

Contrôle environnemental de la productivité planctonique du delta intérieur du Niger

Robert Arfi
Hydrobiologiste

Les zones inondables des fleuves tropicaux sont caractérisées par une forte saisonnalité hydrologique (Talling, 1992 ; Lévêque, 1999). Une période de basses-eaux, pendant laquelle le lit mineur du cours d'eau constitue l'essentiel du milieu humide, succède à une période de hautes-eaux, pendant laquelle le fleuve déborde largement du lit mineur, inonde la plaine en alimentant un lit majeur et remplit de nombreux lacs et mares (Lemoalle, 1999). Ces zones inondables sont réputées pour leur forte productivité exploitable, et une relation forte entre les fluctuations annuelles de l'hydrologie et celles des captures est souvent proposée (Welcomme, 1979 et 1986 ; Laë, 1992 ; Quensière, 1994). Pour n'évoquer que certains sites continentaux africains, les plaines d'inondation du Logone et du Chari, englobant celle du Grand Yaéré, la zone lacustre du lac Tchad, les plaines d'inondation de l'Okavango et la zone d'Al Sudd, sur le Nil Blanc, font l'objet de pêches importantes qui atteignent près de 250 000 t par an (FAO, 1998). Cette production de poisson est basée sur un échelon primaire planctonique en eau libre, macrophytique et périphytique dans les plaines inondées.

Le phytoplancton, dont l'étude de certains des facteurs de contrôle est abordée dans ce texte, est un élément fondamental du réseau trophique pélagique. Il alimente la chaîne « classique » vers le zooplancton et les consommateurs supérieurs pélagiques.

Abondant dans les secteurs d'eau libre, il est la principale source de nourriture des organismes filtreurs, comprenant entre autre les juvéniles de poissons. Une autre composante pélagique est liée à la boucle microbienne, particulièrement favorisée dans ces milieux à forte teneur en matière organique détritique et dissoute, et souvent caractérisés par un faible renouvellement d'eau. Bactéries, ciliés et protozoaires contribuent ainsi à alimenter une chaîne « parallèle », qui aboutit au zooplancton de petite taille. Ces microorganismes représentent probablement une part importante de la ressource trophique dans les zones à macrophytes, où s'accumule les composés organiques propices à leur développement.

Dans ces milieux peu profonds, la composante macrophytique est prépondérante dans la frange la moins profonde de ces plans d'eau, du rivage jusqu'à une profondeur de 2,5 m environ. Ces formations végétales peuvent représenter des biomasses considérables mais à ce jour difficilement quantifiables. Une telle couverture végétale constitue un habitat propice à la reproduction et au développement du zooplancton et des jeunes stades de poissons (Lowe-McConnell, 1985), qui trouvent dans ces zones à macrophytes un abri face à la prédation et à l'instabilité hydrodynamique. Ces formations végétales sont aussi des sites favorables à l'alimentation des poissons omnivores benthiques ou benthopélagiques (Paugy et Lévêque, 1999). Elles participent au réseau trophique directement (accumulation de graines, débris, feuilles, etc.) ou indirectement (facilitation de la sédimentation et du piégeage des particules entre les tiges et à l'interface eau-sédiment). En effet, lorsque les microphytes planctoniques traversent des formations végétales, elles peuvent sédimenter, piégées par la structure verticale des bouchons de végétation et par le fort ralentissement des vitesses de courant dans ces zones. Les macrophytes contribuent à l'alimentation des organismes détritivores en renforçant le flux de particules vers le sédiment. Ce flux alimente un compartiment benthique où les microphytes sont peu favorisées du fait d'un environnement où la transparence est très faible (combinaison de la turbidité liée aux particules en suspension et de l'ombrage causé par la densité des tiges) et où l'oxygène dissous présente parfois des concentrations très basses.

Enfin, l'épiphytisme primaire ou secondaire est favorisé par le grand nombre de tiges de macrophytes, assurant un développement important des aires propices à la fixation en dépit de la faiblesse du diamètre des tiges individuelles. Traversant verticalement la

colonne d'eau, ces tiges supportent une grande variété d'épiphytes végétaux et animaux qui contribuent à l'alimentation de nombreux juvéniles. Par sa structure, cette formation végétale concurrence directement les peuplements phytoplanctoniques pour l'accès à la lumière et aux ressources nutritives (Denny, 1985).

En tant que zone inondable, le delta intérieur du Niger est le plus souvent assimilé à un système fortement productif. En fonction des années et de l'intensité de la crue, les débarquements de poissons varient entre 50 000 et 100 000 t (Laë, 1995). Cette plaine d'inondation, largement occupée par les formations de macrophytes en hautes-eaux et au début de la décrue, présente toutefois la particularité de comprendre une composante lacustre importante. Les grands lacs centraux sont des sites de superficie variable en fonction de la saison et de l'importance de la crue de l'année, qu'ils soient permanents comme les lacs Débo et Korientzé ou temporaires. Certains lacs périphériques de rive droite (Aougoundou et Nyangaye) et de rive gauche (Tanda, Kabara et Fati) peuvent également présenter des superficies importantes à la fin de la crue. D'autres grands lacs périphériques, en eau dans les années 50, ne sont plus remplis qu'exceptionnellement (Do, Garou) ou partiellement (Faguibine). Enfin, deux sites sont en voie de poldérisation artificielle (lac Oro) ou naturelle (lac Télé).

La plaine d'inondation du Niger comprend aussi des sites de plus petite taille, dénommés « mares ». Ces plans d'eau, temporaires ou permanents, correspondent à des dépressions de plusieurs centaines d'hectares ou à des bras du réseau fluvial, anciens ou actifs (les *mayos*, en langue vernaculaire), isolés par des seuils en saison sèche. Il est difficile d'estimer la superficie de ces zones lentiques, qui peuvent être en partie occupées par des macrophytes (bourgoutière, orizaie et vétiveraie). Lorsque la profondeur dépasse 2,5 m, ces mares présentent également de vastes plans d'eau libre. Dans ces zones plus profondes, le phytoplancton peut se développer et constituer une part importante de la biomasse primaire transférable au sein du réseau trophique jusqu'aux niveaux exploitables. Ainsi cette biomasse phytoplanctonique peut être transférée directement aux organismes filtreurs pélagiques dans les zones d'eau libre, aux organismes détritivores benthiques ou benthopélagiques après sédimentation et aux organismes brouteurs après épiphytisme, lorsque certaines espèces d'algues se fixent sur des macrophytes.

Jusqu'à la fin des années 90, on ne disposait d'aucune estimation quantitative de la composante planctonique dans les différents types de milieux aquatiques de la plaine d'inondation du Niger. A partir de la relation classique liant la pêche d'une année à la superficie inondée les années précédentes, et donc, à la production primaire permise par l'inondation et transférée jusqu'au poisson au sein du réseau trophique pélagique, on déduisait que si le milieu était particulièrement productif du point de vue des poissons, il devait l'être également pour l'échelon primaire, tous types de communautés confondus (Quensière *et al.*, 1994). Enfin, on supposait que cette forte productivité primaire déduite des seules pêches – et probablement à revoir à la hausse si on y ajoute les captures de poissons par les oiseaux piscivores – devait correspondre à une grande richesse nutritive initiée par la crue annuelle du fleuve. Mais dans ce cas également, faute de précision analytique suffisante, les concentrations en éléments nutritifs des eaux du réseau fluvial n'étaient pas connues (Gourcy, 1994 ; Picouet, 1999). Plusieurs campagnes hydrobiologiques, conduites entre 1997 et 2000 dans plusieurs types de milieux de la plaine d'inondation du Niger – dans le cadre du projet de recherche Gihrex de l'IRD –, ont permis d'acquérir les premières données sur l'environnement nutritif et les biomasses phytoplanctoniques. Les résultats présentés dans ce texte concernent le contrôle environnemental du phytoplancton.

Matériels et méthodes

La zone fluviale entre Ké-Macina et Tombouctou a été échantillonnée en novembre 1997 (hautes-eaux, 34 prélèvements) et en avril 1998 (basses-eaux, 25 prélèvements). Des prélèvements ont concerné les lacs périphériques en novembre 1999 (basses-eaux, 29 échantillons) et en janvier 2000 (après leur remplissage, 44 échantillons). Puis des mares du Kotia ont été échantillonnées en mai 1999 (basses-eaux, 43 prélèvements), tandis que la mare de Batamani située à 40 km au NO de Mopti faisait l'objet d'une étude en octobre et novembre 1997 (hautes-eaux, 31 prélèvements). La position des stations (fig. 1) était relevée à l'aide d'un GPS, et leur profondeur mesurée au moyen d'un sondeur.

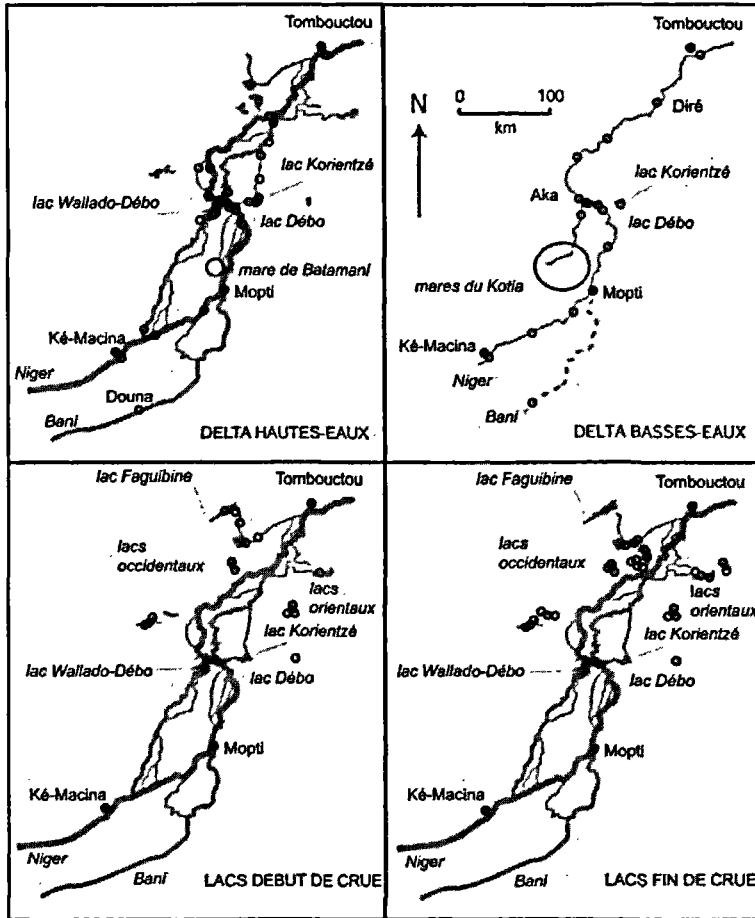


Figure 1

Position des stations échantillonnées au cours des différentes campagnes dans le delta intérieur du Niger.

Parmi les variables étudiées selon les méthodes décrites par Strickland et Parsons (1968), seuls la profondeur de disparition du disque de Secchi, des descripteurs hydrochimiques et la biomasse chlorophyllienne sont retenus pour le présent article. Les prélèvements étaient réalisés à 50 cm sous la surface et à 50 cm au-dessus du fond au moyen d'une pompe péristaltique. La conductivité était mesurée immédiatement au moyen d'un conductimètre HI 9033 et corrigée pour une température de 25 °C.

Après filtration sur membrane GF/F (porosité 0,7 μm environ), les échantillons destinés au dosage des éléments nutritifs étaient empoisonnés au HgCl_2 puis conservés à l'obscurité et stockés au réfrigérateur dès que possible. Au laboratoire, les concentrations en orthophosphates et en ammoniacque ont été mesurées sur un spectrophotomètre (méthode manuelle). Les nitrites et les nitrates ont été dosés sur auto-analyseur Technicon. La mesure des concentrations en chlorophylle *a* était réalisée sur le matériel particulaire retenu sur les filtres GF/F congelés dans l'azote liquide et transportés au laboratoire ; après extraction au méthanol, l'analyse était faite sur un fluorimètre Turner Designs AU-10.

A partir des concentrations en orthophosphates et en chlorophylle *a*, des indices de statut trophique de Carlson (1977) ont été calculés. Bien que discutés car basés sur des caractéristiques de lacs tempérés, ces indices permettent de classer globalement les sites étudiés en fonction de leur richesse ou plutôt de leur potentialité nutritive. Ainsi un indice compris entre 50 et 65 correspond à un milieu que l'on peut qualifier d'eutrophe, et un indice compris entre 65 et 80 correspond à un milieu que l'on peut qualifier d'hyper-eutrophe. Lorsque les indices dépassent 80, le milieu est considéré comme dystrophe. Ces valeurs ne sont toutefois que des limites indicatives.

■ Résultats et discussion

Du point de vue du système pélagique, on peut globalement répartir les milieux aquatiques du delta en trois catégories :

– *le fleuve, ses affluents et ses défluent* forment un réseau lotique en interconnexion. Ce réseau assure le transport et l'acheminement des éléments nutritifs dans les zones lenticques de la plaine d'inondation pendant la phase de montée des eaux et pendant la crue. En phase de décrue, il permet aussi la vidange de ces milieux et donc l'exportation d'une partie de ces apports. Ces sites lotiques incluent également certains lacs comme le Débo et le Walado-Débo, qui occupent des dépressions et permettent l'élargissement du lit majeur du Niger et du Diaka, respectivement :

– *les lacs périphériques*, de rive droite et de rive gauche, constituent des entités nettement individualisées qui se remplissent

lors de crue et se vident partiellement lors de la décrue ; dans les deux situations, l'existence et la hauteur de seuils répartis le long du bras d'alimentation et, le cas échéant dans le lac, constituent autant d'éléments qui régulent les vitesses de remplissage et de vidange ;

– *les mares*, enfin, plus ou moins vastes et profondes, pérennes ou temporaires, se comportent comme les lacs évoqués ci-dessus mais avec une réactivité bien plus forte en raison de leur plus petite taille. Leur mise en eau se fera d'autant plus rapidement qu'elles seront proches d'un bras important du réseau fluvial. Leur pérennité en fin de saison sèche dépend essentiellement de la présence d'un seuil, qui permet de retenir à la décrue un volume d'eau suffisant pour contrebalancer l'évaporation.

Le tableau 1 présente les gammes de variation des variables mesurées dans ces trois types de sites du delta, en situation de hautes-eaux et en situation de basses-eaux.

Des conductivités peu élevées

Dans la grande majorité des cas, les conductivités sont comprises entre 30 et 200 $\mu\text{S cm}^{-1}$.

Les eaux du *fleuve* ont une conductivité faible et peu variable (fig. 2a), entre 30 et 80 $\mu\text{S cm}^{-1}$ et augmentant progressivement du sud du delta vers le nord (médiane à 42 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Elles sont un peu plus élevées en période de basses-eaux (médiane à 63 $\mu\text{S cm}^{-1}$) du fait de la forte évaporation.

Les *mares* présentent des conductivités en période de hautes-eaux, après leur remplissage, très proches de celles des eaux du fleuve (médiane à 43 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Lorsque les mares sont permanentes, les eaux résiduelles qui y sont présentes en fin de saison sèche sont rapidement diluées par l'eau de crue envahissante. En situation de basses-eaux, les conductivités sont plus élevées dans ces sites isolés du réseau fluvial (médiane à 112 $\mu\text{S cm}^{-1}$) en raison de l'intensité de l'évaporation en saison sèche.

Les *lacs* de grande taille peuvent garder un volume résiduel important en fin d'étiage. C'est pourquoi après le remplissage des grands sites lacustres, l'eau de mélange y présente des conductivités un peu plus élevées que celles du réseau fluvial et des mares (médiane à 58 $\mu\text{S cm}^{-1}$). En situation de basses-eaux, ces grands lacs peuvent présenter des conductivités supérieures à la

centaine de $\mu\text{S cm}^{-1}$, mais la gamme de variation reflète la diversité des situations que l'on peut y rencontrer et la médiane est plus élevée ($77 \mu\text{S cm}^{-1}$).

Tableau 1
Gammes de variation présentées par quelques variables hydrochimiques dans différents sites du delta intérieur du Niger.
HE : hautes-eaux ; BE : basses-eaux.

	Gamme HE	Médiane HE	Gamme BE	Médiane BE
<i>Conductivité ($\mu\text{S cm}^{-1}$)</i>				
Fleuve	30 - 66	42	39 - 88	63
Lacs	39 - 153	58	36 - 386	77
Mares	34 - 52	43	52 - 554	112
<i>Secchi (cm)</i>				
Fleuve	17 - 167	81	28 - 110	48
Lacs	15 - 190	70	1 - 120	36
Mares	60 - 153	80	4 - 55	17
<i>P-PO₄ ($\mu\text{g l}^{-1}$)</i>				
Fleuve	4 - 44	7	0 - 38	13
Lacs	4 - 60	10	1 - 65	6
Mares	1 - 28	7	1 - 45	7
<i>N-NH₄ ($\mu\text{g l}^{-1}$)</i>				
Fleuve	80 - 393	298	0 - 114	3
Lacs	0 - 431	95	3 - 96	68
Mares	24 - 150	81	2 - 182	60
<i>N-NO₃ ($\mu\text{g l}^{-1}$)</i>				
Fleuve	61 - 628	391	15 - 87	40
Lacs	3 - 432	20	0 - 270	13
Mares	0 - 139	48	1 - 713	15
<i>Somme NID ($\mu\text{g l}^{-1}$)</i>				
Fleuve	388 - 951	723	16 - 147	56
Lacs	25 - 773	112	49 - 361	78
Mares	24 - 818	136	38 - 760	94
<i>Chl a ($\mu\text{g l}^{-1}$)</i>				
Fleuve	2,4 - 7,6	5,0	3,5 - 10	5,5
Lacs	2,7 - 24	7,2	1,9 - 231	15,2
Mares	0,6 - 23,7	2,4	12,3 - 493	36,6

Des eaux turbides

Les eaux des différents milieux de la plaine d'inondation du Niger sont plutôt turbides et le disque de Secchi disparaît parfois dès les premiers centimètres (fig. 2b). Toutes données confondues, une régression exponentielle entre les coefficients d'atténuation lumineuse (k en m^{-1}) et les profondeurs de disparition du disque de Secchi (Z_s en m) fournit un ajustement très hautement significatif ($k = 1,14 + 9,58e^{-3,59 \cdot Z_s}$ avec $r = 0,989$ et $n = 56$). Dans le delta, la relation entre k et Z_s peut également être exprimée sous la forme $Z_s = 1,47 / k$.

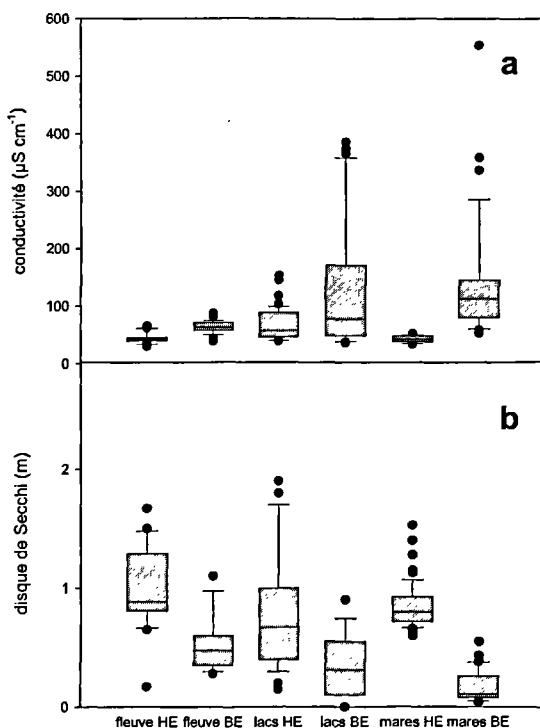


Figure 2
Distribution des valeurs de conductivité (a)
et des profondeurs de disparition du disque de Secchi (b) :
médiane et quantiles (25 et 50 % dans la boîte grisée,
10 et 90 % aux extrémités du trait) et valeurs extrêmes.
HE : hautes-eaux ; BE : basses-eaux.

En période de hautes-eaux, le fleuve présente une large gamme de variation pour les profondeurs de disparition du disque de Secchi : les zones à fort hydrodynamisme (d'origine fluviale, éolien ou résultant d'une combinaison des deux facteurs) sont plus turbides que les zones plus calmes, et la médiane demeure donc relativement élevée (0,81 m). Il en va de même pour les sites lentiques, où la profondeur joue un rôle essentiel quant aux effets de la resuspension d'origine éolienne. Ainsi certaines zones lacustres, probablement peu profondes ou plus sensibles aux effets du fetch en raison de leur orientation, peuvent être très turbides (valeurs de Secchi comprises entre 0,15 et 0,20 m), tandis que d'autres auront une transparence plus forte (de 1,50 à 1,90 m). Dans les lacs et les mares, les médianes sont respectivement de 0,70 et 0,80 m, et reflètent une turbidité plutôt modérée pour ce type de milieu et pour cette situation hydrologique.

La situation est différente pendant les basses-eaux avec une turbidité forte (fleuve) à très forte (mares) et des médianes respectives pour les valeurs de Secchi de 0,48 et 0,17 m. Dans certains sites très peu profonds, le disque disparaît dès les premiers cm, même si dans plusieurs cas le disque était toujours visible alors qu'il touchait le fond situé à quelques décimètres de la surface.

Des eaux pauvres en orthophosphates et en azote inorganique dissous après la crue

La crue est le vecteur de l'enrichissement nutritif des différents types de milieux aquatiques que l'on rencontre dans le delta, et la saisonnalité de ce processus d'enrichissement apparaît nettement dans l'évolution des concentrations. Toutefois, on peut distinguer les apports immédiats liés à la crue proprement dite, apports allochtones ou « nouveaux », des apports liés à la remise en eau des plaines d'inondation, apports autochtones ou « de régénération ». Les plaines sont en effet jonchées de détritus organiques (parmi ceux-ci, les restes de macrophytes et surtout les bouses de bovins représentent probablement des biomasses considérables) qui vont être progressivement dégradés et minéralisés une fois le système en eau.

Les gammes de teneurs en P-PO₄ relevées dans le réseau fluvial, les lacs et les mares sont peu différentes en hautes-eaux et en basses-eaux (fig. 3a). Les concentrations sont rarement élevées,

même en période de crue. La plupart des valeurs sont comprises entre 1 et 20 $\mu\text{g l}^{-1}$, mais peuvent parfois dépasser les 40 $\mu\text{g l}^{-1}$. Il s'agit alors de prélèvements faits en situations particulières, comme par exemple, en saison de crue, de chenaux très isolés ou très distants du réseau fluvial principal, et donc drainant des zones en cours d'inondation.

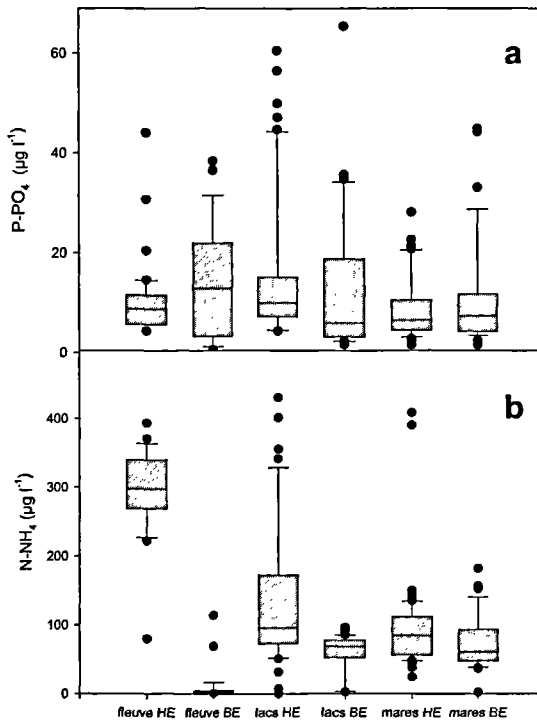


Figure 3

Distribution des concentrations en P-PO₄ (a) et en N-NH₄ (b) : médiane et quantiles (25 et 50 % dans la boîte grisée, 10 et 90 % aux extrémités du trait) et valeurs extrêmes. HE : hautes-eaux ; BE : basses-eaux.

En étiage, ces fortes concentrations s'observent dans des parties temporairement isolées du réseau fluvial, comme par exemple dans des biefs du Diaka ou dans des chenaux de la région du Kotia ou du Walado-Débo, asséchés à partir du mois de mai. Les valeurs

médianes dans les différents sites du delta intérieur du Niger sont du même ordre de grandeur que les concentrations relevées dans la plaine d'inondation de l'Amazone. Elles sont également comparables à ce qui est rapporté pour d'autres sites fluviaux ou lacustres africains non pollués. Par contre, elles sont très inférieures à ce qui est mesuré dans des fleuves pollués d'Europe (tableau 2), où les valeurs dépassent de loin $100 \mu\text{g l}^{-1}$.

Tableau 2
Gamme de variation pour des variables hydrochimiques
en différents sites inondables (moyenne ou médiane
entre parenthèses). Nd : non disponible.

Sites, dates	P-PO ₄ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	N-NH ₄ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	N-NO ₃ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Chl ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Références
Delta intérieur du Niger, 1997-2000	0 - 65 (9)	0 - 393 (73)	0 - 270 (40)	1 - 493 (6)	Cet article
Réservoirs Burkina Faso, 1989-1991	0 - 496	Nd	0 - 1960	3 - 20	Baijot <i>et al.</i> (1994)
49 réservoirs Côte d'Ivoire, 1997	0 - 244 (28)	30 - 694 (49)	0 - 252 (20)	6 - 1790 (160)	Arfi <i>et al.</i> (2001)
Nambengué (Côte d'Ivoire), 2000	3 - 7 (5)	8 - 169 (60)	3 - 28 (5)	17 - 86 (41)	Corbin (2000)
Brobo (Côte d'Ivoire), 2000	3 - 20 (10)	44 - 602 (102)	3 - 10 (6)	10 - 30 (25)	Corbin (2000)
Fleuve Gambie, 1987	0 - 19 (3)	Nd	0 - 84 (13)	0,1 - 1,5 (0,8)	Healey <i>et al.</i> (1988)
Lac Volta, 1989	0 - 248 (3)	Nd	14 - 980 (49)	Nd	Antwi (1990)
Lac Tchad, 1968-1973	0 - 118	Nd	0 - 39	5 - 70	Carmouze <i>et al.</i> (1983)
Rio Negro (Brésil) 1966-1968	3 - 9 (6)	17 - 784 (38)	15 - 53 (34)	0,1 - 16	Furch et Junk (1997)
Rio Solimoes (Brésil), 1980-1981	9 - 47 (25)	4 - 155 (42)	8 - 206 (108)	Nd	Furch et Junk (1997)
39 réservoirs Brésil, Pernambuco, 1998	0 - 239 (3)	0 - 829 (38)	0 - 722 (24)	3 - 221 (35)	Bouvy <i>et al.</i> (2000)
Saône (France), 1989-1991	0 - 1000 (300)	0 - 16000 (315)	0 - 1800 (995)	Nd	Agence de l'eau RMC (1999)
Rhône (France), 1989-1991	0 - 800 (160)	0 - 16000 (325)	0 - 1400 (565)	Nd	Agence de l'eau RMC (1999)
Lac Leman, 1996-1997	0 - 31	1 - 68	100 - 650	7 - 216 (47)	Cipel (1997)

Les concentrations en ammoniacque en période de hautes-eaux dans le fleuve sont souvent élevées, avec une valeur médiane de $298 \mu\text{g l}^{-1}$. Elles se distinguent très nettement de la gamme de concentrations mesurées en basses-eaux (fig. 3b) : dans cette situation hydrologique, la valeur médiane est particulièrement faible ($3 \mu\text{g l}^{-1}$). Dans les mares et les lacs, les gammes sont moins étendues, mais les médianes sont peu différentes. Les fortes concentrations mesurées lors de la crue peuvent correspondre au lessivage et au drainage de zones asséchées pendant l'étiage, où de nombreux composés organiques s'accumulent. Lors de la montée des eaux, résidus végétaux et bouses des très nombreuses têtes de bétail qui fréquentaient le lit mineur pendant l'étiage sont entraînés dans le réseau fluvial, où leur dégradation peut se dérouler relativement rapidement. Dans un contexte hydrodynamique peu favorable à la productivité primaire et donc à la consommation d'azote minéral, l'ammoniacque s'accumule dans la colonne d'eau (Orange *et al.*, ce volume)¹. Par contre en basses-eaux, ce composé participe à la production primaire, et sa concentration dans les différents milieux va donc fortement diminuer. Les valeurs mesurées dans le système fluvial Niger sont caractéristiques des eaux naturelles, et sont donc très inférieures à ce qui peut être observé dans certains cours d'eau européens (tableau 2).

Si les gammes de concentration en nitrates sont relativement étendues dans la plupart des milieux étudiés (fig. 4a), les valeurs médianes sont plutôt basses, à l'exception toutefois du fleuve en hautes-eaux ($391 \mu\text{g l}^{-1}$). Quelle que soit la saison, ce composé était même quasiment épuisé dans certains sites lacustres et dans de nombreuses mares. Les valeurs médianes dans ces sites étaient comprises entre 15 et $48 \mu\text{g l}^{-1}$. On se retrouve donc dans une situation comparable à celle de l'ammoniacque, avec des concentrations fortes en période de crue (sous l'effet combiné du drainage régional et du lessivage local) et faibles en étiage à la fois en raison de l'arrêt des apports fluviaux et en relation avec l'assimilation par l'échelon primaire.

La distribution des valeurs de la somme des composés azotés dissous (nitrites + nitrates + ammoniacque) illustre l'importance des apports azotés par le fleuve pendant la période de crue (fig. 4b), la

¹ Orange D., Arfi R., Bénech V., Kuper M., Marieu B., ce volume – « Impact de la dynamique hydrologique sur les cycles de nutriments en zone inondable tropicale sahélienne ». In : *partie 2*.

gamme de valeurs dans le système fluvial s'étendant de 388 à 951 $\mu\text{g l}^{-1}$ avec une valeur médiane de 723 $\mu\text{g l}^{-1}$. Par contre, les eaux du fleuve sont treize fois moins chargées en azote inorganique dissous en période de basses-eaux (56 $\mu\text{g l}^{-1}$). Dans les sites lacustres, on observe des concentrations élevées en hautes-eaux comme en basses-eaux, mais les médianes des prélèvements (112 $\mu\text{g l}^{-1}$ et 78 $\mu\text{g l}^{-1}$ respectivement) reflètent une situation de relative pauvreté en azote inorganique dissous dans les lacs.

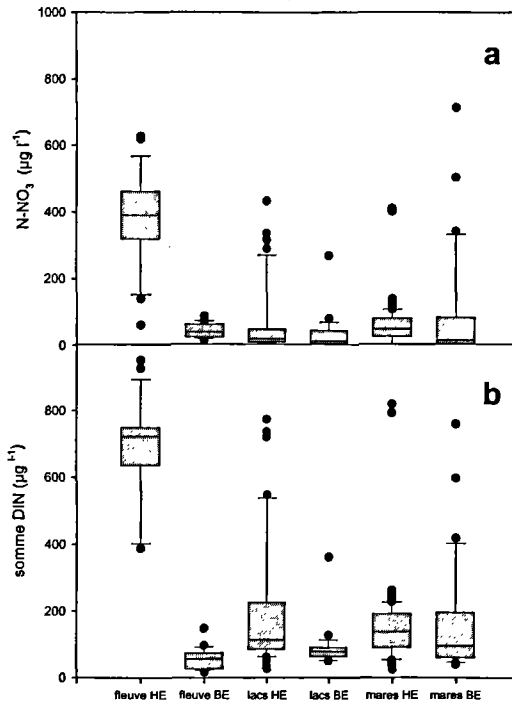


Figure 4

Distribution des concentrations en N-NO_3 (a) et en azote inorganique dissous (b) : médiane et quantiles (25 et 50 % dans la boîte grisée, 10 et 90 % aux extrémités du trait) et valeurs extrêmes. HE : hautes-eaux ; BE : basses-eaux.

La période de crue, allant d'août à fin octobre, permet donc le transport d'une eau relativement enrichie en éléments nutritifs azotés, mais plutôt pauvre en orthophosphates. Le transfert de ces

nutriments à la plaine inondée et leur distribution dans les milieux connectés se fait progressivement, en fonction de l'éloignement des axes fluviaux principaux. Les potentialités nutritives des différents milieux du delta à un moment donné seront donc très contrastées. Pendant la période d'étiage, allant de fin janvier à juin, les débits sont beaucoup plus faibles. La charge nutritive est alors peu élevée, sauf dans certains milieux isolés où l'augmentation progressive de la turbidité va rapidement limiter la production primaire et permettre le maintien de concentrations toujours fortes. Le fleuve transporte le plus souvent une eau fortement limitée en phosphore, puisque le rapport N/P est généralement très supérieur à 16 (fig. 5a).

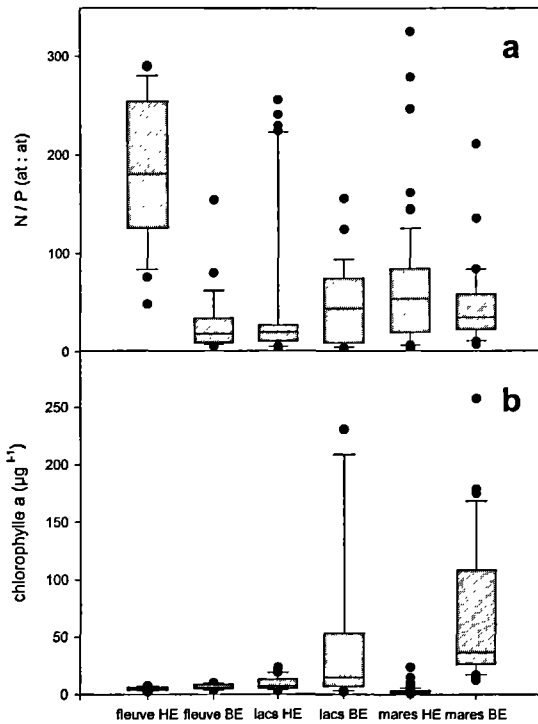


Figure 5
 Distribution du rapport [azote inorganique dissous / P-PO₄] (a) et de la concentration en chlorophylle a (b) : médiane et quantiles (25 et 50 % dans la boîte grisée, 10 et 90 % aux extrémités du trait) et valeurs extrêmes. HE : hautes-eaux ; BE : basses-eaux.

Des biomasses phytoplanctoniques et des indices trophiques fortement variables

Comme on pouvait le penser en étudiant un système combinant milieux lenticques et milieux lotiques, c'est dans les sites fermés ou semi-fermés comme les mares et les lacs que les concentrations en chlorophylle *a* sont les plus élevées, en particulier en période de basses-eaux. Les valeurs médianes sont respectivement 36,6 et 15,2 $\mu\text{g l}^{-1}$, alors qu'elles sont 2,4 et 7,2 $\mu\text{g l}^{-1}$ en période de hautes-eaux (fig. 5b).

Certains sites lenticques présentent des concentrations très élevées, supérieures à 100 $\mu\text{g l}^{-1}$. Ces fortes valeurs correspondent parfois à des efflorescences de cyanobactéries. Dans le réseau fluvial, les gammes de variation et les valeurs médianes correspondant aux deux saisons hydrologiques sont tout à fait comparables. Elles reflètent des concentrations en chlorophylle *a* non négligeables, puisque comprises entre 2 et 10 $\mu\text{g l}^{-1}$. Toutefois cette biomasse présente globalement une très forte variabilité spatiale. Ainsi le réseau fluvial semble être constitué par une juxtaposition de milieux indépendants, de biefs qui certes sont connectés et communiquent mais présentent un continuum peu marqué.

En utilisant les indices trophiques en tant qu'indicateurs instantanés ou saisonniers, la plupart des milieux en situation de crue peuvent être qualifiés de mésotrophes ou modérément riches. On remarque toujours l'opposition marquée entre milieux lotiques et milieux lenticques, et en situation de hautes-eaux, les lacs centraux ne se différencient pas du réseau fluvial, à la différence des lacs périphériques :

- en étiage, si les sites fluviaux sont toujours mésotrophes (voire parfois oligotrophes), les sites isolés montrent une richesse plus marquée et peuvent être qualifiés d'eutrophes ou d'hyper-eutrophes, qu'ils soient de petite taille (comme les mares) ou de grande taille (comme le lac Korientzé) ;
- en situation de crue, le temps de résidence des eaux est très réduit, et les lacs Débo, Korientzé et Walado-Débo sont traversés par un flux d'eau important. Même les sites de la plaine inondée présentent un fort renouvellement de leurs eaux, aussi bien en phase de montée des eaux (du lit mineur vers le lit majeur ou les plaines d'inondation) qu'à la décrue (des plaines inondées vers le fleuve). Ce n'est que lorsque les mouvements d'eau sont très ralentis par une différence de niveau qui s'amenuise rapidement ou

lorsque ces milieux sont isolés du système fluvial que le temps de séjour de l'eau dans un site donné augmente considérablement, ce qui permet aux processus de minéralisation et de recyclage de se développer. Cette situation de confinement, qui peut même s'appliquer à des sites de grande taille comme le lac Korientzé, peut autoriser une forte productivité primaire bien que les conditions d'éclairement de la colonne d'eau soient peu favorables. Dans ces milieux où la profondeur n'excède pas quelques décimètres et où l'hydrodynamisme induit par le vent est efficace, ce paradoxe pourrait s'expliquer par la proximité de l'interface eau-sédiment et de la couche euphotique, ce qui assure un enrichissement nutritif régulier des tous premiers décimètres de la colonne d'eau, là où l'éclairement n'est pas limitant. La biomasse phytoplanctonique ainsi produite est ensuite distribuée dans toute la colonne d'eau pour aboutir, de manière pérenne ou temporaire, à l'interface eau-sédiment.

Si l'on considère les indices trophiques en tant qu'indicateurs globaux, il faut tenir compte des situations les plus défavorables. Les sites fluviaux du delta intérieur du Niger doivent alors être considérés comme plutôt mésotrophes, tandis que les sites isolés sont de type eutrophe, voire hyper-eutrophe.

Paradoxe liant biomasses phytoplanctoniques et conditions environnementales

On est donc en présence d'une contradiction : en situation de crue, les apports nutritifs sont importants mais les biomasses phytoplanctoniques sont plutôt faibles, même en milieu lentique, alors qu'en situation d'étiage, avec une turbidité souvent forte et des potentialités nutritives en apparence moins marquées, les biomasses algales sont élevées. Comment expliquer ce paradoxe ?

Pour se développer, les producteurs primaires, planctoniques ou fixés, ont besoin d'éléments nutritifs et de lumière :

– bien que la ressource nutritive, qu'elle soit d'origine exogène ou recyclée localement, semble rarement limitante dans le système du delta intérieur du Niger (au moins en terme d'azote), l'accès aux nutriments sera d'autant plus aisé que le site est peu profond, facilitant les échanges entre la couche où se produit la minéralisation et la couche où se produit la production primaire qui doit nécessairement être éclairée ;

– l'accès à la lumière sera différent pour les macrophytes selon qu'ils sont immergés ou émergés. Lorsque leur appareil végétatif est émergé (il s'agit alors d'hélophytes, c'est le cas du bourgou dans les plaines d'inondation), la lumière n'est pas limitante. Les organismes périphytiques peuvent optimiser leur accès à l'énergie lumineuse, dans la mesure où la variation de la hauteur d'eau n'est pas trop rapide. Il n'en va pas de même pour le phytoplancton, dont l'accès à la lumière va dépendre de la turbidité du milieu. Cette turbidité sera d'autant plus forte que les particules minérales et détritiques en suspension dans l'eau seront nombreuses. Elle dépendra aussi de l'auto-ombrage du phytoplancton, en particulier en cas d'efflorescence dans les couches d'eau superficielles.

La chronologie du cycle hydrologique, combinée avec des caractéristiques morphologiques et climatologiques locales, va en fait contrôler l'accès des producteurs primaires à la ressource nutritive comme à la ressource énergétique :

– *au cours des premières semaines d'août, au début de la crue et en situation de faible profondeur*, les apports nutritifs exogènes sont très importants. Les nutriments, et en particulier les composés azotés, ne sont donc pas limitants, mais la turbidité est très forte. Le système est alors limité par la lumière, et la production phytoplanctonique est très faible. Par contre, les hélophytes profitent de l'enrichissement du milieu pour accroître rapidement leur biomasse, dans la mesure où ils puisent les éléments nutritifs qui leur sont nécessaires à la fois dans l'eau (grâce à leurs racines adventices, très développées chez certaines espèces) et dans le sol, grâce à leur système racinaire primaire qui sert à leur ancrage ;

– *entre septembre et novembre, à mesure que le niveau monte*, l'eau du fleuve est moins chargée en matériel particulaire. Les conditions hydrodynamiques permettent la sédimentation des particules amenées par la crue, et la transparence augmente progressivement. En novembre, en situation de hautes-eaux, ni les nutriments ni la lumière ne sont limitants. C'est à cette période que de fortes biomasses chlorophylliennes peuvent être observées, en particulier dans les sites lacustres. Les macrophytes occupent alors la plupart des zones où la profondeur est inférieure à 2,5 m environ, concurrençant fortement le phytoplancton pour l'utilisation des éléments nutritifs ;

– *à la fin de la montée des eaux, en décembre*, les journées sont encore chaudes, mais les nuits peuvent être froides : ce différentiel de température favorise l'installation transitoire d'une stratification

verticale de densité. Or, les apports nutritifs exogènes sont plus faibles en cette phase d'étale de crue, et les nutriments peuvent être temporairement épuisés dans la couche euphotique, même s'ils abondent à proximité du fond. En effet l'absence de mélange vertical, rendu plus difficile à la fois par la hauteur d'eau encore importante et la stratification de densité, ne facilite pas la réalimentation de la couche productive à mesure que les éléments nutritifs y sont consommés. Les nutriments deviennent alors limitants pour la productivité phytoplanctonique mais pas pour les macrophytes, qui peuvent s'alimenter dans le sédiment et dans la couche d'eau proche du fond ;

- *en décrue*, c'est la plaine qui alimente le réseau fluvial et, à mesure que l'épaisseur de la colonne d'eau diminue, tant en raison des sorties d'eau que de l'évaporation, les effets du vent sur les processus de mélange deviennent plus intenses. En janvier et février, en période d'harmattan, la stratification verticale disparaît, ce processus étant favorisé par des épisodes de vents forts. La couche euphotique peut alors être périodiquement réalimentée en éléments nutritifs, et des situations non limitantes, ni en lumière ni en éléments nutritifs alternent alors rapidement avec des situations où la lumière et les nutriments sont simultanément limitants. Au cours de cette période, de fortes biomasses phytoplanctoniques ont été observées ;

- *à partir de mars*, la combinaison d'une faible hauteur d'eau et de la disparition définitive de la stratification permet un mélange vertical permanent. Cette situation est très favorable au phytoplancton du point de vue des éléments nutritifs, mais la faiblesse de la hauteur d'eau favorise la resuspension des sédiments et donc l'augmentation de la turbidité. Cette resuspension est induite par le vent, mais aussi par le piétinement des berges d'un nombre croissant de têtes de bétail qui viennent s'abreuver. L'action des pêcheurs, qui cheminent et pêchent dans les zones peu profondes à l'occasion des pêches d'épuisement, contribue également à la resuspension des particules. Cette forte turbidité induit rapidement une limitation de la production primaire phytoplanctonique par la lumière. Les macrophytes (et les épiphytes associées) ne représentent plus qu'une faible biomasse en raison de l'exondation et de la récolte du riz ou du bourgou. Si les zones lenticules restent très défavorables au phytoplancton, certaines d'entre elles peuvent se transformer en milieux presque exclusivement peuplés de cyanobactéries, organismes qui supportent à la fois une situation de type eutrophe, les températures

parfois très élevées qui y règnent et les conditions de faible éclaircissement que l'on y rencontre. Dans de nombreux sites, on observe également des pullulations de méduses, probablement du genre *Limnocyclus*.

Cette chronologie peut ne pas être en phase avec la demande trophique des consommateurs supérieurs, et en particulier des jeunes poissons, qui voient l'essentiel de leurs phases juvéniles se développer dans la plaine d'inondation, juste après la crue. La productivité primaire phytoplanctonique, somme toute modérée de ces milieux à cette période du cycle hydrologique, peut constituer une limite à la productivité des consommateurs. Si de nombreuses espèces de poissons ont un régime phytophage (au moins pendant le début de leur croissance), on connaît peu le zooplancton local (Dumont *et al.*, 1981 ; Dumont, 1986) et son efficacité dans les transferts trophiques.

Dans ces milieux peu profonds, la combinaison profondeur et vent joue un rôle déterminant dans le piégeage ou la mobilisation des particules. On peut ainsi avoir transitoirement une hauteur d'eau optimale permettant à la fois l'existence de zones profondes favorables au phytoplancton et de zones à macrophytes constituant des sites de piégeage et de véritables « usines à minéralisation ». Dans ces conditions, seul le mélange vertical permet d'assurer la redistribution des éléments nutritifs de la couche profonde vers la couche euphotique, là où ils sont indispensables à la productivité phytoplanctonique.

Dans les plaines d'inondation en situation de hautes-eaux, l'extrême importance que revêtent les macrophytes en général et les bourgoutières en particulier a un rôle déterminant dans la circulation des masses d'eau comme dans le piégeage des particules. Dans ces milieux complexes, la production du phytoplancton et son accessibilité trophique vont donc dépendre des conditions morphologiques, climatiques et environnementales et de leur combinaison au sein de véritables « fenêtres » écologiques. Plus tard dans le cycle hydrologique, les macrophytes et les épiphytes qui leur sont inféodés voient leur biomasses décroître rapidement en saison d'étiage, à la fois pour des raisons naturelles (exondation progressive de la plaine d'inondation) et artificielles (récolte du bourgou pour l'alimentation du bétail). Mais à ce moment, les surfaces en eau sont très réduites, et la plupart des poissons sont réfugiés dans les zones profondes des systèmes fluviaux et lacustres.

Conclusion

Les premières données hydrobiologiques fournissant une information sur les ressources nutritives minérales et sur les biomasses phytoplanctoniques dans les différents types de milieux du delta intérieur du Niger sont aujourd'hui disponibles. Elles ne reflètent pas la grande richesse trophique supposée et montrent surtout l'importance des facteurs environnementaux dans la régulation de la production primaire planctonique.

Par contre, elles permettent de mieux comprendre la dominance des héliophytes, plus à même de tirer parti des importantes ressources nutritives apportées au delta par la crue et assurant en outre une fonction de piège à particules. Bien que non déterminée, l'importance des épiphytes dans le système est probablement grande en raison des surfaces offertes propices à la fixation de ces organismes.

Dans la colonne d'eau en zone inondée, les producteurs « primaires » associent, outre le phytoplancton, des bactéries, des ciliés et des flagellés, mais aussi des épiphytes. Ces différents organismes sont susceptibles de tirer directement parti de la matière organique dissoute (dont une grande part est probablement issue des macrophytes) mais aussi de participer au recyclage de la matière organique particulaire piégée dans les zones couvertes par les héliophytes. Au cours d'un cycle hydrologique, ces sites privilégiés de minéralisation fonctionneraient tout d'abord comme des puits, piégeant une part importante de la biomasse planctonique et la retirant du système pélagique. Dans un second temps, elles feraient office de sources, libérant progressivement des composés minéraux après l'épisode de crue. Mais cet apport nutritif décalé dans le temps survient généralement dans un contexte de forte turbidité, et ne profiterait alors qu'à quelques groupes algaux adaptés et résistants, comme les cyanobactéries.

Bibliographie

- Agence de l'eau RMC, 1999 – *Qualité des eaux du Rhône, évolution 1969-1995*. 105 p.
- Antwi L. A. K., 1990 – *Limno-chemistry of Volta lake 25 years after its formation*. Technical report, Institute of aquatic biology, Accra.
- Arfi R., Bouvy M., Cecchi P., Pagano M., Thomas S., 2001 – Factors limiting phytoplankton productivity in 49 shallow reservoirs of North Côte d'Ivoire (West Africa). *Aquatic ecosystem health and management*, 4 (2) : 123-138.
- Baijot E., Moreau J., Bouda S., 1994 – *Aspects hydrobiologiques et piscicoles des retenues d'eau en zone soudano-sahélienne*. CTA/CEE report, Bruxelles, 250 p.
- Bouvy M., Falção D., Pagano M., Moura A., 2000 – Occurrence of *Cylindrospermopsis* (cyanobacteria) in 39 Brazilian tropical reservoirs during the 1998 drought. *Aquat Microbiol Ecol.*, 23 : 13-27.
- Carlson R. E., 1977 – A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 361-369.
- Carmouze J.-P., Durand J.-R., Lévêque C., 1983 – *Lake Chad: ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. The Hague, Junk, 575 p.
- Cipel, 1997 – *Rapports sur les études et les recherches entreprises dans le bassin lémanique*. Programme quinquennal 1996-2000, Campagne 1997, 163 p.
- Corbin, D., 2000 – *Résultats des analyses portant sur les sites pilotes du programme Flag*. Doc. IRD Bouaké, Côte d'Ivoire, 4 p.
- Denny P., 1985 – *The ecology and management of African wetland vegetation*. Dordrecht, Junk, 344 p.
- Dumont H., Pensaert J., Van de Velde I., 1981 – The crustacean zooplankton of Mali (West Africa). *Hydrobiologia*, 80 : 161-167.
- Dumont H., 1986 – "The zooplankton of the Niger system". In Davies B. R., Walker K. F. (éd.) : *The ecology of river systems*, Dordrecht, Junk : 49-59.
- FAO, 1998 – *Statistiques des pêches*. Annuaire 1998, vol. 86 (1), 713 p.
- Furch K., Junk W. J., 1997 – "Physicochemical conditions in the floodplains". In Junk W. J. (éd.) : *The central Amazon floodplain*, Springer Verlag, Ecological studies, 126 : 69-108.
- Gourcy L., 1994 – *Fonctionnement hydrogéochimique de la cuvette lacustre du fleuve Niger. Bilans et suivis des flux hydriques, particuliers et dissous et des flux de méthane*. Thèse doct., univ. Paris-Sud, Orsay, 271 p.
- Healey M. J., Moll R. A., Diallo C. O., 1988 – Abundance and distribution of bacterioplankton in the Gambia river, West Africa. *Microb. Ecol.*, 16, 291-310.
- Laë R., 1992 – Influence de l'hydrologie sur l'évolution des pêcheries dans le delta central du Niger. *Aqu. Liv. Res.*, 5 : 115-126.

- Laë R., 1995 –
Climatic and anthropogenic effects on fish diversity and fish yields in the central delta of the Niger river. *Aqu. Liv. Res.*, 8 : 43-58.
- Lemoalle J., 1999 –
« La diversité des milieux aquatiques ». In Lévêque C., Paugy D. (éd.) : *Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme*, Paris, IRD : 11-30.
- Lévêque C., 1999 –
« Variabilité du climat et des régimes hydrologiques ». In Lévêque C., Paugy D. (éd.) : *Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme*, Paris, IRD : 32-42.
- Lowe-McConnell R. H., 1985 –
"The biology of the river systems with particular reference to the fishes". In Grove A. T. (éd.) : *The Niger and its neighbours*, Rotterdam, Balkema : 101-140.
- Paugy D., Lévêque C., 1999 –
« Régimes alimentaires et réseaux trophiques ». In Lévêque C., Paugy D. (éd.) : *Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme*, Paris, IRD : 168-190.
- Picouet C., 1999 –
Géodynamique d'un hydrosystème tropical peu anthropisé. Le bassin supérieur du Niger et son delta intérieur. Thèse doct., univ. Montpellier-II, 386 p.
- Quensièrre J., Olivry J.-C., Poncet Y., Wuillot, 1994 –
« Environnement deltaïque ». In Quensièrre J. (éd.) : *La pêche dans le delta central du Niger*, Paris, IER-Orstom-Karthala : 29-80.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R., 1968 –
A practical handbook of seawater analysis. Ottawa, Fisheries research board of Canada, bulletin, 167 p.
- Talling J. F., 1992 –
Environmental regulation in African shallow lakes and wetlands. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 25 : 87-144.
- Welcomme R. L., 1979 –
Fisheries ecology in floodplain rivers. Londres, Longman, 317 p.
- Welcomme R. L., 1986 –
The effects of the Sahelian drought on the fishery of the central delta of the Niger river. *Aquacult. Fish. Man.* : 17 : 147-154.