

Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest

Jean-Jacques Albaret et Jean-Marc Ecoutin

ORSTQM, Laboratoire d'Hydrobiologie et d'Océanographie Tropicale,
2051, avenue du Val-de-Montferrand, B.P. n° 5045, 34032 Montpellier Cedex 01

RÉSUMÉ

Le peuplement de poissons d'une baie située dans le secteur maritime d'une lagune tropicale a été étudié afin de préciser l'influence des saisons et des variations climatiques sur le fonctionnement écologique de ce milieu soumis à la double influence océanique et continentale.

Il a été mis en évidence, tant à l'échelle du cycle annuel qu'à plus long terme (1962-1981), qu'il existe un groupe composé d'une vingtaine d'espèces qui constituent, grâce à leurs performances écophysiologiques poussées, une base permanente de peuplement remarquablement stable dans un environnement dont la variabilité à diverses échelles est extrême.

Au-delà de la constance de ce groupe d'espèces, nous avons noté une augmentation de la composante marine du peuplement qui est perçue comme une conséquence du déficit pluviométrique général de la région durant la période étudiée.

Le niveau d'organisation structurale des communautés ichthyologiques n'est jamais élevé dans cette partie de la lagune Ébrié où les variations saisonnières sont très marquées tant en ce qui concerne la composition des peuplements que leur structure. Elles sont induites par les modifications de l'environnement, l'abondance et la répartition des apports d'eau douce en premier lieu. L'importance des modalités de ces apports est soulignée : abondance et précocité des pluies locales par rapport à la crue de la Comoé qui est régie prioritairement par la pluviométrie sur la région soudanaise.

MOTS CLÉS : Afrique de l'Ouest, milieux saumâtres, lagunes
peuplements de poissons, écologie.

ABSTRACT

Fish communities of a bay located in the maritime sector of a tropical brackish-water lagoon are analysed in order to specify the effect of seasons and of the climate on the ecological functioning of this system that is under both continental and oceanic influence.

It is shown that, on an annual cycle as well as on a larger time-scale (1962-1981), there is a group composed of about twenty species with high ecophysiological capacities which form a remarkably stable permanent fund for the fish community in an extremely changing environment (high variability at several spatio-temporal levels).

Beyond the persistence of this group of species, an increase in the marine component in the community is noted and interpreted as a consequence of the general rainfall deficit in the region during the period of the study.

The level of structural organization of the ichthyological community is never very high in this area of the Ebrié Lagoon where seasonal changes in the composition and the structure of fish communities are much pronounced. These variations are induced by environmental changes: mainly, the abundance and distribution of freshwater inputs. The importance of the mode and type of these inputs is



Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B* 7889
Ex : 1

emphasized: volume and precocity of local rain versus the Comoc river flood which is mainly dependent on the rainfall in the northern Sudan area.

KEYWORDS: ecology, fish communities, lagoons, brackish-water, West Africa.

Longtemps négligés, les milieux estuariens et lagunaires tropicaux et subtropicaux sont l'objet d'un intérêt scientifique croissant lié, en grande partie, au développement des activités humaines dont ils sont le siège : pêche, aquaculture, tourisme, aménagements portuaires... Des études, en général pluridisciplinaires, leur ont été consacrées dans une approche écosystémique; elles se situent principalement dans le golfe du Mexique (ODUM & HEALD, 1975; DAY & YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982; Anonyme, 1987; CONNER & DAY, 1987), en Afrique du Sud-Est et à Madagascar (DAY, 1974; DAY, 1981; MEPHAM, 1987; MOREAU, 1987; DAY *et al.*, 1952) et en Afrique de l'Ouest (KWEI, 1977; DURAND & SKUBICH, 1982; LE RESTE *et al.*, 1986; GAC, 1987; DUFOUR *et al.*, en prép.). L'ichtyologie, en raison de ses applications halieutiques et aquacoles, a été l'un des domaines les plus fréquemment abordés. Dans un premier temps, se sont développées des études faunistiques et de systématique; par la suite, des recherches sur la biologie, et parfois l'écologie, d'espèces ou de groupes d'espèces d'intérêt halieutique ont été réalisées. L'étude des communautés de poissons est plus récente (FAGADE & OLANYAN, 1974; WARBURTON, 1978; AMEZCUA-LINARES & YAÑEZ-ARANCIBIA, 1980; BLABER & BLABER, 1980; ALBARET, 1987), mais la variabilité spatio-temporelle des peuplements, leur niveau d'organisation, les modifications dans leur nature et leur structure en relation avec les événements hydroclimatiques, cycliques ou non, et/ou avec la variabilité des systèmes adjacents, n'ont été que fort peu abordés. L'objectif de cet article, qui fait suite à une étude de l'impact de l'ouverture d'une passe entre la mer et la lagune sur les peuplements de poissons de la lagune Ébrié (ALBARET & ÉCOUTIN, 1989), est de progresser dans la compréhension du fonctionnement écologique des milieux saumâtres tropicaux, et plus particulièrement de cette partie d'une lagune proche de la communication avec l'océan où se confrontent et se succèdent les influences marines et continentales.

Située en lagune Ébrié, au cœur de l'agglomération abidjanaise (fig. 1), la baie de Cocody est soumise à la forte variabilité qui caractérise le secteur maritime de la lagune Ébrié. Les peuplements en poissons, composés d'espèces d'origine marine, lagunaire et continentale, y sont riches et abondants. Ils ont fait l'objet d'une étude détaillée menée par DAGET et DURAND (1968) qui sert de référence au présent travail. Les modifications dans la composition globale de l'ichtyofaune, mais aussi l'évolution saisonnière des peuplements aux deux époques, ont ainsi pu être étudiées en relation avec les modifications des conditions environnementales en lagune.

1. PRÉSENTATION DU MILIEU

Les principales caractéristiques morphologiques et hydrobioclimatiques de la lagune Ébrié ont été présentées par DURAND et SKUBICH (1982). Parmi les publications antérieures, on pourra se reporter aux études détaillées de TASTET (1974) et de VARLET (1978). Plus récemment, deux aspects ont été approfondis : d'une part,

l'environnement climatique (DURAND & CHANTRAINE, 1982), d'autre part, la production végétale (DUFOR & DURAND, 1982).

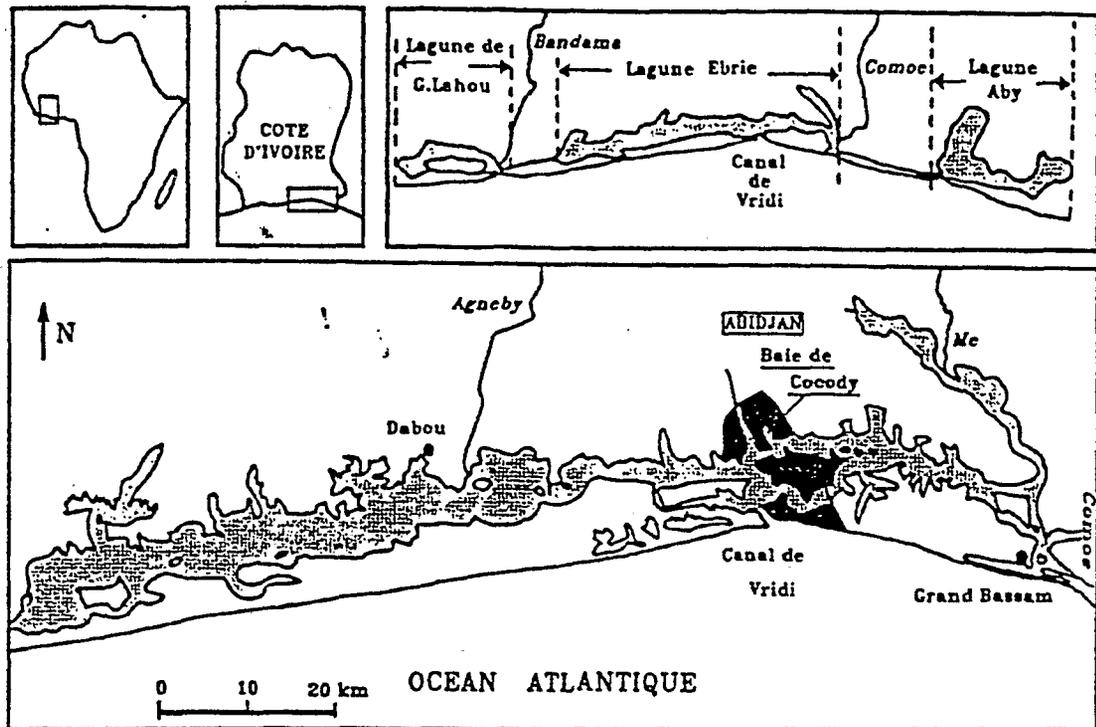


FIG. 1. - La baie de Cocody, situation en lagune Ébrié.

Le complexe lagunaire Ébrié (fig. 1), d'une surface globale de 566 km², s'étire, d'est en ouest, sur environ 130 km le long du littoral ivoirien. Il s'agit d'un milieu saumâtre soumis à d'importantes variations hydrologiques régies par l'action combinée des précipitations, des crues et de l'alimentation en eau de mer. DURAND et SKUBICH (1982) considèrent schématiquement trois « saisons lagunaires » distinctes :

- saison sèche (de janvier à avril) : les apports d'eau douce (écoulements ou précipitations) sont négligeables, l'évaporation est maximale et l'influence marine prépondérante. Température et salinité atteignent leur niveau le plus élevé (respectivement 30° et 30‰ en baie de Cocody). C'est aussi l'époque des gradients verticaux les mieux marqués;

- saison des pluies (de mai à août) : époque des plus fortes précipitations puis des apports des rivières forestières, la température atteint sa valeur minimale (24°);

- saison des crues (de septembre à décembre) : l'arrivée des eaux des fleuves drainant le nord de la Côte-d'Ivoire bouleverse certaines régions lagunaires où la salinité approche de zéro. La température remonte à partir d'octobre.

La baie de Cocody localisée à proximité du canal de Vridi, ouverture artificielle constituant au moment de l'étude le seul exutoire vers l'océan (fig. 1), est directement soumise à l'influence marine. En fin de saison des pluies, la baie est « lavée » par la crue de la Comoé, fleuve de type soudanien. Dans cette région, la fréquence

de renouvellement annuel moyen par les eaux douces (essentiellement la Comoé) est d'environ 30 (DUFOR, 1982).

La baie de Cocody est soumise à une importante pollution (organique principalement). DUFOR et SLEPOUKHA (1975) définissent cette baie comme étant « excessivement eutrophe ». On y dénombre au moins 10 points de rejet importants [2 600 kg de DB05²⁰/jour en 1980 (COLCANAP & DUFOR, 1982)]. On peut cependant estimer que, malgré l'augmentation récente de la population et donc de la pollution liée aux effluents urbains, la baie n'était guère en meilleur état 20 ans auparavant puisqu'elle était alors le siège de rejets industriels importants : abattoirs, huilerie, savonnerie..., industries aujourd'hui déplacées en d'autres régions de la lagune Ébrié (BERRON, 1980).

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. SOURCE ET NATURE DES DONNÉES

Trois sources de données ont été utilisées :

– Le travail de DAGET et DURAND (1968), qui fournit l'essentiel des données « historiques » de référence, se fonde sur l'analyse de relevés de pêches expérimentales quotidiennes au filet tournant effectuées au cours de l'année 1962 par roulement en sept stations réparties dans la baie, chacune étant échantillonnée 4 à 5 fois par mois. Les effectifs utilisés sont obtenus en additionnant les nombres d'individus de chaque espèce capturée chaque mois en ces diverses stations. Les données de milieu prises en compte par DAGET et DURAND sont la salinité, la température et le pH mesurés en surface quotidiennement.

– Des informations complémentaires concernant l'inventaire ichthyologique de la baie à cette époque ont été trouvées dans l'ouvrage sur les poissons de Côte-d'Ivoire de DAGET et ILTIS (1965). Ces auteurs se réfèrent à de multiples observations et récoltes effectuées par divers engins de pêche par le laboratoire de Biologie lagunaire et la Section de Pêche et Pisciculture lagunaire des Eaux et Forêts pendant une période de plusieurs années.

– Nos données, tant ichthyologiques que physico-chimiques, résultent de prélèvements mensuels effectués en 1980-1981 dans le cadre d'une étude globale des peuplements ichthyiques de la lagune Ébrié (ALBARET, 1988). Des pêches expérimentales ont été réalisées au moyen d'un filet tournant semblable à ceux utilisés par la pêche artisanale lagunaire (ÉCOUTIN & DELAHAYE, 1989). La senne tournante expérimentale est un engin peu sélectif par sa conception (300 m de long, 18 m de chute soit 3 fois la profondeur maximale de la baie, mailles de 14 mm de côté) et par la manière dont il a été employé lors de cet échantillonnage : pas de recherche des bancs de poissons, mais encerclement « à l'aveuglette » d'une portion de lagune correspondant à un emplacement prédéterminé. Cinq stations ont été choisies en baie de Cocody en fonction de leur localisation (entrée de baie, fond de baie, rive est, rive ouest, milieu de baie) afin de représenter au mieux les types d'environnement rencontrés dans cette partie de la lagune. La reproductibilité de l'échantillonnage au filet tournant a permis de considérer chaque coup de pêche comme une unité d'effort stable et les abondances spécifiques, aussi bien en effectifs qu'en biomasses, ont été estimées par les prises par unité d'effort (une opération de pêche). L'échantillon biologique récolté a été trié à l'espèce.

A chaque prélèvement ichthyologique est associée une station physico-chimique. La température, la salinité et le pH sont mesurés en surface et au fond. La profondeur, la nature du fond et la transparence, mesurée par la profondeur de disparition du disque de Secchi, sont notées. L'ensemble des données sur la pluviométrie mesurée à proximité de la baie de Cocody ainsi que sur les débits de la Comoé, sont tirées de DURAND et CHANTRAINE (1982).

2.2. TRAITEMENT DES DONNÉES

2.2.1. Regroupement des espèces en grandes catégories écologiques

Une classification de l'ichtyocénose lagunaire – indispensable pour décrire d'abord, puis pour aborder certains aspects fonctionnels des peuplements – est proposée à la figure 2. Outre le degré d'euryhalinité, qui selon les cas est un critère primordial ou secondaire, les caractéristiques fondamentales du cycle bioécologique de chaque espèce (ou population) ont été prises en compte : lieu de reproduction, répartition, existence de plusieurs écophases. A partir d'un point central (les formes exclusivement estuariennes), les huit catégories créées se répartissent dans les deux directions marine et continentale (fig. 2). Au tableau I, est mentionnée la place de chacune des espèces de la baie de Cocody dans une de ces catégories qui permettront d'obtenir une vision globale de la nature du peuplement et de ses variations dans le temps.

2.2.2. Choix des indices écologiques

Une première approche des modifications de structure des communautés (variations saisonnières, mais aussi différences à long terme) a été réalisée grâce à l'utilisation d'indices simples et néanmoins synthétiques fréquemment utilisés en écologie : ce sont la richesse spécifique, la diversité spécifique et l'équitabilité. Selon LEGENDRE et LEGENDRE (1984), la diversité spécifique est une mesure biotique d'information multidimensionnelle, relative aux différentes dimensions d'une communauté que sont les espèces qui la composent; c'est une mesure de la composition en espèces d'un écosystème, en terme du nombre d'espèces et de leurs abondances relatives. L'indice de diversité de Shannon (I_{sh}) est le plus souvent utilisé,

$$I_{sh} = - \sum (q_i/Q) \times \log_2 (q_i/Q)$$

avec Q = effectif total et q_i = effectif de l'espèce de rang i ; DAGET (1976) en donne plusieurs exemples d'application à l'écologie aquatique. L'équitabilité, ou régularité, symbolisée par E , est définie par DAGET (1976) comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale obtenue quand toutes les espèces sont en abondance égales :

$$E = I_{sh}/I_{max}$$

avec $I_{max} = \log_2 N$, N étant le nombre total d'espèces.

AMANIEU et LASSERRE (1982) conviennent que I_{sh} mesure le degré d'organisation de la communauté et E la qualité de cette organisation : « l'équitabilité varie entre 0 et 1 et plus elle est proche de l'unité, plus on est en droit d'estimer que la structure de la communauté observée témoigne des ajustements progressifs des différentes espèces aux contraintes résultant de leur environnement biotique et abiotique ».

2.2.3. Analyse statistique des données

L'étude de DAGET et DURAND (1968) a porté en particulier sur le choix critique d'un coefficient de similitude. L'utilisation du coefficient de rang de Kendall (SIEGEL, 1956), retenu comme coefficient de similitude entre relevés mensuels, permet de grouper ceux-ci d'après la composition et la structure des peuplements. Les matrices d'intercorrélation qui ont été calculées grâce au logiciel R (LEGENDRE, 1985), ont permis d'associer les peuplements mensuels observés en utilisant une grande part de l'information récoltée.

Enfin une analyse en composantes principales a été réalisée sur les matrices d'intercorrélation pour chacune des périodes enquêtées prises séparément d'une part, puis confondues d'autre part. Cette méthode permet, en condensant l'essentiel de l'information, d'observer les évolutions saisonnières des peuplements en rapport avec les paramètres de l'environnement. Ces analyses ont été effectuées au moyen du logiciel BMDP (DIXON, 1985).

TABLEAU I. — Composition spécifique du peuplement de la baie de Cocody en 1960 (C1, d'après DAGET & ILTIS, 1965), en 1962 (C2, d'après DAGET & DURAND, 1968), en 1980-1981 (C3); Cat, grandes catégories écologiques (cf. fig. 2); Obs, 1 = espèce non observée par DAGET et ILTIS en lagune Ébrié; 2 = espèce non observée par DAGET et ILTIS en baie de Cocody, mais décrite en lagune Ébrié; 3 = espèce non distinguée en lagune Ébrié avant 1980; 4 = espèce rare en lagune Ébrié.

ESPECE	Cat	C1	C2	C3	Obs	ESPECE	Cat	C1	C2	C3	Obs
Alectis alexandrinus	Mo	+	+	+		Labeo couble	Co	+	0	0	
Antennarius occidentalis	Ma	+	0	+		Laeviscutella dekimpei		+	0	0	
Antennarius pardalis	Mo	+	0	0		Lagocephalus laevigatus	Mo	+	+	+	
Aplocheilichthys spilauchen	E	+	+	0	4	Uchla amia	Mo	+	+	0	4
Arius latiscutatus	ME	+	0	+		Liza dumerilii	Ma	0	0	+	1,4
Bathygobius soporator	E	+	+	+		Liza falcipinnis	Em	+	+	+	
Brachydeuterus auritus	ME	0	0	+	1	Liza grandisquamis	Em	0	0	+	2
Caecuta cephalopektis	E	+	0	0		Lutjanus dentatus	Mo	+	0	+	
Caranx hippos	ME	+	+	+		Lutjanus goreensis	Ma	+	+	0	
Caranx rhonchus	Mo	+	0	0		Microphis brachyurus		+	0	0	
Caranx senegalus	ME	+	+	+		Mugil curema	ME	0	0	+	1
Chloroscombrus chrysurus	ME	+	+	+		Pegusa triophtalma	Ma	+	0	+	4
Chonophorus lateristica	E	+	0	0		Pellonula afzeliusi	Ec	+	+	+	
Chrysichthys auratus	Ec	0	0	+	3	Pentanemus quinquantus	Ma	0	0	+	1,4
Chrysichthys nigrodigitatus	Ec	+	+	+		Periophthalmus papilio	E	+	0	0	
Chrysichthys maurus	Ec	+	+	+		Plectorhynchus macrolepis	Mo	+	0	+	
Citharichthys stampflii	Em	+	+	+		Polydactylus quadrifilis	ME	+	+	+	
Cynoglossus senegalensis	Em	+	+	+		Pomadasys jubelini	Em	+	+	+	
Cynothrissa spp.		+	0	0		Porogobius schlegelii	E	+	0	+	
Dasyatis margarita	ME	+	+	+		Psettius sebae	E	+	+	+	
Drepane africana	Mo	0	0	+	2,4	Pseudotolithus elongatus	Em	+	+	+	
Eleotris daganensis	E	+	0	+	4	Pseudotolithus senegalensis	Ma	+	+	+	
Eleotris senegalensis	E	+	0	+		Pteroscion peli	Em	0	0	+	1
Eleotris vittata	E	+	0	+		Sardinella maderensis	ME	+	+	+	
Elops lacerta	ME	+	+	+		Sarotherodon melanotheron	E	+	+	+	
Engraulis encrasicolus	Ma	+	0	0		Schilbe mandibularis	Ce	+	+	+	
Enneacampus kaupii	E	+	0	+	4	Scomberomorus tritor	Ma	+	+	+	
Ephippion guttifer	Mo	+	0	+	4	Selene dorsalis	ME	+	+	+	
Epinephelus aeneus	ME	+	+	+		Sphyræna afra	ME	+	+	+	
Epiplatys chaperti	Ce	+	0	0		Stromateus fiatola	Mo	0	0	+	1,4
Ethmalosa fimbriata	Em	+	+	+		Strongylura senegalensis	Em	+	+	+	
Eucinostomus melanopterus	ME	+	+	+		Synaptura lusitanica	Ma	+	+	0	4
Galeoides decadactylus	ME	+	+	+		Tilapia guineensis	E	+	+	+	
Gerres nigr	E	+	+	+		Tilapia mariae	Ec	+	0	0	
Gobionellus occidentalis	E	+	0	+		Trachinotus ovatus	ME	+	+	+	
Hemichromis fasciatus	E	+	+	+		Trachinotus terala	Em	+	+	+	
Hepsetus odoe	Co	+	+	0	4	Trichlurus lepturus	ME	+	+	+	
Hyporhamphus picarti	Em	+	+	+		Tylochromis jentinkii	E	+	+	+	
Ilisha africana	Ma	+	+	+		Urogymnus africanus	Mo	+	+	0	4

3. CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES DU PEUPELEMENT

3.1. RICHESSE SPÉCIFIQUE ET COMPOSITION

DAGET et ILTIS (1965) recensent 69 espèces de poissons en baie de Cocody, valeur qu'ils comparent aux 105 espèces identifiées dans l'ensemble de la lagune Ébrié (tableau I).

Aux relevés de pêches expérimentales au filet tournant de 1962 correspond une richesse globale de 45 espèces. En fait le tableau qui sert de base à l'étude réalisée par ces deux auteurs ne comporte que 42 lignes car, lors des tris, certaines espèces très voisines n'ont pu être distinguées avec certitude : les machoïrons

(*Chrysichthys nigrodigitatus* et *C. maurus*, ex *C. walkeri*), les gerres (*Eucinostomus melanopterus* et *Gerres nigri*) et les tilapias (*Sarotherodon melanotheron* et *T. guineensis*).

Enfin, lors de notre échantillonnage, effectué également au filet tournant, 61 espèces ont, au total, été capturées (tableau II).

Les différences dans la composition spécifique de ces trois inventaires (tableau I) sont en partie imputables à la présence aléatoire d'espèces à faible capturabilité, c'est-à-dire selon LAUREC et LE GUEN (1981), d'espèces peu « accessibles » et/ou peu « vulnérables ». Les espèces peu accessibles sont celles dont le taux de présence sur le lieu de pêche est très faible, espèces très occasionnelles, voire exceptionnelles dans le milieu telles *Antennarius pardalis*, *Pegusa triophthalma*, *Labeo xoubie*... ou encore celles dont la variabilité interannuelle est élevée comme l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) dont la présence et l'abondance lagunaire sont fortement liées à l'abondance du stock marin. Les espèces peu vulnérables sont celles dont la taille, le comportement ou la micro-répartition rendent improbable leur capture par l'engin de pêche utilisé, malgré leur accessibilité potentielle. C'est le cas, par exemple, des périophtalmes (*Periopthalmus papilio*) le plus souvent hors de l'eau et des petits cyprinodontidés (*Aplocheilichthys spilarchen*, *Epiplatys chaperti*).

L'information cumulée des trois inventaires porte à 79 le nombre des espèces identifiées en baie de Cocody. Quarante sont communes aux trois relevés, 52 le sont entre notre inventaire et celui de DAGET et ILTIS. Ce dernier présente la plus forte richesse spécifique (69 espèces), car il se fonde sur de nombreuses années d'observation et de récolte au moyen de techniques variées. Les 17 espèces absentes de nos relevés (tableau I) sont, soit des espèces peu accessibles (la majorité), soit des espèces peu vulnérables au filet tournant (6 ou 7 cas). Parmi ces 17 espèces, seulement 5 figurent dans les relevés de 1962 et pas dans les nôtres.

Inversement, 21 espèces présentes dans nos relevés ne figurent pas dans les pêches de 1962 et 9 d'entre elles sont également absentes de l'inventaire de 1965. Ce sont, pour l'essentiel, des formes marines (ou estuariennes à forte affinité marine) dont, pour certaines, l'absence dans les premiers relevés peut s'expliquer par leur faible accessibilité en lagune (*Stromateus fiatola*, *Liza dumerili*, *Drepane africana*). Ce n'est pas le cas d'autres espèces relativement abondantes et régulières dans les captures de 1980-1981 telles *Brachydeuterus auritus*, *Liza grandisquamis*, *Pteroscion peli* (tableau II).

D'une manière générale, et en tenant compte des aléas imputables à la faible capturabilité de certaines espèces, les peuplements en poisson de la baie de Cocody sont donc restés globalement les mêmes dans leur composition spécifique. Le groupe des espèces estuariennes (Em, E et Ec, cf. fig. 2) est resté remarquablement similaire aux deux périodes. En 1962 comme en 1980-1981, il représente 43 % du total des espèces capturées (fig. 3). Le nombre des formes continentales (Ce et Co), déjà peu représentées en 1962 en baie de Cocody, est encore plus faible en 1980-1981. Au contraire, les formes véritablement marines (Ma et Mo), toujours nettement plus nombreuses que leurs homologues continentales, ont connu une augmentation sensible. La figure 3 qui retrace en 1962 comme en 1980-1981 l'évolution mensuelle de la proportion de chacune des grandes catégories écologiques définies précédemment (fig. 2) confirme, au niveau saisonnier, la similitude globale de composition des peuplements et apporte quelques informations complémentaires. Le nombre de

TABLEAU II. - Abondance numérique des espèces capturées en baie de Cocody en 1980-1981.

Espèce	1980						1981									
	MS	JU	AU	OC	NO	DE	JA	FE	MS	AV	MA	JU	JL	AU	SE	OC
ALICHTIS ALERANDINUS	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0
ANTENNARIUS OCCIDENTALIS	1	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
ARIUS LATICIATUS	0	11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BATHYGOBIOUS SOPHATOR	0	0	0	0	0	00	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
MILACHYCHTHYS ALBILATUS	0	0	0	0	0	0	367	29	183	9	0	0	0	0	1	0
CARANK THYPOS	14	7	0	0	10	15	55	342	28	16	23	8	9	1	1	8
CARANK SENEGALUS	8	0	120	0	0	5	5	2	15	32	52	69	7	0	0	0
CHONOSCOMBRUS CHRYSURUS	49	0	7	0	0	51	1885	206	253	78	280	37	2	0	0	0
CHRYSICHTHYS FLAMMENSIS	0	11	2	41	27	1	0	0	1	378	254	364	27	22	11	16
CHRYSICHTHYS MCDONNELLI	0	11	0	16	4	1	0	0	0	4111	1036	88	45	45	39	150
CHRYSICHTHYS WALKERI	0	26	1	19	13	5	0	1	5	579	10	89	26	2	25	2
CIHARUCHTHYS STAMPELI	19	38	61	13	36	27	59	144	371	181	195	92	44	17	31	39
CYNOGLOSSUS SENEGALENSIS	0	9	6	12	10	3	13	6	13	29	10	7	5	13	1	21
DASYATIS MARGARITA	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
DREPANI AFRICANA	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ELEOTRIS DAGANENSIS	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ELEOTRIS SENEGALENSIS	0	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
ELEOTRIS VITTATA	0	7	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	3	3	4	2
ELOPS LACERTA	28	23	102	105	60	77	126	51	31	55	30	48	100	21	27	45
ENNEACAMPUS KAUPI	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
EPHIPHON GUTTLER	0	0	0	0	0	0	0	0	01	0	0	0	0	0	0	0
EPINEPHELUS AENEUS	4	1	2	0	0	5	9	9	8	4	8	4	4	2	1	5
ETHMALOSA TUMBRATA	2796	2230	20000	12110	1705	2514	1457	3622	7177	16802	22040	11224	20557	32637	9952	57039
EUCINOTOSMUS MELANOPTERUS	439	112	202	23	29	12	27	18	44	73	41	13	6	7	9	7
EUTROPIUS MANDIBULARIS	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GALIOIDES DECADACTYLUS	1	0	5	1	2	3	83	43	13	10	0	0	4	5	2	0
GENRES NIGRI	15	23	73	36	61	37	52	122	71	127	92	148	54	150	8	20
HEMICHROMIS FASCIATUS	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	15	11	5	2
HYPHORAMPUS PICARI	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	2	0
ITISHA AFRICANA	0	0	0	0	0	0	0	2	0	5	0	3	2	0	0	0
LAGOCEPHALUS LAEVIGATUS	1	0	2	0	0	0	2	1	3	0	0	0	1	1	0	0
LIZA DUMERILLI	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
LIZA FAUCIPIPNIS	0	0	0	2	0	8	0	0	0	0	1	4	4	3	3	0
LIZA GRANDISQUAMIS	1	1	1	0	2	5	23	2	1	4	0	2	1	1	0	0
LUTIANUS DENTATUS	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LUTIANUS GORENSIS	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
MUGIL CUNEMA	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	2	0	10	0	0	0
OXYURUCHTHYS OCCIDENTALIS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
PEGUSA TRIOPHTHALMUS	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PELLONULA AFZELIUSI	0	85	38	6	14	0	0	0	5	0	10	7	37	65	56	11
PENTANEPLUS QUINQUARIUS	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0
PLECTROMYNCHUS MACROLEPS	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
POHYDACTYLUS QUADRIFIDUS	4	86	16	46	37	16	27	13	111	231	48	29	37	13	9	28
POMADASTYS ZUBELINI	25	5	131	38	17	20	172	176	288	203	331	130	67	65	34	71
POMOGOBIOUS SCHLEGELI	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	11	1	0
PSETTIAS SEBAE	0	73	1	27	36	1	0	1	1	1	10	26	9	9	6	95
PSEUDOTILITHUS ELONGATUS	1056	177	10	79	15	2	16	441	124	1135	172	2	12	62	347	487
PSEUDOTILITHUS SENEGALENSIS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
PTEROSCION PELL	0	0	0	0	0	0	1	10	13	0	0	0	0	0	0	0
SARDINELLA MADRENSIS	12	0	0	0	0	0	97	439	16533	21	159	0	1	0	0	0
SARDINERODON MELANDIHERON	7	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SCOMBEROMORUS TRITOR	0	0	0	0	0	3	2	8	23	14	12	1	10	0	0	0
SELENE DORSALIS	1	0	14	0	0	0	12	25	129	10	3	0	0	0	0	0
SPHYRALNA ATRA	2	3	0	11	2	0	8	7	5	23	15	11	9	6	6	6
STROMATELUS FIATOA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
STRONGYLURA MARINA	0	0	3	1	2	0	2	0	0	0	1	6	0	3	4	0
TILAPIA GAMBENSIS	70	0	0	0	0	4	1	0	1	1	2	4	1	5	8	25
TRACHINOTUS OVATUS	0	0	0	0	0	0	0	0	13	2	0	0	0	0	0	0
TRACHINOTUS TERAJA	0	2	2	1	1	1	0	0	0	3	2	5	5	2	2	0
TRICHURUS LEPTURUS	18	0	0	0	0	0	10	3	1	3	2	0	0	0	0	0
TYLOCHROMIS BENTLEYI	4	1	0	6	3	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	2

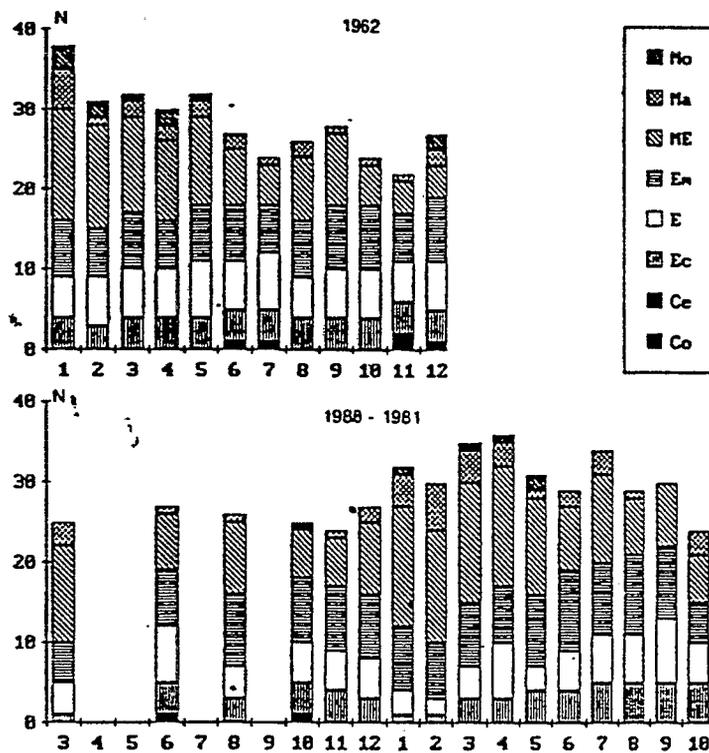


FIG. 3. — Évolution mensuelle du nombre d'espèces par catégorie écologique en 1962 et en 1980-1981. N = nombre d'espèces, voir la figure 2 pour les autres abréviations.

formes estuariennes et les proportions respectives des groupes Em, E et Ec varient très peu au cours de l'année. Les variations de richesse spécifique et de composition du peuplement sont imputables aux variations d'abondance saisonnières des formes marines-estuariennes (ME) et marines (Ma et Mo) d'une part et continentales (Co et Ce) d'autre part.

Selon le mois considéré, la richesse spécifique de la baie est comprise entre 22 et 38 espèces en 1962 et entre 24 et 36 en 1980-1981 (fig. 3). Aux deux époques, elle est maximale en saison sèche grâce à l'apport de nombreuses espèces d'origine marine (ME, Mo et Ma) et minimale lors de la saison des pluies (juin) ou en fin de crue (octobre, novembre) quand quelques formes continentales immigrantes ne suffisent pas à compenser le départ des espèces marines. En 1981, la crue de la Comoé est extrêmement faible (cf. 4.1) et les formes d'origine continentale (Ec, Ce et Co) ne représentent que 7 % des espèces présentes sur un cycle annuel (fig. 3).

3.2. ABONDANCE

L'abondance, estimée par les prises spécifiques mensuelles dans les pêches expérimentales, complète en la modifiant quelque peu l'image du peuplement fournie par la simple étude de la richesse et de la composition en espèces.

L'ichtyomasse de la baie de Cocody est, en permanence, l'une des plus fortes observées en lagune Ébrié (ALBARET, 1988). Elle est essentiellement le fait des

formes Em qui représentent approximativement les 2/3 des effectifs en 1962 et les 4/5 en 1980-1981.

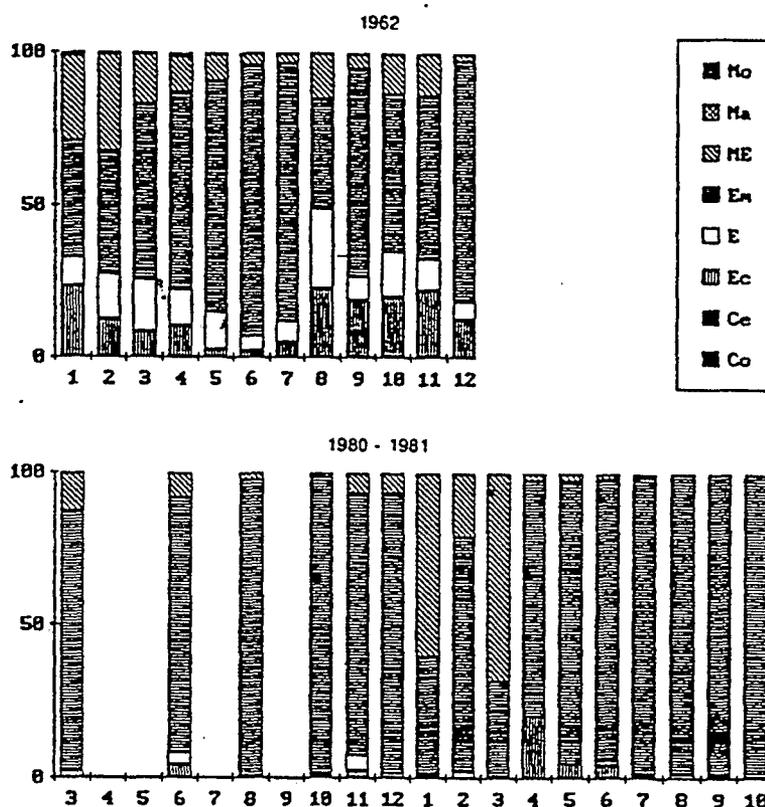


FIG. 4. - Variation de l'abondance relative mensuelle par catégorie écologique en 1962 et en 1980-1981. Voir la figure 2 pour les abréviations.

La figure 4 montre qu'en 1962, outre les formes Em, trois groupes, les E (toute l'année), les Ec (en saison humide surtout) et les ME (en saison sèche principalement) contribuent de manière significative à la formation du peuplement; en 1980-1981, seules les espèces de ce dernier groupe restent significativement abondantes et prennent même, en saison sèche, une place prépondérante dans le peuplement avec l'arrivée massive dans la baie de quelques espèces comme *Chloroscombrus chrysurus* et *Brachydeuterus auritus* en janvier 1981 et *Sardinella maderensis* en mars 1981. Ces espèces sont peu représentées, ou même totalement absentes, le reste de l'année.

La dominance des formes estuariennes à tendance marine (Em) est principalement due à l'abondance d'*Ethmalosa fimbriata* qui, globalement, représente environ 80 % des poissons capturés dans la baie. Comme l'avaient déjà noté DAGET et DURAND (1968), nous avons pu vérifier qu'il n'existait pas d'explication simple des variations d'abondance de cette espèce, en particulier en relation directe avec la salinité (ALBARET, 1988; ÉCOUTIN *et al.*, 1988).

3.3. DIVERSITÉ ET STRUCTURE

Le recrutement des populations de poissons lagunaires se fait à partir de trois origines distinctes. D'une part, les formes juvéniles d'espèces marines et continentales qui pénètrent en lagune à un stade plus ou moins avancé de leur développement et, d'autre part, les formes juvéniles d'espèces qui s'y reproduisent obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement. A partir de ces différentes sources de peuplement — en baie de Cocody, la source « marine » et le recrutement « local » dominant largement — des communautés s'organisent en fonction des cycles bioécologiques des espèces (en premier lieu, de leurs aptitudes écophysologiques), des « possibilités d'accueil » du milieu (les disponibilités trophiques en particulier) et des relations interspécifiques.

Compte tenu de la très forte variabilité des conditions environnementales, on doit s'attendre à y trouver des degrés d'organisation très inégaux au sein des communautés de poissons, selon la saison et peut-être aussi selon l'année considérée.

La diversité (I_{sh}) et l'équitabilité (E) sont constamment, dans le secteur maritime et particulièrement en baie de Cocody, les plus faibles de la lagune Ébrié (ALBARET, 1988). Ceci peut être interprété comme l'indice d'un peuplement faiblement structuré soumis aux aléas d'un environnement instable et rigoureux : fortes et brutales variations de la salinité, de l'oxygène dissous (avec des anoxies occasionnelles), du pH, de la turbidité...

Selon LEGENDRE (1973), la régularité de la distribution des espèces (l'équitabilité) serait inversement proportionnelle à l'activité biologique du milieu : plus basse est la régularité, plus élevée serait l'activité biologique (production, cycles vitaux, passage de l'énergie d'un niveau trophique à un autre, etc.). C'est le cas de la baie

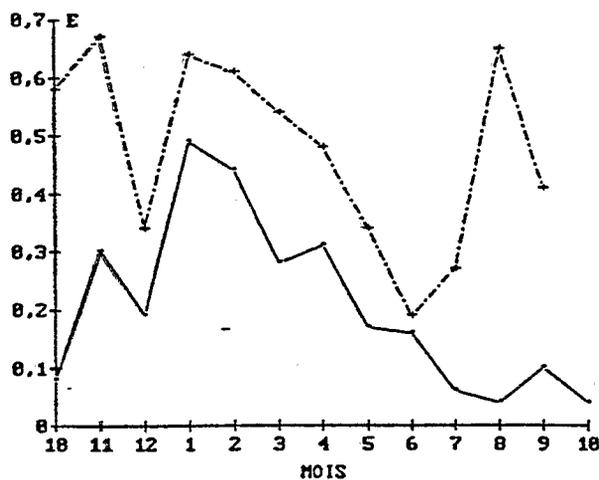


FIG. 5. — Évolution de l'équitabilité (E) en baie de Cocody (1962, trait discontinu; 1980-1981, trait continu).

de Cocody (fig. 5) où l'équitabilité est très faible et les peuplements « juvéniles » en constant renouvellement (suite de stades juvéniles d'une succession qui n'arrive jamais à maturité). Ces types de peuplement à haut pouvoir de multiplication sont

caractérisés par la dominance numérique d'une ou d'un petit nombre d'espèces. C'est le cas de l'ethmalose, *Ethmalosa fimbriata*, en baie de Cocody.

4. SCHEMAS D'ÉVOLUTION TEMPORELLE DU PEUPELEMENT

4.1. MODIFICATIONS DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES

Les caractéristiques physico-chimiques du milieu – température de l'eau, salinité, pH et transparence – mesurées en 1980-1981, ainsi que les relevés de pluviométrie et ceux des débits moyens mensuels de la Comoé, sont présentées au

TABLEAU III. – Valeurs moyennes mensuelles des variables de l'environnement en baie de Cocody en 1980-1981. θ = température (en °C), S = salinité (‰), DS = transparence mesurée au disque de Secchi (en cm), P = pluviométrie (en mm), Q = débit (en $m^3 s^{-1}$), s en surface, f au fond.

Date	θ		S		pH		DS	P	Q
	s	f	s	f	s	f			
03-80	29,6	30,0	23,5	30,0	6,3	7,8	130	13	3
06-80	27,2	27,2	2,0	15,2	6,7	6,8	57	342	89
08-80	26,8	22,9	8,0	25,7	7,7	7,9	98	37	264
10-80	29,8	28,8	0,6	5,2	7,6	7,4	37	168	570
11-80	29,6	28,6	1,6	11,3	7,3	7,1	68	80	288
12-80	27,0	26,8	15,0	19,6	7,5	7,8	173	50	57
01-81	27,5	24,7	20,2	30,1	8,1	8,1	176	0	10
02-81	30,0	28,1	25,4	28,1	8,3	8,1	143	102	2
03-81	28,4	27,0	26,6	27,7	7,7	7,7	216	86	1
04-81	30,0	27,8	20,7	26,2	8,3	8,1	156	26	14
05-81	29,6	27,1	11,9	20,0	8,4	7,8	84	442	25
06-81	26,7	27,6	5,1	16,7	7,2	7,8	68	617	30
07-81	25,5	23,1	5,2	17,5	7,3	7,5	100	194	77
08-81	27,2	24,9	0,8	12,9	7,1	7,5	20	0	474
09-81	24,9	21,2	2,0	12,0	7,2	6,4	40	137	474
10-81	29,2	27,6	2,1	8,4	7,8	7,5	60	247	334

tableau III. Les valeurs mesurées en surface et au fond sont bien corrélées en ce qui concerne la salinité, un peu moins bien pour la température. Les variations du pH de surface et du pH de fond ne paraissent que médiocrement liées (tableau IV). MARAIS (1988), dans une étude sur 14 estuaires d'Afrique du Sud, note des corrélations positives équivalentes entre la salinité de surface, de fond et la transparence.

Salinité (de surface et de fond), transparence et pH de fond sont fortement liés entre eux et significativement corrélés négativement au débit de la Comoé. La

TABLEAU IV. — Matrice de corrélation de rang de Spearman (*100) entre les variables de l'environnement de la baie de Cocody mesurées en 1962 (demi-matrice supérieure, n=12 mois), en 1980-1981 (demi-matrice inférieure, n=16 mois). Voir tableau III pour les abréviations utilisées.

	Θ		S		pH		DS	P	Q	
	s	f	s	f	s	f				
Θ	s									
	f	82								
Sal	s	32	.09				87		-36	-92
	f	21	-07	92						
pH	s	45	01	41					-50	-76
	f	31	03	82	85	55				
DS	s	19	-04	88	84	43	73			
	f									
P	s	-17	09	-28	-45	01	-43	-35		22
	f									
Q	s	-32	-16	-93	-89	-32	-71	-86	15	
	f									

pluviométrie locale en revanche n'intervient pas de manière sensible dans les variations des divers paramètres examinés. On vérifie également (fig. 6) que l'hydrogramme de la Comoé, caractérisé par son régime tropical de transition avec une longue période d'étiage (de janvier à mai) et une seule crue importante à cheval sur la petite saison sèche d'août et la seconde saison des pluies d'octobre, est sans rapport direct avec la pluviométrie locale.

Les variations des principales caractéristiques physico-chimiques du milieu sont directement influencées par les apports d'eau douce et plus particulièrement par les apports fluviaux. D'après DURAND et CHANTRAINE (1982), « toutes choses égales d'ailleurs, on peut penser que les échanges avec la mer gardent une importance comparable d'une année à l'autre ».

Le tableau V rassemble la pluviométrie annuelle enregistrée à la station d'Abidjan-Cocody et le débit moyen annuel de la Comoé, principal affluent lagunaire, en 1962, 1980 et 1981, années des échantillonnages en baie de Cocody, mais aussi en 1961 et 1979, années les précédant immédiatement.

En ce qui concerne la pluviométrie locale, seule 1980 est nettement déficitaire (tableau V). Replacée dans une série historique, l'année 1962 fait partie d'une période (1954-1964) excédentaire en pluie alors que 1980-1981 fait partie d'une période globalement très déficitaire (SIGHOMOU, 1983).

Les débits moyens annuels de 1961 et 1981 sont nettement inférieurs à la moyenne interannuelle (tableau V). Cependant l'analyse historique des crues montre

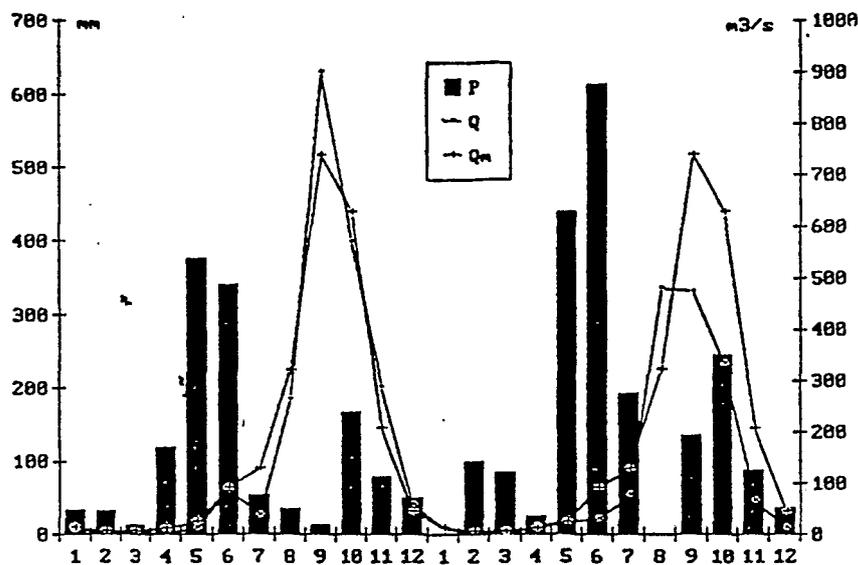


FIG. 6. — Evolution saisonnière de l'hydrogramme (Q en $m^3 \cdot s^{-1}$) de la Comoé et de la pluviométrie (P en mm) en 1980-1981. Q_m = hydrogramme moyen de la Comoé calculé pour la période 1960-1982.

TABLEAU V. — Pluviométrie annuelle à Abidjan Cocody (P en mm) et débit moyen de la Comoé (Q en $m^3 \cdot s^{-1}$). M = moyennes interannuelles, 1966-1980 pour la pluviométrie, 1960-1982 pour les débits; * moyenne des quatre autres saisons d'Abidjan (d'après DURAND & CHANTRAINE, 1982 et SIGHOMOU, 1983).

Année	1961	1962	1979	1980	1981	M
P	2259*	2460*	2003	1328	1977	1773
Q	120	207	234	186	127	174

* moyenne des quatre autres stations d'Abidjan

que les valeurs 1980-1981 s'inscrivent dans une décennie où la crue moyenne de la Comoé représente la moitié d'une crue moyenne des années 1960 (DURAND & CHANTRAINE, 1982).

Notre étude de la baie de Cocody en 1980-1981 se situe dans une période climatique beaucoup plus sèche que celle de l'étude de DAGET et DURAND (apports d'eaux douces réduits), aussi bien en ce qui concerne les valeurs annuelles observées que celles des périodes précédant immédiatement les deux études. Cette évolution de la baie de Cocody s'inscrit dans le cadre plus général des grandes sécheresses qu'a subies l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest à partir du début des années 1970.

4.2. CYCLE SAISONNIER DU PEUPEMENT

En 1962 comme en 1980 les communautés tendent à se structurer en saison sèche avec l'installation de conditions relativement stables dues à la permanence de l'influence marine à cette époque de l'année; la diversité et l'équitabilité baissent ensuite et passent par un minimum en saison humide (bouleversement par la crue). Selon l'année et l'importance de la petite saison sèche d'août-septembre, une remontée est plus ou moins sensible (fig. 5). En 1981, la crue bien que globalement peu abondante a été à la fois précoce et mal répartie (faible remontée de I_{sh} et E) alors qu'en 1962 la petite saison sèche a été bien marquée.

Les matrices des coefficients de corrélation de rang de Kendall, calculés sur les relevés mensuels de 1962 et ceux de 1980-1981 (fig. 7), mettent en évidence

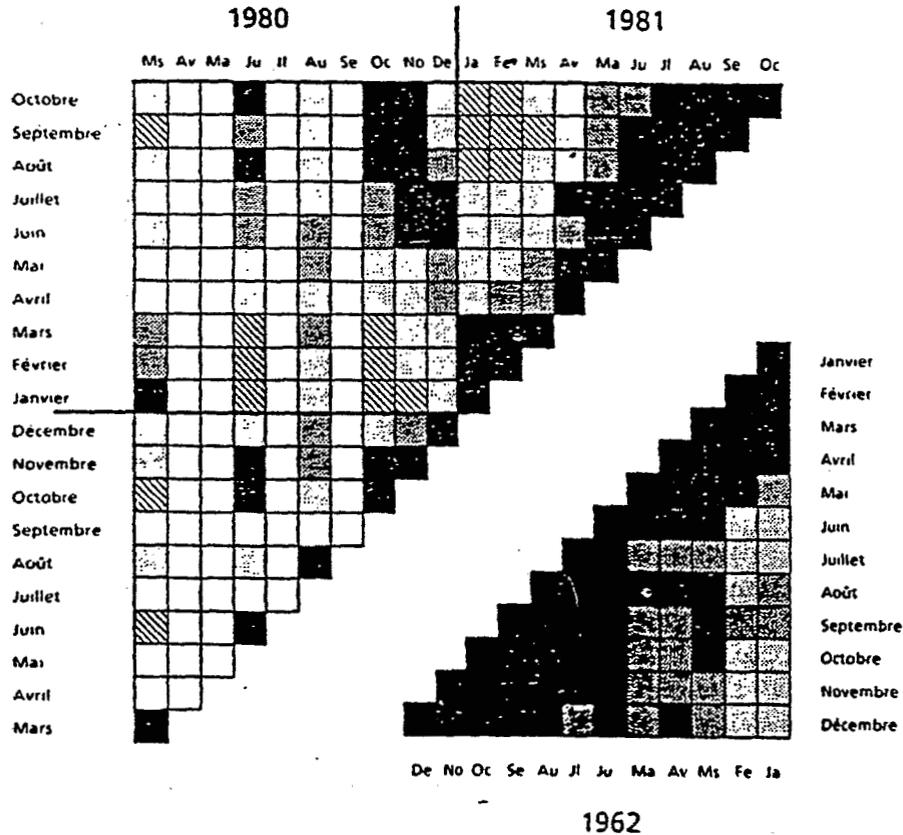


FIG. 7. — Représentation graphique des matrices de corrélation de rang de Kendall établies à partir des distributions d'abondance spécifique mensuelle de 1962 et de 1980-1981.

pour chaque période étudiée, la succession de mois à forte similitude et de périodes à forte opposition (saison sèche contre saison humide). Les communautés de poissons de l'année 1962 semblent plus stables et plus homogènes dans le temps que celles observées lors de notre étude :

— 25 % des corrélations intermensuelles de 1962 sont supérieures à 0,70; à peine 10 % en 1980-1981;

— presque 15 % des corrélations calculées sur la deuxième période sont inférieures à 0,30 indiquant une liaison très faible ou même l'absence de liaison entre les relevés mensuels pris deux à deux; dans tous les cas, le mois de janvier, de février ou de mars est l'un des deux éléments du couple.

Les différences saisonnières paraissent beaucoup plus accusées en 1980-1981 que lors de l'étude de référence; l'échantillonnage pratiqué en 1962 (pêches quasi quotidiennes) explique une partie de cette apparente stabilité, en particulier cela permet d'interpréter les fortes liaisons entre deux mois successifs, et donne d'autant plus d'importance aux quelques discontinuités observées dans cette évolution saisonnière (janvier-février; mai-juin; juillet-août). En 1962 comme en 1980, le mois de décembre faiblement lié à celui de janvier, est l'époque d'une rapide et importante modification du peuplement de la baie que traduisait déjà la chute de la diversité (fig. 5).

L'analyse des composantes principales sur l'ensemble des relevés mensuels de ces deux études prises séparément fournit une visualisation synthétique de l'information en résumant sur le premier plan (axe I \times axe II) 75,7 et 65,4 % de la variance totale respectivement pour 1962 et 1980. Pour les deux analyses réalisées, seules les deux premières composantes sont significatives. La distribution des points-mois dans le cercle de corrélation du premier plan se présente de façon similaire en 1962 et 1980 (fig. 8). Le premier axe est interprété comme un facteur de similitude des prélèvements mensuels traduisant une certaine homogénéité et une continuité des peuplements de la baie de Cocody. Le second montre clairement l'opposition entre le peuplement des mois de saison sèche (janvier à mars) et celui de saison humide (pluies et crue, de juillet à novembre) avec, cependant, des mois en position intermédiaire plus ou moins attirés par l'un ou l'autre de ces pôles, mars à mai 1962, août et décembre 1980, avril-mai 1981.

DAGET et DURAND (1968) avaient mis en évidence une relation forte entre les saturations sur l'axe II et la salinité. Cette relation est confirmée pour la période 1980-1981 au tableau VI qui montre, de plus, que d'autres descripteurs environnementaux, non récoltés ou non pris en compte lors de l'étude de référence, sont également bien corrélés à cet axe. Ce sont la salinité et le pH de fond (en 1980), le pH de surface (en 1962) et le débit de la Comoé (en 1962 et en 1980).

En 1980, les saturations calculées sur l'axe I paraissent corrélées elles aussi aux variables de l'environnement, mais à un degré plus faible que ce qui a été relevé pour l'axe II (tableau VI). Cela est dû à l'opposition sur cet axe entre les mois de saison sèche (4 points positionnés sur l'axe entre 0,50 et 0,57) et les autres mois (12 points de coordonnées comprises entre 0,68 et 0,79) (fig. 8). Une bipolarité similaire, bien que moins marquée, est observée le long de l'axe I de l'année 1962, opposant janvier et février (coordonnée autour de 0,68) aux 10 autres mois (0,78-0,86). Les variations observées sur l'axe I ne peuvent, par principe, être liées aux paramètres physico-chimiques relevés (indépendance des axes, et donc par conséquence, indépendance par rapport aux variations saisonnières telles celles de la salinité); de plus, aucun descripteur environnemental ne présente une partition aussi marquée. La relation observée en 1980-1981 n'est due qu'à l'écart entre les deux ensembles observés indiquant une relative non-similitude des peuplements correspondants. Cette discrétisation le long de l'axe I est liée à la dominance, au cours des mois de saison sèche de l'étude, de formes marines-estuariennes (ME), dominance qui n'apparaît à aucune autre saison (cf. 3.1). En outre, on confirme

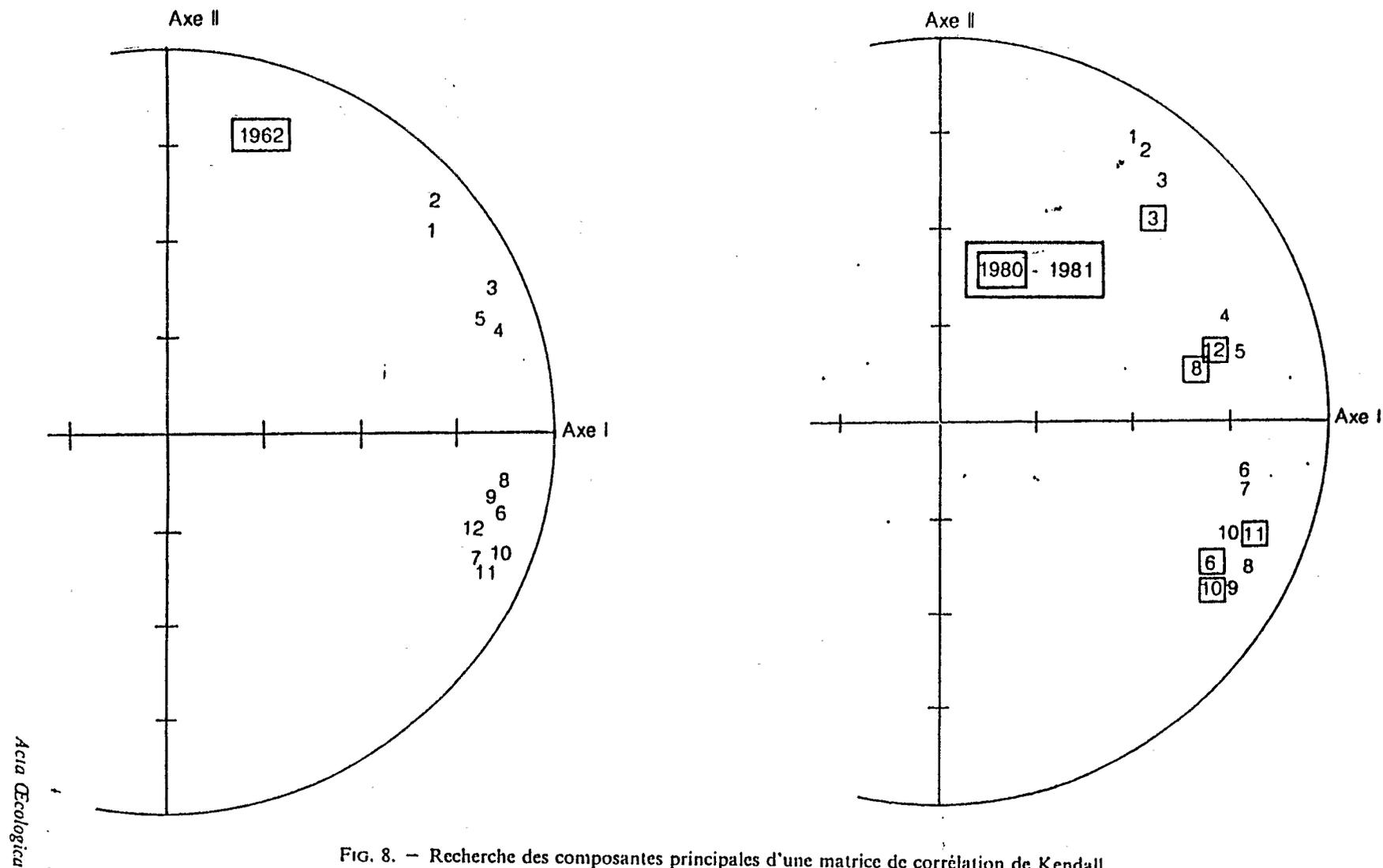


FIG. 8. — Recherche des composantes principales d'une matrice de corrélation de Kendall.
Projections du cercle des corrélations sur le plan (1, 2) des relevés mensuels en 1962 et en 1980-1981.

TABLEAU VI. — Corrélation de rang de Spearman entre les saturations sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales des matrices de rang de Kendall et les paramètres de l'environnement (*s*=surface, *f*=fond) (*/***/***, niveau de significativité).

		1962		1980	
		Axe I	Axe II	Axe I	Axe II
Salinité	<i>s</i>	-0,175	-0,888***	-0,698**	-0,937***
	<i>f</i>			-0,729***	-0,921***
pH	<i>s</i>	-0,161	-0,818**	-0,256	-0,488
	<i>f</i>			-0,572*	-0,870***
Température	<i>s</i>			-0,285	-0,356
	<i>f</i>			-0,044	-0,106
Débit		0,455	0,790**	0,615*	0,923***
Pluviométrie		0,301	0,559	0,353	0,352
Transparence				-0,266	-0,343

ici l'analyse faite à partir des matrices d'intercorrélation : plus grande stabilité des peuplements en 1962, différence saisonnière des peuplements plus accusée en 1980-1981.

DAGET (1976) avait proposé une interprétation des résultats de l'analyse en composantes principales en effectuant une rotation des deux premiers axes. Cette rotation, sans changer la position respective des points-observations mensuels, permet d'atténuer l'importance du premier facteur de l'analyse (l'axe de « similitude »). Les résultats obtenus par cette méthode, qui n'est en fait qu'une représentation différente des résultats de l'analyse des composantes, sont tout à fait similaires pour les deux périodes étudiées :

— Sur l'axe I, les saturations des points-observations de saison humide sont fortes et positives, celles des mois de saison sèche, fortes et négatives. Sur l'axe II, la situation inverse est observée.

— Les saturations des points-observations sur l'axe I sont fortement corrélées aux paramètres de l'environnement, de façon positive aux variations du débit de la Comoé et de façon négative à celles de la salinité, du pH et de la transparence. Ce schéma est inversé sur l'axe II.

— La corrélation établie entre les abondances mensuelles des espèces et les saturations sur chacun des axes montre la forte liaison des espèces d'origine continentale (*Ec*, *Co* et *Ce*) avec le premier axe et celle des espèces d'origine marine (*ME*, *Ma* et *Mo*) avec le second. Comme le suggérait DAGET (1976), la rotation permet d'interpréter le premier facteur obtenu (43,6 et 38,6 % de la variabilité totale en 1962 et en 1980-1981), comme étant lié à l'arrivée d'eaux douces en baie de Cocody et le second facteur, moins explicatif (32,1 et 26,8 % de la variabilité) comme lié à l'influence des eaux d'origine océanique.

4.3. MODIFICATIONS A LONG TERME DU PEUPELEMENT

Une analyse en composantes principales a été réalisée sur l'ensemble des 28 relevés mensuels (12 pour 1962 et 16 pour 1980-1981) regroupés dans une même

matrice. Les trois premières composantes sont significatives et expliquent 72 % de la variabilité totale.

Comme dans le cas des analyses saisonnières (cf. 4.2), l'axe I (53,1 % de la variabilité) rend compte de l'homogénéité, de la similitude d'ensemble des 28 relevés dont les saturations sont comprises dans l'intervalle 0,50-0,84 confirmant ainsi la permanence, en baie de Cocody, d'un fond de peuplement à l'échelle annuelle mais aussi à plus long terme.

Sur l'axe-II (11,2 % de la variabilité totale) s'individualisent les deux grandes périodes (fig. 9) : 1962 pour des coordonnées comprises entre 0,02 et -0,48 et 1980 entre 0,66 et -0,09. Pour chacune de ces périodes, les cycles saisonniers sont nettement représentés le long de ce deuxième axe. Ils se présentent de manière tout à fait similaire avec l'alternance saison sèche/saison humide séparées par des périodes de transition. Cependant l'intervalle plus restreint dans lequel se répartissent les saturations confirme la plus grande homogénéité globale des peuplements de 1962. La figure 9 montre que l'on passe du cycle annuel de peuplement de 1962 au cycle de 1980 par translation le long de cet axe qui, au-delà d'une simple augmentation de la salinité — pas toujours vérifiée d'ailleurs — rend compte de l'augmentation globale de l'influence océanique dans ce secteur lagunaire.

Le troisième facteur (7,7 % de la variabilité) représente le niveau d'organisation du peuplement de la baie. Les saturations des points sur cet axe sont fortement liées à la diversité spécifique (coefficient de corrélation de Spearman de 0,70***), ce qui n'est pas le cas pour les axes I et II. Le degré de structuration du peuplement est globalement supérieur et les différences entre saison des pluies et saison sèche moins accusées en 1962. L'opposition, sur cet axe, est nette entre la saison sèche de 1962 qui correspond à la période d'organisation maximale et la saison humide de 1980-1981 pendant laquelle les indices de diversité les plus faibles jamais notés en lagune Ébrié témoignent du bouleversement des communautés biologiques.

La représentation dans le plan (axe II \times axe III) résume à la fois d'une part le passage d'une situation de « référence » 1962 à celle de 1980 (« marinisation » globale du peuplement et niveau général d'organisation plus faible) et d'autre part les cycles saisonniers à chacune des deux grandes périodes étudiées (fig. 10). En ce qui concerne les cycles saisonniers, cette représentation (avec un axe de « marinisation » des peuplements et un axe décrivant le « niveau d'organisation » des communautés) permet de constater que l'évolution cyclique des peuplements est tout à fait similaire aux deux époques. A un facteur de translation près, les évolutions de chaque cycle reporté sur chacun des deux axes sont comparables : la saison sèche présentant un peuplement plus « marin » et plus organisé, la saison humide, moins « marin » et moins organisé.

A l'échelle pluriannuelle, la « marinisation » globale du système s'est traduite par une diminution sensible du niveau d'organisation générale de l'ichtyocénose de la baie alors qu'en ce qui concerne le cycle saisonnier, c'est la persistance de l'influence marine qui permet une certaine stabilisation du peuplement que traduit l'augmentation de l'indice de Shannon et de l'équitabilité avant que ne survienne, de manière plus ou moins précoce et brutale, le bouleversement induit par la crue.

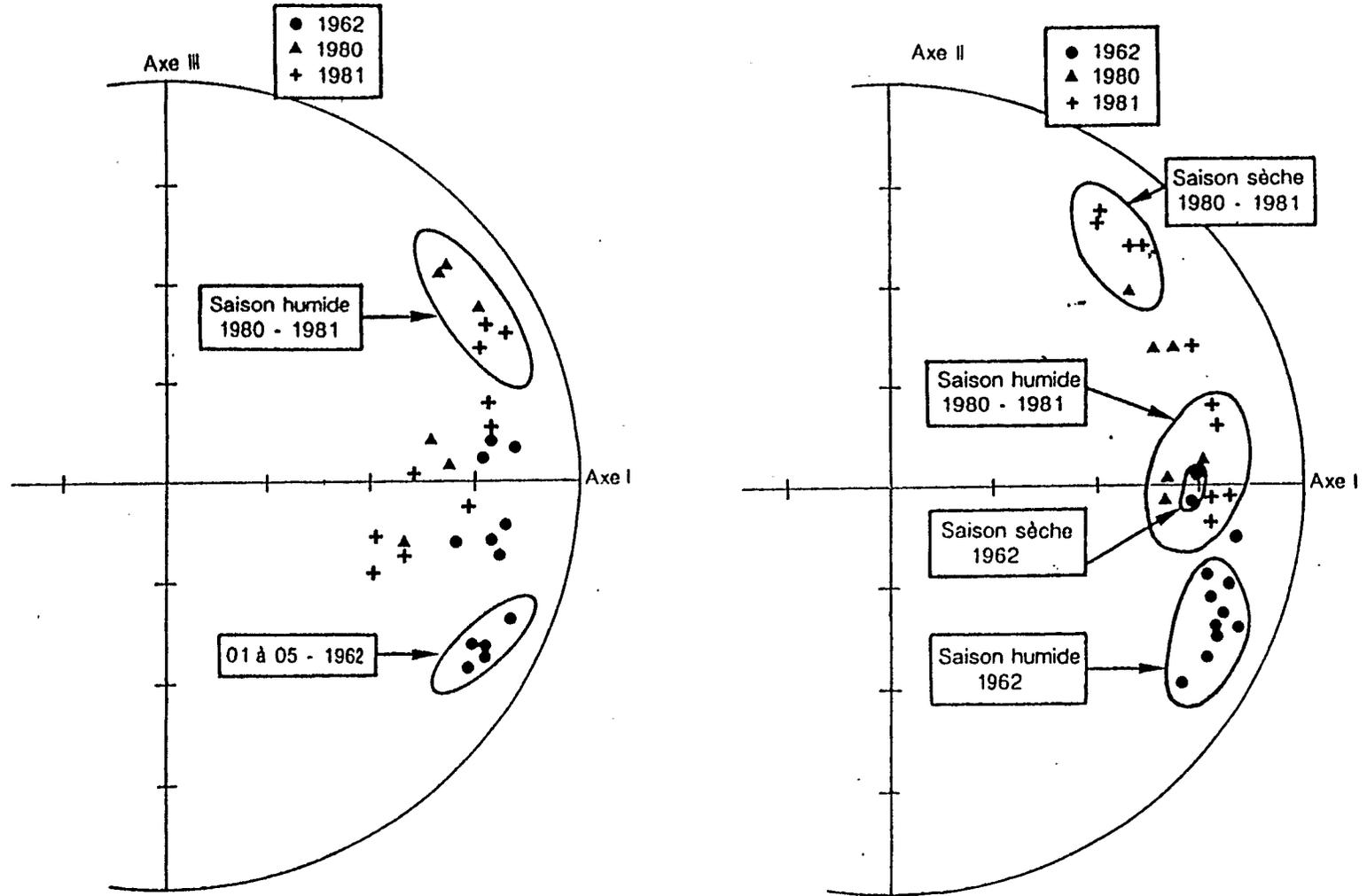


FIG. 9. — Comparaison des prélèvements mensuels de poissons de la baie de Cocody relevés en 1962 et en 1980-1981 par projection sur le plan (1, 2) et sur le plan (1, 3) du cercle de corrélations d'une analyse en composantes principales.

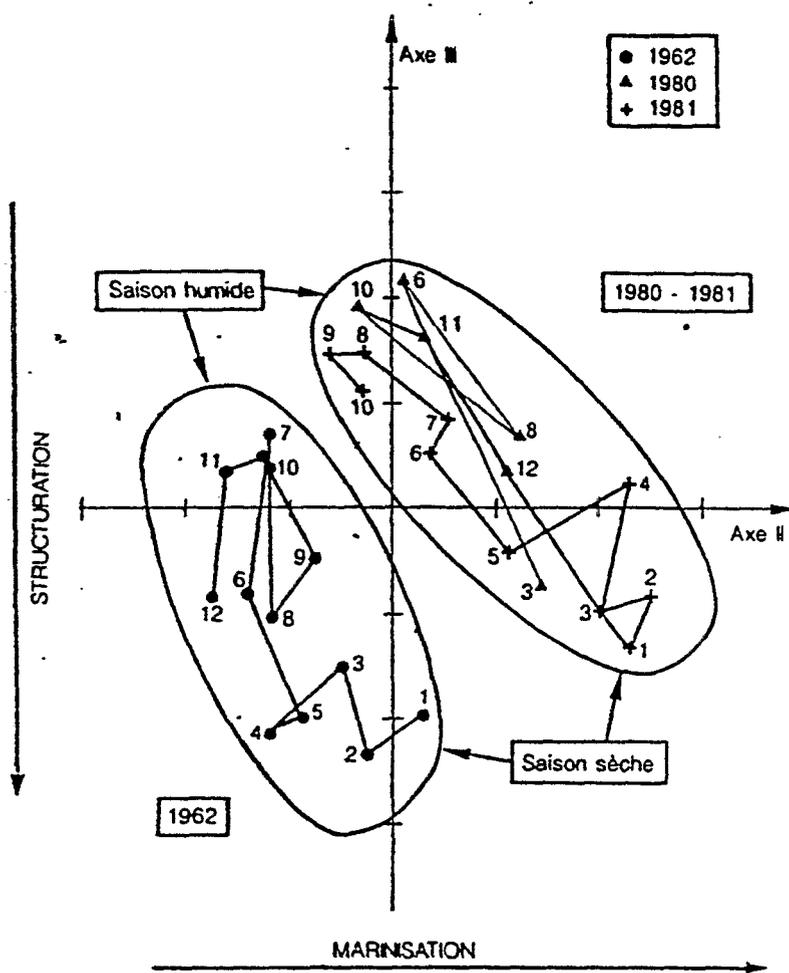


FIG. 10. — Recherche des composantes principales d'une matrice de corrélation de rang de Kendall entre les 28 relevés mensuels (1962, 1980-1981). Projections sur le plan (2,3).

5. CONCLUSION, DISCUSSION

Les peuplements des milieux lagunaires et estuariens, principalement ceux de la zone proche de la communication avec l'océan, sont réputés hétérogènes et instables (qualificatifs *a priori* indissociables!).

Nos observations en baie de Cocody confirment l'hétérogénéité liée à la variété des sources de peuplement de cette région lagunaire; les espèces que l'on y trouve, de manière permanente ou temporaire, sont des formes marines (certaines pénétrant en lagune de manière régulière, d'autres de façon plus exceptionnelle), des formes marines-estuariennes dont les populations séjournent à la fois en lagune et sur le plateau continental, des formes estuariennes (strictes ou bien à affinité soit marine, soit continentale), ou encore des formes continentales, elles aussi exceptionnelles ou plus régulières en lagune. Parmi les formes estuariennes, on distingue des formes sédentaires (territoriales et démersales) en général de petites taille et des espèces plus « mobiles » capables de déplacements de grande amplitude à l'échelle lagunaire.

L'instabilité de ces peuplements est une notion plus délicate qui, à notre sens, demande à être relativisée. Le niveau d'organisation structurale n'y est certes jamais très élevé et les variations saisonnières sont très marquées tant en ce qui concerne la composition du peuplement que sa structure. Cependant on a pu mettre en évidence, aussi bien à l'échelle du cycle annuel qu'à plus long terme (près de 20 années d'intervalle), qu'il existe un groupe composé d'une vingtaine d'espèces, estuariennes majoritairement mais aussi en moindre nombre marines-estuariennes, présentes en permanence et qui constituent grâce à leurs performances écophysiologiques une base permanente de peuplement remarquable dans un environnement dont la variabilité à diverses échelles est extrême.

Au-delà de cette stabilité du peuplement de base, nous avons pu noter une évolution qualifiée de « marinisation » du peuplement qui est perçue comme une conséquence du déficit pluviométrique général de la région durant la période étudiée. Cette importance accrue de la composante marine au sein des peuplements est d'ailleurs plus perceptible dans la structure des communautés (rang et fréquence des espèces à affinité océanique dans les distributions d'abondance) que dans leur composition spécifique qui, mis à part l'apport de quelques formes marines « accidentelles », est fondamentalement restée la même.

Les variations saisonnières du peuplement, très marquées, sont induites par les modifications de l'environnement, l'abondance et la répartition des apports d'eaux douces en premier lieu. Le cycle paraît stable quoique modulé par les modalités de ces apports : importance et précocité de la saison des pluies locales par rapport à celles de la crue de la Comoé déterminée largement par les pluies sur la région soudanienne.

Après la crue, la composante marine du peuplement de la baie est augmentée par l'immigration d'adultes mais surtout de formes juvéniles d'espèces marines littorales à cycle amphibiotique plus ou moins obligé. La persistance de conditions hydroclimatiques relativement stables, ou plutôt évoluant progressivement sous l'influence prépondérante de l'océan, permet à la communauté ichtyque d'atteindre un certain niveau d'organisation (jamais très élevé cependant). En janvier et février, diversité et équitabilité sont au maximum traduisant un meilleur ajustement des espèces aux contraintes résultant de leur environnement biotique et abiotique (AMANIEU & LASSERRE, 1982).

L'arrivée, souvent brutale, de la crue ne permet cependant pas à ces peuplements de poursuivre leur « maturation » et l'on assiste alors à un bouleversement des conditions environnementales qui, au niveau des peuplements, a pour conséquence le départ (ou la raréfaction) de nombreuses espèces marines (relativement) sténobiotiques et l'installation de quelques formes continentales. Les peuplements, à cette époque, apparaissent totalement désorganisés et l'on peut conclure, du moins en ce qui concerne les trois saisons humides étudiées, qu'il n'existe pas une communauté de saison humide homologue de la communauté de saison sèche.

Les milieux lagunaires ont longtemps été (et sont parfois toujours) considérés comme de simples milieux de transition entre systèmes continental et marin. Le nombre croissant des études qui leur sont consacrées a permis de démontrer qu'ils constituent bien au contraire d'authentiques systèmes souvent forts complexes, des « entités écologiques originales » pour reprendre l'expression d'AMANIEU et LASSERRE (1982). Ceci est particulièrement avéré dans les lagunes tropicales où la

proportion d'espèces holobiotiques caractéristiques, au sein des peuplements, est élevée.

Ces systèmes, bien que loin d'être homogènes – on a pu distinguer cinq ou six sous-systèmes (zones ou plus exactement strates spatio-temporelles) en lagune Ébrié – possèdent des frontières marquées, mais mobiles suivant les saisons, avec les systèmes adjacents, thalassique et continental (ALBARET, 1988).

Ainsi, la déstructuration saisonnière du peuplement de poissons de la baie de Cocody coïncide avec le passage (et l'installation) de la zone de transition [ou écotone ⁽¹⁾], fleuve/lagune. La « frontière » océan/lagune étant à cette époque repoussée assez loin en mer sur la partie est du plateau continental comme le montre l'étude des peuplements de la zone infralittorale (ALBARET & ÉCOUTIN, en prép.).

Sur le plus long terme, la « marinisation » déjà évoquée est sensible au niveau de la composition spécifique mais plus encore à celui de la structure du peuplement.

Outre l'abondance accrue d'espèces estuariennes à affinité marine, et tout particulièrement *Ethmalosa fimbriata*, la période la plus récente se caractérise, globalement, par l'augmentation du nombre, mais surtout des effectifs, d'espèces dites marines-estuariennes se répartissant simultanément ou alternativement (éco-phase) en lagune et sur le plateau continental. Ainsi, des espèces telles *Sardinella maderensis*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Trichiurus lepturus* présentent-elles de forts pics d'abondance saisonniers.

Contrairement à ce qui est observé à l'échelle saisonnière, la « marinisation » du peuplement va, sur le long terme, de pair avec un abaissement global de structuration des communautés (quelle que soit la saison) que nous attribuons aux déséquilibres créés au sein de l'ichtyocénose par les vagues successives de colonisation de ces espèces pélagiques.

AMANIEU et LASSERRE (1982) observent une évolution inverse du complexe lagunaire malgache des Pangalanes. Par suite d'une obstruction progressive des ouvertures sur la mer ⁽²⁾, le système a évolué d'un type laguno-saumâtre vers un système d'étang d'eau douce. Les conséquences ichtyologiques sont multiples avec en particulier une « continentalisation » du peuplement et une très forte augmentation de la proportion relative des « sédentaires » (80 %). Situant le problème au niveau des stratégies adaptatives, ces auteurs concluent que l'évolution physique du milieu a « favorisé » la régression des migrants de type *K*, cause principale de l'effondrement des captures d'exploitation (les sédentaires développant une stratégie de type *r*) ⁽³⁾.

⁽¹⁾ Suivant la définition donnée par HOLLAND (1988) : « zone of transition between adjacent ecological systems, having a set of characteristics uniquely defined by space and time scales, and by the strength of the interactions between adjacent ecological systems ».

⁽²⁾ Il s'agit donc d'un phénomène géomorphologique et non d'ordre climatique comme en lagune Ébrié.

⁽³⁾ Il n'est pas dans notre propos d'entrer ici dans un débat sur les stratégies adaptatives en milieu lagunaire mais il faut souligner qu'en lagune Ébrié cette dichotomie paraît moins évidente et qu'il semble délicat d'assimiler tous les migrants à des stratégies *K*, de même certaines formes pourtant cantonnées au milieu lagunaire sont plus proches de ce type de stratégie que d'une stratégie de type *r*.

En ce qui concerne la lagune Ébrié, l'absence de séries de statistiques de pêche suffisamment longues, et les divers bouleversements survenus dans les pêcheries (ÉCOUTIN *et al.*, 1988) ne permettent pas de préciser le sens de l'évolution globale des captures de la région (qui, de toute manière, fournirait un bien piètre indice d'abondance). Il est néanmoins possible de noter que la « marinisation » a favorisé la pénétration en lagune ou le développement d'espèces dont l'intérêt halieutique est certain (sardinelles, ethmalose...). Les fluctuations de l'abondance de ces espèces, soumises à la variabilité environnementale (lagunaire, mais aussi côtière pour certaines) imposent d'énormes contraintes aux pêcheries qui les exploitent (souplesse, rapidité d'adaptation..., ÉCOUTIN, 1989).

Nous avons par ailleurs (ALBARET & ÉCOUTIN, 1989) signalé que la réouverture en 1987 de la passe de Grand-Bassam (fig. 1) qui a eu des conséquences écologiques comparables aux effets de la sécheresse en baie de Cocody (bien que plus brutales et plus accentuées encore dans le sens de la « marinisation ») avait également eu pour conséquence halieutique un report de l'activité de pêche sur les espèces pélagiques, l'ethmalose en particulier qui a vu la région favorable à sa reproduction considérablement agrandie. Indépendamment de l'évolution climatique, et si la passe de Grand-Bassam est maintenue ouverte, il est vraisemblable que la baie de Cocody, et plus largement toute la partie est de la lagune, conserveront, en ce qui concerne l'ichtyologie, le type de fonctionnement « physiquement contrôlé » que nous venons de décrire.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. DURAND, LEMOALLE et LÉVEQUE pour les critiques constructives qu'ils ont bien voulu apporter à ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Anonyme, 1987. — Symposium on Florida bay, a subtropical lagoon. *Bull. Mar. Sci.*, 44, 1, 1-524.
- ALBARET J.-J., 1987. — Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20, 3-4, 291-310.
- ALBARET J.-J., 1988. — Les poissons : biologie et peuplements. Communication au groupe de travail « Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ébrié ». Taabo, Côte-d'Ivoire, mai 1988, 30 p.
- ALBARET J.-J. & ÉCOUTIN J. M., 1989. — Communication mer-lagune : impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22, 1, 71-81.
- AMANIEU & LASSERRE G., 1982. — Organisation et évolution des peuplements lagunaires. Actes Symposium sur les lagunes côtières, S.C.O.R./I.A.B.O./UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, *Océanol. Acta*, 201-213.
- AMEZCUA-LINARES F. & YAÑEZ-ARANCIBIA A., 1980. — Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna de Terminos. El habitat y estructura de las comunidades de peces. *An. Centro Cienc. del Mar. y Limnol. Univ. Nat. Auton., Mexico*, 7, 1, 69-118.
- BERRON H., 1980. — *Tradition et modernisme en pays lagunaires de basse Côte-d'Ivoire*. Ophrys éd., 380 p.
- BLABER S. J. M. & BLABER T. G., 1980. — Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish Biol.*, 17, 143-162.

- COLCANAP M. & DUFOUR P., 1982. — *L'assainissement de la ville d'Abidjan : évaluation, recommandations, propositions d'alternatives*. Min. Envir. Côte-d'Ivoire, Min. Envir. France, O.R.S.T.O.M., 299 p.
- CONNER W. H. & DAY J. W., éd., 1987. — The ecology of Barataria basin, Louisiana : an estuarine profile. *U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.*, 85, 7.13, 165 p.
- DAGET J., 1976. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 p.
- DAGET J. & DURAND J.-R., 1968. — Étude du peuplement de poissons d'un milieu saumâtre tropical poikilohalin : la baie de Cocody. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 2, 2, 91-111.
- DAGET J. & ILLIS A., 1965. — Poissons de Côte d'Ivoire. *Mém. I.F.A.N.*, 74, 385 p.
- DAY J. H., 1981. — Summaries of present knowledge of 43 estuaries in southern Africa. In : DAY J. H., éd., *Estuarine ecology with particular reference in southern Africa*. Cape Town, Balkema, 251-329.
- DAY J. H., MILLARD N. A. H. & BROEKHUYSEN G. J., 1952. — The ecology of South African Estuaries. The St. Lucia system. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 34, 129-156.
- DAY J. W., 1974. — The ecology of Morrumbene estuary, Moçambique. *Trans. roy. Soc. S. Afr.*, 41, 43-85.
- DAY J. W. & YAÑEZ-ARANCIBIA A., 1982. — Coastal lagoons and estuaries, ecosystem approach. *Mar. Sci.*, 22, 1-2, 11-26.
- DIXON W. J., 1985. — *B.M.D.P. statistical software manuel*. University of California press, Berkeley, 2 vol., 1234 p.
- DUFOUR P., 1982. — Les frontières naturelles et humaines du système lagunaire Ébrié. Incidences sur l'hydroclimat. *Hydrobiologia*, 94, 105-120.
- DUFOUR P. & DURAND J.-R., 1982. — La production végétale des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15, 3, 209-230.
- DUFOUR P. & SLEPOUKHA M., 1975. — L'oxygène dissous en lagune Ébrié : influences de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Scient. C.R.O.*, Abidjan, VI, 2, 75-118.
- DURAND J.-R. & CHANTRAINE J.-M., 1982. — L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 15, 2, 85-113.
- DURAND J.-R. & SKUBICH M., 1982. — Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27, 211-250.
- ÉCOUTIN J.-M., 1989. — Stratégies d'exploitation des sennes tournantes artisanales de Côte-d'Ivoire. « Où vais-je pêcher demain ? ». Contribution au symposium international « La recherche face aux pêches artisanales », Montpellier, 3 au 7 juillet 1989 (sous presse).
- ÉCOUTIN J.-M. & DELAHAYE M., 1989. — Les sennes tournantes de Vridi (Lagune Ebrié, Côte-d'Ivoire). Caractéristiques générales du métier. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr.*, Abidjan, 17, 59-77.
- ÉCOUTIN J.-M., DURAND J.-R., LAE R. & HIE DARE J.-P., 1988. — L'exploitation des stocks. Communication au groupe de travail « Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ébrié ». Taabo (Côte-d'Ivoire), mai 1988, 79 p.
- FAGADE S. O. & OLANYAN C. I. O., 1974. — Seasonal distribution of the fish fauna of the Lagos Lagoon. *Bull. I.F.A.N.*, 36, sér. A, 1, 244-252.
- GAC J. Y., 1987. — Afrique occidentale. In : BURGIS M. J. & SYMOENS J. J., éd., *Zones humides et lacs peu profonds*. O.R.S.T.O.M., Travaux et Documents, 211, 155-232.
- HOLLAND M. M., 1988. — SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries. Report of a SCOPE/MAB workshop on Ecotones, 5-7 January 1987, Paris. In : DI CASTRI F., HANSEN A. J. & HOLLAND M. M., eds., *A new look at ecotones*. I.U.B.S./SCOPE, n° 17, 47-106.
- KWEI E. A., 1977. — Biological, chemical and hydrological characters of coastal lagoons of Ghana, West Africa. *Hydrobiologia*, 56, 2, 157-174.
- LAUREC A. & LE GUEN J.-C., 1981. — Dynamique des populations marines exploitées. *Rapp. Sci. Tech.*, CNEXO, 45, 118 p.
- LEGENDRE L., 1973. — Phytoplankton organisation in Baie des Chaleurs (Gulf of St Laurent). *J. Ecol.*, 61, 135-149.
- LEGENDRE P., 1985. — The R package for multivariate data analysis. Dep. Sci. Biol., Université de Montréal, 43 p., multigr.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 1984. — *Écologie numérique. Tome I : le traitement multiple des données écologiques. Tome II : la structure des données écologiques*. Masson, Paris et Presses de l'Université du Québec, tome I : 260 p. et tome II : 335 p.

- LE RESTE L., FONTANA A & SAMBA A., éd., 1986. - *L'estuaire de la Casamance : environnement, pêche, socio-économie*. I.S.R.A./C.R.O.D.T., Dakar, 328 p.
- MARAIIS J. F. K., 1988. - Some factors that influence fish abundance in south African estuaries. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 6, 67-77.
- MEPHAM S., 1987. - Afrique australe. In : BURGIS M. J. & SYMOENS J. J., éd., *Zones humides et lacs peu profonds*. O.R.S.T.O.M., Travaux et Documents, 211, 457-593.
- MOREAU J., 1987. - Madagascar. In : BURGIS M. J. & SYMOENS J. J., éd., *Zones humides et lacs peu profonds*. O.R.S.T.O.M., Travaux et Documents, 211, 595-650.
- ODUM W. E. & HEALD E. J., 1975. - The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In : CRONIN L. E., ed., *Estuarine research*. Academic Press, Inc., New York : 265-285.
- SIEGEL S., 1956. - *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, London, 312 p.
- SIGHOMOU D., 1983. - Étude du ruissellement en milieu urbain tropical humide (Abidjan Yopougon). Rapp. élève O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé. 53 p., multigr.
- TASTET J.-P., 1974. - L'environnement physique du système lagunaire Ébrié. *Univ. Abidjan, série Doc.*, II, tome I : texte, 28 p., tome II : figures, 58 p.
- VARLET F., 1978. - Le régime de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Traits physiques essentiels. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 83, 164 p.
- WARBURTON K., 1978. - Community structure, abundance and diversity of fish in a Mexico coastal lagoon system. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7, 497-519.