

Distribution et évolution des biomasses végétales dans le petit barrage de Brobo (centre de la Côte d'Ivoire)

Serge Thomas

Philippe Cecchi

Daniel Corbin

Jean-Baptiste Assamoi

Dans les petits barrages, la production primaire repose en partie sur des formes alternatives ou complémentaires à la production primaire planctonique. Du fait de la faible profondeur des réservoirs, le sédiment peut constituer un support favorable au développement d'algues benthiques actives si elles sont suffisamment éclairées. D'importants peuplements de macrophytes peuvent par ailleurs coloniser la périphérie des retenues, tandis que la présence en grand nombre de supports divers (arbres ennoyés, macrophytes) est susceptible de favoriser le développement du périphyton.

Les quantités relatives de chacun de ces producteurs primaires dépendent de leur compétition pour l'accès et l'exploitation des ressources (lumière et sels nutritifs), de leurs capacités d'adaptation aux changements environnementaux (hauteur d'eau) et de l'intensité des interactions biotiques. Dans les milieux peu profonds, deux états stables sont souvent reconnus, qui opposent des eaux claires, dominées par les macrophytes, à des eaux turbides, où le phytoplancton est le producteur primaire principal (SCHEFFER *et al.*, 1993).

Il existe peu d'études prenant en compte l'ensemble des producteurs primaires d'un écosystème aquatique dans l'objectif d'en étudier globalement et simultanément les dynamiques et interactions (GOLDSBOROUGH et ROBINSON, 1996 ; STEINMAN *et al.*, 1997). Aussi est-il apparu utile d'évaluer la contribution de chacun des compartiments végétaux à la production primaire globale d'un petit barrage type, en complément à l'étude de la dynamique de son phytoplancton, classiquement seul pris en compte pour évaluer le potentiel productif des écosystèmes lacustres (BAIJOT *et al.*, 1994).

Introduction



Recouvrement du réservoir de Morrison, sur le Bandama Blanc au sud de Ferkéssédougou, par des macrophytes du genre *Potamogeton*.

La Sucaf (compagnie sucrière) met en culture plus de 12 000 hectares de canne à sucre dont l'irrigation est assurée par deux réservoirs, celui de Lokpoho et celui de Morrison. L'envahissement de ces deux plans d'eau préoccupe les sucriers qui s'interrogent sur la capacité actuelle réelle des réservoirs.

De juillet 1997 à septembre 1998, quatre campagnes ont ainsi été conduites sur le lac témoin de Brobo, dans l'objectif :

- de caractériser à l'échelle de l'écosystème aquatique et à différentes périodes hydrologiques la contribution de chacun des compartiments primaires à la biomasse végétale totale disponible ;
- de préciser la nature des interactions liant ces divers compartiments. Dans cette optique, on a supposé que le compartiment phytoplanctonique, en déterminant pour partie la disponibilité de l'énergie lumineuse au sein de l'écosystème, intervient comme facteur de régulation du développement des autres compartiments primaires.

Les compartiments pris en compte sont :

- le *phytoplancton*, microalgues de pleine eau ;
- le *microphytobenthos*, microalgues inféodées au fond du lac ;
- les *macrophytes* aquatiques, végétaux aquatiques rivulaires ;
- le périphyton des arbres ou *épixylon*, microalgues poussant sur la partie ennoyée des arbres ;
- le *périphyton* des macrophytes, microalgues épiphytes.

Le barrage de Brobo (4°40' N, 4°49' W), de statut privé, est situé à une trentaine de kilomètres de Bouaké, en zone de savane soudanienne (fig. 1).

Matériel et méthodes

Site d'étude

Créé en 1986 par le barrage de la rivière Soungourou Kan grâce à une digue en terre compactée d'environ 400 m de long, le réservoir draine un bassin versant d'environ 33 km². À la cote 0 (déversement), il possède une superficie de 85 ha, une profondeur moyenne de 2,9 m (pour une profondeur maximale 9,2 m) et un volume de 2,5 Mm³ qui le classe parmi les grands réservoirs de la région. De nombreux arbres enoyés, vestiges de la forêt galerie qui bordait la rivière, en occupent la partie centrale. La faible fréquentation des berges par les troupeaux et les maraîchers limite la quantité d'intrants dans le lac. Le temps de séjour moyen de l'eau du lac est d'environ 900 jours (THOMAS, 2000).



Fig. 1 - Carte de localisation de la retenue de Brobo, dans le centre de la Côte d'Ivoire.

Stratégie et méthodes d'échantillonnage

La contribution des différents compartiments à la biomasse primaire totale (bilan intégré à l'échelle du réservoir) a été étudiée à 4 périodes hydrologiques contrastées (tabl. I).

	Début de saison des pluies	Milieu de saison sèche	Après une grosse pluie (> 100 mm en 5 h)	Fin de saison des pluies
Cote* du lac (m)	-1,2	-2,8	-2,4	-2,75
Volume (Mm ³)	1,6	0,8	0,9	0,8
Surface (ha)	62,8	38,5	43,9	39,1

Tabl. I - Volumes et surfaces du lac de Brobo lors des échantillonnages.

*Référence de la cote 0 : niveau de déversement du réservoir.

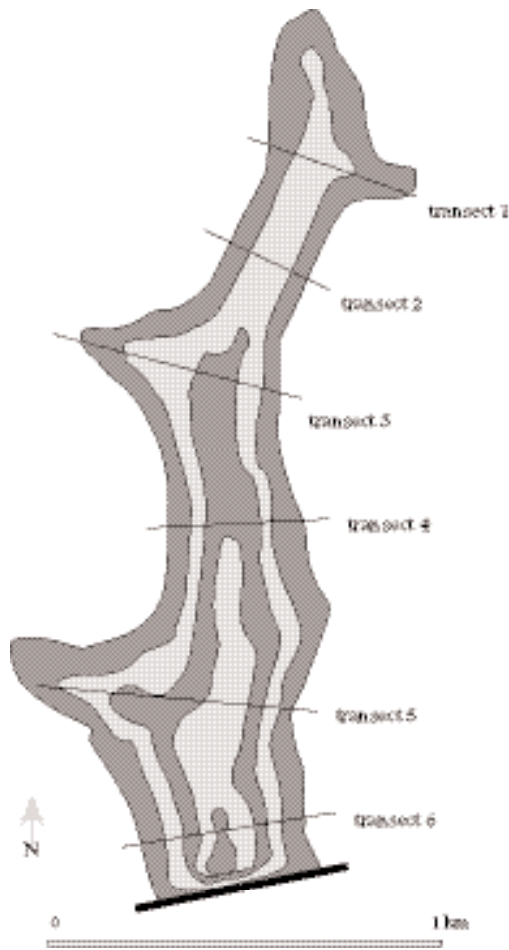


FIG. 2 - Bathymétrie (pas de 2 m) et localisation des transects du lac de Brobo.

Les différents compartiments de producteurs primaires ont été étudiés à partir de 6 transects perpendiculaires à l'axe nord-sud du lac, représentatifs de la variabilité amont/digue ainsi que des particularités de la retenue (baies, chenal, rives sous le vent, etc., fig. 2).

Ces campagnes s'inscrivent par ailleurs dans une surveillance en continu de l'écosystème basée sur des suivis à plus court pas de temps des différents compartiments : hebdomadaire pour le phytoplancton, bimensuel pour le périphyton, mensuel pour les macrophytes. Les quatre campagnes d'échantillonnage globales ont ainsi été replacées dans la dynamique temporelle de l'ensemble de l'écosystème (THOMAS *et al.*, 2000).

Pour chaque transect, l'effort d'échantillonnage a été proportionnel à l'importance relative de chaque tranche de profondeur, qu'elle soit rapportée à une surface (benthos) ou à un volume (phytoplancton). Chaque compartiment primaire a de plus requis un mode de prélèvement adapté :

- phytoplancton : bouteille à prélèvement horizontale de 2 litres ;
- microphytobenthos : carottier d'échantillonnage du sédiment ; seul le premier cm de sédiment a été considéré ;
- périphyton : mise en place de substrats artificiels verticaux immergés dans la partie la plus profonde du lac ; après colonisation, le périphyton est enlevé de son support par brossage ;
- périphyton des macrophytes : collecte des végétaux aquatiques qui lui servent de substrat ; les algues épiphytiques sont séparées des plantes aquatiques par agitation de l'ensemble dans un volume d'eau minérale ;
- macrophytes : arrachage des pieds et découpage aux ciseaux des ramifications inscrites dans un quadrat métallique de 50 cm de côté (0,25 m²). Afin de tenir compte de la disparition des macrophytes du bord vers le centre du lac, les rives sont découpées virtuellement en ceintures qui suivent des isobathes de 50 cm. Les macrophytes sont alors échantillonnés au niveau de la profondeur moyenne de chaque ceinture (0,25 m pour la ceinture 0-0,5 m par exemple) jusqu'à disparition complète.

Les résultats sont estimés en terme de concentration par unité de volume ou de surface. À partir d'une bathymétrie précise du lac, ils sont ensuite intégrés par tranches de profondeur d'un mètre, en rapport aux surfaces et volumes mis en jeu à la période considérée (tabl. I). La surface des arbres a quant à elle été estimée à partir de comptages sur des photos aériennes et d'observations *in situ* (biométrie).

L'indicateur de biomasse repose sur les biomasses pigmentaires (chlorophylle *a*, quantifiée par fluorimétrie après extraction au méthanol des

algues recueillies sur filtre Whatman GF/C, YENTSCH et MENTZEL, 1963) sauf pour les macrophytes, dont les biomasses sont exprimées en poids sec de matière organique. Les facteurs de conversion suivants ont été utilisés :

1 g chlorophylle *a* = 40 g C tandis que 1 g de matière sèche de macrophyte = 0,45 g C (LTIS et LEMOALLE, 1983 ; TALLING, 1992).

Résultats et discussion

La contribution de chacun des compartiments à la biomasse primaire totale du réservoir lors des quatre campagnes saisonnières (histogrammes) est présentée en regard de l'évolution de la cote (pointillés) du plan d'eau (fig. 3 A). Les dynamiques temporelles de chacun des compartiments (fig. 3 B) sont représentées pour la même période. Les diverses campagnes, qui sont des observations instantanées, peuvent ainsi être resituées dans l'évolution générale du métabolisme de l'écosystème.

D'un point de vue environnemental, l'événement majeur est l'absence de remplissage du réservoir lors de la saison des pluies 1997-1998.

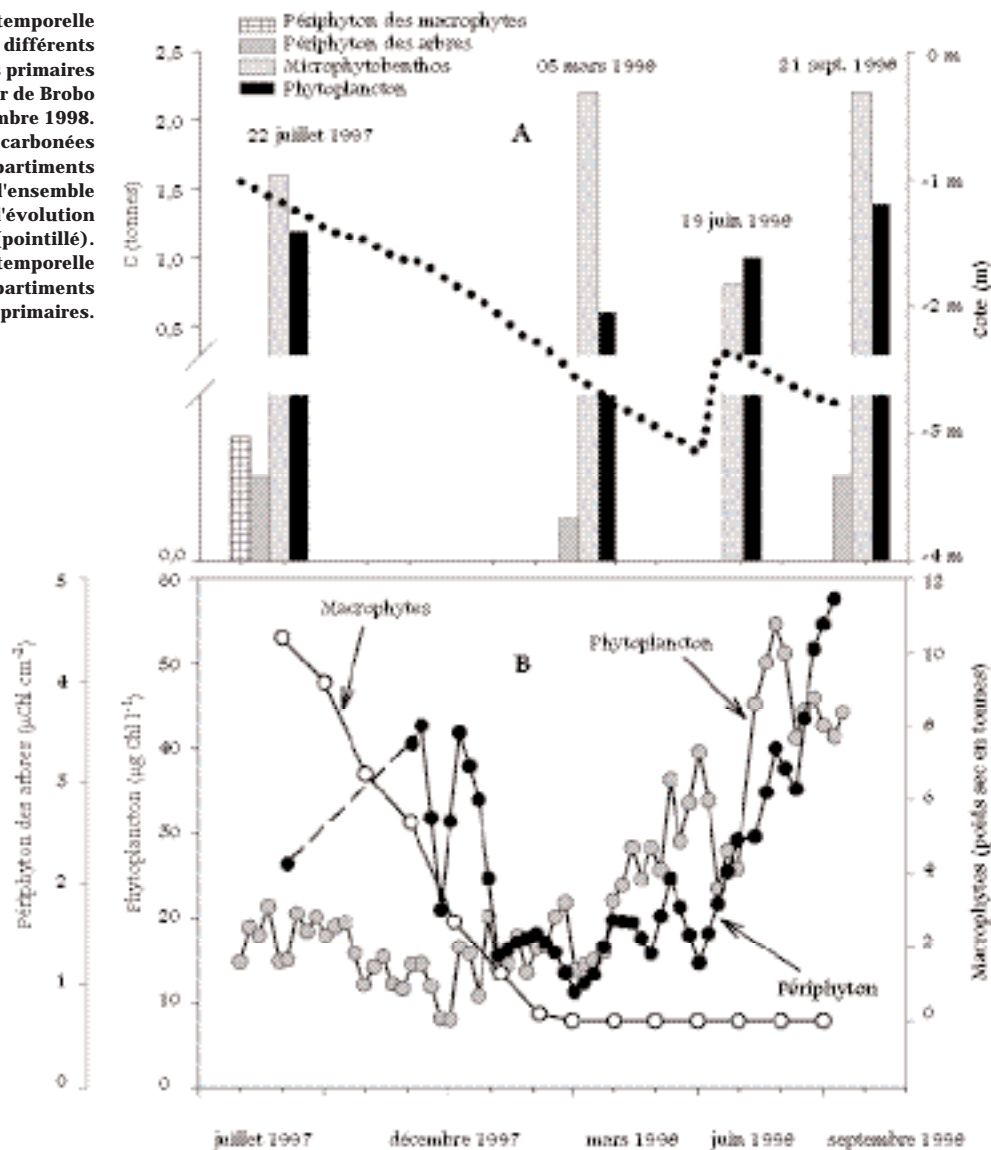
Le cumul pluviométrique pour l'année 1997, de 962 mm, n'est pas différent de ceux observés par exemple en 1992 et 1994 (961 et 958 mm, respectivement ; source Idessa-DCV, Bouaké), tandis que le remplissage s'était correctement effectué ces années-là. Plus que le cumul annuel, le déficit enregistré en septembre et octobre 1997 peut être invoqué : 166 mm d'apports pluviométriques en 1997, contre respectivement 289 et 299 en 1992 et 1994. Ces apports n'ont pas été suffisants pour assurer le ruissellement nécessaire à l'apparition de la crue du marigot, puis au gonflement des eaux du lac. Cette situation, encore jamais rencontrée depuis la mise en eau du barrage en 1986, va générer d'importantes conséquences sur le métabolisme primaire de l'écosystème.

Le compartiment macrophytique, principalement constitué de *Potamogeton octandrus*, disparaît assez rapidement (février 1998) car il ne peut s'adapter à la baisse continue et exceptionnelle du niveau de l'eau (0,2 m par mois). Sa contribution à la biomasse primaire totale était toutefois dominante lors du premier échantillonnage (> 55% de la biomasse carbonée totale).

La contribution du périphyton des macrophytes et des arbres demeure négligeable (tabl. II) quelle que soit la saison considérée (contribution maximale de l'ordre de 2 % de la biomasse carbonée totale, soit 1,5 g de chlorophylle *a*, en juillet 1997).

Les compartiments les plus importants en biomasse sont ceux du microphytobenthos et du phytoplancton. Leurs proportions relatives varient en fonction de la période hydrologique étudiée.

FIG. 3 - Dynamique temporelle et contribution des différents compartiments primaires dans le réservoir de Brobo entre juin 1997 et septembre 1998.
3 A : biomasses carbonées de chacun des compartiments intégrées à l'échelle de l'ensemble du réservoir, en regard de l'évolution de la cote du réservoir (pointillé).
3 B : dynamique temporelle des différents compartiments primaires.



En juillet 1997, les biomasses de ces deux compartiments sont assez semblables (56 % pour le phytobenthos contre 42 % pour le phytoplancton). En revanche, en mars 1998, alors que les macrophytes ont disparu, le compartiment benthique est le plus important en biomasse : 78 % contre 21 % pour le phytoplancton.

	Phytoplancton		Microphytobenthos		Macrophytes		Périphyton des macrophytes		Périphyton des arbres	
	C (t)	%	C (t)	%	C (t)	%	C (t)	%	C (t)	%
Juillet 1997	1,20	18,9	1,60	25,2	3,50	55,1	0,03	0,5	0,02	0,3
Mars 1998	0,60	21,4	2,20	78,3	0,00	0	0,00	0	0,01	0,4
Juin 1998	1,00	55,6	0,80	44,4	0,00	0	0,00	0	0,00	0,0
Septembre 1998	1,40	38,7	2,20	60,8	0,00	0	0,00	0	0,02	0,6

Tabl. II - Biomasses intégrées à l'ensemble du réservoir (tonnes de C) et pourcentages respectifs des divers compartiments primaires hors macrophytes au cours des quatre campagnes d'échantillonnage.

La disparition des macrophytes dans les zones de bordure peut expliquer ce résultat : il n'y a plus d'effet d'ombrage exercé par les macrophytes sur le phytobenthos et, par conséquent, celui-ci peut aisément coloniser les zones de bordure. Ce gain de biomasse en zone peu profonde accroît ainsi de manière très significative l'abondance relative du compartiment microphytobenthique. La faible contribution du compartiment phytoplanctonique s'explique quant à elle par la diminution du volume du lac alors que sa concentration reste comparable à celle observée en juillet 1997 (environ 20 $\mu\text{g l}^{-1}$).

La plus faible biomasse primaire totale est observée en juin 1998, juste après une importante précipitation qui a fait monter le niveau du lac de presque 80 cm en une journée (apport de près de 0,4 Mm³, soit une augmentation de volume d'un facteur 1,5). À ce stade, le niveau du lac était encore inférieur d'environ 3 m à sa valeur normale.

Quantitativement, les compartiments microphytobenthique et phytoplanctonique sont alors très diminués et d'importance relative quasi égale (respectivement 44 % contre 56 % pour une biomasse totale de plus de 40 kg de chlorophylle *a*). La montée rapide des eaux a eu pour conséquence la dilution du phytoplancton dans un volume d'eau 1,5 fois plus grand. Cela explique partiellement la chute de la concentration du phytoplancton qui demeure malgré tout plus importante qu'en mars 1998. Le volume étant plus important, il est donc logique que quantitativement, ce compartiment soit plus important qu'en mars.

La faible proportion massique du microphytobenthos est expliquée principalement par l'action conjuguée de deux facteurs physiques :

– la montée rapide de l'eau de près de 80 cm a engendré une dégénérescence du microphytobenthos qui n'a plus accès à la lumière (dans les zones situées entre Z_{eu} et ($Z_{\text{eu}} + 0,8$ m)¹). À l'inverse, sur les bordures nouvellement submergées, le microphytobenthos n'a pas encore eu le temps de coloniser les substrats disponibles ;

¹ Z_{eu} est la profondeur de la zone euphotique, limitée par la profondeur à laquelle parvient 1% de la lumière incidente. Il s'agit d'une limite physiologique théorique pour les végétaux aquatique, en deçà de laquelle la photosynthèse brute ne compense plus les pertes par respiration.

– ce phénomène est encore accentué du fait de l'augmentation de la turbidité des eaux due aux particules terrigènes provenant de l'érosion pluviale des bords du lac. Même dans les zones encore suffisamment éclairées, ce matériel sédimente sur le microphytobenthos, le privant alors de lumière.

Ces deux facteurs conjugués ont conduit à une sévère et rapide dégénérescence du compartiment primaire benthique.

La plus forte biomasse totale est finalement observée en septembre 1998 et correspond à une forte contribution quantitative des compartiments microphytobenthique et phytoplanctonique.

Cette situation est exceptionnelle, puisqu'à ce moment de l'année, le niveau de l'eau devrait être à son maximum. Les processus de dilution et de réinitialisation des communautés phytoplanctoniques sous l'effet de l'apport massif des eaux de crue ne se sont pas produits. Le réservoir est en phase continue de concentration, brièvement interrompue par une faible crue en juin. Les dynamiques propres associées à chacun des deux compartiments apparaissent ainsi en continuité depuis la saison sèche précédente, et ne sont plus contrôlées que par leurs interactions.

La concentration du phytoplancton est en effet la plus importante enregistrée (plus de 40 $\mu\text{g l}^{-1}$ de chlorophylle *a*) durant toute la période d'étude. La biomasse intégrée du phytoplancton est ainsi nettement plus importante que celle observée en mars 1998, où pourtant la cote du barrage était équivalente.

La relativement faible biomasse intégrée du microphytobenthos observée en septembre 1998 (un peu moins de 60 kg de chlorophylle *a*) par rapport à celle de mars 1998 (70 kg de chlorophylle *a*) s'explique inversement par la forte contribution du phytoplancton à l'atténuation lumineuse, qui passe de 15 % en mars à 40 % en septembre. Cet effet d'ombrage du phytoplancton sur le microphytobenthos diminue ainsi sensiblement son accès à la lumière et donc ses performances.

La contribution du compartiment périphytique des arbres est négligeable par rapport à celles des autres compartiments primaires du lac de Brobo. La faible densité des arbres ennoyés, ainsi que leurs diamètres modestes, n'autorise pas un développement important de périphyton. Ce compartiment ne paraît pas pouvoir jouer un rôle significatif sur la productivité primaire globale au sein de ce type d'écosystème.

Conclusion



***Heterotis niloticus* à Katiali. Encore appelé « poisson cameroun », en raison de l'origine des premiers individus utilisés pour son empoisonnement dans les années 1950, il a fait l'objet de nombreuses introductions dans les lacs artificiels de Côte d'Ivoire. Dans certains réservoirs, la raréfaction des ceintures végétales consécutive à des déficits hydrologiques a provoqué la disparition de cette espèce du fait de l'impossibilité physique pour les poissons de construire les nids dont ils ont besoin pour se reproduire.**

Le compartiment macrophytique et son périphyton associé contribuent assez faiblement à la biomasse primaire totale du lac de Brobo pour la période étudiée, atypique en raison des perturbations hydrologiques rencontrées. En situation normale, les ceintures macrophytiques jouent cependant un rôle important, particulièrement lors des périodes de hautes eaux, en abritant soit à des fins trophiques, soit simplement à des fins d'abris, de nombreuses espèces de poissons qui viennent s'y reproduire (comme par exemple *Heterotis niloticus* qui y aménage son nid). Ces végétaux participent par ailleurs à la rétention des particules en suspension et à l'éclaircissement des eaux, mais aussi indirectement, dans les milieux peu profonds, au comblement des réservoirs.

La disparition brutale des macrophytes, conséquence de l'absence de crue durant la saison des pluies de 1997, s'est traduite par une nette stimulation de la contribution des compartiments benthique et phytoplanctonique. Les plantes vasculaires et en particulier différentes espèces du genre *Potamogeton* sont connues de longue date pour métaboliser des médiateurs chimiques qui inhibent par allélopathie la croissance du phytoplancton (ALLEN, 1971). La disparition des macrophytes a logiquement levé cette inhibition, tandis que dans le même temps, les zones périphériques de la retenue, dégagées de leur couvert végétal, redevenaient des zones propices au phytoplancton et au microphytobenthos. De fait, les

macrophytes n'ont pas colonisé les rives du lac au fur et à mesure de son confinement, de même qu'ils n'ont pas réinvesti les zones inondées lors de l'épisode de remplissage.

Les compartiments phytoplanctonique et microphytobenthique sont finalement les principaux réservoirs de biomasse primaire du lac de Brobo. Leurs proportions relatives varient en fonction du statut hydrologique du lac. D'une manière générale, en termes de biomasses accumulées, c'est le compartiment microphytobenthique qui domine, sauf en période de crue importante. En regard des communautés de poissons classiquement rencontrées dans ce type d'écosystème artificiel, il apparaît que les ressources accumulées par ce compartiment sont faiblement exploitées (Da Costa *et al.*, ce volume). Leur dégradation et minéralisation pourront cependant, dans certaines conditions, contribuer régulièrement à réalimenter en éléments nutritifs les niveaux superficiels de la colonne d'eau, à la faveur d'événements climatiques ou hydrologiques qui redistribueront sédiments et nutriments (Arfi *et al.*, ce volume).

La variable de forçage principale est finalement le niveau de l'eau, qui détermine la nature des interactions entre compartiments (SAND-JENSEN et BORUM, 1991) et en particulier contrôle le rôle de la lumière : effet d'ombrage des macrophytes sur les zones périphériques avant leur disparition ; ombrage exercé par le phytoplancton sur le microphytobenthos par la suite, lors de la phase de confinement du réservoir.

L'absence de remplissage de la retenue de Brobo durant l'hivernage 1998 s'est donc accompagnée d'un profond changement de métabolisme du réservoir. Un tel événement, pour perturbant qu'il soit, n'est pas un fait exceptionnel même s'il est difficile d'en définir la période de retour pour les petits barrages. Au demeurant, les faits écologiques illustrés par cette étude de cas alimentent la théorie des États Stables Alternatifs (SCHEFFER *et al.*, 1993), qui suggère l'alternance possible pour un même écosystème de phases claires, dominées par les macrophytes, et de phases turbides, où le phytoplancton devient le principal producteur primaire.

L'envahissement progressif de nombre de plans d'eau par les macrophytes, à la fois cause et conséquence de leur comblement, oriente le métabolisme des écosystèmes au détriment de la production phytoplanctonique. Cette situation se rencontre fréquemment, notamment dans les zones au modelé très doux où la profondeur des réservoirs était dès le départ très faible : le statut des réservoirs glisse progressivement de celui de petit lac plat à celui de zone humide, aux fonctions et propriétés bien spécifiques.



Petit barrage de Plohoo, à proximité de Nambengué, quelques années après sa mise en eau.

Le site, très plat, n'a pas été déboisé, comme en témoignent les troncs blanchis des arbres de la forêt galerie qui s'étirait le long du marigot, et dont on aperçoit une relique en arrière-plan.

La profondeur est la variable de forçage principale, directement contrôlée par les aléas climatiques et l'usage de la ressource en eau des réservoirs. L'extrême variabilité spatiale des régimes pluviométriques fait peser chaque année et sur chaque petit barrage la menace d'un déficit... ou d'un excès. Dans un cas comme dans l'autre, la perturbation engendrée se traduira par un impact métabolique direct. Cet aléa représente une variable sélective puissante qui, sur le long terme, devrait se traduire par des communautés résilientes vraisemblablement diminuées. Sur le long terme aussi, il est probable que la connectivité des systèmes, tant en saison humide lorsque tout le réseau hydrographique est en écoulement, qu'en saison sèche, à la faveur de tous les échanges induits par les usagers des plans d'eau (pêcheurs, troupeaux, etc. itinérants d'un site à l'autre), compense pour partie l'impact de cette force sélective.

Réintroductions spontanées ou non et re-colonisation des plans d'eau représentent en effet une des clés du maintien de la biodiversité dans les petits barrages. Leur nombre, leur densité et l'intensité des usages dont ils sont l'objet concourent à limiter sur le long terme les effets perturbants d'événements tels que celui décrit dans cet exemple, susceptible à un moment ou à un autre de concerner n'importe lequel des petits barrages de la région.

R é f é r e n c e s

- ALLEN H. L., 1971 – Primary productivity, chemo-organotrophy, and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake. *Ecological Monographs*, 41 : 97-127.
- BAIOT E., MOREAU J., BOUDA S., 1994 – *Aspects hydro-biologiques et piscicoles des retenues d'eau en zone soudano-sahélienne*. Centre technique de coopération agricole et rurale (CTA) ; Commission des communautés européennes (CCE), Bruxelles, 250 p.
- GOLDSBOROUGH L. G., ROBINSON G. G. C., 1996 – « Patterns in Wetlands ». In STEVENSON R. J., BOTHWELL M. L., LOWE R. L. (eds.) : *Algal Ecology*, Academic Press, NY : 77-117.
- ILTIS A., LEMOALLE J., 1983 – « The aquatic vegetation of Lake Chad ». In CARMOUZE J.-P., DURAND J.-R., LÉVÊQUE C. (eds) : *Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, Junk Publishers, The Hague : 125-144.
- SAND-JENSEN K., BORUM J., 1991 – Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 41 : 137-175.
- SCHEFFER M., HOSPER S. H., MEIJER M. L., MOSS B., JEPPESEN E., 1993 – Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 275-279.
- STEINMAN A. D., MEEKER R. H., RODUSKY A. J., DAVIS W. P., MCINTIRE C. D., 1997 – Spatial and temporal distribution of algal biomass in a large subtropical lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 139 : 29-50.
- TALLING J. F., 1992 – Environmental regulation in African shallow lakes and wetlands. *Revue d'Hydrobiologie tropicale*, 25 : 87-144.
- THOMAS S., 2000 – *Les différents producteurs primaires d'un petit barrage tropical africain : dynamiques et interactions (Brobo, Côte d'Ivoire)*. Thèse de doctorat, univ. Paris-VI, 246 p.
- THOMAS S., CECCHI P., CORBIN D., LEMOALLE J., 2000 – The different primary producers in a small African tropical reservoir during a drought: temporal changes and interactions. *Freshwater Biol.*, 45 : 43-56.
- YENTSCH C. S., MENTZEL D. W., 1963 – A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.*, 10 : 221-231.