

# L'INSTABILITÉ PHYSIQUE, FACTEUR D'ORGANISATION ET DE STRUCTURATION D'UN ÉCOSYSTÈME TROPICAL SAUMÂTRE PEU PROFOND : LA LAGUNE EBRIÉ

*Physical instability : factor of organization and structuration of a shallow brackish tropical ecosystem*

D. GUIRAL

Centre de Recherches Océanologiques, B.P. V 18 Abidjan, Côte D'Ivoire

**RÉSUMÉ** – La lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) d'une superficie de 566 km<sup>2</sup> pour un volume de 2,7 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> est le système lagunaire le plus important de l'Afrique de l'Ouest. Située parallèlement à l'Equateur, le long de l'Océan Atlantique, elle est soumise à un climat de type équatorial caractérisé par de faibles variations saisonnières à l'exception du régime des précipitations. Elle est en relation permanente avec l'Océan par un canal artificiel et est alimentée par 3 fleuves dont le plus important de régime tropical de Comoé représente 65 % des apports continentaux. Son hydrochimie est directement dépendante de l'importance relative de ces divers apports. De plus, leur localisation ponctuelle et dissymétrique se traduit par une grande hétérogénéité spatiale de la composition chimique moyenne des eaux. Ces particularités expliquent aussi les variations locales de l'amplitude annuelle des concentrations ioniques. Avec des apports fluviaux et océaniques respectivement 3 et 14 fois supérieurs au volume de la lagune ce milieu peut être considéré comme fortement renouvelé. Cependant, ces valeurs globales masquent une très grande hétérogénéité de situations opposant en particulier des secteurs peu renouvelés oligo-halins alimentés par les seules précipitations à des secteurs estuariens très instables à fort taux de renouvellement et à degré de stratification variable selon les saisons.

La turbidité est très élevée en relation avec les apports fluviaux (estimés annuellement à 0,42 x 10<sup>6</sup> tonnes) mais surtout par l'importance des turbulences liées au vent et à la circulation de masses d'eau d'origine différente mises en mouvement par la propagation des marées et des crues en lagune. L'impact de ces instabilités hydrodynamiques est renforcé par la faible profondeur moyenne de la lagune (69 % des fonds sont inférieurs à 5 m). La moitié du matériel particulaire provient de la remise en suspension des sédiments de surface et moins de 10 % des apports fluviaux annuels constitués de quartz et kaolinite sont définitivement expulsés dans l'Océan. L'alternance de phase de redistribution et de sédimentation différentielle se traduit par un comblement progressif des fosses et par des faciès sédimentaires strictement dépendants de la bathymétrie. La sédimentation au sein des dépressions d'origine fluviale est estimée à 0,5 mm.an<sup>-1</sup> et correspond à un piégeage définitif de ces sédiments fins, anoxiques et riches en matière organique évoluée et réfractaire.

Les communautés biologiques sont directement structurées par les facteurs physiques du milieu (principalement salinité et température) à la fois en fonction de leurs valeurs moyennes et de leurs valeurs extrêmes. D'une manière générale les secteurs hydrochimiquement les plus instables sont colonisés par des communautés peu structurées constituées d'espèces opportunistes très diverses à l'origine de la très forte richesse spécifique de la lagune Ebrié. A l'opposé les espèces des secteurs stables sont peu diversifiées et correspondent à des biocénoses caractérisées par une grande importance des communautés benthiques et des activités de minéralisation de la boucle microbienne. Les flux d'énergie entre les divers échelons du réseau trophique sont essentiellement liés aux déplacements actifs des organismes (énergie auxiliaire secondaire) alors qu'en secteur estuarien ouvert les flux hydrodynamiques assurent l'essentiel de l'importation et de l'exportation des productions. Enfin les stratégies démographiques des diverses populations intervenant au sein d'un même niveau trophique sont essentiellement déterminées par l'intensité

30 SEPT. 1994

ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

40483

Coté :

B

Ex 1

de la prédation auquel ce niveau est soumis. Ce contrôle réalisé par l'amont crée de nouvelles divergences fonctionnelles entre les secteurs confiné et estuarien.

**ABSTRACT** – The Ebrié lagoon (Côte d'Ivoire), covering an area of 566 km<sup>2</sup> with a water volume of  $2.7 \times 10^9$  m<sup>3</sup>, is the most important lagoonal system of West Africa. Parallel to the Equator and located along the Atlantic ocean, it is under the influence of an equatorial climate which is characterized by small seasonal variations apart from the rainfalls regime.

The Ebrie lagoon is in permanent communication with the Ocean through an artificial channel. It is fed by three rivers of which the Comoé river is the most important and responsible of 65 % continental inputs. The hydrochemistry of the Ebrie lagoon is directly dependent on the relative importance of oceanic and continental inputs. Furthermore, the punctual and dyssymmetrical location of the inputs is at the origin of a great heterogeneity of the mean chemical composition of the waters and explains the amplitude of their temporal variations. This environment can be considered as greatly renewed with of fluvial and oceanic inputs which may be 3 and 14 times respectively superior to the volume of the lagoon. However, these global values hide a great heterogeneity of situations particularly opposing less renewed oligohalin sectors only fed by rainfalls to very unstable estuarine areas with a high renewal rate and seasonally stratified.

Due to fluvial inputs but also to the importance of turbulences caused by wind and the circulation of water masses of different origin, the turbidity is very high. The impact of these hydrochemical instabilities is strengthened by the low mean depth of the lagoon (69 % of the depth is less than 5 m). Half of the particulate material derives from the suspension of surface sediments and less than 10 % of fluvial inputs (quartz and kaolinite) estimated at  $0.42 \times 10^6$  tons per year is definitively evacuated in the ocean. The alternance of phase of differential re-distribution and sedimentation leads to progressive filling of depressions. Thus, sedimentary facies are strictly dependent on the bathymetry. The sedimentation within the depressions of fluvial origin is estimated at 0.5 mm per year and induces to a definitive trapping of the fine sediments characterized by a high degree of anoxie and by a material rich in refractory organic matter.

The biological communities are directly structured by average and extreme values of the physical and chemical factors (mainly salinity and temperature). The most hydrochemically unstable sectors close to the outlet are colonized by less structured communities which are constituted of very diverse opportunistic species. In the opposite, species from stable zones are less diversified and correspond to biocenoses characterized by a great importance of benthic communities and by mineralization activities of the microbial loop. In this system, the energy flows between the steps of the trophic level are essentially linked to the active movements of biomass (secondary auxiliary energy) while, in the opened estuarine sector, the essential of the importation and exportation productions are made by the hydrochemical flows. Finally, the demographic strategies of diverse populations intervening within the same trophic level are mainly determined by the predation intensity. This control realized by the top-down processes creates new functional divergences between confined and estuarine sectors.

## INTRODUCTION

Parmi les divers écosystèmes aquatiques étudiés sur un plan fonctionnel, les milieux littoraux (lagunes, estuaires, marais-salants) ont été très précocement reconnus comme physiquement contrôlés (Lasserre, 1977). En outre, la forte variabilité spatio-temporelle de ces environnements rend difficile une étude indépendante des composantes spatiales et temporelles de leur hétérogénéité (Fortier *et al.*, 1978). Les cycles biologiques y sont étroitement dépendants des cycles climato-

logiques, hydrologiques et hydrochimiques (Amanieu *et al.*, 1980). Cependant, la reconnaissance de la prépondérance du cadre physique et de sa variabilité, dans et par laquelle se structurent et évoluent les populations et les communautés tend à se généraliser, quel que soit le type d'écosystème étudié. En particulier, les énergies auxiliaires (dénommées énergies de covariance par Margalef) qui permettent de mettre en relation les éléments nécessaires à la réalisation d'un processus apparaissent comme fondamentales dans l'organisation fonctionnelle des écosystèmes (Frontier et Pichod-Viale, 1991). L'existence de ces systèmes carac-

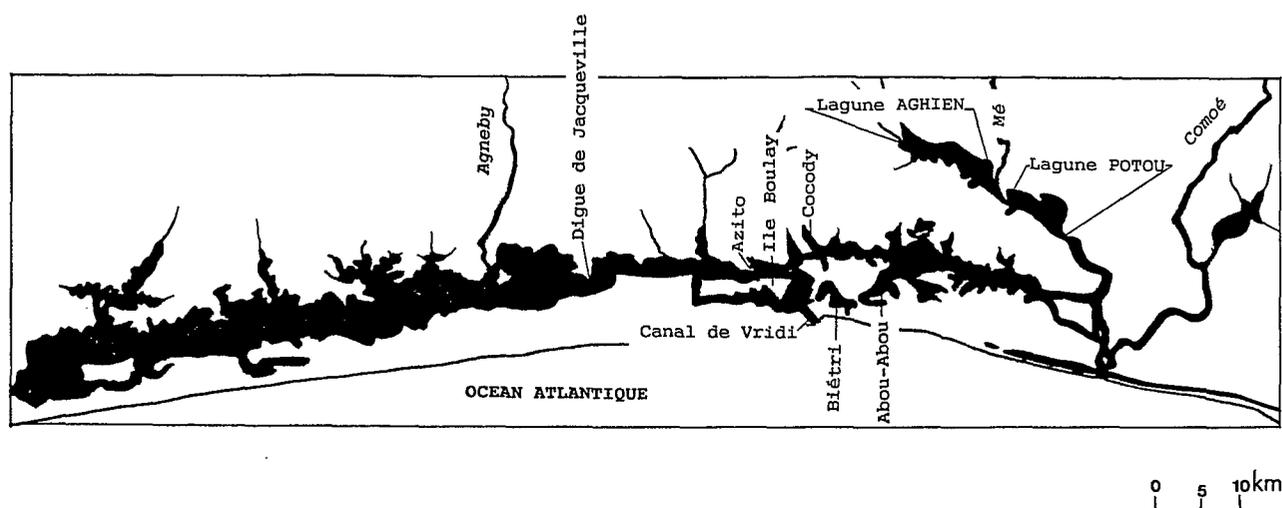


Fig. 1. - Carte de situation : la lagune Ebrié  
The Ebrié lagoon ecosystem

térisés par une organisation de type hiérarchique n'est en effet possible que grâce à un flux ininterrompu d'énergie et de matière entre les divers éléments (ou sous-ensembles) constitutifs du système (Prigogine, 1972; Frontier, 1977). Ces éléments naturellement dispersés dans l'espace ne peuvent interagir que par l'existence de ces énergies auxiliaires qui assurent pour un temps la pérennité qualitative (résilience) et quantitative (stabilité) du système (Holling, 1973).

Dans les écosystèmes aquatiques, les turbulences liées au vent et à l'hydrodynamique de masses d'eau d'origine différente (Powell *et al.* 1975) constituent cette source d'énergie qui permet la structuration et la dynamique des communautés (Fortier et Legendre, 1979; Legendre et Demers, 1984). Ainsi le milieu physique (géomorphologie, hydrologie, climatologie,...) n'est plus seulement considéré comme un cadre dans lequel évoluent les diverses populations mais comme un élément intrinsèque du système (Sverdrup, 1953) à la base des processus (Amanieu *et al.*, 1989) et ultérieurement de leur contrôle (Legendre et Demers, 1985).

Cet article, correspondant à une synthèse de plus de 20 ans d'étude sur le système lagunaire Ebrié, débutera ainsi par une présentation du cadre physique et de sa variabilité. A partir de cette analyse, les conditions particulières imposées par le milieu aux communautés seront dégagées. En outre, de par l'organisation hiérarchisée du monde vivant, cette présentation permettra de décrire les stratégies développées en fonction de la variabilité de l'environnement physique et chimique : par les individus (adaptations étho-physiologiques), par les espèces (stratégies démographiques) et par les communautés (stratégies cénotiques) pour s'établir ou exploiter transitoirement les multiples potentialités que recèle la lagune Ebrié.

## 1. LE BIOTOPE

### 1.1. Présentation générale

Le système lagunaire Ebrié et les lagunes Aghien et Potou qui lui sont rattachées constituent le plus grand ensemble lagunaire de Côte d'Ivoire et de l'Afrique de l'Ouest (fig. 1). Il correspond à une dépression littorale d'origine fluviale creusée lors de la dernière glaciation et séparée du Golfe de Guinée par une barrière sédimentaire constituée de cordons sableux (Tastet et Guiral, sous presse).

La lagune Ebrié s'étend à 5°20 de latitude Nord sur environ 140 km le long du littoral ivoirien. Elle a été mise en communication à l'Ouest avec la lagune de Grand-Lahou par le canal d'Assagny et à l'Est avec la lagune Aby par le Canal d'Assinie. Depuis 1950, elle est en relation avec l'Océan Atlantique par le Canal de Vridi (fig. 2).

Elle est alimentée par trois fleuves d'inégale importance de direction générale Nord-Sud. Le Comoé, présentant les plus forts débits (moyenne annuelle de  $300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  avec des débits de crue supérieurs à  $2000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) prend sa source au Burkina Fasso à 1160 km de l'Océan. Les deux autres, l'Agnèby et la Mé sont des fleuves côtiers dont les bassins versants ont pour superficie respectivement 8900 et 4300  $\text{km}^2$  soit approximativement le 1/10 et le 1/20 de celui du Comoé.

Comparativement à sa longueur, la largeur moyenne (4 km) de la lagune Ebrié est très faible (largeur maximale 7 km). La superficie du plan d'eau est de 566  $\text{km}^2$ . Les profondeurs maximales observées au-dessus d'anciens talwegs sont respectivement de 27 m au sud de l'Ile Boulay et de 26 m en lagune Abou-Abou (fig. 1). Le volume

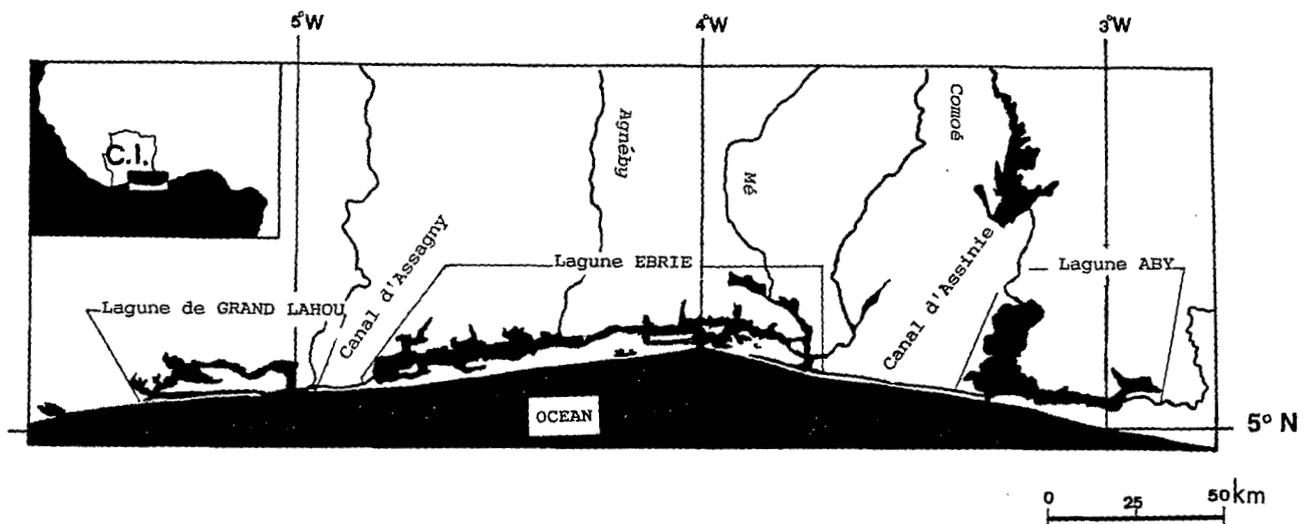


Fig. 2. – Carte de situation : les lagunes ivoiriennes  
*The Ivoirian lagoons*

de l'ensemble du système lagunaire (incluant les baies de Potou et Aghien) est estimé à  $2,7 \times 10^9 \text{ m}^3$  (Varlet 1978) et sa profondeur moyenne à 4,8 m. La lagune Ebrié apparaît ainsi comme un milieu peu profond avec 69 % de sa surface correspondant à des fonds compris entre 0 et 5 m et 43 % entre 0 et 2,5 m (Plante-Cuny, 1977).

Débuté en décembre 1903, le percement du Canal de Vridi ne sera effectif qu'en février 1951 (Semi-Bi, 1975). Réalisé pour la création d'un port en eaux profondes devant se substituer aux warfs pour les échanges commerciaux (évacuation des productions agricoles – importation de produits manufacturés venant d'Europe), cet aménagement est à l'origine du développement d'Abidjan. Avec un taux d'accroissement annuel de 11 % jusqu'à la fin des années 1970 et de 4,7 % entre 1978 et 1988; la population de cette ville était estimée à 1,8 million en 1985.

En l'absence de système d'assainissement, la ville d'Abidjan engendre localement de très importantes pollutions d'origine :

- organique, issue des rejets urbains et des activités agro-industrielles à effet globalement eutrophisant (Arfi *et al.*, 1981) et créant une hyper-eutrophisation à proximité immédiate des rejets (Dufour, 1984),

- chimique (hydrocarbures, organochlorés et métaux lourds) liée au trafic maritime et aux rejets urbains et industriels (Marchand et Martin, 1985)

- et bactérienne (Pagès, 1975; Kouassi *et al.*, 1990) plus concentrée à proximité des berges et dans les baies à faible taux de renouvellement (Guiral et Kouassi, sous presse).

A l'échelle globale du fonctionnement de l'écosystème, cette situation est d'autant plus préoccupante que cette zone en cours d'eutrophisation

est le lieu de passage obligatoire et exclusif des espèces amphidromiques lors de leur migration fleuve-lagune-océan.

### 1.2. Le climat

Située entre les zones de climats tropical sec et équatorial humide, la Côte d'Ivoire est caractérisée par deux types climatiques principaux (Eldin, 1971) auxquels sont associées deux formations végétales climatiques :

- au nord, le domaine de la forêt claire et de la savane est soumis à une seule saison des pluies centrée sur le mois d'août,

- au sud, la formation de la forêt sempervirente, ombrophile et humide est caractérisée par deux saisons des pluies centrées sur les mois de juin et octobre.

D'orientation générale Est-Ouest la lagune Ebrié est strictement incluse dans la zone de climat équatorial. Cependant l'hydrochimie lagunaire est fortement influencée par le régime des précipitations du climat tropical et ceci par l'intermédiaire du fleuve Comoé dont les apports annuels correspondent à 75 % des apports fluviaux totaux (Durand et Guiral, sous presse). En effet, ne recevant aucun affluent important dans la partie basse de son cours (la plupart des affluents se situant dans la partie Nord de la Côte d'Ivoire) le Comoé présente un régime hydrologique très proche d'un fleuve soudanien, caractérisé par une crue unique.

Le tableau I rassemble les caractéristiques climatiques moyennes enregistrées à la station de bioclimatologie d'Adiopodoumé (5°19 de latitude nord, 4°13 de longitude ouest, altitude 29 m) si-

Tabl. I. – Caractérisation climatique moyenne à la station de bioclimatologie d'Adiopodoumé (d'après Monteny et Lhomme, 1980). M : moyenne mensuelle; C.V. : coefficient de variation.

Mean of the climatic characterisation in Adiopodoumé bioclimatology station (after Monteny and Lhomme, 1980). M : monthly mean; C.V. : variation coefficient.

Paramètres	Période		Janv	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct.	Nov.	Déc.
Rayonnement solaire Global (J.cm <sup>-2</sup> .j <sup>-1</sup> )	1968	M.	1520	1737	1891	1927	1755	1311	1222	1149	1355	1658	1758	1498
	1979	C.V.	7,0	6,1	6,1	6,3	7,9	8,5	11,2	12,6	10,0	14,4	7,3	9,9
Température de l'air sous abri (°C)		M.	26,7	27,5	27,7	27,5	27,0	25,6	24,8	24,4	25,0	25,9	26,5	26,3
	1950	C.V.	2,4	2,1	2,2	2,1	1,6	1,9	2,3	2,8	2,1	2,0	1,3	1,7
	1979	M max	31,1	31,9	32,1	31,8	30,9	28,7	27,8	27,3	28,0	29,2	30,5	30,4
		M mim	22,2	23,3	23,3	23,3	23,1	22,4	21,8	21,3	21,9	21,8	22,5	22,2
Vitesse du vent (m.s <sup>-1</sup> )	1966	M.	1,18	1,43	1,53	1,41	1,23	1,25	1,46	1,59	1,67	1,54	1,19	1,01
	1979	C.V.	13,7	11,8	44,5	9,3	11,2	9,1	6,7	4,9	9,6	15,7	9,9	7,1
Précipitations (mm)	1948	M.	28,3	65,4	106,4	143,6	295,7	685,5	250,4	41,0	82,3	168,3	152,3	77,2
	1980	C.V.	112,0	82,0	49,0	49,0	42,0	38,0	85,0	124,0	96,0	69,0	42,0	77,0

tuée à proximité d'Abidjan et sur la rive nord de la lagune Ebrié.

La valeur moyenne du rayonnement solaire est de 1568 J.cm<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>. Les variations saisonnières sont importantes avec des valeurs minimales en juin et septembre (importance de la couverture nuageuse) et de décembre à janvier (brouillards fréquents et établissement de l'harmattan).

En raison de la proximité l'Equateur, la durée de l'éclairement est constante toute l'année et caractérisée par une égalité des jours et des nuits.

La température moyenne annuelle de l'air est de 26,2°C, avec de faibles variations à l'échelle saisonnière. L'écart maximum est de 3,3° entre le mois le plus chaud (mars 27,7°C) et le plus froid (août 24,4°C).

Les vents soufflent principalement de secteur Sud-Ouest et correspondent à l'alizé austral dévié lors de son passage sur l'Equateur. Un vent de secteur Nord-Est, sec, chaud et chargé de poussières (harmattan ou alizé boréal) est observé au cours des mois de janvier et février, pour des périodes de une à deux semaines. Ces deux types de vent soufflent perpendiculairement à l'axe général de la lagune. Leur vitesse annuelle est modérée (1,4 m.s<sup>-1</sup>) avec de faibles variations mensuelles. En relation avec la proximité de l'océan, ces vents essentiellement diurnes (maximum journalier situé entre 12 et 16 h) présentent un rythme nyctéméral très marqué.

L'évaporation moyenne annuelle est de 1 356 mm avec un maximum en mars (141,8 mm) et un minimum en août (82,3 mm). Compte-tenu de la température moyenne élevée, ces valeurs sont faibles et s'expliquent par une humidité relative moyenne supérieure à 70 %.

Les précipitations engendrées par le contact de deux masses d'air : la mousson (humide, d'origine océanique et de secteur Sud-Ouest liée à l'anticyclone de Sainte Hélène) et l'harmattan (sec, d'origine continentale et de secteur Nord-Est lié à la

dépression thermique saharienne), constituent le paramètre climatique le plus variable à l'échelle mensuelle et annuelle.

Le déplacement saisonnier Nord-Sud du front de la Convergence Inter-Tropicale (C.I.T.) en liaison avec les mouvements apparents du soleil entre les tropiques, crée d'importantes variations des précipitations permettant de distinguer 4 saisons (fig. 3) :

a – la grande saison sèche de décembre à avril lorsque la C.I.T. se situe au Sud de la Côte d'Ivoire;

b – la grande saison des pluies de mai à juillet correspondant à près de 60 % du total annuel des précipitations;

c – la petite saison sèche d'août à septembre lorsque la C.I.T. se situe au Nord de la Côte d'Ivoire;

d – la petite saison des pluies d'octobre à novembre correspondant à 16 % du total annuel des précipitations.

Les moyennes annuelles des précipitations pour la période 1950-1986 sont de 2 020 mm. La variabilité inter-annuelle est forte, liée essentiellement à des saisons de pluies plus ou moins marquées. Un facteur 3 existe ainsi entre les précipitations minimales et maximales et deux années consécutives peuvent présenter des valeurs variant du simple au double (1979 : 2 145 mm; 1980 : 1137 mm). Sur ce fond de variabilité se superpose depuis les 20 dernières années une tendance à la diminution des précipitations, en relation avec la sécheresse qui affecte l'Afrique au Sud du Sahara.

### 1.3. Hydrologie

En dehors des précipitations directes, les eaux alimentant le système lagunaire Ebrié comprennent à la fois des apports continentaux par les fleuves et océaniques via le canal de Vridi. Ces

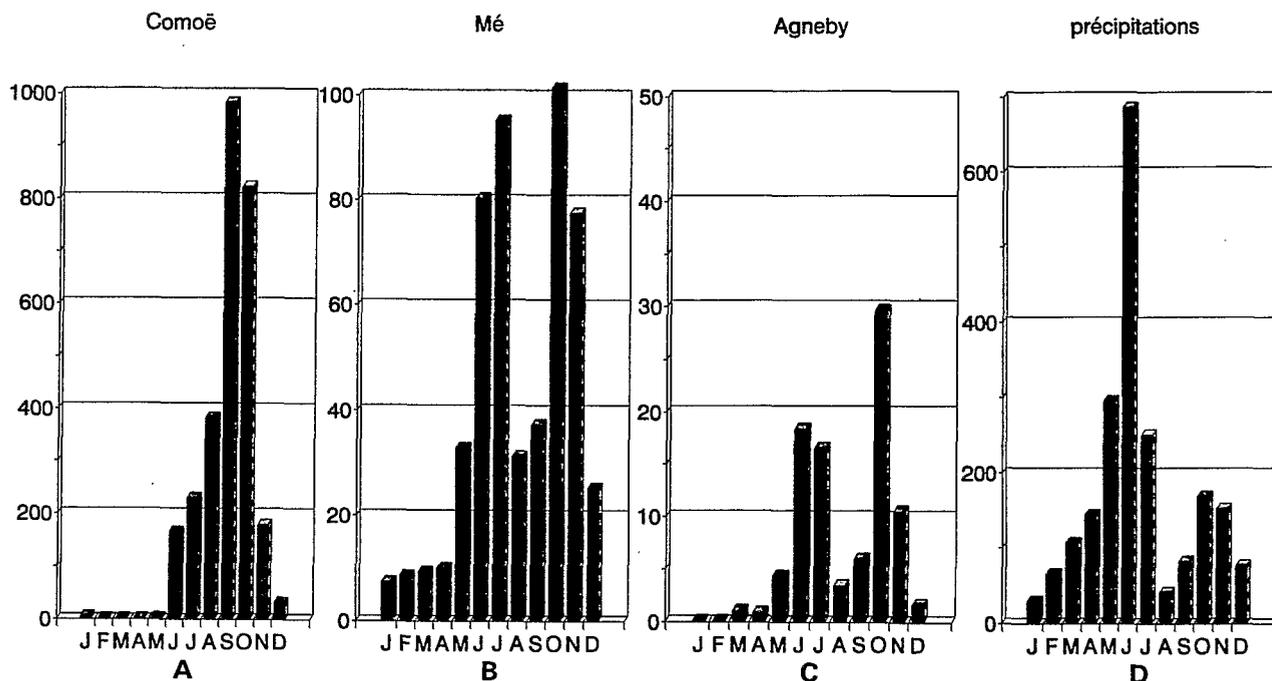


Fig. 3. — Hydrogrammes moyens annuels des fleuves (A — Comoé, B — Mé et C — Agnéby) qui alimentent la lagune Ebrié (en  $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ ). Pluviogramme moyen annuel (D) à la station d'Adiopodoumé (en mm).

Mean annual hydrograms of rivers (A — Comoé, B — Mé and C — Agnéby) feeding the Ebrié lagoon. Mean annual pluviogram (D) in Adiopodoumé station.

apports discontinus dans le temps et l'espace créent des flux d'eau dont les vitesses en surface dépassent souvent  $1 \text{ m.s}^{-1}$ . Des vitesses maximales supérieures à  $2 \text{ m.s}^{-1}$  sont périodiquement observées dans le canal du Vridi. Dans le secteur Ouest de la lagune, non alimenté par des rivières importantes et éloigné du canal de Vridi, les vitesses excèdent rarement  $0,1 \text{ m.s}^{-1}$ .

### 1.3.1. Les apports fluviaux

Les apports fluviaux sont essentiellement représentés par un fleuve de régime tropical le Comoé qui débouche à l'extrémité Ouest de la lagune Ebrié (fig. 1). Le régime de ce fleuve à son arrivée en lagune est caractérisé par un étiage très marqué de janvier à mai (3 % du volume total annuel) et par une saison de crue unique de septembre à octobre (61 % du volume total annuel, fig. 3 A). Il existe ainsi un retard de un à deux mois entre l'arrivée de la crue en lagune et le maximum annuel de précipitation dans le Nord de la Côte d'Ivoire. En lagune, cette onde de crue met plus de 20 j pour parcourir les 38 km qui séparent l'embouchure du Comoé de l'Océan Atlantique via le canal de Vridi (Varlet, 1978).

Deux autres fleuves de régime équatorial de transition (caractérisé par 2 crues d'inégale importance) alimentent la lagune Ebrié : la Mé, débouchant entre les lagunes Aghien et Potou et

l'Agnéby, dont l'embouchure se situe à l'Ouest du canal de Vridi (fig. 1). Avec des bassins versants entièrement inclus dans le secteur forestier du Sud de la Côte d'Ivoire, ces fleuves présentent 2 crues annuelles (fig. 3 B, C) directement corrélées au régime des précipitations du climat équatorial (fig. 3 D).

Les apports fluviaux annuels moyens ont été estimés à  $8,4 \times 10^9 \text{ m}^3$  soit plus de 3 fois le volume total de la lagune (Durand et Guiral, sous presse). En raison de la dépendance qui existe entre ces apports et les pluies, la variabilité inter-annuelle décrite pour les précipitations se retrouve aussi pour ces apports. Le fleuve Comoé qui représente 75 % des eaux fluviales et 65 % des apports continentaux alimentant la lagune contribue pour une part essentielle à cette variabilité. Les régions du Nord de la Côte d'Ivoire qui constituent l'essentiel du bassin versant de ce fleuve sont situées à la limite septentrionale d'avancée de la C.I.T. et se trouvent ainsi soumises à une très forte variabilité inter-annuelle du volume de ses précipitations. De ce fait, le volume maximal écoulé annuel du fleuve Comoé au cours de la période 1950-1986 est 20 fois supérieur au volume minimal. En outre, la sécheresse observée ces dernières années a profondément affecté les régions continentales du Nord de la Côte d'Ivoire et donc les débits du fleuve Comoé. Ainsi de 1981 à 1986, les débits moyens annuels n'ont été que  $110 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$  alors qu'ils étaient de  $161 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$  pour la période

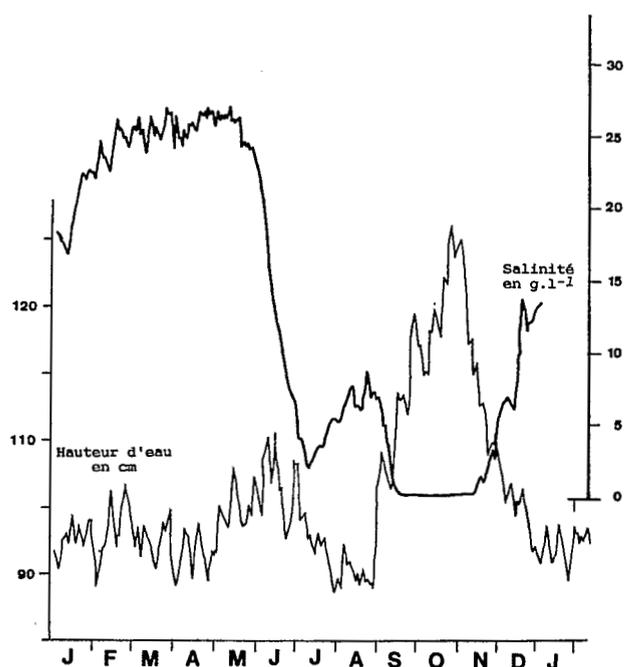


Fig. 4. — Evolution annuelle de la hauteur d'eau et de la salinité des eaux de surface dans une baie estuarienne urbaine de la lagune Ebrié : la Baie de Cocody (localisation de la station cf. Fig. 1).

*Annual evolution of the water level and the salinity of surface waters in an urban estuarine bay of the Ebrié lagoon : the Cocody Bay (the station is displayed in Fig. 1).*

1970-1980 et de  $331 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  pour la période 1960-1970 (Durand et Guiral, sous presse). Ainsi, compte-tenu de l'importance des apports du fleuve Comoé et de leur dépendance vis à vis du régime des précipitations dans le Nord de la Côte d'Ivoire, la variabilité de apports continentaux à la lagune Ebrié est 5 fois supérieure à celle des précipitations locales.

### 1.3.2. Les influences océaniques

La lagune étant en relation permanente avec l'océan, la diminution générale des apports continentaux se traduit par une influence marine de plus en plus importante dans le temps et l'espace. A une échelle saisonnière, cette influence océanique est contrôlée par l'importance des apports d'eau douce et par le niveau moyen de l'océan qui facilite l'évacuation des eaux continentales ou s'y oppose (fig. 4). A une échelle de temps plus réduite, les variations du niveau de l'océan deviennent déterminantes dans le contrôle des flux. Dans la zone proche du canal de Vridi et selon les saisons hydroclimatiques, on observe des périodicités semi-diurnes (alternance haute mer – basse mer) et semi-synodiques (alternance vive eau – morte eau) plus ou moins marquées de la salinité (fig. 5 et 6 B, C) et de la température

(fig. 6 C) des eaux de surface. En zone estuarienne, les marées étant amplifiées par un gonflement des eaux lors des syzygies, ces divers rythmes apparaissent très clairement lors d'un suivi en continu du niveau des eaux lagunaires (fig. 4).

D'une manière générale, le retard par rapport à la marée (à prédominance semi-diurne mais à inégalités diurnes) (le rapport des composantes diurnes principales  $K_1$  et  $O_1$  aux semi-diurnes  $M_1$  et  $S_1$  est égal à 0,23; Picaut *in* Lehay, 1984) augmente et le marnage diminue en fonction de l'éloignement par rapport au Canal de Vridi. A sa sortie, les retards de renverse et donc la durée des flots et des jusants varient selon l'intensité des flux sortants mais comme dans tout estuaire, on observe une propagation plus rapide de la marée haute que de la marée basse (jusant plus long que le flot; Lehay, 1984). Ces retards sont essentiellement déterminés par l'importance des apports d'eau douce et s'échelonnent ainsi selon les saisons :

— entre 10 mn pour les pleines mers de morte eau et 1 h pour les basses mers de vive eau en saison sèche;

— entre 4 h et 2 h pour les étales de basse mer et de haute mer en saison de crue du Comoé (Varlet, 1978). Lors de la traversée du canal de Vridi, un amortissement moyen du marnage d'un facteur 2 est observé.

La propagation de la marée au sein de la lagune diffère selon la direction considérée. Pour un marnage en mer de 100 cm, le retard est d'environ 4 h au confluent du Comoé et le marnage d'un peu plus de 20 cm. En revanche à l'Ouest, pour

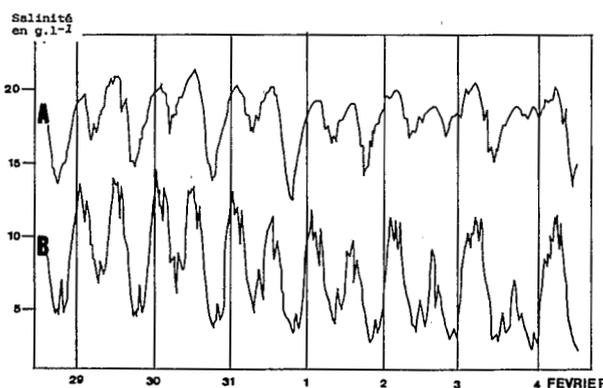


Fig. 5. — Enregistrements en continu au cours de la grande saison sèche (du 29-01-82 au 4-02-82) de la salinité des eaux de surface dans la zone estuarienne de la lagune Ebrié. A – Azito; B – Digue de Jacquerville (localisation des stations cf. Fig. 1).

*Continuous recordings of the salinity of surface waters of the Ebrié lagoon estuarine area during the great dry season (from January 29, 82 to, February 4, 82). A – Azito; B – the Jacquerville dam (stations are displayed in Fig. 1).*

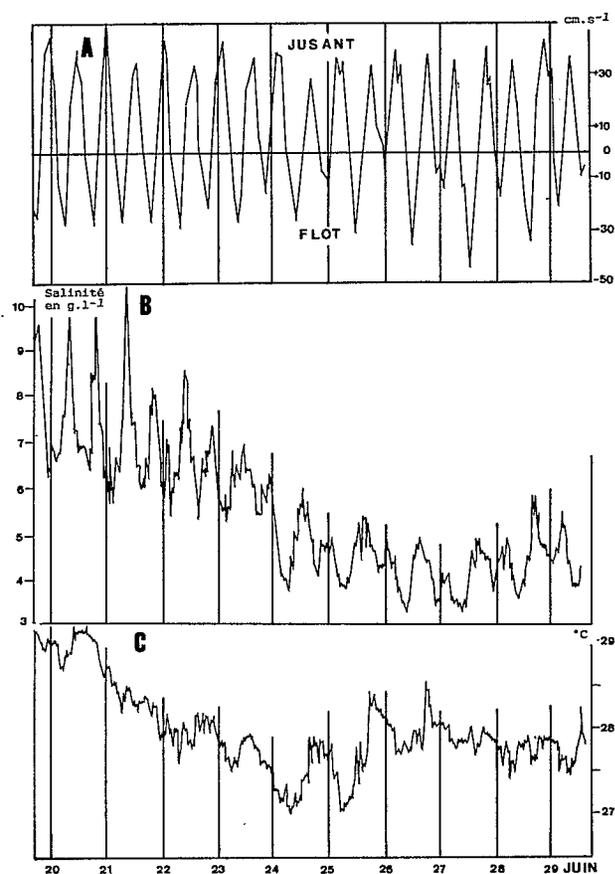


Fig. 6. — Enregistrements en continu à la Digue de Jacqueville lors de la grande saison des pluies (du 20 au 29-06-82) (localisation de la station cf. Fig. 1) : A — de la projection du vecteur vitesse sur l'axe ouest-est correspondant à la direction principale du courant; B — de la salinité; C — de la température.

*Continuous recording, A — of the projection of the velocity vector on the West-East axis corresponding to the main direction of the current; B — of the salinity; C — of the temperature in Jacqueville dam during the great rainy season (from 20 to 29 June 1982) (the station is displayed in Fig. 1).*

une distance sensiblement égale à celle de l'embouchure du Comoé par rapport au canal de Vridi, le retard ne serait que de 2 h et le marnage de 8 cm (Varlet, 1978). Ainsi dans la branche Est, l'onde se propage plus lentement mais en conservant 1/5 de l'amplitude de base, alors qu'à l'Ouest elle se propage plus rapidement mais ne représente plus que le 1/12 de l'amplitude initiale. Ces différences résultent de deux types de propagation distinctes :

- 1) onde progressive normale à l'Est
- 2) onde stationnaire avec interférence entre onde incidente et onde réfléchie à l'extrémité Ouest de la lagune.

En relation avec sa morphologie semi-fermée, un phénomène similaire d'onde stationnaire semble exister dans la lagune Aghien où la marée est

partout en phase. Cependant, la proximité du fleuve Comoé dont une partie des eaux est détournée vers le Nord pendant le flot et l'existence d'un chenal très étroit en voie de comblement par les apports fluviaux de la Mé entre les deux lagunes Potou et Aghien rendent très complexe l'hydrodynamique de ce secteur lagunaire.

Les volumes d'eau océanique entrant en lagune ont été estimés en 1952 à partir d'un bilan d'eau et de sel à  $38 \times 10^9 \text{ m}^3$ , soit 3 fois le volume des apports continentaux et 14 fois le volume de la lagune (Varlet, 1978). Les entrées minimales sont observées en novembre ( $0,3 \times 10^9 \text{ m}^3$ ) et les maximales en mars ( $11 \times 10^9 \text{ m}^3$ ). La comparaison entre les volumes d'eau océanique entrant et le volume de la lagune n'a pas la même portée que celle précédemment réalisée pour les apports d'eau fluviale qui correspondent à un flux unidirectionnel. En effet, au cours d'un cycle de marée, le secteur lagunaire proche du canal de Vridi fonctionne comme un estuaire, et une fraction plus ou moins importante du volume entrant est immédiatement évacuée lors du jusant suivant. Ainsi, les apports d'eaux transitant par le canal correspondent à un mélange d'eau océanique et lagunaire, en proportion variable selon l'importance des apports continentaux et de la hauteur du niveau océanique.

### 1.3.3. Bilan hydrique

Les influences des milieux adjacents au système lagunaire Ebrié (continent et océan) ont une importance très inégale dans le temps et dans l'espace. Il en résulte des taux de renouvellement très contrastés, opposant des secteurs peu renouvelés à des secteurs soumis en permanence à un très fort hydrodynamisme.

1) La zone située à l'ouest de la digue de Jacqueville (fig. 1) est éloignée du canal de Vridi et de ce fait elle est peu influencée par les mouvements d'eau engendrés par les cycles de marées. Elle n'est alimentée que par les précipitations directes et les eaux de ruissellement du bassin versant lagunaire très étroit, limité au Sud au cordon dunaire et au Nord aux bas plateaux. Les eaux de ce secteur sont caractérisées par des salinités faibles (comprises entre 3 et 5 g.l<sup>-1</sup>) et par une grande stabilité physico-chimique. Leur taux de renouvellement moyen est de l'ordre de 0,24 an<sup>-1</sup> (Tabl. II), avec pour certaines années, des apports continentaux équivalents à l'évaporation (Guiral et Ferhi, sous presse).

2) Les eaux situées à proximité du canal de Vridi sont en contact direct et permanent avec l'océan. Elles occupent un secteur lagunaire correspondant au lieu de passage obligatoire de tous les apports continentaux alimentant la lagune Ebrié. Les conditions physico-chimiques y sont ainsi très variables et ceci quelle que soit l'échelle

Tabl. II. — Etude comparative des secteurs ouest et estuarien de la lagune Ebrié (d'après Dufour *et al.*, sous presse). Biomasse en gC.m<sup>-2</sup> et production en gC.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>.  
*Comparative study of the western and estuarine sectors of the Ebrié lagoon (after Dufour et al., in press). Biomass gC.m<sup>-2</sup> and production gC.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>.*

	Saisons	Secteur ouest		Secteur estuarien	
		mini 0,09	maxi 0,53 moyenne 0,24	mini 4	maxi 29 moyenne 9
<b>Taux de renouvellement annuel par les eaux douces (de 1975 à 1986)</b>					
<b>Phytoplancton</b>					
Biomasse	étiage	10,20		2,56	5,07
	pluies	12,50		3,27	11,13
	crues	12,50		1,17	8,20
	année	11,73		2,33	8,13
Production	étiage	0,58		0,29	1,14
	pluies	0,61		0,23	1,08
	crues	0,61		0,15	1,83
	année	0,60		0,22	1,35
P/B	étiage	0,057		0,113	0,225
	pluies	0,049		0,070	0,097
	crues	0,049		0,128	0,223
	année	0,051		0,104	0,182
<b>Zooplancton</b>					
Biomasse	étiage	0,122		0,357	0,292
	pluies	0,048		0,297	0,084
	crues	0,048		0,272	0,094
	année	0,073		0,309	0,157
Production	étiage	0,066		0,049	0,080
	pluies	0,037		0,045	0,019
	crues	0,037		0,023	0,023
	année	0,047		0,039	0,041
P/B	étiage	0,541		0,137	0,274
	pluies	0,771		0,152	0,226
	crues	0,771		0,085	0,245
	année	0,694		0,125	0,249
<b>Poissons</b>					
Biomasse	étiage	2,12		0,26	1,21
	pluies	0,86		0,43	1,62
	crues	0,86		0,33	1,29
	année	1,28		0,34	1,37
Production	année	0,004		0,012	
	année	0,003		0,035	

de temps considérée. En particulier, la salinité varie de 30 g.l<sup>-1</sup> lors de la grande saison sèche (étiage des fleuves et précipitation très faible) à 0 g.l<sup>-1</sup> (conductivité inférieure à 50  $\mu$ S cm<sup>-1</sup>) en période de crue du fleuve Comoé (fig. 4). L'hétérogénéité de ce secteur est encore accrue par les rejets urbains et industriels de la ville d'Abidjan et par l'existence de fosses profondes permettant l'établissement de gradients halins et de densité dont l'intensité varie saisonnièrement. Ainsi en période de forts apports continentaux, on observe la superposition :

— d'un épilimnion d'origine essentiellement continentale oxygéné, euphotique, et soumis à un fort hydrodynamisme,

— et d'un hypolimnion d'origine essentiellement océanique anoxique, aphotique, d'origine essentiellement océanique soumis à un hydrodynamisme très modéré voire nul (fig. 7).

Entre ces deux situations extrêmes de confinement et de renouvellement, existent tous les stades intermédiaires. Selon les rythmes saisonniers et la nature des apports, ces secteurs sans frontières géographiques fixes présentent des eaux à dominante soit océanique, soit continentale (Guiral et Ferhi, sous presse).

## 2. ÉLÉMENTS D'ORGANISATION DE LA LAGUNE ÉBRIÉ LIÉS AUX CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES DU MILIEU

### 2.1. La lagune Ebrié : un milieu peu profond

La faible profondeur moyenne et l'occurrence élevée des fonds inférieurs à 2,5 mètres constituent un élément essentiel de la géomorphologie de la lagune et par voie de conséquence de son écologie. En effet, dans un tel milieu contrôlé par l'hydrodynamisme, les relations eau-sédiment et les échanges eau-atmosphère y sont particulièrement importants.

#### 2.1.1. Sédimentation et hydrodynamisme

La faible profondeur de la lagune conduit à une sédimentation rapide du matériel détritique et entraîne une forte intrication entre les processus anaboliques et cataboliques. Ainsi, le relatif cloisonnement généralement observé entre les sites de production et de minéralisation localisés respectivement au sein de la colonne d'eau et du dépôt est très peu marqué en la lagune Ebrié. En outre, l'interface eau-sédiment est soumise à un flux sédimentaire très intense, en relation avec l'abondance des apports allochtones et des productions *in situ*. L'impact de ces dernières est accru par le faible temps de sédimentation des particules détritiques. De ce fait, la production photosynthétique est essentiellement assurée par le phytoplancton, le phytobenthos ne représentant que 10 % de la production autotrophe totale (Dufour et Durand, 1982). Subissant un enfouissement rapide, le phytobenthos est aussi limité (comme le phytoplancton mais d'une manière beaucoup plus drastique) par la transparence de l'eau en générale inférieure à 2 m (Pages *et al.*, 1979). La faible épaisseur de la couche euphotique résulte :

— d'une coloration jaune des eaux liée à la présence de substances humiques en solution (acide fulvique). Ces composés entraînés par les eaux de ruissellement proviennent du lessivage des dépressions comblées ou en voie de comblement situées à la périphérie du plan d'eau (Tastet et Guiral, sous presse). Ces sols hydromorphes d'origine fluvio-lagunaire présentent des caractères très réducteurs et sont colonisés par des forêts marécageuses ou, dans les secteurs propices à son maintien, par une formation de mangrove à palétuviers (Guiral et Etien, sous presse).

— et de l'importance des charges sestoniques (concentrations comprises entre 10 et 400 mg.l<sup>-1</sup>; Tastet, 1979) dont 60 % correspondent à des particules organiques et 42 % à des cellules actives d'origine phytoplanctonique (Lemasson *et al.*, 1981).

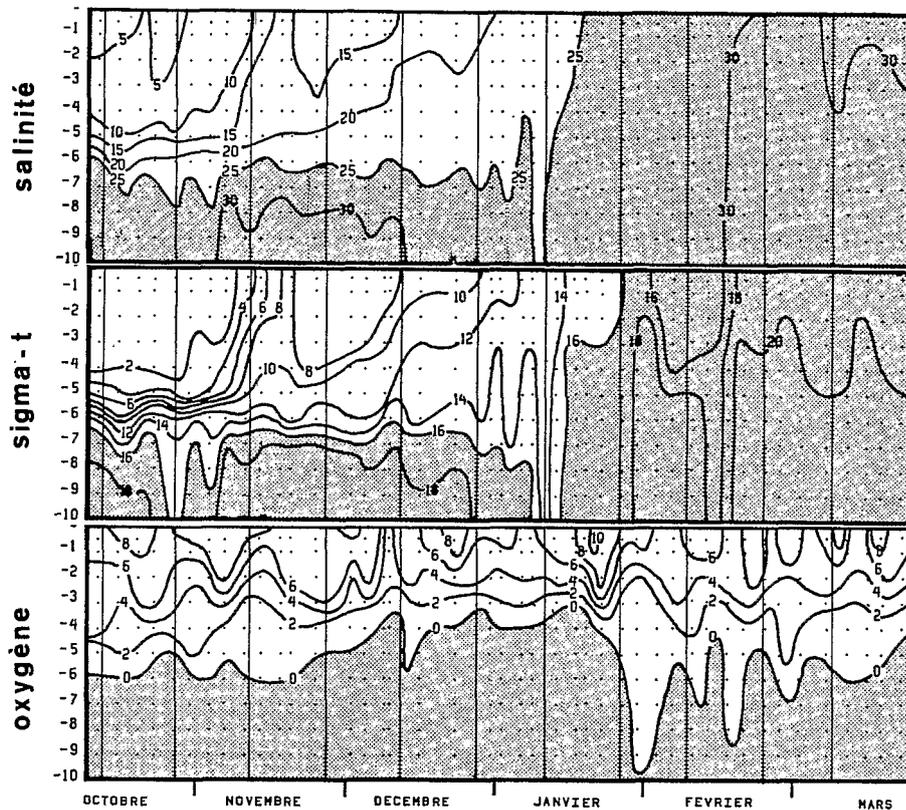


Fig. 7. — Evolution spatio-temporelle, de la salinité, de la densité et des concentrations en oxygène dans une baie stratifiée estuarienne de la lagune Ebrié : la baie de Biétri (localisation de la station cf. Fig. 1).

*Spatial and temporal variation of the salinity, the density and oxygen concentrations in a stratified estuarine bay of the Ebrié lagoon : the Biétri bay (the station is displayed in Fig. 1).*

Les fractions minérales arrivent en lagune sous forme de suspension par les eaux de ruissellement et les fleuves (dont les charges sestoniques sont de l'ordre de  $100 \text{ mg l}^{-1}$ , Monnet, 1972). Ces apports sédimentaires sont estimés annuellement à  $0,42 \times 10^6$  tonnes (Tastet et Guiral, sous presse). Le quartz constitue le minéral prépondérant de ces suspensions, auxquelles sont toujours associés des argiles (principalement de la kaolinite et des interstratifiés) et, en proportion variable, des micas. A leur arrivée en lagune, ces suspensions se déposent par simple décantation et ceci d'autant plus loin que les particules sont plus fines. Ainsi, la sédimentation correspond à un processus continu et intéresse initialement l'ensemble de la lagune. Cependant, les particules les plus fines qui s'associent avec la matière organique sont ensuite remises en suspension dans les zones de hauts-fonds par des phénomènes turbulents générés par circulation des eaux selon des directions et des vitesses différentes et par l'action du vent entretenant de jour un fort clapot le long des berges Nord lorsque le fetch est suffisant. Ainsi, on estime que 50 % des éléments en suspension proviennent du remaniement local des dépôts ce qui contribue ainsi à accroître la turbidité de la lagune (Tastet et Guiral, sous presse).

Près des berges, le clapot fluidifie les vases et entraîne leur écoulement le long des pentes et leur concentration dans les fosses et les chenaux. Ces dépôts qui ne correspondent pas à un bouchon vaseux car les profils verticaux de matière en suspension ne présentent pas de variations significatives susceptibles de révéler l'existence d'eau à forte turbidité à proximité du fond peuvent ultérieurement être repris par l'hydrodynamisme lagunaire. Cet entraînement se réalise préférentiellement en période de faible salinité dans les zones qui présentent une accélération des courants par diminution de la section mouillée. Moins de 10 % des apports sédimentaires se trouvent ainsi expulsés en mer par le canal de Vridi (Tastet et Guiral, sous presse). Le creusement de ce canal dans le prolongement d'un canyon sous-marin (dénommé canyon du « Trou-Sans-Fond ») conduit à une expulsion définitive de ces sédiments et contribue à limiter considérablement les flux sédimentaires d'origine océanique. La réduction de la plage sous-marine, les aménagements portuaires (digue d'arrêt des sables et jetée ouest à l'entrée du canal de Vridi) et l'épi hydraulique que constitue la sortie des eaux lagunaires concourent en effet à bloquer localement la dérive littorale Ouest-Est créée par la houle (Koffi *et al.*, 1989).

Par cette alternance de phases de sédimentation et de resuspension, les particules les plus fines (médian inférieur à 2  $\mu\text{m}$ ) se trouvent exclusivement concentrées dans les fosses où elles constituent des dépôts très abondants (épaisseur supérieure à 50 m; Tastet, 1979) riches en matière organique et anoxiques. Ces fosses stockent ainsi l'ensemble des sédiments non évacués en mer avec un taux de sédimentation moyen de 0,5 mm.an<sup>-1</sup>. A l'opposé, les zones de hauts-fonds présentent un sédiment plus grossier (médian compris entre 40  $\mu\text{m}$  et 2 mm), caractérisé par un relativement bon classement lié au départ des fractions les plus fines. Cette dynamique sédimentaire complexe, contrôlée par l'hydrodynamisme lagunaire à petite (selon les saisons hydroclimatiques) et grande échelle (mouvements turbulents), conduit à une répartition spatiale des faciès sédimentaires selon la bathymétrie, après de multiples phases de redistribution et de ségrégation.

### 2.1.2. Activité sédimentaire

Au sein des sédiments accumulés dans les dépressions lagunaires et correspondant à une crème organique riche en eau et très fluide (particules de diamètre moyen inférieur à 2  $\mu\text{m}$  et de densité de l'ordre de 100 mg.l<sup>-1</sup>), des composés minéraux oxydés sont utilisés en l'absence d'oxygène comme accepteurs terminaux d'électrons pour les réactions cataboliques. Dans la zone estuarienne, les sulfates très abondants dans les hypolimnia d'origine essentiellement océanique sont substitués à l'oxygène, alors que dans les secteurs plus continentaux, des concentrations importantes en méthane (5  $\mu\text{mole.l}^{-1}$ ) suggèrent une utilisation du CO<sub>2</sub> (Caumette, 1985).

A l'échelle de la lagune, les répartitions spatiales des concentrations en carbone et en azote sédimentaire sont similaires à celle définie pour les faciès granulométriques, traduisant ainsi un processus de piégeage, d'immobilisation et de concentration de la matière organique d'autant plus important que la granulométrie du dépôt est fine. Les concentrations en matière organique corrélées avec la granulométrie dépendent de ce fait de la bathymétrie, de l'hydrodynamique et des phénomènes de turbulence.

A cet aspect quantitatif sont en outre associées des différences qualitatives entre les matières organiques des zones sableuses des haut-fonds et vaseuses des dépressions. En effet les rapports C/N sont respectivement de 17,2 pour les vases et de 26,9 pour les sables grossiers. La relative carence en azote observée pour la matière organique associée au sédiment grossier résulte :

1) d'une origine continentale et plus ligneuse des particules détritiques présentes dans les sédiments sableux des hauts fonds. Cette hypothèse est confirmée par l'abondance au sein des dépôts

de débris figurés directement hérités des formations forestières riveraines;

2) d'un ralentissement ou d'une inhibition des processus de minéralisation dans le cas des sédiments vaseux. La matière organique se trouve en effet dans cette situation doublement protégée de l'activité minéralisatrice par les conditions de milieu (anoxie permanente) et par son adsorption sur les fractions minérales argileuses.

En outre, un fractionnement chimique de la matière organique révèle que plus de 50 % des composés organiques présents à l'interface eau-sédiment de ces dépressions correspondent à des molécules très polymérisées et peu extractibles (Guiral, 1984). Ce caractère peu labile de la matière organique découle :

1) de la longue évolution que connaît le matériel détritique avant sa sédimentation définitive au sein des dépressions;

2) du ralentissement des activités bactériennes *in situ*. Caractérisées par un métabolisme exclusivement fermentatif et anaérobie les bactéries hétérotrophes contribuent en effet dans ces dépôts à accélérer les processus d'humification et d'immobilisation de la matière organique (Guiral, 1984).

En zone estuarienne, l'activité sulfato-réductrice plus faible dans les sédiments de surface que dans l'eau libre des hypolimnia (Caumette, 1985) fournit une confirmation indirecte de cette faible activité métabolique des sédiments réducteurs.

### 2.1.3. Relations eau-atmosphère

Si les phénomènes turbulents jouent un rôle déterminant dans la répartition spatiale des sédiments et dans l'orientation des métabolismes sédimentaires, ils contribuent aussi d'une manière déterminante à l'homogénéisation de la masse d'eau. Ce phénomène général à l'ensemble des milieux peu profonds (Kullenberg, 1976) revêt dans le cas de la lagune Ebrié une importance particulière lors de tornades qui créent des seiches dont les amplitudes peuvent atteindre 10 à 15 cm (Varlet, 1978). En outre, dans la zone située à l'Ouest de la digue de Jacquville, un régime régulier de brassage (circulation de Langmuir) s'établit de jour perpendiculairement à la direction des vents dominants de secteur Sud-Ouest et donc parallèle aux berges Nord de la lagune (varlet, 1978). Il reste à préciser l'incidence réelle de ces cellules de convection très structurées sur les processus de production photosynthétique et d'immobilisation biologique des éléments nutritifs.

L'étroite liaison existant à l'échelle annuelle entre l'eau et l'atmosphère se traduit par une évolution des températures dans ces deux milieux selon des cycles sensiblement en phase et avec des variations de même amplitude. La température des eaux lagunaires est généralement 2 à 3°C supérieure à celle de l'air, sauf dans la zone de Vridi

influencée par les eaux océaniques en permanence plus froides (température moyenne annuelle 28,4°C) principalement lors des périodes d'upwelling (20,7°C). A l'échelle journalière, les maximums thermiques présentent un retard de 2 heures en surface et de 3 heures à un mètre de profondeur par rapport au maximum dans l'air. L'existence d'une convection verticale limitant le refroidissement superficiel nocturne entraîne un amortissement de l'amplitude thermique journalière en lagune (2,2°C en surface et 1,9°C à 1 m contre 4,8°C dans l'air). A l'opposé, l'échauffement diurne des eaux superficielles favorise la stabilité verticale de la masse d'eau et freine les mécanismes de diffusion (Varlet, 1978).

Les eaux de la lagune Ebrié sont ainsi en permanence caractérisées par des températures élevées, avec des amplitudes de variations annuelles sensiblement égales voire inférieures aux fluctuations journalières.

## 2.2. La lagune Ebrié : un milieu ouvert aux influences océanique et continentale

L'hydrodynamique et l'hydrochimie résultant de la confrontation de masses d'eau d'origine et de composition chimique différentes constituent un élément essentiel de l'écologie de la lagune, intervenant directement sur la composition spécifique, la structure et la répartition spatio-temporelle des communautés mais aussi sur la dynamique des diverses populations (migration, rythme de reproduction, croissance).

### 2.2.1. Incidences des variations de l'hydroclimat sur les adaptations étho et éco-physiologiques des espèces

En réponse à la relative homothermie des eaux, les espèces présentes en lagune Ebrié peuvent être globalement considérées comme des sténothermes « chauds » qui se caractérisent de ce fait par une grande sensibilité vis à vis des conditions thermiques. Pour de nombreuses espèces, les faibles variations annuelles de température constituent, seules ou en association avec d'autres facteurs du milieu, des stimuli intervenant dans les processus de croissance et de reproduction. Le Copépode *Acartia clausi* qui représente plus de 50 % de la biomasse zooplanctonique totale constitue l'espèce zooplanctonique type de la lagune Ebrié. Il est pérenne, présent dans l'ensemble de la lagune et colonise des eaux de salinité comprises entre 1 et 30 g.l<sup>-1</sup>. Pour ce Calanide, la température est le seul facteur ayant une action significative sur les dépenses métaboliques (respiration/excrétion; Pagano et Saint-Jean, sous presse), et en association avec la richesse phytoplanctonique, sur la vitesse

de développement des divers stades (Saint-Jean et Pagano, 1984). Ainsi, paradoxalement, la croissance et la productivité de cette espèce à l'échelle de la lagune dépendent plus des faibles variations de température que des grandes variations de salinité (Saint-Jean et Pagano, 1984). Une influence de la température est aussi observée pour le Tilapia *Sarotherodon melanotheron* dont la croissance est minimale pendant l'harmattan, période caractérisée en lagune par des températures basses, une salinité élevée et une biomasse algale minimale (Legendre, 1986). Enfin pour *Chrysichthys nigrodigitatus*, le déclenchement de la maturation sexuelle et la ponte correspondent respectivement à une baisse, puis à une augmentation sensible des températures (Hem, 1986).

Si la température apparaît ainsi comme un facteur important de la biologie des espèces, ses variations brutales semblent aussi avoir une très forte incidence sur les communautés sténothermes adaptées à l'environnement lagunaire. En effet, dans les secteurs de la lagune les plus stables d'un point de vue hydrochimique et à l'occasion de tornades survenant en fin de saison sèche, lors de la productivité maximale du système, des mortalités massives affectant une grande partie de la biocénose (Poissons, Crabes et Mollusques) sont périodiquement observées. Lors de ces événements climatiques exceptionnels, les vents violents s'accompagnent de précipitations très importantes (à la fois en intensité et en durée) et d'une réduction drastique des conditions d'éclairement (diminution d'un facteur 5 du rayonnement global). Ces trois facteurs climatiques (vent, précipitations et éclaircissement) concourent à une baisse très brutale des températures (diminution de 4,5 °C des températures moyennes journalières) dont l'effet peut contribuer, compte-tenu de la sensibilité des espèces en présence, à l'intensité des mortalités observées (Guiral et Chantraine, 1983).

De nombreuses espèces exploitent temporairement les richesses trophiques du milieu lagunaire et réalisent au cours de leur cycle vital des migrations entre leur milieu d'origine et la lagune. Ces déplacements sont déclenchés par les variations des conditions physiques du milieu lagunaire (et en particulier de la salinité) et concernent tous les groupes zoologiques susceptibles d'effectuer des déplacements actifs et volontaires. Pour l'ichtyofaune (Albaret, sous presse) et les Crustacés Décapodes (Lhomme, sous presse) le sens de migration des espèces amphidromiques est fonction de leur origine, soit océanique soit continentale. Il est ainsi possible d'individualiser :

1) des espèces d'origine marine adaptées aux conditions lagunaires et présentant une écophase ou une population en mer. Dans cet ensemble, le Poisson *Ethmalosa fimbriata* revêt une très grande importance écologique et économique. Il correspond en effet à l'espèce la plus abondante de la

lagune (constituant 70 % de l'ichtyomasse; Albaret sous presse) dont la pêche annuelle était estimée à 4 100 tonnes en 1976-77, représentant en biomasse 60 % des captures totales (Durand *et al.*, 1978). Le régime alimentaire de ce Clupéidé est très diversifié, à la fois par l'origine (phytoplancton, zooplancton et microbenthos) et par la taille des proies ingérées (entre 80  $\mu\text{m}$  et plusieurs mm). Sa ponte s'opère par poussées successives sans déterminisme bien défini et pour des conditions écologiques très variées (salinité de 5 à 26  $\text{g.l}^{-1}$ ; température de 22,8 à 30,2°C). *E. fimbriata* apparaît ainsi parfaitement adapté à la variabilité de la lagune Ebrié. Espèce opportuniste pélagique de petite taille (moins de 0,03 % de la population présente une taille supérieure à 25 cm; Charles-Dominique, 1982), à reproduction quasi continue, à sex-ratio en faveur des femelles (65 %; Gerlotto, 1979) et à longévité moyenne (3 ans), *E. fimbriata* correspond typiquement à un stratège r (Pianka, 1970). Dans une baie urbaine soumise à d'importants rejets eutrophisants (Baie de Biétri) cette stratégie démographique est confirmée par une fécondité précoce (plus de 50 % des mâles et des femelles sont matures respectivement à 8,1 et 8,4 cm contre 13 et 14 pour le reste de la lagune; Albaret et Charles-Dominique, 1982).

Les Crustacés lagunaires d'origine océanique comprennent essentiellement des Penaeidae (l'espèce la plus importante sur le plan économique étant *Penaeus notialis*) dont les larves et les adultes sont observés en mer alors que les post-larves et les juvéniles constituent une très abondante biomasse en milieu lagunaire. La pénétration des larves âgées de trois semaines par le canal de Vridi suit des rythmes nycthéméraux, lunaires et saisonniers. Les maximums de passage sont observés de nuit en l'absence de lune lors des flots de vives eaux de septembre à janvier et de mai à juin (Garcia, 1978). La migration catadrome s'opère selon des rythmes symétriques au cours desquels ces juvéniles sont soumis à une pêche intense (800 tonnes en 1975; Ecoutin *et al.*, sous presse);

2) des espèces estuariennes d'origine continentale avec comme espèce type pour les Poissons *Chrysichthys maurus* et *C. nigrodigitatus* et, pour les Décapodes, diverses espèces du genre *Macrobrachium*. La reproduction de *C. nigrodigitatus* en milieu lagunaire débute lors de la grande saison des pluies marquée par une diminution importante de la salinité des eaux et des températures sensiblement plus basses. Elle s'achève en septembre-octobre avec l'arrêt des apports continentaux d'origine atmosphérique et fluvial (Otémé, sous presse). L'observation du synchronisme existant entre maturité sexuelle et hydroclimat a été mise à profit pour réaliser les premières reproductions de cette espèce en milieu contrôlé. Depuis 1984, 700 000 à 1 000 000 de larves sont ainsi produites

annuellement par simulation de la variabilité hydroclimatique des eaux lagunaires (Hem, 1986).

En lagune Ebrié, le genre *Macrobrachium* semble être essentiellement représenté par l'espèce *M. vollehovenii*. Les stades juvéniles et adultes de petite taille sont en lagune exclusivement localisés à proximité des embouchures des fleuves. La reproduction s'effectuant en rivière, les déplacements sont opposés à ceux réalisés par *P. notialis* et la migration anadrome peut s'effectuer sur des distances supérieures à 400 km (Ville, 1970).

A l'opposé de ces populations dont l'origine est située dans les écosystèmes adjacents au milieu lagunaire et qui en général correspondent à des espèces « temporaires », existent des espèces « sédentaires » ou « estuariennes » dont tout le cycle vital se déroule complètement et uniquement en eau saumâtre. Ce groupe comprend un nombre d'espèces de Poissons relativement limité (*Tylochromis jentinki*, *Tilapia guineensis* et *T. mariae*, *Sarotherodon melanotheron* et *Gerres nigri*) dont la biologie est assez bien connue. La reproduction des Tilapias lagunaires s'observe toute l'année, mais les activités sexuelles sont maximales en saison sèche et chaude (rapport gonado-somatique, taux de maturité et de fécondité élevés; Legendre et Ecoutin, 1989). A l'opposé, pour un autre Cichlidae de ce groupe (*T. jentinki*), la période de reproduction s'étend d'août à février avec un maximum annuel en novembre lors des apports continentaux les plus intenses (Amon Kothias, 1980). Ainsi, pour ces espèces « sédentaires », l'activité sexuelle est aussi directement couplée aux cycles hydroclimatiques.

Cette subdivision de l'ichtyofaune et des Décapodes lagunaires en 3 groupes (estuarien, estuarien d'origine marine et continentale) se retrouve aussi pour les communautés zooplanctoniques décrites par Pagano et Saint Jean (1988) et à un moindre degré pour les peuplements phytoplanctoniques étudiés par Iltis (1984). La répartition spatiale et temporelle de ces espèces planctoniques est directement dépendante de l'hydrochimie, de même que leur abondance et leur biomasse.

### 2.2.2. Incidences des variations de l'hydrochimie sur la sélection et la composition spécifique des peuplements

La salinité semble aussi intervenir dans la composition spécifique des peuplements, en favorisant ou en excluant (directement ou d'une manière plus complexe par modification des compétitions interspécifiques) telle ou telle espèce. Ce mode de contrôle s'exercerait par l'existence de « valeurs seuils » en deçà desquelles une population ou une communauté se substituerait à une autre. Ainsi la composition spécifique des

communautés zooplanctoniques dépendrait, à l'échelle spatiale et temporelle, plus des valeurs extrêmes de salinités que des valeurs moyennes. Par ex., si le contrôle est exercé directement au niveau des populations – ce qui semble être souvent le cas en lagune Ebrié – l'espèce ne pourrait se maintenir que si ces valeurs extrêmes sont compatibles avec ses capacités d'ajustement éco-physiologiques (dans ce cas l'osmorégulation) déterminées ou autorisées génétiquement mais reposant toujours sur des processus consommateurs d'énergie. A cet égard, une salinité de 6 g.l<sup>-1</sup> semble constituer un seuil physiologique important, observé à la fois pour les communautés zooplanctoniques et pour l'ichtyofaune lagunaire.

Pour le zooplancton, ce seuil correspond à un changement important du peuplement et coïncide avec une modification de la taille de l'espèce dominante *Acartia clausi*. A plus de 6 g.l<sup>-1</sup>, l'abondance de *Oithona brevicornis* augmente très significativement alors que *Pseudodiaptomus hessei* tend à disparaître. Ce peuplement où *A. clausi* n'est plus l'espèce dominante a été interprété comme une communauté de transition entre les peuplements marin et lagunaire (Pagano et Saint Jean, 1988). Alors que pour des salinités supérieures à 6 g.l<sup>-1</sup> la croissance de *A. clausi* est sensiblement indépendante de la salinité, la croissance par stade est significativement plus faible en dessous de ce seuil. De ce fait, les individus sont en permanence plus petits dans la partie ouest de la lagune et dans la zone estuarienne lors de la période de faible salinité (pluies locales et crue du fleuve Comoé).

Divers Poissons dont les stades juvénile et adulte sont parfaitement adaptés à la variabilité du milieu lagunaire présentent lors de leur reproduction des réussites très différentes selon qu'elle se réalise dans des eaux de salinité supérieure ou inférieure à 6 g.l<sup>-1</sup>. En effet, on observe pour *C. nigrodigitatus* des retards de ponte entraînant une résorption partielle des ovocytes et pour *Heterobranchus longifilis* des éclosions nulles si l'alevinage est pratiqué dans des eaux de salinités supérieures à 6 g.l<sup>-1</sup> (Hem *et al.*, sous presse). A l'opposé, pour des salinités inférieures à ce seuil, il n'existe plus de motilité du sperme chez *Trachinotus teraia* (Tréboal, 1987).

L'existence de ce seuil de 6 g.l<sup>-1</sup> observé en lagune Ebrié est confirmé par d'autres travaux réalisés dans des milieux à salinité variable. En effet, pour la majorité des écosystèmes saumâtres, la gamme de salinité comprise entre 5 et 10 g.l<sup>-1</sup> correspond à une diminution très importante du nombre d'espèces de groupe très divers (Ostracodes, Macrophytes, Spongiaire, Hirudinées,...) alors que pour des salinités plus faibles ou supérieures, ces groupes sont constitués de nombreuses espèces (Remane et Schlieper, 1971).

### 2.2.3. Incidences des variations de l'hydrochimie sur la richesse spécifique et la diversité des communautés

La rigueur des conditions de milieu découlant de la forte variabilité hydroclimatique de la lagune conduit à une faible richesse spécifique des espèces strictement lagunaires sélectionnées en fonction de leur adaptabilité et de leur plus ou moins grande valence éco-physiologique (Lasserre, 1977). Ces critères de sélection des espèces conduisent à la quasi élimination des Rotifères et des Cladocères, essentiellement dulçaquicoles. Pagano et Saint-Jean (sous presse) considèrent que les faibles biomasses du zooplancton lagunaire (comparables à celles de l'océan au large du canal de Vridi) résultent en partie de l'absence de ces espèces parthénogénétiques à croissance exponentielle. Cette faible biomasse zooplanctonique est d'autant plus significative qu'elle repose sur une biomasse chlorophyllienne en lagune près de 8 fois supérieure à celle observée pour l'océan (concentrations moyennes en lagune 16,5 mg.m<sup>3</sup> : Dufour, 1984 et dans l'océan 2,3 mg.m<sup>3</sup> : Dandonneau, 1973). Globalement peu abondant, le zooplancton n'intervient que dans 25 % des régimes alimentaires des Poissons et pour seulement 3 % des espèces en tant que proie principale. Cependant, il est abondamment exploité par les Poissons au cours de leur stade larvaire et juvénile (Albaret, sous presse). Au stade adulte, 80 % des espèces de Poissons sont prédatrices de grandes proies. Leur régime alimentaire comprend alors exclusivement ou accessoirement du macro-zooplancton : Mysidacés et Crevettes (70 % des espèces), des Poissons (64 %) : formes juvéniles de Clupeidae dont *E. fimbriata* et de Gobiidae et des Mollusques (39 %) : principalement le Bivalve *Corbula trigona*.

Cette faible diversité des espèces strictement lagunaires s'oppose à la très grande richesse spécifique qui caractérise globalement la lagune Ebrié. Pour l'ichtyofaune, Daget et Iltis (1965) avaient individualisé 105 espèces. Synthétisant l'ensemble des études récentes et intégrant les remises à jour d'ordre systématique, Albaret (sous presse) a dénombré 145 espèces susceptibles d'être observées actuellement en lagune Ebrié. Au total, 153 espèces ont été ainsi signalées, correspondant à 71 familles. A titre comparatif, le nombre de familles rassemblant toutes les espèces d'eau douce du continent africain est de 24. Cette richesse spécifique très élevée est en relation directe avec l'importance des échanges entre la lagune Ebrié et les écosystèmes adjacents (continent et océan) mais découle aussi de la diversité morpho-édaphique et de la variabilité spatio-temporelle hydroclimatique de la lagune Ebrié. A cet égard, il est intéressant de noter à l'échelle de la lagune la coexistence d'espèces normalement allopatriques dans leur

aire d'origine (cas de *Chrysichthys maurus* et *C. auratus*, Agnese, 1989).

#### 2.2.4. Incidences des variations de l'hydrochimie sur l'organisation fonctionnelle des communautés

Les espèces colonisant la lagune Ebrié peuvent être subdivisées en deux groupes d'inégale importance selon leur stratégie d'occupation de l'espace :

— des espèces très nombreuses, essentiellement d'origine océanique, qui exploitent temporairement les ressources trophiques lagunaires lorsque les conditions physico-chimiques du milieu sont compatibles avec leurs exigences physiologiques

— des espèces peu nombreuses, typiquement lagunaires, qui colonisent principalement les secteurs oligohalins et stables de la lagune.

La distinction entre ces deux modes d'occupation de l'espace lagunaire et d'exploitation des ressources recouvre aussi une réalité géographique et oppose en particulier le secteur estuarien proche du canal de Vridi au secteur le plus occidental de la lagune.

En zone estuarienne, diverses espèces se succèdent au cours du temps et donnent à l'échelle annuelle l'illusion d'un système à forte diversité. En réalité, à chaque période, très peu d'espèces sont réellement vicariantes et en général les communautés biologiques sont dominées par une ou quelques espèces. Leurs densités peuvent être très importantes. C'est le cas de *E. fimbriata* et de *Sardinella maderensis* pour les Poissons et des formes zooplanctoniques marines en saison sèche comprenant des Calanides : *Temora* et *Paracalanus*, des Cladocères : *Penilia* et *Evadne*, des méduses, des Doliolés, des larves de Cirripèdes (Arfi *et al.*, 1987). Ces espèces exploitent des ressources aux fluctuations imprévisibles dans un environnement très variable. Elles présentent des stratégies démographiques de type r et constituent des communautés plurispécifiques de stratégie cénotique i (Blandin, 1980). Cependant, ces communautés peu structurées (correspondant au peuplement pseudo-communautaire d'Amanieu et Lasserre, 1982) ne sont pas constituées de populations pérennes sélectionnées par leur capacité d'adaptation et de transformations rapides, mais correspondent à des invasions successives d'espèces réellement distinctes. Ainsi, les très fortes variations de densité observées dans ce secteur découlent des migrations des populations et non de mortalités massives comme observées périodiquement pour les lagunes méditerranéennes (Amanieu *et al.*, 1975).

Dans le secteur Ouest de la lagune Ebrié les salinités des eaux sont peu variables et proches

de la valeur seuil de 6 g.l<sup>-1</sup> qui semble contrôler la possibilité d'extension et de pérennisation des espèces océaniques ou continentales en lagune. En l'absence d'apports exogènes d'éléments nutritifs, l'activité photosynthétique est essentiellement une production de régénération (Dufour, sous presse). Les biomasses algales sont en permanence importantes et constituées d'un peuplement stable de Cyanobactéries de petite taille souvent coloniales (genre *Synechocystis*, *Microcystis*, *Lyngbia* et *Oscillatoria*... Iltis, 1984). La production de cette communauté est relativement faible (220 gC.m<sup>2</sup>.an<sup>-1</sup>) comparativement à sa biomasse, avec de brutales fluctuations liées aux variations de la turbidité de l'eau à laquelle la densité des cellules algales contribue pour une part essentielle. La production photosynthétique est ainsi contrôlée indirectement par la biomasse algale via la charge particulaire, l'auto-ombrage des cellules engendrant une boucle de rétroaction négative. A l'opposé, les communautés zooplanctoniques constituées d'*Acartia clausi* et selon la salinité, de *Pseudodiaptomus hessei* ou de *Oithoina brevicornis* présentent dans ce secteur des biomasses faibles mais avec une productivité très élevée (rapport P/B du zooplancton plus de 3 fois supérieur à celui observé en secteur estuarien, tabl. II). Cette forte productivité est liée à l'abondance des formes jeunes (les nauplii représentent 20 à 30 % de la biomasse et de 40 à 50 % de la production zooplanctonique totale) et à une raréfaction des formes adultes dont les productions sont nulles pour les mâles et faibles pour les femelles (la production d'œufs chez *A. clausi* étant inférieure au gain de biomasse par croissance des stades copépodites). Les adultes effectuent des migrations nyctémérales importantes et semblent soumis à une intense prédation diurne à l'interface eau-sédiment par des Mysidacés dont la biomasse a été estimée entre 40 et 70 % de celle du zooplancton (Pagano et Saint Jean, 1988). Ce contrôle intense et sélectif (compte-tenu des migrations synchrones des populations zooplanctoniques adultes et des Mysidacés) conduit à une limitation et à un rajeunissement permanent de la biomasse zooplanctonique. Les Poissons présentent des biomasses importantes et stables (Tabl. II) et comprennent essentiellement des espèces sédentaires voire territoriales (*Tilapias* et *Chrysichthys*). L'essentiel de ces Poissons (80 %) a un régime alimentaire benthophage, comprenant des Mollusques, des Mysidacés, des Copépodes concentrés de jour à l'interface eau-sédiment, du phytobenthos et des détritus divers (Albaret, sous presse). La plupart de ces espèces présentent en outre des comportements de protection plus ou moins complexes vis-à-vis de leurs pontes ou de leurs alevins :

— surveillance des nids au cours de l'incubation des œufs chez les *Tilapia*;

— renouvellement et oxygénation des eaux au contact immédiat des œufs chez les *Chrysichthys*;

— incubation buccale par le mâle chez *Sarotherodon melanotheron* et par la femelle chez *Tylochromis jentinki*.

La quasi inexistence de Poissons pélagiques filtreurs et le contrôle exercé sur le zooplancton par les Mysidacés conduisent à une mauvaise exploitation de la production photosynthétique qui est vouée à la sédimentation. Elle contribue ainsi à accroître l'importance du réseau trophique benthique et les activités minéralisatrices bactériennes. Le réseau trophique benthique est dominé par un Mollusque bivalve, *Corbula trigona*. Ces organismes filtreurs psammophiles sont caractérisés par une très forte productivité (P/B estimé de 4,3) et leurs densités peuvent être localement supérieures à 120 000 individus.m<sup>-2</sup> représentant une biomasse de 180 g.m<sup>-2</sup> (Gomez, 1978). La production bactérienne pélagique représente dans ce secteur confiné près de 60 % de la production primaire nette. Si les biomasses bactériennes sont relativement stables au cours de la journée, on note une augmentation significative de la production de nuit en phase avec les remontées du zooplancton. Cet accroissement est lié essentiellement à une activité plus importante des bactéries libres qui représentent 70 à 85 % de la biomasse totale et 80 à 90 % de la productivité (Torreton, 1991). Cette productivité plus élevée qui ne s'accompagne pas d'une augmentation des effectifs correspond donc à un accroissement de l'activité spécifique cellulaire. Des mesures directes ont montré que l'essentiel (80 %) de la production bactérienne est consommé par une communauté nanozooplanktonique très dense constituée de ciliés ( $25 \times 10^3$  individus.l<sup>-1</sup>) et de flagellés ( $15 \times 10^7$  ind.l<sup>-1</sup>). En outre, des cultures d'assemblage bactérien naturel en milieu non limitant et en absence de prédateurs ont mis en évidence un accroissement du biovolume bactérien moyen au cours du temps. Ces deux observations suggèrent que l'augmentation de la productivité bactérienne de nuit résulterait d'un ralentissement de la pression de prédation exercée par le nanozooplankton en relation avec les migrations nycthémerales du méso-zooplankton. Ce contrôle sélectif moins intense se traduirait alors par une augmentation de l'activité spécifique des bactéries consécutivement à l'accroissement de leur taille. Les informations sur le nanozooplankton et en particulier sur son éventuel contrôle par les communautés méso- et macro-zooplanktoniques et nectoniques sont actuellement trop parcellaires pour aboutir à des conclusions définitives sur la place et le rôle des bactéries et de leurs prédateurs en tant que producteur de biomasse. Cependant, ce schéma d'interactions au sein de la boucle microbienne définie par Azam *et al.*, 1983 est compatible avec des études expérimentales réalisées en milieu lacustre au sein de mésocosmes (Geertz-Hansen *et al.*, 1987). L'introduction ou l'exclusion d'un préda-

teur supérieur a en effet permis de montrer des modifications rapides de la structure des diverses communautés intervenant au sein de la boucle microbienne. En particulier, par une succession de rétro-actions, les modes et les agents de contrôle de la production bactérienne peuvent être très différents (Hobbie, 1988). Par exemple, en absence de zooplancton de grande taille consécutivement à l'introduction de Poissons, la biomasse bactérienne est contrôlée par des Rotifères et des protozoaires qui prolifèrent en l'absence de prédation. A l'inverse, dans un système sans Poissons, le mésozooplankton constitué principalement de Cladocères devient le groupe dominant des communautés zooplanctoniques. Susceptibles d'exploiter un large spectre dimensionnel de proie, les Cladocères contrôlent le bactérioplancton et limitent le développement des Protozoaires à la fois par prédation directe et par compétition vis-à-vis des particules de petites tailles. Ces situations résultant de manipulation du réseau trophique peuvent servir de cadre en lagune Ebrié pour la description des variations nycthémerales observées et pour l'analyse fonctionnelle de l'incidence des migrations du méso (Calanides) et macrozooplankton (Mysidacés).

Dans le secteur Ouest caractérisé par une grande stabilité hydrochimique et un faible taux de renouvellement, la richesse spécifique des peuplements ichtyologiques est faible. Cependant, l'absence d'espèces réellement dominantes se traduit par une augmentation de la diversité et de l'équitabilité des communautés. L'organisation de ce système paucispécifique comprenant une proportion importante d'individus de grande taille semble relativement stable mais peu apte à résister à de brutales et brèves variations de condition de milieu. Cette stabilité semble donc avoir été acquise au détriment de la résilience et ceci par manque d'espèces de substitution. D'une manière synthétique, les stratégies démographiques des divers échelons trophiques sont :

— de type r pour le bactérioplancton constitué essentiellement de cellules de petite taille car soumis en permanence à un contrôle sélectif exercé par le nanoplancton;

— de type k pour le phytoplancton dont les biomasses sont très stables car présentant un auto-contrôle densité dépendant;

— de type r pour le zooplancton soumis à une intense prédation sélective au stade adulte;

— de type k pour les Poissons mais correspondant à une structure paucispécifique liée au vieillissement des populations. Cette sénescence des peuplements ichtyologiques est renforcée par une interdiction de la pêche collective par les populations riveraines en raison d'un interdit culturel (Hie Daré, comm. pers.).

### 3. CONCLUSION

Par sa morphologie, par la diversité chimique et la variabilité temporelle de ses apports en eau, mais aussi par leurs localisations ponctuelles et excentrées, la lagune Ebrié est à un milieu hétérogène et instable. De ce fait, son étude a été précédée d'un découpage en secteurs plus homogènes basé :

— explicitement sur des critères physico-chimiques (en particulier moyenne et amplitude des variations saisonnières de la salinité des eaux) et géomorphologiques (distance aux sources d'apports océaniques et fluviaux);

— et implicitement sur le taux de renouvellement des masses d'eau.

Cependant, cette approche pragmatique mais réductionniste de l'écosystème lagunaire est apparue rapidement comme un frein à la recherche et à l'émergence des lois de fonctionnement global de ce milieu. A cet égard, deux caractères apparaissent particulièrement importants car structurants : *la faible profondeur moyenne de la lagune* et, combinée à ce caractère morphologique *l'importance des phénomènes turbulents*. Ces mouvements hydrodynamiques engendrés par les déplacements des masses d'eau sous l'action de la marée, des apports fluviaux et du vent contrôlent en effet à l'échelle globale du milieu l'ensemble des processus de sédimentation des particules minérales et détritiques (l'épaisseur de la couche de mélange excédant très souvent la profondeur moyenne de la lagune). Ces flux déterminent en particulier la répartition spatiale des faciès sédimentaires (granulométrie et charge organique) et les voies métaboliques des processus de minéralisation (fermentation ou oxydation). De plus ils entretiennent une charge sestonique (et donc une turbidité) importante qui représente dans ce milieu potentiellement riche en ressources nutritives le facteur principal de contrôle de la production photosynthétique. A titre comparatif la production globale nette de la lagune estimée à  $236 \text{ gC.m}^2.\text{an}^{-1}$  (Dufour, sous presse) est très inférieure à celle des lacs tropicaux africains (valeur minimale :  $525 \text{ gC.m}^2.\text{an}^{-1}$ ; lac Kivu - valeur maximale :  $1180 \text{ gC.m}^2.\text{an}^{-1}$ ; lac Rodolphe; Herdendorf in Nixon, 1988).

Justifiant *à posteriori* l'approche sectorielle initiale, il existe entre les divers secteurs lagunaires caractérisés par des degrés différents d'instabilité hydrodynamique et hydrochimique de très importantes oppositions structurelles (compositions spécifiques et dimensionnelle des communautés, répartition verticale des organismes,...) et fonctionnelles (importance relative des flux de matière et d'énergie entre les différents éléments constitutifs du réseau trophique pélagique et benthique, degré d'indépendance ou de connectivité des sous-

systèmes lagunaires vis-à-vis des écosystèmes adjacents,...). Dans ce cadre, 2 sous systèmes ont été plus spécifiquement étudiés, correspondant à la zone proche du canal de Vridi (système estuarien) et au secteur Ouest de la lagune Ebrié (système confiné oligohalin).

Le système estuarien est caractérisé par des biomasses très variables et par une forte productivité. Cependant, ces productions sont en permanence exportées par les flux hydrodynamiques ou par les migrations des espèces exploitant temporairement les ressources trophiques lagunaires. Soumise à des apports nutritifs permanents, la production des communautés phytoplanctonique est essentiellement une production nouvelle exportée et/ou activement exploitée par des Poissons filtreurs de stratégie r. Globalement, les communautés apparaissent peu structurées et fortement dépendantes des variations saisonnières de l'hydroclimat et de l'hydrochimie lagunaire. Dans ce système très instable, les flux d'énergie et de matière sont directement dépendants des flux hydrologiques horizontaux.

Dans le secteur confiné, la production primaire est une production de régénération dans laquelle la malacofaune benthique et le bactérioplancton (directement ou par l'intermédiaire du nanoplankton) jouent un rôle essentiel dans la minéralisation de la matière organique détritique. Ils contribuent ainsi à la production des éléments nutritifs indispensables pour les autotrophes. La structuration trophique de l'écosystème est assurée par les déplacements verticaux des organismes (énergie auxiliaire secondaire). De ce fait, les variations jour-nuit apparaissent déterminantes dans le fonctionnement global du système. En particulier, l'hétérogénéité de la répartition spatiale des biomasses et les périodicités des rythmes de prédation et de production contrôlent directement les divers échelons du réseau trophique. Dans un système qui favorise le développement d'espèces à stratégie k, la prédation conduit à un rajeunissement des populations qui optent alors pour une stratégie démographique r caractérisée schématiquement par une faible biomasse constituée d'individus jeunes, de petite taille et à forte productivité.

Milieu lagunaire le plus vaste d'Afrique de l'Ouest et sollicité à des fins multiples et souvent contradictoires (tourisme, pêche, aquaculture, mais aussi traitement des eaux résiduaires et site du premier port d'Afrique de l'Ouest), la lagune Ebrié, placée dans un contexte climatique globalement favorable, est soumise à un environnement très instable et de ce fait contraignant, voire sélectif. Face à la diversité et à la plus ou moins grande stabilité des situations rencontrées, les espèces et les communautés se sont progressivement adaptées en intégrant cette variabilité. La lagune constitue ainsi un champ d'étude très riche par la multiplicité des niveaux d'organisation rencontrés

à des échelles de temps et d'espace très diverses. L'étude des modes de structuration de ces communautés (ou d'autostructuration quand la variabilité physique du milieu l'autorise) apparaît ainsi comme une étape indispensable pour une gestion et une exploitation rationnelle de cet environnement. Les recherches entreprises depuis plus de 20 ans sur cette lagune répondent à cet impératif de connaissance pour la gestion. De ce fait, elles contribuent aussi indirectement à la protection efficace et durable de ce milieu. En effet, la sauvegarde d'un milieu naturel et plus particulièrement dans le cas d'un pays en voie de développement ne pourra être effective (et donc disposer des moyens juridiques, financiers et humains nécessaires) que si cette sauvegarde assure un maintien voire un accroissement de la valeur économique de ce milieu. Cet objectif ambitieux ne pourra être atteint que par une analyse systémique impliquant une multi-disciplinarité et une simultanéité des observations. Pour valoriser les multiples études essentiellement monodisciplinaires déjà réalisées, et compte-tenu de l'attente des pouvoirs publics, cet effort mérite d'être poursuivi. De plus, nombre des mécanismes décrits pour ce milieu sont transposables aux autres systèmes lagunaires ou estuariens de l'Afrique de l'Ouest.

## BIBLIOGRAPHIE

- AGNESE J.-F., 1989. Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture. Thèse, Univ. Montpellier, 177 p.
- ALBARET J.-J. Les poissons : biologie et peuplements. *In* Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- ALBARET J.-J. et E. CHARLES DOMINIQUE, 1982. Observation d'une maturation sexuelle exceptionnellement faible chez *Ethmalosa fimbriata* (S. Bowdich) dans une baie polluée de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan 13 (2) : 23-31.
- AMANIEU M., B. BALEUX, O. GUELORGET et P. MICHEL, 1975. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (Malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu* 25 : 175-204.
- AMANIEU M., J. FERRARIS et O. GUELORGET, 1980. Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *In* : Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. R. Barbault, P. Blandin et J. Meyer, Ed., Maloine S.A., Paris, 251-277.
- AMANIEU M. et P. LASSERRE, 1982. Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. Acta* n° sp. : 201-213.
- AMANIEU M., P. LEGENDRE, M. TROUSSELLIER et G.F. FRISONI, 1989. Le programme Ecothau : théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanol. Acta* 12 : 189-199.
- AMON KOTHIAS J.-B., 1980. Reproduction et incubation buccale chez *Tylochromis jentinki jentinki* (Cichlidae). *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan 11 (2) : 1-38.
- ARFI R., P. DUFOUR et D. MAURER, 1981. Phytoplancton et pollution : premières études en Baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanol. Acta* 4 (3) : 319-330.
- ARFI R., M. PAGANO et L. SAINT-JEAN, 1987. Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (la lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 20 (1) : 21-35.
- AZAM F., T. FENCHEL, J.S. GRAY, L.A. MEYERRIEL et F. THINGSTAD, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10 : 257-263.
- BLANDIN P., 1980. Evolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. *In* : Recherche d'Ecologie théorique : Les stratégies adaptatives. Eds Barbault R., P. Blandin, J.-A. Meyer, Ed, Maloine S.A., Paris, 221-235.
- CAUMETTE P., 1985. Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées : étude de leur rôle dans le cycle du soufre et dans la production de biomasse. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille, 325 p.
- CHARLES DOMINIQUE E., 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15 (4) : 373-397.
- DAGET J. et A. ILTIS, 1965. Poissons de Côte d'Ivoire. *Mem. Ifan* 74 : 385 p.
- DANDONNEAU Y., 1973. Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III - Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.* 11 (4) : 431-454.
- DUFOUR P., 1984. La biomasse végétale des lagunes côtières : Exemple de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 17 (3) : 207-233.
- DUFOUR P. La production primaire. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- DUFOUR P. et J.-R. DURAND, 1982. La production végétale des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15 (3) : 209-230.
- DUFOUR P., J.-R. DURAND, J.-J. ALBARET et D. GUIRAL. Eléments de fonctionnement de l'écosystème Ebrié. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- DURAND J.-R., J.-B. AMON KOTHIAS, J.-M. ECOULTIN, F. GERLOTTO, J.-P. HIE DARE et R. LAE, 1978. Statistiques de pêche en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : 1976 et 1977. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan 9 (2) : 67-114.
- DURAND J.-R. et D. GUIRAL. Hydroclimat et hydrochimie. *In* : Environnement et ressources aquatiques

- de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- ECOUTIN J.-M., J.-R. DURAND, R. LAE et J.-P. HIE DARE. Exploitation des stocks. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- ELDIN M., 1971. Le climat. In : le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. *Mem. ORSTOM Paris* **50** : 72-108.
- FORTIER L. et L. LEGENDRE, 1979. Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton estuarien : stabilité verticale et profondeur critique. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **36** : 1325-1335.
- FORTIER L., L. LEGENDRE, A. CARDINAL et C.L. TRUMP, 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. *Mar. Biol.* **46** : 349-354.
- FRONTIER S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.* **8** : 445-464.
- FRONTIER S. et D. PICHOD-VIALE, 1991. Ecosystèmes : structure - fonctionnement - évolution. *Coll. Ecologie* 21 Masson. Paris, 490 p.
- GARCIA S., 1978. Bilan des recherches sur la crevette rose *Penaeus duorarum notialis* de Côte d'Ivoire et conséquences en matière d'aménagement. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* **9** (1) : 1-41.
- GEERTZ-HANSEN O., M. OLESEN, P.K. BJORNSEN, J.B. LARSEN et B. RIEMANN, 1987. Zooplankton consumption of bacteria in a eutrophic lake and in experimental enclosures. *Arch. Hydrobiol.* **110** (4) : 553-563.
- GERLOTTO F., 1979. Biologie de *Ethmalosa fimbriata* (S. Bowdich) en Côte d'Ivoire. III. Etude des migrations en lagune Ebrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* **10** (2) : 3-41.
- GOMEZ M., 1978. Données biologiques sur 2 peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet. Thèse Univ. Abidjan : 108 p.
- GUIRAL D., 1984. Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical (Baie de Biétri, lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** : 191-206.
- GUIRAL D. et J.-M. CHANTRAINE, 1983. Hypothèse sur l'origine des mortalités observées en lagune Ebrié en 1979. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* **14** (2) : 61-95.
- GUIRAL D. et N. ETIEN. Les macrophytes aquatiques des berges lagunaires. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- GUIRAL D. et A. FERHI. Hydrodynamics of Ebrié lagoon as revealed by a chemical and isotopic study. *Hydrobiologia*. sous presse.
- GUIRAL D. et A.M. KOUASSI. Estimation à proximité des berges des niveaux de pollution organique et bactérienne des eaux lagunaires de la ville d'Abidjan. *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.* sous presse.
- HEM S., 1986. Premiers résultats sur la reproduction contrôlée de *Chrysichthys nigrodigitatus* en milieu d'élevage. In : Aquaculture Research in Africa region. FIS Seminar PUDOC, Wageningen : 189-205.
- HEM S., M. LEGENDRE, L. TREBAOL, A. CISSE et Y. MOREAU. Recherches sur les principales espèces d'intérêt aquacole en milieu lagunaire. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- HOBBIE J.E., 1988. A comparison of the ecology of planktonic bacteria in fresh and salt water. *Limnol. Oceanogr.* **33** (4, part 2) : 750-764.
- ILTIS A., 1984. Biomasses phytoplanctoniques de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia* **118** : 153-175.
- KOFFI K.P., J. ABE et K. AFFIAN, 1989. Etude complémentaire du littoral de Vridi-Port Bouet : morphologie et sédimentologie. N.D.R. *Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* **89** (3) : 25 p.
- KOUASSI A.M., D. GUIRAL et M. DOSSO, 1990. Variations saisonnières de la contamination microbienne de la zone urbaine d'une lagune tropicale estuarienne : cas de la ville d'Abidjan (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **23** : 181-194.
- KULLENBERG G., 1976. On vertical mixing and the energy transfer from the wind to the water. *Tellus* **28** : 159-165.
- LASSERRE P., 1977. Aspects de l'organisation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherche écophysiological sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse Doct. Etat Sci. Univ. Bordeaux I, 275 p.
- LEGENDRE L. et S. DEMERS, 1984. Towards dynamics biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41** : 2-19.
- LEGENDRE L. et S. DEMERS, 1985. Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Nat. Canad.* **112** : 5-14.
- LEGENDRE M., 1986. Influence de la densité, de l'élevage monosexé et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage-enclos en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **19** (1) : 19-29.
- LEGENDRE M. et J.-M. ECOUTIN, 1989. Suitability of brackish water *tilapia* species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. I - Reproduction. *Aquat. Living Resour.* **2** : 71-79.
- LEHAY D., 1984. Système lagunaire Ebrié (Abidjan; Côte d'Ivoire). Synthèse des données, modélisation de la courantométrie, dispersion. Mem. D.E.A. Océanographie physique, Univ. Brest : 111 p.
- LEMASSON L., J. PAGES, P. DUFOUR et J.-L. CREMOUX, 1981. Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **14** (3) : 191-212.
- LHOMME F. Les crustacés exploitables. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- MARCHAND M. et J.-L. MARTIN, 1985. Détermination de la pollution chimique (hydrocarbures, organochlorés, métaux) dans la lagune d'Abidjan (Côte d'Ivoire) par l'étude des sédiments. *Rev. Océanogr. Trop.* **20** : 25-39.
- MONNET C., 1972. Contributions à l'étude de la dynamique et de la nature des suspensions d'un fleuve

- intertropical le Bandama, Côte d'Ivoire : Evolution des éléments chimiques des eaux de son estuaire. Thèse Sc. Nat. Nice, Publ. ORSTOM. Paris, 427 p.
- MONTENY P.-A. et J.-P. LHOMME, 1980. Données climatiques recueillies à la station ORSTOM Adiopodoumé (1948-1979). ORSTOM Adiopodoumé, 31 p. Multigr.
- NIXON S.W., 1988. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **33** (4 part 2) : 1005-1025.
- OTEME Z. Cycle sexuel et fécondité du machoiron (*Chrysichtys nigrodigitatus*) en lagune Ebrié, Côte d'Ivoire. *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.* sous presse.
- PAGANO M. et L. SAINT JEAN, 1988. Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : peuplement, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse d'Etat. Univ. Aix-Marseille II, 390 p.
- PAGANO M. et L. SAINT JEAN. Le zooplancton. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- PAGES J., 1975. Etude de la pollution bactérienne en lagune Ebrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **9** : 43-53.
- PAGES J., L. LEMASSON et P. DUFOUR, 1979. Eléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire : Cycle annuel. *Arch. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **5** : 1 - 60.
- PIANKA E.R., 1970. On r an k Selection. *Americ. Natur.* **104** : 592-597.
- PLANTE-CUNY M.R., 1977. Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié. *Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr.* **15** : 3-25.
- POWELL T.M., P.J. RICHERSON, T.M. DILLON, B.A. AGEE, B.J. DOZIER, D.A. GODDEN et L.O. MYRUP, 1975. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe. *Science N.Y.* **189** : 1088-1090.
- PRIGOGINE I., 1972. La thermodynamique de la vie. *La Recherche* **24** : 547-562.
- REMANE A., C. SCHLIEPER, 1971. Biology of brackish water. Ed. J. Wiley and Sons. Stuttgart.
- SAINT-JEAN L. et M. PAGANO, 1984. Influence de la salinité, de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** (3) : 235-244.
- SEMI-BI Z., 1975. La politique coloniale des travaux publics en Côte d'Ivoire (1900-1940). *Annales Univ. d'Abidjan* **1** (2) : 360 p.
- SVERDRUP H.U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Perm. Explor. Mer* **18** : 287-295.
- TASTET J.-P., 1979. Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse de Doct. D'Etat. Univ. Bordeaux I, **621** 2 tomes : 181 p.
- TASTET J.-P. et D. GUIRAL. Géologie et sédimentologie du système lagunaire Ebrié. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.
- TORRETON J.-P., 1991. Importance des bactéries hétérotrophes aérobies dans une lagune eutrophe tropicale (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Biomasse, production, exportations. Thèse Univ. Aix-Marseille II, 246 p.
- TREBAOL L., 1987. Recherches sur *Trachinotus teraia* (Carangidae). In : Recherche en Aquaculture sur les principales espèces de poissons lagunaires en Côte d'Ivoire. Rapport final Contrat CEE/ORSTOM, 123 p.
- VARLET F., 1978. Le régime de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Travaux et documents ORSTOM. Paris **83** : 162 p.
- VILLE J., 1970. Recherches sur la reproduction des *Macrobrachium* des lagunes ivoiriennes. II - Migrations liées à la reproduction chez les *Macrobrachium* de Côte d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan. Série E3 : 253-268.

Reçu le 5 novembre 1991; received November 5, 1991  
 Accepté le 3 février 1992; accepted February 3, 1992