



Variations saisonnières de la flore algale et de l'activité fixatrice d'azote dans un sol engorgé de bas de dune

PAR

P. A. REYNAUD, P. A. ROGER

O.R.S.T.O.M., B. P. 1386, Dakar, Sénégal

INTRODUCTION

Les Cyanobactéries sont des organismes photosynthétiques dont certains sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Une telle indépendance trophique vis-à-vis du carbone et de l'azote, combinée à une grande adaptabilité aux variations des facteurs édaphiques, confère à ces microorganismes une ubiquité remarquable et une aptitude élevée pour coloniser les milieux abiotiques ou caractérisés par des conditions édaphiques extrêmes. Cette capacité a été mise en évidence dès 1907 par FRITSCH ; plus récemment HENRIKSSON et coll. (1972) ont montré que les Cyanobactéries sont parmi les premiers organismes colonisant un volcan nouvellement émergé. L'influence des Cyanobactéries sur la colonisation, la maintenance ou l'évolution des biotopes naturels a été étudiée dans les mares hypersalées (COHEN, 1975), en milieu désertique (ILTIS, 1973 ; BROCK, 1975), en zone tempérée (FOREST et coll., 1969) et dans les zones polaires (ALEXANDER, 1975).

Nous avons étudié pendant deux saisons sèches successives (novembre à juin) la colonisation par les algues et plus particulièrement par les formes fixatrices d'azote, d'un biotope situé sur la côte nord du Cap Vert, au Sénégal. Le long du littoral s'étend une zone endoréique de lacs sursalés encadrée par deux cordons dunaires. Autour de ces lacs se développe une zone de maraîchage alimentée par une lentille d'eau douce flottant sur l'eau salée sous-jacente (GARNIER, 1978). Le déficit hydrique observé au Sahel depuis quelques années se traduit par une baisse du niveau de ces lacs qui découvrent une bande de matériau salé pratiquement abiotique. Dans le milieu

O.R.S.T.O.M.

Reçu le 1-4-1980.

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE BIOLOGIE DU SOL - 0035-1822/1981/9/\$ 1.00/© Gauthier-Villars

Fonds Documentaire

N° : 81/81/00448 v1

Cote : B

Date : 25 JUN 1981

étudié il s'agit d'un matériau sableux qui est peu à peu dessalé par les eaux douces et colonisé par les algues. La température élevée de ce biotope, le régime hydrique, les conditions réductrices, la pauvreté en matière organique et l'absence d'azote combiné constituent autant de conditions favorables au développement des Cyanobactéries.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) Description du biotope.

1. Localisation.

Le biotope étudié est situé sur la côte nord de la presqu'île du Cap Vert, à 40 km de Dakar (Sénégal); il correspond à la zone de contact entre le versant continental d'un cordon dunaire littoral récent et un lac salé endoréique situé entre ce cordon et un cordon plus ancien (Lac Retba; fig. 1).

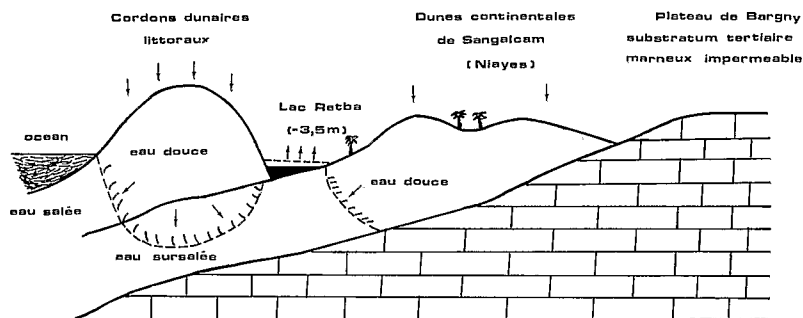


FIG. 1. — Schéma explicatif du fonctionnement hydrique du biotope d'après L. HEBRARD (1973).

2. Géomorphologie et climatologie.

Le lac a une superficie d'environ 4 km²; son niveau est situé à 3,5 m en dessous de celui de la mer. La concentration en ions minéraux de l'eau du lac augmente au cours de la saison sèche (octobre à juillet) et rediminue pendant la saison humide (Tab. I).

TAB. I

Composition de l'eau du lac et de l'eau de la nappe au 5.7.76 (fin de la saison sèche)

	Cl ⁻	SO ₄ ⁻⁻	HCO ₃ ⁻	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺	pH
Eau du lac g.l ⁻¹ ..	127,8	14	0,33	1,3	6,5	1,3	71,8	7,4
Eau de la nappe mg. l ⁻¹	46	21	218	61	12	5	28	7,95
P ₂ O ₅ , N ammoniacal, CO ₃ ⁻⁻ sont en quantité non dosable.								

Le lac est alimenté par l'eau douce accumulée dans les dunes pendant la saison humide. La composition de cette eau ne subit pas de variations notables au cours de l'année. Dans les dunes la nappe a une cote au sommet de + 2 m. Le bassin versant sableux a un effet tampon sur le ruissellement (GARNIER, 1978) et le niveau de la nappe baisse au cours du cycle hydrologique sans que l'apport d'eau diminue. Ce phénomène est particulièrement net au niveau du biotope étudié où les dunes récentes reposent sur une couche imperméable de montmorillonite, créant ainsi une zone de résurgence au dessus de la cote du lac. Au cours de la saison sèche, la baisse du niveau de la nappe se traduit par un déplacement de la zone de résurgence vers le bas du biotope. Une pente faible du sol permet un écoulement en nappe de l'eau de résurgence. Cette nappe régularise la température de la couche supérieure du sol qui n'est jamais supérieure à 32° C alors que celle de l'air ambiant peut dépasser cette valeur.

Les variations journalières de l'intensité lumineuse incidente se présentent sous la forme d'une courbe en cloche dont le maximum est souvent supérieur à 80000 lux pendant toute la saison sèche. En saison humide des formations nuageuses ou brumeuses peuvent diminuer par intermittence l'intensité lumineuse incidente.

3. Définition des différentes zones de l'écosystème.

Le biotope, délimité par le pied de la dune dans sa partie haute et par l'eau du lac dans sa partie basse, a environ seize mètres de large. Il peut être divisé en quatre zones parallèles (Fig. 2).

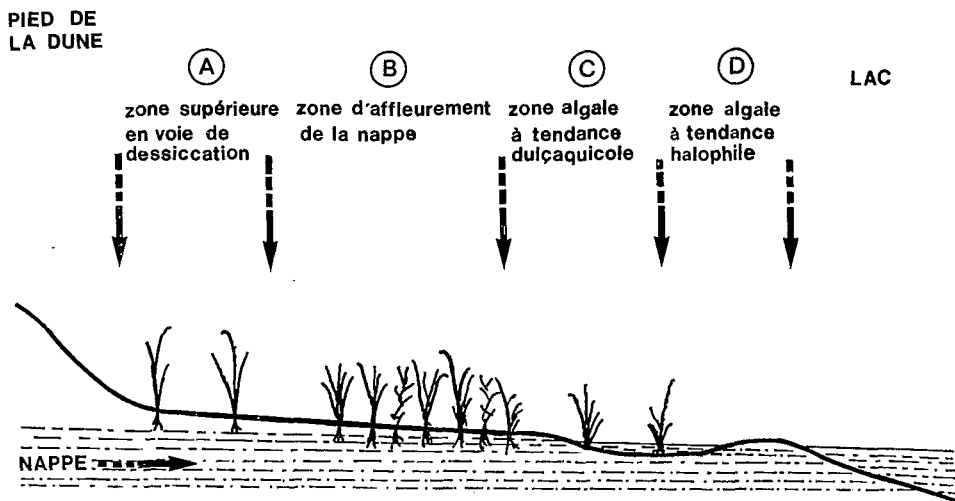


FIG. 2. — Définition des quatre zones du biotope.

Zone A : (zone supérieure en voie de dessiccation).

Des croûtes sableuses sèches de quelques millimètres d'épaisseur recouvrent un horizon sableux maintenu humide par capillarité et colonisé dans sa partie supérieure par des microorganismes photosynthétiques. La végétation très clairsemée, est constituée principalement de *Philoxerus vermicularis*.

Zone B : (zone d'affleurement de la nappe).

L'eau affleure en surface et permet la croissance d'un couvert végétal herbacé dense composé de *Portulacaria atra*, *Heleocharis geniculata*, *Vulnaellus laevigatus* ; les stolons sont recouverts d'un feutrage de microorganismes photosynthétiques.

Zone C : (zone algale à tendance dulçaquicole).

Dans cette zone, perpétuellement submergée par une mince lame d'eau courante (0,5 à 2 cm) on observe le développement d'un abondant tapis algal fixé par une végétation très clairsemée d'*Heleocharis atropurpurea*.

Zone D : (zone algale à tendance halophile).

C'est la zone dégagée par le retrait du lac au cours de la saison sèche. Elle est progressivement dessalée par l'eau de résurgence de la dune, et colonisée par les algues qui en constituent la seule végétation.

Les faibles pluviométries enregistrées au cours de la période d'étude (300 mm en 1976 et 1977) n'ont compensé que partiellement l'évaporation et le lac présente un bilan hydrique déficitaire (Fig. 3) qui s'est traduit par une baisse de niveau de 60 cm entre octobre 1975 et octobre 1977. Le déficit hydrique a entraîné un élargissement de la zone A et un déplacement vers le bas des zones B, C et D. Pour cette raison les différentes zones ont été définies plus en fonction du régime hydrique et de leur végétation qu'en fonction de leur situation topographique.

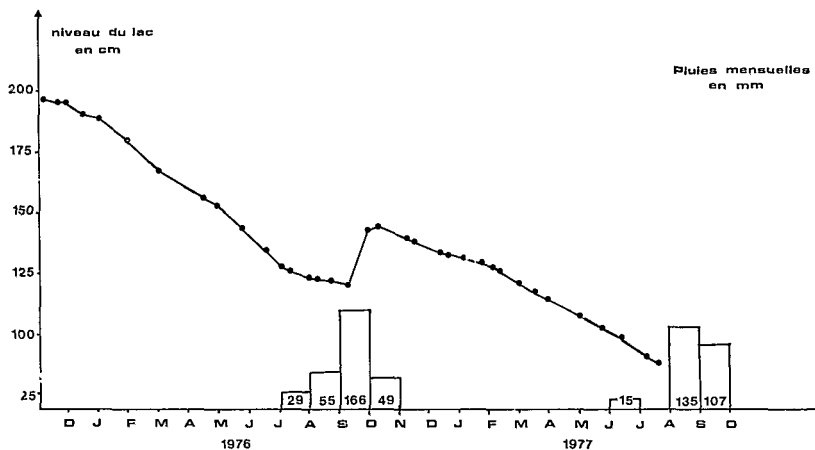


FIG. 3. — Variations du niveau du lac et pluviométrie en 1976 et 1977.

B) Étude qualitative de la flore algale.

L'identification des espèces de Cyanobactéries a été faite à partir de colonies relevées sur les boîtes de Pétri des numérations ou directement sur des échantillons de sol de l'écosystème conservés dans le formol à 5%.

Le fait que le biotope soit situé dans une zone de contact entre eau douce et eau sursalée laissait prévoir la présence de formes dulçaquicoles et halophiles plus particulièrement dans la zone D où les algues sont soumises à des variations de la teneur en sel, laquelle augmente avec le niveau du lac et les embruns et diminue par lessivage.

Nous avons vérifié cette hypothèse en ensemençant une série d'échantillons sur une gamme de boîtes de milieu BG 11 (ALLEN et STANIER, 1968) à concentration croissante en NaCl (0 à 180 g.l⁻¹). La densité du développement algal sur les différents milieux a été évaluée par une mesure photométrique : après 21 jours d'incubation on mesure le pourcentage de lumière transmis à travers les différentes boîtes de Pétri, une boîte non inoculée servant de contrôle. Cette technique, moins précise qu'une numération est toutefois nettement plus rapide et donne des résultats satisfaisants pour des études comparatives (RAUD, 1977).

C) Étude quantitative de la flore algale.

1. Échantillonnage.

Dans les écosystèmes naturels, les Cyanobactéries sont distribuées suivant une loi de répartition du type contagieux, assimilable à une loi log-normale (ROGER & REYNAUD, 1978) ; cette situation implique de normaliser les données avant l'exploitation statistique. On constate que pour une telle loi de répartition, l'intervalle de confiance d'une moyenne est dissymétrique avec une valeur inférieure assez voisine de celle calculée, de façon erronée, sur les données non transformées et une valeur supérieure largement plus grande. La dissymétrie s'accroît inversement aux nombres de répétitions et devient très marquée en dessous de cinq répétitions.

L'incidence directe de cette situation est l'obligation d'effectuer in situ un échantillonnage beaucoup plus dense que celui qu'aurait nécessité une variable distribuée suivant une loi normale. A titre d'illustration, sur une rizière de 2500 m² il a fallu effectuer la moyenne de 40 échantillons dont chacun est obtenu en mélangeant 10 carottes constituées par le premier centimètre de sol et l'eau de submersion (soit 1 600 carottes. ha⁻¹) pour obtenir une évaluation de la biomasse d'*Anabaena* sp. ayant un intervalle de confiance de - 27 % et + 32 % (ROGER & REYNAUD, 1978).

Le biotope étudié ne présentant pas l'homogénéité que l'on rencontre en rizière, nous avons choisi d'utiliser une forte densité d'échantillonnage, d'une part en prélevant 12 carottes de 33 mm de diamètre dans chaque zone étudiée, d'autre part en limitant la superficie étudiée à une bande de 16 m de large, ce qui correspond à une densité d'échantillonnage comprise entre 1 800 et 3 000 prélèvements par hectare, suivant la profondeur de la zone colonisée par les algues.

2. Méthode d'évaluation de la biomasse.

Parmi les différentes méthodes possibles (observation directe, dosage des pigments, détermination du nombre le plus probable de Mc GRADY, etc...) seul l'étalement sur boîtes de milieu gélosé permet à la fois le dénombrement et l'inventaire des espèces présentes. Toutefois cette méthode ne permet pas un dénombrement aisé des formes mobiles non coloniales (*Oscillatoria* sp). On ne peut non plus savoir si une colonie provient d'un organisme actif ou d'une forme de résistance. Enfin le nombre de colonies obtenues est fonction de la fragmentation des organismes effectuée lors de la préparation des suspensions-dilutions.

Malgré ses imperfections, cette méthode s'est révélée comme étant la plus adaptée à l'étude des algues du sol : nous l'avons donc adoptée en essayant de l'améliorer :

1) en utilisant des milieux sélectifs permettant la séparation des algues eucaryotes, procaryotes et procaryotes fixatrices d'azote (REYNAUD & ROGER, 1977) ;

2) en exprimant les résultats en biomasse après avoir multiplié les résultats des numérations par la biomasse moyenne d'une unité de comptage (colonie, filament ou cellule) déterminé sur les suspensions-dilutions.

Sur l'ensemble des dénombrements, 18 taxons, correspondant à des colonies facilement caractérisables par examen au microscope stéréoscopique, ont été définis. Ils sont rapportés au tableau II où est indiqué également la biomasse de l'unité de comptage correspondant. Lors du comptage nous avons regroupé les algues par familles puis pour chaque famille nous avons multiplié le nombre d'organismes trouvé par la biomasse moyenne d'une cellule, d'un filament ou d'une colonie de l'espèce dominante (Tab. II). Lorsque pour une famille il existait plusieurs espèces dominantes les comptages ont été séparés et les espèces associées ont été reportées aux espèces dominantes morphologiquement les plus proches.

Les résultats sont donnés en micron-cube d'algues par colonne de 1 cm² de section.

TAB. II

Taxons dominants et biomasse moyenne des unités de comptage exprimées en micron-cube

Classe	Famille	Taxon	Unité de comptage*	Biomasse moyenne en μ^3
Diatomées	Naviculacées	<i>Navicula</i> spp.	c	350
Chlorophycées	Zygnematacées	<i>Spirogyra</i> sp.	f	65000
		<i>Mougeotia</i> 1	f	50000
		<i>Mougeotia</i> 2	f	11000
Cyanophycées	Oocystacées	<i>Chlorella</i> spp.	c	38
	Chroococacées	non fixatrices	cl	440
		fixatrices	cl	440
	Stigonematacées	<i>Westiellopsis</i> sp.	f	1300
	Scytonematacées	<i>Scytonema</i> spp.	f	80400
	Rivulariacées	<i>Calothrix</i> spp.	f	5800
	Nostocacées	<i>Nostoc</i> 1	f	490
		<i>Nostoc</i> 2	f	680
		<i>Nostoc</i> 3	f	2800
		<i>Nostoc</i> 4	f	320
		<i>Anabaena</i> sp.	f	370
	Oscillatoriacées	<i>Oscillatoria</i> 1	f	64400
		<i>Oscillatoria</i> 2	f	13500
		<i>Pseudanabaena</i> spp.	f	150

* c = cellule
f = filament
cl = colonie

D) Mesure de l'activité réductrice d'acétylène.

In situ nous avons prélevé dans chaque zone étudiée (A, B, C, D) douze carottes de 8,5 cm² de section.

Ces carottes sont regroupées trois par trois dans des flacons à sérum de 500 ml. La mesure de l'A.R.A. (STEWART et coll., 1968) est effectuée en injectant dans les flacons une quantité connue d'acétylène amenant la concentration de ce gaz à environ 10 % dans l'atmosphère du flacon. Des prélèvements sont effectués après 30' et 60' d'incubation. Pendant l'incubation les flacons sont immergés au trois-quarts dans l'eau du biotope pour limiter l'élévation de la température à l'intérieur des flacons par effet de serre.

II. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

A) Inventaire floristique des cyanobactéries.

40 espèces correspondant à 19 genres ont été répertoriées (Tab. III); onze d'entre elles sont des formes hétérocystées réparties en sept espèces.

TAB. III

Inventaire non exhaustif des Cyanobactéries du biotope

Formes unicellulaires.	
— <i>Aphanocapsa roesana</i>	<i>Chroococcus minor</i>
— <i>Aphanocapsa grevillei</i>	<i>Chroococcus minutus</i>
— <i>Aphanocapsa naegeli</i>	<i>Chroococcus turgidus</i>
— <i>Aphanothece microscopica</i>	<i>Gloeothece goeppertiana</i>
— <i>Aphanothece saxicola</i>	<i>Gloeothece rupestris</i>
— <i>Microcystis aeruginosa</i>	
Formes filamenteuses hétérocystées.	
<i>Scytonema</i> sp.	<i>Nostoc coeruleum</i>
<i>Wollea</i> sp.	<i>Nostoc ellipsosporum</i>
<i>Anabaena</i> sp.	<i>Nostoc humifusum</i>
<i>Calothrix</i> sp.	<i>Nostoc piscinale</i>
<i>Westiellopsis prolifca</i>	<i>Nostoc</i> sp.
<i>Cylindrospermum</i> sp.	
Formes filamenteuses homocystées.	
<i>Plectonema notatum</i>	<i>Oscillatoria amphibia</i>
<i>Pseudanabaena</i> sp.	<i>Oscillatoria brevis</i>
<i>Pseudanabaena calenata</i>	<i>Oscillatoria cortiana</i>
<i>Pseudanabaena galeata</i>	<i>Oscillatoria limnetica</i>
<i>Lyngbia aesturari</i>	<i>Oscillatoria princeps</i>
<i>Lyngbia limnetica</i>	<i>Oscillatoria putrida</i>
<i>Phormidium laminosum</i>	<i>Oscillatoria subbrevis</i>
<i>Spirulina major</i>	<i>Oscillatoria subuliformis</i>
<i>Spirulina subsalsa</i>	
<i>Microcoleus acutinus</i>	

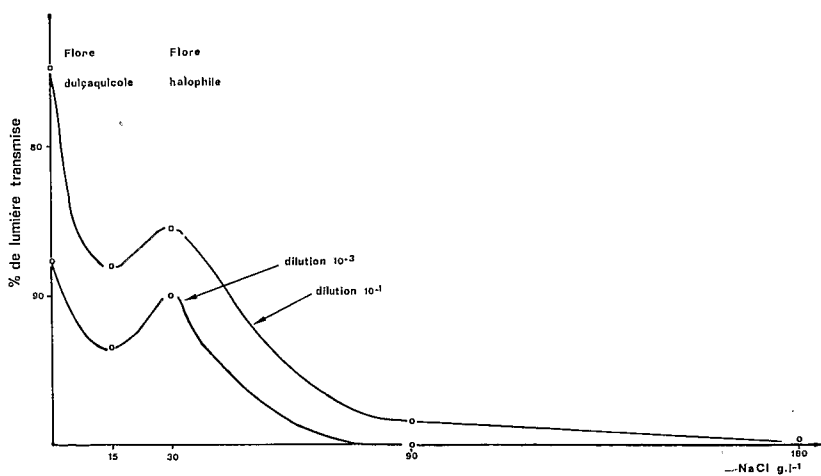


FIG. 4. — Tolérance des algues du biotope au NaCl. La densité algale est évaluée par le biais d'une mesure d'intensité lumineuse à travers la boîte inoculée exprimée en % de l'intensité transmise à travers une boîte non inoculée. Chaque valeur représente la moyenne de trois répétitions.

Parmi les formes hétérocystées le genre *Nostoc* est le plus fréquemment rencontré ; parmi les formes homocystées le genre *Oscillatoria* réunit à lui seul huit espèces.

Le test de croissance à différentes concentrations de ClNa (Fig. 4) indique, à côté d'espèces dulçaquicoles, l'existence d'espèces favorisées par une concentration de 30 g.l⁻¹ (voisine de celle de l'eau de mer). A 90 g.l⁻¹ et 180 g.l⁻¹ on observe le développement d'une *Oscillatoria* que l'on retrouve également sous les concrétions salines en bordure du lac.

B) Variations quantitatives de la biomasse algale.

Les variations quantitatives de la biomasse totale (Fig. 5) sont en rapport direct avec les précipitations. En fin de saison sèche on observe une diminution continuelle de la biomasse. Après la première pluie se produit un développement explosif suivi d'une légère diminution due sans doute à la sécheresse du mois de juillet.

L'évolution de la biomasse fixatrice est pratiquement parallèle à celle de la biomasse totale. Toutefois, après la première pluie (5.7.77) le développement des formes fixatrices est presque nul et peut être mis en relation avec une libération importante d'azote dans le milieu, consécutive à la réhumectation du matériel végétal desséché. Cette situation défavorable aux formes fixatrices permet par contre un développement explosif des formes homocystées.

Comme l'ont montré TCHAN & WHITEHOUSE (1953), la population algale du sol peut doubler en quelques heures et la réponse rapide après la pluie est due en partie à une dispersion mécanique. Les trichomes des Cyanobactéries sont, sous l'action disruptive de la précipitation, séparés des particules de sol et propulsés dans le milieu. La même réponse se produit avec un léger retard pour les unicellulaires coloniales.

La valeur maximale de la biomasse moyenne sur l'ensemble du biotope est de 41 tonnes.ha⁻¹ poids frais. La valeur maximale trouvée localement (9,9.10¹¹ µ³.cm⁻² dans la zone A le 11.1.77) correspondrait à une biomasse de 99 tonnes par hectare. Il convient de se montrer très prudent dans cette extrapolation, en effet les observations directes montrent que les cellules dans cette zone, au moment du prélèvement, sont en grande partie en état de quiescence caractérisé par une forte pigmentation (CAMERON & BLANK, 1966). Il est donc probable que les dénombrements ont pris en compte des formes de repos qui font surévaluer la biomasse.

Les évaluations de la biomasse algale tellurique sont rares (FOREST, 1965) toutefois les valeurs mesurées peuvent être comparées à celles obtenues expérimentalement. Ainsi les densités algales maximales obtenues *in vitro* avec *Chlorella* sont de 55 g.l⁻¹ poids sec (p.s.) pour une culture de 0.5 cm d'épaisseur (MYERS & coll., 1951) et de 13,6 g.l⁻¹ p.s. pour une culture de 1,7 cm d'épaisseur (MILNER, 1953). Ce dernier auteur fait remarquer que ces quantités sont équivalentes si on les exprime par unité de surface et que la productivité maximale d'une culture dépend en priorité de la surface éclairée. L'extrapolation de la valeur maximale trouvée par ces auteurs (en admettant que le poids sec est égal à 5 % du poids frais) conduit à un maxi-

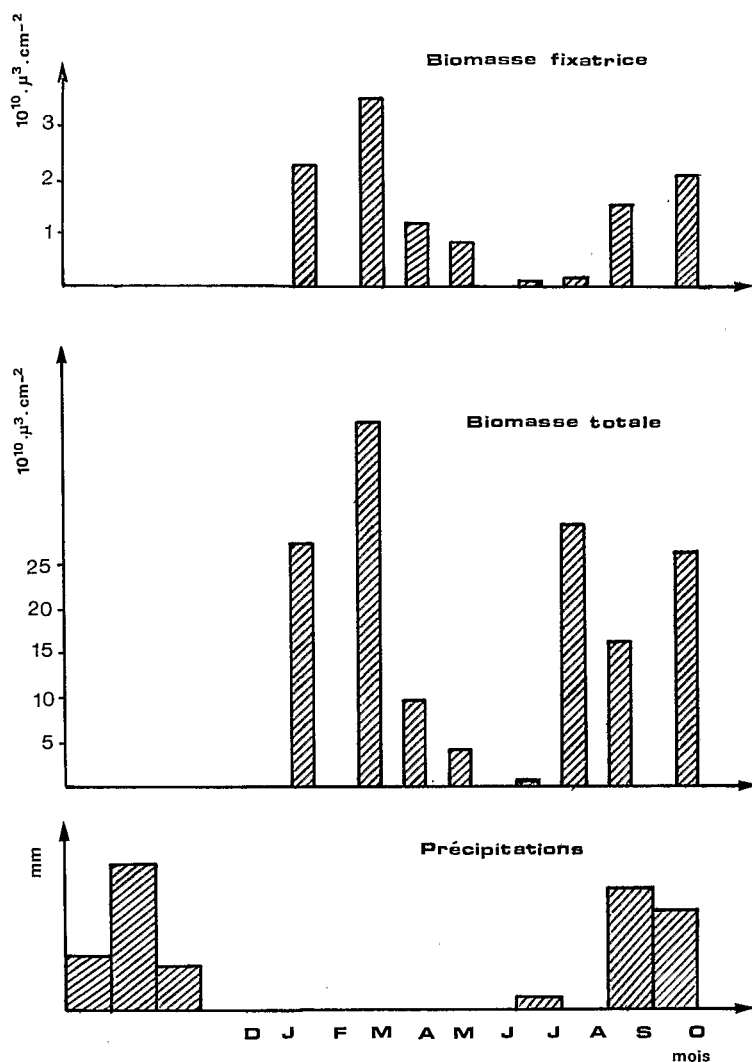


Fig. 5. — Évolution des biomasses fixatrice et totale sur l'ensemble du biotope en rapport avec les précipitations.

mum de $55 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ poids frais pour une biomasse monospécifique. Pour une population algale composite, la diversification des pigments permet une utilisation pratiquement complète du spectre lumineux. La comparaison des spectres d'absorption des pigments liposolubles (Chlorophylles et Caroténoïdes) et hydrosolubles (Phycobiliprotéines) montre que l'énergie lumineuse pouvant être captée par les deux groupes de pigments est grossièrement la même ; on peut donc évaluer approximativement la biomasse maximale d'une population algale composite à deux fois celle d'une population monospécifique soit environ $110 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ poids frais. La valeur maximale trouvée *in situ* reste inférieure à cette valeur théorique.

C) Variations qualitatives de la flore algale.

1. Flore totale.

Les variations des valeurs relatives des composants de la flore algale sont représentées graphiquement à la figure 6. L'ensemble des résultats indique une dominance nette des Cyanobactéries homocystées (y compris les formes unicellulaires non fixatrices) pendant la période étudiée.

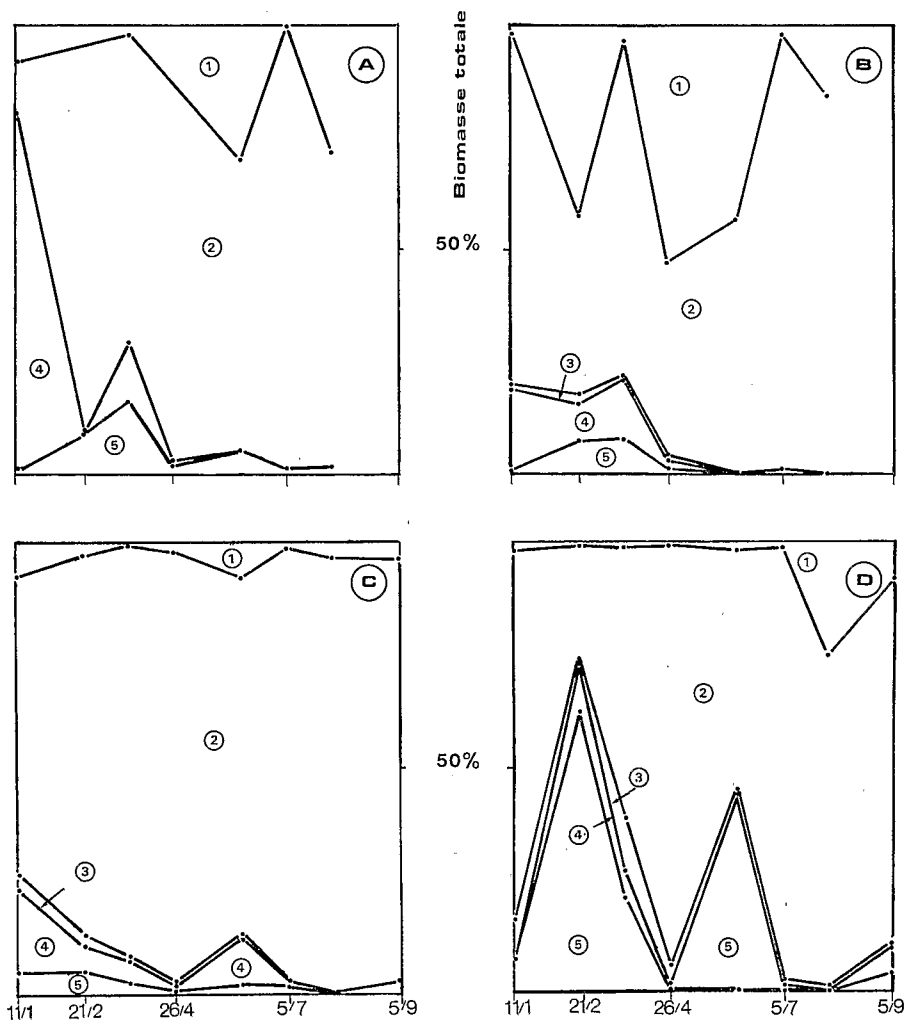


FIG. 6. — Variations de la composition relative de la biomasse algale dans les 4 zones A,

B, C, D entre le 11.1.77 et le 5.9.77.

- 1 : Cyanobactéries fixatrices.
- 2 : Cyanobactéries homocystées.
- 3 : Algues vertes filamenteuses.
- 4 : Algues vertes unicellulaires.
- 5 : Diatomées.

Dans la zone D on observe tout d'abord la dominance de formes homocystées halophiles (*Oscillatoria*) puis l'adoucissement du milieu permet le développement de Diatomées (21.2.77) et d'une flore dulçaquicole à dominance de *Pseudanabaena* (26.4.77).

Les formes fixatrices ne deviennent dominantes que dans la partie supérieure du biotope et principalement dans la zone B caractérisée par le couvert végétal le plus dense. Les algues eucaryotes ne se développent en biomasses importantes que dans la zone D et ponctuellement dans la zone A (11.1.77).

2. Cyanobactéries fixatrices d'azote.

Les espèces fixatrices dominantes dans les quatre zones du biotope, aux différentes dates des observations ont été rapportées à la figure 7.

	11/1	21/2	29/3	26/4	7/6	5/7	9/8	5/9
Zone A	NOSTOC	SCYTO NOSTOC	SCYTO	CALO SCYTO	SCYTO	CALO UNI-€	WEST NOSTOC	
Zone B	UNICEL CALO	SCYTO NOSTOC	SCYTO	WEST	SCYTO	UNICEL ANAB	NOSTOC UNI-€ WEST	
Zone C	UNICEL WEST CALO	NOSTOC	NOSTOC	WEST	SCYTO	UNICEL ANAB CALO	CALO	NOSTOC CALO
Zone D	CALO ANAB	NOSTOC	NOSTOC	UNICEL ANAB	NOSTOC ANAB	CALO UNICEL ANAB	CALO	CALO
Ensemble du Biotope	NOSTOC	SCYTO NOSTOC	SCYTO	WEST	SCYTO	UNICEL	CALO	CALO

FIG. 7. — Implantation des Cyanobactéries fixatrices sur l'ensemble du biotope pendant la saison sèche 1977 ; WEST : *Westiellopsis* sp. ; SCYTO : *Scytonema* sp. ; CALO : *Calothrix* sp. ; ANAB : *Anabaena* sp. ; UNICEL : Cyanobactéries unicellulaires fixatrices.

- Certains taxons (*Nostoc* 3, *Calothrix* spp.) deviennent dominants, colonisent d'abord la partie supérieure du biotope puis tout le biotope et enfin régressent à partir de la zone supérieure.
- *Scytonema* spp. s'étend également à partir de la zone A mais sa progression s'arrête au niveau de la zone C.
- *Westiellopsis* sp. par contre présente un développement limité à la fois dans l'espace et dans le temps.

Ces résultats sont à mettre en rapport avec la distribution verticale des différentes espèces dans le tapis algal et dans le sol (REYNAUD & ROGER, 1979). On constate en effet que les formes susceptibles de devenir dominantes dans toutes les zones du biotope sont des formes de surface (*Nostoc*, *Calothrix*).

Leur dissémination est liée en grande partie au flux d'eau douce qui entraîne les algues vers le bas du biotope où elles se développent si les conditions sont favorables (*Nostoc* 3, *Calothrix* spp.). Toutefois des conditions défavorables, probablement une teneur en sel trop élevée peuvent empêcher leur développement (*Scytonema* spp.). Au contraire, une forme se développant en profondeur dans le tapis algal (*Westiellopsis*) est beaucoup plus difficilement dispersable par l'eau de submersion et ne colonise qu'une zone limitée du biotope.

D) Activité fixatrice d'azote.

1. Cycles journaliers.

Les courbes de variations journalières de la fixation algale de N_2 traduisent une influence prépondérante de l'intensité lumineuse maximale au niveau du sol.

Les figures 8 et 9 regroupent des exemples des quatre types de variations observés :

1. Courbe en cloche dissymétrique passant par un maximum en fin de matinée puis décroissant plus ou moins rapidement jusqu'en fin de journée (Fig. 8 A₁, 9 A, 9 D). Ce type de courbe s'observe lorsque le couvert végétal est absent ou très faible et que l'intensité lumineuse incidente atteint des valeurs élevées (> 50 000 lux).

2. Courbe en cloche double avec un premier pic en fin de matinée et un second en milieu d'après-midi (Fig. 8 B₁). Ce type de courbe est caractéristique d'intensités incidentes élevées (> 50 000 lux) et d'un couvert végétal moyen à faible.

3. Courbe en cloche symétrique suivant, avec un léger décalage, la variation de l'intensité lumineuse incidente (Fig. 9 B, 9 C). Ces courbes sont caractéristiques des couverts végétaux denses.

4. Courbe en cloche dissymétrique (Fig. 8 A₂, 8 B₂) passant par un maximum en milieu d'après midi. Ce type de courbe est caractéristique des journées nuageuses ou à vent de sable, au cours desquelles l'intensité lumineuse reste stable et peu élevée (20-30 Klux) pendant un temps relativement long. Des variations semblables de l'A.R.A. sont alors observées dans les différentes zones du biotope.

Des mesures comparatives à l'obscurité dans des flacons serum rendus opaques par une enveloppe de papier d'aluminium ont été effectuées au cours de la journée ; elles indiquent l'existence d'une activité fixatrice d'azote hétérotrophe qui ne correspond pas à plus de 10 % de l'activité nitrogénasique photosynthétique.

Durant la nuit une A.R.A. non négligeable a été mesurée. A la tombée

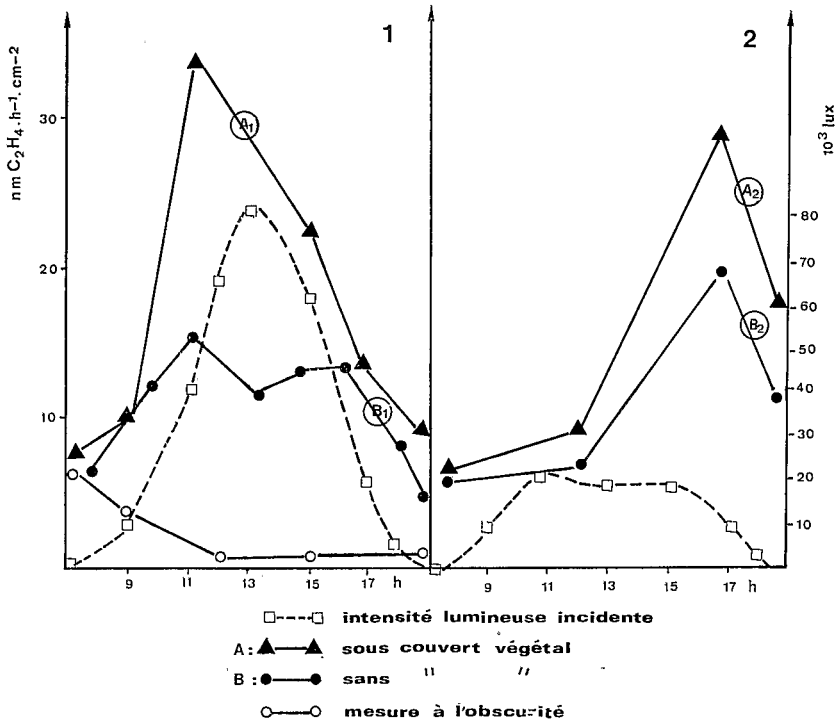


Fig. 8. — Variations journalières de l'ARA. Ciel dégagé : 1. — Ciel nuageux : 2.

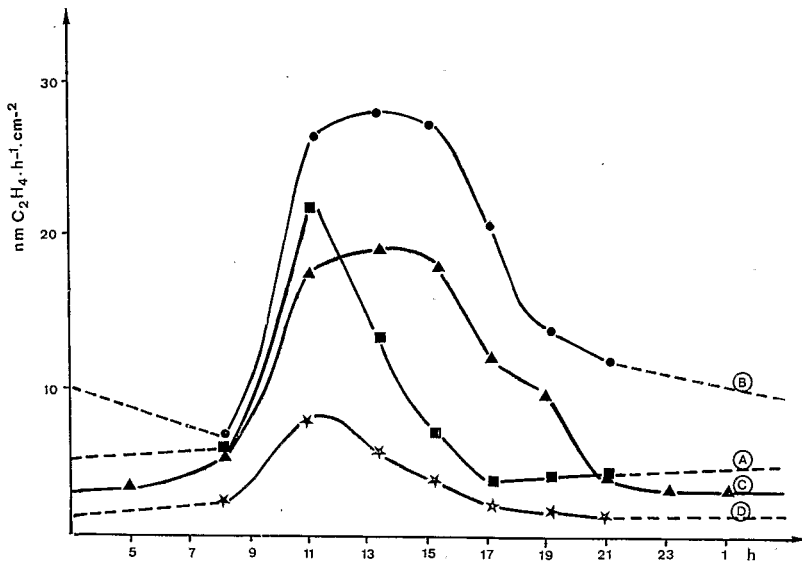


Fig. 9. — Cycle nyctéméral de l'ARA dans les 4 zones du biotope : A, B, C, D.

de la nuit elle correspond à 20 % de l'activité maximale journalière et elle décroît ensuite régulièrement sans toutefois s'annuler. Comme l'a montré JONES (1977 b) l'A.R.A. à l'obscurité est proportionnelle à l'intensité lumineuse reçue au cours de la période éclairée.

Les variations journalières de l'A.R.A. dans les quatre zones du biotope sont à mettre en relation avec la densité du couvert végétal et la position relative des algues dans l'épaisseur de la zone photique.

Dans la zone A où la strate herbacée est faible et où les algues se protègent de la lumière en se développant sous une mince couche de sable, on observe généralement une inhibition de l'A.R.A. lorsque l'intensité lumineuse atteint sa valeur maximale. Cette inhibition peut être transitoire (courbe à deux pics) ou se maintenir pendant le reste de la journée (courbe à un pic en fin de matinée). Dans le cas d'une inhibition persistante, la température a certainement un effet inhibiteur aussi important que celui de la lumière (JONES, 1977 a).

Dans la zone B, le couvert végétal est suffisamment dense pour arrêter environ 90 % de la lumière incidente. L'influence inhibitrice des hautes intensités lumineuses ne se manifeste donc plus et les variations de l'A.R.A. suivent avec un léger décalage celles de l'intensité lumineuse.

Dans la zone C, bien que le couvert végétal soit absent, les variations journalières de l'A.R.A. sont du même type que celles mesurées dans la zone B. On observe dans cette zone une stratification des algues : les formes fixatrices étant recouvertes par des algues héliophiles et des algues mortes.

Dans la zone D, en cours de colonisation par les formes dulçaquicoles, la biomasse algale est trop peu importante pour qu'une stratification des espèces se produise. Il semble d'autre part que l'A.R.A. algale soit due principalement aux organismes entraînés depuis les zones supérieures (B et C). La variation journalière de l'A.R.A., avec un seul pic en fin de matinée traduit une inhibition par la lumière. Parallèlement on observe fréquemment une décoloration des algues (bleaching) (ROGER & REYNAUD, 1977).

2. Variations saisonnières de l'A.R.A.

Quel que soit le type de variation observé on constate que par temps découvert, l'activité mesurée entre 11 h et 12 h correspond approximativement à un maximum journalier. Dans le but d'effectuer une extrapolation des résultats nous avons comparé la valeur maximale journalière de l'A.R.A. à la valeur moyenne calculée sur 24 h pour les différents cycles nyctéméraux.

Les valeurs du rapport $\frac{\text{A.R.A. moy}}{\text{A.R.A. max}}$ varient entre 1,85 et 2,8 avec une valeur moyenne de 2,3 que nous avons prise comme base pour calculer l'activité fixatrice journalière à partir de l'activité mesurée entre 11 h et 12 h.

Les variations globales de l'A.R.A. sur l'ensemble du biotope aux différentes dates de prélèvement sont rapportées à la figure 10. L'absence de données entre août et décembre 76 n'empêche cependant pas d'observer une périodicité bisannuelle des variations de l'A.R.A. qui traduit l'influence prépondérante des facteurs climatiques.

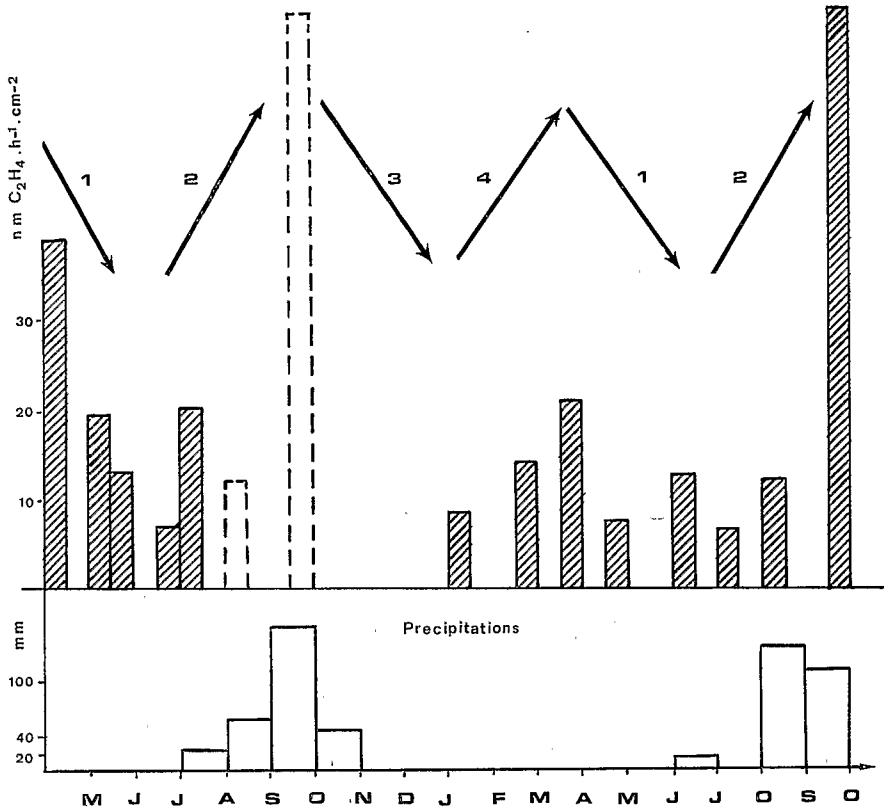


FIG. 10. — Variations de l'activité réductrice d'acétylène totale sur le biotope. La signification des flèches est dans le texte. Les valeurs d'ARA en pointillés sont le report de celles de l'année suivante.

Quatre phases peuvent être distinguées au cours du cycle annuel :

1. fin de saison sèche :
phase de décroissance liée à une dessiccation du milieu ;
2. début de saison humide :
phase de croissance liée à la réhumectation du milieu ;
3. fin de saison humide et arrière-saison humide :
phase de décroissance liée à une remontée du niveau du lac et à la forte concentration en sel dans le milieu ;
4. saison sèche :
phase de croissance liée à une diminution de la teneur en sel du milieu par suite d'un abaissement du niveau du lac suivi du dessalage du sol par l'eau douce de la nappe.

Les variations de l'A.R.A. au niveau des différentes zones du biotope (Fig. 11) confirment ce schéma :

- Dans la zone A on constate une diminution plus marquée de l'A.R.A. au cours de la phase n° 1, cette zone étant celle qui se dessèche le plus rapidement par suite de sa position topographique.
- Les zones B et C présentent des variations similaires de l'A.R.A. au cours du cycle avec des valeurs plus élevées dans la zone B ; probablement en raison de la présence d'un couvert végétal.
- Dans la zone D qui se dessale moins rapidement que les zones supérieures, la phase 4 est retardée alors que la phase 1 (correspondant à la dessiccation de l'ensemble du biotope) est considérablement raccourcie, cette zone continuant plus longtemps à recevoir de l'eau douce lorsque le niveau de la nappe baisse.

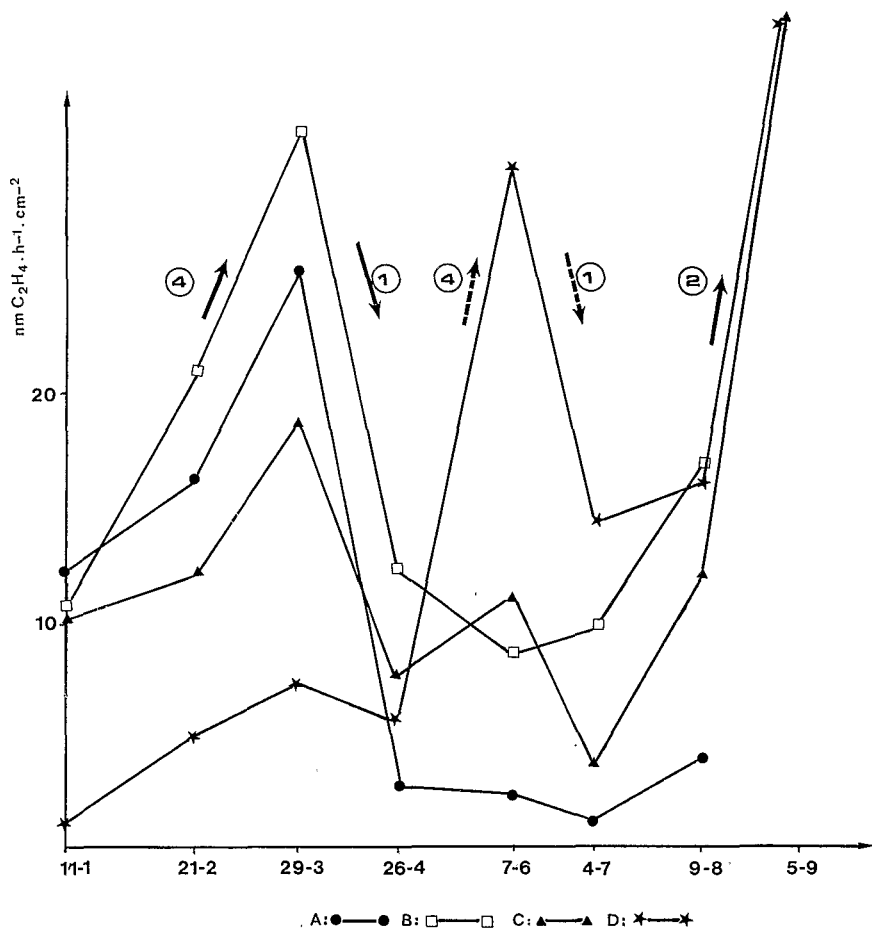


FIG. 11. — Variations de l'A.R.A. pendant la saison sèche 1977 dans les 4 zones du biotope : A, B, C, D.

Au cours de la période étudiée la valeur moyenne de la fixation mesurée entre 11 h et 12 h est de 15 nmoles $\text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. L'extrapolation journalière de ce résultat conduit à une valeur de 0,158 kg d'azote par hectare et par jour, soit 57 kg par hectare et par an.

Cette valeur relativement élevée, comparable à celle observée dans les sols de rizière (WATANABE et coll., 1977) montre que les Cyanobactéries peuvent avoir une influence considérable sur la productivité de certains écosystèmes naturels. Il convient de garder présent à l'esprit que la valeur trouvée résulte d'approximations et ne doit être considérée que comme un ordre de grandeur.

III. — CONCLUSIONS

Situé entre des sables dunaires et un lac sursalé, le biotope étudié est caractérisé par sa précarité. Son existence est liée à la persistance d'un écoulement d'eau douce provenant de l'eau accumulée dans la dune pendant la saison des pluies.

La végétation de l'écosystème est caractérisée par une dominance nette de la biomasse algale qui colonise peu à peu une zone abiotique libérée par l'abaissement du niveau du lac et progressivement dessalée par l'eau douce.

Les variations quantitatives de la biomasse algale sont en corrélation étroite avec le régime hydrique. La valeur maximale de la biomasse moyenne sur l'ensemble du biotope est de 41 tonnes par hectare exprimée en poids frais. La valeur maximale trouvée localement (dans la zone A) correspondrait à une biomasse de 99 tonnes par hectare ; cette valeur, bien que probablement surestimée par la technique de mesure, indique que les algues ont une haute productivité potentielle dans ce biotope.

L'évolution de la biomasse des Cyanobactéries hétérocystées est pratiquement parallèle à celle de la biomasse totale ; elle dépasse rarement 10 % de cette dernière et l'ensemble des résultats indique une dominance nette des Cyanobactéries homocystées, y compris les formes unicellulaires non fixatrices. Les mesures d'A.R.A. effectuées au cours de la période d'étude permettent d'évaluer la fixation d'azote à 57 kg par hectare et par an. Cette valeur élevée résulte de mesures indirectes et d'extrapolations, elle ne peut donc être avancée qu'avec réserves. Toutefois le haut niveau de productivité du biotope est en accord avec un haut niveau de fixation d'azote.

Dans cet écosystème, composé il y a quelques années de sable sursalé qui a ensuite été lessivé et maintenu humide par une nappe d'eau douce emmagasinée dans la dune, le développement des Cyanobactéries a permis l'accumulation de matière organique dans l'horizon supérieur du sol et a favorisé l'implantation d'une végétation herbacée.

La mise en culture de ce biotope sous forme d'une plantation en billons de patates douces et de tomates a mis fin à nos observations et a fourni une démonstration pratique du rôle prépondérant des Cyanobactéries dans la colonisation et la fertilité de certains écosystèmes tropicaux.

RÉSUMÉ

L'étude de la colonisation par les algues d'un sol sableux sursalé, progressivement lessivé par une nappe d'eau douce, a permis de mettre en évidence le rôle prépondérant des Cyanobactéries dans ce biotope.

Les variations quantitatives de la biomasse algale sont en corrélation étroite avec le régime hydrique. La valeur maximale de la biomasse sur l'ensemble du biotope est de 41 tonnes d'algues par hectare (poids frais). L'évolution de la biomasse des Cyanobactéries hétérocystées est pratiquement parallèle à celle de la biomasse totale dont elle dépasse rarement le dixième en poids.

L'activité fixatrice d'azote (méthode de réduction de l'acétylène) a été évaluée à 57 kg N.ha⁻¹.an⁻¹. Le développement des algues dans ce biotope initialement abiotique a permis en quelques années l'implantation d'une végétation herbacée et l'accumulation suffisante de matière organique dans l'horizon supérieur, pour que le sol soit mis en culture (tomate et patate douce).

SUMMARY

The colonisation by algae of a highly saline sandy soil, progressively washed by seepage water, was studied estimating qualitatively and quantitatively algal biomass variations and measuring acetylene reducing activity (A.R.A.) *in situ*.

Quantitative variations of the algal biomass were highly correlated with the rain regime and a maximal value of 41 tons of fresh weight of algae per hectare was estimated.

Heterocystous Cyanobacteria biomass exhibited an evolution similar to that of the total algal biomass and rarely reached values higher than one tenth of the latter.

Nitrogen fixing activity was estimated as 57 kg N.ha⁻¹.year⁻¹. Dominant N₂-fixing Cyanobacteria were recorded and different kinds of *in situ* growth were observed. Daily A.R.A. variations were mainly related to light intensities reaching the algae while seasonal variations were related to rain regime.

Ecology of N₂-fixing Cyanobacteria and A.R.A. in the biotope are discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER (V.), 1975. — Nitrogen fixation by blue-green algae in polar and subpolar regions. *In* Nitrogen fixation by free-living microorganisms, edit. W.D.P. Stewart I.B.P. vol. 6. 11: 175-188.
- ALLEN (M. M.) and STANIER (R. Y.), 1968. — Selective isolation of blue-green algae from water and soil. *J. Gen. Microbiol.*, 51: 203-209.
- BROCK (T. D.), 1975. — Effect of water potential on a Microcoleus (Cyanophyceae) from a desert crust. *J. of Phycology*, 11: 316-320.
- CAMERON (R. E.) and BLANK (G. B.), 1966. — Desert algae: soil crusts and diaphanous substrata. Tech. Rep. 32-971. Jet propulsion. Laboratory, California Institute of Technology, Pasadena, California, 41 pp.
- COHEN (Y.), 1975. — Dynamics of procaryotic photosynthetic communities of the solar lake. Ph. D. Hebrew University, 125 pp.

- FOREST (H. S.), 1965. — The soil algal community: II soviet soil studies. *J. Phyco.*, **1**: 164-171.
- FOREST (H. S.), WILLSON (D. L.) and ENGLAND (R. B.), 1969. — Algal establishment on sterilized soil replaced in an Oklahoma prairie. *Ecology*, **40**: 475-477.
- FRITSCH (F. E.), 1907. — The role of algal growth in the colonization of new ground and in the determination of scenery. *Geogr. J.*, **30**: 531-548.
- GARNIER (J.-M.), 1978. — Évolution géochimique d'un milieu confiné : le lac Retba (Cap-Vert), Sénégal. *Rev. Géogr. Phys. & Géol. dyn.*, vol. **20** (sous-presses).
- HEBRARD (L.), 1973. — Renseignements géologiques sur le lac Retba. *Bull. AASNA*, **43**: 3-6.
- HENRIKSSON (E.), HENRIKSSON (L. E.) and PEJLER (B.), 1972. — Nitrogen fixation by blue-green algae on the island Surtsey. Iceland. *Surtsey Research Progress Report*, **6**: 66-68.
- ILTIS (A.), 1973. — Algues des eaux natronées du Kanem (Tchad), 2^e partie. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **7**: 25-34.
- JONES (K.), 1977 a. — The effects of light intensity on acetylene reduction by blue-green algal mat in subtropical grassland. *New. Phytol.*, **78**: 427-431.
- JONES (K.), 1977 b. — Acetylene reduction in the dark by mats of blue-green algae in sub-tropical grassland. *Ann. Bot.*, **41**: 807-811.
- MILNER (H. W.), 1953. — Outdoor mass-culture units: rocking tray. Pages 108-113 in « J. S. Burney ed: Algal culture, from Laboratory to pilot plant » Carnegie Institution of Washington. Pub. 600.
- MYERS (J.), PHILLIPS (J. N.) and GRAHAM (J. R.), 1951. — On the mass culture of algae. *Plant. Physiol.*, **26**: 539-548.
- RAUD (G.), 1977. — Données préliminaires sur les Cyanophycées du sol fixatrices d'azote dans la Savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **14**: 311-319.
- REYNAUD (P. A.) et ROGER (P. A.), 1977. — Milieux Sélectifs pour la numération des algues eucaryotes, procaryotes et fixatrices d'azote. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **14**: 421-428.
- REYNAUD (P. A.) et ROGER (P. A.), 1978. — Phototactisme et photocinèse agrégative chez *Oscillatoria* sp. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, **13**: 157-164.
- REYNAUD (P. A.) et ROGER (P. A.), 1979. — Les hautes intensités lumineuses, facteurs limitant l'activité fixatrice de N₂ chez les Cyanobactéries. *C. R. Acad. Sci.*, **288**: 999-1002.
- ROGER (P. A.) et REYNAUD (P. A.), 1977. — Correction de la diffusion pour l'établissement de spectres d'absorption par des cultures d'algues microscopiques. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, **12**: 129-132.
- ROGER (P. A.) et REYNAUD (P. A.), 1978. — La numération des Algues en sol submergé : loi de distribution et problèmes d'échantillonnage. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **15**: 141-144.
- STEWART (W. D. P.), FITZGERALD (G. P.) and BURRIS (R. M.), 1968. — Acetylene reduction by blue-green algae. *Arch. Mikrobiol.*, **62**: 336-348.
- TCHAN (Y. T.) and WHITEHOUSE (J. A.), 1953. — Study of soil algae; II the variation of the algal population in sandy soils — *Linnean Soc. N. S. W. Proc.*, **78**: 160-170.
- WATANABE (I.), LEE (K. K.), ALIMAGNO (B. V.), SATO (M.), DEL ROSARIO (D. C.) and DE GUZMAN (M. R.), 1977. — Biological N₂-fixation in paddy field studied by in situ acetylene-reduction assays. *IRRI Research Paper Series*, **3**: 1-16.