distribution of zooplankton in the water of station 1 (Biétri Bay) in September 1981.

au voisinage de la chimiocline, dans le métalimnion, pendant toute la période de stratification (Fig. 83).

4.2.1. Relations bactéries/zooplancton dans la baie de Biétri pendant la période de stratification

4.2.1.1. Répartition des organismes dans la colonne d'eau

Le schéma général de la répartition des micro-organismes et de la méiofaune dans la colonne d'eau de la baie de Biétri, en septembre 1981, montre que le phytoplancton ainsi que les cyanobactéries abondent dans le premier mètre de profondeur, et se raréfient à partir de deux mètres de profondeur. Dans le métalimnion, une communauté zooplanctonique s'est développée et s'est maintenue constamment entre 2 et 3 m de profondeur, au dessus de la couche brune de bactéries phototrophes. La répartition verticale des organismes principaux du zooplancton est présentée dans la figure 84. Les répartitions observées en fin de nuit (Fig. 84 A) et en fin de jour (Fig. 84 B) montrent un peuplement peu diversifié, dominé par le calanoïde Acartia clausi gabonensis, des rotifères (essentiellement Brachionus plicatilis) et quelques cyclopidés. Les nauplii les plus fréquents appartiennent à l'espèce Acartia clausi. Les répartitions diurnes et nocturnes sont similaires : le peuplement présente un maximum d'abondance très particulier, au voisinage de la chimiocline, mais sa position est difficile à préciser à cause des difficultés d'échantillonnage. Toutefois, il apparaît une variation de niveau de 0,50 m pour l'espèce dominante (A. clausi) entre le prélèvement du matin et celui du soir. Le matin, le nombre maximum d'A. clausi se situe à 3 m de profondeur, tandis que les rotifères sont distribués uniformément dans tout l'épilimnion. Les nauplii d'Acartia nagent entre 2 et 3 m de profondeur. Le soir (Fig. 84 B), A. clausi de même que les rotifères et les nauplii descendent jusqu'à 3,5 m de profondeur. Au niveau des pics d'abondance, les effectifs sont de l'ordre de 66000 et 80000 individus. m^{-3} pour A. clausi (adultes, copépodites et nauplii) et de 172000 individus. m^{-3} pour les rotifères à 18 heures. les biomasses, calculées d'après une équation taille/poids (Pagano et Saint Jean, 1983), correspondant à ces effectifs sont respectivement de 25 et 31 mg de poids sec. m^{-3} pour A. clausi et de 17,2 mg PS. m^{-3} pour les rotifères.

La répartition des différents organismes dans la colonne d'eau

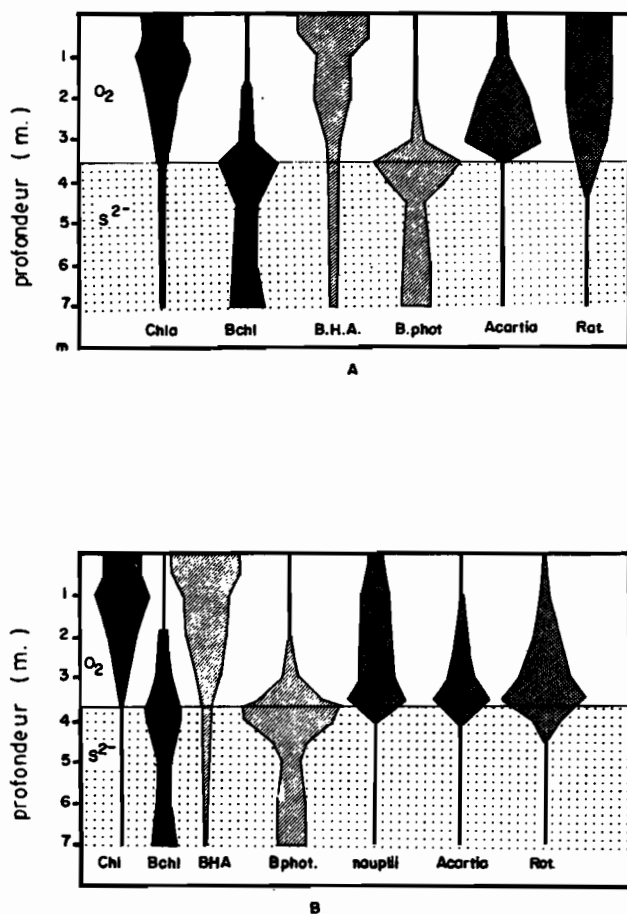


Fig. 85 - Schéma de la répartition verticale des microorganismes dans l'eau de la station 1 en Baie de Biétri, en Septembre 1981.

A = 6 H - 8 H.; B = 16 H - 18 H.

Chl = Chlorophylle *a*; BChl : bactériochlorophylle.

BHA : Bactéries hétérotrophes aérobies; B. phot. : Bactéries phototrophes; nauplii : nauplii d'Acartia; Rot = rotifères.

Vertical distribution of micro-organisms in the water of station 1 in Biétri Bay, in September 1981.

A = 6 H. - 8 H.; B = 16 H. - 18 H.;

Chl = Chlorophyll *a*; BChl : Bacteriochlorophylls; B.H.A. : aérobic hétérotrophic bacteria; B. phot. : phototrophic bacteria; nauplii :Acartia; Rot : rotifers.

est résumée par la figure 85. La figure 85 A met en évidence la présence des Acartia clausi en fin de nuit au voisinage de la chimiocline et de la couche brune de bactéries phototrophes, alors que le phytoplancton et les bactéries hétérotrophes sont concentrés dans la surface de l'épilimnion. Les rotifères se répartissent dans tout l'épilimnion. En fin de journée (Fig. 85 B), la répartition des micro-organismes reste inchangée. Par contre, le zooplancton a migré vers la chimiocline et pénètre même dans la zone anoxique (rotifères).

4.2.1.2. Analyse des contenus stomacaux d'*Acartia clausi*

L'analyse des contenus stomacaux a été effectuée pour l'espèce formant la biomasse la plus importante, afin de connaître la nature de son alimentation quand elle se trouve au voisinage de la chimiocline en baie de Biétri. La quantité du phytoplancton a été estimée par dosage de Chl a + phaéopigments dans des lots de 100 individus adultes (Tableau 36). Les résultats obtenus font apparaître des différences notables entre les récoltes réalisées le matin et celles réalisées à 16 heures. Par contre, les lots ne se différencient pas selon les niveaux choisis (0-2 m ou 0-4 m). Les teneurs en pigments ont été converties en 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 inférieures à 60 μm dans l'eau environnante, par pesée du matériel organique et dosage de la Chl a. Le poids organique total, rapporté au poids organique moyen d'un copépode permet de calculer un taux de réplétion (R) exprimé en % du poids d'un copépode. Ce taux augmente considérablement au cours de la journée ; il varie de 0,7 % à 11 heures à 2,6 % à 16 heures.

L'analyse bactériologique des tractus digestifs des copépodes adultes est présentée dans le tableau 37. Le poids des composés organiques bactériens a été estimé à 20 % de la biomasse calculée d'après les mesures des biovolumes bactériens moyens. La biomasse de bactéries hétérotrophes aérobies est plus forte dans les tractus digestifs des copépodes récoltés entre la surface et 2 m de profondeur que dans ceux récoltés entre 0-4 m. Par contre, les thiobacilles et les bactéries phototrophes sont plus abondants dans le tractus digestif des copépodes récoltés entre 0 et 4 m.

Tableau 37 - Nombres et biomasses de bactéries hétérotrophes aérobies (B-H-A), Thiobacilles et bactéries phototrophes dans les contenus digestifs des Copépodes collectés le 8 Septembre 1981 à 11 H. et à 16 H. Les biomasses sont exprimées en nanogrammes par copépodes.

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.

Heures de collecte	Profondeur	B.H.A.		Thiobacilles		B. Phototrophes	
		nb.B.i ⁻¹	P.O.ng.i ⁻¹ v = 0.43	nb.B.i ⁻¹	P.O.ng.i ⁻¹ v = 0.50	nb.B.i ⁻¹	P.O.ng.i ⁻¹ v = 3.79
11 h	0-4 m	1.52 x 10 ⁴	1.31	1.7 x 10 ⁴	1.70	3.5 x 10 ³	2.60
16 h	0-2 m	1.33 x 10 ⁵	11.44	2.4 x 10 ⁴	2.40	4.1 x 10 ⁴	31.08
	0-4 m	9.13 x 10 ⁴	7.85	1.25 x 10 ⁵	12.50	5.25 x 10 ⁴	39.80

P.O. = poids organique dans les tractus digestifs = 20 % du poids bactérien (densité estimée à 1). v = volume moyen des bactéries mesuré par observations microscopiques (µm³). nb.B.i⁻¹ = nombres de bactéries/Copépodes (individu).

P.O. = organic weight in gut contents : 20 % of bacterial weight ; d = 1. v = mean volume of bacteria measured by micrometric observation (in µm³). nb.B.i⁻¹ = number of bacteria per copepod.

4.2.1.3. Comparaison des pontes des femelles de *Acartia clausi* en fonction de leur alimentation

Les résultats font apparaître une action de prédation des *Acartia clausi*, préférentiellement sur la communauté de bactéries phototrophes qui se développe au niveau de la chimiocline de la baie de Biétri. De façon à mettre en évidence, l'importance des bactéries phototrophes dans la nutrition du zooplancton, des expériences de laboratoire consistant à nourrir des femelles de *Acartia clausi* avec différentes souches bactériennes et algales ont été entreprises. Il a été utilisé deux algues unicellulaires (*Tetraselmis* sp et *Dunaliella* sp) et trois souches bactériennes (*Chromatium vinosum* BI 05 ; *Rhodopseudomonas* BI 02 ; *Flavobacterium* sp BI 997). Les bactéries ont été isolées de l'eau de la baie de Biétri.

Les femelles récoltées dans le métalimnion de la baie de Biétri en septembre 1983 ont été mises en incubation en présence de quantités identiques et constantes de ces différentes sources de nourriture, après un jeûne de quelques heures dans de l'eau du même milieu filtrée sur 0,45 μm . Les productions d'oeufs obtenues à partir des différentes incubations ont été comparées à la production d'oeufs des femelles nourries avec du milieu naturel enrichi en micro-organismes par addition d'éléments nutritifs. Dans le tableau 38, les témoins correspondent à des femelles mises à incuber dans les mêmes conditions sans nourriture, dans de l'eau du milieu filtrée sur 0,45 μm . Dans ces conditions, les femelles ne pondent que 1 à 2 oeufs/ jour. Les plus fortes productions ont été obtenues avec les algues unicellulaires (66 oeufs. femelle⁻¹. j⁻¹), alors qu'avec le milieu naturel enrichi, la production n'est que de 40 oeufs. femelle⁻¹. j⁻¹. Parmi les différentes bactéries testées, *Chromatium vinosum* apparaît être la meilleure source de nourriture (21 oeufs. femelle⁻¹. j⁻¹), alors que *Rhodopseudomonas* et *Flavobacterium* sont moins utilisés. Quand *Chromatium vinosum* contient des globules de soufre dans le cytoplasme, la ponte des femelles est stoppée malgré une ingestion de nourriture importante, égale aux ingestions observées avec les autres sources de nourriture. Ces résultats font donc apparaître une nutrition active et rentable à partir des bactéries et essentiellement des bactéries phototrophes (*Chromatium*) pour des organismes de la méiofaune (*Acartia clausi*). Toutefois, dans ces expériences, la meilleure activité du zooplancton est observée avec les algues unicellulaires (Fig. 86). Dans les premières heures de l'expérience (8 heures), le *Chromatium* semble être une nourriture aussi

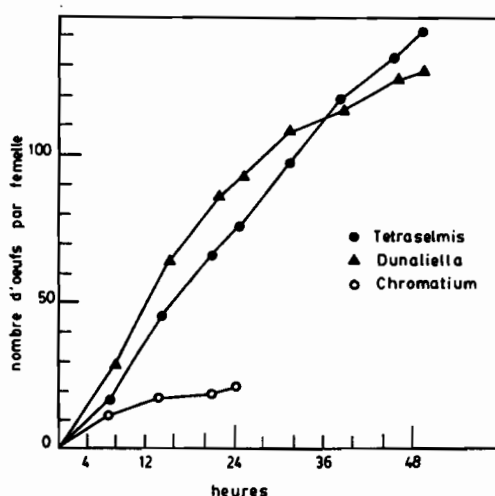


Fig. 86 - Production d'oeufs par les femelles d' *Acartia clausi*, nourries avec des algues (*Tetraselmis*, ● ; *Dunaliella* ▲) ou des bactéries (*Chromatium* ○).

Egg production by the femals of Acartia clausi, fed with algae (Tetraselmis and Dunaliella) or bacteria (Chromatium) as source of food. (Numbers of eggs per femal in 48 hours).

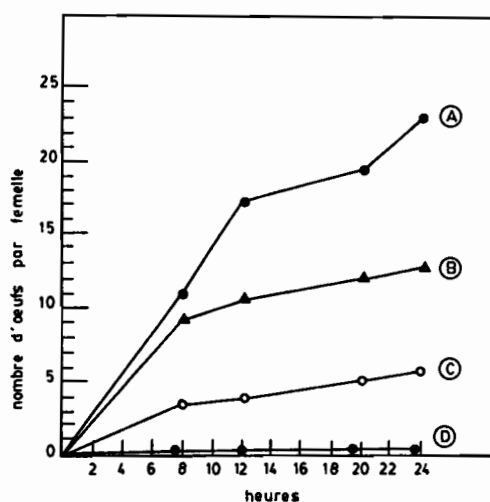


Fig. 87 - Production d'oeufs par les femelle de *Acartia clausi* nourries avec différentes bactéries :

A = *Chromatium vinosum* B1 05 ne contenant pas de globule de soufre ; B = *Rhodospseudomonas palustris* B1 02 ; C = *Flavobacterium* sp. ; D = *Chromatium vinosum* B1 05 contenant des globules de soufre.

Egg production by the femals of A. clausi (Number of eggs per femal), fed with different bacteria :

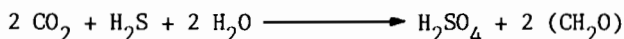
A = *Chromatium vinosum* B1 05 when cells are free of sulfur globules ; B = *Rhodospseudomonas* B1 02 ; C = *Flavobacterium* sp. ; D = *Chromatium vinosum* B1 05 with sulfur globules inside the cells.

bonne que les algues unicellulaires testées ; la ponte se ralentit ensuite pour des raisons inconnues pour l'instant.

La figure 87 compare les pontes obtenues à partir des différentes bactéries utilisées comme sources de nourriture. Ainsi, Chromatium vinosum libre de globules de soufre, apparaît être la meilleure nourriture bactérienne. Pendant les 8 premières heures de l'expérience, il n'apparaît aucune différence significative entre les pontes obtenues à partir de Chromatium et celles obtenues à partir de Rhodopseudomonas, utilisés comme nourriture. Toutefois, avec ce dernier, la ponte est stoppée plus rapidement d'une façon inexplicable.

4.2.2. Les bactéries phototrophes comme producteurs de biomasse dans la baie de Biétri

Lors des proliférations massives de bactéries phototrophes, en milieu lagunaire peu profond ou en milieu stratifié, une partie de la biomasse bactérienne est donc recyclée dans la chaîne trophique. En conséquence, ces organismes, producteurs de biomasse potentielle, ont une part active dans la production et le rendement des écosystèmes où ils prolifèrent. Les productions des bactéries phototrophes peuvent être comparées aux productions d'algues. Dans la baie de Biétri, lors de la forte stratification des eaux en septembre 1981, la production de bactéries phototrophes en terme de carbone ($1530 \text{ mg. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) se rapproche de la production algale ($2200 \text{ mg. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$). Le carbone organique formé par les bactéries phototrophes a été estimé à partir des consommations de sulfure en se référant à la formule suivante :



Les valeurs de carbone organique formé (Fig. 88) montrent que la production des bactéries phototrophes égale sensiblement celle des algues. Rapportée à la colonne d'eau en septembre 1981, la production par les bactéries phototrophes représente 41 % de la production photosynthétique totale (phytoplancton + bactéries phototrophes).

Cette production a été estimée ensuite au cours du cycle annuel (Tableau 39). Les valeurs de production du phytoplancton proviennent d'un travail précédent (Carmouze et Caumette, sous presse). Les productions des bactéries phototrophes sont estimées à partir des consommations de sulfure mesurées in situ et présentées dans le chapitre précédent. Le tableau 39 montre les rapports entre la production de bactéries phototrophes

Tableau 38 - Nombres d'oeufs pondus journallement par les femelles d'*Arcatia clausi* nourries selon différentes nourritures. Les différents apports sont réalisés aseptiquement ; les femelles sont incubées dans des pilluliers contenant de la nourriture en excès, renouvelée toutes les 6 H. Les incubations sont faites à l'obscurité ; les oeufs sont comptés toutes les 6 à 8 H.
Numbers of eggs produced daily by females of Arcatia clausi fed with different sources of food. Food supplies are aseptically added ; the females were incubated with food in excess changed every 6 H. eggs were counted every 6 to 8 H.

Temps d'incubation ⁽¹⁾	nombres d'oeufs/femelle						
	a	b	c	d	e	f	g
8 H.	1	15	16	11	0	10	4
24 H.	2	40	66	21	0	13	6

a : témoins ; b : milieu naturel enrichi ; c : *Tetraselmis* ; d : *Chromatium vinosum* sans soufre intracellulaire ; e : *Chromatium vinosum* avec soufre intracellulaire ; f : *Rhodopseudomonas palustris* ; g : *Flavobacterium* sp.

a : blank ; b : water of Bietri Bay ; c : *Tetraselmis* ; d : *Chromatium vinosum* without sulfur globules ; e : *Chromatium vinosum* with sulfur globules ; f : *Rhodopseudomonas palustris* ; g : *Flavobacterium* sp.

(1) Ce tableau donne les nombres d'oeufs pondus après 8 H. d'incubation et 24 H. d'incubation.

et la production photosynthétique totale pour chaque série d'analyses entre juillet 1981 et avril 1982. Pendant la période de stratification, ce rapport varie entre 41 et 47 % jusqu'en janvier 1982. Il diminue très rapidement dès le début de la période holomictique pour être nul quand la production de bactéries phototrophes est nulle.

Pendant la période méromictique, les bactéries phototrophes contribuent grandement à la production photosynthétique totale de ce milieu stratifié. En tenant compte d'une période méromictique de 8 mois environ, les bactéries phototrophes contribuent annuellement à 25-35 % de la production photosynthétique totale.

4.2.3. Discussion

Dans la baie de Biétri, pendant la période de stratification, l'analyse de la communauté zooplanctonique montre que le zooplancton et essentiellement les copépodes se maintiennent constamment au voisinage de la chimiocline et de la couche brune de bactéries phototrophes. Selon le schéma le plus communément admis, les migrations de zooplancton sont liées à la photopériode ; il se localise dans les couches profondes pendant le jour et effectue une remontée crépusculaire, se répartissant de façon plus homogène dans la masse d'eau pendant la nuit (Landry, 1978). Dans la baie de Biétri, la répartition verticale diurne du zooplancton est cohérente avec ce schéma. Par contre, en ce qui concerne les copépodes (*Acartia clausi*, cyclopides), leur position permanente au niveau de la chimiocline ne peut s'expliquer que par une recherche active de nourriture, en l'occurrence les bactéries phototrophes. Ainsi, la migration de zooplancton semble 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 de remontée nocturne (Bohrer, 1980). De plus, la communauté zooplanctonique vit dans une zone où les teneurs en oxygène sont relativement faibles (1 à 4 ppm). Différents auteurs ont noté une stratification similaire du zooplancton. Grandell et Horacek (1973) ont observé une concentration permanente de zooplancton à l'interface épi-hypolimnion, dans une zone où les teneurs d'oxygène ne dépassent pas 2 ppm ; ces auteurs ont toutefois suggéré une limitation des activités des copépodes (*Erythemora affinis* et *Acartia clausi*) en dessous de 1,6 ppm d'oxygène. Dans la Mer Noire, le zooplancton a été mentionné dans des eaux profondes (~ 200 m) où les valeurs d'oxygène sont de 1 ppm (Zenkevitch, 1963 ; Sorokin, 1964, 1970). De même dans de nombreux lacs méromictiques,

Tableau 39 - Production de carbone par le phytoplancton et les bactéries phototrophes dans la colonne d'eau de la station 1 en Baie de Biétri, de Juin 1981 à Avril 1982. Le rapport correspond à la production par les bactéries phototrophes/production photosynthétique totale. La production photosynthétique totale = production du phytoplancton + production des bactéries phototrophes.

Carbon production of phytoplankton and phototrophic bacteria in the whole water column at station 1 in Biétri Bay, from June 1981 to April 1982. The ratio is : carbon phototrophic bacterial production/Carbon total photosynthetic production. Total photosynthetic production = phototrophic bacterial production + phytoplanktonic production.

Mois	Prod. Algale	Prod. Bact. Phototrophes	Rapport $\frac{\text{Prod. B. Phot.}}{\text{Prod. Alg.} + \text{Prod. B. Phot.}}$
Juin 1981	1180	1080	0.47
Juillet	1180	1080	0.47
Septembre	2200	1530	0.41
Novembre	2590	1968	0,43
Janvier 1982	3220	2520	0.43
Février	3100	400	0.11
Avril	3700	0	0.00

Les productions sont exprimées en $\text{mg C/m}^2/\text{J}$

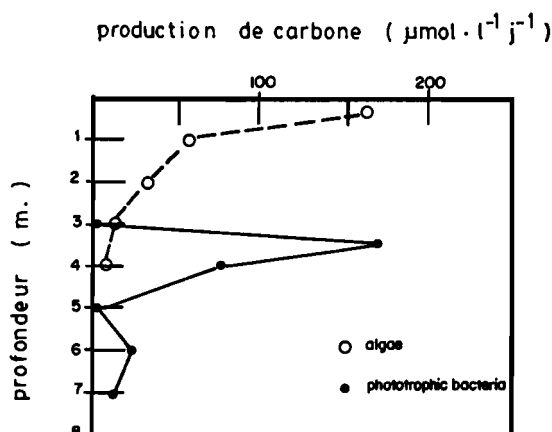


Fig. 88 - Production phytoplanctonique et production de bactéries phototrophes exprimées en carbone organique produit ($\mu\text{mol.C l}^{-1}.\text{j}^{-1}$) dans la colonne d'eau de la station 1 (Baie de Biétri) en septembre 1981.

Phytoplanktonic production and phototrophic bacterial production expressed in organic carbon ($\mu\text{mol.C. l}^{-1}.\text{d}^{-1}$) in the water column of station 1 (Biétri Bay), September, 1981.

les communautés zooplanctoniques ont été signalées au voisinage des chimioclines. Très souvent il s'agissait de Daphnia ou de rotifères (Takahashi et Ishimura, 1968 ; Culver et Brunskill, 1969 ; Sorokin, 1970 ; Hayden, 1972 ; Guerrero et al., 1978 ; Matsuyama et Shirouzu, 1978). Le genre Acartia (Copépode calanide) a été quelquefois rencontré au voisinage de chimioclines (Crandell et Horacek, 1973 ; Matsuyama et Shirouzu, 1978). Dans tous les cas, les organismes du zooplancton se maintiennent dans une eau pauvre en oxygène et ne réalisent pas de remontée nocturne, suggérant une recherche active de nourriture au niveau de la chimiocline. De fait, l'analyse des contenus stomacaux de Acartia clausi qui se développe dans le métalimnion de la baie de Biétri, montre un effort alimentaire particulièrement axé sur l'ingestion des bactéries phototrophes.

Les pourcentages des différents organismes qui composent l'alimentation de A. clausi sont présentés dans le tableau 40. Ainsi, l'étude de la nutrition de A. clausi en septembre 1981 fait apparaître une augmentation du taux de réplétion (remplissage de l'estomac/poids d'un individu) R entre 11 h et 16 h qui coïncide avec le rythme alimentaire normalement observé pour cette espèce dans la lagune Ebrié (Saint-Jean et Pagano, 1983). La variation de R concorde avec un accroissement du matériel vivant, P.O.V. (poids organique vivant), dans l'alimentation de Acartia. Cette part est essentiellement constituée de bactéries (poids organique bactérien P.O.B.) et notamment de bactéries phototrophes dont la proportion augmente de 46 à 66 % dans le tractus digestif des copépodes. Ces résultats traduisent une accentuation de la nutrition plus particulièrement axée 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 dans la partie supérieure de la couche brune (cf. chapitres précédents). Les bactéries vertes, Chlorobium et Pelodictyon n'ont pas été mises en évidence dans les tractus digestifs des copépodes. Ce résultat montre l'importance de la prédation, essentiellement dans la partie supérieure de la couche brune, dans laquelle le zooplancton "plonge" pour se nourrir et remonte ensuite pour respirer dans l'épilimnion. Dans les tractus digestifs, la part des détritiques n'est pas négligeable (P.O.I. poids organique inerte = 28 à 58 %). Elle correspond aux valeurs observées par Gerber et Marshall (1974) pour Acartia tonsa. De fait, l'ingestion des organismes de petite taille comme les bactéries

Tableau 40 - Masses algales, bactériennes et de matériel organique inerte dans les contenus digestifs des Copépodes collectés dans l'eau de la station 1 (Baie de Biétri), calculées à partir des Tableaux 36 et 37.

Algal, bacterial and dead organic material weights in gut contents of Copepods collected in water of station 1 (Bietri Bay), calculated from Tables 36 and 37.

Heure de Collecte	Profondeur	P.O.B. (1)	P.O.A. (2)	P.O.V. (1+2)	P.O.I.
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. = poids organique bactérien total (BHA + Thiobacilles + bactéries phototrophes) (ng.i⁻¹). (2) P.O.A. = $C.A. \times \frac{100}{50}$ (ng.i⁻¹). P.O.V. = poids du matériel organique vivant = P.O.B. + P.O.A. (ng.i⁻¹). P.O.I. = poids du matériel organique inerte = P.O.T. - P.O.V. (ng.i⁻¹).

(1) P.O.B. = Total organic weight of bacteria. = P.O. BHA + P.O. Thiob. + P.O. photo. ng.i⁻¹. (2) P.O.A. = $C.A. \times \frac{100}{50}$.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).

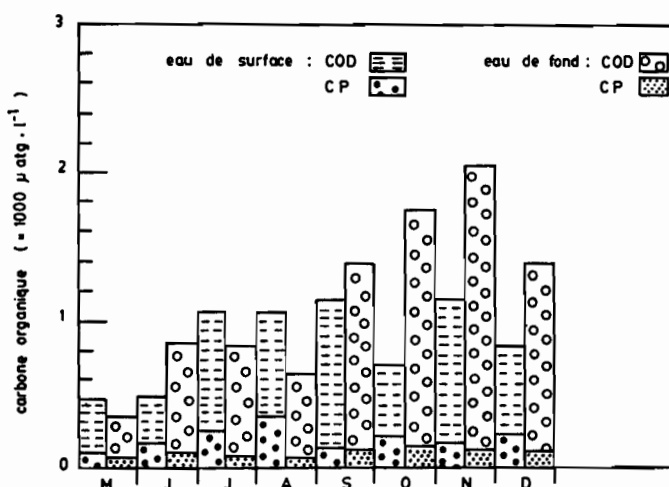


Fig. 89 - Carbone organique dissous (COD) et particulaire (CP) dans l'eau de surface et l'eau de fond de la station 1 (Baie de Biétri) de Mai 1980 à Décembre 1980 (d'après Guiral, com.pers).

Dissolved organic carbon (COD) and particulate carbon (CP) in the surface water and the bottom water of station 1 (Bietri Bay) from May 1980 to December 1980. (After Guiral, com.pers).

peut être favorisée par leur distribution en agrégats ou par leur association à des particules de détritus (Baak et Goulder, 1983). L'efficacité de l'association détritus-bactéries a par ailleurs été mise en évidence chez Erythemora affinis et Scottolana canadensis par Heinle et al (1977). Certains auteurs ont montré que les organismes du zooplancton qui se développent dans les milieux stratifiés où des bactéries phototrophes prolifèrent, utilisent ces micro-organismes préférentiellement au phytoplancton qui abonde dans les eaux de surface. Des expériences réalisées à partir de phytoplancton et de Chromatium marqués par du carbone radioactif (^{14}C), ont mis en évidence une meilleure ingestion des bactéries phototrophes par des Daphnia (Sorokin, 1970), des Acartia (Maysuyama et Shirouzu, 1978) et des Mesocyclops (copépodes cyclopides ; Gophen et al, 1974, 1977). De même dans la baie de Biétri, le régime particulier des Acartia basé sur l'ingestion de bactéries phototrophes semble induire de fortes fécondités chez les femelles de A. clausi. Ainsi, par comparaison à une autre baie non stratifiée de la même lagune (baie de Boulay) où les femelles de Acartia se nourrissent surtout de phytoplancton, les pontes obtenues en baie de Biétri sont 8 à 10 fois plus élevées. Le rôle des bactéries sur la ponte a été mis en évidence par Ustach (1982) qui a observé une meilleure ponte des femelles de Etheropsillus pseudonunii nourries avec des bactéries associées à du détritus, comparativement à celles nourries avec du phytoplancton.

Dans les expériences réalisées à partir de bactéries et de femelles de Acartia clausi récoltées en baie de Biétri, une telle observation n'a pu être mise en évidence. Le zooplancton est plus actif quand il est exclusivement nourri avec des algues unicellulaires. Toutefois, les expériences ont montré qu'il pouvait se nourrir en utilisant des cellules libres de Chromatiaceae quand celles-ci ne contiennent pas de globules de soufre. Gophen et al (1974) ; Gophen (1977) ; Sorokin (1970) et Matsuyama et Shirouzu (1978) ont montré l'assimilation de bactéries phototrophes par des organismes du zooplancton. D'autres auteurs ont observé l'activité du zooplancton (oeufs, développement des juvéniles) quand des bactéries étaient utilisées comme nourriture. La plupart des organismes étudiés étaient des organismes benthiques (Rieper, 1982 ; Ustach, 1982) qui assimilaient des bactéries associées au détritus (Ustach, 1982) ou des bactéries en cellules libres (Chromatium ou Rhodopseudomonas, Rieper, 1982). Dans ce dernier cas, les organismes benthiques étaient des

Tableau 41 - Production par les bactéries phototrophes et par le phytoplancton dans des milieux stratifiés avec une description de la communauté zooplanctonique vivant proche de la chimiocline.

Phototrophic bacterial production and algae production in stratified lakes with description of zooplankton community living near the chemocline.

Auteurs	Nom du lac	Année	Bactéries phototrophes	BChl (1) mg.m ⁻³	P.B. mg.m ⁻² .j ⁻¹	P.A. mg.m ⁻² .j ⁻¹	P.B./P.T. %	Zooplancton
Culver & Brunskill	Green lake U.S.A.	1969	<i>Chlorobium</i>	1600	2500	-	85	<i>Daphnia</i> Cyclopides Diaptomides Rotifères Protozoaires
Gorlenko & al.	Mogilnoye U.R.S.S.	1978	<i>Chlorobium</i> <i>Pelodictyon</i> <i>Prosthecochloris</i>	-	385	106	78	
Guerrero & al.	Banyoles Espagne	1978	<i>Chromatium</i> <i>Chlorobium</i>	-	-	-	-	Rotifères
Hayden	Medicine lake	1972	<i>Lamprocystis</i>	-	190	-	55	Copépodes Rotifères
King & Tyler	Filder lake Tasmanie	1982	<i>Chlorobium</i>	90	-	-	-	<i>Chaeborus</i> Copépodes
Matsuyama & Shirouzu	Kaiike Japon	1978	<i>Chromatium</i>	-	84-465	-	30-80	<i>Paracalanus</i> <i>Arcatia</i> <i>Brachionus</i> <i>Daphnia</i>
Sorokin	Belovod U.R.S.S.	1970	<i>Chromatium</i>	50	50	-	20	
Sorokin & Donato	Faro Sicile	1975	<i>Chromatium</i> <i>Chlorobium</i>	-	75	-	45	Infusoires
Takahashi & Ishimura	Kisaratsu Japon	1968	<i>Chromatium</i> <i>Chlorobium</i>	a:186 650:828	600	-	60	<i>Daphnia</i>
Caumette & al.	Biétri Côte d'Ivoire	1983	<i>Chromatium</i> <i>Pelodictyon</i> <i>Chlorobium</i>	a+d:128	1530	2200	41	<i>Arcatia</i> Rotifères Cyclopides

(1) bactériochlorophylles à la profondeur optimum. P.B. = Production de bactéries phototrophes. P.A. = Production algale. P.T. = Production totale : algues + bactéries phototrophes.

(1) bacteriochlorophylls at optimum depth. P.B. = Production of phototrophic bacteria. P.A. = Production of algae. P.T. = Total production : algae + phototrophic bacteria.

Tysbe. Dans la baie de Biétri, il apparaît que des organismes du zooplancton (copépodes) qui ne sont en général pas adaptés à se nourrir de détritus et de bactéries, sont capables d'utiliser des bactéries phototrophes de taille relativement grande (Chromatium vinosum) comme source de nourriture, directement à partir de cellules libres ; cette nourriture convient à une bonne activité de ponte. Toutefois, les résultats obtenus sont inférieurs aux pontes obtenues à partir des algues unicellulaires. En fait, les conditions expérimentales peuvent expliquer le résultat obtenu. Par exemple, l'introduction avec les cellules de Chromatium de composés toxiques issus de leur métabolisme et présent dans le milieu de culture, peuvent inhiber le développement des copépodes. De plus, dans la nature, les bactéries sont très souvent agglomérées ou adsorbées sur des particules et deviennent ainsi accessibles aux organismes filtreurs tels que les copépodes. Les résultats obtenus par les pontes expérimentales confirment le fait que les organismes de la méiofaune supérieurs à 120 μm tels que les Acartia peuvent directement se nourrir de bactéries phototrophes.

Dans les milieux stratifiés, la chaîne trophique détritique qui se développe à partir des bactéries phototrophes est parfois plus complexe (Goulter, 1971). Ainsi, dans la baie de Biétri, le maillon intermédiaire (protozoaires) a été omis. Dans de nombreux milieux stratifiés, les protozoaires ont été rencontrés à la limite des zones aérées et anoxiques, très souvent à l'intérieur des couches colorées de bactéries phototrophes (Sorokin, 1964 ; Gorlenko, 1978 ; King et Tyler, 1982). La prédation des bactéries phototrophes par les protozoaires est connue depuis très longtemps (Cohn, 1875 ; Lauterborn, 1915 ; Mangenot, 1934). Plus récemment, les relations entre protozoaires et bactéries ont bien été étudiées par Fenchel (1969) et Fenchel et Jørgensen (1977). Ces organismes constituent le départ "des chaînes alimentaires détritiques". Dans la baie de Biétri, la présence des copépodes au voisinage de la couche brune de bactéries phototrophes doit être la résultante d'une chaîne détritique plus complexe dans laquelle les protozoaires assureraient le maillon intermédiaire. En effet, certains flagellés ont été notés au cours de l'observation directe d'échantillons prélevés dans la couche brune. Ainsi, les interfaces épi-hypolimnion dans les milieux stratifiés où des chaînes détritiques s'installent, jouent le même rôle que les interfaces eau/sédiment des milieux peu profonds. Il est toutefois remarquable que des organismes du zooplancton, peu adaptés à de faibles pressions d'oxygène - à l'opposé des organismes benthiques - constituent avec les bactéries phototrophes,

les éléments essentiels de ces chaînes détritiques, à l'instar de celles qui se développent aux interfaces eaux/sédiments. Un exemple de chaîne alimentaire fonctionnant à l'interface eau/sédiment est localisé dans l'étang du Prévost. Les Tysbe de cette lagune prolifèrent pendant la période "d'eau rouge", et, organismes benthiques, résistent bien aux faibles teneurs en oxygène. Ils consomment les bactéries phototrophes (Thiocapsa) et ainsi conditionnent le départ d'une chaîne alimentaire détritique dont les bactéries phototrophes constituent le premier maillon.

A l'interface des eaux aérées et anoxiques de la baie de Biétri, les bactéries phototrophes contribuent avec le phytoplancton de l'épilimnion à la production photosynthétique totale et participent ainsi au cycle du carbone en recyclant une partie de la matière et de l'énergie. En période de stratification, leur production représente 40 à 50 % de la production photosynthétique totale. Comparativement aux données de la littérature (Biebl et Pfennig, 1979) présentées dans le tableau 41, cette proportion est moyenne et place les bactéries phototrophes de la baie de Biétri comme des organismes ayant une production relativement importante. En septembre 1981, cette production a été estimée à $1530 \text{ mg de C. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, alors que la consommation de bactéries phototrophes par le zooplancton a été estimée de $7 \text{ à } 14 \text{ mg. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Ces estimations montrent que seulement 1 à 2 % de la production de bactéries phototrophes sont consommés chaque jour, et soulignent le faible recyclage de la matière vers les couches d'eaux aérées. Dans la baie de Biétri, comme dans de nombreux milieux stratifiés, (Biebl et Pfennig, 1979), bien que leur biomasse ne soit recyclée que partiellement, les bactéries phototrophes contribuent au premier maillon de la chaîne trophique (Sorokin, 1969). En fait, la plus grande partie de la production de bactéries phototrophes constitue une source de matière organique qui sédimente dans l'hypolimnion. Cette matière autochtone est recyclée par les métabolismes anaérobies. Cette suggestion est corroborée par l'augmentation des concentrations de carbone organique dans l'hypolimnion pendant la période de stratification (Guiral, com. pers., Fig. 89). Dans l'hypolimnion, le carbone organique dissous s'accumule, provenant des métabolismes anaérobies, alors que le carbone particulaire reste toujours constant à de faibles valeurs. Ainsi, pendant la période méromictique, les bactéries phototrophes ne recyclent qu'une faible partie de la matière qui sédimente. La plus grande part reste accumulée dans l'hypolimnion où elle est maintenue pendant toute la stratification.

Par contre, au cours de la période holomictique, cette matière accumulée (NH_4^+ , PO_4^{3-} , CO_2 , H_2S , C organique) est rapidement recyclée comme le montrent la diminution très rapide des teneurs de ces composés et l'augmentation très forte des activités des bactéries hétérotrophes et du phytoplancton dans les eaux de surface (Carmouze et Caumette, en préparation).

Les bactéries phototrophes utilisent pour leur développement des composés organiques et minéraux issus de la transformation anaérobie de la matière organique formée originellement par les producteurs primaires qui utilisent eux-mêmes des produits très répandus à la surface de la Terre ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$). Par conséquent, si elles sont de vrais producteurs photosynthétiques, elles ne doivent pas être considérées comme de vrais producteurs primaires. Toutefois, comme elles forment de la matière organique particulière alimentant le premier maillon des chaînes alimentaires qui se développent à partir du détritus, elles ont été considérées plus proches des producteurs primaires que secondaires (Sorokin, 1970). Actuellement encore, plusieurs auteurs définissent leur production comme une production primaire, terme difficilement acceptable car elles utilisent des composés issus de la dégradation anaérobie de la matière organique. Pour les définir plus précisément, et définir leur place dans la chaîne trophique, Pfennig (1978) a cité le terme de "Secondary Primary Production" qui pourrait être traduit par "production primo-secondaire" ou "production para-primaire". De toute façon un terme précis devra être choisi pour les différencier des vrais producteurs primaires. Elles peuvent être parfois considérées comme de vrais producteurs primaires quand, par exemple, elles utilisent le sulfure issu des sources géothermales qui alimentent l'hypolimnion de certains lacs volcaniques.

Dans la baie de Biétri comme dans de nombreux milieux stratifiés, les bactéries phototrophes jouent ainsi un rôle multiple pendant les périodes de stratification : non seulement elles participent au recyclage du soufre et à la "détoxication" du milieu, mais encore au cycle du carbone et au cycle général de la matière en fournissant une biomasse cellulaire assimilable en milieu aéré par les organismes supérieurs. Cette biomasse constitue une nouvelle source d'énergie pour l'écosystème. Sans ces bactéries, une partie de la matière qui sédimente dans l'hypolimnion serait perdue pour l'écosystème aéré. Dans les milieux tels que la baie de Biétri, qui se mélangent annuellement, cette perte est momentanée ;

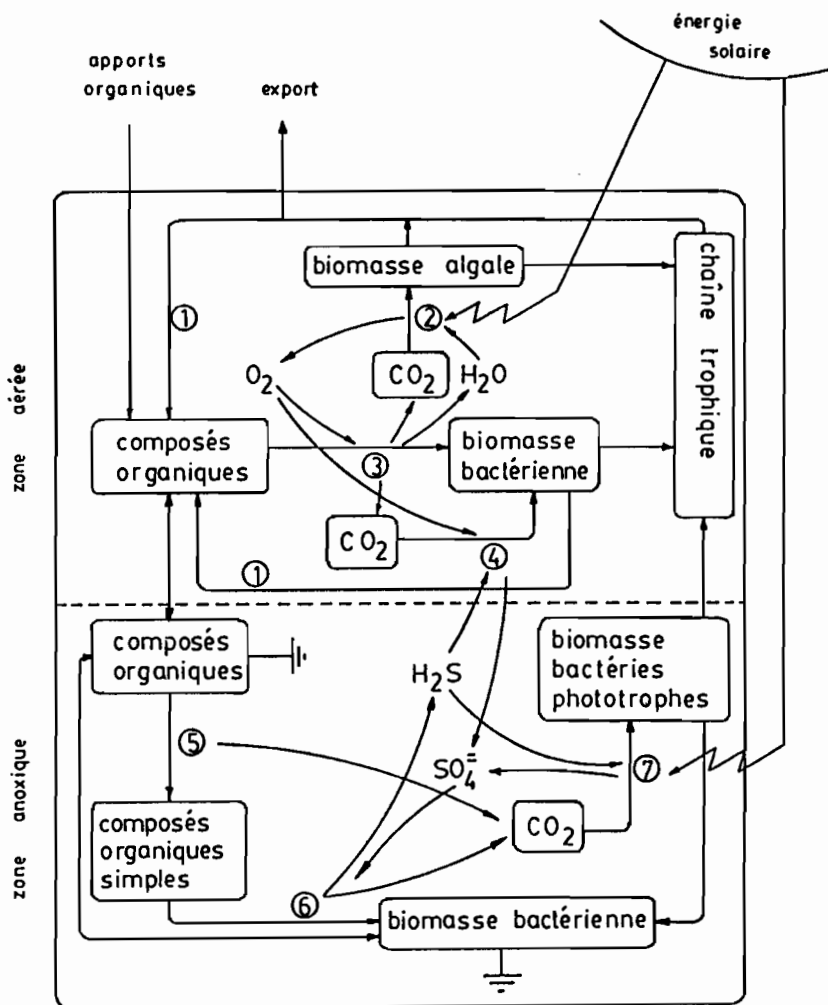


Fig. 90 - Schéma général de la transformation du carbone dans un milieu lagunaire stratifié (Baie de Biétri). Les bactéries phototrophes recyclent une partie des composés accumulés dans l'hypolimnion anoxique, vers la chaîne trophique. Les bactéries sulfato-réductrices sont les principaux organismes assurant la minéralisation totale de la M.O. dans la zone anoxique.

General scheme of carbon turnover in a stratified lagoon as (Biétri Bay). Phototrophic bacteria recycle a part of compounds that accumulate in the anoxic layer, where most of organic matter is completely mineralized by sulfate reduction.

1 = dégradation

2 = photosynthèse algale, algal photosynthesis

3 = hétérotrophie aérobique ; aerobic heterotrophy

4 = chimioolithotrophie ; chemolithotrophy

5 = Fermentation

6 = sulfatoréduction ; sulfate reduction

7 = photosynthèse bactérienne anoxygénique ; anoxygenic bacterial photosynthesis.

par contre elle est définitive dans les milieux méromictiques.

Dans les milieux lagunaires, les bactéries phototrophes en association avec les BSR accomplissent la minéralisation et la récupération de la matière qui transite dans les zones anoxiques (Fig. 90). Dans les habitats à potentiel rédox très négatif, les BSR et les bactéries méthanogènes (BM) sont les oxydants terminaux de la matière organique. Dans le milieu marin, ou dans les milieux lagunaires sous influence marine bien marquée, la sulfato-réduction domine la méthanogénèse ; toutefois, dans ces milieux, les productions de méthane ne sont pas nulles (Cappenberg, 1975 ; Gunnarsson et Rönnow, 1982 ; Oremland et Polcin, 1982 ; Winfrey et Ward, 1983). Dans l'hypolimnion de la baie de Biétri, les concentrations en méthane sont de l'ordre de 5 μ moles/l (observations personnelles), soit 1000 à 2000 fois plus faibles que les concentrations en sulfure, mettant en évidence la voie de la sulfato-réduction. Les BSR qui peuvent utiliser l'acétate, le formiate ou le CO_2 , sont en compétition avec les bactéries méthanogènes (Lupton et Zeikus, 1984). En conséquence, leur rôle est très important dans les milieux lagunaires riches en sulfates, où, en association syntrophique avec les bactéries phototrophes, elles occupent une place importante dans leur fonctionnement.

Dans la nature, outre les rôles ci-dessus mentionnés, les bactéries phototrophes peuvent fixer l'azote moléculaire dans les milieux carencés en azote combiné (Vignais et al, 1985). Cette propriété devrait se manifester dans les milieux lagunaires où l'azote est limitant. En effet, une étude préliminaire a montré que le Thiocapsa pourpre-violet isolé de l'étang du Prévost est capable de fixer l'azote moléculaire (Jouanneau et al, 1980) de même que le Rhodopseudomonas palustris isolé de la baie de Biétri. D'autres auteurs, (Bergstein et al, 1981 ; 1982 ; Matheron et Baulaigue, 1983 ; Mitsui et Ohla, 1982) ont noté une fixation de l'azote par différentes bactéries phototrophes sulfureuses.

Enfin, ces organismes sont aussi des dépollueurs efficaces. Indépendamment de la "détoxication" des milieux intoxiqués par le sulfure, les bactéries phototrophes non sulfureuses peuvent métaboliser des molécules complexes difficilement biodégradables en anaérobiose. Par exemple, les Rhodopseudomonas et Rhodobacter isolés de la baie de Toupah dégradent le catéchol, le benzoate, le palmitate, le cyclohexanecarboxylate ; ils contribuent à la dépollution des milieux lagunaires anoxiques,

suffisamment éclairés et qui reçoivent une trop forte pollution tant chimique qu'organique.

Récemment, l'homme a tenté de mettre à profit ces propriétés remarquables pour essayer de résoudre certains problèmes économiques. Ainsi, les biomasses produites par les bactéries phototrophes ont été utilisées pour constituer un apport nutritif dans l'alimentation des animaux et dans la fertilisation des sols (Kobayashi, 1976 ; Kobayashi et Kurata, 1978 ; Habte et Alexander, 1980). Leur pouvoir auto-épurateur a permis de concevoir des pilotes de traitement des eaux usées où elles interviennent dans des bassins anaérobies (Kobayashi, 1976). Finalement, l'activité nitrogénasique donne aux bactéries phototrophes la possibilité de fixer l'azote moléculaire dans les sols cultivables (rizières) et celle de photoproduire de l'hydrogène, source d'énergie non polluante que l'homme souhaite maîtriser dans un proche avenir (Vignais et al, 1985).

4.3. Résumé du chapitre 4.

De façon à définir et analyser les rôles les plus importants des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires, deux exemples ont été choisis dans deux lagunes différentes (l'étang du Prévost et la baie de Biétri). Dans ces deux milieux, les bactéries phototrophes prolifèrent périodiquement soit dans toute la colonne d'eau en formant une "eau rouge" (étang du Prévost), soit à l'interface entre l'épilimnion aéré et l'hypolimnion anoxique en formant une couche brune (baie de Biétri).

Dans le milieu peu profond (étang du Prévost), les "eaux rouges" sont la conséquence d'une succession de phénomènes écologiques qui débute au printemps par la prolifération d'algues macrophytes. Pendant la période estivale, la décomposition des algues entraîne l'anoxie progressive des eaux et l'accumulation d'hydrogène sulfuré résultant de l'augmentation des bactéries sulfato-réductrices qui prolifèrent dans les 10 premiers cm du sédiment (Desulfovibrio, Desulfobacter). Pendant l'anoxie des eaux, les bactéries phototrophes sulfureuses pourpres prolifèrent en conférant à l'eau sa couleur rouge. Le genre Thiocapsa est dominant (80 % de la communauté). Parmi les Thiocapsa isolés, la plupart d'entre eux ont une apparence rose-rouge; certains sont pourpre-violet, contenant de l'okénone comme principal caroténoïde et constituant une espèce ou sous-espèce nouvelle. Le fait que ces cellules non mobiles envahissent toute la masse d'eau, est peut être dû à leur grande flottabilité grâce à une large capsule autour des cellules. Pendant la durée de "l'eau rouge", l'oxydation du sulfure par ces bactéries est 10 fois supérieure à la production du sulfure par les BSR ; le recyclage du CO_2 et du sulfure accumulés est total.

Dans la baie de Biétri, pendant la période de stratification, les bactéries phototrophes ont proliféré en formant une couche brune entre 3,2 et 4 m de profondeur, dans laquelle différents genres se sont distribués en formant une stratification particulière. Les bactéries pourpres ont été abondantes dans la partie supérieure de la couche brune (Rhodopseudomonas palustris, Chromatium violascens, Chr. vinosum, Chr. gracile) alors que dans la partie inférieure ainsi que dans tout l'hypolimnion des bactéries vertes et brunes ont été les seuls organismes phototrophes rencontrés (Chlorobium vibrioforme, Chl. phaeobacteroides,

Pelodictyon sp). Cette stratification peut être expliquée par les gradients de sulfure et de lumière à travers la couche brune. Les analyses effectuées sur les souches isolées montrent que toutes les bactéries pourpres isolées sont capables de cultiver à l'obscurité en microaérophilie, alors que les bactéries vertes ne cultivent pas dans ces conditions. Pendant la durée de la stratification, ces organismes, limités par les faibles intensités lumineuses qui pénètrent jusqu'à l'hypolimnion, recyclent 35 % du sulfure et du CO_2 formés dans la zone anoxique ; 10 % du sulfure diffuse vers l'épilimnion ; le restant qui s'accumule dans l'hypolimnion est recyclé lors du mélange des eaux.

La biomasse formée par les bactéries phototrophes dans la couche brune de la baie de Biétri est activement consommée par des organismes du zooplancton dont elles constituent 40 à 60 % du régime alimentaire, d'après les analyses effectuées sur les contenus digestifs de l'espèce dominante (Acartia clausi, copépode, calanoïde). Des expériences en laboratoire ont montré que les pontes de femelles de A. clausi sont plus importantes quand elles sont nourries avec des Chromatium (C. vinosum) que quand elles sont nourries avec d'autres bactéries (Rhodopseudomonas, Flavobacterium). Les femelles ne pondent que si le Chromatium ne contient plus de globules de soufre intracellulaire. Quand des algues unicellulaires sont utilisées, les pontes sont 5 fois supérieures à celles obtenues avec le Chromatium.

Pendant la période de stratification, dans la baie de Biétri, la production photosynthétique due aux bactéries phototrophes a été estimée à 41 % de la production photosynthétique totale. Elle a été calculée à 25 - 35 % de la production photosynthétique totale en moyenne annuelle. Ainsi, les bactéries phototrophes consommées par le zooplancton, contribuent au premier maillon de la chaîne trophique qui se développe dans ce milieu stratifié, en recyclant une partie de la matière (et de l'énergie) qui a sédimenté dans les zones anoxiques et qui aurait été perdue pour l'écosystème.

CONCLUSIONS GENERALES

Les lagunes, milieux frontières entre les continents et les mers, sont des milieux à salinité variable, souvent eutrophes, dont la charge organique ainsi que les teneurs élevées en sulfates issus du milieu marin, favorisent la voie de la sulfato-réduction dans les zones anoxiques. La comparaison de 6 milieux lagunaires (3 milieux en région tempérée : étangs du Prévost et de l'Or, lagunes de Certes ; 3 milieux en région tropicale : baies de Biétri, de Abou-Abou et de Toupah) différents autant par leur aspect que leur situation géographique, a été tentée pour essayer de comprendre, voire de généraliser le comportement et le rôle des bactéries sulfato-réductrices et des bactéries phototrophes anoxygéniques qui se développent dans leurs zones anoxiques. Dans les milieux lagunaires étudiés, les zones anoxiques se rencontrent dans les sédiments, ou bien dans les eaux profondes, dans le cas des milieux stratifiés. Elles reçoivent en général suffisamment de lumière pour permettre le développement des bactéries phototrophes qui utilisent les composés formés par les bactéries sulfato-réductrices.

- Maintenance et développement des bactéries sulfato-réductrices (BSR) dans les milieux lagunaires

Dans les trois milieux peu profonds des régions tempérées, les bactéries sulfato-réductrices sont toujours présentes dans les sédiments anoxiques. Elles n'ont été rencontrées dans les eaux que très rarement, pendant les périodes d'anoxies et "d'eaux rouges" (étang du Prévost). Dans les sédiments des différents milieux étudiés où elles sont présentes toute l'année à des taux variant de 10^1 à 10^5 bactéries. ml^{-1} , l'essentiel de leur production est observé dans les 10 premiers centimètres de profondeur. Dans tous les cas, les productions de sulfure les plus fortes ont été obtenues quand le lactate a été utilisé comme substrat ; des productions plus faibles mais non négligeables ont été observées quand l'acétate et le formiate étaient utilisés. De fait, la communauté de bactéries sulfato-

réductrices est dominée par le genre Desulfovibrio qui a été cultivé sur lactate. Le genre Desulfobacter cultivé sur acétate, a souvent été observé dans les sédiments de l'étang du Prévost.

Dans les sédiments plus profonds, entre 20 et 50 cm, l'acétate et le formiate sont plus utilisés que le lactate, soulignant l'adaptation des bactéries sulfato-réductrices à des molécules plus simples, conséquence de la minéralisation au cours de l'enfouissement de la matière organique sédimentée. Dans ces milieux, les activités bactériennes sont dépendantes de la température. Les productions de sulfure augmentent avec l'accroissement de la température au printemps, et diminuent quand elle se stabilise en été.

Dans les 2 milieux stratifiés tropicaux (Baies de Biétri et de Abou-Abou), les productions de sulfure sont très importantes dans la colonne d'eau anoxique (hypolimnion) et supérieures aux productions obtenues dans le sédiment de surface. Les bactéries sulfato-réductrices abondantes en dessous de l'interface entre épi et hypolimnion appartiennent essentiellement aux genres Desulfovibrio (cultivé sur lactate) et Desulfobulbus (cultivé sur propionate). L'activité et la maintenance des bactéries sulfato-réductrices dans les zones anoxiques de ces différents milieux lagunaires dépendent en particulier des concentrations en sulfate et en matière organique. Ainsi, dans la baie de Toupah aux eaux oligohalines dont les teneurs en sulfates n'excèdent pas 2 mmoles par litre, les BSR se maintiennent difficilement et les productions de sulfure ne sont pas décelables. Dans les autres milieux, dont les teneurs en sulfate des eaux varient entre 10 et 25 mmoles, les activités des BSR sont surtout dépendantes des apports en matière organique : les plus grandes productions de sulfure ont été analysées dans les zones d'accumulation des composés organiques. Dans les 6 milieux étudiés, les analyses montrent la dominance des bactéries sulfato-réductrices oxydant le lactate. En fait, dans la nature, ce composé n'est jamais important, ce qui laisse suggérer que les BSR qui l'utilisent (Desulfovibrio, essentiellement) se développent en utilisant l'hydrogène et le CO_2 . L'acétate est aussi un composé bien assimilé par les BSR étudiées. Son utilisation démontre le rôle des BSR dans l'oxydation totale de la matière organique qui sédimente dans les zones anoxiques des différents milieux analysés.

- Maintenance et développement des bactéries phototrophes dans les milieux lagunaires

Les résultats obtenus dans les six lagunes étudiées font apparaître la présence constante des Rhodospirillaceae en nombres relativement faibles, soulignant le caractère ubiquiste de ces organismes. Par contre, les bactéries phototrophes sulfureuses n'abondent que dans les zones anoxiques contenant de l'hydrogène sulfuré. D'une manière générale, les bactéries phototrophes sulfureuses se rencontrent dans les milieux où vivent les BSR, dans la mesure où l'intensité lumineuse est suffisante pour leur développement.

Dans la baie de Toupah, les seules bactéries phototrophes observées ou isolées appartiennent au groupe des bactéries pourpres non sulfureuses. Dans cette baie, les BSR sont en nombre relativement faible et leur activité n'a pas été détectée ; par contre, la charge organique polluante qui provient d'une usine de traitement du latex, stimule les activités des bactéries méthanogènes. Ainsi, il est permis de penser que dans les milieux anoxiques éclairés où les bactéries sulfato-réductrices prolifèrent, les bactéries phototrophes sulfureuses pourpres ou vertes seront dominantes, alors que dans ceux où les bactéries méthanogènes sont plus actives, ce sont surtout les bactéries phototrophes non sulfureuses qui se développeront.

Dans les cinq milieux où les productions de sulfure sont importantes, les bactéries phototrophes sulfureuses se sont multipliées selon des gradients opposés de sulfure et de lumière. Dans les deux milieux stratifiés (Baies de Biétri et de Abou-Abou), les intensités lumineuses qui arrivent en surface de l'hypolimnion anoxique sont faibles mais permettent le photométabolisme des bactéries vertes. Ces dernières qui nécessitent des teneurs en sulfure élevées et qui sont plus sensibles à l'oxygène que les bactéries pourpres, se sont développées dans l'hypolimnion de la station 1 en baie de Biétri, où la pollution organique entraîne de fortes productions de sulfure. Elles ont formé une couche brune à l'interface entre épi et hypolimnion, pendant toute la période de stratification des eaux. Dans les deux baies, quelques bactéries sulfureuses pourpres ont été isolées. Elles se sont développées en surface de la couche brune en baie de Biétri, et dans la chimiocline de la baie de Abou-Abou, quand elle était à sa hauteur maximum, recevant suffisamment de lumière pour le métabolisme des bactéries pourpres. Les analyses de souches isolées ont montré d'une part l'adaptation de certaines bactéries pourpres à de faibles intensités lumineuses (50 à 100 lux),

d'autre part la sensibilité des bactéries vertes à la présence d'oxygène. La maintenance des bactéries phototrophes entre épi et hypolimnion est assurée par leur aptitude à se mouvoir ou à flotter : de nombreuses bactéries isolées ou observées sont mobiles (Rhodopseudomonas, Chromatium) ou vacuolées (Thiodictyon, Pelodictyon) ; elles maintiennent les bactéries immobiles et non vacuolées (Chlorobium).

Dans les 3 milieux peu profonds de la zone tempérée, l'intensité lumineuse qui arrive à la surface des sédiments est assez forte (20 % de l'intensité de surface) pour le photométabolisme des bactéries sulfureuses pourpres. Parmi elles, le genre Thiocapsa a été toujours dominant, représentant 60 à 80 % des communautés observées dans les 3 milieux. C'est un organisme très résistant, en partie grâce à une capsule, s'adaptant aisément à des conditions abiotiques variables grâce à sa grande versatilité métabolique. Parmi les Thiocapsa isolés dans l'étang du Prévost, certains, pigmentés en pourpre-violet par l'okénone qui est leur principal caroténoïde, constituent une espèce ou sous-espèce nouvelle.

- Rôle des bactéries phototrophes et des BSR dans le cycle du soufre en milieu lagunaire

Dans les milieux lagunaires étudiés, la sulfato-réduction est le processus dominant dans la dégradation ultime de la matière organique accumulée dans les zones anoxiques, à l'exception de la baie de Toupah, dans laquelle les eaux pauvres en sulfates limitent la sulfato-réduction au profit de la méthanogénèse. La sulfato-réduction conduit à la formation de CO_2 et de H_2S qui s'accumulent dans les zones anoxiques.

Dans les milieux peu profonds, la majeure partie du sulfure formé est piégé dans les sédiments (FeS , FeS_2) ; la partie qui diffuse vers l'eau est recyclée par les bactéries sulfo-oxydantes (phototrophes ou chimiotrophes). Une forte production de sulfure peut entraîner l'anoxie de la colonne d'eau ; cette anoxie est passagère, au cours des périodes estivales, dans les milieux des régions tempérées comme l'étang du Prévost. Dans cette lagune, pendant l'anoxie des eaux, les bactéries phototrophes (Thiocapsa) prolifèrent en conférant aux eaux leur couleur rouge. Organismes immobiles, ces bactéries se maintiennent dans les eaux grâce, vraisemblablement, à leur large capsule qui leur permet de mieux flotter. Pendant la durée de "l'eau rouge", les bactéries phototrophes recyclent tout le sulfure et le CO_2 accumulés dans l'eau, contribuant ainsi à l'épuration du milieu lagunaire.

Dans le milieu stratifié (Baie de Biétri), l'anoxie de l'hypolimnion est permanente pendant la stratification des eaux. Le sulfure qui s'accumule est partiellement oxydé par les bactéries phototrophes qui prolifèrent à l'interface épi-hypolimnion en formant une couche brune (Chlorobium, Pelodictyon, quelques Chromatium). Dans ce milieu, les bactéries phototrophes dont l'activité est limitée par les faibles intensités lumineuses qui parviennent à la zone anoxique, ne recyclent que 1/3 du sulfure produit dans l'hypolimnion ; ce composé s'accumule pendant toute la période de stratification et est rapidement oxydé au cours du mélange des eaux. Il est formé par les bactéries sulfato-réductrices présentes dans l'hypolimnion, essentiellement en dessous de la couche brune de bactéries phototrophes, entre 4 et 4,5 m de profondeur.

Dans les zones anoxiques des 2 milieux, la sulfato-réduction assure la minéralisation totale de la matière organique. Toutefois, les produits formés (H_2S , CO_2) sont toxiques pour la faune vivant dans ces biotopes et participent au maintien des conditions anoxiques. Les bactéries phototrophes éliminent ces composés en oxydant le sulfure et en assimilant le CO_2 . Grâce à la photosynthèse bactérienne, elles agissent dans le sens d'une épuration d'un milieu anoxique et réducteur. Dans les milieux peu profonds, l'extrême rapidité avec laquelle les bactéries phototrophes oxydent les sulfures accumulés, dénote une grande aptitude de ces milieux à s'auto-épurer. Les bactéries phototrophes par leur manifestation spectaculaire en colorant les eaux en rouge ("signe de la nature"), agissent dans le sens d'une limitation des effets excessifs des crises dystrophiques. Dans les milieux stratifiés, elles ont un rôle de moindre importance, leurs activités étant limitées par les faibles intensités lumineuses.

- Rôle des bactéries phototrophes dans la chaîne trophique et dans la production de biomasse

En participant à l'épuration du milieu lagunaire, les bactéries phototrophes synthétisent une biomasse importante qui s'additionne à la matière organique accumulée dans l'écosystème. Une partie de leur biomasse peut être utilisée par des organismes prédateurs et participer ainsi à la chaîne trophique de ces écosystèmes.

Des études réalisées dans le milieu stratifié en baie de Biétri ont montré les relations existant entre les bactéries phototrophes et le zooplancton. Pendant la stratification des eaux, la communauté zooplanc-

tonique dominée par le copépode calanoïde Acartia clausi se maintient au voisinage de la chimiocline, utilisant les bactéries phototrophes comme nourriture. Les analyses réalisées sur les contenus digestifs des adultes de A. clausi ont montré que les bactéries phototrophes pourpres constituaient 40 à 60 % de son régime alimentaire. De plus, les pontes des femelles de A. clausi nourries avec des bactéries phototrophes ne sont pas négligeables comparativement à celles nourries avec des algues unicellulaires. De toutes les bactéries testées (Rhodopseudomonas palustris, Chromatium vinosum, Flavobacterium sp), les meilleures pontes ont été obtenues par les femelles nourries avec des cellules de Chromatium vinosum quand celles-ci étaient vidées de leurs globules de soufre intra-cellulaires. Dans ces expériences, le maillon intermédiaire de la chaîne trophique constitué par des protozoaires a été volontairement omis confortant ainsi l'idée que les organismes du zooplancton peuvent se nourrir directement de cellules bactériennes libres. Les bactéries phototrophes qui sont utilisées comme source de nourriture dans les milieux stratifiés, participent au premier maillon de la chaîne trophique qui se développe dans l'épilimnion. Leur production qui n'est pas une vraie production primaire est toutefois un complément de la production algale ; elles contribuent avec le phytoplancton à la production photosynthétique totale. Dans la baie de Biétri, leur production a représenté 40 à 50 % de la production photosynthétique totale pendant la période de stratification. Au cours de l'année 1981-1982, la production due aux bactéries phototrophes a représenté en moyenne 35 % de la production photosynthétique totale. De même, dans l'étang de Prévost, après la formation de l'eau rouge, une prolifération de copépodes a été observée. Elle était composée d'organismes benthiques (Tysbe sp.) se nourrissant de bactéries phototrophes (Thiocapsa). Donc, la production de matière formée par les Thiocapsa peut être aussi une bonne source de nourriture pour le zoobenthos. Après l'eau rouge, cette relation trophique a été quelquefois observée à l'interface eau-sédiment.

En conclusion, les interfaces "eau-sédiment" dans les lagunes peu profondes aussi bien que les interfaces "épilimnion aéré-hypolimnion anoxique" dans les lagunes stratifiées, plus profondes, peuvent avoir des caractéristiques similaires : elles constituent des zones de transition où les activités bactériennes et les chaînes trophiques détritiques sont très importantes.

Toutefois, dans le second cas, les bactéries phototrophes qui peuvent se développer au niveau de la chimiocline doivent s'y maintenir ; pour cette raison, la majorité des bactéries observées dans la couche brune en baie de Biétri était constituée de cellules mobiles ou vacuolées capables de se maintenir en nageant ou en flottant.

Dans ces eaux stratifiées, les organismes du zooplancton peuvent se nourrir directement à partir de ces bactéries comme font les organismes du zoobenthos dans les lagunes peu profondes. Les expériences ont montré que le niveau intermédiaire (protozoaires) n'était pas nécessaire. Toutefois, dans l'eau de la baie de Biétri, les flagellés ont toujours été observés dans la couche brune de bactéries phototrophes.

Le zoobenthos dans les lagunes peu profondes et le zooplancton dans les lagunes stratifiées peuvent jouer, dans ce cas, un rôle similaire : en se nourrissant de bactéries et de protozoaires qui se développent à l'interface entre les strates aérées et anoxiques, ils contribuent au recyclage de l'énergie contenue dans les composés réduits organiques et minéraux accumulés dans les strates anoxiques, vers la chaîne trophique qui se développe dans les niveaux aérés supérieurs. Ainsi, sans la relation trophique "bactéries phototrophes-zooplancton ou zoobenthos" présente aux interfaces "eau-sédiment" ou "épilimnion-hypolimnion", une partie de l'énergie contenue dans la matière organique sédimentée et minéralisée dans les couches anoxiques, serait perdue pour la chaîne trophique de ces lagunes. En introduisant une nouvelle énergie dans l'écosystème anoxique, les bactéries phototrophes permettent de récupérer et de réintroduire dans la chaîne trophique une partie de l'énergie et de la matière issues du détritus qui sédimente, et qui seraient perdues pour l'écosystème.

Les bactéries phototrophes qui se trouvent dans la plupart des milieux lagunaires ne prolifèrent que lorsque les conditions leurs sont favorables. Elles ont alors un rôle important à jouer : non seulement elles participent grandement au fonctionnement et au rééquilibrage du cycle du soufre, mais aussi au premier maillon des chaînes trophiques qui se développent dans ces milieux. Elles sont donc des organismes nécessaires dans l'équilibre des écosystèmes lagunaires naturels trop souvent perturbés par les activités humaines. Leur étude tant sur le plan de la physiologie que de l'écologie doit être continuée et encouragée. Elle permettra de mieux connaître certains aspects de leur rôle et de mieux définir leur place et leur action dans notre environnement

ainsi que l'écrivait Norbert Pfennig en 1977 (page 288) :

"Although many phototrophic green and purple bacteria are not as easy to handle as, e.g. the Enterobacteriaceae, they have other qualities that make them rewarding and attractive companions for the researcher - the beautiful colors of their cultures, the stimulating richness in their different cell forms - and sometimes you may feel that as colored photobacteria including the blue green bacteria they live somewhat closer than the scotobacteria to our human world, which is illuminated by the same light that they require for their development".

REFERENCES

- ABDOLLAHI, H. et NEDWELL D.B., 1979.- Seasonal temperature as a factor influencing bacterial sulfate-reduction in a salt march sediment. *Microb. Ecol.*, 5 : 73-79.
- ABELLA, C., MONTESINOS E. et GUERRERO R., 1980.- Field studies on the competition between purple and green sulfur bacteria for available light (Lake Siso, Spain). in: "Shallow lakes. Contribution to their limnology". (M. Dokulil, H. Metz and D. Jewson, eds), Dr W. Junk Pub., The Hague, Hollande, 173-181 pp.
- AKIBA, T., USAMI R. et HORIKOSHI K., 1983.- Rhodopseudomonas rutila, a new species of non-sulfur purple photosynthetic bacteria. *Int. J. Syst. Bact.*, 33 : 551-556.
- ALLER, R.C. et YINGST J.Y., 1980.- Relationships between microbial distributions and the anaerobic decomposition of organic matter in surface sediments of Long Island Sound USA. *Mar. Biol.*, 56 : 29-42.
- AMANIEU, M., 1967.- Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie et Milieu*, 18 : 381-446.
- AMANIEU, M., BALEUX B., GUELORGET O. et MICHEL P., 1975.- Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (Malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie et Milieu*, 25 : 175-204.
- AMBLER, R.P., DANIEL M., HERMOSO J., MEYER T.E., BARTSCH R.G. et KAMEN M. D., 1979.- Cytochrome C₂ sequence variation among the recognized species of purple non-sulfur photosynthetic bacteria. *Nature (Lond.)*, 278 : 659-660.
- ANDREWES, A.G. et LIAAEN-JENSEN S., 1972.- Bacterial carotenoid. 37. Carotenoids of Thiorhodaceae - 9. Structural elucidation of five minor carotenoids from Thiothece gelatinosa. *Acta Chem. Scand.*, 26 : 2194-2204.

- ANSBAECK, J. et BLACKBURN T.H., 1980.- A method for the analysis of acetate turnover in a coastal marine sediment. *Microb. Ecol.*, 5 : 253-264.
- BAAS-BECKING, L.G.M., 1925.- Studies on the sulphur bacteria. *Ann. Bot. Lond.*, 39 : 613-651.
- BADZIONG, W., THAUER R.K. et ZEIKUS J.G., 1978.- Isolation and characterization of Desulfovibrio growing on hydrogen plus sulfate as sole energy source. *Arch. Microbiol.*, 116 : 41-49.
- BAGANDER, L.E., 1980.- Bacterial cycling of sulphur in a baltic sediment: an in situ study in closed systems. *Geomicrobiol. J.*, 2 : 141-159.
- BALEUX, B. et BALEUX M., 1979.- Numération et approche qualitative des populations bactériennes des étangs languedociens (Prévost et Mauguio). I- Bactéries hétérotrophes aérobies et témoins de contamination fécale. in: "Gestion des ressources naturelles renouvelables" AC "Etangs littoraux méditerranéens", D.G.R.S.T., Compte-rendu scientifique des travaux, 65-90 pp.
- BALEUX, B., CAUMETTE P. et TROUSSELLIER M., 1978 a.- Numération et approche qualitative des populations bactériennes des lagunes aménagées de Certes (Arcachon). I- Bactéries hétérotrophes aérobies. Actes Colloques n°7. (ECOTRON). *Publ. Sci. Tech. CNEXO.*, 7 : 503-528.
- BALEUX, B., CAUMETTE P. et TROUSSELLIER M., 1978 b.- Numération et approche qualitative des populations bactériennes des lagunes aménagées de Certes (Arcachon). II- Bactéries sulfo-oxydantes photosynthétiques. Actes Colloques n°7. (ECOTRON). *Publ. Sci. Tech. CNEXO.*, 7 : 529-542.
- BAVENDAMM, W., 1924.- Die farblosen und roten Schwefbakterien des Süß und Salzwassers. Jena. Verlag. G. Fisher.
- BAYLET, R. et SINEGRE F., 1979.- Evolution des populations bactériennes autotrophes intervenant dans le métabolisme du soufre en milieu lagunaire (étang du Prévost, Palavas, Hérault). in: "Gestion des ressources naturelles renouvelables" AC "Etangs littoraux méditerranéens", D.G.R.S.T., Compte-rendu scientifique des travaux, 35-61 pp.
- BEIJERINCK, M., 1895.- Über Spirillum desulfuricans als Ursache von Sulfatereduktion. *Zentrab. Bakt.*, 2 : 1-104.
- BEIJERINCK, M., 1904.- *Arch. Neerl. Sci.*, 2, 4 : 1.
- BERGSTEIN, T., CAVARI B.Z. et FREVERT T., 1982.- Dependence of growth of Chlorobium phaeobacteroides on sulfide concentration. in: "IV th International Symposium on Photosynthetic Prokaryotes", Bombannes, France, CNRS, Inst. Pasteur, abstract A 3.
- BERGSTEIN, T., HENIS Y. et CAVARI B.Z., 1979.- Investigations on the photosynthetic sulfur bacterium Chlorobium phaeobacteroides causing seasonal blooms in lake Kinneret. *Can. J. Microbiol.*, 25 : 999-1007.

- BERGSTEIN, T., HENIS Y. et CAVARI B.Z., 1981.- Nitrogen fixation by the photosynthetic sulphur bacterium Chlorobium phaeobacteroides from the lake Kinneret. Appl. Environm. Microbiol., 41 : 542-544.
- BHARATI, P.A.L., BAULAIGUE R. et MATHERON R., 1980.- Breakdown of glucose by mixed cultures of Escherichia coli, Desulfovibrio vulgaris and Chromatium vinosum. Curr. Microbiol., 4 : 371-376.
- BHARATI, P.A.L., BAULAIGUE R. et MATHERON R., 1982.- Degradation of cellulose by mixed cultures of fermentative bacteria and anaerobic sulphur bacteria. Zbl. Bakt. Hyg., I. Abt. Orig. C3 : 446-474.
- BIEBL, H., 1973.- Die Verbreitung der schwefelfreien Purpurbakterien im Plussee und anderen Seen Ostholsteins. These de Doctorat, Université de Freiburg, RFA, 151 p.
- BIEBL, H. et PFENNIG N., 1977.- Growth of sulfate reducing bacteria with sulphur as electron acceptor. Arch. Microbiol., 112 : 115-117.
- BIEBL, H. et PFENNIG N., 1978.- Growth yields of green sulphur bacteria in mixed cultures with sulphur and sulphate reducing bacteria. Arch. Microbiol., 117 : 9-16.
- BIEBL, H. et PFENNIG N., 1979.- CO₂ fixation by anaerobic phototrophic bacteria in lakes. A review. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., 12 : 48-58.
- BIEBL, H. et PFENNIG N., 1981.- Isolation of members of the family Rhodospirillaceae. in: "The Prokaryotes", (M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag Berlin, 267-273 pp.
- BOAK, A.C. et GOULDER R., 1983.- Bacterioplankton in the diet of the calanoid copepod Eurytemora sp in the Humber estuary. Mar. Biol., 73 : 139-149.
- BOHRER, R., 1980.- Experimental studies on diel vertical migration. in: "Evolution and Ecology of Zooplankton Communities", (W. Kerfoot, ed), Univ. Press. Lond., 65-68 pp.
- BROCK, T.D., 1984.- Biology of Microorganisms (4ème ed.). Prentice Hall, New Jersey, USA, 802 p.
- BRODA, E., 1975.- The evolution of the bioenergetic processes. Pergamon Press, Oxford, 211 p.
- BUNKER, 1936.- A review on the physiology and biochemistry on the sulphur bacteria. H.M.S.O. London.
- BUTLIN, K., 1953.- The bacterial sulphur cycle. Research., 6 : 184-191.
- CAHET, G., 1965.- Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). III- Réduction des composés soufrés. Vie et Milieu, 16 : 917-981.

- CAHET, G., 1974.- Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfato-réducteurs. I. Les acides organiques en milieu lagunaire et marin (Golfe du Lion). Vie et milieu, 24 : 235-258.
- CAHET, G., 1975.- Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfato-réducteurs. II. Relations syntrophiques. Vie et milieu, 25 : 49-66.
- CALDWELL, D.E. et TIEDJE J.M., 1975 a.- A morphological study of anaerobic bacteria from the hypolimnia of two Michigan lakes. Can. J. Microbiol., 21 : 362-376.
- CALDWELL, D.E. et TIEDJE J.M., 1975 b.- The structure of anaerobic bacterial communities in the hypolimnia of several Michigan lakes. Can. J. Microbiol., 21 : 377-385.
- CAMPBELL, L., 1974.- The genus Desulfotomaculum. in: "Bergey's Manual of Determinative Bacteriology" (R.E. Buchanan and N.E. Gibbons, eds), The Williams and Wilkins Company, Baltimore, 572-573 pp.
- CAPPENBERG, T.E., 1975.- Relationships between sulfate-reducing and methane-producing bacteria. Plant and Soil, 43 : 125-139.
- CARMOUZE, J.P., 1984. - Généralisation d'une méthode de détermination du carbone minéral total par pHmétrie dans les eaux. Son application à l'étude du métabolisme aérobie d'une lagune tropicale. Rev. Hydrobiol. Trop. 17 (3) :
- CASTENHOLZ, R.W. et PIERSON B.K., 1981.- Isolation of members of the family Chloroflexaceae. in: "The Prokaryotes", (M.P. Starr, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel, eds), Springer-Verlag, Berlin, 290-298 pp.
- CAUMETTE, P., 1978.- Participation des bactéries phototrophes dans le métabolisme du soufre en milieu lagunaire méditerranéen (Étang du Prévost). Etude des crises dystrophiques (Malaïgues). Thèse de Doctorat de spécialité, U.S.T.L., Montpellier, 171 p.
- CAUMETTE, P., 1979.- Numération et approche qualitative des populations bactériennes des étangs languedociens. II. Bactéries sulfoxydantes photosynthétiques et bactéries sulfato-réductrices. in: "Gestion des ressources naturelles renouvelables" A C "étangs littoraux méditerranéens", D.G.R.S.T., compte-rendu scientifique des travaux, 91-119 pp.
- CAUMETTE, P., 1981.- Rôle des bactéries sulfato-réductrices et des bactéries phototrophes pendant les phénomènes de crises dystrophiques à eaux rouges dans un étang saumâtre méditerranéen (étang du Prévost, Montpellier, France). Rapp. Proc. Verb. CIESM, 27 (fasc. 3) : 62-64.
- CAUMETTE, P., 1982.- Contribution of phototrophic bacteria to the food chain in a stratified tropical lagoon. in: "IV th International Symposium on Photosynthetic Prokaryotes", Bombannes, France, C.N.R.S., Institut Pasteur, abstract A 9.

- CAUMETTE, P., 1984.- Distribution and characterization of phototrophic bacteria isolated from the water of Bietri Bay (Ebrié Lagoon, Ivory Coast). *Can. J. Microbiol.*, 30 : 273-284.
- CAUMETTE, P. et BALEUX B., 1980.- Etude des eaux rouges dues à la prolifération des bactéries photosynthétiques sulfo-oxydantes dans l'étang du Prévost, lagune saumâtre méditerranéenne. *Mar. Biol.*, 56 : 183-194.
- CAUMETTE, P., PAGANO M. et SAINT-JEAN L., 1983.- Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- CAUMETTE, P., SCHMIDT K., BIEBL H. et PFENNIG N., 1985.- Characterization of a *Thiocapsa* strain containing okenone as major carotenoid. *Syst. Appl. Microbiol.*, 6 : 132-136.
- CAUMETTE, P., WEST P. et COLWELL R.R., 1985.- Seasonal changes in the communities of aerobic heterotrophic bacteria isolated from water and sediment of a tropical brackish lagoon (Ebrié Lagoon, Ivory Coast). *Appl. Environm. Microbiol.*, (soumis)
- CERRUTI, A., 1938.- Le condizioni oceanografiche e biologiche del mar piccolo di Taranto durante l'Agosto del 1938. *Boll. Pesca. Piscicoltura. Idrobiol.*, 14 : 711-751.
- CHARLES-DOMINIQUE, E. et DURAND J.R., 1979.- Les lagunes de Côte d'Ivoire. Bibliographie provisoire. *Arch. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.*, Abidjan, 5 : 1-24.
- CHEBOTAREV, E.N., GORLENKO V.M. et KACHALKIN V.I., 1973.- Microbial hydrogen sulfide formation in Lake Repnoe (Slavyansk Lakes). *Mikrobiologiya*, 42 : 537-541.
- CHEBOTAREV, E.N., GORLENKO V.M. et KACHALKIN V.I., 1974.- Microbial production of hydrogen sulfide in Lake Veisovoe (Slavyansk Lakes). *Mikrobiologiya*, 43 : 321-325.
- CHRISTENSEN, D., 1984.- Determination of substrates oxidized by sulfate reduction in intact cores of marine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 29 : 189-192.
- CLARK, A.E. et WALSBY A.E., 1978.- The occurrence of gas-vacuolate bacteria in lakes. *Arch. Microbiol.*, 118 : 223-228.
- CLINE, J.D., 1969.- Spectrophotometric determination of hydrogen sulfide in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 454-458.
- COHEN, Y., JØRGENSEN B.B., PADAN E. et SHILO M., 1975.- Sulphide-dependent anoxygenic photosynthesis in a cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*. *Nature*, 275.
- COHEN, Y., KRUMBEIN W.E., GOLDBERG M. et SHILO M., 1977 a.- Solar Lake (Sinai). I. Physical and chemical limnology. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 597-606.

- COHEN, Y., KRUMBEIN W.E. et SHILO M., 1977 b.- Solar Lake (Sinai). II. Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 609-620.
- COHEN-BAZIRE, G., 1963.- Some observations on the organization of the photosynthetic apparatus in purple and green bacteria. in: "Bacterial Photosynthesis", (H. Guest, A. San Pietro and L.P. Vernon, eds), Yellow Springs, Ohio, The Antioch Press.
- COHN, F., 1874.- The peach coloured bacterium. *Quart. J. Microb. Sci.*, 14 : N.S. : 399-400.
- COHN, F., 1875.- Untersuchungen über Bakterien.II. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. I., Breslau., 141-207.
- CRANDELL, G.F. et HORACEK B., 1973.- Stratification in big lagoon California and its effect on copepod populations. *Crustaceana*, 25 : 261-266.
- CULVER, D.A. et 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.
- CVIIC, V., 1955.- Red water in the lake "Malo Jerezo". *Acta Adriatica*, 6 : 1-15
- CVIIC, V., 1960.- Apparition d'eau rouge dans le Velikojerezo. *Rapp. Proc. Verb. CIESM*, 15 : 79-81.
- CZECZUGA, B., 1973.- The role of bacteria of the genus *Chlorobium* purifying water reservoirs from H_2S /cellular and extracellular production. in: "Atti 5° Coll. Int. Oceanogr. Med.", Messina, 487-494 pp.
- DAHLBÄCK, B. et GUNNARSSON L.A.H., 1981.- Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture. *Mar. Biol.*, 63 : 269-275.
- DEVEZE, L. et FAUVEL Y., 1966.- Un phénomène bactérien d'eaux rouges dans l'étang de l'Ingril (Hérault). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 30 : 365-374.
- DREWS, G., 1981.- *Rhodospirillum salexigens*, spec. nov., an obligatory halophilic phototrophic bacterium. *Arch. Microbiol.*, 130 : 325-327.
- DUBININA, G.A. et GORLENKO V.M., 1975.- New filamentous photosynthetic green bacteria with gas vacuoles. *Mikrobiologiya*, 44 : 511-517.
- DUBININA, G.A. et KUZNETSOV S.I., 1976.- The ecological and morphological characteristics of microorganisms in Lesnaya Lamba (Karelia). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 61 : 1-19.
- DUFOUR, P. et MAURER D., 1979.- Pollution organique et eutrophisation en milieu tropical saumâtre. *Rev. Biol. Ecol. Medit.*, 6 : 252.
- DURAND, J.R. et CHANTRAINE J.M., 1982.- L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 15 : 85-113.
- ECKERSLEY, K. et DOW C.S., 1980.- *Rhodospseudomonas blastica* sp. nov.: a member of the Rhodospirillaceae. *J. Gen. Microbiol.*, 119 : 465-473.

- EHREMBERG, V., 1830.- Neue Beobachtungen über Blutartige Erscheinungen im Aegypten, Arabien und Siberien. Ann. Phys. und Chem., 18 : 477-514.
- EIMHJELLEN, K.E., 1970.- Thiocapsa pfennigii sp. nov., a new species of the phototrophic sulfur bacteria. Arch. Mikrobiol., 73 : 193-194.
- ELLIS, M., 1932.- Sulfur bacteria. A monograph. Longmans and Green, eds. New York. USA., 261 p.
- ENGELMANN, 1888.- Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Zeit., 46 : 661-709.
- ESTEVE, I., GUERRERO R., MONTESINOS E. et ABELLA C., 1983.- Electron microscope study of the interaction of epibiontic bacteria with Chromatium minus in natural habitats. Microb. Ecol., 9 : 57-64.
- FENCHEL, T., 1969.- The ecology of marine microbenthos IV. Ophelia, 6 : 1-182.
- FENCHEL, T. et BLACKBURN T.H., 1979.- Bacteria and mineral cycling. Academic Press, London, 225 p.
- FENCHEL, T. et JØRGENSEN B.B., 1977.- Detritus food chain in aquatic ecosystems: the role of bacteria. in: "Advances in Microbial Ecology", (M. Alexander, ed), Plenum Press, New York, 1-55 pp.
- FLEICHER, 1860.- Über ein Massenhafte auf treter von Protococcus roseo-persicinus. Ktz. Helvigia., 2 : 37-39.
- FORTI, A., 1933.- Il fenomeno del Lago di Sangue nello stagno di Pergusa in Sicilia. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 40 : 76.
- FOWLER, V.J., PFENNIG N., SCHUBERT W. et STACKEBRANDT E., 1984.- Towards of phylogeny of phototrophic purple sulfur bacteria. 16 S rRNA oligonucleotide cataloguing of 11 species of Chromatiaceae. Arch. Microbiol., 139 : 382-387.
- FOX, G.E., PECHMAN K.R. et WOESE C.R., 1977.- Comparative cataloguing S ribosomal ribonucleic acid: molecular approach to prokaryotic systematics. Int. J. Syst. Bact., 27 : 44-57.
- FUJITA, Y., TANAGUTI T., IIZUKA S. et ZENITANI B., 1967.- Microbiological studies on shallow water marine areas. 4. On the liberation and accumulation of sulfides in mud sediment, and its relation to the formation of anoxic layer. Bull. Fac. Nagasaki Univ., 24 : 79-88.
- FUJITA, Y. et ZENITANI B., 1975.- Distribution of phototrophic bacteria in Omura Bay during the summer with special reference to brown Chlorobium. J. Oceanogr. Soc. Jap., 31 : 124-130.
- GENOVESE, S., 1963.- The distribution of the H₂S in the lake of Faro with particular regards to the presence of red water. in: "Symposium on Marine Microbiology", (C. Oppenheimer, ed), C. Thomas Pub., Springfield, Illinois, USA, 194-204 pp.

- GERBER, R.P. et MARSHALL N., 1975.- Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atoll. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 815-824.
- GEST, H. et FAVINGER J.L., 1983.- Heliobacterium chlorum, an anoxygenic brownish-green photosynthetic bacterium containing a "new" form of bacteriochlorophyll. *Arch. Microbiol.*, 136 : 11-16.
- GIBBONS, N.E. et MURRAY R.G.E., 1978.- Proposals concerning the higher taxa of bacteria. *Int. J. Syst. Bact.*, 28 : 1-6.
- GIBSON, J., PFENNIG N. et WATERBURY J.B., 1984.- Chloroherpeton thalassium, gen. nov. et spec. nov.; a non-filamentous, flexing and gliding green sulfur bacterium. *Arch. Microbiol.*, 138 : 96-101.
- GIBSON, J., STACHEBRANDT E., ZABLEN L.B., GUPTA R. et WOESE C.R., 1979.- A phylogenetic analysis of the purple photosynthetic bacteria. *Curr. Microbiol.*, 3 : 59-64.
- GIETZEN, F., 1931.- Untersuchungen über Marine Thiorhodaceae. *Zentral P. Bakt.*, II, 83 : 183.
- GILLEPSIE, L., 1920.- Reduction potential of bacterial cultures and of waterlogged soils. *Soil Sci.*, 9 : 199-216.
- GLOE, A., PFENNIG N., BROCKMANN H. et TROWITZSCH W., 1975.- A new bacteriochlorophyll from brown colored Chlorobiaceae. *Arch. Microbiol.*, 102 : 103-109.
- GOEHLE, K.H. et STORR J.F., 1978.- Biological layering resulting from the extreme meromictic stability, Devil's Hole, Abaco Island, Bahamas. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 550-555.
- GOPHEN, M., 1977.- Feeding of Daphnia on Chlamydomonas and Chlorobium. *Nature*, 265 : 271-273.
- GOPHEN, M., CAVARI B.Z. et BERMAN T., 1974.- Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature (Lond.)*, 247 : 393-394.
- GORLENKO, V.M., 1970.- A new phototrophic green sulfur bacteria Prosthecochloris aestuarii nov. gen., nov. spec. *Zeitsch. Allg. Mikrob.*, 10 : 147-149.
- GORLENKO, V.M., 1972.- A new species of phototrophic brown sulfur bacteria Pelodictyon phaeum nov. sp. *Mikrobiologiya*, 41 : 370-371.
- GORLENKO, V.M., CHEBOTAREV E.N. et KACHALKIN V.I., 1973.- Microbiological processes of oxidation of hydrogen sulfide in the Repnoe lake (Slavonic lake). *Mikrobiologiya*, 42 : 723-728.
- GORLENKO, V.M., CHEBOTAREV E.N. et KACHALKIN V.I., 1974.- Microbial oxidation of hydrogen sulfide in lake Veisovo (Slavyansk Lake). *Mikrobiologiya*, 43 : 772-776.
- GORLENKO, V.M., KRASILNIKOVA E.N., NIKINA O.G. et TATARINOVA N.J., 1979.- A new motile purple sulfur bacteria Lamprobacter modestohalophilus nov. gen., nov. sp., with gas vacuole. *Izd. Akad. Nauk SSSR. Ser. Biol.*, 5 : 767-769.

- GORLENKO, V.M. et PIVOVAROVA T.A., 1977.- On the belonging of blue-green alga, Oscillatoria coerulea gicklhorn 1921 to a new genus of Chlorobacteria, Oscillochoris nov. gen. lzd. Akad. Nauk SSSR. Moscow, Ser. Biol., 3 : 396-409.
- GORLENKO, V.M., VAINSTEIN M.B. et KACHALKIN V.I., 1978.- Microbiological characteristics of Lake Mogilnoye. Arch. Hydrobiol., 81 : 475-492.
- GOULDER, R., 1971.- The effect of saprobic conditions on some ciliated protozoa in the benthos and hypolimnion of an eutrophic pond. Fresh. Wat. Biol., 1 : 307-318.
- GROHMANN, G., 1978.- La Plante. Triades Editions, Paris, 412 p.
- GUELORGET, O. et MICHEL P., 1979.- Les sites lagunaires du littoral méditerranéen français. Inventaire et typologie. in: "Gestion des ressources naturelles renouvelables" AC "Etangs littoraux méditerranéens", D.G.R.S.T., Comte-rendu scientifique des travaux, 1-14 pp.
- GUERRERO, R. et ABELLA C., 1978.- Dinamica espacioc temporal de las poblaciones bacterianas fotosintéticas en la laguna anaerobia de las aguas sulfurosas. Oecologia Aquatica, 3 : 193-205.
- GUERRERO, R., ABELLA C. et MIRACLE M.R., 1978.- Spatial and temporal distribution of bacteria in a meromictic karstic lake basin : relationships with physicochemical parameters and zooplankton. Verh. Internat. Verein. Limnol., 20 : 2264-2271.
- GUERRERO, R., MAS J. et PEDROS-ALIO C., 1984.- Buoyant density changes due to intracellular content of sulfur in Chromatium warmingii and Chromatium vinosum. Arch. Microbiol., 137 : 350-356.
- GUIRAL, D., 1984. - Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical (baie de Biétri, Lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. Trop. 17 (3) : 191-206.
- GUNNARSSON, L.A.H. et RÖNNOW P.H., 1982.- Interrelationships between sulfate reducing and methane producing bacteria in coastal sediments with intense sulfide production. Mar. Biol., 69 : 121-128.
- HABTE, M. et ALEXANDER M., 1980.- Nitrogen fixation by photosynthetic bacteria in lowland rice culture. Appl. Environm. Microbiol., 39 : 342-347.
- HAMNER, W.N., GILMER R.W. et HAMNER P.P., 1982.- The physical, chemical and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. Limnol. Oceanogr., 27 : 896-909.
- HANSEN, T.A., SEPERS A.B.J. et VAN GEMERDEN H., 1975.- A new purple bacterium that oxidizes sulfide to extracellular sulfur and sulfate. Plant and Soil, 43 : 17-27.
- HAYDEN, J., 1972.- The relationship between zooplankton distribution and physico-chemical characteristics in Medicine Lake. South Dakota. Proc. S. D. Acad. Sci. South Dakota, 51 : 269-270.

- HEINLE, D.R., HARRIS R.P. et FLEMER D.A., 1977.- Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, 40 : 241-353.
- HELDT, J.H., 1952.- Les eaux rouges. *Soc. Sci. Naturelles Tunisie*, 5 : 103-106.
- HENARD, D. et VAULOT D., 1979.- Production primaire de l'étang de l'Or. in: "Gestion des ressources naturelles renouvelables" AC "Etangs littoraux méditerranéens", D.G.R.S.T., Compte-rendu scientifique des travaux, 120-143 pp.
- HERBERT, R.A. et TANNER A.C., 1977.- The isolation and some characteristics of photosynthetic bacteria (Chromatiaceae and Chlorobiaceae) from antarctic marine sediments. *Appl. Bact.*, 43 : 437-445.
- HINZE, G., 1913.- *Ber. Deut. Botan. Ges.*, 31 : 189.
- HIRAISHI, A., HOSHINI Y. et KITAMURA H., 1984.- Isoprenoid quinone composition in the classification of Rhodospirillaceae. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 30 : 197-210.
- HOLM-HANSEN, O., LORENZEN C., HOLMES R. et STRICKLAND J., 1965.- Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 30 : 3-15.
- HOWES, B.L., DACEY J.W.H. et KING G.M., 1984.- Carbon flow through oxygen and sulfate reduction pathways in salt marsh sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 29 : 1037-1051.
- IMHOFF, J.F., 1982.- Taxonomy and molecular evolution of phototrophic bacteria. in: "IV th International Symposium on Photosynthetic Prokaryotes", Bombannes, France, C.N.R.S., Institut Pasteur, abstract A 21.
- IMHOFF, J.F., 1983.- *Rhodopseudomonas marina* sp. nov., a new marine phototrophic purple bacterium. *Syst. Appl. Microbiol.*, 4 : 512-521.
- IMHOFF, J.F., 1984.- Reassignment of the genus *Ectothiorhodospira* Pelsh 1936 to a new family, Ectothiorhodospiraceae, Fam. nov. and emended description of the Chromatiaceae Bavendamm 1924. *Int. J. Syst. Bact.*, 34 : 338-339.
- IMHOFF, J.F., HASHWA F. et TRÜPER H.G., 1978.- Isolation of extremely halophilic phototrophic bacteria from the alkaline Wadi Natrum Egypt. *Arch. Hydrobiol.*, 84 : 381-388.
- IMHOFF, J.F., TINDALL B.J., GRANT W.D. et TRÜPER H.G., 1981.- *Ectothiorhodospira vacuolata* sp. nov., a new phototrophic bacterium from soda lakes. *Arch. Microbiol.*, 130 : 238-242.
- IMHOFF, J.F. et TRÜPER H.G., 1977.- *Ectothiorhodospira halochloris* sp. nov., a new extremely halophilic phototrophic bacterium containing bacteriochlorophyll *b*. *Arch. Microbiol.*, 114 : 115-121.
- IMHOFF, J.F. et TRÜPER H.G., 1980.- *Chromatium purpuratum*, sp. nov., a new species of the Chromatiaceae. *Zbl. Bakt. Hyg. I. Abt. Orig. Cl* : 61-69.

- IMHOFF, J.F. et TRÜPER H.G., 1981. - Ectothiorhodospira abdelmalekii, sp. nov., a new halophilic and alkalophilic phototrophic bacterium. Zbl. Bakt. Hyg. I. Abt. Orig. C2 : 228-234.
- IMHOFF, J.F., TRÜPER H.G. et PFENNIG N., 1984. - Rearrangement of the species and genera of the phototrophic "purple non sulfur" bacteria. Int. J. Syst. Bact., 34 : 340-343.
- INGVORSEN, K. et JØRGENSEN B.B., 1979. - Combined measurement of oxygen and sulfide in water samples. Limnol. Oceanogr., 24 : 390-393.
- INGVORSEN, K. et JØRGENSEN B.B., 1982. - Seasonal variation in the H₂S emission to the atmosphere from intertidal sediments in Denmark. Atmosph. Environm., 16 : 855-865.
- JANSEN, K., THAUER R.K., WIDDEL F. et FUCHS G., 1984. - Carbon assimilation pathways in sulfate reducing bacteria. Formate, carbon dioxide, carbon monoxide and acetate assimilation by Desulfovibrio baarsii. Arch. Microbiol., 138 : 257-262.
- JØRGENSEN, B.B., 1977a. - Bacterial sulfate reduction within reduced micro-niches of oxidized marine sediments. Mar. Biol., 41 : 7-17.
- JØRGENSEN, B.B., 1977b - The sulfur cycle of a coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). Limnol. Oceanogr., 22 : 814-832.
- JØRGENSEN, B.B., 1978. - A comparison of methods for the quantification of bacterial sulfate reduction in coastal marine sediment.
I. Measurement with radiotracer techniques.
II. Calculation from mathematical models.
III. Estimation from chemical and bacteriological field data. Geomicrobiol. J., 1 : 11-64.
- JØRGENSEN, B.B., 1982. - Ecology of the bacteria of the sulphur cycle with special reference to anoxic-oxic interface environments. in : "Sulphur Bacteria", (J.R. Postgate and D.P. Kelly, eds), London, Grande-Bretagne. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 298 : 543- 561 pp.
- JØRGENSEN, B.B., 1983. - The microbial sulphur cycle. in: "Microbial Geochemistry", (W.E. Krumbein, ed), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 91-124 pp.
- JØRGENSEN, B.B. et COHEN Y., 1977. - Solar lake (Sinai) 5 - The sulphur cycle of the benthic cyanobacterial mats. Limnol. Oceanogr., 22 : 657-666.
- JØRGENSEN, B.B. et FENCHEL T., 1974. - The sulfur cycle of a marine sediment model system. Mar. Biol., 24 : 189-201.
- JØRGENSEN, B.B., KUENEN J.G. et COHEN Y., 1979. - Microbial transformations of sulfur compounds in a stratified lake (Solar lake Sinai). Limnol. Oceanogr., 24 : 799-822.
- JØRGENSEN, B.B., REVSBECH N.P., BLACKBURN T.H. et COHEN Y., 1979. - Diurnal cycle of oxygen and sulfide microgradients and microbial photosynthesis in a cyanobacterial mat. sediment. Appl. Environm. Microbiol., 38 : 46-58.

- JOUANNEAU, Y., SIEFERT E. et PFENNIG N., 1980. - Microaerobic nitrogenase activity in *Thiocapsa* sp., strain 5811. FEMS Microbiol. Lett., 9 : 89-93.
- KAISER, P., 1966. - Ecologie des bactéries photosynthétiques. Rev. Ecol. Biol. Sol, 3 : 409-472.
- KÄMPF, C. et PFENNIG N., 1980. - Capacity of Chromatiaceae for chemotrophic growth. Specific respiration rates of *Thiocystis violacea* and *Chromatium vinosum*. Arch. Microbiol., 127 : 125-135.
- KEPPEN, O.I. et GORLENKO V.M., 1975. - A new species of purple budding bacteria containing bacteriochlorophyll *b*. Mikrobiologiya, 44 : 258-264.
- KING, R.D. et TYLER P.A., 1982. - Lake Fidler, a meromictic lake in Tasmania. Arch. Hydrobiol., 93 : 393-422.
- KLUYVER, A.J. et VAN NIEL C.R., 1936. - Prospects for a natural system of classification of bacteria. Zbl. Bakt. Parasitenkunde. Infektionskrankh und Hyg., 11 Abt., 94 : 369.
- KOBAYASHI, M., 1976. - Utilization and disposal wastes by photosynthetic bacteria. in: "Microbial Energy Conversion" (H.G. Schlegel and J. Barnea, eds), UNITAR Seminar, Erich Goltze KG, Göttingen, 443-453 pp.
- KOBAYASHI, M. et KURATA S., 1978. - The mass culture and cell utilization of photosynthetic bacteria. Process. Biochem., 13 : 27-30.
- KOHLER, H.P., AHRING B., ABELLA C., INGVORSEN K., KEWELOH H., LACZKO E., STUPPERICH E. et TOMEI F., 1984. - Bacteriological studies on the sulfur cycle in an anaerobic part of the hypolimnion and in the surface sediments of Rot see in Switzerland. FEMS Microbiol. Lett., 21 : 279-286.
- KUENEN, J.G. et TUOVINEN O.H., 1981. - The genera *Thiobacillus* et *Thiomicrospira*. in: "The Prokaryotes" (M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows et H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag, Berlin, 1023-1036 pp.
- KUZNETSOV, S.I., 1970. - The microflora of lakes and its geochemical activity - Austin, London, University of Texas Press, U.S.A.
- LAANBROECK, H.J. et PFENNIG N., 1981. - Oxidation of short chain fatty acids by sulfate reducing bacteria in freshwater and in marine sediments. Arch. Microbiol., 128 : 330-335.
- LABOURG, J.P., 1975. - Contribution à l'hydrologie des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. Les eaux blanches. Bull. Soc. Linné. Bordeaux, 5 : 3-7.
- 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. Rev. Ges. Hydrobiol., 63 : 77-119.
- LAPORTE, J., 1979. - Structure hydrologique des étangs littoraux. Les cycles minéraux annuels dans l'eau et les sédiments dans les étangs du Prévost et de Maugio. in "Gestion des ressources naturelles renouvelables" AC "étangs littoraux méditerranéens" D.G.R.S.T., Compte rendu scientifique des travaux., 15-34 pp.

- LA RIVIERE, J.W.H., 1966. - The microbial sulfur cycle and some of its implications for the geochemistry of sulfur isotopes. *Geologische Rundschau*, 55 : 568-582.
- LA RIVIERE, J.W.H. et SCHMIDT K., 1981. - Morphologically conspicuous sulfur - oxidizing Eubacteria. in: "The Prokaryotes" (M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows, H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag, Berlin, 1037-1048 pp.
- LASSERRE, G., 1976. - Dynamique des populations ichtyologiques lagunaires. Thèse de doctorat es science, USTL, Montpellier, France, 306 p.
- LAUTERBORN, R., 1915. - Die Sapropelische lebewelt. Ein Beitrag zur biologie des Faulschlamms natürlicher Gewässer. *Verh. d. Naturhist. Med. 2.*, Heidelberg, NF, 13 : 395.
- LAWRENCE, J.R., HAYNES R.C. et HAMMER U.T., 1978. - Contribution of photosynthetic green sulphur bacteria to total primary production in a meromictic saline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 201-207.
- LUPTON, F.S. et ZEIKUS J.G., 1984. - Physiological basis for sulfate-dependent hydrogen competition between sulfidogens and methanogens. *Curr. Microbiol.*, 11 : 7-12.
- MAC CRADY, M.H., 1918. - Tables for rapid interpretation of fermentative tube results. *Can. Publ. Health*, 9 : 201.
- MAC INTYRE, S. et MELACK J.M., 1982. - Meromixis in an equatorial African soda lake. *Limnol. Oceanogr.*, 27 : 595-609.
- MACKAS, D.L. et 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.
- MADIGAN, M.T., 1984. - A novel photosynthetic purple bacterium isolated from a yellowstone hot spring. *Science*, 225 : 313-315.
- MANGENOT, G., 1934. - Sur l'association d'une rhodobactérie et d'un infusoire. *C.R. Soc. Biol.*, 117 : 843.
- MATHERON, R., 1976. - Contribution à l'étude écologique, systématique et physiologique des Chromatiaceae et des Chlorobiaceae isolées des sédiments marins. Thèse de doctorat d'Etat, Univ. Aix-Marseille III, France, 193 p.
- MATHERON, R. et BAULAIGUE R., 1972. - Bactéries photosynthétiques sulfureuses marines. *Arch. Mikrobiol.*, 86 : 291-304.
- MATHERON, R. et BAULAIGUE R., 1976a. - Sur l'écologie des Chromatiaceae et des Chlorobiaceae marines. *Ann. Microbiol. (Institut Pasteur)*, 127 : 515-520.
- MATHERON, R. et BAULAIGUE R., 1976b. - Bactéries fermentatives, sulfato-réductrices et phototrophes sulfureuses en cultures mixtes. *Arch. Microbiol.*, 109 : 319-320.
- MATHERON, R. et BAULAIGUE R., 1977. - Influence de la pénétration de la lumière solaire sur le développement des bactéries phototrophes sulfureuses dans les environnements marins. *Can. J. Microbiol.*, 23 : 267-270.

- MATHERON, R., et BAULAIGUE R., 1983. - Photoproduction d'hydrogène sur soufre et sulfure par des Chromatiaceae. Arch. Microbiol., 135 : 211-214.
- MATSUYAMA, M., 1979. - On the purple sulfur bacterium, Chromatium sp. densely populating the mid-depth of Lake Kaiike, Kamikoshiki Island. Kagoshima prefecture. Jap. J. Limnol., 40 : 20-28.
- MATSUYAMA, M. et SHIROUZU E., 1978. - Importance of photosynthetic sulfur bacteria Chromatium sp. as an organic matter producer in Lake Kaiike - The Jap. J. Limnol., 39 : 103-111.
- MITSUI, A. et OHLA Y., 1982. - Enhancement of hydron photoproduction by marine Chromatium sp. Miami PBS 1071, grown in molecular nitrogen. in : "Advances in Biotechnology", Vol II, (M. Moo-Young et C.W. Robinson, eds), Pergamon Press, Oxford, 303-307 pp.
- MONTESINOS, E., 1982. - Ecofisiología de la fotosíntesis bacteriana - Thèse de Doctorat Ph.D, Univ. Autonome de Barcelone, Espagne, 258 p.
- MURRAY, R.G.E., 1968. - Microbial structure as an aid to microbial classification and taxonomy. Faculté des Sciences de l'Université J.E. Purkynne, Spisy (Brno), 43 : 249-252.
- NEDWELL, D.B. et ABRAM J.W., 1979. - Relative influence of temperature and electron donor and electron acceptor concentrations on bacterial sulfate reduction in saltmarsh sediment. Microb. Ecol., 5 : 67-72.
- NEUTZLING, O., IMHOFF J.F. et TRÜPER H.G., 1984. - Rhodospseudomonas adriatica sp. nov., a new species of the Rhodospirillaceae, dependent on reduced sulfur compounds. Arch. Microbiol., 137 : 256-261.
- NISSSEN, H. et DUNDAS I.D., 1984. - Rhodospirillum salinarum sp. nov., a halophilic photosynthetic bacterium isolated from a Portuguese saltern. Arch. Microbiol., 138 : 251-256.
- NORTHCOTE, T.G. et HALSEY T.G., 1969. - Seasonal changes in the limnology of some meromictic lakes in Southern British Columbia. J. Fisch. Res. Bd. Canada, 26 : 1763-1787.
- OHLE, W., 1954. - Sulfat als "Katalysator" des Limnischen Stoffkreislaufes. Jahrb. Vom Wasser, 21 : 13-32.
- OLSON, J.M., 1970. - The evolution of photosynthesis. Science, 168 : 438-446.
- OREMLAND, R.S. et POLCIN S., 1982. - Methanogenesis and sulfate-reduction: competitive and non-competitive substrates in estuarine sediments. Appl. Environm. Microbiol., 44 : 1270-1276.
- ORLA-JENSEN, S., 1909. - Die Hauptlinien des Natürlichen Bakterien systems. Zen. Bakt. Parasit. Infect., 22 : 97-98.
- OSNITSKAYA, L.K. et CHUDINA V.I., 1978. - Photosynthetic bacteria from Lake Vanda (Antartica). Mikrobiologiya, 47 : 131-137.
- PAGANO, M. et SAINT JEAN L., 1983. - Croissance en poids d'Acartia clausi en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. Trop., 16 : 151-164.

- PARKIN, T.B. et BROCK T.D., 1980a. - The effects of light quality on the growth of phototrophic bacteria in lakes. Arch. Microbiol., 125 : 19-27.
- PARKIN, T.B. et BROCK T.D., 1980b - Photosynthetic bacterial production in lakes : the effects of light intensity . Limnol. Oceanogr., 25 : 711-718.
- PARKIN, T.B. et BROCK T.D., 1981. - The role of phototrophic bacteria in the sulfur cycle in a meromictic lake. Limnol. Oceanogr., 26 : 880-890.
- PFENNIG, N., 1961. - Eine Vollsynthetische Nährlösung zur selektiven Anreicherung einiger Schwefel Purpurbakterien. Naturwissenschaften, 48 : 136.
- PFENNIG, N., 1967. - Photosynthetic bacteria. Ann. Rev. Microbiol. (C.E. Clifton, ed), 21 : 285-324.
- PFENNIG, N., 1968. - Chlorobium phaeobacteroides nov. spec. und Chlorobium phaeovibrioides nov. spec., Zwei neue Arten der grünen Schwefelbakterien. Arckiv. Mikrobiol., 63 : 224-226.
- PFENNIG, N., 1969a. - Rhodopseudomonas acidophila sp. nov., a new species of the budding purple non sulfur bacteria. J. Bact., 99 : 597-602.
- PFENNIG, N., 1969b. - Rhodospirillum tenue sp. nov., a new species of the purple non sulfur bacteria. J. Bact., 99 : 619-620.
- PFENNIG, N., 1974. - Rhodopseudomonas globiformis, sp. nov., a new species of the Rhodospirillaceae. Arch. Microbiol., 100 : 197-206.
- PFENNIG, N., 1975. - The phototrophic bacteria and their role in the sulfur cycle. Plant and Soil, 43 : 1-16.
- PFENNIG, N., 1977. - Phototrophic green and purple bacteria : a comparative systematic survey. Ann. Rev. Microbiol., 31 : 275-290.
- PFENNIG, N., 1978a. - General physiology and ecology of photosynthetic bacteria. in: "The Photosynthetic Bacteria" (R. Clayton et W. Sistrom, eds), Plenum Press, New-York and London, 3-18 pp.
- PFENNIG, N., 1978b. - Rhodocyclus purpureus gen. nov. and sp. nov., a ring shaped, vitamin B₁₂ requiring, member of the family of Rhodospirillaceae . Int. J. Syst. Bact., 28 : 283-288.
- PFENNIG, N., 1979. - Formation of oxygen and microbial process establishing and maintaining anaerobic environments. in: "Strategies of Microbial Life in Extreme Environments", Life Sciences Research, Report 13, (M. Shilo, ed), Verlag Chemie, Berlin, 137-148 pp.
- PFENNIG, N. et BIEBL H., 1976. - Desulforomonas acetoxidans gen. nov., and sp. nov., a new anaerobic, sulfur-reducing acetate oxidizing bacterium . Arch. Microbiol., 100 : 3-12.
- PFENNIG, N., MARKHAM M.C. et LIAAEN-JENSEN S., 1968. - Carotenoids of thiorhodaceae - 8 - Isolation et characterization of a Thiothece, Lamprocystis and Thiodictyon strain and their carotenoid pigments. Arck. Mikrobiol., 62 : 178-191.

- PFENNIG, N. et TRÜPER H.G., 1974. - The phototrophic bacteria. in : "Bergey's Manual of Determinative Bacteriology" 8ème ed., (R.E. Buchanan and N.E. Gibbons, eds), The Williams et Wilking Company, Baltimore, USA, 24-64 pp.
- PFENNIG, N. et TRÜPER H.G., 1981. - Isolation of members of the families Chromatiaceae and Chlorobiaceae. in : "The Prokaryotes", (M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag, Berlin, 279-289 pp.
- PFENNIG, N. et TRÜPER H.G., 1983. - Taxonomy of photosynthetic green and purple bacteria : a review . Ann. Microbiol. (Institut Pasteur), 134 : 9-20.
- PFENNIG, N. et WIDDEL F., 1981. - Ecology and physiology of some anaerobic bacteria from the microbial sulfur cycle. in : "Biology of Inorganic Nitrogen and Sulfur" (H.Bothe and A. Trebst, eds), Springer Verlag, Berlin, 169-177 pp.
- PFENNIG, N. et WIDDEL F., 1982. - The bacteria of the sulphur cycle. in : "The Sulphur Bacteria" (J.R. Postgate and D.P. Kelly, eds), Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B., 298 : 433-441.
- PFENNIG, N., WIDDEL F. et TRÜPER H.G., 1981. - The dissimilatory sulfate-reducing bacteria. in: "The Prokaryotes" (M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag, Berlin, 926-940 pp.
- PIERSON, B.K. et CASTENHOLZ R.W., 1974. - A phototrophic gliding filamentous bacterium of hot springs, Chloroflexus aurantiacus gen. and sp. nov. Arch. Microbiol., 100 : 5-24.
- POSTGATE, J.R., 1966. - Media for sulphur bacteria. Lab. Pract., 15 : 1239-1244.
- POSTGATE, J.R., 1984. - The sulfate-reducing bacteria (second edition). Cambridge University Press, Cambridge, 208 p.
- PUCHKOVA, N.N. et GORLENKO V.M., 1976. - New brown Chlorobacterium Prosthecochloris phaeoasteroidea nov. sp. Mikrobiologiya, 51 : 118-124.
- PUCHKOVA, N.N. et GORLENKO V.M., 1982. - A new green sulfur bacterium, Chlorobium chlorovibrioides nov. sp. Mikrobiologiya, 51 : 118-124.
- RAYMOND, J.C. et SISTROM W.R., 1969. - Ectothiorhodospira halophila : a new species of the genus Ectothiorhodospira. Arch. Mikrobiol., 69 : 121-126.
- REVSBECH, N.P., JØRGENSEN B.B. et BLACKBURN T.H., 1980a. - Oxygen in the sea bottom measured with a microelectrode Science, 207 : 1355-1356.
- REVSBECH, N.P., SØRENSEN J., BLACKBURN T.H. et LOMHOLT J.P., 1980b. - Distribution of oxygen in marine sediments measured with micro-electrodes. Limnol. Oceanogr., 25 : 403-411.
- RICHARDS, F.A., 1965. - Anoxic basins and fjords. in "Chemical Oceanography" (J.P. Riley et G.S. Khinow, eds), Academic Press, London, 611-645 pp.
- RIEGER, M., 1982. - Relationships between bacteria and marine copepods. in "Bacteriol. Mar." (CNRS ed, Bianchi ed). Edition du CNRS, Paris, 169-172 pp.

- RIOUALL, R., 1976. - Etude quantitative des algues macrophytes de substrat meuble de l'étang du Prévost (Hérault). Nat. Monspeliensia ser. Bot., 26 : 73-94.
- RIPPKA, R. et COHEN-BAZIRE G., 1983. - The cyanobacteriales : a legitimate order based on the type strain Cyanobacterium stanieri? Ann. Microbiol. (Institut Pasteur), 134 : 21-36.
- ROMANENKO, V.I., PEIRES-EIRIS M., KUDRYAVTSEV V.M. et PUBIENE A., 1976. - Microbiological processus in meromictic Lake Val de San Juan, Cuba. Mikrobiologiya, 45 : 466-472.
- SAINT JEAN, L. et PAGANO M., 1983. - Rythme journalier de ponte chez Acartia clausi en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. Trop., 16 : 145-150.
- SATOH, T., HOSHINO Y. et KITAMURA H., 1976. - Rhodopseudomonas sphaeroides forma sp denitrificans, a denitrifying strain as a subspecies of Rhodospseudomonas sphaeroides. Arch. Microbiol., 108 : 265-269.
- SAWADA, H. et ROGERS P.L., 1977. - Photosynthetic bacteria in waste treatment. Mixed culture with Rhodopseudomonas capsulata. J. Ferment. Technol., 55 : 311-325.
- SCHLEGEL, H. et PFENNIG N., 1961. - Die Enreicherungskultur einiger Schwefelbakterien. Arch. Mikrobiol., 38 : 1-39.
- SCHMIDT, A. et TRÜPER H.G., 1977. - Reduction of adenylylsulfate and 3'-phospho-adenylylsulfate in phototrophic bacteria. Experientia (Basel), 33 : 1008-1009.
- SCHMIDT, K., PFENNIG N. et LIAAEN-JENSEN S., 1965. - Carotenoids of Thiorhodaceae - 4. The carotenoid composition of 25 pure isolates. Arch. Mikrobiol., 52 : 132-146.
- SHIBA, T. et SIMIDU U., 1982. - Erythrobacter longus gen. nov., sp. nov., an aerobic bacterium which contains bacteriochlorophyll a. Int. J. Syst. Bact., 32 : 211-217.
- SIEFERT, E., IRGENS R.L. et PFENNIG N., 1978. - Phototrophic purple and green bacteria in a sewage treatment plant. Appl. Environm. Microbiol., 35 : 38-44.
- SIEFERT, E. et PFENNIG N., 1984. - Convenient method to prepare neutral sulfide solution for cultivation of phototrophic sulfur bacteria Arch. Microbiol., 139 : 100-101.
- SMITH, R.L. et KLUG M.J., 1981. - Relation of sulfur compounds in the sediments of an eutrophic lake basin. Appl. Environm. Microbiol., 41 : 1230-1237.
- SOROKIN, Y.I., 1964a. - On the primary production and bacterial activities in the Black sea. J. Cons. C. Perm. Intern. Explor. Med., 24 : 41-60.
- SOROKIN, Y.I., 1964b. - On the trophic role of chemosynthesis in water bodies. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 49 : 307-324.
- SOROKIN, Y.I., 1969. - On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. in "Primary Productivity in Aquatic Environments" (R. Goldman, ed); University of California Press, USA, 189-205 pp.

- SOROKIN, Y.I., 1970. - Interrelations between sulphur and carbon turnover in meromictic lakes. Arch. Hydrobiol., 66 : 391-446.
- SOROKIN, Y.I., 1972. - The bacterial population and the processes of hydrogen sulphide oxidation in the Black Sea. J. Cons. C. Perm. Explor. Med., 34 : 423-454.
- SOROKIN, Y.I. et DONATO N., 1975. - On the carbon and sulphur metabolism in the meromictic Lake Faro (Sicily). Hydrobiologia, 47 : 241 - 252.
- STACKEBRANDT E., FOWLER V.J., SCHUBERT W. et IMHOFF J.F., 1984. - Towards a phylogeny of phototrophic purple sulfur bacteria. The genus Ectothiorhodospira. Arch. Microbiol., 137 : 366-370.
- STACKEBRANDT, E. et WOESE C.R., 1981. - The evolution of Prokaryotes. in "Molecular and Cellular Aspects of Microbial Evolution" (J. Carlile, J.F. Collins et B.E.B. Mosely, eds), Gen. Soc. Microbiol., 32, Cambridge University Press, Cambridge, 1-31 pp.
- STAL, L.J. et KRUMBEIN W.E., . - Metabolism of Cyanobacteria in anaerobic marine sediments. in : "Microbiologie Marine 1984" (D. Prieur, ed), éditions du CNEXO, (sous presse).
- STANDARD METHODS, 1960. - For the examination of water and waste water (11ème edition). American public Health Association, INC., New-york, 626 p.
- STANIER, R.Y., ADELBERG E.A. et INGRAHAM J.L., 1976. - The microbial world. Prentice Hall. INC, New-jersey, USA, 871 p.
- STANIER, R.Y., PFENNIG N. et TRÜPER H.G., 1981. - Introduction to the phototrophic prokaryotes. in "The Prokaryotes" (M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A Balows and H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag, Berlin, 197-211 pp.
- STANIER, R.Y., SISTROM W.R., HANSEN T.A., WHITTON B.A., CASTENHOLZ R.W., PFENNIG N., GORLENKO V.M., KONDRATIEVA E.N., EIMHJELLEN K.E., WHITTENBURY R., GHERNA R.L. et TRÜPER H.G., 1978. - Proposal to place to nomenclature of Cyanobacteria (Blue - green algae) under the rules of the international code of nomenclature of bacteria, Int. J. Syst. Bact., 28 : 335-336.
- STEENBERGEN, C.L.M. et KORTHALS H.J., 1982. - Distribution of phototrophic microorganisms in the anaerobic and microaerophilic strata of Lake Vechten (The Netherlands). Pigments analysis and role in primary production. Limnol. Oceanogr., 27 : 883-895.
- STIRN, J., 1971. - Ecological consequences of marine pollution. Rev. Int. Oceanogr. Med., 24 : 13-46.
- STRICKLAND, J.D. et PARSONS T.R., 1968. - A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 167 : 370 p.
- TAKACS, B.J. et HOLT S.C., 1971. - Thiocapsa floridana ; a cytological, physical and chemical characterization I. Cytology of whole cells and isolated Chromatophore membranes. Biochem. Biophys. Acta, 233 : 258-277.

- TAKAHASHI, M. et ICHIMURA S., 1968. - Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 644-655.
- TAKAHASHI, M. et ICHIMURA S., 1970. - Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 929-944.
- TEZUKA, Y., 1979. - Distribution of sulfate-reducing bacteria and sulfides in aquatic sediments. *Jap. J. Ecol.*, 29 : 95-102.
- THORNER, J.P., TROSPER T.L., et STROUSE C.E., 1978. - Bacteriochlorophyll in vivo : relationship of special forms to specific membrane components. in "The Photosynthetic Bacteria" (R.K. Clayton et W.R. Sistrom, eds), Plenum Press, New York, 133-160 pp.
- TROUSSELLIER, M., 1981. - Approche expérimentale et méthodologique pour l'étude des peuplements bactériens d'un milieu lagunaire atlantique (Domaine de Certes-Arcachon). Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, France, 135 p.
- TRÜPER, H.G., 1970. - Culture and isolation of phototrophic sulfur bacteria from the marine environment. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20 : 6-16.
- TRÜPER, H.G., 1980. - Distribution and activity of phototrophic bacteria at the marine water-sediment interface. in "Biogéochimie à l'interface eau-sédiment", Coll. Int. CNRS, 293 : 275-282.
- TRÜPER, H.G. et FISCHER U., 1982. - Anaerobic oxidation of sulfur compounds as electron donors for bacterial photosynthesis. in "Sulphur Bacteria" (J.R. Postgate et D.P. Kelly, eds), Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 298 : 529-542.
- TRÜPER, H.G. et GENOVESE S., 1968. - Characterization of photosynthetic sulfur bacteria causing red water in lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 225-232.
- TRÜPER, H.G., HELLERHER J.J. et JANNASCH H.W., 1969. - Isolation and characterization of sulfate-reducing bacteria from various marine environments. *Arch. Mikrobiol.*, 65 : 208-217.
- TRÜPER, H.G. et PFENNIG N., 1978. - Taxonomy of the Rhodospirillales. in: "The Photosynthetic Bacteria" (R. Clayton and W. Sistrom, eds), Plenum Press, New-York and London, 19-27 pp.
- TRÜPER, H.G., ET PFENNIG N., 1981. - Characterization and identification of the anoxygenic phototrophic bacteria. in "The Prokaryotes" (M.P. Starr, M. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel, eds), Springer Verlag, Berlin, 299-312 pp.
- USTACH, J.F., 1982. - Algae, bacteria and detritus as food for the harpacticoid copepod, Heterosyllus pseudonunni. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64 : 203-214.
- VAN GEMERDEN, H., 1967. - On the bacterial sulfur cycle of inland waters. Thèse de Doctorat, Univ. de Leiden, Hollande, 110 p.
- VAN GEMERDEN, H., 1980. - Survival of Chromatium vinosum at low light intensities. *Arch. Microbiol.*, 125 : 115-121.

- VAN GEMERDEN, H., 1983. - Physiological ecology of purple and green bacteria. *Ann. Microbiol. (Institut Pasteur)*, 134 : 73-92.
- VAN NIEL, C.B., 1931. - On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. *Arch. Microbiol.*, 3 : 1-112.
- VARLET, F., 1978. - Le régime de la lagune Ebrié, côte d'Ivoire. *Travaux et Documents ORSTOM*, 83, ORSTOM, Paris, 164 p.
- VIGNAIS, P.M., COLBEAU A., WILLISON J. et JOUANNEAU Y., 1985. - Hydrogenase nitrogenase and hydrogen metabolism in the photosynthetic bacteria. in "Advances in Microbial Physiology" vol. 26, (A.H. Rose et D.W. Tempest, eds), Academic Press Inc, London, 155-234 pp.
- WARMING, 1875. - Om nogle ved Danmarks Kyster Lavende Bakterien. *Widenk. Mid. Kopenhagen*, 20 : 3-113.
- WETZELL, R.G., 1975. - Limnology. Saunders Company, Philadelphia, USA, 743 p.
- WIDDEL, F., 1980. - Anaerober Abbau von Fettsäuren und Benzoesäure durch neu Isolierte Arten Sulfat-reduzierender Bakterien. Thèse de Doctorat, Université de Göttingen, RFA, 443 p.
- WIDDEL, F., 1983. - Methods for enrichment and pure culture isolation of filamentous gliding sulfate-reducing bacteria. *Arch. Microbiol.*, 134 : 282-285.
- WIDDEL, F., KOHRING G.W. et MAYER F., 1983. - Studies on dissimilatory sulfate-reducing bacteria that decompose fatty-acid. III. Characterization of the filamentous gliding Desulfonema limicola gen. nov., sp. nov. and Desulfonema magnum sp. nov. *Arch. Microbiol.*, 134 : 286-294.
- WIDDEL, F. et PFENNIG N., 1977. - A new anaerobic, sporing, acetate oxidizing sulfate reducing bacterium Desulfotomaculum (emend.) acetoxidans. *Arch. Microbiol.*, 112 : 119-122.
- WIDDEL, F. et PFENNIG N., 1981a. - Studies on dissimilatory sulfate-reducing bacteria enriched with acetate from saline environments. Description of Desulfobacter postgatei gen. nov., sp. nov. *Arch. Microb.*, 129 : 395-400.
- WIDDEL, F. et PFENNIG N., 1981b. - Sporulation and further nutritional characteristics of Desulfotomaculum acetoxidans. *Arch. Microbiol.*, 129 : 401-402.
- WIDDEL, F. et PFENNIG N., 1984. - Dissimilatory sulfate or sulfur reducing bacteria. in "Bergey's Manual of Systematic Bacteriology" (N.R. Krieg et J.G. Holt, eds), 9ème édition, Tome 1 : 663-679 pp.
- WINCKLER, C.V., 1888. - The determination of dissolved oxygen in water. *Bes.* 21 : 2848.
- WINFREY, M.R. et WARD D.M., 1983. - Substrates for sulfate reduction and methane production in intertidal sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 45 : 193-199.
- WINFREY, M.R. et ZEIKUS J.G., 1977. - Effet of sulfate on carbon and electron flow during microbial methanogenesis in freshwater sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 33 : 275-281.

- WINOGRADSKY, S.P., 1887. - Über Schwefelbakterien. Bot. Zeit., 31 : 489-512.
- WINOGRADSKY, S.P., 1951. - Microbiologie du sol. Dunod, Paris, 858 p.
- WOESE, C.R., 1981. - Les Archéobactéries. Pour la Science, 46 : 56-69.
- WOESE, C.R. et FOX G.E., 1977. - Phylogenetic structure of the prokaryotic domain : the primary kingdoms. Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 74 : 5088-5090.
- WOESE, C.R., FOX G.E., ZABLEN L., UCHIDA T., BONEN L., PECHMAN K., LEWIS B.J. et STAHL D., 1975. - Conservation of primary structure in 16 S Ribosomal RNA. Nature, 254 : 83-85.
- ZENKEVITCH, L., 1983. - Biology of the seas of the U.S.S.R. Interscience Publishers, New-York.
- ZOBELL, C., 1946. - Marine microbiology. Chron. Bot. Comp. Waltham, Massachusetts.

ANOXYGENIC PHOTOTROPHIC BACTERIA AND SULFATE-REDUCING BACTERIA IN COASTAL LAGOONS

Abstract

Occurrence and development of phototrophic bacteria and sulfate reducing bacteria in shallow lagoons and stratified lagoons. Their role in the sulfur cycle and their biomass production.

Key words : phototrophic bacteria, sulfate-reducing bacteria, coastal lagoons, stratified waters, red waters, zooplankton feeding.

Different lagoons located in temperate region (Mediterranean and Atlantic French Coast) and tropical region (Atlantic Coast of Ivory Coast in West Africa) were investigated during the seven past years to follow communities of phototrophic and sulfate reducing bacteria that develop in their anoxic zones. As a classic description all of these lagoons are a part of marine water surrounded by lands. Their position at the boundaries between continents and seas, makes them very sensitive to double influence as continental influence including import of organic material and pollution, and marine influence as exchanges with the seas including import of salts and mineral nutrients. Consequently many lagoons have brackish waters with variable salinity and generally enough sulfate which favors sulfate reduction in their anoxic layers. Among the studied lagoons, some of them are shallow basins (1 to 2 meters depth) in which the anoxic zone is restricted to the sediment ; others are deeper (8 to 24 m depth), periodically stratified with an anoxic hypolimnion rich in hydrogen sulfide. It was interesting to study in these different lagoons, the microorganisms of the anaerobic sulfur cycle, particularly sulfate reducing and phototrophic bacteria that sometimes formed blooms.

Chapter 1. The phototrophic bacteria and sulfate reducing bacteria in the sulfur cycle. Systematic and description

In this chapter, the position and the role of phototrophic and sulfate reducing bacteria (SRB) in the sulfur cycle, as well as their systematic were described according to the literature data .

In the nature, the sulfur can be transformed chemically or biologically in aerobic or anaerobic conditions. Under anaerobic conditions, the sulfur cycle, entirely bacterial, is based essentially on sulfate reduction by SRB and sulfide oxidation by phototrophic bacteria in places where light is available. In many lagoons both organisms develop in syntrophy, in the illuminated anoxic layers i.e., sediments in shallow lagoons and deeper waters in stratified lagoons.

The recent discovery of many species of phototrophic and sulfate

reducing bacteria modified our knowledge of the physiology and the ecology of these microorganisms. For instance, the discovery of acetate oxidizing SRB supported the idea that sulfate reduction can be concerned as the major way for the total mineralization of organic matter in such lagoons.

Because of these different species, the taxonomy has been transformed. These past years, different methods of grouping were described; they are based in part on phylogenetical and molecular biology studies. Consequently, new rearrangements of phototrophic bacteria were proposed; they introduced an idea of evolution in the Procaryotae kingdom. Therefore new keys for identification were described.

After few changes, they are proposed in this chapter.

Chapter 2. Material and methods

2.1. Description of the lagoons (Fig 5 to 10)

Six lagoons were investigated. 3 shallow lagoons are located in France : 2 in the French Mediterranean Coast, near Montpellier (Etang du Prévost, Etang de l'Or), one in the Atlantic Coast (lagunes de Certes) in Arcachon Bay. The three others belong to a lagoon complex in Ivory Coast (The Ebrié Lagoon). They are 3 bays : Biétri Bay and Abou-Abou Bay, deeper and periodically stratified ; Toupah Bay characterized by oligohaline waters (see table 9).

2.2. Sample methods

2.3. Physical and chemical analyses. The majority of analyses was performed according to Strickland and Parsons (1968). Sulfide and sulfate analyses were done according to Cline (1969) and Jorgensen (1977) ; Bacteriochlorophylls were analysed according to Takahashi and Ishimura (1968).

2.4. Bacteriological analyses. For counting phototrophic bacteria and SRB, media were prepared as described by Pfennig, Postgate, Trüper and Widdel (See references).

For counting SRB, two methods modified for brackish environments are proposed : one in agar media and one in liquid media with the MPN method (see chapter 2.4.5.2.). The last one, compared to others methods, gives bacterial numbers 5 to 10 times higher.

In the hypolimnion of stratified lagoons, activities of phototrophic bacteria and SRB were estimated by *in situ* incubation of dark-light bottles in which production or consumption of sulfide were calculated from direct measurements of sulfide before and after incubations, by the colorimetric method.

With carefully handling, the precision of the method is enough significant for measurements of activities.

In sediments, the relative productions were estimated by sulfide measurements after incubation with different substrates (formate, acetate, propionate, butyrate and lactate).

2.5. Analyses of trophic relations between phototrophic bacteria and Copepods. The methods were described in a previous paper (Caumette et al., 1983).

Chapter 3. Occurrence and development of phototrophic bacteria and SRB in lagoons

In the six lagoons, evolution of bacterial communities (phototrophic bacteria, SRB and sometimes thiobacilli) were analysed through annual cycles by : bacteria counts in waters and sediments ; description and physiological analyses of isolated bacteria ; activities of bacteria (in Prévost Lagoon, Biétri Bay and Abou-Abou Bay). The results are presented lagoon by lagoon.

3.1. The lagoons of the temperate region (Figs 15 to 32).

In the 3 investigated shallow lagoons, the anoxic layer is restricted to sediments. Waters are always oxic ; they can turn anoxic for a short period during warm summers (Prévost Lagoon, Certes Lagoons).

The highest densities of both phototrophic bacteria and SRB were observed in the first 10 centimeters of the sediment. Although waters were oxic, some phototrophic bacteria were observed and isolated. In contrast, SRB were never observed in waters ; they were restricted to anoxic layers, higher sensitive than phototrophic bacteria, to oxygen. As the light intensity is not limiting at the sediment surface (20 to 40 % of surface water light intensity), phototrophic bacteria could develop in this level, between oxic and anoxic layers. Purple sulfur bacteria were always dominant. The genus *Thiocapsa* represented 60 to 80 % of all analysed communities. The remaining 20 to 40% consisted of *Chromatium*, *Thiocystis*, *Ectothiorhodospira*. A few *Rhodopseudomonas* and green bacteria as *Chlorobium* and *Prosthecochloris* were also observed. The highest numbers of both phototrophic bacteria and SRB were obtained from sediments under continental influences, in which the amount of organic matter was also highest.

Activities of both organisms at the sediment surface, increased during spring, with the increase of temperature. They were highest during early summer, particularly in Prévost and Certes lagoons when waters turned anoxic : phototrophic bacteria developed rapidly and formed red waters (see next chapter). During fall and winter, activities were lower and stable. The maximum of sulfide production was observed in the 10 first centimeters of sediments, with lactate as substrate. Deeper, below 20 cm, activities of SRB decreased ; however, sulfide production on acetate and formate was higher than on lactate, showing the importance of autotrophy and the use of little organic molecules in the deeper sediments.

3.2. The tropical lagoons. Study of Ebrié Lagoon (Figs 33 to 63)

In the two deepest bays (Biétri Bay : 8 m ; Abou-Abou Bay : 24 m), during rainy season (May through December), differences of salinity between surface water and bottom water involve a stratification with an oxic epilimnion and anoxic hypolimnion rich in hydrogen sulfide. Sulfide productions measured in the whole water column and reported to 1 m², were 5 to 10 times higher than productions measured in the sediment surface (1 cm). Particularly in Biétri Bay, highest productions were analysed below the chemocline where phototrophic bacteria developed, forming a brown layer. At this interface (delimited by both chemocline and halocline), phototrophs and SRB were highly participating to the sulfur cycle developed at this level. Among the phototrophic bacteria *Chlorobium* and *Pelodic-*

tyon were dominant. A few *Rhodospseudomonas* and *Chromatium* were also observed and isolated. At the chemocline, the light intensity (0.7 to 4 % of surface water light intensity) is a limiting factor for purple bacteria ; thus, green and brown bacteria developed better. In contrast, in Abou-Abou Bay, sulfide productions were lower ; consequently, phototrophic bacteria were rarely present. When they occurred, only purple bacteria as *Chromatium* were observed.

In Toupah Bay which is a shallow basin (5 m depth) with oligohaline waters, low sulfate concentrations limited sulfate reduction which has not been detected. Methane production was important. In spite of this result, SRB were always present in the sediment surface. At this level, phototrophic non sulfur bacteria developed. They were related to genera *Rhodospseudomonas* and *Rhodobacter*. So far, green and purple sulfur bacteria were not observed. This shows the relative influence of environmental conditions (marine or continental influences) on the metabolic ways in such lagoons : dependent on sulfate amounts, sulfate reduction or methanogenesis can be dominant. It appeared that phototrophic sulfur bacteria are dominant in lagoons where SRB are dominant ; phototrophic non sulfur bacteria are dominant when methanogens are also dominant. It seems to be that, in nature, phototrophic sulfur bacteria live in association with SRB whereas phototrophic non sulfur bacteria occur together with methanogens.

3.3. Conclusion of this chapter (Table 23)

All the results showed the ubiquity of both organisms. Among phototrophic bacteria, *Rhodospirillaceae* were present in the six lagoons ; purple and green sulfur bacteria were observed in lagoons where hydrogen sulfide was produced. In shallow lagoons, purple bacteria were the dominant bacteria of phototrophic bacterial community, whereas green and brown bacteria were dominant in stratified deepest lagoons.

In all cases, SRB using lactate were dominant, belonging to the genus *Desulfovibrio*. The other SRB belonged essentially to genera *Desulfobacter* and *Desulfobulbus*

Chapter 4. Identification and role of phototrophic bacteria and SRB in lagoons

Two important roles of phototrophic bacteria (sulfide oxidation and biomass production) were analysed in Prévost Lagoon during a red water and in Biétri Bay during high stratification of waters with a brown layer of phototrophic bacteria.

4.1. Role in the sulfur cycle

- Red water in Prévost Lagoon (Figs 64 to 70).

Red waters that occur in shallow lagoons as Prévost Lagoon, are consequences of successive ecological events that begin in the early spring with a bloom of algae as *Ulva lactuca* (sea salad). During warm summer, these algae die rapidly and their degradation involves anoxia of the water and hydrogen sulfide accumulation, as a product of sulfate reduction which is stimulated by organic amount from algae degradation. Anaerobic conditions so obtained in the water column favor the growth of phototrophic bacteria that use sulfide as electron donor during their photosynthetic metabolism. Purple sulfur bacteria belonging to *Thio-*

capsa genus developed and formed a red water. Most of the *Thiocapsa* appeared rose-red, containing spirilloxanthin as major carotenoid; however some of them forming purple-violet colonies, contained okenone as major carotenoid, and were physiologically related to a new species or sub-species (see tables 26 to 30, photo 1).

During the red water, these bacteria removed hydrogen sulfide, contributing to the detoxication of the lagoon. All the hydrogen sulfide accumulated in the water column was completely oxidized by phototrophic bacteria. During the red water, activity of phototrophic bacteria was 10 times higher than activity of SRB.

- brown layer of phototrophic bacteria in the stratified Biétri Bay (Figs 71 to 83, Tables 31 to 35).

During the high stratification of waters, between September 1981 and November 1981, the brown layer of phototrophic bacteria that developed at the chemocline, was accurately observed. Within the brown layer (3.2 - 4 m depth), a stratification of different genera was observed. In the upper part purple bacteria developed whereas green and brown bacteria abounded mostly in a lower layer (3.5 - 4 m depth). Among the purple bacteria, some species were isolated and identified as *Rhodopseudomonas palustris*, *Chromatium violascens*, *Chrom. vinosum* and *Chrom. gracile*. The green and brown sulfur bacteria were related to *Chlorobium vibrioforme* and *Chlor. phaeobacteroides*. Many clumps of vacuolate bacteria as a brown *Pelodictyon* so far non isolated in pure culture and morphologically related to *Pelodictyon phaeum*, were also observed. These brown bacteria with *Chlor. phaeobacteroides* were the most abundant organisms in the whole brown layer as well as in the deeper layer. As the isolated phototrophic bacteria were able to grow at different salt concentrations, the stratification observed could be explained by the gradients of sulfide and light. As shown by experimental data, purple bacteria grew under microaerobic conditions and used higher light intensities than green and brown sulfur bacteria whose growths were highly dependent on strict anaerobic conditions.

In contrast to the red water that occurred in Prévost Lagoon, phototrophic bacteria which developed at the chemocline were limited by light intensities. They removed only 35 % of the produced sulfide. The remaining sulfide was partly oxidized in the epilimnion under aerobic conditions (10 %), and partly accumulated in the hypolimnion (55 %) only oxidized during the mixing period of waters. Thus in this case, phototrophic bacteria have also an important role in the sulfur cycle and the detoxication of the lagoon; however, their activity is limited by light intensity and quality that arrives at the hypolimnion.

4.2. Role in biomass production (Figs 84 to 90; Tables 36 to 41).

During the high stratification (September 1981) in Biétri Bay

The growth of phototrophic bacteria was measured *in situ* by the light-dark sulfide consumption method; the carbon assimilation rate was calculated to be $1\,530\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. In comparison, the assimilation rate of planktonic algae in the epilimnion amounted to $2\,200\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Phototrophic bacterial production can be considered as a complement of the algal production.

A dense zooplankton community was found in the upper metalimnion at the brownish layer, where only low dissolved oxygen concentrations were available. Next to the Copepod *Acartia clausi* which constituted the dominant species,

rotifers and some cyclopids were most abundant. analyses of gut contents of the Copepod *A. clausi*, showed the importance of phototrophic bacteria and especially *Rhodopseudomonas* and *Chromatium* in its diet (40 to 60 %). Under the environmental conditions in Biétri Bay, the Copepod preferred to feed on purple bacteria rather than phytoplankton organisms living in the epilimnion. Laboratory experiments were performed on females of *A. clausi* fed with different sources of food, i.e., unicellular algae (*Tetraselmis*, *Dunaliella*), phototrophic bacteria (*Rhodopseudomonas*, *Chromatium vinosum*) and aerobic heterotrophic bacteria (*Flavobacterium* sp.). The results showed the importance of *Chromatium* in the egg production of the females. These bacteria, when their cells were free of sulfur globules, were the best food in comparison with others bacteria. However, the egg production with unicellular algae as food, was 5 times higher.

Therefore, phototrophic bacteria contribute to the first trophic level of the food chain in this lagoon. Without the biosynthetic activity of phototrophic bacteria, the energy contained in the reduced inorganic and organic compounds would be lost as a source of food for the zooplankton. Therefore, biomass production from dissolved reduced compounds by phototrophic bacteria, can be considered as a resynthesis of particulate organic matter back to the level of primary production. In Biétri Bay, during stratification, the particulate organic matter formed by phototrophic bacteria represented 40 to 50 % of the total particulate organic matter produced in the light ; the remaining 50 to 60 % were true primary production by planktonic algae.

In Prévost Lagoon, after the red water, a dense Copepod community was observed. It was composed of benthic organisms (*Tysbe*) feeding on the phototrophic bacteria (*Thiocapsa*). Thus, the high production of matter formed by phototrophic bacteria during the red water can be a good food for zoobenthos. After the red water, this trophic relationship was observed at the water-sediment interface.

Therefore, water-sediment interfaces in shallow lagoons as well as oxic water-anoxic water interfaces in stratified lagoons may have a similar characteristic : they are places where detritic food chains are active. However, in the second case, phototrophic bacteria that develop at the chemocline must stay at this level ; for that reason, the majority of bacteria observed in Biétri Bay was vacuolated or motile cells which were able to maintain in water by floating or by mean of their motility. In these stratified waters, zooplankton organisms can feed directly on bacteria, as zoobenthos do in shallow lagoons. Experiments showed that the intermediate level, as protozoa, was not necessary. However in Biétri Bay, flagellates were always observed in the brown layer.

As zoobenthos in shallow lagoons, zooplankton in stratified lagoons, plays a similar role : by feeding bacteria and protozoa that develop between oxic and anoxic layers, they recycle energy contained in organic or inorganic reduced compounds stored in the anoxic layers, back to the food chain that develops in the upper oxic layers. Thus, in shallow lagoons as well as stratified lagoons, without phototrophic bacteria a part of the energy contained in the organic matter sedimented and mineralized in anoxic layers, would be lost for the food chain.

Phototrophic bacteria were first described as secondary primary producers (Pfennig, 1978). In shallow as well as stratified lagoons, these bacteria may play an important role : not only do they contribute to the sulfur cycle and detoxication of lagoons, but they participate in detritic food chains that develop in such bodies of waters.

TABLE DES MATIERES

	pages
AVANT-PROPOS.....	5
INTRODUCTION.....	7
CHAPITRE 1 - <u>Les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans le cycle du soufre. Classification et identification.....</u>	17
1.1. Le cycle du soufre.....	19
1.2. Position systématique des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices.....	25
1.3. Les bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires.....	39
1.4. Résumé du chapitre 1.....	41
CHAPITRE 2 - <u>Matériel et Méthodes.....</u>	43
2.1. Description des sites étudiés.....	45
2.2. Techniques de prélèvements.....	54
2.3. Méthodes d'analyses physiques et chimiques.....	55
2.4. Méthodes d'analyses bactériologiques.....	62
2.5. Méthodes d'analyses du zooplancton et des relations trophiques.....	75
CHAPITRE 3 - <u>Répartition et développement des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires.....</u>	77
3.1. Les milieux lagunaires des régions tempérées.....	79
3.2. Les milieux lagunaires tropicaux. Etude de la lagune Ebrié.....	123
3.3. Conclusions sur la répartition et le développement des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires.....	177
3.4. Résumé du chapitre 3.....	189
CHAPITRE 4 - <u>Identification et rôle des bactéries phototrophes et sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires..</u>	191
4.1. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans l'équilibre du cycle du soufre en milieu lagunaire eutrophe.....	193
4.2. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans la production de biomasse et dans le cycle du carbone.....	245
4.3. Résumé du chapitre 4.....	267
CONCLUSIONS GENERALES.....	269
BIBLIOGRAPHIE.....	277
ENGLISH ABSTRACT.....	299

Reproduit par C.R.I.
34, chemin Paul-Louis-Courier – 37130 CINQ-MARS-LA-PILE
Tél. 47.38.09.33

