
LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES

Pierre CAUMETTE, Daniel GUIRAL et Jean-Pascal TORRETON

Introduction

Les milieux lagunaires, zones de rencontre ou de transition, sont naturellement des lieux de grande fécondité et de productivité. Leur étude microbiologique se justifie d'autant plus que ces milieux, très attractifs sur un plan socio-économique, sont soumis à des apports croissants de matériel organique provoquant souvent une eutrophisation intense (CAUMETTE, 1988a).

Divers travaux ont montré que les milieux lagunaires sont des sites de forte productivité et d'intenses activités bactériennes, quel que soit le groupe bactérien étudié. En effet, les apports continentaux et marins stimulent les différents groupes bactériens aérobies et anaérobies qui interviennent dans la minéralisation de la matière organique et dans la transformation des composés minéraux, notamment aux interfaces (MANDELLI, 1981 ; KRUMBEIN, 1981 ; POSTMA, 1981). Ainsi le métalimnion entre l'eau aérée et l'eau anoxique des lagunes stratifiées (SOROKIN et DONATO, 1975 ; GORLENKO *et al.*, 1978 ; MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978) ou l'interface eau aérée - sédiment anoxique dans les lagunes peu profondes (CAUMETTE, 1986 ; JORGENSEN *et al.*, 1987 ; STAL *et al.*, 1985) sont des zones de transition très favorables à l'installation de communautés bactériennes spécialisées tirant profit des deux milieux formant l'interface. Ces communautés jouent un rôle important dans le fonctionnement global de l'écosystème en contribuant au recyclage des composés minéraux (KRUMBEIN, 1981 ; BLACKBURN, 1983 ; JORGENSEN, 1983).

Dans le cycle du carbone, les bactéries interviennent à deux niveaux : en tant que producteurs de biomasse, elles contribuent au premier maillon de la chaîne trophique en complément de la production microalgale ; en minéralisant la matière organique, elles permettent le recyclage de la matière et de l'énergie sous une forme minérale potentiellement utilisable par les organismes autotrophes et photosynthétiques.

APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE

Deux niveaux d'analyse peuvent être envisagés pour étudier le compartiment bactérien dans un milieu aquatique. Ces deux approches complémentaires répondent à des questions différentes et ne donnent pas des résultats directement comparables.

L'**approche qualitative**, historiquement la première à s'être développée, consiste à isoler les bactéries sur des milieux de croissance les moins sélectifs possibles, permettant le dénombrement, l'isolement et l'identification d'une partie des espèces bactériennes présentes dans le milieu. Par ailleurs, l'utilisation de milieux de culture spécifiques permet le dénombrement de types bactériens présentant un métabolisme particulier (bactéries photosynthétiques, sulfatoréductrices, méthanogènes...). L'obtention de souches bactériennes pures permet leur étude physiologique (nature des substrats utilisés ou utilisables, optima physico-chimiques de croissance...) susceptible de fournir des informations sur le fonctionnement des communautés bactériennes *in situ*. Les dénombrements (exprimés en unités formant colonie ou UFC) effectués par ces méthodes indirectes (et les mesures de production qui en découlent) doivent toutefois être exploités avec prudence dans un but quantitatif, tant les biais sont importants (VAN ES et MEYER-REIL, 1982). Cependant, la bonne reproductibilité de ces estimations indirectes autorise la comparaison avec d'autres milieux ou à d'autres époques sur un même site.

Une **approche plus quantitative** s'est développée plus récemment. Celle-ci a pour principe de mesurer le plus directement possible la biomasse et la production bactériennes. Les dénombrements peuvent être effectués par microscopie en épifluorescence (HOBBIE *et al.*, 1977) en discriminant éventuellement les bactéries actives vis-à-vis d'un substrat (TABOR et NEIHOFF, 1982 ; DOUGLAS *et al.*, 1987) ou présentant une activité respiratoire (ZIMMERMAN *et al.*, 1978). Les dénombrements effectués par cette méthode montrent des différences de 1 à 4 ordres de grandeur avec les techniques de dénombrements par UFC (VAN ES et MEYER-REIL, 1982). Cet aspect quantitatif est encore limité, à la fois par l'imprécision de l'estimation du volume bactérien moyen (la taille des bactéries étant proche des limites de résolution en microscopie optique), et par l'incertitude sur le facteur de conversion du volume bactérien en terme de biomasse. Cette dernière incertitude se retrouve également dans l'étude d'autres niveaux trophiques (phytoplancton, microzooplancton...). Les mesures de production de biomasse bactérienne sont de plus en plus fréquemment effectuées par la mesure de l'incorporation d'un substrat marqué radioactivement après étalonnage empirique avec la croissance bactérienne (KIRCHMAN *et al.*, 1982). Parmi ces substrats, la thymidine, précurseur de la synthèse d'ADN, couplée à la multiplication cellulaire, est plus particulièrement utilisée (FUHRMAN et AZAM, 1982). Ces techniques présentent l'avantage de requérir des temps d'incubation très courts (de l'ordre de 30 minutes) pendant lesquels le peuplement bactérien a toutes les chances de conserver sa diversité originale.

Ces deux types d'approches, associées à des mesures d'activités respiratoires (consommation ou production de O_2 , H_2S , NO_3^- , etc.) ont été utilisées séquentiellement dans le milieu lagunaire ivoirien. La seconde approche a été, pour l'instant, pratiquement limitée à la baie de Biétri et est en cours d'application sur d'autres sites.

APPROCHE GÉOGRAPHIQUE

L'étude globale du compartiment bactérien dans l'optique d'une généralisation à l'ensemble de l'écosystème lagunaire Ébrié étant irréaliste, une approche ponctuelle, en divers sites, a été privilégiée. Choisis pour leur originalité ou leur représentativité d'une région lagunaire, les différents sites d'étude (fig. 1) se répartissent ainsi :

- Deux sites dans la partie continentale de la lagune, la plus éloignée de la communication avec l'océan. Ces deux sites correspondent aux baies de Toupah (station 3) et Tiegba (station. 4) qui présentent en commun une faible salinité (1 à $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) et une bathymétrie équivalente (4 à $4,5 \text{ m}$). Elles se différencient par leur niveau de pollution et la nature de leurs apports allochtones. La station 3 se

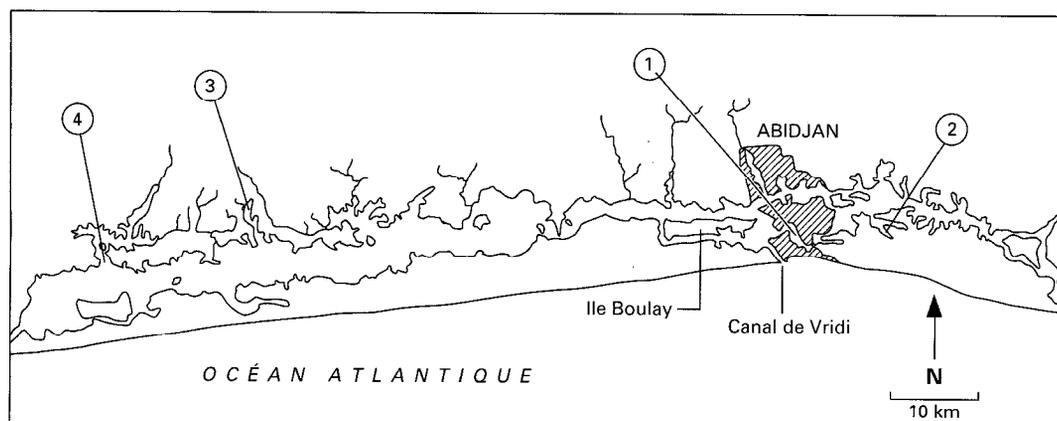


Figure 1

Emplacement des stations de prélèvement pour les analyses bactériologiques en lagune Ébrié : 1) baie de Biétri ; 2) baie de Abou-Abou ; 3) baie de Toupah ; 4) baie de Tiegba.

situé dans une baie très polluée par les effluents organiques d'une usine de traitement de latex. La station 4 est, elle, faiblement polluée par des rejets domestiques provenant du village lacustre de Tiegba.

— Deux sites ont été étudiés dans la partie la plus estuarienne de la lagune, au voisinage de la communication avec l'océan. Ce sont les baies de Biétri (st. 1) et de Abou-Abou (st. 2) correspondant à des fosses de profondeurs respectives 8 m et 24 m.

Ces deux sites présentent une stratification de la colonne d'eau durant la majeure partie de l'année (cf. III-2) et sont représentatifs des zones profondes de la zone estuarienne de la lagune.

Caractérisation et activités des différents groupes bactériens étudiés

LA RÉGION ESTUARIENNE DE LA LAGUNE

Eaux oxygénées

Bactéries hétérotrophes aérobies (BHA)

Abondances et description des communautés

Le fonctionnement de la partie estuarienne de la lagune Ébrié est conditionné par l'alternance très marquée des apports continentaux et marins, au rythme des saisons et, dans une moindre mesure, des marées océaniques. Il s'ensuit des variations importantes des paramètres abiotiques (CAUMETTE, 1987) ainsi que des communautés bactériennes (fig. 2). Les dénombrements ont été effectués par comptage des colonies sur milieu de culture gélosé (unité formant colonie ou UFC) et ne représentent donc que les bactéries hétérotrophes aérobies capables de se développer sur les milieux de culture utilisés. Ils ont été réalisés, d'une part, en présence de 3 % de NaCl (milieu *Marine Agar* ou MA), d'autre part, sans NaCl (milieu *Nutrient Agar* ou NA). Le rapport des nombres de colonies obtenues sur ces deux milieux de culture met en évidence le changement important qui intervient dans les eaux de surface en début de saison sèche (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). L'arrivée des eaux marines s'y traduit, en effet, par une nette augmentation du rapport MA/NA qui, par exemple, à la station 1, passe de 1 à 100 en janvier-février.

Les moyennes annuelles des dénombrements bactériens sur les deux milieux de culture (tabl. I) montrent bien l'influence marine nettement marquée dans les eaux de la station 1 où les nombres les plus élevés ont été estimés sur le milieu de culture MA.

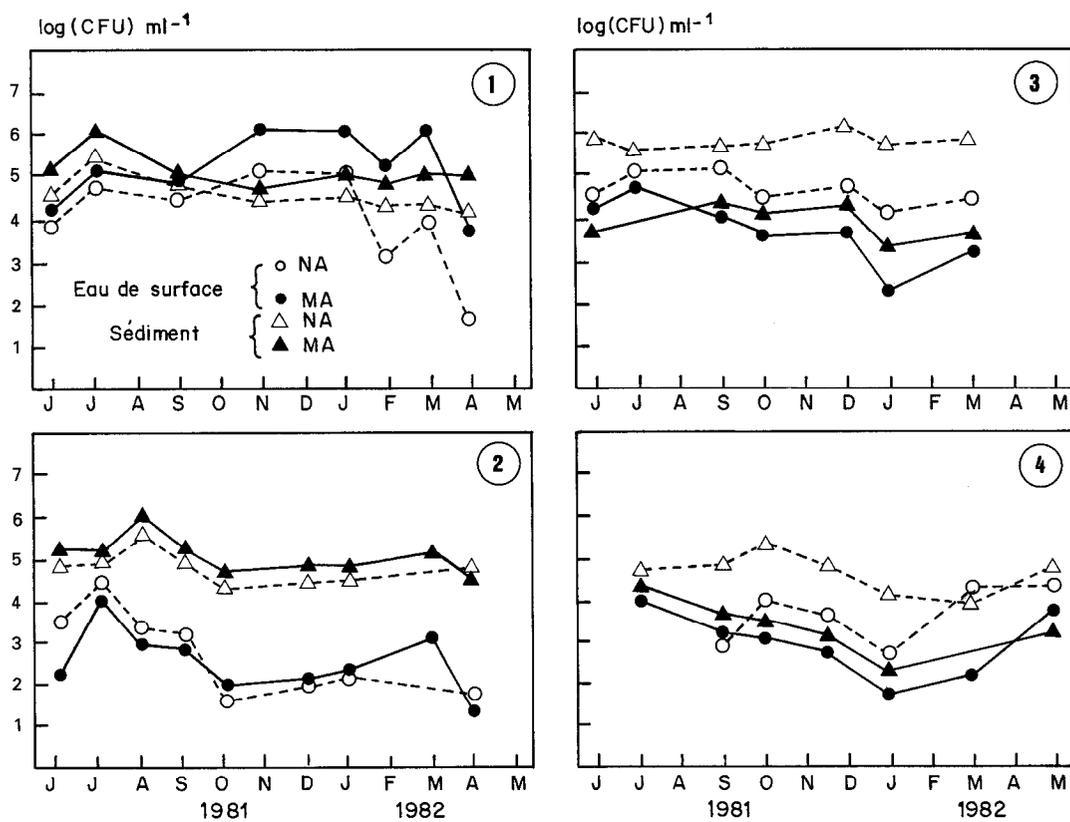


Figure 2

Dénombrement des bactéries hétérotrophes aérobies par comptage des colonies sur le milieu *Marine Agar* (salé MA) et sur le milieu *Nutrient Agar* (non salé NA) dans l'eau de surface et les sédiments des stations 1, 2, 3 et 4 entre juin 1981 et mai 1982.

L'activité potentielle de la communauté bactérienne a été estimée à partir de cultures pures issues des dénombrements. Le pourcentage des souches isolées capables d'utiliser un substrat donné est reporté sur la figure 3. Parmi les sucres testés, le glucose est le substrat le plus utilisé par les communautés bactériennes isolées des différentes zones de la lagune Ébrié, bien que le pourcentage de souches l'utilisant soit toujours faible (10 à 40 %). Dans les eaux de surface de la zone estuarienne, la majorité des bactéries isolées correspond à des bacilles Gram- à métabolisme strictement oxydatif (70 à 90 %, fig. 3 et 4). Cette observation se rapproche de celles obtenues sur différentes communautés analysées dans d'autres milieux lagunaires (BALEUX et BALEUX, 1979 ; TROUSSELLIER et BALEUX, 1981 ; TROUSSELLIER 1987 ; LOMBARDO

TABLEAU I

Moyennes annuelles de dénombrements bactériens (BHA) dans les eaux de surface et les sédiments des quatre stations étudiées dans la lagune Ébrié (d'après CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

| | Station | 1 (Biétri) | 2 (Abou-Abou) | 3 (Toupah) | 4 (Tiegba) |
|----------------|----------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Eau de surface | <i>Marine Agar</i> | 10^5 | 10^3 | $6 \cdot 10^3$ | $8 \cdot 10^2$ |
| | <i>Nutrient Agar</i> | $4 \cdot 10^4$ | 10^3 | $7 \cdot 10^4$ | $4 \cdot 10^3$ |
| Sédiments | <i>Marine Agar</i> | $3 \cdot 10^5$ | 10^5 | $8 \cdot 10^3$ | $5 \cdot 10^3$ |
| | <i>Nutrient Agar</i> | $5 \cdot 10^4$ | $8 \cdot 10^4$ | $6 \cdot 10^5$ | $6 \cdot 10^4$ |

Valeurs exprimées en UFC.ml⁻¹

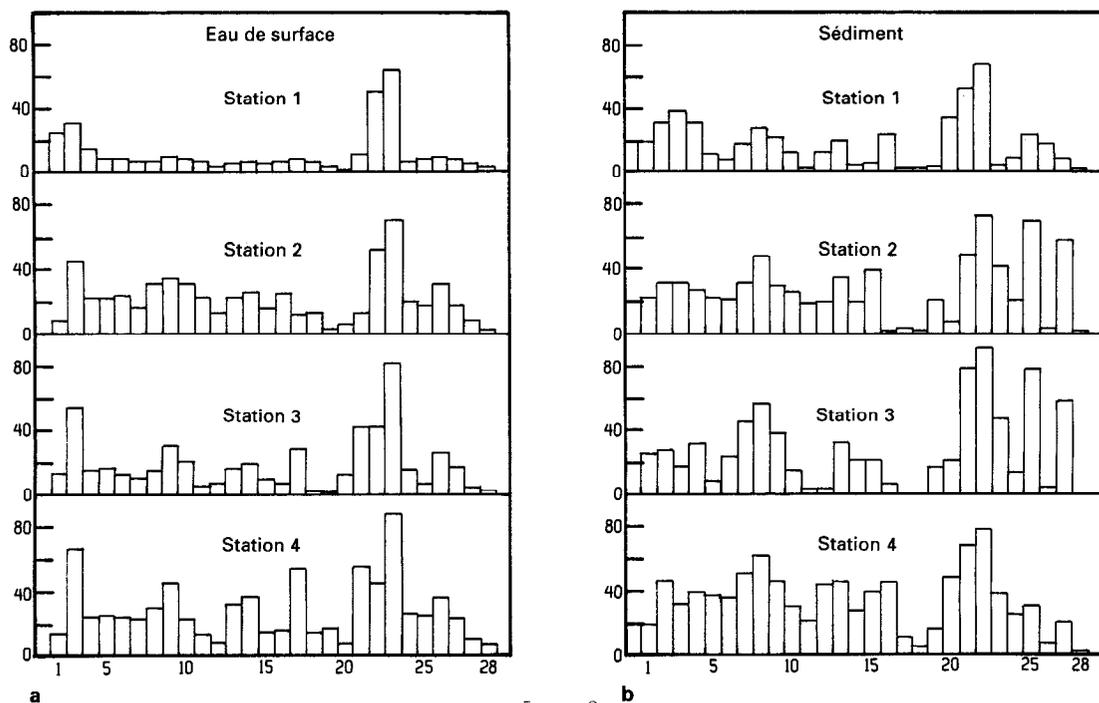


Figure 3

Pourcentages des réponses positives aux 28 tests physiologiques et biochimiques (Api System 20B) réalisés sur toutes les souches isolées dans les eaux de surface et les sédiments des stations 1, 2, 3 et 4 entre juin 1981 et avril 1982 (1 000 souches testées).

- | | | |
|--|------------------------------------|------------------------------|
| 1 : hydrolyse de la gélatine | 10 : oxydation de l'amidon | 20 : utilisation du citrate |
| 2 : réduction du nitrate | 11 : oxydation du rhamnose | 21 : cytochrome-oxydase |
| 3 : oxydation du lactose (galactosidase) | 12 : oxydation du galactose | 22 : catalase |
| 4 : oxydation du saccharose | 13 : oxydation du mannose | 23 : fermentation d'un sucre |
| 5 : oxydation de l'arabinose | 14 : oxydation du sorbitol | 24 : mobilité |
| 6 : oxydation du mannitol | 15 : oxydation du glycerol | 25 : coloration de Gram |
| 7 : oxydation du fructose | 16 : hydrolyse de l'urée | 26 : forme de coque |
| 8 : oxydation du glucose | 17 : production d'indole | 27 : présence d'une spore |
| 9 : oxydation du maltose | 18 : production d'H ₂ S | 28 : pigment diffusible |
| | 19 : production d'acétoïne | |

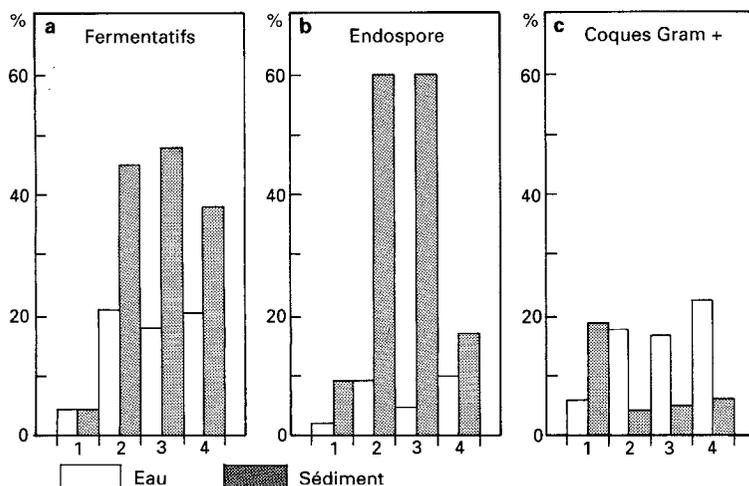


Figure 4
Pourcentages de bactéries capables d'un métabolisme fermentatif (a), possédant une endospore (b), en forme de coque (c) parmi les souches de bactéries hétérotrophes aérobies isolées des eaux de surface et des sédiments des stations 1, 2, 3 et 4 (juin 1981 à avril 1982).

et al., 1983) ou dans le milieu marin (BENSOUSSAN et BIANCHI, 1983 ; MURCHELANO et BROWN, 1970). Les genres les plus souvent isolés sont *Pseudomonas*, *Flavobacterium* et *Alcaligenes* (tabl. II), bactéries les plus communément isolées dans l'environnement marin (BIANCHI, 1973 ; BIANCHI et al., 1979). Ces trois genres dominent la communauté bactérienne isolée, plus particulièrement au cours de la saison sèche.

Au cours de la saison des pluies, dans les eaux estuariennes de la lagune, les pourcentages de bactéries entériques et de *Agrobacterium* deviennent assez élevés, mettant en évidence l'importance du lessivage des sols et des cités environnantes sur la qualité des eaux lagunaires (cf. III-1).

L'alternance des eaux marines et des eaux douces dans la zone estuarienne joue un rôle important sur les activités et sur la structure des communautés bactériennes. VALDES et ALBRIGHT (1981) ont montré que les bactéries marines étaient capables de survivre dans un environnement d'eau douce et que les bactéries des rivières étaient, par contre, lysées dans l'environnement marin. Ainsi, pendant la saison des pluies et des crues, les bactéries d'origine continentale coexistent avec les bactéries marines installées dans l'eau lagunaire depuis la saison sèche précédente. En station 1, la diversité bactérienne, estimée par l'indice d'équitabilité (ATLAS et BARTHA, 1981), est ainsi plus élevée au cours de la saison des pluies et des crues ($E = 0,26$) que pendant la saison sèche ($E = 0,16$; CAUMETTE, non publié).

Biomasse totale et production de biomasse bactérienne

En baie de Biétri, au cours de la période de stratification des eaux (cf. III-2), l'abondance totale déterminée par comptage en épifluorescence oscille autour d'une moyenne de $1,8 \cdot 10^7$ cellules \cdot ml⁻¹ dans l'épilimnion oxygéné. Le volume cellulaire moyen est estimé à $0,162 \mu\text{m}^3$ par bactérie. En utilisant le facteur de conversion de $1,06 \cdot 10^{-13}$ g de carbone par μm^3 (NAGATA, 1986), on peut estimer la biomasse bactérienne moyenne à 309 mg de carbone \cdot l⁻¹ dans l'épilimnion (TORRETON et al., 1989), soit environ 1/6 de la biomasse phytoplanctonique moyenne au cours de la même période. La production de biomasse, estimée par la mesure de l'incorporation de thymidine tritiée dans le matériel cellulaire acido-précipitable, est en moyenne de 1,38 mg de carbone (mg C) \cdot l⁻¹ \cdot j⁻¹, soit, exprimée par unité de surface, 4,5 g C \cdot m² \cdot j⁻¹ (sur environ 3 m de couche oxygénée). Le taux de croissance de la population totale est donc de 0,24 h⁻¹ correspondant à un temps de renouvellement moyen de la biomasse de

TABLEAU II
Pourcentage des principaux genres de bactéries hétérotrophes aérobies isolées des eaux et des sédiments des quatre stations de prélèvements en lagune Ébrié

| Genres | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | |
|-------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | a | b | a | b | a | b | a | b |
| <i>Flavobacterium</i> | 25,1 | 27,4 | 20,5 | 2,7 | 15,4 | 15,2 | 16,2 | 30,7 |
| <i>Pseudomonas</i> | 21,7 | 5,5 | 2,4 | - | 5,1 | - | 8,1 | 2,3 |
| <i>Alcaligenes</i> | 12,6 | 6,8 | 8,4 | - | 4,3 | - | 6,6 | - |
| <i>Agrobacterium</i> | 10,3 | 5,6 | 6,6 | - | 15,4 | 2,8 | - | - |
| <i>Corynebacterium</i> | - | - | - | - | - | 2,8 | - | - |
| <i>Kurthia</i> | - | - | 2,4 | - | 1,7 | 9,8 | 1,5 | - |
| <i>Cellulomonas</i> | - | - | - | - | 1,7 | - | - | - |
| <i>Bacillus</i> | 1,1 | 5,6 | 4,2 | 47,3 | - | 33,7 | 8,8 | 9,1 |
| <i>Micrococcus</i> | 5,1 | 9,6 | 9,6 | - | 12,8 | 2,2 | 20,6 | 3,4 |
| <i>Staphylococcus</i> | - | - | 3,6 | 4,1 | - | - | - | - |
| <i>Escherichia/Klebsiella</i> | 2,3 | - | 10,8 | - | 12,8 | 15,2 | 2,2 | - |
| <i>Actinobacillus</i> | 1,7 | - | - | - | - | - | 1,5 | - |
| <i>Vibrio/Aeromonas</i> | - | - | - | - | - | - | 3,7 | 4,5 |
| Autres Enterobacteriaceae | - | - | - | 5,4 | - | - | 5,1 | 20,5 |
| Bactéries non groupées | 20,1 | 39,5 | 31,5 | 40,5 | 30,8 | 18,3 | 20,6 | 29,5 |

a = % eau de surface ; b = % sédiments ; - = genre non isolé

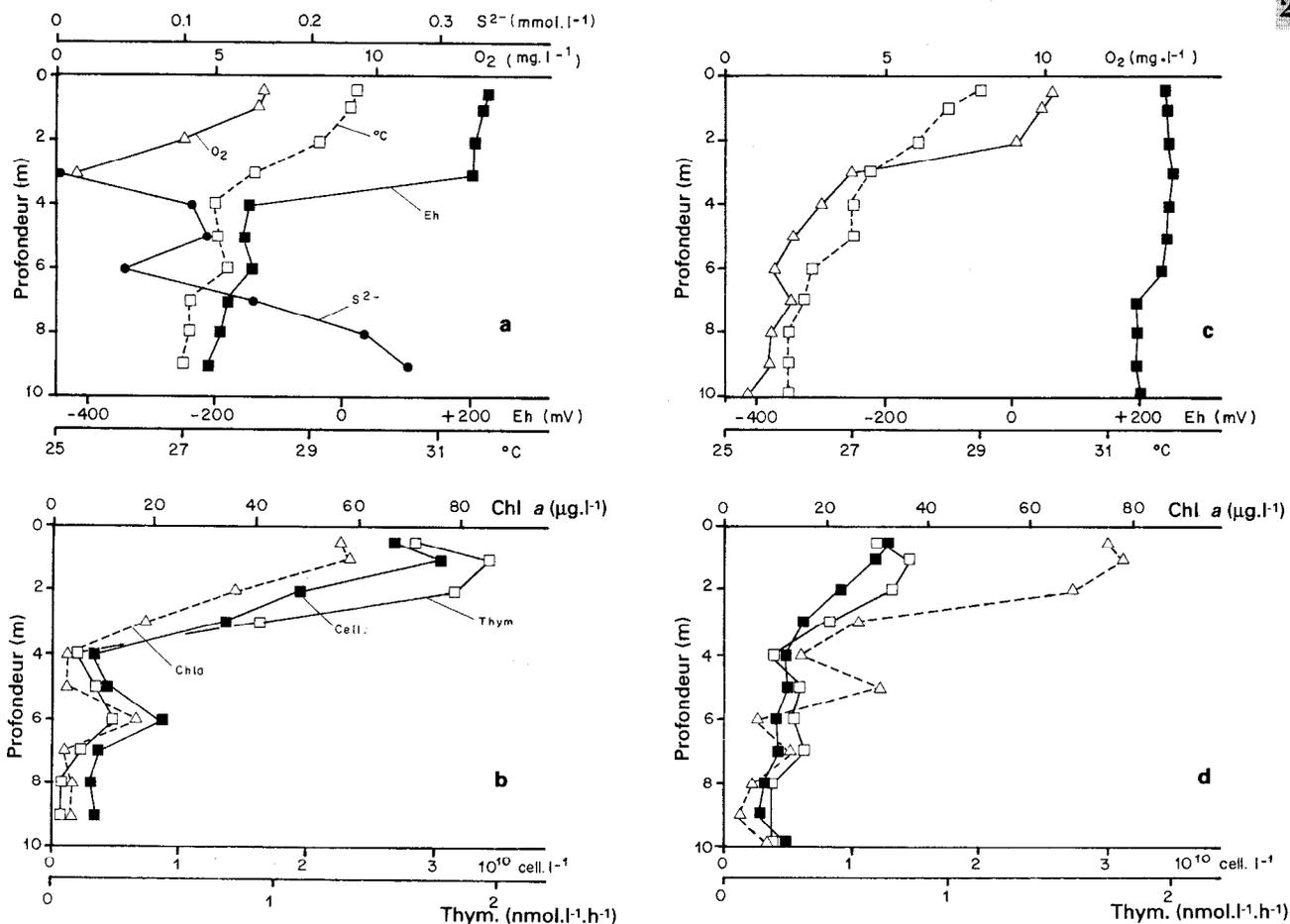


Figure 5

Température, potentiel redox (Eh), concentrations en oxygène et en sulfures en période de stratification (a) et en période holomictique (c). Concentrations en chlorophylle *a*, biomasse bactérienne totale et incorporation de thymidine en période de stratification (b) et en période holomictique (d), dans la colonne d'eau de la baie de Biétri (d'après TORRETON *et al.*, 1988).

3,2 heures. Ces valeurs, parmi les plus fortes citées dans la littérature, mettent en évidence le caractère eutrophe de cette baie, encore accentué par la température moyenne élevée. Dans cette baie, stratifiée la majeure partie de l'année (*cf.* III-2), biomasses et productions bactériennes décroissent rapidement avec la profondeur pour atteindre un minimum en conditions anoxiques (fig.5).

Zones profondes anoxiques

Présentation générale

Pendant la saison des pluies et des crues, 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 et la salinité des eaux de surface augmente notablement. Les zones profondes de la lagune piègent les eaux marines qui s'y maintiennent pendant la période de pluies et de crues entraînant une stratification de la colonne d'eau. Les zones estuariennes profondes de la lagune Ébrié sont ainsi des milieux monomictiques chauds présentant de longues périodes de stratification

(7 à 8 mois). L'homogénéisation s'effectue au cours de la période sèche coïncidant avec l'étiage de la Comoé.

Au cours de la période de stratification étudiée, la halocline se situait entre 3 et 4 m de profondeur en station 1, et entre 5 et 7 m en station 2 (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Dans cette situation, les eaux profondes constituent des milieux relativement fermés, dont les échanges avec les eaux susjacentes sont restreints et conditionnés par l'intensité du gradient de densité entre l'épilimnion et l'hypolimnion (CAUMETTE, 1987). Dans l'hypolimnion, la consommation rapide de l'oxygène provoque l'anoxie des eaux et permet l'installation de communautés bactériennes anaérobies. Ces milieux sont ainsi très riches en hydrogène sulfuré (en général 0,5 à 100 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), en ammoniacque et en phosphore issus des activités bactériennes lors des processus de fermentation, de sulfatoréduction et d'ammonification (CAUMETTE, 1984).

En baie de Abou-Abou les teneurs en sulfure n'ont jamais dépassé 30 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, alors qu'en baie de Biétri, des concentrations bien supérieures, de l'ordre de 300 à 400 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, ont pu être mesurées. Toutefois, des valeurs encore plus élevées ont déjà été reportées pour des milieux stratifiés (TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; SOROKIN, 1970 ; GORLENKO *et al.*, 1974 ; ROMANENKO *et al.*, 1976).

Dans les eaux des deux stations étudiées, la halocline coïncide généralement avec l'oxycline et la redoxcline, et entraîne une partition très nette des composés chimiques réduits et oxydés. Au niveau de l'interface, le sulfure et l'oxygène diffusent selon des gradients opposés et peuvent coexister dans une strate de quelques dizaines de centimètres. Dans les eaux profondes s'accumulent des composés réduits issus des métabolismes bactériens tels que l'ammoniacque, classiquement observé pour ce type de milieu (TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; SOROKIN et DONATO, 1975 ; HAMNER *et al.*, 1982).

Toutes les analyses des paramètres physiques et chimiques font apparaître le phénomène de mélange des eaux au cours de la période sèche et la diffusion de l'oxygène dans les eaux profondes, aux dépens du sulfure (ARFI *et al.*, 1989 ; CAUMETTE, 1987). Au début de la période de 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 subsurface de la baie de Biétri. En baie de Abou-Abou, la diffusion de l'oxygène dans les eaux profondes est plus rapide en relation avec la charge plus faible en composés réduits dans l'hypolimnion. La pénétration d'eau de mer, au cours de cette période, constitue un véritable « lavage » de la zone estuarienne de la lagune Ébrié ; en assurant le brassage des eaux, elle permet la redistribution des composés accumulés dans les eaux profondes anoxiques.

Répartition verticale des micro-organismes

Pendant toute la période de stratification, les conditions d'oxydoréduction et la répartition verticale des biomasses et de l'activité des différents groupes de micro-organismes sont étroitement liés (fig. 6).

Interface épilimnion oxygéné-hypolimnion anoxique

En baie de Abou-Abou, en période de forte stratification, la densité maximale de BHA dans la colonne d'eau est observée à l'interface. Ce niveau correspond classiquement, pour ce type de milieu, à un site d'accumulation de composés particuliers minéralisables (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

À l'opposé, en baie de Biétri, la densité de BHA diminue rapidement dans cette zone de transition (fig. 6c). L'absence de maximum à ce niveau, malgré l'accumulation probable de matériel particulaire, est à relier à la disparition brutale de l'oxygène.

Pendant les périodes de forte stratification, un pic d'abondance des thiobacilles apparaît dans la zone de transition entre l'épilimnion aéré et l'hypolimnion anoxique, notamment en baie de Biétri (fig. 6c). Ils se développent dans cette strate où coexistent le sulfure comme principal donneur d'électrons et l'oxygène comme principal accepteur d'électrons (SOROKIN, 1970 ; GORLENKO *et al.*, 1978). Dans la baie de Abou-Abou, la répartition verticale des thiobacilles montre parfois deux pics d'abondance : l'un classiquement situé dans la zone de transition, juste au-dessus de la chimiocline, comme dans la baie de Biétri ; l'autre dans l'hypolimnion anoxique (CAUMETTE, 1987). Ces deux pics doivent correspondre à

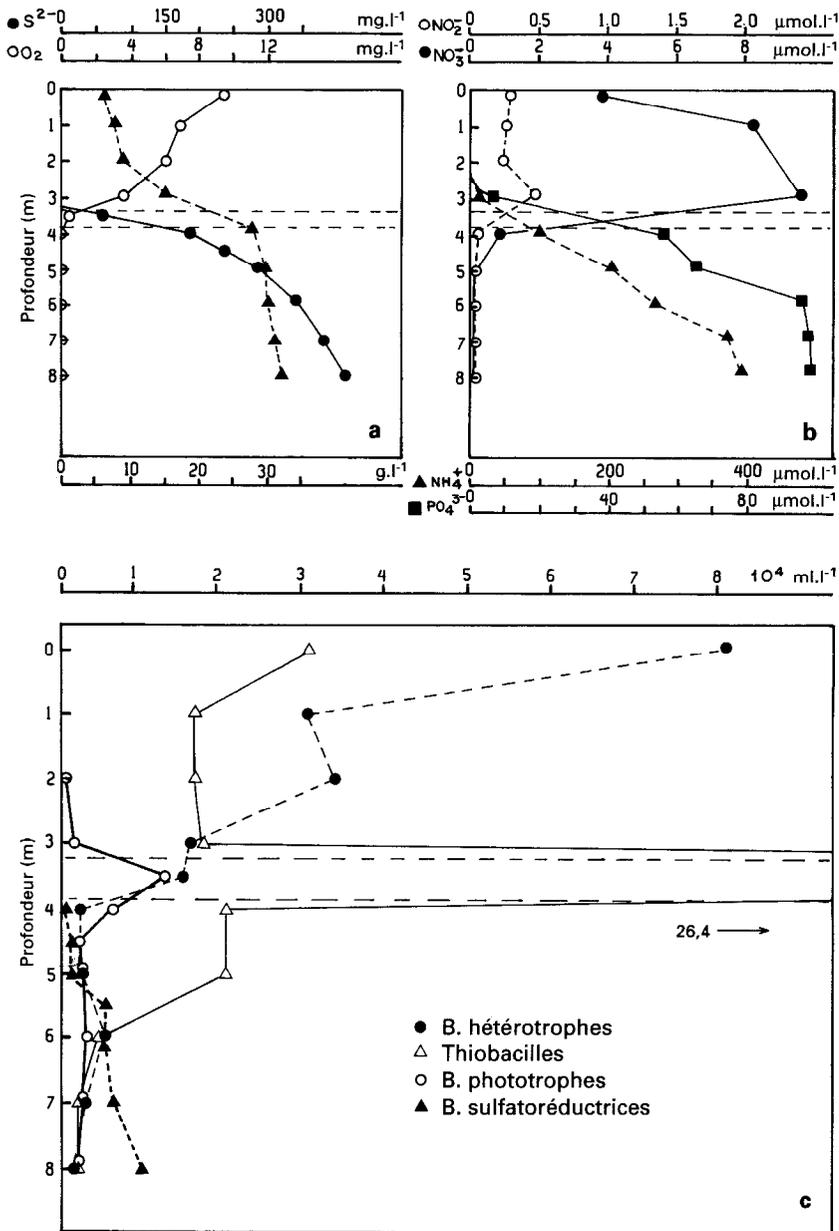


Figure 6

Répartition verticale des variables physiques et chimiques (a et b) et des micro-organismes (c), au cours de la période de stratification dans la colonne d'eau de la baie de Biétri (station 1), en septembre 1981 (d'après CAUMETTE *et al.*, 1983).

deux populations différentes : la première utilisant l'oxygène comme accepteur terminal d'électrons ; la deuxième vivant en anaérobiose et utilisant le nitrate, en quantité suffisante à ce niveau pour être utilisé comme accepteur terminal d'électrons (CAUMETTE, 1987).

Dans les deux milieux stratifiés et plus particulièrement dans la baie de Biétri, l'interface eau aérée - eau anoxique est le lieu d'une intense activité bactérienne, notamment de bactéries anaérobies participant au cycle du soufre. Ainsi, les bactéries phototrophes sulfo-oxydantes prolifèrent à ce niveau en formant une couche colorée d'environ 30 cm d'épaisseur. Le nombre de ces micro-organismes y est toujours élevé, variant de 10^4 à 10^6 ml⁻¹ (fig. 6c). Dans les milieux stratifiés, de telles proliférations entre un épi-

limnion 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 ; COHEN *et al.*, 1977 ; GORLENKO *et al.*, 1978 ; PARKIN et BROCK, 1980 ; GUERRERO *et al.*, 1985 ; CAUMETTE et MATHERON, 1988). Les bactéries phototrophes vertes et brunes ont été plus souvent isolées que les bactéries pourpres et ont été identifiées en général comme des *Chlorobium* ou des *Pelodyction* (TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; LAWRENCE *et al.*, 1978 ; PARKIN et BROCK, 1980). Parmi les bactéries phototrophes pourpres, le genre *Chromatium* a été le plus fréquemment décrit (MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978 ; HAMNER *et al.*, 1982) ainsi que les genres correspondant à des cellules vacuolées (*Lamprocystis*, *Lamprobacter* et *Thiopedia* ; HAYDEN, 1972 ; KOHLER *et al.*, 1984) et quelquefois le genre *Thiocapsa* (NORTHCOTE et HALSEY, 1969), bien que ce dernier soit plus adapté aux environnements benthiques (CAUMETTE, 1988a). Dans l'eau de la baie de Biétri, la coloration brune de la couche de bactéries phototrophes résulte du mélange des pigments des différentes espèces observées qui se distribuent à travers cette couche selon une stratification spécifique mise en évidence par l'analyse des différentes bactériochlorophylles. Les bactéries pourpres contenant de la Bchl *a* colonisent la partie supérieure de la couche brune (genres *Rhodopseudomonas* et *Chromatium*) alors que les bactéries vertes et brunes contenant des Bchl *c*, *d* ou *e* (genre *Chlorobium* et *Pelodyction*) abondent dans les strates inférieures où l'intensité lumineuse est très faible (CAUMETTE, 1984, 1987). Ces dernières constituent les genres dominants en baie de Biétri, alors que, en baie d'Abou-Abou, les bactéries pourpres sulfureuses représentent la majorité des souches isolées (tabl. III). Les gradients de sulfure et de lumière dans le milieu expliquent cette stratification spécifique : les bactéries vertes tolérant des intensités lumineuses plus faibles et des teneurs en sulfure plus élevées que les bactéries pourpres. Toutefois leur activité est limitée par la faible intensité lumineuse ainsi que par la qualité de la lumière qui parviennent à la couche brune. Elles n'oxydent qu'une partie du sulfure produit par les bactéries sulfatoréductrices (BSR) dans l'hypolimnion.

Hypolimnion

Dans les eaux profondes anoxiques de la baie de Biétri les bactéries hétérotrophes aérobies et anaérobies facultatives sont beaucoup moins représentées que dans les eaux aérées de l'épilimnion (CAUMETTE, 1987 ; CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

En baie de Abou-Abou, cette différence, quand elle existe, est beaucoup moins marquée. À ce niveau, les abondances de BHA sont comparables à celles observées en baie de Biétri.

Les abondances des BSR augmentent significativement depuis l'interface jusqu'à la base de l'hypolimnion où elles atteignent 10^4 UFC . ml⁻¹ en baie de Biétri (fig. 6c). En baie de Abou-Abou, leur répartition est plus aléatoire, et les maxima ne dépassent pas 10^1 à 10^2 UFC . ml⁻¹ (CAUMETTE, 1985).

Sédiments

Les abondances de BHA sont assez stables, au cours de la période d'étude, et fluctuent autour d'une moyenne de l'ordre de 10^5 UFC . ml⁻¹ de sédiment frais aux deux stations étudiées (tabl. I). La moyenne annuelle des rapports MA/NA est supérieure à 1, comme observé dans les eaux de surface. Sa faible variabilité, au cours d'un cycle annuel (fig. 2), suggère, par contre, une plus grande stabilité des communautés sédimentaires à caractère marin permanent.

L'étude des potentialités cataboliques des souches isolées des sédiments montre un taux d'utilisation des sucres plus élevé (fig. 3b) que dans les eaux de surface (fig. 3a). Le pourcentage de bactéries à métabolisme fermentatif (fig. 4a) y est également plus important (GURAL, 1984). En baie de Abou-Abou, les bactéries sporulées représentent 60 % de la population totale de BHA (fig. 4b), correspondant essentiellement à des bactéries du genre *Bacillus* (tabl. II). Celles-ci, grâce à leur spore de résistance, peuvent se maintenir quand les conditions deviennent défavorables (BIANCHI, 1979 ; BENSOUSSAN *et al.*, 1976 ; TROUSSELLIER, 1987 ; TROUSSELLIER et BALEUX, 1981).

Ces résultats suggèrent qu'une sélection des espèces bactériennes s'exerce à la surface des sédiments, l'anoxie en étant une des causes les plus importantes.

TABLEAU III
Dénombrements moyens UFC.ml⁻¹ et pourcentages des genres de bactéries lithotrophes (thiobacilles), phototrophes et sulfatoréductrices

| Bactéries observées | Biétri | Abou-Abou | Toupah |
|-------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Profondeur d'eau | 8 m | 24 m | 5 m |
| Thiobacilles | | | |
| Épilimnion | 10 ³ - 10 ⁴ | 10 ³ - 10 ⁴ | 10 ³ - 10 ⁴ |
| Métalimnion | 10 ⁴ - 10 ⁵ | 10 ⁴ - 10 ⁵ | |
| Hypolimnion | 10 ¹ - 10 ³ | 10 ² - 10 ⁴ | |
| Sédiment | 10 ² - 10 ³ | 10 ² - 10 ³ | 10 ³ - 10 ⁴ |
| Bactéries phototrophes | | | |
| Épilimnion | 0 | 0 | 0 |
| Métalimnion | 10 ⁴ - 10 ⁵ | 10 ¹ - 10 ³ | |
| Hypolimnion | 10 ² - 10 ³ | 0 - 10 ¹ | |
| Sédiment | nd | nd | 10 ² - 10 ³ |
| Rhodospirillaceae | | | |
| <i>Rhodopseudomonas</i> | 5 % | 30 % | 50 % |
| <i>Rhodobacter</i> | - | - | 50 % |
| Chromatiaceae | | | |
| <i>Chromatium</i> | 20 % | 65 % | - |
| <i>Thiocystis</i> | QQ | - | - |
| <i>Thiodictyon</i> | QQ | - | - |
| Chlorobiaceae | | | |
| <i>Chlorobium</i> | | | |
| verts | 15 % | 5 % | - |
| bruns | 30 % | - | - |
| <i>Pelodictyon</i> | 30 % | | |
| Sulfatoréductrices | | | |
| Épilimnion | 0 | 0 | 0 |
| Métalimnion | 10 ¹ - 10 ² | 10 ¹ - 10 ² | 0 |
| Hypolimnion | 10 ³ - 10 ⁴ | 10 ¹ - 10 ² | - |
| Sédiment | 10 ³ - 10 ⁴ | 10 ³ | 10 ¹ - 10 ² |
| <i>Desulfovibrio</i> | +++ | +++ | nd |
| <i>Desulfobacter</i> | + | + | nd |
| <i>Desulfobulbus</i> | ++ | ++ | nd |

QQ = quelques cellules ; - = non observé ; 0 = comptages nuls ;
+ = faible présence ; ++ = présence ; +++ = forte présence ;
nd = non déterminé.

Dans la couche supérieure du sédiment, le nombre de BSR varie peu au cours de l'année, de 10³ à 10⁴ pour les deux stations étudiées (CAUMETTE, 1985). Les genres les plus représentés sont *Desulfovibrio* et *Desulfobacter*. À partir d'enrichissement sur propionate, le genre *Desulfobulbus* a également été isolé. Le genre *Desulfotomaculum*, caractérisé par une endospore, n'a pu être détecté qu'en baie de Biétri (CAUMETTE, 1985).

Cycle du soufre

Dans l'hypolimnion et les sédiments, les productions de sulfure coïncident avec les abondances des BSR (CAUMETTE, 1987). En baie de Biétri, les productions de sulfure témoignent d'une activité sulfatoré-

ductrice importante dans la colonne d'eau au-dessous de la couche brune. Les BSR trouvent à ce niveau la matière organique sédimentée à partir de l'épilimnion ainsi que l'anaérobiose nécessaire à leur développement.

Les bactéries sulfatoréductrices participent, avec les bactéries phototrophes, à un cycle du soufre anaérobie qui se développe sous la halocline. L'activité des différents organismes participant au cycle du soufre dans la baie de Biétri évaluée en période de stratification (fig. 7) montre que seulement un tiers des sulfures produits quotidiennement sont réoxydés par les bactéries phototrophes ; le reste s'accumule au sein de l'hypolimnion, une fraction pouvant diffuser vers les strates aérées. Cette faible activité phototrophe, malgré les densités cellulaires élevées, s'explique par les faibles intensités lumineuses parvenant sous la halocline en raison de la forte turbidité de l'épilimnion.

Dans la baie de Abou-Abou, moins polluée, les faibles productions de sulfure, seulement décelables dans l'hypolimnion profond à partir de 15 m de profondeur, ne permettent pas un développement massif de bactéries phototrophes au niveau de la halocline ; à l'exception du mois de juillet 1981, où une production de sulfure a été décelée juste au-dessous de la chimiocline (CAUMETTE, 1987). Dans cette baie, dont l'hypolimnion est profond de 20 m, la production de sulfure dans la colonne d'eau, exprimée par unité de surface, quoique faible, est toutefois supérieure à celle analysée dans le premier centimètre de sédiment. Ce résultat est concordant avec différentes observations rapportées pour des milieux stratifiés du même type (VAN GEMERDEN, 1967). Les BSR étant capables de minéraliser complètement la matière organique (WIDDEL, 1980 ; PFENNIG *et al.*, 1981), celle-ci peut donc être totalement transformée avant son arrivée à la surface des sédiments, si la durée de sédimentation est suffisamment longue. L'activité des BSR à la surface des sédiments est donc très dépendante de l'activité des BSR présentes dans l'hypolimnion ainsi que de la hauteur de celui-ci.

Une activité de sulfo-oxydation par les bactéries phototrophes n'a pu être mise en évidence que pendant les mois où la chimiocline se trouvait à sa hauteur maximale (fig. 8), c'est-à-dire entre 4 et 6 m de profondeur. Les bactéries phototrophes isolées de cette zone appartiennent aux genres *Rhodospseudomonas* et *Chromatium*. Les bactéries phototrophes vertes et brunes n'ont jamais été mises en évidence. Les intensités lumineuses étant suffisantes pour assurer leur développement (entre 0,1 et 1 % de l'intensité de surface), une limitation de leur activité par les trop faibles teneurs en sulfure et par la diffusion de l'oxygène

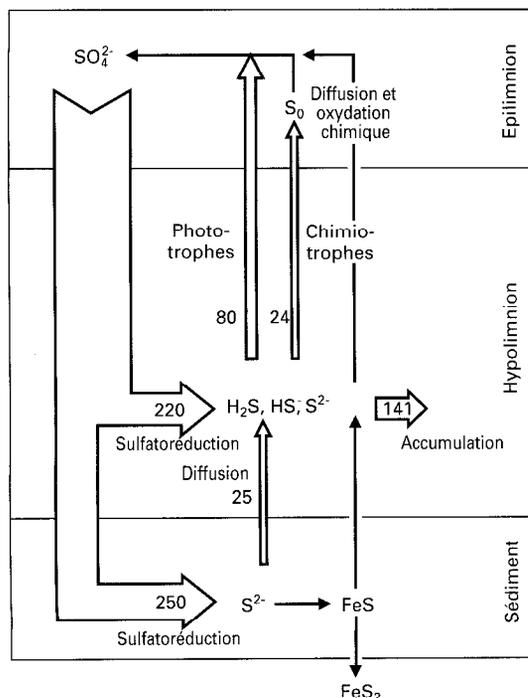


Figure 7

Exemple d'interprétation du cycle du soufre en baie de Biétri, en septembre 1981 (d'après CAUMETTE, 1987).

Les résultats sont exprimés en $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

Flèches blanches : proportionnelles au flux ;
flèches noires : relations non quantifiées.

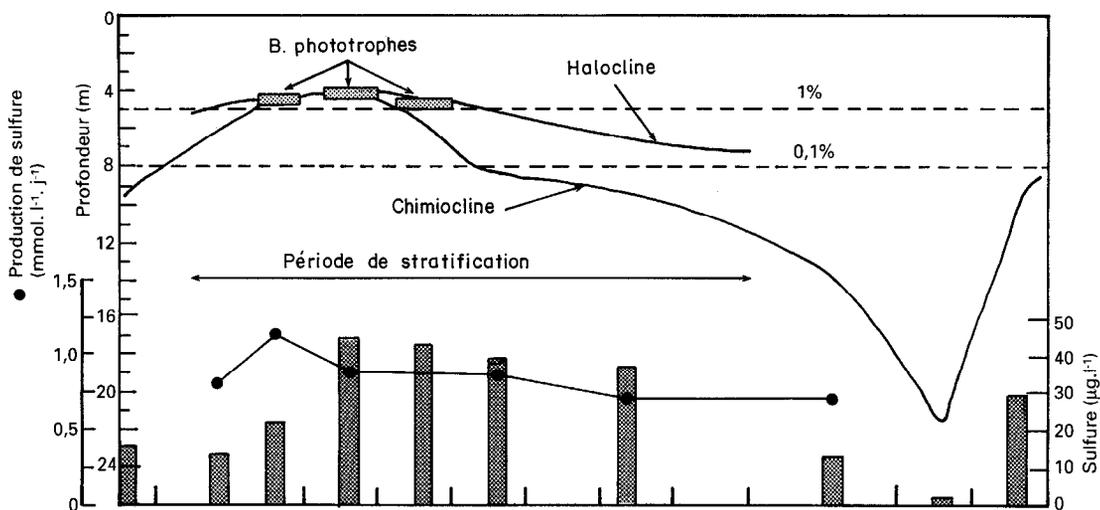


Figure 8

Schéma général de l'évolution de la colonne d'eau en baie de Abou-Abou (station 2) d'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 ; concentration de sulfures dans l'eau du fond. Les lignes horizontales pointillées montrent les positions moyennes du 1 % et du 0,1 % de l'intensité lumineuse reçue en surface (d'après CAUMETTE, 1987).

est vraisemblable. Les bactéries pourpres, moins sensibles à la présence d'oxygène et pouvant se développer aussi en chimiotrophie (KAMPF et PFENNIG, 1986), exigent toutefois de plus fortes intensités lumineuses et n'ont pu se développer dans la baie de Abou-Abou que lorsque la chimiocline était dans la zone euphotique.

Dans les deux milieux stratifiés étudiés, les bactéries phototrophes et sulfatoréductrices participent au recyclage des composés soufrés et de la matière organique dans l'hypolimnion anoxique pendant la période de stratification. À cette période, la production des bactéries phototrophes en baie de Biétri peut représenter 40 à 50 % de la production photosynthétique totale (CAUMETTE, 1987). Lors de la pénétration des eaux marines pendant la saison sèche, ces activités bactériennes cessent et se limitent aux sédiments toujours anoxiques.

Biomasse totale et activités dans l'hypolimnion anoxique

En baie de Biétri, les dénombrements effectués par microscopie en épifluorescence donnent des valeurs significativement plus faibles dans l'hypolimnion anoxique que dans l'épilimnion oxygéné (fig. 5). L'abondance cellulaire moyenne est de $0,5 \cdot 10^7 \text{ ml}^{-1}$. Le volume cellulaire moyen de $0,20 \mu\text{m}^3$ est, lui, significativement plus élevé que dans l'épilimnion. Cela est dû principalement à l'apparition de très grosses formes en S ou spirales de volume moyen $10 \text{ à } 35 \mu\text{m}^3$.

L'activité d'incorporation de thymidine décroît plus rapidement que la biomasse dès l'arrivée en conditions anoxiques. Ainsi l'activité spécifique d'incorporation par cellule est environ 2 fois plus faible que dans l'épilimnion (respectivement $3,4$ contre $7,8 \cdot 10^{-20} \text{ mol} \cdot \text{cellule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) suggérant un taux de croissance également 2 fois plus faible. Cette activité est instantanément stimulée par l'oxygénation de l'échantillon, mettant en évidence la présence dans le milieu anoxique d'organismes strictement aérobies provenant des couches supérieures par sédimentation. L'activité hétérotrophe potentielle par bactérie estimée par la mesure de l'activité maximale de transport d'électrons liée à la respiration (activité ETS) est, par contre, similaire dans les strates oxygénées et anoxiques (respectivement $22,6$ et $23,0 \mu\text{eq O}_2 \cdot \text{cellule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Ces résultats peuvent être expliqués par le rendement thermodynamique de croissance nécessairement plus faible en conditions anoxiques qu'en aérobiose (TORRETON *et al.*, 1989).

Influence de la pollution organique sur la productivité bactérienne

La production de bactéries hétérotrophes aérobies dans les eaux de surface des deux stations, estimée par incubation dans des sacs à dialyse selon les méthodes de SOROKIN et KADOTA (1972), est présentée sur la figure 9. Les valeurs de production estimées au cours de l'année d'étude dans les eaux des deux stations (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985) sont relativement homogènes pendant la période de stratification des eaux. Un changement brutal apparaît au début de la période de mélange des eaux où le temps de doublement cellulaire devient très court. Cette observation est très nette dans l'eau de la baie de Biétri, où le temps de doublement cellulaire passe de 5 heures à la fin décembre à 2 heures à la fin janvier. Il se situe parmi les temps de génération les plus courts mesurés, avec la même méthode, pour des cellules bactériennes dans un environnement naturel (SIEBIRTH et LAVOIE, 1976 ; TROUSSELLIER, 1987). Ce temps de doublement correspond à une production bactérienne comprise entre 0,5 et 25 mg de C . l⁻¹ . j⁻¹ dans l'eau de surface de la baie de Biétri, en utilisant un taux de conversion de 0,5 . 10⁻¹³ g de C par cellule. Les résultats obtenus par la méthode d'incorporation de thymidine donnent des valeurs comprises entre 1 et 2,5 mg de C . l⁻¹ . j⁻¹. Dans la baie de Abou-Abou, milieu faiblement pollué, elle n'est que de 0,002 à 0,2 mg . l⁻¹ . j⁻¹ et de 0,5 mg de C . l⁻¹ . j⁻¹ par la méthode à la thymidine. Au cours du mélange des eaux, un accroissement de la production jusqu'à des valeurs très élevées (100 à 200 mg . l⁻¹ . j⁻¹) a pu être observé dans les deux baies, en utilisant la méthode d'incubation en sacs à dialyse, suggérant une redistribution verticale des composés organiques accumulés dans les eaux profondes.

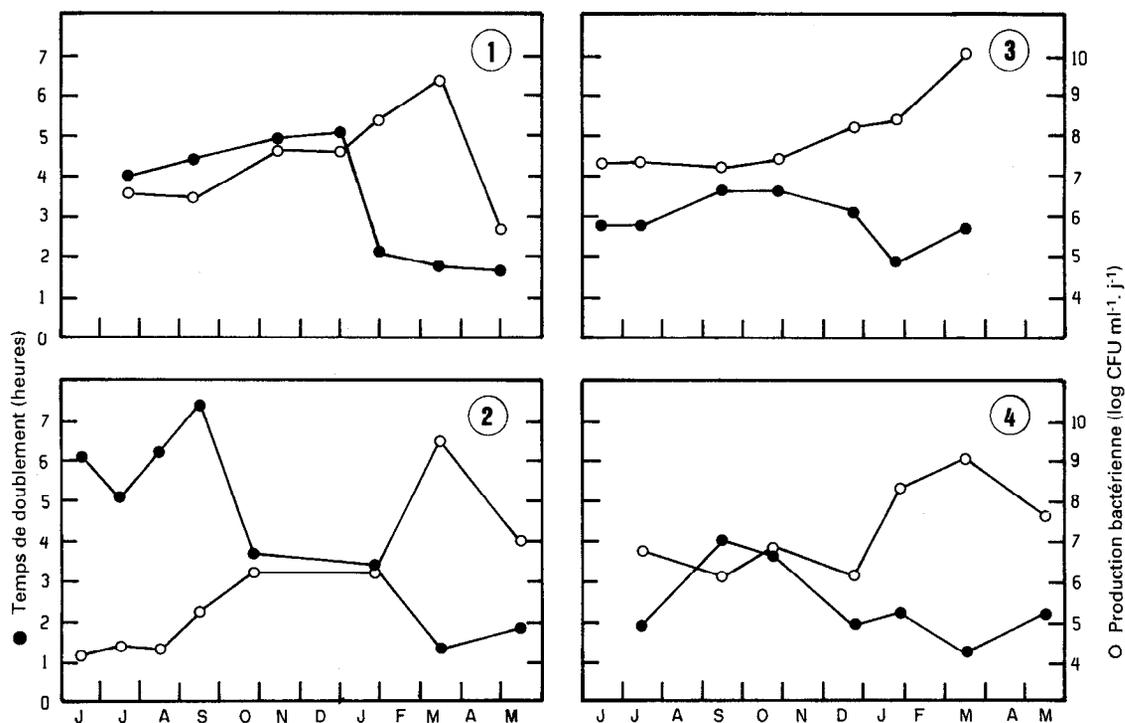


Figure 9

Évolution de la production des bactéries hétérotrophes aérobies et des temps de doublement cellulaires estimés par comptage des colonies sur milieu nutritif, dans les eaux de surface des stations 1, 2, 3 et 4 (d'après CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

Les stations 1 et 2 diffèrent essentiellement par leur degré de pollution et dans une moindre mesure par l'importance de l'influence marine (plus forte en station 1). Leur comparaison permet ainsi d'observer les effets de la pollution dans la partie estuarienne de la lagune.

Dans l'eau de la baie de Biétri, les biomasses et les activités des micro-organismes, bactériens et phytoplanctoniques, sont plus élevées qu'en baie de Abou-Abou. Ainsi, dans les eaux de surface, l'amplitude des variations nyctémérales des concentrations en oxygène sont 1,5 à 3 fois supérieures à celles observées en station 2 (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985 ; CARMOUZE, 1984).

Pendant la période de stratification, en baie de Biétri, la couche aérée se maintient à une profondeur relativement stable, le sulfure produit dans l'hypolimnion diffuse très lentement vers l'épilimnion.

À l'opposé, en baie de Abou-Abou, où les productions de sulfure sont faibles, en relation avec un plus faible niveau de pollution, l'oxygène diffuse souvent, à travers la halocline, vers les couches profondes.

Lors de la déstratification physique des eaux, en baie de Biétri (station 1), l'anoxie progresse vers la surface et le sulfure peut être détecté à une profondeur de 1 m. Cette désoxygénation des eaux de surface résulte de l'arrivée massive des composés réduits stockés dans l'hypolimnion mais également de la stimulation des activités respiratoires. Celles-ci sont ainsi passées de $6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ le 29 janvier 1982 à $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ le 30 avril 1982. Dans la baie de Abou-Abou, le phénomène de déstratification se traduit par contre par une diffusion immédiate de l'oxygène dans les eaux profondes.

LA RÉGION OLIGOHALINE DE LA LAGUNE

Les bactéries hétérotrophes dans les eaux

Les dénombrements bactériens effectués dans les eaux des baies de Toupah et Tiegba (respectivement stations 3 et 4) donnent des valeurs constamment plus élevées sur le milieu *Nutrient Agar* que sur le milieu *Marine Agar* et cela quelle que soit la saison d'étude (tabl. I, fig. 2), contrairement à ce qui était observé en milieu estuarien (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Ces résultats sont en accord avec le caractère continental de cette partie de la lagune Ébrié.

Par ailleurs, la station 3 (Toupah) présente des dénombrements sur milieux NA et MA respectivement équivalents à ceux obtenus sur milieux MA et NA en station 1 (Biétri), également polluée. Ces résultats montrent que l'influence des apports continentaux ou marins sur la structure des communautés bactériennes, définie à partir du critère de sélection retenu, n'est pas masquée par le caractère eutrophe du milieu (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

L'analyse des communautés bactériennes a montré un pourcentage de bactéries Gram+ nettement plus élevé que dans les communautés isolées des eaux estuariennes en période d'influence marine (fig. 4c). Ce pourcentage varie de 15 à 50 % selon les saisons et les lieux de prélèvements. Il s'agit essentiellement de cocci Gram+ qui semblent constituer un élément caractéristique des eaux oligohalines. Cela est à rapprocher des travaux de TROUSSELLIER (1987) qui a montré que le pourcentage de bactéries dulçaquicoles est élevé dans les milieux lagunaires oligohalins et que ce peuplement est dominé par des cocci Gram+. Dans les eaux de la partie oligohaline de la lagune Ébrié ces cocci correspondent principalement au genre *Micrococcus* (tabl. II). Parmi les bacilles Gram-, les genres *Flavobacterium* et *Agrobacterium* sont également fortement représentés.

La production des bactéries hétérotrophes dans les eaux des stations 3 et 4 a été estimée selon la même méthode que pour les zones estuariennes. Les résultats font apparaître un changement des activités bactériennes en fonction des saisons (fig. 9). Il apparaît une accélération des productions au cours de la saison sèche, pendant l'élévation de la température. Ainsi, le temps de doublement bactérien qui diminue de 5 à 2 h en zone estuarienne est également fortement réduit, passant de 4 à 2 h dans l'eau de la baie de Toupah.

Malgré l'apparente stabilité du climat tropical, les communautés bactériennes des eaux lagunaires estuariennes ou continentales semblent ainsi obéir aux mêmes influences saisonnières (température, insolation...).

La production des bactéries hétérotrophes aérobies estimée dans les eaux de la baie de Toupah est très supérieure et souvent décuplée, par rapport à celle de la baie de Tiegba moins polluée. Les valeurs obtenues sont sensiblement égales à celles observées en baie de Biétri, milieu fortement pollué mais qui bénéficie d'un renouvellement des eaux plus important par sa situation en zone estuarienne.

Les sédiments de la région oligohaline

Dans les premiers centimètres du dépôt, en baie de Toupah, les bactéries hétérotrophes aérobies, se développant sur milieu NA, sont présentes en nombre significativement plus élevé qu'en baie de Tiegba. Les dénombrements réalisés sur milieu MA donnent des valeurs très faibles, dans les deux stations, confirmant l'origine continentale des communautés bactériennes (tabl. I). Ces sédiments sont colonisés par des bactéries sporulées du genre *Bacillus*. Ce genre bactérien, également bien représenté dans les sédiments de la zone estuarienne, semble inféodé aux sédiments lagunaires, souvent anoxiques (GUIRAL et CAUMETTE, 1983 ; GUIRAL, 1984 ; TROUSSELLIER et BALEUX, 1981 ; BALEUX et BALEUX, 1979).

Contrairement aux sédiments de la zone estuarienne qui sont le siège (avec les eaux profondes anoxiques) d'une sulfatoréduction intense, les sédiments de la zone oligohaline, lorsqu'ils sont anoxiques, ne sont pas aussi réduits et chargés en sulfure (CAUMETTE, 1987). Ainsi, en baie de Toupah, la présence de sulfure n'a jamais été détectée dans les eaux de fond, souvent anoxiques, et toujours en faible quantité dans le sédiment, irrégulièrement répartie en zones noires.

L'abondance des bactéries sulfatoréductrices, toujours nulle dans l'eau, n'a pas dépassé 10 à 100 colonies par millilitre de sédiment. La méthode utilisée n'a pas permis de déceler de production de sulfure, suggérant une très faible activité sulfatoréductrice.

Les eaux de surface sont, par contre, riches en thiobacilles (CAUMETTE, 1987) laissant supposer un apport de sulfure exogène. En effet, dans les effluents riches en acétate qui se déversent dans la baie, les nombres de BSR sont toujours très élevés.

À l'interface eau-sédiment, des bactéries phototrophes pourpres non sulfureuses (*Rhodospirillaceae*) des genres *Rhodopseudomonas* et *Rhodobacter* sont toujours présentes. Elles photoassimilent des composés organiques et leur activité peut être limitée par l'intensité lumineuse qui parvient à la surface des sédiments (CAUMETTE, 1987). Ces bactéries sont communément isolées des milieux pollués d'eau douce. Dans les effluents urbains et les rejets organiques industriels, elles trouvent toutes les conditions nécessaires à leur développement : matière organique simple, lumière et anaérobiose (KOBAYASHI, 1976 ; SAWADA et ROGERS, 1977 ; SIEFERT *et al.*, 1978).

Dans la baie de Toupah, les souches isolées métabolisent préférentiellement l'acétate, présent en grandes quantités dans les effluents industriels qui y sont déversés. De plus, ces souches sont capables d'utiliser des molécules complexes telles que palmitate, benzoate, cyclohexane-carboxylate (CAUMETTE, 1987), et peuvent ainsi participer activement à l'épuration du milieu. Dans ce milieu lagunaire, la sulfatoréduction et plus globalement le cycle du soufre ne participent que faiblement au recyclage de la matière organique. Les BSR s'y maintiennent difficilement, vraisemblablement à cause d'une limitation par les faibles teneurs en sulfates (CAUMETTE, 1987). Dans cette baie, la présence de méthane a pu être détectée (CAUMETTE, 1987 ; VARLET, 1978), suggérant la contribution de bactéries méthanogènes dans la minéralisation finale de la matière organique sédimentée.

Rôles principaux des groupes bactériens

MINÉRALISATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

Dans un écosystème aquatique les bactéries interviennent à différents niveaux tant dans la transformation de la matière particulaire ou dissoute, organique ou minérale, que dans la production de biomasse. Par leur activité de minéralisation, les bactéries hétérotrophes aérobies consomment de l'oxygène, produisent du CO₂ et libèrent N et P sous forme de sels nutritifs assimilables par les producteurs primaires

(phytoplancton et macrophytes). Dans les milieux recevant une charge organique élevée, l'activité bactérienne de minéralisation conduit à une abondance de sels nutritifs qui peut stimuler les activités phytoplanctoniques. C'est le cas des zones polluées par des rejets organiques de façon permanente dans la partie estuarienne de la lagune, autour d'Abidjan, et de façon ponctuelle et sporadique auprès de petites agglomérations ou d'industries isolées.

La minéralisation qui a lieu dans la colonne d'eau se traduit par des processus de respiration intense. Dans les eaux des deux stations les plus polluées (stations 1 et 3), les respirations excèdent souvent les productions d'oxygène journalières (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Dans ce cas, on observe de très grandes amplitudes de variations nyctémérales des concentrations en oxygène. Celles-ci varient de 100 à 200 μmol en moyenne alors qu'elles n'atteignent que 20 à 50 μmol dans les stations 2 et 4 ne recevant pas d'effluent organique. Il s'ensuit des désoxygénations importantes pendant la nuit, notamment entre les mois de janvier et d'avril, au cours de la grande saison sèche. À cette époque, des perturbations climatiques importantes peuvent, avec l'arrêt de la photosynthèse, induire une anoxie nocturne, entraînant un déséquilibre passager de l'écosystème (GUIRAL et CHANTRAINE, 1983 et *cf.* III-1).

La matière organique qui sédimente et qui n'est pas transformée par les métabolismes bactériens aérobies parvient dans les couches anoxiques. Dans ces dernières, différents groupes bactériens coexistent et coagissent dans la minéralisation de la matière organique jusqu'à l'étape ultime de libération de CO_2 (LAMBROECK et VELDKAMP, 1982). Dans ce processus, les bactéries fermentatives constituent un groupe fonctionnel intermédiaire et libèrent des acides organiques simples (acétate, lactate, propionate...). Ces dernières sont en compétition avec les bactéries respirant le nitrate qui se développent surtout dans la zone de transition entre les milieux aéré et anoxique.

Les bactéries sulfatoréductrices et méthanogènes réalisent la minéralisation totale de la matière organique en oxydant complètement des composés organiques simples issus du métabolisme fermentatif. Ces deux groupes bactériens sont en compétition pour la plupart des substrats qu'ils utilisent dans l'environnement lagunaire.

Dans la partie estuarienne de la lagune Ébrié, par suite des grandes concentrations en sulfates (10 à 20 mmol), les BSR sont favorisées et interviennent pour une part essentielle dans l'étape ultime de la minéralisation de la matière organique. La sulfatoréduction devient le processus énergétique principal. La dénitrification est, quant à elle, limitée par les nitrates, généralement peu abondants. En milieu marin côtier ou lagunaire, la voie de la sulfatoréduction peut minéraliser jusqu'à 50 % de la matière organique présente (JORGENSEN, 1983). Dans la baie de Biétri, en considérant que 2 mol de CO_2 sont libérées pour chaque mole de sulfure produit, 300 à 600 mmol de carbone par m^2 sont transformés en CO_2 chaque jour dans la couche anoxique par l'activité des BSR (fig. 10). Ces valeurs sont à comparer aux productions algales d'environ 150 à 300 mmol $\cdot \text{m}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ de carbone dans l'épilimnion au cours de la même période. Dans ce dernier, la production de biomasse bactérienne aérobie est également très élevée, du même ordre que la production phytoplanctonique (TORRETON *et al.*, 1988) ; ces résultats mettent en évidence le rôle fondamental de la production bactérienne (aérobie et anaérobie) dans le fonctionnement global de l'écosystème. Cette production, supérieure à la production phytoplanctonique, repose donc sur un apport exogène de matière organique.

Une grande part des composés issus de cette minéralisation anaérobie de la matière organique (CO_2 , NH_4^+ , PO_4^{3-}) s'accumule dans l'hypolimnion. Ces composés ne peuvent être que partiellement utilisés par les bactéries phototrophes qui prolifèrent dans la partie supérieure de l'hypolimnion, où elles participent à la détoxification de l'écosystème en réoxydant le sulfure en sulfate (CAUMETTE, 1986 ; CAUMETTE et MATHERON, 1988).

La grande majorité des composés organiques et minéraux issus de la minéralisation anaérobie de la matière organique est donc stockée dans l'hypolimnion des zones stratifiées de la lagune Ébrié. Ces composés ne deviennent disponibles pour les organismes du phytoplancton et des communautés bactériennes aérobies que lors du mélange des eaux.

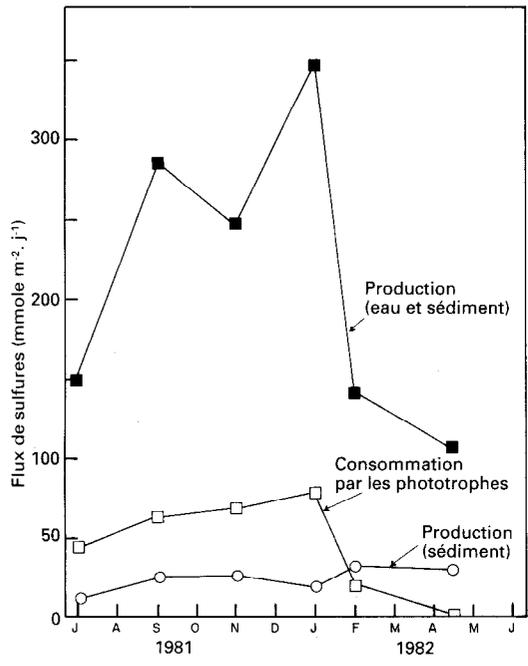


Figure 10
 Production (bactéries sulfatoréductrices) et consommation (bactéries phototrophes) de sulfures en baie de Biétri, de juillet 1981 à avril 1982 (d'après CAUMETTE, 1987).

Dans les zones oligohalines de la lagune, les teneurs en sulfate trop faibles limitent la sulfatoréduction dans les sédiments anoxiques. Les bactéries méthanogènes semblent impliquées dans le processus de transformation de la matière en zone anoxique, au moins en baie de Toupah (CAUMETTE, 1987 ; VARLET, 1978).

INTERVENTION DES BACTÉRIES DANS LA CHAÎNE TROPHIQUE

Dans la lagune Ébrié, le temps de génération des bactéries hétérotrophes aérobies varie de 2 à 5 heures (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985) et se situe dans les valeurs basses de la littérature : de 1 heure à 100 heures, avec un maximum d'observations entre 2 et 10 heures (KUZNETSOV, 1968 ; SIEBURTH et LAVOIE, 1976 ; MEYER-REIL, 1977 ; TROUSSELLIER, 1987).

La relative stabilité dans le temps de la biomasse bactérienne associée au fort taux de renouvellement de celle-ci suggère des exportations importantes de la biomasse produite.

Dans le milieu lagunaire, ces exportations peuvent avoir 4 origines :

- l'exportation latérale, par le jeu des marées et des apports fluviaux ;
- l'exportation verticale, par sédimentation ;
- la mortalité bactérienne (lyse), spontanée ou d'origine virale ;
- la consommation par des hétérotrophes supérieurs.

Dans l'état actuel de nos connaissances du milieu, il est difficile d'apprécier la part relative de ces différents processus. Cependant, la première hypothèse peut être considérée comme d'importance mineure dans le contrôle de la biomasse bactérienne. Il est, en effet, très improbable, qu'en un site donné, le taux de renouvellement des eaux soit supérieur au taux de renouvellement de la biomasse bactérienne. Ainsi, en baie de Biétri, où l'hydrodynamisme est particulièrement actif, la biomasse est renouvelée, en moyenne, 7,5 fois par 24 heures dans l'épilimnion, soit une fréquence 100 fois plus élevée que celle estimée pour le renouvellement des eaux (cf. III-2).

Les exportations verticales pourraient contribuer de manière significative au contrôle de la biomasse bactérienne comme le suggèrent PEDROS-ALIO et BROCK (1982) et DUCKLOW *et al.* (1982). Seules les bactéries fixées sur particules ou agglomérées en microcolonies sont capables de sédimenter avec une

vitesse significative. Un travail en cours a permis d'estimer la production des bactéries fixées sur particules (retenues sur filtre de porosité de 3 μm) à environ 30 % de la production totale de biomasse en baie de Biétri et 20 % dans une baie estuarienne moins polluée (sud de l'île Boulay). Ces valeurs très élevées par rapport à celles reportées dans la littérature suggèrent l'importance des processus de sédimentation dans ces milieux.

Dans les milieux lagunaires, très riches en bactéries, la lyse bactérienne d'origine virale ne doit pas être exclue. WIGGINS et ALEXANDER (1985) estiment à $1,5 \cdot 10^4$ CFU \cdot ml⁻¹ la densité cellulaire minimale autorisant la réplication des bactériophages en milieu naturel. Ces valeurs sont largement dépassées aux stations 1 et 4, les plus eutrophes (fig. 2).

Des expériences *in vitro* ont montré qu'en réduisant la prédation par tamisage d'eau de lagune (baie de Biétri), la population bactérienne augmentait rapidement et s'enrichissait plus particulièrement en bacilles de volume cellulaire élevé (0,59 μm^3), vraisemblablement plus contrôlés *in situ* que ne le sont les plus petites cellules (TORRETON *et al.*, 1989 et cf. III-2). La prédation préférentielle des plus grosses cellules bactériennes par des protozoaires flagellés a aussi été mise en évidence par ANDERSSON *et al.* (1986).

La production des bactéries hétérotrophes aérobies et leur consommation ont été estimées, avec ou sans filtration des échantillons sur tamis de 10 μm , dans les eaux de surface des quatre stations, au cours d'incubation *in situ* à l'aide d'enceintes à dialyse. La comparaison des croissances au cours de ces différentes expérimentations a montré que l'intensité de prédation par des organismes supérieurs à 10 μm était en moyenne proche de 75 % de la production bactérienne sur l'année aux quatre stations étudiées. Ces résultats sont en accord avec d'autres expériences développées *in situ* (SOROKIN, 1970 ; DE LEVAL et REMACLE, 1979 ; PEDROS-ALIO et BROCK, 1983).

Au vu des connaissances actuelles, la prédation semble le processus essentiel de contrôle de la densité bactérienne en lagune Ébrié, elle maintient ainsi la communauté bactérienne à son plus haut niveau de production.

La chaîne trophique détritique la plus active, dans les milieux stratifiés, se situe le plus souvent à l'interface entre les eaux aérées de l'épilimnion et les eaux anoxiques de l'hypolimnion. Les bactéries phototrophes qui souvent prolifèrent à ce niveau peuvent être consommées par des organismes du zooplancton (GOPHEN *et al.*, 1974 ; MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978).

Les relations trophiques entre bactéries et organismes bactériovores au niveau de l'interface de la station 1 ont fait l'objet d'une étude particulière *in situ* et en conditions contrôlées au cours de la période de stratification en 1981-1982 (cf. II-4). La répartition verticale des différents groupes de micro-organismes, étudiée par CAUMETTE *et al.* (1983), montre que les concentrations les plus élevées de chlorophylle *a* (phytoplancton) et de bactéries hétérotrophes aérobies sont trouvées dans les eaux de surface jusqu'à 1,50 m de profondeur. Les bactéries phototrophes abondent dans la zone d'interface entre 3,50 m et 4 m de profondeur. C'est juste au-dessus de cette zone, entre 3 m et 3,50 m de profondeur, qu'ont été mesurées les plus fortes concentrations d'organismes de zooplancton, surtout d'*Acartia* et de nauplii d'*Acartia*, que ce soit en fin de nuit ou en fin de journée.

La communauté zooplanctonique composée essentiellement de copépodes se maintient donc constamment au voisinage de la couche brune de bactéries phototrophes (CAUMETTE *et al.*, 1983 ; PAGANO et SAINT-JEAN, 1985 ; SAINT-JEAN et PAGANO, 1990 et cf. II-4), contrairement au schéma communément admis de remontée crépusculaire (LANDRY, 1978 et cf. II-4). Cette position permanente du zooplancton au niveau de la chimiocline ne peut s'expliquer que par une recherche active de nourriture. L'analyse des contenus stomacaux du copépode *Acartia clausi*, prélevé en baie de Biétri, a en effet montré que les bactéries et notamment des bactéries phototrophes constituaient 40 à 60 % de son alimentation (CAUMETTE *et al.*, 1983). Ces dernières appartiennent aux genres *Rhodopseudomonas* et *Chromatium*, bactéries qui se développent dans la partie supérieure de la couche brune. À l'opposé, les bactéries vertes et brunes, situées immédiatement en dessous des précédentes dans la colonne d'eau, étaient absentes des tractus digestifs. La prédation s'exerce donc plutôt sur la partie supérieure de la couche brune que sur le

phytoplancton. La consommation préférentielle de bactéries phototrophes par des organismes du zooplancton a déjà été observée dans des milieux similaires (SOROKIN, 1970 ; GOPHEN *et al.*, 1974 ; MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978). Ces organismes phototrophes, outre leur rôle de détoxification du système, produisent une biomasse qui semble donc s'intégrer dans la chaîne trophique, et cela malgré leur localisation dans un environnement désoxygéné et l'accumulation de soufre dans leur cytoplasme.

Conclusion

L'étude des micro-organismes dans leur milieu naturel est relativement récente ; beaucoup de processus et de voies métaboliques sont encore inconnus. L'état des connaissances, dans ce domaine, montre ainsi un certain retard par rapport aux acquis sur le fonctionnement des autres niveaux trophiques. Ce décalage est notamment dû à la diversité des organismes et des métabolismes. Tous les types trophiques sont ainsi représentés chez les procaryotes présents dans le milieu lagunaire, en particulier en période de stratification des eaux. Associée à des temps de génération très courts — de l'ordre de quelques heures dans les milieux estuariens tropicaux —, cette diversité confère une grande versatilité et une rapide adaptabilité des communautés bactériennes. Ces caractéristiques des peuplements se retrouvent aussi, dans une certaine mesure, à l'échelle cellulaire.

Par ailleurs, la petite taille des organismes leur permet de tirer parti de micro-environnements (particules, proximité d'organismes excréteurs...) qu'il est difficile de caractériser par des méthodes d'investigations macroscopiques.

Les premières estimations globales des biomasses, productions et respirations bactériennes confirment l'importance quantitative du compartiment hétérotrophe bactérien en lagune Ébrié. Ces résultats justifient pleinement la poursuite d'études qui nécessitent, au préalable, une approche purement descriptive avant d'envisager l'analyse systémique.

L'étude microbiologique de la lagune présente un état d'avancement variable selon les niveaux d'approche et les sites étudiés.

Le travail le plus achevé a été réalisé en baie de Biétri. Celle-ci bénéficie d'une analyse descriptive complète, tant physicochimique que bactériologique, qui a permis l'étude systémique. L'importance du cycle du soufre dans cette baie monomictique, en période de stratification des eaux, est maintenant démontrée. On en connaît les organismes effecteurs, leur localisation verticale, les flux entrants et sortants... La biomasse bactérienne totale et la production hétérotrophe aérobie de biomasse sont considérables dans cette baie, suggérant que les bactéries jouent un rôle majeur dans la chaîne trophique.

D'une manière générale, exprimées par unité de surface, les activités bactériennes mesurées dans la colonne d'eau semblent largement dominer celles existant dans le sédiment. Cette prédominance, inattendue dans un milieu peu profond, peut être expliquée par la température moyenne élevée autorisant une minéralisation poussée de la matière organique particulaire avant son dépôt. Il est donc préférable, d'un point de vue quantitatif, de privilégier l'étude du bactérioplancton.

Le contrôle de la biomasse bactérienne semble exercé par la prédation. Toutefois, une part importante de l'activité bactérienne dans la colonne d'eau est due à des organismes fixés sur particules, ce qui suggère une contribution significative de la sédimentation dans ce contrôle.

Dans d'autres milieux, l'étude qualitative déjà réalisée permet d'orienter les travaux vers des processus qui semblent importants dans la dégradation de la matière organique. Ainsi l'activité de dénitrification est en cours d'étude en baie d'Abou-Abou. La méthanogénèse devrait être étudiée pour comprendre le fonctionnement de la baie de Toupah. D'autres sites bien caractéristiques, comme les lagunes d'Ono et d'Aghien, n'ont pas encore été prospectés.

Ce n'est que lorsque l'étude de ces divers milieux aura atteint un niveau systémique et que leur représentativité dans le système lagunaire sera connue que l'on pourra aborder les mécanismes de recyclage de la matière et de l'énergie à l'échelle de la lagune.

- ANDERSSON (A.), LARSSON (U.) et HAGSTROM (A.), 1986.— Size-selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33 : 51-57.
- ARFI (R.), GUIRAL (D.) et TORRETON (J.-P.), 1989.— Cycle hydrologique annuel d'une baie eutrophe : la baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 263-273.
- ATLAS (R.M.) et BARTHA (R.), 1981.— Microbial ecology. Fundamentals and applications. USA, Massachussets, Addison-Wesley Publishing Company, 560 : 135-142.
- 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 étangs littoraux méditerranéens, DGRST, Compte rendu scientifique des travaux : 65-90.
- BENSOUSSAN (M.), BIANCHI (A.), BIANCHI (M.), BOUDABOUS (A.), MARTY (D.), ROUSSOS (S.) et LIZZARAGA-PARTIDA (M.L.), 1976.— Bactériologie des eaux et des sédiments profonds en Atlantique intertropical Est. *Orgon III* : 13-25.
- BENSOUSSAN (M.) et BIANCHI (A.), 1983.— Distribution et activité catabolique potentielle des communautés bactériennes des eaux et sédiments profonds prélevés sur diverses marges continentales. *In* : Géochimie organique des sédiments marins : d'Orgon à Messidor. Paris, Éd. CNRS : 39-72.
- BIANCHI (A.), 1973.— Variation de la concentration bactérienne dans les eaux et les sédiments littoraux. *Mar. Biol.*, 22 : 23-29.
- BIANCHI (A.), 1979.— Distribution quantitative et qualitative des populations bactériennes à l'interface eau-sédiment. *Coll. Internat. CNRS*, 293 : 269-274.
- BIANCHI (A.), LIZZARAGA-PARTIDA (M.L.), MARTY (D.) et ROUSSOS (S.), 1979.— Distribution des populations bactériennes hétérotrophes dans les sédiments et les eaux proches du fond en Atlantique oriental dans la région des îles du Cap-Vert et de l'upwelling de Mauritanie. *R. Inst. franç. Pétr.*, XXXIV (6) : 903-908.
- BLACKBURN (T.H.), 1983.— The microbial nitrogen cycle. *In* : W.E. Krumbein (Ed.), *Microbial geochemistry*. London, Blackwell Scientific Publications : 63-92.
- 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) : 175.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-211.
- CAUMETTE (P.), 1984.— Distribution and characterization of phototrophic bacteria isolated from the water of Biétri Bay (Ébrié Lagoon, Ivory Coast). *Can. J. Microbiol.*, 30 : 273-284.
- CAUMETTE (P.), 1985.— Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées. Univ. Aix-Marseille, 325 p.
- CAUMETTE (P.), 1986.— Phototrophic sulfur bacteria and sulfate-reducing bacteria causing red waters in a shallow brackish coastal lagoon. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 38 : 113-124.
- CAUMETTE (P.), 1987.— Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfatoréductrices dans les milieux lagunaires. Paris, Orstom, *Études et Thèses*.
- CAUMETTE (P.), 1988a.— Ecology and general physiology of anoxygenic phototrophic bacteria in benthic environments. *In* : Y. Cohen and E. Rosenberg (Eds), *Microbial mats - Ecological physiology of benthic microbial communities*. Washington, ASM Publications.

- CAUMETTE (P.) et MATHERON (R.) 1988.— Les eaux rouges bactériennes. In : M. BIANCHI, D. Marty, J.C. Bertrand, P. Caumette, M. Gauthier (éd.), *Microbiologie du milieu marin*. Paris, Masson.
- 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 Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- COHEN (Y.), KRUMBEIN (W.E.) et SHILO (M.), 1977.— Solar Lake (Sinai). II- Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 609-620.
- DE LEVALL (J.) et REMACLE (J.), 1979.— The estimation of bacterial predation by aquatic microfauna. *Wat. Res.*, 13 : 1335-1337.
- DOUGLAS (D.J.), NOVITSKY (J.A.) et FOURNIER (R.O.), 1987.— Microautoradiography-based enumeration of bacteria with estimates of thymidine-specific growth and production rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36 : 91-99.
- DUCKLOW (H.W.), KIRCHMAN (D.L.) et ROWE (G.T.), 1982.— Production and vertical flux of attached bacteria in the Hudson River Plume of the New-York bight as studied with floating sediment traps. *Appl. Environ. Microbiol.*, 43 : 769-776.
- FUHRMAN (J.A.) et AZAM (F.), 1982.— Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters : Evaluation and field results. *Mar. Biol.*, 66 : 109-120.
- GOPHEN (M.), CAVARI (B.Z.) et BERMAN (T.), 1974.— Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature*, 247 : 393-394.
- GORENKO (V.M.), CHEBOTAREV (E.N.) et KACHAKIN (V.I.), 1974.— Microbial oxidation of hydrogen sulfide in Lake Veisovoe (Slavyansk Lake). *Mikrobiologiya*, 43 : 772-776.
- GORENKO (V.M.), VAINSTEIN (M.B.) et KACHAKIN (V.I.), 1978.— Microbiological characteristics of Lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.*, 81 : 475-492.
- GUERRERO (R.), MONTESINOS (E.), PEDROS-ALIO (C.), ESTEVE (I.), MAS (J.), VAN GEMERDEN (H.), HOFMAN (P.A.G.) et BAKKER (J.F.), 1985.— Phototrophic sulfur bacteria in two Spanish lakes : vertical distribution and limiting factors. *Limnol. Oceanogr.*, 30 : 919-931.
- GUIRAL (D.), 1984.— Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 191-206.
- GUIRAL (D.) et CAUMETTE (P.), 1983.— Description et analyse de la matière organique et des communautés bactériennes associées dans la matrice sédimentaire d'une lagune tropicale (baie de Biétri, Côte-d'Ivoire). Communication au XXII^e congrès de l'association internationale de limnologie, Lyon, 21-28 septembre 1983.
- GUIRAL (D.) et CHANTRAINE (J.M.), 1983.— Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en lagune Ébrié en 1979. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 61-95.
- 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.
- 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.
- HOBBIE (J.E.), DALEY (R.J.) et JASPER (S.), 1977.— Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. environ. Microbiol.*, 33 : 1225-1228.
- JORGENSEN (B.B.), 1983.— The microbial sulphur cycle. In : W. E. Krumbein (Ed.), *Microbial Geochemistry*. Oxford, Blackwell Scientific Publications : 91-124.
- JORGENSEN (B.B.), COHEN (Y.) et DESMARAIS (D.J.), 1987.— Photosynthetic action spectra and adaptation to spectral light distribution in a benthic cyanobacterial mat. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53 : 879-886.

- KAMPF (C.) et PFENNIG (N.), 1986.— Isolation and characterization of some chemotrophic chromatia-ceae. *Journ. of Basic Microbiol.*, 26 : 507-515.
- KIRCHMAN (D.), DUCKLOW (H.) et MITCHELL (R.), 1982.— Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. *Appl. environ. Microbiol.*, 44 : 1296-1307.
- KOBAYASHI (M.), 1976.— Utilization and disposal wastes by photosynthetic bacteria. In : H. G. Schlegel, J. Barnea (Eds), *Microbial Energy Conversion*. Göttingen, Erich Goltze K G : 443-453.
- KOHLER (H.P.), AHRING (B.), ABELLA (C.), INGVORSEN (K.), KEVVELOH (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.
- KRUMBAIN (W.E.), 1981.— Biochemistry and geomicrobiology of lagoons and lagoonery environments. In : Coastal lagoon research, present and future. *Unesco technical papers in marine science*, 33 : 97-100.
- KUZNETSOV (S.I.), 1968.— Recent studies on the role of microorganisms in the cycling of substances in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 211-224.
- LAMBROECK (H.J.) et VELDAMP (H.), 1982.— Microbial interaction in sediment communities. *Phil. Trans. R. Lond. B*, 297 : 533-550.
- 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.
- LANDRY (M.R.), 1978.— Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan island, Washington. *Int. Revue of Ges. Hydrobiol.*, 63 : 77-119.
- LOMBARDO (A.), BIANCHI (M.A.) et BIANCHI (A.J.M.), 1983.— Comparaison de la structure des communautés bactériennes de différents échantillons d'eau prélevés dans la lagune de Venise. *Oceanologica Acta*, 6 : 313-320.
- MANDELLI (E.), 1981.— On the hydrography and chemistry of some coastal lagoons on the Pacific coast of Mexico. In : Coastal lagoon research, present and future. *Unesco technical papers in marine science*, 33 : 81-86.
- 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.
- MEYER-REIL (L.A.), 1977.— Bacterial growth rates and biomass production. In : G. Rheinheimer (Ed.), *Microbial ecology of a brackish water environment*. Berlin, Springer Verlag, *Ecological Studies*, 25 : 223-236.
- MURCHELANO (R.A.) et BROWN (C.), 1970.— Heterotrophic bacteria in Long Island Sound. *Mar. Biol.*, 7 : 1-6.
- NAGATA (T.), 1986.— Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria. *Appl. environ. Microbiol.*, 52 : 28-32.
- 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.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1985.— Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) obtenues par des mesures de fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia*, 121 : 83-95.
- PARKIN (T.B.) et BROCK (T.D.), 1980.— Photosynthetic bacterial production in lakes : the effects of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 711-718.
- PEDROS-ALIO (C.) et BROCK (T.D.), 1982.— Assessing biomass and production of bacteria in eutrophic lake Mendota, Wisconsin. *Appl. environ. Microbiol.*, 44 : 203-218.

- PEDROS-ALIO (C.) et BROCK (T.D.), 1983.— The impact of zooplankton feeding on the epilimnetic bacteria of an eutrophic lake. *Freshwater biology*, 13 : 227-239.
- PFENNIG (N.), 1967.— Photosynthetic bacteria. In : C.E. Clifton (Ed.), *Ann. Rev. Microbiol.*, 21 : 285-324.
- PFENNIG (N.), WIDDEL (F.) et TRUPER (H.G.), 1981.— The dissimilatory sulfate-reducing bacteria. In : M.R. Starr, H. Stolp, H.G. Truper, A. Balows, H.G. Schegel (Eds), *The Prokaryotes*. Berlin, Springer Verlag : 926-940.
- POSTMA (H.), 1981.— Processes in the sediment and in the water interface. In : Coastal lagoon research, present and future. *Unesco technical papers in marine science*, 33 : 111-118.
- ROMANENKO (V.I.), PEIRES-EIRIS (M.), KUDRYAVTSEV (V.M.) et PIBIENE (A.), 1976.— Microbiological processus in meromictic Lake Val de San Juan, Cuba. *Mikrobiologiya*, 45 : 466-472.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1990.— Variations nyctémérales de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 194 : 247-265.
- SAWADA (H.) et ROGERS (P.L.), 1977.— Photosynthetic bacteria in waste treatment. Mixed culture with *Rhodospseudomonas capsulata*. *J. Ferment. Technol.*, 55 : 311-325.
- SIEBURTH (J.McN.) et LAVOIE (D.M.), 1976.— A non standard approach to heterotrophic activity. First symposium on the biological effects of pollution on marine organisms, EPA 600/9-78-007 : 77-86.
- SIEFERT (E.), IRGENS (R.L.) et PFENNIG (N.), 1978.— Phototrophic purple and green bacteria in a sewage treatment plant. *Appl. Environ. Microbiol.*, 35 : 38-44.
- SOROKIN (Y.I.), 1970.— Interrelation between sulphur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 66 : 391-446.
- SOROKIN (Y.I.) et KADOTA (H.), 1972.— Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh waters. London, Blackwell Scientific Publications, *IBP Handbook*, 23, 105 p.
- SOROKIN (Y.I.) et DONATO (N.), 1975.— On the carbon and sulphur metabolism in the meromictic Lake Faro (Sicily). *Hydrobiologia*, 47 : 241-252.
- STAL (I.J.), VAN GEMERDEN (H.) et KRUMBEIN (W.E.), 1985.— Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiol.-Ecol.*, 31 : 111-125.
- TABOR (P.S.) et NEIHOF (R.A.), 1982.— Improved microautoradiographic method to determine individual microorganisms active in substrate uptake in natural waters. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44 : 945-953.
- TAKAHASHI (M.) et ISHIMURA (S.), 1968.— Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 644-655.
- TORRETON (J.-P.), GUIRAL (D.) et ARFI (R.), 1989.— Bacterioplankton biomass and production during destratification in an eutrophic bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57 : 53-67.
- TROUSSELLIER (M.), 1987.— Dynamique des populations et des communautés bactériennes sous les effets des facteurs environnementaux le long d'un gradient aquatique continent-étang saumâtre. Thèse Doct. es-sciences, USTL, Montpellier, 183 p.
- TROUSSELLIER (M.) et BALEUX (B.), 1981.— Approche méthodologique pour l'analyse des peuplements bactériens hétérotrophes des étangs littoraux. *Acta Oecol.*, 2 : 63-74.
- TRUPER (H.G.) et GENOVESE (S.), 1968.— Characterization of photosynthetic sulfur bacteria causing red water in Lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 225-232.
- VALDES (M.) et ALBRIGHT (L.J.), 1981.— Survival and heterotrophic activities of Frazer River and Strait of Georgia bacterioplankton within the Frazer River Plume. *Mar. Biol.*, 64 : 231-241.
- VAN ES (F.B.) et MEYER-REIL (L.A.), 1982.— Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. *Advances in Microbial Ecology*, 6 : 111-170.

- VAN GEMERDEN (H.), 1967.— On the bacterial sulfur cycle of inland waters. Thèse Doct., Univ. de Leiden, Hollande, 110 p.
- VARLET (F.), 1978.— Le régime de la Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire. Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 83, 164 p.
- WIDDEL (F.), 1980.— Anaerobier Abbau von Fettsäuren und Benzoesäure durch neu isolierte Arten Sulfat-reduzierender Bakterien. Thèse Doct., Univ. de Göttingen, RFA, 443 p.
- WIGGING (B.A.) et ALEXANDER (M.), 1985.— Minimum bacterial density for bacteriophage replication : Implications for significance of bacteriophages in natural ecosystems. *Appl. Environ. Microbiol.*, 49 (1) : 19-23.
- ZIMMERMANN (R.), ITURRIAGA (R.) et BECKER-BIRCK (J.), 1978.— Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. *Appl. Environ. Microbiol.*, 36 (6) : 926-935.