

Communautés, biomasses et productions algales au sein d'un récif artificiel (acadja) en milieu lagunaire tropical

Daniel GUIRAL (1), Robert ARFI (2), Koueté Philippe DA (3)
et Amino Anabelle KONAN-BROU (2)

RÉSUMÉ

Dans un secteur oligohalin et turbide de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire), les communautés phytoplanctonique et périphytique d'une structure d'aquaculture extensive, localement dénommée acadja (bambous plantés verticalement dans le sédiment), sont étudiées en termes de biomasses, productions, rendements énergétiques et composition spécifique. Lors de cette étude, la biomasse algale au sein de l'acadja constituée à 73 % par du périphyton était 4 fois supérieure à celle des eaux libres lagunaires. L'assimilation autotrophe totale estimée à 9,9 g C.m⁻².j⁻¹ dans l'acadja était 4,5 fois supérieure à celle des eaux lagunaires et 80 % de cette activité sont dus au peuplement périphytique. Cette forte productivité de l'acadja est liée :

— à une concentration spatiale importante du périphyton qui n'est pas soumis aux effets de l'hydrodynamisme et qui est peu affecté par les processus de sédimentation ;

— à une productivité par unité de biomasse et une efficacité photosynthétique significativement plus élevées pour les communautés fixées que pour les communautés pélagiques.

Le périphyton colonisant les bambous comprenait 3 groupes d'algues filamenteuses. Une chlorophycée (Rhizoclonium riparium) et des cyanobactéries du genre Lyngbia dominaient pour les niveaux de surface les plus productifs, alors que les niveaux plus profonds étaient principalement colonisés par une rhodophycée (Audouinella daviesii). Ces algues filamenteuses servaient en outre de support à des diatomées épiphytes constituant une sous-communauté diversifiée (37 espèces) dominée par les genres Melosira et Nietzschea.

Compte tenu des forts rendements photosynthétiques des communautés fixées (5,2 % pour le périphyton contre 0,8 % pour le phytoplancton), l'acadja permet une augmentation sensible de la productivité naturelle du milieu lagunaire. Au sein d'une telle structure, l'élevage de poissons à régime alimentaire phytophage constituerait un mode de valorisation possible de ce surcroît de production autotrophe.

MOTS CLÉS : Périphyton — Production primaire — Chlorophylle *a* — Acadja — Aquaculture extensive — Lagune tropicale.

(1) Orstom, B.P. 5045, 34032 Montpellier, France.

(2) Centre de recherches océanologiques, B.P. V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

(3) Département de botanique et de biologie végétale, faculté des sciences et techniques de l'université nationale d'Abidjan, Côte-d'Ivoire.

ABSTRACT

ALGAL COMMUNITIES, BIOMASSES AND PRODUCTIONS IN AN ARTIFICIAL REEF (ACADJA) BUILT IN A BRACKISH TROPICAL LAGOON

In an extensive aquaculture structure established in an oligohaline and turbid area of the *Ébrié Lagoon* (Côte-d'Ivoire), biomass production, energetic yields and specific composition of the phytoplanktonic and periphytic communities are compared. The structure, called acadja corresponds to an artificial reef of bamboo stuck into the sediment.

The periphytic and phytoplanktonic biomasses within the acadja were 4 times higher than that of lagoon water and 73 % of this biomass corresponded to the fixed community. The total autotrophic production of acadja estimated at $9.9 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ was 4.5 times higher than that of lagoon water, of which 80 % are produced by the periphytic population. This high productivity of acadja is linked to :

— an important spatial concentration of the periphyton which is not exposed to the hydrodynamic effects and is little affected by sedimentation processes;

— a productivity per biomass unit and a photosynthetic efficiency significantly higher for fixed communities than for pelagic communities.

The periphyton included 3 groups of filamentous algae dominated by a *Chlorophyceae* (*Rhizoclonium riparium*) and some *Cyanobacteria* of the genus *Lyngbia* for the more productive surface layers and a *Rhodophyceae* (*Audouinella daviesii*) for deeper layers. These filamentous algae were in turn colonized by epiphytic *Diatoms* forming a diversified (37 species) sub-community dominated by the genera *Melosira* and *Nitzschia*.

Considering the high photosynthetic yield of the fixed communities (5.2 % for periphyton against 0.8 % for phytoplankton), acadja allows a noticeable increase in the natural productivity of the lagoon environment. In acadja, phytophagous fish farming would constitute a possible use of the surplus autotrophic production.

KEYWORDS : Periphyton — Primary production — Chlorophyll *a* — Brush-park — Aquatic habitat enhancement — Tropical lagoon.

INTRODUCTION

Dans les écosystèmes aquatiques, les organismes phototrophes fonctionnels peuvent occuper trois types d'habitats : la surface de l'eau (plantes flottantes), la couche euphotique de la colonne d'eau (phytoplancton) et les surfaces solides éclairées (macrophytes enracinées et périphyton). L'importance relative des formes planctoniques et fixées varie selon les milieux, essentiellement en fonction de l'épaisseur de la couche éclairée (SAND-JENSEN, 1989). Ainsi, le phytoplancton est à la base de la production primaire lorsque la hauteur d'eau excède l'épaisseur de la couche euphotique. Dans des systèmes peu profonds, le phytobenthos et les macrophytes peuvent entrer en compétition avec les algues planctoniques pour l'accès aux ressources nutritives et contribuer de manière significative à la production globale du système (CATTANEO et KALFF, 1980). Dans ces milieux, le périphyton recouvre la majorité des substrats durs en association avec des bactéries, des champignons, des protozoaires et des métrazoaires (WETZEL, 1983).

Les communautés algales périphytiques présentent des caractéristiques différentes de celles du phytoplancton :

— les algues planctoniques sont dispersées dans la couche de mélange dont une partie peut être aphotique. Ainsi, leur accès à l'énergie lumineuse et aux ressources nutritives dépend essentiellement de leur localisation spatiale. Les cellules connaissent une histoire complexe, qui est fonction des turbulences du milieu, de leur flottabilité et de leur éventuelle motilité (THERRIAULT *et al.*, 1978). Au contraire, le périphyton est uniquement localisé dans la couche euphotique et la nature des peuplements dépend de l'intensité de la turbulence et du degré de richesse moyen des eaux (PATRICK, 1967);

— la structure des communautés phytoplanktoniques évolue avec la masse d'eau (LEGENDRE et DEMERS, 1984); celle des communautés périphytiques est pérenne et donc relativement indépendante des conditions ambiantes. Ces peuplements présentent ainsi une forte résilience, et le cortège floristique observé peut être utilisé en tant qu'indice biologique (PATRICK, 1973; STEVENSON et LOWE, 1986);

— les ressources nutritives des algues pélagiques sont exclusivement en solution dans l'eau. Le périphyton peut en plus métaboliser directement les produits issus du broutage de la communauté fixée (CUKER, 1983), et ceux issus de la lixiviation et de

l'excrétion du support si ce dernier n'est pas inerte (MOELLER *et al.*, 1988);

— la disparition du matériel phytoplanctonique est contrôlée physiquement : exportation par les courants et par sédimentation, et biologiquement : lyse, mort et prédation (SAND-JENSEN et BORUM, 1991). Le périphyton est peu affecté par les exportations (sédimentation négligeable et arrachement limité aux situations de violentes turbulences), et le contrôle biologique s'exerce principalement au travers du broutage (CATTANEO, 1983);

— dispersé au sein de la masse d'eau, le phytoplancton n'agit sur le milieu physique qu'en modifiant la transmission des radiations lumineuses (auto-ombrage et absorption). À l'opposé, le périphyton peut modifier à micro-échelle l'hydrodynamisme et donc accélérer la sédimentation du seston. Une des conséquences du ralentissement des flux hydrodynamiques est une diminution progressive du métabolisme photosynthétique des périphytes consécutivement à leur enfouissement (PATRICK *et al.*, 1954).

À l'instar de l'enrichissement naturel d'un écosystème côtier par un *upwelling* ou par un panache fluvial, la productivité d'un écosystème aquatique peut être améliorée par une augmentation artificielle des ressources nutritives. Dans des structures piscicoles, cette manipulation peut se réaliser par des apports de fertilisants minéraux (KROM *et al.*, 1989) ou par des épandages organiques favorisant directement ou indirectement le système pélagique (SCHROEDER, 1978, 1987). Une autre approche consiste en une diversification du réseau trophique par le développement de communautés fixées sur des supports colonisables (récifs artificiels, roselières, systèmes racinaires d'hydrophytes, etc.). Le périphyton peut ainsi constituer une composante essentielle de l'écosystème aquatique, immobilisant une quantité importante d'énergie et de nutriments. Par sa concentration sur un support, il fournit une biomasse aisément valorisable dans des systèmes à vocation aquacole. La constitution de récifs artificiels permet ainsi l'accroissement de la production autotrophe tout en créant des zones de refuge pour de nombreuses espèces.

En Côte-d'Ivoire, des structures de bambous fichés verticalement dans le sédiment ont été testées à cette fin (KONAN-BROU et GUIRAL, 1994). Ce type de structure piscicole s'apparente à une technique de pêche traditionnelle au Bénin appelée « acadja » (GRAS, 1958; WELCOMME, 1972). Globalement ces expérimentations ont pour finalité une production aquacole à moindre coût (HEM et AVIT, 1993) ciblant un poisson à régime préférentiellement phytophage, *Sarotherodon melanotheron* (FAGADE, 1971; LEGENDRE, 1983).

Dans ce contexte, une opération visant à inventorier les espèces algales présentes au sein d'un acadja et à préciser leur répartition spatiale a été conduite en avril 1992 à la station d'aquaculture de Layo (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Ces informations qualitatives ont été complétées par des estimations des biomasses autotrophes libres et fixées ainsi que par une comparaison des productivités et des rendements de ces communautés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site de Layo

La station de Layo est localisée sur la rive nord de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire), dans une zone où l'influence marine est très atténuée. L'hydroclimat résulte de l'alternance saisonnière d'influence à dominante continentale (mai-décembre) ou océanique (janvier-avril). Situé à proximité immédiate de l'embouchure de l'Agnéby, le site est soumis à des apports fluviaux importants mais périodiques en matériel particulaire et en éléments nutritifs (tabl. I). Ces arrivées sont directement liées aux précipitations sur le sud de la Côte-d'Ivoire et sont maximales au cours des mois de juin, juillet, octobre et novembre (GUIRAL, 1983). Dans ce secteur, la production microphytobenthique est négligeable en raison d'une très forte turbidité des eaux et d'une sédimentation importante consécutive à la floculation du matériel fluvial lors de son arrivée en milieu lagunaire. De ce fait, l'activité photosynthétique au sein de l'acadja est uniquement d'origine périphytique et phytoplanctonique.

TABLEAU I

Gammes annuelles de variation des principaux paramètres hydrologiques
Annual ranges for physical and chemical characteristics at the sampling station

	Minimum	Maximum	Moyenne
Température (°C)	25	32	29
Conductivité (mS cm ⁻¹)	1,5	13,0	6,8
N-NO ₂ + N-NO ₃ (μmol l ⁻¹)	4,0	24,9	14,3
N-NH ₄ (μmol l ⁻¹)	6,2	28,6	15,5
P-PO ₄ (μmol l ⁻¹)	0,7	3,4	1,6

L'acadja expérimental

L'étude s'est déroulée en avril 1992 dans un acadja construit et empoissonné en février 1991 avec des alevins de *Sarotherodon melanotheron* (à raison de

10 individus par m²). Cette structure (50 m de long, 25 m de large) est implantée à 300 m de la rive nord de la lagune dans une zone où la profondeur moyenne est de 1,1 m (hauteur du marnage : 0,2 m). Les bambous (4 au m², diamètre moyen 6,1 cm) sont fichés verticalement dans le sédiment selon des lignes parallèles à la côte (espace entre 2 bambous : 0,5 m). Afin de limiter les entrées indésirables de poissons, l'acadja est entouré par un filet de vide de maille de 210/48 mm dont la base est enfouie dans le sédiment.

Échantillonnage et techniques d'analyses

Les prélèvements pour la description qualitative et quantitative des différentes communautés algales couplée à une étude des conditions environnementales ont été réalisés les 3 et 15 avril 1992.

Les prélèvements d'eau ont été effectués en lagune à proximité de l'acadja (hors de sa zone d'influence directe) et au centre de cette structure. Le périphyton a été récolté sur des bambous répartis selon un transect ouest-est parallèle à l'axe général du courant (le 3-04-92) ou choisis au hasard (le 15-04-92). Tous les 10 cm, le périphyton présent sur une surface calibrée (1,8 cm²), délimitée à l'emporte-pièce, était détaché du bambou et placé dans des tubes remplis d'eau du milieu préalablement filtrée sur 0,45 µm (selon une procédure similaire à celle proposée par CUKER, 1983).

La température et la conductivité de l'eau ont été mesurées *in situ*.

La détermination des espèces algales (phytoplancton et périphyton) et la quantification relative par cotation d'abondance des diatomées épiphytes ont été réalisées à partir d'aliquotes des différents échantillons fixés au Lugol.

Les poids de seston et de matériel fixé sur le bambou ont été déterminés par pesée après rétention sur des filtres Whatman GF/F (porosité approximative : 0,7 µm). La part organique du seston et du matériel périphytique a été estimée après calcination (55 °C).

Les concentrations en chlorophylle *a* du phytoplancton (matériel retenu sur des filtres Whatman GF/F) et du périphyton furent déterminées après extraction au méthanol, centrifugation et mesure par spectrophotométrie (Beckman DU 64). Les valeurs sont corrigées des phéopigments (AMINOT et CHAUSSEPIED, 1983).

L'énergie lumineuse disponible pour la photosynthèse sous l'interface air-eau (I_0 , PAR, mole.m⁻².s⁻¹) a été calculée à partir du rayonnement incident mesuré en continu sur le site (pyranomètre Li-Cor Li200SB, intégration en Wh.m⁻²). Les coefficients d'atténuation lumineuse (K , m⁻¹) ont été déterminés à partir de profils quantamétriques (capteur sphérique Li-Cor Li193SB) réalisés à midi dans l'acadja

et en lagune. L'énergie disponible à un niveau z est calculée à partir de la relation $I_z = I_0.e^{-(Kz)}$.

La mesure de production autotrophe en flacon par la méthode à l'oxygène pose les mêmes problèmes fondamentaux d'absence de circulation que la méthode au ¹⁴C. Cependant, cette dernière est plus appropriée à l'étude de communautés fixées sur un support biologique (ALLOI, 1990). En outre, les valeurs ainsi obtenues peuvent directement entrer dans des modèles de flux trophiques, sans nécessiter l'estimation de facteurs de conversion entre l'oxygène dégagé et le carbone minéral incorporé. Au cours de cette étude, l'activité photosynthétique du phytoplancton et du périphyton a été mesurée par marquage au NaH¹⁴CO₃ (4 µCi.ml⁻¹; 0,1 mCi.mmole⁻¹) de l'eau prélevée à 20 cm de profondeur et du matériel recueilli sur le bambou à 105, 85, 65, 45, 25 et 5 cm de l'interface eau-sédiment. En raison de la faible profondeur et de la répartition homogène des algues au sein de la colonne d'eau, le phytoplancton de subsurface a été incubé à des niveaux similaires à ceux retenus pour le périphyton. Après échantillonnage, le matériel périphytique a été resuspendu dans un tube de section équivalente à la surface initiale échantillonnée (1,8 cm²) contenant 13 ml d'eau du milieu filtrée. Lors de sa réimmersion à sa profondeur d'origine, le périphyton a sédimenté rapidement et a tapissé le fond du récipient, simulant l'enchevêtrement naturel des cellules et des filaments. Des essais ont montré une forte absorption passive du marqueur par le bambou, ce qui impose la séparation du périphyton de son support. En outre, il n'a pas été montré que le détachement du matériel périphytique préalablement à son incubation modifiait à court terme ses capacités photosynthétiques (HOOPER et ROBINSON, 1976). Cependant, par ce mode d'incubation, les cellules sont éclairées simultanément par le haut et par le bas. Ce biais entraîne une surestimation difficilement quantifiable de l'assimilation de carbone.

À l'issue de l'incubation, le matériel algal a été retenu sur filtres Whatman GF/F, décarbonaté (HCl 0,01N), rincé (eau du milieu filtrée sur 0,45 µm) puis séché. La radioactivité a ensuite été mesurée par scintillation liquide (méthode des standards externes). L'assimilation horaire (mg C.m⁻².h⁻¹) a été calculée à partir des incorporations réalisées entre 10 et 14 h. L'efficacité de conversion de l'énergie par l'échelon primaire (rapport entre l'énergie stockée sous forme de carbone et l'énergie photosynthétiquement active) a été calculée pour chaque communauté algale, en adoptant une équivalence de 39 J par mg de C incorporé (MOREL, 1978). Les valeurs caractéristiques de l'activité photosynthétique (P_{max}^B , productivité maximale observée pour I_m , éclairément optimum et alpha, pente initiale) ont été calculées à

partir des relations lumière-production par unité de biomasse pour le périphyton et le phytoplancton.

Les résultats globaux sont exprimés par mètre carré d'acadja, et intègrent à la fois la colonne d'eau (sur 1 m²) et la surface développée par les 4 bambous implantés sur cette aire (0,85 m²).

RÉSULTATS

Conditions hydrologiques et éclairage

Au cours des deux journées d'observation, les caractéristiques hydrologiques étaient comparables. La conductivité de l'eau, relativement élevée (11 600 µS.cm⁻¹), reflète l'augmentation progressive de la salinité du milieu, consécutive à l'intensification de l'influence océanique en fin de saison sèche. L'éclairage reçu était de 5 600 Wh.m⁻².j⁻¹ le 3 avril et de 6 350 Wh.m⁻².j⁻¹ le 15 avril. Les coefficients d'atténuation lumineuse étaient respectivement de 2,2 et de 3,6 m⁻¹. Dans les deux cas, la colonne d'eau était éclairée jusqu'au fond (respectivement 9 % et 2 % de lumière à l'interface eau-sédiment), et près de 50 % des radiations lumineuses étaient arrêtées dès les 20 premiers centimètres.

Les communautés algales

Lors de l'étude, le phytoplancton de l'acadja était peu diversifié (tabl. II). Le peuplement était dominé par une cyanophycée filamenteuse du genre *Anabaena*, accompagnée par une diatomée pennée, *Nitzschia longissima*.

TABLEAU II

Composition spécifique de la communauté phytoplanctonique au sein de l'acadja
Specific composition of the phytoplanktonic community observed in the acadja

Cyanophycées	
<i>Anabaena flos-aquae</i> (var. <i>circularis</i>)	
<i>Anabaena</i> sp.	
Diatomées	
centriques	
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	
<i>Melosira dickiei</i>	
pennées	
<i>Cymbella</i> sp.	
<i>Navicula cuspidata</i>	
<i>Nitzschia fasciculata</i>	
<i>N. longissima</i>	
<i>N. sigmoidea</i>	

Le peuplement périphytique se composait d'une communauté d'algues filamenteuses et de diatomées épiphytes (tabl. III).

TABLEAU III

Composition spécifique de la communauté périphytique et abondance relative des diatomées épiphytes au sein de l'acadja. Cotation d'abondance des diverses espèces : — absence ; 1 : moins de 1 %, rare ; 2 : 1 à 10 %, abondante ; 3 : > à 10 %, très abondante

Specific composition of the periphytic community and abundance index of the epiphytic diatoms observed in the acadja. Class limits : — not observed ; 1 : less than 1 %, rare ; 2 : 1 to 10 %, abundant ; 3 : > 10 %, very abundant

	Niveaux en centimètres				
	0-10	20-60	70-100	110	
Cyanophycées		Chlorophycées			
<i>Chamaesiphon</i> sp.		<i>Rhizoclonium riparium</i>			
<i>Lyngbya birgei</i>		Rhodophycées			
<i>L. epiphytica</i>		<i>Audouinella daviesii</i>			
<i>L. favosa</i>					
<i>Stichosiphon sansibaricus</i>					
		Diatomées			
		centriques			
<i>Cerataulus laevis</i>	1	1	—	—	
<i>Coscinodiscus lacustris</i>	2	1	—	—	
<i>C. radiatus</i>	—	—	1	1	
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1	1	—	—	
<i>Melosira dickiei</i>	2	2	2	2	
<i>Melosira</i> sp.	2	3	3	3	
<i>Terpsinoe musica</i>	—	—	—	1	
		pennées			
<i>Achanthes brevipes</i>	1	1	2	—	
<i>Amphiprora alata</i>	—	—	1	—	
<i>Amphora ovalis</i>	1	—	—	—	
<i>Caloneis permagna</i>	1	—	1	—	
<i>C. ventricosa</i>	3	3	2	—	
<i>Cocconeis placentula</i>	3	2	1	—	
<i>Cymatopleura solea</i>	1	—	—	—	
<i>Cymbella</i> sp.	2	2	2	1	
<i>Diatoma vulgare</i>	1	—	—	—	
<i>D. epiphytica</i>	1	—	—	—	
<i>Eunotia robusta</i>	1	—	—	—	
<i>Fragilaria longissima</i>	1	—	—	—	
<i>Frustulia rhomboides</i>	1	—	—	—	
<i>Gyrosigma acuminatum</i>	1	1	2	—	
<i>G. attenuatum</i>	1	1	1	—	
<i>G. spencerii</i>	1	—	—	—	
<i>Hantzschia sigma</i>	—	—	1	—	
<i>H. sigmoidea</i>	—	—	1	—	
<i>Navicula cuspidata</i>	2	2	3	2	
<i>Nitzschia fasciculata</i>	2	2	1	2	
<i>N. fructifera</i>	2	3	1	—	
<i>N. heufferiana</i>	—	—	1	—	
<i>N. linearis</i>	1	1	—	—	
<i>N. longissima</i>	1	1	—	—	
<i>N. obtusa</i>	1	1	—	—	
<i>N. sigma</i>	2	2	1	—	
<i>N. sigmoidea</i>	2	2	2	—	
<i>N. tryblionella</i>	1	1	1	—	
<i>Surirella robusta</i>	1	1	—	—	
<i>Stenopterobia intermedia</i>	—	1	—	—	

— les algues filamenteuses étaient dominées en terme de biomasse par la chlorophycée *Rhizoclonium riparium* (présentant des cellules de grande taille : 80 μm en longueur, 10 μm en diamètre), à laquelle étaient associées des cyanophycées du genre *Lyngbya* et la rhodophycée *Audouinella daviesii*;

— la communauté des épiphytes était très diversifiée et comprenait principalement des diatomées centriques du genre *Melosira* piégées au sein du feuillage des filamenteuses et des diatomées pennées fixées sur les filaments de *R. riparium* (*Navicula cuspidata* et de nombreuses espèces du genre *Nitzschia*).

La rhodophycée *Audouinella daviesii* occupait exclusivement les 30 premiers centimètres du support au-dessus du sédiment. Les niveaux superficiels présentant les biomasses maximales étaient essentiellement occupés par *Rhizoclonium riparium*. Les cyanophycées étaient observées en association avec la chlorophycée dans cette strate de surface et constituaient le groupe dominant des niveaux intermédiaires.

Distribution spatiale du matériel épibiontique

La biomasse chlorophyllienne ($\mu\text{g.cm}^{-2}$) et les poids moyens de matériel fixé (total, minéral et organique, mg.cm^{-2}), exprimés par bambou, sont indépendants de la localisation des supports au sein de l'acadjá. À l'opposé, et en dépit d'une très forte variabilité entre

les bambous pour un niveau donné, il existe une zonation verticale très marquée pour les différentes variables étudiées :

— la biomasse chlorophyllienne du périphyton est maximale en subsurface ($> 45 \mu\text{g.cm}^{-2}$) et inférieure à $5 \mu\text{g.cm}^{-2}$ pour les niveaux les plus profonds. Le niveau de surface correspond à la zone de balancement de marée et présente des concentrations inférieures de 20 % au maximum de la surface (fig. 1 A);

— le poids moyen de matériel fixé par niveau est compris entre 4 (à l'interface eau-sédiment) et 13 mg.cm^{-2} (à l'interface air-eau). Les valeurs s'inscrivent dans une tendance croissante du fond vers la surface (fig. 1 B);

— la répartition verticale du poids moyen de matériel minéral suit globalement le même schéma, avec des valeurs comprises entre 1 et 5 mg.cm^{-2} (fig. 1 C).

Pour les niveaux soumis à des éclaircissements compris entre 55 et 90 % de l'irradiance incidente (entre 50 et 100 cm au-dessus du sédiment), la corrélation entre la somme des pigments (chlorophylle *a* + phéopigments *a*) et le poids de matériel organique fixé est hautement significative ($r = 0,80$, $n = 44$). Pour ces niveaux, le matériel végétal constitue donc la majeure partie des épibiontes. À l'opposé, pour les niveaux où l'éclaircissement est inférieur à 45 % de l'irradiance incidente (correspondant aux 40 cm au-dessus de l'interface eau-sédiment), la corrélation n'est

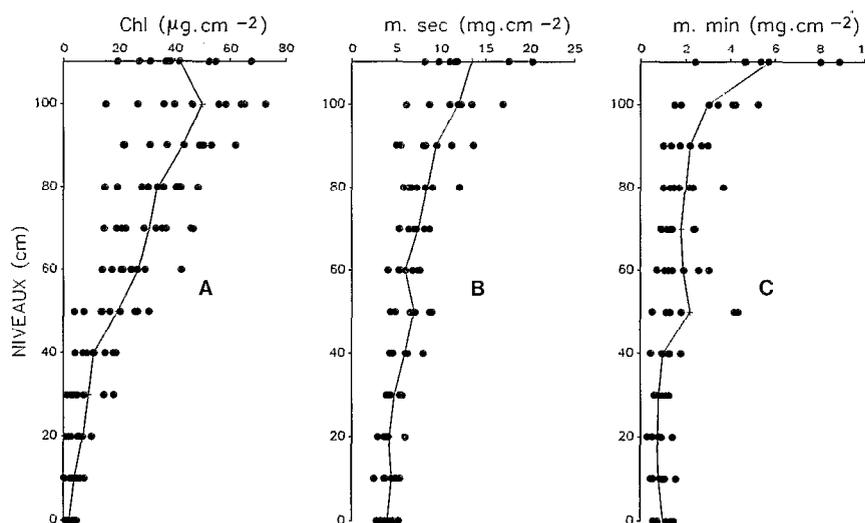


FIG. 1. — Répartition verticale de la biomasse chlorophyllienne (A), du matériel particulaire (m. sec, B) et de la fraction minérale du matériel particulaire (m. min, C) fixés sur des bambous (valeurs individuelles et moyennes pour chacun des niveaux échantonnés). Vertical distribution of the chlorophyll biomass (A), of the particulate material (m. sec, B) and of the mineral fraction (m. min, C) associated with the bamboo stem (data set and average for the sampled levels).

pas significative ($r = 0,34$, $n = 30$). Ainsi, en profondeur, les pigments de type chlorophylle *a* n'expliquent plus que 11,7 % de la variance, traduisant l'importance, au sein de la matière organique fixée, de périphytes dont la chlorophylle *a* n'est pas le pigment photosynthétique dominant, et d'animaux coloniaux. On note effectivement l'abondance des rhodophycées et des cyanobactéries et la présence de tapis de bryozoaires et spongiaires.

Biomasse algale et activité photosynthétique

Pour calculer la biomasse totale fixée (tabl. IV), les valeurs moyennes par niveau ont été intégrées sur la verticale et extrapolées à la surface développée par les bambous implantés sur un mètre carré d'acadja ($0,85 \text{ m}^2$). Les concentrations en matériel organique et chlorophyllien sont 4 fois plus fortes au sein de l'acadja (eau libre + épibiontes) que dans les eaux lagunaires en dehors de l'acadja (où les concentrations en seston organique et en chlorophylle *a* sont respectivement de $17,0 \text{ g.m}^{-2}$ et de $84,3 \text{ mg.m}^{-2}$). Dans l'acadja, la fraction fixée représente 73 % du matériel organique et chlorophyllien total.

L'ensemble des valeurs se rapportant aux activités photosynthétiques des communautés libres et fixées

est présenté au tableau IV. Lors de la première journée d'étude, l'incorporation de carbone en lagune et au sein de l'acadja par le seul phytoplancton était respectivement de 2210 et $1950 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Cette activité repose sur des biomasses chlorophylliennes sensiblement comparables. L'assimilation de carbone par le périphyton exprimée par mètre carré de bambou était de 7920 mg C.j^{-1} . Les algues fixées soumises à des éclaircements équivalents à plus de 50 % de l'irradiance incidente réalisaient 61 % de cette activité. Extrapolée à une unité de surface d'acadja (intégrant eau libre et bambou), l'assimilation était de $9879 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, soit une valeur 4,5 fois supérieure à celle obtenue pour 1 m^2 d'eau lagunaire. Lors de la seconde journée d'étude, pour des biomasses et des conditions d'éclaircissement comparables, l'incorporation était de $14700 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ dans l'acadja, dont 80 % provenait du seul périphyton.

La part importante de l'activité photosynthétique attribuable au périphyton dans les conditions expérimentales rencontrées au cours de l'étude dépend à la fois d'une biomasse chlorophyllienne 3 à 4 fois plus importante que la biomasse libre et d'une meilleure productivité par unité de biomasse. En effet, pour les deux journées d'étude et à partir des valeurs intégrées sur la colonne d'eau et sur le bambou, les P/B du phytoplancton étaient respectivement de 3,3 et $3,6 \text{ mg C.mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et pour le périphyton, de 4,4 et $7,2 \text{ mg C.mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Les niveaux les plus productifs étaient pour les algues pélagiques la couche la plus superficielle ($P^B_{\text{max}} = 6,1 \text{ mg C.mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}$), et pour les algues fixées la subsurface ($17,5 \text{ mg C.mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}$ à -20 cm). Les rapports P/B élevés des communautés périphytiques correspondent à une meilleure utilisation de l'énergie lumineuse, et cela quels que soient les niveaux considérés (fig. 2). Ceci est confirmé par les pentes initiales (paramètre alpha, $\mu\text{g C.mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}$ par $\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) calculées pour les communautés périphytiques, qui étaient 4 à 7 fois plus élevées que celles des communautés pélagiques. Ces fortes valeurs expérimentales sont probablement surévaluées, compte tenu de la technique utilisée lors de l'incubation. Cependant, à l'opposé du phytoplancton, on observe une diminution de la productivité par unité de biomasse pour des éclaircissements supérieurs à $2 \text{ mole.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Cette limitation observée pour les niveaux de surface n'est pas seulement imputable à une photo-inhibition au cours des périodes de fort éclaircissement, mais résulterait plutôt d'une altération physiologique des cellules algales périodiquement exondées (marnage, clapot).

Compte tenu de la charge détritique et à partir de la relation proposée par PAGÈS *et al.* (1981) pour le phytoplancton en lagune Ébrié, l'éclaircissement photosynthétiquement actif effectivement disponible pour les communautés algales ne représentait que 23 et

TABLEAU IV

Paramètres décrivant l'activité photosynthétique des communautés phytoplanctoniques et périphytiques par mètre carré d'acadja (* d'après PAGÈS *et al.*, 1981)

Descriptors of the photosynthetic activity (phytoplanktonic and periphytic communities); values expressed per m² of acadja

	3 avril 1992	15 avril 1992		
Éclaircissement ($\text{Wh.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$)	5 600	650		
Énergie photosynthétique (mole quanta. $\text{m}^{-2}.\text{j}^{-1}$)	34,8	39,4		
Lumière au fond (%)	9	2		
K(m^{-1})	2,2	3,6		
			phyto	péri
Poids de matériel total (g. m^{-2})	37,4	62,5	nd	30,2
Poids de matériel minéral (g. m^{-2})	20,9	7,4	nd	5,7
Poids de matériel organique (g. m^{-2})	16,5	45,1	nd	24,4
Biomasse chlorophyllienne (g. m^{-2})	74,4	225,5	54,3	228,9
Production ($\text{g C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	0,2	1,0	0,2	1,9
Rendement absolu (%)	0,9	4,2	0,7	6,2
KB* atténuation phytoplancton (m^{-1})	0,8		1,1	
Efficacité (mmol C par mole de photons)	20	93	6	53
P^B_{max} ($\text{mg C. mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}$)	6,3	12,0	5,9	22,5
I_m ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	1,1	0,6	1,1	0,6
α ($\mu\text{gC.mg chl}^{-1}.\text{h}^{-1}.)$	9,5	41,0	12,3	82,3

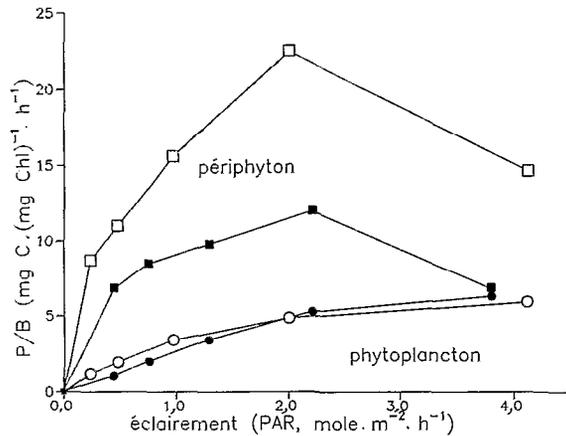


FIG. 2. — Variation du rapport P/B des communautés algales en fonction de la quantité d'énergie lumineuse (PAR) reçue.

Campagne du 3 avril 1992 Campagne du 15 avril 1992
 Bambou ■ □
 Eau ● ○
 Variation of the P/B ratio for algal communities versus the irradiance (PAR).

50 % du rayonnement incident (PAR). Selon la méthodologie mise en œuvre au cours de cette étude, l'efficacité photosynthétique du périphyton était 5 fois (3 avril) et 10 fois (15 avril) supérieure à celle du phytoplancton.

DISCUSSION

Les espèces coloniales filamenteuses constituent l'essentiel de la biomasse périphytique colonisant les bambous. Cette prédominance est caractéristique d'un milieu riche, à tendance eutrophe (FAIRCHILD *et al.*, 1985). La répartition verticale de cette communauté paucispécifique s'organise en fonction des conditions d'éclairement. Parmi ces espèces, aucune des cyanophycées observées n'est hétérocystée. Ce dernier caractère peut être relié à la richesse du milieu en azote minéral dissous (nitrates issus de l'Agnéby, ammoniacque issu de l'excrétion des poissons et de la minéralisation des apports alimentaires liés aux activités aquacoles). À l'opposé du peuplement paucispécifique des algues filamenteuses, la communauté des diatomées épiphytes est très diversifiée, à l'instar de nombreuses communautés périphytiques (MARCUS, 1980).

Les biomasses, les productions et les rendements du phytoplancton au sein et à proximité de l'acadjia sont comparables malgré l'importance de l'immobilisation des nutriments par le périphyton. Cela traduit

une apparente absence de compétition pour l'utilisation des ressources énergétiques et nutritives entre les communautés libres et fixées. Cette forte activité métabolique qui nécessite des apports nutritifs importants est donc permise par les flux hydrodynamiques qui traversent l'acadjia dans un contexte de surabondance nutritive.

Les valeurs observées à Layo ont été comparées à celles de la littérature recensées par MORIN et CATTANEO (1992). Ces données qui concernent essentiellement des milieux continentaux froids et tempérés (tabl. V) incluent probablement, en l'absence de pro-

TABEAU V

Valeurs moyennes de biomasse et de production périphytiques par unité de surface calculée à partir des données recensées par MORIN et CATTANEO (1992)

Average values for periphytic biomasses and productions estimated from data collected by Morin and Cattaneo (1992)

	Poids sec organique (g.m ⁻²)	Chlorophylle (mg.m ⁻²)	Production primaire (mg C.m ⁻² .j ⁻¹)
Médiane	5,4	10,9	386
Minimum	0,02	0,01	0,6
Maximum	79	2385	2510
Nb. obs.	187	1194	200
Layo (m ² bambou)	41,1	245	12530

tole standardisé, des résultats obtenus à partir de méthodes différentes. Nos estimations en termes de biomasse sont supérieures aux médianes (respectivement 8 et 22 fois pour le poids sec organique et les pigments chlorophylliens) mais demeurent inférieures aux valeurs maximales publiées. En dépit d'une intégration de niveaux soumis à des éclaircissements décroissants, les productions moyennes observées à Layo extrapolées à la journée sont 5 fois supérieures aux valeurs maximales notées dans la littérature qui concernent généralement des supports horizontaux et dont les peuplements sont soumis à un même éclairement. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces écarts entre les biomasses et les productions observées au cours de cette étude et les données bibliographiques :

— expérimentalement, le peuplement de Layo a été exposé à des éclaircissements supérieurs aux conditions naturelles ; cependant la turbidité des eaux a permis de limiter cet apport d'énergie excédentaire et a pu contribuer à une optimisation de l'activité photosynthétique ;

— les communautés sont exposées en permanence à des conditions climatiques très favorables (DURAND

et GUIRAL, 1994) : température moyenne supérieure à 27 °C avec de faibles amplitudes de variations journalières et saisonnières, quantité d'énergie moyenne reçue supérieure à 1 100 J.cm⁻².j⁻¹ ;

— le site étudié est particulièrement enrichi en composés nutritifs en raison de sa localisation à proximité de l'Agnéby et des berges ;

— l'hydrodynamisme est particulièrement faible dans cette partie de la lagune Ébrié, ce qui limite ainsi les possibilités d'arrachement qui constitue l'un des paramètres de contrôle de la biomasse périphtyque dans les systèmes lotiques (UEHLINGER, 1991) ;

— l'acadja expérimental est empoisonné et le peuplement périphtyque est soumis à une active consommation par les organismes herbivores, ce qui permettrait le rajeunissement permanent de la communauté algale et constituerait un facteur d'intensification de la productivité cellulaire (КЕХДЕ et WILHM, 1972 ; FLINT et GOLDMAN, 1975 ; DOREMUS et HARMAN, 1977).

Globalement, les productivités potentielles observées au sein de l'acadja sont comparables à celles rapportées pour le phytoplancton de la lagune Ébrié [en moyenne de 6,6 mg C.mg chl⁻¹.h⁻¹ à partir de l'estimation de la production primaire par la méthode au ¹⁴C (PAGÈS *et al.*, 1981) et de 7,8 mg C.mg chl⁻¹.h⁻¹ à partir de l'estimation de la production par la méthode à l'oxygène (DUFOUR, 1982)]. Lors de notre étude, les rendements photosynthétiques globaux (rapport de l'énergie stockée à l'énergie disponible — PAR) étaient respectivement de 0,9 et 0,7 % pour le phytoplancton et de 4,2 et 6,2 % pour le périphtyton. Les valeurs relevées en lagune Ébrié pour les algues pélagiques sont comprises entre 0,1 et 1,2 % (PAGÈS

et al., 1981), pour une valeur moyenne de 0,7 % (DUFOUR, 1982). L'efficacité de transformation de l'énergie lumineuse du périphtyton est donc nettement supérieure à celle des communautés phytoplanctoniques.

CONCLUSION

En utilisant une même méthode pour estimer l'incorporation du carbone minéral par le périphtyton et le phytoplancton, il apparaît que les rendements photosynthétiques des algues colonisant les bambous de l'acadja de Layo sont supérieurs à ceux du phytoplancton. Dans ce système très turbide la production primaire est contrôlée par la lumière. Compte tenu de la méthodologie employée, les communautés périphtyques semblent être de meilleures utilisatrices de l'énergie incidente que les algues pélagiques. Cette forte productivité potentielle du périphtyton permet une accumulation de la biomasse, car, à la différence du phytoplancton, la sédimentation et les transports advectifs n'interviennent pas dans la régulation des communautés fixées. Les espèces piscicoles à régime alimentaire essentiellement phytophage comme *Sarotherodon melanotheron* pourraient ainsi directement tirer bénéfice de cette biomasse et du surcroît naturel de productivité du système. Dans les conditions potentiellement eutrophes du site d'implantation de l'acadja, cette technique simple, minimisant les intrants, paraît adaptée au développement d'une aquaculture extensive.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 10 mars 1994

RÉFÉRENCES

- ALOÏ (J. E.), 1990. — A critical revue of recent freshwater periphyton field methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47 : 656-670.
- AMINOT (A.), CHAUSSEPIED (M.), 1983. — *Manuel des analyses chimiques en milieu marin*. CNEXO/BNDO, 395 p.
- CATTANEO (A.), KALFF (J.), 1980. — The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 280-289.
- CATTANEO (A.), 1983. — Grazing on epiphytes. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 124-132.
- CUKER (B. E.), 1983. — Grazing and nutrient interactions in controlling the activity and composition of the epilithic algal community of an arctic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 133-141.
- DUFOUR (C. M.), HARMAN (W. N.), 1977. — The effects of grazing by physid and planorbid freshwater snails on periphyton. *Nautilus*, 91 : 92-96.
- DUFOUR (Ph.), 1982. — Modèles semi-empiriques de la production phytoplanctonique en milieu lagunaire tropical (Côte-d'Ivoire). *Acta Oecol. gen.*, 3 : 223-239.
- DURAND (J. R.), GUIRAL (D.), 1994. — «Hydroclimat et hydrochimie». In DURAND (J. R.), DUFOUR (Ph.), GUIRAL (D.), ZABI (G.), éd. : *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. II — *Les milieux lagunaires* : 59-90.
- FAGADE (S. O.), 1971. — The food and feeding habits of *Tilapia* species in the Lagos lagoon. *J. Fish. Biol.*, 3 : 151-156.

- FAIRCHILD (G. W.), LOWE (R. L.), RICHARDSON (W.B.), 1985. — Algal periphyton growth and nutrient-diffusing substrates : an in-situ bioassay. *Ecology*, 66 : 465-472.
- FLINT (R. W.), GOLDMAN (C. R.), 1975. — The effects of a benthic grazer on the primary productivity of the littoral zone of lake Tahoe. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 935-944.
- GRAS (R.), 1958. — *Une année de pêche d'un acadja-ava de la lagune de Porto-Novu. Notes et Documents sur la pêche et la pisciculture*. CTFT, 4, 15 p.
- GUIRAL (D.), 1983. — Physicochimie et biogéochimie des eaux et des sédiments à la station d'aquaculture de Layo (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (1) : 1-29.
- HEM (S.), AVIT (J. L. B.), 1993. — First results on «Acadja-enclos» as an extensive aquaculture system (West Africa). *Bull. of Marine Science*, sous presse.
- HOOPER (N. M.), ROBINSON (G. G. C.), 1976. — Primary production of epiphytic algae in a march pond. *Can. J. Bot.*, 54 : 2810-2815.
- KEHDE (P. M.), WILHM (J. L.), 1972. — The effects of grazing by snails on community structure of periphyton in laboratory streams. *Am. Midl. Nat.*, 88 : 8-24.
- KONAN-BROU (A. A.), GUIRAL (D.), 1994. — Available algal biomass in tropical brackish water artificial habitats. *Aquaculture*, 119 (2-3) : 175-190.
- KROM (M. D.), EREZ (J.), PORTER (C. B.), ELLNER (S.), 1989. — Phytoplankton nutrient uptake dynamics in earthen marine fishponds under winter and summer conditions. *Aquaculture*, 76 : 237-253.
- LEGENDRE (M.), 1983. — Observations préliminaires sur la croissance et le comportement en élevage de *Sarotherodon melanotheron* et de *Tilapia guineensis* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 1-36.
- LEGENDRE (L.), DEMERS (S.), 1984. — Towards dynamics biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 2-19.
- MARCUS (M. D.), 1980. — Periphytic community response to chronic nutrient enrichment by a reservoir discharge. *Ecology*, 61 : 387-399.
- MOELLER (R. E.), BURKHOLDER (J. M.), WETZEL (R. G.), 1988. — Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis* (Willd) Rostk and Schmidt) and its algal epiphytes. *Aquat. Bot.*, 33 : 261-281.
- MOREL (A.), 1978. — Available, usable and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. *Deep-Sea res.*, 25 : 673-688.
- MORIN (A.), CATTANEO (A.), 1992. — Factors affecting sampling variability of freshwater periphyton and the power of periphyton studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 : 1695-1703.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (Ph.), 1981. — Primary production measurement in a brackish tropical lagoon. Effect of light, as studied at some stations by the ¹⁴C method. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (1) : 3-15.
- PATRICK (R.), 1967. — The effect of invasion rate, species pool, and size of area on the structure of a diatom community. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 58 : 1335-1342.
- PATRICK (R.), 1973. — «Use of algae, especially diatoms, in the assessment of water quality». In CAIRNS (J.), DICKSON (K. L.), eds : *Biological methods for the assessment of water quality*. American Society for testing and materials : 76-95.
- PATRICK (R.), HORN (M. H.), WALLACE (J. H.), 1954. — A new method for determining the pattern of a diatom flora. *Notulae Naturae*, 259 : 1-12.
- PLANTE-CUNY (M. R.), 1977. — Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Abidjan, Côte-d'Ivoire). *Cah. Orstom, sér. Océanogr.* 15 (1) : 3-25.
- SAND-JENSEN (K.), 1989. — Environmental variables and their effects on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquat. Bot.*, 34 : 5-25.
- SAND-JENSEN (K.), BORUM (J.), 1991. — Interactions among phytoplankton, periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquat. Bot.*, 41 : 137-175.
- SCHROEDER (G. L.), 1978. — Autotrophic and heterotrophic production of micro-organisms in intensively-manured fish ponds, and related fish yields. *Aquaculture*, 14 : 303-325.
- SCHROEDER (G. L.), 1987. — «Carbon pathways in aquatic detrital systems». In MORIARTY (D. J. W.), PULLIN (R. S. V.), eds : *Detritus and microbial ecology in aquaculture*. ICLARM Conference Proceedings, 14 : 217-236.
- STEVENSON (R. J.), LOWE (R. L.), 1986. — «Sampling and interpretation of algal patterns for water quality assessment». In ISOM (B. G.), ed. : *Rationale for sampling and interpretation of ecological data in the assessment of freshwater ecosystems*. American Society for testing and materials : 118-149.
- TERRIAULT (J. C.), LAWRENCE (D. J.), PLATT (T.), 1978. — Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 900-911.
- UEHLINGER (Ü.), 1991. — Spatial and temporal variability of the periphyton biomass in a prealpine river (Necker, Switzerland). *Arch. Hydrobiol.*, 123 : 219-237.
- WELCOMME (R. L.), 1972. — An evaluation of the acadja method of fishing as practiced in the coastal lagoons of Dahomey (West Africa). *J. Fish. Biol.*, 4 : 39-55.
- WETZEL (R. G.), 1983. — Periphyton of freshwater ecosystems. The Hague, Junk, *Developments in hydrobiology*, 17, 346 p.