FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME ÉBRIÉ

Philippe DUFOUR, Jean-Jacques ALBARET, Jean-René DURAND
et Daniel GUIRAL

L'approche thématique des chapitres précédents ne donne qu'une vue partielle des caractéristiques structurelles, fonctionnelles et évolutives de la lagune Ébrié. Ce chapitre propose *a posteriori* une synthèse systémique reposant sur les spécificités du biotope (présentées dans la première partie) et sur l'analyse comparative des peuplements composant les diverses biocénoses lagunaires (décrite dans la deuxième partie). Il nous est possible à présent d'établir des schémas de flux de carbone par la juxtaposition des données de biomasse et de production des différents compartiments trophiques. À partir des modifications saisonnières des biocénoses et des flux qui les traversent nous tenterons par une étude comparative de déduire quels sont les rôles respectifs des facteurs physiques de l'environnement et de l'homme sur le fonctionnement de l'écosystème.

L'environnement abiotique

LE CADRE GÉOMORPHOLOGIQUE

Trois caractéristiques géomorphologiques influencent fortement l'écologie de la lagune : la forme générale de son bassin, sa profondeur et le découpage de ses rivages.

La faible extension latitudinale du bassin ainsi que le faible relief du continent environnant expliquent l'homogénéité géographique du climat : vents, ensoleillement et précipitations. La forme allongée du bassin et la localisation ponctuelle des entrées d'eaux océanique, continentale et anthropique sont à l'origine de gradients horizontaux marqués.

La faible profondeur moyenne a pour conséquence un rapport surface/volume élevé qui donne de

l'importance aux échanges entre l'eau et l'atmosphère et entre l'eau et le sédiment. Ainsi, l'ensemble de la colonne d'eau est souvent affecté par la turbulence de surface, ce qui diminue les gradients verticaux, accentuant les échanges entre l'eau et le sédiment et augmentant la turbidité. De plus, l'hétérogénéité géographique des profondeurs qui contraste les secteurs se trouve à l'origine de biotopes particuliers : baies à seuil, fosses, hauts-fonds, îles...

Enfin, le découpage prononcé du rivage donne de l'importance à l'interface eau-berge. Notons ici que les échanges avec les mangroves et les marais côtiers n'ont pas été étudiés malgré leur importance présumée. Ce découpage du rivage freine la propagation des marées et crée des baies à caractéristiques distinctes de celles du chenal central. Dans certains cas, des constructions artificielles, la digue de Jacqueville qui barre les trois quarts du chenal lagunaire en est un exemple significatif, modifient l'hydrodynamique et en conséquence l'écologie lagunaire.

Le cadre climatique

La lagune et son bassin versant sont soumis au régime du climat subéquatorial. Le déplacement de la convergence intertropicale y règle les précipitations dont la grande variabilité est la caractéristique majeure des cycles saisonniers.

La température de l'air et l'ensoleillement varient relativement peu selon les saisons. Le vent solaire qui souffle assez régulièrement chaque jour perpendiculairement aux courants crée des mouvements turbulents responsables de brassages verticaux. L'humidité de l'air qui est élevée suit un rythme nycthéméral en opposition de phase avec le vent et l'ensoleillement. Les précipitations directes sur le plan d'eau représentent en moyenne 14 % des apports d'eau douce. Elles sont en outre supérieures à l'évaporation ; la lagune Ébrié est donc, à l'échelle annuelle, même en l'absence d'apports fluviaux, une lagune de dilution.

Le cadre hydrologique

Le système Ébrié est en communication avec l'océan de façon permanente et importante par le canal artificiel de Vridi et de façon épisodique et secondaire par l'embouchure naturelle du fleuve Comoé, le grau de Grand-Bassam.

Selon l'estimation de Varlet (1978), basée sur des observations de 1951-52, le volume annuel d'eau océanique entrant par le canal de Vridi représente 14 fois celui du bassin lagunaire. Il subit des fluctuations de moyennes et hautes fréquences selon le niveau de la mer et est annuellement inversement proportionnel au volume des eaux douces sortantes. Cette intrusion diminue très rapidement vers l'amont. En outre, chaque courant de jusant élimine une fraction importante des eaux marines entrées lors du flot précédent.

Les entrées d'eau douce par les rivières et les fleuves, le ruissellement diffus et les précipitations sont plusieurs fois inférieures à celles des eaux océaniques. L'essentiel transite entre l'embouchure des fleuves Mé, Comoé et Agnéby et le canal de Vridi, au travers des secteurs I (lagune de Potou), II, III et IV (*cf.* I-4 pour les localisations). Ces intrants continentaux ont renouvelé le volume de ces secteurs entre 3 et 35 fois par an au cours des années d'étude. À l'inverse, le volume des secteurs situés en amont de ces rivières (la lagune Aghien, les secteurs V et VI) a été renouvelé moins d'une fois tous les trois ans. Ces secteurs, qui sont aussi les plus éloignés du canal de Vridi, sont les moins affectés par les eaux océaniques. Leur caractère hydrologiquement confiné contraste ainsi notablement avec le caractère hydrologiquement ouvert des autres secteurs.

Les flux d'eau douce, ainsi que les flux d'eau marine qui en dépendent en grande partie, subissent des variations saisonnières très marquées, liées aux régimes des précipitations sur la lagune et sur les différentes zones climatiques de son bassin versant. Les flux sont aussi soumis à une variabilité interannuelle considérable. Les volumes d'eau continentale écoulés ont ainsi varié d'un facteur 15 entre 1968 et 1983. En outre, se dégage une tendance générale à la diminution liée à la sécheresse actuelle affectant

l'Afrique au sud du Sahara. Les apports d'eau douce sont en effet deux fois plus faibles depuis 1970 qu'entre 1963 et 1970 et laissent supposer une influence océanique accrue (*cf.* I-4, tabl. III).

Comme exemple de milieu confiné, pour ce chapitre, le choix s'est porté sur le secteur VI, à l'extrémité occidentale du système. Situé à 80 km du canal de Vridi, l'océan y a une influence hydrodynamique faible et hydrochimique négligeable. Aucune grande rivière n'y débouche et le taux de renouvellement par les eaux douces, d'origine essentiellement atmosphérique, n'y est en moyenne que de 0,24 . an^{-1} . Les conditions physico-chimiques y sont relativement stables avec des salinités faibles restant généralement comprises entre 3 et 5 g . l^{-1}. Selon la classification d'Aguesse (1957), le secteur est de catégorie oligo-saumâtre et de type oligopoïkilohalin ; selon celle retenue au symposium de Venise (1959), le secteur est oligohalin ; selon l'approche de Guélorget et Perthuisot (1983), le secteur pourrait être classé entre les degrés de confinement 4 et 5 (*cf.* I-1).

Le secteur III, le plus proche du canal de Vridi, a été choisi comme exemple de milieu ouvert. En effet, il est en communication directe avec l'océan et est renouvelé entre 3 et 18 fois par an par les eaux douces et plus encore par les eaux marines. Les conditions physico-chimiques y sont très variables. La salinité en surface peut y approcher celle de l'océan en saison d'étiage lors des courants de flot et descendre à 0 g . l^{-1} au cours des plus fortes crues du fleuve Comoé. Ce secteur couvre donc 3 des 4 catégories d'Aguesse, d'oligosaumâtre à polysaumâtre ; il couvre 5 des 6 catégories de la classification de Venise, de limnique à euhalin et enfin, il s'apparente aux degrés de confinement 2 et 3 de Guélorget et Perthuisot en périodes d'étiage et 5 et 6 en périodes de crues. Au sein de ce secteur, la zone urbaine d'Abidjan très polluée, à l'est du canal de Vridi, a été distinguée d'une zone rurale, à l'ouest, moins affectée par les rejets eutrophisants.

Biomasses et productions

Un atelier a réuni en 1988 les auteurs de cet ouvrage. Un de ses objectifs fut de dresser l'inventaire des biomasses et des productions des différents compartiments trophiques étudiés. Le tableau I, qui en est issu, rassemble les biomasses et productions, exprimées en carbone, du phytoplancton, du zooplancton, du zoobenthos et des poissons en 3 secteurs et 3 saisons, et le tableau III, les productivités correspondantes, traduites par les rapports production/biomasse. Les données ont pour origine des années différentes, ainsi qu'un échantillonnage spatiotemporel plus ou moins dense et étendu selon les compartiments trophiques. Leur comparaison n'a donc qu'une valeur relative, et seules les fortes différences peuvent être considérées comme significatives. On a distingué les saisons d'étiage (janvier à avril), des pluies (mai à août) et des crues (septembre à décembre).

Les microphytes

À la base du réseau trophique, la production autotrophe est réalisée essentiellement par le phytoplancton (*cf.* II-2). Celle du phytobenthos ne représente qu'une faible fraction, de l'ordre du dixième, de celle du phytoplancton. La faiblesse de cette contribution est due à la forte turbidité des eaux entraînant une profondeur de compensation en général inférieure à 2 m. Elle est liée aussi à l'accumulation de vases organiques anoxiques, peu propices à l'établissement de communautés phytobenthiques, sur les fonds de plus de 4 à 5 m dans les secteurs à hydrodynamique faible (*cf.* I-3). Les macrophytes flottantes sont localement et temporairement envahissantes et elles contribuent alors à limiter l'intensité lumineuse disponible pour les cellules phytoplanctoniques ; mais leur couverture est habituellement négligeable (*cf.* II-3).

La température, par son niveau moyen élevé, est responsable d'une productivité du phytoplancton (production/biomasse), en condition de lumière optimale, 2 à 3 fois supérieure à celle des écosystèmes tempérés. Par contre, le rendement énergétique moyen de la photosynthèse n'est que de 0,37 %, ce qui

situe le système Ébrié dans la gamme des écosystèmes mésoeutrophes. Cette modeste transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique est liée à la forte turbidité des eaux qui ne laisse en moyenne que 13 % de l'énergie photosynthétiquement active disponible pour les végétaux.

En secteur confiné, la biomasse et la production phytoplanctonique varient peu saisonnièrement, en liaison avec la relative stabilité du biotope (tabl. I). Ce n'est pas le cas en secteur ouvert où la production est minimale en saison des crues et maximale en fin de saison d'étiage, lors des premières pluies. En toutes saisons, les biomasses et les productions sont de 2 à 11 fois plus élevées en secteur confiné qu'en secteur ouvert (tabl. I). L'interprétation de ces différences régionales et saisonnières est une des clés de la compréhension du fonctionnement distinct des secteurs confinés et ouverts (*cf.* II-2).

TABLEAU I

Biomasses et productions des différents compartiments trophiques en fonction des saisons, en secteur confiné (VI), ouvert peu pollué et pollué (III_{rural} et III_{urbain})

Compartiment trophique	Saison	Confiné VI	Ouvert III_{rural}	Ouvert III_{urbain}
Biomasse phytoplanctonique $g\ C\ .\ m^{-2}$	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 phytoplanctonique $g\ C\ .\ m^{-2}.j^{-1}$	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
Biomasse zooplanctonique $g\ C\ .\ m^{-2}$	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 zooplanctonique $g\ C\ .\ m^{-2}.j^{-1}$	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
Biomasse du zoobenthos $g\ C\ .\ m^{-2}$	**année**	1,6	8,1	7,4
Production du zoobenthos $g\ C\ .\ m^{-2}.j^{-1}$	**année**	0,018	0,088	0,081
Biomasse des poissons $g\ C\ .\ m^{-2}$	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 des poissons $g\ C\ .\ m^{-2}.j^{-1}$	**année**	0,004	0,012	

Ni la température, ni l'énergie lumineuse incidente, dont les variations spatiotemporelles sont faibles, ne peuvent expliquer les variations de la production primaire. Le facteur qui domine ces variations — puisqu'il en explique plus de la moitié — est la turbidité des eaux. En effet, les eaux qui circulent en lagune ont une charge minérale et organique détritique, variable selon leur origine, qui laisse passer pour la photosynthèse au maximum 60 % de l'énergie incidente, entre 400 et 700 nm de longueur d'onde et généralement beaucoup moins (*cf.* II-2, fig. 9).

Les variations de la production phytoplanctonique sont ainsi, pour l'essentiel, sous la dépendance de la qualité et du volume des eaux affluentes :

— les eaux d'**origine océanique** sont : 1° plus claires que les eaux lagunaires auxquelles elles se mélangent, 2° quatre fois moins concentrées en phytoplancton, 3° moins riches en sels nutritifs ; ces deux derniers facteurs défavorables dominent et la pénétration d'eau océanique abaisse la production phytoplanctonique en lagune ;

— les eaux d'**origine continentale** sont : 1° plus turbides que les eaux lagunaires auxquelles elles se mélangent, 2° moins riches en phytoplancton, 3° plus riches en sels nutritifs. Quand ces eaux pénètrent abondamment, les deux premiers facteurs défavorables dominent. La stimulation de la production primaire par le troisième facteur ne devient effective que lorsque les courants sont faibles. Les particules en suspension sédimentent alors et les eaux s'éclaircissent ; en outre, la biomasse produite reste sur place.

Dès lors, on comprend qu'un apport d'eau continentale soit nécessaire à l'enrichissement nutritif de la lagune. Cet enrichissement ne peut être exploité que lorsque cet apport est modéré. Cela explique que la production primaire phytoplanctonique soit plus élevée en région confinée qu'en région d'estuaire et qu'elle soit dans les régions d'estuaire plus élevée en période de fin d'étiage qu'en saison des pluies (tabl. I). En définitive, les flux d'eau intenses, qu'ils soient d'origine océanique ou continentale, sont défavorables à la production phytoplanctonique. Cette conclusion apparaît extrapolable : plus les lagunes sont renouvelées, moins elles sont productives (tabl. II).

Le zooplancton

À l'échelon suivant du réseau trophique, les biomasses du zooplancton restent modestes : 30 mg C . m^{-3} en moyenne. Elles sont supérieures à celles de l'océan côtier en face du canal de Vridi ; l'océan ne peut donc être un facteur direct d'enrichissement en zooplancton pas plus qu'il ne l'est en phytoplancton.

Cette biomasse zooplanctonique est faible comparée à celle d'autres milieux saumâtres et dulçaquicoles de la zone intertropicale. Pagano et Saint-Jean (*cf.* II-4) avancent plusieurs arguments d'ordre faunistique, métabolique et comportemental pour l'expliquer. La salinité trop élevée exclut presque partout les rotifères et les cladocères, organismes à forte productivité et à stratégie de développement opportuniste, qui auraient été particulièrement bien adaptés aux fluctuations du milieu. Le zooplancton, peu diversifié, est dominé par trois espèces de copépodes, dont *Acartia clausi* bien adaptée à l'euryhalinité. Mais les fortes températures du milieu sont à l'origine de dépenses métaboliques élevées et en conséquence de rendements de production faibles. En outre, les migrations diurnes d'une fraction dominante de la biomasse concourent vraisemblablement à diminuer l'exploitation du phytoplancton. Une régulation par une prédation rigoureuse est aussi suspectée dans certains secteurs. Enfin, le phytoplancton est souvent dominé par des cyanobactéries plus ou moins consommables et de médiocre digestibilité.

En secteur confiné, en l'absence de grands bouleversements du milieu, les productions et les biomasses zooplanctoniques sont maximales en saison d'étiage, donc en saison chaude (tabl. I). Dans le secteur ouvert III, le plus proche de l'océan, un bref maximum de biomasse zooplanctonique est observé en mai-juin lorsque les premières pluies provoquent une stimulation de la production phytoplanctonique. Dans les secteurs ouverts II et IV, plus éloignés de l'océan et où aboutissent les grandes rivières, la biomasse est maximale en saison d'étiage. Elle est plus faible en saison des pluies et des crues, du fait du lessivage par les eaux continentales pauvres en zooplancton et en seston.

On aboutit bien là aux mêmes conclusions d'hydrodépendance que pour le phytoplancton : un trop grand flux d'eau, qu'il soit marin ou continental, nuit à la production et au maintien d'une forte biomasse zooplanctonique.

TABLEAU II

Production primaire des lacs et lagunes en fonction de leur taux de renouvellement ; méthode utilisée : O_2 ou ^{14}C

Écosystème référence	Taux de renouvellement an^{-1}	Production brute $g\ C.an^{-1}$	Production nette $g\ C.an^{-1}$
Mitla lag. (Mexique) MEE (1977)	0,1		402-1022 (^{14}C)
Lag. Ébrié (secteur VI) *	< 1	647 (O_2)	188-388 (O_2)
Lac Tchad (Bol) LEMOALLE (1979)	0,69	479 (O_2)	
Lag. Urbino (France) VAULOT et FRISONI (1986)	0,9		297 (^{14}C)
Oyster Pond (É.U.) EMERY (1969)	1,7	400 (O_2)	
Lag. Biguglia (France) VAULOT et FRISONI (1986)	2,2		289 (^{14}C)
Lag. Mauguio (France) VAULOT et FRISONI (1986)	3,6		225 (^{14}C)
Étang de Berre (France) MINAS (1973)	5,3		150 (^{14}C)
Lag. Diana (France) VAULOT et FRISONI (1986)	7,7		183 (^{14}C)
Étang de Thau (France) VAULOT et FRISONI (1986)	10		204 (^{14}C)
Lag. Ébrié (ensemble) *	18,5	439 (O_2)	127-263 (O_2)
Charleston Pond (É.U.) NIXON (1982)	37		30 (^{14}C)
Lag. Ébrié (baie d'Abidjan) *	500	285 (O_2)	83-171 (O_2)
Flax Pond (É.U.) CUSHING (1975)	564		12 (^{14}C)

* Données du présent ouvrage

BENTHOS ET POISSONS

Le **zoobenthos** est peu diversifié et abondant partout (*cf.* II-5). Il colonise principalement les fonds sableux inférieurs à 1,5 m, mais un peuplement se rencontre aussi sur les fonds vaseux peu oxygénés. La biomasse est plus forte en secteur ouvert que confiné. Alors que le phytobenthos semble avoir un rôle secondaire dans la production primaire, la production du zoobenthos (estimée mais non mesurée) est du même ordre de grandeur que celle du zooplancton (tabl. I).

Les **crustacés décapodes** (ou crustacés exploitables, *cf.* II-6) sont généralement considérés comme appartenant à la macrofaune benthique. Les quatre espèces les plus abondantes de crevettes et crabes se rencontrent sur l'ensemble de la lagune. Ce sont des prédateurs omnivores. Leurs biomasses et productions n'ont pas été évaluées, mais comme leur pêche atteint 10 à 25 % des captures pondérales de poissons, on peut considérer que leurs biomasses et productions sont probablement élevées.

La biomasse des **poissons**, estimée à partir de pêches expérimentales, est trois fois plus élevée dans le secteur confiné que dans le secteur ouvert (tabl. I). Les peuplements du secteur ouvert sont dominés pour les deux tiers de leur biomasse par des espèces pélagiques, tandis que les peuplements du secteur confiné sont démersaux pour plus des trois quarts (*cf.* II-7).

Les productions de poisson ne pouvaient être mesurées directement. Elles ont été déduites des données sur la pêche et la biologie des principales espèces ; les données présentées sur le tableau I ne sont donc qu'indicatives et situent des ordres de grandeur. Les peuplements, principalement démersaux, du secteur confiné VI sont dominés par des individus de grande taille, âgés et à croissance lente, contrairement aux peuplements pélagiques du secteur ouvert III. Il en résulte une productivité du peuplement de poissons beaucoup plus grande en secteur ouvert et une production finalement plus forte alors que les biomasses sont plus faibles (tabl. I).

Les communautés bactériennes

Les biomasses et productions bactériennes de la colonne 0-3 m y représentent en moyenne 25 à 60 % de leurs homologues phytoplanctoniques (Torreton, 1991). La production bactérienne relativement élevée s'explique, entre autres, par des apports de matières organiques allochtones qui stimulent l'activité hétérotrophe. La minéralisation élevée qui en résulte est attestée par une consommation d'oxygène par les bactéries presque égale à celle du phytoplancton. La biomasse bactérienne étant en revanche relativement faible, son exploitation doit être particulièrement efficace.

La production de biomasse bactérienne fixée sur particule est inférieure à 20 % ; il en résulte des exportations faibles de biomasse bactérienne par sédimentation et par prédation du mésozooplancton. En fait, les quelques données disponibles sur le nanozooplancton montrent que la totalité de la production bactérienne peut être transmise aux flagellés hétérotrophes, eux-mêmes consommés par les ciliés oligotriches abondants dans les sites étudiés (Torreton, 1991.). Il semble donc que trois étapes soient nécessaires pour que la production de biomasse bactérienne puisse être transmise au mésozooplancton. Compte tenu des pertes énergétiques à chaque transfert, cette longue chaîne implique une incidence relativement faible des fortes productions bactériennes sur la production terminale. Dans l'état actuel des connaissances, le rôle le plus important des bactéries hétérotrophes concernerait donc leur activité minéralisatrice et le recyclage de la matière organique autochtone et allochtone (Torreton, 1991).

Les échanges lagune-océan

La lagune Ébrié entretient avec l'océan des échanges intenses de matière, au travers du canal de Vridi. En effet, la lagune importe annuellement de l'océan 3 000 tonnes de carbone phytoplanctonique et en réexporte 17 000 (*cf.* II-2). À cette exportation nette de 14 000 t de C phytoplanctonique s'ajoutent les exportations de seston non végétal et de sels minéraux (*cf.* II-1). L'ensemble est susceptible de produire 35 000 t de C végétal, soit 9 % de la production primaire moyenne de l'océan côtier face à la lagune. Cette stimulation est observée en mer, pendant les saisons des pluies et les crues. Aucune donnée n'existe sur les transferts de biomasse de poissons et de macrocrustacés au travers du canal de Vridi. Les effectifs des « entrants » sont considérables, mais il s'agit essentiellement de larves et de formes juvéniles et leur biomasse est faible comparée à celle des « sortants » qui sont majoritairement des adultes.

Les échanges lagune-océan semblent donc, du moins en ce qui concerne le bilan de matière, bénéficier à l'océan. Ce qui n'exclut pas évidemment une possible dépendance de la lagune vis-à-vis de l'océan par importation d'éléments vitaux ou importation de larves et juvéniles de poissons et crustacés, ou encore par éclaircissement des eaux modifiant favorablement le climat lumineux pour les végétaux. Ce sont les secteurs ouverts, entre l'océan et l'embouchure des rivières, qui donnent à la lagune, de façon quasi exclusive, ce caractère globalement exportateur. Ces échanges sont fonction de l'importance des communications entre les deux milieux, soit essentiellement le canal de Vridi dans le cas de la lagune Ébrié. Ils sont aussi liés aux hauteurs des marées océaniques et au débit des eaux douces.

Flux d'énergie et populations

Les flux en secteur confiné

En secteur confiné, comme les entrées d'eau sont faibles, les importations de sels minéraux sont négligeables ; par exemple, elles ne couvrent que 2 % du phosphore nécessaire à la production primaire du secteur VI (*cf.* II-2). L'énorme biomasse végétale ne peut être produite que grâce à une production primaire de recyclage.

La biomasse du mésozooplancton est comparativement faible puisque son rapport moyen à la biomasse phytoplanctonique n'est que de 0,006 %. En lui appliquant une ration quotidienne de 150 % de son poids en carbone (*cf.* II-4), on aboutit, d'après les données du tableau I, à une consommation zooplanctonique faible, de 20 % de la production phytoplanctonique (et cette proportion est surestimée car elle suppose que le zooplancton n'est que phytoplanctonophage). La prise en compte des poissons et des crustacés, qui sont essentiellement benthophages, ne change pas significativement ce bilan. La population zooplanctonique, non contrôlée par la ressource, le serait plutôt par la prédation. La nuit, elle est en effet exploitée par des mysidacées, dont la biomasse atteint 45 et 77 % de celle du mésozooplancton lors des deux cycles annuels présentés au chapitre II-4. Le jour, le zooplancton migrateur serait consommé au niveau du fond par des poissons benthophages, certains éléments du macrobenthos et les mysidacées.

Les faibles abondances de zooplancton et de poissons pélagiques filtreurs ont pour conséquence une faible consommation du phytoplancton qui peut alors exploiter efficacement les sels nutritifs disponibles et atteindre des biomasses élevées.

La biomasse phytoplanctonique n'est pas non plus évacuée hors des secteurs confinés puisque les flux nets d'eau y sont négligeables vis-à-vis des temps de génération. Ni consommée, ni évacuée, on peut supposer qu'elle meurt et sédimente. Une partie de cette nécromasse est dégradée au cours de sa sédimentation par un bactérioplancton qui développe une activité minéralisatrice considérable (Torreton, 1991). Une proportion inconnue atteint le fond où elle est à l'origine las concentration élevée des sédiments en matière organique (17 % d'après Lemasson *et al.*, 1981). La fraction qui n'est pas minéralisée par la boucle microbienne benthique entretient avec la production phytobenthique le réseau zoobenthique.

Du réseau zoobenthique seule la macrofaune est connue (*cf.* II-5 et 6). Sa biomasse est modeste (tabl. I) ; il est possible que cela soit lié à la forte prédation exercée par les poissons essentiellement benthophages. En retour, les poissons sont vraisemblablement limités par la biomasse benthique à leur disposition.

L'exportation de la production de poissons par le biais des migrations est négligeable car les peuplements sont essentiellement (ou en majorité) sédentaires. Quant à la pêche, elle reste relativement modeste, ne prélevant annuellement que 40 % de la biomasse présente (Durand et Skubich, 1982).

Les flux en secteur ouvert

En secteur ouvert, toutes les caractéristiques du réseau trophique sont suffisamment distinctes de celles du secteur confiné pour qu'on puisse sans risque, malgré l'incertitude des données, en déduire des flux totalement différents.

La concentration du phytoplancton est, dans la zone rurale du secteur III, cinq fois plus faible que dans le secteur confiné VI (tabl. I). Bien que la productivité de cette biomasse y soit nettement meilleure, la production nette par unité de surface n'en atteint pas le tiers. Mais tandis qu'en secteur confiné cette production est essentiellement une production de régénération, en secteur ouvert il s'agit en grande partie d'une production nouvelle, autorisée par les sels nutritifs importés de l'océan et plus encore du continent (*cf.* II-1 et 2). En outre, il circule dans le secteur d'énormes quantités d'eau contenant du phytoplancton produit ailleurs : dans l'océan, dans les rivières ou dans les secteurs lagunaires adjacents II et IV. La biomasse végétale ainsi importée est égale aux deux tiers de la biomasse végétale produite sur place (*cf.* II-2, tabl. X). Dans l'autre sens, la biomasse végétale exportée vers l'océan est encore plus importante.

La biomasse zooplanctonique est ici plus importante qu'en secteur confiné, et son rapport à la biomasse phytoplanctonique atteint 0,13 (tabl. I). Avec une ration quotidienne de 150 % de son poids (*cf.* II-4), le zooplancton consommerait alors l'équivalent de 200 % de la production primaire nette. En outre, la biomasse des poissons est élevée (représentant 15 % de celle du phytoplancton), et dominée par les filtreurs pélagiques ; ce qui accentue encore le broutage du phytoplancton. Le déficit en phytoplancton peut être partiellement comblé par les apports de seston allochtone, par le petit plancton, le nanozooplancton et les bactéries, et par le zooplancton migrateur vertical comme les mysidacées. Quoiqu'il en soit, ces rapports de biomasse supposent un contrôle sévère du phytoplancton par ses prédateurs et réciproquement une limitation trophique du zooplancton et des poissons.

Dans ces secteurs ouverts, la biomasse de poissons est intensément exportée par le jeu des migrations d'adultes vers l'océan (*cf. supra*). Avant la limitation réglementaire, elle était aussi exploitée par la pêche collective (*cf.* IV-4). Celle-ci était alors intense et prélevait annuellement dans le secteur III, d'après les données de DURAND et SKUBICH (1982), 16 fois la biomasse présente, soit une proportion 40 fois supérieure à celle notée dans le secteur VI !

LES CIRCUITS TROPHIQUES

La circulation de matière et d'énergie est donc totalement différente dans les secteurs ouverts et confinés. Dans ces derniers, la matière circule au sein d'un réseau complexe associant la colonne d'eau et le sédiment. Les échelons sont nombreux entre la production autotrophe, essentiellement phytoplanctonique, et la production de poissons essentiellement benthique, avec entre chaque échelon une perte d'énergie. Finalement, la forte production primaire (tabl. I et II) ne débouche que sur une faible production vivante exploitable par l'homme : la production de poisson correspond à moins de 1 % de l'énergie fixée en énergie chimique par la photosynthèse. L'énergie photosynthétique ne débouche pas non plus sur une matière exportée vers les secteurs voisins. Finalement, l'énorme biomasse observée dans les secteurs confinés est un leurre. Elle s'auto-entretient dans un cycle fermé de matière entre sa production et sa minéralisation.

Tout à fait différemment, les biomasses végétales relativement faibles des secteurs ouverts ont une productivité élevée basée en grande partie sur des sources de matière minérale et organique détritique exogènes. La biomasse végétale, essentiellement phytoplanctonique, est très efficacement exploitée par un réseau trophique simple lui associant le zooplancton herbivore et les poissons pélagiques filtreurs. On peut estimer que 5 % de l'énergie fixée en C par la photosynthèse aboutit ici à la production de poissons (tabl. I), production exploitée par une pêcherie efficace. En outre, la biomasse de poissons adultes qui migre vers l'océan est supérieure à celle de larves et formes juveniles qui en proviennent. De même, la biomasse sestonique sortant vers l'océan est supérieure à celle provenant de l'océan, des secteurs voisins et du continent. Les secteurs ouverts donnent ainsi l'image d'une transformation efficace : ils importent surtout des matières inertes pauvres en énergie et exportent des produits vivants riches en énergie.

Globalement, la productivité de la biomasse des secteurs ouverts est supérieure à celle des secteurs confinés. En effet, si l'on considère l'ensemble (phytoplancton + zooplancton + zoobenthos + poissons), le rapport moyen annuel production/biomasse est de $0{,}092 \cdot j^{-1}$ en secteur III et de $0{,}050 \cdot j^{-1}$ en secteur VI (tabl. III).

LES CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS

Au-delà des flux globaux, les populations des différents compartiments trophiques développent des stratégies distinctes en secteurs confinés et ouverts. Les populations phytoplanctoniques des secteurs confinés ont des biomasses élevées car elles ne sont pas contrôlées par la prédation, mais par la vitesse de recyclage des sels minéraux qui est rapide dans un milieu aussi chaud. Elles ont certaines caractéristiques de populations matures à stratégie de développement de type K (BARBAULT *et al.*, 1980) avec des productivités faibles (tabl. III). En secteur ouvert, les populations phytoplanctoniques ont une biomasse modeste.

TABLEAU III

Productivité (P/B en j^{-1}) des différents compartiments trophiques en fonction des saisons dans les secteurs confiné (VI), ouvert peu pollué (III_{rural}) et pollué (III_{urbain})

Compartiment trophique	Saison	VI	III_{rural}	III_{urbain}
Phytoplancton	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
Zooplancton	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
Zoobenthos	année	0,011	0,011	
Poissons	année	0,003	0,035	

Elles sont limitées par la prédation et les exportations ; en outre, soumises à un environnement variable, elles développent une stratégie de développement de type r, caractéristique de populations jeunes (BARBAULT *et al.*, 1980), avec des productivités fortes, des successions rapides et l'abondance de cellules de petite taille.

On observe les caractères inverses pour le zooplancton. En secteur confiné, ses populations sont dispersées mais exceptionnellement productives avec des P/B de 0,7 . j^{-1} (tabl. III). Comme elles sont très contrôlées par la prédation, elles y conservent un caractère juvénile (FRONTIER, 1978). En secteur ouvert, les populations sont plus denses mais moins productives avec des P/B de 0,1 . j^{-1}. Le peuplement du zooplancton y est plus limité par la ressource (l'abondance du phytoplancton) que par la prédation. Il en résulte qu'il est plus mature qu'en secteur confiné avec des indices de diversité plus élevés, une abondance plus grande d'adultes et d'individus de grande taille.

Pour les poissons, on retrouve les caractéristiques des populations phytoplanctoniques, soit mûres en secteurs confinés car soumises à une prédation modérée, soit juvéniles en secteur ouvert car intensément exploitées et en outre dans un environnement variable. En secteur confiné, les populations de poissons développent une stratégie de type K, elles sont bien diversifiées, avec une majorité d'individus âgés, de grande taille, peu productifs et sédentaires, voire territoriaux. En secteurs ouverts, les peuplements de poissons développent majoritairement une stratégie opportuniste de type r, avec quelques espèces dominantes, une majorité d'individus jeunes, de taille modeste, très productifs et mobiles.

Pour le zoobenthos, en secteur confiné, les populations ont un caractère juvénile, vraisemblablement sous l'effet d'une intense prédation par les poissons benthophages. En secteur ouvert, la biomasse zoobenthique est plus élevée car peu consommée (prépondérance des poissons pélagiques) et bénéficiant de seston en abondance. Les peuplements sont néanmoins peu diversifiés du fait des conditions de milieu instables.

L'étude des peuplements montre donc que l'on trouve (tabl. IV) :

— des caractéristiques des populations des quatre compartiments étudiés opposées en secteurs confinés et ouverts ;

— des caractéristiques des populations de phytoplancton et de poissons opposées à celles des échelons intermédiaires : zooplancton et zoobenthos.

Ces caractéristiques ont pour origine la plus ou moins grande circulation des eaux. Elles sont hydrodépendantes.

TABLEAU IV

Importances relatives des principaux caractères écologiques et démographiques des secteurs confinés et ouverts peu pollués et pollués

	Secteurs confiné VI	ouvert III_{rural}	ouvert III_{urbain}
Biotope			
Hydrologie, taux de renouvellement	f	F	m
Hydroclimat, variabilité, hétérogénéité	f	F	m
Biocénose			
Biomasse			
phytoplanctonique	F	f	m
zooplanctonique	f	F	m
ichtyologique	m	f	m
zoobenthique	m	F	0
Production			
phytoplanctonique	m	f	F
zooplanctonique	m	f	f
ichtyologique	F	f	F
Productivité (P/B)			
phytoplanctonique	f	m	F
zooplanctonique	F	f	m
ichtyologique	f	m	m
Diversité/équitabilité			
phytoplanctonique	f	m	f
ichtyologique	m	f	f
Taille et (ou) âge			
du phytoplancton	f	f	f
du zooplancton	m	m	f
des poissons	F	m	f
Stratégie énergétique (zooplancton et poissons)			
reproduction	f	m	m
biomasse des adultes	F	m	f
Réseau trophique			
Complexité	F	f	f
Flux eau - sédiment	F	f	f
Flux de matière			
Biomasse importée / biomasse produite	f	F	f
Biomasse exportée / biomasse produite	f	m	F
Écosystème			
Stabilité et maturité	F	f	0

0 = nul ; f : faible ; m = moyenne ; F : forte ou très forte.

La pollution

Nous avons précédemment passé en revue les apports d'eaux usées d'origine agricole, industrielle et domestique (*cf.* III-1). Du fait du lessivage des produits phytosanitaires et des fertilisants de l'agriculture, aucun secteur lagunaire ne peut être considéré comme totalement protégé des pollutions. Quelques signes de pollutions organiques sont apparus dans les secteurs confinés. Ils sont d'autant plus inquiétants que les faibles taux de renouvellement naturel des eaux n'y permettent pas une bonne dilution. CARMOUZE et CAUMETTE (1985) notent que dans ces secteurs une légère augmentation de la charge organique, alliée à des conditions météorologiques défavorables, suffirait pour y provoquer une crise dystrophe. Une telle crise a d'ailleurs été observée en 1979 sur de larges étendues des secteurs IV, V et VI (GUIRAL et CHANTRAINE, 1983). Mais c'est la zone urbaine d'Abidjan — près de 2 millions d'habitants en 1990 (*cf.* I-2) et plus grand port d'Afrique de l'Ouest — qui est responsable de la quasi-totalité des rejets d'eaux résiduaires et de leurs effets. Les eaux usées d'Abidjan sont très chargées en matière organique et la moyenne de leur DBO (demande biologique en oxygène) a été estimée à 333 mg . O_2 . l^{-1} alors que celle des eaux océaniques, continentales soudanaises et continentales guinéennes sont respectivement de 0,78, 0,39 et 1,82 mg . O_2 . l^{-1}. En 1977, leur volume évalué au 1/1 000 de celui des eaux naturelles était déjà responsable du tiers de la DBO de la zone urbaine. Depuis, les rejets ont considérablement augmenté. La DBO des effluents industriels et domestiques de 60 t . j^{-1} en 1980 (*cf.* III-1) est estimée à 120 t . j^{-1} en 1990 (*cf.* III-2). En outre, les rejets se sont concentrés en baie de Biétri, point d'aboutissement principal du réseau d'égouts du sud de l'agglomération depuis 1984.

LA PERTURBATION DES RÉSEAUX TROPHIQUES

Le fonctionnement de la baie de Biétri s'apparente désormais à celui d'un vaste bassin de lagunage non contrôlé de 5 km^2 (*cf.* III-2). Dans les zones les plus profondes, il s'y succède une phase de stratification, lors de la superposition d'une couche d'eau aérobie à une couche d'eau anaérobie, et une phase d'homogénéité verticale de quelques semaines, lorsque toute la colonne d'eau est partiellement oxygénée. Cette dynamique hydrochimique est à l'origine d'un réseau trophique particulier.

Dans les eaux aérobies se développent des bactéries hétérotrophes très actives puisque responsables de 50 à 70 % de la consommation totale d'oxygène. Dans l'hypolimnion anoxique les bactéries anaérobies strictes ou facultatives et phototrophes poursuivent la minéralisation. La sulfatoréduction y revêt une très grande importance écologique en raison de la toxicité des sulfures émis. Les sulfures sont réoxydés en partie sous l'oxycline par des bactéries phototrophes et dans l'épilimnion par des thiobacilles. Les sels minéraux stockés dans l'hypolimnion anaérobie ne sont pratiquement pas remis à disposition de la zone euphotique, ni en période de stratification en raison des différences de densité, ni en période de déstratification, car l'oxygénation entraîne alors leur piégeage sédimentaire. Leur rôle fonctionnel reste en définitive très faible.

La production primaire est caractérisée par une succession de crises et une répartition spatiale en anneau autour des émissaires : effet dystrophisant à proximité, eutrophisant à distance intermédiaire et dilution par mélange avec les eaux « propres » plus loin. La zone concernée par l'eutrophisation est, selon les rejets, de 10 à 1 000 fois supérieure à celle soumise à dystrophisation. Il en est résulte dans les années 1975-1977 des concentrations en phytoplancton et une production primaire par unité de surface 4 à 6 fois plus élevée dans la zone urbaine que dans la zone rurale voisine. On estimait à l'époque que la pollution urbaine était responsable de 8 % de la biomasse végétale de l'ensemble du système Ébrié. Cette proportion n'a pu qu'augmenter depuis, ainsi que l'indique l'accroissement des concentrations en chlorophylle *a* au centre de la baie de Biétri : 13,1 mg . m^{-3} en 1975 ; 24,4 en 1977 (*cf.* III-2) ; 56,0 en 1984-85 (*cf.* II-8) et 60,0 en 1989-90 (TORRETON, 1991). Les mécanismes de cette eutrophisation végétale ont été identifiés ; ils résultent de quatre groupes de facteurs étroitement imbriqués.

Un premier groupe de facteurs est **nutritif**. Les effluents urbains sont riches en sels minéraux ainsi qu'en matière organique efficacement minéralisée par les bactéries (*cf.* II-8 et III-2). Dans la zone d'estuaire urbain, la production du phytoplancton est plutôt limitée par l'azote (*cf.* VI), le rapport C/N des eaux usées étant supérieur à celui du phytoplancton. La biomasse algale produite en excès sur les eaux usées (pollution organique secondaire) est supérieure à la biomasse détritique qui lui a donné naissance (pollution organique primaire).

Un deuxième groupe de facteurs est **biotique**. La biomasse phytoplanctonique est, dans les zones polluées, beaucoup plus élevée que dans les zones rurales (*cf.* tabl. I et III-1). Or, elle y est peu consommée, car la production du zooplancton n'est pas plus élevée en zone urbaine qu'en zone rurale (tabl. I). À certaines époques, on a même constaté une quasi-disparition du zooplancton de la baie de Biétri (*cf.* II-4) sans que le phytoplancton et le bactérioplancton ne semblent affectés. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce déséquilibre : la toxicité ou du moins la mauvaise digestibilité de certains dinoflagellés ou cyanobactéries abondants dans la baie, la toxicité de certains polluants ou de sous-produits du métabolisme bactérien, le sulfures par exemple. Le zooplancton pourrait aussi mal supporter les fortes amplitudes nycthémérales (de la tension en oxygène, du pH, etc.) de ces zones hypereutrophes. Pourtant, ces différentes hypothèses impliquent un mauvais fonctionnement du compartiment zooplanctonique ; ce qui ne va pas dans le sens des rapports production/biomasse du zooplancton qui sont au contraire plus élevés en zone urbaine que rurale (tabl. III). Le zooplancton pourrait alors être soumis à une intense prédation de la part des poissons dont les biomasses quoique variables sont très élevées, en particulier des ethmaloses qui, grâce à leur structure branchiale, sont plus adaptées à consommer du zooplancton que les petites cellules végétales et bactériennes des zones polluées.

Un troisième groupe de facteurs est **hydrodynamique**. Comme la zone lagunaire urbaine est en majeure partie constituée de baies, les taux de renouvellement moyens des eaux y sont faibles. La biomasse phytoplanctonique produite s'y maintient plus longtemps que dans le chenal central où elle est évacuée en permanence vers l'océan avec les flux d'eau douce et les courants de flot.

Un quatrième groupe de facteurs, lié au précédent, est d'ordre **énergétique**. Les suspensions minérales, abondantes en saison des crues, parviennent dans le chenal central avant de pénétrer dans les baies urbaines, où, du fait des courants plus faibles, elles se déposent, laissant plus d'énergie disponible pour la photosynthèse. En outre, la turbulence plus faible permet au phytoplancton de s'accumuler en surface, où son exploitation de l'énergie lumineuse incidente est deux fois plus élevée que dans le chenal central (*cf.* III-1), tandis que ses pertes respiratoires en dessous de la zone euphotique sont diminuées.

En conclusion, dans la zone urbaine, les eaux usées apportent des matières organiques qui, du fait des températures élevées, sont rapidement minéralisées. Le phytoplancton qui rencontre dans les eaux de surface des conditions favorables à sa production, d'ordre nutritif et énergétique, et défavorable à son exploitation, d'ordre biotique et hydrodynamique, y prolifère. Il en résulte des biomasses végétales excessives dont une fraction sédimente avec les particules organiques détritiques des égouts. Leur minéralisation par les bactéries ainsi que la stratification haline créent une couche d'eau anoxique et réductrice en profondeur. Celle-ci accentue encore le phénomène d'eutrophisation en étant un facteur de perturbation ou d'exclusion pour les herbivores. En outre, les caractéristiques aphotiques et anoxiques de l'hypolimnion sont un facteur de survie accrue pour certaines bactéries pathogènes (*cf.* III-1).

La perturbation des peuplements

La zone urbaine est caractérisée par une grande hétérogénéité spatiale et une succession de crises. À la plupart des échelles de temps et d'espace où elle a été testée, la variabilité des paramètres abiotiques (oxygène, sels nutritifs, turbidité : Carmouze et Caumette, 1985 ; Dufour et Lemasson, 1985) et biotiques (biomasse et production phytoplanctonique : Dufour, 1984 ; biomasse du zooplancton : Pagano et Saint-Jean, 1988 ; effectifs de poissons : Albaret et Écoutin, 1990) y est plus élevée que dans les zones rurales.

Les organismes, quel que soit leur niveau trophique, sont contraints d'adopter une stratégie opportuniste de type r. Cela se traduit par une faible diversité des peuplements à un instant donné, la sélection d'espèces de petite taille et mobiles, une structure de population jeune à individus petits, des chaînes trophiques courtes avec prédominance de filtreurs pélagiques omnivores et des rapports production/biomasse plus élevés qu'en zone rurale (tabl. III et IV). Ainsi du secteur III rural à la baie de Cocody et à la baie de Biétri, tandis que la pollution augmente, la diversité des peuplements de poissons diminue. Il ne subsiste plus en baie de Biétri qu'un peuplement quasi monospécifique de *Ethmalosa fimbriata*, abondant mais variable, qui développe des adaptations particulières comme une taille à la première maturité sexuelle réduite qui traduit soit un phénomène de nanisme, soit la précocité de la reproduction (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982). De même, les espèces zooplanctoniques d'origine marine « oligotrophes » sont éliminées de la baie de Biétri. Il n'y subsiste plus qu'un peuplement dominé par *Acartia clausi*, espèce qui, elle aussi, développe des adaptations particulières, comme une production d'œufs élevée. On peut enfin citer les peuplements benthiques de la zone urbaine d'Abidjan, où l'augmentation de la pollution organique va de pair avec un appauvrissement des biotopes (ZABI, 1982).

HYDRODÉPENDANCE DES EFFETS DE LA POLLUTION

Les faibles courants et flux d'eau sont une des causes de l'hypereutrophisation des baies polluées en période de mortes eaux (*cf. supra*). Mais la biomasse végétale alors accumulée est en partie évacuée vers les chenaux centraux lors des cycles de vives eaux suivants. Les échanges horizontaux limitent ainsi l'eutrophie des baies polluées, en y assurant l'exportation d'une eau riche en matériel organique, et l'importation d'une eau estuarienne comparativement plus pauvre.

Un autre exemple de l'hydrodépendance des effets des rejets polluants est la chute d'abondance des bactéries entériques en octobre-novembre liée au rôle épurateur des crues du fleuve Comoé (*cf.* III-1) par effet de chasse. Au contraire, l'abondance de ces bactéries est maximale au début de la saison des pluies, attestant l'importance dans la contamination des eaux lagunaires du lessivage après la saison sèche .

L'alternance de catégories d'eau provoque en outre une succession de types de bactéries pathogènes ; la survie des entérobactéries est en effet favorisée par les faibles salinités alors que celle des vibrionacées est favorisée par les salinités élevées.

Dans les zones les plus profondes de la baie de Biétri, c'est la pénétration d'eau de mer froide, en fin de saison d'étiage, qui, en provoquant l'affaiblissement du gradient vertical de densité, permet l'oxygénation de l'hypolimnion, et vraisemblablement le piégeage et la sédimentation d'une fraction de l'ammoniaque et du phosphore sur des complexes organo-minéraux particulaires (*cf.* III-2). Dans cette situation particulière, le flux d'eau marine est indirectement responsable de l'assainissement de la couche d'eau.

Dynamiques spatiotemporelles et variabilités interannuelles

Dans les secteurs ouverts, l'alternance saisonnière des catégories d'eau crée des successions de biotopes très différents peuplés de biocénoses distinctes. Les organismes y sont animés de déplacements horizontaux, soit passifs pour le plancton, soit actifs pour le necton (poissons et crustacés). Cette dynamique saisonnière et horizontale masque par son ampleur les rythmes de plus haute fréquence et les échanges verticaux.

Même dans le secteur III, le plus ouvert sur l'océan, la variabilité liée au rythme tidal n'est pratiquement jamais mentionnée dans les chapitres précédents, sauf dans le cas de la baie de Biétri (*cf.* III-2). Les échanges verticaux sont par ailleurs réduits par l'existence d'un gradient de densité entre les eaux salées profondes et saumâtres superficielles. En outre, la sédimentation est contrariée par la turbulence liée aux

cisaillements des courants horizontaux et aux vents perpendiculaires aux courants. Enfin, les peuplements de poissons sont dominés largement par des espèces pélagiques. Il résulte de ces différents points une relative indépendance entre le sédiment et la colonne d'eau, le benthos et le pélagos.

De façon contrastée, on note dans les secteurs confinés la prédominance de mouvements verticaux et de rythmes nycthéméraux. Les mouvements horizontaux sont faibles : alors que les courants dépassent souvent 1 m . s^{-1} en secteurs ouverts, ils sont rarement supérieurs à 10 cm . s^{-1} ici (*cf.* TASTET, 1979 et I-3). La sédimentation y est favorisée par les calmes nocturnes et l'homogénéité de densité de la colonne d'eau, tandis que la faible épaisseur d'eau et les vents diurnes favorisent les remises en suspension du sédiment. Il y a un étroit couplage entre le pélagos et le benthos. En particulier, les poissons, en grande proportion benthophages, les mysidacées et le zooplancton s'alimentent directement à partir du flux de matière organique particulaire déposé à l'interface eau-sédiment. L'absence de débouché des grandes rivières ne permet pas aux saisons hydrologiques de s'y exprimer. Les variations qui influencent les biocénoses, leur organisation structurelle et leur répartition spatiale sont donc surtout liées à celles de la lumière et de la température à rythmes nycthéméraux.

La dynamique des eaux continentales et océaniques amplifie les contrastes entre les dynamiques spatiotemporelles. Puissante, elle impose ses rythmes saisonniers et ses mouvements horizontaux à l'écologie des secteurs ouverts. Faible, elle permet aux rythmes nycthéméraux et aux mouvements verticaux de s'exprimer dans l'écologie des secteurs confinés.

La **variabilité interannuelle** des précipitations et des débits des rivières, rappelée plus haut, est considérable. On conçoit d'après ce qui précède qu'elle ait des répercussions sur l'écologie lagunaire. Cette hydrodépendance est à l'origine de différences voire de contradictions relevées entre données collectées sur plusieurs années.

Ainsi, la production primaire plus forte en 1977 qu'en 1975 a été reliée à une diminution des apports continentaux (*cf.* II-2). Les concentrations en chlorophylle *a* sont plus élevées lors du cycle 1984-85 que lors du cycle 1981-82 (*cf.* II-5). Ce résultat a été relié à la plus grande sécheresse du premier cycle. En baie de Biétri, c'est sans doute la violence de la crue de la Comoé en 1974 qui explique l'homogénéisation verticale de la colonne d'eau en octobre 1974, non observée par la suite (*cf.* III-2).

La diminution du débit moyen des rivières depuis 1971 est à l'origine d'une influence accrue de l'océan, marquée par des salinités plus élevées dans les secteurs confinés et une "marinisation" des peuplements de poissons en secteur ouvert (ALBARET et ÉCOUTIN, 1990).

Les évolutions à long terme sont aussi liées aux actions de l'homme, responsable en particulier d'un nouvel apport hydrique, celui des eaux usées (*cf. supra*).

Conclusion : hydrodépendance de l'écosystème Ébrié

Quelques notions d'ensemble sur la nature de l'écologie lagunaire apparaissent. D'abord, une complexité liée à de grandes hétérogénéités spatiales et de fortes variabilités temporelles. Cette complexité a pour origine la multiplicité des interactions avec la lagune : l'atmosphère, l'océan, le sédiment, le continent proche avec les rivages, le continent éloigné avec les rivières, ainsi que la communauté humaine jouent tous un rôle à des degrés divers. Chacun entretient des échanges plus ou moins étendus et localisés avec la lagune : interface air-eau, interface sédiment-eau, berges, embouchures des rivières, débouché du canal de Vridi, émissaires d'eau usée, pêche, travaux publics. Chaque échange crée en lagune des flux de matière et d'énergie qui sont autant de variables forçantes. L'impact de ces échanges varie en intensité en chaque point de la lagune avec sa « distance » à la frontière ; il varie aussi dans le temps en résonance avec les pulsations du milieu adjacent. Si on considère, en outre, que ces milieux frontières interagissent entre eux et avec les différents composants biotiques et abiotiques de la lagune par un système complexe d'effets directs, indirects, rétroactifs, amplifiés, tamponnés, retardés... on éprouve le besoin de simplifier pour progresser dans la compréhension. D'où le découpage spatiotemporel

adopté dans les chapitres précédents et le parti pris dans celui-ci de ne considérer que trois secteurs en trois saisons. Ce faisant, nous avons privilégié certaines échelles, donc certains processus, et nous en avons occulté d'autres.

La principale variable responsable des différences entre secteurs à l'échelle saisonnière est le régime des rivières qui conditionne les taux de renouvellement et l'hydrochimie des eaux lagunaires, non seulement par les eaux douces mais aussi par les eaux marines ; au-delà, c'est tout le fonctionnement de l'écosystème qui en dépend, comme cela vient d'être démontré dans les paragraphes qui précèdent. Le caractère hydrologiquement dépendant de l'écologie lagunaire apparaît *a priori* dans les découpages saisonniers et sectoriels adoptés dans la deuxième et la troisième partie de l'ouvrage. Ceux-ci sont peu ou prou calqués sur les divisions adoptées au chapitre Hydroclimat et hydrochimie où quatre saisons sont décrites par la plus ou moins grande influence des eaux continentales ; quant au découpage en six secteurs principaux, il repose *a priori* sur des caractères géomorphologiques. Mais à y regarder de plus près, ces caractères ne servent qu'à décrire un cadre au sein duquel s'exprime la plus ou moins grande influence des eaux douces et marines.

De nombreux travaux d'écologie lagunaire comparée (YANEZ *et al.*, 1985 ; DAY et YANEZ, 1985 ; FRISONI et GUÉLORGET, 1986 ; GUÉLORGET et PERTHUISOT, 1983 ; NIXON, 1982 ; VAULOT et FRISONI, 1986) nous aident à démontrer que les différences observées ici entre secteurs plus ou moins ouverts et confinés du système Ébrié peuvent être extrapolées ailleurs entre lagunes plus ou moins ouvertes et confinées.

Les secteurs (ou les lagunes) sont généralement plus stables lorsqu'ils sont confinés. Plus ils sont confinés, moins ils importent de matière et donc moins ils peuvent en exporter. L'essentiel de l'énergie captée (lumière, chaleur, mouvement) est consacrée au recyclage de la matière au sein d'un réseau trophique complexe associant le pelagos et le benthos, les producteurs, les détritivores et les minéralisateurs. DAY et YANEZ (1985) parlent d'une association entre la chaîne des brouteurs et celle des détritivores. Dans la première, les producteurs primaires, essentiellement le phytoplancton, sont directement consommés par du zooplancton, du zoobenthos et des poissons filtreurs. Dans la seconde, les producteurs primaires ne sont pas consommés vivants ; ils meurent et sont colonisés par des micro-organismes (bactéries, microalgues, protistes) qui en accroissent la valeur nutritive pour les détritivores. Les populations de ces réseaux développent le plus souvent une stratégie compétitive de type K (BARBAULT *et al.*, 1980). Elles sont composées d'individus adultes ou âgés en forte proportion, à croissante lente, à faible effort de reproduction, consacrant la majeure partie de leur énergie dans la maintenance. Elle s'opposent par leur sédentarité à toute exportation. Les fluctuations sont faibles comme celles du milieu. La biomasse totale est forte, mais peu productive. Notons ici que, selon GUELORGET et PERTHUISOT (1983), la biomasse totale chute au niveau le plus élevé de confinement.

À l'opposé, les secteurs (et lagunes) ouverts sont instables et hétérogènes. Ils sont en outre très exploités. Quelques populations à stratégie K peuvent s'y présenter. Il s'agit alors de migrants suivant les masses d'eau (AMANIEU et LASSERRE, 1982). Mais la majorité des populations ne s'y maintiennent qu'en développant une stratégie démographique opportuniste de type r, capable de s'adapter à l'instabilité et à une forte prédation naturelle et (ou) anthropique ; elles consacrent une partie importante de leur budget énergétique à la reproduction. Elles sont surtout planctoniques suivant la masse d'eau à laquelle elles sont inféodées, et mobiles, capables de rejoindre les conditions favorables ou au contraire de fuir les conditions de stress. La chaîne trophique de type brouteur est courte, dominée par les microphages omnivores. Il en résulte une biomasse à production nette élevée. À la base de cette production, il y a une production nouvelle de phytoplancton à partir des importations de matière minérale de l'océan et surtout du continent. Par contre, la biomasse totale y est faible car intensément exportée vers l'océan et vers l'homme par la pêche. Cette exploitation maintient le système dans un état juvénile, l'empêchant de dégager l'énergie nécessaire à son développement et à sa complexification (FRONTIER, 1978).

La pollution accentue encore le caractère instable et stressant du biotope. Les populations y développent une stratégie encore plus opportuniste qu'en secteur ouvert non pollué. Les détritivores, les bactéries et les protistes y prennent une grande importance, permettant l'incorporation au réseau trophique des matières organiques d'origine anthropique.

À l'échelle de l'écosystème, la lagune apparaît comme importatrice de matière pauvre en énergie, sels minéraux et détritus organiques, et exportatrice de matière riche en énergie, phytoplancton, poissons et crustacés. On a noté que ce sont les secteurs ouverts, soumis aux apports d'eaux marine et continentale, qui donnent à la lagune ce caractère productif et exportateur.

Les lagunes ont longtemps été (et sont parfois encore) considérées comme de simples milieux de transition entre les écosystèmes aquatiques continentaux et marins. Le nombre croissant d'études qui leur sont consacrées a permis de démontrer qu'elles constituent bien des « entités écologiques originales » (AMANIEU et LASSERRE, 1982). Cela est particulièrement avéré dans les lagunes tropicales où la proportion d'espèces holobiotiques au sein des peuplements de poissons est élevée (*cf.* II-7).

La lagune Ébrié et les lagunes en général sont, dans une certaine mesure, élastiques : elles peuvent reprendre leur état initial une fois les perturbations accidentelles passées. Plusieurs caractères sont à l'origine de cette « résistance » aux changements. Les activités microbiennes, favorisées par l'abondance des supports (particules en suspension, sédiment) et dans le cas des lagunes tropicales par la température élevée, permettent une rapide digestion des matières organiques allochtones. Les espèces autochtones sont résistantes et adaptées aux conditions variables du milieu. Les espèces allochtones sont plus sensibles mais leurs populations se reconstituent grâce aux migrations pour les poissons ou aux mouvements d'eau pour le plancton. Mais c'est bien le renouvellement des eaux qui joue le rôle prépondérant dans ces processus de régénération. Ainsi, on l'a vu, la pollution fécale est évacuée chaque année par les crues de la Comoé. En outre, les bactéries entériques ne survivent pas longtemps aux entrées d'eau marine de saison d'étiage ; c'est aussi le cas des macrophytes flottantes. Les signes les plus évidents d'une marée noire en baie de Biétri ont été éliminés. Les mortalités massives de poissons de 1979 ne se sont pas reproduites les années suivantes. Ce pouvoir de régénération est d'autant plus rapide qu'il concerne les secteurs ouverts et les organismes vagiles à temps de générations courts. Mais évidemment si la cause de la perturbation persiste, l'effet demeure ; ainsi la baie de Biétri est devenue hypereutrophe avec les rejets continus d'eaux usées.

À l'issue de ce chapitre, il ressort clairement que le régime hydrique domine l'écologie des milieux lagunaires. AMANIEU *et al.* (1989), DAY et YANEZ (1985) et LASSERRE (1977) parlent à propos des lagunes de milieux physiquement contrôlés. Compte tenu de cette importance, une typologie basée sur les modalités des échanges d'eaux de différentes origines reste à établir.

Dans ces échanges d'eau, les apports continentaux ont un rôle déterminant, compte tenu de leur grande variabilité saisonnière et interannuelle. Ils déterminent le taux de renouvellement des eaux directement par leur volume et indirectement en contrariant la pénétration des eaux océaniques. De fait, tout ce qui modifie la circulation des eaux continentales et marines influence l'écologie lagunaire.

Il apparaît que des taux de renouvellement trop élevés par les eaux continentales ou par les eaux océaniques sont défavorables à la production lagunaire. Cela semble résulter de la production plus faible des rivières et de l'océan. Le ralentissement de ces flux d'eau permet à la fois l'atténuation des variations et l'expression des mécanismes de piégeage des nutriments et de la biomasse. L'effet positif de ce ralentissement a été précédemment noté pour le phytoplancton. À l'autre extrémité du réseau trophique, il semble aussi bénéfique à la production de poissons. Les exemples du lac Togo (LAË, 1992) et du lac Nokoué (KAPETSKY, 1981) en Afrique de l'Ouest ou celui des lagunes mexicaines (YANEZ, 1981) semblent confirmer qu'un fonctionnement trop déséquilibré vers le « continental » ou vers le « marin » soit défavorable à la production ichtyologique et donc à l'exploitation halieutique.

RÉFÉRENCES

ALBARET (J.J.) et CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Observations d'un phénomène de maturation sexuelle précoce chez l'Ethmalose, *Ethmalosa fimbriata* Bowdich, dans une baie polluée de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (2) : 23-31.

ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1990.— Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica*, 11 (4) : 517-583.

AMANIEU (M.) et LASSERRE (G.), 1982.— Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *In* : P. Lasserre, H. Postma (Eds), Coastal lagoons. *Oceanologica Acta*, vol. spec. 5 (4) : 201-213.

AMANIEU (M.), LEGENDRE (P.), TROUSSELLIER (M.) et FRISONI (G.F.), 1989.— Le programme Ecothau : théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanologica Acta*, 12 (3) : 189-199.

BARBAULT (R.), BLANDIN (P.) et MEYER (J.A.) éd., 1980.— Problèmes d'écologie théorique : les stratégies adaptatives. Paris, Maloine, 299 p.

CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-212.

CUSHING (D.H.), 1975..— Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University Press, 278 p.

DAY (J.W.) et YANEZ-ARANCIBIA (A.), 1985.— Coastal lagoons and estuaries as an environment for nekton. *In* : A. Yanez (Ed.), Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal lagoons : Towards an Ecosystem Integration. Mexico, Unam Press : 17-34.

DUFOUR (P.), 1984.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse doct. es-sci., Paris, Univ. Pierre et Marie Curie, 164 p.

DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1985.— Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanogr. Trop.*, 20 (1) : 41-69.

DURAND (J.R.) et SKUBICH (M.), 1982.— Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27 : 211-250.

EMERY (K.O.), 1969.— A coastal pond studied by oceanographic methods. New York, Elsevier, 77 p.

FRISONI (G.F.) et GUÉLORGET (O.), 1986.— De l'écologie lagunaire à l'aquaculture. *Pour la science*, mai : 58-69.

FONTIER (S.), 1978.— Interface entre deux écosystèmes : exemple dans le domaine pélagique. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 54 : 96-106.

GUÉLORGET (O.) et PERTUISOT (J.P.), 1983.— Le domaine paralique : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. lab. géol. Ecole Norm. Sup. Paris*, 16, 135 p.

GUIRAL (D.) et CHANTRAINE (J.M.), 1983.— Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en lagune Ébrié en 1979. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 61-95.

KAPETSKY (J.M.), 1981.— Some considerations for the managment of coastal lagoons and estuaries fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 218, 47 p.

LAË (R.), 1992.— Les pêcheries artisanales lagunaires ouest-africaines : échantillonnage et dynamique de la ressource et de l'exploitation. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 201 p.

LASSERRE (P.), 1977.— Aspects de l'organisation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherche écophysiologique sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse doct. es-sci, Univ. Bordeaux-I.

LEMASSON (L.), PAGES (J.), DUFOUR (P.) et CREMOUX (J.L.), 1981.— Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.

LEMOALLE (J.), 1979.— Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Thèse doct. es-sci., Univ. Paris-VI, 311 p.

MEE (L.D.), 1978.— Coastal lagoons. *In* : J.P. Riley, R. Chester (Eds), Chemical oceanography. London, Academic Press : 441-490.

MINAS (M.), 1973.— Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre : dynamique et bilans ; rapports avec le régime hydrologique. Thèse sci. nat., Univ. Aix-Marseille, 339 p.

NIXON (S.W.), 1982.— Nutrients dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *In* : P. Lasserre, H. Postma (Eds), Coastal lagoons. *Oceanologica Acta*, vol. spec. 5 (4) : 357-371.

PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1988.— Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : peuplements, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse doct. es-sci., Univ. Aix-Marseille-II, 390 p.

TASTET (J.P.), 1979.— Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse doct. d'État, Univ. Bordeaux-I, n° 621, 2 tomes, 181 p.

TORRETON (J.P.), 1991.— Importance des bactéries hétérotrophes dans une lagune eutrophe tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Biomasse, production, exportation. Thèse Univ. Aix-Marseille-II, 247 p.

VARLET (F.), 1978.— Le régime de la lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire. Traits physiques essentiels. Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 83, 162 p, 110 fig.

VAULOT (D.) et FRISONI (G.F.), 1986.— Phytoplanktonic productivity and nutrients in five mediterranean lagoons. *Oceanologica Acta*, 9 (1) : 57-63.

YANEZ (A.), 1981.— Fish occurrence, diversity, and abundance of two tropical coastal lagoons with ephemeral inlets on the Pacific Coast of Mexico. *Unesco technical papers in Marine Science*, 33 : 233-259.

YANEZ (A.), SOBERON (C.) et SANCHEZ (G.), 1985.— Ecology of control mechanisms of natural fish production in the coastal zone. *In* : A. Yanez (Ed.), Fish Community Ecology in Estuaries and coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration. Mexico, Unam Press : 571-594.

ZABI (G.S.), 1982.— Les peuplements benthiques lagunaires liés à la pollution en zone urbaine d'Abidjan. *In* : P. Lasserre, H. Postma (Eds), Coastal lagoons. *Oceanologica Acta*, vol. spec. 5 (4) : 441-455.