

La biomasse végétale des lagunes côtières Exemple de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire)

Philippe DUFOUR (1)

RÉSUMÉ

La biomasse végétale de la lagune Ébrié, dominée par le phytoplancton a été estimée par les concentrations en chlorophylle « a » qui étaient en moyenne en 1975, de 79 mg/m² ou 16,5 mg/m³. Elle est soumise à des variations liées à l'alternance des saisons humides et sèches du climat intertropical. Les maximums s'observent en avril-mai au début de la saison des pluies sur la zone forestière sud du pays, les minimums de septembre à novembre lors de la crue principale du fleuve Comoé qui évacue alors les eaux tombées sur la zone de savane au nord du pays. Géographiquement les biomasses sont liées positivement au degré d'isolement. Elles croissent des régions centrales influencées par l'océan et les grandes rivières vers les extrémités continentales peu renouvelées. Ces extrémités continentales sont en outre les plus stables à toutes les échelles de temps et d'espace. L'amplitude saisonnière des concentrations en chlorophylle « a » de surface y varie d'un facteur 6 contre un facteur 15 dans les régions centrales.

Les effluents de la ville d'Abidjan ont un rôle globalement eutrophisant. Quoique leur volume ne représente que le 1/1.000^e des apports liquides en lagune, ils sont responsables de 8 % de la biomasse phytoplanctonique.

Dans certains secteurs profonds on observe une stratification verticale des concentrations en chlorophylle « a » et en phéopigments.

La biomasse du zooplancton ne représente que 2,6 % de la biomasse phytoplanctonique. L'excédent de matière végétale non consommée rejoint le sédiment en régions continentales ou l'océan dans les régions centrales. 430 t de chlorophylle « a » sont évacuées vers l'océan en un an, soit 4,5 fois la quantité qui entre en lagune en provenance de l'océan et des rivières.

Les valeurs, les variations et les facteurs de la biomasse phytoplanctonique d'autres lagunes au monde sont examinés. La variabilité des concentrations en chlorophylle « a » à l'intérieur des lagunes n'est pas une caractéristique qui les distingue des autres écosystèmes océaniques côtiers, estuariens et limniques. Par contre les lagunes sont extrêmement variées entre elles du fait de leur géomorphologie, du climat qu'elles subissent et des échanges qu'elles entretiennent avec leurs milieux limitrophes. Les concentrations moyennes annuelles par unité de surface varient d'un facteur 100 entre la plus pauvre et la plus riche des lagunes ici répertoriées.

MOTS-CLÉS : Lagune tropicale — Côte d'Ivoire — Phytoplancton — Biomasses — Eutrophisation — Variations saisonnières — Chlorophylle « a ».

ABSTRACT

VEGETAL BIOMASS OF COASTAL LAGOONS, WITH AN EXAMPLE FROM EBRIE LAGOON (IVORY COAST)

In Ebrié lagoon, the annual mean value of vegetal biomass which is essentially phytoplanktonic, was estimated in 1975 as 79 mg/m² (16.5 mg/m³) chlorophyll a (Chl. a).

Temporal variations in biomass are dependant on the tropical climate, which is dominated by a succession of rainy and dry seasons. Maximum concentrations were observed in April-May, during the beginning of the season of rains upon the forested area covering the south of the country. Minimal values were observed from September to November, when the lagoon was flooded by waters coming from the savannah covering the northern part of the country.

(1) Antenne ORSTOM, Institut de Limnologie, 75, avenue de Corzent, 74203 Thonon.

Spatially, concentrations of Chl. a were negatively related to the annual rate of water renewal, increasing from the central (estuarine) regions swept by marine and river waters toward the more isolated peripheral regions. In addition, phytoplanktonic biomass in the peripheral regions was more stable at all space and time scales tested. The amplitude of variations in monthly surface concentrations of Chl. a was of the order of 6 in the peripheral regions as compared to 15 in the estuarine regions.

Waste water from Abidjan had an evident eutrophic effect. In spite of its small volume (about 1/1.000 of the waters entering the lagoon), wastewater was estimated to provide nutrients for 8 % of the total phytoplanktonic biomass.

In some deeper locations, a vertical stratification of Chl. a and pheopigment concentrations was observed; however in most places the vertical distribution was homogeneous due to shallow depth and water agitation.

Biomass of zooplankton was only 2.6 % that of phytoplankton. Vegetal biomass not consumed by zooplankton sedimented primarily in the peripheral regions, and was mostly exported toward the ocean from the estuarine regions. About 430 T Chl. a was exported toward the ocean during one year; this is four times more than the quantity imported from both the ocean and the continent together.

Variations in vegetal biomass from other lagoons all over the world are examined. The range of variation in Chl. a over space and time in lagoons is not significantly different from this range of variation in coastal, estuarine and lacustrine ecosystems. However, biomass can vary greatly between different lagoons (from 4 to 450 mg Chl. a m⁻², annual mean). This is attributed to variations in geomorphology, climate and water exchange with the adjacent ecosystem.

KEY WORDS : Tropical lagoon — Ivory Coast — Phytoplankton — Biomass — Eutrophication — Seasonal changes — Chlorophyll "a".

1. INTRODUCTION

Les lagunes occupent 13 % des côtes de l'océan mondial (CROMWELL, 1971). Elles sont hautement productives et exportent de grandes quantités de matière organique vers les océans qu'elles bordent (SUBBA RAO, 1981; NIXON and LEE, 1981).

A la base de la production organique il y a la production primaire photosynthétique. En lagune Ébrié, cette production primaire est surtout le fait du phytoplancton; les macrophytes y couvrent des surfaces limitées: la production du phytobenthos ne représenterait que 10 % de celle du phytoplancton (DUFOUR et DURAND, 1982); la production bactérienne « para-primaire » est liée à des faciès très circonscrits (CAUMETTE, 1982).

Lorsque le phytoplancton cesse de croître et meurt, il sédimente. De ce fait, la biomasse phytoplanktonique échantillonnée dans une masse d'eau est généralement active (WESTLAKE, 1980); ce qui explique probablement les bonnes corrélations entre la biomasse phytoplanktonique mesurée par la chlorophylle et la production du phytoplancton dans les lacs (BRYLINSKY, 1980). En lagune Ébrié aussi, les variations de la biomasse phytoplanktonique, évaluée par la concentration en chlorophylle « a », expliquent la plus grande partie des variations de la production primaire brute (DUFOUR, 1982 a). D'où un premier intérêt de l'estimation des biomasses phytoplanktoniques. Notons ici que cet intérêt est moindre dans le cas de communautés fixées, phytobenthiques et macrophytiques, abondantes dans

certaines lagunes et dont la biomasse, même inactive, peut s'accumuler, donnant une expression erronée de forte production (WESTLAKE, *ibid.*).

Dans le cas particulier de la lagune Ébrié, la connaissance de la biomasse phytoplanktonique présente d'autres intérêts. Les copépodes herbivores (*Acartia clausi* domine) y constituent l'essentiel de la biomasse zooplanktonique (REFELIN, *sous presse*). En outre, 60 à 80 % des poissons pêchés sont des filtreurs herbivores (DURAND *et al.*, 1978) dont la production dépend en partie de leur efficacité de filtration, et donc, de la taille et de la concentration des cellules phytoplanktoniques. Notons aussi que la biomasse du phytoplancton peut constituer une nuisance lorsque, en excès, elle dépasse les capacités d'ingestion des herbivores; ce qui se produit dans les régions les plus eutrophes de la lagune. La décomposition de la matière végétale inexploitée entraîne alors des déficits marqués en oxygène au niveau du fond (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975), et parfois jusqu'en surface (GUIRAL, *in press*). Enfin, la biomasse végétale entre pour une part essentielle dans les échanges de matière et d'énergie que les lagunes en général, la lagune Ébrié en particulier, milieux plus ou moins ouverts, entretiennent avec leurs milieux limitrophes.

Dans cet article les biomasses phytoplanktoniques sont estimées par la chlorophylle « a ». Ce paramètre est largement utilisé, ce qui permet les comparaisons entre écosystèmes. Il présente l'avantage supplémentaire d'être spécifique de la matière végétale. Par contre, il s'intègre avec difficulté dans les bilans

de matière et d'énergie exprimés par d'autres unités plus universelles. Le rapport de la chlorophylle « a » au carbone, généralement utilisé pour les bilans de matière organique, est variable dans le phytoplancton (par ex. HEALEY, 1975 ; DUFOUR et SLEPOUKHA, 1981). Les volumes cellulaires ont aussi été utilisés sur la lagune Ébrié (MAURER, 1978 ; ILTIS, *in prep.*). Mais leur détermination est longue et leur rapport au C et à l'énergie stockée variable également. D'autres paramètres, utilisés en lagune Ébrié, le carbone particulaire, le phosphore particulaire et l'ATP présentent l'inconvénient grave de n'être pas spécifiques de la matière végétale. Leurs intérêts et inconvénients en lagune Ébrié sont discutés dans LEMASSON *et al.* (1981). Leurs relations avec la chlorophylle « a » sont estimées dans quelques situations, en lagune Ébrié aussi, dans MAURER (*ibid.*), DUFOUR et SLEPOUKHA (*ibid.*), LEMASSON *et al.* (*ibid.*), ILTIS (*ibid.*).

Les variations saisonnières et géographiques de la chlorophylle « a » en lagune Ébrié vont être décrites ci-dessous. Puis nous étudierons les variations à plus petites échelles de temps et d'espace. La vitalité du phytoplancton sera évaluée à l'aide des taux de phéopigments. Les relations avec l'échelon secondaire seront discutées. Nous examinerons ensuite l'influence, la nature et l'importance des échanges avec les milieux limitrophes. Nous tenterons d'en déduire les facteurs internes et externes à la lagune qui déterminent sa biomasse phytoplanctonique et ses variations. L'exportation de matière végétale vers l'océan sera chiffrée. Sur ces différents aspects nous ébaucherons alors le point des connaissances rassemblées dans la littérature au sujet d'autres lagunes côtières.

2. MÉTHODES ET MILIEU D'ÉTUDE

Les prélèvements réalisés à la pompe ou à la bouteille Niskin, ont été passés sous un vide de 100 mbar au travers d'un filtre en fibre de verre Gelman type A de porosité moyenne 1 μm . Les filtres séchés ont été conservés à $-20\text{ }^\circ\text{C}$, à l'obscurité entre quelques heures et un mois. Dans ces conditions DUFOUR (1972) a montré que la perte en chlorophylle « a » n'excède pas 10 %. Les filtres macérés une nuit dans l'acétone à 90 % et à $4\text{ }^\circ\text{C}$ ont été broyés (broyeur de Potter). Le broyat a été à nouveau filtré sur un filtre Gelman de type A et le filtrat passé au fluorimètre (TURNER III). Les concentrations en chlorophylle « a » totale ont été évaluées selon la méthode de YENTSCH et MENZEL (1963) ; celles en chlorophylle « a » active et en phéopigments ont été distinguées selon la méthode de HOLM-HANSEN (1965).

Dans quelques cas la chlorophylle « a » totale a été évaluée par la fluorescence *in vivo* de prélèvements pompés en continu (LORENZEN, 1966).

La lagune Ébrié (fig. 1) est un milieu saumâtre de 566 km^2 et de profondeur moyenne 4,8 m qui s'étend sur 150 km parallèlement à la côte Atlantique du sud de la Côte d'Ivoire ($5^\circ 20\text{ N}$).

Le découpage géographique utilisé ici est celui adopté par DURAND *et al.* (1978), PAGÈS *et al.* (1979) et DUFOUR (1982). La principale communication avec l'océan se fait au travers du canal de Vridi en région III ou région d'estuaire. Dans cette région, il convient de distinguer un secteur urbain dont le bassin versant est occupé par la ville d'Abidjan, d'un secteur rural à bassin versant non urbanisé, ou bien soumis à de forts courants diluant les rejets de l'agglomération. L'influence de l'océan s'atténue de part et d'autre de cette région d'estuaire. Les régions IV, III, II, et la lagune Potou en région I sont soumises à l'influence de trois grandes rivières : l'Agnéby, la Comoé et la Mé. Elles sont renouvelées de 6 à 30 fois par an par les eaux continentales (DUFOUR, *ibid.*). On les a appelées régions « ouvertes ». Les régions les plus marginales, V et VI à l'Ouest et la lagune Aghien à l'Est en région I, sont les plus isolées vis-à-vis des influences océaniques et continentales. Les taux de renouvellement de leurs eaux sont inférieurs à $1.\text{an}^{-1}$. Elles sont qualifiées de régions « fermées ».

La lagune Ébrié est soumise à l'alternance des deux saisons sèches et des deux saisons humides qui caractérisent le climat tropical. Le découpage saisonnier de l'hydroclimat lagunaire est celui défini par DUFOUR (*ibid.*). (1) Grande saison d'étiage de janvier à avril, coïncidant avec la grande saison sèche : l'influence océanique est alors maximale ; (2) saison des pluies de mai à juillet : l'écosystème est sous l'influence des précipitations sur la zone forestière (ou guinéenne) sud du pays ; (3) petite saison d'étiage centrée sur août ; (4) saison des crues de fin septembre à décembre : influence prépondérante des eaux du fleuve Comoé drainant la zone de savane (ou soudanaise) du nord du pays.

3. RÉSULTATS

3.1. Variations régionales de la chlorophylle « a » en surface

La figure 1 permet, mieux qu'un long développement, de saisir les grands aspects des variations géographiques des concentrations en chlorophylle « a » totale, mesurées mensuellement, en surface, en 1975, en 55 points de la lagune.

Sur la carte centrale, il apparaît un gradient croissant des moyennes annuelles depuis le canal de

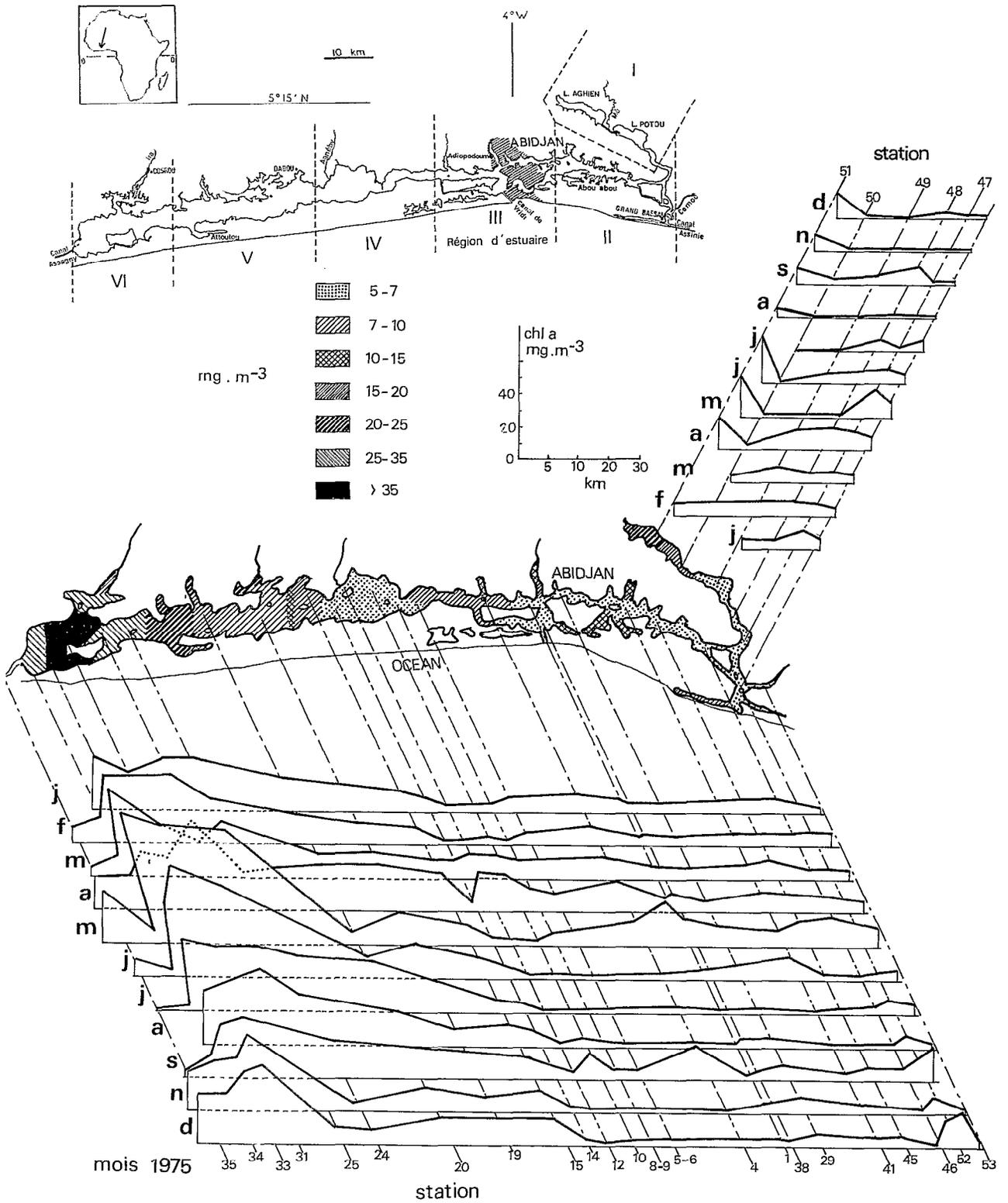


FIG. 1. — En haut : découpage régional de la lagune Ébrié; sur la carte centrale : moyennes annuelles des concentrations en chlorophylle « a » totale en surface en 1975; de part et d'autre concentrations mensuelles

Vridi (station 38), jusqu'aux extrémités continentales. L'extrémité continentale ouest (région VI) est la plus riche avec des teneurs dépassant 35 mg/m³. Plus en aval, en région V, ces teneurs sont de 15 mg/m³. A l'extrémité continentale est, en lagune Aghien, elles sont également de 15 mg/m³. Dans les trois régions centrales II, III et IV, de part et d'autre du canal de Vridi, les concentrations, plus faibles sont comprises entre 5 et 10 mg/m³.

Cette répartition régionale a été confirmée par les mesures faites les années suivantes.

3.2. Variations saisonnières de la chlorophylle « a » de surface

En 1975, les concentrations moyennes régionales, portées figure 1, ont présenté partout un maximum en avril ou mai, donc au début de la grande saison des pluies.

Dans les régions II, III et IV, influencées par les grandes rivières Mé, Comoé et Agneby, un minimum est apparu fin août, début septembre, donc au début de la saison des crues.

Le reste de l'année, les concentrations moyennes régionales varient d'un facteur inférieur à deux d'un mois à l'autre.

Les concentrations en chlorophylle « a » ont été suivies mensuellement en 1975 et hebdomadairement en 1977 en région d'estuaire (fig. 2).

Ces deux années-là, on remarque un maximum de chlorophylle « a » au début de la saison des pluies

(début mai en 1975, début juin en 1977), tandis que la salinité des eaux commence à baisser. En 1975, les concentrations en chlorophylle sont nettement plus faibles en pleine saison des pluies (juin-juillet) qu'au cours de la saison sèche qui précède. En 1977, lors de la petite saison sèche (août) les concentrations en chlorophylle remontent pour rechuter avec l'arrivée des eaux du fleuve Comoé en crue en septembre-octobre. En 1975, la saison des pluies a été intense et prolongée. Ni la salinité, ni les concentrations en chlorophylle « a » ne sont remontées en août. Il s'ensuit que la période pauvre a duré sans interruption de juin à novembre.

Il résulte de l'observation de ces deux années que les variations saisonnières de la chlorophylle « a » sont concomitantes de celles de la salinité. L'une et l'autre subissent des variations entre années liées au régime des précipitations sur le bassin versant (DUFOUR, 1982 c ; DURAND et CHANTRAINE, 1982).

3.3. Originalité des baies et influence des rivières

Les moyennes annuelles de concentrations en chlorophylle « a » totale varient progressivement d'un point à l'autre dans le chenal central (fig. 1).

Les baies ont, par rapport au chenal central, une originalité propre. On observe souvent une variation brutale des concentrations à leur entrée (fig. 3).

Les baies de la partie occidentale : de Cosrou et d'Attoutou sont en moyenne plus pauvres que le chenal central où elles débouchent. Au contraire, les baies des parties centrales et orientales : de Toupah, Mopoyem, Adiopoudoumé, Banco, Cocody, Marcory, Bietri, Koumassi, Bingerville, Abou-Abou, et Ouladine apparaissent en 1975 plus riches que le chenal central (fig. 1). Ces caractéristiques, particulières des baies semblent stables, puisque retrouvées en mars, juillet et septembre 1977 par ILRIS (comm. pers.).

Les concentrations en chlorophylle « a » totale décroissent généralement à l'approche des rivières. Les moyennes annuelles en région IV, soumise à l'influence de la rivière Agnéby, sont plus faibles que celles observées de part et d'autre (fig. 1). Il a toujours aussi été observé une décroissance des concentrations en chlorophylle « a » entre l'entrée de la baie de Cosrou et son extrémité amont où débouche la rivière Ira. Notons que cette influence des rivières n'est pas systématique. Des gradients inverses sont parfois observés, par exemple au débouché du fleuve Comoé (fig. 1).

3.4. Variabilité des concentrations en chl « a » de surface à de plus petites échelles spatio-temporelles

L'hétérogénéité des concentrations en chlorophylle « a » a été étudiée à différentes échelles de temps et d'espace dans la lagune Ébrié (DUFOUR, in

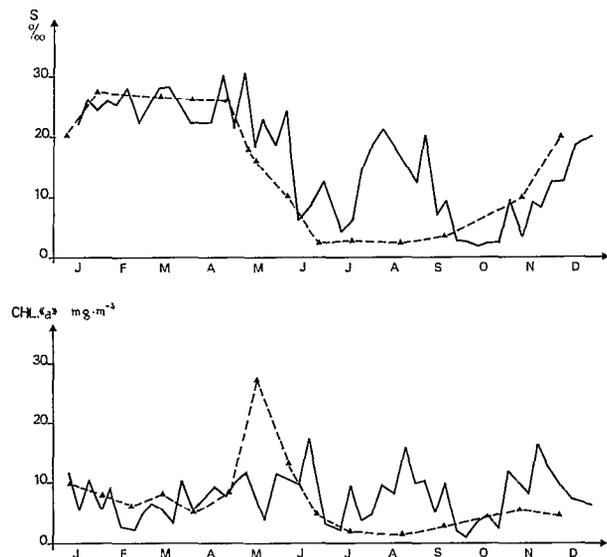


FIG. 2. — Variations de la salinité et des concentrations en chlorophylle « a » totale en région d'estuaire (III) rurale en 1975 (---) et en 1977 (—)

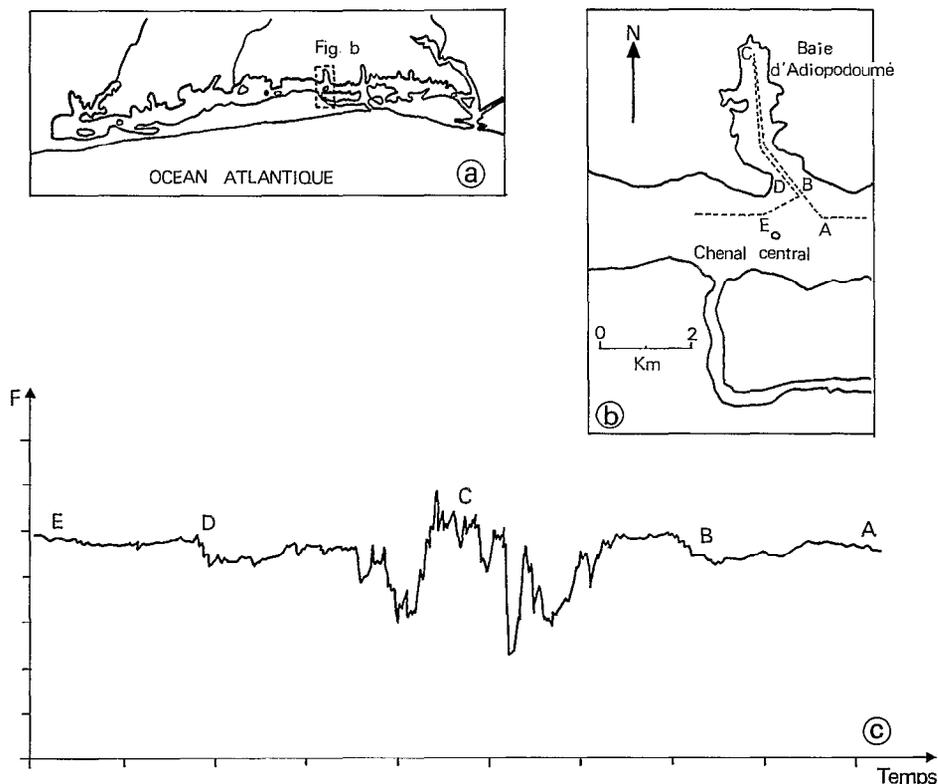


FIG. 3. — Fluorescence *in vivo* en surface de la baie d'Adiopodoumé en avril 1977. En a, situation de la baie ; en b, le parcours du chenal central au fond de la baie et retour ; en c, l'enregistrement de la fluorescence des eaux de surface en unités arbitraires

press). Elle croît significativement avec le pas de l'échantillonnage (de 50 m à 25 km et de 10 s à 1 mois). Pour un même pas, elle est plus élevée dans les régions ouvertes que dans les régions fermées (cf. définitions et localisation au § 2) et dans les secteurs pollués que dans les secteurs naturels.

3.5. Distributions verticales

Aux variations horizontales des concentrations en chlorophylle « a », se superpose en tous lieux une stratification verticale plus ou moins prononcée. Lorsque l'épaisseur de la colonne d'eau dépasse quelques mètres, les facteurs d'homogénéisation : le vent, les courants, les variations de températures atmosphériques et le trafic des navires peuvent ne plus être suffisants pour maintenir l'homogénéité verticale. Il apparaît alors une structure verticale des paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques (la biomasse phytoplanctonique en particulier). Une telle structure est liée à l'effet de différents processus, qualitativement et quantitativement différents selon les niveaux, les lieux et les circonstances :

- (1) Les transports horizontaux (courants de marée, flux des rivières, rejets d'eaux usées par l'homme).
- (2) Les transports verticaux (sédimentation ou inversement remise en suspension du sédiment, diffusion d'éléments dissous à partir du sédiment).
- (3) Les processus biologiques eux-mêmes liés à la stratification de la lumière, de la température, de la salinité, des concentrations d'éléments nutritifs, etc. (production photosynthétique, activité bactérienne et zooplanctonique, reminéralisation).

Dans tous les cas, plusieurs facteurs interviennent simultanément pour provoquer la stratification des concentrations en chlorophylle « a ». Quelques situations où un facteur prédomine plus nettement sont représentées sur la figure 4.

En 4 a, la stratification des sels nutritifs et de matière particulaire semble essentiellement causée par le gradient de la production primaire imposé par celui de la lumière. Une faible pycnocline entre 2 et 3 mètres atteste la faiblesse du mélange vertical, insuffisant pour homogénéiser les concentrations en chlorophylle « a ».

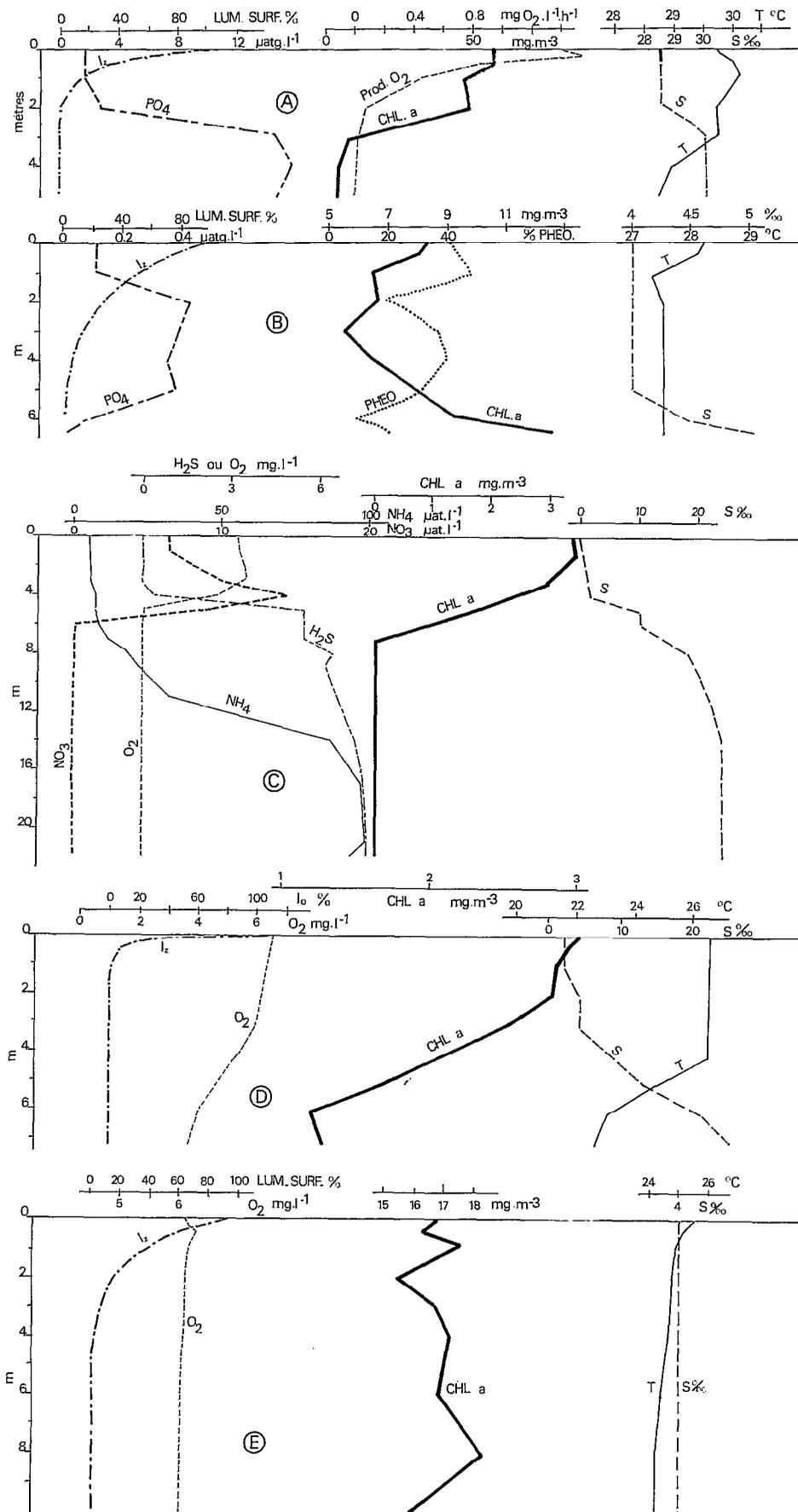


Fig. 4. — Profils de répartition verticale de la chlorophylle « a » active et des principaux paramètres explicatifs : (a) en région III urbaine en saison d'étiage ; (b) en région V et en saison d'étiage ; (c) en baie d'Abou Abou (baie à seuil) et en saison des pluies ; (d) en région III en saison des crues ; (e) en région V, en saison des pluies

En 4 b, l'accroissement de la chlorophylle « a » vers le fond semble plutôt lié à la sédimentation du phytoplancton formé en surface et (ou) à la remise en suspension du phytobenthos qui peut être très abondant (PLANTE-CUNY, 1977).

En 4 c, dans une baie à faciès de fjord, seule la couche 0 à 3 mètres est oxygénée et pourvue de chl « a » active. En dessous, dans la couche anoxique le phytoplancton ne peut subsister.

En 4 d, dans la région d'estuaire, les eaux douces et marines, amenées par des courants de sens contraire entraînent la superposition de deux couches d'eau à concentration chlorophyllienne différente.

Ces quelques exemples ne doivent pas laisser croire que l'hétérogénéité verticale est la règle en lagune Ébrié. La profondeur moyenne y est en effet faible : 4,8 m. Sur les hauts fonds, l'agitation due aux vents et aux courants est suffisante pour homogénéiser la colonne d'eau. Même en certains secteurs profonds comme en région V, la largeur du bassin (5 km) et l'absence d'obstacles au vent permet de créer une agitation quasi permanente avec pour résultat un gradient vertical de densité faible ou nulle et des distributions en chlorophylle « a » homogène (fig. 4 e). Notons néanmoins qu'une période de calme exceptionnelle en saison sèche 1979 a été la cause d'un gradient de température prononcé et prolongé en cette région (GUIRAL, *in press*).

Le gradient vertical des concentrations en chlorophylle « a » n'est régulièrement important que dans les situations suivantes : dans la région d'estuaire, où lorsque la hauteur d'eau le permet on observe une pycnocline marquée séparant les eaux douces des eaux saumâtres, dans les baies à seuil, dans les fosses et dans les baies urbaines polluées où les eaux profondes sont anoxiques (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975 ; CAUMETTE *et al.*, 1983). Le volume d'eau correspondant à de telles situations n'atteint pas 15 % de celui du bassin lagunaire. Dans les autres situations, la distribution verticale n'est pas fortement hétérogène.

3.6. Biomasse phytoplanctonique totale de la lagune

Sur les 87 profils, réalisés en toutes régions et saisons, de 1975 à 1977, de la surface au sédiment, les rapports entre la concentration en chlorophylle « a » moyenne de l'ensemble de la colonne d'eau à la concentration de surface ont pour médiane 1,00 (pour moyenne 1,08), pour 10^e et 90^e percentiles 0,68 et 1,73. Le rapport médian est de 0,96 en régions continentales. Il n'est pas très différent en région d'estuaire : 1,04.

Il est donc possible d'estimer, sans grossière erreur, la concentration chlorophyllienne de toute la

colonne d'eau en multipliant son épaisseur par la concentration de surface. Ce procédé permet d'utiliser les très nombreuses mesures de surface effectuées de 1974 à 1978.

C'est ainsi que les teneurs en chlorophylle « a » de chaque région ont été estimées (tabl. I).

TABLEAU I

Biomasse carbonée et chlorophyllienne des différentes régions de la lagune Ébrié en 1975

Région	chl "a" mg.m ⁻³	chl "a" mg.m ⁻²	chl "a" t/région	C _p seston t/région	C _p phyto t/région
VI	34,7	118	15,92	2231	1886
V	15,8	96	16,38	2721	1940
IV	5,8	14	1,20	297	142
III rurale	7,3	63	1,85	198	72
III urbaine	20,1	138	5,75	374	230
III tot.	14,3	112	7,70	572	302
II	6,2	34	2,11	339	179
Potou.	5,8	8	0,17	27	14
Aghien	15,7	89	1,79	204	150
I _{tot.}	13,6	46	1,96	231	164
moy. ou total	16,46	79	45,27	6391	4613

Les régions occidentales V et VI qui représentent 54 et 55 % de la surface et du volume lagunaire contiennent, du fait de leurs fortes concentrations algales, 72 % de la quantité de chlorophylle « a » de toute la lagune. Dans la région d'estuaire, la zone rurale ne contient que 4 % de la chlorophylle de toute la lagune, tandis que la zone urbaine, qui est d'un volume équivalent en contient 13 %. Les autres régions I, II et IV ne contribuent ensemble qu'à 11 % de la biomasse chlorophyllienne.

Les concentrations en chlorophylle « a » totale ont été converties en carbone particulaire du phytoplancton, C_p phyto, en tenant compte des relations moyennes établies par LEMASSON *et al.* (1981).

régions IV, V et VI	C _p seston = 118,4 chl a + 753
région III (estuaire)	C _p seston = 39,5 chl a + 516
régions I et II	C _p seston = 84,5 chl a + 470

avec C_p et chl a en mg.m⁻³.

Le terme constant représente le C inerte du seston (LEMASSON *et al.*, 1981). Il n'en a pas été tenu compte dans le calcul du rapport C_p phyto/chl « a ». Ce rapport s'accroît de la région d'estuaire aux régions continentales, ce qui est attribué à une carence nutritive, en P principalement, dans les régions continentales (DUFOUR *et al.*, 1981 b). Il en

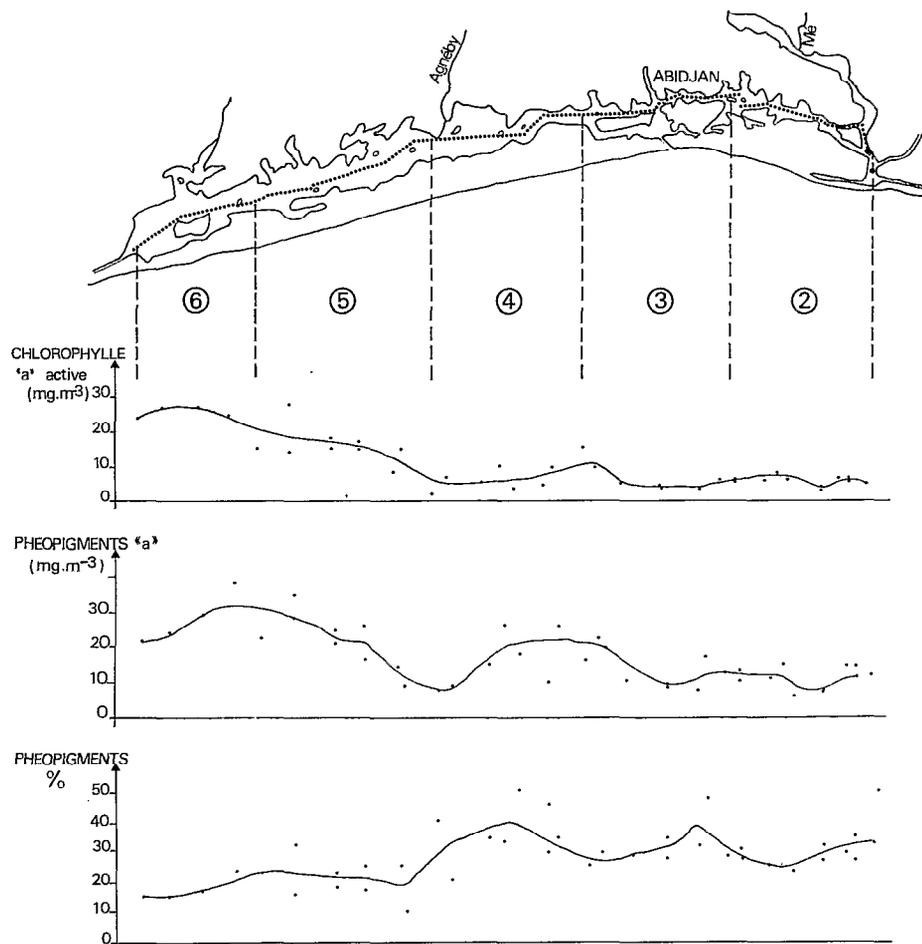


Fig. 5. — Concentrations de surface en chlorophylle « a » active et taux de phéopigments $\left(\frac{\text{phéopigments}}{\text{chl}^{\text{a}} + \text{phéo}} \times 100 \right)$, le long d'un radiale translagunaire en avril 1977

résulte que la prépondérance des régions continentales V et VI sur la biomasse carbonée phytoplanctonique est encore plus flagrante que sur la biomasse chlorophyllienne. Ces 2 régions contiennent à elles seules 83 % du Cp phytoplanctonique de la lagune (tabl. I).

3.7. État de dégradation de la chlorophylle « a »

Les résultats précédents ne distinguent pas entre la chlorophylle « a » fonctionnelle et la chlorophylle « a » dégradée. La fraction de chlorophylle « a », dégradée sous forme de phéopigments est inversement proportionnelle à la vitalité des cellules phytoplanctoniques.

Les concentrations en phéopigments, observées en surface dans le chenal central lagunaire en avril 1977 sont minimales au débouché de l'Agneby et sur le passage des eaux du fleuve Comoé (fig. 5). Une conclusion rapide pourrait donc être que les apports des rivières sont à l'origine, directe ou indirecte, d'une vitalité supérieure du phytoplancton. Il n'en est rien, car les zones de concentrations minimales en phéopigments coïncident avec les zones de concentrations minimales en chlorophylle « a » active (fig. 5). La vitalité des cellules est plus correctement appréciée par le rapport $\frac{\text{phéopigment } \text{« a »}}{\text{phéopigment } \text{« a »} + \text{chl } \text{« a » active}} \times 100$ ou taux de phéopigments.

Le taux de phéopigments, observé en surface, le long d'une radiale de l'ouest à l'est de la lagune, en

avril 1977, varie régulièrement en sens inverse des concentrations en chlorophylle « a » active (fig. 5). Les taux les plus faibles, inférieurs à 20 %, s'observent à l'extrémité ouest, là où les concentrations en chlorophylle « a » active sont supérieures à 20 mg.m⁻³. Les taux augmentent vers l'est, jusqu'en région d'estuaire, où ils sont de 30 %. Corrélativement, les concentrations en chlorophylle « a » active s'abaissent à moins de 5 mg.m⁻³. Sur ce parcours, à variations régulières, la région IV,

influencée par la rivière Agneby introduit un accident notoire avec un excès de phéopigments dont le taux atteint 40 %. A l'est du canal de Vridi la proportion de phéopigments diminue légèrement pour réaugmenter à nouveau au voisinage de l'embouchure du fleuve Comoé.

D'autres mesures réalisées en toutes régions et saisons confirment cette distribution géographique (tabl. II). Les taux de phéopigments les plus faibles sont observés dans les régions continentales I, V et VI

TABLEAU II

Variations saisonnières et régionales des taux de Pheopigments en surface

Région	VI	V	IV	IIIr	IIIu	II	I
Nombre de mesures	41	38	37	106	75	38	21
(10° percentile	11	9	14	14	0	24	2
Cycle annuel { médiane	24	21	34	28	21	35	23
(90° percentile	43	29	51	51	44	71	59
Saison sèche (20	24	35	30	20	29	23
Saison pluies (médiane	26	21	37	28	27	55	23
Saison crues (26	16	30	29	26	35	21

(médianes annuelles comprises entre 21 et 24 %). Les taux les plus forts sont mesurés dans les régions soumises à l'influence des grandes rivières : Agneby (région IV = 34 %) et Comoé (région II = 35 %). Les taux de la région d'estuaire sont intermédiaires (28 %). Ils sont particulièrement faibles dans la zone urbaine polluée et eutrophe (cf. § 3.8.).

En région II, les taux de phéopigments sont nettement plus élevés en période d'influence du fleuve Comoé, en saison des crues (médiane = 35 %) et surtout des pluies (médiane = 55 %), qu'en saison sèche (médiane = 29 %). En 1977, dans la région d'estuaire, en zone rurale, les taux les plus forts (> 50 %) sont observés fin septembre à l'arrivée des eaux du fleuve Comoé en crue tandis que les concentrations en chlorophylle « a » active sont très faibles. A l'inverse des taux de phéopigments inférieurs à 15 % sont observés en mai, tandis que consécutivement aux premières pluies, se produit un « bloom » phytoplanctonique. La corrélation inverse entre le taux de phéopigments et la concentration en chlorophylle « a » active, déjà notée dans l'espace, figure 5, s'observe ici dans le temps ($r(1) = -0,53$ pour 106 mesures hebdomadaires de janvier 77 à mars 78).

Le taux de phéopigment varie aussi avec la profondeur selon deux types de profils verticaux correspondant à deux situations hydrologiques (fig. 6).

Lorsqu'il y a homogénéité verticale des paramètres physicochimiques, les concentrations en chlorophylle « a » active et les taux de phéopigments varient peu de la surface au fond (fig. 6 a). En période de calme, les mouvements verticaux sont faibles, ce qui permet l'accumulation de chlorophylle « a » active au niveau de l'optimum de photosynthèse, en surface ou subsurface (fig. 6 b et c). A ce niveau, le taux de phéopigments est minimum. Ces types de distribution verticale sont les plus courants en région continentale.

Le 2^e type de profils verticaux correspond à une structure hydrochimique nettement hétérogène, avec superposition d'une couche dessalée en surface et d'une couche plus salée en profondeur. C'est le cas général en région d'estuaire profonde. En dessous de la halocline, les concentrations en chlorophylle active sont plus faibles tandis que les taux de phéopigments sont plus forts qu'en surface (fig. 6 d). En région polluée, ou dans les fosses, la stratification saline s'accompagne d'une stratification en oxygène, avec anoxie totale en profondeur. Dans ce cas, au-dessous de l'oxyceline, les teneurs en chlorophylle active quasi nulles et les taux de phéopigments très élevés attestent de la destruction du phytoplancton (fig. 6 e).

Lorsque les courants n'y sont pas violents, on observe au niveau du sédiment une augmentation brutale des concentrations en chlorophylle « a ».

(1) r = coefficient de corrélation de Bravais-Pearson.

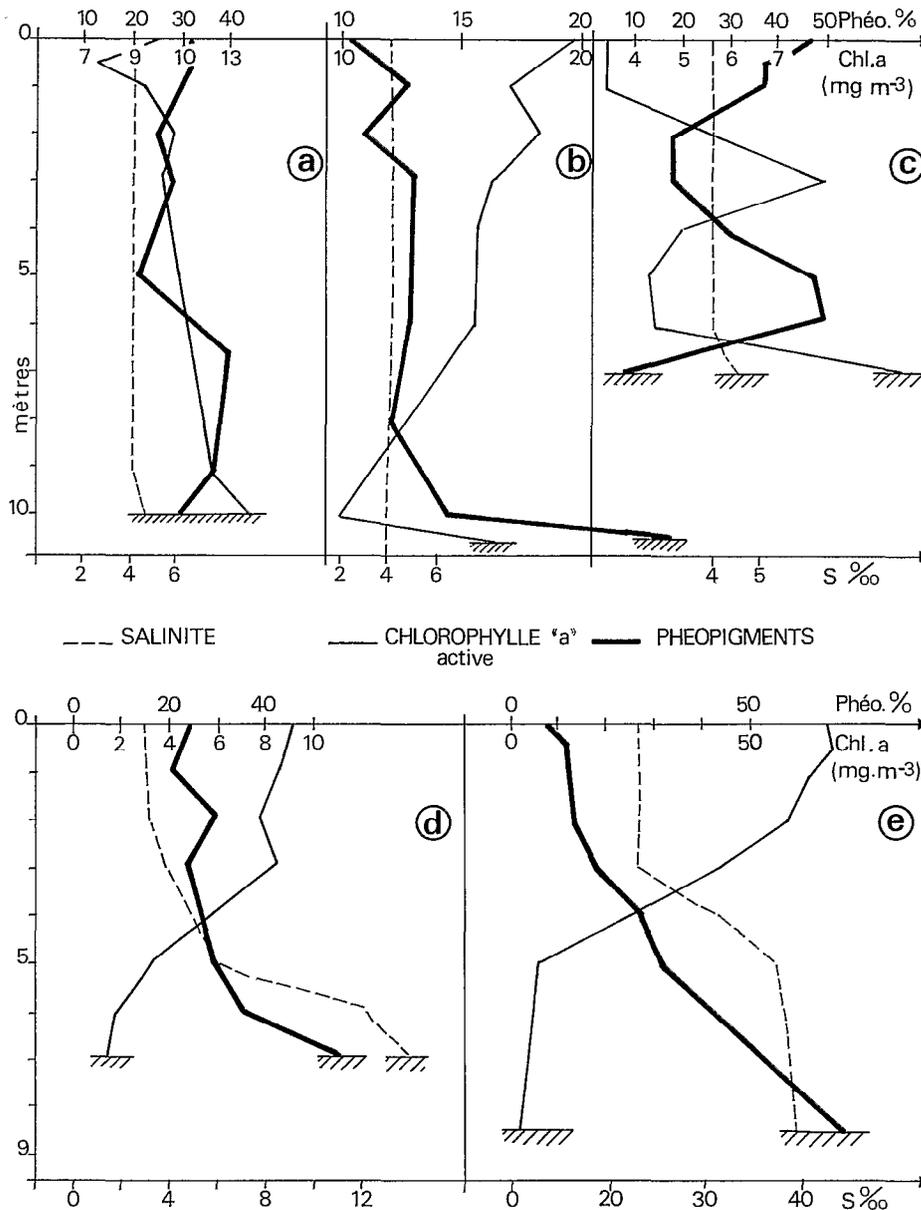


FIG. 6. — Répartition verticale des taux de phéopigments $\left(\frac{\text{phéopigments}}{\text{phéo} + \text{chl } \text{« a » active}} \times 100 \right)$ de la chlorophylle « a » active et de la salinité : (a) en région V et en saison des crues ; (b) en région V et en saison des pluies ; (c) en région V et en saison sèche ; (d) dans une baie urbaine polluée en saison des pluies ; (e) en région d'estuaire rural en saison des crues

Lorsque la lumière parvient au fond, il y a concomitamment baisse du taux de phéopigments (fig. 6 c). On peut alors supposer qu'il y a une forte activité du phytobenthos. De façon différente, l'augmentation des concentrations en chlorophylle « a » au fond peut être accompagnée de celle du taux de phéopigments (fig. 6 b). Lorsque cela se produit sur des fonds obscurs, on peut supposer la présence au niveau du

sédiment de phytobenthos en mauvais état et de phytoplancton sédimenté, mort ou moribond.

3.8. Effet de l'urbanisation

La pression de l'activité humaine sur le milieu lagunaire est particulièrement intense dans la région d'estuaire, où les effluents d'Abidjan, agglomération

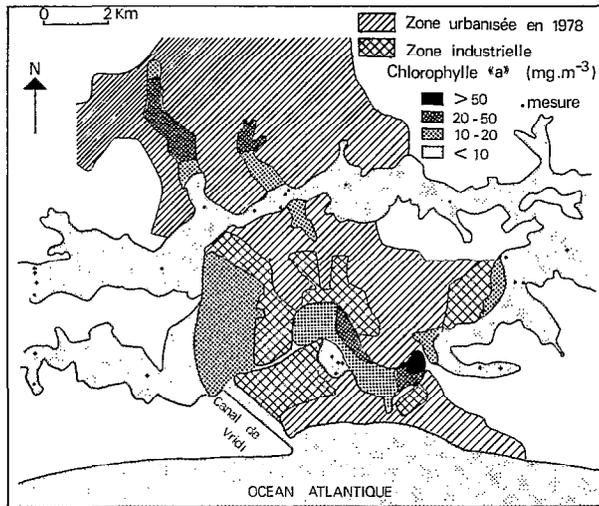


FIG. 7. — Chlorophylle « a » totale en surface dans la zone urbaine d'Abidjan en octobre 1977 (102 stations)

de 1,6 millions d'habitants en 1980, aboutissent en majeure partie sans avoir été traités. Cette pollution ne peut qu'avoir des conséquences sur le phytoplancton et son témoin : la concentration en chlorophylle « a ».

Dans le chenal central, en amont de l'agglomération, les concentrations en chlorophylle « a » active sont comprises entre 4 et 7 mg/m³ en octobre 1976 (1). La ville a sur ces concentrations naturelles, deux effets contraires. Sur une partie des baies de Marcory et de Koumassi, sur la quasi-totalité des baies du Banco, de Cocody, de Bietri, ainsi que sur le bassin du port, les concentrations sont comprises entre 10 et 20 mg/m³. Il y a eutrophisation (fig. 7). A proximité immédiate des plus grands émissaires étudiés, les concentrations sont plus faibles que dans le reste des baies (PAGÈS *et al.*, 1980). Il y a dilution et/ou destruction du phytoplancton par les effluents. Entre cette zone distrophe, limitée en surface et la zone eutrophe, s'étend souvent une zone hyper-eutrophe de surface et forme variées où les concentrations en chlorophylle « a » active, dépassent 20, 50 et même 100 mg/m³ à l'extrémité de la baie de Bietri. Dans l'ensemble l'effet de la ville apparaît eutrophisant (cf. § 4.5.).

L'influence eutrophisante de l'agglomération est confirmée par les mesures de chlorophylle « a » active, en surface de six stations visitées hebdomadairement de janvier 77 à mars 78 (fig. 8).

(1) Il s'agit là de teneurs élevées pour la saison. En 1976, les crues du Comoé, appauvrissantes en phytoplancton (cf. *supra*) ont été faibles (DUFOUR, 1982).

A la station 1, dans une baie à bassin versant exclusivement rural, à l'ouest du canal de Vridi, la concentration médiane est de 3,5 mg/m³. Elle passe à 8 mg/m³ aux stations 2 et 3 dans le chenal central et la baie d'Abidjan. Ces deux stations sont soumises aux pollutions intégrées de l'ensemble de l'agglomération, diluées par les énormes volumes d'eau océanique et continentale transitant par le canal de Vridi.

Les stations 4, 5 et 6 sont positionnées à l'entrée, au centre et à l'extrémité amont de la baie de Bietri. Les concentrations médianes y sont respectivement de 13, 19 et 56 mg/m³. Elles sont donc 16 fois supérieures à l'extrémité de la baie de Bietri, soumise à une intense pollution organique (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975 ; DUFOUR, 1982 b), que dans une baie de la même région, mais à bassin versant naturel.

Cette eutrophisation globale s'accompagne d'une vitalité du phytoplancton dans la zone urbaine en moyenne supérieure à ce qu'elle est dans la zone rurale. Les médianes annuelles du taux de phéopigment diminuent de la baie rurale (st. 1 : 28 %) au chenal central (st. 2 : 27 %), à la baie de Bietri (st. 5 : 24 % et st. 6 : 23 %).

A proximité immédiate des émissaires pourtant, dans la zone distrophe, les taux de phéopigments sont élevés y dépassant toujours 40 % et atteignant 72 % à proximité du rejet des abattoirs municipaux au sud-est de la baie de Bietri. Dans la zone eutrophe au contraire le taux de phéopigment est plus faible que dans les secteurs naturels.

Les distributions des taux de phéopigments ainsi que celles des concentrations en chlorophylle « a » active permettent d'envisager que les effluents, même domestiques et organiques, sont toxiques vis-à-vis du phytoplancton lorsqu'ils sont fraîchement rejetés et concentrés. Ils sont au contraire stimulants lorsque dilués et quelque temps après leur rejet.

3.9. Relations avec l'échelon secondaire

REPELIN (*sous presse*) a, à partir d'un échantillonnage sur toute la colonne d'eau, estimé les biomasses du zooplancton supérieur à 100 µm (1975 et 1976). Compte tenu des volumes de chaque région, portés au tableau III, on peut en déduire (tabl. III), une masse de 346 tonnes de poids sec de zooplancton sur l'ensemble du bassin lagunaire (à l'exception de la région I, où n'ont pas eu lieu de récoltes de zooplancton en nombre suffisant).

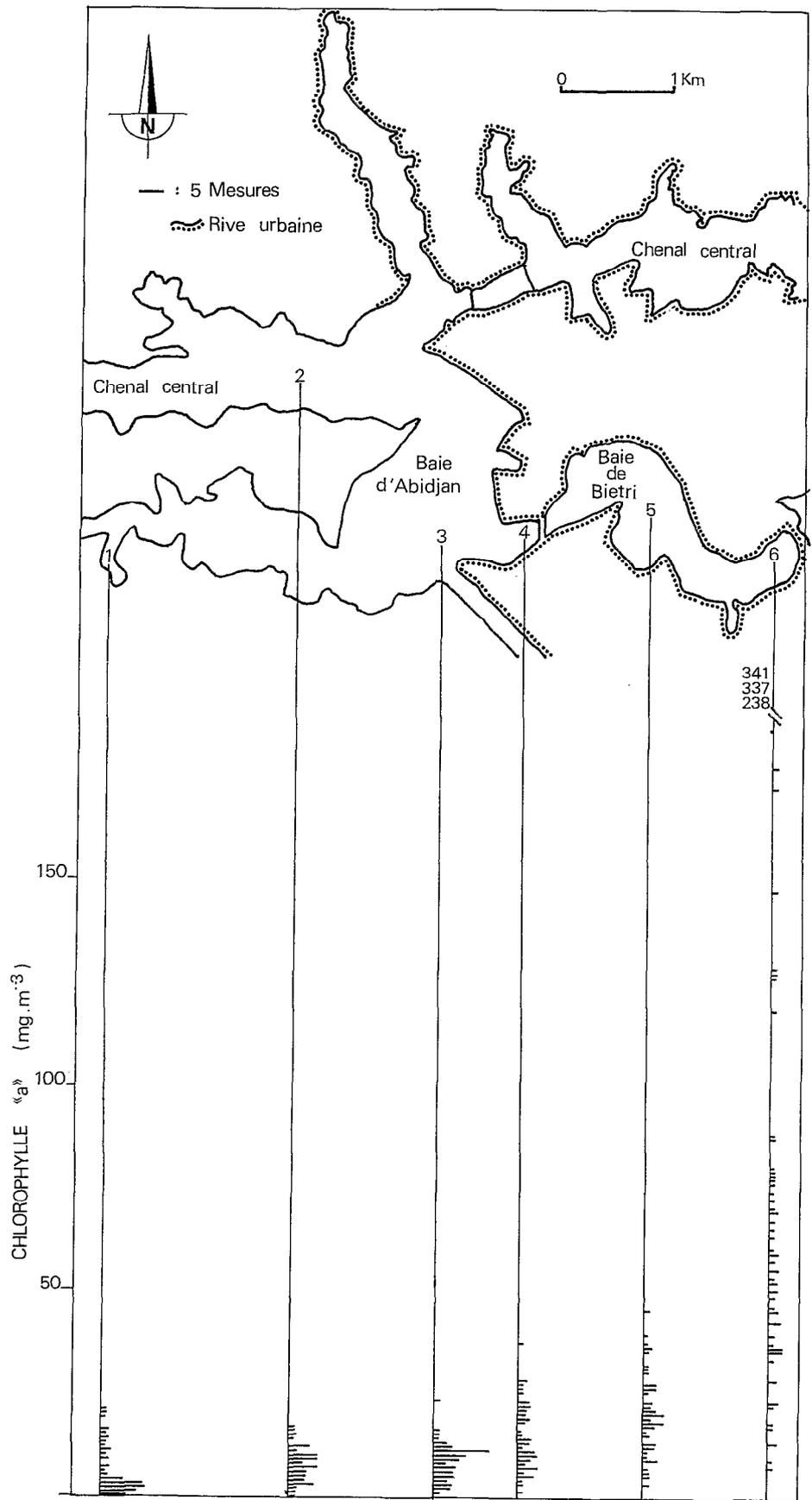


Fig. 8. — Concentrations en chlorophylle « a » active en surface, du secteur rural au secteur de la région (III) ; mesures hebdomadaires en 1977

TABLEAU III

Biomasses comparées du phytoplancton et du zooplancton par régions

(1) *d'après REPELIN* (sous presse).

(2) Cp zooplancton : 0,46 poids sec zooplancton d'après les données de LE BORGNE et DUFOUR (1979) pour la lagune.

(3) *D'après* le tableau I.

Régions	Poids sec du zooplancton mg.m ⁻³ (1) et (3)	Poids sec du zooplancton t/région	Cp du zooplancton t/région (2)	Cp du phytoplancton t/région (3)	$\frac{\text{Cp zoopl.}}{\text{Cp phyto.}}$ %
VI	222,31	103	47,4	1686	2,5
V	153,60	158	72,7	1940	3,7
IV	119,97	25	11,5	142	8,1
III	43,85	24	11,0	302	3,6
II	106,93	36	16,6	179	9,3
Total ou moyenne		346	159	4613	3,4

Le rapport moyen entre la biomasse de zooplancton et celle du phytoplancton est de 3,4 %. Il est minimum en région d'estuaire, ainsi qu'en région continentale ouest (3,6 et 2,5 %). Il est supérieur en régions II et IV, soumises à l'influence des rivières (9,4 et 8,1 %).

D'autres mesures simultanées des biomasses du zooplancton (supérieur à 200 µm) et du phytoplancton ont été effectuées en 1977-1978 sur toute la colonne d'eau en différentes situations (LE BORGNE et DUFOUR, données non publiées). Tandis que les rapports des poids secs du zooplancton au phytoplancton sont compris entre 0,26 et 7,9 % en secteurs ruraux avec une moyenne de 2,55 % (8 mesures), ils ne sont que de 0,055, 0,065 et 0,055 % aux 3 stations effectuées en baie de Biètri.

Il apparaît donc en baie de Biètri, en milieu lagunaire organiquement pollué, une perturbation intense des relations entre le phytoplancton et le zooplancton.

4. DISCUSSION

4.1. La diversité des biomasses phytoplanctoniques des lagunes

La biomasse phytoplanctonique maximale observée en lagune Ébrié fut de 850 mg.m⁻² de chlorophylle « a » active le 23 mai 1979 en région V sur des fonds de 5 m. Elle suivait une période de calme hydrologique au cours de laquelle se produisirent des mortalités massives de poissons dont l'origine exacte n'a jamais été élucidée faute de données (GUIRAL, *in press*). Des valeurs aussi élevées quoique rares ont été dépassées

au lac Georges (GANF, 1974 a), dans les alcalins d'Afrique de l'est (TALLING *et al.*, 1973) et au Veky Bezdékovsky Pond (WESTLAKE, 1980). Dans deux de ces situations, il s'agit de milieux peu profonds (2,5 à 1 m) et on peut raisonnablement penser qu'une fraction importante de la chlorophylle « a » dosée dans la colonne d'eau provenait alors du sédiment d'où elle a été remise en suspension par agitation due au vent (GANF, 1974 a).

La biomasse phytoplanctonique habituelle de la lagune Ébrié est nettement plus faible quoique élevée. Elle fut de 79 mg/m² en 1975, soit une concentration moyenne de 16,5 mg/m³.

Ces valeurs sont faibles comparées à celles des forêts et savanes qui couvrent son bassin versant (tabl. IV). Elles sont fortes comparées à celles de l'océan (2,25 mg/m³) ou des rivières (5 mg/m³) dont elle est tributaire. La lagune Ébrié apparaît donc comme un milieu propice à la production et au maintien de biomasses phytoplanctoniques supérieures à celles des eaux qui l'alimentent.

Il existe, à ma connaissance, fort peu d'études permettant une évaluation des concentrations phytoplanctoniques moyennes dans d'autres lagunes. Les mesures relevées dans la littérature sont le plus souvent isolées ne tenant pas compte des variations géographiques et saisonnières importantes. Les auteurs se limitent souvent à des mesures de surface. De nombreuses études portent sur des dénombrements

TABLEAU IV

→
Comparaison des biomasses des lagunes avec celles de quelques autres écosystèmes. Estimation en mg de chlorophylle « a »

Ecosystème	Biomasses moyennes		Biomasses maximales		Références
	mg/m ³	mg/m ²	mg/m ³	mg/m ²	
<u>Lagune Ebrifé</u>					
1975 moyenne	16,5	79			Cette étude
1975 région IV	5,8	14			Cette étude
1975 région VI	34,7	118			Cette étude
23 mai 1979 région V			224	850	DUFOUR non publié
<u>Ecosystèmes terrestres</u>					
Forêt humide tropicale		3000/9000			LIETH (1975)
Prairie tropicale		1700/5000			"
Cultures		1000/5000			"
Marqroves		1190			KUENZLER (1974)
<u>Ecosystèmes lacustres</u>					
Léman 1981		156			PELLETIER (comm.pers.)
12 lacs du PBI		118			GOLTERMAN and KOJWE (1980)
dont : Chester Morse (mai-déc.)		14			"
et Loch Leven 1969		384			"
Velký Bezděkovsky Pond			1800	1800	
Lac George (Ouganda) 1969-70		425		1000	GANF (1974 ^a et b)
Plusieurs lacs : Macrophytes		100/3000			WESTLAKE (1980)
Kossou (Côte d'Ivoire)		35		60	TRAORE (1979)
<u>Ecosystèmes marins</u>					
Atlantique tropical côtier (Congo)	1,6	28	58	205	DUFOUR et MERLE (1972)
Atlantique tropical nélagique		1a20			DUFOUR et STRETTA (1973)
Atlantique tropical côtier (Abidjan)	2,25	32			d'après DANDONNEAU (1973)
Eaux côtières NY (USA)		156		250	MORRIS (1974)
Mer Rouge		42			MORRIS (1974)
Atlantique tropical côtier (Mauritanie)				419	VOITURIEZ <u>et al.</u> (1974)
Méditerranée côtière (Villefranche)		15			NIVAL (1976)
Méditerranée côtière (Banyuls)		17,5			JAQUES (1970)
<u>Ecosystèmes lotiques</u>					
Tamise (G.B.)				458	WESTLAKE (1980)
Rivières ivoiriennes	5		15		ILTIS (1982)
<u>Algues en culture</u>					
Cultures de phytoplancton marin				1000à2000	LIETH (1975)
Lagunes et estuaires				400à960	PARSONS <u>et al.</u> (1977)
Pala lagoon (Samoa)	1a20				KRASNICK et CAPERON (1973)
Lago do Costanho (Bresil)				400	WESTLAKE (1980)
Mitla lagoon (Mexique)		200a700			MANDELLI (1981)
Cananea lagoon (Bresil)		27		71	TUNOISI <u>et al.</u> (1973)
Peconic bay		10a30			STEPHEN <u>et al.</u>
Beaufort channel (USA)	3,8				THAYER (1971)
Chautengo lagoon (Mexique)		17		90	MANDELLI (1981)
Wadden sea (Pays-Bas)	6a26				CADEE and HEGEMAN (1974)
Narragansett bay (USA)	4.3	39		107	DURBIN <u>et al.</u> (1975)
Lagune Aby (Côte d'Ivoire)		40a180	145		CHANTRAINE (1980)
Boca Ciega bay (USA)		54			POMEROY (1960)
Chesapeake bay (USA)	1a80				FLEMER (1970)
Étang de Berre (France)	2a35	10a150			MINAS (1973);
Lagune d'Urbino (France)	1,4				FRISONI and VAULOT (comm. pers.)
Lagune de Biguglia (France)	3,0		84		"
Lagune de Mauguio (France)	6a,5				"
Lagune de Diana (France)	1,9				"
Étang de Thau (France)	1,5				"
Lagune El Bibane (Tunisie)	0,1a1				LEMOALLE (comm. pers.)
Lagune nord de Tunis (Tunisie)	93				BELKIR et HANJ ALI SALEM (1981)
Oyster Pond (USA)	9	35			EMERY (1969)
Laguna Madre (USA)				2600	BIRKE (1974)
Charleston Green Hill pond (USA)	3,7	3,7			NIXON (1981)

cellulaires au niveau des groupes, des classes, parfois des genres et des espèces qui, s'ils apportent des informations qualitatives, ne permettent pas, compte tenu des différences entre volumes cellulaires d'évaluer les biomasses.

Les seules études auxquelles on puisse faire référence font apparaître une diversité extrême des concentrations moyennes annuelles par unité de surface : Mitla Lagoon au Mexique est 100 fois plus riche que Green Hill pond aux États-Unis (tabl. IV).

Ces différences de concentrations phytoplanctoniques entre lagunes traduisent non seulement des régimes climatiques, hydrologiques et chimiques fort distincts mais aussi des caractéristiques géomorphologiques variées. De ce point de vue, le terme de lagune englobe une grande diversité. Le nombre de définitions distinctes rencontrées dans la littérature reflète le fait qu'il n'y a pas de critère universellement accepté qui puisse séparer les lagunes, des baies, des estuaires, des marais et d'autres paysages côtiers (МБЕ, 1978).

Ces différences entre lagunes sont le fait, entre autres, de l'influence plus ou moins intense de leurs milieux limitrophes, l'océan, l'atmosphère, le continent et la communauté humaine, qui y déversent leurs eaux.

Ces eaux ont des effets enrichissants ou appauvrissants sur la biomasse phytoplanctonique des lagunes. Ces effets contradictoires peuvent avoir pour origine des facteurs directs ou indirects, selon que ceux-ci agissent directement sur la biomasse phytoplanctonique ou sur sa production. Les facteurs les plus couramment observés peuvent être regroupés en 4 classes :

facteurs de type 1 : la dilution. Les eaux affluentes diluent les eaux lagunaires déjà en place. Cette dilution a un effet direct enrichissant lorsque les eaux affluentes sont plus riches en phytoplancton que les eaux lagunaires, un effet direct appauvrissant dans le cas contraire ;

facteurs de type 2 : les courants. Les eaux affluentes entraînent le phytoplancton vers l'aval et finalement vers l'océan. Il s'agit là d'un autre facteur direct d'appauvrissement ;

facteurs de type 3 : les éléments nutritifs. Les eaux affluentes sont plus ou moins concentrées en éléments nutritifs limitants que les eaux lagunaires déjà en place. Il y a alors stimulation (à condition que les autres facteurs de croissance soient réunis), ou inhibition de la production primaire. Ce facteur indirect est donc enrichissant ou appauvrissant selon les circonstances ;

facteurs de type 4 : l'énergie lumineuse. Les eaux affluentes sont plus ou moins turbides que les eaux

lagunaires déjà en place. Il y a alors inhibition, ou stimulation de la production primaire si la lumière est son facteur limitant. Cet autre facteur indirect est donc aussi enrichissant ou appauvrissant selon les cas.

D'autres facteurs indirects (température, salinité, pH, ensemencement, brouteurs...) ou directs (évaporation, filtration sur le fond...) peuvent être envisagés.

4.2. Influence de l'intensité des échanges avec les milieux limitrophes

Les régions occidentales de la lagune Ébrié (V et VI) sont, exception faite de la région sous l'influence d'Abidjan, les mieux pourvues en phytoplancton (tabl. I). Or, ces régions sont les moins soumises aux influences continentales, océaniques et humaines. Leur bassin versant est peu étendu et peu urbanisé. Le taux de renouvellement par les eaux douces n'y est que de 0,4 an⁻¹ alors qu'il dépasse 5,8 an⁻¹ partout ailleurs (DUFOUR, 1982 c). La marée saline y parvient mais très amortie. En région V la salinité reste comprise entre 3 et 5 ‰ (PAGÈS *et al.*, 1979). Par comparaison, la salinité de surface en région d'estuaire varie entre 0 et plus de 30 ‰.

Malgré (ou à cause de) cette faible ouverture, les régions en question sont les mieux pourvues en sels nutritifs N et P (DUFOUR, 1984). La production primaire, qui s'y maintient à un niveau élevé toute l'année, est cependant limitée par le P (DUFOUR *et al.*, 1981 b). Nous concluons dans cet article que, non seulement les régions V et VI sont plus riches en éléments nutritifs que le reste de la lagune, mais que l'utilisation de ceux-ci par le phytoplancton y est plus efficace, au point de limiter sa production. Cette situation peut être expliquée par plusieurs facteurs favorables : turbidité minérale faible, recyclage efficace des sels nutritifs, possibilité d'échanges avec le sédiment, faible taux de renouvellement des eaux et stabilité hydrochimique (DUFOUR, 1984).

La turbidité minérale faible permet une utilisation optimale de la lumière incidente par la photosynthèse. Le recyclage des sels nutritifs est favorisé par une température élevée toute l'année (26 à 31 °C). La profondeur moyenne faible en région VI (3,4 m) permet le recyclage des éléments nutritifs, ainsi que la remise en suspension, du sédiment et du phyto-benthos. La profondeur moyenne de la région V est plus élevée : 6,1 m. Mais cette région présente une grande dimension dans la direction des vents dominants, ce qui favorise la destruction périodique de la structure verticale et les échanges avec le sédiment ; c'est ce que prouve l'homogénéité verticale des paramètres physico-chimiques généralement observés

TABLEAU V

Biomasse du phytoplancton et taux de renouvellement des eaux dans quelques lagunes

Lagune	renouvellement par an	Biomasses mg/m ³	Chl "a" active mg/m ²	Références
Mitla lag. (Mexique)	0.1	100-350	200 - 700	MANDELLI (1981)
Chautengo lag. (Mexique)	fermée sur l'océan	60		REINOLD and DARKER (1967)
Lagune Urbino (France)	0.9	1.4		FRISONI and VAULOT (<i>in prep.</i>)
Lagune Ebrié (région VI)	1	35	118	Cette étude
Oyster pond (USA)	1.7		35 - 80	EMERY (1969)
Lagune Biguglia (France)	2.2	3.0		FRISONI and VAULOT (<i>in prep.</i>)
Lagune Bibane (Tunisie)	2.8	0,1-1		LEMOALLE (comm. pers.)
Lagune Mauguio (France)	3.6	68,5		FRISONI and VAULOT (<i>in prep.</i>)
Etang de Berre (France)	5.3	2 - 35	10 - 150	MINAS (1973)
Lagune Diana (France)	7.7	2,7		FRISONI and VAULOT (<i>in prep.</i>)
Etang de Thau, 1976 (France)	10	1,5		" "
Charleston - Green Hill complex (USA)	11.6 - 20	3.7	3,7	NIXON comm. pers. et NIXON and LEE, 1981
Lagune Ebrié (ensemble)	18.5	16,5	79	Cette étude
Lagune Ebrié (baie d'Abidjan)	500	7		Cette étude
Chautengo lagoon (Mexique)	ouverte sur l'océan	10		REINOLD and DARKER (1967)
Flax Pond (USA)				
Beaufort channel (USA)	très renouvelé	3,8		THAYER (1971)
Narrangansett bay (USA)	très renouvelé	4,3	39	DURBIN <i>et al.</i> (1975)

dans cette région (cf. § 3.5.). Le faible taux de renouvellement des eaux dans ces deux régions évite que la biomasse produite ne soit évacuée vers les régions voisines. Enfin, les conditions physico-chimiques relativement constantes au cours de l'année permettent le maintien de populations phytoplanctoniques stables (MAURER, 1978).

On constate donc que la biomasse phytoplanctonique en lagune Ebrié est plus importante dans les régions à faible taux de renouvellement de leurs eaux.

Les taux de renouvellement des eaux n'ont été évalués que sur quelques lagunes au monde. Celles qui sont les moins renouvelées du fait de leur fermeture sur l'océan sont aussi les plus riches (Mitla et Chautengo lagoon en période d'isolement, tabl. V). Les concentrations phytoplanctoniques sont nettement plus faibles tandis qu'on se rapproche du type estuaire. La liaison n'est cependant pas toujours évidente. Pour les lagunes du golfe de Californie, GILLMARTIN et REVELANTE (1978) notent même une tendance inverse : les lagunes les plus influencées par la marée sont les plus riches. Ces auteurs suggèrent que des éléments nutritifs stimulant le phytoplancton sont libérés à partir des zones intertidales par les mouvements des marées. KWEI (1977)

observe qu'au Ghana les lagunes ouvertes sur l'océan ont des concentrations et productions phytoplanctoniques plus élevées que celles qui sont fermées. La lagune d'El Bibane en Tunisie quoique très peu renouvelée est très pauvre en phytoplancton (LEMOALLE, comm. pers.). En fait, de multiples facteurs autres que le degré d'ouverture interviennent pour contrôler les biomasses du phytoplancton. Il s'agit entre autres de la richesse et de l'équilibre nutritif de l'océan et des affluents continentaux, de la turbidité, de la morphométrie, de l'intensité de la lumière incidente, de la température, de l'intensité du broutage, de la présence d'autres producteurs primaires. Il faudrait en faire une analyse multifactorielle. L'absence de données publiées sur de nombreux facteurs pour la plupart des lagunes et de leurs milieux limitrophes, rend cette tâche encore aléatoire. Seules quelques constatations plus qualitatives peuvent être extraites de nos études et de la littérature.

4.3. Influence de l'océan et sur l'océan

La concentration en chlorophylle « a » des eaux de surface de l'océan, en face du canal de Vridi est en moyenne de 2,25 mg.m⁻³ (années 69 à 71, d'après la

figure 22 dans DANDONNEAU, 1973). La concentration moyenne annuelle des eaux de surface de la baie d'Abidjan en amont du canal de Vridi a excédé 6 mg.m^{-3} au cours des cycles annuels disponibles : 1975, 1976 et 1977. On en déduit que la dilution des eaux lagunaires par les eaux océaniques est, à l'échelle annuelle, un facteur direct d'appauvrissement en biomasse phytoplanctonique pour la lagune. D'ailleurs, juste au débouché en amont du canal de Vridi, on observe généralement (facteur de type 1 du § 4.1.) que les eaux profondes salées (océaniques entrantes) sont moins concentrées en chlorophylle « a » que les eaux plus douces superficielles (par exemple, fig. 4 d). En outre, au même endroit, les eaux de marée montante sont significativement moins concentrées en chlorophylle « a » que les eaux de marée descendante (mesures hebdomadaires en 1977, test de Wilcoxon). Il n'y a qu'en période d'« upwelling » océanique que le flux de phytoplancton puisse être inverse. A cette époque (août, septembre) l'eau de mer contient plus de 10 mg.m^{-3} de chlorophylle « a ». Cette entrée de phytoplancton marin pourrait expliquer le maximum des concentrations observées alors dans la région d'estuaire (fig. 1 et 2).

Les eaux d'origine océanique peuvent-elles être une source indirecte de phytoplancton par stimulation de sa production (facteur de type 3 du § 4.1.) ? Il semble bien que non puisqu'elles sont moins concentrées en N et P que les eaux lagunaires et que ce sont ces deux éléments qui limitent couramment la production en lagune Ébrié (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1981).

DUFOUR et ILTIS (en prép.) ont calculé qu'il entre en lagune Ébrié 56 t/an de chlorophylle « a » en provenance de l'océan et 40 en provenance du continent, tandis qu'il en sort 428 t/an. L'exportation vers l'océan est donc de 332 t/an (facteur de type 2). Si on admet comme ordre de grandeur que le rapport C/chl « a » du phytoplancton exporté est de 50, ce sont 16.600 t de C qui sont ainsi exportées chaque année. Cela correspond à la production nette du phytoplancton de 100 km^2 d'eau océanique côtière ($169 \text{ g C/m}^2 \text{ an}$ d'après DANDONNEAU, 1973) ; ce qui, s'ajoutant aux exportations de sels nutritifs évaluées par DUFOUR (1984) provoque les poussées phytoplanctoniques remarquées par DANDONNEAU (*ibid.*) sur le plateau continental lors des saisons de crues lagunaires.

Les biomasses phytoplanctoniques par unité de volume ou de surface de la majorité des lagunes sont plus élevées que celles de l'océan ou de la mer avec lesquelles elles communiquent. Cela se traduit par des gradients de biomasse décroissants vers la communication marine, ou encore par les biomasses inférieures à marée montante (PATTEN *et al.*, 1963 ;

BLANC *et al.*, 1967 ; TUNDISI, 1969 ; FLEMER, 1970 ; KRASNICK and CAPERON, 1973 ; CHANTRAINE, 1980 ; BELKHIR, 1981 ; HALIM and GUERGUESS, 1981 ; NIXON, 1981 ; SUBBA RAO, 1981).

Le facteur le plus fréquemment invoqué est la relative pauvreté du milieu marin en phytoplancton et (ou) en sels nutritifs comparé aux milieux continentaux, sédimentaires ou urbains qui alimentent les lagunes. L'apport de substances humiques par les rivières stimulerait aussi la production du phytoplancton dans certaines lagunes (PRAKASH et RACHID, 1969). L'entrée d'organismes marins, leur piégeage, mort et décomposition peuvent aussi contribuer à enrichir les lagunes aux dépens de l'océan (NICHOLS, 1966 ; COPELAND and NIXON, 1974). Les températures plus fortes que celles de l'océan contribuent à une minéralisation plus rapide et partant une production du phytoplancton plus forte (HENRY *et al.*, 1977). QUASIM *et al.* (1972) invoquent aussi la salinité plus basse qui conviendrait mieux à l'activité de nombreuses espèces du phytoplancton marin et tropical.

Dans le cas le plus général il y a donc exportation de phytoplancton des lagunes et estuaires vers les eaux côtières (DEUDALL *et al.*, 1977 ; FLEMER *et al.*, 1976 ; NIXON, 1981).

Dans quelques cas il y a flux net de phytoplancton de l'océan vers la lagune, soit parce que celle-ci est trop turbide, soit parce que son bassin versant est désertique ou trop réduit pour lui fournir des sels nutritifs (TAMPI, 1969). Plus les lagunes se rapprochent du type marais plus elles semblent être des pièges à phytoplancton venu de l'extérieur (MOLL, 1977 ; WOODWELL *et al.*, 1977 ; TURNER *et al.*, 1979).

Pour être plus complet, d'autres effets des eaux océaniques seraient à considérer. Par exemple, l'augmentation de la salinité peut provoquer des coagulations et précipitations, qui, éclaircissant le milieu stimulent la production photosynthétique. Inversement les variations brutales des conditions de milieu, imposées par les courants de marée pourraient perturber l'activité phytoplanctonique.

4.4. Influence des eaux continentales

Comme pour les eaux marines, les eaux continentales, essentiellement apportées en lagune Ébrié par les rivières, selon les époques et les lieux, ont des effets contradictoires sur la biomasse du phytoplancton. Elles stimulent la production primaire par apports de sels nutritifs (DUFOUR, 1984). Par contre, leur grande turbidité contrarie cette production, en même temps que leur débit dilue la biomasse phytoplanctonique et l'entraîne vers l'océan.

En 1975, les concentrations moyennes en chlorophylle « a » totale dans les rivières Comoé, Mé et

Agneby furent de 5,9 ; 3,9 et 2,5 mg/m³, tandis qu'elles étaient respectivement de 6,2 ; 5,5 et 5,8 dans leurs secteurs de rejet. Il s'ensuit, par conséquent, une dilution (facteur de type 1 du § 4.1.) du phytoplancton lagunaire, particulièrement importante dans la région II, où le volume annuel des eaux des rivières en transit représente 26 fois le volume du bassin lagunaire. Cela signifie aussi que le phytoplancton produit dans cette région est en moyenne évacué tous les quinze jours vers la région III et de là vers l'océan (facteur du type 2).

Une importante fraction de cette chlorophylle « a » apportée par les rivières est composée de phytoplancton ou végétaux supérieurs en voie de décomposition ; c'est ce que montrent l'examen au microscope (ILTIS, comm. pers.) et les taux de phéopigments élevés dans les régions soumises à l'influence des rivières en saison des pluies et des crues (§ 3.7.).

Les rivières sont plus turbides que la lagune. En 1975, la transparence moyenne, évaluée par la profondeur de disparition du disque de Secchi était de 0,7 m, 0,5 et 0,5 m dans les rivières Comoé, Mé et Agneby. Elle était de 1,0 m, 0,7 et 1,0 m pour les secteurs lagunaires en aval de ces rivières. Cette turbidité, essentiellement causée par des argiles en suspension, s'étend sur de larges surfaces en saison des crues, par exemple toute la région II et III orientale en septembre et octobre. Elle contrarie la production de biomasse végétale (facteur de type 4).

Lorsque le débit des rivières est plus faible, en période d'étiage ou pour les petits cours d'eau toute l'année, les eaux s'éclaircissent rapidement en aval (facteur de type 4). Le phytoplancton peut alors profiter de la présence de sels nutritifs, sa production et sa biomasse s'accroissent (facteur de type 3). Cet effet enrichissant des eaux continentales, domine jusqu'au début de la saison des pluies où il devient intense en avril en aval de l'Agneby et en mai en aval de la Comoé (fig. 1). A cette époque, les rivières drainent les sols enrichis lors de la saison sèche précédente. L'apport nutritif qui en résulte stimule la production primaire (DUFOUR *et al.*, 1981 b ; DUFOUR, 1984). A partir de juin, en pleine saison des pluies, les débits des rivières augmentent fortement et les facteurs 1, 2 et 4, négatifs, dominent. On constate sur la fig. 1 que les plus faibles concentrations annuelles en chl. « a » sont mesurées à cette époque et dans les régions I (Potou), II, III et IV en aval des grandes rivières.

Les lagunes étudiées ailleurs sont aussi, généralement, plus riches en phytoplancton que les rivières qui les alimentent. La principale explication est la meilleure utilisation des sels nutritifs par la photosynthèse consécutive à une transparence accrue (STROSS et STOTTLEMEYER, 1965 ; PATTEN *et al.*, 1973). Certains auteurs notent en outre une concen-

tration, au sein des lagunes, des sels nutritifs apportés par les rivières. Ainsi la lagune Unare est de 1,4 à 8,5 fois plus riche en N_{tot} (selon les saisons) que la principale rivière qui l'alimente (OKUDA, 1981). Ce paradoxe peut être expliqué par la présence de ces éléments nutritifs en majeure partie sous forme particulaire ou sédimentaire, ce qui augmente leur temps de résidence par rapport à la phase dissoute (POMEROY, 1960 ; REDFIELD *et al.*, 1963 ; MEE, 1978).

4.5. Influence humaine

L'apport nutritif par les effluents urbains ou agricoles est aussi une cause indirecte de la grande richesse phytoplanctonique de certaines lagunes et estuaires (STIRN, 1968 ; VATOVA, 1963 ; ALEEM et SAMAN, 1969 ; FLEMER, 1970 ; KRASNICK et CAPERON, 1973 ; BELKHIR et HADJ ALI SALEM, 1981 ; FRISONI et VAULOT, 1981).

En lagune Ébrié, les eaux usées par l'activité humaine représentent moins de 1/1.000^e des apports liquides ; leurs effets déjà signalés sur l'oxygénation (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975), la composition du phytoplancton (MAURER, 1978 ; ARFI *et al.*, 1981), la charge organique (DUFOUR, 1982 b) et nutritive (DUFOUR, 1984) est sans commune mesure avec cette proportion. Certes, elles diluent le phytoplancton et inhibent sa production à proximité de leurs rejets. Par contre, elles stimulent très fortement cette production à quelque distance. Selon les émissaires, la surface concernée par l'effet stimulant est de 20 à 1.000 fois supérieure à celle concernée par l'effet inhibiteur (PAGÈS *et al.*, 1980). Il en résulte que selon les années et les estimations, les eaux de la zone sous l'influence urbaine directe sont en moyenne 2 à 3 fois plus concentrées en chlorophylle « a » que les zones peu polluées à proximité. Le supplément en chlorophylle « a » de cette origine équivaut pour l'année 1975 à 8 % de la biomasse totale de la lagune (tabl. I).

4.6. Autres producteurs primaires

Dans un certain nombre de lagunes, le phytoplancton ne représente qu'une partie de la biomasse végétale. Des macrophytes flottantes semi émergées ou immergées, du microphytobenthos et du périphyton interviennent dans une large et parfois majeure proportion (CHAPMAN, 1969 ; FERGUSSON-WOOD *et al.*, 1969 ; KEEFE, 1972 ; ESTRADA *et al.*, 1974 ; SAMAN, 1974 ; THAYER, 1974 ; CAPONE and TAYLOR, 1977 ; MOLL, 1977 ; HOLM, 1978 ; BARNES, 1980 ; BELKHIR et HADJ ALI SALEM, 1981 ; NIXON, 1981 ; YANEZ ARANCIBIA, 1981). En lagune Ébrié elle-même, les concentrations en chlorophylle « a » du phytobenthos dépassent celles du phytoplancton sus-jacent jusqu'à la profondeur 2 mètres (PLANTE-CUNY, 1977). L'importance relative des macrophytes

immergées et du phytobenthos croît généralement à mesure que les eaux sont moins profondes, moins turbides et moins riches en éléments nutritifs dissous, ce que montre Moss (1969) sur les lacs.

Les mangroves dominent le littoral de nombreuses lagunes tropicales, la lagune Ébrié entre autres. Différentes espèces sont adaptées à des conditions de milieu très variées (HOWMILLER et WEINER, 1965 ; CHAPMAN, 1969 ; TUNDISI, 1969 ; KUENZLER, 1974 ; BARNES, 1980).

Macrophytes, périphyton, phytobenthos et mangroves en participant activement au cycle des éléments nutritifs dans l'eau, influencent de façon contradictoire et pas toujours bien élucidée la production et la biomasse du phytoplancton (POMEROY, 1960 ; THAYER, 1971 et 1974 ; KEEFE, 1972 ; MOLL, 1977 ; WHITNEY *et al.*, 1975 ; HAINES, 1978 ; MEE, 1978 ; BARNES, 1980 ; NIXON, 1980 a ; BELKHIR et HADJ ALI SALEM, 1981 ; HALIM and GUERGUESS, 1981). Leur rôle n'a pas été étudié en lagune Ébrié.

Lorsque les conditions deviennent extrêmes (fortes salinité et lumière, variations nycthémerales de températures importantes) des cyanophycées peuvent se développer dans la pellicule de surface où elles forment un écosystème quasi clos (MEE, 1978). Le contenu en chlorophylle « a » peut alors atteindre des valeurs similaires à celles observées dans les écosystèmes terrestres (jusqu'à 2.600 mg/m² dans la lagune Madre d'après BIRKE, 1974). Les cyanophycées dominent aussi le phytoplancton des régions occidentales de la lagune Ébrié, sans toutefois atteindre des concentrations aussi considérables (MAURER, 1978).

4.7. Contrôle par le zooplancton

Dans quelques milieux saumâtres, l'abondance du phytoplancton semble contrôlée par le broutage des herbivores (CADEE and HEGEMAN, 1974 ; HALIM and GUERGUESS, 1981). Cette situation serait semblable à celle de la zone pélagique des océans tropicaux où CUSHING (1959) émet l'hypothèse que le phytoplancton est pleinement utilisé par le zooplancton. Dans cette situation, la biomasse du zooplancton excéderait largement, toute l'année, celle du phytoplancton. En zone océanique néritique tropicale, les relations phytoplancton-zooplancton seraient en déséquilibre (décalage des maxima dans le temps) ; la biomasse du zooplancton serait néanmoins à l'échelle annuelle, peu différente de celle du phytoplancton (HEINRICH, 1962). Quelle que soit la valeur des schémas de variations annuelles proposés par cet auteur, il semble bien que dans l'océan Atlantique tropical la biomasse du zooplancton soit à l'échelle annuelle du même ordre de grandeur que celle du phytoplancton. Ainsi les rapports moyens des

biomasses du zooplancton à celles du phytoplancton varient de 0,23 à 0,51, selon les saisons dans les eaux côtières du Congo-Brazzaville (DUFOUR et MERLE, 1972). Ils sont peu différents de ces valeurs (0,27) dans les eaux océaniques côtières d'Abidjan (d'après les données de DANDONNEAU, 1973 et LE BORGNE et BINET, 1979). Ils varient entre 0,25 et 0,40 selon les zones du lac Tchad (d'après CARMOUZE *et al.*, 1972). Ils sont donc dans tous ces cas très supérieurs à ceux, en moyenne de 0,02, observés en lagune Ébrié (cf. § 3.9.). Il y aurait donc en lagune Ébrié un excès de phytoplancton par rapport au zooplancton. Une telle situation semble fréquente dans les eaux saumâtres, lagunes et estuaires (QUASIM, 1970 ; THAYER, 1971 ; DURBIN *et al.*, 1975).

4.8. L'utilisation du phytoplancton

Le matériel végétal non consommé par le zooplancton est évacué vers l'océan, ou bien ingéré par le necton herbivore, ou encore rejoint le sédiment proche où il est soit stocké, soit minéralisé, soit consommé par le benthos. En lagune Ébrié, les données manquent pour chiffrer le devenir de la matière végétale. Une partie, non consommée par le zooplancton est ingérée par les poissons et crevettes en majorité omnivores. On a vu que 16 600 t de C phytoplanctonique sont évacuées annuellement vers l'océan. Une autre fraction rejoint le sédiment où elle permet l'établissement d'une chaîne alimentaire benthique (GOMEZ, 1979 ; ZABI, 1982) ; ce qui n'est pas consommé à ce niveau est en partie minéralisé et diffuse vers les eaux sus-jacentes d'où il est recyclé par le phytoplancton ou évacué vers l'océan.

4.9. Rôle du sédiment

Le relargage d'éléments nutritifs à partir du sédiment, favorisé par la faible profondeur, est la cause d'une importante production phytoplanctonique de régénération notée dans certaines lagunes (TUNDISI *et al.*, 1973 ; MEE, 1978 ; HALIM and GUERGUESS, 1981 ; POSTMA, 1981). En lagune Ébrié, en régime non turbulent, un minimum de 35 t/an de phosphore quittent le sédiment par diffusion moléculaire (LEMASSON *et al.*, 1982).

Une partie de la matière végétale non consommée s'accumule dans les sédiments dont la teneur en matière organique dépasse 10 % dans les régions les plus eutrophes de la lagune Ébrié (LEMASSON *et al.*, *ibid.*). Elle atteint 18 % en baie de Biétri et en région VI et même, selon TASTET (1979), 30 % en région I.

MARGALEF (1969), GANF (1974 a) et PLANTE-CUNY (1977) notent aussi qu'on trouve dans le plancton

lagunaire et limnique de nombreuses espèces phyto-benthiques remises en suspension à partir du sédiment.

4.10. Le déterminisme des variations saisonnières

La biomasse phytoplanctonique des lagunes est soumise à des fluctuations saisonnières. Dans les zones tropicales ces fluctuations suivent le plus souvent la succession des saisons humides et sèches comme en lagune Ébrié (DURAIRATNAM, 1963 ; TUNDISI, 1969 ; QUASIM, 1970 ; CHANTRAINE, 1980 ; MANDELLI, 1981). De multiples facteurs liés ou concomitants à ces saisons climatiques interviennent avec des effets parfois contradictoires sur la biomasse du phytoplancton, et il n'est guère possible de dégager un schéma général. Pour les mers tropicales, mais cela peut être étendu aux lagunes, SOURNIA (1969) cite les variations de la couverture nuageuse donc de l'énergie lumineuse incidente, l'apport direct d'azote par les précipitations, l'accroissement de la turbidité, la fertilisation ou au contraire la dilution par les eaux continentales, la création ou au contraire la destruction d'une structure verticale sous l'effet du vent ou des apports d'eau douce, les variations de salinité et de température. Aux plus hautes latitudes les fluctuations saisonnières de la biomasse du phytoplancton sont plutôt liées aux variations saisonnières de la température, de la lumière et des facteurs concomitants (VATOVA, 1961 ; ODUM and WILSON, 1962 ; HERMAN *et al.*, 1968 ; FLEMER, 1970 ; ALEEM and SAMAN, 1969 ; THAYER, 1971 ; MINAS, 1983 ; CADEE et HEGEMAN, 1974 ; DURBIN *et al.*, 1975 ; BELKHIR et HADJ ALI SALEM, 1981 ; NIXON, 1980 b).

4.11. La variabilité des concentrations à différentes échelles

DUFOUR (*in prep.*) a montré que l'hétérogénéité des concentrations en chlorophylle « a » varie avec l'échelle des mesures. A une même échelle elle est plus grande en région III (ouverte) qu'en régions V et VI (fermées). Cette différence est à mettre en relation avec la variabilité, inférieure également, des conditions de milieu en régions fermées. Ainsi, en 1975, la salinité de surface n'y a oscillé qu'entre 2 et 5 ‰ tandis qu'elle passait de 1 à 32 ‰ en région ouverte III (PAGÈS *et al.*, 1979). A plus petite échelle de temps aussi, la salinité de surface varie couramment de 3 à 4 ‰ au cours d'un cycle de marée en région ouverte III et de moins de 1 ‰ en régions continentales. Lorsqu'on sait qu'à ces variations de salinité sont associées des variations de température (VARLET, 1978), de sels nutritifs (DUFOUR, 1984) et de transparence (PAGÈS *et al.*, 1979), on comprend

que l'hétérogénéité des concentrations en chlorophylle soit supérieure en région ouverte.

Les lagunes jouissent en général dans la littérature d'une solide réputation de variabilité. Une comparaison entre 9 milieux lagunaires, 5 estuaires, 5 zones océaniques côtières et 3 lacs montre que cette réputation est erronée en ce qui concerne la biomasse phytoplanctonique (DUFOUR *in press*) ; à toutes les échelles spatiotemporelles testées, les lagunes ne se distinguent pas fondamentalement des autres écosystèmes répertoriés. Tout un système complexe d'opposition, rétroactions et régulation de nature physique, chimique, écologique et physiologique fait que la variabilité des lagunes, considérable au niveau hydroclimatique s'amortit en passant aux domaines chimiques et biologiques (DUFOUR, *ibid.*).

CONCLUSIONS

Dans certaines lagunes, macrophytes et phyto-benthos constituent l'essentiel de la biomasse végétale. Ce n'est pas le cas en lagune Ébrié où le phytoplancton domine les autres catégories végétales et réalise les 9/10^e de la production primaire. La concentration moyenne par unité de surface y équivaut à celle d'un upwelling côtier modéré dans le domaine marin. Mais alors qu'elle est répartie en mer sur quelques dizaines de mètres d'épaisseur, elle est concentrée en lagune sur quelques mètres.

Dans toutes les lagunes, la biomasse végétale est soumise à l'intensité des échanges avec les milieux limitrophes. Les échanges déterminent leur hydroclimat qui, dans les lagunes tropicales, est dominé par l'alternance de saisons de crues et d'étiage et dans les lagunes des plus hautes latitudes, par l'alternance d'un été et d'un hiver. En lagune Ébrié, les concentrations phytoplanctoniques maximales s'observent en début de saison des pluies (avril-mai) qui correspond à l'arrivée des eaux de ruissellement sur la zone forestière du sud du pays. La période la plus pauvre de septembre à octobre correspond à celle des crues principales du fleuve Comoé qui draine alors les sols de savane pauvres du nord du pays.

Spécialement, en lagune Ébrié, on observe des gradients de concentration croissant des régions centrales sous l'influence de l'océan et des grandes rivières vers les extrémités continentales Est et Ouest plus isolées, ainsi que des zones rurales vers les zones urbaines. Dans la zone urbaine d'Abidjan, les effluents eutrophisants seraient responsables de 8 % de la biomasse phytoplanctonique totale de la lagune Ébrié. Les régions fermées les plus isolées vis-à-vis des apports océaniques et continentaux (lag. Aghien, régions V et VI) qui occupent 57 % de la surface contribuent pour 78 % à la biomasse

phytoplanctonique totale. La production du phytoplancton y est essentiellement supportée par le recyclage de sels nutritifs. Elle y bénéficie d'une turbidité minérale faible, des échanges avec un sédiment riche en matière organique, d'une exportation vers les régions voisines limitée et de la stabilité hydrochimique. Une revue de la littérature disponible montre que la liaison positive entre le degré d'ouverture et la richesse phytoplanctonique, quoique fréquente dans les lagunes, souffre des exceptions.

Comme dans de nombreuses lagunes, la biomasse végétale n'apparaît pas en lagune Ébrié contrôlée par les herbivores dont la biomasse est relativement faible. L'excédent de matière végétale est exporté vers l'océan dans les régions ouvertes ou incorporé au sédiment dans les régions fermées.

La stratification verticale des concentrations, rarement étudiée dans les lagunes, milieux peu profonds, réputés verticalement homogènes, est régulièrement importante sur 15 % de la surface lagunaire Ébrié, dans la région d'estuaire profonde, dans les baies urbaines, dans les baies à seuil et dans les fosses. Ailleurs les concentrations des eaux de surface représentent correctement celles de la colonne d'eau.

La variabilité spatiotemporelle des lagunes côtières, considérable au niveau hydrologique (surtout lorsqu'elles sont ouvertes), s'amortit lorsqu'on considère les biomasses phytoplanctoniques. Néanmoins, cette variabilité des répartitions du phytoplancton n'y est pas négligeable et faute d'en tenir suffisamment compte, peu d'études sur les lagunes permettent une estimation fiable dans leurs biomasses végétales. En outre les facteurs qui influencent ces biomasses sont multiples et rarement tous envisagés autrement que qualitativement. Il en résulte que les intercomparaisons sont difficiles. Même à l'aide des rares études approfondies sur les lagunes, il est difficile de dégager des caractéristiques communes de la biomasse et de ses facteurs de contrôle, tant la diversité est grande.

Il existe des lagunes sous toutes les latitudes et tous les climats. Leur superficie varie de quelques hectares à 800.000 km² pour la Wadden sea. Certaines sont isolées de l'océan et ont un bassin versant continental très réduit ; d'autres se rapprochent du type estuaire ou du type delta avec des communications plus ou moins larges et nombreuses sur un océan à marée de faibles ou fortes amplitudes. Certaines peu profondes et largement envahies de macrophytes se rapprochent du type marais tandis que pour d'autres la profondeur moyenne excède 10 mètres. Certaines sont influencées ou aménagées par l'homme, d'autres non. Il en résulte que les concentrations en chlorophylle « a »/m² que nous avons relevées varient entre 3,6 et 700 mg/m², certaines valeurs instantanées atteignant 2.600 mg/m² (tabl. IV). Une tâche préliminaire d'envergure, consisterait donc à définir et à classer les lagunes selon différents critères : géomorphologie, hydroclimat, degré d'ouverture sur les milieux limitrophes... Ce dernier critère pourrait s'exprimer par les taux de renouvellement par les eaux continentales, météoriques et marines, par les rapports de la surface du bassin versant à la surface ou au volume du bassin lagunaire, par la population du bassin versant, par l'amplitude et la propagation des marées, etc.

Dans le cadre de cette classification, il deviendrait possible de caractériser et de comparer les biomasses végétales et leurs facteurs.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été partiellement financée par le BSIE de Côte d'Ivoire. L'auteur remercie les techniciens et marins qui y ont participé. Il remercie plus particulièrement Y. DANDONNEAU et J.-P. DUBOIS qui ont assuré le suivi des mesures pendant ses congés et R. DJEDJE et M. SLEPOUKHA qui l'ont assisté techniquement. Merci aussi à J. LEMOALLE et A. SOURNIA qui ont corrigé le manuscrit.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'ORSTOM le
11 octobre 1984*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES (1)

- ALEEM (A. A.), SAMAAH (A. A.), 1969. — Productivity of lake Mariut, Egypt. Part II : primary productivity. *Int. Rev. Gesam. Hydrobiol.*, 54 (4) : 491-527.
- ALLEN (T. F. H.), BARTELL (S. M.) and KOONCE (J. F.), 1977. — Multiple stable configurations in ordination of phytoplankton community change rates. *Ecology*, 58 : 1076-1084.
- ARFI (R.), DUFOUR (P.) et MAURER (D.), 1981. — Phytoplankton et pollution : premières études en baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanol. Acta*, 4 (3) : 319-330.
- ARUGA (Y.) and ICHIMURA (S.), 1968. — Characteristics of photosynthesis of phytoplankton and primary production in the Kuroshio. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ.*, 12 : 3-20.
- BARNES (R. S. K.), 1980. — Coastal lagoons, the natural history of a neglected habitat. Cambridge University Press, 106 p.
- BELKHIR (M.) et HADJ ALI SALEM (M.), 1981. — Contribution à l'étude des mécanismes d'eutrophisation du lac de Tunis : évolution des paramètres physico-chimiques et biologiques. *Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Océanogr. Pêche Salambo*, 8 : 81-98.
- BIRKE (L.), 1974. — Marine blue-green algal mats. In : H. T. ODUM, B. J. COPELAND and E. A. McMAHAN (Eds). Coastal ecological systems of the United States. Conservation Foundation publications, Washington D.C. : 331-345.
- BLANG (F.), COSTE (B.), MINAS (M. J.) et SZEKIELDA (K. H.), 1967. — Distribution et corrélations des principaux facteurs biologiques dans un milieu de forte production organique (Étang de Berre). *Mar. Biol.*, 1 : 43-65.
- BRYLINSKY (M.), 1980. — Estimating the productivity of lakes and reservoirs. In : The functioning of freshwater ecosystems, Le Cren (E. D.) and Lowe-McConnell (R. H.) (Eds) ; Cambridge University Press : 411-454.
- BROUGHAM (R. W.), 1960. — The relationship between the critical leaf area, total chlorophyll content and maximum growth rate of some pasture and crop plants. *Ann. Bot.*, 84 : 463-474.
- CADEE (G. S.) and HEGEMAN (J.), 1974. — Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 8 (2) : 240-259.
- CAPONE (D. G.) and TAYLOR (B. F.), 1977. — Cités par MEE (L. D.), 1978. Coastal lagoons. In : Riley (J. P.) and CHESTER (R.) (Eds). Chemical oceanography ; Academic Press, London : 441-490.
- CARMOUZE (J.-P.), DEJOUX (C.), DURAND (J.-R.) et al., 1972. — Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103-169.
- CAUMETTE (P.), 1982. — Contribution of phototrophic bacteria to the food chain in a stratified tropical lagoon. International Symposium on phototrophic prokaryotes, Bordeaux, sept. 1982, *sous presse*.
- CAUMETTE (P.), 1983. — Les bactéries sulfo-oxydantes phototrophes dans les milieux lagunaires. *Rapp. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* ; 22 p. *ronéot*.
- 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). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106 (2) : 135-148.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.), SAINT-JEAN (L.), 1983. — Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries, du zooplancton, et importance des bactéries photosynthétiques dans la nutrition des copépodes dans un milieu méromictique en baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- CHANTRAINE (J. M.), 1980. — La lagune Aby (Côte d'Ivoire) : morphologie, hydrologie, paramètres physico-chimiques. *Doc. Sci. Cent. Océanogr. Abidjan, ORSTOM*, 11 (2) : 39-77.
- CHAPMAN (V. J.), 1969. — Lagoons and mangrove vegetation. In : *Lagunas Costeras*, un simposio. Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO, nov. 28-30 1967. Mexico : 505-514.

(1) Un important travail intéressant l'écologie des lagunes côtières, édité après la rédaction de cet article, n'a pu être exploité ici. Nous le citons en en recommandant la lecture : GUELORGET (O.) et PERTHUISOT (J.P.), 1983. — Le domaine parhalique. Presse de l'ENS, Paris, 136 p.

- COPELAND (B. J.) and NIXON (S. W.), 1974. — Hypersaline lagoons. In : H. T. Odum, B. J. Copeland and E. A. McMahan (Eds) Coastal ecological system of the United States. Conservation Foundation, Washington D.C. Publications : 312-330.
- CROMWELL (J. E.), 1971. — Barrier coast distribution : a world wide survey. Second National coastal and shallow water research conference ; Abstr. vol., 50 : 408.
- CUSHING (D. H.), 1959. — The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *J. Cons. CIEM*, 24 : 455-464.
- CUSHING (D. H.), 1975. — Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University Press, England, 278 pp.
- DANDONNEAU (Y.), 1973. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III : facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 11 (4) : 431-454.
- DEUDALL (I. W.), O'CONNORS (H. B.), PARKER (J. H.) et al., 1977. — The abundances distribution and flux of nutrients and chlorophyll « a » in the New York Bight Apex. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 5 : 81-105.
- DUFOUR (P.), 1972. — Contribution à la connaissance des possibilités et limites de la méthode de dosage des pigments du phytoplancton. *Doc. Sci. Cent. Pointe-Noire ORSTOM (nouv. sér.)*, 14, 25 p.
- DUFOUR (P.), 1982a. — Modèles semi-empiriques de la production phytoplantonique en milieu lagunaire tropical (Côte d'Ivoire). *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 3 (2) : 223-239.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.) et CREMOUX (J.-L.), 1981b. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune de Côte d'Ivoire. II : variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 269-284.
- DUFOUR (P.), 1982b. — Influence des conditions de milieu sur la biodégradation des matières organiques dans une lagune tropicale. *Oceanol. Acta*, 5 (3) : 355-363.
- DUFOUR (P.), 1982c. — Les frontières naturelles et humaines du système lagunaire Ébrié. Incidences sur l'hydroclimat. *Hydrobiologia*, 94 : 105-120.
- DUFOUR (P.), 1984. — L'environnement nutritif du système lagunaire Ébrié (Côte d'Ivoire). *Océanogr. trop. sous presse*.
- DUFOUR (P.). — Variabilité spatiale et temporelle des concentrations chlorophylliennes dans une lagune tropicale et différents écosystèmes aquatiques. *Rev. Sci. de l'Eau, in press*.
- DUFOUR (P.), CREMOUX (J.-L.) et SLEPOUKHA (M.), 1981a. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. I. Étude méthodologique et premiers résultats. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 247-267.
- DUFOUR (P.) et DURAND (J.-R.), 1982. — La production végétale des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 209-230.
- DUFOUR (P.) et MAURER (D.), 1979. — Pollution organique et eutrophisation en milieu tropical saumâtre. *Biol.-Écol. méditer.*, 6 (3/4) : 252.
- DUFOUR (P.) et MERLE (J.), 1972. — Station côtière en Atlantique tropical : hydroclimat et production primaire. *Doc. Sci. Cent. Pointe-Noire, ORSTOM (Nouv. sér.)*, 25, 55 p.
- DUFOUR (P.) et SLEPOUKHA (M.), 1975. — L'oxygène dissous en lagune Ébrié : influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, ORSTOM*, 6 (2) : 75-118.
- DUFOUR (P.) et SLEPOUKHA (M.), 1981. — Étude de la fertilité d'une lagune tropicale de Côte d'Ivoire au moyen de tests biologiques sur populations phytoplanctoniques naturelles. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 103-114.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.) et CREMOUX (J.-L.), 1981b. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune de Côte d'Ivoire. II : variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 269-284.
- DURAND (J.-R.), AMON KOTHIAS (J.-B.), Ecoutin (J.-M.), 1978. — Statistiques de pêches en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : 1976-1977. *Doc. Sci. Cent. Océanogr. Abidjan, ORSTOM*, 9 (2) : 67-114.
- DURAND (J.-R.) et CHANTRAINE (J.-M.), 1982. — L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (2) : 85-114.
- DURBIN (E. G.), KRAWIEC (R. W.) and SMAYDA (J. J.), 1975. — Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.*, 32 : 271-287.
- DURAIRATNAM (M.), 1963. — Studies on the seasonal cycle of sea surface temperatures, salinities and phytoplankton in Puttalam lagoon, Dutch bay and Portugal bay along the west coast of Ceylon. *Bull. Fish. Res. Stn. Colombo*, 16 (1) : 9-24.
- EMERY (K. O.), 1969. — A coastal pond studied by oceanographic methods. Elsevier, New York, 77 p.
- ESTRADA (M.), VALIELA (I.) and TEAL (J. M.), 1974. — Concentration and distribution of chlorophyll in fertilized plots in a Massachusetts salt marsh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 14 (1) : 47-56.
- FERGUSON WOOD (E. J.), ODUM (W. E.) and ZIEMAN (J. C.), 1969. — Influence of sea grasses on the productivity of coastal lagoons. In : Lagunas costeras, un simposio ; *Mém. Simp. Int. Lagunas costeras, UNAM-UNESCO*, nov. 28-30 1967, Mexico D.F. : 495-502.
- FLEMER (D. A.), 1970. — Primary production in the Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.*, 11 (2) : 117-129.
- FLEMER (D. A.), ULANOWICZ (R. E.) and TAYLOR (D. L.), 1976. — Some effects of tropical storm Agnes on water quality in the Patuxent river estuary. *Chesapeake Res. Consortium Publ.*, 54 : 251-287.

- FRISONI (G. F.) and VAULOT (D.), 1981. — Primary productivity and nutrients in mediterranean lagoons : empirical relationships and general processes. International symposium on coastal lagoons, Bordeaux, France, sept., 1981.
- GANF (G. G.), 1974a. — Incident solar irradiance and under-water light penetration as factors controlling the chlorophyll « a » content of a shallow equatorial lake (lake George, Uganda). *J. Ecol.*, 62 : 593-609.
- GANF (G. G.), 1974b. — Phytoplankton biomass and distribution in a shallow eutrophic lake (lake George, Uganda). *Oecologia*, 16 : 9-29.
- GILLMARTIN (M.) and REVELANTE (N.), 1978. — The phytoplankton characteristics of the Barrier Island lagoons of the gulf of California. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7 : 29-47.
- GOLTERMAN (H. L.) and KOUWE (F. A.), 1980. — Chemical budgets and nutrients pathways. In : The functioning of freshwater ecosystems, E. D. Le Cren, R. H. Lowe McConnell ; Cambridge University Press : 85-140.
- GOMEZ (M.), 1979. — Données biologiques sur deux peuplements benthiques de l'île Boulay et l'île Leydet. Thèse Doct. spéc. Univ. Abidjan, 108 p.
- GUIRAL (D.). — Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en 1979 en lagune Ébrié. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, ORSTOM, sous presse.*
- HAINES (E. B.), 1978. — Interaction between Georgia salt marshes and coastal waters : a changing paradigm. In : Ecological processes in coastal and marine systems, R. J. Livingston (Ed.) ; Plenum Press, New York : 35-46.
- HALIM (Y.) and GUERGUESS (S. K.), 1981. — Coastal lakes of the Nile delta : lake Menzalah. *UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 135-172.
- HARRIS (G. P.), 1980. — Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology : mechanisms, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 877-900.
- HEALEY (F. P.), 1975. — Physiological indications of nutrient deficiency in algae. *Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Canada*, 585, 30 p.
- HEINRICH (A. K.), 1962. — The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the ocean. *J. Cons. CIEM*, 27 : 15-24.
- HENRY (J. L.), MOSTERT (S. A.) and CHRISTIE (N. D.), 1977. — Phytoplankton production in Langebaan lagoon and Saldanha bay. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 42 : 383-398.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1977. — Relation chlorophylle « a » - fluorescence *in vivo* dans l'Atlantique tropical - influence de la structure hydrologique. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 14 (1) : 67-77.
- HERMAN (S. S.), MIHURSKY (J. A.) and McERLEAN (A. J.), 1968. — Zooplankton and environmental characteristics of the Patuxent river estuary. *Chesapeake Sci.*, 9 (2) : 67-82.
- HOLM (R. F.), 1978. — The community structure of a tropical marine lagoon. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7 : 329-345.
- HOLM-HANSEN (O.), LORENZEN (L. J.), HOLMES (R. W.) and STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. CIEM*, 30 : 3-15.
- HOWMILLER (R.) and WEINER (A.), 1965. — A limnological study of a mangrove lagoon in the Galapagos. *Ecology*, 49 : 1184-1186.
- JACQUES (G.), 1970. — Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-mer (golfe du Lion) IV. Biomasse et production. *Vie Milieu*, 21 : 37-102.
- KEEFE (C. W.), 1972. — Marsh production : a summary of the literature. *Contrib. Mar. Sci.*, 16 : 163-181.
- KRASNICK (G.) and CAPERON (J.), 1973. — Primary productivity in a nutrient-limited tropical estuary. *Pacific Sci.*, 27 (2) : 189-196.
- KUENZLER (E. J.), 1974. — Mangrove swamp systems. In : Coastal ecological systems of the United States, H. T. Odum, B. J. Copeland and E. A. McMahan (Eds), Conservation Foundation publ., Washington D.C. : 346-371.
- KWEI (E. A.), 1977. — Biological, chemical and hydrobiological characters of coastal lagoons of Ghana, West Africa. *Hydrobiologia*, 56 : 157-174.
- LE BORGNE (R.) et BINET (D.), 1979. — Dix ans de mesures de biomasse du zooplancton à la station côtière d'Abidjan : 1969-1979. — *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan ORSTOM*, 10 (H) : 165-176.
- LE BORGNE (R.) et DUFOUR (P.), 1979. — Premiers résultats sur l'excrétion et la production de mézozooplancton de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, ORSTOM*, 10 (1) : 1-39.
- LEMASSON (L.), PAGÈS (J.) et DUFOUR (P.), 1981. — Matière organique particulière et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LEMASSON (L.), PAGÈS (J.) et CREMOUX (J.-L.). — Échanges d'éléments nutritifs dissous entre l'eau et le sédiment dans une lagune tropicale saumâtre. *Océanogr. Trop.*, 17 (1) : 1-98.
- LEMOALLE (J.), 1979. — Biomasse et production phytoplanktonique du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Thèse Univ. Paris VI, 311 p.
- LIETH (H.) and WHITTAKER (R.), 1975. — Primary productivity of the biosphere. Springer-Verlag, Berlin, 339 p.
- LORENZEN (C. J.), 1966. — A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep Sea Res.*, 13 (2) : 223-227.
- MALONE (T. C.), 1980. — Size-fractionated primary productivity of marine phytoplankton. In : Primary productivity in the sea, P. G. Falkowski (Ed.). Plenum Press, New York ; Environmental Science Research 19 : 301-319.

- MANDELLI (E.), 1981. — On the hydrography and chemistry of some coastal lagoons of the Pacific coast of Mexico. *In* : Coastal lagoon research, present and future. *UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 81-96.
- MARGALEF (R.), 1969. — Comunidades planctónicas en lagunas litorales. *In* : Lagunas costeras, un simposio. Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO, nov. 28-30, 1967, Mexico D.F. : 545-568.
- MAURER (D.), 1978. — Phytoplankton et pollution : lagune Ébrié (Abidjan) ; secteur de Cortiou (Marseille). Thèse doct. 3^e cycle, Aix-Marseille II, 121 p.
- MEE (L. D.), 1978. — Coastal lagoons. *In* : J. P. Riley and R. Chester (Eds), Chemical oceanography ; Academic Press, London : 441-490.
- MINAS (M.), 1973. — Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre : dynamique et bilans. Rapports avec le régime hydrologique. Thèse, Univ. Aix-Marseille, 339 p.
- MOLL (R. A.), 1977. — Phytoplankton in a temperate zone saltmarsh : net productivity and exchanges with coastal waters. *Mar. Biol.* 42 : 109-118.
- MORRIS (I.), 1974. — The limits of the productivity of the sea. *Sci. Prog.*, 61 : 99-122.
- MOSS (B.), 1969. — Algae of two Somersetshire : standing crops of phytoplankton and epipelagic algae as measured by cell numbers and chlorophyll *a*. *J. of Phycol.*, 5 : 158-168.
- NICHOLS (M. N.), 1966. — A study of production and phosphate in a Sonoran lagoon. *Univ. Tex. Inst. Mar. Sci. Publ.* 11 : 159-167.
- NIVAL (P.), 1976. — Relations phytoplankton-zooplankton, essai de modélisation. Thèse sci. nat. Univ. Paris VI, 2 vol., 219 p. et pag. *multi*gr.
- NIXON (S. W.), 1980a. — Between coastal marshes and coastal waters. *In* : Estuarine and wetland processes with emphasis on modeling, P. Hamilton and K. B. MacDonald (Eds) ; Plenum, New York : 437-525.
- NIXON (S. W.), 1980b. — Freshwater inputs and estuarine productivity, proceedings of the national symposium on freshwater inflow to estuaries, sept. 9-11, 1980, San Antonio, Texas ; U.S. Fish and Wildlife Service, 11 p.
- NIXON (S. W.) and LEE (V.), 1981. — The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. *UNESCO Tech. pap. Mar. Sci.*, 33 : 135-172.
- ODUM (H. T.) and WILSON (R. F.), 1962. — Further studies on reaeration and metabolism of Texas bays, 1958-1960. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 8 : 23-55.
- OKUDA (T.), 1981. — Inorganic and organic nitrogen contents in some coastal lagoons in Venezuela. *UNESCO tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 135-172.
- PAGÈS (J.), DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1980. — Pollution de la zone urbaine de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, ORSTOM*, 11 (2) : 79-107.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, vol. 5, n° 1 : 1-60.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 1981. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire : cycle annuel. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, ORSTOM*, 5 (1) : 1-60.
- PARSONS (T. R.), TAKAHASHI (M.) and HARGRAVE (B.), 1977. — Biological oceanographic processes Pergamon, London, 332 p.
- PATTEN (B. C.), MULFORD (R. A.) and ERNEST (J. E.), 1963. — An annual phytoplankton cycle in the lower Chesapeake bay. *Chesapeake Sci.*, 1 (4) : 1-20.
- 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.
- POMEROY (L. R.), 1960. — Primary productivity of Boca Ciega bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 10 (1) : 1-10.
- POSTMA (H.), 1981. — Processes in the sediments and the water sediment interface. *UNESCO tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 111-118.
- PRAKASH (A.) and RASHID (M. A.), 1969. — The influence of humic substances on coastal phytoplankton productivity. *In* : Lagunas Costeras, un simposio ; Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO, nov. 28-30, 1967, Mexico D.F. : 431-438.
- QUASIM (S. Z.), 1970. — Some problems related to the food chain in a tropical estuary. *In* : Marine food chains, J. H. Steele (Ed.), Oliver and Boyd, Edinburgh : 45-51.
- QUASIM (S. Z.), BHATTATHIRI (P. M. A.) and DEVASSY (V. P.), 1972. — The influence of salinity on the rate of photosynthesis and abundance of some tropical phytoplankton. *Mar. Biol.*, 12 : 200-206.
- REDFIELD (A. C.), KETCHUM (B. H.) and RICHARDS (F. A.), 1963. — The influence of organisms on the composition of seawater. *In* : M. N. Hill (ed.), The sea ; Wiley Interscience New York ; vol. 2 : 26-77.
- REIMOLD (R. J.) and DAIBER (F. C.), 1967. — (Cités par MEE, 1978), *Chesapeake Sci.*, 8 : 132.
- REPELIN (R.). — Le zooplankton dans le système lagunaire Ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, ORSTOM, sous presse.*

- ROBARTS (R. D.), 1979. — Underwater light penetration, chlorophyll « a » and primary production in a tropical african lake (lake McIlwaine, Rhodesia). *Arch. Hydrobiol.*, 79 : 1-35.
- SAMAAN (A. A.), 1974. — Primary production of lake Edku. — *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Cairo*, 4 : 261-317.
- SCHMIDT (G. W.), 1973. — Primary production in the three types of Amazonian waters. III. Primary productivity of phytoplankton in a tropical flood plain lake of central Amazonia. Lago do Castanho, Amazonas, Brazil. *Amazoniana*, 4 : 379-404.
- SNEDECOR (G. W.) and COCHRAN (W. G.), 1971. — Méthodes statistiques. Assoc. Coord. Techn. Agric., Paris, 649 p.
- SOURNIA (A.), 1969. — Cycle annuel du phytoplancton et de la production primaire dans les mers tropicales. *Mar. Biol.*, 3 (4) : 287-303.
- STIRN (J.), 1968. — The pollution of the Tunis lake. *Rev. Int. Océanogr. méd.*, 10 : 99-105.
- STROSS (R. G.), STOTTLEMYER (J. R.), 1965. — Primary production in the Patuxent river. — *Chesapeake Sci.*, 6 : 125-140.
- SUBBA RAO (D. V.), 1981. — Spatial and temporal variations of phytoplankton production in lagoons. In : Coastal lagoon research, present and future. *UNESCO Techn. pap. Mar. Sci.*, 33 : 81-96.
- TALLING (J. F.), 1965. — The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Int. Revue gesamt. Hydrobiol.*, 50 : 1-32.
- TALLING (J. F.), WOOD (R. B.), PROSSER (M. V.) and BAXTER (R. M.), 1973. — The upper limit of photosynthetic production by phytoplankton : evidence from Ethiopian Soda lakes. *Freshwater Biol.*, 3 : 53-76.
- TAMPI (P. R. S.), 1969. — Productivity of a saline lagoon near Mandapam (India). In : Lagunas Costeras, un simposio ; Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO, nov. 28-30, 1967, Mexico, D.F. : 479-484.
- TASTET (J. P.), 1979. — Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du golfe de Guinée (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse, Univ. Bordeaux I, 2 vol., 212 p. et 117 fig.
- THAYER (G. W.), 1971. — Phytoplankton production and the distribution of nutrients in a shallow unstratified estuarine system near Beaufort, N.C., *Chesapeake Sci.*, 12 : 240-253.
- THAYER (G. M.), 1974. — Identity and regulation of nutrients limiting phytoplankton production in the shallow estuaries near Beaufort, N.C., *Oecologia*, 14 : 75-92.
- TUNDISI (J.), 1969. — Plankton studies in a mangrove environment. Its biology and production primaire. In : Lagunas Costeras, un simposio ; Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras UNAM-UNESCO, nov. 28-30, 1967, Mexico, D.F. : 479-484-495.
- TUNDISI (J.), TUNDISI (J. M.) and KUTNER, (B.), 1973. — Plankton studies in a mangrove environment. VIII : further investigation in primary production, standing stock of phytoplankton and zooplankton and some environmental factors. *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 58 (6) : 925-940.
- TURNER (P. E.), WOO (S. W.) and JETTS (H. R.), 1979. — Phytoplankton production in a turbid temperate salt marsh estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 9 : 603-613.
- VATOVA (A.), 1961. — Primary production in the high Venice lagoon. *J. Cons. CIEM*, 26 : 148-155.
- VATOVA (A.), 1963. — Conditions hydrographiques et productivité dans la lagune moyenne de Venise. *Rapp. P.-V. Réun. CIEM*, 17 : 753-755.
- VARLET (F.), 1978. — Le régime de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire) : traits physiques essentiels. *Trav. et Doc. ORSTOM*, 83, 164 p.
- VOITURIEZ (B.), DUFOUR (P.) et LE BORGNE (R.), 1974. — Preliminary results on R/V Capricorne 7402 cruise on Cape Blanc. *CUEA Newsletter*, 3 (5) : 1-8.
- WESTLAKE (D. F.), 1980. — Primary production. In : The functioning of freshwater ecosystems, E. D. Le Cren, R. H. Lowe-McConnell (R. H.); Cambridge Univ. Press : 141-246.
- WHITNEY (D. E.), WOODWELL (G. M.) and HOWARTH (R. W.), 1975. — Nitrogen fixation in Flax pond : a Long Island salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 640-644.
- WOODWELL (G. M.), WHITNEY (D. E.), HALL (C. A. S.) and HOUGHTON (R. A.), 1977. — The Flax pond ecosystem study : exchanges of carbon in water between a salt marsh and Long Island Sound. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 833-838.
- YANEZ-ARANCIBIA (A.), 1981. — Ecological studies in Puerto Real Inlet, laguna de Terminos, Mexico. *Unesco Tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 191-231.
- YENTSCH (L. S.) and MENZEL (D. W.), 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10 : 221-231.
- ZABI (S. G.), 1982. — Les peuplements benthiques liés à la pollution en zone urbaine d'Abidjan (Côte d'Ivoire). *Oceanologica Acta*, sous presse.