

## Mécanismes et incidences écologiques de l'homogénéisation annuelle de densité dans un milieu eutrophe stratifié

D. Guiral, R. Arfi & J. P. Toïréton

*Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V18 Abidjan, Côte d'Ivoire*

Received 21 December 1987; in revised form 27 July 1988; accepted 20 September 1988

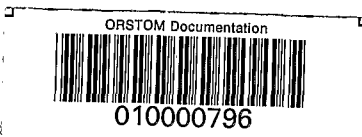
*Key words:* stabilité verticale, cycle de marée, estuaire, seston, lagune Ebrié

### Résumé

La présente étude porte sur deux séries de données récoltées en baie de Biétri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). La première concerne un programme d'échantillonnage à basse fréquence (octobre 1985–mars 1986), au cours duquel ont été mises en évidence les conditions hydroclimatiques nécessaires à la suppression dans ce milieu du gradient de densité (augmentation de la salinité de surface, refroidissement des eaux lagunaires consécutif à une remontée côtière). La seconde se rapporte à un échantillonnage à haute fréquence (janvier–février 1987), sur le même site, afin de définir les mécanismes et les conséquences écologiques de la déstratification. Lorsque les conditions hydroclimatiques sont réunies, la déstratification proprement dite se réalise à l'occasion d'une séquence de vive-eau, lors d'une basse mer exceptionnelle, par l'accélération des déplacements d'eau de surface dans la baie, traduite par un nombre de Richardson minimal. Cette déstratification permet une homogénéisation des profils verticaux des concentrations en sels nutritifs, mais surtout, elle entraîne une disparition de 90% de la charge en  $N-NH_4$  et de 60% de celle en  $P-PO_4$ . Une modification de l'environnement chimique des eaux de l'hypolimnion lors de la réoxygénation est suggérée pour expliquer cette brutale et transitoire disparition. A l'opposé, la répartition verticale des biomasses semble peu affectée par la suppression du gradient de densité, la topographie des fonds interdisant l'établissement d'importants mouvements convectifs. Ainsi, les conséquences biologiques de la déstratification dans ce milieu estuarien eutrophe sont peu marquées, et sans comparaison avec les modifications hydrodynamiques et hydrochimiques observées à cette occasion.

### Abstract

Two sets of data were collected in the Biétri bay (Ebrié lagoon, Côte d'Ivoire). The first one concerns a program with a low frequency sampling (October 1985–March 1986), during which hydroclimatic conditions necessary to the suppression of the density gradient (increasing surface salinity, cooling of surface waters in relation with a coastal upwelling) were defined. The second one refers to a high frequency program (January–February 1987), in the same area, in order to describe the mechanisms and the ecological consequences of the destratification. When hydroclimatic conditions are favorable, destratification occurs during a spring tide period, corresponding to an exceptional low low waters, induced by a higher tidal current velocity in the bay, evidenced by a low Richardson number. That destratification allows an homogenization of vertical profiles of nutrient concentrations, but leads mainly to the



12 DEC. 1995

12 DEC. 1995

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° :

42865

Cote :

B

Ex 1

disappearance of 90% of N-NH<sub>4</sub> and 60% of the P-PO<sub>4</sub> loads. A modification of the chemical environment in the hypolimnion during its re-oxygenation is proposed to explain this sudden and transitory disappearance. On the contrary, the vertical distribution of biomass seems to be little affected by the gradient suppression, the bottom topography preventing from important convective movements. Thus, the biological consequences of the destratification in this eutrophic estuarine area are not as important as the hydrodynamical and hydrochemical modifications observed during this phenomenon.

## Introduction

En milieu estuarien, la distribution spatio-temporelle de la salinité est régulée par la géomorphologie, le volume des flux d'eau douce et l'importance des courants de marée (Hansen & Rattray, 1966). Selon que l'un ou l'autre de ces paramètres hydrologiques domine, l'estuaire sera plus ou moins stratifié. Modéré lorsque le flux d'eau douce est supérieur au flux de marée, forte lorsque les deux flux sont comparables, la stratification sera faible ou absente lorsque le flux de la marée est plus important que celui issu du continent (Haas, 1977). Ces apports étant dépendants des variations climatiques, un même milieu pourra présenter des degrés de stratification variables au cours du temps. En raison de l'ampleur des changements écologiques entraînés par la disparition d'un gradient de densité, ce phénomène a fait l'objet de nombreuses études, qui ont décrit en particulier son incidence sur le fonctionnement des communautés phytoplanctoniques (Sinclair, 1978; Therriault *et al.*, 1978) et bactériennes (Ducklow, 1982). Ce bouleversement de la structure verticale de la masse d'eau se déroule lors de fortes turbulences occasionnées par des intrusions marines importantes. Il entraîne une redistribution des éléments nutritifs généralement accumulés dans la couche profonde (Webb & D'Elia, 1980). Cette remontée de composés fertilisants est à l'origine de développements phytoplanctoniques massifs (Platt, 1972; Vandeveldé *et al.*, 1987), modifiant profondément l'organisation de l'écosystème pélagique, directement par son activité d'excrétion (Furhman *et al.*, 1980) et indirectement par le grazing dont il est l'objet (Therriault & Platt, 1978). Les périodicités de ces phases de stabilité et d'instabilité verticale font du système estuarien un milieu de forte hétérogénéité,

résultant de l'interaction de phénomènes physiques et biologiques qui se déroulent à des échelles spatiales et temporelles différentes (Powell *et al.*, 1975). La structuration des communautés permise lors des séquences de faible hydrodynamisme et/ou de fort gradient de densité (stratification) disparaît lorsque l'instabilité augmente, ce qui conduit à une dispersion des organismes et à une réalimentation du milieu en éléments nutritifs permettant la prochaine restructuration (Fortier & Legendre, 1979). A chaque instant, la structure d'un système est donc un compromis entre des phénomènes physiques périodiques désorganisant et des processus biologiques d'adaptation à court terme, à l'échelle cellulaire, et à long terme, à l'échelle de la communauté (Margalef, 1967). Ce constant réajustement écologique est à l'origine de l'hétérogénéité spatio-temporelle des biomasses et des activités planctoniques évoluant en milieu estuarien (Powell *et al.*, 1975; Sinclair, 1978).

Les études ont généralement porté sur des milieux estuariens tempérés. Le présent travail se rapporte à la baie de Biétri, zone estuarienne tropicale incluse dans le système lagunaire le plus vaste de l'Afrique de l'Ouest, la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Située au sein de l'agglomération abidjanaise, elle est soumise à d'importants rejets agro-industriels particulièrement eutrophisants (Arfi *et al.*, 1981; Guiral, 1984).

Une étude de son cycle hydrologique annuel conduite en 1979 et 1980 en 3 stations a permis de définir la double zonation horizontale et verticale qui la caractérise (Arfi *et al.*, 1988). La première se reflète essentiellement dans l'eutrophie qui croît avec le degré de confinement, en liaison avec l'éloignement de la communication avec l'océan. La seconde s'observe quand la bathymétrie le permet (profondeur habituelle de 3 à 4 m, avec quelques dépressions profondes de 10 à 14 m),

avec l'installation d'une stratification de densité 9 à 10 mois sur 12. Ce gradient de densité sépare alors un compartiment oxygéné d'un compartiment anoxique, riche en sulfures (Carmouze & Caumette, 1985).

Comparativement à ces premiers travaux à dominante descriptive, un pas d'échantillonnage plus propice à l'étude du phénomène de déstratification (2 à 3 jours d'octobre 1985 à mars 1986) a été retenu pour définir les conditions hydroclimatiques nécessaires à la réalisation de cet événement (Guiral *et al.*, 1988). En outre, la mise en évidence du rôle de l'hydrodynamique et les conséquences écologiques de la disparition du gradient de densité sur le fonctionnement du milieu ont nécessité une fréquence de prélèvement quotidienne pour les descripteurs biologiques, et quadri-horaire pour les paramètres physiques de la

masse d'eau (janvier-février 1987). L'ensemble des résultats acquis lors de ces deux campagnes fait l'objet du présent travail.

#### Matériel et méthodes

Les prélèvements ont été réalisés en une station située au centre de la baie de Biétri (Fig. 1), localisée au dessus d'une excavation de 11 m de profondeur.

En 1985 et 1986, l'échantillonnage a consisté en la réalisation de profils verticaux. Tous les mètres, température et salinité étaient mesurés à l'aide d'une sonde YSI STC et des prélèvements d'eau étaient effectués au moyen d'une bouteille Niskin montée en position horizontale. Immédiatement après, le Redox (pH-mètre Schott-Geräte) et l'oxy-

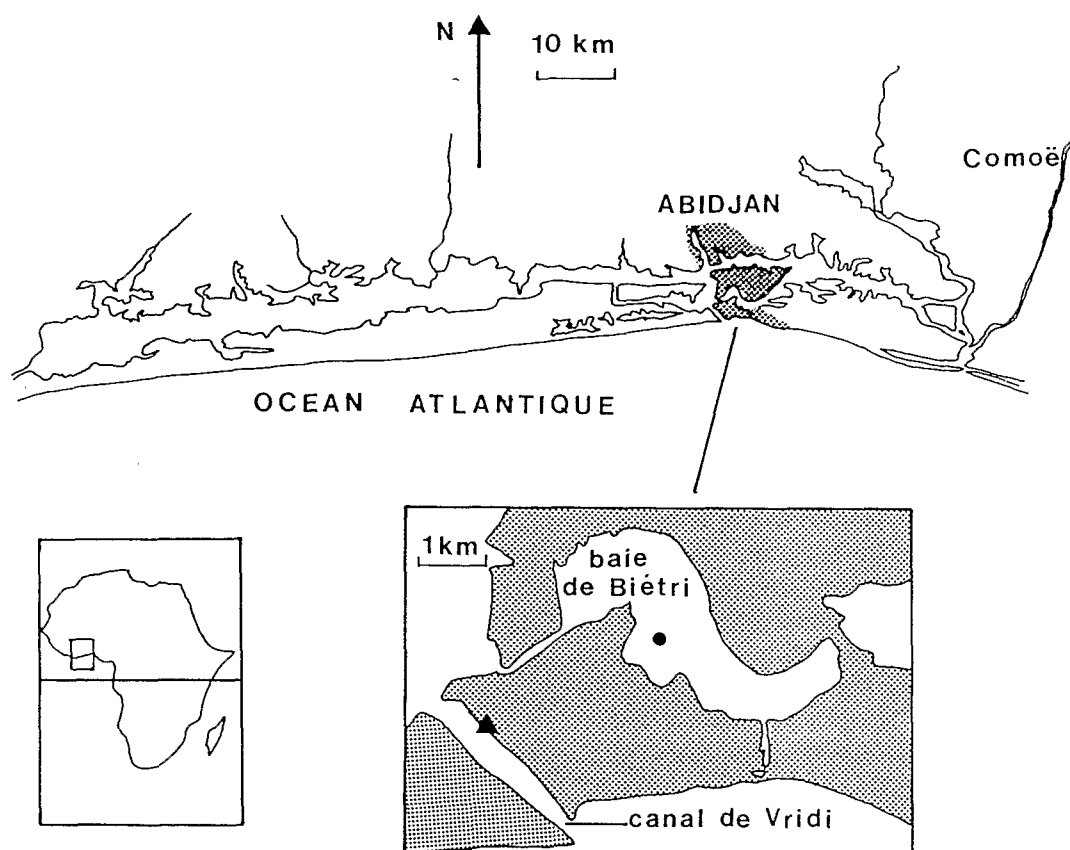


Fig. 1. La baie de Biétri en lagune Ebré. Emplacement du point de prélèvement et des deux courantomètres (●) et localisation du marégraphe (▲).

gène dissous (sonde à DBO YSI 58) étaient mesurés. Les éléments nutritifs ont été analysés selon le protocole de Strickland & Parsons (1972) sur Autoanalyseur, après filtration sur membranes GF/C pré-grillées.

Au cours de la campagne de 1987, les paramètres physiques de la masse d'eau (température, salinité, cap et vitesse du courant) ont été mesurés tous les quarts d'heure à -2 et -8 m au moyen de deux courantomètres Aanderaa, du 5 janvier au 5 février 1987. Quotidiennement, les concentrations en pigments chlorophylliens sur un profil vertical ont été mesurées par fluorimétrie (d'après Yentsch & Menzel, 1963), et en Carbone et Azote particuliers (sur analyseur LECO) après filtration sur membrane GF/F, d'un sous-échantillon d'eau préfiltré sur maille de 60  $\mu\text{m}$ . Les densités bactériennes ont été obtenues après coloration à l'Acridine orange (Hobbie *et al.*, 1977), et comptage à l'aide d'un analyseur d'image (Van Wambeke, 1988).

L'indice de Richardson (Neumann & Pierson, 1969) a été calculé en 1985-1986 à partir des densités à -1 et -9 m et des vitesses horizontales déduite des amplitudes de la marée d'après un modèle proposé pour cette baie par Guiral & Lanusse (1984). La stabilité verticale de la masse d'eau a été suivie en 1987 à partir des enregistrements à haute fréquence de la salinité, de la température et des vitesses à -2 et -8 m.

## Résultats

### 1. Mécanismes de l'homogénéisation annuelle de densité

#### 1.1. Les conditions de la déstratification

De par sa localisation dans l'ensemble lagunaire Ebrié, la baie de Biétri est soumise à une alternance d'influences marine et continentale, selon l'importance des apports d'eau douce (fleuve Comoë, précipitations locales: Arfi *et al.*, 1988). La crue annuelle du Comoë (septembre-octobre) étant en conjonction avec la seconde saison de pluies, on note à cette période l'établisse-

ment d'un net gradient vertical de densité. Cette halocline isole au sein des dépressions de la baie une eau anoxique, plus dense que les eaux superficielles.

En 1985, l'arrêt des précipitations locales et la diminution des débits du Comoë ont conduit à une augmentation progressive de la salinité des eaux de surface, et à un affaiblissement du gradient de densité (Fig. 2). Dans ces conditions, l'instabilité verticale (traduite par l'indice de Richardson) augmente. A cette tendance générale, se superpose une variabilité temporelle à moyenne fréquence correspondant aux alternances des séquences morte-eau/vive-eau (cycle lunaire). L'augmentation des vitesses horizontales lors des périodes de marées de forte amplitude contribue ainsi à l'accentuation du caractère instable de la colonne d'eau.

A partir d'observations à haute fréquence réalisées en surface en 1987, l'étude des données de température et de salinité (Fig. 3) montre une évolution périodique de ces deux paramètres, définissant deux situations. La première, 'lagunaire' en période de morte-eau (température  $> 27,5^\circ\text{C}$  et faible variation de salinité) alterne avec la seconde, 'marine', observée en période de vive-eau (température  $< 27,5^\circ\text{C}$ , augmentation rapide de la salinité). La diminution des températures et l'augmentation des salinités provoquent l'affai-

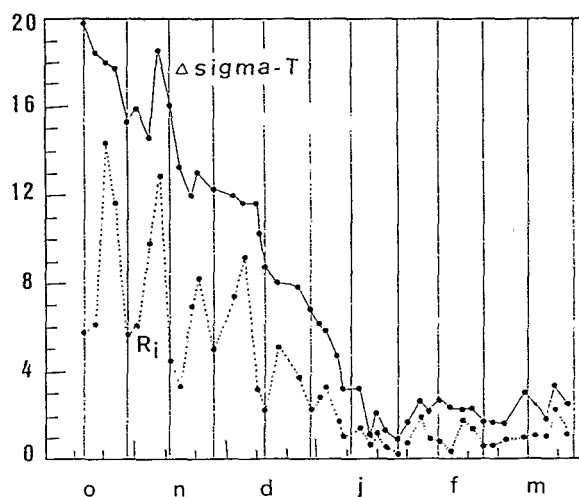


Fig. 2. Evolution temporelle de la différence de densité entre -9 et -1 m ( $\text{sigma-T}$ ) et du nombre de Richardson ( $R_i$ ) calculé entre ces niveaux (campagne 1985-1986).

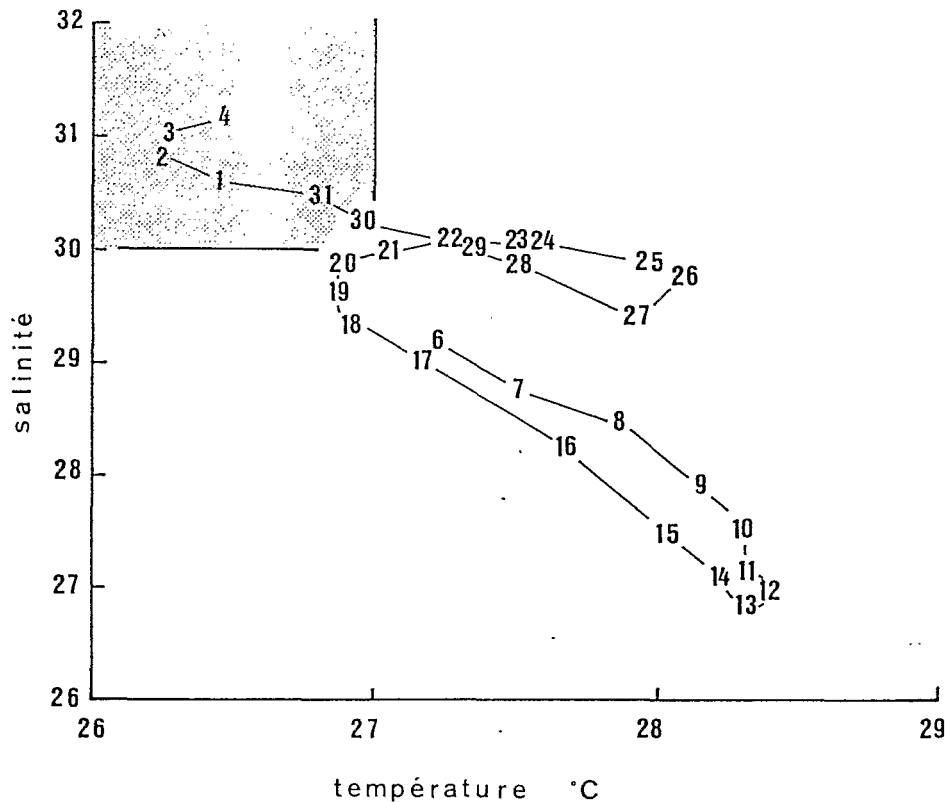


Fig. 3. Evolution des températures et des salinités moyennes journalières du 6-1 au 4-2-1987 à 2 m de profondeur; le 30 janvier correspond à la réalisation de la déstratification.

blissement du gradient de densité, qui disparaît à l'occasion de l'installation d'une remontée côtière d'eau froide face à Abidjan le 30 janvier 1987 (température de surface à la côte: 22,5 °C). Cette modification des conditions thermiques littorales réalisée lors d'une marée de vive-eau peut se propager dans le milieu lagunaire en raison d'un hydrodynamisme plus important. Lors de la vive-eau précédente (centrée sur le 16 janvier), la température en mer était de 25,9 °C, ce qui était trop élevé pour induire l'annulation du gradient en baie de Biétri. La conservation de la stratification au cours de cette période confirme ainsi la nécessaire conjonction de mécanismes périodiques de fréquence basse (apports d'eau douce limités, remontée côtière) et plus élevée (accélération de l'hydrodynamisme lors d'une marée de vive-eau), pour la réalisation de la déstratification annuelle.

### 1.2. Les mécanismes à l'origine de la déstratification

Dans une situation hydrologique donnée, la stabilité verticale de la colonne d'eau dans la baie dépend largement de l'hydrodynamisme lié à la marée.

a) la marée à Vridi: Après détendantialisation des données, le périodogramme calculé à partir des enregistrements horaires de hauteur d'eau dans le canal de Vridi montre la distribution de l'information sur deux fréquences. La première, de forte énergie, se rapporte à une période de 12 h, et correspond à l'alternance bi-quotidienne des hautes mers (HM) et des basses mers (BM). La seconde, moins marquée, se rapporte à une période proche de 24 h, correspondant à la forte inégalité diurne de la marée (Fig. 4).

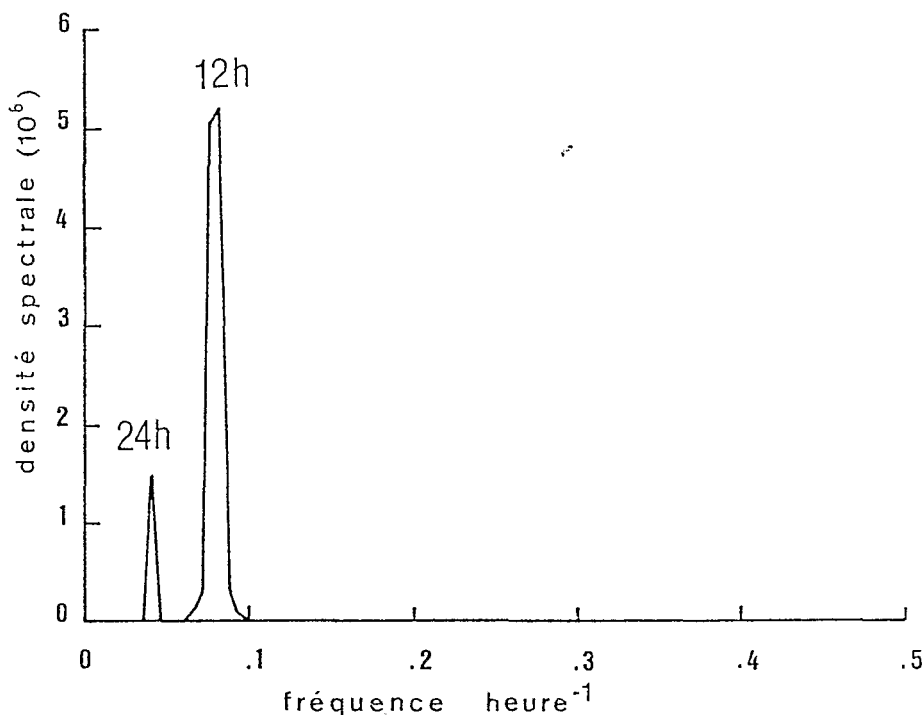


Fig. 4. Spectre de puissance du marégramme horaire correspondant à la période 6-1/4-2-1987.

Lors des marées de vive-eau, ce signal de 24 h (marée semi-diurne à inégalité diurne) correspond à la succession d'une basse basse-mer (BBM), d'une haute haute-mer (HHM), d'une haute basse-mer (HBM) et d'une basse haute-mer (BHM). En période de morte-eau, il y a intervention de l'importance relative des deux hautes mers (la séquence est alors BBM, BHM, HBM et HHM).

Le calcul du coefficient R (moyenne journalière de l'amplitude de la marée) permet de décomposer le marégramme de la période étudiée en quatre séquences: morte-eau jusqu'au 14 janvier 1987; vive-eau du 15 au 20, morte-eau du 21 au 26 et nouvelle vive-eau à partir du 27.

b) les courants en baie de Biétri: L'analyse des données courantométriques recueillies à -2 m montre une direction générale Est-Ouest du déplacement horizontal de la masse d'eau (Fig. 5). Ceci correspond à une tendance à l'évacuation des eaux de la baie, qui est en permanence en

charge par rapport au milieu extérieur. Les vitesses maximales (de l'ordre de  $0,2 \text{ m s}^{-1}$ ) sont observées entre 12 et 16 heures, tandis que les vitesses faibles ou nulles correspondent aux heures de nuit. En période de vive-eau, les vitesses maximales observées en baie de Biétri présentent un retard de 2 h par rapport à la hauteur de la marée à Vridi, décalage mis en évidence à l'aide d'une corrélation croisée hauteur-vitesse. Une fois recalées, ces vitesses maximales sont observées lors de la BBM journalière, qui crée un appel d'eau amplifiant la décharge de la baie. Ces vitesses sont donc fonction de la hauteur d'eau minimale à Vridi. Compte-tenu de l'inégalité des deux basses mers quotidiennes, les courants engendrés lors de la HBM sont ainsi moins importants que ceux liés à la BBM. En outre, les flots correspondants aux hautes mers et qui s'opposent au mouvement sortant de la masse d'eau se traduisent par des vitesses faibles ou nulles. Ainsi, les vitesses maximales à Biétri observées lors de la BBM centrée sur 12 heures, montrent une périodicité de

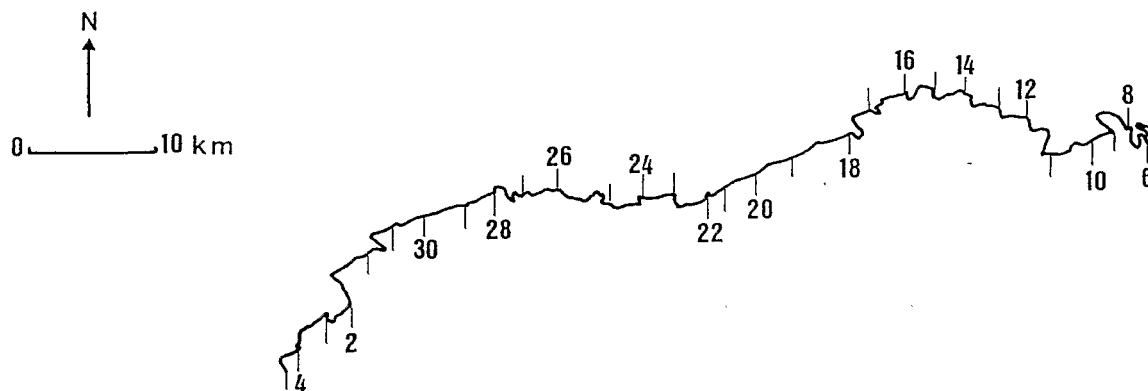


Fig. 5. Hodographe intégré déduit des données cap-vitesses enregistrées à  $-2$  m du 6-1 au 4-2-1987.

24 h, apparentée au minimum quotidien de la hauteur d'eau à Vridi (Fig. 6). Les BBM en période de morte-eau étant moins marquées, on n'observe pas alors de rythme particulier des vitesses.

Au sein des dépressions, les vitesses horizontales (mesurées à  $-8$  m) sont nulles ou faibles. Les températures (moyenne:  $25,93$  °C, écart-type:

$0,20$  °C) comme les salinités ( $31,03$  et  $0,30\%$ ) sont très homogènes. Ces enregistrements confirment la stabilité de ces eaux profondes, non influencées par les mouvements et les variations observées au sein de l'épilimnion. Cet isolement de l'hypolimnion résulte, en période de stratification, de l'existence du gradient de densité et d'une manière générale de la topographie particulière des fonds.

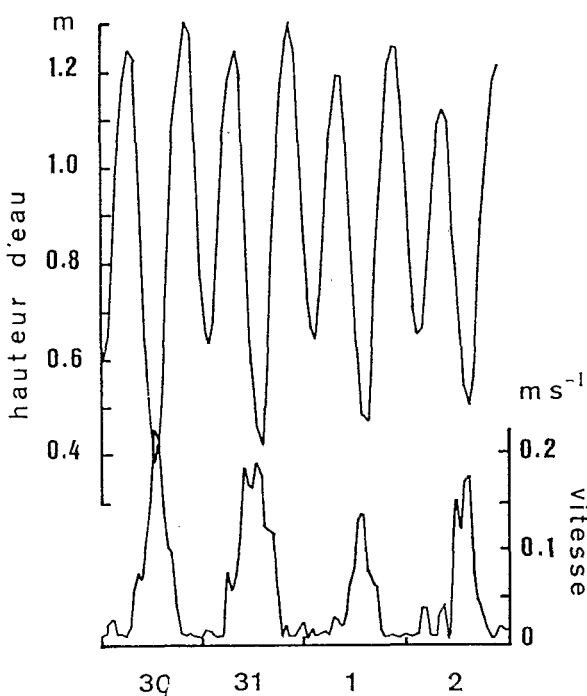


Fig. 6. Evolution horaire des hauteurs d'eau enregistrées au marégraphe de Vridi et des vitesses en baie de Biétri à  $-2$  m avec un décalage de deux heures en période de vive-eau (du 30-1 au 2-2-1987).

c) l'indice de stabilité verticale: Les nombres de Richardson, calculés à partir des données quadri-horaires entre les niveaux  $-2$  et  $-8$  m, confirment les observations réalisées à plus basse fréquence l'année précédente. La stabilité verticale est principalement sous le contrôle du gradient de vitesse horizontale, lui même dépendant de l'alternance morte-eau/vive-eau. A l'échelle journalière, on note une évolution différente selon la période:

- en vive-eau, l'instabilité est élevée entre la BHM et la HHM, avec un maximum lors de BBM. A l'inverse, lors de la séquence de stabilité se déroulant entre la HHM et la BHM, on remarque un bref épisode d'instabilité relative lors de la HBM (Fig. 7a et c).

- en morte-eau, les vitesses sont nettement plus faibles, et le nombre de Richardson présente une plus grande variabilité. Cependant, la HBM correspond à une période d'instabilité plus forte, et la séquence encadrant la HHM à une période de stabilité maximale (Fig. 7b et d).

Lors de séquences d'instabilité maximale correspondant aux jusants qui précèdent les BBM de

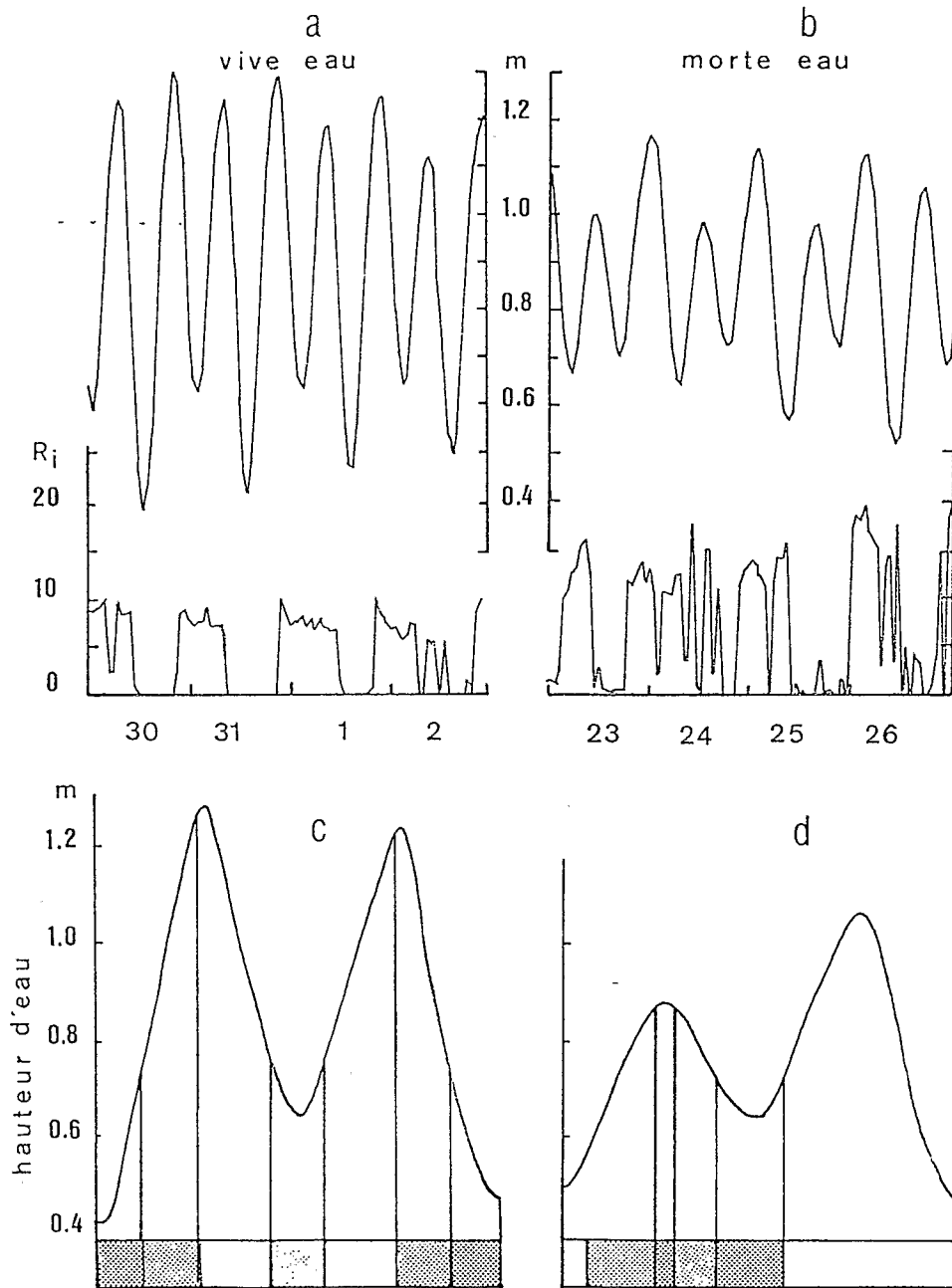


Fig. 7. Evolution horaire des hauteurs d'eau enregistrées au marégraphe de Vridi et du nombre de Richardson décalé de deux heures (a) en période de vive-eau et (b) en période de morte-eau. représentation schématique de la stabilité verticale lors d'une vive-eau (c) et d'une morte-eau (d); l'échelle croissante des gris correspond à l'augmentation de l'instabilité.

vive-eau (et donc aux vitesses maximales à  $-2$  m), on note le passage d'eau plus chaude et moins salée. Cette masse d'eau qui transite par le centre de la baie provient de son extrémité Est, et sa présence en surface devrait aboutir à un renfor-

cement du gradient de densité. Cependant, cet effet est masqué par l'accélération de la 'vidange' de la baie liée à l'hydrodynamisme intense.

En 1987, la disparition du gradient de densité s'est réalisée le 30 janvier, lors de la plus grande



marée de vive-eau (BBM: 0,38 m à 12 heures; HHM: 1,30 m à 19 heures), le jour du brutal refroidissement des eaux lors de l'installation d'une remontée côtière.

## 2. Incidences écologiques de l'homogénéisation annuelle de densité

### 2.1. Le matériel dissous

#### 2.1.1. Evolution des concentrations en $N-NH_4$ et $P-PO_4$ .

La disparition annuelle du métalimnion (pycnocline, oxycline et chimiocline, Guiral *et al.*, 1988) coïncide avec de profonds bouleversements écologiques dans la colonne d'eau, et principalement au sein de l'hypolimnion. Anoxique et riche en sulfures pendant la période de stratification (Carmouze & Caumette, 1985), la couche profonde connaît alors un bref épisode de réoxygénation lié à la diffusion de l'oxygène depuis les couches productives de surface.

En période de stratification, l'épilimnion euphotique (0–2 m) présente des concentrations en azote ammoniacal inférieures à  $10 \mu\text{mol l}^{-1}$ . Plus généralement, avec des valeurs qui ne dépassent pas  $50 \mu\text{mol l}^{-1}$  pour l'ensemble de l'épilimnion, le  $N-NH_4$  représente de 40 à 95% des formes azotées minérales dissoutes. L'hypolimnion présente des teneurs plus élevées (de l'ordre de 200 à  $300 \mu\text{mol l}^{-1}$ ), constituant près de 100% de l'azote minéral dissous. L'augmentation progressive de ces concentrations avec la profondeur traduit un processus de minéralisation actif, se déroulant à proximité de l'interface eau-sédiment.

Lors de la déstratification de 1986, les teneurs en  $N-NH_4$  chutent brutalement pour atteindre des valeurs proches de 10 à  $20 \mu\text{mol l}^{-1}$  entre le 13 et le 20 janvier sur l'ensemble de la colonne d'eau (Fig. 8a). A partir du mois de mars, cette situation fait place à une nouvelle phase d'accumulation favorisée par l'isolement progressif des eaux profondes.

L'évolution du  $P-PO_4$  est identique à celle de l'azote ammoniacal, avec un système à deux couches en période de stratification. Entre le 13 et le

20 janvier, les concentrations au sein de la couche profonde diminuent rapidement. Les teneurs, qui fluctuaient entre 20 et  $40 \mu\text{mol l}^{-1}$  avant la mi-janvier varient ensuite entre 5 et  $15 \mu\text{mol l}^{-1}$ . En surface les valeurs sont plus faibles (0,5 à  $4 \mu\text{mol l}^{-1}$ ), et ceci, quelle que soit la période échantillonnée. Après l'épisode de déstratification, le  $P-PO_4$  s'accumule à nouveau dans les eaux profondes (Fig. 8b).

#### 2.1.2. Evolution de la charge

A partir de relevés bathymétriques, on a estimé la surface de l'excavation et le volume délimité par cette surface. La section de 5 m de hauteur (soit la hauteur moyenne de l'épilimnion en période de stratification) est de  $35 \cdot 10^4 \text{ m}^2$ . Le volume de l'hypolimnion correspondant à la dépression est de  $3,5 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ , alors que celui de la colonne d'eau totale est de  $5,5 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . En intégrant les concentrations en éléments nutritifs campagne par campagne, on dispose d'une estimation de la masse de  $N-NH_4$  et de  $P-PO_4$  présents au sein de l'hypolimnion et de l'épilimnion.

a) le  $N-NH_4$ : l'importance de la charge en  $N-NH_4$  présente en profondeur lors de la période de stratification apparaît nettement, avec des valeurs de l'ordre de 5000 kg d'azote (Fig. 9a), et des fluctuations limitées (10 à 15% de la charge totale). Lors de la déstratification, on observe entre le 13 (4500 kg) et le 23 janvier (400 kg) une diminution de 90% des quantités d'azote ammoniacal initialement présentes dans la couche profonde, soit une disparition moyenne de 400 kg par jour. Après une courte séquence de stabilité relative, la charge en ammoniacale augmente à nouveau à partir de la mi-février. Jusqu'à la fin de la période d'étude, l'augmentation quotidienne est de l'ordre de 30 à 35 kg. La contribution de la tranche d'eau allant de 0 à 4 m de profondeur à la charge totale de la colonne d'eau est négligeable en période de stratification (400 kg en moyenne, soit 7,5% du total). A l'opposé, les 400 kg estimés en période de déstratification représentent un pourcentage correspondant à plus de 50% de la charge totale. Cette disparition de  $N-NH_4$  con-

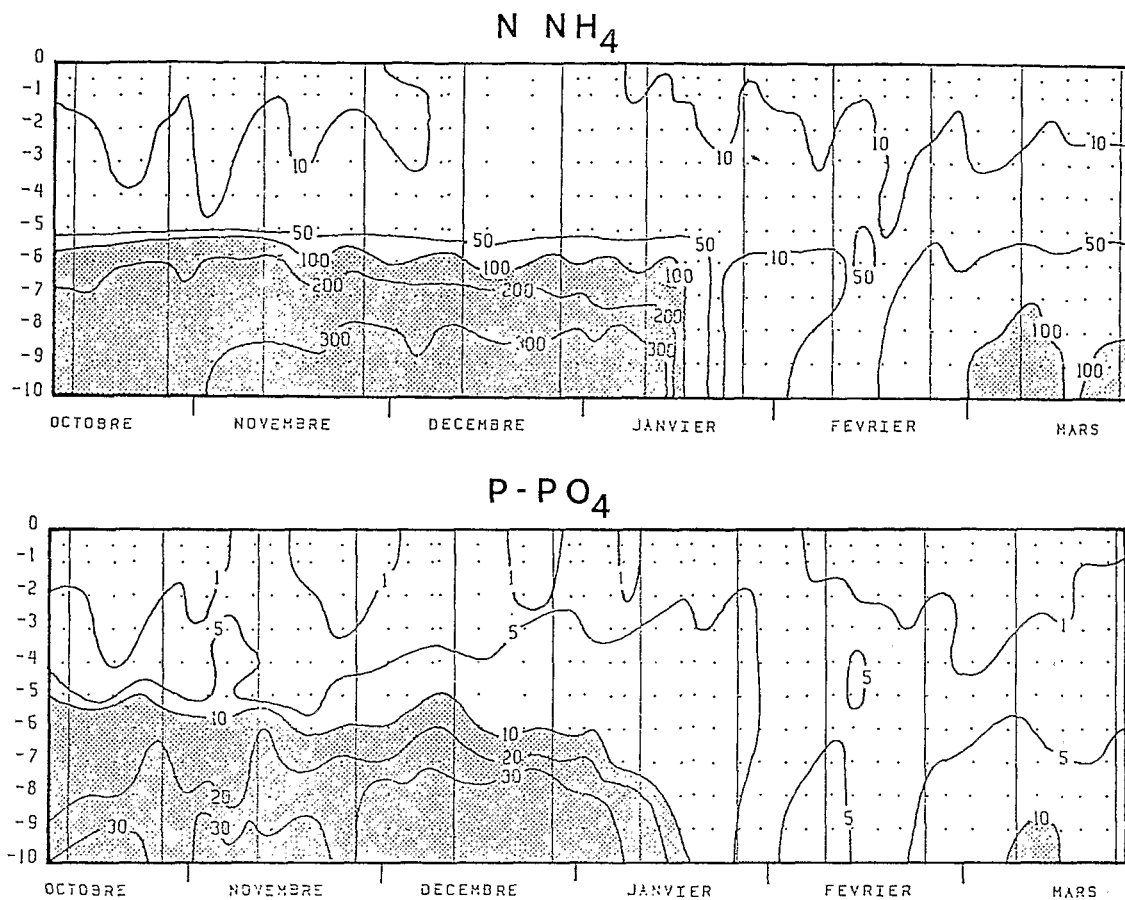


Fig. 8. Evolution spatio-temporelle des concentrations (exprimées en  $\mu\text{moles l}^{-1}$ ) en éléments nutritifs:  $\text{N-NH}_4$ ,  $\text{P-PO}_4$ . Campagne 1985-1986.

sécutive à l'effacement du gradient de densité ne s'accompagne d'aucune modification des charges en  $\text{N-NO}_2$  et  $\text{N-NO}_3$  (qui ne représentent jamais plus de 5% du N total), et ceci ni dans les couches de surface, ni en profondeur.

b)  $\text{P-PO}_4$ : ses variations sont proches de celles de l'azote ammoniacal (Fig. 9b). A une phase d'accumulation dans la couche profonde (autour de 1000 à 1500 kg), succède, lors de la déstratification, une sensible diminution de cette charge, suivie d'une relative stabilisation autour de 300 kg.

Pour ces deux composés, la déstratification se traduit par une homogénéisation des concentrations selon la verticale, mais aussi par une importante perte de ces éléments pour le système.

## 2.2. Le matériel particulaire

L'impact de la déstratification sur les biomasses algales, sestoniques et bactériennes a été étudiée par comparaison des profils moyens des concentrations en chlorophylle *a*, des teneurs en carbone et en azote particulaires et des densités bactériennes.

### 2.2.1. Répercussions sur l'échelon primaire

Contrairement à ce qui était observé pour le  $\text{N-NH}_4$  et le  $\text{P-PO}_4$ , la disparition du gradient vertical n'entraîne ni homogénéisation de la biomasse algale sur la verticale, ni modification du bilan global intégré sur la colonne d'eau. En effet, en période de stratification, les concentrations en chlorophylle *a* sont très élevées dans la couche

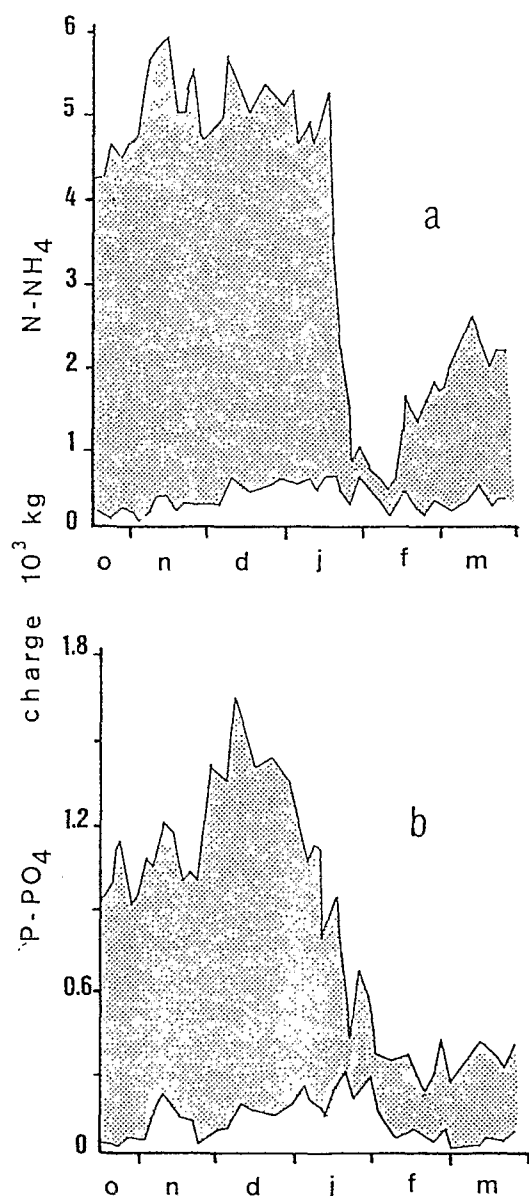


Fig. 9. Evolution des charges en éléments nutritifs (exprimées en  $10^3$  kg) au sein (tramé) et au dessus (non tramé) de l'excavation: (a)  $N-NH_4$ , (b)  $P-PO_4$ . Campagne 1985-1986.

euphotique, puis diminuent rapidement jusqu'au niveau du métalimnion. A ce niveau, on n'observe pas d'accumulation préférentielle de matériel particulaire, du moins avec notre pas d'échantillonnage. L'hypolimnion est caractérisé par de faibles concentrations en pigments, avec un taux élevé de phéopigments.

En période de déstratification, cette répartition est conservée, avec des concentrations d'un même ordre de grandeur, et ceci, quel que soit le niveau (Fig. 10a). Alors que les conditions réductrices et les sulfures ont disparu dans la couche profonde, le pourcentage de pigments dégradés y reste très élevé: il n'y a donc pas intrusion de cellules actives au sein des dépressions, à l'occasion de l'effacement du gradient de densité (Fig. 10b).

### 2.2.2. La charge sestonique

Les concentrations en carbone et en azote particulaires présentent une répartition verticale indépendante du degré de stratification, et similaire à celle décrite pour les pigments chlorophylliens (Fig. 10c et d). Ceci confirme l'importance de la biomasse phytoplanctonique pour la définition de la charge sestonique totale dans ce milieu très eutrophe (Lemasson *et al.*, 1981). Les conditions d'éclairement (très faible profondeur de compensation: 2 à 3 m) structurent ainsi la répartition du matériel particulaire, dont une faible partie contribue à l'alimentation du dépôt sédimentaire.

### 2.2.3. Les densités bactériennes

En période de stratification, les biomasses bactériennes maximales sont observées dans la partie euphotique de l'épilimnion, avec des abondances de l'ordre de  $20 \cdot 10^9$  bactéries  $l^{-1}$ . Dans l'épilimnion aphotique, cette densité décroît rapidement, atteignant des valeurs de l'ordre de  $6 \cdot 10^9$  bactéries  $l^{-1}$ . Au sein de l'hypolimnion anoxique, les effectifs cellulaires sont relativement stables, de l'ordre de  $4 \cdot 10^9$  bactéries  $l^{-1}$ . Lors de la déstratification, on note une forte diminution des effectifs dans la couche 0-5 m, représentant une disparition de 35% du nombre total de cellules. A l'opposé, les densités restent inchangées dans les eaux profondes temporairement réoxygénées (Fig. 10).

## Discussion et conclusions

Le phénomène annuel de déstratification correspond à une instabilité verticale maximale, traduite par un nombre de Richardson peu élevé.

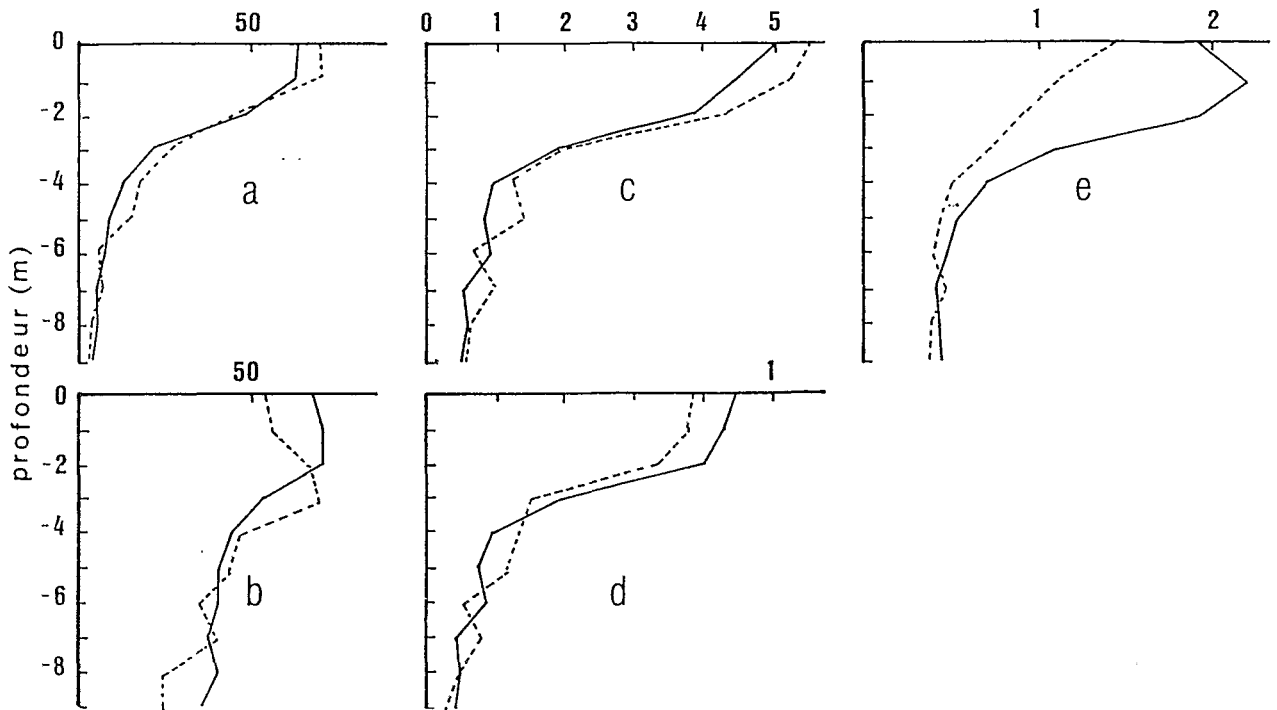


Fig. 10. Profils verticaux moyens de différents composants du seston avant (—) et après (-----) la destratification, campagne 1987: (a) teneurs en chlorophylle *a* ( $\text{mg m}^{-3}$ ), (b) pourcentage de chlorophylle *a* active, concentrations en C (c) et N (d) particulaires ( $\text{mg m}^{-3}$ ) et (e) densité bactérienne totale ( $10^{10}$  bactéries  $\text{l}^{-1}$ ).

Celle-ci résulte de la conjonction d'un affaiblissement du gradient vertical de densité, et d'une accélération des vitesses horizontales des eaux sortantes de la baie lors d'une BBM de vive-eau. Les conditions hydrodynamiques de réalisation de cette destratification sont ici différentes de celles observées dans d'autres milieux estuariens. Si pour ces derniers, le maximum d'instabilité est noté en période de faible gradient de densité, l'homogénéisation se réalise lors des mouvements hydrodynamiques maximaux correspondant aux plus HHM de vive-eau. En effet, les vitesses moyennes horizontales dans un estuaire semblent mieux décrites par la hauteur maximale que par l'amplitude de la marée (Haas, 1977). Dans la baie de Biétri, en charge permanente, ce phénomène est inversé: les courants maximaux s'observent lors du jusant correspondant aux plus BBM de vive-eau.

L'affaiblissement du gradient de densité résulte d'une augmentation de la salinité des eaux de

surface, et d'une diminution des températures des eaux de la baie, elle-même consécutive à l'installation d'une remontée côtière. Les volumes d'eau mobilisés par la marée dépendent directement du marnage (Guiral & Lanusse, 1984), les marées de vive-eau permettent à ce refroidissement de se propager dans la partie estuarienne de la lagune, et notamment en baie de Biétri. Cette conjonction obligatoire d'un faible gradient de densité et de mouvements hydrodynamiques importants explique qu'en 1987, la destratification n'ait pu se réaliser lors de la vive-eau du 16 janvier (salinité et température des eaux de surface respectivement de 26,8‰ et 28,4 °C, hauteur de la BBM: 0,48 m), mais lors de celle du 30 janvier (30,3‰, 26,9 °C et 0,38 m).

La disparition du gradient vertical de densité se traduit par d'importantes modifications de la distribution des composés nutritifs, en particulier pour le phosphore et les formes réduites de l'azote accumulés pendant la période de stratification

au sein de l'hypolimnion. Elle s'accompagne également d'une oxygénation plus ou moins importante et plus ou moins durable de ces couches profondes. Dans la baie de Chesapeake, ce phénomène se traduit par une homogénéisation des concentrations en  $N-NH_4$  et  $P-PO_4$  sur toute la colonne d'eau, mais avec une réduction de 78% des teneurs moyennes en  $N-NH_4$  et de 30% pour le  $P-PO_4$  (Webb & d'Elia, 1980). En baie de Biétri, un phénomène comparable est observé, correspondant à une diminution des concentrations moyennes de 64% en  $N-NH_4$  et 60% en  $P-PO_4$ . Ramenée au volume de la colonne d'eau délimitée par la surface de la dépression, cette perte représente 90% pour le  $N-NH_4$  et 60% pour le  $P-PO_4$ . Comme pour la baie de Chesapeake, cette disparition d'azote ammoniacal ne se traduit pas par une augmentation, même transitoire, des concentrations en  $N-NO_2$  et  $N-NO_3$  lors de la réoxygénation du milieu. Cependant, l'hypothèse avancée par Webb & d'Elia (transformation du N et P minéral dissous en N et P particulaire) n'est pas vérifiée en baie de Biétri. En effet, dans ce milieu, les concentrations effectivement mesurées en azote particulaire ne présentent pas de modification lors de cet événement. Le bouleversement des conditions Redox provoqué par la pénétration de l'oxygène dissous dans l'hypolimnion serait l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer cette brutale disparition en baie de Biétri. Par la modification de leur environnement chimique, le  $N-NH_4$  et le  $P-PO_4$  pourraient en effet participer à la formation de complexes organo-minéraux (avec les acides humiques, Boatman & Murray, 1982), ou de chélates (lors de la réoxydation des ions ferreux par exemple). La constitution de telles associations sous forme particulaire ou colloïdale pourrait alors soustraire par sédimentation une partie non négligeable du  $N-NH_4$  et du  $P-PO_4$  présents initialement dans la couche anoxique lors de la disparition de la chimiocline. Cette hypothèse permettrait en outre d'interpréter la rapide reconstitution du stock de ces composés lors du rétablissement progressif de l'anoxie près de l'interface eau-sédiment (Serruya *et al.*, 1974). En effet, la vitesse de réaccumulation du  $N-NH_4$  (30 à 35 kg par jour) au sein de la dépression ne

peut correspondre au seul processus d'ammonification. Compte-tenu du rapport C/N du seston estimé en baie de Biétri (Guiral, 1984), cette augmentation représente une minéralisation de 140 à 160 kg de C  $j^{-1}$ , soit, pour la tranche d'eau considérée, de 0,36 à 0,43 g C  $m^{-2} j^{-1}$ . Ceci suppose en outre que la totalité du carbone organique particulaire soit minéralisable et minéralisé dans la colonne d'eau. Même dans cette hypothèse, ces valeurs sont bien supérieures au taux moyen de sédimentation observé en baie de Biétri, de l'ordre de 0,24 g C  $m^{-2} j^{-1}$  (Arfi & Guiral, 1988).

Cette déstratification que l'on pouvait supposer être un facteur de redistribution dans la colonne d'eau des éléments nutritifs accumulés dans les couches profondes (et donc favoriser la production phytoplanctonique du système) n'entraîne en définitive qu'une transformation du N et P d'une forme dissoute minérale à une forme minérale transitoirement adsorbée ou complexée. Dans ces conditions, l'augmentation de biomasse phytoplanctonique notée classiquement lors d'une déstratification en milieu estuarien peu profond, à l'hydrodynamisme faible ou modéré: l'étang de Berre (Minas, 1976), les baies de Narragansett (Furnas *et al.*, 1986) et de Chesapeake (Glibert, 1982), ou certains fjords de la mer de Norvège (Paasche & Kristiansen, 1982), ne se réalise pas en baie de Biétri. Corrélativement, l'augmentation des biomasses bactériennes consécutives à cette phase d'eutrophisation relative et supposée correspondre à l'exploitation d'exsudats phytoplanctoniques par les hétérotrophes (Ducklow, 1982) n'est pas observée pour ce milieu. Au contraire, cette période correspond à une nette diminution des densités bactériennes intégrées sur la colonne d'eau, et en particulier au sein de l'épilimnion. La diminution de la biomasse bactérienne s'accompagne d'une baisse de la productivité, car le taux de croissance n'est pas modifié (Torreton *et al.*, 1988). Quatre hypothèses peuvent être avancées pour interpréter cette décroissance bactérienne: une sédimentation accrue, un taux de mortalité intrinsèque plus élevé, une exportation latérale plus importante et une augmentation de la prédation:

a) la première possibilité serait en accord avec les observations de Ducklow, qui note une modification de la nature de la charge sestonique, avec le remplacement d'un matériel particulaire organique fortement colonisé par des bactéries fixées sur un seston de nature plutôt minérale d'origine sédimentaire et remis en suspension par l'activité hydrodynamique. Dans ce cas, la communauté bactérienne est surtout constituée de formes libres. En baie de Biétri, la conservation des profils de la charge sestonique (en carbone comme en azote) est contradictoire avec cette hypothèse. On n'observe pas de modification des taux de sédimentation des particules susceptible d'accroître l'exportation verticale des bactéries associées à ce seston.

b) la diminution des effectifs peut correspondre à un taux de mortalité intrinsèque supérieur, lié à la libération de composés toxiques accumulés dans la couche profonde ou à un stress correspondant à l'intrusion d'une eau à caractère marin plus net (salinité plus élevée, apports de substances bactéricides...). Dans cette hypothèse, la population présente après la déstratification correspondrait à une fraction de la population initiale qui serait mieux adaptée aux nouvelles conditions hydrochimiques. L'identité des taux de croissance de la population mixte initiale et de la population présente après la déstratification semble incompatible avec cette hypothèse.

c) potentiellement liée à un fort hydrodynamisme horizontal, l'exportation latérale de la biomasse bactérienne et/ou sa dilution est contredite par la conservation de la charge particulaire.

d) l'augmentation de la pression de prédation, non prise en compte lors de cette étude, pourrait s'avérer être le mécanisme à l'origine du phénomène observé.

Après l'épisode de déstratification, les vitesses horizontales au sein des dépressions sont toujours nulles, et le matériel particulaire ne présente pas de répartition verticale homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau. La suppression du

gradient de densité ne se traduit pas par des mouvements de convection vers le fond, ni par un approfondissement de la couche de mélange. La pénétration d'oxygène vers le fond se réalise donc de proche en proche, par diffusion turbulente ou par micro-convection. La topographie des fonds (excavations profondes aux bords abrupts) empêche un véritable mélange des eaux. La suppression du gradient de densité (coïncidant avec le niveau de l'affleurement de la dépression) n'entraîne pas de véritable situation holomictique.

La restratification du milieu se manifeste par un retour rapide à la situation antérieure. Quelle que soit la configuration de densité, cette dépression joue donc le rôle de puits pour la matière organique, sans que les importants processus chimiques et biochimiques qui s'y déroulent ne contribuent significativement à l'évolution des couches sous-jacentes

La modification écologique majeure permise par la déstratification correspond donc à la possibilité de minéralisations aérobies dans la couche profonde. Cette voie métabolique non exploitée en situation stratifiée permet une transformation plus complète du matériel particulaire et dissous. Ainsi, l'activité hétérotrophe estimée par l'incorporation d'un pool d'acides aminés marqués issus d'un hydrolysate de *Chlorelles* (exprimé en  $\mu\text{Ci l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) passe de 3,7 en période de stratification à 8,7 après la déstratification pour les niveaux inférieurs à 5 m (Torréon, non publié).

Comme pour tout milieu estuarien, l'évolution écologique à moyen et court terme observée en baie de Biétri est largement contrôlée par les événements hydroclimatiques qui affectent les milieux adjacents. L'hydrodynamisme permet la propagation de ces modifications au sein du milieu lagunaire et contribue à la variabilité à haute fréquence qui caractérise ces zones de transition. Dans ces milieux, la disparition périodique du gradient vertical de densité constitue un phénomène hydrologique majeur, qui permet un nouvel enrichissement de la couche euphotique. Dans la baie de Biétri, la distribution sur la verticale des éléments nutritifs accumulés dans la couche profonde ne se réalise pas. Ceci résulte de l'inexistence de mouvements convectifs,

théoriquement permis par la déstratification, mais interdits par la topographie particulière des fonds. En outre, la permanence et l'importance de la charge eutrophisante masqueraient probablement cet éventuel enrichissement. Ainsi, pour ce milieu, les conséquences biologiques de la déstratification sont sans comparaison avec l'ampleur des modifications hydrologiques et hydrochimiques observées à cette occasion.

## Bibliographie

- Arfi, R., P. Dufour & D. Maurer, 1981. Phytoplankton et pollution: premières études en baie de Biétri (Côte d'Ivoire) Traitement mathématique des données. *Oceanologica Acta*, 4: 319-329.
- Arfi, R. & D. Guiral, 1988. Un écosystème estuarien eutrophe: la baie de Biétri. In *Les lagunes tropicales africaines: l'exemple de la lagune Ebrié*. Dufour P., Durand J. R. et Zabi G. S. ed. - sous presse.
- Arfi, R., D. Guiral & J. P. Torréton, 1988. Cycle hydrologique annuel d'une baie eutrophe: la baie de Biétri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). - sous presse.
- Boatman, C. D. & J. W. Murray, 1982. Modelling exchangeable  $\text{NH}_4$  adsorption in marine sediment: process and controls of adsorption. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 99-110.
- Carmouze, J. P. & P. Caumette, 1985. Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplankton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18: 183-211.
- Ducklow, H. W., 1982. Chesapeake bay nutrient and plankton dynamics. I. Bacterial biomass and production during spring tidal destratification in the York river, Virginia, estuary. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 651-659.
- Fortier, L. & L. Legendre, 1979. Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplankton estuarien: stabilité verticale et profondeur critique. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 1325-1335.
- Fuhrman, J., J. W. Ammerman & F. Azam, 1980. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: distribution, activity and possible relationships with phytoplankton. *Mar. Biol.*, 60: 201-208.
- Furnas, M. J., T. J. Smayda & E. A. Deason, 1986. Nitrogen dynamics in lower Narragansett bay. II Phytoplankton uptake depletion rates of nitrogen nutrient pools and estimates of ecosystem remineralization. *J. Plankton Res.*; 8: 755-769.
- Glibert, P. M., 1982. Regional studies of daily seasonal and size fraction variability in ammonium mineralization. *Mar. Biol.*, 70: 209-222.
- Guiral, D., 1984. Devenir de la matière organique particulière dans un milieu eutrophe tropical. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17: 191-206.
- Guiral, D. & A. Lanusse, 1984. Contribution à l'étude hydrodynamique de la baie de Biétri (lagune Ebrié Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, XV: 1-18.
- Guiral, D., R. Arfi & J. P. Torréton, 1988. Conséquences biogéochimiques de la déstratification d'une baie eutrophe: la baie de Biétri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). - sous presse.
- Haas, L. W., 1977. The effect of spring-neap tidal cycle on the vertical salinity structure of the James, York and Rappahannock rivers, Virginia, USA. *Estuar. coast. Mar. Sci.* 5: 485-496.
- Hansen, D. V. & M. Rattray, 1966. New dimensions in estuary classifications. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 319-326.
- Hobbie, J. E., R. J. Daley & S. Jasper, 1977. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33: 1225-1228.
- Lemasson, L., J. Pagès, P. Dufour & J. L. Crémoux, 1981. Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14: 191-212.
- Margalef, R., 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol., Ann. rev.*, 5: 257-289.
- Minas, M., 1976. - Production organique primaire dans un milieu saumâtre eutrophe (Etang de Berre). Effet d'une forte dilution (dérivation des eaux de la Durance). *Mar. Biol.*, 35: 13-29.
- Neumann, G. & W. J. Pierson, 1969. Principles of physical oceanography. Prentice-Hall Englewood Cliffs N.J. XII + 545 p.
- Paasche, E. & S. Kristiansen, 1982. Ammonium regeneration by microzooplankton in the Oslo fjord. *Mar. Biol.*, 69: 55-63.
- Platt, T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep sea Res.*, 19: 183-187.
- Powell, T. M., P. J. Richerson, T. M. Dillon, B. A. Agee, B. J. Dozier, D. A. Godden & L. O. Myrop, 1975. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in lake Tahoe. *Science*, 189: 1089-1090.
- Sainclair, M., 1978. Summer phytoplankton variability in the lower St. Lawrence estuary. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35: 1171-1185.
- Serruya, M. Edlstein, U. Pollinger & S. Serruya, 1974. Lake Kinneret sediments; nutrient composition of pore water on mud water exchanges. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 489-508.
- Therriault, J. C. & T. Platt, 1978. Spatial heterogeneity of phytoplankton biomass and related factors in the near-surface waters of an exposed coastal embayment. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 888-999.
- Therriault, J. C., D. J. Lawrence & T. Platt, 1978. Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 900-911.
- Torréton, J. P., D. Guiral & R. Arfi, 1988. Bacterioplankton biomass and production during destratification in a monomictic bay of a tropical lagoon. - sous presse.

- Strickland, J. D. H. & T. R. Parsons. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd Can., 167 pp.
- Vandevelde, T., L. Legendre, J. C. Therriault, S. Demers & A. Bah., 1987. Subsurface chlorophyll maximum and hydrodynamics of water column. *J. mar. Res.* 45: 377-396.
- Van Wambeke, F., 1988. Numération et taille des bactéries planctoniques au moyen de l'analyse d'images couplée à l'épifluorescence. *Ann. Inst. Pasteur/Microbiol.*, 139: 261-272.
- Webb, K. L. & C. F. D'Elia, 1980. Nutrient and oxygen redistribution during a spring neap tidal cycle in a temperate estuary. *Science*, 207: 983-984.
- Yentsch, C. S. & D. W. Menzel, 1967. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep sea Res.*, 10: 221-231.