

Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte d'Ivoire)

Philippe DUFOUR (1), Lionel LEMASSON (2)

RÉSUMÉ

Le régime spatio-temporel de toutes les formes d'azote (N) et de phosphore (P) est étudié en lagune Ébrié. Les concentrations en azote total (dissous et particulaire, organique et minéral) passent de 30 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ dans la région d'estuaire proche de l'océan à plus de 50 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ dans les régions les plus continentales. Le phosphore total varie peu autour de 2 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. Les concentrations croissent des saisons d'étiage aux saisons de crue et des pluies. Ces variations à grande échelle sont gouvernées par les apports d'eau en lagune, de richesse croissante dans l'ordre suivant : eau océanique de saison chaude, eau océanique d'upwelling, eau continentale soudanaise, eau continentale guinéenne, eau météorique et issue de l'agglomération d'Abidjan. Les variations annuelles s'expliquent par la pluviométrie variable sur le bassin versant. Les concentrations des années 70 sont supérieures à celles des années 50.

Les teneurs en N et P organiques dissous sont relativement stables : 20 et 0,4 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. Les teneurs en N et P particulaire et minéral dissous sont plus variables, mais ont tendance à se compenser.

Les variations à petites échelles d'espace et de temps excèdent souvent les variations régionales et saisonnières. Elles s'expliquent par une topographie et une morphologie du bassin complexe, par des apports extérieurs ponctuels et par des passages brutaux entre saisons climatiques. La stratification verticale est accentuée dans la région d'estuaire, dans tous les secteurs profonds et dans les baies à seuil. Les facteurs qui la déterminent sont recensés.

Les eaux continentales enrichissent l'océan en azote. Elles seraient, de ce fait, responsables du 10^e de la production du plateau continental ivoirien. La moitié de ces eaux transite par les lagunes.

Une revue bibliographique de la connaissance des éléments nutritifs dans les lagunes d'autres parties du monde est réalisée. Fort peu d'études prennent en compte l'ensemble des formes minérales, organiques, dissoutes et particulaires. En outre, les éléments nutritifs des lagunes proviennent de multiples sources : océan, continent, atmosphère, infiltrations souterraines, sédiment, activité humaine, dont l'importance respective n'est en général pas évaluée. Il en résulte que le bilan complet des éléments nutritifs n'a encore été dressé dans aucune lagune au monde.

MOTS-CLÉS : Azote — Phosphore — Lagune — Tropical — Variabilité — Bilan nutritif.

ABSTRACT

THE NUTRIENT REGIME OF THE COASTAL TROPICAL LAGOON EBRIE (IVORY COAST)

Seasonal and regional variations of N and P, the nutrients limiting primary production, have been studied in the coastal tropical lagoon Ebrie. Mean concentrations were high: according to regions, from 30 to 55 $\mu\text{g at.l}^{-1}$ total N (including all forms: particulate and dissolved, organic and mineral), and 1 to 2 $\mu\text{g at.l}^{-1}$ total P. Concentrations were higher during the rainy and flood seasons than during the dry seasons. These variations depended on the inflow of chemically different water. Concentrations of total N increased in the following order: oceanic waters of warm seasons, oceanic waters of upwelling, continental waters from the savannah catchment area, continental waters from the forested region, rain waters and urban waste waters. From 1953 to 1978, nutrient concentrations seem to have increased in both urban and rural sectors.

(1) Antenne ORSTOM, Station d'hydrobiologie lacustre, Avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-Bains, France.

(2) Centre ORSTOM, B.P. A5, Nouméa Ceder, Nouvelle Calédonie.

Dissolved organic forms showed, little variation between regions: about $20 \mu\text{g at. l}^{-1}$ for N, $0,4 \mu\text{g at. l}^{-1}$ for P. Dissolved mineral and particulate forms were much more variable, but their concentrations tended to balance each other.

Variations on small scales of space and time were sometimes greater than variations between regions and seasons. This is explained by the complex morphology of lagoon and by high exports and imports of nutrients. Despite the shallow mean depth of the water column (4 m) vertical stratification was often observed.

Continental waters were responsible for one tenth of the primary production of the continental shelf of the Ivory Coast. Half of these waters flow through lagoons such as Ebrié.

A review of the literature on nutrients in coastal lagoons is included. It is pointed out that few studies take into account all nutrient forms (inorganic, organic, dissolved and particulate). Moreover, the respective importance of nutrients from different origins (sea, rivers, ground water, rain, human activity) are usually not evaluated. This implies that there are really no complete nutrient budgets yet available for a lagoon.

KEY WORDS : Nitrogen — Phosphore — Lagoon — Tropical — Variability — Nutrient budget.

1. INTRODUCTION

L'écosystème lagunaire Ebrié couvre 566 km^2 , le long du littoral Atlantique de la Côte d'Ivoire (fig. 1). Son hydrologie est soumise aux successions de deux saisons d'étiage (janvier à avril et août à septembre) et de deux saisons de dessalure, induites par le régime tropical des rivières affluentes. Il est très variablement ouvert sur ses milieux-frontières : l'atmosphère, l'océan, le continent et l'homme qui lui imposent une grande hétérogénéité spatiale et temporelle (PAGES *et al.*, 1979; DUFOUR, 1982 a; DURAND et CHANTRAINE, 1982). L'influence océanique, qui est maximale en région III ou région d'estuaire (fig. 1), au débouché du canal artificiel de Vridi, s'atténue vers les extrémités continentales. L'hydrologie de la partie orientale est dominée par la circulation des eaux du fleuve Comoé; les variations saisonnières et annuelles y sont importantes. La partie occidentale (région V et VI, fig. 1), tout à la fois éloignée du canal de Vridi et pourvue d'un bassin versant de faible surface, est au contraire relativement fermée et stable.

La température et la salinité caractérisant l'hydroclimat lagunaire décrit par TASTET (1974), VARLET (1978), DURAND et SKUBICH (1979), PAGES *et al.* (1979), DUFOUR (1982 a) et DURAND et CHANTRAINE (1982). Ces deux paramètres conditionnent la présence de groupements végétaux et animaux. La température fixe les limites de la production biologique. Le pH et l'oxygène dissous, dont les variations ont été étudiées par DUFOUR et SLEPOUKHA (1975), TASTET (*ibid.*), VARLET (*ibid.*) et PAGES *et al.* (*ibid.*), affinent ces fonctions et sont en retour influencés par l'activité biologique. A la base des réseaux biologiques, la production végétale, essentiellement phytoplanctonique en lagune Ebrié (DUFOUR et DURAND, 1982), utilise l'énergie lumineuse dont certaines caractéristiques sont décrites dans PAGES *et al.* (1981) et DUFOUR (1982 a). L'élaboration des tissus végétaux nécessite en outre des matériaux :

O_2 , C, H_2 , N, Si, Cl, Na, K, S, Ca, Mg, de nombreux oligo-éléments minéraux et quelques substances organiques.

L'article présent fait partie d'un ensemble destiné à établir le bilan des sels nutritifs, et à en rechercher le rôle, en lagune Ebrié. Dans DUFOUR *et al.* (1981 a), nous avons fait une étude comparée des méthodes d'évaluation du contrôle nutritif de la biomasse phytoplanctonique. Nous en avons déduit une stratégie d'étude appropriée à la lagune Ebrié. Dans DUFOUR et SLEPOUKHA (1981), nous avons établi que seuls l'N et le P sont susceptibles de contrôler couramment la biomasse du phytoplancton en lagune Ebrié. Les répartitions géographiques et saisonnières de leurs formes minérales, NO_3^- , NO_2^- et PO_4^{3-} , ont été décrites par VARLET (1978) et PAGES *et al.* (1979). En plus de ces formes minérales, auxquelles il faut ajouter NH_4^+ , certaines formes organiques peuvent aussi être assimilées par le phytoplancton, comme cela a été montré ailleurs par ANTIA *et al.* (1975). Les formes organiques peuvent aussi être utilisées après une reminéralisation qui peut être rapide aux températures lagunaires (PAGES et LEMASSON, 1981). L'évaluation de la richesse du milieu, du point de vue de la nutrition phytoplanctonique, doit donc tenir compte de l'ensemble des formes minérales et organiques, dissoutes et particulaires, comme cela a été établi par DUFOUR *et al.* (1981 a). Compte tenu de cette contrainte, nous avons repris l'ensemble des données disponibles pour déterminer l'élément nutritif le plus limitant (N ou P) dans chaque région et à chaque saison (DUFOUR *et al.*, 1981 b). Nous avons également reconnu que les variations spatio-temporelles du contrôle du phytoplancton étaient sous la dépendance des échanges de 4 catégories d'eau à caractéristiques nutritives distinctes : les eaux océaniques de saison chaude, océanique d'upwelling, continentales guinéennes et continentales soudaniennes (DUFOUR *et al.*, *ibid.*).

Dans les pages qui suivent, la taille et la distribu-

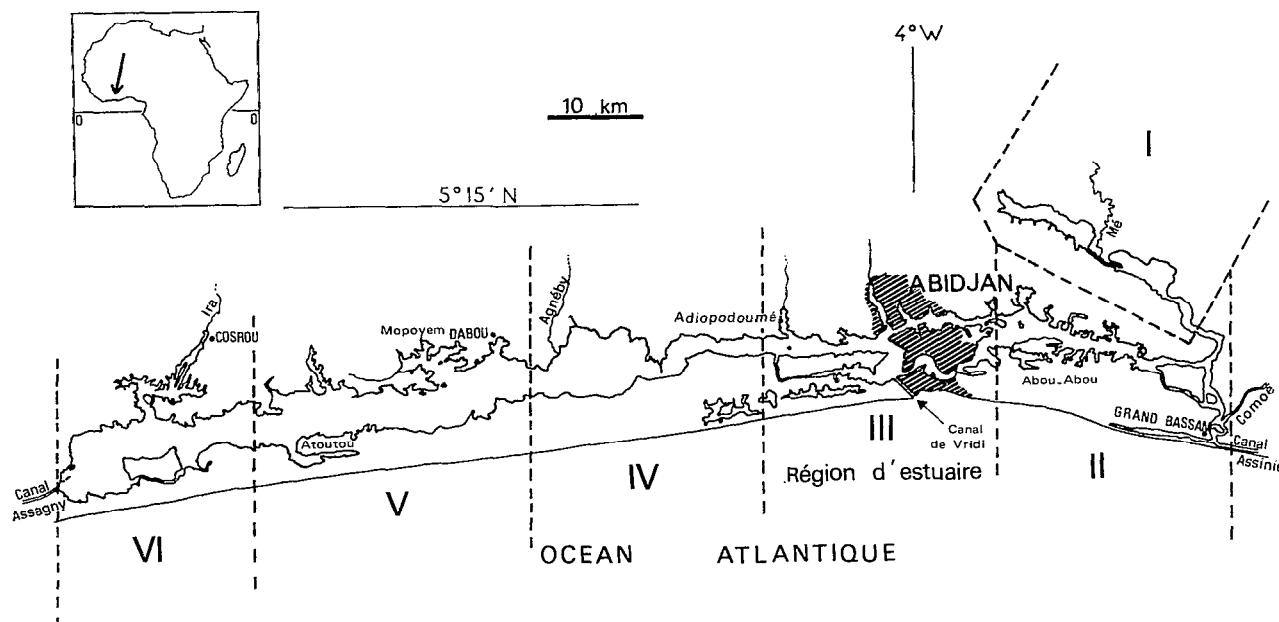


FIG. 1. — L'écosystème lagunaire Ebrié. Le découpage régional
Ebrié lagoon. The six ecological regions are located

tion des compartiments nutritifs de N et de P, sous leurs différentes formes organiques ou minérales sont décrites. Nous dresserons d'abord un schéma général de leurs répartitions régionales et saisonnières que nous nous attacherons à expliquer. Nous montrerons ensuite que ce schéma subit des divergences à plus petite échelle de temps et d'espace. Nous tenterons alors d'expliquer les variations annuelles et l'évolution à long terme observées. Nous comparerons, enfin, le régime nutritif de la lagune Ebrié avec celui d'autres lagunes, étudiées ailleurs dans le monde.

Cette étude doit aider à interpréter la production végétale de la lagune Ebrié, décrite dans PAGES *et al.* (1979), DUFOUR et DURAND (1982) et DUFOUR, 1984 b. Elle contribue aussi à préciser le rôle des lagunes dans la fertilité océanique.

2. MÉTHODES ET MATÉRIEL

Les mesures exploitées ici couvrent la période de décembre 1974 à mars 1978. Nous en dressons un catalogue au tableau I.

Le matériel particulaire a été recueilli sur filtres en fibre de verre Gelman type A, de porosité moyenne $0,3 \mu\text{m}$, sous une dépression de 100 mbar. Son N a été dosé à l'analyseur CHN Hewlett-Packard 185 B, son P par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965). Sur le filtrat on a évalué l'azote et le phosphore total

dissous par la méthode de ARMSTRONG et TIBBITS (1968), ainsi que les concentrations en NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ et PO_4^{3-} , selon les protocoles recommandés par STRICKLAND et PARSONS (1972).

Les séries de données ont été caractérisées par leur moyenne ou par leur médiane. Leur dispersion a été définie par leur écart-type, leur coefficient de variation (écart-type/moyenne), par leur 10^e et 90^e percentiles ou leur 5^e et 95^e percentiles, l'intervalle entre ces limites contenant 80 % ou 90 % des données. Les comparaisons entre séries ont été effectuées par test de Student, ou par test non paramétrique de WILCOXON (SNEDECOR et COCHRAN, 1971). Les relations entre séries ont été caractérisées par le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson ou par celui de rang de Spearman (SNEDECOR et COCHRAN, *ibid.*).

Dans la suite du texte les symboles suivants ont été utilisés :

- N_p et P_p = azote et phosphore du seston
- N_i = azote minéral dissous ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$)
- P_i = phosphore minéral dissous (PO_4^{3-})
- N_o et P_o = azote et phosphore organique dissous
- N_{tot} et P_{tot} = azote et phosphore total (minéral et organique, particulaire et dissous)
- N_t et P_t = azote et phosphore total dissous.

TABLEAU I

Catalogue des données d'N et de P collectées sur la lagune Ebrié de 1974 à 1978
Data list of N and P collected in Ebrie lagoon from 1974 to 1978

Période	Lieu	Fréquence	Nombre de stations	Surface	Fond	Profil vertical	NO ₃ NO ₂	NH ₄	PO ₄	N _o (*)	P _o (*)	N _p (*)	P _p (*)
10/74 à 12/75	toute la lagune	mensuelle	52	x			x		x				
1976	" "	saisonnière (cycles 24 h)	6	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
10, 11/76	zone urbaine	unique	112	x					x				
5, 6/76	estuaire	quotidienne	6	x			x	x	x	x	x		
3, 7, 11/76	baie Biétri	cycles 24 h	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
1/77 à 3/78	estuaire	hebdomadaire	6	x			x	x	x	x	x	x	x
1977	toute la lagune	saisonnière	4	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3/1977	zone urbaine	2 sorties	10	x	x		x	x	x	x	x	x	x
1977	toute la lagune	saisonnière	29	x			x	x	x	x	x	x	x

(*) N_o et P_o = N et P organique dissous
 N_p et P_p = N et P particulaire

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'hétérogénéité spatiale de la lagune Ebrié impose de distinguer les régimes nutritifs en région continentale, en région d'estuaire et en région urbaine.

3.1. Effet des échanges d'eaux naturelles en région d'estuaire

La proportion des eaux marines et douces de différentes origines varie au rythme des saisons océaniques et continentales. Il en résulte des variations saisonnières de la composition des eaux lagunaires en N et P, étudiées ici en st. 2 (fig. 9), dans un secteur peu urbanisé de la région d'estuaire.

— ÉVOLUTION SAISONNIÈRES DE L'N ET DU P TOTAL (fig. 2, 3, 4 et 5)

La somme des trois formes phosphorées varie assez peu au cours de la période d'étude. Les variations de l'azote total sont plus accentuées, passant de 20 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ en saison d'étiage en janvier, à plus de 50 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ en saison des pluies en juin.

Ces variations sont sous la dépendance des catégories d'eau qui circulent dans la région, comme le prouvent les figures 4 et 5 où sont portées, quinzaine après quinzaine, les concentrations en N_{tot} et P_{tot} des eaux de la région d'estuaire rural (st. 1, 2 et 3, fig. 9) en fonction de leur salinité.

De janvier à avril, la lagune est dans sa principale période d'étiage et la région d'estuaire est envahie par des eaux principalement océaniques. Les concen-

trations moyennes en P_{tot} sont de 1,5 $\mu\text{atg.l}^{-1}$; celles en N_{tot}, de 25 $\mu\text{atg.l}^{-1}$, sont les plus faibles de l'année.

En mai débute la grande saison des pluies sur le domaine guinéen, au sud du pays. Les concentrations en P_{tot} augmentent peu, n'atteignant pas la moyenne de 2 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ en juillet. Par contre, les concentrations en N_{tot} doublent. Il faut voir là l'influence enrichissante des rivières du domaine guinéen, couvert de forêts et de grandes plantations industrielles. Celle-ci est confirmée par la corrélation très nette entre les hauteurs de pluies cumulées et la teneur en azote minéral dissous en juin 1976 (DUFOUR et DURAND, 1982, fig. 4). La rivière du Banco, dont le bassin versant est exclusivement guinéen, contient à cette époque plus de 20 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ d'N_i (moyenne 23,9; écart-type 5,83 pour 23 jours de mesure). Remarquons que les teneurs en phosphates y sont relativement plus faibles (moyenne 0,21 $\mu\text{atg.l}^{-1}$, écart-type 0,10 pour 23 jours de mesures), ce qui explique en partie le faible accroissement du P_{tot} de la lagune à cette époque. Les précipitations directes peuvent localement présenter de l'importance dans le bilan d'eau douce à cette époque (DUFOUR, 1982 a, tabl. IV). Dans ce cas, elles sont une source appréciable d'enrichissement puisque, d'après LEMASSON et PAGES (1982), elles contiennent en moyenne 35 et 3,5 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ d'N_i et de P_i, et 68 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ d'N_o.

A partir de fin juillet, avec la petite saison sèche, les concentrations nutritives baissent, tandis que la salinité réaugmente (fig. 4 et 5). En août, les eaux lagunaires sont à nouveau principalement d'origine marine, comme en grande saison d'étiage, de janvier à avril. Et pourtant, les concentrations en N_{tot}

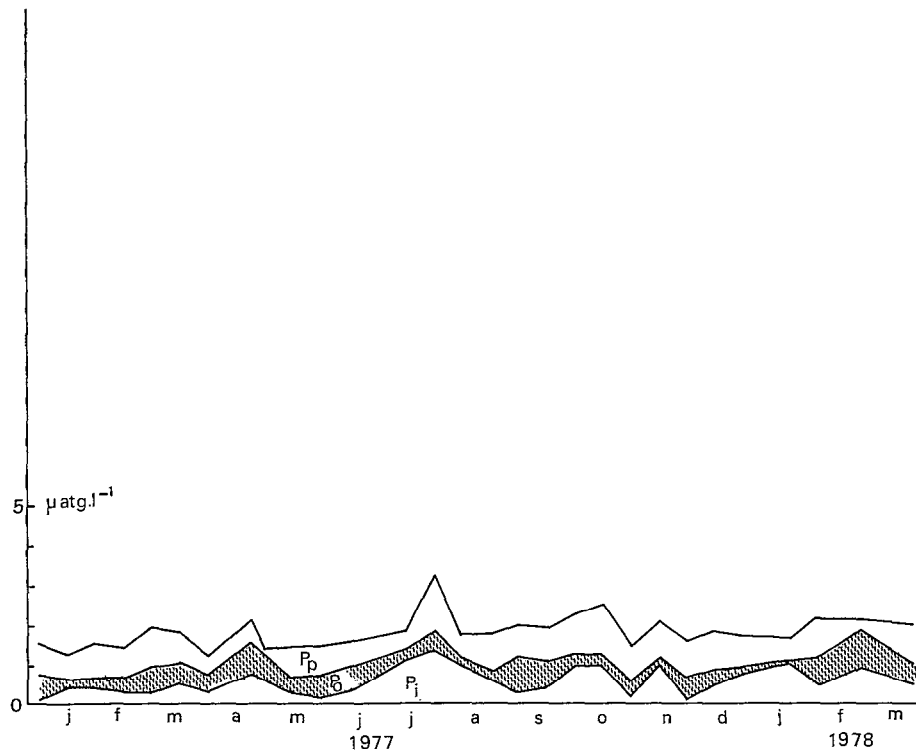


FIG. 2. — Variations saisonnières des différentes formes de phosphore en région d'estuaire rural (st. 2, fig. 9) de janvier 1977 à mars 1978

Time variation of the different forms of P in the rural estuarine region (st. 2, fig. 9) from January 1977 to March 1978

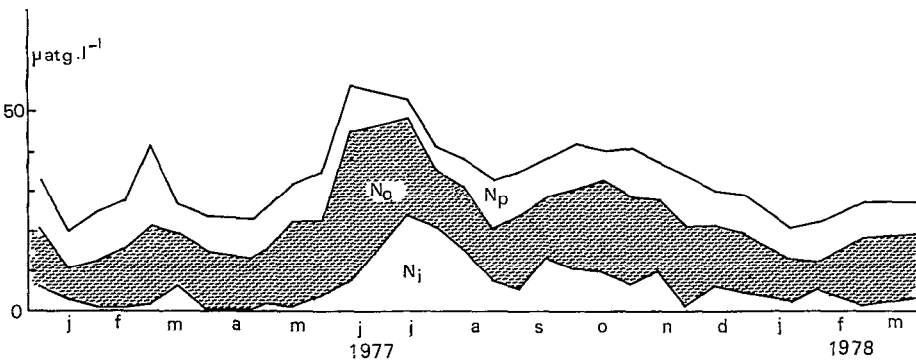


FIG. 3. — Variations saisonnières des différentes formes d'azote en région d'estuaire rural (st. 2, fig. 9) de janvier 1977 à mars 1978

Time variation of the different forms of N in the rural estuarine region (st. 2, fig. 9) from January 1977 to March 1978

sont significativement supérieures (test de Wilcoxon) à ce qu'elles étaient à cette époque : $33 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en août contre $23 \mu\text{atg.l}^{-1}$ entre janvier et avril. En effet, en août les eaux océaniques côtières sont enrichies par un upwelling. Elles contiennent alors plus de $15 \mu\text{atg.l}^{-1}$ d' N_i (LEMASSON, radiales Grand Bassam, données non publiées). L'effet de l'enrichissement des eaux côtières océaniques en phosphates (plus de

$2 \mu\text{atg.l}^{-1}$, d'après LEMASSON, *ibid.*) est moins sensible dans la lagune qui n'est pas plus riche en P_{tot} en août 1977 qu'au début de l'année.

Ces eaux océaniques sont chassées au début de septembre par les eaux douces des rivières en crue, essentiellement celles du fleuve Comoé (DUFOR, 1982 a). On note alors, simultanément à la chute de salinité, une augmentation des concentrations nutri-

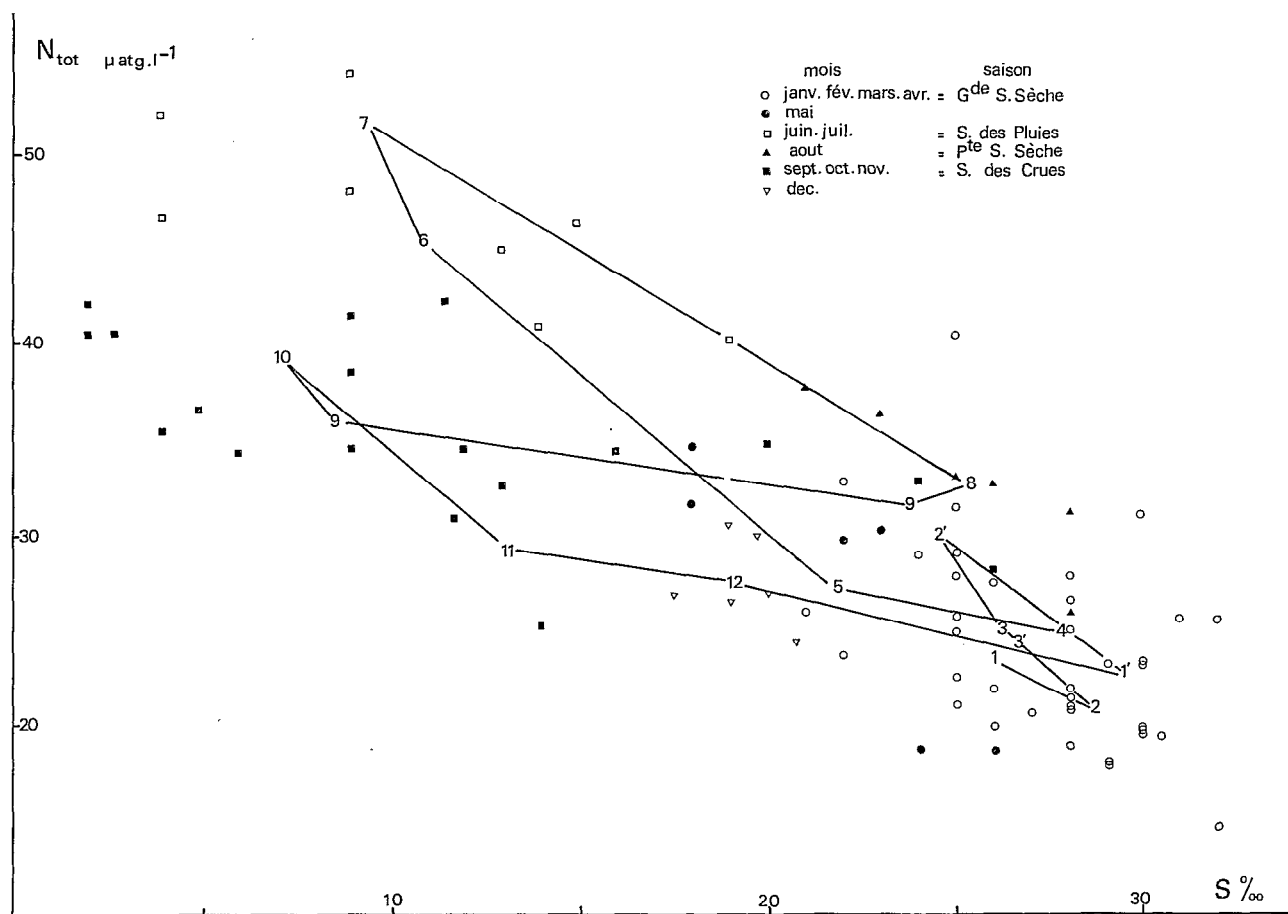


FIG. 4. — Évolution temporelle de l'azote total en fonction de la salinité des eaux dans la région d'estuaire rural de janvier 1977 à mars 1978

Les numéros correspondent aux points moyens mensuels

Time variations of N_{tot} vs salinity in the rural estuarine region (st. 1, 2 and 3 fig. 9) from January 1977 to March 1978

Each number corresponds to a monthly mean

tives qui atteignent des teneurs équivalentes à celles de juillet en P_{tot} , mais significativement inférieures en N_{tot} . Les eaux douces qui ont pour origine majoritaire le domaine soudanais, à cette époque (DUFOUR, *ibid.*), seraient donc relativement plus pauvres en azote que celles d'origine guinéenne de juin et juillet.

A partir de novembre, avec la fin des crues, les eaux marines pauvres de la grande saison d'étiage envahissent à nouveau progressivement le bassin lagunaire. En janvier, février et mars 1978, les concentrations en N_{tot} sont équivalentes à celles de l'année précédente à la même époque, ce qui n'est pas le cas pour le P_{tot} nettement plus élevé en 1978 (de façon très hautement significative d'après le test de Wilcoxon), sans que les circonstances hydrologiques et climatiques l'expliquent.

— CONCENTRATION EN N_{tot} ET P_{tot} DES CATÉGORIES D'EAU D'ORIGINE (fig. 4, 5 et tabl. II).

La prolongation imaginaire des droites joignant les concentrations en N_{tot} et P_{tot} des eaux de différentes époques en région d'estuaire jusqu'aux abscisses de salinité 0 ou 35 ‰ (fig. 4 et 5) permet d'estimer les concentrations en N_{tot} et P_{tot} des eaux continentales et océaniques d'origine. C'est ainsi que sur la fig. 4, la droite de mélange des eaux du mois de février 77, avec celles de juin suivant, aux trois-quarts continentales guinéennes, coupe l'ordonnée d'abscisse 0 ‰ pour la concentration en N_{tot} de 66 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. De même, la droite de mélange des eaux d'août avec celles de juin coupe l'ordonnée d'abscisse 0 ‰ pour la concentration en N_{tot} de 63 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. On en déduit une concentration moyenne en N_{tot} des eaux continentales guinéennes de 1977 de 64,5 $\mu\text{atg.l}^{-1}$.

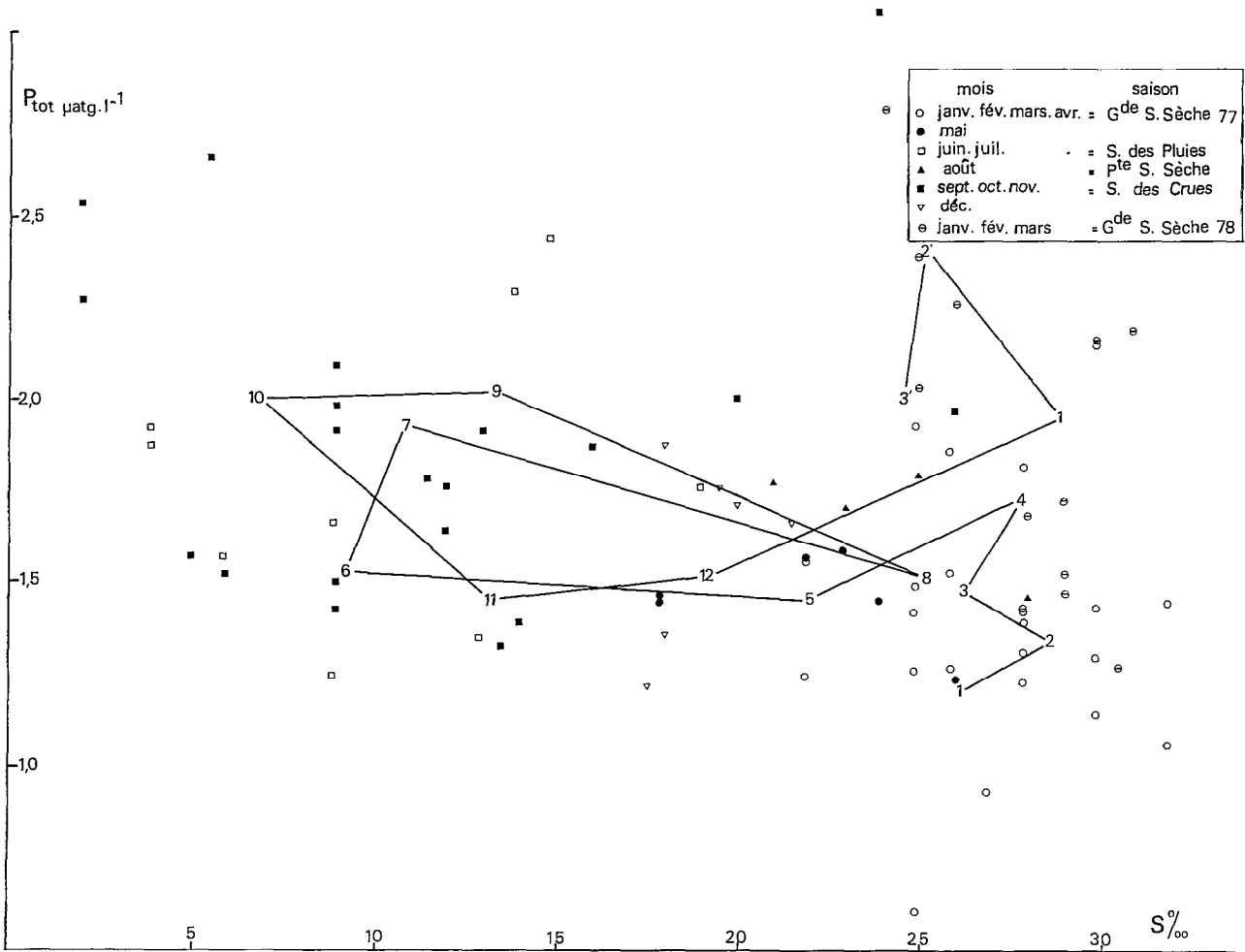


FIG. 5. — Évolution temporelle du phosphore total en fonction de la salinité des eaux dans la région d'estuaire rural de janvier 1977 à mars 1978

Les numéros correspondent aux points moyens mensuels

Time variations of P_{tot} vs salinity in the rural estuarine region (st. 1, 2 and 3, fig. 9) from January 1977 to March 1978

Each number corresponds to a monthly mean

TABLEAU II

Concentration en N_{tot} et P_{tot} des 5 catégories d'eaux principales alimentant la lagune Ebrié entre janvier 77 et mars 78 en $\mu\text{atg/l}$.
Rapports N_{tot}/P_{tot}

Concentrations of N_{tot} and P_{tot} of the five main categories of influent waters in Ebrié lagoon. N_{tot}/P_{tot} of those waters; unity: $\mu\text{g at.l}^{-1}$

Catégorie d'eau	N_{tot}	P_{tot}	N_{tot}/P_{tot}
Océaniques de saison chaude	15	1,6	9
Océaniques de saison froide	25	1,4	18
Continentalles soudanaises	44	2,1	21
Continentalles guinéennes	65	1,6	41
de pluie	103	> 3,5	< 29

Le même procédé appliqué aux autres droites de mélange permet d'obtenir les concentrations des autres catégories d'eau d'origine qui sont dans l'ordre des richesses décroissantes : les eaux continentales soudanaises ($44 \mu\text{atg.l}^{-1}$), océaniques de saison froide ($25 \mu\text{atg.l}^{-1}$) et océaniques de saison chaude ($15 \mu\text{atg.l}^{-1}$). Les eaux de pluies contiennent d'après ce qui précède plus de $100 \mu\text{atg.l}^{-1}$ d' N_{tot} et les eaux d'origine urbaine sont, d'après le § 32, encore plus concentrées.

Pour les concentrations en P_{tot} , l'ordre de richesse décroissant est différent : eaux d'origine urbaine, eaux de pluies, eaux continentales soudanaises, continentales guinéennes et océaniques de saison chaude et enfin océaniques de saison froide (tabl. II).

Ce procédé d'estimation postule qu'il n'y a pas de perte de N_{tot} ou P_{tot} entre ces catégories d'eau à leur arrivée en lagune, et la région d'estuaire où ont été faites les mesures. Les pertes par sédimentation ou par consommation par le necton, et inversement les gains par relaguage à partir du sédiment et excrétion et défécation du necton, sont en effet probablement négligeables. Les autres modifications se produisent par passage entre les différentes formes chimiques mesurées de l' N et du P , et sont donc comptabilisées dans l' N_{tot} et le P_{tot} .

— LES DIFFÉRENTES FORMES CHIMIQUES DE L' N ET DU P

La proportion des différentes formes d' N et de P varie saisonnièrement.

On constate (fig. 3), que l' N particulière (N_p) varie assez peu au cours de l'année. Hormis quelques valeurs comprises entre 5 et $10 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en juin et juillet, les concentrations sont généralement incluses dans la fourchette de 10 à $20 \mu\text{atg.l}^{-1}$. La même constatation vaut pour l' N_o , dont 90 % des valeurs observées sont comprises entre 10 et $25 \mu\text{atg.l}^{-1}$, les plus fortes s'observant en période de dessalure. L'essentiel des variations de l' N_{tot} est donc imputable à l' N_i dont les 5^e et 95^e percentiles sont 0,38 et $20,8 \mu\text{atg.l}^{-1}$, soit un facteur de variation de 55.

Les concentrations en P_i et en P_p varient peu au cours de l'année (fig. 2). Celles en P_o sont faibles aussi. Ces trois formes varient peu d'un prélèvement à l'autre, ou bien leurs variations ont tendance à se compenser. Il en résulte, on l'a vu plus haut, une faible variation annuelle du P_{tot} , comprise entre 1,3 et $3,3 \mu\text{atg.l}^{-1}$.

Les valeurs du rapport N_i/P_i confirment et précisent les caractéristiques de quatre catégories d'eau affluentes qui se mélangent dans la région. Selon le procédé signalé plus bas, nous déduisons de la figure 7 que les eaux océaniques de saison chaude sont très déséquilibrées au détriment de l' N , puisque le rapport N_i/P_i y est inférieur à 2 at.at^{-1} . Les eaux océaniques d'upwelling d'août apparais-

sent guère mieux équilibrées ($N_i/P_i < 4$). Cette carence en azote minéral des eaux océaniques du golf de Guinée est confirmée par des mesures directes de LE BOUTELLER, LEMASSON, HERBLAND et VOITURIEZ (comm. pers.).

Le rapport N_i/P_i est plus élevé dans les eaux d'origine continentale. Il est le plus fort dans les eaux d'origine guinéenne de juin-juillet où il dépasse 40. Les eaux d'origine majoritairement soudanaise de septembre-octobre auraient, par contre, un rapport N_i/P_i compris entre 5 et 10.

En résumé, la proportion de l'azote minéral dissous décroît dans l'ordre suivant : eaux continentales guinéennes, eaux continentales soudanaises, eaux océaniques de saison froide, eaux océaniques de saison chaude.

— ÉQUILIBRE $N_{\text{tot}}/P_{\text{tot}}$ DES CATÉGORIES D'EAUX D'ORIGINE

Nous venons de distinguer l'influence des quatre catégories d'eau alimentant la lagune sur les concentrations en N_{tot} et P_{tot} de la région d'estuaire lagunaire. Nous avons pu constater que les évolutions de ces concentrations ne sont pas parallèles, ce qui est dû aux compositions relatives différentes de ces quatre catégories d'eau, et est traduit par le rapport $N_{\text{tot}}/P_{\text{tot}}$ (fig. 7). On se souviendra ici que la composition N/P équilibrée de phytoplancton lagunaire est de 16 à 17 at.at^{-1} (DUFOUR *et al.*, 1981 a ; DUFOUR et SLEPOUKHA, 1981).

Le procédé appliqué pour l'estimation des concentrations en N_{tot} et P_{tot} des catégories d'eau qui alimentent la lagune peut-être appliqué au rapport $N_{\text{tot}}/P_{\text{tot}}$. Les résultats portés tableau II confirment l'ordre des limitations nutritives du seston discutées dans DUFOUR *et al.* (1981 b). Les eaux océaniques de saison chaude sont carencées en N . Les eaux océaniques de saison froide et les eaux continentales soudanaises sont mieux équilibrées. Les eaux continentales guinéennes sont plutôt carencées en P .

3.2. Impact de la pollution dans le secteur d'Abidjan (fig. 8, 9, 10 et tabl. III)

Le bilan des sels nutritifs de la région d'estuaire sous l'influence d'Abidjan, est notablement perturbé par les rejets humains dont l'importance, la répartition et certaines caractéristiques sont présentées par NOVO (1974), DUFOUR et SLEPOUKHA (1975), DUFOUR (1982 a-b), PAGES *et al.* (1980). L'évolution des différentes formes d' N et de P a été suivie, de janvier 77 à mars 78, au fond de la baie de Biétri, cul de sac pollué par les effluents de 20 000 habitants, d'une porcherie industrielle et des abattoirs municipaux (station 6, fig. 9). L'écologie de ce secteur a plus

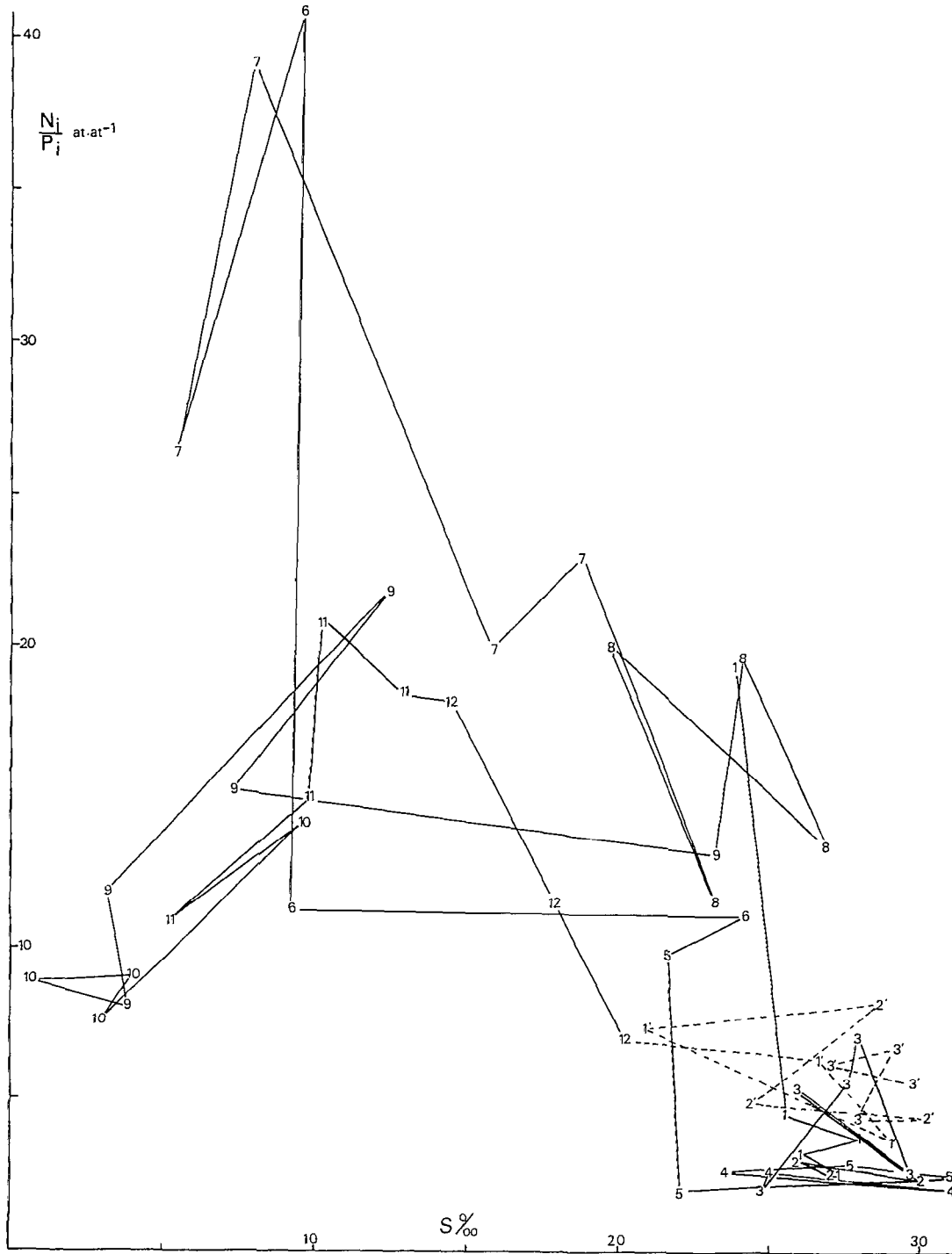


FIG. 6. — Évolution temporelle du rapport N_i/P_i en fonction de la salinité des eaux dans la région d'estuaire rural de janvier 1977 à mars 1978 (moyennes hebdomadaires des st. 1, 2 et 3, fig. 9)

Les chiffres correspondent au numero d'ordre des mois

Time variations of N_i/P_i vs salinity in the rural estuarine region (st. 1, 2 and 3, fig. 9 weekly means) from January 1977 to March 1978
Numbers in chronological order of months

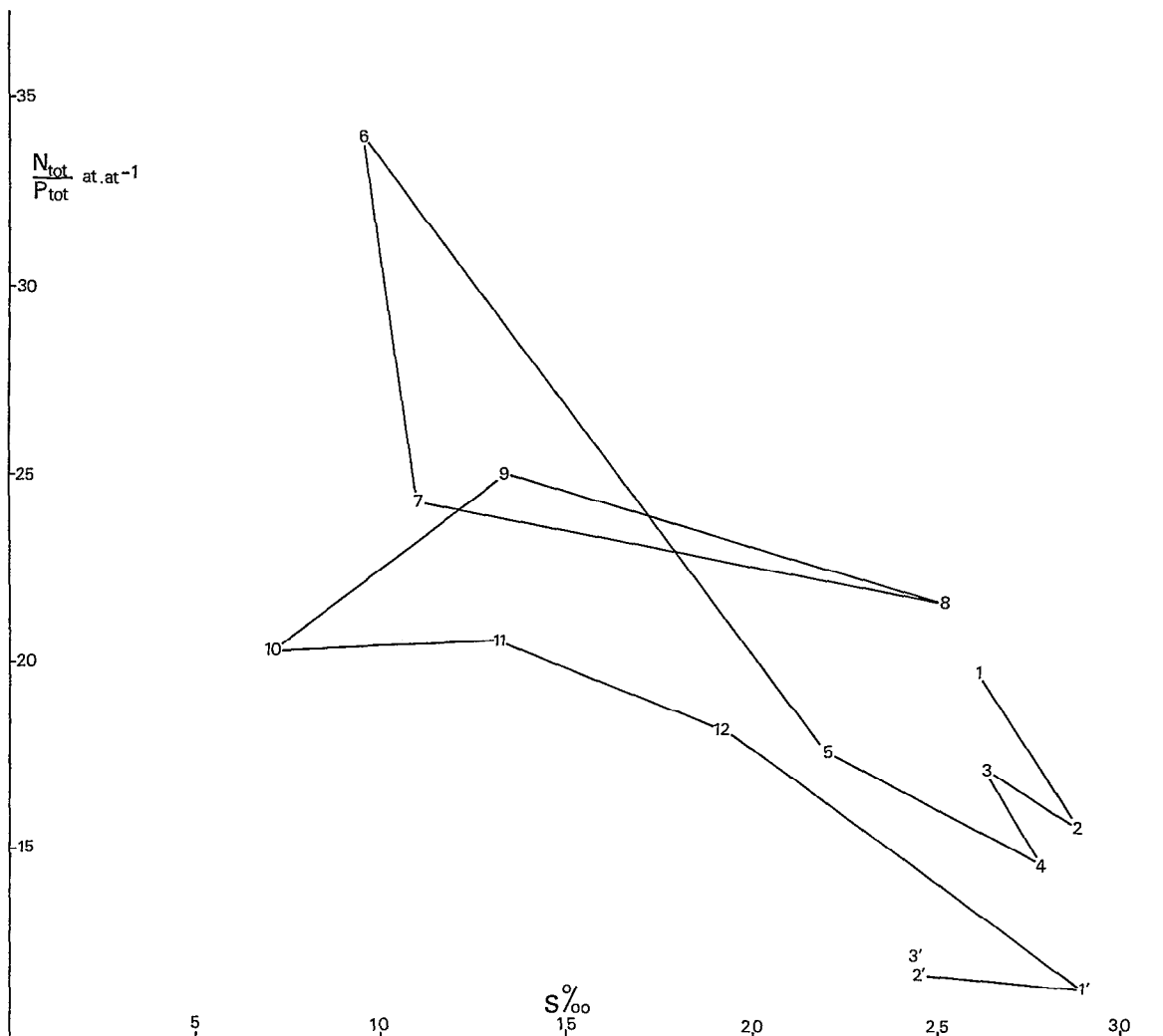


FIG. 7. — Évolution temporelle du rapport N_{tot}/P_{tot} en fonction de la salinité des eaux dans la région d'estuaire rural de janvier 1977 à mars 1978

Les numéros correspondent aux points moyens mensuels

Time variations of N_{tot}/P_{tot} vs salinity in the rural estuarine region (st. 1, 2 and 3, fig. 9) from January 1977 to March 1978

Each number corresponds to a monthly mean

particulièrement été étudiée par MAURER (1978), DUFOUR et MAURER (1979) et ARFI *et al.* (1981).

— CONCENTRATIONS EN N_{tot} ET P_{tot}

Les variations dues aux échanges des différentes catégories d'eaux naturelles sont ici totalement masquées par des variations de forte amplitude apparemment anarchiques. Les concentrations en N_i , par exemple, accusent des différences hebdomadaires atteignant couramment un facteur 10 (fig. 8). L'impact de la ville est clairement démontré par

l'augmentation des concentrations en N_{tot} et P_{tot} le long d'une radiale conduisant de la station 1 (baie abritée des influences de l'agglomération) à la station 6 (fig. 9). Entre ces positions extrêmes, les stations 2 et 3 sont soumises aux influences des rejets de la ville, très dilués par les courants de marée et d'eau douce (DUFOUR, 1982 a, tabl. III). Les concentrations en N_{tot} et P_{tot} y sont à peine supérieures à celles en station 1 (fig. 9). Les stations 4 et 5 sont soumises aux influences diffuses de la plupart des effluents rejetés en baie de Biétri; l'impact de ces effluents sur les concentrations en N_{tot} et P_{tot} ,

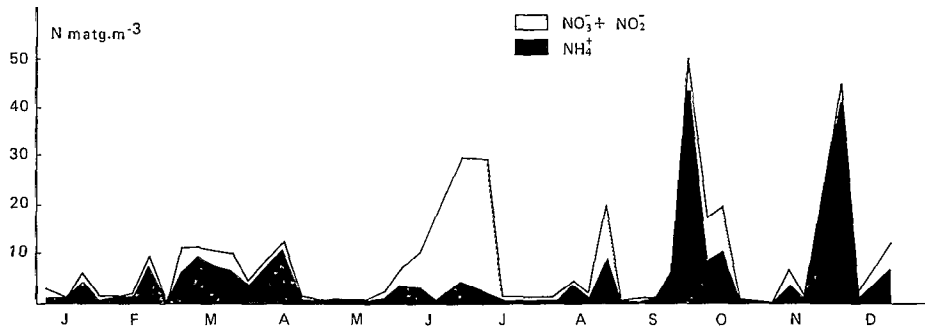


FIG. 8. — Variations saisonnières de l'azote minéral dissous en région d'estuaire urbain en 1977 (st. 6, fig. 9). NH_4 est la forme principale

Time variations of N_i in the urban estuarine region in 1977 (st. 6, fig. 9). NH_4 is the main form

quoique déjà sensible, est amoindri par un fort taux de renouvellement ($0,20 \text{ j}^{-1}$, d'après LEMASSON *et al.*, 1982 b). A la station 6, le renouvellement est inférieur ($0,14 \text{ j}^{-1}$, LEMASSON *et al.*, *ibid.*); le secteur est en moyenne moins profond et la charge polluante est intense, ce qui explique que les concentrations médianes en N_{tot} et P_{tot} soient 2,8 et 3,5 fois supérieures à celles de la station 1 (fig. 9).

— ÉQUILIBRE N_{tot}/P_{tot}

La proximité de la ville modifie aussi la composition relative des eaux. On observe (fig. 9) que le rapport médian N_{tot}/P_{tot} passe de 18 at.at⁻¹ en station 1 à 14 en station 6. Cette diminution, sans être considérable, est très hautement significative (test de Wilcoxon); ceci atteste de la prépondérance du P dans les eaux usées de la ville.

— DIFFÉRENTES FORMES D'N ET P

Il est aussi remarquable de constater que l'intensité de l'enrichissement par la ville diffère selon les formes d'N et de P. Les concentrations en N_i varient spatialement peu des secteurs ruraux aux secteurs urbains (tabl. III); elles ne varient pas non plus beaucoup au cours de l'année en secteur rural (fig. 3), ni en secteur urbain (fig. 10). Cette stabilité contraste avec la variabilité spatio-temporelle des autres formes d'azote. L' N_i , dont le coefficient de variation annuel atteint ou dépasse 100 %, est généralement plus fort en secteur urbain qu'en secteur rural lors des périodes d'étiage. Mais on observe l'inverse de juillet à novembre, en particulier pendant les périodes de dessalure (fig. 3 et 8). Cette situation apparemment paradoxale a reçu une interprétation dans DUFOUR (1984 b). Il résulte de ces gradients saisonniers

TABLEAU III

Concentrations des différentes formes d'N et de P dans la région d'estuaire rural (st. 2) et d'estuaire urbain pollué (st. 6)

Concentrations of different N and P forms in the area of rural estuary (st. 2) and urban polluted estuary (st. 6)

		N_i	N_o	N_p	P_i	P_o	P_p
St. 2	Moyenne	6,7	18,6	10,1	0,61	0,45	0,78
	Ecart-type	6,34	8,04	2,97	0,354	0,250	0,197
	Nbre de mesures	47	46	24	43	44	25
St. 6	Moyenne	8,0	25,1	49,8	1,29	1,31	2,73
	Ecart-type	11,03	6,45	36,63	0,889	0,940	1,639
	Nbre de mesures	47	46	24	43	44	25

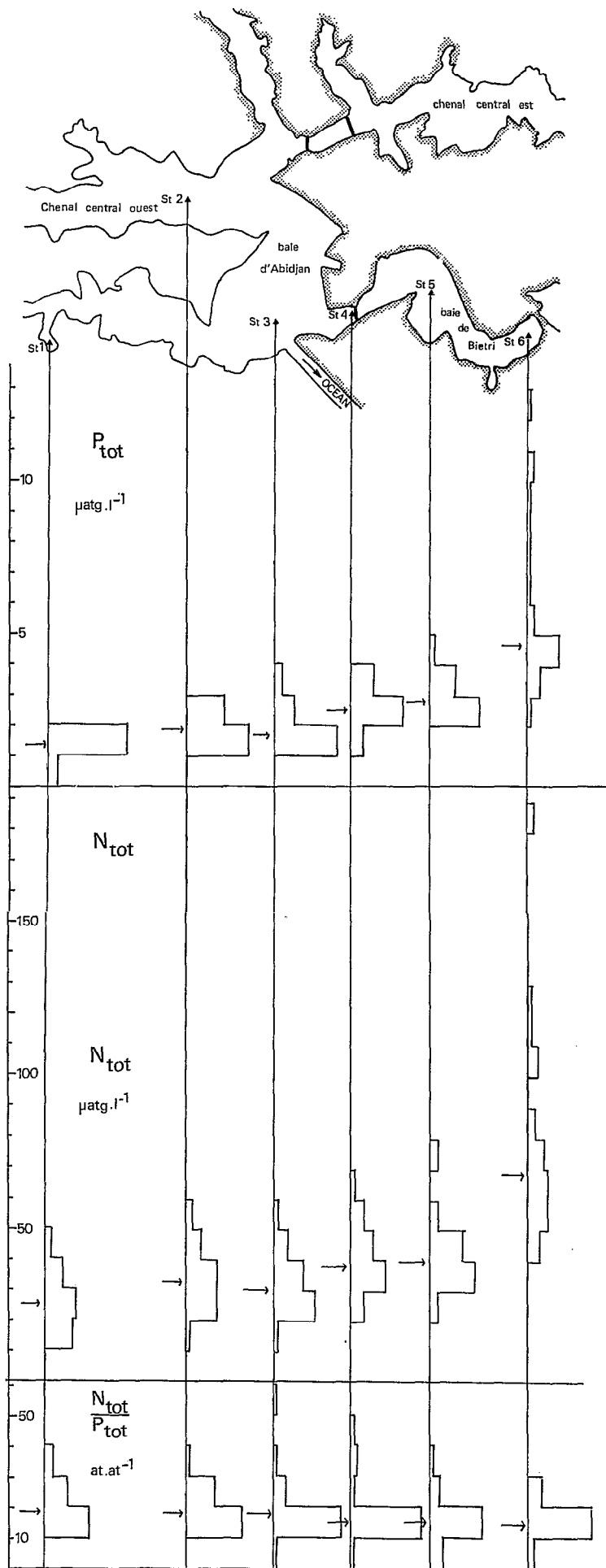


FIG. 9. — Concentrations en N_{tot} , P_{tot} et valeurs du rapport N_{tot}/P_{tot} le long d'une radiale conduisant du secteur d'estuaire rural (st. 1, 2 et 3) vers le secteur d'estuaire urbain pollué (st. 4, 5 et 6) en 1977

Amounts of N_{tot} , P_{tot} and values of N_{tot}/P_{tot} along a transect from the rural sector to the urban sector of the estuarine region in 1977

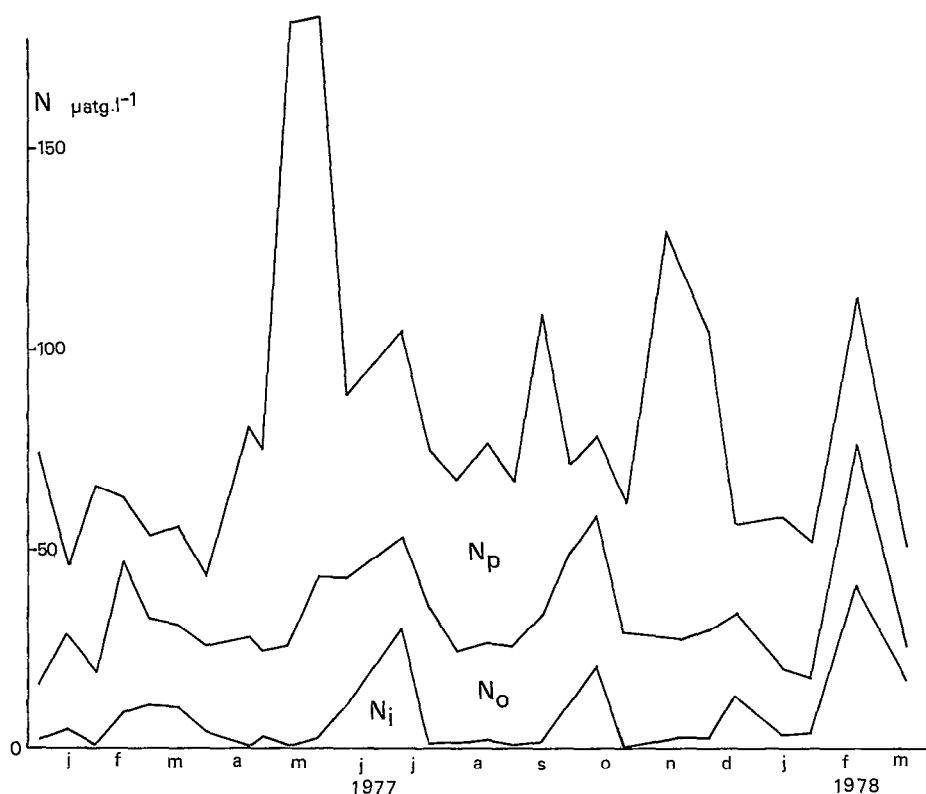


FIG. 10. — Variations saisonnières des différentes formes d'azote en région d'estuaire urbain en 1977 (st. 6, fig. 9)
Time variations of the different forms of N in the urban sector of the estuarine region (st. 6, fig. 9)

inverses qu'il n'y a, à l'échelle annuelle, pas significativement plus d' N_i (test de Wilcoxon) en station 6 qu'en station 2 (tabl. III). L'essentiel de la plus grande richesse azotée des secteurs urbains est le fait des particules. L' N_p est cinq fois plus concentré (différence très hautement significative, test de Wilcoxon) en station 6 qu'il ne l'est en station 2 (tabl. III). Cette abondance peut provenir directement des égouts (pollution organique primaire) ou (et) du phytoplancton dont la croissance est stimulée par les effluents (pollution organique secondaire). Cette seconde origine apparaît nettement prépondérante, du moins à quelques distances des émissaires, puisque la biomasse phytoplanctonique estimée par les concentrations en chlorophylle « a » active fut, en 1977, 9 fois plus élevée en station 6 qu'en station 2 (DUFOUR, 1984 a). Il existe d'ailleurs en station 6 une corrélation très hautement significative entre N_p et la chlorophylle « a » ($r_s^* = 0,82$ pour 38 degrés de liberté). A la différence de l' N , toutes les formes phosphorées augmentent significativement du secteur

rural au secteur urbain (tabl. III) ; l'augmentation est la plus sensible pour le P_p , la moins sensible pour le P_i . Enfin, la proportion d'ammoniacque augmente aussi vers le secteur urbain; elle représente en moyenne, 36 % de l' N_i en station 2, 60 % en station 6 (cf. fig. 8).

— HÉTÉROGÉNITÉ SPATIALE

La baie de Biétri ne constitue pas une situation exceptionnelle au sein de la zone urbaine. Les concentrations en phosphate qui pourtant, on l'a vu, sont relativement moins sensibles à l'impact de la ville que d'autres formes nutritives, dépassent $5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ au fond des baies de Cocody et de Marcory le 11/3/1976, et atteignent $20 \mu\text{atg.l}^{-1}$ dans cette dernière baie le 15/9/1976 (PAGES *et al.*, 1980, fig. 3). Lors de la couverture de toute la région d'estuaire, effectuée ces jours-là, les eaux de la baie d'Abidjan et du chenal central ouest avaient alors des concentrations inférieures à $0,30 \mu\text{atg.l}^{-1}$.

L'effet d'effluents particuliers sur la charge nutri-

(*) Coefficient de corrélation de Spearman.

tive de leur secteur de rejet est difficile à analyser précisément.

En effet, des interférences entre effluents d'origine proche se produisent du fait des courants et de la multiplicité des points de rejets, ce dont les figures 15 et 16 de DUFOUR et SLEPOUKHA (1975) donnent une idée. Nonobstant ces difficultés, nous avons pu suivre l'effet sur le milieu de quatre effluents de fort débit, lors de sorties autour de leur émissaire (MAURER, 1978; ARFI *et al.*, 1981; PAGES *et al.* 1980). Ces sorties étaient basées sur des prélèvements, le long de 3 ou 4 radiales divergeant à partir de l'émissaire étudié. Nous avons constaté, que les différents paramètres indicateurs de pollution, parmi lesquels la concentration en sels nutritifs, décroissent de l'émissaire vers le large (par ex. fig. 5 à 15, *in* PAGES *et al.*, *ibid.*). Mais du fait des courants, les effluents et leurs effets ne se propagent pas avec la même intensité dans toutes les directions. Nous avons modifié la méthode d'analyse de MINNS (1977) pour suivre la décroissance de la concentration d'une substance nutritive C, en fonction de la distance à l'émissaire D. Cette décroissance est alors exprimée par la relation :

$$\text{Log}(C - C_{\infty}) = a \text{Log} D + b$$

a et b sont des constantes, a exprime la dispersion ; C_{∞} est la concentration dans le milieu naturel (C en $\mu\text{atg.l}^{-1}$ et D en mètres). Quelques exemples de l'expression mathématique de cette décroissance nutritive sont données ci-après (1) :

— autour de l'émissaire des abattoirs municipaux en baie de Biétri :

$$\text{Log}(P_t - 0,9) = -1,48 \text{Log} D + 7,20$$

$$r = -0,78^{***}, n = 15$$

$$\text{Log}(N_t - 21) = -1,05 \text{Log} D + 6,74$$

$$r = -0,74^{**}, n = 15$$

— autour d'un émissaire domestique en baie de Marcory :

$$\text{Log}(P_t - 1,9) = -1,98 \text{Log} D + 9,79$$

$$r = -0,71^*, n = 13$$

$$\text{Log}(N_t - 13) = -1,52 \text{Log} D + 10,50$$

$$r = -0,57^*, n = 13$$

On note que les coefficients de dispersion, a, sont inférieurs à -2, ce qui signifie que les concentrations en N et P total dissous décroissent moins vite que le carré de la distance à l'émissaire. Une analyse plus complète de cette dispersion est faite dans PAGES *et al.* (*ibid.*).

3.3. Variations géographiques et saisonnières en régions continentales (fig. 11 et 12)

— N_{tot} ET P_{tot}

Les dosages prenant en compte toutes les formes d'N et de P dans les régions continentales sont beaucoup moins nombreux que dans la région d'estuaire. Quelques caractéristiques originales peuvent néanmoins en être dégagées.

Les concentrations médianes de N_{tot} et P_{tot} varient peu sur l'ensemble du bassin lagunaire (fig. 11). Les variations régionales n'excèdent pas un facteur 2,6 pour le P et 1,9 pour l'N (2). Les différences entre évaluations à l'intérieur d'une même région sont elles aussi faibles, inférieures à un facteur 2, à l'exception toutefois de la région IV. Certaines concentrations exceptionnellement élevées dans cette région sont probablement dues à la pollution causée par la rivière Agneby, dont le bassin versant supporte plusieurs industries alimentaires (huileries primaires) et de nombreuses plantations industrielles.

Les concentrations en N_{tot} sont minimales en régions II et III : médianes annuelles de 29 et 32 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. L'océan et le fleuve Comoé, qui jouent un rôle prépondérant dans ces régions (DUFOUR, 1982 a), ont donc un impact globalement appauvrissant. Les médianes régionales sont plus élevées dans les régions continentales aux eaux moins renouvelées (I, IV et V) où elles avoisinent 40 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. Elles sont maximales dans la région VI, la plus isolée vis-à-vis de ses milieux frontières (DUFOUR, *ibid.*), avec 53 $\mu\text{atg.l}^{-1}$. Les médianes du P_{tot} ont une distribution régionale similaire avec toutefois un minimum en région I. A cette exception près à laquelle il convient de ne pas attacher trop d'importance, vu le faible nombre de mesures auxquelles elle se rapporte (cf. fig. 11), il apparaît que les concentrations en N_{tot} et P_{tot} sont plus importantes dans les régions à faible taux de renouvellement des eaux.

— N_{tot}/P_{tot}

L' N_{tot} et le P_{tot} ne varient pas géographiquement avec la même intensité, leur rapport varie (fig. 11). Il est minimal dans les régions les plus influencées par l'océan et le fleuve Comoé : II et III, maximal dans les régions plus isolées : I, IV, V et VI.

— DIFFÉRENTES FORMES D'N ET P

Les différentes formes d'N et P varient géographiquement plus que leur somme (fig. 12). L'N minéral dissous ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$ donc) croît significa-

(1) r = coefficient de corrélation de Bravais-Pearson ; n = nombre de stations ; *, **, ***, significatifs avec une probabilité supérieure à 95 %, 99 %, 99,9 %.

(2) Compte non tenu de la zone urbaine d'Abidjan.

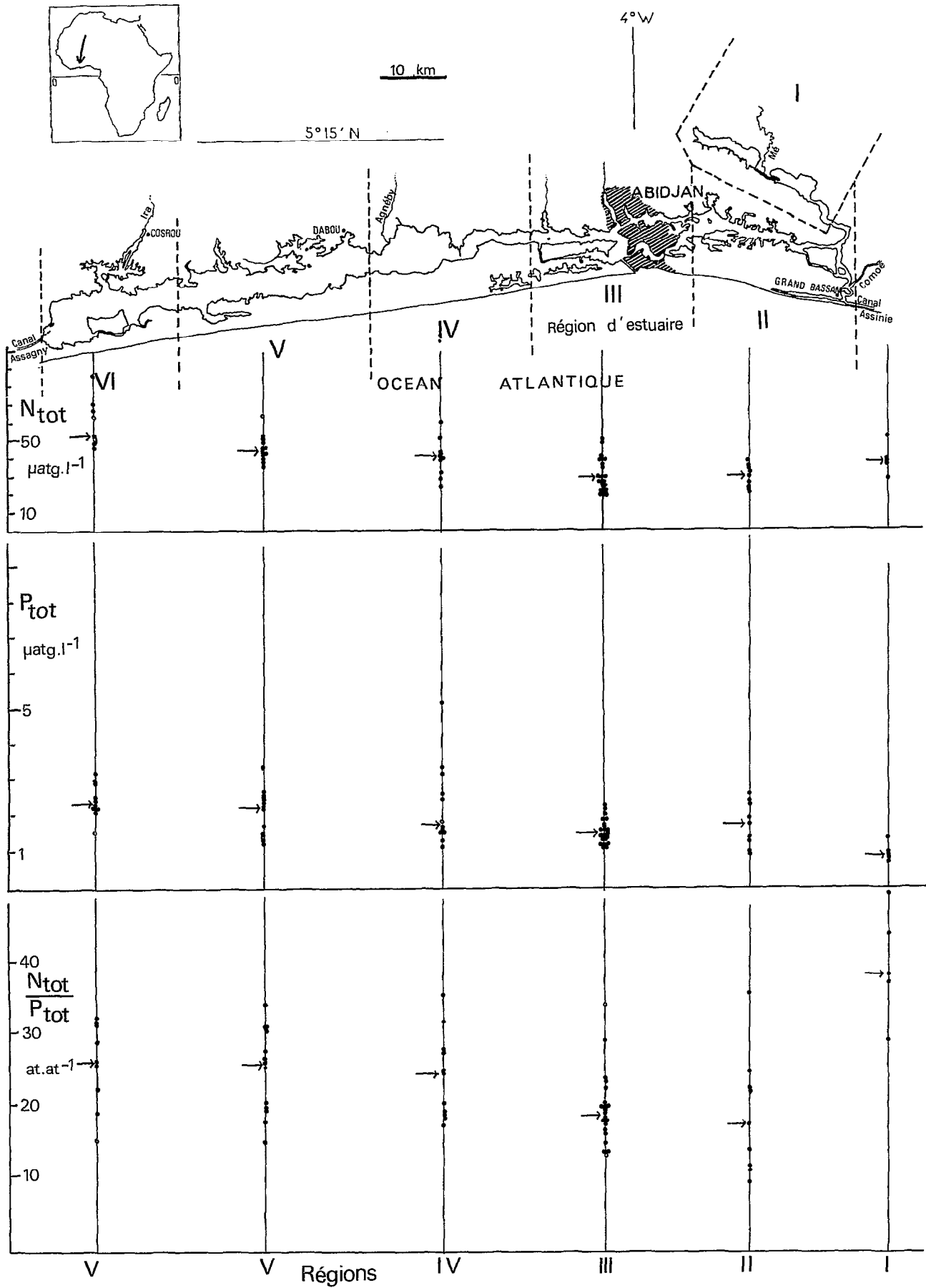


FIG. 11. — Distribution régionale des concentrations en N_{tot} , P_{tot} et des valeurs du rapport N_{tot}/P_{tot} en 1976-77. Médiane des mesures : →

Amounts of N_{tot} , P_{tot} and values of N_{tot}/P_{tot} in the six lagoonal regions during 1976-1977. Medians : →

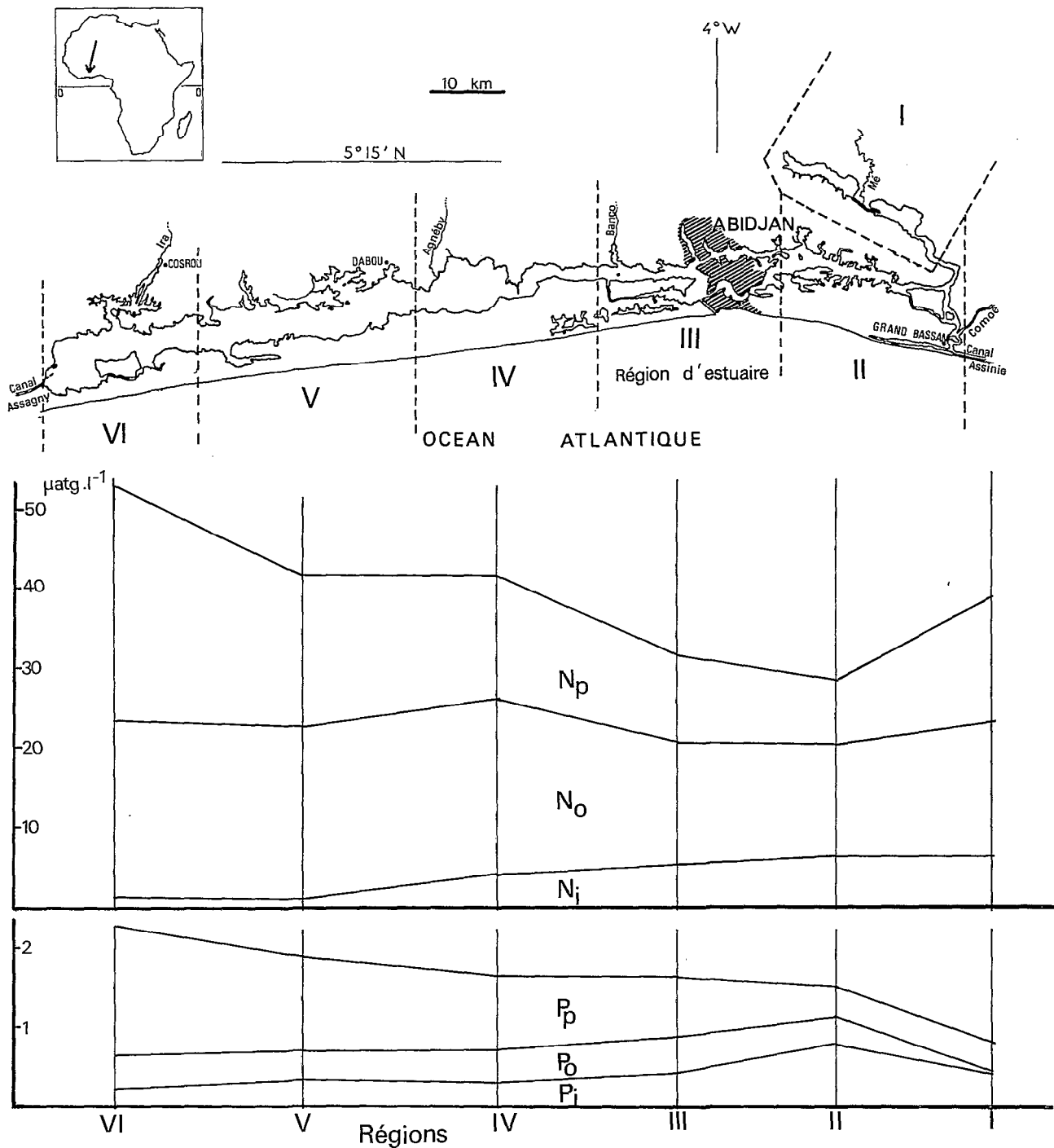


FIG. 12. — Distribution géographique des différentes formes d'N et P en 1976-1977
 Geographical variations of the different forms of N and P in 1976-1977

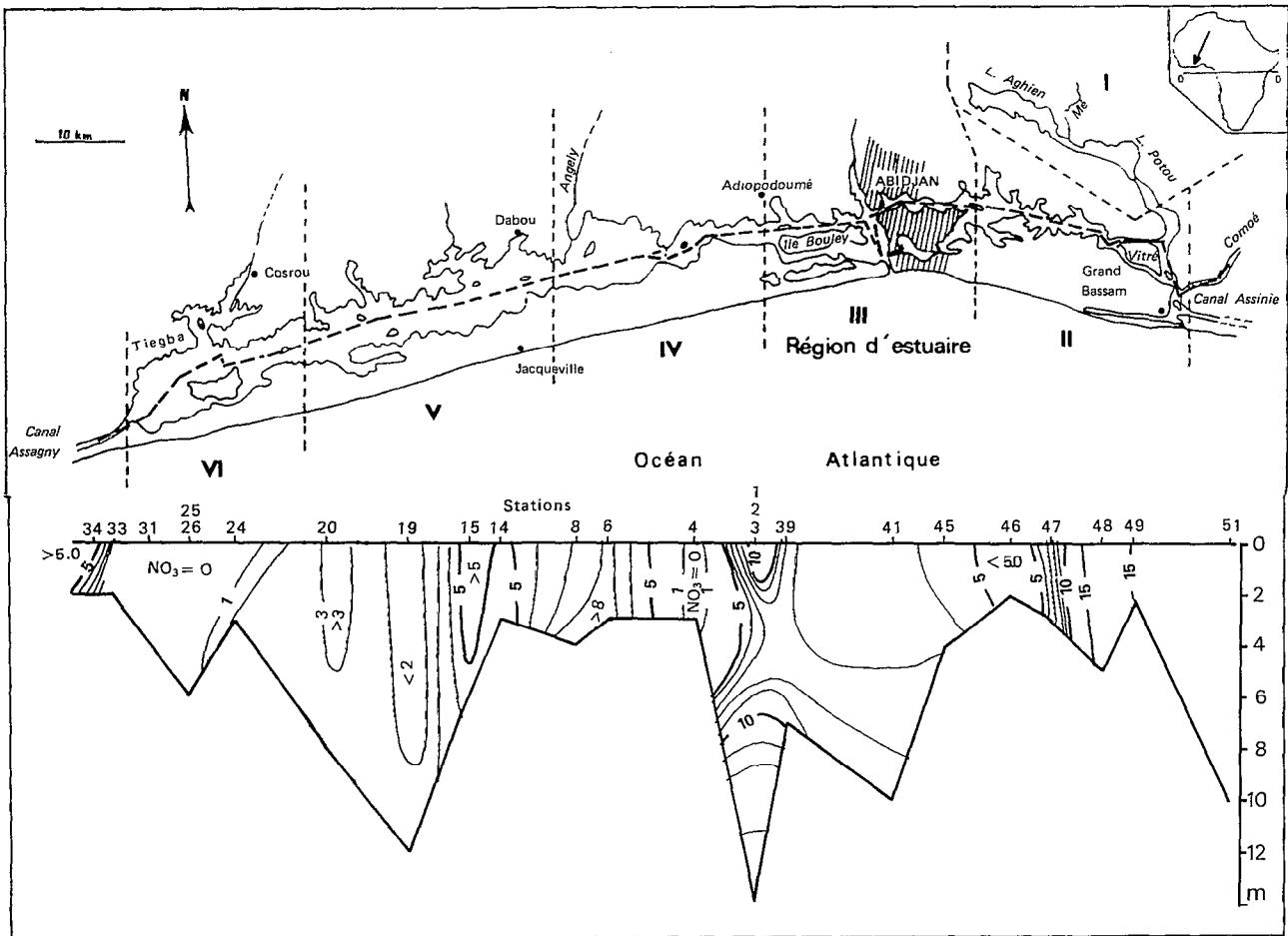


FIG. 13. — Coupe des concentrations en nitrates dans le chenal central en septembre 1975

Section of nitrate along the central channel in september 1975

tivement (test de Wilcoxon) de l'Ouest vers l'Est. Tandis que ses concentrations médianes sont inférieures à $1,7 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en région VI et V à l'Ouest, elles sont supérieures à $6,4 \mu\text{atg.l}^{-1}$ à l'Est d'Abidjan. Cette répartition pourrait faire croire que les régions occidentales sont carencées en N. L'abondance d'N sous ses formes organiques dissoutes et particulaires montre qu'il n'en est rien (fig. 12). DUFOUR *et al.* (1981 b) ont d'ailleurs prouvé que c'est plutôt le P qui limite la production du seston dans ces régions-là.

Les concentrations en particules (N_p et P_p) sont minimales dans les régions II et III les plus influencées par l'Océan et le fleuve Comoé. Elles augmentent vers les régions plus continentales en corrélation avec l'abondance du phytoplancton (DUFOUR, 1984 a).

Le P_i augmente significativement de l'Ouest vers l'Est, comme l' N_i . Pour le phosphore, comme pour l'azote donc, les formes particulaires et minérales dissoutes varient géographiquement en sens inverse,

contribuant à l'uniformité géographique des concentrations en N_{tot} et P_{tot} notée au début du § 3.3.

3.4. Variabilité à petites et grandes échelles

Variabilité horizontale (tab. IV et fig. 13)

Les distributions à moyennes échelles d'espace et de temps sont bien connues pour les phosphates, nitrates et nitrites, dosés lors de vingt campagnes de 52 stations qui ont couvert l'ensemble du système lagunaire Ebrié en 1975. Les distributions saisonnières et géographiques résultantes sont décrites dans PAGES *et al.* (1979). La coupe des concentrations en nitrate dans le chenal central en septembre 1975 est ici donnée à titre d'exemple caractéristique de la distribution géographique (fig. 13). Les concentrations de surface varient régulièrement sous l'influence des milieux frontières. Ici, en pleine saison de crues,

TABLEAU IV

Hétérogénéité des concentrations en phosphates à différentes échelles d'espace en 1975 : coefficient de variation en %
Variability of phosphate concentrations according to different space scales during 1975: Standard deviation/mean

Mois			d	j	j	f	m	a	a	m	j	j	j ^t	a	s	n	d	Coefficient de variation moyen annuel
Distance moyenne entre st.	Stations	région	Coefficient de variation:écart-type / moyenne															
300 m	1, 2, 3	III	10	14	26	35	13	11	23	6	7	17	57	1	18	-	-	18
10 km	2, 4, 5	III	40	16	78	30	51	39	28	34	11	26	22	17	87	12	45	34
10 km	15,19,20	V	-	6	100	38	30	48	23	49	77	45	47	23	62	32	83	51
10 km	41,45,46	II	-	57	114	24	41	45	30	57	3	21	34	24	34	10	43	36
10 km	20,24,31	VI	32	29	18	25	28	48	41	45	42	34	33	19	44	24	39	33
25 km	2,10,19 24,45,49	III à VI	90	84	13	43	52	37	87	83	70	51	70	68	90	61	48	61

l'influence enrichissante des fleuves Comoé et Agneby est manifeste en région II et IV. La région V qui ne reçoit aucune grande rivière est plus pauvre. La région VI qui présente le même caractère d'isolement, à l'exception de son secteur occidental, enrichi par les eaux du fleuve Bandama au travers du canal d'Assagny, est totalement épuisée.

La variabilité des concentrations dans le chenal central augmente généralement avec la distance entre prélèvements. A titre d'exemple, nous avons comparé les coefficients de variation des concentrations en phosphate entre stations espacées de 300 m, 10 km et 25 km environ en 1975. Les coefficients de variations moyens sont respectivement de 18, 39 et 61 % (tabl. IV).

A proximité du rivage, on observe des variations plus brutales ayant pour origine la remise en suspension du sédiment, ou la diffusion à partir de ce sédiment, ou encore les apports par les égouts, les rivières et les ruissellements sur les berges.

A la périphérie du chenal central, chaque baie a une individualité propre comme le montrent les données de PAGES *et al.* (1979). Certaines sont largement influencées par le régime nutritif des rivières qui s'y jettent (baie de Cosrou et d'Adiopoudoumé, fig. 1). D'autres largement ouvertes sur le chenal central suivent son évolution, mais avec retard et amortissement (baies de Mopoyem et Attoutou). D'autres, encore, influencées par l'activité humaine sur leur berge, ont une évolution autonome; c'est le cas des baies de l'agglomération abidjanaise (*cf. infra*). D'autres enfin, isolées du chenal central par un seuil sont des pièges à éléments nutritifs (baie d'Abou-Abou). Ce bref survol montre qu'il n'est pas possible d'extrapoler sans précautions le régime nutritif du chenal central aux baies périphériques.

Stratification verticale

A cette variabilité horizontale se superpose en tous points une stratification verticale des concentrations. En effet, bien que la profondeur moyenne soit faible (4,8 m), le vent, les courants, les variations de température atmosphérique et le trafic des navires ne sont pas toujours suffisants pour assurer l'homogénéisation verticale. Il apparaît alors une structure verticale pour laquelle on peut distinguer 7 facteurs :

- (1) la marée,
- (2) les rejets d'eaux usées par l'homme,
- (3) la production primaire,
- (4) les processus de reminéralisation,
- (5) la sédimentation et, inversement, la remise en suspension du sédiment,
- (6) la diffusion d'éléments dissous à l'interface eau-sédiment,
- (7) les apports d'eau douce.

Dans la plupart des cas, plusieurs de ces facteurs interviennent simultanément. Quelques situations où l'un d'eux prédomine plus nettement ont néanmoins été observées.

L'action de la marée sur les paramètres hydrologiques (température et salinité) a déjà été signalée (par ex., DUFOUR, 1982 a). Les eaux océaniques qui pénètrent en profondeur dans la région d'estuaire sont généralement plus pauvres que les eaux saumâtres sus-jacentes (*cf.* § 3.1). De ce fait, des gradients décroissants en N et P avec l'immersion sont parfois observés ($N_{tot} = 24 \mu\text{atg.l}^{-1}$ à 0 m, $18 \mu\text{atg.l}^{-1}$ à 12 m le 29/4/1977 en station 1, fig. 1).

Les rejets d'eaux usées sont une autre cause de la décroissance de N et P en profondeur. Mais la plupart du temps, il y a sédimentation rapide des matières

particulaires rejetées et le gradient observé est inverse. Il est aussi croissant de la surface au fond sous l'action des facteurs (3), (4), (5), et (6).

La production phytoplanctonique est une cause majeure des gradients verticaux d'N et P minéral dissous. Il y a épuisement à l'intérieur de la couche euphotique, généralement peu épaisse du fait d'une grande turbidité (PAGES *et al.*, 1979, 1981; DUFOUR, 1984 b). Il y a accroissement au-dessous. Inversement, l'N_p et le P_p sont plus abondants en surface, corrélativement à la biomasse phytoplanctonique (fig. 14 A).

La sédimentation des matières organiques synthétisées en surface et leur minéralisation au fond concourent à accentuer les gradients. Un tel exemple en est fourni sur la figure 14 B. La sédimentation est soulignée par l'augmentation de chlorophylle « a » et de carbone particulaire vers le fond. Le P_p, après accroissement à 2 mètres décroît vers le fond par suite d'une minéralisation rapide, mise en évidence par l'augmentation de PO₄. Un cas particulier de ces phénomènes est constitué par les baies à seuil, bien étudiées par VARLET (1978) et TASTET (1974). Leur faciès de type fjord fait que les eaux salées sont piégées toute l'année au fond. La minéralisation des matières organiques, apportées ou produites en surface, y épuise l'oxygène. On constate (fig. 14 C) que l'N minéral dissous y est à son degré de réduction maximal.

La remise en suspension du sédiment et la diffusion d'éléments dissous au travers de l'interface eau-sédiment sont les causes de gradients brutaux parfois observés au niveau du fond. Le premier phénomène est autorisé par la nature meuble (vaseuse) du sédiment, dès que sa profondeur excède 5 m (PLANTECUNY, 1977), et par une légère turbulence; la diffusion des éléments dissous au travers de l'interface eau-sédiment est favorisée (fig. 14 E).

Ces gradients verticaux ont été trop négligés lors de l'étude des lagunes ivoiriennes et nous n'avons procédé à leur étude systématique que pour les formes minérales dissoutes: PO₄, NO₂ et NO₃ (PAGES *et al.*, 1979). Des données collectées antérieurement figurent aussi dans VARLET (1978).

Variabilité temporelle

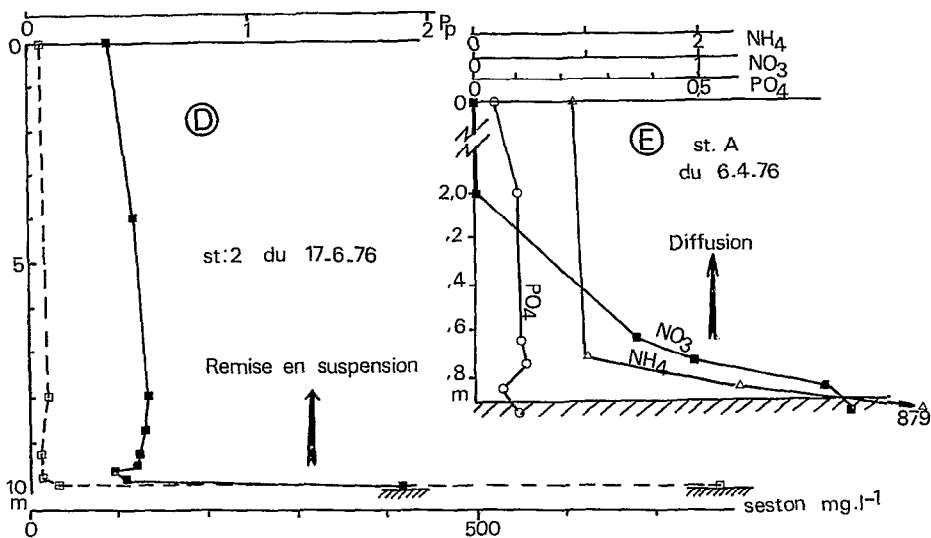
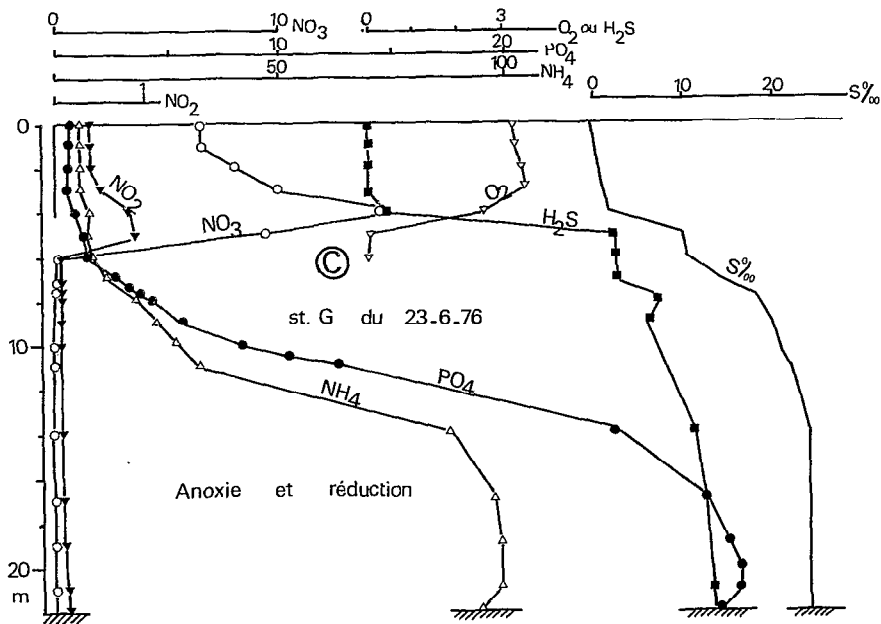
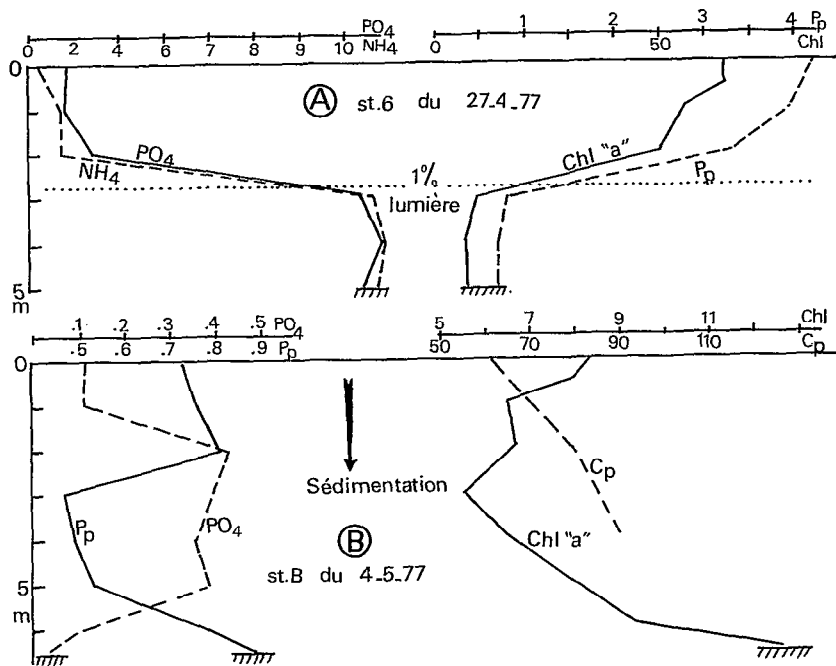
La variabilité temporelle de l'hydroclimat étudiée par DUFOUR (1982 a) et DURAND et CHANTRAINE (1982) s'accompagne, bien sûr, d'une variabilité temporelle des concentrations en sels nutritifs.

Les variations journalières observées dans le chenal central sont assez régulières et généralement reliées à un facteur hydrologique. Dans le cas de la figure 4, dans DUFOUR et DURAND (1982), l'augmentation de l'azote minéral dissous est corrélée avec les chutes de pluies et la dessalure des eaux consécutives. Les

variations peuvent être rapides: les concentrations en N_i sont multipliées par 25 en deux semaines au début de la saison des pluies 1976. A proximité des sources de perturbations déjà signalées (embouchures des rivières, îles, berges, égouts), les variations temporelles en un point sont plus anarchiques, traduisant le déplacement complexe de cellules ou langues d'eau hétérogènes.

Les concentrations en sels nutritifs sont aussi soumises à des variations annuelles, fonction de celles des milieux frontières. Par exemple en 1975, des concentrations en phosphate supérieures à 1 µatg.l⁻¹ sont observées de juin à septembre dans des eaux de surface de la région d'estuaire (fig. 15). En 1977, par contre, de faibles concentrations en phosphate, fin août-début septembre, séparent les fortes concentrations de juin, juillet et octobre (fig. 15). Ces différences s'expliquent par les régimes hydroclimatiques. En 1975, la saison des pluies fut violente et les eaux continentales restèrent dans la région d'estuaire en août, y maintenant des concentrations élevées en sels minéraux. En 1977, par contre, il y eut une petite saison d'étiage bien marquée en août, avec pénétration d'eaux océaniques plus pauvres en sels nutritifs. On constate donc que la connaissance simultanée des caractéristiques nutritives des eaux qui s'échangent en lagune, et des conditions hydroclimatiques, permet d'expliquer l'essentiel des variations annuelles.

Outre ces variations annuelles, liées aux variations du climat, on observe depuis quelques années un accroissement général moyen des concentrations en éléments nutritifs dans la région d'estuaire, manifeste sur la figure 15 en ce qui concerne les phosphates. La concentration moyenne annuelle en phosphates fut de 0,25 µatg.l⁻¹ (écart-type 0,188) en 1953-54 (d'après VARLET, 1978). En 1975, elle fut de 0,72 (écart-type 0,449), en 1976 de 0,69 (écart-type 0,436) et en 1977 de 0,61 (écart-type 0,188). Cette augmentation des années 50 aux années 70 peut recevoir une interprétation fondée sur les données climatiques. Depuis 1972, les apports d'eaux continentales en lagune ont été moins importants que précédemment. Or, les concentrations en phosphates des eaux continentales, issues du lessivage et du ruissellement, diminuent avec leur volume. Les eaux continentales pourraient être donc naturellement plus concentrées en phosphates depuis 1972. Cette augmentation peut aussi être liée à l'activité humaine: avec le défrichement de la forêt, les phénomènes d'érosion s'accroissent, la couche d'humus forestier est dégradée et ne retient plus les éléments nutritifs issus de la pluie ou des décompositions végétales. En outre, les cultures industrielles font un gros usage d'engrais phosphatés en partie lessivés lors des abondantes précipitations. A cette source rurale de phosphore, s'ajoute une source urbaine, avec les rejets croissants d'origine domestique et industrielle, de l'agglomération abidjanaise.



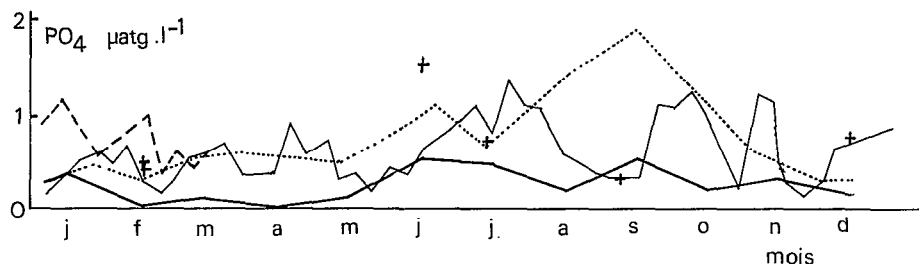


FIG. 15. — Concentrations en phosphate de la région d'estuaire en 1953-54 : (VARLET, 1978) —, en 1975 : , en 1976 : +, en 1977 : ———, et en 1978 : - - - - -

Phosphate in the estuarine region. In 1953-1954 (from VARLET, 1978): —; in 1975:; in 1976: +; in 1977: ——— and in 1978: - - - - - Concentrations have increased from 1953 to 1978

3.5. L'origine des sels nutritifs dans la lagunes

Les éléments nutritifs des lagunes proviennent de sources multiples. Dans quelques cas l'une d'elle a été identifiée comme la principale.

Il s'agit de l'océan lorsque la lagune est largement ouverte sur celui-ci et qu'en outre, les apports continentaux sont limités. C'est le cas dans la région d'estuaire rural de la lagune Ebrié en saison d'étiage. C'est aussi le cas des lagunes de Diana (FRISONI et VAULOT, comm. pers.) et de Salses-Leucate (JACQUES *et al.*, 1975) du midi méditerranéen français, de Langebaan en Afrique du Sud (HENRY *et al.*, 1977). La salinité de ces lagunes est proche de celle de l'océan. Elle peut lui être supérieure en cas d'évaporation importante, comme dans les lagunes Madre et Tamaulipas au Mexique (COPELAND, 1967). Malgré l'absence d'apports continentaux ou atmosphériques significatifs, de telles lagunes peuvent contenir des concentrations d'éléments nutritifs supérieures à celles de l'océan dont elles sont tributaires (COPELAND et NIXON, 1974; NICHOLS, 1966). Ce phénomène s'interprète par l'évaporation qui concentre les sels, l'entrée d'organismes marins, leur piégeage, mort et décomposition, et la rétention de sels nutritifs lors de précipitations occasionnelles.

Un cas fréquent est celui où le bassin versant de la lagune est étendu. Lorsqu'en outre, l'ouverture sur l'océan est étroite et (ou) périodiquement obturée, les rivières sont les principales sources de nutriment. De telles lagunes sont moins salées que l'océan. C'est le cas des régions continentales de la lagune Ebrié, c'est celui des lagunes de Mauguio et Biguglia en

France (FRISONI et VAULOT, comm. pers.), de celles de Trustom et Cards aux U.S.A. (NIXON, comm. pers.), de celle de Mukwe au Ghana (KWEI, 1977), de Perry Isthmus aux Galapagos (HOWMILLER and WEINER, 1968).

Lorsque la surface du bassin versant est limitée, les eaux de ruissellement parviennent en lagune sous forme d'apports continentaux diffus. Un cas particulier est celui où les rives de la lagune sont couvertes de marais colonisés par des macrophytes. Les marais peuvent tour à tour être sources ou pièges à éléments nutritifs (THAYER, 1971 et 1974).

Les rives des lagunes sont des lieux d'implantation privilégiés de l'homme. Une fraction croissante des éléments nutritifs des lagunes provient de l'activité humaine, qu'elle soit urbaine ou rurale, domestique, agricole ou industrielle. Elle peut devenir la principale. C'est le cas de la lagune Ebrié dans la région d'Abidjan, de la lagune de Venise (VATOVA, 1961), de la lagune de Tunis (STIRN, 1968).

Une fraction importante des eaux de certaines lagunes a pour origine les précipitations directes. Selon COLLIER et HEDGPETH (1950), quelques lagunes du Texas reçoivent ainsi plusieurs fois leur propre volume d'eau de pluies chaque année. Les précipitations ont souvent pour effet de diluer les sels nutritifs des lagunes. Dans certains cas elles peuvent contenir suffisamment d'N et P pour n'être pas négligeables dans les bilans (LEMASSON et PAGES, 1982), et même être la source directe d'eutrophication (REIMOLD and DAIBER, 1967).

Une source d'eau, et donc aussi de sels nutritifs, rarement appréciée, est constituée par les infiltra-

←

FIG. 14. — Quelques exemples de distribution verticale hétérogène des sels nutritifs en fonction de différents facteurs prépondérants : en A, la lumière et la production phytoplanctonique; en B, la sédimentation; en C, les effets de la sédimentation et du piégeage des eaux denses dans une baie à faciès de fjord; en D, la remise en suspension du sédiment; en E, la diffusion à partir du sédiment

Some types of vertical profiles of nutrients. The main factor of the vertical distribution is different in any cases. In A, it is light and primary productivity; in B it is sedimentation; in C, it is sedimentation and mineralisation in a fjord like bay; in D, it is sediment resuspension; in E it is release from sediment

tions souterraines. NIXON (comm. pers.) estime à 9 % les eaux de cette origine dans les lagunes de Charleston et Cards. Cette proportion atteint 60 % dans la lagune de Trustom.

Une source d'azote à ne pas négliger, quoique non citée dans la littérature lagunaire, est la fixation d'N gazeux par les cyanophycées à hétérocystes et certaines bactéries.

La minéralisation des matières organiques est une source permanente d'éléments nutritifs pour les producteurs primaires. On sait que cette minéralisation est rapide pour le phosphore (POMEROY, 1960). Elle doit être considérée comme suffisante dans certains cas pour l'N. La lagune de Chautengo, par exemple supporte une production primaire élevée en saison sèche tandis que tout apport externe cesse (MEE, 1978). Le cas est semblable en régions continentales de la lagune Ebrié en saison sèche. On sait que la vitesse de minéralisation s'accroît avec la température ce qui est probablement à l'origine du maximum de phosphate observé en été dans les eaux des lagunes tempérées (SMAYDA, 1957; NIXON, 1982).

Le rôle des apports nutritifs à partir du sédiment doit aussi être considéré comme essentiel dans ces milieux lagunaires peu profonds. Malheureusement, à part quelques mesures sur l'Eel Pond, Massachusetts (U.S.A.) il n'existe pas de mesures publiées sur les échanges entre l'eau et le sédiment dans les lagunes (NIXON, 1981).

Notons que certaines lagunes étendues et cloisonnées peuvent avoir des sources nutritives d'importance différente selon leurs régions. C'est le cas, on

l'a vu, de la lagune Ebrié, où les principales sources de nutriment sont l'océan en région d'estuaire et saison d'étiage, la ville d'Abidjan en région urbaine, le fleuve Comoé en région II...

Dans le cas le plus général, où le régime nutritif dépend du ruissellement sur le bassin-versant, il y a un rythme saisonnier des apports en phase avec les précipitations. Généralement, l'apport est supérieur en début de saison humide lorsque les premières pluies lessivent les terrains agricoles ou naturels enrichis lors de la saison sèche précédente (cf. fig. 10 et MEE, 1978). L'ouverture périodique du cordon lagunaire sur la mer peut aussi entraîner des variations brutales des concentrations en sels nutritifs dans les lagunes (MANDELLI, 1981).

3.6. Le pool des substances nutritives dans les lagunes

Nous n'avons considéré ici que l'N et le P. Il n'y a que dans des situations exceptionnelles que d'autres éléments limitent la production organique des écosystèmes aquatiques (VINER, 1979).

Comme le signalent POMEROY (1960) ou MEE (1978) une importante fraction du cycle de tous les nutriments se déroule dans les tissus vivants ou dans les détritiques organiques, en solution, en suspension, ou dans les sédiments. Dans les lagunes ou fractions de lagunes recensées tableau V, le 1/6^e de l'N et le 1/4 du P seulement se présentent en moyenne sous une forme minérale dissoute. Dans ces conditions, il est illusoire de prétendre dresser un bilan des sels nutritifs, et *a fortiori* des contrôles nutritifs de la produc-

TABLEAU V

Teneurs moyennes annuelles en N_{tot} et P_{tot} de quelques lagunes ($\mu\text{g at.l}^{-1}$). Proportion des formes minérales dissoutes
Annual mean concentrations of N_{tot} and P_{tot} of some coastal lagoons ($\mu\text{g at.l}^{-1}$). Percent of dissolved mineral forms

Lagune	N_{tot}	% N_i	P_{tot}	% P_i	Références
Unare	292,7	8			OKUDA (1981)
Ebrié (région III urbaine)	83,0	10	5,33	24	Cette étude
Tacarigua	72,8	14			OKUDA (1981)
Ebrié (région VI)	53,6	3	2,28	10	Cette étude
Ebrié (région III rurale)	35,4	16	1,84	34	Cette étude
Las Maritas	29,8	16			OKUDA (1981)
Charleston	25,1	12	1,15	19	NIXON (1982)
Grande	13,9	31			OKUDA (1981)
Bahia de Mochima	13,3	32			OKUDA (1981)
NE Core Sound			0,77	34	THAYER (1971)
Chesapeake bay			0,72	38	PATTEN et al. (1963)
SW Core Sound			0,63	32	THAYER (1971)
Marsala			0,54	28	MAGAZZO (1977)

TABLEAU VI

Formes d'N et P mesurés dans les principales études lagunaires prises en compte par notre revue bibliographique

N and P forms taken into account by the literature reviewed in this article

Ecosystème	Pays et région	NO ₃	NO ₂	NH ₄	PO ₄	N _o	P _o	N _p	P _p	Références
Lower Chesapeake bay	U.S.A. (E)	x	x	x	x		x		x	PATTEN (B.C.) <i>et al.</i> , 1963
Sonoran lagoon	Mexique (W)				x		x		x	NICHOLS (M.N.), 1966
Lake Mariut	Egypte	x	x		x					ALEEM (A.A.) and SAMAAAN (A.A.), 1969
Great South bay, Moriches bay	U.S.A. (E)	x	x	x	x					RYTHER (J.H.) and DUNSTAN (W.H.), 1971
Core Sound	U.S.A. (E)	x	x	x	x		x		x	THAYER (G.H.), 1971
Pala lagoon	Samoa	x	x	x	x					KRASNICK (G.) and CAPERON (J.), 1973
Cananeia lagoon	Brésil (S)				x					TUNDISI (J.) <i>et al.</i> , 1973
Etangs de Sigean et Salses	France (S.W.)	x			x					JACQUES (G.) <i>et al.</i> , 1975
Langebanaan lagoon	South Africa	x			x					HENRY (J.L.) <i>et al.</i> , 1977
Marsala lagoon	Italie (S.)	x	x	x	x		x		x	MAGAZZU (G.), 1977
Barrier Island Lagoons	U.S.A. (W)	x	x		x					GILMARTIN (M.) and REVELANTE (N.), 1978
Peconic bay estuary	U.S.A. (E)	x	x	x	x					BRUNO (S.F.) <i>et al.</i> , 1980
Lagunes de Mauguio, Biguglia, Thau, Diana et Urbino	France (S.W.)	x			x					FRISONI (G.F.) and VAULOT (D.), comm. pers.
Lakes Menzalah, Borollus, Edku	Egypte	x			x					HALIM (Y.), 1981
Lagoon dos Patos	Brésil (S)	x	x		x					KANTIN (R.) and BAUMGARTEN (H.G.), comm. pers.
Colorado lagoon	U.S.A. (W)	x	x	x	x					KREMER (J.N.) and KREMER (P.), comm. pers.
Chautengo lagoon	Mexique	x	x	x	x	x	x			MANDELLI (E.), 1981
Charleston lagoon	U.S.A. (E)	x	x	x	x	x	x	x	x	NIXON (S.W.) and LEE (V.), 1981
Unare, Tacarigua and Las Maritas lagoons	Venezuela	x	x	x	x	x		x		OKUDA (T.), 1981
Lagune Ebrié	Côte d'Ivoire	x	x	x	x	x	x	x	x	DUFOUR (cette étude)

tion primaire, en ne considérant que les formes minérales dissoutes. Or, la plupart des études recensées sur les lagunes ne font état que de ces formes (tabl. VI).

Notons ici que le stockage d'une fraction importante des nutriments, sous forme particulière, en suspension ou au niveau des sédiments, a pour conséquence d'augmenter leur temps moyen de résidence par rapport à l'eau et aux éléments dissous; ce qui contribue à enrichir les lagunes comparativement aux rivières et aux mers dont elles sont tributaires.

3.7. Impact des lagunes sur la fertilité océanique

DANDONNEAU (1973) a observé un effet stimulant des apports continentaux sur la production phytoplanctonique des eaux océaniques côtières ivoiriennes. Les concentrations nutritives des eaux continentales évaluées ici, permettent d'apprécier l'importance de cet effet.

L'élément nutritif qui limite le plus généralement la production phytoplanctonique des eaux océaniques littorales ivoiriennes est l'N (cf. § 3.1., ainsi que DUFOUR *et al.*, 1981 b et LE BOUTELLER, HERBLAND et VOITURIEZ, comm. pers.). En vertu du principe

de l'élément limitant unique de Liebig, la production de phytoplancton des eaux côtières ivoirienne est stimulée par les eaux continentales proportionnellement à leur contenu azoté. On peut admettre sans grosse erreur (voir l'introduction) que l'ensemble des formes particulières et dissoutes minérales et organiques, sont après dissolution et minéralisation utilisables pour le phytoplancton marin. D'après la figure 4, il est possible d'estimer que les eaux continentales du bassin versant Ebrié contiennent en moyenne environ 50 $\mu\text{atg.d}^{-1}\text{N}_{\text{tot}}\text{.l}^{-1}$ à leur arrivée en région estuaire. Leur volume annuel de $5.10^9\text{m}^3.\text{an}^{-1}$ (DUFOUR, 1982 a) aboutit finalement à l'océan au travers du canal de Vridi. Ce sont donc 3 500 tonnes d'N_{tot} qui enrichissent l'océan par cet intermédiaire. Si nous supposons que le phytoplancton carencé en N contient 10 fois plus de C que d'N (HEALEY, 1975 et DUFOUR *et al.*, 1981 a), ce sont 35 000 tonnes de C que le phytoplancton océanique peut produire grâce à cet apport. Or DANDONNEAU (*ibid.*) estime à 169 g.C.m⁻² la production annuelle nette de phytoplancton des eaux océaniques côtières ivoiriennes. Les 2 400 km² que couvrent le plateau continental ivoirien en face de la lagune Ebrié produisent donc 406 000 tonnes de C phytoplanctonique annuelle-

ment. Sur cette quantité 35 000 tonnes, et donc 8,6 % sont potentiellement autorisés par les apports continentaux transitant en lagune Ebrié. Un calcul identique appliqué à l'ensemble du plateau continental ivoirien (11 000 km²) et à l'ensemble des eaux continentales qui ont dû s'y jeter en 1977 (25.10⁹.an⁻¹) conduit à une proportion similaire : 9,5 % de la production phytoplanctonique nette du plateau continental ivoirien peut s'expliquer par les apports nutritifs des eaux continentales. En 1977, les apports d'eau douce en lagune Ebrié furent 2 fois inférieurs à ce qu'ils sont en moyenne (DUFOUR, 1982 a). On peut donc envisager qu'en année normale l'enrichissement par les eaux continentales est supérieur, et est responsable de plus de 10 % de la production du phytoplancton. Or, près de la moitié de ces eaux continentales transite par des lagunes avant d'aboutir à l'océan. On saisit alors le rôle essentiel que peuvent avoir les écosystèmes lagunaires sur la productivité océanique. On saisit aussi les modifications que l'homme peut lui imposer par les grands travaux publics : percement de canaux, construction de digues, draguages ou remblaiements... qui contribuent au piégeage, ou au contraire, à la libération des éléments nutritifs.

L'enrichissement de l'océan par les lagunes côtières est fréquemment noté dans la littérature, quoique rarement évalué. La richesse nutritive des 13 lagunes (ou parties de lagunes) recensées tableau V est comparée, ci-dessous, avec leur degré d'ouverture sur l'océan. Celles dont les échanges avec l'océan sont les plus intenses : Core Sound, Bahia de Mochima, Laguna Grande, Charleston lagoon et Chesapeake bay sont aussi les plus pauvres. Les lagunes Unare et de Tacarigua qui ont une communication soit occasionnelle, soit permanente, mais étroite, avec l'océan sont les plus riches. En lagune Ebrié, on l'a vu, la richesse nutritive décroît à l'approche de l'ouverture sur l'océan. Pour toutes ces lagunes donc, les échanges avec l'océan représentent un appauvrissement nutritif. Corrélativement il y a enrichissement de l'océan par le flux d'eau sortant des lagunes. NIXON et LEE (1981) estiment que 10 tonnes d' N_{tot} sortent annuellement de la lagune de Charleston vers l'Atlantique ; ce qui représente un flux d' N_{tot} 350 fois inférieur à celui de la lagune Ebrié vers l'Atlantique. Il est vrai que la lagune de Charleston est 65 fois moins étendue que la lagune Ebrié.

D'autres estimations partielles de flux de nutriments d'une lagune vers l'océan sont fournies par BACON (comm. pers.) et KANTIN et BAUMGARTEN (comm. pers.).

Il n'y a que dans le cas, plus rare, des lagunes à bassin versant très réduit ou désertique que le flux de nutriment puisse être dirigé vers la lagune.

CONCLUSIONS

La connaissance du bilan nutritif est d'une importance cruciale pour l'aménagement des ressources en eau. Pourtant NIXON (1982) note qu'un tel bilan n'a encore été réalisé dans aucune lagune au monde. Celui entrepris sur la lagune Ebrié a reçu un nombre important de contributions.

VARLET (1978), DUFOUR (1982), DURAND et CHANTRAINE (1982), LEMASSON *et al.* (1982 b) et les travaux poursuivis par CARMOUZE, GRAS et leur équipe devront permettre l'estimation des volumes d'eau écoulés aux frontières de la lagune. Les études d'hydrodynamique à l'intérieur de la lagune, démarrées par TASTET (1974), se poursuivent actuellement (CARMOUZE, comm. pers.). Elles devraient aboutir à l'établissement prochain d'un modèle de circulation. La richesse nutritive de l'océan face au canal de Vridi est bien connue grâce aux travaux du Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan (cf. bibliographie de DADIE, 1979). Les concentrations des formes organiques dissoutes et particulières de l' N et du P demandent cependant à être précisées. LEMASSON et PAGES (1982) ont évalué les apports de P et N par la pluie. Des évaluations des concentrations en éléments nutritifs minéraux dissous dans les rivières ivoiriennes figurent dans LENOIR (1971, 1972), RAI (1974), PAGES *et al.* (1979) ILTIS et LÉVÊQUE (1982). Parmi celles-ci trop peu concernent les rivières à leur débouché en lagune Ebrié. En outre, comme dans l'océan, on manque de mesures sur les formes particulières et organiques dissoutes de l' N et du P . MAURER (1978), DUFOUR et MAURER (1979), PAGES *et al.* (1980) ont évalué la dispersion des éléments nutritifs à partir de quelques émissaires d'eaux usées, domestiques ou industrielles d'Abidjan. L'évaluation globale des apports urbains, en quantité et qualité, est au programme du ministère de l'environnement ivoirien pour les prochaines années. Les apports diffus d'éléments nutritifs par ruissellement direct sont inconnus. De même, on ne connaît rien du rôle des mangroves et des marais littoraux sur le bilan des sels nutritifs. Il reste donc beaucoup trop d'inconnues, pour pouvoir réaliser un bilan des importations-exportations de sels nutritifs, aux frontières de l'écosystème Ebrié.

La circulation des éléments nutritifs entre les différents compartiments métaboliques de l'écosystème, a elle aussi, fait l'objet de nombreuses études inventoriées par CHARLES-DOMINIQUE et DURAND (1982).

Les concentrations en N et P du sédiment ainsi que les échanges eau-sédiment ont été étudiés dans quelques situations par LEMASSON *et al.* (1982 a). Cette étude géochimique, complétée par une étude

des vitesses de sédimentation se poursuit actuellement (GUIRAL, 1984). A l'intérieur du domaine pélagique, LEMASSON *et al.* (1981) ont évalué la biomasse du seston, sa fraction vivante ainsi que sa composition C, N, P. VARLET (1978) puis PAGES *et al.* (1979) ont étudié les variations saisonnières et répartitions géographiques des NO_3^- , NO_2^- et PO_4^{3-} . Les variations saisonnières et répartitions géographiques de la chlorophylle « a » et de la production primaire ont été décrites par PAGES *et al.* (1979). Les premiers bilans de la production primaire pélagique par les méthodes du C 14 et de l'oxygène ont été dressés par PAGES et LEMASSON (1981) DUFOUR et DURAND (1982) et DUFOUR (1984b). La biomasse et la production du phytoplancton ont été abordés par PLANTE-CUNY (1975, 1977). DUFOUR et SLEPOUKHA (1981) et DUFOUR *et al.* (1981 a) ont déterminé les éléments nutritifs susceptibles de limiter la production primaire pélagique. DUFOUR *et al.* (1981 b) ont précisé les variations géographiques et saisonnières de ces limitations nutritives ainsi que leur intensité, par rapport aux autres facteurs du milieu. LEMASSON *et al.* (1980) ainsi que PAGES et LEMASSON (1981) ont tenté de chiffrer l'importance des phénomènes d'excrétion et d'assimilation du P et C organique dissous. Les taux de respiration et d'excrétion d'N et P par le mésozooplancton ont été mesurés à quelques stations par LE BORGNE et DUFOUR (1979). Les études sur la biomasse, la composition et l'activité métabolique du zooplancton, commencées par RAHM (1964), se poursuivent actuellement (REPELIN, sous presse, PAGANO et SAINT-JEAN, 1983; SAINT-JEAN et PAGANO, 1983). Le métabolisme des bactéries phototrophes, sulfato-réductrices et hétérotrophes aérobies a aussi été étudié (CAUMETTE, 1982 et 1984; CAUMETTE *et al.*, 1983). Les peuplements du zoobenthos sont étudiés par GOMEZ (1979) et ZABI (1982). De nombreuses études, démarrées dès 1975 concernent les peuplements de poissons et crustacés (GALOIS, 1975, GERLOTTO *et al.*, 1976, DURAND *et al.* 1978, ECOUTIN et BERT, 1981, autres références dans CHARLES-DOMINIQUE et DURAND, 1982). Les relations trophiques au travers des régimes alimentaires des poissons sont aussi abordés (NIELAND, 1980; LAZZARO et ALBARET, comm. pers.).

Malgré cette profusion d'études, les transferts de sels nutritifs aux frontières et à l'intérieur de l'écosystème n'ont pas, loin s'en faut, tous été chiffrés. Le résultat de ces transferts, en grande partie inconnus, a été présenté dans l'étude que nous concluons ici.

Nous avons évalué, pour le domaine aquatique, la taille des différents compartiments nutritifs (minéral dissous, organique dissous et particulaire) de l'N et du P, éléments nutritifs seuls susceptibles de limiter couramment la production primaire de la lagune Ebrié, d'après nos études antérieures. Au-delà de

concentrations globales moyennes élevées ($\text{P}_{\text{tot}} \approx 2 \mu\text{atg.l}^{-1}$ et $\text{N}_{\text{tot}} \approx 40 \mu\text{atg.l}^{-1}$), nous avons mis en évidence une variabilité géographique et saisonnière, liée à des apports et mélanges d'eau d'origine et de qualité différentes.

Les eaux océaniques de saison chaude sont les plus pauvres; celles de l'océan en période d'upwelling sont mieux pourvues surtout en N_{tot} ; viennent ensuite dans l'ordre des concentrations croissantes: les eaux continentales d'origine soudanaise, les eaux continentales d'origine guinéennes et les eaux de pluie. Les eaux usées de l'agglomération d'Abidjan sont, bien entendu les plus chargées en N et P. Elles sont responsables d'un gradient croissant des concentrations des zones rurales aux zones urbaines. Sur l'ensemble de la lagune, il existe une certaine uniformité des concentrations en N et P organique dissous, tandis que les variations des formes particulières et minérales dissoutes ont tendance à se compenser. Au sujet de la distribution de ces différentes formes, il apparaît un contraste entre les différentes régions. Si les régions continentales sont globalement plus riches en N_{tot} et P_{tot} , l'essentiel de ces éléments nutritifs y est mobilisé sous formes particulières et organiques dissoutes. En région d'estuaire, les formes minérales dissoutes sont plus importantes. Cette hétérogénéité traduit des fonctionnements écologiques différents qui sont approfondis dans DUFOUR (1984b): production de recyclage et circuit de matière fermé en région continentale, production nouvelle et circuit de matière ouvert en région d'estuaire.

Nous avons également noté que l'amplitude des variations à petite échelle d'espace et de temps excède souvent celle des variations régionales et saisonnières. La proximité des berges, des rivières, des égouts, la topographie, ainsi que les accidents climatiques et les variations brutales de l'hydroclimat lors des intersaisons, sont des sources de perturbation importantes du régime nutritif. Il faut aussi tenir compte d'une hétérogénéité verticale des concentrations à l'approche du sédiment, et au sein de la colonne d'eau dès que celle-ci s'épaissit. Cette hétérogénéité verticale est un facteur supplémentaire de la variabilité en surface lorsque, pour une cause ou une autre, le gradient de densité est détruit.

A l'autre extrémité de l'échelle du temps, les variations annuelles s'expliquent par des variations de la pluviométrie sur le bassin versant. En outre, un enrichissement semble intervenir depuis les années 50, sans qu'il soit possible d'en déterminer les causes: climatiques (sécheresse) ou anthropiques (déforestation, pollution).

Nous avons constaté, par une analyse de la littérature, que l'origine des éléments nutritifs dans les lagunes est multiple: continent au travers des rivières, du ruissellement direct ou des pollutions

diffuses, océan, précipitations sèches ou humides, reminéralisation des matières organiques, sédiment... La proportion de ces différentes sources varie trop selon les lagunes pour qu'il puisse être dressé un schéma commun.

Il faut déplorer que la plupart des analyses de sels nutritifs des lagunes ne portent que sur les formes minérales dissoutes, négligeant les formes organiques et particulaires, elles aussi nécessaires à l'établissement des bilans et des contrôles nutritifs de la production primaire.

Dans la plupart des cas relevés dans la littérature, il y a un flux positif de nutriments des lagunes vers l'océan. Fort peu d'études permettent de chiffrer ces

flux. Plus de 10 % de la production phytoplanctonique du plateau continental ivoirien serait permis par le flux d'N provenant du continent, la moitié de ce flux transitant par les lagunes. D'où l'importance des modifications que l'homme peut faire subir à ce flux par le biais des travaux publics.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été partiellement menée sur crédits du BSIE de Côte d'Ivoire. Les auteurs remercient les marins, techniciens et chercheurs du C.R.O. d'Abidjan qui y ont contribué, en particulier M. CREMOUX qui a effectué la plupart des analyses chimiques, et M. SOURNIA qui a bien voulu relire le manuscrit et me faire part de ses observations.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM (A. A.) and SAMAAAN (A. A.), 1969. — Productivity of lake Mariut, Egypt. Part II : primary productivity. *Int. Rev. Gesam. Hydrobiol.*, 54 (4) : 491-527.
- ANTIA (N. J.), BERLAND (B. R.), BONIN (D. J.) et MAESTRINI (S. V.), 1977. — Utilisation de la matière organique dissoute en tant que substrat par le phytoplancton. Compte rendu de la réunion du G.A.B.I.M., Marseille, 18-19 novembre 1976. C.N.R.S., Paris.
- ARFI (R.), DUFOUR (Ph.) et MAURER (D.), 1981. — Phytoplancton et pollution : premières études en baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Océanol. Acta*, 4 (3) : 319-330.
- ARMSTRONG (F. A.) and TIBBITS (S.), 1968. — Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 48 : 143-152.
- BRUNO (S. F.), STAKER (R. D.) and GURDIAL (M. S.), 1980. — Dynamics of phytoplankton productivity in the Peconic bay estuary, Long Island. *Estuar, Coast. Mar. Sci.*, 10 : 247-263.
- CAUMETTE (P.), 1982. — Contribution of phototrophic bacteria to the food chain in a stratified tropical lagoon. Recueil des résumés du 4^e Symposium international sur les Procariotes photosynthétiques, Bordeaux, sept. 1982. C.N.R.S. et Institut Pasteur (Eds.). Article A9.
- CAUMETTE (P.), 1984. — Distribution and characterization of phototrophic bacteria isolated from the water of Biétri Bay. *Can. J. Microbiol.*, 30 : 273-284.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Vertical distribution of phytoplankton, bacteria and zooplankton with a particular regard to the trophic relation phototrophic bacteria/zooplankton, in the meromictic Biétri bay, Ivory Coast. *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- CHARLES DOMINIQUE (E.) et DURAND (J. R.), 1982. — Bibliographie : Les lagunes de Côte d'Ivoire. *Arch. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 8 (4), 26 p.
- COLLIER (A.) and HEDGPETH (J. W.), 1950. — An introduction to the Hydrography of tidal waters of Texas. *Univ. Tex. Inst. Mar. Sci. Publ.*, 1 (2) : 129-194.
- COPELAND (B. J.), 1967. — Environmental characteristics of hypersaline lagoons. *Contrib. Mar. Sci.*, 12 : 207-218.
- COPELAND (B. J.) and NIXON (S. W.), 1974. — Hypersaline lagoons. In : ODUM (H. T.), COPELAND (B. J.) and McMAHAN (Eds) *Coastal Ecological systems of the United States*. Conservation Foundation Washington D.C. Publications : 312-330.
- DADIE (D. P.), 1979. — Bibliographie courante des travaux du centre (1958-1978). *Arch. Scient. Cent. Rech. Océanogr., Abidjan*, 5 (3) : 1-187.
- DANDONNEAU (Y.), 1973. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III : facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, vol. II, n° 4 : 431-454.
- DUFOUR (Ph.), 1982a. — Les frontières naturelles et humaines du système lagunaire Ebrié. Incidences sur l'hydroclimat. *Hydrobiologia*, 94 : 105-120.
- DUFOUR (Ph.), 1982 b. — Influence des conditions de milieu sur la biodégradation des matières organiques. *Océanol. Acta*, 5 (3) : 355-363.
- DUFOUR (Ph.), 1982 c. — Modèles semi-empiriques de la production phytoplanctonique en milieu lagunaire tropical (Côte d'Ivoire). *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 3 (2) : 223-239.
- DUFOUR (Ph.), 1984 a. — La biomasse végétale des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 207-233.

- DUFOUR (Ph.), 1984 b. — Production primaire d'une lagune tropicale (Ebrié, Côte d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse de doctorat, Univ. P. et M. Curie, Paris, 164 p.
- DUFOUR (Ph.), CREMOUX (J. L.) et SLEPOUKHA (M.), 1981 a. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. I. Étude méthodologique et premiers résultats. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 247-267.
- DUFOUR (Ph.) et DURAND (J. R.), 1982. — La production végétale des lagunes de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 209-230.
- DUFOUR (Ph.) et MAURER (D.), 1979. — Pollution organique et eutrophisation en milieu tropical saumâtre. *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 6 (3/4) : 252.
- DUFOUR (Ph.) et SLEPOUKHA (M.), 1975. — L'oxygène dissous en lagune Ebrié : influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr., Abidjan*, 6 (2) : 75-118.
- DUFOUR (Ph.) et SLEPOUKHA (M.), 1981. — Étude de la fertilité d'une lagune tropicale de Côte d'Ivoire au moyen de tests biologiques sur populations phytoplanctoniques naturelles. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 103-114.
- DUFOUR (Ph.), LEMASSON (L.) et CREMOUX (J. L.), 1981 b. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune de Côte d'Ivoire. II : variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 269-284.
- DURAND (J. R.), AMON KOTHIAS (J. B.) et ECOUTIN (J. M.), 1978. — Statistiques de pêches en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : 1976-1977. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (2) : 67-114.
- DURAND (J. R.) et CHANTRAINE (J. M.), 1982. — L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (2) : 85-114.
- DURAND (J. R.) et SKUBICH (M.), 1979. — Recherches sur les lagunes ivoiriennes. *Doc. Multigr. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 55 p.
- ECOUTIN (J. M.) et BERT (A.), 1981. — Statistiques de la pêche collective en lagune Ebrié, 1978-1979. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr., Abidjan*, 7 (1) : 1-17.
- GALOIS (R.), 1975. — *Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire*. Thèse de spécialité, Université d'Aix-Marseille, 120 p.
- GERLOTTO (F.), HEM (S.) et BRIET (R.), 1976. — Statistiques de pêches en lagune Ebrié (années 1975). *Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, Sér. Stat.*, 2 : 1-27.
- GILMARTIN (M.) and REVELANTE (N.), 1978. — The phytoplankton characteristics of the Barrier island lagoons of the gulf of California. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7 : 29-47.
- GOMEZ (M.), 1979. — *Données biologiques sur deux peuplements benthiques de l'île Boulay et de l'île Leydel*. Thèse de doctorat de spécialité, Univ. Abidjan, 108 p.
- GUIRAL (D.), 1984. — Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical (Baie de Biétri, Lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 191-206.
- HALIM (Y.), 1981. — Coastal lakes of the Nile delta. : lake Menzalah. *UNESCO Techn. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 135-172.
- HEALEY (F. P.), 1975. — Physiological indications of nutrient deficiency in algae. *Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Can.*, 585, 30 p.
- HENRY (J. L.), MOSTERT (S. A.) and CHRISTIE (N. D.), 1977. — Phytoplankton production in Langebaan lagoon and Saldanha bay. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 42 : 383-398.
- HOWMILLER (R.) and WEINER (A.), 1965. — A limnological study of a mangrove lagoon in the Galapagos. *Ecology*, 49 : 1184-1186.
- ILTIS (A.) et LÉVÊQUE (C.), 1982. — Caractéristiques physico-chimiques des rivières de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (2) : 115-130.
- JACQUES (G.), CAHET (G.), FIALA (M.), NEVEU (J.) et PANOUSE (M.), 1975. — Caractéristiques du milieu pélagique des étangs de Bages-Sigean et de Salses-Leucate pendant l'été 1974. *Vie et Milieu*, A, 25 : 1-18.
- KRASNICK (G.) and CAPERON (J.), 1973. — Primary productivity in a nutrient-limited tropical estuary. *Pacific Sci.*, 27 (2) : 189-196.
- KWEI (E. A.), 1977. — Biological, chemical and hydrobiological characters of coastal lagoons of Ghana, West Africa. *Hydrobiologia*, 56 : 157-174.
- LE BORGNE (R.) et DUFOUR (Ph.), 1979. — Premiers résultats sur l'excrétion et la production de mésozooplancton de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (1) : 1-39.
- LEMASSON (L.) et PAGES (J.), 1982. — Apports de phosphore et d'azote par la pluie en zone tropicale (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (1) : 9-14.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.) et CREMOUX (J. L.), 1980. — Inorganic phosphate uptake in a brackish tropical lagoon. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 11 (5) : 547-561.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.) et CREMOUX (J. L.), 1982 a. — Échanges d'éléments nutritifs dissous entre l'eau et le sédiment dans une lagune tropicale saumâtre. *Océanogr. trop.* 17 (1) : 1-98.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.) et DUFOUR (Ph.), 1981. — Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.) et DUFOUR (Ph.), 1982 b. — Lagune de Biétri : bathymétrie, courants et taux de renouvellement des eaux. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 17 (3) : 13-24.
- LENOIR (F.), 1971. — A propos de la répartition saisonnière des éléments transportés en solution dans un fleuve de la zone intertropicale (Le Bandama). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 1 : 34-36.

- LENOIR (F.), 1972. — *Exportation chimique d'un bassin inter-tropical (Le Bandama, Côte d'Ivoire)*. Thèse, Univ. Nice, n° AO7845, 375 p.
- MAGAZZU (G.), 1977. — Usefulness of the Marsala lagoon for aquaculture. In: nutrients and primary production. *Rapp. P.-V. Réun. CIESM*, 24 (6) : 81-82.
- MANDELLI (E.), 1981. — On the hydrography and chemistry of some coastal lagoons of the Pacific coast of Mexico. In: *Coastal lagoon research, present and future*. UNESCO *Techn. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 81-96.
- MAURER (D.), 1978. — Phytoplankton et pollution : Lagune Ebrié (Abidjan) ; Secteur de Cortiou (Marseille). Thèse Doct. 3^e cycle, Aix-Marseille II, 121 p.
- MEE (L. D.), 1978. — Coastal lagoons, In: J. P. RILEY and R. CHESTER (Eds) *Chemical Oceanography*; Academic Press, London : 441-490.
- MENZEL (D. W.) and CORWIN (J.), 1965. — The measurement of total phosphorus in sea-water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 280-282.
- MINNS (C. K.), 1977. — Analysis of a pulp and paper mill effluent plume. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34 (6) : 776-783.
- NICHOLS (M. M.), 1966. — A study of production and phosphate in a Sonoran lagoon. *Univ. Tex. Inst. Mar. Sci. Publ.*, 11 : 159-167.
- NIELAND (H.), 1980. — Qualitative and quantitative aspects of the food of *Ethmalosa fimbriata* (BOWDICH) in the Ebrié lagoon (Ivory Coast). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (1) : 1-17.
- NIXON (S. W.), 1982. — Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. In: *Coastal lagoons*, P. LASSERRE and H. POSTMA ed. Actes du symposium sur les lagunes côtières, Bordeaux, sept. 1981. *Oceanol. Acta*, n° spéc. : 357-372.
- NIXON (S. W.) and LEE (V.), 1981. — The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. *UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 325-348.
- NOVO (B.), 1974. — La pollution des eaux par l'industrie à Abidjan. Secrétariat d'État chargé des mines, Abidjan, 15 p.
- OKUDA (T.), 1981. — Inorganic and organic nitrogen contents in some coastal lagoons in Venezuela. *UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 135-172.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983. — Croissance au poids d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 151-163.
- PAGES (J.), DUFOUR (Ph.) et LEMASSON (L.), 1980. — Pollution de la zone urbaine de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 79-107.
- PAGES (J.) et LEMASSON (L.), 1981. — Production et utilisation du carbone organique dissous dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 83-101.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (Ph.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 5 (1) : 1-60.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (Ph.), 1981. — Primary production measurement in a brackish tropical lagoon. Effect of light, as studied at some stations by the 14C method. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (1) : 3-15.
- PAGES (J.) et LEMASSON (L.), 1981. — Mesure de la production primaire dans une lagune tropicale. Bilan de la production par la méthode au C14. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 213-222.
- PATTEN (B. C.), MULFORD (R. A.) and ERNEST (J. E.), 1963. — An annual phytoplankton cycle in the lower Chesapeake bay. *Chesapeake Sci.*, 1 (4) : 1-20.
- PLANTE-CUNY (M. R.), 1975. — Distribution selon la profondeur de la chlorophylle *a* fonctionnelle et des phéopigments sur les sédiments de la lagune Ebrié (Abidjan). *C.R. Hebd. Séances Acad. Sci. (D), Paris*, 281 : 1325-1328.
- PLANTE-CUNY (M. R.), 1977. — Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15 (1) : 3-25.
- POMEROY (L. R.), 1960. — Residence time of dissolved phosphate in natural waters. *Science*, 131 : 1731-1732.
- RAHM (U.), 1964. — Zur Oekologie des Zooplanktons der Lagune Ebrié (Elfenbeinküste). *Acta Tropica*, 21 (1) : 1-47.
- RAI (H.), 1974. — Limnological observations on the rivers and lakes in the Ivory Coast. *Hydrobiologia*, 44 : 301-317.
- REIMOLD (R. J.) and DAIBER (F. C.), 1967. — Cités par MEE (1978) *Chesapeake Sci.*, 8 : 132.
- REPELIN (R.), sous presse. — Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ebrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr., Abidjan*.
- RYTHER (J. H.) and DUNSTAN (W. M.), 1971. — Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 171 : 1008-1013.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1983. — Rythme journalier et ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 145-150.
- SMAYDA (T. J.), 1957. — Phytoplankton studies on lower Narragansett bay. *Limnol. Oceanogr.*, 2 : 342-359.
- STIRN (J.), 1968. — The pollution of the Tunis lake. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 10 : 99-105.
- SNEDECOR (G. W.) et COCHRAN (W. G.), 1971. — Méthodes statistiques. Assoc. Coord. Techn. Agric., Paris, 649 p.
- STRICKLAND (J. D. H.) and PARSONS (T. R.), 1972. — A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167, 310 p.

- TASTET (J. P.), 1974. — L'environnement physique du système lagunaire Ebrié. *Univ. Abidjan, Fac. Sci., Dépt. Sci. Terre, Sér. Doc.* 11 : 28 p.
- THAYER (G. W.), 1971. — Phytoplankton production and the distribution of nutrients in a shallow unstratified estuarine system near Beaufort, N.C. *Chesapeake Sci.*, 12 : 240-253.
- THAYER (G. W.), 1974. — Identity and regulation of nutrients limiting phytoplankton production in the shallow estuaries near Beaufort, N.C. *Oecologia*, 14 : 75-92.
- TUNDISI (J.), TUNDISI (J. M.) and KUTNER (M. B.), 1973. — Plankton studies in a mangrove environment. VIII : further investigations on primary production, standing stock of phyto and zooplankton and some environmental factors. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 58 (6) : 925-940.
- VARLET (F.), 1978. — Le régime de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : traits physiques essentiels. *Trav. Doc. ORSTOM*, 83 : 164 p.
- VATOVA (A.), 1961. — Primary production in the high Venice lagoon. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 26 : 148-155.
- VINER (A. B.), 1979. — Nutrient budgets. In: SYMOENS (T. T.), BURGIS (M.) and GAUDET (J. J.) (Eds.) *The ecology and utilization of african inland waters*, UNEP rep. proc. ser. A : 137-147.
- ZABI (S. G.), 1982. — Les peuplements benthiques lagunaires liés à la pollution en zone urbaine d'Abidjan (Côte d'Ivoire). In: Coastal lagoons, P. LASSERRE and H. POSTMA ed. Actes du symposium sur les lagunes côtières, Bordeaux, sept. 1981. *Oceanol. Acta*, n° spéc. : 441-455.