

Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire

TOME II - LES MILIEUX LAGUNAIRES



Éditeurs scientifiques

Jean-René DURAND

Philippe DUFOUR

Daniel GUIRAL

Soko Guillaume François ZABI



CRISTOM
Éditions

Environnement
et ressources aquatiques
de Côte-d'Ivoire



Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire

TOME II

Les milieux lagunaires

Jean-René DURAND, Philippe DUFOUR,
Daniel GUIRAL et Soko Guillaume François ZABI
Éditeurs scientifiques

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

1994

Pages de garde : Pêche à l'épervier dans les zones profondes : pendant que le piroguier stabilise l'embarcation, le pêcheur manœuvre le filet (*photos* E. Charles-Dominique).

Photos de couverture : Jean Baptiste Amon Kothias, CRO Abidjan

Au centre : Locodjro, village fondé par les pêcheurs de l'ethnie Ébrié dans la baie du Banco.

À gauche : Barrage flottant endiguant l'expansion de *Eichhornia crassipes* en lagune Ono.

En bas à gauche: *Sarotherodon melanotheron* mâle en phase d'incubation buccale.

À droite : Départ des équipes de pêche (*photo* E. Charles-Dominique).

Maquette de couverture et des planches couleurs : Pierre LOPEZ

Fabrication, mise en page et coordination : Marie-Odile CHARVET RICHTER

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

© ORSTOM 1994

ISBN 2-7099-1134-5 (édition complète)

ISBN 2-7099-1136-1 (tome II)

AVANT- PROPOS

Les lagunes et plus spécifiquement la lagune Ébrié sont très intimement liées à la culture, à l'histoire et au développement économique de notre pays.

Le percement du canal de Vridi, concrétisation et aboutissement de tant d'espoir et de travail, a permis une ouverture de la Côte-d'Ivoire sur le monde à travers la création du port d'Abidjan sur les berges lagunaires. Ces réalisations ont non seulement modifié les échanges commerciaux mais aussi et surtout bouleversé l'hydrologie et donc l'écologie du milieu naturel.

C'est avec grand plaisir que j'ai répondu à la sollicitation d'introduire cette somme de connaissances, fruit d'une collaboration exemplaire avec la France et tout particulièrement avec l'Orstom. Cet ouvrage s'inscrit dans une étude des divers écosystèmes aquatiques de la Côte-d'Ivoire et fait suite à un premier qui décrit l'environnement et les ressources du milieu océanique côtier.

Ce second tome se veut une présentation aussi complète que possible des connaissances acquises sur l'écosystème lagunaire Ébrié, milieu complexe car instable et hétérogène. Ces études remarquables par leur diversité et leur durée sont l'aboutissement des travaux définis et menés depuis le début des années soixante-dix par le Centre de recherches océanographiques d'Abidjan.

Au-delà d'un simple bilan monographique, qui correspondait néanmoins à une nécessité, ce livre a une réelle ambition de synthèse. En effet, après en avoir décrit et analysé les composantes physiques et biologiques, il propose une reconstruction de la mécanique complexe de l'écosystème, où l'homme et ses activités passées et présentes constituent un élément essentiel d'évolution.

Cette approche débouche logiquement sur des options d'aménagement dont les connaissances acquises permettront de prévoir et d'évaluer les impacts. Ouvrage scientifique de référence, il constitue donc un instrument indispensable pour la gestion et l'exploitation rationnelle et durable de cette lagune, fierté des Ivoiriens.

Au terme de cette présentation, il est important de souligner que la transposition possible, vers d'autres milieux lagunaires, des stratégies et des recommandations formulées donne une portée plus large aux conclusions de cet ouvrage qui dépasse ainsi nos frontières.

Pr. Saliou TOURÉ

*Ministre de l'Enseignement supérieur et de la
Recherche scientifique de Côte-d'Ivoire*



PRÉFACE

La position singulière des lagunes littorales explique leur histoire et leur attrait. Espace de transition entre le continent et l'océan, elles ne sont ni la terre, ni la mer. Comme les marins, les hommes des lagunes naviguent et pêchent mais, comme les paysans, ils aménagent l'espace, gèrent leurs ressources et pratiquent l'élevage. Les habitats laguno-lacustres sont anciens, sans doute parmi les plus anciens. Protégés des invasions tant maritimes que terrestres par l'accès périlleux des sites, protégés des convoitises par l'insalubrité d'un habitat qui n'est supportable qu'au prix d'une longue accommodation, les villages lagunaires ont traversé les temps dans leur espace secret, réservé aux hommes qui savent apprivoiser et respecter la nature. Mais notre siècle, poussé par des exigences qui ne sont plus de simples convoitises, s'accommode mal de ces isolements séculaires. La démographie s'accélère, les modes de vie changent ; de grandes cités s'édifient qui ont besoin d'eau, d'espace, de ports pour commercer, de réceptacles pour évacuer leurs déchets. Les littoraux abrités, les baies d'abord, maintenant les lagunes côtières, perdent leur isolement pour devenir des espaces de développement. Les puissants moyens du génie civil sont mis au service d'aménagements jugés autrefois impossibles. Côté mer, on déchire le lido, on creuse des chenaux d'accès ; côté terre, on draine les marais, franchit les rivières, construit des routes ; voilà pour les grands travaux. À une échelle qui, pour être plus discrète, n'est cependant pas moins décisive, l'invention du hors-bord, la production industrielle de filets plus légers, plus robustes, plus grands remettent en cause la gestion traditionnelle de l'espace et des ressources.

Chacun de nous, devant ces bouleversements, est partagé entre l'espérance et l'inquiétude. Pour l'espérance, notre « face » ingénieur encourage et poursuit tout ce qui aujourd'hui donne à l'homme les moyens de maîtriser son destin, d'alléger sa peine, de rompre son isolement. Pour l'inquiétude, notre « face » humaniste craint pour demain les conséquences perverses de cette agitation. Dépasant en effet une gestion traditionnelle qui préservait la complexité des grands écosystèmes, nous nous engageons dans la voie d'une maîtrise forcée mais partielle de notre environnement ; nous parions sur l'avenir plus que nous ne le prévoyons, et il est tout aussi naïf d'en espérer le meilleur que d'en craindre le pire. Dans ce grand mouvement, le rôle du scientifique est, au-delà de toute autre prétention, de conforter, parfois de réintroduire, le

rationnel. En matière d'environnement, il s'agit de regarder les grands écosystèmes naturels, et plus particulièrement les lagunes littorales qui nous intéressent ici, dans leur fonctionnement global et non sectoriel, d'apprécier avec le recul du temps et du jugement les effets non ou mal prévus des aménagements réalisés, de voir les choses en évitant à la fois la passion qui aveugle et l'indifférence qui méprise, d'être acteur sans être partisan, de comprendre plus que de juger.

Un magnifique exemple s'offrait avec l'étude de ces immenses lagunes littorales qui, sur près de 150 kilomètres, bordent le littoral de la Côte-d'Ivoire et séparent la forêt tropicale du golfe de Guinée. Depuis plus de trente ans, l'Orstom est présent dans cette région et sur ces eaux. Cette présence, d'abord mince, presque anecdotique, s'est progressivement renforcée, associant chercheurs français et ivoiriens de différentes disciplines, les rassemblant enfin dans un programme fédérateur dont le présent ouvrage constitue la synthèse. La tâche était difficile. La dimension du site, la complexité du sujet et jusqu'à l'identification même de son unité auraient sans doute voué à l'échec une telle ambition si elle avait été perçue d'emblée dans son immensité ; mais, bien au contraire, ce sont les interrogations ténues des premiers travaux qui ont généré des projets plus vastes et c'est par un enchaînement progressif, soutenu par une persévérance intelligente que l'ensemble a pris les dimensions que nous découvrons aujourd'hui.

L'ensemble de cette synthèse est ordonné en cinq grandes parties. Au-delà de leur contenu thématique, on appréciera particulièrement leur logique et leur complémentarité. C'est ainsi que la première partie, consacrée au contexte général, ne se borne pas à un exposé historique et géographique sensu lato de la lagune Ébrié mais introduit une notion fondamentale en écologie, celle de l'hétérogénéité spatiale, qui permet une partition de l'espace sur la base de descripteurs physiques. Le choix de ces descripteurs s'accorde avec la conviction, maintenant bien acceptée et que les auteurs rappellent à diverses reprises, selon laquelle les lagunes sont des écosystèmes « physiquement contrôlés » ; la partition ainsi proposée constitue donc le cadre pertinent dans lequel s'inscrit naturellement l'échantillonnage biologique.

La deuxième partie traite des compartiments biologiques, des microphytes aux poissons. On sait la difficulté qu'il y a à ordonner ces compartiments selon une hiérarchie qui respecterait les voies écologiques du réseau trophique plutôt que la voie traditionnelle de la systématique évolutive, que les auteurs ont suivie ici, à l'exception de la place des bactéries situées, en tant qu'organismes minéralisateurs, après les poissons. On appréciera en revanche que, presque partout, l'accent soit mis sur les descripteurs fonctionnels de ces compartiments : biomasse, production, exigences et comportements métaboliques, plus que sur les simples inventaires systématiques.

L'impact des activités humaines est abordé dans les deux parties suivantes consacrées respectivement aux pollutions et à l'exploitation des ressources. En ce qui concerne les pollutions, elles ne sont pas traitées sous l'aspect habituel d'un inventaire désolant mais davantage à travers les réactions de l'écosystème lagunaire à leur agression. C'est bien ce qui importe ; si l'on doit s'efforcer de réduire les flux polluants, autant les gérer à travers une bonne analyse de leur retour dans un cycle biologique « naturel », illustré ici par le fonctionnement de la baie de Biétri. L'exploitation des ressources est considérée sous un double aspect ; d'une part la ressource elle-même, c'est-à-dire la nature et l'évolution des stocks soumis à l'exploitation ; d'autre part les effets socio-économiques, c'est-à-dire l'analyse de l'évolution spontanée ou réglementée des collectivités de pêcheurs, sous la triple contrainte de la ressource elle-même, du marché et de sa réglementation, enfin du poids des traditions. Il n'est pas inutile de rappeler ici le rôle pionnier qu'a joué l'Orstom dans cette approche globale des pêcheries artisanales, notamment en Afrique.

Enfin, la dernière partie propose en guise de conclusion une réflexion en deux volets, l'un écologique, l'autre historique et sociologique. Ces réflexions couronnent l'ensemble de l'ouvrage dont elles ne peuvent être disjointes ; en effet, leur argumentation s'appuie sur les chapitres précédents non pour les résumer mais bien davantage pour les associer dans une description globale de l'écosystème lagunaire, moins technique mais plus audacieuse du point de vue conceptuel et prospectif ; il serait tout à fait souhaitable que ces excellentes pages soient reprises dans une publication à large diffusion.

Ma propre conclusion sera pour dire tout le plaisir que j'ai eu à lire cette synthèse des travaux sur la lagune Ébrié. Je souhaite que les lecteurs découvrent, au-delà de l'intérêt particulier de tel ou tel chapitre, toute la cohérence et la richesse de l'ensemble. Rares sont en effet les études globales d'un même écosystème, surtout lorsqu'il a les dimensions et la complexité de celui-ci ; je ne doute pas que cet ouvrage constitue une référence pour les décideurs et les scientifiques. Je ne doute pas non plus que son bon aboutissement ait une valeur d'exemple pour d'autres études qui associeront avec le même bonheur l'intérêt de la Recherche, du Développement et de la Coopération.

Michel AMANIEU
Professeur à l'université de
la Réunion

INTRODUCTION

Cet ouvrage est le second d'une synthèse intitulée *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Deux volumes dans un premier temps, sur l'écosystème marin et les écosystèmes saumâtres, auxquels devrait venir s'ajouter, plus tard, une contribution sur les eaux continentales ivoiriennes, fleuves et lacs de barrage. On aura alors, de l'aval vers l'amont, l'ensemble des paysages aquatiques qui, s'ils sont ivoiriens, n'en ont pas moins une signification plus générale à l'échelle régionale, celle du golfe de Guinée et de son climat.

Le présent volume a l'ambition de rassembler sous une forme résumée l'ensemble des connaissances scientifiques acquises sur les lagunes ivoiriennes, en prenant comme exemple central la lagune Ébrié — mieux connue et plus anthropisée — tout en se référant, chaque fois que nécessaire et possible, aux autres milieux mixohalins de Côte-d'Ivoire, les lagunes Aby et de Grand-Lahou, et en élargissant le champ dans un deuxième temps aux environnements saumâtres d'Afrique de l'Ouest et du nord du golfe de Guinée.

Plusieurs objectifs ont présidé à cette élaboration : présenter un condensé de l'ensemble des résultats acquis ces dernières années en y intégrant les études plus anciennes, souvent partielles mais tout aussi précieuses ; essayer d'être intelligible pour le plus grand nombre en gardant toute la rigueur scientifique ; marier harmonieusement recherches de base et recherches finalisées ; associer réflexion sur le fonctionnement naturel et conséquences de l'anthropisation.

L'acquisition des connaissances s'est surtout concrétisée depuis les années 1970 avec la structuration des recherches lagunaires, l'élaboration de programmes généraux et la mise à disposition de moyens importants : bateaux et laboratoires, matériel scientifique, chercheurs ivoiriens et français. De fait, c'est une histoire plus longue qui débute avec le siècle et où l'on peut distinguer quatre phases :

- Avant 1950 : la première moitié du ^{xx}e siècle se caractérise par un net désintérêt : guère plus de dix publications ont été recensées, présentant souvent un caractère exploratoire et académique (cf. la bibliographie sur les lagunes ivoiriennes, Charles-Dominique et Durand). Elles portent principalement sur la géographie, la géologie et l'éthologie. Notons que les travaux de Pelnard-Considère sur la dérive littorale ont apporté les éléments de base à la conception et à la réalisation du canal de Vridi.
- Les années 1950 connaissent un accroissement sensible des publications scientifiques (près de quarante). Avec l'ouverture du canal de Vridi, c'est toujours le milieu physique qui est à l'honneur avec des études sur la sédimentologie (Debyser), la géomorphologie (Le Bourdieu, Rougerie) et surtout sur le régime hydroclimatique d'Ébrié avant et après le percement du canal (Varlet). Toutefois apparaissent également quelques notes sur les pêches et les premières données de biologie (Binder et Rahm).

- Entre 1960 et 1970, le mouvement amorcé au cours de la période précédente ne s'est guère amplifié. Quantitativement, la production scientifique est du même ordre mais elle s'est diversifiée sans concertation réelle. L'intérêt a essentiellement porté sur la pêche et les pêcheurs (Briet ; de Surgy), ainsi que sur les poissons (Daget et Ilitis).
- À partir des années 1970, on assiste à un net accroissement du nombre des publications (75 % des publications répertoriées datent de cette décennie). Un projet global d'étude de la lagune Ébrié prend naissance en 1973 portant sur l'hydrobioclimat (description et fonctionnement des niveaux primaire et secondaire), la biologie et l'écologie des poissons et des crustacés d'intérêt économique, les pêches artisanales (méthodologie, récolte de statistiques, production, socio-ethnologie). Des données assez générales ont été recueillies sur la lagune de Grand-Lahou (milieu physique et pêches). En revanche, une étude plus suivie et plus approfondie a débuté en 1979 en lagune Aby qui s'est appuyée sur l'acquis de la lagune Ébrié.

Nous retiendrons donc **quatre phases d'acquisition des données** : une phase « historique », jusqu'en 1950, caractérisée par des études éparses, fruits de curiosités individuelles la plupart du temps ; une phase de recherches individuelles plus spécialisée entre 1950-1970 dans des domaines plus variés, mais cela sans concertation réelle ; une phase d'expansion dont témoignent les travaux variés et nombreux s'intégrant progressivement dans le cadre d'un projet d'études pluridisciplinaires concertées de l'ensemble de la lagune Ébrié. Si certaines des études menées contenaient en perspective une application probable, on assiste ces dernières années à une convergence entre les résultats acquis et les demandes des aménageurs.

Cette présentation historique ne rend pas réellement compte de la genèse réelle de l'ouvrage et des difficultés rencontrées pour bâtir un programme pluridisciplinaire cohérent sur les milieux saumâtres. Dans sa période moderne, la Côte-d'Ivoire a d'abord privilégié la recherche océanographique ainsi qu'en témoigne le tome I : *Le milieu marin*, édité par Le Lœuff, Marchal et Amon Kothias. L'intérêt pour les milieux saumâtres ne s'est développé qu'à partir du début des années 1970 avec deux points de repères significatifs. Le premier est représenté par les recherches entreprises par Garcia sur les populations marines exploitées de crevettes pénéides (*Penaeus notialis ex-duorarum*). La compréhension globale imposait l'étude de leur phase juvénile en milieu lagunaire où elles sont soumises à une exploitation par les pêcheries artisanales. Le deuxième point de repère est fourni par les efforts prémonitoires de A.K. Dia sur la biologie des mâchoirons (croissance de *Chrysichthys maurus ex-walkerii*) avec déjà un intérêt marqué pour l'aquaculture.

Il y eut à ce moment-là convergence d'intérêts et de circonstances qui ont permis d'avoir l'ambition de programmes plus vastes, englobant l'ensemble des milieux saumâtres et mettant en œuvre de front plusieurs disciplines : intérêt affiché pour les ressources vivantes dans le cadre d'un développement spectaculaire de la basse Côte-d'Ivoire ; disponibilité de chercheurs Orstom ayant acquis de l'expérience via l'étude du milieu marin ivoirien ; maturation des réflexions sur l'interface continent-océan dont la complexité effrayait quelque peu les hydrodynamiciens, les écologistes et les halieutes. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que, après une période pionnière assurée plutôt par des océanographes, ce sont des spécialistes des milieux continentaux qui ont plutôt pris le relais. On peut voir là l'influence primordiale des échelles d'étude, liées aux paysages, alors qu'il apparaît que la genèse des lagunes (cf. I-1), l'origine de certaines espèces (cf. II-4 à 7) et certains aspects du fonctionnement (cf. V-1) apparentent plutôt les milieux saumâtres aux milieux marins qu'aux milieux continentaux.

Dans l'absolu, il paraît sans doute possible de bâtir un projet de recherche pluridisciplinaire — ce qui se réfère à des représentations *a priori* de l'écosystème — ayant pour objectif de décrire l'essentiel du fonctionnement et des interactions de l'écosystème saumâtre en fédérant dans la mesure du nécessaire des sous-ensembles de disciplines allant des sciences physiques aux sciences humaines en passant par les sciences de la vie. Dans la réalité, ces projets restent extrêmement difficiles à mettre en œuvre pour un ensemble de raisons qui ont valeur de généralité : les représentations peuvent être de nature différente suivant les disciplines ; celles-ci n'intègrent pas les diverses échelles d'espace et de temps de la même manière, ce qui conduit à des unités descriptives différentes. Les variabilités — dont il faut tenir compte

quel que soit le point d'observation que l'on occupe — ne sont ni de même nature ni de même importance. Enfin, les contingences matérielles pèsent très fortement car il faut avoir en même temps les moyens et les compétences pour décrire un même état du système.

Les conditions de réalisation ont donc quelque peu contrarié la mise en œuvre du projet ; certes, l'ensemble de l'écosystème a été pris en compte par la plupart des disciplines, mais l'intégration n'a pu être que partielle car les données n'ont pas toujours été concomitantes. L'hydroclimat donne une bonne illustration du type de difficultés rencontrées. L'essentiel de la description de base des principaux paramètres de l'environnement (température, chlorophylle, oxygène, sels nutritifs) et de leurs variabilités spatio-temporelles à diverses échelles fut réalisé en 1975. Cette opération très lourde ne pouvait être renouvelée sur plusieurs cycles annuels successifs. Or, il s'est avéré que les conditions climatiques de 1975 étaient assez éloignées des conditions moyennes, que la variabilité climatique interannuelle était forte et que la basse Côte-d'Ivoire n'était pas épargnée par la sécheresse qui retentissait au premier chef sur les cours d'eau soudanais mais aussi sur les bassins guinéens (cf. I-4). Sans doute pourrait-on trouver d'autres exemples où la concomitance des observations n'est pas assurée, alors qu'on aurait pu penser qu'elle était nécessaire. Mais il s'avère à l'expérience que l'on peut tenir compte des différences ainsi introduites. Certes, 1975 fut une année particulière, mais la notion de moyenne est quelque peu illusoire et la surveillance continue des conditions climatiques permet, par le biais de mesures météorologiques et hydrologiques, d'apprécier la variabilité interannuelle, qui est d'ailleurs fortement modulée par les conditions locales et partiellement atténuée par l'inertie de l'écosystème aquatique.

Quoi qu'il en soit, et après avoir essayé d'illustrer les réalités d'un accomplissement difficile, nous n'hésiterons pas à souligner aussi les aspects positifs d'une démarche qui, à partir de recherches de base sur l'environnement et le fonctionnement de l'écosystème — d'abord dispersées mais de plus en plus fédérées — ont rapidement conduit à prendre en compte les interactions avec l'homme. Cette démarche s'est imposée naturellement, elle est donc d'autant plus satisfaisante pour une recherche impliquée en priorité dans le développement.

Deux exemples marquants illustrent cette évolution, ceux de l'aquaculture et de la microbiologie.

L'aboutissement à l'**élevage aquatique** a été le fait d'une maturation progressive. Des velléités de développement d'activités aquacoles en milieu lagunaire ont certes proliféré, comme partout ailleurs, dès les années soixante sans concrétisation ni pérennisation. Le Centre de recherches océanographiques ivoirien quant à lui a d'abord soutenu une recherche non finalisée devant conduire à une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème lagunaire, avec des programmes spécifiques sur l'environnement et les ressources. La cristallisation ne s'est produite réellement — entre 1975 et 1980 — qu'avec l'interprétation des données environnementales et biologiques conduisant à cerner les variabilités spatio-temporelles et l'adaptation des espèces susceptibles d'être choisies pour l'élevage. Ce sont donc à la fois les recherches sur l'environnement et sa variabilité, les peuplements et les cycles, les monographies des principales espèces et l'exploitation des stocks par les pêches artisanales qui ont fourni les points de départ pour l'aquaculture. Celle-ci a été définie comme un choix orienté *a priori* sur les espèces autochtones, élevées dans des structures implantées en milieu naturel, selon des méthodes adaptées au contexte socio-économique (cf. IV-4).

La décision d'initier une **étude bactériologique** de la lagune est née du constat d'une méconnaissance du devenir de la matière organique endogène ou exogène. L'étude a conclu à l'importance des bactéries en tant que minéralisatrices des matières organiques, ce qui était attendu, mais aussi en tant que producteurs de biomasse exploitable par le reste du réseau trophique, ce qui est plus original. En outre, compte tenu des temps de génération des organismes étudiés, l'importance de la variabilité à très haute fréquence est apparue comme une contrainte essentielle à intégrer. La nécessité d'un échantillonnage à haute fréquence pour l'étude simultanée des communautés bactériennes et des descripteurs physiques et biologiques a permis d'établir un schéma de fonctionnement de la baie urbaine de Biétri, tout à fait original et généralisable à d'autres milieux estuariens pollués (cf. III-1). Sur un autre plan, le fait de se doter de l'infrastructure (équipement analytique et personnel qualifié disposant d'une bonne connaissance des contraintes spécifiques des milieux lagunaires acquise lors des études des communautés bactériennes) a

autorisé la réalisation de recherches finalisées permettant de caractériser l'état sanitaire de la lagune Ébrié et d'analyser son rôle possible en tant que milieu assurant le maintien du caractère endémique de certaines maladies hydriques en basse Côte-d'Ivoire. Ces recherches, qui répondaient à une forte demande locale non formulée, connaissent un réel essor et les informations ainsi obtenues deviennent maintenant le support scientifique de tous les projets de restauration de l'écosystème lagunaire.

Ces deux exemples montrent tout le bénéfice qu'il y a à former et structurer une masse critique de compétences sur l'environnement et les ressources sans vouloir trop orienter les travaux des chercheurs. Cela suppose que l'on sache déjà que les répercussions sur le développement sont inéluctables, ce qui est le cas lorsque l'on sait que les interactions entre sociétés et ressources naturelles sont fortes, comme pour les milieux lagunaires ivoiriens en général et la lagune Ébrié en particulier.

L'ouvrage, structuré en cinq grandes parties, comporte vingt contributions qui synthétisent l'ensemble des connaissances en s'efforçant, chaque fois que possible et nécessaire, de mettre l'accent sur les aspects quantitatifs (biomasses, productions...) et leurs variabilités à diverses échelles d'espace et de temps.

Dans la première partie, on s'est efforcé de situer le contexte général en donnant des **repères historiques et physiques** et en résumant les connaissances acquises sur le climat et plus particulièrement l'hydroclimat. La deuxième partie s'appuie sur cette description générale pour fournir en huit chapitres l'information résumée sur les principaux niveaux et **groupes bioécologiques** en suivant une organisation ascendante des divers échelons trophiques. Le premier traite ainsi des sels nutritifs qui constituent la base de l'anabolisme et des productions lagunaires alors que le dernier est consacré aux bactéries dont les activités de minéralisation assurent un recyclage des éléments nutritifs. Nous avons choisi l'intitulé *De l'inerte au vivant* par opposition aux deux parties suivantes consacrées à l'**anthropisation** vue sous l'angle du milieu et sous l'angle des ressources vivantes. Il est cependant vrai qu'il s'agit d'un système naturel modifié par l'homme, ainsi qu'en attestent la percée du canal de Vridi, l'intensité des pêches artisanales, les pollutions... Enfin, le dernier volet de l'ouvrage conclut en deux chapitres d'une part ce que l'on comprend et suppose du fonctionnement global de l'écosystème, d'autre part dresse un bilan des interactions, réelles et potentielles, entre l'homme et le milieu « naturel ».

Nous pensons que la relative originalité de l'ouvrage que nous vous présentons ici réside dans le parti pris de considérer tout à la fois l'écosystème et son anthropisation comme des objets de recherche légitimes. Trop souvent en effet, l'accent est mis sur le milieu et les peuplements « naturels » en laissant de côté l'influence de l'homme ; en écho, les conséquences de l'action de l'homme sont trop souvent traitées d'un point de vue à court terme, sans bases de connaissances approfondies sur le milieu naturel. Cette originalité est aussi source de difficultés car le spectre des contributions nécessaires en est élargi, et malgré des travaux très importants et des contributions très variées, il n'en reste pas moins quelques lacunes. Par exemple, le chapitre IV-3 ne constitue qu'une vue partielle sur l'économie des ressources aquatiques alors que l'insertion de l'aquaculture justifierait l'attention de socio-économistes. Mais c'est dans la description du fonctionnement de l'écosystème que subsiste à notre sens la lacune majeure avec l'absence d'une modélisation hydrodynamique globale du système Ébrié. Malgré plusieurs tentatives, nous ne sommes pas arrivés à réunir en même temps la logistique indispensable et des compétences scientifiques, au demeurant peu courantes. On verra au chapitre I-4 que, pour regrettable qu'elle soit, cette carence qui aurait pu fragiliser l'ensemble des observations biologiques et écologiques a pu être surmontée pour l'essentiel (cf. V-1) et que le **caractère physiquement contrôlé** des lagunes a été clairement démontré ; il restera à intégrer l'incidence de la variabilité physique et chimique sur le fonctionnement biologique et l'organisation écologique.

Qu'il s'agisse de l'analyse écologique des écosystèmes côtiers et estuariens, de la dynamique et de l'usage des ressources renouvelables ou — plus largement — des interactions entre nature et société, ou de l'approche systémique, le contenu et l'évolution des recherches lagunaires en Côte-d'Ivoire sont tout à fait modernes. Ce n'est pas la moindre de nos satisfactions.

LES ÉDITEURS SCIENTIFIQUES

LE CONTEXTE

I

I-1 — Les typologies lagunaires

I-2 — Repères historiques

I-3 — Géologie et sédimentologie

I-4 — Hydroclimat et hydrochimie

LE SYSTÈME ÉBRIÉ DANS LES TYPOLOGIES LAGUNAIRES

Philippe DUFOUR, Jacques LEMOALLE et Jean-Jacques ALBARET

Introduction

Les lagunes, et plus généralement les milieux paraliques (étymologiquement : à côté de la mer), sont des écosystèmes originaux qui participent à la fois du domaine marin et du domaine continental. Foyers d'occupation humaine depuis les premiers temps, en raison de leur fonction d'abri et de leurs fortes ressources halieutiques, les lagunes sont plus que jamais l'objet de pressions liées aux méthodes modernes d'exploitation des ressources vivantes et minérales, au développement du tourisme, à l'urbanisation et à la construction de ports et de zones industrielles. Ces différentes activités ont chacune leurs contraintes propres souvent contradictoires, parfois génératrices de graves conflits.

En effet, une lagune est le plus souvent un milieu productif réputé sensible et d'une stabilité toute relative, même à l'état naturel. Son organisation et ses caractéristiques sont étroitement dépendantes de l'équilibre entre les influences marine et continentale. Des irrégularités climatiques ou l'érosion et la sédimentation dans la zone de communication avec la mer peuvent modifier rapidement cet équilibre. Souvent, les modifications dues à l'homme rendent moins perceptible l'évolution naturelle. Celle-ci mérite cependant d'être également prise en compte dans l'étude globale des caractéristiques d'un écosystème lagunaire et il faut souligner, ici encore, qu'une telle étude est un préalable à tout aménagement utilisant, d'une façon ou d'une autre, les propriétés remarquables des lagunes.

Devant la variété des milieux paraliques, le besoin de comparaison et de classification s'est très vite fait sentir. L'un des objectifs de cette classification est, d'une part, de pouvoir transférer sur un milieu nouveau les connaissances acquises sur des milieux semblables, d'autre part, de distinguer les caractères spécifiques d'un milieu donné de ceux communs à tous les types de lagunes.

Définition et origine des lagunes

La multiplicité des définitions proposées pour traduire le concept de « lagunes » renseigne sur le fait qu'il n'existe pas de critères universellement acceptés pour les différencier des baies, des estuaires, des marais côtiers et d'autres parties du paysage littoral (MEE, 1978). Tandis que la plupart des auteurs semblent vouloir exclure de leur définition des lagunes les embouchures larges de rivières et les mers intérieures, l'accord est moins net sur les bandes d'eaux marines peu profondes séparées de l'océan par une barrière. En général, les marais émergents en sont exclus. L'anglais inclut dans le terme de *lagoon* les lagons océaniques qui pour les francophones correspondent exclusivement à une étendue d'eau isolée de l'océan par le développement d'un récif corallien.

Nous retiendrons une définition très générale de LANKFORD (1977) fondée sur quelques aspects morphologiques communs :

« Une lagune est une dépression côtière située au-dessous du niveau moyen des océans, ayant une communication permanente ou temporaire avec la mer, mais isolée de celle-ci par un cordon ou tout autre type de barrière littorale. »

La notion de « lagune » *stricto sensu* est toujours synonyme de relation avec la mer (lagunes paraliques), au travers d'une « barrière » littorale (appelée également seuil, flèche, cordon ou lido) dont la morphologie détermine le régime hydrologique de ces milieux, et constitue un des facteurs les plus importants de la nomenclature lagunaire.

Si la barrière littorale est constituée d'une bande de sédiments permettant une communication régulière avec la mer au niveau de quelques « passes » (appelées aussi graus, exutoires ou émissaires) dont l'existence est conditionnée par le transit sédimentaire le long du littoral, on parlera de « bassins lagunaires » proprement dits. La lagune Ébrié appartient à ce type. On parlera parfois d'étangs littoraux (LEVY, 1971) lorsque les liaisons avec la mer sont plus épisodiques et liées aux actions conjuguées des vents, des marées, ou des tempêtes. Dans la toponymie française, l'utilisation des termes lac, étang, lagune dépend plus des habitudes régionales que de la nature des plans d'eau considérés.

Dans le cas de progradation rapide de la côte, les nappes lagunaires ne sont plus en communication avec la mer, même temporairement, et définissent ainsi des « lagunes supratidales » encore appelées « étangs », « lagunes fermées », « lagunes deltaïques ».

Enfin, un dernier type de « barrière lagunaire », issue d'un concrétionnement (biogénique) récifal, définit les « atolls » coralliens, très fréquents dans la ceinture intertropicale.

Les lagunes actuelles sont séparées de la mer par un cordon littoral. Celui-ci peut résulter de l'érosion côtière et former une flèche littorale barrant un estuaire ou une baie ; c'est notamment le cas pour de nombreuses lagunes de formation récente. Il peut être aussi constitué par une crête littorale (dunes de haut de plage) antérieure aux dernières transgressions marines qui ont ensuite submergé les dépressions situées entre le continent et la crête. Ce dernier type de formation est celui qui est retenu pour les lagunes de l'Afrique de l'Ouest (JUNNER 1940). Rappelons enfin l'hypothèse tectonique, déjà assez ancienne (DE BEAUMONT, 1845 ; JOHNSON, 1919) qui attribue l'existence de certaines lagunes à l'émergence progressive d'une barrière littorale. La figure 1 résume ces différents types de formation d'après LANKFORD (1977).

Les classifications des lagunes

Une typologie lagunaire peut difficilement prétendre être exhaustive ou polyvalente. Certains aspects seront donc nécessairement privilégiés. Nous présentons d'abord quelques exemples des grands types de classification (repris de l'étude de MILLET, 1986) avant de revenir plus en détail sur la position qu'occupe le système Ébrié et, plus généralement, les lagunes ouest-africaines.

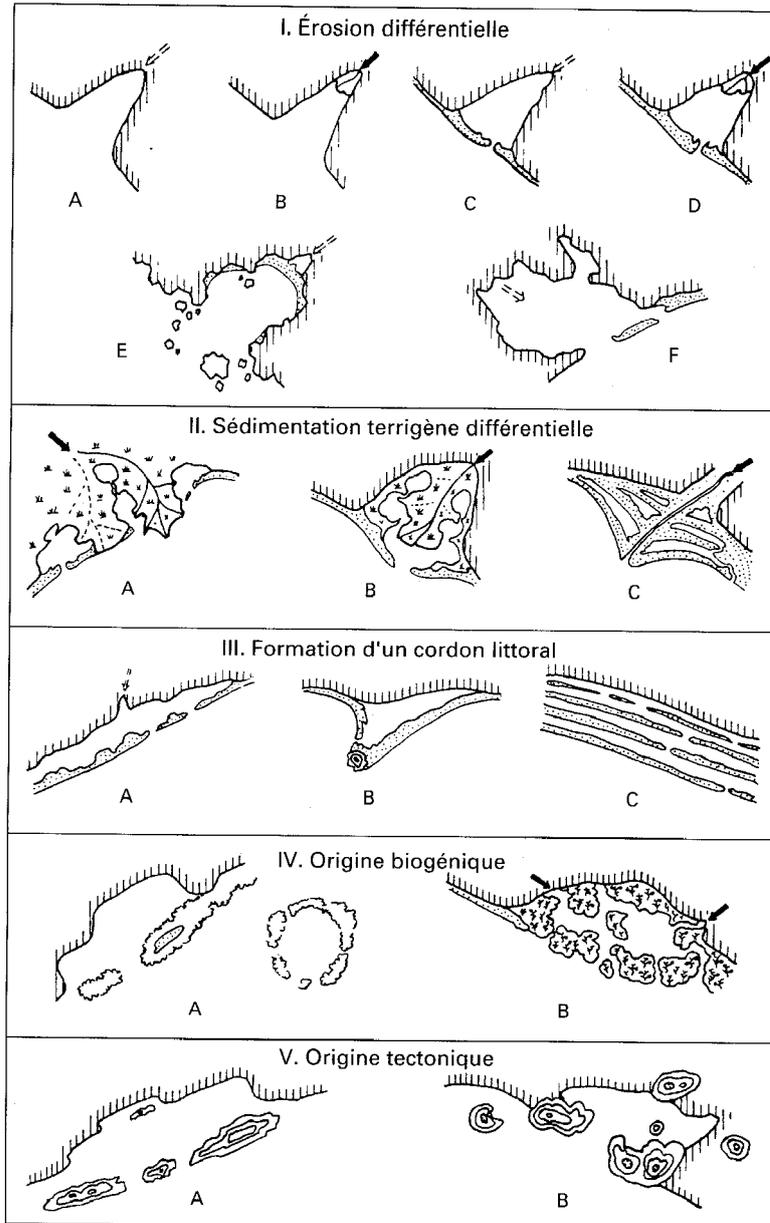


Figure 1

Les différents types de lagune en fonction du processus de formation (d'après LANKFORD, 1977).

APPROCHE MORPHOLOGIQUE ET HYDRODYNAMIQUE

LANKFORD (1977) privilégie la dynamique de la formation, avec des sous-classes rendant compte en partie de la plus ou moins grande ouverture sur le milieu marin (fig. 1).

NICHOIS et ALLEN (1981) reprennent une systématique du même type, fondée sur des critères dynamiques et énergétiques qui conditionnent les régimes hydrologiques et sédimentologiques, ainsi que l'évolution des différentes morphologies lagunaires. Ils distinguent deux facteurs dynamiques principaux à valeur systématique qui conditionnent aussi bien l'évolution que le fonctionnement des lagunes :

- l'effet des courants de marées et de décharge continentale ;
- l'effet des vagues et du courant côtier.

La figure 2 présente quatre types lagunaires selon NICHOLS et ALLEN, classés en fonction de l'influence dominante respective de chacun des deux facteurs. La lagune Ébrié appartient au type C. Le tableau I (d'après ces mêmes auteurs) présente schématiquement l'influence relative des différents processus de dynamique côtière, hydrologiques et sédimentologiques, associés à chacun de ces quatre types de lagunes.

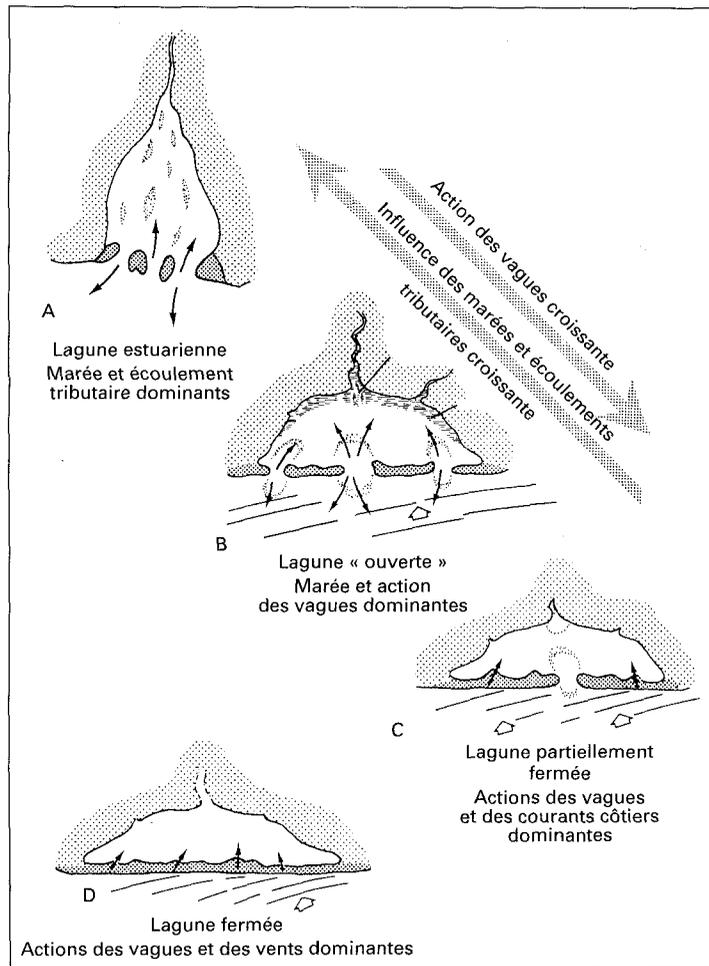


Figure 2

Quatre types lagunaires en fonction de l'importance des facteurs dynamiques et énergétiques (d'après NICHOLS et ALLEN, 1981).

HAYES (1979) propose une classification proche, avec une importance particulière donnée à la marée : type microtidal où le marnage inférieur à 2 m induit de longues barrières et peu de passes, et type macrotidal où le marnage, de 2 à 4 m, est associé à un effet des vagues plus ou moins sensible. D'où dans ce cas des passes importantes et un renouvellement fréquent des eaux. Les classifications qui se traduisent dans les faits par une plus ou moins grande ouverture sur la mer rejoignent celle de KIENER (1978) qui distingue notamment les lagunes vives, ouvertes sur la mer, et les lagunes mortes, rarement ouvertes. Une autre classification, celle de GROEN (1969), prend en compte la circulation laminaire qui est de type estuarien lorsque le courant de surface est orienté vers l'océan et le courant de fond vers la lagune, anti-estuarien lorsque ces courants sont inverses.

TABLEAU I
Caractéristiques dominantes des principaux types de lagunes côtières
d'après NICHOLS et ALLEN (1981)

	Type A Lagune estuarienne	Type B Lagune ouverte	Type C Lagune partiellement fermée	Type D Lagune fermée
Morphologie	Courtes barrières Chenaux profonds Zones intertidales	Barrières étendues Larges passes Deltas de marée	Barrières étendues Passes étroites Peu de deltas de marée	Barrière continue
Décharge continentale et marées	Fortes		à	Faibles
Action des vagues	Faible		à	Forte
Échanges avec la mer	Importants	Variables	Faibles	Percolations éventuelles
Processus dominants	Actions des courants continentaux et des marées	Actions des marées	Actions des crues, des vagues et courants côtiers	Actions des crues, du vent, de la production organique et des précipitations chimiques
Sédiments		Sable en aval Argile en amont	Sable à l'exutoire Argile dans le bassin	Argiles riches en matière organique, évaporites
Exemples	Allemagne	Hollande, Mississipi	Rockport Bay au Texas	Israël, lac Togo, golfe de Guinée

APPROCHE SELON LA QUALITÉ DES EAUX

Les lagunes peuvent aussi être classées selon la qualité de leurs eaux. C'est principalement la salinité qui a été jusqu'à présent utilisée. Selon DAHL (1956), les eaux lagunaires qui présentent de grandes variations de salinité sont dites poïkilohalines, ce qui les distingue des eaux homoïohalines océaniques ou continentales. Parmi les eaux poïkilohalines, AGUESSE (1957) distingue des catégories établies à partir de gammes de valeurs de salinité moyenne et des types fondés sur l'amplitude des variations de cette salinité.

Les catégories sont :

- eaux oligosaumâtres : salinité moyenne de 0,5 à 5 g . l⁻¹ ;
- eaux saumâtres : salinité moyenne de 5 à 16 g . l⁻¹ ;
- eaux polysaumâtre : salinité moyenne de 16 à 40 g . l⁻¹ ;
- eaux salées : salinité moyenne > à 40 g . l⁻¹.

Les types sont :

- type oligopoïkilohalin : le maximum et le minimum de salinité se situent dans la même catégorie ;
- type mésopoïkilohalin : le maximum et le minimum de salinité sont dans deux catégories adjacentes ;
- type polypoïkilohalin : le maximum est situé deux catégories au-dessus du minimum.

La classification retenue lors du symposium de Venise (1959) est simple et, à ce titre, souvent utilisée. Basée sur la salinité moyenne, elle ne rend que très imparfaitement compte des variations saisonnières :

- eau limnique à salinité de 0 à 0,05 g . l⁻¹ ;
- eau oligohaline à salinité de 0,05 à 5,00 g . l⁻¹ ;
- eau mésohaline à salinité de 5,00 à 18,00 g . l⁻¹ ;

- eau polyhaline à salinité de 18,0 à 30,00 g . l⁻¹ ;
- eau euhaline à salinité de 30,00 à 40,00 g . l⁻¹ ;
- eau hyperhaline à salinité supérieure à 40,00 g . l⁻¹.

APPROCHE ÉCOLOGIQUE

Une nouvelle classification fondée sur une approche écologique a été récemment proposée (GUÉLORGET et PERTHUISOT, 1983 ; FRISONI et GUÉLORGET, 1986). Elle privilégie la composition et la structure des peuplements. Les auteurs tendent à montrer que, contrairement à l'idée générale, la salinité n'est pas le principal facteur d'organisation des peuplements. De même qu'une classification et une zonation des rivières ont pu être proposées à partir des peuplements benthiques (LIES et BOTOSANEANU, 1963 ; VERNEAUX, 1977), les auteurs proposent pour les lagunes une zonation basée sur ces mêmes peuplements benthiques, généralement étayée par des observations sur les peuplements phytoplanctoniques. L'intérêt du benthos est d'intégrer en grande partie les variations rapides ou saisonnières des conditions de milieu. Il en résulte une définition de six zones de confinement, selon l'éloignement hydrologique et l'importance de la communication avec la mer. Chaque zone possède des caractéristiques propres quant aux relations entre les êtres vivants et le milieu qui les entoure. Les zones les plus confinées (les plus éloignées de la communication avec la mer) peuvent être soit oligohalines, soit hyperhalines. Chaque lagune est composée de deux ou plus de ces zones de confinement qui intègrent donc un ensemble de variables du milieu significatives pour l'écologie et la productivité. Il est donc possible de comparer différentes lagunes en fonction des dominances de type de confinement rencontrées.

On peut également noter que des auteurs tels WERFF, dès 1957, et ZIEMAN (1971) ont proposé de classer les milieux saumâtres d'après leur flore de diatomées.

Le système Ébrié dans les classifications proposées

Le système Ébrié, avec une superficie de 532 km², est la plus grande des lagunes qui émaillent le littoral de l'Afrique de l'Ouest, notamment de la Côte-d'Ivoire au Nigeria. Son bassin qui s'étend parallèlement à la côte sur 120 km est étroit (1 à 7 km) et peu profond (4,8 m en moyenne), bien que l'on note quelques « fosses » de 15 à 20 m de profondeur. Sa communication naturelle avec l'océan par l'embouchure du fleuve Comoé, son principal tributaire, s'est obstruée depuis l'ouverture du canal de Vridi en 1950. Sa réouverture par l'homme en 1987, essentiellement pour contribuer à la disparition de végétaux flottants envahissants (cf. II-3), ne s'est pas maintenue. L'ancien débouché de la Comoé a été de nouveau fermé naturellement en 1990.

L'environnement climatique de la lagune Ébrié est très semblable à celui des autres lagunes du littoral du golfe de Guinée, soumises comme elle au climat équatorial de transition. Cela est mis en évidence par la ressemblance des diagrammes climatiques de WALTER et LIETH (1967) pour la lagune Ébrié et la lagune de Lagos (fig. 3), situées respectivement à l'est et à l'ouest de cette région.

L'ensoleillement est assez fort toute l'année, avec toutefois d'importantes variations mensuelles, entre 80 et 200 h, dues aux variations de nébulosité, elles-mêmes liées aux variations de l'humidité (85 % en moyenne).

La température atmosphérique est modérément élevée et très stable, 26,2 °C en moyenne sur les deux lagunes. L'amplitude journalière excède souvent l'amplitude annuelle, de 7,6 °C sur la lagune Ébrié et de 9 °C sur la lagune de Lagos.

Les précipitations (2 100 mm sur la lagune Ébrié et 1 800 mm sur celle de Lagos) excèdent l'évaporation. Elles sont réparties sur deux saisons des pluies, d'avril à juillet et d'octobre à novembre.

Le régime des crues lagunaires (et de la dessalure) est très dépendant des affluents, les plus importants d'entre eux prennent naissance en zone soudanienne, au nord du 8^e parallèle nord, là où les précipitations, de 1 000 à 1 700 mm, sont concentrées en une seule saison de juillet à septembre.

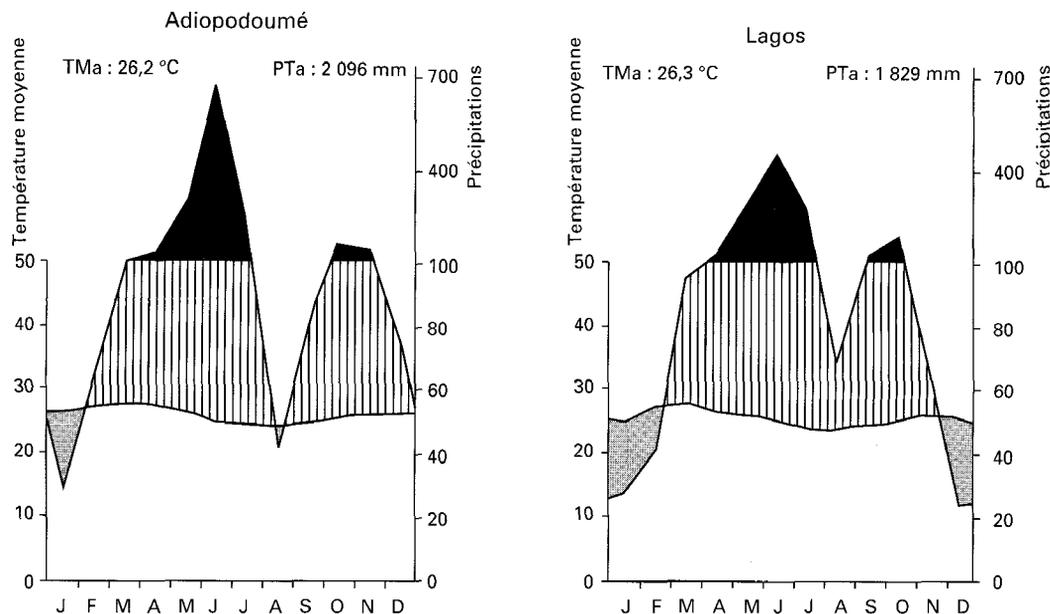


Figure 3

Diagrammes des climats dressés selon le modèle de WALTER et LIETH (1967) aux deux extrémités du golfe de Guinée : Adiopodoumé dans la région d'Abidjan et Lagos (DUFOUR, 1988).

TMa : température moyenne annuelle, PTa : précipitations totales annuelles.

Zones en pointillé : l'évaporation domine. Zone hachurée, les précipitations excèdent l'évaporation.

Zone noire : très fort déséquilibre.

La lagune Ébrié appartient au type III, variante A, de la classification de LANKFORD (1977) :

- Type III : dépressions côtières isolées par un cordon littoral sédimentaire élaboré et entretenu sous l'effet des vagues et des courants au cours des derniers 5 000 ans. Orientation le plus souvent parallèle à la côte. Milieux généralement peu profonds, soumis aux conditions de transformation sédimentaire littorale sous l'effet de courants continentaux et de marées, des vagues et des tempêtes.
- Variante A : lagunes à barrières sableuses simples, pouvant être très allongées, présentant un nombre variable de passes en relation permanente ou temporaire avec la mer et soumises essentiellement aux actions des vents et des courants.

Toutes ces lagunes sont caractérisées par des apports terrigènes continentaux importants ainsi que par une dynamique littorale très intense. Ainsi, la lagune Ébrié est dominée par l'influence permanente des vagues (orientées couramment à 45° de la côte), par celle du courant de Guinée, ainsi que par l'influence saisonnière des upwellings côtiers.

La définition de zones écologiques homogènes ou encore d'un certain nombre d'unités fonctionnelles est l'une des étapes indispensables — voire l'un des objectifs — d'une étude globale telle que présentée dans cet ouvrage. Dès le début des études, et sur la base d'observations préliminaires, le système Ébrié, du fait de son évidente hétérogénéité tant spatiale que temporelle, a été divisé en plusieurs secteurs. Par la suite, et bien que largement confirmée dans son ensemble, cette zonation initiale a été plus ou moins modifiée selon les « compartiments » écologiques étudiés par les différents auteurs.

À la fois véritable estuaire de fleuve soudano-sahélien, lac d'eau douce, lagune oligo-, méso- ou polyhaline, ouverte ou fermée-confinée suivant la région et la saison, la lagune Ébrié, ou plutôt le système Ébrié, couvre bon nombre des catégories proposées par les diverses classifications sur la base des caractéristiques hydrologiques ou écologiques. Il constitue d'une certaine manière, à lui seul, une véritable palette des principaux types de milieux paraliques d'Afrique occidentale.

RÉFÉRENCES

- AGUESSE (P.), 1957.— La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue. Nouvelle tentative de classification. *Vie et Milieu*, 8 (4) : 341-365.
- BEAUMONT (E. DE), 1845.— Leçons de Géologie Pratique. Paris : 223-252.
- DAHL (E.), 1956.— Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. *Oikos*, 7 (1) : 1-21.
- DUFOUR (P.), 1988.— Les lagunes de Côte-d'Ivoire. In : M.J. Burgis, J.J. Symoens (Eds), African wetlands and shallow water bodies. II-Repertory. Paris, *Trav.et Doc. Orstom*, 211: 155-177.
- FRISONI (G.F.) et GUÉLORGET (O.), 1986.— De l'écologie lagunaire à l'aquaculture. *Pour la science*, 103 : 58-69.
- GUÉLORGET (O.) et PERTHUISOT (J.P.), 1983.— Le domaine paraliq. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Paris, *Trav. Lab. géologie, École norm. sup.*, 16, 136 p.
- GROEN (P.), 1969.— Physical Hydrology of coastal lagoons. In : G.F. Phleger, R.P. Ayala-Castanares (Eds), *Lagunas costeras*. Simposio, Unam-Unesco, nov. 1967, Mexico : 275-280.
- HAYES (M.O.), 1979.— Barrier island morphology as a function of tidal and wave regime. In : P. Leatherman (Ed.), *Barrier Islands*. New York, Academic Press : 1-27.
- ILIES (J.) et BOTOSANEANU (L.), 1963.— Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation des eaux courantes considérées du point de vue faunistique. *Mitt. Internat. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 12 : 1-57.
- JOHNSON (D.W.), 1919.— Shore processes and shoreline development. New York, 584 p.
- JUNNER (N.R.), 1940.— In : *Gold coast geol. survey bull.*, 11.
- KIENER (A.), 1978.— Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Paris, Masson, 220 p.
- LANKFORD (R.R.), 1977.— Coastal lagoons of Mexico : their origin and classification. In : M. Wiley (Ed.), *Estuarine Processes*. Academic Press, vol. 2 : 182-215.
- LEVY (A.), 1971.— Eaux saumâtres et milieux margino-littoraux. *Rev. Geogr. Phys. et Géol. Dyn.*, XIII (3) : 269-278.
- MEE (L.D.), 1978.— Coastal lagoons. In : J.P. Riley, R. Chester (Eds), *Chemical Oceanography*, 7. New York, Academic Press : 441-490.
- MILLET (B.), 1986.— Hydrologie et hydrochimie d'un milieu lagunaire tropical : le lac Togo. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 228 p.
- NICHOLS (M.) et ALLEN (G.), 1981.— Suspended sediment transport in coastal lagoons and estuaries. In : *Coastal lagoon research. Present and future. Unesco Technical Papers in Marine Science*, 33 : 27-80.
- Simposio sulla classificazione delle acque salmastre.— Venezia 8-14 Aprile 1958. *Arch. Océanogr. Limnol.*, XI, 248 p.
- VERNEAUX (J.), 1977.— Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». Déterminisme approché de la structure biotypologique. *C.R. Acad. Sciences, D*, 284 : 77-79.
- WALTER (H.) et LIETH (H.), 1967.— *Klimadiagramm Weltatlas*. Jena, VEB, G. Fischer Verl.
- WERFF (A. van der), 1957 à 1972.— *Diatomeenflora Van Nederland*. Dix fascicules édités par l'auteur. Westzijde 3 A, de Hoef (U), Pays-Bas.
- ZIEMAN (H.), 1971.— Die Wirkung des Salzgehaltes auf die Diatomenflora als Grundlage für eine biologische Analyse und Klassifikation der Binnengewässer. *Limnologica*, 8 (2) : 505-525.

REPÈRES HISTORIQUES

Jean-René DURAND et Soko Guillaume François ZABI

L'ouvrage que nous présentons s'attache, à partir de données essentiellement récentes, puisque recueillies depuis le milieu des années 1970, à décrire et expliquer le fonctionnement lagunaire actuel. Il est utile de resituer les diverses étapes anthropiques à partir des quelques données existantes depuis les premières présences humaines ayant sans doute peu d'influence sur l'écosystème naturel jusqu'aux interventions récentes qui l'ont profondément modifié. En effet, la nécessité de doter la Côte-d'Ivoire d'installations maritimes appropriées à l'importance de son développement économique a conduit, après diverses tentatives, à la percée du canal de Vridi (1950) et à l'établissement du port d'Abidjan.

C'est là véritablement le repère de l'époque moderne avec le développement de la ville d'Abidjan qui ne comptait que 65 000 habitants lors de l'ouverture du canal. Notre présentation s'articulera donc autour de cette date clef de 1950, en présentant schématiquement l'homme et l'écosystème originel, puis les bouleversements apportés par le canal, enfin la période moderne avec le développement d'Abidjan et ses conséquences.

La lagune Ébrié avant Vridi

Depuis 6 000 à 7 000 ans le niveau marin est resté très stable (cf. I-3) et c'est au cours de cette période de stabilité que se sont constitués les cordons littoraux qui ont isolé les lagunes et certains estuaires pour créer les milieux saumâtres caractéristiques du paysage littoral actuel. Le système lagunaire en Côte-d'Ivoire se localise essentiellement dans la partie sud-est du pays, région peuplée d'une mosaïque de groupes humains souvent désignés sous le nom de « lagunaires ». Cette dénomination, inadéquate à l'égard de certaines ethnies, traduit « l'embaras des classificateurs, autrefois voyageurs et commerçants, aujourd'hui ethnologues, face à une réalité fort complexe et très mouvante » (VERDEAUX, 1981). L'existence ancienne de premiers occupants sédentaires a été mise en évidence par l'étude

d'amas coquilliers tant sur le littoral marin que sur les rivages lagunaires (*cf. infra*). À partir de la fin du XVII^e siècle, de vastes mouvements migratoires mettent en présence les migrants et les sédentaires autour des systèmes lagunaires.

Les quelques repères anciens que nous possédons concernent surtout les ressources vivantes et peuvent s'organiser en trois périodes : la plus ancienne intitulée faute de mieux « préhistorique » est mal délimitée chronologiquement et correspond à l'interprétation des amas coquilliers. Les deux plus récentes — précoloniale et coloniale — correspondent à des modes d'exploitation et des contextes socio-économiques différents et mieux connus, au moins qualitativement.

PÉRIODE PRÉHISTORIQUE

Les amas coquilliers sont connus de longue date et ont été signalés au long des zones côtières du golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Ghana, Bénin, Nigeria), aux alentours des systèmes lagunaires, des embouchures fluviales et en bordure des plages actuelles (RIVALAIN, 1984). Ces amas se présentent sous formes de buttes constituées en totalité ou avec une forte dominance de coquilles de mollusques. Ils furent d'abord considérés comme des formations naturelles, liées aux transgressions marines. Cette interprétation fut ensuite démentie, dès les premières investigations archéologiques sérieuses (CHENORKIAN, 1983 et 1984), par trois faisceaux d'arguments :

- présence de vestiges archéologiques ;
- datations au ¹⁴C les situant entre 2 000 av. J.-C. et 1 500 apr. J.-C. environ ;
- caractère souvent monotypique de leur composition.

En Côte-d'Ivoire, les coquillères sont particulièrement fréquentes et importantes, tant sur le littoral marin (sites d'Abrébi et Toukouzou par exemple, *in* RIVALAIN, 1984) que sur les bords lagunaires. D'après CHENORKIAN (1983) les amas coquilliers lagunaires dépassent la centaine et « leur masse totale serait, selon les évaluations, comprise entre 500 000 et 1 500 000 tonnes réparties en ensembles de différentes tailles, de 450 000 à 270 000 tonnes ». Les plus anciennes, au nord de la lagune Ébrié, dateraient de 1700 av. J.-C. alors qu'en lagune Aby, les coquillères auraient été constituées aux environs de 500 apr. J.-C. (POLET, comm. pers.).

Alors que les coquillères maritimes sont constituées d'une malacofaune diversifiée, essentiellement marine, les amas lagunaires se caractérisent par la dominance d'une seule espèce de mollusque, *Corbula trigona*, qui peut représenter plus de 99 % des coquilles. Dans le cas de la coquillière de Songon Dagbé, étudiée par CHENORKIAN, les rares mollusques autres que *Corbula* sont essentiellement des gastropodes du genre *Pachymelania*, qui ont sensiblement la même répartition écologique que *Corbula* avec une euryhalinité élevée puisqu'ils supportent des salinités allant de 1 à 20 g . l⁻¹ (*cf.* II-5).

Le caractère anthropique de ces amas à *Corbula* étant reconnu, il restait à préciser la nature de l'activité humaine ayant conduit à leur constitution. Après avoir démontré que l'hypothèse d'une utilisation comme appâts de pêche ne pouvait être retenue, CHENORKIAN soutient l'idée d'une consommation directe des mollusques. Hypothèse étonnante s'agissant d'un bivalve d'aussi petite taille — de l'ordre de 1 à 2 cm — mais vraisemblable étant donné les très fortes concentrations de ces animaux sur les hauts-fonds sableux (jusqu'à plus de 100 000 ind. par m² !) et la facilité de leur récolte. CHENORKIAN a même pu établir que « la collecte des coquillages disponibles se faisait par dragage et que cette activité était très certainement périodique ».

Nous pourrions ajouter, en fonction de ce que nous savons maintenant de l'écologie de l'espèce (*cf.* II-V), que les fortes concentrations du faciès à *Corbula*, seules compatibles avec une récolte en masse, ne se trouvent que dans des milieux très oligohalins (1 à 5 g . l⁻¹). Les salinités actuelles dans la région de Songon Dagbé sont très supérieures, ce qui confirmerait le caractère plus oligohalin de la lagune Ébrié il y a 3 000 à 4 000 ans.

PÉRIODE PRÉCOLONIALE ⁽¹⁾

Le XIX^e siècle est dominé en lagune Ébrié par la traite de l'huile de palme autour de laquelle s'organise une véritable division régionale du travail. Sur les quatre groupes « ethniques » qui peuplent le pourtour de la lagune, deux sont spécialisés dans la production d'huile, le troisième fait l'intermédiaire entre les navires de commerce européens et les producteurs, enfin le dernier, confiné à la pêche, vend son poisson aux producteurs d'huile.

Les méthodes de pêche alors en vigueur sont de deux types :

- engins individuels utilisés dans le cadre familial pour subvenir aux besoins quotidiens (nasses, lignes appâtées, éperviers et bois creux) ;
- engins collectifs : « pêcheries » surtout sous forme de barrages pouvant atteindre plusieurs centaines de mètres, associés à des chambres de capture et construits en nervures de palmier assemblées à l'aide de lianes, mais aussi des sennes de rivage, filets actifs beaucoup plus petits que les sennes modernes (cf. IV-2), tissés en fibre de raphia et tirés par 6 à 7 hommes. Ces engins sont construits et exploités dans le cadre du lignage et leurs captures sont surtout destinées à la commercialisation.

Il n'y a pas à cette époque de véritable marché au poisson mais plutôt une série de circuits de commercialisation contrôlés par les aînés de lignage (interdiction faite aux femmes d'acheter du poisson directement aux producteurs, obligation pour les jeunes gens de remettre leur production à leur père qui en redistribuera lui-même une partie à son oncle).

PÉRIODE COLONIALE ⁽¹⁾

Elle ne débute véritablement dans la région qu'à partir de 1910. Les effets conjugués d'une nouvelle circulation monétaire et de la pénétration en lagune d'acheteuses de poisson allochtones aboutissent à la déstructuration des circuits commerciaux préexistants. Cette perte de contrôle des aînés sur la commercialisation se traduit très vite par des changements techniques. Les sennes sont rapidement abandonnées et si les pêcheries disparaissent plus progressivement, elles sont désormais mises en œuvre dans un cadre plus restreint (la cour et non plus le lignage) qui ne peut manquer d'influencer sur la taille et donc sur le volume de capture de ces engins. Cet abandon des techniques collectives s'effectue au profit d'un développement de la pêche individuelle. Les jeunes préfèrent alors se consacrer aux techniques individuelles, rendues plus fiables par l'introduction des fils de coton et des hameçons d'acier puis, plus tard, diversifiées par l'adoption de nouveaux engins (filets maillants), qui leur permettent une commercialisation autonome de leur production. L'abandon définitif des pêcheries interviendra ultérieurement, après l'ouverture du canal de Vridi. Les modifications du milieu naturel consécutives à ce percement sont, en effet, à l'origine des proliférations de crabes et de tarets qui détruisent trop rapidement les palissades de bois.

En tout état de cause, à la fin de cette période qui se situe vers la fin des années cinquante, l'organisation de la production piscicole est caractérisée par une atomisation des producteurs. Ayant pris leurs distances par rapport aux formes de coopération et aux liens de « solidarité » familiaux, ils se présentent en ordre dispersé face aux nouvelles stratégies d'occupation que vont développer les propriétaires de grands filets au cours de la période ultérieure (cf. *infra* et IV-1 et 2).

La création d'un port en eaux profondes et le percement du littoral furent les grands chantiers de l'époque coloniale. Cependant, il faut aussi faire état de l'établissement de canaux de jonction entre trois systèmes lagunaires soit, d'ouest en est, Grand-Lahou, Ébrié et Aby, qui permettent d'avoir une voie d'eau navigable de près de 280 km, parallèle au cordon littoral (cf. I-4, fig. 5). Pour ce faire, il fallut creuser deux canaux : d'abord le canal d'Assagny entre la lagune de Grand-Lahou et l'ouest d'Ébrié (1912-1918), puis le canal d'Assinie qui ne fut percé qu'après la Seconde Guerre mondiale (à l'est d'Ébrié, entre la région de Grand-Bassam et la lagune d'Assinie, elle-même en communication avec la lagune Aby).

⁽¹⁾ D'après VERDEAUX (1979 et 1981).

Le canal de Vridi ⁽¹⁾

Au long de sa moitié occidentale, le littoral ivoirien n'offre aucun site naturel favorable à la création d'un port maritime en eaux profondes. La force de la barre — comme partout ailleurs le long du golfe de Guinée — rend l'accès des côtes difficile et dangereux. D'où la construction de wharfs en pleine eau qui n'offraient qu'un palliatif insatisfaisant : transbordements indispensables, volumes manipulés limités, sécurité relative des installations. Le premier wharf de Grand-Bassam fut d'ailleurs détruit par un raz de marée le 19 août 1923. En revanche, le milieu lagunaire présentait plusieurs sites ayant toutes les caractéristiques favorables : eaux calmes et abritées, profondeurs propices et possibilité d'opérer des liaisons directes entre trafics maritimes et ferroviaires. Ce dernier point était déterminant pour la volonté coloniale, grâce au chemin de fer, « d'évacuer vite et à peu de frais des quantités considérables de marchandises et de matières premières depuis les pays de la Boucle du Niger » (SEM-BI, 1975 : 112). Il devait s'écouler plus de 60 ans entre les premières observations de Binger en 1889 et l'inauguration du canal de Vridi en 1951. Deux conceptions s'opposèrent avec la coupure du littoral d'une part, l'amélioration et l'utilisation de l'embouchure de la Comoé d'autre part.

PREMIÈRES TENTATIVES : 1889-1908

Le site actuel du port d'Abidjan avait été identifié dès 1889 par Binger qui signala l'existence d'une vallée sous-marine — connue maintenant comme le canyon du Trou-sans-Fond — en face de Petit-Bassam (cf. I-3, fig. 4). Le cordon littoral était particulièrement étroit à cet endroit alors que la lagune offrait des abris importants et des eaux profondes. Il y avait donc des conditions exceptionnelles favorables au creusement d'un port (HOUDAILLE, 1900).

L'idée d'un canal navigable fit son chemin et le premier projet portuaire d'Abidjan fut présenté en 1900. Il comportait le creusement d'un canal de 800 mètres aux environs de Petit-Bassam, le dragage des parties les moins profondes de la lagune et la création de quais à Abidjan. L'emplacement initialement choisi fut modifié en 1903 pour pouvoir construire de longues jetées, il fallait donc éviter de trop grandes profondeurs et s'éloigner du Trou-sans-Fond.

Les travaux commencèrent en décembre 1903 mais les ouvertures furent très sporadiques jusqu'en 1907 : sous la pression de la crue lagunaire l'ouverture s'élargissait quelques mois et se refermait avec la décrue de la Comoé. « Il y eut là, de 1905 à 1907 [...] une lutte épique contre l'ensablement. » Les moyens mis en jeu étaient peut-être insuffisants, mais il y eut surtout une incompréhension du rôle majeur que devait jouer le canyon sous-marin vis-à-vis de la dérive littorale responsable de l'ensablement. On peut encore voir les traces de cette tentative avortée au sud de la baie de Biétri (fig. 1).

Après examen des raisons de cet échec, il fut décidé de procéder à des études complémentaires « portant sur les diverses solutions possibles, tant à l'ouest de la jetée actuelle qu'à l'embouchure de la Comoé ». Mais l'examen des coûts respectifs incita les autorités à ne plus encourager le creusement d'un canal navigable et à privilégier la solution fluviale.

PROJET D'AMÉLIORATION DE L'EMBOUCHURE DE LA COMOÉ

L'aménagement de l'embouchure de la Comoé parut préférable économiquement et techniquement.

Techniquement, il fallait construire « deux digues presque parallèles [...] permettant [...] aux embarcations de franchir le banc et mouiller dans la fosse de Mossou dont le rivage se prêtait admirablement à la construction de quais [...]. De là, on pourrait [...] facilement [...] atteindre Abidjan où des quais seraient construits en attendant d'y aménager ultérieurement un port ».

⁽¹⁾ Nous empruntons à Z. SEM-BI, dont l'ouvrage sur la politique coloniale des travaux publics (1975) comporte un chapitre intitulé *Études et projets du port de la Côte-d'Ivoire*, l'essentiel de ce paragraphe où figurent des extraits de ce texte entre guillemets.

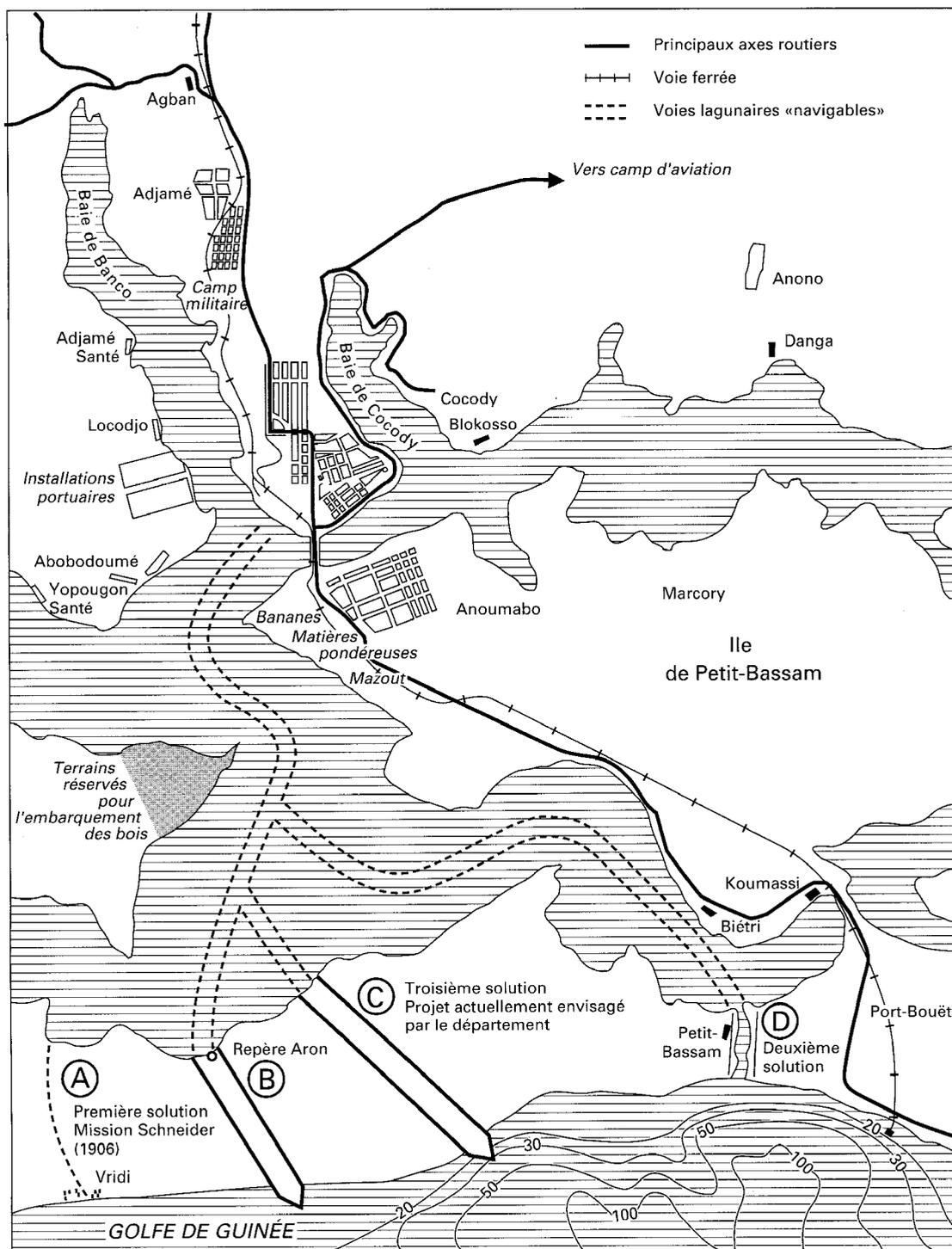


Figure 1

Évolution du projet d'aménagement du port d'Abidjan en 1935 (d'après SEM-BI, 1975). A et B : Projets de coupure du littoral qui n'ont pas été exécutés. C : La solution qui était alors envisagée fut effectivement réalisée après la Seconde Guerre mondiale. D : Première tentative de 1908-1912 ; le cordon littoral est maintenant continu et la seule trace à l'intérieur de la baie de Biétri est le diverticule du « Bidet ». Notons que la baie de Biétri est maintenant semi-fermée à son extrémité occidentale avec l'extension du port (comparer avec les cartes du chapitre III-2).

Économiquement, cette solution impliquait l'existence de deux ports, un port intérieur, Abidjan, au prix de trajets un peu plus longs pour les navires, et un port de façade qu'il était logique de situer à Grand-Bassam, la ville commerciale la plus importante en 1913.

Le projet Comoé paraissait donc devoir passer à une phase de réalisation quand survint la Grande Guerre. Les études furent relancées en 1919 mais pour aboutir à des conclusions tout à fait différentes. Il fut en effet souligné que l'on ne pouvait résoudre de façon satisfaisante le problème de liaison entre le port de Grand-Bassam et le terminus de chemin de fer situé à Abidjan. En effet, une liaison fluviale via la lagune n'était envisageable qu'au prix de dragages fréquents et importants. D'autre part, l'insalubrité de Grand-Bassam à l'époque et ses liaisons difficiles avec l'intérieur du pays jouèrent aussi en faveur d'Abidjan. Mais après plus de vingt années de tergiversations, la nécessité d'un port commercial en Côte-d'Ivoire devenait de plus en plus pressante et l'on se réorienta définitivement — malgré l'insuccès des premières tentatives — vers un chenal navigable à Abidjan.

LE PROJET DÉFINITIF

Les solutions techniques avaient été infructueuses, mais les enjeux économiques étaient parfaitement pressentis dès le début du siècle : « [...] l'établissement de ce port rénoverait radicalement la vie économique de la colonie par l'introduction relativement facile des chalands et des remorqueurs dans le réseau fluvial et lagunaire, [...et assurera] l'exportation de produits négligés, l'essor maritime et commercial du pays ». L'extraordinaire accroissement du trafic dans les années vingt confirmait cette nécessité absolue : entre 1924 et 1928, le trafic augmentait de 40 % et les transbordements et transports lagunaires liés à l'utilisation du wharf de Grand-Bassam compliquaient inutilement la tâche. De ce fait, l'administration décida la création d'un nouvel accès maritime à Abidjan et choisit d'y faire aboutir la voie ferrée, qui devait être prolongée, au-delà de Bouaké, vers la Haute-Volta. En définitive, Abidjan fut préféré à Grand-Bassam, indépendamment de tout accès direct à la mer et il fut décidé « la construction du wharf maritime de Port-Bouët, du wharf lagunaire de la Baie du Banco, d'un pont flottant sur la lagune Ébrié, tandis que le Service des Travaux publics allait entreprendre l'établissement de la voie ferrée de liaison de 12 km entre Abidjan et le wharf maritime ».

Mais l'utilisation de wharfs à Abidjan ne constituait elle aussi qu'un palliatif et l'opportunité du port en eau profonde s'imposait. En 1927, le gouverneur général de l'AOF commanda une dernière fois une étude d'emplacement. Les conclusions de 1928 écartaient définitivement le projet Comoé et recommandaient la création d'un canal navigable par coupure du cordon littoral. La permanence de ce chenal pouvait être garantie sous réserve d'un choix attentif du site et de la mise à disposition de moyens suffisants. L'emplacement définitif se situait dans la partie la plus étroite du littoral, non loin du village de Vridi, à 10 km environ à l'ouest de Port-Bouët. Cet emplacement permettait d'utiliser le canyon du Trou-sans-Fond comme piège de la dérive littorale interrompue ⁽¹⁾, tout en étant suffisamment éloigné de l'accore pour la construction des deux jetées de protection prévues (PELNARD-CONSIDÈRE, 1935).

Mais les adversaires du port d'Abidjan ne désarmèrent pas aussitôt et quelques années supplémentaires furent perdues sous l'influence de divers groupes de pression. En premier lieu, les commerçants et propriétaires fonciers de Grand-Bassam ne voyaient pas sans inquiétude le recentrage des activités économiques sur Abidjan devenu, en 1934, la capitale de la Côte-d'Ivoire en remplacement de Bingerville. En second lieu, les tenants d'un port à Sassandra, bien que cette ville ne fût pas réellement en concurrence avec Abidjan. Finalement, les études hydrotechniques du port furent achevées en 1935 mais le feu vert définitif pour l'ensemble du projet ne fut donné qu'en 1939 pour un achèvement prévu en 1943. Suspendus pendant la guerre, les travaux ne s'achevèrent qu'en 1950. Il s'était ainsi écoulé plus de 60 ans depuis les premières observations de Binger. L'inauguration officielle eut lieu le 5 février 1951. Cette date constitue un repère historique de premier ordre avec le développement économique de la Côte-d'Ivoire et la croissance fulgurante d'Abidjan, qui ne comptait que 65 000 habitants en 1950 (tabl. 1 et fig. 2).

⁽¹⁾ Interruption qui ne fut quand même pas sans conséquences comme en témoigne l'évolution du littoral de Port-Bouët, à l'est du canal, où l'on observe une accélération très importante de l'érosion côtière qui affecte par ailleurs tout le littoral ivoirien (MARTIN, 1977).

TABLEAU I
Croissance de la ville d'Abidjan entre 1912 et 1988,
d'après ANTOINE *et al.* et Direction de la statistique de Côte-d'Ivoire

Année	Population	Taux d'accroissement annuel moyen (%)	Pop. Abidjan Pop. totale (%)	Pop. Abidjan Pop. urbaine (%)
1912	1 400		0,3	21
1920	5 370	1912-1934 : + 12,0		
1934	17 000			
1945	46 000			
1950	65 000	1934-1955 : + 10,0	3	29
1955	125 000			32
1960	180 000			
1963	254 000	1955-1963 : + 9,3	7	33
1970	550 000			38
1975	951 000			44
1978	1 269 000	1963-1975 : + 11,6	14	46
1979	1 415 000			
1988	1 929 000	1975-1978 : + 10,3	17	
(1995)	(2 500 000)	1978-1979 : + 11,5		
		1979-1988 : + 3,8		
		(1988-1995 : + 3,8)		

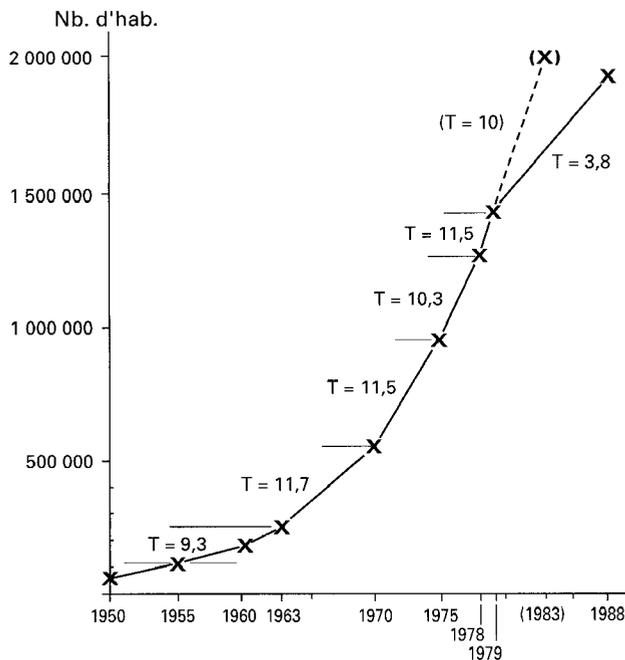


Figure 2

Évolution de la population d'Abidjan au cours des quarante dernières années (cf. tabl. I). Les 2 millions d'habitants auraient été atteints dès 1983 si le taux d'accroissement annuel, T (%), s'était maintenu autour de 10 %.

L'ÉPOQUE MODERNE

Depuis l'indépendance, proclamée le 8 août 1960, la Côte-d'Ivoire a connu une expansion économique remarquable, notamment au cours de la période 1960-1975. Celle-ci s'est accompagnée d'une forte urbanisation dont le symbole est le développement d'Abidjan qui n'est pas sans conséquences sur la lagune Ébrié dont les rives et les îles ont servi de substrat à la capitale économique de la Côte-d'Ivoire.

À l'échelle du pays, les 70 dernières années sont celles d'un puissant dynamisme démographique : « la population du pays a doublé entre les années 1920 et 1955, puis à nouveau entre 1955 et 1975 et doublera encore probablement entre 1975 et 1992 » (ANTOINE *et al.*, 1989). Ce phénomène s'accompagne d'une véritable explosion urbaine dont les taux d'accroissement sont supérieurs à celui de la population totale. D'après ANTOINE *et al.*, la population urbaine représentait 24,5 % du total en 1965, 42,5 % en 1983 et la projection pour 1990 donnait un chiffre de l'ordre de 55 % !

Dans cette évolution démographique le poids d'Abidjan est particulièrement important, avec un taux d'accroissement remarquablement stable jusqu'au début des années 1980, se situant autour de 10 % (tabl. I). Une valeur aussi élevée pendant une durée aussi longue a des conséquences spectaculaires : la population d'Abidjan se situait autour de 50 000 habitants au lendemain de la Seconde Guerre mondiale ; elle avait quintuplé en 1963 et atteignait 1,4 million d'habitants en 1979 (tabl. I et fig. 2).

Pour la première fois depuis 70 ans, la dernière décennie voit une inflexion très nette de la croissance d'Abidjan. Sur la base d'un taux d'accroissement annuel moyen de l'ordre de 10 %, les 1 400 000 habitants de 1979 auraient dû devenir 3 350 000 en 1988. Le recensement général de 1988 (DUBRESSON, comm. pers.) — dernier chiffre fiable — donne une population de l'ordre de 1 930 000 habitants.

Le taux d'accroissement moyen entre 1979 et 1988 est ainsi en réalité de 3,8 % et traduit une décélération très rapide au début des années 1980. En supposant que ce taux soit maintenu pour les années suivantes, les 2,5 millions d'habitants ne seraient atteints qu'aux environs de 1995. Ce ralentissement de la croissance d'Abidjan au cours des années 1980 est lié à la crise économique que traverse la Côte-d'Ivoire. La diminution de l'emploi entraîne un ralentissement des flux migratoires et même une inversion de ceux-ci avec retour dans les zones de départ ou au bénéfice des villes moyennes (ANTOINE, comm. pers.).

Prenant acte de ce ralentissement, la municipalité d'Abidjan a effectué une révision des projections démographiques jusqu'en 2010. Jusqu'en 1995, l'hypothèse retenue correspond à un taux d'accroissement de 4,5 % et conduirait à une population de 2,8 millions d'habitants.

Au-delà de cette date, deux hypothèses de croissance démographique sont envisagées :

- la croissance se poursuit à 4,5 % l'an jusqu'en 2000 pour se ralentir ensuite à 4 % si la situation actuelle se maintient ;
- la croissance remonte à 6 % l'an sous l'effet d'une reprise économique soutenue.

Ces hypothèses débouchent sur les perspectives suivantes :

- hypothèse basse : 3,5 millions d'habitants en 2000 et 5,2 millions en 2010 ;
- hypothèse haute : 3,6 millions d'habitants en 2000 et 6,5 millions en 2010.

L'emprise spatiale de la ville suit la progression démographique : de 1930 à 1950, la ville ne compte que trois quartiers, le Plateau central, Treichville et Adjamé. À partir de 1950, « la ville portuaire, deuxième étape du développement de l'agglomération, correspond au démarrage économique consécutif à l'ouverture du canal de Vridi et à l'aménagement du Port » (ANTOINE *et al.*, 1989). Ensuite, de nouveaux espaces sont envahis, Yopougon, et l'est de la lagune, la Riviera (*cf.* aussi HAERINGER, 1977).

L'essentiel de l'expansion d'Abidjan s'est donc produit depuis l'indépendance (180 000 habitants) et le poids de l'agglomération est devenu particulièrement lourd depuis 1975 (1 000 000 d'habitants). Les conséquences pour le milieu lagunaire sont multiples : pression accrue sur les ressources vivantes avec une demande très supérieure à l'offre (*cf.* IV-21) ; développement économique et pollutions industrielles (*cf.* III-1 et 2) ; eaux usées et pollutions organiques (*cf.* III-1) ; grands travaux avec l'extension du port, la digue de Port-Bouët, l'extraction de sables lagunaires (AMON KOTHAS et ZABI, 1979), etc. (*cf.* V-2).

En conclusion de ce très rapide panorama, nous rappellerons que l'acquisition des connaissances a elle aussi une histoire, marquée par différentes étapes (CHARLES-DOMINIQUE et DURAND, 1982) :

- Avant 1950 : la première moitié du ^{xx}^e siècle se caractérise par un net désintérêt : guère plus de 10 publications ont été recensées, présentant souvent un caractère exploratoire et académique. Elles portent principalement sur la géographie, la géologie et l'ethnographie. Notons que les travaux de PELNARD-CONSIDÈRE (1935) sur la dérive littorale ont apporté les éléments de base à la conception et à la réalisation du canal de Vridi.
- Les années 1950 connaissent un accroissement sensible des publications scientifiques (près de 40). Avec l'ouverture du canal de Vridi, c'est toujours le milieu physique qui est à l'honneur avec des études sur la sédimentologie (Debyser), la géomorphologie (Le Bourdier, Rougerie) et surtout sur le régime hydroclimatique de la lagune avant et après le percement du canal de Vridi (Varlet). Toutefois apparaissent également quelques notes sur les pêches et les premières données de biologie (Binder et Rahm).
- Entre 1960 et 1970, le mouvement amorcé au cours de la période précédente ne s'est guère amplifié. Quantitativement, la production scientifique est du même ordre mais elle s'est diversifiée sans concertation réelle. L'intérêt a essentiellement porté sur la pêche et les pêcheurs (Briet ; De Surgy), ainsi que sur les poissons (Daget et Illis).
- C'est depuis les années 1970 que l'on assiste à une nette accélération des publications (75% des publications répertoriées jusqu'en 1982 datent de ces douze dernières années). Un projet global d'étude d'Ébrié prend naissance en 1973 portant sur l'hydroclimat (description et fonctionnement des niveaux primaires et secondaires), la biologie et l'écologie des poissons et des crustacés d'intérêt économique, les pêches artisanales (méthodologie, récolte de statistiques, production, socio-ethnologie). On assiste aussi à une ouverture vis-à-vis des autres lagunes ivoiriennes. Des connaissances très générales ont été réunies sur la lagune de Grand-Lahou (milieu physique et pêches). En revanche, une étude plus suivie et plus approfondie a débuté en 1979 en lagune Aby en s'appuyant sur l'acquis de la lagune Ébrié. C'est ainsi qu'une analyse de l'exploitation par la pêche artisanale a permis de comparer et de généraliser à l'échelle des systèmes lagunaires ivoiriens les observations réalisées en lagune Ébrié (CHARLES-DOMINIQUE, 1993).

En définitive, nous retiendrons quatre phases d'acquisition des données : une phase « historique » jusqu'en 1950 caractérisée par des études éparses, curiosités individuelles la plupart du temps ; une phase de recherches individuelles plus spécialisées entre 1950-1970 dans des domaines plus variés mais ceci sans concertation réelle ; une phase d'expansion aux travaux variés et nombreux s'intégrant progressivement dans le cadre d'un projet d'études pluridisciplinaires concertées de l'ensemble de la lagune Ébrié. Certaines des études menées contiennent en perspective une application probable. Enfin, ces dernières années, on assiste à une convergence entre les thèmes de recherche et les demandes des aménageurs (cf. V-2).

RÉFÉRENCES

- AMON KOTHIAS (J.B.) et ZABI (S.G.), 1979.— Conséquences bio-écologiques d'une extraction de sable en baie d'Adiopodoumé. *Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, NDR, 39/79*, 11 p. *multigr.*
- ANTOINE (P.), DUBRESSON (A.) et MANOU-SAVINA (A.), 1989.— Abidjan, côté cours. Paris, Karthala-Orstom, 277 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1993.— L'exploitation de la lagune Aby (Côte-d'Ivoire) par la pêche artisanale. Dynamique des ressources, de l'exploitation et des pêcheries. Thèse doct., Univ. Montpellier-II, 407 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.) et DURAND (J.R.), 1982.— Bibliographie : Les lagunes de Côte-d'Ivoire. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, VIII (4), 29 p.
- CHENORKIAN (R.), 1983.— Contribution d'une étude de la malacofaune à la connaissance de l'économie des amas coquilliers et de la paléoécologie des lagunes de Basse Côte-d'Ivoire. 1^{er} Symposium Archéologie et sciences de la nature, Bordeaux, 25 p. *multigr.*
- CHENORKIAN (R.), 1984.— Étude typologique de la céramique de la couche 1 de l'amas coquillier de Songon Dagbé (Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, 1 (XII) : 21-41.
- HAERINGER (P.), 1977.— Abidjan 1976, Occupation de l'espace urbain et péri-urbain. In : Atlas de Côte-d'Ivoire, Min. Plan-Orstom-IGT, B4C.
- HOUDAÏLE (C.), 1900.— Mission d'étude du chemin de fer et du port. Historique. Description. Voies et moyens d'exécution. Paris, 16 p. *multigr.*
- LE LOEUFF (P.), MARCHAL (E.) et AMON-KOTHIAS (J.B.) éd., 1993.— Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, Orstom, 600 p.
- MARTIN (L.), 1977.— Morphologie, sédimentologie et paléogéographie au Quaternaire récent du plateau continental ivoirien. Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 61, 265 p.
- PELNARD-CONSIDÈRE (J.), 1935.— Le Port d'Abidjan. Études actuelles et essais sur modèle réduit. *Ann. Phys. Globe France Outre-Mer*, 10, 26 p.
- RIVALLAIN (J.), 1984.— Apports des sondages archéologiques et des résultats d'enquêtes orales à la connaissance du milieu marin et humain du littoral du golfe de Guinée : un exemple ivoirien en pays Alladian. *Ann. Univ. Abidjan*, XII : 45-71.
- SEMI-BI (Z.), 1975.— La politique coloniale des travaux publics en Côte-d'Ivoire (1900-1940). *Ann. Univ. Abidjan*, 1 (II), 358 p.
- VERDEAUX (F.), 1981.— L'aïzi pluriel. Chronique d'une ethnie lagunaire de Côte-d'Ivoire. Thèse, École hautes études en sciences sociales, 303 p.
- VERDEAUX (F.), 1986.— Du pouvoir des génies au savoir scientifique. Les métamorphoses de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Cah. Étud. Africaines* 101-102, XXVI (1-2) : 145-171.

GÉOLOGIE ET SÉDIMENTOLOGIE

Jean-Pierre TASTET et Daniel GUIRAL

Par définition, une lagune est une **dépression** littorale, au-dessous des basses mers, séparée de la mer ouverte par une **barrière** dont l'origine peut être sédimentaire, organique ou même structurale (LANKFORD, 1977 ; NICHOLS et ALLEN, 1981 ; BIDET *et al.*, 1982). Cette dépression est en relation éphémère ou permanente avec la mer par l'intermédiaire d'un **chenal** (ou de plusieurs chenaux) naturel(s) ou artificiel(s). Située en bordure du continent, une lagune intercepte les **apports continentaux** liquides et solides qui, sans elle, seraient directement évacués en mer.

L'origine des lagunes côtières est récente et liée aux dernières variations glacio-eustatiques : variations du niveau de la mer en relation avec les périodes de développement des calottes glaciaires (TASTET, 1974 ; LANKFORD, 1977 ; TASTET, 1979 ; NICHOLS et ALLEN, 1981 ; BIDET *et al.*, 1982). La dernière glaciation remonte à 18 000 ans BP. Elle a provoqué un abaissement de la mer à 110 m au-dessous du niveau actuel, découvrant une grande partie des plateaux continentaux, favorisant le creusement des vallées côtières. Ces dépressions ont été envahies par la remontée marine qui suivit. Depuis 5 000 à 0 000 ans, la relative stabilité du niveau marin autour du zéro actuel a favorisé la création de barrières sédimentaires (cordons sableux) ou d'origine biologique (récifs), voire structurales ou volcaniques, qui séparent les dépressions ennoyées de la mer ouverte, créant ainsi de nombreux systèmes lagunaires sur les côtes du monde entier. Des tropiques aux zones polaires, 13 % des côtes sont bordées de lagunes (NICHOLS et ALLEN, 1981). La lagune Ébrié n'échappe ni à cette définition, ni à cette origine :

- elle occupe un ensemble de dépressions d'origine fluviale, dont le tracé est parfois guidé par la structure tectonique du substrat continental ;
- elle est séparée du golfe de Guinée par une barrière sédimentaire constituée de cordons sableux parallèles, d'âge holocène ;
- elle est en relation permanente avec l'océan depuis 1950 par le canal artificiel de Vridi et en relation éphémère par la passe de Grand-Bassam, réouverte en 1987 alors qu'elle était fermée depuis 1972. Auparavant, cette embouchure naturelle était en général ouverte chaque année en période de crue et se refermait plus ou moins régulièrement en étiage ;

— elle reçoit du continent trois fleuves (la Comoé, la Mé et l'Agnéby) et de petites rivières côtières qui, avec les précipitations, apportent un volume d'eau variant de $2,3 \cdot 10^9$ à $22,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (cf. I-4).

Nous étudierons successivement :

- le cadre géologique de la dépression lagunaire ;
- sa morphologie ;
- les apports sédimentaires et la nature des fonds ;
- la dynamique et le bilan sédimentaires ;

avant de conclure sur les caractères originaux du système lagunaire Ébrié.

Cadre géologique de la dépression lagunaire

Le système lagunaire Ébrié est enchâssé dans les formations peu déformées du bassin sédimentaire côtier où se distinguent plusieurs unités morphosédimentaires dont la distribution géographique est commandée par la structure en demi rift du socle profond (TASTET, 1971 ; TASTET, 1979).

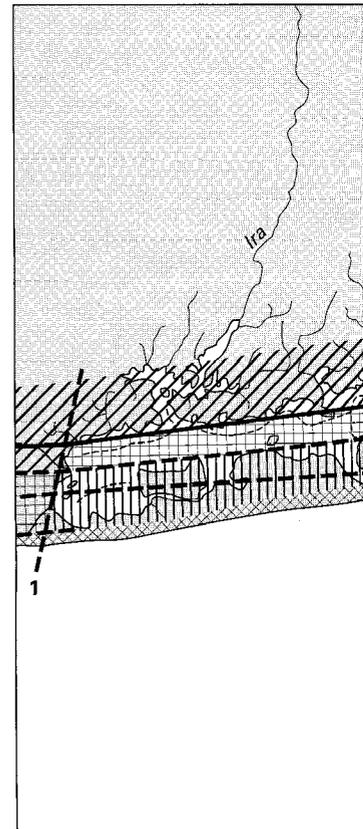
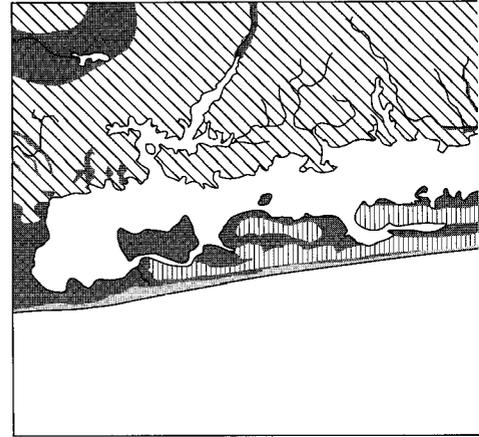
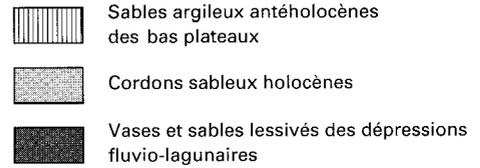
LES UNITÉS MORPHOSÉDIMENTAIRES DES RIVES LAGUNAIRES (fig. 1)

De **hauts plateaux**, constitués par les formations sablo-argileuses du Méso-Cénozoïque (« Continental terminal »), dominant au nord, de 50 m au maximum, le plan d'eau lagunaire. Les unités lagunaires Aghien et Potou sont presque entièrement enchâssées dans les hauts plateaux.

Les **bas plateaux** dominent en général la rive sud des lagunes de 10 à 12 m. Ils sont constitués de sables argileux azoïques, continentaux, d'âge antéholocène (TASTET, 1979). Ces sables, moins argileux et plus homogènes que ceux du Continental terminal, se seraient mis en place par épandage en nappes pendant la régression antéholocène, aux dépens des formations sédimentaires plus anciennes.

Une origine marine de ces **bas plateaux** n'est pas à exclure. Ils correspondraient alors à une ancienne barrière littorale, édifiée aux environs de 120 000 ans BP lors du pénultième haut niveau marin. Ces formations sont fréquemment rencontrées sur les littoraux du Brésil (MARTIN et SUGUIO, 1975 ; MARTIN *et al.*, 1980 ; VILWOCK, 1984 ; LONG *et al.*, 1989) mais pour l'instant aucune preuve morphologique ou sédimentologique ne vient conforter cette interprétation dans le cas des milieux côtiers de l'Afrique de l'Ouest.

Les **cordons sableux** parallèles sont d'âge holocène ; leur altitude varie de 2 à 6 m. On peut y distinguer deux générations. La



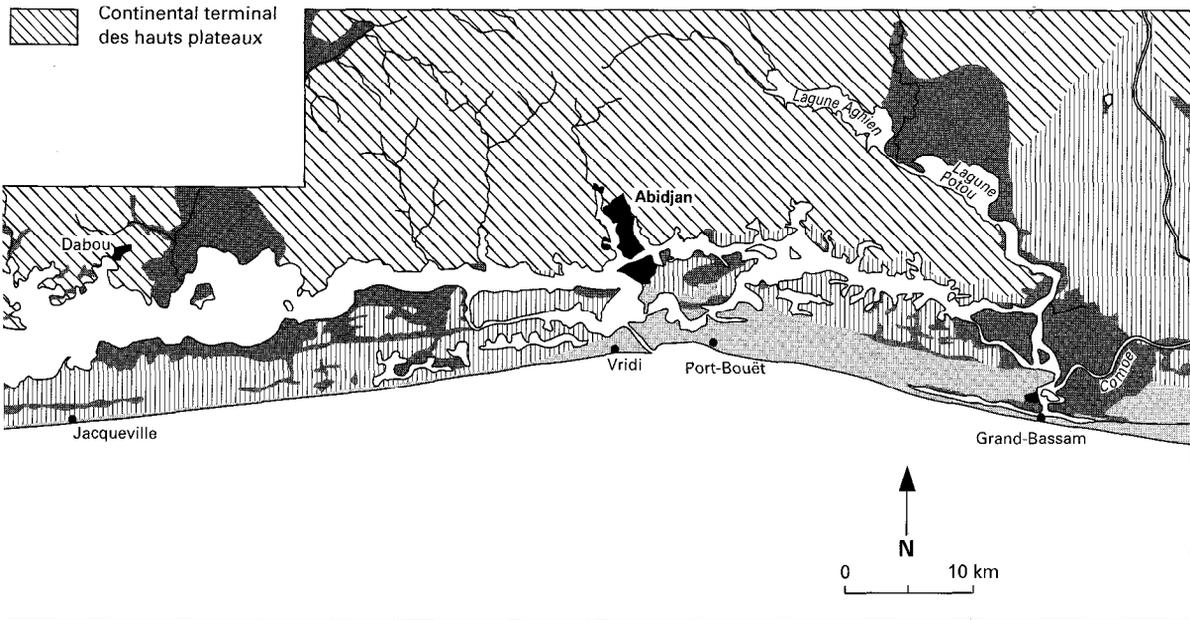


Figure 1
Carte géologique des abords de la lagune Ébrié.

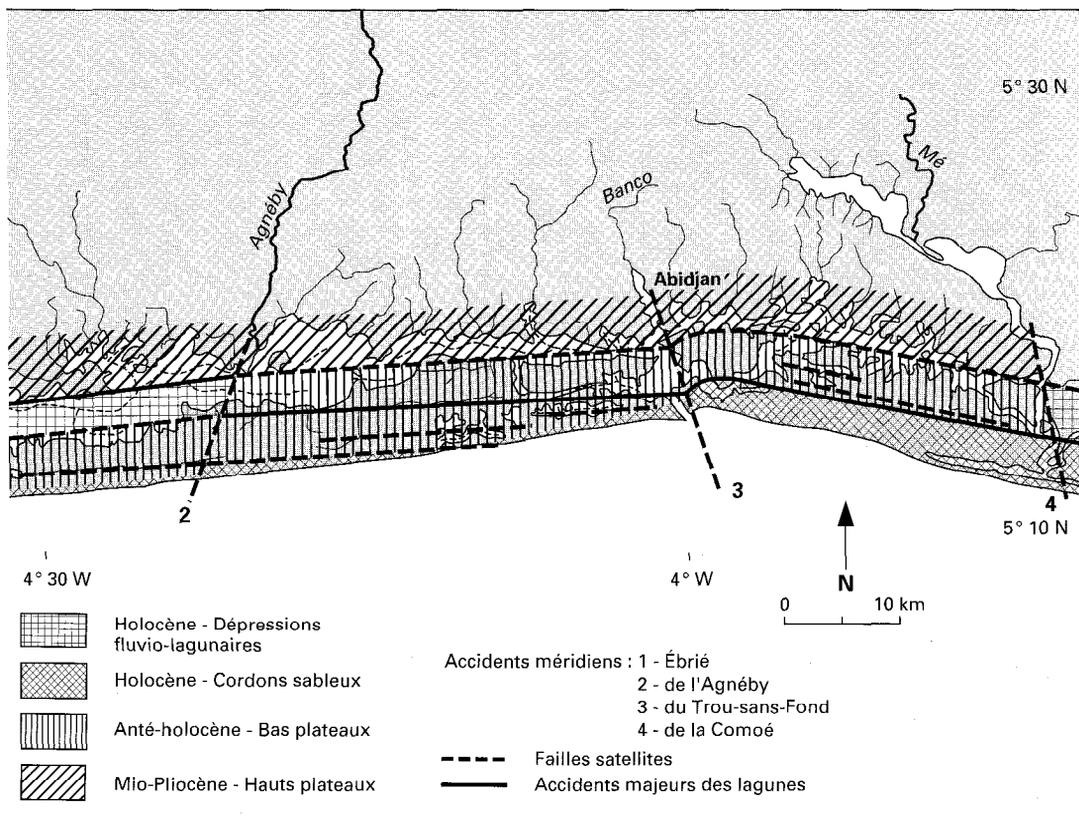


Figure 2
Schéma structural des abords de la lagune Ébrié.

plus ancienne, constituée de sable blanc, présente parfois de nombreux crochets d'embouchure. La plus récente est formée de rides parallèles de sable roux avec, à proximité de la plage actuelle, quelques rides d'altitude supérieure. Les sables des cordons peuvent recouvrir des intercalations tourbeuses dont l'une a été datée de 8 045 ans BP, sous 28 m de sable des cordons blancs, confirmant ainsi leur âge holocène. Ces cordons ont été édifiés par la dérive littorale. À l'ouest d'Abidjan, où ce transport littoral est intense ($800\,000\text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ d'ouest en est), les cordons sont peu nombreux (3 ou 4 au maximum) et ne s'étendent que sur quelques centaines de mètres de largeur (TASTET, 1985). À l'est, les cordons ont une plus large extension (4 à 5 km), la dérive littorale n'étant plus dans cette zone que de $400\,000\text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ et l'excédent d'apport venant de l'ouest a permis une progradation au cours des 6 derniers millénaires du littoral de près de $1\text{ m} \cdot \text{an}^{-1}$ en moyenne.

Les **dépressions comblées**, d'origine fluvio-lagunaire, sont remplies de matériaux d'autant plus riches en matière organique qu'ils sont plus récents. Ces zones, d'altitude inférieure à 2 m, sont le plus souvent inondables. Elles sont très étendues à proximité des embouchures de la Comoé, la Mé et l'Agnéby et occupées par la forêt marécageuse ou, dans les zones propices, par la mangrove (cf. II-3).

L'ORGANISATION STRUCTURALE DES FORMATIONS SÉDIMENTAIRES

La marge continentale ivoirienne est du type marge de cisaillement (BOILLOT, 1983) sous la dépendance du prolongement de la fracture médio-océanique Saint-Paul (TASTET, 1979 ; BIAREZ, 1986). La structure du bassin sédimentaire qui en découle (fig. 2) est connue par des travaux géophysiques anciens (Compagnie générale de Géophysique, 1953, 1954 ; Société africaine des Pétroles, 1961) ; elle a été précisée par ses incidences sur la morphologie des formations quaternaires littorales (TASTET, 1971, 1979).

L'élément majeur de cette structure est la faille des lagunes orientée grossièrement est-ouest ; son rejet dans le socle peut dépasser 3 500 m. Cet accident recoupe obliquement les directions structurales du socle, ce qui conduit à une structure particulière, celle du demi-rift paléo-atlantique attaché au continent africain (TASTET, 1979). À cet accident majeur sont associées des failles satellites qui lui sont parallèles et qui déterminent avec les failles méridiennes (associées au socle) une structure en marches d'escalier (fig. 2). Chacune de ces marches a pu jouer différemment des autres.

Cette architecture générale détermine la distribution des unités morphosédimentaires (hauts plateaux, bas plateaux, cordons, dépressions et lagunes) qui paraissent liées à un compartiment structural particulier (fig. 2). Ainsi, l'extrémité ouest de la lagune Ébrié occupe un compartiment « effondré » de cette structure.

Morphologie de la dépression lagunaire

Le système lagunaire Ébrié s'allonge d'ouest en est sur le littoral ivoirien. À l'ouest, le canal d'Assagny le fait communiquer avec le Bandama et la lagune de Grand-Lahou. À l'est, à Grand-Bassam, il reçoit le fleuve Comoé dont l'embouchure est épisodiquement fermée et par le canal d'Assinie il communique avec la lagune Aby. Il se prolonge vers le nord par un large canal naturel reliant la lagune Ébrié proprement dite aux lagunes Potou et Aghien.

LONGUEURS ET SURFACES (tabl. I et II)

Les dépressions lagunaires s'étendent sur 140 km. Elles occupent une surface de 566 km^2 , partagée en 523 km^2 pour la lagune Ébrié et 43 km^2 pour le système Aghien-Potou.

La lagune Ébrié possède de nombreuses baies qui, plus fréquentes sur sa rive nord que sur sa rive sud (VARLET, 1978), représentent près du cinquième de la surface du plan d'eau (99 km^2 sur 523 km^2). Elles sont moins importantes dans le tiers central du système. La largeur de la lagune reste faible par rapport à sa longueur, 4 km sur 132 km.

TABLEAU I

Longueurs et surfaces des éléments du système Ébrié (d'après VARLET, 1978)

	Lagune Ébrié	Lagune Aghien-Potou
Périmètre	644 km	72 km
Longueur de l'axe médian	132 km	32 km
Longueur de la rive nord	401 km	
Longueur de la rive sud	243 km	
Largeur	1 à 7 km	
Surface du plan d'eau	523 km ²	43 km ²

TABLEAU II

Surfaces (d'après VARLET, 1978) et localisations des baies sur la rive nord (N) ou sud (S)

	Surface	Localisation
Lagune Ouladine	4,35 km ²	S
Baie de Bingerville	3,30 km ²	N
Baie d'Abou-Abou	3,90 km ²	S
Baie de Koumassi-Est	6,95 km ²	S
Baie de Biétri	5,45 km ²	S
Baie de Cocody	1,70 km ²	N
Baie de Banco	3,55 km ²	N
Baie d'Adiopodoumé	2,75 km ²	N
Baie de Dabou	3,75 km ²	N
Baie de Mopoyem	14,45 km ²	N
Baie de Toupah	4,75 km ²	N
Baie d'Attoutou	7,50 km ²	S
Baie de Nigui-Assoko	1,40 km ²	N
Baie de Cosrou	19,60 km ²	N

BATHYMÉTRIE ET VOLUMES

La carte bathymétrique du système lagunaire Ébrié a été établie à partir des cartes IGN des lagunes au 1/50 000, avec les sondages réalisés par le port d'Abidjan, complétés par près de 500 km d'itinéraires bathymétriques (TASTET, 1974). Les profondeurs les plus importantes sont localisées dans la région d'Abidjan où elles atteignent plus de 27,5 m au sud de l'île Boulay et 26 m en lagune Abou-Abou. Le volume d'eau de la lagune Ébrié est de $2,5 \cdot 10^9$ m³ et celui du système Aghien-Potou de $0,15 \cdot 10^9$ m³ (VARLET, 1978), ce qui correspond respectivement à des profondeurs moyennes de 4,8 m et de 3,5 m.

LES UNITÉS MORPHOLOGIQUES ET LEUR ORIGINE (fig. 3)

Plusieurs unités morphologiques apparaissent :

- À l'ouest de l'Agnéby, la lagune est principalement constituée d'un chenal dissymétrique de 5 à 10 m de profondeur, au pied de la falaise du Continental terminal. La profondeur de ce chenal peut dépasser 10 m et atteint 15 m devant Abra.
- Au droit de l'Agnéby et jusqu'à Songon-Kassemblé, la lagune est peu profonde ; ses fonds n'atteignent pas 5 m.

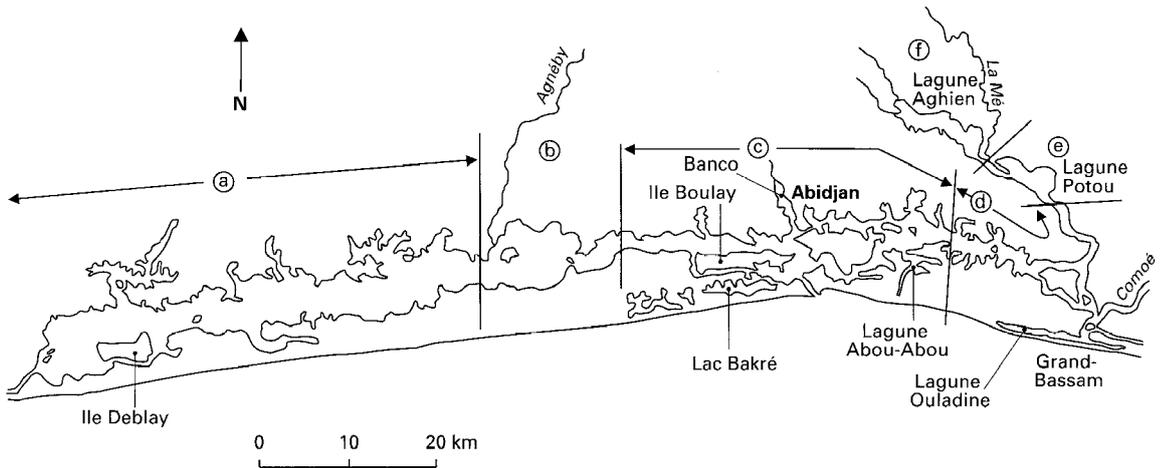


Figure 3

Les différentes unités morphologiques du système lagunaire Ébrié. Voir description dans le texte.

- Dans la région d'Abidjan entre Songon à l'ouest et Vitré à l'est, les chenaux ont souvent des profondeurs supérieures à 20 m. C'est le cas pour :
 - le chenal sud de l'île Boulay (28 m) ;
 - le chenal nord et ceux des baies d'Adiopodoumé, du Banco et de Cocody qui conduisent à une fosse de plus de 20 m au droit de Vridi ;
 - la vallée du sud de l'île Désiré (plus de 20 m) ;
 - et la baie d'Abou-Abou (27 m).
- On peut assimiler à ce type de vallée le lac Bakré qui atteint plus de 19 m à son extrémité est.
- Entre Aban et Grand-Bassam, la profondeur varie de 4 à 8 m.
- La lagune Potou, dont les fonds n'excèdent pas 2,70 m, est bordée au sud par un chenal peu profond.
- Enfin, la lagune Aghien peut atteindre 11 m.

Ces différentes parties de la lagune sont originellement des vallées ennoyées lors de la transgression holocène et sont maintenant partiellement comblées par les apports fluviaux. La lagune Ébrié est limitée à l'ouest par les alluvions de la basse vallée de la Bandama et à l'est par celles de la Comoé. L'extrémité occidentale (a) occupe un compartiment structural bas ; elle a pu être empruntée par la rivière Agnèby, et peut-être par la Bandama, dont le cours s'infléchissait vers le sud à l'extrémité de l'île Deblay. Les apports de l'Agnèby ont en partie comblé la dépression lagunaire à l'est de l'exutoire actuel du fleuve, créant ainsi la zone de hauts-fonds de l'unité morphologique (b). Dans la région d'Abidjan, les chenaux lagunaires profonds convergent de façon spectaculaire vers la tête du canyon sous-marin du Trou-sans-Fond et cette partie de la lagune Ébrié (c) n'est autre que le « bassin de réception » du canyon, actuellement séparé du chenal principal par les cordons marins holocènes (fig. 4). La partie orientale (d) est encombrée d'îles édifiées par les apports du fleuve Comoé. La lagune Ouladine, qui n'est séparée de la mer que par un étroit cordon de sable marin, est le témoin des diverses translations ouest-est qui ont affecté l'embouchure de la Comoé. Enfin, les lagunes Potou et Aghien (e et f) occupent une même dépression scindée en deux par les apports de la Mé. Les bancs de sable subaffleurant ou découverts à marée basse qui souvent prolongent les îles sont façonnés par les courants.

Apports sédimentaires et nature des fonds

Le système Ébrié est alimenté en sédiments, essentiellement en suspension, par les rivières qui s'y jettent et par les eaux de ruissellement sur les berges. Ce dernier apport est actuellement non négligeable par suite du déboisement ; il est difficilement estimable. Les autres types de flux sédimentaires habituelle-

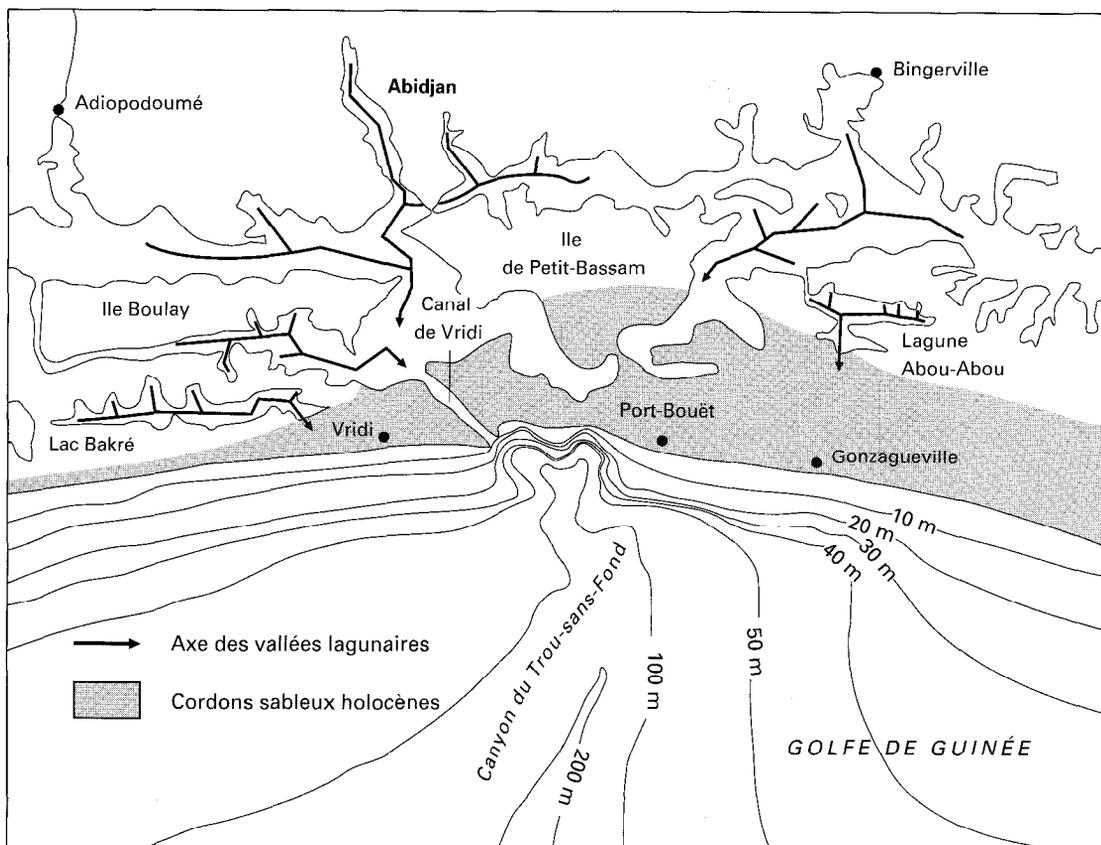


Figure 4

Convergence des vallées lagunaires vers la tête du canyon sous-marin du Trou-sans-Fond.

ment reçus par les lagunes (Unesco, 1980) sont ici inexistantes ou négligeables : il ne rentre pas de sable marin par le canal de Vridi qui est la seule relation permanente avec l'océan et les washover ne peuvent se produire du fait de la largeur de la barrière littorale.

Les études et mesures concernant la sédimentation en lagune ont porté sur la charge solide des eaux de l'ensemble du système et sur la reconnaissance de la nature des fonds de certains environnements types.

LA CHARGE SOLIDE

La charge solide a été mesurée sur des prélèvements mensuels d'eaux de surface en 1973 et 1974 et selon des profils verticaux en période d'étiage (mars 1974).

Alors que la charge solide varie globalement de 10 à 400 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$, les variations mensuelles en un lieu donné ne sont pas significatives. En effet, la turbidité peut évoluer très rapidement en quelques heures à la suite d'une pluie. Par contre, les moyennes annuelles calculées pour les diverses stations font apparaître que deux facteurs essentiels conditionnent la turbidité des eaux : la pollution dans les régions urbanisées et la proximité des arrivées fluviales (fig. 5). En effet, dans la région d'Abidjan, on observe des valeurs nettement supérieures à 100 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ avec des maxima dans les régions les plus polluées : 163 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en baie de Biétri, 143 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en baie de Cocody (DUFOR, 1974). En outre, alors que la turbidité moyenne des eaux en lagune « ouverte » est d'environ 90 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$, elle dépasse 100 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en baie de Cosrou et au débouché du fleuve Comoé. Cette charge est comparable à celle déterminée par MONNET (1972) pour le fleuve Bandama.

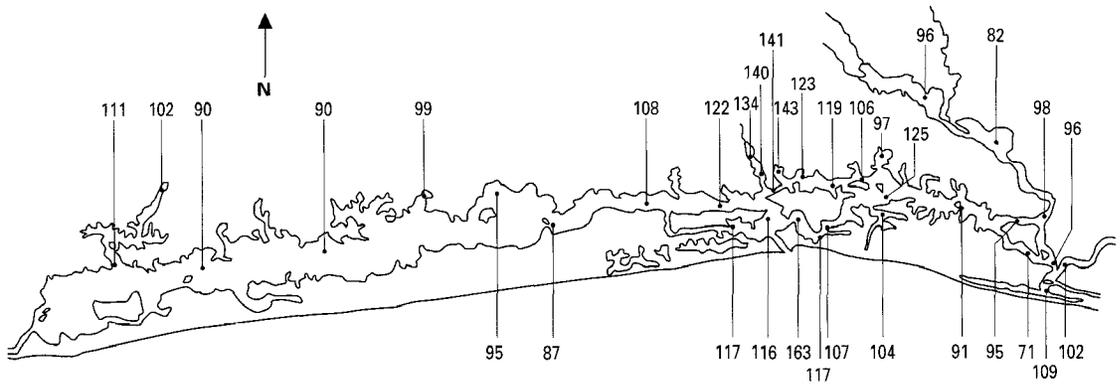


Figure 5

Turbidité moyenne des eaux de surface en $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ de janvier 1973 à novembre 1974.

À l'échelle annuelle, les charges minérales solides sont en lagune essentiellement d'origine fluviale. La nature minéralogique des apports est sensiblement équivalente pour les trois fleuves (Comoé, Mé, Agnéby) qui alimentent la lagune Ébrié. Le minéral prépondérant est le quartz auquel sont toujours associés de la kaolinite et en proportion variable des micas et très fréquemment des interstratifiés. De l'olivine a été mise en évidence dans les suspensions de la Comoé — au cours de la période d'étiage — et de la Mé — lors de la décrue qui suit la seconde saison des pluies.

En dehors des périodes de crues, LEMASSON *et al.* (1981) ont mis en évidence que les charges organiques en suspension en lagune représentent plus de 60 % du seston total. Selon la région lagunaire considérée, les relations entre les concentrations en matière organique particulaire (MOP) et le seston sont significativement différentes ⁽¹⁾. À partir de régressions entre d'une part carbone particulaire et d'autre part ATP, phosphore particulaire et chlorophylle α , il a été possible d'estimer, respectivement en zone d'estuaire et dans la partie ouest de la lagune, à 60 % et 77 % la fraction vivante de la matière organique particulaire. En outre, les cellules phytoplanctoniques constituent l'essentiel de ce seston organique vivant. Le rapport atomique C_p/N_p du phytoplancton de la lagune Ébrié a été déterminé à partir d'incubation en sac à dialyse *in situ*. Les valeurs ainsi obtenues sont comprises entre 7,5 et 7,9 alors que les rapports du seston organique sont : à l'ouest de la lagune supérieurs à 9,5, compris entre 7,0 et 8,0 en secteur estuarien et supérieurs à 10,0 pour les lagunes Aghien et Potou. En dehors de ces variations spatiales existent des variations saisonnières qui se traduisent par des matières organiques en suspension en période de crues, caractérisées par des rapports C/N supérieurs à 14,0 (GURAL, 1983) voire 20,0 (LEMASSON *et al.*, 1981). Ces variations reflètent la variabilité spatiotemporelle des apports en matière organique détritique, qui lors des crues sont constitués en majorité de particules terrigènes fortement évoluées et (ou) de débris ligneux.

Le rapport isotopique du matériel organique particulaire a été déterminé en 40 stations réparties sur l'ensemble de la lagune Ébrié au début de la grande saison sèche (décembre 1987). Les valeurs obtenues sont relativement dispersées, comprises entre - 30,14 pour la baie de Cosrou et - 22,64 dans l'axe du canal de Vridi. Cette variabilité traduit la diversité d'origine du matériel organique particulaire présent en lagune Ébrié. En effet, celui-ci correspond soit à la production phytoplanctonique propre du milieu, soit à des apports détritiques. Dans ce dernier cas, ces détritiques sont d'origine soit continentale et issus d'une photosynthèse aérienne, soit océanique et résultant d'une production élaborée après fractionnement isotopique du CO_2 à l'interface air-océan.

Les mesures de charge solide effectuées sur les prélèvements des coupes hydrologiques, tant en crue qu'en étiage, ne montrent pas de variation verticale cohérente. Ce caractère, associé aux faibles charges particulaires observées, différencie la lagune Ébrié des estuaires.

⁽¹⁾ Les équations reliant MOP au seston sont respectivement pour le secteur ouest et est de la lagune Ébrié :
 $MOP = (1,17 \cdot \text{seston}) - 6,45$; $MOP = (0,39 \cdot \text{seston}) - 7,16$.

NATURE DES FONDS

Comme l'ont montré les études hydrologiques et morphologiques, le système Ébrié est constitué d'environnements à caractères très différents. Cette diversité physique se traduit aussi dans la répartition des sédiments actuels et les mécanismes sédimentaires.

Trois types d'environnements sédimentaires ont été plus spécifiquement étudiés :

- **La lagune Aghien** est un milieu d'eau douce soumis aux apports modestes des petites rivières côtières (Bété, Djibi) au nord et à ceux de la Mé au sud qui débouche entre les lagunes Aghien et Potou. En période de fermeture de l'embouchure de la Comoé, la salinité de surface est toujours inférieure à $0,5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$; elle peut atteindre $1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ dans le canal la reliant à la lagune Potou. Les mesures faites au moment où la passe de Bassam était ouverte ont montré que la salinité pouvait atteindre $2 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ en étiage (mars 1972).
- **La baie d'Abou-Abou** correspond à une fosse profonde de 27 m isolée du système général de circulation de la lagune Ébrié par un passage relativement étroit (100 m environ) et surtout peu profond (1 m). Ces caractéristiques morphologiques induisent un milieu hydrologique particulier. De l'eau salée reste piégée en permanence dans les fonds supérieurs à 6 m et seule la tranche superficielle est annuellement renouvelée essentiellement lors de la crue de la Comoé.
- **La lagune Ébrié** au sens strict est un milieu à salinité variable. L'étude de la sédimentation a été abordée à partir de 150 prélèvements, répartis sur toute sa surface, et de forages effectués pour des travaux d'aménagement. Cette approche a été décidée plus dans un but d'inventaire de la nature des sédiments que dans celui de la reconstitution des mécanismes sédimentaires qui seront cependant abordés. D'une façon générale, la répartition géographique des faciès a été étudiée selon un échantillonnage serré et à l'aide des échofaciès (morphologie des échos du sondeur).

Lithologie des dépôts

Les sédiments de ces différents environnements ont été étudiés du point de vue de leur granulométrie, de leur minéralogie, de leur géochimie et de leur teneur en matière organique. Ces analyses ont porté sur près de 250 échantillons prélevés à la benne Shipeck, sur plus de 20 carottages courts (100 cm) et sur de nombreux forages réalisés pour des travaux d'aménagement (pont et extension du port).

Les faciès granulométriques

Tous les types de sédiments se rencontrent dans le système lagunaire Ébrié, depuis les dépôts à grain médian égal à 2 mm jusqu'aux vases extrêmement fines dont le médian est inférieur à $2 \mu\text{m}$. Trois types granulométriques (fig. 6) peuvent être distingués :

- **Le type 1** correspond à des sables et des silts dont le classement est bon à moyen ($1,5 < S_o < 3,0$). Leur médian est compris entre 2 mm et $40 \mu\text{m}$. Leurs courbes granulométriques assimilent les sédiments de ce type au faciès parabolique de RIVIÈRE (1952 a et b, 1977) déposé par charriage. La fraction fine inférieure à $5 \mu\text{m}$ ne représente jamais plus de 10 %. Cette élimination des fines est

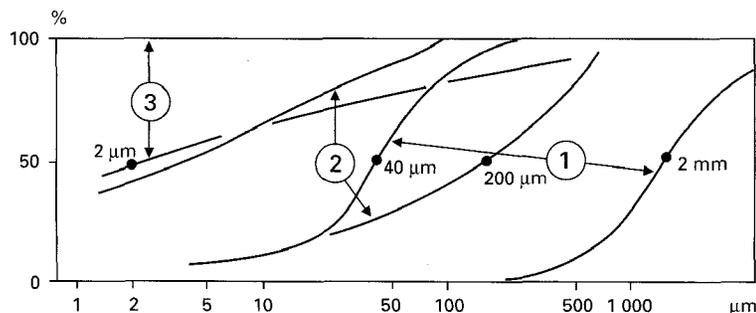


Figure 6
Fuseaux des types granulométriques des sédiments du système lagunaire Ébrié.
1- Faciès paraboliques ; sables et silts déposés par charriage.
2- Faciès hyperboliques ; argiles déposées par décantation des suspensions.
3- Faciès logarithmiques ou de mélanges ; sables et silts argileux.

appelée par RIVIÈRE (1977) la « modulation » du sédiment et « semble souvent correspondre à un sédiment peut-être initialement transporté et déposé en masse lors de la diminution de la vitesse et de la turbulence du courant transporteur, mais ultérieurement remanié en surface ».

- **Le type 2** (fig. 6) correspond aux vases et argiles fines dont le grain médian est inférieur à 2 μm et qui peuvent être constituées presque exclusivement de particules inférieures à 5 μm . Leurs courbes granulométriques sont soit rectilignes, soit avec une concavité tournée vers le bas. Il s'agit, par conséquent, de courbes de faciès logarithmique ou hyperbolique de RIVIÈRE (1952 a et b, 1977) traduisant une « évolution » (au sens de RIVIÈRE, 1977) extrême du transport par courant pour les premiers et un dépôt par « décantation » en eau calme pour les seconds. Ces derniers correspondent aux « suspensions uniformes » de PASSEGA et BYRAMJEE (1969). Bien que les mesures granulométriques n'aient pas été « poussées » en dessous de 2 μm , il semble que la forme des courbes hyperboliques doit être comparée à celle du second sous-faciès de RIVIÈRE (1977), ce qui démontrerait que les suspensions ne parviennent dans le milieu de dépôt qu'après un long cheminement pendant lequel elles ont perdu leurs éléments les moins fins. La teneur en eau de ces vases est très variable, mais toujours importante, les valeurs mesurées oscillant entre 200 et 700 % du poids du sédiment sec, exceptionnellement 1 000 %. Ces valeurs correspondent respectivement à des concentrations en particules de 400, 140 et moins de 100 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Elles sont souvent riches en matière organique.
- **Le type 3** (fig. 6) est intermédiaire entre les deux types précédents ; il présente une fraction grossière à faciès hyperbolique et une fraction argilo-silteuse à faciès logarithmique. Il peut s'agir de mélanges de fins lits de granulométrie différente que le système de prélèvement n'a pas permis de séparer, mais, aussi, du premier sous-faciès hyperbolique de RIVIÈRE (1977), correspondant à des dépôts de milieux calmes à sédimentation rapide.

En conclusion, on distingue dans les dépôts lagunaires : des sables de granulométrie très variable (type 1), des silts et silts argileux (type 3) et des vases ou argiles (type 2). Le type 3 intermédiaire est relativement peu représenté.

Minéralogie

Argiles (fig. 7 et 8)

Le cortège argileux est constitué de kaolinite, toujours dominante, d'illite et d'interstratifiés gonflants du type illite-montmorillonite (tabl. III).

La présence d'interstratifiés est constante sur l'ensemble de la lagune Ébrié et varie de 5 à 25 % pour les échantillons de surface avec une moyenne de 13 %. La teneur en illite est variable, de 5 à 40 % avec une moyenne de 17 %. On peut remarquer (fig. 7) que les teneurs maximales en illite se rencontrent dans la région d'Abidjan et qu'elles sont liées aux sédiments les plus fins. À l'opposé, au débouché de la rivière Bété en lagune Aghien, la fraction illitique des argiles est directement dérivée du socle et est ainsi associée à la fraction détritique plus grossière (fig. 8). La teneur en kaolinite est la plus forte au débouché de la Comoé et de l'Agnéby.

En lagune Abou-Abou (fig. 8), la kaolinite est toujours la plus abondante et peut être même le seul

TABLEAU III
Composition moyenne de cortèges argileux du système lagunaire Ébrié

	Kaolinite	Illite	I. M.	Interstratifiés	Commentaire
lagune Aghien	80	20		Illite	grossière
lagune Abou-Abou	80	20	Traces		
lagune Ébrié	70	17	13	Illite	fine

(I. M. : Illite-Montmorillonite)

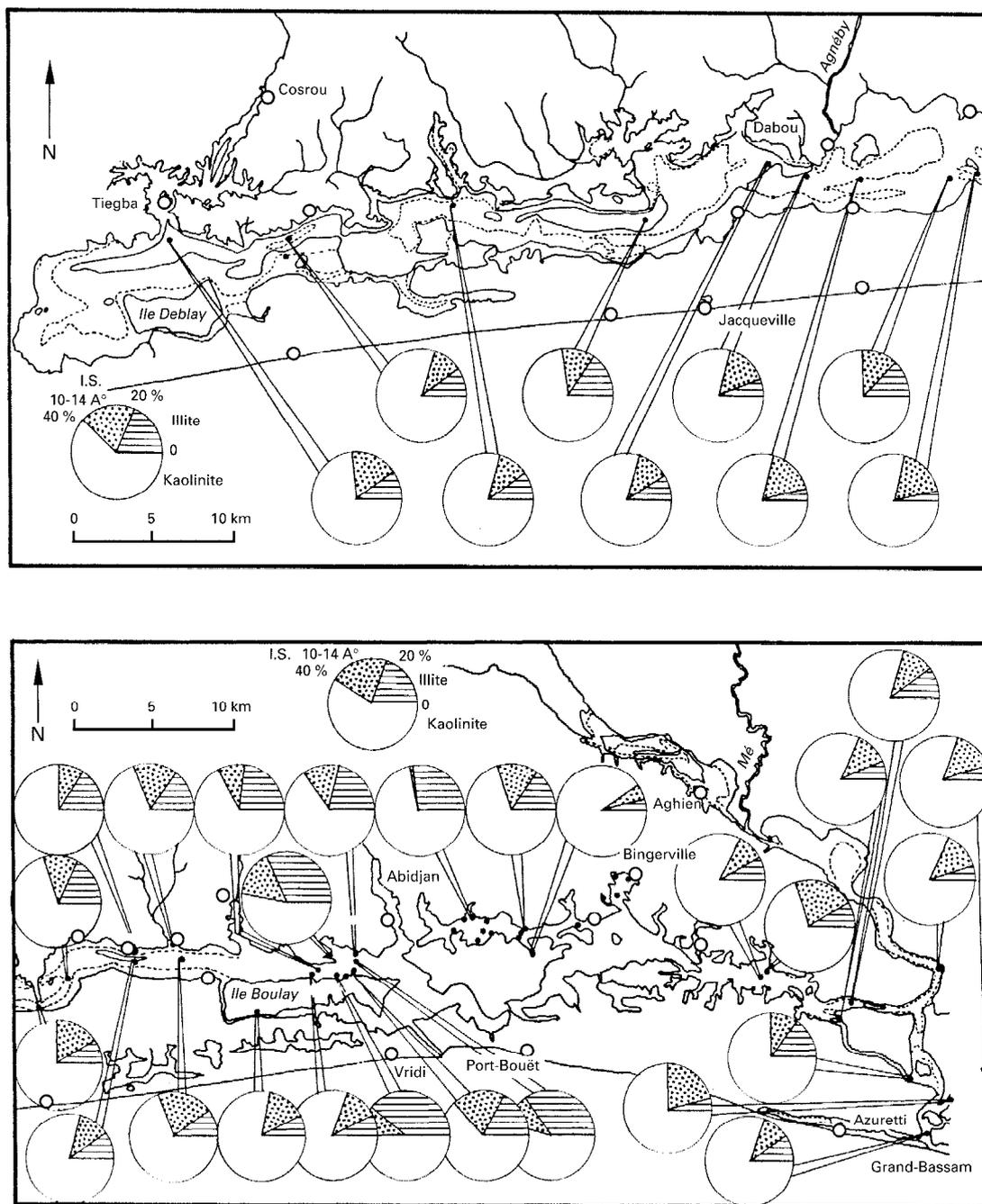


Figure 7

Composition minéralogique de la fraction argileuse des sédiments de la lagune Ébrié.

minéral argileux présent. L'illite représente en moyenne 20 % de la fraction argileuse et les interstratifiés, sans être absents comme en lagune Aghien, ne sont que rarement présents et en faible quantité.

Autres minéraux

Les tests de mollusques constituent le seul apport en **carbonate** dans les sédiments du système Ébrié. La calcite dont les concentrations varient de 0 à 15 % dans les sédiments de surface tend à disparaître

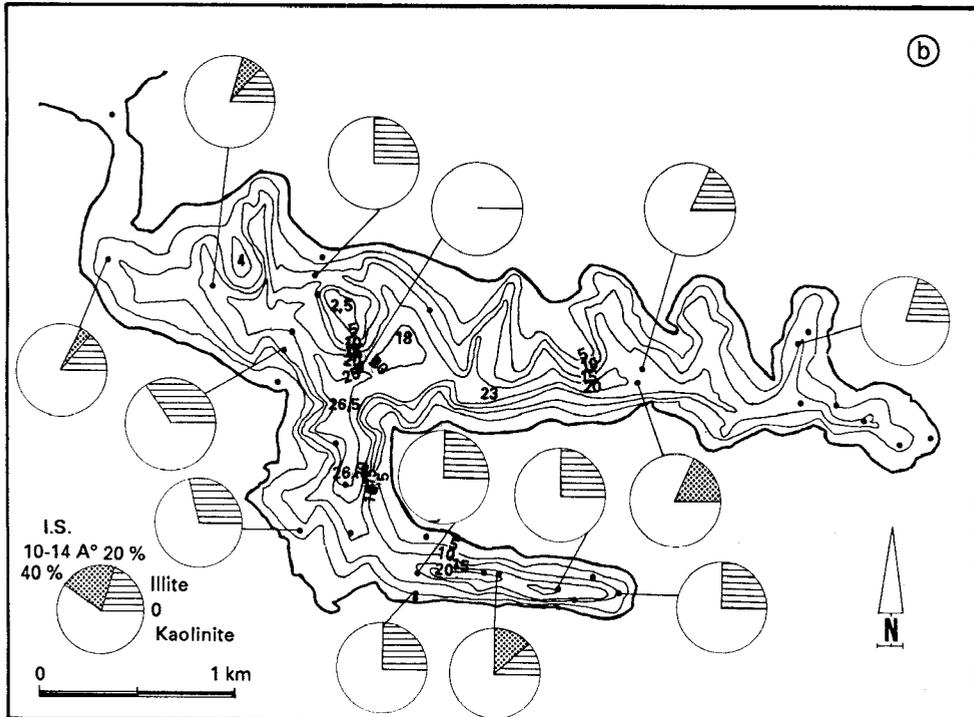
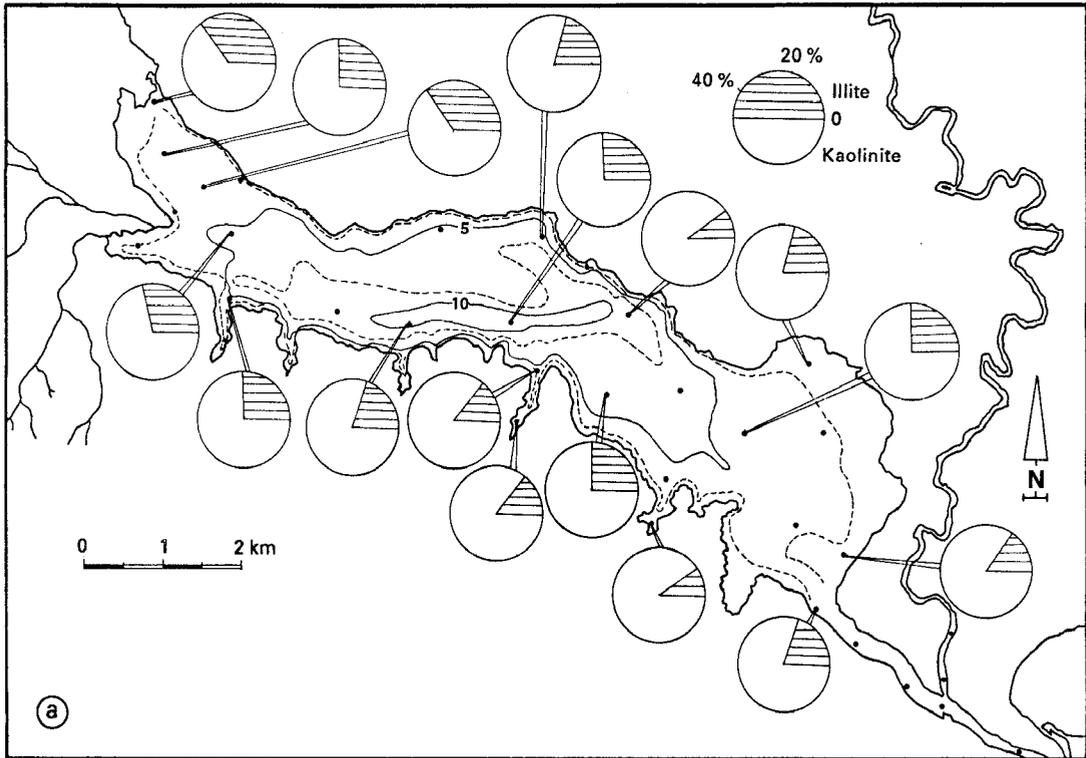


Figure 8
Composition minéralogique de la fraction argileuse des sédiments : a) de la lagune Aghien, b) de la lagune Abou-Abou.

rapidement dans les coupes de sondages. De même, les coquilles récoltées en surface présentent toujours de nombreuses traces de dissolution liées à la forte acidité de certains sédiments (pH inférieur à 4,0 en baie d'Abou-Abou).

La **pyrite** est présente dans les vases les plus riches en matières organiques ; elle se rencontre le plus souvent sous la forme de monocristaux microscopiques.

La **vivianite** (phosphate de fer et de sodium) a été rencontrée en lagune Aghien. Dans le sédiment varvé constitué d'une vase grise compacte, la vivianite se présente en mouchetures bleues caractéristiques.

Géochimie minérale

Les analyses chimiques n'ont porté que sur les éléments majeurs d'échantillons de surface de la lagune Aghien et sur des échantillons de vase d'un forage réalisé en baie du Banco (tabl. IV).

Dans les sédiments de la lagune Aghien, un excédent de silice apparaît, général et surtout spectaculaire dans les faciès fins. Cette silice, qui n'est pas sous la forme de quartz mais d'opale, provient des frustules de diatomées dont la présence a été remarquée dans bon nombre d'échantillons. Les teneurs en

TABIEAU IV
Analyses chimiques de quelques échantillons prélevés en lagune Aghien et dans les vases d'un forage de la baie du Banco

Prélèvements	ÉLÉMENTS MAJEURS (%)									Total des éléments
	SiO ₂	Al ₂ O ₃	FeO	MnO	MgO	CaO	K ₂ O	TiO ₂	Na ₂ O + NaCl	
L. Aghien										
1	71,23	11,52	6,14	0,01	0,03	0,01	0,45	0,90	tr.	90,29
2	53,63	17,10	7,07	0,02	tr.	0,02	0,94	1,23	tr.	88,01
3	44,23	21,38	6,76	0,02	0,37	0,03	1,40	1,25	tr.	75,44
4	39,78	21,94	8,63	0,01	1,16	0,41	1,29	1,06	tr.	74,28
5	48,91	6,80	4,38	0,01	1,05	0,16	0,32	0,33	tr.	61,96
6	30,35	13,47	4,59	0,01	0,69	0,06	0,63	0,52	tr.	50,32
7	50,49	17,19	7,28	0,02	0,65	0,11	0,98	0,53	tr.	77,25
8	71,27	2,01	1,62	0,01	0,19	tr.	0,30	0,35	tr.	75,75
9	55,42	28,86	7,94	0,02	0,50	0,05	2,00	1,13	tr.	95,92
10	78,52	tr.	10,81	0,01	tr.	tr.	0,08	0,01	tr.	89,83
11	80,69	10,19	3,75	tr.	0,18	0,01	0,93	1,07	tr.	96,82
12	97,63	tr.	1,48	tr.	tr.	tr.	0,20	0,08	tr.	99,39
B. du Banco										
- 11 m	43,20	22,79	9,79	tr.	1,35	0,56	0,91	1,13	2,06	81,78
- 12 m	43,63	19,28	12,08	0,09	0,05	0,27	0,75	0,72	tr.	76,87
- 18 m	39,70	20,63	10,52	0,05	0,29	0,17	0,75	0,79	tr.	72,90
- 20 m	48,47	21,08	10,51	tr.	0,76	0,48	0,67	1,44	2,03	85,74
- 25 m	45,79	22,22	8,21	tr.	0,72	0,21	0,47	1,59	1,44	80,70
- 26 m	45,99	22,33	9,08	0,06	0,51	0,07	0,34	1,32	tr.	79,70

tr. : concentration < 0,01.

Prélèvements en B. du Banco	ÉLÉMENTS TRACES (µg · g ⁻¹)									
	P ₂ O ₅	Zr	Mn	Zn	Cu	Ni	Rb	Sr	Pb	Ba
- 11 m	1 250	5	839	67	19	28	59	45	221	115
- 20 m	1 850	5	2 130	50	21	24	59	71	52	115
- 25 m	1 300	5	569	45	18	22	41	56	27	120

K_2O supérieures à 1 % sont liées à l'illite. Il est plus difficile d'expliquer les teneurs comparables en MgO mais leur localisation préférentielle près du débouché de la rivière Djihi suggère une origine continentale de cet élément hérité de certains niveaux du Continental terminal. Les fortes teneurs en fer sont dues à la présence d'oxydes et plus rarement de sulfures dans les sédiments fins les plus profonds.

Dans le forage du Banco, la teneur en silice est directement liée à la présence de quartz dans le sédiment, celle d'alumine à la phase argileuse essentiellement. Les fortes teneurs en fer sont principalement dues à la présence de sulfures (pyrite) attestée aussi par des valeurs élevées de Zn et de Pb. Les autres traces, dont le manganèse, sont associées aux argiles et le phosphore à la matière organique. Les teneurs en baryum sont anormalement élevées et traduisent peut-être la présence de feldspaths en trace, à moins que cet élément ne soit lié à la phase carbonatée.

Les sédiments prélevés dans la partie la plus profonde de la baie d'Abou-Abou sont caractérisés par des concentrations importantes en sulfures. Les eaux et les sédiments de cette baie ont fait l'objet d'un suivi physique, chimique et bactériologique d'avril 1981 à avril 1982 par CAUMETTE (1985) et CARMOUZE et CAUMETTE (1985). Cette étude fait suite à des observations plus anciennes et qualitatives réalisées par DEBYSER (1952, 1955, 1959). Dans les sédiments de surface les concentrations en sulfures varient de $100 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (en mars) à $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (de juillet à octobre). Ces sulfures sont immobilisés au sein du dépôt principalement par des ions ferreux, dont la pyrite. Ils résultent de la réduction des sulfates par deux genres principaux de bactéries sulfato-réductrices (*Desulfovibrio* et *Desulfobulbus*) dont les densités sont relativement constantes et comprises entre 5,0 et $7,5 \cdot 10^3$ bactéries $\cdot \text{ml}^{-1}$. L'activité de ces bactéries est rendue possible par l'existence d'une stratification des eaux causée par un gradient de salinité (et donc de densité) qui isole de juin à décembre un épilimnion oxygéné (salinité $< 5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) d'un hypolimnion anoxique (salinité constante de $20 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). Située entre 5 m et 8 m, la halocline qui sépare ces deux milieux correspond aussi à une redoxcline et à une chimiocline. À ce niveau est observé une coexistence d'oxygène et de sulfures libres à l'état de traces.

Matière organique

La teneur en matière organique des sédiments du système Ébrié est très variable. Dans quelques rares cas, elle peut dépasser 45 %.

D'une façon générale, la matière organique est directement liée à la fraction fine (type A de la fig. 9). De ce fait, à l'échelle de la lagune les concentrations en carbone et azote organique exprimées en fonction du poids sec de sédiment sont d'autant plus fortes que le pourcentage de fraction fine est important. Cette liaison se traduit par des relations hautement significatives entre la densité du dépôt et ses teneurs en C et N ⁽¹⁾. Ainsi dans les chenaux centraux de la lagune les concentrations en C et N les plus importantes sont observés au sein de dépressions où s'accumulent des dépôts à granulométrie très fine, à teneur en eau interstitielle élevée et à potentiel d'oxydoréduction très négatif. L'origine de la matière organique sédimentaire au sein de ces dépressions est ainsi lointaine et sa concentration dans les chenaux est le fait d'agents hydrodynamiques.

Le rapport C/N le plus fréquemment déterminé pour les sédiments de surface de la lagune Ébrié est de 21, soit respectivement près de 3 et 2 fois supérieur à ceux du phytoplancton et du seston lagunaire. Ce rapport significativement plus élevé révèle un degré d'évolution comparativement plus important du matériel organique sédimentaire qui est soumis en lagune à de multiples phases de sédimentation-resuspension. D'une manière générale les rapports C/N sont croissants en fonction de l'augmentation de la densité du dépôt traduisant des différences qualitatives entre les composés organiques présents au sein des sédiments à granulométrie fine ou grossière (rapports C/N moyens des sédiments fins 17,2 et gros

⁽¹⁾ Les relations sont respectivement pour le carbone organique $\log C = 22,091 - (7,452 \log \text{densité})$ et pour l'azote organique $\log N = 20,391 - (7,955 \log \text{densité})$, avec C et N exprimés en mg par g de sédiment sec et la densité égale au poids sec (en kg) d'un volume de sédiment frais correspondant à une surface de 1 m^2 sur 1 cm d'épaisseur.

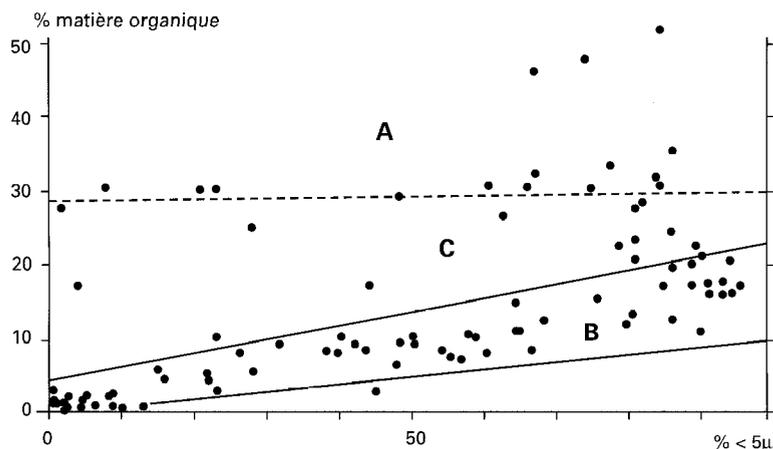


Figure 9
Relation entre la teneur en matière organique des sédiments et le pourcentage de la fraction inférieure à $5\ \mu\text{m}$ en lagune Ébrié.
A) Domaine où la matière organique provient directement des végétaux bordant les rives.
B) Domaine où la matière organique est d'origine détritique « lointaine ».
C) Origine intermédiaire.

siers 26,9). La relative carence en azote de la matière organique associée au sédiment grossier peut résulter : 1° d'une origine continentale et plus ligneuse des particules détritiques au sein des sédiments sableux des hauts-fonds et 2° d'un ralentissement ou d'une inhibition des processus de minéralisation dans le cas des sédiments vaseux accumulés au sein des dépressions. La matière organique se trouve en effet dans cette situation doublement protégée de l'activité minéralisatrice par les conditions de milieu (anoxie quasi permanente) et par son adsorption sur les fractions minérales argileuses.

Dans certains cas les concentrations en matière organique sont indépendantes de la granulométrie du sédiment et peuvent alors représenter de 20 à 35 %, voire jusqu'à 50 %, des dépôts. Ces situations se présentent toujours pour des prélèvements de fonds de baies. La matière organique provient alors directement des végétaux qui bordent les rives lagunaires auxquels peuvent être associés de rares restes d'animaux (domaine A, fig. 9).

Bien que très souvent limités sur un plan méthodologique par la présence de composés soufrés réduits, les rapports isotopiques $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ de la matière organique sédimentaire (10 échantillons actuellement analysés) présentent comparativement au seston une plus grande homogénéité (valeur maximale : - 24,77 en baie de Mopoyem, et minimale : - 28,61 en baie de Toupah). Un tri densimétrique et une minéralisation différentielle semblent donc s'exercer sur les particules organiques au cours de leur sédimentation dans le milieu lagunaire. De ce fait, alors que l'on observe des origines multiples des particules organiques en suspension et que spatialement les proportions respectives de ces diverses origines sont très variables, il existe au niveau sédimentaire une relative uniformité qualitative de la matière organique détritique.

Répartition des faciès

La cartographie des faciès sédimentaires a été effectuée dans les trois types d'environnements précisés plus haut : la lagune Ébrié (*stricto sensu*) aux environs d'Abidjan, la lagune Aghien et la lagune Abou-Abou.

On remarque que, en général, les sables (faciès granulométriques de type 1, *cf. supra*) occupent le pourtour de la lagune et les vases argileuses (type granulométrique 2) la partie centrale (fig. 10 et 11). La liaison est parfois faite par des zones sablo-silteuses (type 3) en lagune Aghien et Ébrié. On constate que ces dernières sont particulièrement étendues dans la baie peu profonde de Koumassi en lagune Ébrié (fig. 10) et à proximité des débouchés de rivières en lagune Aghien (fig. 11).

L'extension latérale des faciès granulométriques les plus grossiers correspond dans la plupart des cas à des profondeurs inférieures à 5 m et souvent même à 2,5 m ; la limite des faciès fins est de ce fait parallèle aux courbes de niveaux. Les vases occupent donc les chenaux lagunaires où leur épaisseur peut

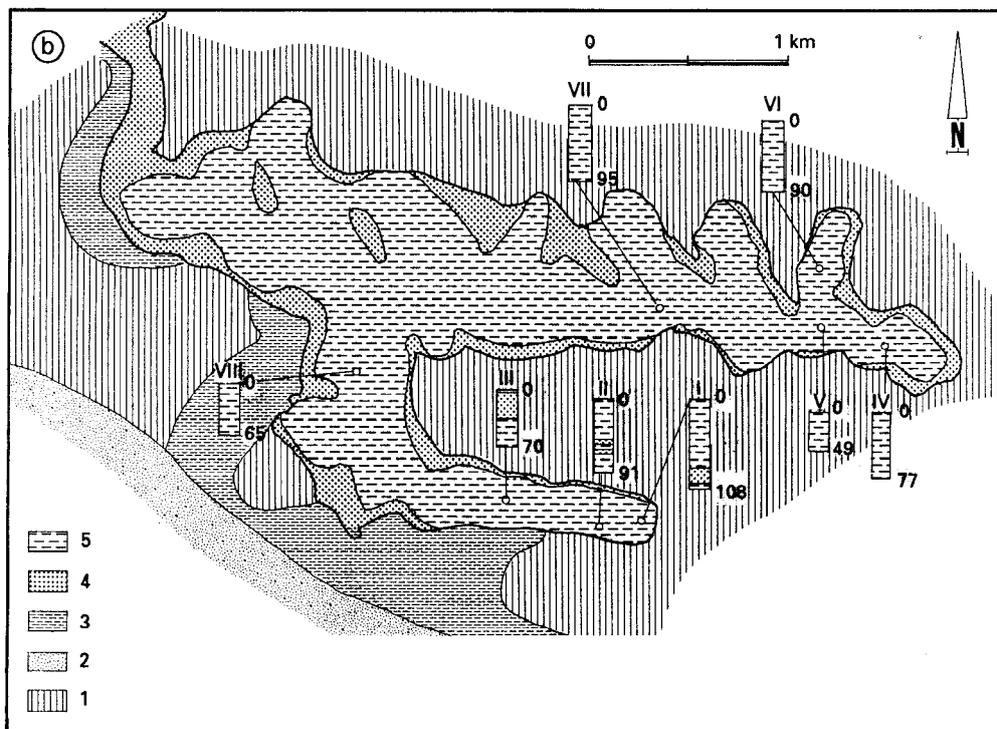
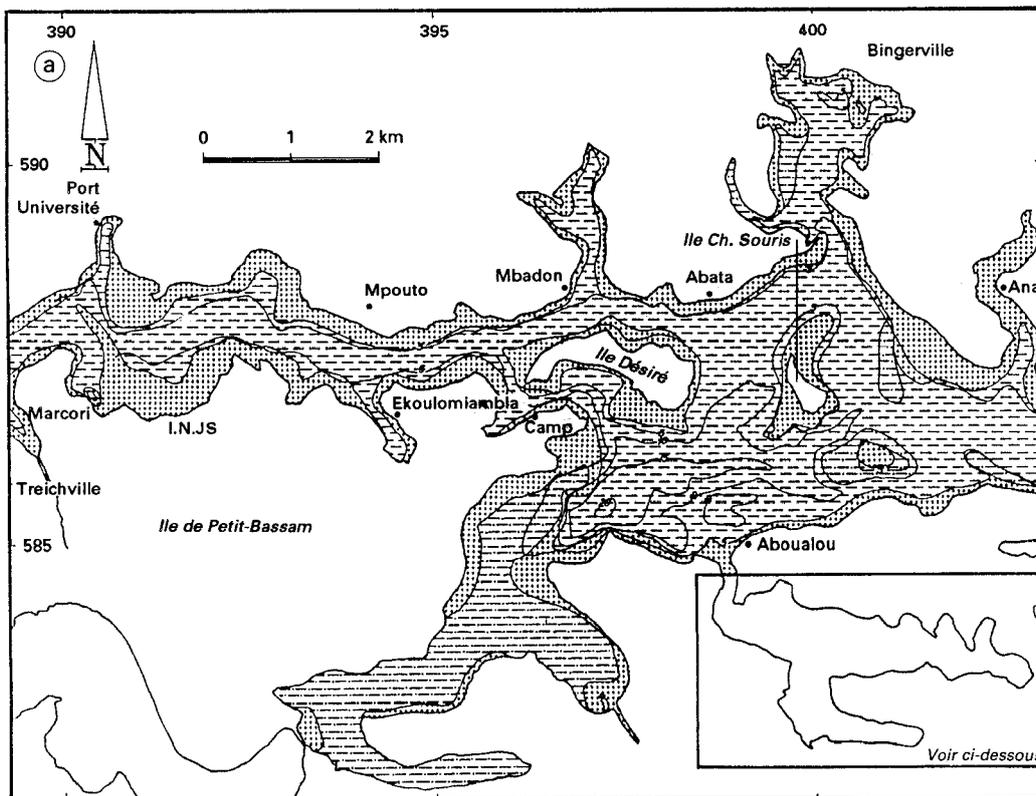


Figure 10

Carte sédimentologique de la lagune Ébrié : a) région d'Abidjan à Bingerville, b) lagune Abou-Abou ;
 1, 2, 3- Formations encaissantes : 1- sables argileux antéholocènes ; 2- sables des cordons holocènes ; 3- Holocène
 fluvi-lagunaire. 4- Sables du faciès granulométrique parabolique. 5- Vases du faciès granulométrique hyperbolique.

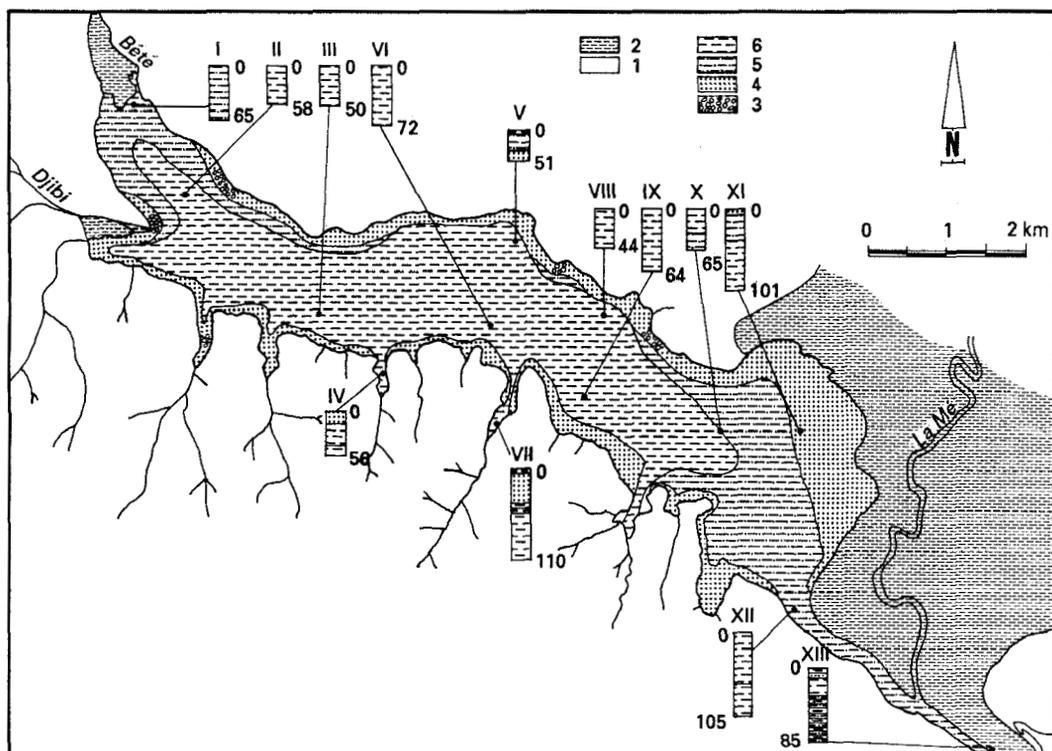


Figure 11

Cartes sédimentologiques de la lagune Aghien.

1 et 2- Formations encaissantes : 1- Miopliocène ; 2- Holocène fluvio-lagunaire. 3- Gravier. 4- Sables du faciès granulométrique parabolique. 5- Vases du faciès granulométrique logarithmique ou de mélanges. 6- Vases du faciès granulométrique hyperbolique.

être considérable (TASTET, 1979) : 39 m dans le forage du port d'Abidjan, 25 m en baie du Banco et 50 m ou plus dans la zone d'extension du port d'Abidjan à Azito.

Dans leur partie superficielle, l'étude des carottages courts montre que les vases passent latéralement aux sables des bordures par des alternances de sables et de vases ou par des faciès granulométriques de type 3 (fig. 11).

Dans les baies étroites et profondes, donc à flancs raides, comme dans la branche sud de la lagune Abou-Abou (fig. 11), on rencontre des alternances de sable et de vase. Dans ce cas, les pentes fortes (jusqu'à 20 % et plus) permettent l'écoulement occasionnel des sables jusque dans l'axe du talweg à 20 m de profondeur en période d'agitation du plan d'eau.

Dynamique et bilan sédimentaires

DYNAMIQUE SÉDIMENTAIRE

Les sédiments du système lagunaire Ébrié sont constitués d'une fraction organique et d'une fraction minérale à granulométrie variable.

La matière organique provient en grande partie de l'apport direct des débris végétaux supérieurs et des animaux et organismes planctoniques. Dans la zone réduite du fond (DUFOUR et SLÉPOUKHA, 1975), cette matière organique se transforme en une crème organique et se trouve alors immobilisée plus ou moins durablement par adsorption sur les argiles et de ce fait susceptible de remaniement.

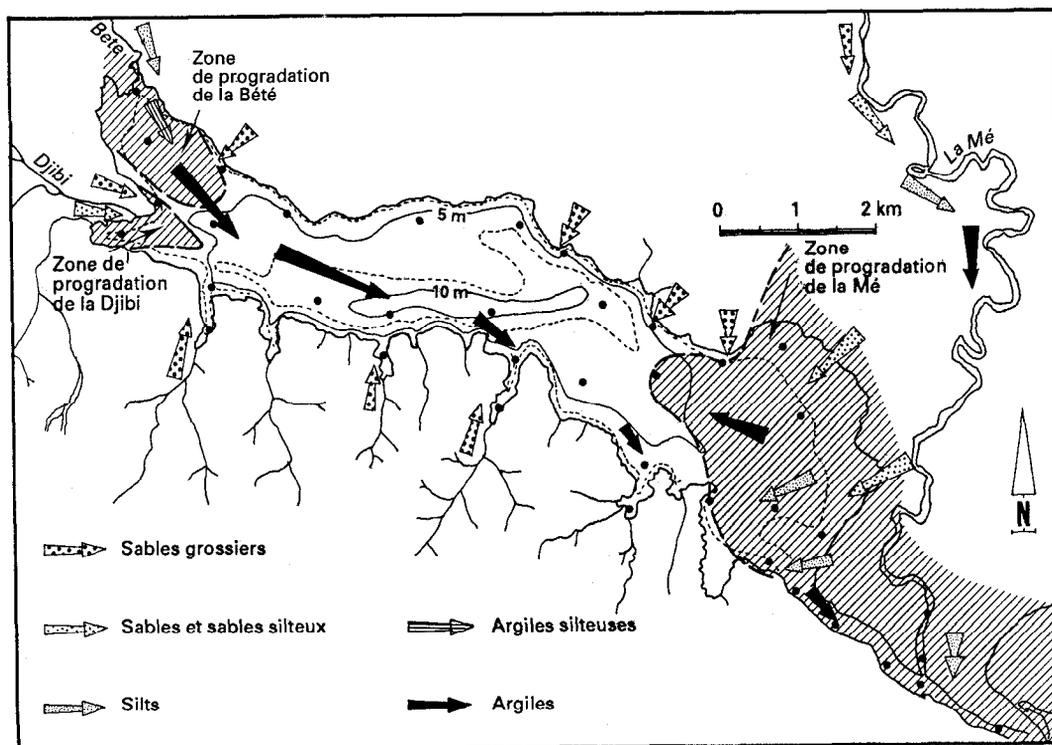


Figure 12

Modèle de dynamique sédimentaire : origine, nature et sens des apports terrigènes dans la lagune Aghien.

Les sables proviennent directement des formations sableuses encaissantes (hauts plateaux du Continental terminal, bas plateaux antéholocènes ou cordons sableux holocènes), soit par remaniement à partir des berges, soit par apport des rivières. Dans ce dernier cas, les sédiments sableux à sablo-silteux progradent dans la lagune. C'est le cas, en lagune Ébrié, de l'Agnéby et des petits marigots qui débouchent dans le fond des baies de la rive nord (Banco, Cocody, etc.). La zone de progradation de l'Agnéby a presque entièrement barré la lagune Ébrié ; on y observe des hauts-fonds inférieurs à 2,5 m qui prolongent, sous la lagune, le delta holocène émergé (marais de l'Agnéby). De leur côté, des dépôts holocènes de la Comoé ont pratiquement comblé l'extrémité orientale de la lagune (fig. 1). C'est dans cette zone de comblement que la Comoé se fraie un chemin en méandres. Les eaux de la Mé et du système Aghien-Potou maintiennent un chenal permanent vers le débouché épisodique de Grand-Bassam. Quand ce dernier est fermé, c'est le débit de la Comoé qui contribue à l'entretien de ce chenal en provoquant un phénomène d'inversion des courants dû à la mise en résonance des deux lagunes (TASTET, 1974).

En lagune Aghien (fig. 12), les sables proviennent aussi directement des formations sablo-argileuses du Continental terminal, dans lesquelles est encaissée la lagune, par un simple remaniement des berges pour la zone nord ou par les petites rivières à forte pente au sud. Les sédiments plus fins sont apportés par les rivières plus importantes : la Djibi, la Bété et surtout la Mé. Les alluvions de ces rivières se disposent selon des zones progradantes (fig. 11 et 12) au front desquelles se retrouvent des argiles silteuses. Ces zones de progradation des rivières prolongent sous le niveau de l'eau les dépôts émergés holocènes qui doivent donc procéder de la même origine. On peut penser alors que les alluvions de la Mé ont séparé la lagune Aghien de la lagune Potou à laquelle elle n'est plus reliée que par un chenal étroit. Ce chenal ne se comble pas car, d'une part, il constitue l'exutoire naturel des bassins versants alimentant la lagune Aghien et, d'autre part, il est le siège de courants intenses liés au phénomène de résonance de la marée mis en évidence par les études hydrologiques (TASTET, 1974).

Très souvent, les courants lagunaires peuvent remanier les dépôts sableux et constituer alors des bancs dont la forme dénote nettement l'origine hydrodynamique (par exemple, autour de l'île Désiré et de l'île aux Chauves-Souris, fig. 1, 2 et 10a). En général, les bords progradants de ces bancs sont abrupts (30° environ) dans le sens du courant principal qui les modèle (flot ou jusant), leur pente correspondant à la pente d'équilibre sous l'eau des sables.

Les particules fines minérales, essentiellement les argiles, arrivent en suspension, soit par les fleuves et les rivières, soit directement par le ruissellement qui lessive la partie superficielle des sols environnants. Cette origine fait que les turbidités observées ne sont pas liées uniquement au débit des fleuves mais dépendent aussi de la fréquence, de la violence et de la durée des averses. Dans le domaine lagunaire, la partie fine du sédiment peut s'enrichir considérablement en matière organique (cf. ce paragraphe).

Ces observations tendent à prouver que :

- ces particules fines flocculent rapidement dès leur arrivée en lagune et sur la totalité de sa surface ;
- il n'existe pas de masse d'eau fortement turbide à proximité du fond, même dans les zones présuées des nœuds de courant résiduel et, par conséquent, la sédimentation ne s'opère pas par l'intermédiaire d'un bouchon vaseux. Cependant, les particules fines et la matière organique qui leur est associée se concentrent dans l'axe des chenaux ; cette concentration est due au dépôt par décantation et au remaniement des zones de bordure par le clapot.

Par ailleurs, l'argument morphologique et les observations des modifications de zones draguées par le port prouvent que la remobilisation des sédiments vaseux récemment déposés sur le fond est très probable. La carte bathymétrique de la lagune montre que les zones les plus étroites du chenal principal sont souvent surcreusées comme, par exemple, en face de Petit-Badien ou de Goudoumé à l'ouest d'Abidjan (fig. 1). Ces surcreusements sont dus à une érosion liée à l'accélération des courants dans une zone de diminution de la section mouillée. Lorsque la section mouillée augmente, les courants diminuent et la zone est plus favorable au dépôt.

Les conditions hydrologiques mesurées en lagune comparées aux données théoriques et expérimentales sur la remobilisation des sédiments cohésifs (MIGNOT, 1977) prouvent que les mécanismes que nous venons de décrire sont parfaitement possibles.

En ce qui concerne le premier mécanisme d'écoulement des vases dans les chenaux, la pente d'équilibre des dépôts des sédiments fins dépendra de la concentration en sédiment et de la nature du milieu aqueux (MIGNOT, 1968, 1977). Les pentes des talwegs lagunaires atteignent facilement 4 %, ce qui correspond à l'angle d'équilibre de vase dont la concentration en particules est supérieure à $540 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (MIGNOT, 1968). On peut donc penser que, sur de telles pentes, même en l'absence d'agitation due au clapot, les vases superficielles de la lagune Ébrié, dont la concentration ne dépasse pas $400 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, pourront naturellement s'écouler dans les chenaux. Ce phénomène se produit d'autant mieux en période de clapot que ce dernier a la propriété de fluidifier les vases récemment déposées (MIGNOT, 1982). Il est à noter qu'une proportion de sable inférieure à 30 % dans les vases ne change pas de façon significative ces propriétés (MIGNOT, 1968, 1977). Enfin, les pentes d'équilibre des vases sont plus faibles en eau douce qu'en eau de mer et l'on peut donc penser que des remobilisations par ce mécanisme (écoulement le long des pentes) peuvent se produire préférentiellement en période de crue.

La remobilisation des vases sur le fond par les courants est liée à la valeur de la vitesse de frottement (U). Pour que le début de mise en suspension se produise, il suffit que U , qui correspond à $1/24$ de la vitesse moyenne de l'écoulement des eaux susjacentes, atteigne le seuil critique (MIGNOT *et al.*, 1968). Pour les vases de la lagune Ébrié, dont la concentration mesurée varie de 100 à $400 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, les valeurs de U critiques sont de l'ordre de $0,5$ à $2,5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, valeurs en accord avec celles déterminées pour la Gironde (MIGNOT *et al.*, 1968 ; CORMAULT, 1971) ; cela correspond d'après les données de MIGNOT (1968) à des vitesses de courant allant de $0,15$ à $0,70 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ à 1 m de fond, vitesses qui sont souvent atteintes dans les chenaux (TASTET, 1974).

En résumé, les particules fines minérales se déposent, par simple décantation, sur l'ensemble de la lagune, en une « pluie » continue et non par l'intermédiaire d'un bouchon vaseux, d'autant plus loin de

leur source qu'elles sont plus fines. Elles se concentrent dans les chenaux par écoulement sur leurs pentes. Le clapot qui affecte les eaux superficielles (0 à 2,5 m) détermine le remaniement des dépôts fins des zones bordières peu profondes et leur redistribution vers les chenaux. Ces dépôts peuvent être remobilisés par les courants de marée, et ce plus facilement en période de crue qu'en étiage.

ESSAIS DE QUANTIFICATION

Le système Ébrié reçoit un apport d'eau douce global dont la variabilité annuelle est très élevée. Entre 1950 et 1985, cet apport a oscillé entre les valeurs extrêmes de $2,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ (1983) et $22,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ (1968), la moyenne étant de $6,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ (cf. I-4).

Déduction faite des apports par les pluies, estimés en moyenne à $1,0 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ (en prenant 1 920 mm comme pluviométrie moyenne annuelle pour la période 1950-1985 sur l'ensemble du plan d'eau), les apports hydriques fluviaux (constitués à plus de 75 % par la Comoé, DURAND et CHANTRAINE, 1982) ont oscillé durant cette même période entre $1,6 \cdot 10^9$ (1983) et $21,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ (1968) avec une moyenne de $8,4 \cdot 10^9 \text{ m}^3$. Les charges minérales et organiques des eaux fluviales et lagunaire sont en moyenne de 100 g par m^3 (MONNET, 1972 ; TASTET, 1974). En supposant que la moitié des éléments en suspension provient d'un remaniement local, on peut estimer les apports solides annuels au système lagunaire Ébrié à $0,08 \cdot 10^6 \text{ t}$ pour 1983, $1,06 \cdot 10^6 \text{ t}$ pour 1968 et en moyenne, entre 1950 et 1985, à $0,42 \cdot 10^6 \text{ t} \cdot \text{an}^{-1}$. On négligera les expulsions en mer qui ne représente que 2,5 à 3,0 g $\cdot \text{m}^3$ (TASTET et al., 1991).

En supposant que la totalité de ces apports se dépose sur toute la surface lagunaire (566 km^2 pour l'ensemble du système Ébrié, Aghien et Potou compris), cela correspond à une sédimentation de 0,14 à $1,87 \text{ kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ (moyenne 0,74), soit, pour une densité moyenne du matériel sédimentaire de 2,5, à un taux de sédimentation de matériel sec de 0,06 à $0,75 \text{ mm} \cdot \text{an}^{-1}$ (moyenne 0,30).

La profondeur moyenne du système Ébrié (Aghien et Potou inclus) étant de 4,7 m, on peut donc estimer le « temps de remplissage » des lagunes à des valeurs comprises entre environ 6 300 et 78 300 ans (moyenne 15 700). Ces calculs peuvent apparaître purement spéculatifs ; ils fixent cependant des ordres de grandeur des phénomènes sédimentaires et montrent à l'évidence que le système actuel ne se comblera pas avant que n'interviennent d'importantes modifications eustatiques, conséquences inhérentes aux fluctuations climatiques d'origine orbitale.

Enfin, si l'on considère que la sédimentation détritique fine s'effectue uniquement sur les fonds supérieurs à 2,5 m, qui représentent 57 % de la surface lagunaire (PLANTE-CUNY, 1977), le taux moyen de sédimentation sur ces fonds doit être de $0,5 \text{ mm} \cdot \text{an}^{-1}$, valeur tout à fait comparable à celle que nous avons pu estimer sur certains dépôts varvés d'origine saisonnière.

Conclusion

Le système lagunaire Ébrié s'étale parallèlement au rivage, le long du littoral septentrional du golfe de Guinée. Il occupe une série de dépressions en partie guidées par la structure en demi rift de la marge stable africaine. Dans la région d'Abidjan, ces dépressions correspondent à d'anciennes vallées convergent vers la tête du canyon sous-marin du Trou-sans-Fond.

Ces dépressions sont taillées dans les formations cénozoïques et quaternaires du bassin sédimentaire et isolées de la mer par des cordons sableux, marins, holocènes. Seul le canal artificiel de Vridi, entrée du port lagunaire d'Abidjan, relie la lagune à la mer de façon permanente. Alimenté en sédiments par le fleuve Comoé, de petites rivières côtières et le ruissellement dans les zones déboisées, le système lagunaire reçoit en moyenne environ $0,42 \cdot 10^6$ tonnes de suspensions par an.

Les sédiments se répartissent en fonction de la bathymétrie ; les sables tapissent les zones les moins

profondes et les vases se concentrent dans les chenaux. Cette disposition est due aux agents hydrodynamiques et en partie au clapot qui favorise l'écoulement des particules les plus fines sur les pentes, mêmes faibles, des talwegs lagunaires.

Une part variable (jusqu'à 50 %) de ces dépôts est de nature organique, la part minérale est constituée d'argile. La kaolinite domine à 70 ou 80 %, l'illite représente environ 15 à 20 % du cortège argileux et les interstratifiés illite-montmorillonite sont fréquents dans la lagune Ébrié.

La part des apports sédimentaires fluviaux expulsés en mer est inférieure à 10 %. De ce fait, la lagune Ébrié stocke environ $0,40 \cdot 10^6$ tonnes de sédiments par an avec un taux de sédimentation moyen de $0,5 \text{ mm} \cdot \text{an}^{-1}$ sur les fonds supérieurs à 2,5 m où se concentre la sédimentation actuelle.

RÉFÉRENCES

- AKA (K.) et TASTET (J.P.), 1986.— La sédimentation au Quaternaire supérieur sur la marge ivoirienne. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 40 : 97-153.
- BIDET (J.C.) *et al.*, 1982.— L'approche géologique des environnements lagunaires. Cifeg éd., 103 rue de Lille, 75007 Paris.
- BLAREZ (E.), 1986.— La marge continentale de Côte-d'Ivoire - Ghana. Structure et évolution d'une marge continentale transformante. Thèse doct., 21 mars 1986, Univ. Paris-VI, 188 p.
- BOILLOT (G.), 1983.— Géologie des marges continentales. Paris, Masson, 139 p.
- CAUMETTE (P.), 1985.— Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées. Étude de leur rôle dans le cycle du soufre et dans la production de biomasse. Thèse doct., Univ. Aix-Marseille, 325 p.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-211.
- Compagnie générale de Géophysique, 1953.— Étude géophysique par la méthode gravimétrique. Bassin sédimentaire de la Côte-d'Ivoire. Paris, Rapport G1 bis, juin 1952 - mars 1953, 51 p.
- Compagnie générale de Géophysique, 1954.— Étude géophysique sur la méthode sismique. Bassin sédimentaire de la Côte-d'Ivoire. Paris, Rapport S3 bis, décembre 1953 - avril 1954, 70 p.
- CORMAULT (P.), 1971.— Détermination expérimentale du débit solide d'érosion de sédiments fins cohésifs. *In* : Congrès de l'AIRH 14^e, 1971, Paris : D₂₋₁ - D₂₋₈.
- DEBYSER (J.), 1952.— Observations sur le milieu anaérobie de la lagune Ébrié. *C.R. Acad. Sci.*, (D), t. 235, 20 : 1238-1240.
- DEBYSER (J.), 1955.— Étude sédimentologique du système lagunaire d'Abidjan. *Rev. Inst. fr. Pêtr.*, 10, 5 : 319-334.
- DEBYSER (J.), 1959.— Contribution à l'étude géochimique des vases. Thèse Sci. Nat., Paris, Publ. Inst. Fr. Pêtr., 1961, 251 p.
- DUFOUR (P.) 1974.— Notre lagune en péril. L'écosystème lagunaire bouleversé par les interventions humaines. Ministère du Plan, Commission nationale de l'Environnement, Abidjan, *multigr.*
- DUFOUR (P.) et SIÉPOUKHA (M.) 1975.— L'oxygène dissous en lagune Ébrié : influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Sc. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, VI (2) : 75-118.
- DURAND (J.R.) et CHANTRAINE (J.M.), 1982.— L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (2) : 85-113.
- GUIRAL (D.), 1983.— Physiochimie et biogéochimie des eaux et des sédiments à la station d'aquaculture de Layo (Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, XIV (1) : 1-29.
- LANKFORD (R.R.), 1977.— Coastal lagoons of Mexico ; their origin and classification. *In* : M. Wiley (Ed.), *Estuarine processes*. Acad. Press, vol. 2 : 182-216.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.), DUFOUR (P.) et CREMOUX (J.L.), 1981.— Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LONG (T.), TASTET (J.P.), ASMUS (H.E.) et KLINGEBIEL (A.), 1989.— Sedimentary evidences of coastal evolution in South Brazil during the last 400,000 years. International Symposium Global Changes in South America during the Quaternary Past-Present-Future, Sao Paulo, May, 4 p.
- MARTIN (L.) et SUGUIO (K.), 1975.— The state of Sao Paulo coastal marine Quaternary geology : the ancient strandlines. International Symposium on the Quaternary, Curitiba, Anais Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 47 : 249-263.

- MARTIN (L.), SUGUIO (K.), FLEXOR (J.M.), BITTENCOURT (A.C.S.P.) et VILAS-BOAS (G.S.), 1980.— Le Quaternaire marin brésilien (littoral pauliste sud-fluminense et bahianais). Dakar, *Bull. Ass. Sénégal. et Quatern. Afr.*, 51 : 49-73.
- MIGNOT (C.), 1968.— Étude des propriétés physiques de différents sédiments très fins et de leur comportement sous des actions hydrodynamiques. Grenoble, *La Houille Blanche*, 7 : 591-620.
- MIGNOT (C.), 1977.— Action des courants, de la houle et du vent sur les sédiments. Grenoble, *La Houille Blanche*, 1 : 9-47.
- MIGNOT (C.), 1982.— Étude de la dynamique sédimentaire marine, fluviale et estuarienne. Thèse Sc. Nat., Univ. Paris-Sud, Orsay.
- MIGNOT (C.), LARSONNEUR (C.) et DANGEARD (L.), 1968.— Étude expérimentale de l'érosion par les courants de dépôts vaseux plus ou moins concentrés. *C.R. Acad. Sci.*, (D), t. 266 : 441-444.
- MONNET (C.), 1972.— Contribution à l'étude de la dynamique et de la nature des suspensions d'un fleuve intertropical, le Bandama, Côte-d'Ivoire : évolution des éléments chimiques des eaux de son estuaire. Thèse Sc. nat., Nice, 1972. Paris, Orstom, 427 p.
- NICKOLS (M.) et ALLEN (G.), 1981.— Sedimentary processes in lagoons. In : Coastal lagoon Research, present and future. Proceedings of a seminar, Duke University, August 1978 (Unesco, IABO). *Unesco technical papers in Marine Science*, 33.
- PASSEGA (R.) et BYRAMJEE (R.), 1969.— Grain-size image of clastic deposits. Amsterdam, *Sedimentology*, vol. 13 : 233-252.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1977.— Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Abidjan, Côte-d'Ivoire). *Cah. Orstom, Sér. Océanogr.*, 15 (1) : 3-25.
- RIVIÈRE (A.), 1952 a.— Sur la présentation graphique de la granulométrie des sédiments meubles. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (6), t. 2 : 145-154.
- RIVIÈRE (A.), 1952 b.— Expression analytique générale de la granulométrie des sédiments meubles. Indices caractéristiques et interprétation géologique. Notions de faciès granulométriques. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (6), t. 2 : 155.
- RIVIÈRE (A.), 1977.— Méthodes granulométriques. Techniques et interprétations. Paris, Masson, 71 p.
- Société africaine des Pétroles, 1961.— Rapports techniques et géologiques des forages géologiques et d'exploitation effectués par la Société africaine des Pétroles. Dakar (rapport).
- TASTET (J.P.), 1971.— Le contexte géologique du site d'Abidjan. *Ann. Univ. Abidjan, Série G*, t. 3 : 225-246.
- TASTET (J.P.), 1974.— L'environnement physique du système lagunaire Ébrié. Univ. Abidjan, *Série Documentation, Dép. Sc. de la Terre*, n° 11, 2 t., 28 p.
- TASTET (J.P.), 1979.— Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse doct., Univ. Bordeaux-I, n° 621, 2 t., 181 p.
- TASTET (J.P.), 1985.— Le littoral ivoirien : géologie, morphologie, dynamique. *Ann. Univ. Nation. C.I.*, Série C., t. XXI-B : 189-218.
- TASTET (J.P.), MARTIN (L.) et AKA (K.), 1993.— Géologie et environnements sédimentaires de la marge continentale de Côte-d'Ivoire. In : P. Le Lœuff, É. Marchal, J.B. Amon Kothias (éd.), Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I Le milieu marin. Paris, Orstom : 23-61.
- Unesco, 1980.— Coastal lagoon survey. Paris, *Unesco technical papers in Marine Science*, 31.
- VARLET (F.), 1978.— Le régime de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 83.
- VILLVOCK (J.A.), 1984.— Geology of the coastal Province of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. A synthesis. Porto Alegre, *Pesquisas*, 16 : 5-49.



HYDROCLIMAT ET HYDROCHIMIE

Jean-René DURAND ET Daniel GUIRAL

Les caractères propres de l'écosystème lagunaire résultent de l'interaction de facteurs climatiques directs et indirects qui définissent et structurent l'environnement aquatique dans ses dimensions chimiques et biologiques. L'hydroclimat ici évoqué est essentiellement modelé par le climat du nord du golfe de Guinée (proche de l'équateur). Dans ce travail, notre propos est donc triple : 1° dresser le bilan d'une information disponible ⁽¹⁾ présentant les caractères généraux du climat en insistant sur leur variabilité saisonnière et quand l'information est suffisante sur leur variabilité interannuelle ; 2° établir les bilans hydrologiques des lagunes à partir des échanges aux interfaces ; 3° présenter quelques caractéristiques physiques et chimiques des eaux lagunaires (température, salinité, ions majeurs...) dont les variations spatiotemporelles sont en relation avec l'évolution climatique et hydrologique et, enfin, conclure sur la zonation spatiale des lagunes. Cette zonation a servi de base aux études bioécologiques dont les principaux résultats sont rassemblés dans la suite de cet ouvrage.

Nous ne reviendrons pas sur les aspects géomorphologiques présentés au chapitre précédent, de même, les sels nutritifs et l'oxygène qui interfèrent avec le monde vivant (voir II-1) ne seront pas abordés ici.

En Côte-d'Ivoire, les données climatiques sont relativement anciennes et fournies. Les précipitations sont mesurées régulièrement — depuis plus de 60 ans pour certaines stations (Grand-Lahou, Aboisso, Sassandra par exemple) — et les publications périodiques de l'Anam, ex-Asecna (Agence pour la sécurité de la navigation aérienne en Afrique et à Madagascar) permettent de disposer de toute l'information correspondante. La station bioclimatologique de l'Orstom est suivie depuis 1947 et une synthèse des données relatives aux années 1948-1979 a été publiée par MONTENY et LHOMME (1980). Enfin, les caractéristiques hydrologiques de tous les fleuves de Côte-d'Ivoire ont fait l'objet d'études de la part de l'Orstom depuis 1955 et les bilans annuels correspondants sont publiés par l'Orstom et la Dres (Division des ressources en eaux de surface).

⁽¹⁾ Nous nous sommes largement inspirés d'une première publication (DURAND et CHANTRAINE, 1982). Nous centrons le propos sur la lagune Ébrié, mais les écosystèmes saumâtres adjacents seront évoqués à l'occasion.

L'étude des lagunes n'a, quant à elle, réellement débuté qu'en 1947 avec VARLET (1978) qui a réalisé ses observations de 1947 à 1955. Cette période englobe la création du canal de Vridi (23 juillet 1950) qui a profondément bouleversé l'équilibre antérieur de l'écosystème. Les observations sur le milieu lagunaire ont repris après une interruption de près d'une quinzaine d'années. Depuis, elles ont été fréquentes et nombreuses, sinon continues.

Le climat

Tout entière dans la zone intertropicale (entre 2 et 9° de longitude ouest, 4 et 11° de latitude nord), la Côte-d'Ivoire se situe entre les climats tropicaux et équatoriaux. Elle est ainsi caractérisée par l'existence de deux zones climatiques principales (ELDIN, 1971) auxquelles sont associées deux types de formations végétales climaciques : au nord, le domaine de la forêt claire et de la savane soumis à une seule saison des pluies centrée sur le mois d'août ; au sud, la formation de la forêt sempervirente ombrophile et humide caractérisée par deux saisons des pluies centrées sur juin et octobre.

TABIEAU I
Caractéristiques climatiques moyennes à la station bioclimatique d'Adiopodoumé
M et CV représentent respectivement moyennes et coefficients de variation

Paramètre	Période	J	F	M	A	M	
Rayonnement solaire global ($\text{J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$)	M CV	1968 - 1979	1 520 7,0	1 737 6,1	1 891 6,1	1 927 6,3	1 755 7,9
Durée d'insolation ($\text{h} \cdot \text{mois}^{-1}$)	M CV	1956 - 1979	177 29,7	181 18,9	201 15,5	190 13,8	176 18,6
Température de l'air sous abri (°C)	M CV	1950 - 1979	26,7 2,4	27,5 2,1	27,7 2,2	27,5 2,1	27,0 1,6
	Max. Min.		31,1 22,2	31,9 23,1	32,1 23,3	31,8 23,3	30,9 23,1
Vitesse du vent ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)	M CV	1966 - 1979	1,18 13,7	1,43 11,8	1,53 44,5	1,41 9,3	1,23 11,2
Tension de vapeur d'eau (hPa)	M	1969 - 1979	28,7	29,8	29,9	30,1	30,2
Évapotranspiration (Pennman) (mm)	M CV	1968 - 1979	113,6 7,6	121,5 6,8	141,8 7,3	137,3 5,7	126,5 8,3
Précipitations (mm)	M CV	1948 - 1980	28,3 112,0	65,4 82,0	106,4 49,0	143,6 49,0	295,7 42,0

La zone intertropicale est le lieu d'une confluence entre deux masses d'air ; d'une part, la mousson, humide, d'origine océanique et de secteur sud-ouest ; d'autre part, l'harmattan, sec, de secteur nord-est et d'origine continentale. La mise en contact de ces deux masses d'air s'accompagne d'un phénomène de convergence dans les alizés déviés qui entraîne la formation de nuages à l'origine des précipitations. C'est cette zone de convergence tropicale (CIT) que l'on désigne communément sous le nom de « front intertropical » (FIT), sur le continent africain.

Les variations climatiques saisonnières proviennent du déplacement de la CIT en liaison avec le mouvement apparent du soleil. De février à août, la CIT monte de plus en plus en latitude. Il s'ensuit une première saison des pluies sur le littoral avec un décalage progressif vers le nord. Au point de son avancée la plus septentrionale ⁽¹⁾ une seule saison de pluie est ainsi observée. D'août à janvier, la CIT redescend en latitude (plus vite qu'elle n'est montée) entraînant en sens contraire la succession des saisons enregistrées lors de la phase ascendante, mais avec une amplitude moins marquée : c'est le temps des « petites saisons » sur le littoral.

Ce schéma général est vérifié sur une longue période, et la description que nous venons de faire correspond à un déplacement moyen de la CIT. Il existe en fait une variabilité interannuelle notable pour les principaux paramètres climatiques ainsi que pour l'hydrologie fluviale.

Afin de décrire les saisons sur le littoral, nous allons passer en revue les diverses composantes du climat ⁽²⁾ : rayonnement et insolation, température, vent, hygrométrie, évaporation (tabl. I) ; en insistant plus particulièrement pour terminer sur les précipitations.

(in DURAND et CHANTRAINE, 1984 ; d'après MONTENY et LHOMME, 1980)
mensuels ; Ma la moyenne annuelle des moyennes mensuelles

J	J	A	S	O	N	D	Ma	Total cumulé
1 311 8,5	1 222 11,2	1 149 12,6	1 355 10,0	1 658 14,4	1 758 7,3	1 498 9,9	1 565	
92 33,7	96 38,3	78 24,9	89 25,4	158 21,6	194 17,5	179 30,5	151	
25,6 1,9	24,8 2,3	24,4 2,8	25,0 2,1	25,9 2,0	26,5 1,3	26,3 1,7	26,2	
28,7 22,4	27,8 21,8	27,3 21,3	28,0 21,9	29,2 21,8	30,5 22,5	30,1 22,2	30,0 22,4	
1,25 9,1	1,46 6,7	1,59 4,9	1,67 9,6	1,54 15,7	1,19 9,9	1,01 7,1	1,37	
28,7	27,0	26,3	26,9	28,2	29,1	29,3	28,7	
90,2 10,1	90,4 10,1	86,1 11,6	98,0 8,4	122,6 10,8	121,2 7,6	106,8 9,9		1 356
685,5 38,0	250,4 85,0	41,0 124,0	82,3 96,0	168,3 69,0	152,3 42,0	77,2 77,0		2 096,3

⁽¹⁾ Le climat de la moitié septentrionale de la Côte-d'Ivoire ne nous intéresse pas directement mais il a des conséquences indirectes très appréciables pour les lagunes car il conditionne le rythme d'arrivée des eaux fluviales transportées par les grands fleuves soudaniens (cf. *infra*).

⁽²⁾ D'après les données de la station de bioclimatologie de l'Orstom à Adiopodoumé, 5° 19' lat. nord, 4° 13' long. ouest, 29 m d'altitude (MONTENY et LHOMME, 1980).

RAYONNEMENT ET INSOLATION

D'après les cartes de distribution mondiale du rayonnement solaire, la quantité d'énergie reçue en moyenne dans la région du littoral ivoirien est de l'ordre de $1\ 150\text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ (BUDYKO, 1958).

La valeur moyenne obtenue en 12 années de mesures à Adiopodoumé (1968-1979) est de $1\ 565\text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. L'écart (27 %) entre les deux chiffres est cohérent car la série d'Adiopodoumé correspond à une période de sécheresse, et est donc moins nuageuse et plus ensoleillée que la série plus longue de BUDYKO (GALLARDO, comm. pers.).

Les variations saisonnières sont marquées (fig. 1) puisque les valeurs moyennes du mois d'août, valeurs minimales, ne représentent que 60 % du maximum de mars-avril. Le cycle annuel est caractérisé par deux périodes de rayonnement élevé d'inégale intensité (fort de mars à mai et sensiblement plus faible en octobre et novembre) et deux périodes pendant lesquelles le rayonnement global est plus faible. En relation avec l'importance de la couverture nuageuse, les valeurs minimales annuelles sont observées de juin à septembre ($1\ 255\text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$), alors que les faibles intensités en décembre-janvier ($1\ 504\text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) sont dues à l'accroissement de l'angle d'incidence des rayons solaires et à des brouillards fréquents (tabl. I). Durant la période « sèche » 1968-1979, la variabilité des moyennes interannuelles est faible (les moyennes annuelles extrêmes n'ont été respectivement que de $1\ 484$ et $1\ 630\text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$). Pour un mois donné, les variations sont évidemment plus élevées mais les coefficients de variation restent généralement bas et inférieurs à 10 %.

Les variations mensuelles des durées d'insolation suivent sensiblement celles du rayonnement (fig. 1). Cependant l'amplitude saisonnière est plus marquée ; la durée d'insolation en août ne représentant que 40 % de la moyenne du mois de mars (données 1956-1979). En outre, à durée d'insolation égale, les rayonnements peuvent être significativement différents : c'est le cas par exemple pour mai et janvier (influence de l'harmattan). Réciproquement, en juin et septembre, le rayonnement global est identique alors que les durées d'insolation diffèrent sensiblement.

À l'échelle journalière et compte tenu de sa position proche de l'équateur, la durée de l'éclaircissement est constante en Côte-d'Ivoire au cours de l'année et caractérisée par une égalité des jours et des nuits.

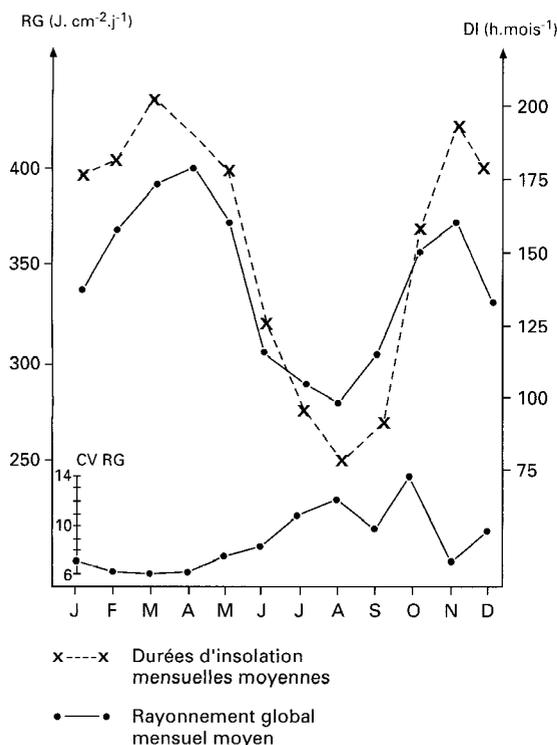


Figure 1
Durées d'insolation mensuelle moyenne de 1956 à 1979 ; rayonnement global mensuel moyen d'octobre 1967 à décembre 1979 à la station bioclimatologique d'Adiopodoumé. CV RG désigne le coefficient de variation interannuel des valeurs mensuelles du rayonnement global.

TEMPÉRATURE, VENT ET HUMIDITÉ DE L'AIR

Le tableau I récapitule les valeurs moyennes de **température** sous abri pour la période 1950-1979. La température moyenne annuelle est de 26,2 °C. L'amplitude annuelle est faible : 3,3 °C entre mars (27,7 °C) et août (24,4 °C). L'écart entre les moyennes mensuelles des températures maximales et minimales oscille entre 8,8 (janvier à mars) et 6,0 °C (juillet à septembre) (fig. 2).

À l'échelle interannuelle, la variabilité est faible ainsi que l'indiquent les coefficients de variation toujours inférieurs à 3 % (tabl. I). Les moyennes mensuelles maximales et minimales les plus élevées et les plus basses ont été respectivement observées en mars 1964 (35,2 °C) et en août 1956 (19,2 °C).

Les **vents** sont essentiellement de secteur sud-ouest. Pour la station de l'aéroport d'Abidjan (1956-1969), la fréquence des vents est à 46 % de secteur sud-ouest, 26 % de secteur ouest et 10 % de secteur sud. La vitesse annuelle est modérée : 1,37 m . s⁻¹ à Adiopodoumé pour la période 1966-1979. Les variations mensuelles des vitesses moyennes sont peu marquées : de 1,01 en décembre à 1,67 m . s⁻¹ en septembre, de même que la variabilité mensuelle interannuelle. Cependant le mois de mars (mois des tornades) est exceptionnel avec un coefficient de variation (CV) de 45 % alors que les CV pour les autres mois sont compris entre 5 et 15 %.

La tension moyenne annuelle de **vapeur d'eau** est de 28,7 hP correspondant à une humidité relative de 70 %. Toujours élevée au cours de l'année, l'humidité relative est maximale en juin, juillet et août et relativement plus faible de janvier à avril.

Notons ici que cette description moyenne cache un aspect fondamental de la variabilité car les écarts entre jours d'un mois donné peuvent être très importants. C'est le cas du vent, mais aussi du rayonnement et des précipitations. La conjonction, à très court terme, de gradients élevés pour ces facteurs peut expliquer les évolutions brusques des caractéristiques physiques du milieu lagunaire mais aussi de sa production photosynthétique (GUIRAL et CHANTRAINE, 1982).

En dehors de ces variations temporelles des paramètres climatiques de moyenne fréquence (jour) et de basse fréquence (mois), il existe des variations de type nyctéméral dont l'importance est déterminante

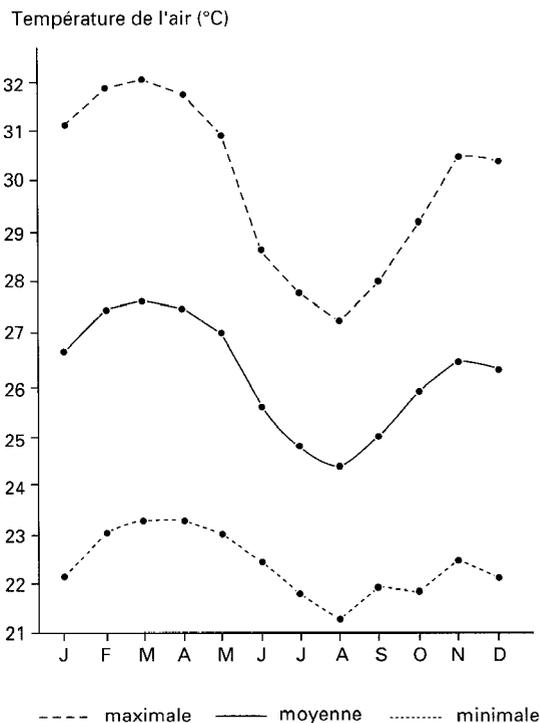


Figure 2

Températures mensuelles de l'air sous abri à la station bioclimatologique d'Adiopodoumé (1958-1979).

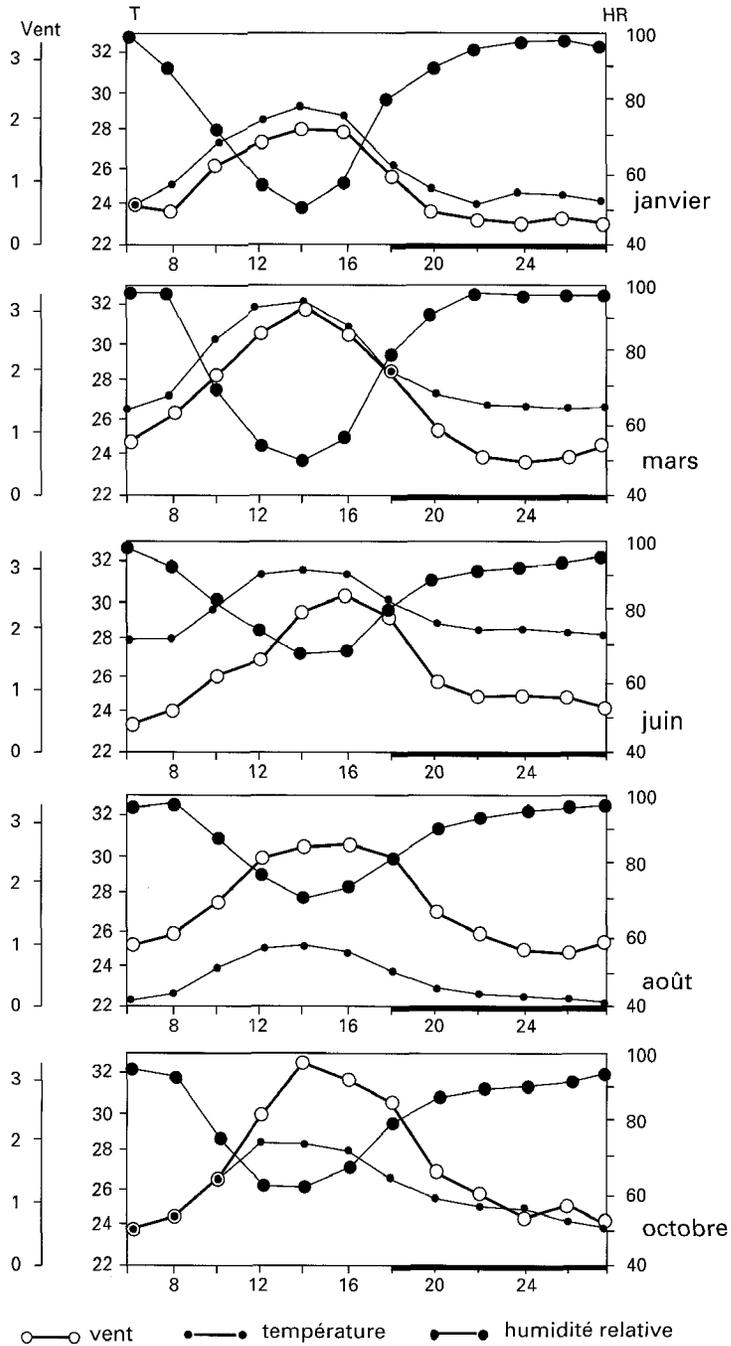


Figure 3

Variations journalières de la température ($^{\circ}C$), de la vitesse du vent ($m \cdot s^{-1}$) et de l'humidité relative de l'air (%) au cours des mois de janvier (grande saison sèche), mars (mois des tornades), juin (grande saison des pluies), août (petite saison sèche) et octobre (petite saison des pluies). Données de la station bioclimatologique d'Adiopodoumé.

dans le fonctionnement écologique (variation jour-nuit de l'éclairage) et hydrodynamique (rythme du vent) des milieux lagunaires. La figure 3 représente les variations horaires des températures, de la vitesse moyenne du vent et de l'humidité de l'air à la station d'Adiopodoumé. Quelle que soit la période et en dehors des variations mensuelles — dont les valeurs moyennes sont caractéristiques — il existe pour les

trois paramètres considérés des variations nyctémérales constantes de forte amplitude. D'une manière systématique, les évolutions des températures et des vents sont similaires et en opposition de phase avec les taux d'humidité de l'air. Il existe ainsi des variations jour-nuit très importantes (facteur compris entre 1,5 et 2,0 pour l'humidité et 3,0 à 5,0 pour le vent et cela selon les mois considérés). Elles sont caractérisées par des nuits à forte humidité relative, vent quasi nul et températures relativement plus basses et des jours où sont observés les maxima journaliers de température et de vent (entre 12 et 16 heures) et les minima d'humidité relative dont les valeurs varient entre 50 et 70 % au cours de l'année.

ÉVAPORATION

MONTENY et LHOMME (1980) donnent des valeurs d'évapotranspiration potentielle calculées d'après la formule de Penman pour la station d'Adiopodoumé entre 1968 et 1979 (tabl. I). La moyenne annuelle est de 1 356 mm (valeurs extrêmes 1 405 et 1 237 mm). Le cycle saisonnier est bien marqué (fig. 4) avec une évaporation moyenne mensuelle inférieure de 40 % en août (86,1 mm) à celle de mars (141,8 mm). La variabilité interannuelle des moyennes mensuelles est peu élevée (CV compris entre 5 et 10 %).

VARLET (1978) a calculé l'évaporation — pour la lagune Ébrié entre 1949 et 1954 — en évaluant les divers termes de l'équation de conservation de l'énergie (fig.4). Il avait distingué deux zones : d'une part, la partie de la lagune où les courants de marée sont notables et pour laquelle il faut tenir compte des pertes d'énergie liées à la différence de température entre les eaux lagunaires et les eaux marines et, d'autre part, les régions dessalées où l'influence des marées est beaucoup plus faible. Cette dernière zone s'étend à l'ouest de la digue de Jacquville (4° 15' W). Sur une année la différence entre ces deux parties de la lagune est appréciable : 1 179 mm à l'est et 1 307 mm à l'ouest et les écarts maximaux sont observés lorsque les eaux océaniques sont les plus froides : janvier et août-septembre. Ces différences régionales s'expliquent par une anomalie de la circulation des eaux (en particulier de la pénétration des eaux marines) entre les branches est et ouest de la lagune de part et d'autre du canal de Vridi (GALLARDO, comm. pers.).

Les écarts interannuels sont relativement faibles. De ce fait, les estimations obtenues par VARLET (1978) et MONTENY et LHOMME (1980) — et bien qu'il s'agisse de deux modes de calcul différents appliqués à deux périodes distinctes — sont relativement proches.

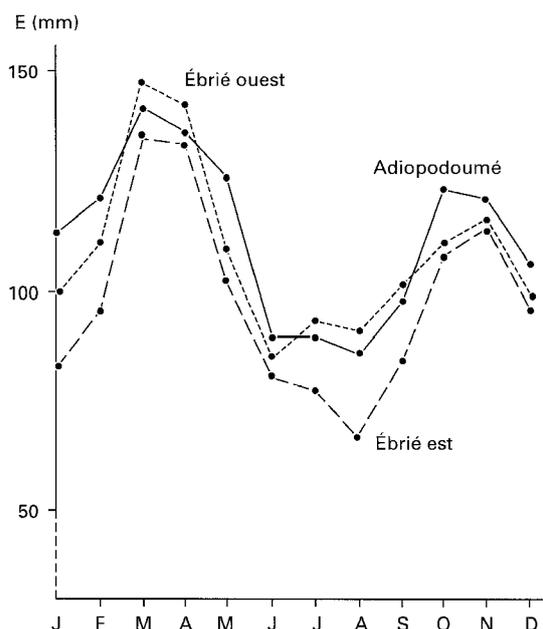


Figure 4
Variations saisonnières de l'évaporation en lagune
Ébrié : Ébrié ouest et Ébrié est (1949-1954)
d'après VARLET, 1978 ; Adiopodoumé (1968-1979)
d'après MONTENY et LHOMME, 1980.

PRÉCIPITATIONS

Les précipitations, liées au déplacement du front intertropical, atteignent les lagunes sous trois formes : eaux météoriques tombant directement sur le plan d'eau, eaux de ruissellement issues du bassin versant lagunaire *stricto sensu* et eaux fluviales correspondant aux fleuves dont les embouchures se situent directement en lagune. Ce dernier aspect sera abordé plus loin.

Par leur forte hétérogénéité spatiale, aux échelles petites et moyennes, les précipitations constituent un paramètre délicat à quantifier précisément. Il est nécessaire de multiplier les observations et d'opérer de nombreux recoupements pour obtenir une information fiable. Dans le cas qui nous intéresse ici, la situation est relativement favorable car le réseau d'observations météorologiques de l'Asecna en Côte-d'Ivoire est assez dense et installé, nous l'avons vu, depuis longtemps. Nous avons choisi la période 1950-1986, à la fois parce qu'elle coïncide avec celle des observations hydrologiques et parce qu'elle est suffisante pour garantir une représentativité satisfaisante des moyennes obtenues.

Au total 17 stations, suffisamment proches du réseau lagunaire (fig. 5), ont été retenues et cela même si leur répartition spatiale est irrégulière et si nous ne disposons pas toujours de toute la série temporelle souhaitée. La majorité de ces stations concernent la lagune Ébrié et plus particulièrement la région d'Abidjan, avec quatre stations principales : Abidjan aéroport et Abidjan ville ; Banco et Adiopodoumé et deux stations plus récentes : Abidjan Cocody (depuis 1963) et Abidjan port (depuis 1965). La partie ouest de la lagune Ébrié peut être suivie à partir des stations de Dabou et Mopoyem et, depuis 1964, par celle de Jacqueville située sur le littoral. Les précipitations dans la partie est de la lagune Ébrié peuvent être estimées à partir des stations de la Mé et de Bingerville (depuis 1956) et par quelques données plus récentes concernant Alépé et Grand-Bassam. Pour les deux autres lagunes, le réseau d'observations est plus lâche avec pour la lagune Aby deux stations (Adiaké et Assinie) auxquelles s'ajoute Aboisso, station plus éloignée. Pour la lagune de Grand-Lahou nous ne disposons que d'une seule station sur le littoral, à Grand-Lahou (fig. 5).

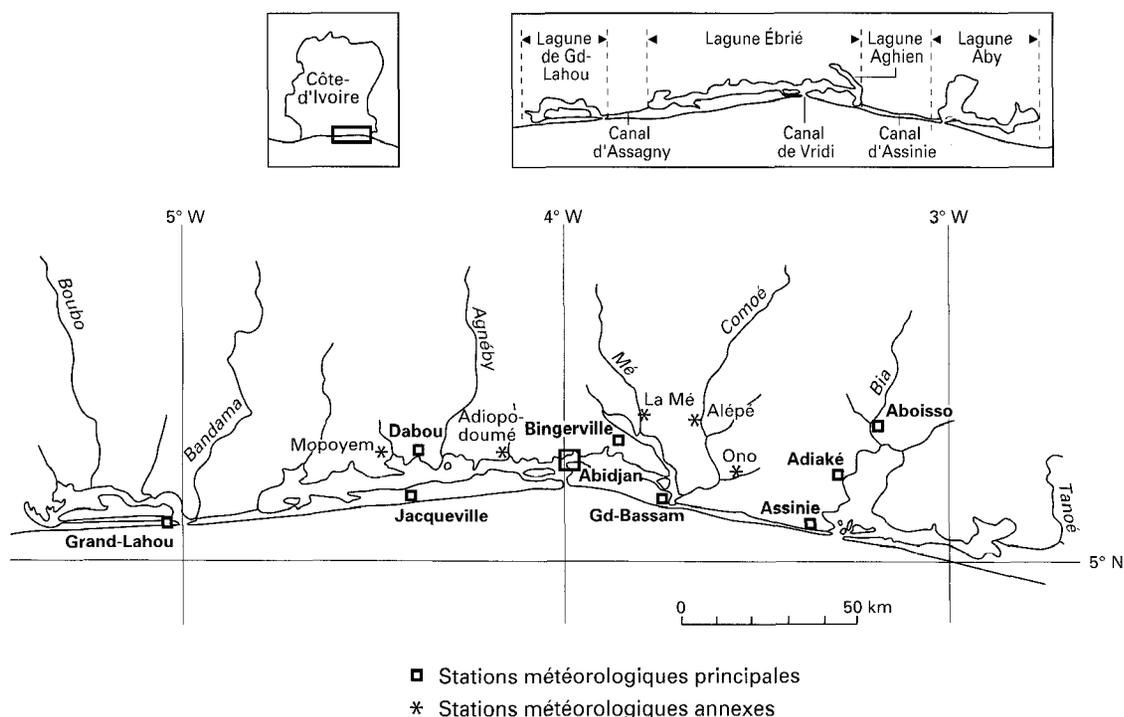


Figure 5
Domaine de la façade littorale ivoirienne.

Représentativité et valeurs moyennes

Pour une région lagunaire donnée, la représentativité des valeurs peut être analysée à partir des informations enregistrées par les diverses stations de la ville d'Abidjan. Les pluviogrammes moyens annuels sont pratiquement identiques pour Adiopodoumé et Abidjan aéroport (fig. 6). Les deux autres stations offrent des résultats analogues mais avec de très légers décalages correspondant respectivement à un excédent annuel moyen de 105 mm à la station du Banco et à un déficit de 85 mm pour Abidjan ville. Ces écarts, faibles mais significatifs, traduisent les variations d'ordre microclimatique qui affectent spécifiquement chaque station. Le pluviogramme moyen à Abidjan a donc été défini comme la moyenne des 4 stations pour lesquelles les données existent depuis 1950. Ainsi calculée, la moyenne annuelle des précipitations de 1950 à 1986 à Abidjan est de 2 020 mm.

Au cours de la période considérée, les évolutions des précipitations annuelles pour les diverses stations recensées à proximité et au sein de la ville d'Abidjan sont sensiblement identiques avec en général des valeurs souvent bien groupées (DURAND et CHANTRAINE, 1982). Il est ainsi possible de reconstituer une évolution moyenne des précipitations pour cette région (fig. 9) ⁽¹⁾.

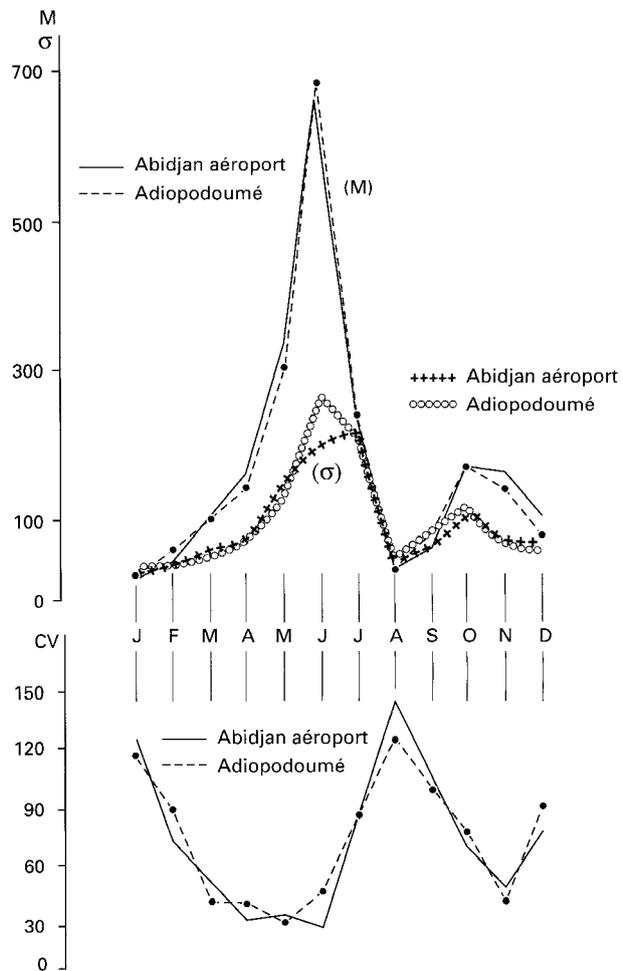


Figure 6

Variations saisonnières des précipitations aux stations d'Abidjan aéroport et d'Adiopodoumé (1959-1980) : moyenne (M) ; écart-type (σ) ; coefficient de variation (CV).

⁽¹⁾ Quatre stations jusqu'en 1965, puis les six stations citées jusqu'en 1978, et cinq de 1978 à 1986, la station d'Abidjan ville ayant disparu.

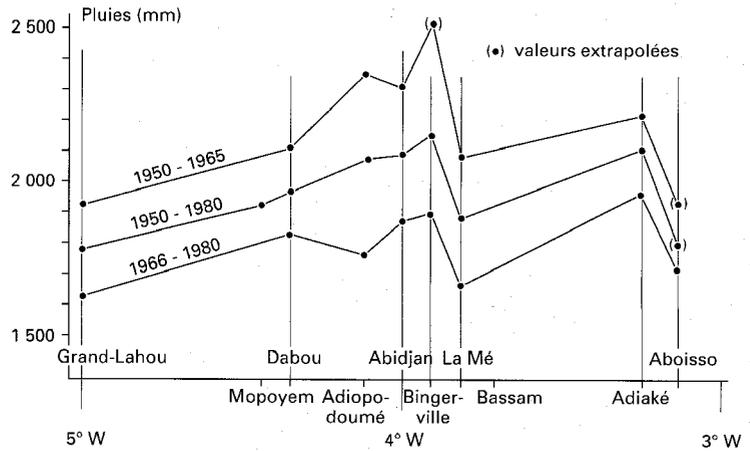


Figure 7
Précipitations annuelles moyennes
des stations du domaine lagunaire
pendant trois périodes de référence
entre 1950 et 1980.

À partir du pluviogramme moyen à Abidjan (fig. 6), il est possible de distinguer une première saison des pluies, de loin la plus importante, entre mai et juillet correspondant à près de 60 % du total annuel des précipitations. La seconde saison des pluies en octobre et novembre est bien marquée mais avec des précipitations nettement moins importantes représentant 15 % du total annuel. Si janvier et août sont les deux mois les plus secs, l'appellation de saisons « sèches » *stricto sensu* est impropre, car les périodes réellement sans pluie n'existent pas. La variabilité des précipitations mensuelles à l'échelle interannuelle est illustrée par leurs coefficients de variation (fig. 6). Les variations les plus importantes sont observées en janvier et août, mois de faibles précipitations alors que les périodes de forte pluviométrie (mai-juin, novembre) présentent une variabilité beaucoup plus faible. Il est intéressant de comparer le mois de mai à celui de juillet qui pour des précipitations moyennes équivalentes présente un coefficient de variation double. En effet, selon les années, le mois de mai peut appartenir soit à la grande saison des pluies, soit à la petite saison sèche. À précipitations sensiblement égales, on constate aussi comparativement au mois d'octobre une plus grande stabilité en novembre.

Il existe également des différences nettes entre les stations occidentales et orientales, les précipitations totales augmentant régulièrement de Grand-Lahou à Bingerville, l'écart entre les moyennes annuelles de ces deux stations dépassant 350 mm (fig. 7). Plus à l'est, on retrouve des valeurs relativement élevées pour Adiaké après un minimum marqué pour les stations de la Mé et d'Aboisso caractérisées par une situation plus septentrionale. La variabilité spatiale des pluviogrammes pour les stations du littoral est illustrée par la figure 8 où les écarts mensuels ont été calculés par rapport à la moyenne des stations d'Abidjan. Cette figure montre qu'il n'existe pas de concordance parfaite entre les pluviogrammes moyens des 5 stations comparées. Le fait le plus frappant est la pluviométrie de juin — et secondairement de juillet — beaucoup plus importante à Abidjan. Ce phénomène pourrait correspondre à un effet de site en liaison avec l'importance des activités urbaines.

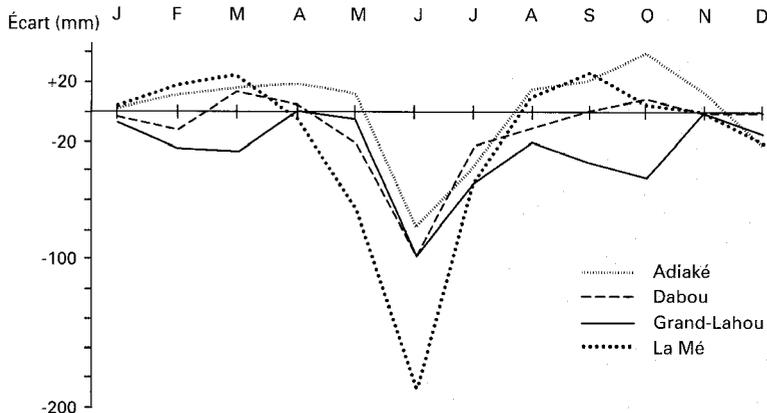


Figure 8
Variabilité spatiale, en
quelques stations du domaine
lagunaire, des moyennes
pluviométriques mensuelles
(1950-1980) représentées
par leur écart à la moyenne
d'Abidjan.

Variations interannuelles

La variabilité interannuelle pour une station donnée est très élevée. Dans la série des 36 années considérées il existe en effet un facteur 3 entre les valeurs minimales et maximales observées. En outre, pour deux années consécutives ces valeurs peuvent varier du simple au double, comme ce fut le cas d'Adiopodoumé en 1979 (2 145 mm) et 1980 (1 137 mm) ou celui d'Abidjan ville en 1976 (2 865 mm) et 1977 (1 436 mm).

La figure 9 représente les variations des précipitations annuelles pour quelques stations caractéristiques entre 1950 et 1986. Globalement, il existe des différences nettes entre certaines stations et les valeurs moyennes enregistrées à Abidjan. Par exemple, à Grand-Lahou les pluies sont souvent beaucoup plus faibles que dans toutes les autres stations (cas des années 1951, - 60, - 61, - 72, - 82, - 83). Cependant, malgré ces variations locales, deux remarques générales peuvent être dégagées :

- il existe des années à pluviométrie exceptionnelle, marquées dans toutes les stations, aussi bien par excès (1954, 1959, 1962, 1976) que par défaut (1958, 1977 et de 1983 à 1986) ;
- sans que l'on puisse vraiment parler d'évolution sur la série chronologique considérée, on relève néanmoins des tendances et, en moyenne, les années 1966-1986 sont plus sèches que celles de la période 1950-1965 (fig. 7). Quelles que soient les stations, les écarts entre ces deux périodes sont systématiques et peuvent dépasser 500 mm (stations du Banco et de Bingerville).

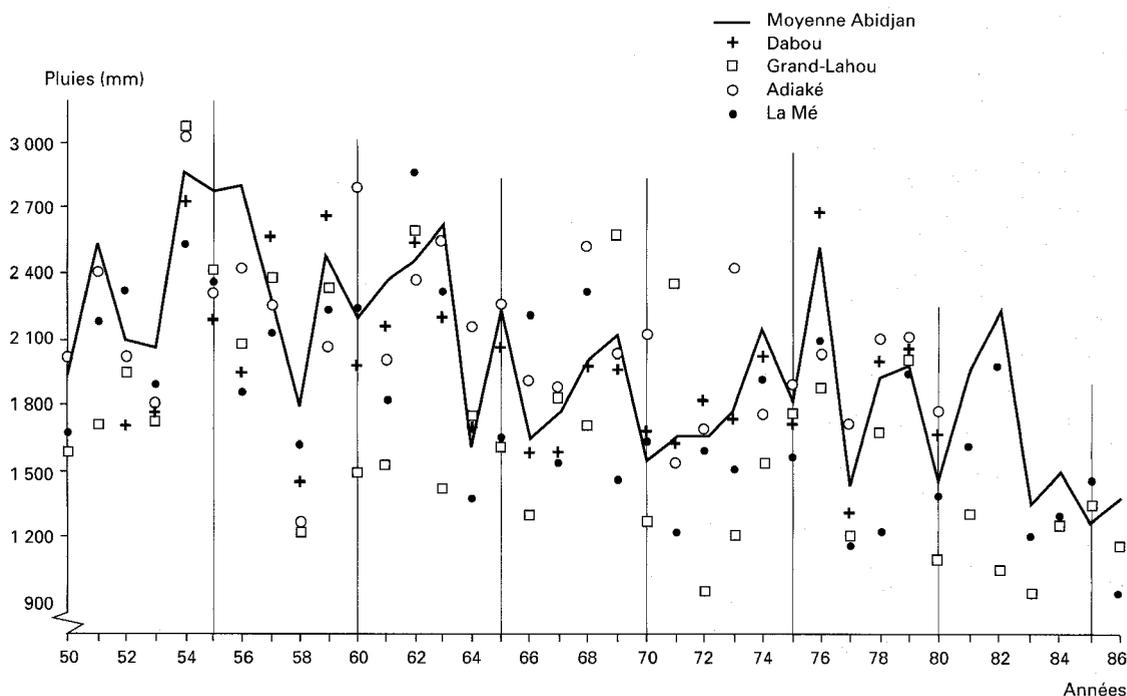


Figure 9

Variations interannuelles des précipitations en quelques stations caractéristiques entre 1950 et 1986.

Adiaké et Dabou ne sont plus suivis depuis 1981.

Hydrologie

Comme le démontre l'ensemble des études écologiques relatives aux écosystèmes aquatiques, l'hydrologie (et sa dynamique) constitue, par son caractère structurant et intégrateur, un facteur essentiel de leur analyse fonctionnelle. Cela est particulièrement évident dans le cas des milieux lagunaires qui correspondent à des écotones soumis aux doubles influences océanique et continentale.

Si, de ce point de vue, une analyse globale du système Ébrié n'a pu être réalisée à ce jour compte tenu de la complexité morpho-édaphique et des dimensions de cette lagune, un certain nombre d'informations sont cependant disponibles. En particulier, la salinité aisément mesurable et systématiquement associée aux études biologiques peut permettre en tant qu'élément conservatif d'estimer l'origine des masses d'eau lagunaires et leur degré de dépendance vis-à-vis des apports continentaux et océaniques. En outre, l'étude de ses variations temporelles et spatiales peut permettre de quantifier l'intensité des processus de diffusion par agitation turbulente. Localement, ces données ont été complétées par des informations sur l'hydrodynamisme conduisant à une description des phénomènes convectifs liés à la circulation des eaux. L'ensemble de ces éléments fournit ainsi globalement une bonne connaissance du devenir des masses d'eau en lagune Ébrié ainsi que des constituants chimiques et biologiques qui leur sont associés.

L'origine des eaux et l'importance de leurs flux d'entrée et de sortie déterminent la qualité et le taux de renouvellement des eaux lagunaires. Ces flux sont essentiellement représentés par des arrivées d'eaux fluviales à l'interface continent-lagune et par des entrées et sorties d'eaux marines à l'interface océan-lagune. Nous évoquerons successivement les marées et le niveau moyen du plan d'eau lagunaire, les apports fluviaux (apports les mieux connus et les plus variables). À partir de ces données une tentative d'établissement des bilans hydrologiques globaux sera présentée.

MARÉES ET NIVEAU MOYEN DU PLAN D'EAU

L'influence des marées est sensible sur l'ensemble des lagunes ivoiriennes mais elle s'amortit dès que l'on s'éloigne des estuaires. Seule la lagune Ébrié a été étudiée de ce point de vue avant la réouverture de Bassam en 1987 (VARLET, 1978 ; TASTET, 1979). D'une manière générale, le marnage diminue et le retard par rapport à la marée en mer augmente quand on s'éloigne du canal de Vridi à l'ouest comme à l'est. C'est ainsi qu'à l'embouchure de la Comoé, pour un marnage de 1 m en mer, la renverse se réalise avec un retard de 4 heures environ et la différence de niveau entre la hauteur maximale et minimale du plan d'eau lagunaire n'est que de 20 cm. En revanche, à l'ouest, au niveau de l'embouchure de l'Agnéby, alors que cette station occupe une position sensiblement symétrique par rapport au canal de Vridi, le retard ne serait que de 2 heures et le marnage de 8 cm. Ces différences traduisent deux types d'ondes distincts : onde progressive normale à l'est jusqu'à Bassam ; une onde stationnaire avec interférence entre l'onde incidente et l'onde réfléchie à l'extrémité ouest (VARLET, 1978) ⁽¹⁾. En réalité la propagation de cette onde stationnaire serait facilitée et rendue plus complexe par l'existence probable d'un phénomène de seiche. Les évolutions du marnage et du retard de renverse le long du bras ouest sont représentées sur la figure 10. Le minimum des marnages — de l'ordre de 6 à 7 cm —, coïncidant avec une augmentation des retards de plusieurs heures, se situe un peu avant l'Agnéby, à près de 40 km du canal de Vridi.

(1) Cette dissymétrie est en outre renforcée par l'existence d'une importante constriction qui ferme le bras est, comparativement à la large ouverture du chenal ouest. De ce fait, la pénétration saline est plus difficile et ce bras est soumis à un brassage moins important et donc à une stratification plus forte (GALLARDO, 1978). Cette stratification est en outre renforcée par une alimentation en eau douce plus importante et cela même en période d'étiage. Il existe ainsi une circulation différente dans ces deux bras particulièrement dans la couche de surface durant la période de jusant. Le chenal est montré en outre des anomalies de profils de vitesse résiduelle caractérisés par un mouvement vers l'amont dans la couche de surface et par un courant vers la mer dans la couche moyenne (qui assure l'essentiel de la circulation des eaux vers l'océan) et cela aussi bien lors du flot que du jusant. Des fluctuations rapides des apports fluviaux et le vent dominant de secteur sud-ouest, en s'opposant à la circulation vers la mer, peuvent être à l'origine de ces anomalies des profils de vitesse résiduelle dont la fréquence serait inférieure à celle de la marée semi-diurne. L'indice de Richardson tendant à diminuer lors de ces périodes d'anomalie, elles correspondent donc à des états de plus forte instabilité (GALLARDO, 1978). Le processus de déstabilisation initié dans la couche de surface contribue ainsi à maintenir une forte turbulence dans ce secteur. À l'opposé, dans le large bras ouest de la lagune, le vent facilite la circulation des eaux de surface vers l'océan, créant ainsi un facteur d'hétérogénéité supplémentaire entre les bras est et ouest de la lagune (LEHAY, 1984).

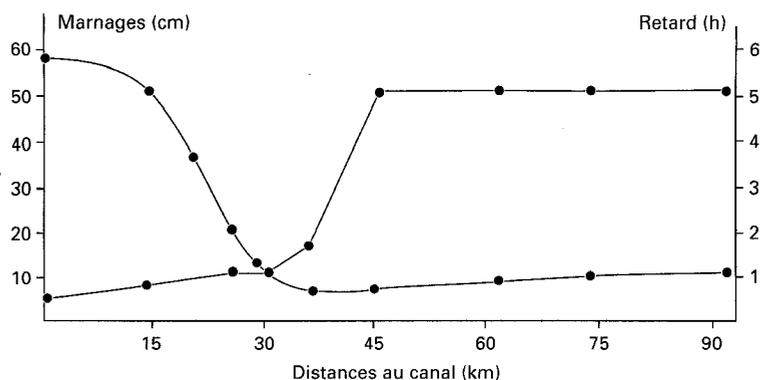


Figure 10

Marnages et phases observées dans l'onde stationnaire présente à l'ouest d'Abidjan en fonction de la distance (km) au canal de Vridi pour un marnage de 100 cm en mer (d'après VARLET, 1978).

À l'est du canal de Vridi, on observe aussi un amortissement sensible en lagune Potou car pour une amplitude de 1 m en mer le marnage à l'entrée (communication entre lagunes Ébrié et Potou) est de 37 cm avec un déphasage de 2 à 3 h par rapport à l'océan et de 21 cm avec un retard de 5 h 30 à la sortie (communication entre lagunes Potou et Aghien). En lagune Aghien, le marnage augmente uniformément de quelques centimètres et les heures de renverse sont partout en phase. Ce phénomène peut évoquer certains aspects d'une onde stationnaire mais aussi traduire l'influence hydrodynamique prépondérante de la marée. En effet, au cours du flot, les eaux du fleuve Comoé sont détournées vers le nord et pénètrent ainsi dans le système des lagunes Potou et Aghien (TASTET, 1979).

En lagune les courants dépassent souvent $1,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$: les valeurs maximales, mesurées en surface, atteignent $2,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ dans le canal de Vridi et $1,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ à la digue de Jacquerville. À l'ouest de l'Agnéby, ils ne dépassent guère $0,1$ à $0,2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$.

La variation annuelle du niveau de la lagune est appréciable, et reflète essentiellement les fluctuations des apports d'eau douce. La figure 11, d'après VARLET, donne les variations du niveau moyen en baie de Cocody en 1952 : l'amplitude annuelle dépasse 50 cm entre août, mois de niveau le plus bas et correspondant à l'upwelling côtier, et octobre, mois de niveau le plus élevé, lié à la crue de la Comoé. Un maximum secondaire net, 35 cm au-dessus du minimum d'août, se produit en juin lors de la grande saison

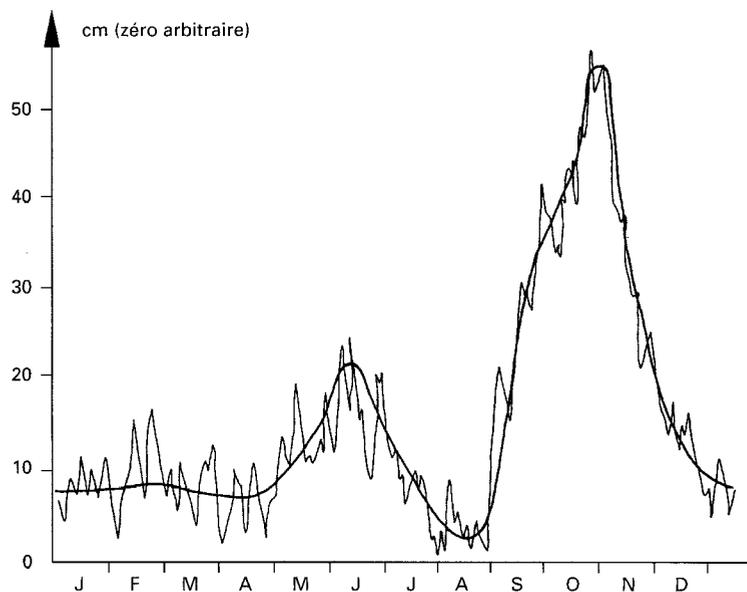


Figure 11
Variations du niveau moyen de la lagune Ébrié à Abidjan en 1952 (d'après VARLET, 1978).

des pluies. À l'échelle annuelle ces variations de niveau résultent donc de l'importance des apports d'eau continentale et des capacités d'évacuation de la lagune (limitées au seul canal de Vridi depuis sa création) qui dépendent du niveau moyen de l'océan. Compte tenu des cycles de marée, les niveaux de l'océan — et donc de la lagune dans les régions proches du canal de Vridi — sont tous deux affectés par des variations de haute fréquence correspondant aux alternances basse mer - haute mer et morte-eau - vive-eau (fig. 11). Ce cycle annuel est plus ou moins net selon les régions considérées. Par exemple, le maximum secondaire de juin doit être plus important à l'ouest de l'Agnéby car ce secteur n'est pas directement affecté par les eaux de la Comoé.

Aucune mesure, à notre connaissance, n'a été faite pour la lagune Aby et celle de Grand-Lahou. En lagune Aby, il est néanmoins probable que les variations de niveau sont considérables car l'exutoire d'Assinie est très réduit. On en trouve d'ailleurs un témoignage indirect dans le fait qu'au cours du mois de juin les pêcheurs ne peuvent plus exercer leur activité avec les mêmes engins de pêche.

LES APPORTS FLUVIAUX

La Côte-d'Ivoire est drainée dans le sens nord-sud par quatre grands fleuves. Ce sont, d'est en ouest, la Comoé, la Bandama, la Sassandra et le Cavally (fig. 12). Leur débit moyen annuel total était de l'ordre de $1\,900\text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (d'après GIRARD *et al.*, 1971 ; données antérieures à 1967). Sur ce total, les deux grands fleuves intéressant le système lagunaire, Comoé et Bandama, représentaient en moyenne $700\text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Ces dix dernières années leur contribution moyenne a été généralement très inférieure.

Cinq autres rivières se jettent dans les trois grandes lagunes : le Boubo en lagune de Grand-Lahou ; l'Agnéby et la Mé en lagune Ébrié ; la Bia et la Tanoé en lagune Aby. Elles ont en commun des bassins

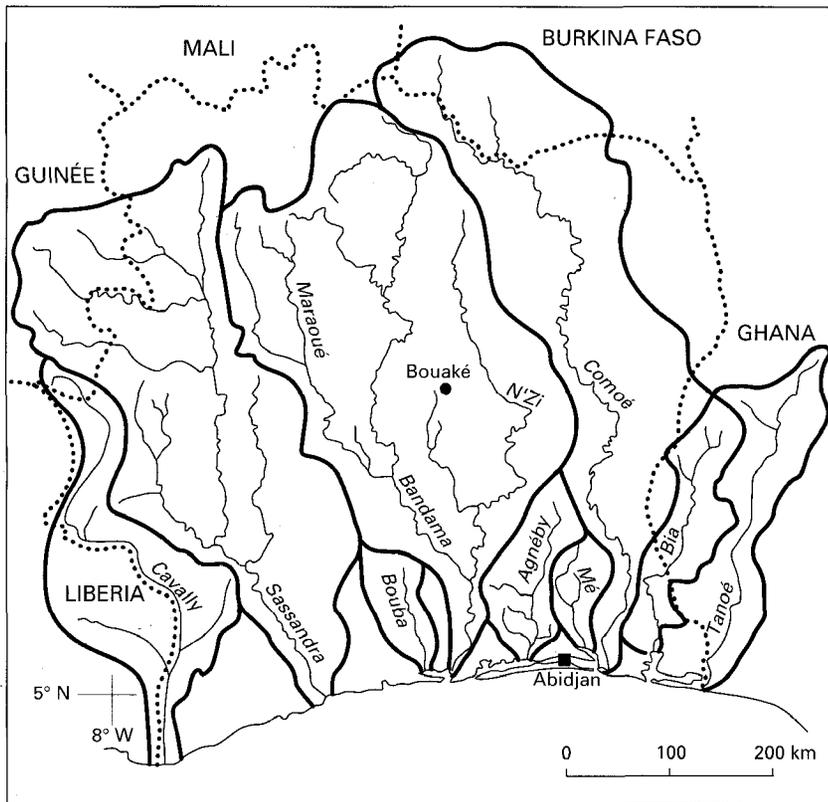


Figure 12
Bassins versants des principaux cours d'eau de Côte-d'Ivoire.

TABLEAU II

Caractéristiques moyennes des cours d'eau lagunaires en Côte-d'Ivoire. Les valeurs de débits moyens (D) et de volumes totaux écoulés (V) sont extrapolées à la surface totale du bassin (S). σ_D désigne l'écart-type interannuel, N le nombre d'années d'observations, et CV_D le coefficient de variation

Fleuves	Bandama	Comoé	Agnéby	Mé	Bia	Tanoé
S (km ²)	97 500	78 000	8 900	4 300	10 000	16 000
D (m ³ .s ⁻¹)	266	198	22	47	66	139
σ_D	185,4	135,2	16,3	23,4	66,0	139,0
CV_D	69,6	68,2	74,1	49,0	54,5	30,6
N*	31	31	23	23	29	23
V (10 ⁹ m ³)	8,4	6,2	0,7	1,5	2,1	4,4
Année	1957	1968	1968	1968	1964	1968
V max. (10 ⁹ m ³)	20,5	16,4	2,3	3,6	5,2	7,6
Année	1978	1983	1981	1977	1986	1958
V min. (10 ⁹ m ³)	2,0	0,8	0,1	0,6	0,8	1,8

* Période d'observation : 1956-1987, sauf pour la Mé et la Tanoé pour lesquelles les mesures s'interrompent respectivement en 1980 et 1978. Pour l'Agnéby la série est incomplète de 1956 à 1960 et de 1974 à 1978.

versants relativement réduits — 5 000 à 15 000 km² — et entièrement situés en zone forestière (domaine guinéen) (fig. 12). Le tableau II regroupe les principales caractéristiques des cours d'eau ayant leur débouché en lagune. Les valeurs de débit et de volume total écoulé ont été estimées à partir des données du Service hydrologique de l'Orstom, sauf pour la Tanoé dont le bassin versant est entièrement situé au Ghana (MENSAH, comm. pers.).

La situation des débouchés des fleuves en lagune explique une partie des variations spatiotemporelles de l'hydrologie et de l'hydrochimie des trois lagunes.

En lagune Aby, les eaux de la Bia au nord, et celles de la Tanoé, à l'extrême est, doivent traverser une grande partie du domaine lagunaire avant d'arriver au grau d'Assinie, ce qui constitue un facteur d'homogénéité spatiale.

Le cas de la lagune Ébrié est beaucoup plus complexe car la Comoé est complètement excentrée à l'est. Il existe de ce fait des différences fondamentales entre les régions orientales et occidentales, de part et d'autre du canal de Vridi. À l'est, la région située entre Grand-Bassam et Abidjan est entièrement balayée de septembre à novembre par la crue annuelle de la Comoé. Cette crue peut jouer un rôle à l'ouest jusqu'à la digue de Jacquévillie. À l'ouest de l'Agnéby, seules les précipitations locales et les eaux de ruissellement assurent un certain renouvellement des eaux. Une mention particulière doit être faite pour le diverticule de la lagune Aghien, dont les eaux sont douces et pour laquelle la Mé et son aire de progradation en lagune, mais aussi les eaux de la Comoé, constituent une barrière efficace contre les intrusions salines (fig. 5) ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Avec l'ouverture de la passe de Bassam de 1988 à 1990 cette description n'est plus valable : pendant l'étiage on assista à une intrusion d'eaux salines en lagune Aghien et dans le cours inférieur de la Comoé.

Pour la lagune de Grand-Lahou enfin, l'importance de la Bandama est telle, malgré le débouché excentré là aussi à l'est, que toutes les eaux lagunaires sont bouleversées lors de la crue du fleuve.

L'influence des précipitations est nettement prépondérante dans la définition des régimes hydrologiques des fleuves et rivières ivoiriens. Parmi les quatre types principaux décrits en Côte-d'Ivoire (GIRARD *et al.*, 1971) deux seulement nous intéressent ici, le régime tropical de transition et le régime équatorial de transition.

Le régime tropical de transition : il correspond aux fleuves dont le bassin versant se situe principalement dans la partie septentrionale de la Côte-d'Ivoire et donc dans une région de savane inégalement boisée. Ce régime comporte généralement une crue unique d'août à octobre, et une longue période de basses eaux de janvier à mai. La Bandama et la Comoé se rattachent à ce régime avec quelques nuances car elles subissent des influences multiples, en fonction de l'étendue de leur bassin versant et des régimes de leurs tributaires.

Le régime équatorial de transition : son domaine s'étend sur la partie méridionale de Côte-d'Ivoire où la végétation est du type forestier (secteur ombrophile du domaine guinéen). Ce régime est caractérisé par le dédoublement de la crue annuelle, qui correspond à la répartition saisonnière des précipitations dans le sud de la Côte-d'Ivoire. La première crue, généralement la plus forte, se situe en juin-juillet et la seconde en octobre-novembre. Les deux périodes de basses eaux ne sont pas homologues : en août-septembre il s'agit d'une « intercrue », pendant laquelle les débits mensuels représentent 8 à 9 % du total annuel (fig. 13), alors que de janvier à mars ils se réduisent à 1 ou 2 % en moyenne. Les cinq fleuves côtiers se rattachent nettement à ce type.

Les hydrogrammes de la figure 13 illustrent, en les nuancant, le cas des fleuves dont le débouché se situe dans une des trois grandes lagunes. Pour faciliter les comparaisons, les trois modules moyens sont exprimés en pourcentage du total annuel, accordant ainsi la même importance à chaque cours d'eau.

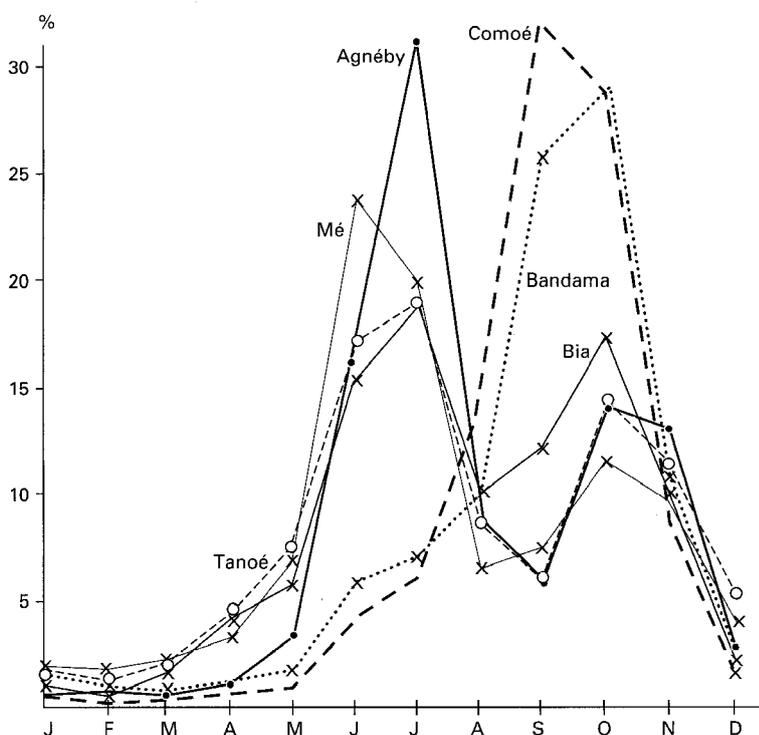


Figure 13

Hydrogrammes relatifs moyens des cours d'eau ayant leur exutoire dans le domaine lagunaire (en % du total annuel de chaque fleuve).

Des deux fleuves soudaniens, la Comoé accuse le régime le plus proche du type tropical : maximum accentué en septembre et octobre (61 % du total annuel) et étiage très marqué puisque de janvier à mai ne s'écoule en moyenne guère plus de 3 % du total annuel. L'hydrogramme moyen de la Bandama est très proche de celui de la Comoé, avec cependant une légère atténuation des écarts entre hautes et basses eaux. Cela correspond à la structure particulière des deux bassins d'alimentation et à l'importance relative des affluents de type équatorial et tropical.

S'agissant des fleuves côtiers, si l'on retrouve deux crues annuelles bien marquées, des différences significatives se manifestent d'un bassin à l'autre. En effet, la première crue peut dépasser la seconde, à l'instar de la Mé et, surtout, de l'Agnéby. Au contraire les crues peuvent être d'importance comparable comme celles de la Bia et, moins nettement, de la Tanoé. Le maximum de première crue se produit généralement en juillet, précédé par une hausse des débits dès juin. Lors de la deuxième crue, le maximum est atteint aux mois d'octobre et de novembre.

Les apports fluviaux annuels moyens aux trois lagunes s'élèvent à 9.10^9 m³ pour la lagune de Grand-Lahou (en tenant compte du Boubo), $8,4.10^9$ pour la lagune Ébrié et $6,5.10^9$ pour la lagune Aby. Si l'on fait abstraction du ruissellement direct et des petits bassins versants, les taux d'apports d'eau continentale par les fleuves guinéens (ou forestiers) varient très nettement pour les trois grandes lagunes de Côte-d'Ivoire, ces rapports étant en moyenne de 6 % pour la lagune de Grand-Lahou, 25 % pour la lagune Ébrié et de 100 % en lagune Aby (qui ne reçoit aucun fleuve d'origine soudanienne).

Les valeurs moyennes du tableau II recouvrent en fait une variabilité interannuelle considérable. En effet, les rapports entre les volumes annuels extrêmes écoulés sont de 10 pour la Bandama et de 20 pour la Comoé alors que pour les trois bassins côtiers orientaux (Mé, Bia, Tanoé) ces rapports sont compris entre 4 et 7. Avec un rapport de 20 et des coefficients de variation élevés (de 30 à 75 %), le cas de l'Agnéby paraît atypique. Mais les très faibles valeurs enregistrées pour ce fleuve au cours de la période 1981-1986 ne sont peut-être pas très fiables.

Il existe une très bonne corrélation entre les évolutions interannuelles des crues de la Bandama et de la Comoé, qui réagissent d'une manière identique aux variations des précipitations dans le centre et le nord de la Côte-d'Ivoire (fig. 14). Au cours des années 1960-1990, il est possible de distinguer nettement deux périodes situées avant et après 1970 (tabl. III). Pendant la dernière décennie les apports de la Comoé et de la Bandama sont en moyenne près de deux fois plus faibles que ceux enregistrés pour la période 1962-1970. Cette évolution générale est à mettre en relation avec la sécheresse qui a affecté l'Afrique au sud du Sahara. On peut remarquer en outre que pour 1971-1980 les débits moyens annuels des deux fleuves sont proches, alors qu'il existait auparavant un excédent annuel de près de $90 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour la Bandama. Cette diminution relative des débits de la Bandama est à mettre en relation

TABLEAU III
Variabilité interannuelle des débits moyens (D en m³.s⁻¹) des fleuves lagunaires

	Période	D	σ_D	CV _D
Bandama	1962-1970	418,0	147,2	35,2
	1971-1980	170,6	72,8	42,7
Comoé	1962-1970	330,6	119,4	36,1
	1971-1980	161,5	68,2	42,2
Bia	1963-1970	77,0	37,2	48,3
	1973-1980	38,8	13,3	34,3
Mé	1963-1970	59,7	30,0	50,1
	1971-1980	33,0	9,5	28,8

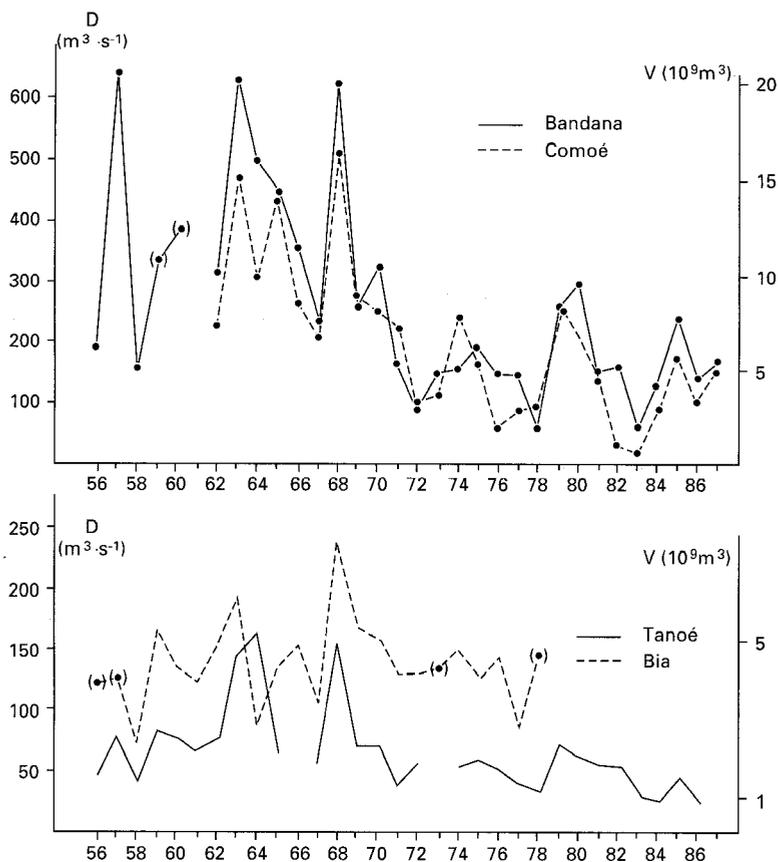


Figure 14

Variabilité interannuelle des crues des principaux cours d'eau débouchant dans le système lagunaire ivoirien (1955-1987). D désigne le débit annuel moyen, V le volume total écoulé (d'après les données Orstom et DRES).

avec la période de remplissage des barrages de Kossou et de Taabo et à plus long terme avec un accroissement probable des pertes d'eau par infiltration et (ou) évaporation consécutivement à ces réalisations. Cette analyse est confirmée pour les données les plus récentes (1981-1986) : alors que le débit moyen de la Bandama est équivalent à celui de 1971-1980, soit $155 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, celui de la Comoé n'est plus en revanche que de $110 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (soit trois fois moins que de 1962 à 1970).

Drainant les précipitations du sud de la Côte-d'Ivoire, les rivières côtières présentent aussi le même écart entre les années récentes et anciennes. Les apports par la Bia et la Mé sont en effet deux fois plus faibles entre 1970 et 1980 comparativement aux données antérieures. Ces diminutions traduisent une incidence jusqu'au rivage du golfe de Guinée de la sécheresse continentale qui a affecté l'Afrique au sud du Sahara. Cette tendance s'est encore accrue de 1981 à 1986 où les débits de la Bia, en moyenne de $18 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, ne représentent plus qu'un quart de ceux de la période 1963-1970 !

En dehors de la période récente de sécheresse, il existe des années exceptionnelles où le contexte climatique général affecte aussi bien les bassins versants forestiers que ceux de la savane soudanienne. Ce fut le cas par exemple en 1968 où l'ensemble des apports fluviaux pour les trois lagunes aura été d'environ 53 milliards de mètres cubes contre 10 seulement en 1958.

D'un autre point de vue, le parallèle existant pour la période 1955 à 1986 entre les précipitations littorales et les débits des rivières forestières peut permettre une vérification supplémentaire des données hydrologiques et météorologiques.

Si l'on compare les modules moyens des fleuves soudaniens et guinéens, on peut introduire une distinction entre deux périodes types :

- les années « homogènes », pendant lesquelles les caractéristiques climatiques ont été analogues sur toute la Côte-d'Ivoire. C'est le cas le plus général, que ce soit par excès de pluies (1957, 1963, 1968) ou par sécheresse (1967, 1970-1975, 1977-1978, 1983-1986...);
- les années « hétérogènes » qui correspondent à des climats différents sur la côte et à l'intérieur du pays : grosses pluies au sud et pluies dispersées au nord (1956, 1962, 1976) et inversement (1964 à 1966).

Ces deux types dépendent évidemment de l'importance de la convergence intertropicale et de son rythme de déplacement saisonnier. On retrouve, à l'échelle de la Côte-d'Ivoire, les facteurs structurant l'hydroclimat mis en évidence par MAHÉ (1987) pour l'ensemble du golfe de Guinée.

BILANS HYDRIQUES

Faute de connaissances suffisantes sur les échanges entre océan et lagune, on ne peut faire une étude approfondie des flux aux interfaces. Il est cependant possible de définir des ordres de grandeur.

Variabilité interannuelle des apports d'eau douce

Si l'on peut considérer que les pertes par évaporation varient peu, les précipitations locales et les apports par les rivières peuvent être très différents. Dans le tableau IV nous avons récapitulé les divers termes pour les douze dernières années (1975-1986), pendant lesquelles des données sur les productions primaire, secondaire et terminale ont été récoltées. Durant cette période, la lagune Ébrié a reçu en moyenne 6,3 milliards de mètres cubes d'eau douce mais avec des écarts annuels très importants ($11,4 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en 1979 contre $2,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en 1983). Cette variabilité interannuelle est encore plus spectaculaire si l'on considère toute la période d'observation (tabl. II). En effet, il existe un facteur 10 entre le volume des apports minimaux de 1983 et maximaux de 1968 ($22,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$).

Au cours des douze années considérées (1975-1986), les apports d'eau douce en lagune Ébrié ont toujours été inférieurs à la moyenne générale (1957-1986) sauf en 1979. La variabilité reste cependant très élevée pendant cette période, le rapport du volume annuel au volume moyen (tabl. IV) est compris entre 1,81 (1979) et 0,37 (1983).

Bilans hydriques

Pour évaluer l'importance des échanges d'eaux marines, VARLET s'est placé dans le cas le plus simple d'une seule ouverture, celle du canal de Vridi⁽¹⁾. Aucune étude approfondie ne donne de résultats suffisamment précis pour que l'on puisse se risquer à chiffrer réellement le bilan hydrique mais VARLET a évalué, par des méthodes indirectes, le volume total annuel des sorties à $50 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ environ et celui des entrées à $38 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ pour 1951-52. Le volume total de la lagune Ébrié, pour une profondeur moyenne proche de 4,8 m est d'environ $2,7 \cdot 10^9 \text{ m}^3$. Les apports moyens annuels d'eau douce représentaient presque quatre fois le volume total de la lagune entre 1956 et 1980 et trois fois environ entre 1980 et 1986 (tabl. II et IV) tandis que les entrées d'eaux marines représentent 14 fois ce volume. La lagune Ébrié constitue ainsi un milieu très bien renouvelé depuis l'ouverture du canal de Vridi. Bien entendu, cette approche globale recouvre une variabilité spatiale très importante. Et les taux de renouvellement des eaux sous influence marine, proches du type estuarien, sont incomparablement supérieurs à ceux des eaux des régions dessalées.

⁽¹⁾ C'est l'hypothèse la plus valable car la passe de Grand-Bassam s'est ensablée depuis l'ouverture du canal de Vridi et elle est restée pratiquement fermée au cours des vingt dernières années.

TABLEAU IV

Apports annuels d'eau douce (milliards de mètres cubes) à la lagune Ébrié de 1975 à 1986
 V désigne le volume total des apports annuels, VM le volume moyen des apports et ΔV le rapport des apports annuels à l'apport moyen interannuel égal à $6,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3$
 On n'a pas tenu compte ici de l'évaporation — peu variable à l'échelle qui nous intéresse — et du ruissellement diffus

Année	Comoé	Agnéby	Mé	Précipitations ⁽¹⁾	V	ΔV
1975	5,1	(0,6) ⁽²⁾	(1,0) ⁽²⁾	1,0	7,7	1,22
1976	2,1	0,8	1,6	1,4	5,9	0,94
1977	4,2	(0,4) ⁽³⁾	0,6	0,7	5,9	0,94
1978	2,9	(0,6) ⁽³⁾	1,0	1,0	5,5	0,87
1979	8,3	0,6	1,4	1,1	11,4	1,81
1980	6,7	0,2	0,9	0,7	8,5	1,35
1981	4,5	0,1	(1,2) ⁽²⁾	1,1	6,9	1,10
1982	1,2	0,3	(1,2) ⁽²⁾	1,2	3,9	0,62
1983	0,7	0,1	(0,7) ⁽²⁾	0,8	2,3	0,37
1984	3,1	0,5	(0,6) ⁽²⁾	0,9	5,1	0,81
1985	6,0	0,4	(1,0) ⁽²⁾	0,7	8,1	1,29
1986	3,4	0,1	(0,6) ⁽²⁾	0,8	4,9	0,78
VM	4,0	0,4	1,0	0,9	6,3	

⁽¹⁾ À partir de la valeur moyenne d'Abidjan moins 100 mm. ⁽²⁾ Par rapport à la Bia en 1975 et de 1981 à 1986. ⁽³⁾ Par rapport à la Mé en 1977 et 1978.

Pour les autres lagunes, on ignore tout de l'importance réelle des échanges avec le milieu marin. En lagune de Grand-Lahou, la Bandama apporte — en année moyenne — un volume d'eau 17 fois plus important que le volume de la lagune. Le type estuarien continental domine donc, sauf pendant l'étiage du fleuve où il est atténué. En lagune Aby, on évalue les apports d'eau douce (tabl. II) à $2,1 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ pour la Bia, $4,4 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ pour la Tanoé, $0,35 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ pour le ruissellement diffus, $0,9 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ pour les précipitations, soit au total environ $6,7 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ par an. Le volume total de la lagune Aby s'établissant à $1,6 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ environ, les apports d'eau douce lui sont plus de quatre fois supérieurs. Cependant, l'impact des eaux douces est beaucoup plus marqué en lagune Aby car les échanges avec la mer y sont plus limités. La section mouillée de la passe d'Assinie est en effet environ trois fois moins importante que celle du canal de Vridi (KOFFI, comm. pers.).

Grands traits physico-chimiques

Le contexte climatique général et en particulier les apports d'eaux continentales (météoriques et fluviales), l'influence biquotidienne des marées induisent les variations de nombreuses caractéristiques physiques et chimiques du milieu. Trois paramètres seront retenus ici : température des eaux, salinité et ions majeurs.

TEMPÉRATURE DES EAUX

La meilleure série de mesures de température des eaux lagunaires a été effectuée de 1938 à 1945, grâce aux trois cycles d'observations réalisées quotidiennement à Abidjan (fig. 15). On constate que les variations sont faibles, 3 à 4 °C au maximum pour les moyennes mensuelles : 31,2 °C en avril et 27,4 en août après la grande saison des pluies. Ces mesures réalisées antérieurement à l'ouverture du canal

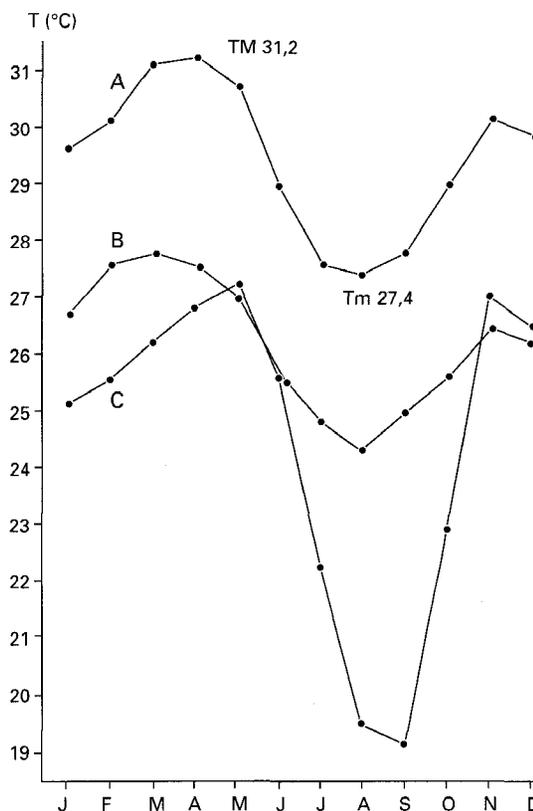


Figure 15

Variation annuelle de la température de l'air et de l'eau dans la région de la lagune Ébrié.

A : eau de surface à Abidjan (moyenne 1938-1945) ;
 B : air sous abri à Adiopodoumé (moyenne 1950-1979) ;
 C : mer : station côtière à - 10 m (moyenne 1969-1975).

(A) d'après VARLET, 1978 ; (B) d'après MONTENY et L'HOMME, 1980 ; (C) d'après BINET, 1977.

de Vridi sont toujours représentatives des températures superficielles des eaux en dehors de la région estuarienne de la lagune Ébrié. Au cours des études écologiques réalisées ultérieurement, les valeurs extrêmes observées sont de l'ordre de 25,5 et 34 °C (PAGES *et al.*, 1979 ; TASTET, 1974).

Les mesures concomitantes de la température de l'air et de l'eau ont montré que la lagune est constamment plus chaude (2 à 3 °C) que l'air. La température minimale s'aligne sur la température maximale de la mer à Port-Bouët (fig. 15) ⁽¹⁾.

La variabilité spatiale des températures de surface est faible et ne dépasse guère 3 °C d'une extrémité à l'autre de la lagune. Seules les eaux sous influence marine sont significativement plus fraîches. Par rapport au chenal central, on note aussi un léger refroidissement dans les baies. Ce phénomène est encore accentué lorsque ces fonds de baie correspondent aux débouchés de rivières dont les eaux sont en général plus froides que les lagunes. Le gradient vertical n'est jamais accentué, sauf en saison des crues dans la zone estuarienne où il peut dépasser 6 °C. Cette stratification est liée à la présence simultanée en profondeur d'eaux froides marines issues d'upwellings et en surface d'eaux chaudes dessalées correspondant à un mélange d'eau lagunaire et d'eau de crue des fleuves (PAGES *et al.*, 1979 ; ARFI *et al.*, 1989).

En lagune Aby, les variations thermiques sont analogues (CHANTRAINE, 1980) : valeurs maximales en février (30 à 31 °C) et minimales en juin (26 à 28 °C). Dans les zones profondes de la lagune une stratification nette s'installe en saison des pluies et de crue puis disparaît en saison sèche et d'étiage.

Sans négliger le rôle possible des variations thermiques journalières, il ressort que les processus biologiques dépendent davantage des températures moyennes annuelles (de l'ordre de 29 °C) que de leur variabilité spatiotemporelle. Il est en revanche possible que des variations météorologiques brutales (vents, pluies...) interviennent d'une manière déterminante à très petite échelle (GUIRAL et CHANTRAINE, 1982).

⁽¹⁾ D'où l'intérêt d'utiliser la lagune comme source chaude pour le projet de centrale thermique des mers, projet lié au site très favorable d'Abidjan, qui bénéficie de la proximité du canyon du « Trou-sans-Fond ».

SALINITÉ

Les salinités des eaux lagunaires résultent globalement de l'origine des apports et dépendent à l'échelle locale (dans le temps et l'espace) de l'importance et du rythme des entrées d'eau dans le système lagunaire. De ce fait, les paramètres climatiques qui déterminent ces flux se trouvent aussi contrôler les salinités observées en lagune. Ces salinités sont par ailleurs modifiées par la morphologie et la bathymétrie qui créent des gradients halins verticaux pouvant être très marqués localement. Ces zones caractérisées par une stratification verticale résultent d'un mélange insuffisant des eaux océaniques et continentales. L'hydrodynamisme correspond dans ce cas à un écoulement superficiel d'eau moins salée (dont le sens général va de la lagune vers l'océan) et à un écoulement sous-jacent d'eau plus salée dont le sens et la vitesse sont fonction des niveaux respectifs de la lagune et de l'océan. On observe au-dessus des fosses les stratifications verticales les plus marquées caractérisées par des vitesses nulles des eaux salées profondes et par un écoulement des eaux de surface dont la vitesse est modulée par la marée. Ces situations sont rencontrées en lagune Ébrié dans le secteur sous influence marine, de part et d'autre du canal de Vridi.

En lagune Ébrié, le maximum de salinité se situe dans la région du port d'Abidjan, soumise à un renouvellement constant des eaux par le canal de Vridi. Entre 4 et 20 mètres de profondeur, la salinité est généralement (hors les périodes de crue et de précipitations) supérieure à $20 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$. Le gradient vertical et la variabilité saisonnière, à l'ouest comme à l'est, s'atténuent en fonction de l'éloignement avec le canal de Vridi.

La figure 16 représente les variations saisonnières de la salinité de surface pour six stations régulièrement réparties d'ouest en est dans le chenal central en 1975 (d'après PAGES *et al.*, 1979). D'un point de vue climatique, cette année est caractérisée par une petite saison sèche marquée et par une crue de la Comoé assez faible (module de l'ordre de $150 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au lieu de 224 en moyenne, entre 1956 et 1980) (cf. tabl. II). Dans la région d'Abidjan (station 3), la salinité de surface reste très élevée, de janvier à avril (20 à $30 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). Elle diminue ensuite très rapidement avec la saison des pluies pour atteindre 2 à $0 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ de juin à septembre.

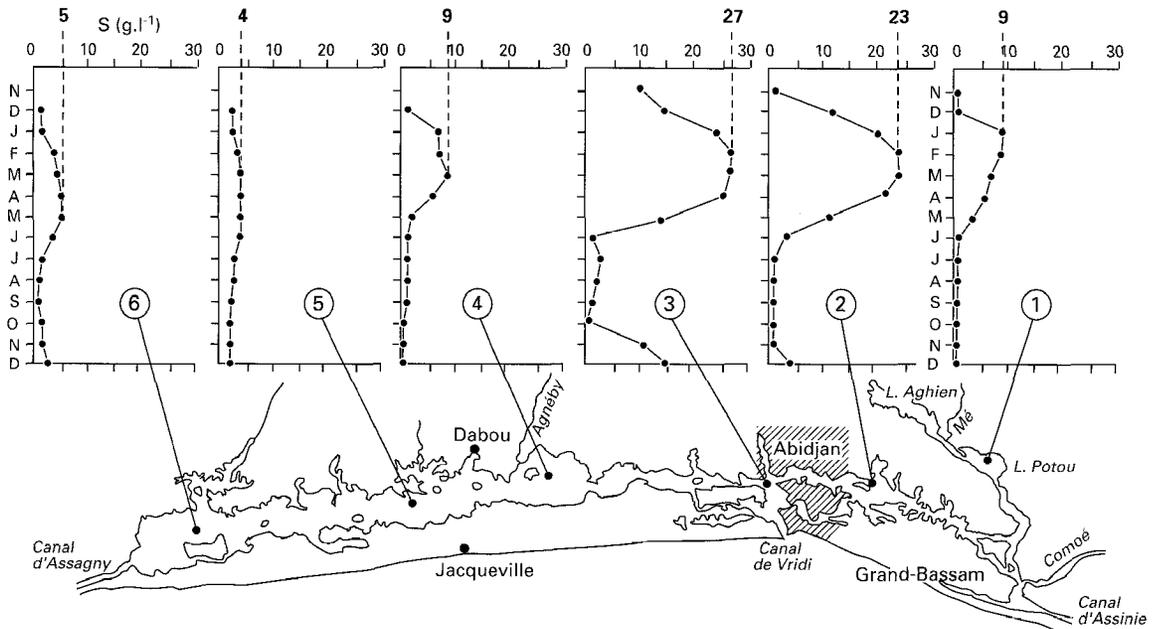


Figure 16
Variations annuelles de la salinité en six stations du chenal central de la lagune Ébrié en 1975
(d'après PAGES *et al.*, 1979).

À l'ouest d'Abidjan (stations 4, 5 et 6), les salinités sont toujours faibles et inférieures à $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$. Il existe cependant un contraste net entre les régions les plus occidentales et la station 4. À l'ouest de Dabou, les salinités restent comprises entre 2 et $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ durant tout le cycle annuel. Il n'y a jamais de gradient vertical de salinité dans ces régions. À la station 4, en revanche, la salinité augmente nettement à l'étiage (8 à $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) et l'adoucissement ultérieur est dû tout à la fois aux crues de l'Agnéby et aux précipitations.

À l'est d'Abidjan (station 2), l'allure du profil annuel diffère totalement de ce que l'on observe à l'ouest : l'évolution de janvier à juin est identique à celle observée dans la zone centrale, sous influence marine, mais l'influence de la Comoé devient ensuite prépondérante et la salinité reste proche de $0 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ jusqu'à la fin de l'année. Comme dans la région ouest, proche d'Abidjan, un gradient vertical peut apparaître en saison sèche dans des zones profondes isolées du reste du système lagunaire par l'existence de hauts-fonds (cas de la baie d'Abou-Abou).

En lagune Potou (station 1), l'influence de l'intrusion saline est sensible en saison sèche, tout en restant modérée, et l'eau est douce de mai à décembre. En lagune Aghien, l'eau est toute l'année quasi exclusivement d'origine continentale. Cette oligohalinité est gouvernée par les crues de la Mé et de la Comoé et par la bathymétrie (hauts-fonds de la lagune Potou correspondant à la zone de progradation de la Mé).

Cette description générale concerne principalement le chenal central, les baies reproduisant ces variations avec retard et amortissement (VARLET, 1978). Cependant des particularités locales dues à la morphologie (baies à « seuil ») ou à l'influence très localisée d'arrivée d'eaux douces sont nombreuses.

En lagune de Grand-Lahou on peut distinguer deux régions. La région orientale présente une forte instabilité annuelle puisqu'elle est soumise à la fois aux apports océaniques par la passe de Grand-Lahou et à la crue de la Bandama. Dans la région occidentale, en revanche, l'influence de ces apports est très amortie. Au cours d'un cycle annuel, la salinité dans cette région évolue de 10 à $3 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ contre 25 à $0 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ pour le secteur oriental.

En lagune Aby, les salinités de surface ne sont élevées que dans une zone restreinte influencée par la marée et proche de l'ouverture d'Assinie. Partout ailleurs, la salinité de surface est faible (eaux oligohalines comprises entre 0 et $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). L'influence marine est maximale en saison sèche et crée un gradient horizontal depuis le delta jusqu'aux embouchures des fleuves (de 0 à $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ pour la salinité de surface). Ce gradient s'affaiblit au fur et à mesure de la saison des pluies et en octobre la lagune est parfaitement homogène et dessalée en surface (CHANTRAINE, 1980). Les eaux profondes où existe une forte stratification permanente ont une salinité toujours comprise entre 18 à $22 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$. Elles sont en outre anoxiques et riches en sulfures.

Pour les trois systèmes lagunaires étudiés, la variabilité interannuelle de la salinité résulte du volume annuel des apports d'eau continentale et météorique. Faute de données sur l'ensemble de la lagune, il nous est impossible ici de l'illustrer systématiquement, mais il est certain qu'elle peut être importante. Dans la région de Layo (station 4), par exemple, on a pu observer pour une même saison des différences de plusieurs grammes par litre d'une année sur l'autre, ce qui n'est pas sans conséquences possible pour l'aquaculture (cf. IV-4). Si la variabilité spatiale des précipitations est négligeable à l'échelle considérée, l'influence des variations interannuelles est d'autant plus marquée que les régions considérées sont plus soumises aux apports fluviaux.

IONS MAJEURS

Les concentrations en cations majeurs : sodium, calcium, potassium et magnésium, représentent pondéralement sur l'ensemble de la lagune Ébrié respectivement $77,4$, $17,7$, $4,3$ et $0,6$ % de la charge cationique totale. À partir d'analyses réalisées sur l'ensemble de la lagune, il est possible de déterminer avec une bonne approximation les charges cationiques des diverses eaux à partir de leur seule concen-

TABLEAU V
Paramètres des régressions linéaires entre les concentrations en chlorures et celles des cations majeurs en lagune Ébrié

	Na ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺
Coefficient de corrélation	0,994	0,999	0,997	0,997
Pente	0,864	0,039	0,020	0,034
Abscisse à l'origine	3,292	0,027	-0,554	0,034

tration en ions chlorures (tabl. V, d'après GUIRAL et FEHRI, 1988) ; la concentration en chlorures étant elle-même très fortement corrélée avec la salinité : $S \text{ (g} \cdot \text{l}^{-1}) = 0,067 \cdot \text{Cl}^{-} \text{ (meq} \cdot \text{l}^{-1})$; ($r = 0,998$). Cependant ces extrapolations, si elles sont possibles pour l'ensemble des eaux lagunaires, sont plus particulièrement adaptées aux secteurs à forte influence océanique ($S > 10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). Pour les eaux oligohalines et a fortiori typiquement continentales (lagunes Aghien et Ono), ces extrapolations à partir des chlorures et (ou) de la salinité ne sont possibles que pour les ions Mg⁺⁺, Ca⁺⁺ et Na⁺. En effet, la concentration des ions K⁺ ramenée à la chlorinité de ces eaux est deux fois supérieure à celle déterminée pour les eaux océaniques prélevées devant Abidjan. Sur l'ensemble du milieu lagunaire Ébrié, nous disposons donc de deux traceurs hydrochimiques : les chlorures pour les eaux océaniques et les ions potassium pour les eaux continentales.

L'importance des apports en ions majeurs par le milieu océanique ne permet pas de confirmer une modification des concentrations ioniques par évaporation bien que les temps de résidence des masses d'eau soient spatialement très variables. Ce temps de séjour des masses d'eau est fonction de l'éloignement géographique des sites lagunaires par rapport aux zones de contact de la lagune avec les milieux adjacents (canal de Vridi pour les apports océaniques ; embouchures des fleuves pour les apports continentaux). En outre, cet éloignement géographique est modulé par l'hydrodynamisme lagunaire, instantanément (modes de propagation distincts des influences océaniques pour les secteurs estuariens à l'est et à l'ouest du canal de Vridi) et saisonnièrement (intrusion fluviale plus ou moins intense en fonction des variations saisonnières des débits fluviaux). Cette évaporation plus ou moins longue — et donc plus ou moins importante — que l'on ne peut déceler à partir des charges ioniques a pu cependant être mise en évidence par l'étude des rapports isotopiques de l'oxygène, O¹⁸/O¹⁶ (GUIRAL et FEHRI, 1988). En effet, à composition ionique équivalente, le degré d'enrichissement en O¹⁸ des eaux a permis de déterminer indirectement le temps de séjour des masses d'eau dans le milieu lagunaire.

La composition ionique des eaux lagunaires pour tous les ions qui ne présentent pas d'interférences avec le monde vivant correspond à un simple mélange d'eau océanique plus ou moins diluée par des eaux douces dont les concentrations ioniques peuvent être en première approximation considérées comme nulles (à l'exception des ions K⁺ pour les eaux plus oligohalines). Il ne semble donc pas exister de phénomènes de régulation chimique des compositions des eaux lors de leur transit en milieu lagunaire. Cela peut être la conséquence du faible confinement général de ce milieu très ouvert aux influences et aux apports extérieurs (continentaux et océaniques).

La situation est très différente pour les ions susceptibles de transformation ou d'immobilisation biologique qui présentent en milieu lagunaire des cycles complexes liés à la coexistence de strates oxygénées et anoxiques. Les meilleurs exemples concernent les ions silicates, les formes minérales de l'azote et du phosphore (cf. III-2), les ions métalliques (fer, aluminium) mais surtout les sulfates qui ont fait l'objet d'études approfondies (cf. II-8).

Le cycle climatique influe directement et indirectement sur l'écosystème lagunaire. La définition de « saisons lagunaires » est la résultante des saisons « terrestres » et des saisons « marines ». À cette succession temporelle moyenne vient s'ajouter une stratification spatiale fondée initialement sur des critères morphologiques mais dont les grandes lignes ont pu être confirmées *a posteriori* par des études ioniques et isotopiques.

SAISONS TERRESTRES

L'évolution moyenne des caractéristiques climatiques présentées ci-dessus (tabl. I et Précipitations) montre l'existence, plus ou moins marquée, de deux périodes de maxima annuels de précipitations que l'on peut découper en quatre saisons et caractériser de la façon suivante.

Grande saison sèche

De début décembre à la fin février, les précipitations sont faibles (60 mm par mois en moyenne) avec un minimum en janvier. La couverture nuageuse est en général faible avec une bonne visibilité à l'exception de quelques jours, voire quelques semaines, en janvier lors de la période d'harmattan. Les valeurs de la plupart des paramètres augmentent du début à la fin de cette saison et culminent au mois de mars (vent de 1,0 à 1,5 m . s⁻¹ ; rayonnement solaire de 1 492 à 1 910 J . cm⁻² . j⁻¹ ; température de l'air de 26,3 à 27,7°C ; évapotranspiration de 106,8 mm en décembre à 141,8 en mars).

De début mars au 15 mai, une période de transition s'installe avant la grande saison des pluies. Cette période est caractérisée par une augmentation des précipitations correspondant à des averses de type orageux. La tension de vapeur d'eau est maximale alors que les valeurs de tous les autres paramètres tendent à décroître.

Grande saison des pluies

Du 15 mai au 15 juillet les précipitations sont très abondantes, presque continues (1 100 mm en 2 mois en moyenne), et culminent au mois de juin. Le rayonnement solaire diminue très nettement (de 30 % de mai à juillet) ainsi que la température de l'air (de 27,0 à 24,8°C) et l'évaporation (- 25 %).

Petite saison sèche

Du 15 juillet au 30 septembre les pluies sont rares et faibles (41 mm en août). Le ciel est uniformément gris, ce qui correspond à une insolation et des températures minimales. L'évaporation conserve des valeurs basses. La vitesse du vent réamorçait une remontée qui culmine en septembre (1,7 m . s⁻¹).

Petite saison des pluies

D'octobre à novembre les précipitations retrouvent des valeurs élevées (160 mm par mois) sans atteindre celles de la grande saison des pluies. Cette période correspond au maximum secondaire pour le rayonnement solaire, la température de l'air et l'évaporation.

SAISONS MARINES

Au-dessus du plateau continental ivoirien, les facteurs déterminant la hauteur de l'océan entraînent l'apparition de différents types d'eaux permettant la définition des saisons marines ⁽¹⁾. Elles ont été décrites devant Abidjan par MORLIÈRE (1970) et MORLIÈRE et REBERT (1972). D'après ces auteurs, on peut distinguer quatre saisons principales.

⁽¹⁾ Trois grands types d'eaux interviennent : les eaux dites « océaniques », de surface et profondes, et les eaux guinéennes.

Petite saison froide

Fin décembre début janvier, on observe devant Abidjan une résurgence d'eau océanique froide (24-25 °C) et salée (plus de 35 g . l⁻¹). Cette résurgence qui débute à l'ouest du pays intéresse progressivement, avec des intensités variables dans l'espace et selon les années, toute la Côte-d'Ivoire (ARFI *et al.*, 1991).

Grande saison chaude

Au cours des mois de mars à mai, des eaux océaniques issues du large s'installent devant la Côte-d'Ivoire. Leur température oscille entre 27 et 28 °C avec une salinité proche de 35 g . l⁻¹.

Grande saison froide

De juillet à octobre, la Côte-d'Ivoire est affectée par un fort upwelling dont l'intensité maximale est située devant le Ghana. La salinité des eaux marines côtières est alors toujours proche de 35 g . l⁻¹ avec une température inférieure à 23 °C.

Petite saison chaude

En novembre-décembre, des eaux guinéennes chaudes (28 °C) et dessalées (35 g . l⁻¹) viennent recouvrir celles de l'upwelling.

La figure 17A représente les valeurs moyennes de la température et de la salinité à la station côtière d'Abidjan à - 10 m entre 1966 et 1978. Les caractéristiques des eaux superficielles suivent une évolution analogue avec des valeurs moyennes légèrement supérieures de 1 à 2 °C pour la température et inférieures de 0,5 à 1,0 g . l⁻¹ pour la salinité. On voit que le phénomène majeur se produit entre juillet et octobre avec des températures particulièrement basses et des salinités élevées. Il serait alors plus justifié de considérer deux grandes périodes : froide de juillet à octobre et chaude le reste de l'année, cette dernière période pouvant être marquée par un refroidissement plus ou moins bref en décembre-janvier. L'intérêt de ce schéma est confirmé par le diagramme T.S. (fig. 17B) où l'on a reporté les valeurs mensuelles moyennes de la période 1966-1978 relevées à - 10 m en face d'Abidjan. Les mois d'août et de septembre apparaissent très distinctement détachés alors que de novembre à juin les variations de température et de salinité sont faibles. Les mois de juillet et octobre constituent des transitions entre la saison froide et la saison chaude.

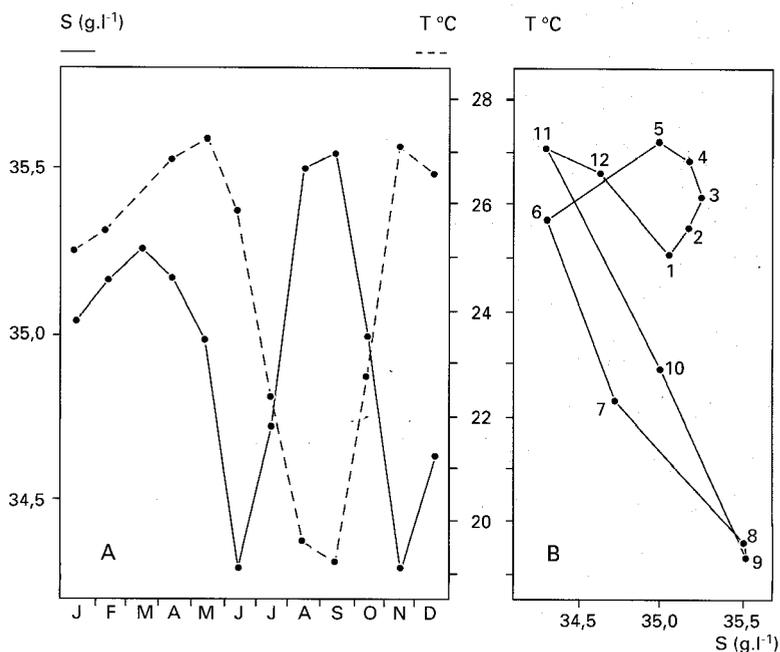


Figure 17
 A : Valeurs moyennes (1966-1978) de la température et de la salinité de la mer à la station côtière d'Abidjan à 10 m de profondeur ;
 B : diagramme correspondant T (°C) - S (mg . l⁻¹).
 D'après MORLIÈRE, 1970.

Si elles sont sensibles pour l'océanographe, les variations de salinité des eaux côtières sont tout à fait insignifiantes dans le contexte lagunaire. C'est beaucoup plus par leurs variations saisonnières de température et de niveau et secondairement par leur richesse nutritive et leur transparence que les eaux marines influent sur l'écosystème lagunaire. En relation avec les dimensions du canal de Vridi, ce rôle est surtout manifeste pour la lagune Ébrié dans la zone estuarienne et principalement lors de l'établissement des upwellings. Bien que beaucoup plus intense que celle de janvier (MORLIÈRE, 1970), la résurgence qui s'installe à partir des mois de juin-juillet a relativement peu d'impact sur le fonctionnement estuarien. Ce paradoxe apparent a deux origines :

- La situation hydroclimatique du milieu lagunaire lors de ces deux événements est très différente. La résurgence de janvier se produit au cours d'une période d'apports continentaux très faibles qui débute avec la fin de la crue de la Comoé (novembre) ; en revanche, celle de juin-juillet coïncide généralement avec une période de très fortes précipitations. L'arrêt temporaire des apports continentaux en août permet une augmentation de la salinité des eaux de surface en lagune, mais ce phénomène est de trop courte durée pour être comparable à ce qui est observé en janvier.
- Le niveau moyen de l'océan, bas lors des séquences de remontée (VERSTRAETE et PICAUT, 1983), conduit à un réajustement des niveaux hydrodynamiques des deux milieux via le canal de Vridi. Cette baisse du niveau océanique, particulièrement marquée de juin à septembre, se traduit au cours du mois d'août par une forte vidange de la lagune qui présente alors son niveau minimal (VARLET, 1978). Ainsi, la propagation de l'influence océanique par le jeu des marées en milieu lagunaire est bien moins importante en août qu'en janvier.

Dans ces conditions, l'upwelling de forte intensité observé de juin à septembre ne conduit pas à un affaiblissement du gradient de densité suffisant pour entraîner l'oxygénation temporaire des eaux profondes anoxiques piégées au sein des dépressions des baies estuariennes. À l'opposé, ce phénomène majeur pour le fonctionnement lagunaire peut se réaliser sous l'influence de la résurgence de janvier, et cela malgré sa faiblesse relative, grâce à la conjonction d'événements d'ordre climatologique et hydrologique rendue possible par la situation d'interface du milieu lagunaire (cf. III-2).

On peut considérer que la variabilité interannuelle est faible mais, en revanche, la variabilité saisonnière est notable et joue un rôle appréciable pour le secteur estuarien — autour et à l'est d'Abidjan — directement influencé par l'intrusion des eaux marines via le canal de Vridi. Cette variabilité saisonnière des entrées d'eau océanique est cependant moins importante que celle des apports d'eau douce : fleuves surtout, et précipitations.

SAISONS LAGUNAIRES

En fonction de ce qui précède, on peut considérer schématiquement trois saisons pour la zone Ébrié.

- **Saison sèche** (de janvier à avril) : les apports continentaux, qu'il s'agisse d'écoulements ou de précipitations, sont négligeables. L'évaporation est maximale et l'influence marine prépondérante. Températures et salinités atteignent leur niveau le plus élevé. C'est aussi l'époque des gradients de densité les moins marqués.
- **Saison des pluies** (de mai à août) : époque des plus fortes précipitations puis des apports des rivières forestières, la température atteint sa valeur minimale.
- **Saison des crues** (de septembre à décembre) : l'arrivée des eaux des fleuves drainant le nord de la Côte-d'Ivoire bouleverse certaines régions lagunaires qui présentent alors des salinités de surface proches de zéro. À cette période les gradients verticaux sont les plus marqués et caractérisés par la superposition d'une eau continentale et d'une eau profonde plus salée piégée au sein des dépressions de la zone estuarienne.

Ce découpage général devrait être adapté en fonction de leur spécificité pour les autres écosys-

tèmes. C'est ainsi que, pour la lagune Aby, la troisième saison ne peut être définie comme ci-dessus puisqu'il n'y a pas de fleuve « soudanien ». Il s'agit plutôt dans ce cas d'une deuxième saison des pluies qui cumule précipitations et deuxième crue de la Bia et de la Tanoé (crues plus marquées que celles des fleuves côtiers alimentant la lagune Ébrié).

L'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE

En préalable aux recherches bioécologiques, il a été nécessaire de structurer l'écosystème en strates plus homogènes et donc plus faciles à étudier. La stratification spatiale adoptée a été fondée sur la morphologie générale des lagunes et l'importance et la disposition de leurs zones d'échange avec les milieux continentaux et marins. Dans le cas de la lagune Ébrié — qui est tout à la fois la lagune la plus modifiée par l'homme et la plus hétérogène — deux caractéristiques essentielles sont à l'origine de la zonation établie :

- **Le canal de Vridi** : il s'inscrit à l'aplomb d'Abidjan et, contrairement à la passe de Bassam, il correspond à une ouverture pérenne et vaste qui permet une influence de la marée au moins par ses effets mécaniques, avec retard et amortissement jusqu'aux extrémités est et ouest du système Ébrié. Notons que le canal de Vridi est deux fois plus distant du canal d'Assagny (qui correspond à l'extrémité ouest de la lagune Ébrié) que de l'ancienne passe de Bassam (qui coïncide avec l'extrémité orientale) créant ainsi une certaine dissymétrie entre les branches est et ouest de la lagune (fig. 18).
- **Les apports d'eaux continentales** sont constitués pour les deux tiers de ceux de la Comoé. Ce fleuve débouche à l'extrémité orientale de la lagune, renforçant ainsi la dissymétrie spatiale déjà notée précédemment. En outre, les fluctuations très importantes du volume de la crue contribuent à une forte variabilité interannuelle.

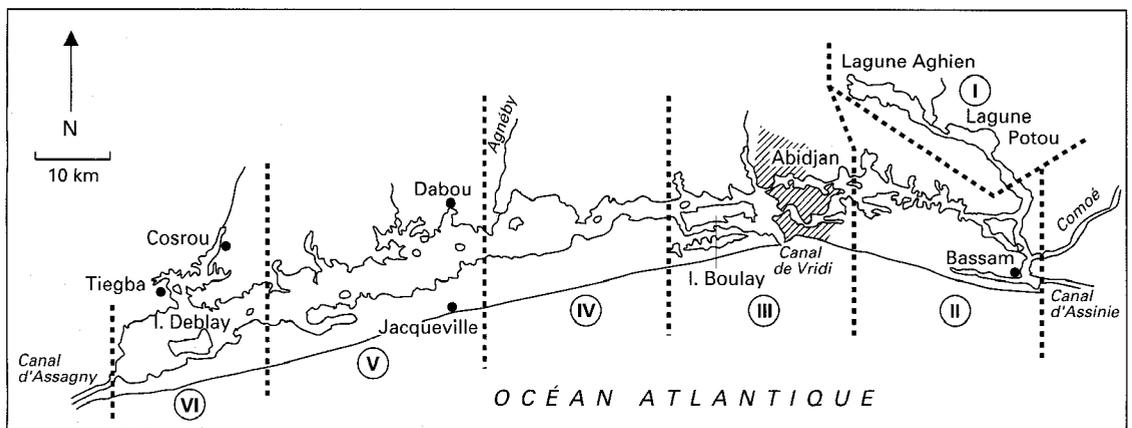


Figure 18
Les six secteurs de la lagune Ébrié.

Ces deux traits dominants, associés à la morphologie très allongée du système et à l'existence de deux rivières à régime équatorial, permettent déjà d'effectuer une première zonation, uniquement basée sur des critères morphologiques et hydrologiques :

- de l'Agnéby à la Comoé, régions « estuariennes » soumises à l'influence marine ; il ne s'agit pas d'un ensemble homogène, la zone estuarienne proprement dite étant celle d'Abidjan ; les deux zones adjacentes ont chacune leur caractère propre : à l'ouest d'Abidjan l'influence de la Comoé est très atténuée par rapport à la région orientale qui constitue un prolongement du fleuve durant les mois de crue ;

- de l'Agnéby au canal d'Assagny, zones *a priori* beaucoup plus stables et oligohalines car l'influence marine y est très amortie et les apports d'eau douce réduits aux précipitations ;
- le diverticule des lagunes Aghien et Potou enfin qu'il faut considérer séparément : leurs eaux sont soustraites aux influences marines et ont un caractère fluvial car renouvelées périodiquement par les crues.

Cette classification préliminaire se retrouve évidemment quand on prend aussi en compte la salinité des eaux. Elle est présentée sur la figure 18. Par commodité, on a distingué six secteurs : trois d'entre eux sont nettement estuariens ; les trois autres plus continentaux et oligohalins.

Le secteur III est le secteur estuarien type, directement soumis à la marée ; on y trouve en toute saison des gradients verticaux de salinité plus ou moins marqués : l'eau de surface passe de 2 à 30 g . l⁻¹ au cours de l'année. Il faut distinguer un sous-secteur, celui constitué par les eaux polluées de l'agglomération d'Abidjan, pollution particulièrement marquée dans les baies fermées. De part et d'autre, les secteurs II et IV présentent des caractères analogues, mais atténués : les variations saisonnières de salinité restent appréciables, les courants de marée sont encore très sensibles et les gradients verticaux peuvent être encore nets. Le secteur II est caractérisé par une instabilité saisonnière très marquée puisqu'il est balayé d'août à novembre par la crue de la Comoé. Entre Mé et Comoé, la lagune Potou constitue un sous-secteur intermédiaire d'eaux peu profondes encore sensible à la marée et très dépendant des apports fluviaux. La partie occidentale du secteur IV doit être considérée, elle aussi, comme un sous-secteur particulier soumis à l'influence des crues de l'Agnéby et caractérisé par une propagation des variations de niveau océanique plus rapide (RAMANY, 1980).

Les trois secteurs les plus éloignés de la mer (régions continentales oligohalines) ont comme caractéristique commune une relative stabilité. De même que l'Agnéby marque à l'ouest la frontière entre secteur estuarien et secteur continental, la Mé constitue à l'est la limite entre eaux douces et eaux saumâtres (fig. 18). La lagune Aghien est en effet douce ou presque toute l'année, même en profondeur, alors que les secteurs V et VI sont oligohalins, mais différent par la morphologie et la bathymétrie.

Une analyse identique conduit à des distinctions analogues pour les deux autres grandes lagunes. La lagune de Grand-Lahou a un caractère général plus estuarien, alors qu'en lagune Aby c'est le caractère oligohalin et continental qui l'emporte.

Cette division de la lagune Ébrié en six secteurs doit être considérée comme une hypothèse de travail, de caractère schématique. Si les résultats présentés dans la deuxième partie de l'ouvrage ont utilisé cette zonation *a priori*, ils ont aussi servi à la critiquer et nous verrons en fin d'ouvrage (cinquième partie) dans quelle mesure ce premier découpage s'est avéré robuste et ce qui doit en être conservé.

Il reste à garder présent à l'esprit, une fois cette stratification spatiale effectuée, que la variabilité interannuelle qui dépend essentiellement des apports continentaux en module les frontières. Le tableau VI présentant les taux de renouvellement en fonction des apports d'eaux douces annuels pour les six secteurs de la lagune Ébrié permet deux observations importantes :

- Il est possible de distinguer en fonction des taux de renouvellement moyen deux groupes. D'une part, des secteurs fortement dépendants des apports fluviaux et à très fort renouvellement (secteurs II, III et moins nettement secteur IV et lagune Potou). D'autre part, la lagune Aghien et les secteurs V et VI pour lesquels les taux de renouvellement sont beaucoup plus faibles et exclusivement dépendants des précipitations.
- La variabilité interannuelle est forte quel que soit le secteur considéré, minimale pour Aghien (amplitude de variant de 1 à 3) et maximale pour le secteur V (amplitude comprise entre 1 et 11) ⁽¹⁾.

Cette variabilité interannuelle contribue à la structuration et au fonctionnement des biocénoses et doit en modifier la productivité. Les conséquences ne sont pas nécessairement aussi spectaculaires que celles enregistrées lors des quelques mortalités massives de poissons observées, mais elles sont susceptibles

⁽¹⁾ DUFOR (1982) avait calculé des taux de renouvellement moyens pour les années 1960-1980 : ceux-ci sont deux fois plus importants que pour la série considérée dans le tableau VI, ce qui traduit l'aggravation de la sécheresse ces dernières années.

TABLEAU VI
Variabilité interannuelle des taux de renouvellement globaux en fonction des apports d'eau douce pour les six secteurs de la lagune Ébrié

Secteurs	I		II	III	IV	V	VI
	Log. A.	Log. P.					
Surface (km ²)	20	22	62	71	86	170	135
Volume (km ³)	0,113	0,028	0,34	0,54	0,21	1,03	0,46
1975	0,33	36	19	12	4,2	0,22	0,27
1976	0,56	57	11	7	6,7	0,47	0,53
1977	0,22	21	14	9	2,4	0,08	0,13
1978	0,34	36	12	8	4,3	0,23	0,28
1979	0,39	50	29	18	4,6	0,28	0,33
1980	0,23	32	23	14	1,5	0,08	0,12
1981	0,39	43	17	11	2,2	0,27	0,33
1982	0,47	43	7	4,4	3,7	0,36	0,42
1983	0,20	25	4	2,5	0,9	0,06	0,11
1984	0,26	21	11	7	3,1	0,13	0,17
1985	0,18	36	21	13	2,2	0,04	0,09
1986	0,22	21	12	8	1,0	0,08	0,12
moyenne	0,32	35	15	9	3,1	0,19	0,24

Mode de calcul
— On considère ici que chaque secteur reçoit aussi les apports continentaux des secteurs amont : le secteur IV reçoit les apports de V et VI, Potou ceux d'Aghien, etc. En pratique, les seules valeurs modifiées significativement sont celles de IV et V.
— On tient compte des précipitations annuelles (valeur moyenne d'Abidjan) en intégrant les bassins versants secondaires (ADOU, 1973), de l'évaporation (valeurs de VARLET pour les bras ouest et est), des volumes fluviaux annuels écoulés par la Comoé, la Mé et l'Agnéby.

néanmoins de remettre en cause des interprétations fondées exclusivement sur une description moyenne de l'écosystème. La variabilité interannuelle peut être estimée indirectement à partir de la variabilité des apports d'eaux douces, précipitations et crues, qui font l'objet d'observations permanentes de la part de services météorologiques et hydrologiques. Mais elle devrait aussi être appréciée directement par des observations permanentes des eaux saumâtres, basées sur les mesures des paramètres physiques, chimiques et biologiques les plus classiques. Cette nécessité devient d'autant plus impérieuse que les interventions humaines deviennent plus prononcées, et ce sous de multiples aspects. Une telle surveillance permanente des lagunes permettrait donc aussi de caractériser l'évolution de la qualité des eaux éventuellement modifiées par les grands travaux — fluviaux et lagunaires — et par la pollution croissante, qu'elle soit d'origine rurale ou urbaine. C'est une des conditions nécessaires à un aménagement rationnel de ces eaux riches (cf. notre dernier chapitre). La création récente (1988) d'un Réseau national d'observation de la qualité des eaux lagunaires et marines (RNO) répond bien à ce besoin. On demande beaucoup, et à de nombreux points de vue, aux milieux lagunaires, ils méritent donc un effort exceptionnel qui passe par la connaissance de leur fonctionnement et la concertation des utilisateurs.

Leur sauvegarde en dépend.

- ADOU (A.), 1973.— Étude hydrogéologique du continental de la région d'Abidjan. Connaissances acquises. Rapport SODEMI, Abidjan.
- ARFI (R.), GUIRAL (D.) et TORRETON (J.P.), 1989. — Cycle hydrologique annuel d'une baie lagunaire eutrophe : la baie de Biétri (Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (4) : 263-273.
- ARFI (R.), PEZENNEC (O.), CISSOKO (S.) et MENSAH (M.), 1993.— Évolution spatio-temporelle d'un indice caractérisant l'intensité de la résurgence ivoiro-ghanéenne. In : P. Le Lœuff, É. Marchal, J.B. Amon Kothias (éd.), Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, Orstom : 111-122.
- Asecna.— Bulletins climatologiques mensuels.
- BINET (D.), 1977.— Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien. Écologie descriptive et dynamique. Thèse Univ. Paris-VI. Paris, Orstom, 282 p.
- BUDYKO (M.I.), 1958.— The heat balance of the earth's surface. Trad. U.S. Weather Bureau, Leningrad 1956, 255 p.
- CHANTRAINE (J.M.), 1980.— La lagune Aby (Côte-d'Ivoire) : morphologie, hydrologie, paramètres physico-chimiques. *Doc. Sci. Centre. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 39-37.
- DUFOUR (P.), 1982.— Les frontières naturelles et humaines du système lagunaire Ébrié. *Hydrobiologia*, 94 : 105-120.
- DURAND (J.R.) et CHANTRAINE (J.M.), 1982.— L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (2) : 25-113.
- ELDIN (M.), 1971.— Le climat. In : Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mém. Orstom*, 50 : 72-108.
- GALLARDO (Y.), 1978.— Assymetry and anomalies of circulation and vertical mixing in the branching of lagoon-estuary. *Hydrodynamics of estuaries and fjords*. Elsevier, *Oceanography Ser.* : 197-206.
- GIRARD (G.), SIRCOULON (J.) et TOUCHEBCEUF (P.), 1971.— Aperçu sur les régions hydrologiques. In : Le milieu naturel de Côte-d'Ivoire. *Mém. Orstom*, 50 : 109-156.
- GUIRAL (D.) et CHANTRAINE (J.M.), 1982.— Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en lagune Ébrié en 1979. *Arch. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 61-95.
- GUIRAL (D.) et FEHRI (A.), 1988.— Caractérisation ionique et isotopique d'un système hydrologique tropical : la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Oceanologica acta*, 12 (1) : 47-55.
- LEHAY (D.), 1984.— Système lagunaire Ébrié (Abidjan, Côte-d'Ivoire). Synthèse des données, modélisation de la courantométrie, dispersion. *Mém. DEA Océanographie physique*, Univ. Brest, 111 p.
- MAHÉ (G.), 1987.— Étude de la variabilité des apports hydriques continentaux dans le golfe de Guinée, en liaison avec son hydrologie océanique de surface. *DEA Hydrologie*, Univ. Orsay/Orstom, 103 p.
- MONTENY (P.A.) et LHOMME (J.P.), 1980.— Données climatiques recueillies à la station Orstom Adiopodoumé (1948-1979). Orstom Adiopodoumé, 31 p.
- MORLIÈRE (A.), 1970.— Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 1 (2) : 1-15.
- MORLIÈRE (A.) et REBERT (J.P.), 1972.— Étude hydrologique du plateau continental ivoirien. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 3 (2) : 1-30.
- Orstom-DRES.— Annuaire hydrologiques de Côte-d'Ivoire. Abidjan.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 1979.— Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte-d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 5 (1) : 1-60.
- RAMANY (B.P.), 1980.— Le système lagunaire Ébrié en Côte-d'Ivoire : fonctionnement hydrodynamique et salinité. Thèse Doct. ing. Univ. Abidjan, 247 p.

- TASTET (J.P.), 1979.— Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse Doct. État, Univ. Bordeaux-I, 181 p.
- VARLET (F.), 1978.— Le régime de la lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire. Traits physiques essentiels. Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 83, 162 p.
- VERSTRAETE (J.M.) et PICAUT (J.), 1983.— Variations du niveau de la mer, de la température de surface et des hauteurs dynamiques le long de la côte nord du golfe de Guinée. *Océanogr. Trop.*, 18 (2) : 139-162.

DE L'INERTE AU VIVANT

II

II-1 — Du biotope à la biocénose

II-2 — les microphytes

II-3 — Les macrophytes

II-4 — Le zooplancton

II-5 — La macrofaune benthique

II-6 — Les crustacés exploitables

II-7 — Les poissons, biologie et peuplements

II-8 — Les communautés bactériennes



DU BIOTOPE À LA BIOCÉNOSE

Philippe DUFOUR

Ce chapitre aborde le régime des paramètres abiotiques qui exercent de fortes interactions avec les activités biologiques : l'azote et le phosphore, le pH et l'oxygène dissous.

Le régime des éléments nutritifs

LES DIFFÉRENTES FORMES

Parmi les nombreux éléments constitutifs de la matière organique, l'azote et le phosphore limitent le plus fréquemment la production primaire en lagune Ébrié (*cf. infra*). Toutes les formes, qu'elles soient minérales dissoutes (symboles : N_i et P_i), organiques dissoutes (N_o et P_o) ou organiques particulières (N_p et P_p) de l'ensemble N_{tot} et P_{tot} sont susceptibles d'intervenir dans la nutrition du phytoplancton.

LES ORIGINES

Le relargage d'éléments nutritifs du sédiment vers la couche euphotique est favorisé par la faible profondeur moyenne de la lagune et l'agitation fréquente liée aux vents et aux courants (*cf. I-3 et I-4*). D'après LEMASSON *et al.* (1982), les flux moyens de phosphate du sédiment aérobie vers l'eau susjacent sont de $2 \cdot 10^8 \mu\text{mol} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ en conditions aérobies, alors qu'ils sont sept fois plus forts en conditions anaérobies. Les auteurs en déduisent qu'un minimum de 35 t de P quittent annuellement le sédiment de la lagune du fait de la seule diffusion moléculaire. Ce flux est la cause d'une importante production de régénération dans les secteurs les plus confinés, où les apports de sels nutritifs du bassin versant et de l'océan sont limités (*cf. II-2*).

Les eaux qui alimentent la lagune Ébrié ont, selon leur origine, des concentrations en N et P fort différentes. Les eaux urbaines sont bien entendu les plus chargées (*cf. III-1*). Viennent ensuite les eaux de pluie dont les concentrations varient de façon saisonnière, celles de la grande saison des pluies étant les plus faibles (*fig. 1*). Cela est à relier à la corrélation inverse, observée par LEMASSON et PAGES (1982)

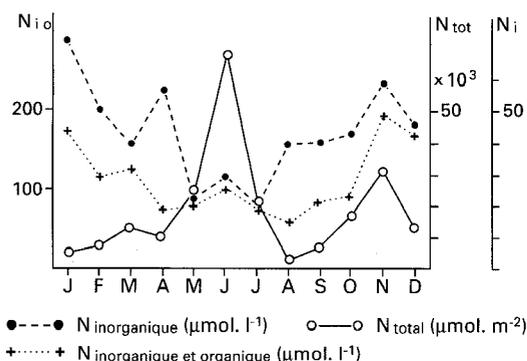


Figure 1

Variations des concentrations en azote total et azote organique et inorganique dans les pluies et de la quantité d'azote total reçue au sol. D'après LEMASSON et PAGES (1982).

entre les concentrations en N_{tot} et en P_{tot} et la hauteur des précipitations, les premiers centimètres entraînant les particules en suspension dans l'air, comme l'établissent VALIELA *et al.* (1978). Ces précipitations, dont les teneurs moyennes sont portées tableau I, sont à l'origine d'un apport annuel de $2,6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ de N_{tot} et de $0,24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ de P_{tot} . Cet apport, correspondant à $131 \text{ t} \cdot \text{an}^{-1}$ de PO_4 , est loin d'être négligeable, puisque au mois de juin il correspond à 8 % de la consommation phytoplanctonique (LEMASSON et PAGES, 1982).

Les eaux les plus chargées en N_{tot} sont ensuite, d'après DUFOR et LEMASSON (1985), les eaux continentales de la zone forestière du sud du bassin versant (bassin dit guinéen). Viennent ensuite, dans l'ordre décroissant de richesse, les eaux provenant du nord du bassin versant couvert de savanes (bassin soudanais), puis les eaux océaniques de saison froide et les eaux océaniques de saison chaude (tabl. I).

Contrairement aux concentrations en N_{tot} , celles en P_{tot} des eaux de différentes origines varient peu autour d'une valeur moyenne de $2 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (tabl. I).

TABLEAU I

Concentration en N_{tot} et P_{tot} des cinq catégories d'eaux principales alimentant la lagune Ébrié entre janvier 77 et mars 78 en $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$; rapports N_{tot}/P_{tot} (d'après DUFOR et LEMASSON, 1985)

Catégorie d'eau	N_{tot}	P_{tot}	N_{tot}/P_{tot}
Océanique de saison chaude	15	1,6	9
Océanique de saison froide	25	1,4	18
Continentale soudanaise	44	2,1	21
Continentale guinéenne	65	1,6	41
De pluie	103	> 3,5	< 29

LES VARIATIONS RÉGIONALES ET SAISONNIÈRES

La richesse supérieure en azote des eaux douces explique la corrélation inverse, observée en région d'estuaire, entre la salinité et la teneur en N_{tot} (fig. 2). Elle explique aussi les variations saisonnières de N_{tot} , dont les concentrations sont plus élevées en saison des pluies et des crues (fig. 3). Elle explique enfin les concentrations moyennes régionales qui passent de $30 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ dans le secteur estuarien à plus de $50 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ dans le secteur VI, le plus éloigné de l'océan (fig. 4).

Comme celles des eaux affluentes, les concentrations des eaux lagunaires en P_{tot} varient peu autour de $2 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (fig. 3 et 4). Il en résulte aussi que le rapport N_{tot}/P_{tot} , qui explique bien l'alternance des limitations nutritives du phytoplancton (*cf. infra*), varie dans le même sens que N_{tot} .

Les formes organiques dissoutes N_o et P_o varient peu, autour de $20,0$ et $0,4 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (fig. 3 et 4). Elles sont vraisemblablement à attribuer à une matière organique réfractaire. Les variations sont plus fortes pour les formes minérales et particulaires, N_i et P_i , N_p et P_p , mais elles ont tendance à se compenser,

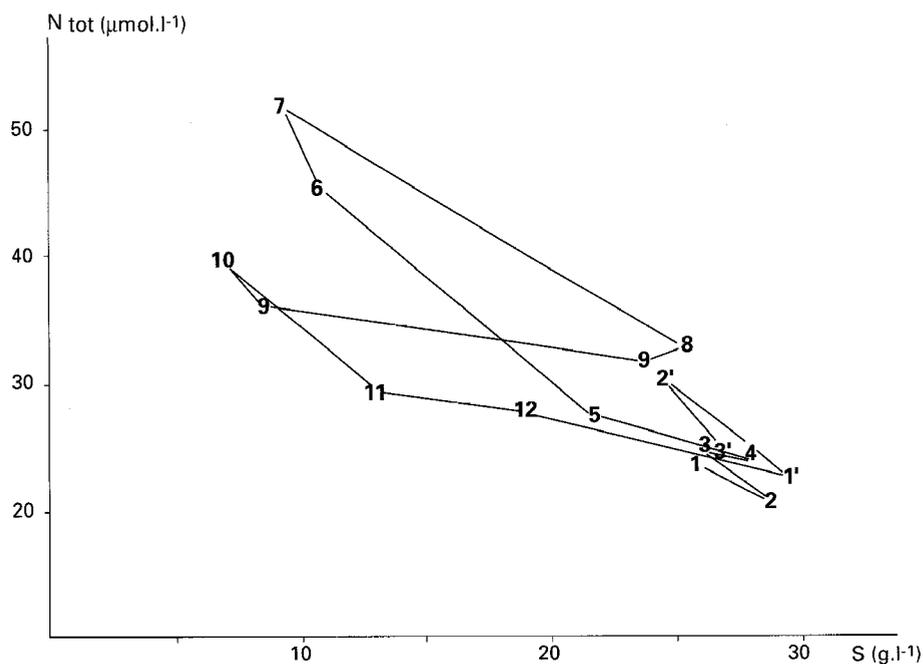


Figure 2

Évolution temporelle de l'azote total en fonction de la salinité des eaux dans le secteur III rural de janvier 1977 à mars 1978. Les numéros correspondent aux observations moyennes mensuelles. D'après DUFOUR et LEMASSON (1985).

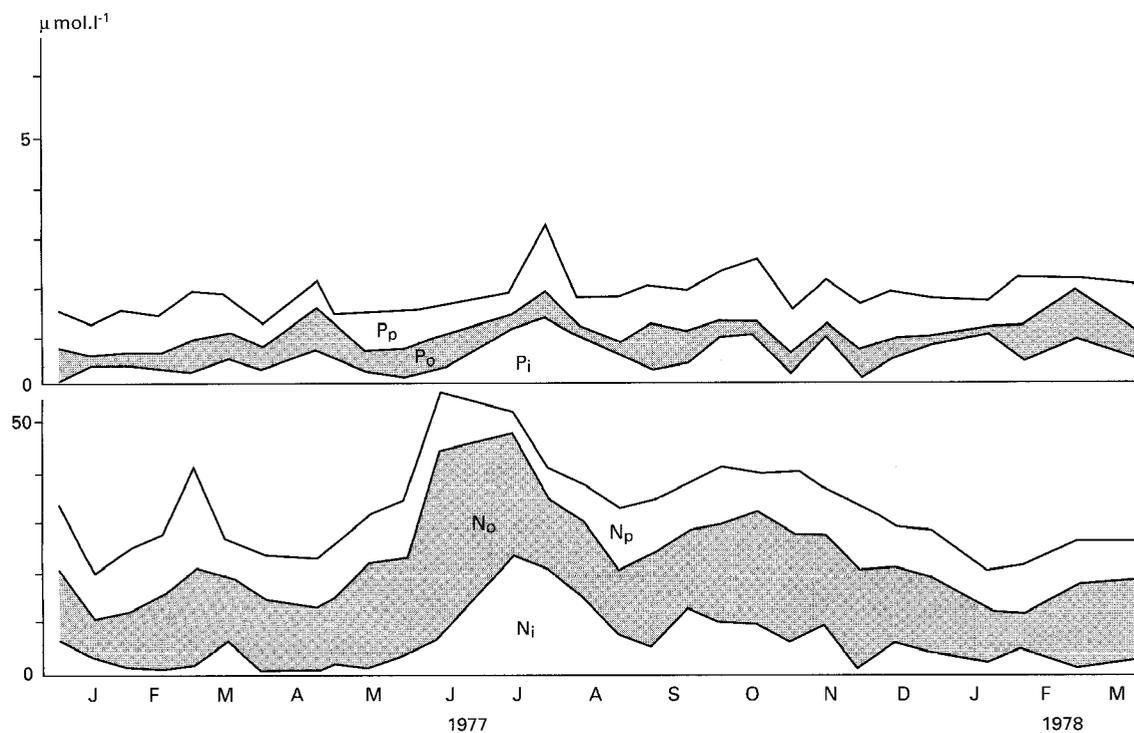


Figure 3

Variations saisonnières des différentes formes de phosphore et d'azote en secteur III rural de janvier 1977 à mars 1978. D'après DUFOUR et LEMASSON (1985).

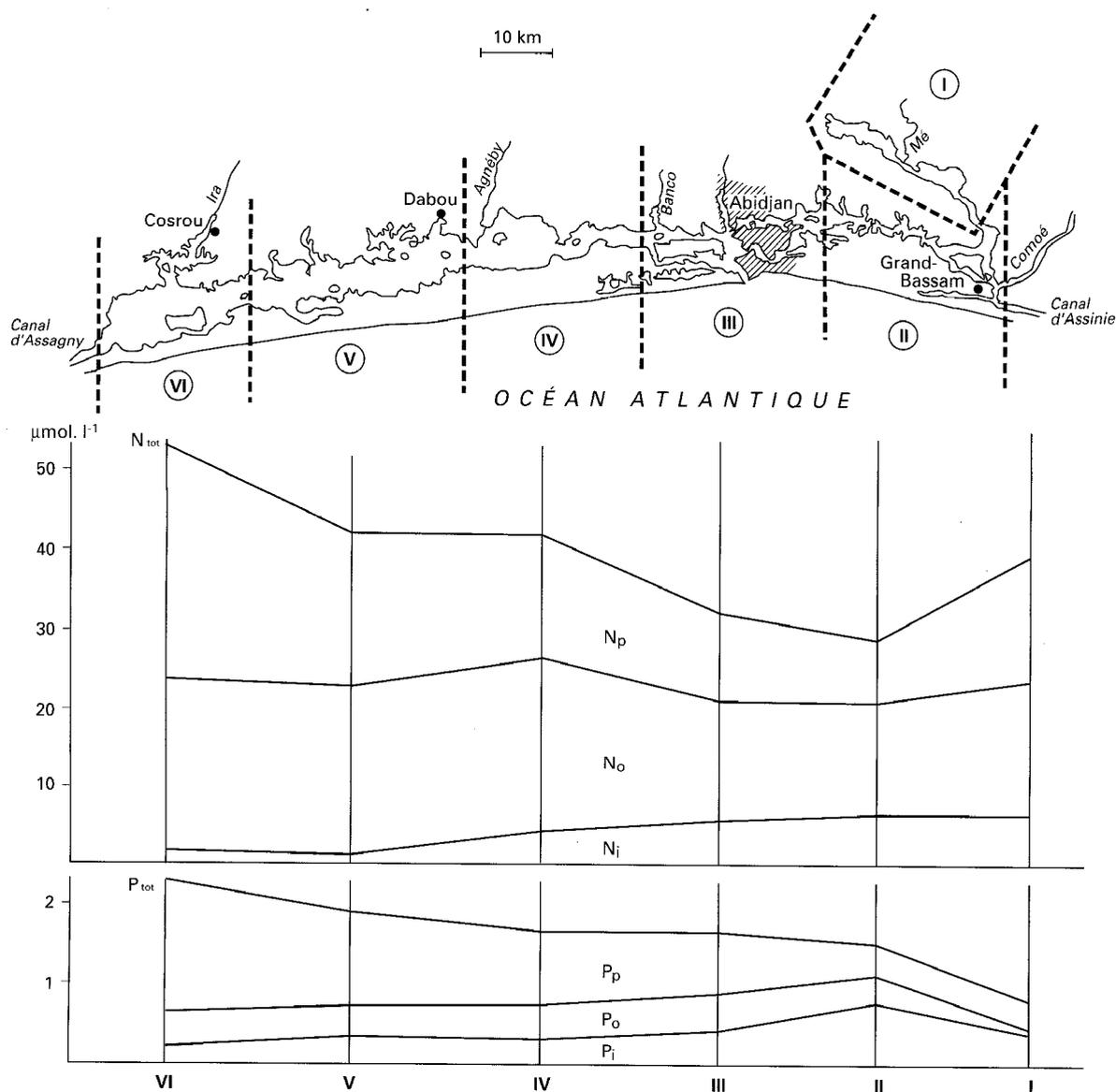


Figure 4

Distribution géographique des différentes formes d'azote et de phosphore en 1976-77.

D'après DUFOUR et LEMASSON (1985).

traduisant les variations de sens inverse provoquées par l'assimilation des autotrophes et la reminéralisation des hétérotrophes. Les formes particulières augmentent de l'est vers l'ouest tandis que les formes minérales diminuent (fig. 4). Les concentrations en nitrates et nitrites, souvent à la limite de la détection en secteur confiné occidental (PAGES *et al.*, 1979), ont pu faire penser à une limitation de la production primaire par le N. L'abondance des autres formes de N (fig. 4) montre qu'il n'en est rien, comme cela a d'ailleurs été prouvé expérimentalement par la suite. Si les nitrates dominent dans les eaux de surface du secteur d'estuaire rural, particulièrement en saison des pluies (DUFOUR et LEMASSON, 1985), ainsi qu'à proximité des embouchures des rivières, il semble bien que l'ion ammonium soit la forme la plus abondante en surface partout ailleurs : dans le chenal central des secteurs confinés V et VI, ainsi qu'en lagune Aghien (LEMASSON, comm. pers.), dans les baies de ces régions (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985) et dans les baies urbaines (DUFOUR et LEMASSON, 1985 ; GUIRAL *et al.*, 1990).

VARIATIONS AUX PETITES ÉCHELLES

Les données collectées par PAGES *et al.* (1979) montrent qu'à la périphérie du chenal central chaque baie a une individualité propre. Certaines (Cosrou et Adiopoudoumé) sont largement influencées par les apports des rivières qui y aboutissent. D'autres (Mopoyem et Attoutou), largement ouvertes sur le chenal central, suivent son évolution, mais avec retard et amortissement. D'autres encore, influencées par l'activité humaine, sont soumises à des variations autonomes et de grande amplitude (Toupah et baies urbaines). D'autres enfin, isolées du chenal central par un seuil, sont des pièges à éléments nutritifs (Abou-Abou).

À ces variations horizontales en surface se superpose presque partout, malgré la faible profondeur moyenne (4,8 m), une stratification verticale des concentrations. DUFOR et LEMASSON (1985) ont donné des exemples de cette stratification sous l'effet de ses facteurs principaux : apports profonds d'eau marine et superficiels d'eau de pluie, de ruissellement, des rivières et des égouts, production primaire en surface et reminéralisation en profondeur, sédimentation et remise en suspension du sédiment, diffusion à l'interface eau-sédiment. Bien que des situations de gradients verticaux décroissants de N_{tot} et de P_{tot} aient pu être notées dans la zone d'estuaire, où les eaux marines qui pénètrent en profondeur sont plus pauvres que les eaux saumâtres de surface, le gradient généralement observé est inverse. Les distributions verticales des sels nutritifs ont été particulièrement bien étudiées dans les baies de Biétri, Abou-Abou, Toupah et Tiegba par CARMOUZE et CAUMETTE (1985), GUIRAL *et al.* (1990) et VARLET (1978). Ainsi, les excavations des baies d'Abou-Abou (rurale) et de Biétri (urbaine) piègent jusqu'à 300 et 1 000 μmol de NH_4^+ et jusqu'à 50 et 80 μmol de PO_4^{3-} dans leurs eaux anaérobies profondes. Ces fortes concentrations peuvent atteindre la surface lors de brèves périodes de déstratification de la colonne d'eau (cf. III-2).

À petite échelle de temps, les évolutions observées dans le chenal central sont reliées aux échanges d'eaux affluentes et sont assez régulières, comme dans le cas montré en figure 5 où l'augmentation des concentrations en N_i est corrélée aux précipitations. Cette figure montre que ces évolutions peuvent être rapides, particulièrement aux intersaisons. Les variations sont plus rapides et anarchiques à proximité des berges et des embouchures de rivières ou d'égouts, où elles traduisent les déplacements de cellules ou langues d'eau hétérogènes (cf. III-1, par ex.).

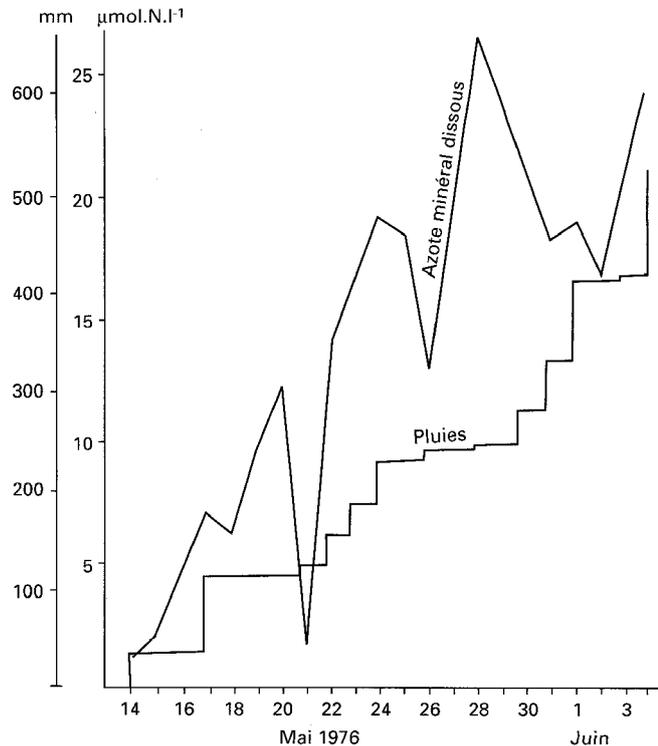


Figure 5
Comparaison entre la hauteur cumulée des précipitations et la concentration en azote minéral dissous au début de la saison des pluies 1976, dans la zone estuarienne du secteur III. D'après DUFOR et DURAND (1982).

Un aspect de ces variations temporelles à petite échelle est celui des rythmes nyctéméraux imposés par les rythmes de l'activité phytoplanctonique principalement, par ceux du zooplancton et des bactéries secondairement ; cet aspect est rapporté, en ce qui concerne l'assimilation du phosphore, par LEMASSON *et al.* (1980).

TENDANCES

Les concentrations en sels nutritifs sont aussi soumises à des variations annuelles dépendant toujours des apports. On constate, par exemple, sur la figure 6, que les concentrations en phosphate des années 1970 sont supérieures à celles des années 1950 mesurées par VARLET (1978). Cette augmentation peut avoir des causes naturelles, les années 1970 étant moins pluvieuses que les années 1950 et les concentrations nutritives des eaux de lessivage et ruissellement diminuant avec leur volume (MATHIEU, 1971). Elle a certainement aussi des causes anthropiques : défrichement des forêts, baisse des taux d'humus consécutive et, de ce fait, rétention moindre des sels nutritifs par les sols, usage croissant des engrais, pollution domestique et industrielle en extension.

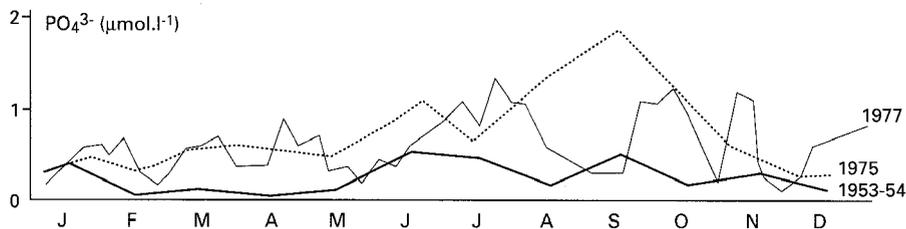


Figure 6

Évolution mensuelle des concentrations en phosphate dans le secteur III en 1953-54 (VARLET, 1978), en 1975 et 1977 (DUFOUR et LEMASSON, 1985).

Impact de la lagune sur la fertilité océanique

DANDONNEAU (1973) a observé un effet stimulant des apports d'eaux continentales sur la production phytoplanctonique des eaux océaniques côtières ivoiriennes. DUFOUR et LEMASSON (1985) ont évalué à 3 500 t la quantité de N_{tot} qui, en provenance de la lagune, a abouti en 1977 à l'océan. Ces apports sont susceptibles de produire 35 000 t de carbone phytoplanctonique, ce qui correspond à 8,6 % de la production primaire moyenne du plateau continental ivoirien face à la lagune. On saisit là le rôle essentiel que peut avoir la lagune Ébrié, et les lagunes en général, sur la fertilité océanique et les modifications que peut lui imposer l'homme par les grands travaux publics qui contribuent au piégeage ou au contraire à la libération des éléments nutritifs.

Un tel impact des lagunes sur la fertilité océanique, quoique fréquemment signalé dans la littérature, n'a, d'après DUFOUR et LEMASSON (1985), été chiffré que dans un autre cas, par NIXON et LEE (1981).

Le contrôle nutritif du seston

LA MÉTHODE UTILISÉE

Les concentrations en sels nutritifs *in situ*, utilisées isolément, sont incapables de nous renseigner sur le contrôle nutritif du phytoplancton et, au-delà, de l'ensemble du réseau trophique. DUFOUR et SIEPOUKHA (1981) et DUFOUR *et al.* (1981a) ont élaboré une méthodologie originale, qui a permis, pour la première fois en Afrique de l'Ouest, d'établir le rôle des éléments nutritifs dans le contrôle de la biomasse du seston des eaux continentales guinéennes (forestières), soudanaises (de savane), urbaines et océaniques

et de leur mélange en lagune Ébrié. La première étape de la méthode a consisté à pratiquer des tests biologiques utilisant le phytoplancton naturel lui-même comme moyen d'estimation de la capacité des eaux à supporter une biomasse donnée. Ils ont montré que le N et le P étaient, parmi tous les éléments nutritifs, les seuls susceptibles de limiter la biomasse exprimée en C (seston) ou en chlorophylle *a* (phytoplancton) en lagune Ébrié. Les autres éléments : le carbone organique, les éléments majeurs Na, Ca, K, Mg, Si, les vitamines, les oligoéléments métalliques et les substances complexantes ne contrôlent jamais le seston ou le phytoplancton de la lagune Ébrié ou de ses eaux affluentes.

La suite de la méthode est basée sur les deux principes suivants :

- La croissance d'un individu est arrêtée lorsque la concentration interne d'un de ses éléments constitutifs est inférieure à sa concentration interne minimale (le k_{QN} de DROOP, 1973).
- Dans un prélèvement d'eau naturelle, il faut, pour déterminer la concentration d'un élément nutritif, tenir compte de toutes ses formes.

Les concentrations internes minimales sont, malgré la diversité des populations et des conditions environnementales, peu variables en lagune Ébrié. Si la biomasse sestonique C_p est exprimée en atome, les moyennes de ces concentrations intracellulaires minimales sont :

$$k_{QN} = N_p/C_p = 0,089 \quad (1)$$

$$k_{QP} = P_p/C_p = 0,0055 \quad (2)$$

et leurs écarts-types sont de 0,012 et 0,0005.

Si la biomasse est exprimée en chlorophylle *a* active (en mg), les moyennes des concentrations intracellulaires minimales sont :

$$P_p/\text{chl} = 2,50 \quad (3)$$

$$N_p/\text{chl} = 16,78 \quad (4)$$

$$C_p/\text{chl} = 132 \quad (5)$$

et leurs écarts-types respectivement : 0,63, 4,65, 34,20.

DUFOUR *et al.* (1981b) ont vérifié, sur 43 prélèvements provenant de toutes régions et saisons de la lagune Ébrié, que les formes utiles d'azote et de phosphore sont bien représentées par la somme de leurs formes minérales dissoutes et particulaires. Ce qui signifie que les formes organiques dissoutes, observées *in situ*, soit ne sont pas, pour l'essentiel, assimilables (matière organique réfractaire), soit sont le résultat de flux permanents, opposés et sensiblement égaux entre les phases sestoniques (particulaires) et dissoutes. Ce dernier résultat ainsi que les relations (1) à (5) permettent de calculer la biomasse sestonique (C_{pot}) ou phytoplanctonique (chl_{pot}) autorisée par les éléments nutritifs du milieu (DUFOUR *et al.*, 1981a).

Le passage d'une limitation par le N à une limitation par le P se fait pour un rapport $N_i + N_p/P_i + P_p$ de 16,2 at . at⁻¹ lorsque la biomasse est exprimée en C, de 15,3 at . at⁻¹ lorsque la biomasse est exprimée en chl *a* active. Les valeurs optimales de la composition N/P du seston lagunaire sont donc très proches de celles de 16 à 17 at . at⁻¹ observées sur les populations naturelles d'autres milieux marins ou océaniques (par ex. : MENZEL et RYTHER, 1974 ; FUHS *et al.*, 1972). Ce qui amène DUFOUR *et al.* (1981b) à se demander si, en dehors des conditions artificielles de cultures monospécifiques en laboratoire, où des rapports optimaux de 5,6 à 45 at . at⁻¹ ont été relevés, il n'y aurait pas une constance générale du rapport optimal dans la nature.

Dans le milieu, les éléments nutritifs ne sont pas toujours limitants. Dans ce cas, la biomasse potentielle ($C_{p,pot}$ ou chl_{pot}) est supérieure à la biomasse *in situ* $C_{p,obs}$ (ou chl_{obs}). Les rapports $C_{p,pot}/C_{p,obs}$ et $\text{chl}_{pot}/\text{chl}_{obs}$ sont donc des indices de limitation nutritive.

RÉSULTATS

DUFOUR *et al.* (1981b) ont appliqué cette méthode en lagune Ébrié. Dans les secteurs confinés, qui sont aussi les plus éloignés de l'océan (V, VI et la lagune Aghien), le P est la plupart du temps limitant avant le N. Dans les secteurs ouverts (Potou, II, III et IV), plus influencés par l'océan, le N est généralement limitant avant le P (fig. 7). Cet ordre des limitations a été confirmé par une autre méthode qui utilise le sens d'évolution des compositions intracellulaires en N et en P du seston cultivé dans son eau

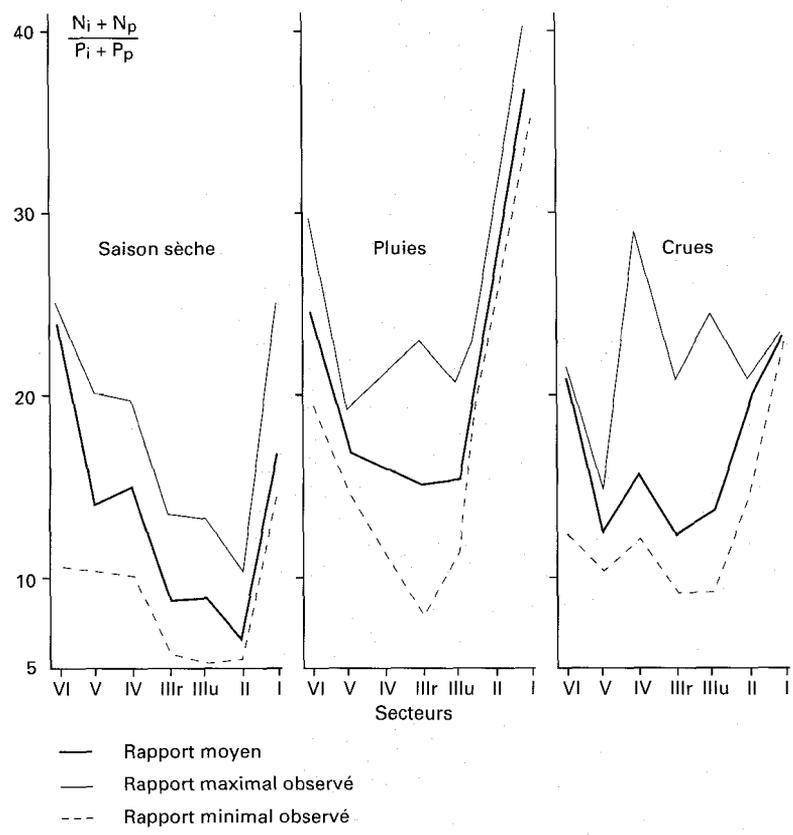


Figure 7

Variations saisonnières et régionales du rapport $N_i + N_p / P_i + P_p$. D'après DUFOR *et al.* (1981b).

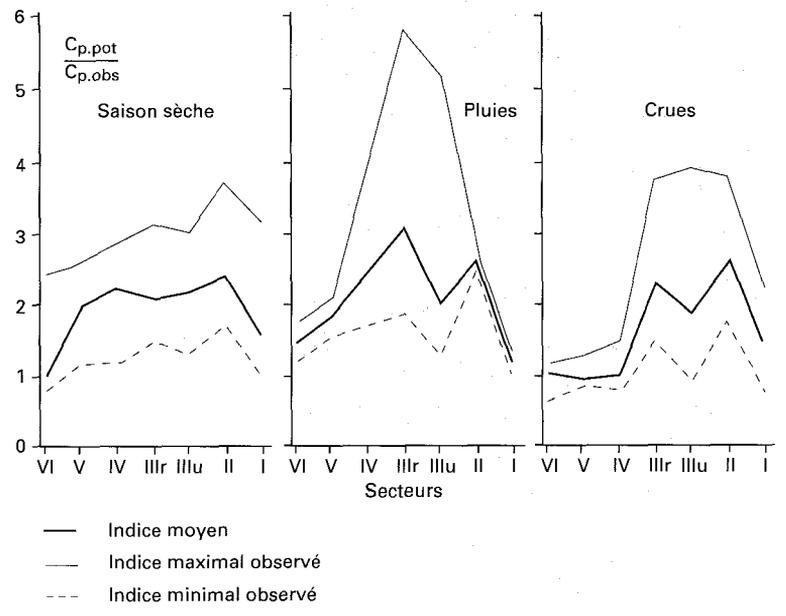


Figure 8

Variations saisonnières et régionales de l'indice de limitation nutritive $C_{p.pot} / C_{p.obs}$: plus l'indice est faible, plus la limitation nutritive est probable. D'après DUFOR *et al.* (1981b).

de prélèvement (DUFOUR *et al.*, 1981a). En secteurs estuariens, l'indice de limitation nutritive est généralement supérieur à 2 (fig. 8). La limitation de la biomasse sestonique et de la biomasse phytoplanctonique y est donc le fait de facteurs généralement non nutritifs (énergie lumineuse, exportations latérales et sédimentation principalement d'après le chapitre II-2, mais aussi broutage, mortalité, d'après le chapitre V-1). COLCANAP et DUFOUR (1982) en déduisent qu'il serait inefficace de lutter contre l'eutrophisation excessive de la lagune « urbaine » par l'élimination du P des effluents, comme cela a été envisagé par un plan d'assainissement d'Abidjan. Non seulement le N y est le facteur nutritif de contrôle principal, mais, en outre, ce contrôle est généralement le fait de facteurs non nutritifs. Attention, cela ne signifie pas que les rejets anthropiques ne soient pas à l'origine de l'eutrophisation observée dans l'ensemble de la lagune urbaine (cf. III-1). Cela signifie plutôt que les apports nutritifs sont en quantité excessive pour être exploités dans leur totalité par les autotrophes. L'excédent est exploité par des détritivores (cf. II-4 à II-7), les bactéries auto- ou hétérotrophes (cf. II-8), stocké dans les sédiments (cf. I-3) ou encore exporté vers l'océan (cf. *supra*).

En secteurs confinés, l'indice de limitation nutritive est généralement proche de 1 (fig. 8). La biomasse y est donc le plus souvent limitée par les sels nutritifs, le P en l'occurrence (cf. *supra*). DUFOUR *et al.* (1981b) en déduisent que non seulement les secteurs confinés occidentaux sont plus riches en éléments nutritifs (cf. fig. 4), mais qu'en outre leur utilisation biologique y est plus efficace. Cela est lié à la stabilité hydrochimique et à la fraction plus importante de l'énergie lumineuse incidente absorbée par le phytoplancton (cf. II-2). Cette utilisation plus efficace explique en partie que les biomasses planctoniques végétales y soient les plus élevées de la lagune, à l'exclusion de celles des baies urbaines polluées (cf. II-2 et III-1).

En toutes régions, la limitation par le N est la plus fréquente en saison d'étiage et la moins fréquente en saison des pluies locales.

L'origine de ces limitations nutritives régionales et saisonnières est à rechercher dans la composition chimique des eaux affluentes. Les eaux océaniques sont, relativement aux besoins du phytoplancton, déficitaires en N. Il en est de même des eaux urbaines et continentales soudanaises, tandis que les eaux continentales guinéennes sont plutôt déficitaires en P.

Le régime du pH

Les eaux d'origine marine étant basiques et celles d'origine continentale plutôt acides, il n'est pas surprenant de constater que les variations spatiotemporelles du pH sont en grande partie liées à l'importance relative des eaux de l'une ou l'autre origine. C'est ainsi que dans la région d'estuaire le cycle annuel du pH est étroitement lié à celui de la salinité, comme le montre la figure 9. Pour les mêmes raisons, les gradients verticaux de pH sont notables dans la région d'estuaire où la salinité croît plus qu'ailleurs avec la profondeur (VARLET, 1978). Des gradients verticaux inverses sont toutefois notés dans les fosses de la baie de Biétri où les pH des eaux profondes, proches de la neutralité, sont plus faibles que ceux des eaux de surface, pourtant moins salées. Pour ces eaux profondes très réduites, les fortes concentrations en sulfures (diacide faible) semblent jouer un rôle de tampon (cf. III-2).

Les variations spatiales du pH s'expliquent aussi par la plus ou moins grande avancée des eaux marines entre décembre et avril et la

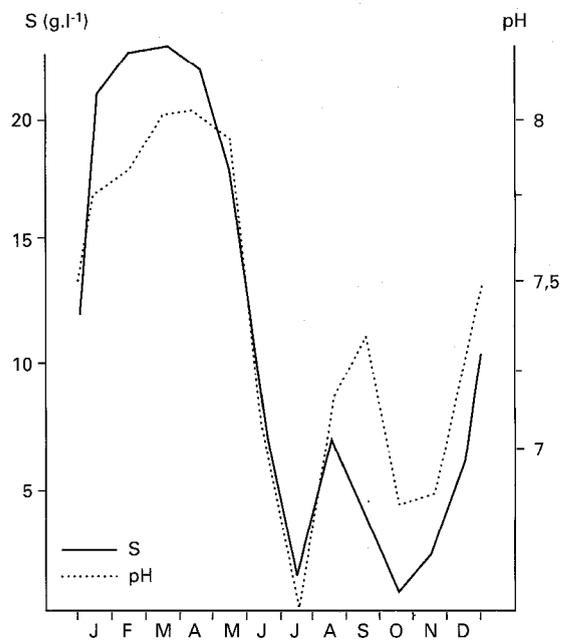


Figure 9

Relation entre le pH et la salinité au cours d'un cycle annuel en baie de Cocody (secteur III) en 1962.

D'après DAGET et DURAND (1968).

prépondérance des eaux fluviales entre septembre et décembre (TASTET, 1974 ; VARLET, 1978). Cependant, dans les régions oligohalines, les valeurs peuvent descendre notablement en dessous des pH habituels des eaux fluviales. C'est ainsi que VARLET (*ibid.*) a fréquemment mesuré des pH des eaux de surface inférieurs à 6 dans la région de Dabou, le minimum ayant été de 5,1, valeur également mesurée par GUIRAL et FERHI (1988), en lagune Ono.

Les innombrables réactions qui interviennent sur l'activité des ions hydrogène font que la relation pH-salinité n'est pas linéaire. En particulier, l'activité biologique provoque des variations nyctémérales, rapportées par VARLET (*ibid.*), d'autant plus nettes que les eaux sont douces, donc moins tamponnées.

Le régime de l'oxygène dissous

La concentration des eaux en oxygène dissous est le résultat de multiples processus qui peuvent être classés sous deux grandes rubriques : échanges aux frontières et production-consommation *in situ*.

ÉCHANGES AUX FRONTIÈRES

Les eaux des rivières apparaissent nettement sous-saturées en oxygène (VARLET, 1978). Leur grande turbidité, alliée à une forte épaisseur de leur couche de mélange, ne permet pas à la photosynthèse de compenser les pertes dues à la respiration des organismes et à l'oxydation des matières organiques détritiques qu'elles charrient. L'Agnéby, par exemple, dont le bassin versant supporte de grandes plantations industrielles et plusieurs huileries, transporte de ce fait d'importantes quantités de matières organiques et ses eaux dépassent à peine 50 % de la saturation en moyenne (PAGES *et al.*, 1979). Cela provoque une diminution de la concentration en oxygène dans le secteur de dilution des eaux de cette rivière en lagune, sur quelques kilomètres en saison d'étiage et une dizaine de kilomètres en saison des crues (fig. 10).

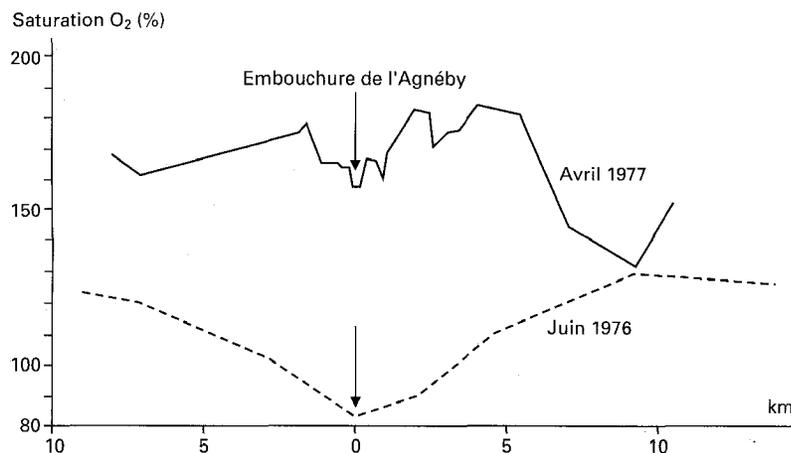


Figure 10

Saturation en oxygène des eaux lagunaires de surface, de part et d'autre de l'embouchure de l'Agnéby. D'après DUFOR et DURAND (1982).

Les eaux de pluie sont toujours saturées. Les eaux de mer, quant à elles, peuvent présenter des variations notables. Elles sont sursaturées d'octobre à juin. Par contre, de juillet à septembre, les eaux profondes à faible teneur en oxygène remontent à la surface (VERSTRAETE, 1970) et pénètrent en lagune. Les quantités d'oxygène dissous dans l'eau dépendent par ailleurs des échanges avec l'atmosphère, échanges qui sont favorisés par l'agitation des eaux, elle-même fonction du vent, de la marée et des courants. Enfin, les eaux d'égouts sont une importante source de désoxygénation dans la zone d'Abidjan (cf. III-1 et III-2). Malgré leur faible volume, à peine 1 % de celui des eaux qui circulent dans cette zone, elles sont responsables de plus du tiers de la demande biochimique en oxygène (cf. III-1).

PRODUCTION ET CONSOMMATION *IN SITU* : LA STRATIFICATION VERTICALE

La consommation d'oxygène *in situ* est le fait de la respiration des organismes vivants et de l'oxydation des matières organiques. La consommation d'oxygène par la respiration du phytoplancton est abordée au chapitre II-2, par le zooplancton au chapitre II-4 ; celle par les bactéries et par l'oxydation des matières organiques issues des activités humaines aux chapitres II-8, III-1 et III-2. La production d'oxygène *in situ* par la photosynthèse est étudiée au chapitre II-2.

Tandis que l'oxygénation par échange avec l'atmosphère et par photosynthèse intéresse la couche de surface, la désoxygénation par les respirations et les oxydations affecte toute la colonne d'eau. Il en résulte une stratification verticale, quasi générale, des concentrations en oxygène dissous. Cette stratification verticale est particulièrement accentuée dans la zone d'estuaire profonde où se superpose à une couche salée froide et sous-saturée en oxygène une couche moins salée, plus chaude et proche de la saturation. On note sur la figure 11 l'influence positive de la marée sur l'épaisseur de la couche d'eau sous-saturée.

La stratification verticale des eaux et ses conséquences sur l'oxygénation ont été intensivement étudiées dans la baie urbaine de Biétri (cf. III-2). Dans cette baie, l'accumulation de matière organique autochtone et surtout allochtone provoque une consommation d'oxygène dans les eaux profondes isolées de la surface, entre mars et décembre, par une stratification de densité accentuée (fig. 12). Des conditions réductrices s'y installent dès que la profondeur dépasse 4 à 5 m (ARFI *et al.*, 1988). Les processus de fermentation accompagnés de sulfatoréduction y dominent. Des concentrations en sulfures supérieures à $10\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ sont alors mesurées (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985), limitées cependant par des précipitations de mono- et disulfures de fer (CARMOUZE, 1984). D'après les rapports stœchiométriques des produits mis en jeu, la minéralisation apparaît complète (CARMOUZE, 1984). À partir de fin novembre, avec le ralentissement des crues, la stratification de densité s'atténue jusqu'à être totalement détruite pendant quelques semaines en janvier et (ou) février, sous l'effet des marées de vives-eaux qui amènent dans la baie les eaux salées et froides de l'upwelling océanique de petite saison froide. La plongée de ces eaux denses provoque alors une réoxygénation, plus ou moins complète selon les années, des eaux du fond (ARFI *et al.*, 1988, CARMOUZE et CAUMETTE, 1985 ; GUIRAL *et al.*, 1990). Une telle déstratification, bénéfique pour l'aération des eaux profondes dans les baies polluées, a aussi été notée, quoique à une seule occasion, en octobre 1974, en période de violentes crues de la Comoé (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975). La colonne d'eau était alors quasi totalement dessalée sous l'effet de chasse des eaux de la Comoé.

Ailleurs, dans le chenal central, aussi bien dans les secteurs d'estuaire que confinés, la stratification verticale est toujours atténuée par les brassages liés aux courants et aux vents. À l'exception de situations exceptionnelles, telle celle relatée au chapitre III-1, les saturations en oxygène au niveau du fond y dépassent généralement 40 ou 50 % (DUFOUR et SLEPOUKHA, 1975, PAGES *et al.*, 1979). Cette situation ne prévaut pas dans les baies urbaines où les saturations en oxygène au niveau du sédiment étaient déjà en mars 1974 presque partout inférieures à 20 %. La stratification verticale est particulièrement accentuée dans la baie à seuil non urbaine d'Abou-Abou où les eaux profondes sont anoxiques, l'homogénéisation verticale observée à Biétri (cf. *supra*) y étant probablement impossible (VARLET, 1978). Les concentrations en sulfure dans cette baie non polluée ne dépassent cependant pas $1\ 500\ \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ d'après CARMOUZE et CAUMETTE (1985). Ces auteurs ont aussi observé un gradient vertical accentué, toute l'année, dans deux baies des secteurs confinés. Le gradient est moins fort dans la baie de Tiegba, peu polluée, que dans celle de Toupah soumise aux rejets d'une usine de traitement du latex. Dans cette baie, le sédiment de surface est passagèrement anoxique.

PRODUCTION *IN SITU* : RYTHMES NYCHTÉMÉRAUX EN SURFACE

La production d'oxygène photosynthétique provoque un cycle nyctéméral des concentrations en oxygène dans les eaux de surface. Les amplitudes de variations sont d'autant plus accentuées que le milieu est eutrophe : $14\ \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ en moyenne dans la baie de Tiegba, 62 dans celle de Toupah, 100 à 150 et jusqu'à 285 dans celle de Biétri (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

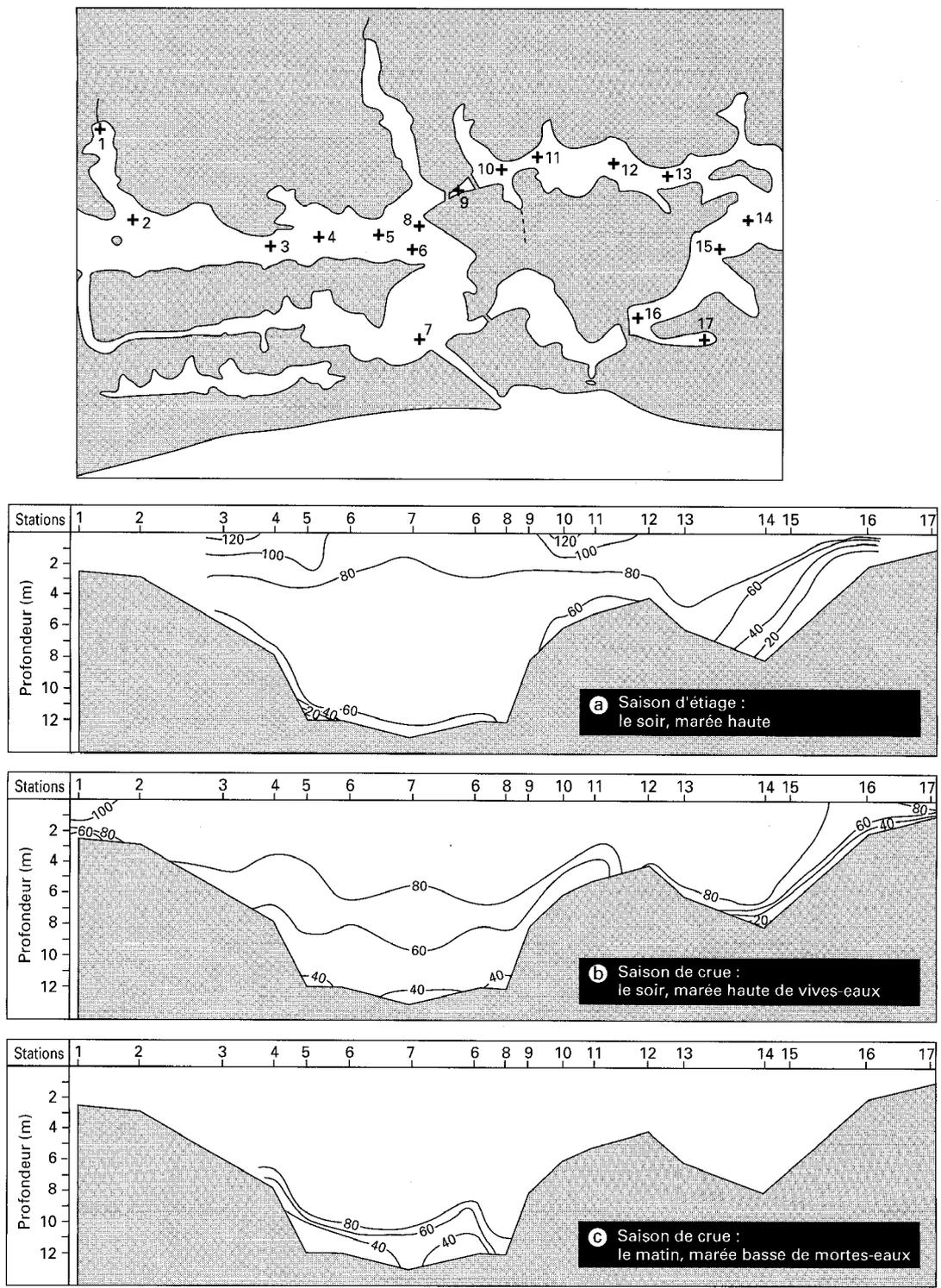


Figure 11

Saturation en oxygène de la surface au fond dans le secteur III lors de différents régimes de marée en 1974, de la station 1 (baie d'Adiopodoumé) à la station 17 (baie de Koumassi). D'après DUFOUR et SLEPOUKHA (1975).

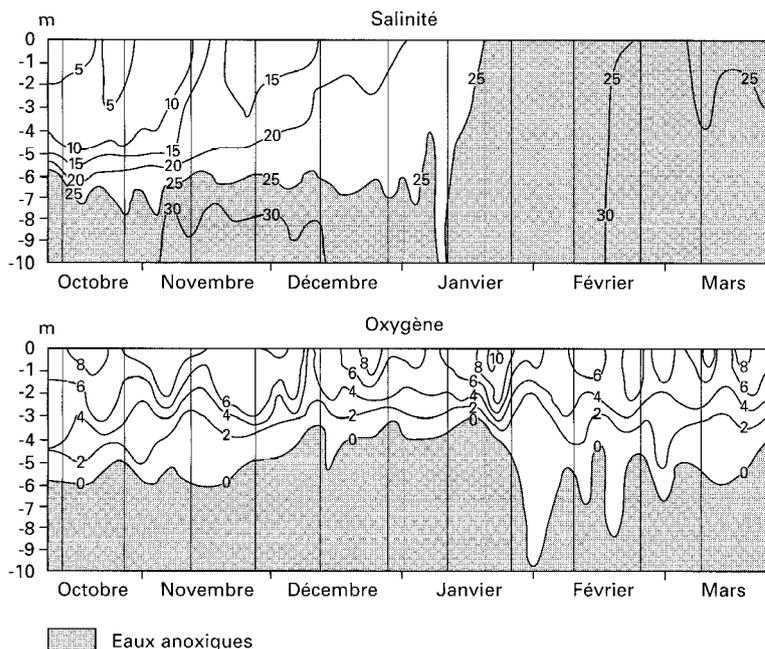


Figure 12

Évolution spatiotemporelle de la salinité et de l'oxygène dissous de novembre 1985 à mars 1986, en baie de Biétri. Les marées de vives-eaux sont indiquées par les traits verticaux. D'après GUIRAL *et al.* (1990).

VARIATIONS SAISONNIÈRES ET GÉOGRAPHIQUES EN SURFACE

Dans le secteur d'estuaire, l'oxygénation en surface est maximale en saisons d'étiages. Vers 10 heures, elle y oscille autour de la saturation, tandis qu'elle décroît nettement en saison des pluies et des crues, sous le double effet des apports d'eaux continentales sous-saturées et d'une baisse de la production d'oxygène photosynthétique dans des eaux turbides (fig. 13).

Les grandes variations géographiques sont plus délicates à mettre en évidence, du fait de l'impossibilité d'échantillonner sur de larges surfaces à heure fixe. La difficulté a été partiellement tournée en effectuant des mesures le long de radiales à l'aller et au retour où la moyenne des valeurs représente approximativement celle relevée à l'heure fixe médiane. Sur la figure 14, par exemple, la distribution géographique des concentrations en oxygène apparaît nettement avec des sursaturations dépassant 150 % en secteur confiné occidental. On note ensuite que, mises à part des anomalies négatives dues à la

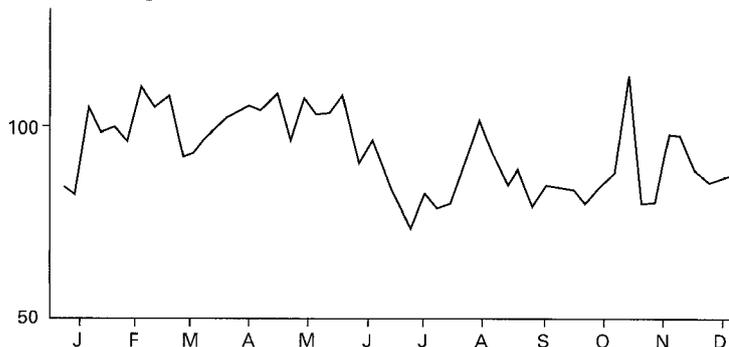
Saturation O₂ (%)

Figure 13

Variations saisonnières du pourcentage de saturation en oxygène des eaux de surface en 1977 vers 10 heures dans le secteur III rural. D'après DUFOUR et DURAND (1982).

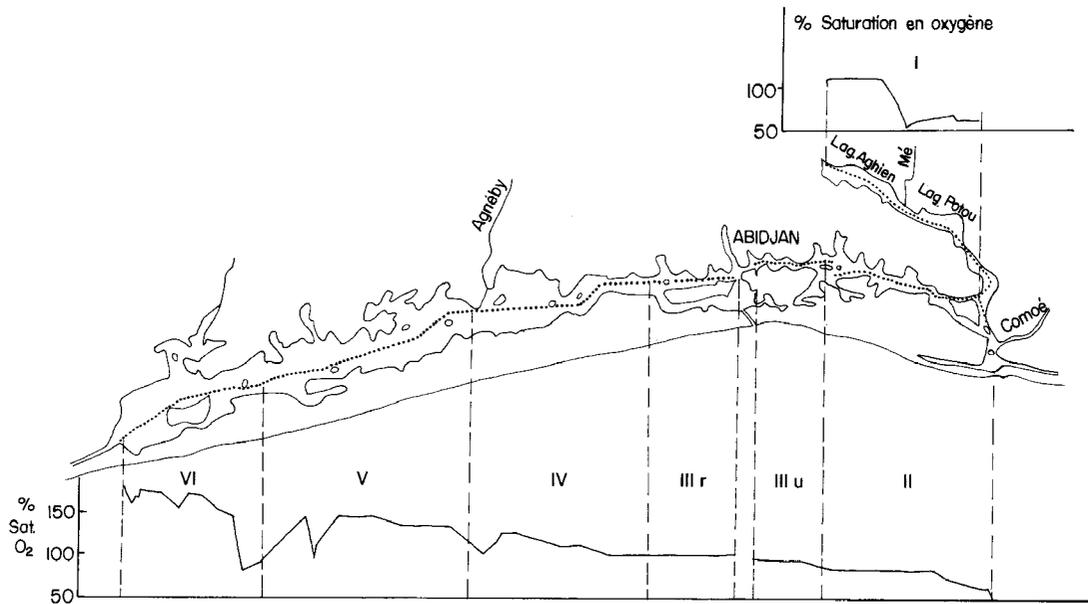


Figure 14

Pourcentages de saturation en oxygène vers 13 heures le long d'une radiale translagunaire en avril 1976.
D'après DUFOUR et DURAND (1982).

présence de hauts-fonds sur le passage du navire, les concentrations décroissent régulièrement de l'ouest vers l'est. L'influence marine en secteur d'estuaire maintient la saturation, tandis que celle du fleuve Comoé, à l'est, est nettement appauvrissante. On note également les anomalies négatives face aux embouchures de l'Agnéby et de la Mé. Les concentrations sont minimales en lagune de Potou et ne remontent au-dessus de 100 % qu'en amont de la Mé, dans la lagune Aghien eutrophe.

Hydro- et biodépendance de la chimie lagunaire

Les concentrations en éléments chimiques majeurs, qui sont peu influencées par l'activité biologique, sont à quelques nuances près corrélées à la salinité et donc aux proportions d'eaux marine et douce (cf. 1-4). Les valeurs du pH ont pour base celles des eaux affluentes, tandis que les variations autour de cette base, généralement faibles dans les eaux saumâtres qui sont bien tamponnées, ont pour origine l'activité biologique. Différemment, l'activité biologique soumet l'oxygène à des variations de concentrations de fortes amplitudes qui masquent rapidement les concentrations d'origine des eaux affluentes.

La quantité d'éléments nutritifs en lagune dépend en premier lieu de l'hydrologie lagunaire et de la richesse des eaux affluentes. L'activité biologique intervient dans un deuxième temps en modifiant les formes sous lesquelles existent ces éléments nutritifs. Elle conduit à accroître les formes particulières au détriment des formes dissoutes et les formes sédimentées aux dépens des formes en suspension. Il en résulte pour les éléments nutritifs un temps de résidence accru par rapport à celui des eaux affluentes, avec pour conséquence une richesse biologique globalement accrue. Ce piégeage des éléments nutritifs se manifeste avec plus d'intensité aux époques et dans les zones à plus faible hydrodynamisme : saisons d'étiages, marée de mortes eaux, secteurs confinés, baies, zones profondes. Il semble à l'origine de bien des variations géographiques et saisonnières des communautés étudiées aux chapitres suivants. Il explique en partie que l'activité des biocénoses de la lagune Ébrié, et des lagunes en général, soit plus élevée que celle des milieux aquatiques qui les alimentent.

- ARFI (R.), GUIRAL (D.) et TORRETON (J.P.), 1988.— Cycle hydrologique annuel d'une baie lagunaire eutrophe : la baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (4) : 263-274.
- CARMOUZE (J.P.), 1984.— Généralisation d'une méthode de détermination du carbone minéral total par pH-métrie dans les eaux. Son application à l'étude du métabolisme aérobie et anaérobie d'une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (4) : 175-190.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-212.
- COLCANAP (M.) et DUFOUR (P.), 1982.— L'assainissement de la ville d'Abidjan. Évaluation, recommandations, propositions d'alternatives. Ministère de l'Environnement, Paris, 299 p.
- DAGET (J.) et DURAND (J.R.), 1968.— Étude du peuplement de poissons d'un milieu saumâtre tropical poikilohalin : la baie de Cocody en Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 2 (2) : 91-111.
- DANDONNEAU (Y.), 1973.— Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte-d'Ivoire. III : facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 11 (4) : 431-454.
- DROOP (M.R.), 1973.— Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, 9 : 264-272.
- DUFOUR (P.), CREMOUX (J.L.) et SLEPOUKHA (M.), 1981a.— Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de la Côte-d'Ivoire. I. Étude méthodologique et premiers résultats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 51 : 247-257.
- DUFOUR (P.) et DURAND (J.R.), 1982.— La production végétale des lagunes de Côte-d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 209-230.
- DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1985.— Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanogr. trop.*, 20 (1) : 41-69.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.) et CREMOUX (J.L.), 1981b.— Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de la Côte-d'Ivoire. II. Variations géographiques et saisonnières. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 51 : 269-284.
- DUFOUR (P.) et SLEPOUKHA (M.), 1975.— L'oxygène dissous en lagune Ébrié : influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 75-118.
- DUFOUR (P.) 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) : 101-119.
- FUHS (G.W.), DEMERLE (S.E.), CANELLI (E.) et CHEN (M.), 1972.— Characterization of phosphorus-limited plankton algae. In : G.E. Likens (Ed.), *Nutrients and eutrophication. Limnol. Oceanogr. special symposia 1* : 113-133.
- GUIRAL (D.), ARFI (R.) et TORRETON (J.P.), 1990.— Conséquences biogéochimiques de l'atténuation de stratification dans une baie eutrophe : la baie de Biétri en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire.) *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 (1) : 11-26.
- GUIRAL (D.) et FERHI (A.), 1988.— Caractérisation ionique et isotopique d'un système hydrologique tropical : la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire.) *Oceanol. Acta*, 12 (1) : 47-55.
- 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. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 11 : 547-561.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.) et CREMOUX (J.L.), 1982.— Échanges d'éléments nutritifs dissous entre l'eau et le sédiment dans une lagune tropicale saumâtre. *Océanogr. Trop.*, 17 (1) : 1-98.

- MATHIEU (P.), 1971.— Apports chimiques par les eaux de pluie et action des eaux de ruissellement en milieu forestier tropical (Côte-d'Ivoire.) *C.R. Hebd. Séances Acad. Sci. Paris*, 273 : 45-67.
- MENZEL (D.W.) et RYHER (J.H.), 1964.— The composition of particulate organic matter in the western north atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 9 : 179-186.
- NIXON (S.W.) et LEE (V.), 1981.— The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. In : P. Lasserre (Ed.), *Unesco Tech. pap. Mar. Sci.*, 33 : 325-348.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 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.
- TASTET (J.P.), 1974.— L'environnement physique du système lagunaire Ébrié. Univ. Abidjan, Fac. Sci., Dept. Sci. Terre, sér. Doc., 11, 28 p.
- VALIELA (I.), TEAL (J.M.), SHAFER (D.) et CARPENTER (E.J.), 1978.— Nutrient and particulate fluxes in a salt marsh ecosystem : tidal exchanges and input by precipitation and groundwater. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (4) : 798-812.
- VARIET (F.), 1978.— Le régime de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : traits physiques essentiels. *Trav. Doc. Orstom*, 83, 164 p.
- VERSTRAETE (J.M.), 1970.— L'oxygène au large de Grand-Bassam. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 1 (3) : 13-35.

LES MICROPHYTES

Philippe DUFOUR

En lagune Ébrié, les microphytes planctoniques contribuent, paradoxalement pour un milieu peu profond, à l'essentiel de la production primaire totale alors que les algues benthiques ne jouent qu'un rôle accessoire.

Le phytobenthos

La faible profondeur de la lagune Ébrié est favorable à l'établissement d'une population phytobenthique abondante. Le phytobenthos appartient à des peuplements très variés : phytoflagellés, cyanophycées mobiles ou non, et diatomées libres ou sessiles, dont les genres principaux sont signalés par PLANTE-CUNY (1977).

Les teneurs en chlorophylle *a* active et dégradée (phéopigments) du sédiment ont été interprétées comme des indices des biomasses active et morte du microphytobenthos par PLANTE-CUNY qui les a mesurées en avril et mai 1975 en 54 points de la lagune Ébrié.

Les concentrations en chlorophylle *a* active du sédiment superficiel ne paraissent pas corrélées à la salinité des eaux, mais plutôt à la profondeur d'immersion, et donc vraisemblablement à l'énergie lumineuse qui atteint le sédiment. La quasi-totalité de la biomasse microphytobenthique est localisée sur les fonds de 0 à 5 m, qui couvrent 70 % de la surface lagunaire. Les teneurs en chl *a* active du centimètre superficiel de sédiment sont en moyenne de 150 à 200 mg . m⁻² pour les fonds de moins de 0,5 m et de 50 à 150 mg . m⁻² pour ceux de 1 à 3 m. Elles sont alors supérieures à celles des quelques sables marins tropicaux connus et comparables à celles des sédiments d'estuaires ou sables de lagons d'atoll. Elles ne sont plus que de 5 à 10 mg . m⁻² pour les fonds de 5 m (fig. 1).

À immersion équivalente, la variabilité est importante comme l'est aussi la turbidité des eaux susjacentes. C'est ainsi que les petits fonds de 0,2 m très turbides de la baie d'Adiopodoumé ont des teneurs de 20 mg . m⁻², tandis que les fonds clairs de 3 m au nord de l'île Boulay atteignent 100 mg . m⁻².

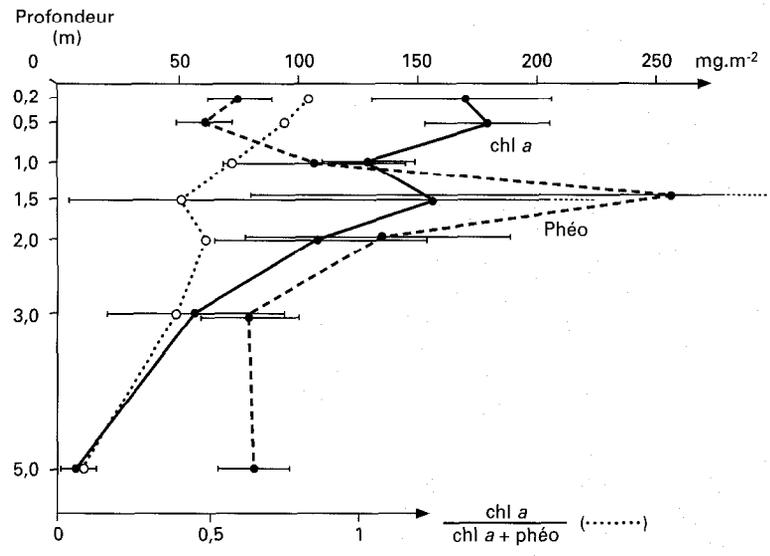


Figure 1

Distributions moyennes et intervalles de confiance des teneurs en chlorophylle a fonctionnelle (chl a), en phéopigments (phéo) et du rapport chl a / chl a + phéo, selon la profondeur. D'après PIANTE-CUNY (1977).

Il existe aussi une liaison entre les abondances de microphytobenthos et l'hydrodynamisme. Aux stations soumises à de forts courants de marée, donc dans les secteurs ouverts ⁽¹⁾, les concentrations en chlorophylle a active du sédiment superficiel sont élevées et pratiquement constantes entre 0 et 2 m d'immersion. Les teneurs en phéopigments sont alors inférieures à celles de chl a active. En dessous de 2,5 m, la proportion s'inverse, la chl a active diminuant plus vite que les phéopigments. Aux stations soumises à des brassages faibles, donc en secteurs confinés ⁽¹⁾, les teneurs en chl a active ne sont élevées qu'entre 0 et 0,5 m d'immersion du sédiment puis elles décroissent rapidement ; celles en phéopigments les dépassent alors en dessous de 1 m.

Au sein du sédiment, les teneurs en chl a diminuent très rapidement au-delà du troisième centimètre d'épaisseur en mode calme, mais restent importantes jusqu'à une dizaine de centimètres d'épaisseur en mode agité. La teneur en pigments dégradés augmente avec la proportion d'éléments fins.

L'étude menée en parallèle sur le phytoplancton et le microphytobenthos fait apparaître par unité de surface une prédominance de la chl a benthique pour les eaux de 0 à 3 m d'épaisseur. Au-delà de 3 m la proportion s'inverse.

Le phytoplancton

LES PEUPELEMENTS

L'inventaire de la flore phytoplanctonique a été dressé par MAURER (1978) et ILTIS (1984). Les peuplements se répartissent entre cinq classes d'algues, dans l'ordre d'importance décroissante : cyanophycées, diatomophycées, pyrrophyées, chlorophycées et euglénophycées.

La diversité spécifique, estimée par l'indice de Shannon sur les biovolumes cellulaires, est faible (< 1,5) toute l'année dans les secteurs confinés occidentaux V et VI dominés par une population stable de cyanophycées de petite taille (< 200 µm³). À l'autre extrémité, la lagune Aghien est caractérisée toute l'année par des diatomées, chlorophycées et cyanophycées de taille moyenne à grande, bien diversifiées (indice > 2,5) et indépendantes du reste de l'écosystème.

⁽¹⁾ Secteur ouvert = bien renouvelé par les eaux douces et marines ; l'inverse est nommé secteur confiné ou fermé. Il y a synonymie entre les termes de secteurs et de région.

Entre ces secteurs confinés, les secteurs ouverts II, III et IV connaissent une diversité maximale en saison sèche (indice > 2) qui chute en saison des pluies et des crues (indice < 1,5). En saison sèche, les secteurs III et IV, ainsi que les baies du secteur II, sont envahis par des cyanophycées. Les diatomées d'eau douce de grande taille (> 2 000 μm^3) sont toujours en proportion élevée dans les peuplements du secteur II, surtout en saison des crues où elles constituent 90 % de la biomasse. À cette même saison, ce groupe dépasse 40 % des biomasses dans le secteur IV sous influence de l'Agnéby. Des diatomées, pyrrophycées et cyanophycées marines de relativement grande taille sont toujours représentées en amont du canal de Vridi d'où elles s'étendent aux secteurs III et IV lors de la saison sèche. Les pyrrophycées sont bien représentées dans les peuplements, qu'ils dominent au débouché de l'Agnéby en saison sèche, ainsi qu'en secteur II et en lagune Potou en saison des pluies.

Dans les baies périphériques se développent souvent des populations distinctes de celles du chenal central. Les baies polluées de la zone d'Abidjan sont périodiquement envahies par des populations exubérantes et quasi monospécifiques de pyrrophycées, cryptophycées ou euglénophycées étudiées par MAURER (1978) et ARFI *et al.* (1981).

Des groupements d'associations spécifiques, de 4 à 8 selon les saisons (fig. 2), ont permis à IITIS de reconnaître 5 zones écologiques qui recourent approximativement celles définies par PAGES *et al.* (1979) sur des critères physico-chimiques (*cf.* I-4). Il s'agit de l'ensemble des secteurs V et VI, du secteur IV, de la zone III urbaine, et enfin du secteur II regroupé selon ces critères taxonomiques à la zone non urbaine du secteur III.

LES BIOMASSES

Variations aux grandes échelles

Les répartitions géographiques et saisonnières du phytoplancton ont été estimées à partir des concentrations en chlorophylle *a* totale (non corrigées des phéopigments) par PAGES *et al.* (1979), DUFOUR (1984a), IITIS (1984).

Sur la carte centrale de la figure 3 apparaît nettement un gradient croissant des concentrations moyennes annuelles depuis le canal de Vridi vers les extrémités continentales confinées. Dans les secteurs ouverts (II, III, IV et la lagune Potou) les concentrations en chlorophylle *a* sont comprises entre 5 et 10 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$. Elles sont plus élevées en secteurs confinés : 15 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ en secteur V et en lagune Aghien, 35 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ en secteur VI (tabl. I).

TABLEAU I

Biomasse carbonée et chlorophyllienne des différentes régions de la lagune Ébrié en 1975. D'après DUFOUR (1984a)

Secteurs	chl <i>a</i> ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$)	chl <i>a</i> ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$)	chl <i>a</i> (tonnes par secteur)	C_p seston (tonnes par secteur)	C_p phyto (tonnes par secteur)
VI	34,7	118	15,92	2 231	1 886
V	15,8	96	16,38	2 721	1 940
IV	5,8	14	1,20	297	142
III rural	7,3	63	1,85	198	72
III urbain	20,1	138	5,75	374	230
III tot.	14,3	112	7,70	572	302
II	6,2	34	2,11	339	179
Potou	5,8	8	0,17	27	14
Aghien	15,7	89	1,79	204	150
I tot.	13,6	46	1,96	231	164
Moy. ou total	16,5	79	45,27	6 391	4 613

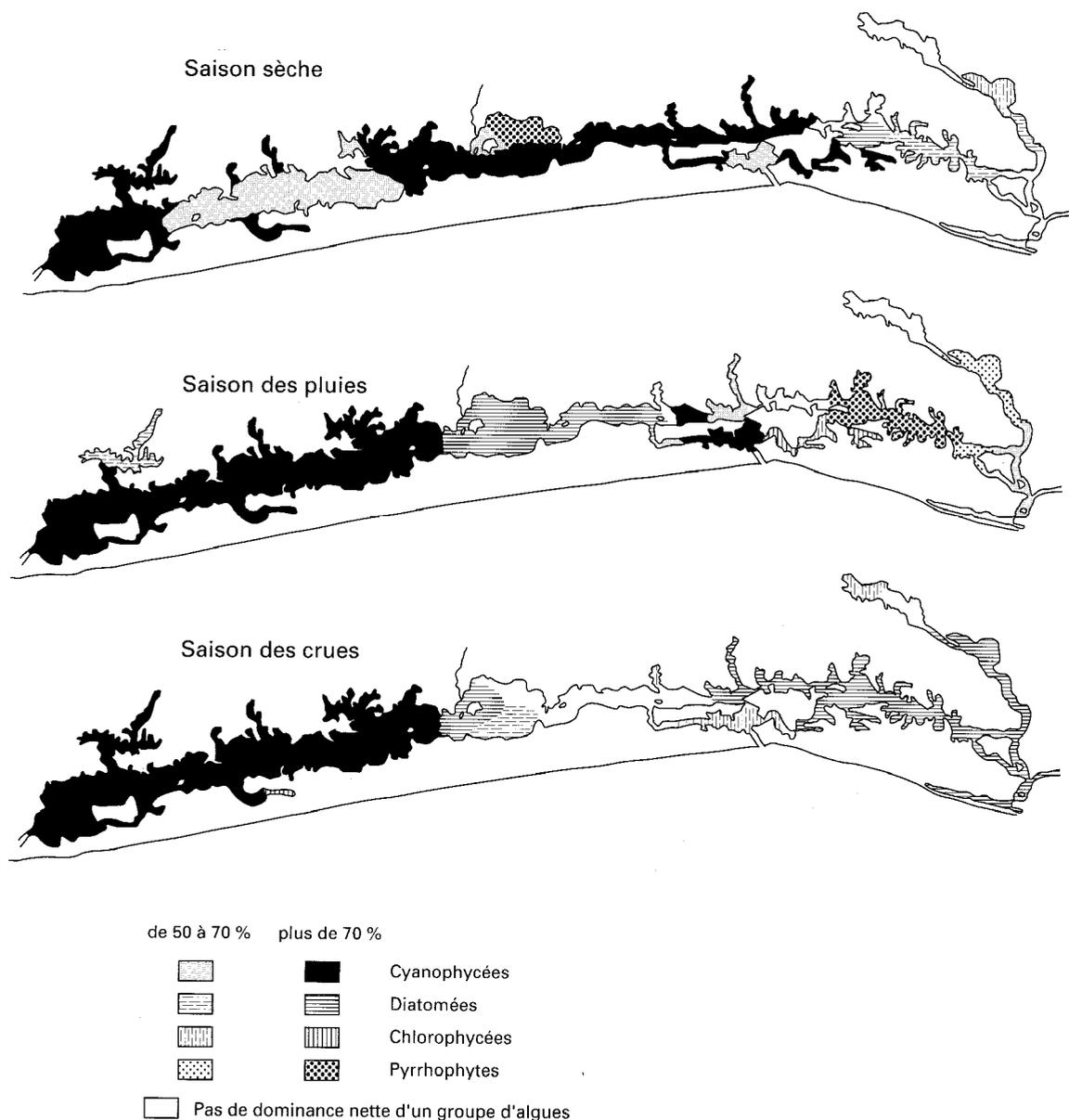


Figure 2

Répartition par groupe d'algues du phytoplancton dans la lagune. D'après IITIS (1984).

Ces grandes variations géographiques sont liées à une production photosynthétique plus élevée dans les secteurs confinés, ainsi qu'à une dilution moindre par les eaux continentales et marines plus pauvres en phytoplancton (cf. *infra*). Les minima observés dans les secteurs ouverts en période de crue (fig. 4) sont liés aux caractères inverses : production photosynthétique faible dans des eaux turbides et dilution par les eaux continentales.

Les grandes variations interannuelles sont principalement fonction des précipitations sur le bassin versant. C'est ainsi qu'en 1975, année humide où il n'y eut pas de petite saison d'étiage en août, les concentrations sont restées faibles de juin à octobre alors qu'en 1977, année plus sèche, elles sont remontées en août et septembre (fig. 4).

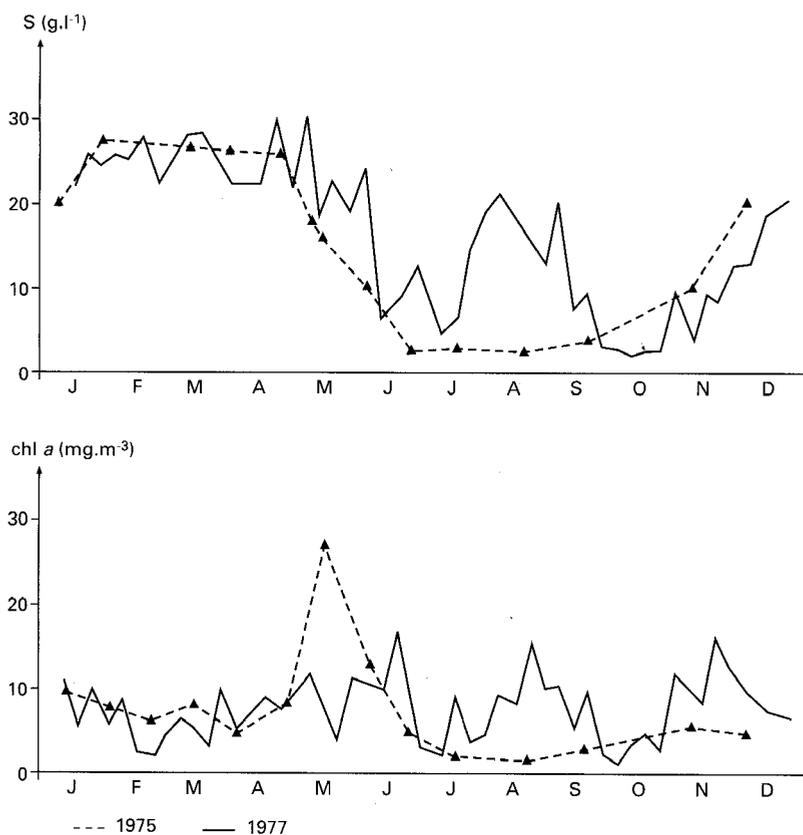


Figure 4

Variations de la salinité et des concentrations en chlorophylle a totale en secteur d'estuaire (III) rural en 1975 et en 1977. D'après DUFOR (1984a).

Les taux de phéopigments (phéo a / chl a + phéo a) faibles en secteurs confinés (I, V et VI sur le tabl. II), où leurs médianes annuelles oscillent entre 21 et 24 %, témoignent d'une vitalité du phytoplancton plus forte qu'en secteurs ouverts (II, IIIr et IV sur ce même tableau) où ces médianes atteignent 35 %. Dans ces secteurs ouverts, ils sont généralement plus élevés en saisons des pluies et des crues, ce qui est à relier aux débris végétaux charriés par les eaux continentales.

TABLEAU II

Variations saisonnières et régionales des taux de phéopigments en surface. D'après DUFOR (1984a)

Secteurs	VI	V	IV	IIIr	IIIu	II	I
Nombre de mesures	41	38	37	106	75	38	21
10° percentile	11	9	14	14	0	24	2
Cycle annuel médiane	24	21	34	28	21	35	23
90° percentile	43	29	51	51	44	71	59
Saison sèche	20	24	35	30	20	29	23
Saison pluies	26	21	37	28	27	55	23
Saison crues	26	16	30	29	26	35	21

Variations aux petites échelles

Toutes ces moyennes saisonnières et géographiques masquent une hétérogénéité à plus grande échelle de temps et d'espace, analysée par DUFOUR (1984c). D'une façon générale, l'hétérogénéité croît avec le pas d'échantillonnage aussi bien spatial que temporel (tabl. III et IV). Pour un même pas, elle est plus élevée dans les secteurs ouverts, soumis à des échanges d'eau intenses et variables, que dans les secteurs confinés, hydrologiquement plus stables, et dans les zones polluées que dans les zones naturelles (cf. III-1).

L'hétérogénéité, aux plus grandes échelles (< 50 m et 1 min), n'est pas distinguable des erreurs méthodologiques caractérisées par PAGES *et al.* (1981b).

Les baies des secteurs confinés sont en moyenne plus pauvres que le chenal central où elles débouchent. On observe l'inverse dans les secteurs ouverts (fig. 3). Les concentrations en chlorophylle *a* décroissent en général à l'approche des rivières. Ces particularités sont liées à celles de la production primaire et à la dilution par les eaux océaniques et continentales plus pauvres en phytoplancton (cf. *infra*).

À ces variations horizontales se superpose une stratification verticale des concentrations en chlorophylle *a*, dès que l'épaisseur de la colonne d'eau le permet. Les causes principales en sont, en secteur estuarien profond, l'isolement entre la couche inférieure salée et la couche superficielle, éclairée, dessalée, plus chaude et riche en sels nutritifs. Dans les baies à seuils et au-dessus des fosses profondes, il y a aussi superposition d'une couche d'eau superficielle d'autant plus riche en chlorophylle *a* que le milieu est eutrophe et d'une couche profonde plus salée, saisonnièrement ou continuellement anoxique et défavorable au développement phytoplanctonique.

Dans les zones profondes, les taux de phéopigments augmentent au niveau du fond du fait de la sédimentation du phytoplancton moribond susjacent. Dans les zones peu profondes, au contraire, l'augmentation des concentrations en chl *a* active au niveau du fond est imputable au phytobenthos.

Une analyse plus poussée de ces distributions verticales est faite par PLANTE-CUNY (1977), DUFOUR (1984 a et b), LITIS (1984) et CARMOUZE et CAUMETTE (1985). On ne doit cependant pas en déduire que l'hétérogénéité verticale est la règle en lagune Ébrié. Au contraire, l'agitation quasi permanente liée

TABLEAU III

Hétérogénéité spatiale des concentrations en chlorophylle *a*. Moyenne des rapports entre concentrations de prélèvements successifs d'espacements différents. D'après DUFOUR (1984c)

Espacement	50 m	300 m	1 km	10 km	25 km
Estuaire	1,025	1,144	1,169		
Fermée (ouest)	1,039	1,102	1,123		
Toute la lagune				1,737	2,751

TABLEAU IV

Hétérogénéité temporelle des concentrations en chlorophylle *a*. Moyenne des rapports entre concentrations de prélèvements successifs différemment échelonnés dans le temps. D'après DUFOUR (1984c)

Intervalle de temps (temps en s)	10 s (10)	1 min (60)	1 à 2 h (5400)	1 j (86 400)	1 semaine (604 600)	1 mois (18,14.10 ⁶)
Estuaire (III)	1,061	1,102	1,208	1,544	1,711	2,130
Fermée (V et VI)	1,010	1,020	1,118			1,593
Estuaire (II)						2,248

aux courants et aux vents est en général suffisante pour homogénéiser une colonne d'eau d'épaisseur moyenne faible (4,8 m). Il en résulte que sur 87 profils verticaux réalisés en toutes saisons et secteurs, DUFOUR (1984 a) observe que les rapports entre la concentration moyenne en chl *a* de toute la colonne d'eau et la concentration de surface ont pour moyenne 1,08, pour médiane 1,00 et pour 1^{er} et 9^e déciles 0,68 et 1,73.

Comparaisons avec les milieux frontières

La biomasse phytoplanctonique maximale observée en lagune Ébrié était de 850 mg . m⁻² de chl *a* active le 23-5-79, lors des événements hydroclimatiques exceptionnels rappelés au chapitre III-1. La bio-

TABLEAU V
Comparaison des biomasses végétales des lagunes avec celles de quelques autres écosystèmes.
Estimations en chlorophylle *a*. D'après DUFOUR (1984a)

Écosystèmes	Biomasses moyennes		Biomasses maximales		Références
	mg.m ⁻³	mg.m ⁻²	mg.m ⁻³	mg.m ⁻²	
Lagune Ébrié					
1975 moyenne	16,5	79			DUFOUR (1984a)
1975 secteur IV	5,8	14			DUFOUR (1984a)
1975 secteur VI	34,7	118			DUFOUR (1984a)
23 mai 1979 secteur V			224	850	DUFOUR (1984a)
Écosystèmes terrestres					
Forêt humide tropicale		3 000-9 000			LIETH et WHITTAKER (1975)
Prairie tropicale		1 700-5 000			LIETH et WHITTAKER (1975)
Cultures		1 000-5 000			LIETH et WHITTAKER (1975)
Mangroves		1 190			KUENZLER (1974)
Écosystèmes lacustres					
Léman 1981		156			PELLETIER (comm. pers.)
12 lacs du PBI dont :		118			GOLTERMAN et KOUWE (1980)
Chester Morse (mai-déc.)		14			
et Loch Leven 1969		384			
Velky Bezdakovsky Pond			1 800	1 800	
Lac George (Ouganda) 1969-70		425		1 000	GANF (1974 a et b)
Plusieurs lacs : macrophytes		100-3 000			WESTLAKE (1980)
Kossou (Côte-d'Ivoire)		35		60	KASSOUM (1977)
Écosystèmes marins					
Atlantique tropical côtier (Congo)	1,6	28	58	205	DUFOUR et MERLE (1972)
Atlantique tropical pélagique		1 à 20			DUFOUR et STRETTA (1973)
Atlantique tropical côtier (Abidjan)	2,25	32			d'après DANDONNEAU (1973)
Eaux côtières N. Y. (E.-U.)		156		250	MORRIS (1974)
Mer Rouge		42			MORRIS (1974)
Atlantique tropical côtier (Mauritanie)				419	VOITURIEZ et al. (1974)
Méditerranée côtière (Villefranche)		15			NIVAL (1976)
Méditerranée côtière (Banyuls)		17,5			JACQUES (1970)

Écosystèmes lotiques				
Tamise (G.-B.)			458	WESTLAKE (1980)
Rivières ivoiriennes	5		15	LTIS (1982)
Algues en culture				
Cultures de phytoplancton marin			1 000 à 2 000 400 à 960	LIETH et WHITTAKER (1975) PARSONS <i>et al.</i> (1977)
Lagunes et estuaires				
Pala lagoon (Samoa)	1 à 20			KRASNICK et CAPERON (1973)
Lago do Costanho (Brésil)			400	WESTLAKE (1980)
Mitla lagoon (Mexique)		200 à 700		MANDELLI (1981)
Cananneia lagoon (Brésil)		27	71	TUNDISI <i>et al.</i> (1973)
Peconic bay		10 à 30		STEPHEN <i>et al.</i>
Beaufort channel (É.-U.)	3,8			THAYER (1971)
Chautengo lagoon (Mexique)		17	90	MANDELLI (1981)
Wadden sea (Pays-Bas)	6 à 26			CADEE et HEGEMAN (1974)
Narragansett bay (É.-U.)	4,3	39	107	DURBIN <i>et al.</i> (1975)
Lagune Aby (Côte-d'Ivoire)		40 à 180	145	CHANTRAINE (1980)
Boca Ciega bay (É.-U.)		54		POMEROY (1960)
Chesapeake bay (É.-U.)	1 à 80			FLEMER (1970)
Étang de Berre (France)	2 à 35	10 à 50		MINAS (1973)
Lagune d'Urbino (France)	1,4			VAULOT et FRISONI (1986)
Lagune de Biguglia (France)	3,0		84	VAULOT et FRISONI (1986)
Lagune de Mauguio (France)	68,5			VAULOT et FRISONI (1986)
Lagune de Diana (France)	1,9			VAULOT et FRISONI (1986)
Étang de Thau (France)	1,5			VAULOT et FRISONI (1986)
Lagune El Bibane (Tunisie)	0,1 à 1			LEMOALLE (comm. pers.)
Lagune nord de Tunis (Tunisie)	50 à 100	50 à 100		BELKHIR et HADJ ALI SALEM (1981)
Oyster Pond (É.-U.)	9	35		EMERY (1969)
Laguna Madre (É.-U.)			2 600	BIRKE (1974)
Charleston Green Hill pond (É.-U.)	3,7	3,7		NIXON (1981)

masse phytoplanctonique habituelle est nettement plus faible, de 79 mg . m⁻² en 1975 en moyenne sur l'ensemble du bassin lagunaire, soit l'équivalent de 16,5 mg . m⁻³ (tabl. I). Ces valeurs sont faibles comparées à celles des forêts et savanes qui couvrent son bassin versant (tabl. V). Elles sont fortes, comparées à celles moyennes de l'océan ou des rivières dont la lagune est tributaire. Ce dernier point est attesté par DUFOUR (1984a) qui note que la concentration moyenne des eaux de surface en mer en face du canal de Vridi est, d'après les données de DANDONNEAU (1973), de 2,25 mg . chl *a* . m⁻³ alors qu'elle excède 6 mg . m⁻³ en lagune juste en amont de ce canal. De même, pour les eaux continentales, les concentrations moyennes des fleuves Comoé, Mé et Agnéby étaient de 5,9, 3,9 et 2,5 mg . m⁻³ en 1975, tandis qu'elles étaient respectivement de 6,2, 5,5 et 5,8 mg . m⁻³ dans leurs secteurs de rejet en lagune.

La lagune Ébrié apparaît donc globalement comme un milieu propice à la production et au maintien de biomasses phytoplanctoniques supérieures à celles des eaux qui l'alimentent. Cela d'autant plus qu'il conviendrait d'ajouter les biomasses phytobenthiques et macrophytique pour évaluer l'enrichissement végétal global du milieu.

Cet enrichissement de la lagune Ébrié, par rapport aux milieux dont elle est tributaire, est lié à une production algale élevée dont les caractéristiques sont examinées aux paragraphes suivants.

L'activité photosynthétique

Ses facteurs et sa modélisation

LA PRODUCTION PHYTOBENTHIQUE

La production photosynthétique du microphytobenthos a été mesurée par la méthode dite « de l'oxygène » par PLANTE-CUNY (1977) simultanément à sa biomasse (*cf. supra*).

Aucune corrélation n'est apparue avec la température et la salinité, ni avec les concentrations en chl *a* active et phéopigments du sédiment. Le facteur déterminant des variations observées apparaît être l'immersion du sédiment et donc l'énergie lumineuse qui l'atteint.

Les valeurs présentées par PLANTE-CUNY de « 29 mg C . m² . h⁻¹ sur les fonds de 0 à 2 m et très faible en dessous » permettent d'évaluer la production « brute » du phytobenthos de l'ensemble de la lagune, moyennant un certain nombre d'approximations et hypothèses ⁽¹⁾, à 54 g C . m² . an⁻¹, soit à 12 % de celle du phytoplancton. Cette production du phytobenthos est relativement faible par rapport à sa biomasse. PLANTE-CUNY en conclut une limitation de la production phytobenthique par la lumière, fortement atténuée par la turbidité élevée des eaux susjacentes.

LES FACTEURS ET LA MODÉLISATION DE L'ACTIVITÉ PHYTOPLANCTONIQUE

La mesure directe de la production photosynthétique du phytoplancton est longue et complexe par les méthodes disponibles. Des relations existent qui permettent de déduire la production de mesures plus simples. L'une des plus populaires est celle établie par TALLING (1957) :

$$\Sigma\Sigma A = k \cdot k' (B \cdot \Phi_{opt} / 1,33 \epsilon_{min}) (\log I'_o / 0,5 I_k) \quad (1)$$

avec : $\Sigma\Sigma A$ = la production brute du phytoplancton intégrée sur toute la colonne d'eau et la journée ;

k = facteur de proportionnalité entre la production brute intégrée sur toute la colonne d'eau autour de midi et $\Sigma\Sigma A$;

k' = facteur constant dépendant des unités utilisées ;

B = biomasse moyenne du phytoplancton dans la couche euphotique ;

Φ_{opt} = production spécifique optimale (production d'une unité de biomasse phytoplanctonique au niveau optimal de lumière) ;

ϵ_{min} = coefficient d'extinction par les eaux de la radiation lumineuse la plus pénétrante ;

I'_o = énergie incidente photosynthétiquement utile (400 à 700 nm) immédiatement sous la surface de l'eau ;

I_k = énergie pour laquelle serait atteint Φ_{opt} en l'absence de phénomènes de saturation lumineuse.

PAGES *et al.* (1981a) et DUFOUR (1982) ont mesuré les paramètres de ce modèle, respectivement par les méthodes au ¹⁴C et à l'oxygène, sur 15 et 38 stations représentatives de différentes régions et saisons de la lagune Ébrié. Ils en ont déduit que, si les valeurs de I'_o , I_k et k contribuent à fixer le niveau moyen de $\Sigma\Sigma A$, l'impact de leurs variations géographiques et saisonnières sur celles de $\Sigma\Sigma A$ est faible (tabl. VI). Selon DUFOUR (*ibid.*), 87 % de la variance de $\Sigma\Sigma A$ est expliquée par les seules variations du facteur composé $B \cdot \Phi_{opt} / \epsilon_{min}$. Comme en outre, en lagune Ébrié, d'une part ϵ_{min} est fortement corrélé à z_s (transparence exprimée par la profondeur de disparition du disque de Secchi), d'autre part B est

⁽¹⁾ La production brute horaire mesurée autour de midi x 8,9 = la production brute quotidienne. Le rapport photosynthétique O₂/C = 1 at/at (PLANTE-CUNY, 1977). La production phytobenthique en dessous de 2 m d'eau est négligeable. Les mesures effectuées en avril-mai 1975 sur 25 stations sont représentatives de toute la lagune et de toute l'année.

TABLEAU VI

Médianes, 10^e et 90^e percentiles des paramètres de la production brute d'oxygène. Amplitude de variation de celle-ci impliquée par les variations indépendantes de chacun de ces paramètres entre ses 10^e et 90^e percentiles.
D'après DUFOUR (1982)

	l'_o $J.cm^{-2}.h^{-1}$	l'_k $J.cm^{-2}.h^{-1}$	B $mg.m^{-3}$	Φ_{opt} $\frac{mg.O_2}{mg\ chl.\ a.h^{-1}}$	l/ϵ_{min} m	k
10 ^e percentile	50	1,6	3,9	14,75	0,41	8,02
Médiane	124	7,4	13,2	24,74	0,74	8,90
90 ^e percentile	161	18,0	55,4	46,35	1,68	10,15
$\frac{\Sigma\Sigma A_{max}}{\Sigma\Sigma A_{min}}$	1,45	1,92	14,27	3,14	4,09	1,27

fortement corrélé à B_o (biomasse phytoplanctonique de surface), la relation de Talling se simplifie en :

$$\Sigma\Sigma A = 10,2 (B_{o,opt-z_s})^{0,932} \quad (2)$$

avec $\Sigma\Sigma A$ en $mg\ O_2 . m^{-2} . j^{-1}$, B_o en $mg.chl\ a\ active . m^{-3}$ et z_s en m.

La figure 5 donne une idée de l'intervalle de confiance de l'estimation indirecte de la production brute ainsi obtenue.

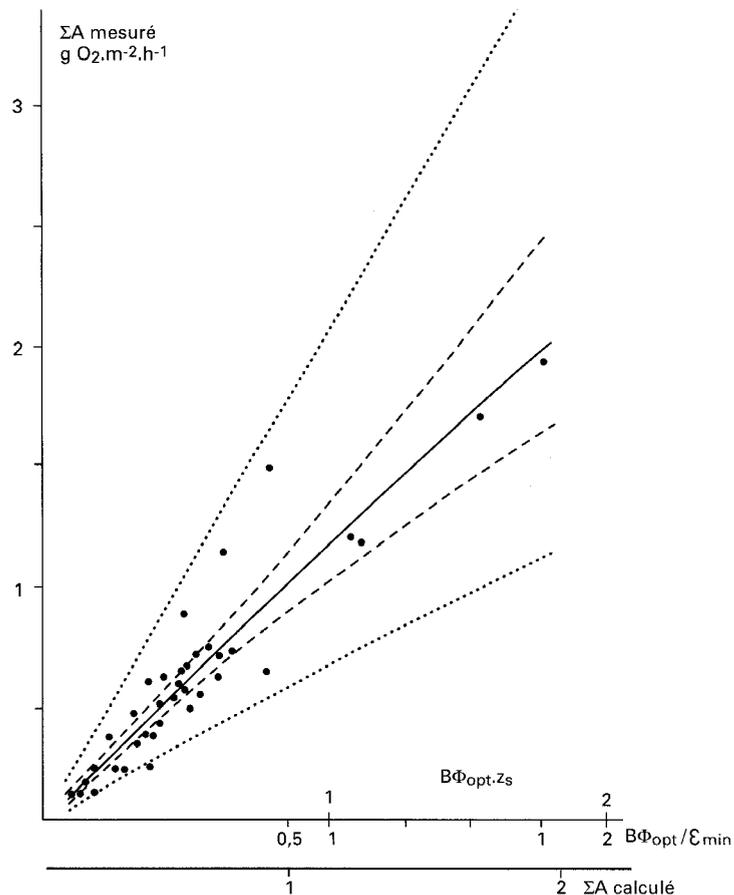


Figure 5
Relation entre la production brute mesurée par incubation *in situ* et celle calculée par application des relations expérimentales 1 et 2 (cf. texte) . Intervalles de confiance à 95 % de la régression (en tirets) et d'une détermination isolée de ΣA (en pointillés).
D'après DUFOUR (1982).

La production spécifique optimale Φ_{opt} apparaît, comme dans d'autres milieux tropicaux, corrélée à la biomasse, ce qui permet d'établir une nouvelle relation :

$$\Sigma\Sigma A = 0,42 (B \cdot z_s)^{0,83} \quad (3)$$

L'utilisation de cette relation simplificatrice implique une perte de précision mais un gain de temps considérable : dix minutes d'immobilisation sur le terrain pour la mesure d'une biomasse et d'une transparence, plus de 12 heures pour celle de la production par la méthode des flacons clairs et obscurs immergés *in situ* ; ce qui permet de multiplier les mesures et donc d'obtenir un gain d'information appréciable dans un milieu aussi variable que l'est la lagune Ébrié.

Le facteur qui explique la plus grande fraction de la variance de $\Sigma\Sigma A$ après B , Φ_{opt} et ϵ_{min} est I_0 , l'énergie lumineuse incidente. La concentration du sel nutritif le plus limitant intervient au niveau de la production spécifique optimale, là où la demande nutritive est maximale (DUFOUR, 1984b). PAGES et LEMASSON (1981b) observent par ailleurs une corrélation entre la production spécifique et les taux de minéralisation de N et du P organique qui va dans le même sens. Ces différents facteurs masquent l'effet de la température, ce qui est logique compte tenu de sa faible amplitude de variation en lagune Ébrié.

Le facteur $B_0 \cdot z_s$ qui explique la moitié des variations de la production brute par unité de surface est proportionnel à ΣB , le contenu en phytoplancton de la zone euphotique. Il est aussi proportionnel à la fraction de la lumière incidente absorbée par le phytoplancton (DUFOUR, 1984b). En définitive, la production brute « instantanée » du phytoplancton en lagune Ébrié est principalement contrôlée par l'énergie lumineuse mise à sa disposition. Ce résultat confirme celui obtenu par PAGES *et al.* (1981a) qui ont mené une étude intensive des relations entre la production primaire mesurée par la méthode du ^{14}C et la lumière.

La relation entre la production brute quotidienne par unité de surface $\Sigma\Sigma A$ et la biomasse phytoplanctonique de la zone euphotique ΣB , représentée sur la figure 6, n'est pas très différente de celle observée sur différents lacs tropicaux et synthétisée par LEMOALLE (1981) et SMITH (1979). Par contre, elle est très différente de celle observée par PELLETIER (1973) sur le lac Léman et de celle observée en général dans les eaux tempérées.

La température élevée (26 à 31°C) explique la forte productivité lagunaire à l'optimum de lumière qui est en moyenne de 25 mg O₂ . h⁻¹ . mg chl a active (ou encore 7,81 mg C . h⁻¹ . mg chl a active⁻¹).

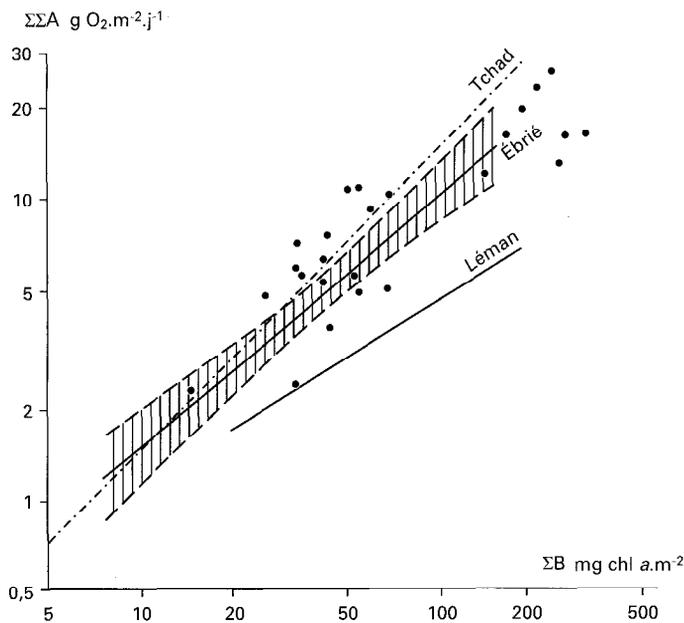


Figure 6

Comparaison entre la production journalière par unité de surface ($\Sigma\Sigma A$) en fonction de la biomasse de la zone euphotique (ΣB), en lagune Ébrié (régression et intervalle de confiance à 95 %), et dans les lacs Tchad et Léman. Les points correspondent aux moyennes calculées pour divers lacs tropicaux africains. D'après DUFOUR (1982).

Cette valeur est confirmée par PAGES et LEMASSON (1981b) qui observent par la méthode du ^{14}C des productions en surface (proches de celle de l'optimum lumineux) en moyenne de $6,6 \text{ mg C} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg chl a}^{-1}$. Des valeurs « record » de Φ_{opt} de 31 et $43 \text{ mg C} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg chl a}^{-1}$ sont par ailleurs relevées par PAGES *et al.* (1981a). Cette production spécifique optimale est en outre, en lagune Ébrié, inversement corrélée — très significativement — à la biomasse, confirmant des observations obtenues sur d'autres milieux tropicaux et portées sur la figure 7.

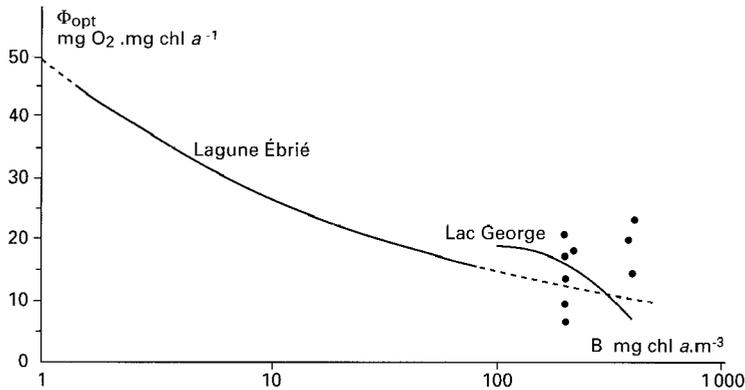


Figure 7

Comparaison entre les productions spécifiques optimales en fonction de la biomasse en lagune Ébrié, au lac George (GANF, 1974a) et au lac Kilotes (ce dernier figuré par des points ; TALLING *et al.*, 1973).

D'après DUFOUR (1982).

LA PRODUCTION BRUTE DU PHYTOPLANCTON, SES VARIATIONS ET SON RENDEMENT

La production brute d'oxygène par le phytoplancton a été étudiée par DUFOUR et DURAND (1982) et DUFOUR (1984b). L'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ a été utilisée par PAGES et LEMASSON (1981b) et PAGES *et al.* (1981a).

La production brute quotidienne de la colonne d'eau, $\Sigma\Sigma A$, évaluée à partir des mesures de B_0 et z_s et de la relation (3) augmente du canal de Vridi vers les régions fermées continentales (fig. 8 et tabl. VII). Sur l'ensemble du bassin, en 1975, cette production fut en moyenne de $1\,400 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2}$, soit l'équivalent de $440 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$.

Dans les secteurs confinés (continentaux est et ouest : lagune Aghien et secteurs V et VI) on observe des variations brutales de la production apparemment non liées aux événements hydroclimatiques saisonniers (fig. 8 et 12).

Différemment, dans les secteurs ouverts, la production brute est soumise à des variations saisonnières (fig. 8, 10 et 12). Elle est maximale en début de saison des pluies. Elle est minimale en pleine saison des pluies et des crues.

Ces variations géographiques et saisonnières s'expliquent à la lumière des échanges d'eau avec les milieux limitrophes.

Les **secteurs confinés** contiennent la proportion la plus élevée d'eau continentale. De ce fait, ils ont des potentialités nutritives élevées d'après la richesse en N_{tot} et P_{tot} de ces eaux (*cf.* II-1). Ces secteurs sont en outre soumis aux plus faibles taux de renouvellement de leurs eaux (*cf.* I-4), ce qui évite l'évacuation du phytoplancton vers l'aval et permet, les courants étant plus faibles, aux particules inertes de sédimenter. De ce fait le phytoplancton peut absorber un maximum de l'énergie lumineuse incidente,

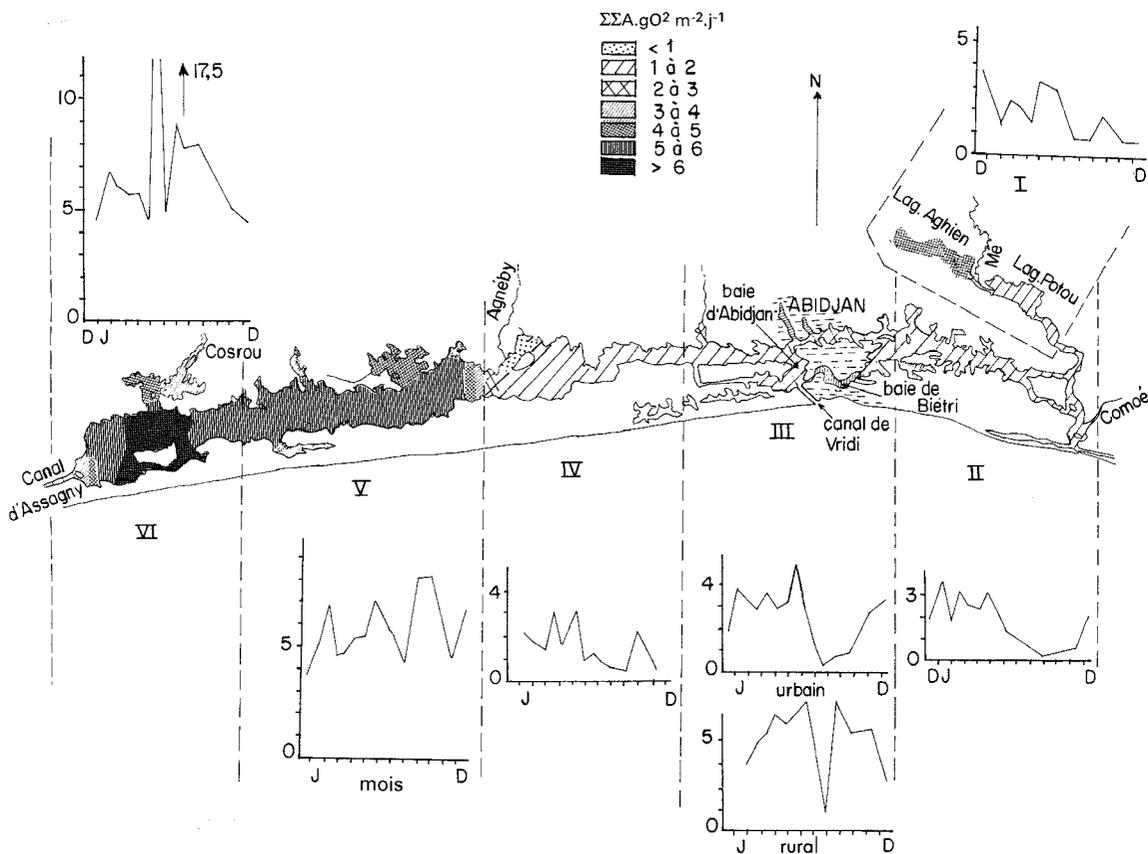


Figure 8

Évolution mensuelle de la production brute du phytoplancton et répartition spatiale des concentrations moyennes mensuelles, en 1975. D'après DUFOUR et DURAND (1982).

respectivement 21, 19 et 13 % en moyenne annuelle pour les secteurs VI, V et la lagune Aghien, alors que cette proportion n'est que de 4, 7, 4 et 7 % respectivement pour les secteurs ouverts II, III, IV et la lagune Potou (fig. 9).

Dans les baies de ces secteurs, la production brute moyenne est inférieure à celle du chenal central ; cela s'explique par une turbidité d'origine non phytoplanctonique supérieure, liée au ruissellement de particules minérales et organiques au travers d'un rivage plus long et plus proche et par la remise en suspension du sédiment plus proche de la surface.

TABLEAU VII
Production brute du phytoplancton en 1975. D'après DUFOUR (1984b)

Secteurs	I tot.	Aghien	Potou	II	III total	III urbain	III rural	IV	V	VI	Total ou moyenne
Production brute (mg.O ₂ .m ⁻²)	1 100	1 405	821	548	823	1 050	590	545	1 945	2 070	1 405
Production annuelle (100 t O ₂)	462	281	181	340	584	378	206	469	3 307	2 794	7 956

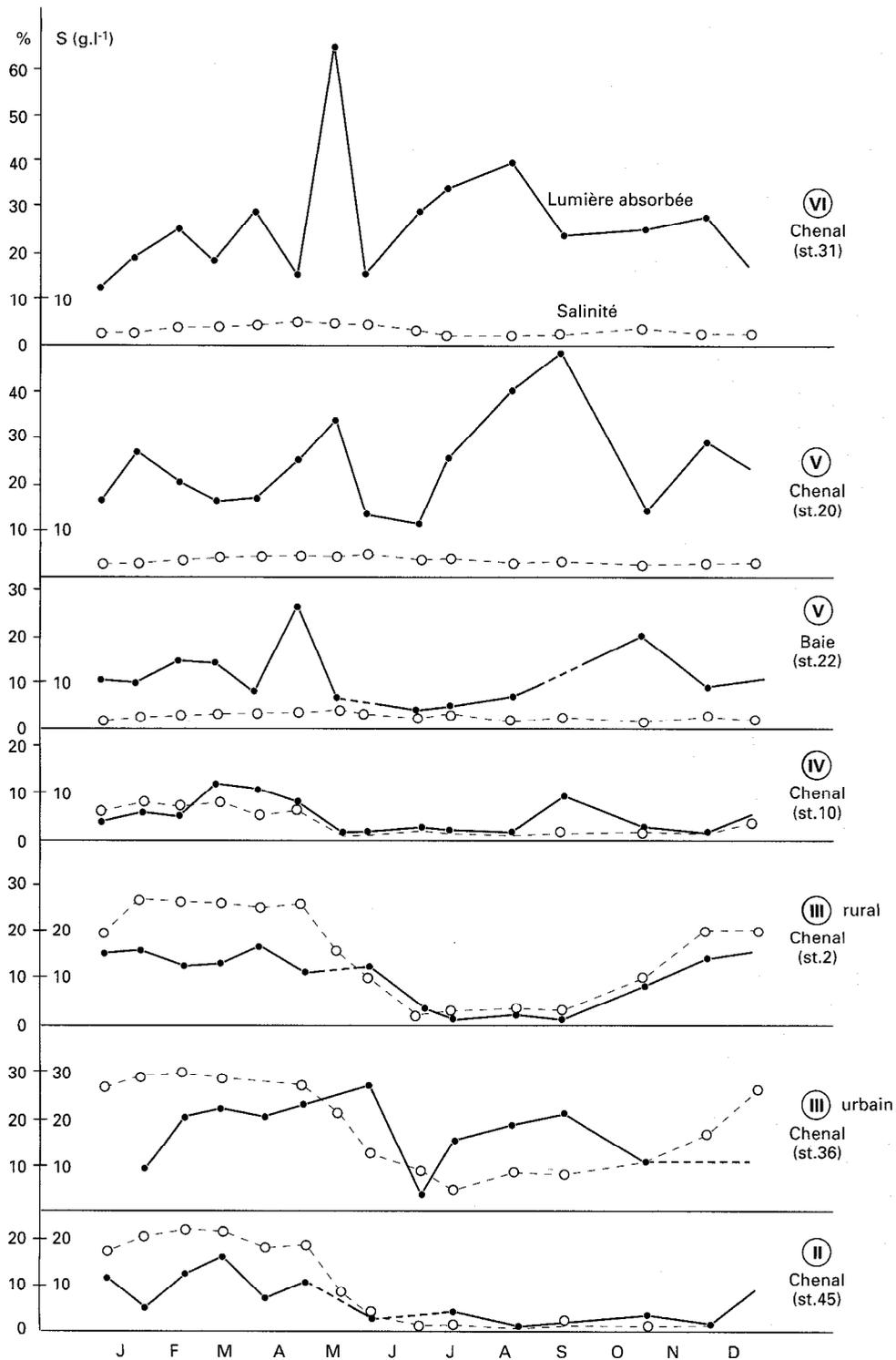


Figure 9

Variations saisonnières de la salinité et du pourcentage de lumière incidente absorbé par le phytoplancton selon les secteurs, en 1975 (position des stations sur la figure 3). D'après DUFOUR (1984b).

Dans les secteurs confinés, on observe des variations inverses de la transparence et de la biomasse phytoplanctonique. Compte tenu de la proportion élevée de lumière incidente qui y est absorbée par le phytoplancton, toute augmentation de la biomasse phytoplanctonique entraîne une limitation de la production par la lumière et en retour une chute de la biomasse. On assiste dans ces secteurs à une succession de maxima et de minima de concentrations phytoplanctoniques, de fréquences élevées explicables par des événements, soit hydroclimatiques locaux et de faible durée (coups de vents, passages nuageux, averses...), soit biologiques (prolifération zooplanctonique). Mais à plus grande échelle, le phénomène d'autorégulation par la lumière signalé ci-dessus limite l'amplitude des variations de la production de biomasse qui est finalement peu différente d'une saison à l'autre.

Les variations saisonnières sont nettement plus accentuées en **secteurs ouverts** (fig. 10). En saison d'été, les eaux sont les plus transparentes, mais la photosynthèse est limitée par la faible disponibilité nutritive des eaux océaniques, alors dominantes. La production phytoplanctonique est alors moyenne. Au début des saisons des pluies et des crues, avant que les eaux ne soient trop turbides et l'effet de chasse trop violent, on note une stimulation par les sels nutritifs issus du ruissellement continental. La production phytoplanctonique est alors maximale. Cette stimulation peut être accentuée dans les baies par celle liée à la déstratification verticale décrite aux chapitres II-1 et III-2. En pleine saison des pluies et des crues, les eaux sont plus riches en sels nutritifs d'origine continentale, mais la turbidité élevée limite la production. En outre, la biomasse phytoplanctonique est, au fur et à mesure de sa formation, évacuée vers l'océan par les énormes flux d'eau douce qui traversent alors ces secteurs. La production phytoplanctonique est alors minimale.

Dans les baies rurales de ces secteurs ouverts, en saison des pluies et surtout de crues, la production brute est supérieure à ce qu'elle est dans le chenal central. La turbidité non phytoplanctonique y est alors inférieure car les particules minérales apportées par les grandes rivières peuvent s'y déposer à la faveur des courants plus faibles. On observe l'inverse en saison d'été (fig. 11). La proportion de lumière absorbée par le phytoplancton y est alors très supérieure.

À ces variations saisonnières plus ou moins régulières se superposent des variations interannuelles. Ainsi, en secteur d'estuaire, au nord de l'île Boulay, la production brute moyenne de $1,9 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en 1975 fut de $4,6 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en 1977. Cette importante différence est liée aux concentrations phytoplanctoniques supérieures en 1977, déjà notées plus haut, et dont l'effet a encore été accentué par

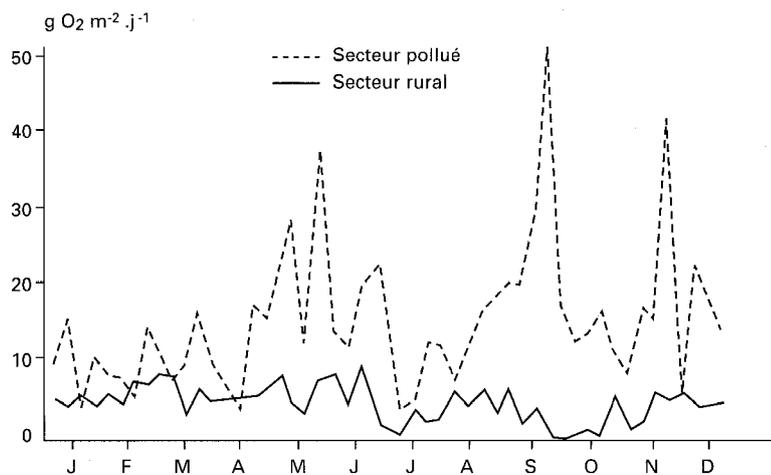


Figure 10

Évolution mensuelle comparée de la production brute du phytoplancton en zone urbaine très polluée et en zone rurale préservée du secteur d'estuaire III, en 1977. D'après DUFOR et DURAND, 1982.

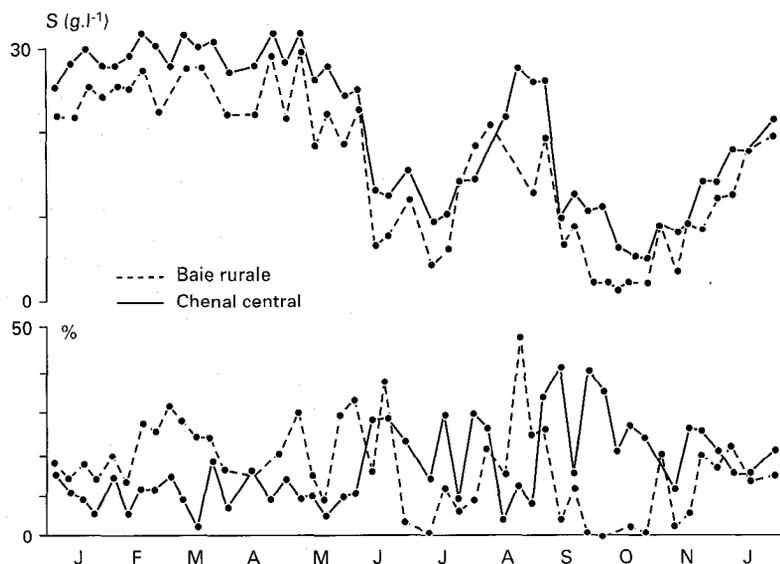


Figure 11

Évolution comparée de la salinité et du pourcentage de la lumière incidente absorbée par le phytoplancton dans le chenal central et une baie rurale du secteur III, en 1977. D'après DUFOUR (1984b).

des transparences également supérieures (1,44 m en 1975, 2,19 m en 1977). Une partie de ces différences s'explique par les circonstances hydroclimatiques, l'année 1977 ayant été moins pluvieuse que l'année 1975.

Sur l'ensemble de la lagune en 1975, le rendement moyen de la photosynthèse par rapport à l'énergie du rayonnement global incident a été évalué à 0,37 % (DUFOUR, 1984b). Ce rendement fut maximal en secteurs fermés VI, V et Aghien avec des moyennes annuelles de 0,54, 0,52 et 0,37 % respectivement et seulement de 0,14, 0,16, 0,14 et 0,22 % dans les secteurs ouverts IV, III rural, II et Potou. Il varie donc, d'après le tableau VIII, entre celui des écosystèmes mésotrophes en secteurs ouverts, et eutrophes en secteurs confinés.

TABLEAU VIII

Rendement énergétique de la photosynthèse dans quelques écosystèmes aquatiques. D'après DUFOUR (1984b)

Écosystèmes	ρ tot. moyen %	Méthode	Référence
Lagune Ébrié totale (1975)	0,37	O ₂	DUFOUR (1984b)
Lagune Ébrié, secteurs fermés	0,47	O ₂	DUFOUR (1984b)
Lagune Ébrié, secteurs ouverts	0,17	O ₂	DUFOUR (1984b)
Lagune Ébrié, secteurs pollués	0,27	O ₂	DUFOUR (1984b)
Loch Leven (G.-B.)	0,89	O ₂	BINDLOSS (1974)
Lac George (Ouganda)	0,84	O ₂	GANF (1975)
Lac de Kossou (Côte-d'Ivoire)	0,57	O ₂	KASSOUM (1977)
Lac Tchad (Tchad)	0,27	O ₂	LEMOALLE (1981)
Lac Léman (France)	0,22	¹⁴ C	PELLETIER (1973)
Baie de St Margaret (Canada)	0,23	¹⁴ C	PLATT (1971)
Océan oligotrophe (mer des Caraïbes)	0,01 à 0,10	¹⁴ C	MOREL (1978)
Océan eutrophe - Upwelling de Mauritanie	0,16 à 0,69	¹⁴ C	MOREL (1978)
Lacs du PBI	0,01 à 1,11	¹⁴ C et O ₂	BRYLINSKY et MANN (1973)

LA PRODUCTION NETTE DU PHYTOPLANCTON

Aux valeurs de production brute d'oxygène des paragraphes précédents, il faut retrancher la respiration pour obtenir la production nette mise à la disposition des consommateurs sous forme de matière organique particulaire et dissoute.

L'évaluation directe de la respiration du phytoplancton le jour ne peut être estimée expérimentalement à partir des valeurs de consommation d'oxygène à l'obscurité. En effet, cette méthode néglige les pertes d'oxygène liées à la photorespiration, mais inclut les consommations d'oxygène non phytoplanctonique dues à l'activité bactérienne. Or cette dernière est très intense dans ce milieu compte tenu des fortes charges en matière organique détritique (LEMASSON *et al.*, 1981a ; PAGES et LEMASSON, 1981a ; LEMASSON et PAGES, 1982 ; LEMASSON *et al.*, 1982b). Le recours à cette technique d'incubation entraîne donc une surestimation abusive de l'activité respiratoire du phytoplancton.

Pour une approche plus globale, DUFOUR (1984b) a évalué les consommations quotidiennes d'oxygène à partir de corrélations reliant la consommation d'oxygène à la production à saturation lumineuse (A_{opt}) et (ou) à la biomasse phytoplanctonique. En moyenne annuelle, les consommations quotidiennes d'oxygène correspondent à 71 % de la production brute de la lagune. Cette proportion varie selon les époques, les secteurs et la profondeur. Par exemple, en secteur d'estuaire, elle est maximale en saison de crues, lorsque la turbidité limite la production brute d'oxygène à la couche de surface et que l'agitation (créée par les courants) entraîne les cellules phytoplanctoniques sous la couche euphotique où elles respirent sans produire. La production nette d'oxygène pour l'ensemble de la colonne d'eau est alors nulle, voire négative (fig. 12).

La production phytoplanctonique nette moyenne de la lagune Ébrié en 1975, telle que déduite des mesures de production brute et des évaluations de consommation d'oxygène, fut de $409 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$, soit l'équivalent de $127 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$. Une telle production renouvelerait la biomasse phytoplanctonique tous les 23 jours. Si, au lieu du taux respiratoire évalué de 71 %, on adopte celui de 40 % plus généralement admis (LIKENS, 1975), on aboutit à une production phytoplanctonique nette moyenne de $263 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ⁽¹⁾ ; cette production renouvelerait alors la biomasse phytoplanctonique tous les 11 jours.

En admettant que la production nette phytobenthique représente 10 % de celle du phytoplancton (*cf. supra*), la production annuelle nette des microphytes lagunaires est incluse dans la fourchette de 140 à $289 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$. Ces valeurs situent la lagune Ébrié à un niveau intermédiaire entre la moins productive ($12 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$) et la plus productive ($1\ 120 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$) des lagunes relevées dans la littérature (tabl. V).

L'excrétion de carbone organique dissous par le phytoplancton a été étudiée par PAGES et LEMASSON (1981a). Son rapport à l'assimilation du C minéral est en moyenne de 0,07 dans les secteurs confinés, et de 0,15 dans les secteurs ouverts. Il diminue avec les concentrations en chl *a* ou en carbone organique particulaire et avec l'intensité lumineuse (fig. 13 et 14).

⁽¹⁾ PAGES et LEMASSON (1981b) ont effectué en décembre 1986 et mars 1987, donc en grande saison d'étiage, deux campagnes de mesure de la production phytoplanctonique par la méthode des assimilations de ^{14}C . Pour l'ensemble du bassin lagunaire, ils ont observé des assimilations moyennes de $1,30 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en décembre et de $1,14 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en mars. La méthode utilisée est connue pour fournir des évaluations intermédiaires entre la production brute et la production nette. Il est tout à fait remarquable, dans ces conditions, de constater que les estimations de PAGES et LEMASSON sont intermédiaires entre la production brute moyenne ($1,74 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) et la production nette moyenne ($1,04 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ pour un taux respiratoire de 0,4) évaluées, pour la même période, par la méthode de l'oxygène (DUFOUR, 1984b).

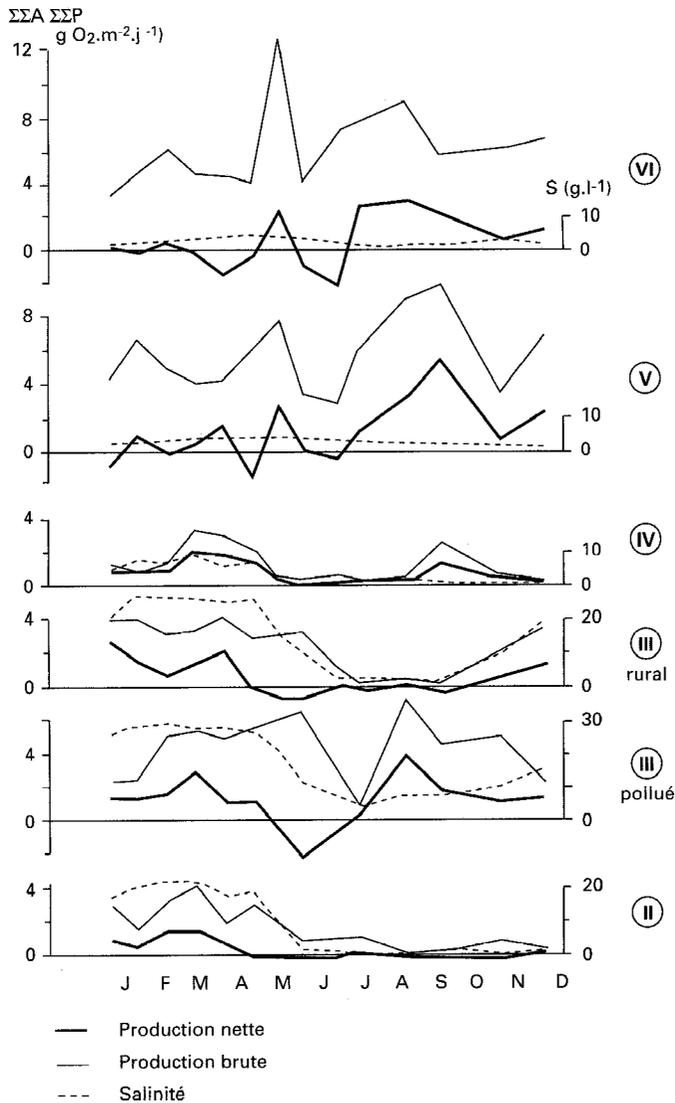


Figure 12

Variations saisonnières de la production brute $\Sigma\Sigma A$, de la production nette $\Sigma\Sigma P$ quotidienne et de la salinité selon les secteurs, en 1975. Position des stations sur la figure 3. D'après DUFOUR (1984b).

Les bilans de biomasse végétale

Le bilan de matière végétale aux frontières de la lagune, ou d'un de ses secteurs, est nul puisqu'il faut bien que la matière qui y pénètre ou y est produite soit consommée, dégradée, stockée ou en sorte. L'équation du bilan de C phytoplanctonique s'écrit :

$$\text{Entrées} = \text{Sorties}$$

$$A + B_{O+} + B_c + B_l + B = R + B_z + B_p + B_s + B_e + B_o$$

avec :

A = production brute

B_{O+} = importation en provenance de l'océan

B_c = importation en provenance du continent

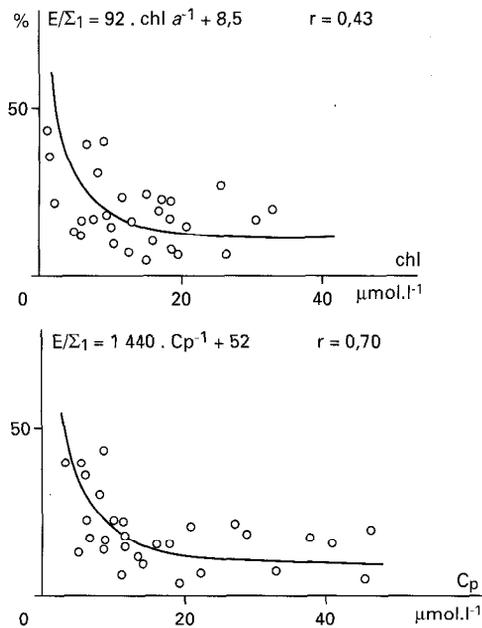


Figure 13

Relation entre l'excrétion relative, E/Σ_1 , et les paramètres de biomasse et équations des axes majeurs réduits. E = excrétion ; Σ_1 = production particulière + excrétion.

D'après PAGES et LEMASSON (1981a).

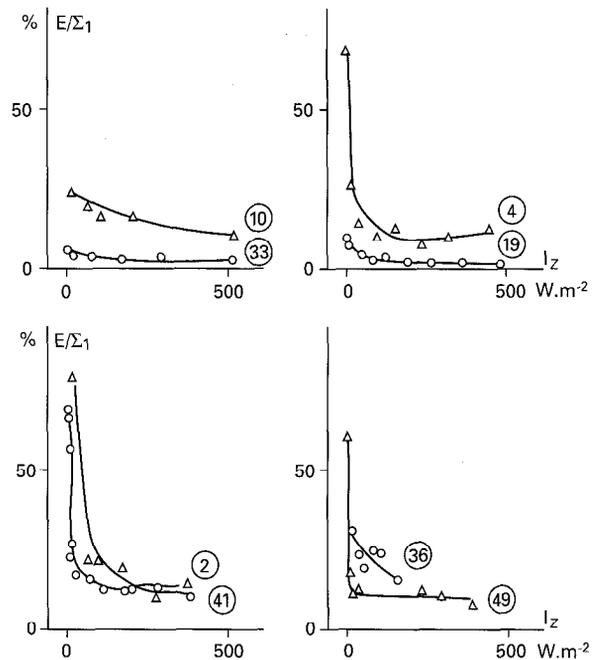


Figure 14

Variation de l'excrétion relative, E/Σ_1 , en fonction de l'intensité moyenne de l'éclairement, I_z , pour différentes stations lagunaires. D'après PAGES et LEMASSON (1981a).

B_i = importations en provenance des secteurs lagunaires amonts

B = variation de biomasse pendant la période

R = respiration du phytoplancton

B_z = broutage par le zooplancton

B_p = broutage par les autres herbivores

B_s = sédimentation et mortalité naturelle

B_e = excrétion du phytoplancton

B_o = exportation de biomasse vers l'océan

Ce bilan a été dressé aux frontières de la lagune et des secteurs III et VI, pour une période annuelle (DUFOUR 1984b). Le terme A a été mesuré. Les débits et les concentrations en chl a des eaux, transitant au travers du canal de Vridi ou entrant en lagune par les rivières, ont été utilisés pour évaluer les échanges de matière végétale aux frontières de la lagune ou des secteurs, soit les termes B_{o+} , B_o , B_c et B_i . Pour les autres termes nous n'avons qu'une fourchette d'estimations entre lesquelles se trouve une valeur « vraisemblable » pour laquelle le bilan est équilibré. Ces valeurs, sans être bien entendu exactes, sont des ordres de grandeur fournissant des informations sur le fonctionnement global.

PRODUCTION, IMPORTATIONS ET EXPORTATIONS À L'ÉCHELLE DE LA LAGUNE (tabl. IX)

Les importations de phytoplancton en provenance de l'océan ($3\,300 \text{ t C} \cdot \text{an}^{-1}$) et du continent ($3\,500 \text{ t C} \cdot \text{an}^{-1}$) ne représentent ensemble que 4,6 ou 9,4 % de la production nette du phytoplancton et du phytoenthos au sein de la lagune ($A - R$ sur le tableau, soit $72\,000$ ou $149\,000 \text{ t C} \cdot \text{an}^{-1}$, selon

TABLEAU IX

Bilan global de la biomasse phytoplanctonique dans l'ensemble de la lagune Ébrié. D'après DUFOUR (1984b)

Terme	Nature de l'évaluation	Références	Entrées (t C . an ⁻¹)	Hypothèse basse	Sorties (t C . an ⁻¹) Hypothèse raisonnable	Hypothèse haute
A	mesuré	DUFOUR (1984b)	248 500			
B _c	calculé		3 500			
B _{O+}	calculé		3 400			
B	estimé	DUFOUR (1984b)	0			
R	mesuré	DUFOUR (1984b)				176 000
R	estimé	littérature		99 400		
R	interpolé	DUFOUR (1984b)			115 000	
B _z	mesuré	REPELIN (1985)				93 000
B _z	estimé	littérature		32 300		
B _z	interpolé	DUFOUR (1984b)			44 500	
B _p	calculé	littér. DURAND <i>et al.</i>		25 000		54 500
B _p	interpolé	DUFOUR (1984b)			31 000	
B _s	évalué	littérature		25 300		117 900
B _s	interpolé	DUFOUR (1984b)			44 000	
B _e	mesuré	PAGES et LEMASSON				12 400
B _e	estimé	littérature		1 800		
B _e	interpolé	DUFOUR (1984b)			4 000	
B _{O-}	calculé			16 900	16 900	16 900
Total			255 400	200 700	255 400	470 700

l'hypothèse de respiration retenue). Donc, malgré sa grande ouverture hydrologique sur les milieux adjacents, la lagune fabrique l'essentiel de sa biomasse phytoplanctonique.

L'exportation de phytoplancton vers l'océan (16 900 t C . an⁻¹) est 2,5 fois plus importante que toutes les importations. Elle représente entre 11 % et 23 % de la production végétale nette de la lagune. L'exportation nette (16 900 - 3 300 t C . an⁻¹) est une perte pour l'écosystème lagunaire mais un gain pour l'océan côtier. À cette exportation de matière végétale s'ajoutent les exportations de matière organique détritique particulaire et dissoute et de sels minéraux. L'ensemble est responsable de 9 % de la production annuelle nette du plateau continental ivoirien face à la lagune (DUFOUR et LEMASSON, 1985).

Ce qui subsiste de la production et des importations phytoplanctoniques après la ponction respiratoire et les exportations vers l'océan, soit 62 000 à 140 000 t C . an⁻¹, se partage entre les herbivores, la sédimentation et l'excrétion, autant de flux recyclés vers les réseaux trophiques planctoniques et benthiques lagunaires. Une hypothèse raisonnable, pour laquelle le bilan de biomasse végétale est équilibré, est de 123 500 t C . an⁻¹, soit 218 g C . m⁻² . an⁻¹. C'est le gain net de matière organique végétale pour l'écosystème.

LES CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES RÉGIONS OUVERTES ET FERMÉES DÉDUITES DES BILANS PHYTOPLANCTONIQUES (tabl. X)

Un bilan de biomasse phytoplanctonique semblable à celui du paragraphe précédent a été dressé aux frontières des secteurs III et VI, respectivement le plus ouvert et le plus confiné de la lagune (DUFOUR, 1984b). Là encore, pour chaque terme non mesuré, on a évalué une fourchette de valeurs vraisem-

TABLEAU X

Bilan des biomasses phytoplanctoniques en région ouverte (région III) et fermée (région VI) en pour cent des importations et exportations totales. D'après DUFOUR (1984b)

TERME	RÉGION OUVERTE			RÉGION FERMÉE		
	Fourchette de valeurs vraisemblable			Fourchette de valeurs vraisemblable		
A = Production brute	68			99,98		
B _I = Importation de la région en amont	20					
B _C = Importation du continent	0,03			0,02		
B _{O+} = Importation de l'océan	12					
R = Respiration		21,5	23	60,6	41,9	
B _Z = Broutage par le zooplancton		5	11	18,0	18,4	
B _P = Broutage par les poissons		14	21	2,0	1,7	
B _S = Sédimentation + mort		5	13	17,9	32,5	
B _E = Excrétion		0,5	3	1,1	5,3	
B _{O-} = Exportation vers l'aval et l'océan		54	29	0,4	0,2	
Total %	100	100	100	100	100	100

blables. Les deux secteurs ont des fonctionnements suffisamment différents pour que les fourchettes de valeurs ne se recoupent pas. Ce qui permet d'en déduire, sans risque d'erreur, des caractéristiques écologiques différentes pour les secteurs ouverts et confinés et de mieux saisir leur fonctionnement.

En 1975, dans le secteur lagunaire le plus confiné (VI), la biomasse phytoplanctonique moyenne est estimée à 118 mg chl *a* . m⁻² (tabl. I), ou encore, d'après les rapports chl. *a*/C établis pour chaque secteur par LEMASSON *et al.* (1981), à 14 g C . m⁻². Celle de la zone rurale du secteur III, le plus ouvert, est significativement inférieure : 63 mg chl *a* . m⁻² ou 2,5 g C . m⁻². En outre, selon le tableau X, tandis que cette biomasse est en quasi totalité le fait d'une production endogène (production nette, A - R) dans le secteur confiné, elle est, dans le secteur ouvert, en partie importée de l'océan ou des rivières. De façon symétrique, tandis que dans le secteur confiné, la biomasse phytoplanctonique disponible est essentiellement utilisée sur place, broutée, sédimentée ou excrétée, dans le secteur ouvert, la biomasse phytoplanctonique disponible (A - R + B_I + B_C + B_{O+}) est entre 38 et 69 % exportée vers l'océan.

Dans le secteur le plus confiné, la production nette vraisemblable du phytoplancton et du phytobenthos a atteint 237 g C . m⁻² . an⁻¹ en 1975 (DUFOUR, 1984b). Elle a renouvelé en moyenne la biomasse végétale tous les 22 jours. Dans le secteur le plus ouvert, la production nette a été de 184 g C . m⁻², mais s'y est ajouté 124 g C . m⁻² de phytoplancton importé. Il en résulte que la biomasse végétale *a*, dans ce secteur, été renouvelée tous les 5 jours par la production nette et tous les 3 jours seulement par l'ensemble de la production nette et des importations, soit 7 fois plus rapidement qu'en région fermée.

Un bilan des apports de sels nutritifs et de leur consommation par le phytoplancton a conduit à conclure que, dans le secteur le plus confiné, la production est surtout entretenue par un recyclage interne des sels nutritifs, lié en particulier à des échanges entre l'eau et le sédiment. Dans le secteur le plus ouvert, au contraire, il s'agit d'une production nouvelle, qui peut être intégralement supportée par les apports extérieurs de sels nutritifs et qui donc enrichit en matière végétale le complexe lagune-océan. Nous en concluons que la plus grande production phytoplanctonique des secteurs fermés est un « leurre » car elle est en quasi totalité entretenue par un recyclage interne de matière.

Conclusions : degré d'ouverture et production primaire des lagunes

Les différences de fonctionnement, notées ci-dessus, entre le secteur le plus confiné et le secteur le plus ouvert de la lagune Ébrié, correspondent aux différences constatées entre lagunes étudiées ailleurs dans le monde.

Le critère essentiel de la productivité des lagunes, du moins des lagunes de dilutions ⁽¹⁾, semble être leur degré d'ouverture sur les écosystèmes aquatiques adjacents, lotiques et océaniques. Plus les lagunes ont des taux de renouvellement de leurs eaux faibles, plus leurs biomasses et productions végétales sont fortes (tabl. XI de ce chapitre et tabl. II du chapitre V-1). À ce taux de renouvellement moyen des eaux s'apparente, sans s'y confondre, l'inverse du taux de confinement tel que défini par GUÉLORGET et PERTHUISOT, 1983 (cf. I-1).

Les raisons de cette liaison entre les degrés d'ouverture et la productivité primaire, développées par DUFOUR (1984a et b) et DUFOUR et LEMASSON (1985) sont résumées ici. L'essentiel des eaux lagunaires ont pour origine les océans (ou les mers) et les rivières. La plupart des rivières sont plus riches en éléments fertilisants que les océans. Leur flux dans les lagunes, lorsqu'il est modéré, y favorise donc la production primaire. Mais lorsque ce flux augmente, il exerce une dépression sur la production nette du phytoplancton pour trois raisons :

— il accroît la turbidité, ce qui a pour effet de diminuer la production brute de la colonne d'eau ;

TABLEAU XI

Biomasse du phytoplancton et taux de renouvellement des eaux de quelques lagunes. D'après DUFOUR (1984a)

Lagune	Renouvellement par an	chl <i>a</i> active (mg.m ⁻³)	chl <i>a</i> active (mg.m ⁻²)	Références
Mitla lag. (Mexique)	0,1	100-350	200-700	MANDELLI (1981)
Chautengo lag. (Mexique)	fermée sur l'océan	60		REINOLD et DARKER (1967)
Lagune Urbino (France)	0,9	1,4		VAULOT et FRISONI (1986)
Lagune Ébrié (secteur VI)	1	35	118	DUFOUR (1984b)
Oyster pond (É.-U.)	1,7		35-80	EMERY (1969)
Lagune Biguglia (France)	2,2	3,0		VAULOT et FRISONI (1986)
Lagune Bibane (Tunisie)	2,8	0,1-1		LEMOALLE (comm. pers.)
Lagune Mauguio (France)	3,6	68,5		VAULOT et FRISONI (1986)
Étang de Berre (France)	5,3	2-35	10-150	MINAS (1973)
Lagune Diana (France)	7,7	2,7		VAULOT et FRISONI (1986)
Étang de Thau, 1976 (France)	10	1,5		VAULOT et FRISONI (1986)
Charleston-Green Hill complex (É.-U.)	11,6-2,0	3,7	3,7	NIXON (comm. pers.) et NIXON et LEE (1981)
Lagune Ébrié (ensemble)	18,5	16,5	79	DUFOUR (1984b)
Lagune Ébrié (baie d'Abidjan)	500	7		DUFOUR (1984b)
Chautengo lagoon (Mexique)	ouverte sur l'océan	10		REINOLD et DARKER (1967)
Flax Pond (É.-U.)				
Beaufort channel (É.-U.)	très renouvelé	3,8		THAYER (1971)
Narragansett bay (É.-U.)	très renouvelée	4,3	39	DURBIN <i>et al.</i> (1975)

⁽¹⁾ Les lagunes de dilutions, dont la salinité est inférieure à celle de l'océan, sont les plus nombreuses.

- il accroît les mélanges verticaux, ce qui a pour effet d'entraîner les cellules phytoplanctoniques sous la zone euphotique et donc d'augmenter la respiration relativement à la production brute ;
- il dilue et évacue la biomasse phytoplanctonique vers l'océan au fur et à mesure de sa formation.

Quant aux courants de marée, faibles, ils permettent l'entrée d'organismes marins et le piégeage de fertilisants dans une circulation de type estuarien ; mais forts, ils diluent les sels nutritifs et le phytoplancton en place.

Il apparaît donc que les flux d'eau, à la fois d'origine continentale et océanique, ne soient favorables à la production du phytoplancton que s'ils sont faibles. Sur les tableaux susnommés, les lagunes aux eaux les plus renouvelées apparaissent comme les moins productives. Les plus fortes productions s'observent dans les lagunes bien isolées et semblent en général le fait d'un recyclage efficace des sels nutritifs. Evidemment, cette analyse réductionniste souffre quelques exceptions, compte tenu de l'extrême diversité des lagunes quant à leur morphologie, la fertilité de leur bassin versant et le climat qu'elles subissent. La lagune Ébrié quant à elle, apparaît dans son ensemble comme relativement ouverte, comparée aux autres lagunes. Il en résulte que sa biomasse et sa production nette phytoplanctoniques sont moyennes.

Les biomasses et productions du secteur VI, le plus confiné de cette lagune, se situent par contre au niveau des biomasses et productions des lagunes les plus riches. Mais cette richesse est basée sur une production de régénération (selon le concept de DUGDALE et GOERING, 1967) entretenue par un cycle fermé de synthèse végétale-minéralisation. Elle est relativement peu « utile » ; elle est peu exportée vers les secteurs voisins, et très modérément transformée en matière vivante exploitable par l'homme ; la pêche y est faible comparée aux biomasses de poissons et crustacés exploitables présentes (cf. II-7, IV-2 et V-1).

Tout à fait différemment, les biomasses et productions du secteur le plus ouvert (la baie d'Abidjan, entre le cordon littoral, l'île Boulay et l'île de Petit-Bassam, sur les tableaux XI de ce chapitre et II du V-1) se situent au bas de l'échelle des biomasses et des productions lagunaires. Mais cette production, aussi modérée soit-elle, est nouvelle (toujours selon le concept de DUGDALE et GOERING 1967) ; elle est basée sur une importation nette de sels nutritifs. Elle enrichit globalement le complexe lagune-océan en matière organique, et au-delà en matière vivante exploitable par l'homme.

Ce sont donc ces régions ouvertes qui donnent à la lagune Ébrié son caractère global d'usine de production biologique, important des matières premières du continent (les sels nutritifs minéraux), les transformant en produits finis (végétaux d'abord puis animaux) et les exportant vers l'océan, ou vers l'homme par le biais de la pêche.

- ARFI (R.), DUFOUR (P.) et MAURER (D.), 1981.— Phytoplankton et pollution : premières études en baie de Biétri (Côte-d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanol. Acta*, 4 (3) : 319-330.
- BELKHIR (M.) et HADJ ALI SALEM (M.), 1981.— Contribution à l'étude des mécanismes d'eutrophisation du lac de Tunis : évolution des paramètres physico-chimiques et biologiques. *Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Océanogr. Pêche Salambo*, 8 : 81-98.
- BINDLOSS (M.E.), 1974.— Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. *Proc. R. Soc. Edinb.*, (B), 74 : 157-181.
- BIRKE (L.), 1974.— Marine blue-green algal mats. In : H. T. Odum, B. J. Copeland, E. A. McMahan (Eds), *Coastal ecological systems of the United States*. Conservation Foundation publications, Washington D.C. : 331-345.
- BRYLINSKY (M.) et MANN (K.H.), 1973.— An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Océanogr.*, 18 (1) : 1-14.
- CADEE (G.S.) et HEGEMAN (J.), 1974.— Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 8 (2) : 240-259.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplankton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-212.
- CHANTRAINE (J.M.), 1980.— La lagune Aby (Côte-d'Ivoire) : morphologie, hydrologie, paramètres physico-chimiques. *Orstom, Doc. Sci. Cent. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 39-77.
- CUSHING (D.H.), 1975.— *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, 278 p.
- DANDONNEAU (Y.), 1973.— Étude du phytoplankton sur le plateau continental de Côte-d'Ivoire. III : facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 11 (4) : 431-454.
- DUFOUR (P.), 1982.— Modèles semi-empiriques de la production phytoplanktonique en milieu lagunaire tropical (Côte-d'Ivoire). *Acta Oecol. Gen.*, 3 (2) : 223-239.
- DUFOUR (P.), 1984a.— La biomasse des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 207-233.
- DUFOUR (P.), 1984b.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse, Univ. Pierre et Marie-Curie, Paris, 164 p.
- DUFOUR (P.), 1984c.— Variabilité spatiale et temporelle des concentrations chlorophylliennes dans une lagune tropicale et différents écosystèmes aquatiques. *Rev. Fr. Sci. Eau*, 3 : 321-334.
- DUFOUR (P.) et DURAND (J.R.), 1982.— Production végétale des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 209-230.
- DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1985.— Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanogr. Trop.*, 20 (1) : 41-69.
- DUFOUR (P.) et MERLE (J.), 1972.— Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et production primaire. *Doc. scient. Cent. Orstom Pointe Noire*, 25, 55 p.
- DUFOUR (P.) et STRETTA (J.M.), 1973.— Production primaire, biomasses du phytoplankton et du zooplankton dans l'Atlantique tropical sud, le long du méridien 4°W. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 11 (4) : 419-429.
- DUGDALE (R.C.) et GOERING (J.J.), 1967.— Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12 (2) : 196-206.
- DURBIN (E.G.), KRAWIEC (R.W.) et SMAYDA (J.J.), 1975.— Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narrangansett Bay (USA). *Mar. Biol.*, 32 : 271-287.

- EMERY (K.O.), 1969.— A coastal pond studied by oceanographic methods. New York, Elsevier, 77 p.
- FLEMER (D.A.), 1970.— Primary production in the Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.*, 11 (2) : 117-129.
- FRISONI (G.F.) et VAULOT (D.), 1981.— Primary productivity and nutrients in mediterranean lagoons : empirical relationships and general processes. International symposium on coastal lagoons, Bordeaux, France, sept. 1981.
- GANF (G.G.), 1974a.— Incident solar irradiance and underwater light penetration as factors controlling the chlorophyll *a* content of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *J. Ecol.*, 62 : 593-609.
- GANF (G.G.), 1974b.— Phytoplankton biomass and distribution in a shallow eutrophic lake (Lake George, Uganda). *Oecologia*, 16 : 9-29.
- GANF (G.G.), 1975.— Photosynthetic production and irradiance photosynthesis relationships of the phytoplankton from a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Oecologia*, 18 : 165-183.
- GOLTERMAN (H.L.) et KOUWE (F.A.), 1980.— Chemical budgets and nutrients pathways. In : E. D. Cren, R. H. Lowe McConnell (Eds), *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge University Press : 85-140.
- ILTIS (A.), 1982.— Peuplements algaux des rivières de Côte-d'Ivoire. I- Stations de prélèvement, méthodologie, remarques sur la composition qualitative et biovolumes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 241-251.
- ILTIS (A.), 1984.— Biomasses phytoplanctoniques de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 118 (2) : 153-176.
- JACQUES (G.), 1970.— Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion) IV- Biomasse et production. *Vie Milieu*, 21 : 37-102.
- KASSOUM (T.), 1977.— Premières données sur les facteurs du milieu et sur la production primaire du lac de Kossou. Thèse Univ. Abidjan, Côte-d'Ivoire, 106 p.
- KRASNICK (G.) et CAPERON (J.), 1973.— Primary productivity in a nutrient-limited tropical estuary. *Pacific Sci.*, 27 (2) : 189-196.
- KUENZLER (E.J.), 1974.— Mangrove swamp systems. In : H. T. Odum, B. J. Copeland, E. A. McMahan (Eds), *Coastal ecological systems of the United States*. Washington D.C., Conservation Foundation publ. : 346-371.
- 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.), 1982.— Échanges d'éléments nutritifs dissous entre l'eau et le sédiment dans une lagune tropicale saumâtre. *Oceanogr. Trop.*, 17 (1) : 1-98.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.), DUFOUR (P.) et CREMOUX (J.L.), 1981.— Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LEMOALLE (J.), 1981.— Photosynthetic production and phytoplankton in the euphotic zone of some african and temperate lakes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (1) : 31-37.
- LEMOALLE (J.), 1989.— Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Thèse, Univ. Pierre et Marie-Curie, Paris, 311 p.
- LIETH (H.) et WHITTAKER (R.), 1975.— Primary productivity of the biosphere. Berlin, Springer-Verlag, 339 p.
- LIKENS (G.E.), 1975.— Primary productivity of inland aquatic ecosystems. In : H. Lieth, R.H. Whittaker (Eds), *Primary productivity of the biosphere*. Berlin, Springer-Verlag : 185-202.
- 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 Tech. Pap. Mar. Sci.*, 33 : 81-96.

- MAURER (D.), 1978.— Phytoplankton et pollution : lagune Ébrié (Abidjan) ; secteur de Cortiou (Marseille). Thèse, Univ. Aix-Marseille-II, 121 p.
- MEE (L.D.), 1978.— Coastal lagoons. In : J.P. Riley, R. Chester (Eds), *Chemical oceanography*. Academic Press, London : 441-490.
- MINAS (M.), 1973.— Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre : dynamique et bilans ; rapports avec le régime hydrologique. Thèse, Univ. Aix-Marseille, 339 p.
- MOREL (A.), 1978.— Available, usable and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. *Deep Sea Res.*, 25 (8) : 673-688.
- MORRIS (I.), 1974.— The limits of the productivity of the sea. *Sci. Progr.*, 61 : 99-122.
- NIVAL (P.), 1976.— Relations phytoplankton-zooplankton, essai de modélisation. Thèse, Univ. Paris-VI, 2 vol., pag. mult.
- NIXON (S.W.), 1981.— Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. International Symposium on coastal lagoons, Bordeaux, France, sept. 1981.
- NIXON (S. W.) et LEE (V.), 1981.— The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. In : P. Lasserre (Ed.), *Unesco Tech. pap. Mar. Sci.*, 33 : 325-348.
- PAGES (J.) et LEMASSON (L.), 1981a.— Production et utilisation du carbone organique dissous dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 83-101.
- PAGES (J.) et LEMASSON (L.), 1981b.— Mesure de la production primaire dans une lagune tropicale. Bilan de la production par la méthode au ^{14}C . *Revue Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 213-222.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 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 (P.), 1981a.— Primary production in a brackish tropical lagoon. Effects of light as studied at some stations by the ^{14}C method. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (1) : 3-15.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 1981b.— Variabilité des évaluations du seston dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (1) : 17-30.
- PARSONS (T.R.), TAKAHASHI (M.) et HARGRAVE (B.), 1977.— Biological oceanographic process. Pergamon, London, 332 p.
- PELLETIER (J.) 1973.— Contribution à l'étude de la production primaire du Léman. Thèse Univ. Provence, 112 p.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1977.— Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Abidjan, Côte-d'Ivoire). *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (1) : 3-25.
- PLATT (T.), 1971.— The annual production by phytoplankton in St Margaret's Bay, Nova Scotia. *J. Cons. CIEM.*, 33 : 324-334.
- POMEROY (L.R.), 1960.— Primary productivity of Boca Ciega bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 10 (1) : 1-10.
- REDFIELD (A.C.), 1934.— On the proportions of organic derivatives in sea-water and their relation to the composition of plankton. In : James Johnstone memorial volume, University Press of Liverpool : 176-192.
- REINOLD et DARKER, 1967.— (Cités par MEE, 1978). *Chesapeake Sci.*, 8 : 132.
- REPELIN (R.), 1985.— Le zooplankton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 16 : 1-43.
- SMITH (V.H.), 1979.— Nutrient dependence of primary productivity in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (6) : 1051-1064.

- TALLING (J.F.), 1957.— Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, 56 : 29-50.
- TALLING (J.F.), WOOD (R.B.), PROSSER (M.V.) et BAXTER (R.M.), 1973.— The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton evidence from Ethiopian Soda Lakes. *Freshwater Biol.*, 3 : 53-76.
- 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.
- TUNDISI (J.), TUNDISI (J.M.) et KUTNER (B.), 1973.— Plankton studies in a mangrove environment. VIII- Further investigation in primary production, standing stock of phytoplankton and zooplankton and some environmental factors. *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 58 (6) : 925-940.
- VAULOT (D.) et FRISONI (G.F.), 1986.— Phytoplanktonic productivity and nutrients in five Mediterranean lagoons. *Oceanologica Acta*, 9 : 57-63.
- VOITURIEZ (B.), DUFOUR (P.) et LE BORGNE (R.), 1974.— Preliminary results on R/V Capricorne 7402 cruise on Cap Blanc. *CUEA News-letter*, 3 (5) : 1-8.
- WESTLAKE (D.F.), 1980.— Primary production. In : E.D. Le Cren, R.H. Lowe-McConnel (Eds), The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge University Press : 141-246.

LES MACROPHYTES

Daniel GUIRAL et N'Da ETIEN

La lagune Ébrié est caractérisée par de faibles marnages, limités essentiellement à la zone estuarienne. Elle ne présente ainsi que de très faibles surfaces exondables aux échelles journalière et annuelle. Cette particularité du système lagunaire, avec des zones inondables très limitées, est à l'origine du faible développement des formations végétales colonisant les berges. Leur étude reste encore très fragmentaire, bien que leur rôle fonctionnel soit localement important, comme l'attestent les très nombreux débris figurés dans les sédiments superficiels des baies fermées (Aghien, Abou-Abou, Cosrou).

Cependant, l'introduction récente d'espèces très proliférantes dans le secteur est de la lagune a contribué au renouveau de l'étude de ces formations et à une meilleure prise en compte de leur importance écologique. Indépendamment de cet aspect conjoncturel, l'intérêt pour la connaissance et la conservation des zones humides côtières (Z.H.C.) à l'échelle mondiale et en Côte-d'Ivoire tend à se développer depuis quelques années. Le fonctionnement de tels milieux est encore très mal connu, mais ces sites hébergent une faune très diversifiée, dont certaines espèces endémiques souvent menacées d'extinction. Parmi celles-ci, on peut citer en lagune Ébrié, pour les mammifères, les lamantins (*Trichechus senegalensis*), pour les reptiles, les crocodiles (*Crocodylus niloticus*, *C. cataphractus* et *Osteolaemus tetraspis*), et, pour les oiseaux, les rapaces *Pandion haliaëtus* et *Scotopelia peli* (NICOLE *et al.*, 1987).

Zonation végétale en lagune Ébrié

Les associations végétales des berges de la lagune Ébrié s'organisent classiquement en zones parallèles selon la bathymétrie. Leur structure et leur composition spécifique sont conditionnées par les caractéristiques édaphiques du substrat (granulométrie, degré d'hydromorphie) et par la salinité des eaux d'immersion.

Aux embouchures en lagune des fleuves Comoé, Mé et Agnéby, on observe, en passant des eaux libres à la terre exondée, une ceinture d'hydrophytes submergées et flottantes relativement bien développée

dans les zones d'eau vive. Cette association végétale correspondant aux zones potamifère (très peu développée) et nupharifère comprend des hydrophytes nageantes fixées, en voie de disparition, (*Nymphaea lotus*, Nymphaeacées), des hydrophytes nageantes libres (*Pistia stratiotes*, Aracées ; *Salvinia molesta*, Salviniacées ; *Eichhornia crassipes*, Pontédériacées). À cette ceinture succède une zone de prairie (borgoutière) nettement plus développée, constituée d'hélophytes graminéennes (*Echinochloa pyramidalis*, Poacées) à laquelle se substitue une frange d'hélophytes à Cypéracées (*Cyperus articulatus*) colonisant les fonds plats et vaseux périodiquement inondés (PORTER, 1950 ; 1951 ; HEDIN, 1933). De cette ceinture de colmatage des berges, on peut passer ensuite graduellement en s'éloignant du plan d'eau :

- Soit à une formation marécageuse tourbeuse à hydromorphie permanente, présente exclusivement dans les zones de bas-fond mal drainées et périodiquement inondées par des eaux très douces. Cette formation particulièrement bien développée dans l'ancien delta de l'Agnéby comprend essentiellement des fougères (*Nephrolepis biserrata*, Davalliées et *Caratopteris cornuta*, Adiantacées) ; elle est considérée comme une formation résultant de la dégradation de la raphiale climacique. Dans les secteurs non anthropisés, les espèces dominantes sont *Mitragyna ciliata* (Rubiacées), *Symphonia globulifera* (Guttiférées) et *Raphia hookeri* (Arécacées), et les espèces accompagnatrices *Ficus congensis*, *F. ovata* (Moracées), *Cludia klainei* (Caesalpiniacées)... (NICOLE *et al.*, 1987). Il est à noter que la présence du genre *Raphia*, correspondant à des plantes de lumière, indique toujours une ouverture plus ou moins ancienne de la forêt. Cela explique l'absence de *R. hookeri* dans les forêts marécageuses bien conservées des lagunes Aghien et Potou (fig. 1 b).
- Soit à des mangroves, où seule la formation à palétuviers est représentée. Les marais à halophytes herbacées (tannes herbus ou tannes herbacés) rencontrés dans les mangroves des pays limitrophes sont, en effet, inexistant dans le système lagunaire Ébrié (et d'une manière plus générale, en Côte-d'Ivoire) en tant que formation végétale bien définie. La mangrove se développe sur des sols hydromorphes salés, résultant de l'accumulation d'alluvions, et soumis à l'influence des marées (NICOLE *et al.*, 1987). En Côte-d'Ivoire, cette formation à palétuviers est considérée, d'un point de vue floristique, comme l'une des plus pauvres du monde. Elle ne comprend que trois espèces arborescentes spécifiques : *Rhizophora racemosa* (Rhizophoracées), *Avicennia germinans* (Avicenniées) et *Conocarpus erectus* (Combrétacées), parmi les six présentes dans l'ouest africain, alors que soixante espèces sont recensées à l'échelle du globe (EGNANKOU, 1985). Ces trois espèces présentent une distribution zonale conditionnée par la nature du substrat, la fréquence des inondations, et surtout la salinité des eaux de submersion. Constituant l'essence la plus fréquemment observée, et souvent en peuplement monospécifique en lagune Ébrié, *R. racemosa* colonise les zones de front à faible salinité, entre lagune et continent. Associée à la précédente, *A. germinans* présente une zonation moins stricte, se développant à la fois sur substrat meuble et sableux, et supportant des salinités plus élevées. Plus rare, *C. erectus* est observé dans la zone d'interface entre la mangrove et la forêt tropicale humide. Remarquable sur le plan écologique car constituée d'espèces présentant de multiples adaptations morphologiques et physiologiques, cette association comprend un nombre limité de familles (Avicenniées, Combrétacées, Rhizophoracées et Adiantacées, dont *Acrostichum aureum*). Ces diverses espèces sont soumises à une intense exploitation en lagune (bois de construction, bois de chauffe et de fumage de poissons), et ne constituent plus qu'un peuplement relictuel, objet de fortes pressions anthropiques (aménagement des rives lagunaires, établissement de plantations industrielles : palmeraies, cocoteraies). Dans les zones où cette formation de mangrove est encore observée (lagunes Potou, Aghien et Ouladine, fig. 1), elle colonise seulement 1,5 % des rives lagunaires (FREDOUX, 1980), étant partout très fortement concurrencée par la forêt marécageuse à *Raphia hookeri* et *Cytosperma senegalense* (Aracées).

Si la végétation arborée colonisant les berges lagunaires présente une certaine pérennité (indépendamment des modifications anthropiques), la situation est bien différente pour les ceintures d'hélophytes graminéennes et surtout pour les hydrophytes submergées et flottantes. Depuis cinquante ans, en effet, ces associations ont connu de très profonds bouleversements occasionnés par l'ouverture du canal de Vridi et

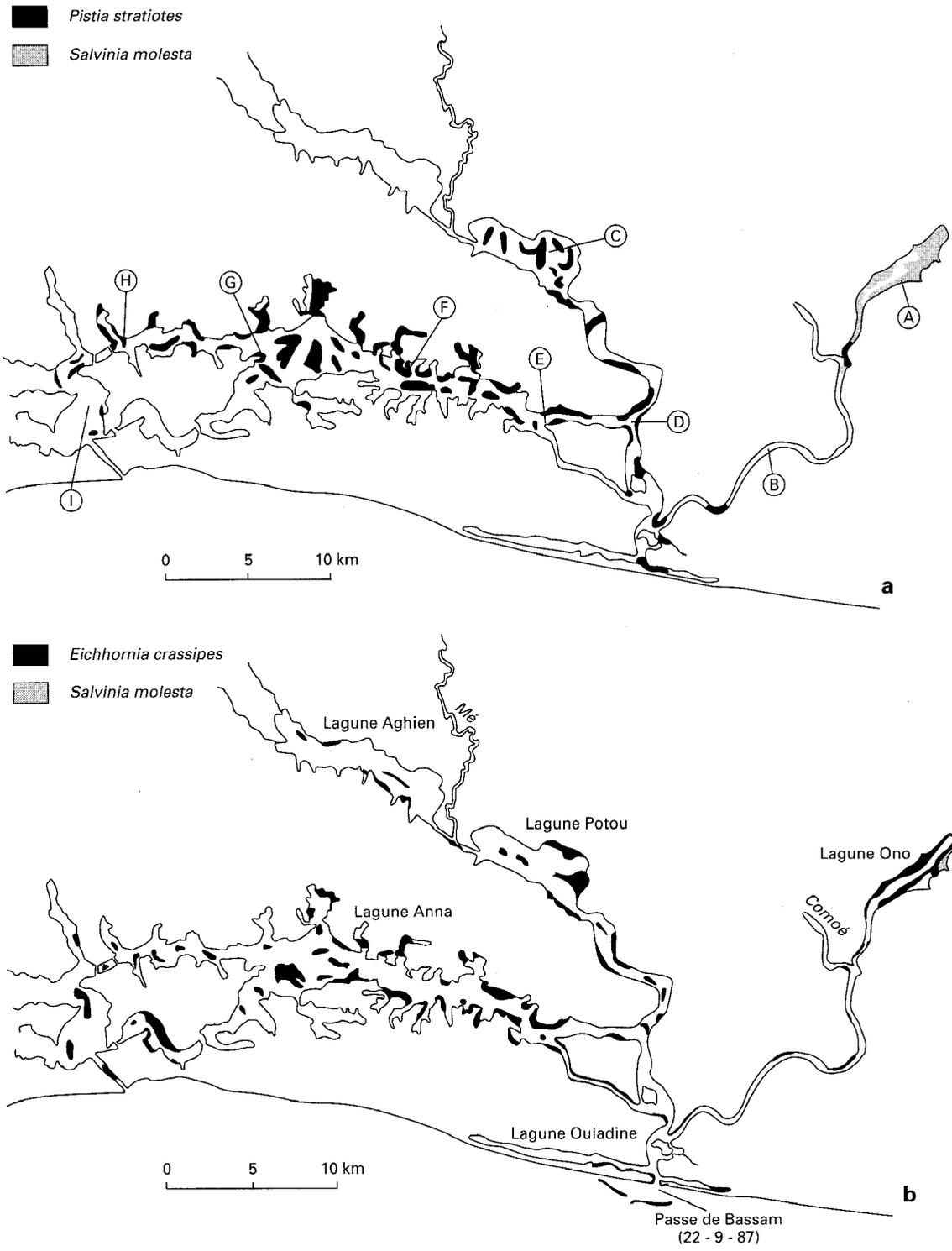


Figure 1
 Évolution des taux de recouvrement et de la composition spécifique des hydrophytes flottantes colonisant le secteur est de la lagune Ébrié : a) Survol aérien du 29 octobre 1984 ; b) Survol aérien du 6 octobre 1987.
 Les lettres A à I désignent les stations échantillonnées.

l'introduction accidentelle d'espèces à très fort potentiel de croissance en milieu oligohalin (*Salvinia molesta*, *Eichhornia crassipes*). Plus directement dépendantes du système lagunaire, ces végétations ont fait l'objet d'études plus approfondies en lagune Ébrié, car leurs explosions démographiques entraînent des modifications très profondes du fonctionnement de l'écosystème lagunaire, et bouleversent l'organisation socio-économique des zones riveraines.

Les macrophytes flottantes

Antérieurement à l'ouverture du canal de Vridi, *Pistia stratiotes* constituait une espèce commune de la lagune Ébrié, colonisant plus particulièrement les criques et les baies à fort taux de sédimentation au contact des eaux vives continentales. En 1933, cette espèce a connu une expansion maximale lors d'une crue exceptionnelle de la Comoé (le niveau de la lagune se situant 1,4 m au-dessus de son niveau normal). Cette prolifération a coïncidé avec un développement très important de *Ceratophyllum demersum* (Cératophyllacées). En 1934, à la suite du drainage réalisé par une ouverture du canal de Vridi et d'un arrêt précoce des pluies, l'intrusion marine affecta l'ensemble du système lagunaire, atteignant les lagunes Potou et Aghien (fig. 1). L'augmentation de la salinité entraîna la mort et la décomposition très rapide de *P. stratiotes* (à l'origine d'une mortalité très importante de poissons) et l'éradication totale et définitive de *C. demersum* et des nénuphars (*Nymphaea micrantha*, Nymphéacées). Cette forte régression de *P. stratiotes* a coïncidé avec une extension des borgoutières à *Echinochloa pyramidalis*, qui, en 1949, colonisaient tous les atterrissements des berges nord de la lagune, à l'exception de la crique de Dabou, où cette espèce était concurrencée par *Oryza barthii* (Poacées), introduite vers 1940 (PORTER, 1950 et 1951). Cette tendance à l'élimination des hydrophytes d'eau continentale et vive s'est renforcée lors de l'ouverture permanente du canal de Vridi en janvier 1951. À partir de cette date, *P. stratiotes* n'est observé dans l'ensemble du secteur est de la lagune qu'en période de postcrue de la Comoé, constituant des îlots flottants et dérivants au sein desquels est associé *E. pyramidalis* (détaché par le courant des berges du bas cours du fleuve). Cette évolution s'est reproduite annuellement jusqu'en 1984, avec une intensité et une durée liées à l'importance de la crue, et donc de la dessalure des eaux lagunaires.

En 1983, une nouvelle espèce, à l'origine exclusivement localisée en lagune Ono, est apparue en lagune Ébrié (fig. 1). Très rapidement, elle a colonisé d'une manière permanente les baies où, jusqu'alors, seul *P. stratiotes* était présent de manière saisonnière. Cette espèce, déterminée initialement comme *Salvinia nymphellula*, était observée pour la première fois en Côte-d'Ivoire en décembre 1971 dans les mares proches d'Abidjan, et en 1972 dans le parc national du Banco (AKE ASSI, 1977). Dans le cas de la lagune Ono, des études complémentaires ont permis d'identifier cette piétydophyte aquatique flottante comme *S. molesta*, originaire du sud-est brésilien (FORNO et HARLEY, 1979), et qui a été décrite pour la première fois en mai 1959 dans le lac Kariba au Zimbabwe (MITCHELL, 1972). Contrairement à *S. nymphellula*, *S. molesta* (fig. 2) présente des sporocarpes stériles densément velus (les mâles étant sessiles et les femelles pédonculés) et, sur la face supérieure des feuilles, des papilles surmontées de poils dont l'extrémité est subdivisée en quatre ramifications se rejoignant à leur sommet. Il a été introduit dans diverses régions tropicales et subtropicales où il constitue un véritable fléau en raison de ses potentiels de croissance et de multiplication (tabl. I). En 1933, il est importé à Calcutta (Inde), puis expédié en 1939 à l'université de Colombo (Sri-Lanka). En 1947, il présente dans cette île sa première phase de prolifération, colonisant l'ensemble des rizières et obstruant les canaux d'irrigation (WILLIAMS, 1956). Il est observé pour la première fois sur le continent africain en 1948 sur le Zambèze, au-dessus des chutes Victoria. En mai 1959, cinq mois après la construction du barrage et la création du lac Kariba au Zimbabwe, *S. molesta* qui s'était maintenu sur le Zambèze sans apparente progression connaît une phase d'expansion considérable, occupant une superficie de 266 km² en 1960, et atteignant 1 003 km² en 1962 (LOVELESS, 1969). Il est ensuite signalé au Kenya sur le lac Naivaska (GAUDET, 1976) et sur le

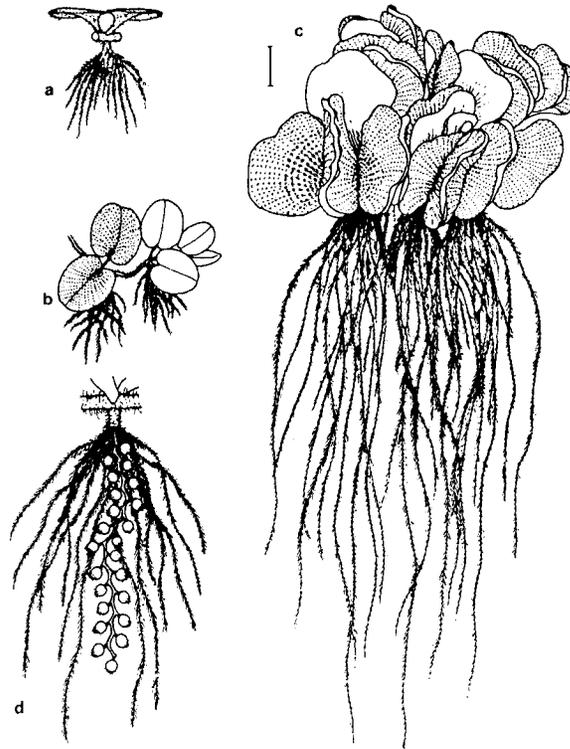


Figure 2

Salvinia molesta Mitchell. Aspect général des rameaux aériens et submergés des plantes en phase de colonisation (a et b) et à fort taux de recouvrement (c) ; feuille submergée montrant le segment portant les sporocarpes stériles sessiles ou pédonculés (d).

Congo (LITTLE, 1965a). Son aire de répartition s'étend à l'Australie en 1952 (MITCHELL, 1978), et à la Papouasie-Nouvelle-Guinée en 1971 (MITCHELL, 1979 ; MITCHELL *et al.*, 1980). Il est très certainement présent en Malaisie, en Indonésie et en Nouvelle-Zélande (MITCHELL et TUR, 1975).

En lagune Ébrié, son expansion, constante jusqu'en 1986, fut arrêtée par l'arrivée en lagune de *Eichhornia crassipes* (fig. 3). Cette espèce a été observée pour la première fois hors de son aire d'origine, sud-américaine, au Sri-Lanka en 1933 (JEPSON, 1933). Elle colonise ensuite successivement les îles Fidji, (PARHAM, 1947), l'Indonésie (VAAS et SACHIAN, 1949) et la Nouvelle-Zélande (MANSON et MANSON, 1958). Son aire de répartition englobe maintenant l'ensemble des zones tropicales et subtropicales mondiales, s'étendant aux États-Unis (HOLM *et al.*, 1969, BENNETT, 1972) et à l'Australie (WRIGHT, 1981). En Afrique, elle est décrite pour la première fois en 1950 dans la flore d'Égypte (TACKHOLM et DRAR, 1950). Sa présence sur les systèmes fluviaux est ensuite notée au Zaïre en 1955, avec d'importantes nuisances (DUBOIS, 1955, ROBYNS, 1956) et au Zimbabwe (WILD, 1956). Elle est ensuite observée au Mozambique et en Angola (MENDONCA, 1958) et fait l'objet de multiples études au Soudan en vue de son éradication du haut cours du Nil (GAY, 1958). Dans la première synthèse sur la répartition en Afrique de *E. crassipes*, WILD (1961) indique sa présence en Tanzanie et Madagascar. Il est repéré pour la première fois dans un pays de l'Afrique de l'Ouest par LITTLE (1965b) au Sénégal. Il est ensuite observé à l'île Maurice (ROBSON, 1976) et infeste à partir de 1979 des lacs de barrage d'Afrique du Sud (SCOTT *et al.*, 1979) où sa première observation date de 1959 (JACOT-GUILLARMOD, 1979). À partir de 1984, son extension se généralise en Afrique de l'Ouest : il colonise d'abord le Bénin, puis le Nigeria en janvier 1985 (OSO, 1988), où sa prolifération dans la lagune de Lagos est immédiatement à l'origine de multiples difficultés (limitation des activités de pêche et de navigation). Sa présence est aussi signalée sur des lacs de barrage au Ghana. Il a été introduit en Côte-d'Ivoire en 1985 comme plante ornementale par

les horticulteurs installés à Abidjan sur les rives lagunaires. En quelques mois, cette plante s'est répandue accidentellement dans l'ensemble du système lagunaire, colonisant toutes les zones oligohalines (à l'est d'Abidjan) et estuariennes (en période de crue), supplantant progressivement *S. molesta* et cela même au sein de la lagune Ono. En octobre 1984, cette dernière était colonisée à 70 % par un peuplement monospécifique de *S. molesta* (fig. 1a), alors qu'à la même période, en 1987, en association avec *E. crassipes*, *S. molesta* ne représente que 30 % du peuplement macrophytique total, dont l'ensemble n'occupe plus que la moitié de la surface du plan d'eau (fig. 1b). Devant l'ampleur de cette invasion et de ses conséquences économiques, la Communauté économique des États de l'Afrique de l'Ouest décide en 1988 l'élaboration d'un plan intégré visant au contrôle efficace et (ou) à une éventuelle valorisation (engrais, compost, aliments pour le bétail, source de biogaz, pâte à papier...) de la jacinthe d'eau (OSO, 1988).

Composition chimique des macrophytes aquatiques flottantes

Les trois espèces de macrophytes flottantes colonisant les eaux de surface de la lagune Ébrié sont caractérisées par des teneurs en eau très élevées, voisines de 95 % du poids frais. Cependant, les concentrations en carbone et azote organiques et les compositions minérales diffèrent sensiblement selon les espèces (fig. 4). Ces différences de composition observées en lagune Ébrié sont confirmées par des analyses réalisées à partir d'échantillons recueillis dans d'autres régions également infestées (tabl. III).

TABLEAU I

Comparaison des concentrations ioniques moyennes en mg .l⁻¹ des eaux infestées par *S. molesta*

	Côte-d'Ivoire		Australie			Papouasie-N.-Guinée	Zimbabwe	Kenya
	lagune Ono	baie * Anna	barrage Wappa	station de lagunage	lac Moondarra	lacs Sepik	lac Kariba	lac Naivasha
			1	1	2	3	4	5
Na ⁺	85	112	24	163	31	3	4	43
Mg ²⁺	0,0	13	12	31	9	4	3	6
CO ²⁺	0,6	5	12	31	17	14	13	19
K ⁺	0,6	4	2	17	6	0,3	2	21
Cl ⁻	18	64	38	268	32	0,0	1,6	13
NO ₂ ⁻ - N	0,04	0,04	-	-	-	-	0,03	-
NO ₃ ⁻ - N	0,37	0,72	0,01	4,50	0,05	0,02	0,02	0,05
PO ₄ ³⁻ - P	0,47	0,64	0,03	7,00	0,10	0,01	0,03	0,00

* : Valeurs moyennes enregistrées en novembre 1984 lors de l'extension maximale de *Salvinia molesta* dans cette baie (fig. 1b).

1 - ROOM et GILL, 1985

2 - FARRELL *et al.*, 1979

3 - MITCHELL *et al.*, 1980

4 - HATTINGH, 1962 et GAUDET, 1973

5 - GAUDET, 1976



Figure 3
Eichhornia crassipes Solms - Morphologie générale.

E. crassipes présente de fortes concentrations en azote et, à un moindre degré, en phosphore, cela principalement au niveau de son système foliaire. Les concentrations en potassium et calcium sont importantes chez *P. stratiotes*, plus particulièrement au niveau du système racinaire. Chez *S. molesta*, la composition des feuilles aériennes et de la feuille immergée (pourtant très différentes sur un plan morphologique) sont très voisines (fig. 2). Parmi les trois espèces observées en lagune, *S. molesta* contient les concentrations les plus basses en éléments minéraux. Cette plante colonise principalement des eaux oligohalines à teneurs en sels nutritifs très basses (tabl. I). Les faibles exigences nutritionnelles de cette espèce peuvent expliquer sa non-prolifération dans l'ensemble du système lagunaire Ébrié et, en particulier, son absence dans les eaux oligohalines du secteur ouest, nettement plus eutrophes.

En tapis dense, ces trois espèces correspondent à des biomasses fraîches très différentes, liées à l'importance plus ou moins grande de leur système foliaire. À cet égard, *E. crassipes* domine largement les deux autres espèces présentes en lagune Ébrié (tabl. III). Ainsi, les écarts observés précédemment et relatifs aux teneurs en azote et phosphore (exprimées en fonction du poids sec) se trouvent très amplifiés si ces concentrations sont exprimées par unité de surface. Pour une surface donnée, *E. crassipes* représente comparativement à *P. stratiotes* et à *S. molesta* 1,5 et 1,7 fois plus de carbone, 2,2 et 6,0 fois plus d'azote et 2,1 et 4,3 fois plus de phosphore.

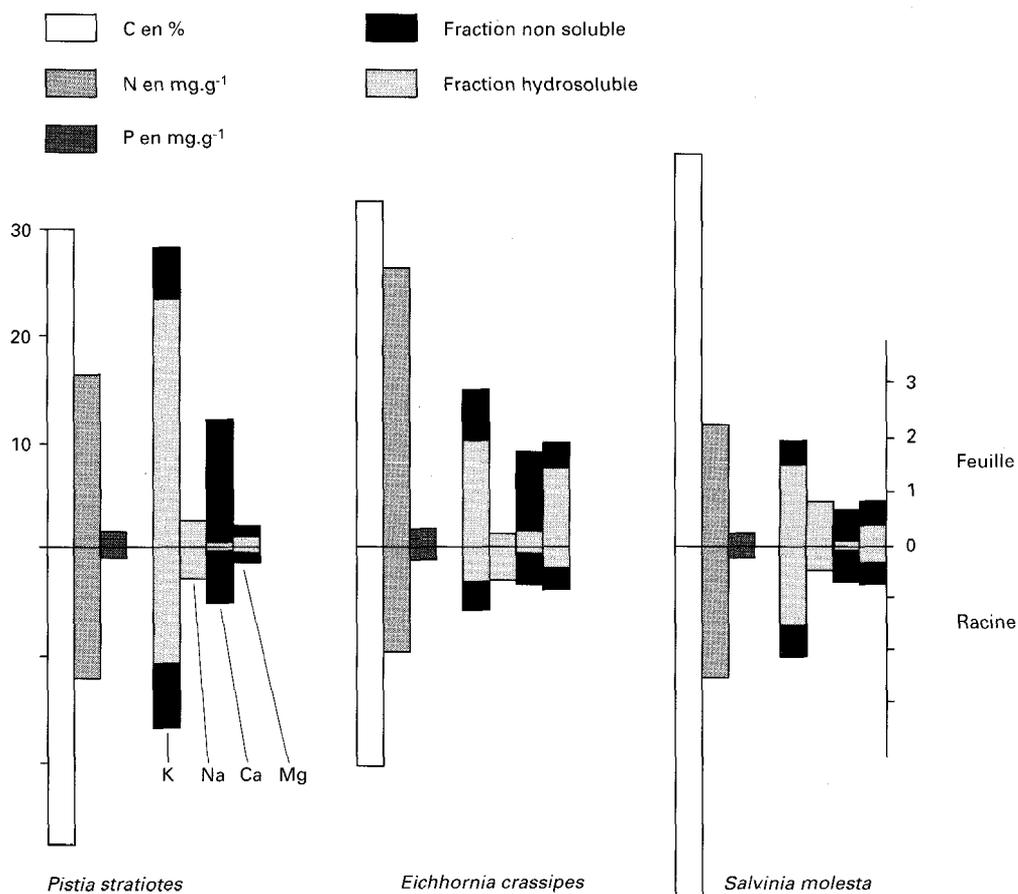


Figure 4

Comparaison des teneurs en C, N, P et des compositions minérales des feuilles et des racines chez les trois hydrophytes colonisant la lagune Ébrié. Échantillons prélevés au sein de tapis denses monospécifiques dans des zones lagunaires de salinité nulle : *P. stratiotes* station B, *S. molesta* station A, *E. crassipes* station C (cf. fig. 1a). (Valeurs exprimées en fonction du poids sec.)

TABLEAU II
Comparaison des pourcentages de cendres, colonisant

	<i>Pistia stratiotes</i>		
	lagune Ébrié 1	Amazonie centrale 2	Floride 3
Teneur en cendres	28,4	28,7	20,0
Teneur en N	1,53	1,85	2,10
Teneur en P	0,22	0,19	0,31
Teneur en K	3,26	4,78	3,47

1 - Côte-d'Ivoire

2 - Brésil (HOWARD-WILLIAMS et JUNK, 1977)

3 - États-Unis (BOYD, 1969)

TABLEAU III

Compositions des trois macrophytes flottantes colonisant la lagune Ébrié
Valeurs exprimées en $g.m^{-2}$; prélèvements réalisés au sein de tapis monospécifiques

	<i>P. stratiotes</i> Fleuve Comoé 1984			<i>S. molesta</i> lagune Ono 1984			<i>E. crassipes</i> lagune Potou 1987		
	Feuilles	Racines	Plante	Feuilles émergées	Feuilles immergées + Segments à sporocarpes	Plante	Feuilles	Racines	Plante
Poids frais	5 810	1 190	7 000	1 950	3 050	5 000	7 565	935	8 500
Poids sec	267	61	328	127	107	234	416	37	453
Poids carbone	80,10	14,25	93,35	46,82	38,34	85,16	134,78	7,58	142,36
Poids azote	4,27	0,76	5,03	1,50	0,38	1,88	10,82	0,39	11,21
Poids phosphore	0,61	0,10	0,71	0,19	0,16	0,35	1,41	0,08	1,49

de N, de P et de K exprimés en fonction du poids sec des trois espèces de macrophytes flottantes
la lagune Ébrié

<i>Salvinia molesta</i>						<i>Eichhornia crassipes</i>		
lagune Ébrié	Amazonie centrale	lac Moondarra	lac Kariba	lagune Binatang		lagune Ébrié	Amazonie centrale	Floride
1	2	4	5	6	7	1	2	3
26,6	21,4	19,9	17,2	-	43,3	20,8	15,0	17,0
0,80	1,95	1,70	1,35	0,98	0,84	2,48	1,83	2,50
0,15	0,24	0,18	0,17	0,23	0,21	0,33	0,17	0,44
2,04	1,78	3,59	2,98	4,32	1,46	3,13	4,30	3,47

4 - Australie (FINLAYSON *et al.*, 1984)

5 - Zimbabwe (MITCHELL, 1970)

6 - Papouasie-N.-Guinée (ROOM et THOMAS, 1985)

7 - Sri-Lanka (WILLIAMS, 1956)

En utilisant un facteur de conversion de 6,25 (BOYD, 1970), les teneurs en protéine sont de 31,5 g . m⁻² pour *P. stratiotes*, 11,8 g . m⁻² pour *S. molesta* et 70,0 g . m⁻² pour *E. crassipes*.

Dans le cas d'un peuplement monospécifique de *E. crassipes* ou de *P. stratiotes*, cette biomasse constitue une réserve nutritive particulièrement abondante. Les estimations réalisées pour *P. stratiotes* indiquent un enrichissement d'un facteur 15 000 pour l'azote, 2 500 pour le phosphore et de 10 000 pour le potassium entre les teneurs de ces trois éléments, exprimées par unité de surface au sein du tapis, et leurs masses, au sein de la colonne d'eau sous-jacente.

Impacts écologiques

Ces végétations qui constituent un réel écran à la pénétration lumineuse (limitant de ce fait la production des organismes autotrophes phytoplanctoniques) représentent un stock très important d'éléments nutritifs, transitoirement immobilisé, et de composés minéraux facilement mobilisables (principalement potassium et sodium, fig. 4). Lors de la décomposition de ces végétaux, les sels nutritifs sont remis à la disposition de l'écosystème lagunaire et constituent un facteur très important d'enrichissement du milieu. En l'absence de cette colonisation, une part très importante des éléments fertilisants serait évacuée vers l'océan lors des crues. De plus, en cette période, il n'existe pas de réelle compétition avec les peuplements phytoplanctoniques, compte tenu de la forte turbidité des eaux et de leur faible temps de résidence dans le milieu lagunaire. Leur prolifération constitue cependant un problème socio-économique majeur, interdisant toute exploitation et toute utilisation du plan d'eau. La pêche et la navigation se trouvent les plus directement affectées.

En modifiant l'hydrodynamisme au voisinage immédiat des îlots flottants, les systèmes racinaires favorisent le piégeage des apports terrigènes véhiculés par les crues. Leur sédimentation ultérieure contribue alors à l'accélération du processus d'envasement, principalement dans les fonds de baie à faible taux de renouvellement. L'apport de matière organique supplémentaire lors de la décomposition de ces végétations flottantes conduit à un accroissement notable de la consommation d'oxygène au niveau des sédiments et des berges où s'accumulent les plantes poussées par le vent. Les profils verticaux d'oxygène réalisés de jour montrent des concentrations minimales en surface dans la zone colonisée par les systèmes racinaires des plantes. Cette diminution des teneurs en oxygène résulte :

- d'une limitation de la production photosynthétique et des échanges eau-atmosphère ;
- de la création par le feutrage racinaire d'un micro-environnement confiné et isolé des eaux profondes, mieux oxygénées ;
- d'un accroissement très important des activités respiratoires.

Cette augmentation de la demande en oxygène coïncide avec un accroissement de la densité bactérienne hétérotrophe aérobie. Alors que le nombre de bactéries formant colonie est en moyenne de $1,7 \cdot 10^3$ bactéries par ml pour les eaux libres, la densité bactérienne pour les eaux rhizosphériques est de $63,1 \cdot 10^3$. Cette forte biomasse bactérienne repose sur des concentrations en matériel particulaire importantes, liées à la décomposition *in situ* des feuilles et des racines piégées au sein des chevelus racinaires. Ainsi, comparativement aux eaux libres, les eaux de surface situées immédiatement sous le tapis végétal bénéficient d'un important enrichissement en matériel particulaire. Selon le taux de recouvrement des macrophytes, cet enrichissement, exprimé en terme de carbone, est compris respectivement entre 10 et 4, et en azote, entre 15 et 5. Des composés organiques solubles exudés par les plantes en phase de croissance doivent aussi notablement contribuer à l'eutrophisation observée au niveau des eaux superficielles.

Cette double évolution (envasement et consommation accrue d'oxygène à partir d'une réserve limitée) se solde par une dégradation très importante du milieu dont les effets néfastes sont à l'origine de fortes mortalités dans les systèmes aquacoles implantés en milieu lagunaire. Il semble, en effet, que les populations en élevage, dont les migrations sont impossibles, sont plus que les populations naturelles affectées par les désoxygénations temporaires des eaux, liées à la mort et à la décomposition des macrophytes aquatiques flottantes.

Rôle de la salinité comme facteur de contrôle

Cette étude a porté principalement sur *P. stratiotes*, qui colonise exclusivement les milieux dulçaquicoles. Lors de l'affaiblissement de la crue de la Comoé, les échanges océan-lagune s'inversent. Ils permettent alors une intrusion d'eau océanique dans le milieu lagunaire, à l'origine d'une augmentation progressive de la salinité, d'autant plus rapide que l'on se situe près du canal de Vridi. En milieu oligohalin, les plantes montrent très précocement des signes de vieillissement (jaunissement des feuilles), et les centres des rosettes s'enfoncent progressivement sous la surface de l'eau par modification de la flottabilité des plantes. Dès ce stade, la base des feuilles présente une décoloration très importante et un début d'hydrolyse. En quelques jours, toute la rosette est affectée et sa décomposition s'accélère rapidement. La croissance est alors inhibée, et tous les stolons reliant la plante mère à ses rejets sont totalement détruits.

Une analyse plus détaillée montre que, pour des conductivités supérieures à $200 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, les plantes développent, par réaction, un système racinaire particulièrement important. Cet allongement des racines (dépassant parfois un mètre) se traduit par un accroissement de l'importance pondérale des systèmes racinaires par rapport à la plante fraîche, et plus nettement encore par rapport à la plante sèche. En effet, ces racines présentent un faible taux d'hydratation, dû principalement à des teneurs en cendres plus importantes (fig. 5). Ces modifications quantitatives s'accompagnent d'une profonde transformation qualitative des racines, qui prennent une coloration blanche uniforme et perdent leurs radicelles. À l'opposé, en milieu continental vrai, les racines sont légèrement colorées en vert par les pigments chlorophylliens, et développent un système radicellaire très dense. Au-delà de $3\,000 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, un

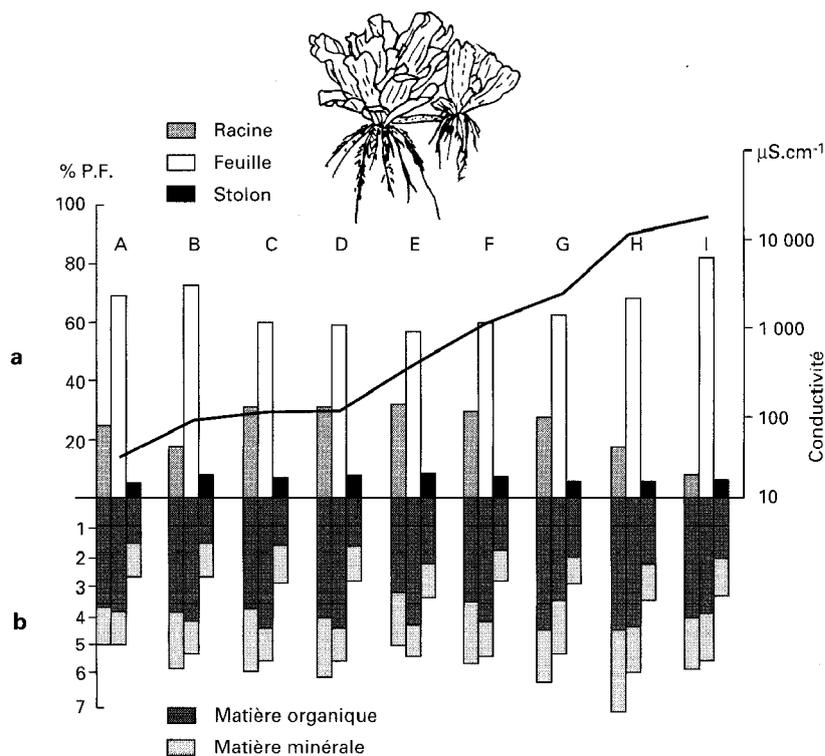


Figure 5

Transformations morphologiques de *P. stratiotes* lors de son transit en lagune Ébrié : incidence de la conductivité des eaux (localisation des stations échantillonnées, cf. fig. 1a).

a) Pourcentage du poids frais des différentes parties de la plante ; b) pourcentage de biomasse sèche de ses divers constituants par rapport à leur poids frais.

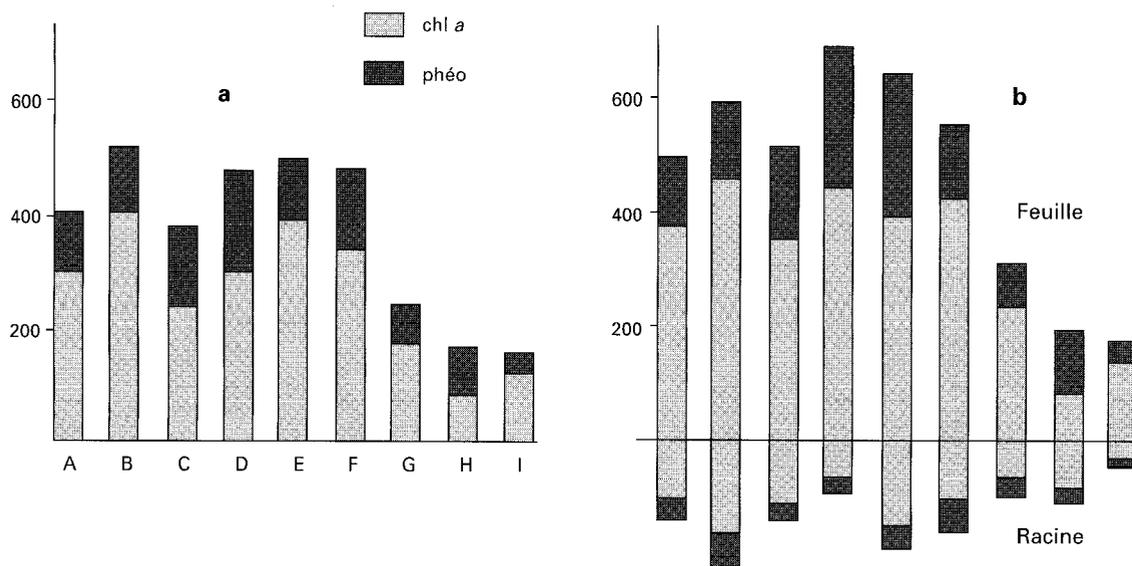


Figure 6

Concentrations (en mg.g⁻¹ de poids frais) en chlorophylle *a* et en phéopigments :
 a) pour les plantes entières ; b) au sein des racines et des feuilles chez *P. stratiotes* lors de son transit en lagune Ébrié (localisation des stations échantillonnées cf. fig. 1a).

nombre très important de ces racines transformées se détache spontanément de la rosette. L'alimentation en eau de la plante est alors insuffisante pour compenser les pertes liées à l'évapotranspiration du système foliaire. Un jaunissement des feuilles apparaît alors, lié à une disparition de la chlorophylle (fig. 6) et à un enrichissement relatif en flavonoïdes (principalement des C-Glycosylflavones). L'activité photosynthétique pourvoyeuse d'énergie est alors profondément modifiée par le vieillissement et la dégradation de la chlorophylle. Au-delà de 10 000 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, l'extrémité des limbes des feuilles se flétrit et se rétracte, par perte de leur eau de constitution. Les racines, par ablation, et les stolons, par décomposition, ont alors disparu. Les parties des feuilles non desséchées sont l'objet d'attaques cryptogamiques de colorations variées, qui entraînent la mort et la décomposition des plantes. Cette ultime évolution est généralement très rapide, et se déroule à la surface de l'eau. De ce fait, à l'exception des baies, la décomposition n'entraîne pas d'accroissement notable de la sédimentation organique, et ne modifie pas l'intensité des processus de minéralisation sédimentaire.

Parallèlement à ces observations *in situ*, l'étude de cultures en eaux de salinité croissante a mis en évidence une modification de la composition minérale affectant l'ensemble de la plante. Elle se traduit principalement par une diminution des concentrations en potassium et par une augmentation des teneurs en sodium (fig. 7). Cette inversion importante dans les eaux les plus minéralisées révèle l'insuffisance des mécanismes de régulation ionique des plantes (pompe à Na et K). Le recours à ces processus de contrôle pour des eaux de conductivité très faible doit entraîner un épuisement rapide des réserves énergétiques des plantes. De plus, cette régulation active est très rapidement insuffisante, et traduit l'inadaptation de *P. stratiotes* à survivre en milieu oligohalin.

La silice, qui est particulièrement abondante dans les systèmes racinaires, est également soumise à des variations de concentration. Celle-ci décroît dans les eaux les plus faiblement minéralisées parallèlement à la phase d'allongement des racines. À l'opposé, dans les eaux de conductivité supérieure, la concentration en silice s'accroît considérablement lors de la disparition des racines transformées.

Ces transformations (d'ordres morphologique, physiologique et chimique) observées pour les racines doivent correspondre à des stratégies d'adaptation de la plante lors de son transit au sein d'un environnement défavorable. Le premier stade correspond à un allongement racinaire et implique un accroissement de la surface d'échange avec le milieu ainsi qu'une modification de la perméabilité membranaire. Très rapidement, du fait de l'immersion des racines dans un milieu de plus en plus hypertonique, la plante ne peut plus satisfaire ses besoins en eau. L'ultime réaction correspond alors à une réduction des systèmes foliaires (limitation de l'évapotranspiration) et racinaires (limitation des pertes en eau liée à l'équilibration des pressions osmotiques intra- et extracellulaires) et à un épaississement des membranes cellulaires, qui se traduit par une augmentation de leur teneur en silice (diminution de la perméabilité racinaire).

En milieu de culture non renouvelé, constitué d'eau du fleuve Comoé, la croissance de *P. stratiotes* est linéaire sur une dizaine de jours, avec un taux d'accroissement constant (égal à $0,85 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1}$ de biomasse fraîche) et indépendant du poids initial des plantes testées. Le temps de doublement est ainsi de 11 jours pour de jeunes plantes, de 19 jours pour des plantes adultes. Passé ce stade, on n'observe plus d'accroissement pondéral, la croissance compensant les pertes de feuilles et de racines liées au vieillissement des plantes. Cette phase, qui se poursuit une quinzaine de jours, est suivie d'une lente décroissance linéaire. Ce schéma évolutif se reproduit sans modification pour des cultures réalisées avec des eaux de conductivité inférieure ou égale à $5\,500 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. À partir de $13\,000 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, la croissance est nulle et la vitesse de décomposition s'accroît avec l'augmentation de la conductivité des eaux (tabl. IV).

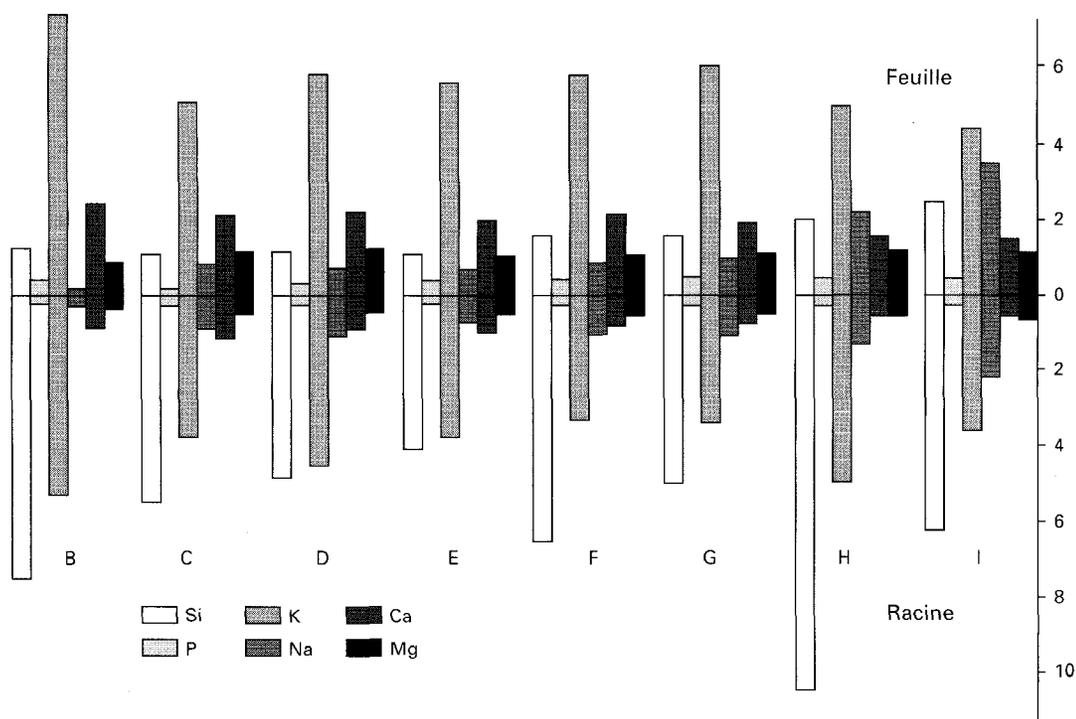


Figure 7

Influence de la composition ionique des eaux lagunaires sur la composition minérale des cendres chez *P. stratiotes*.

Les valeurs sont exprimées en % du poids sec
(localisation des stations échantillonnées cf. fig. 1a).

TABLEAU IV

Étude de la croissance et de la survie de *P. stratiotes* en culture dans des bacs de conductivité croissante

Conductivité $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$	2,5		120	450	1 200	5 500	13 000	20 000	Eau de mer pure
Poids moyen initial des plantes testées (en g) (N = 10)	10,11	16,06	17,80	20,55	20,21	7,10	10,39	11,35	17,04
Durée de la phase de croissance linéaire (en jours)	11	> 8	> 8	> 8	> 8	11	inexistante		
Gain journalier ($\text{g}\cdot\text{j}^{-1}$)	0,90	0,85	0,85	0,85	0,90	0,40	inexistant		
Durée de la phase de croissance relative nulle (en jours)	14 (11-25)	test non réalisé				12 (11-23)	inexistante		
Début de la phase de décroissance linéaire	T = 25					T = 23	T = 0	T = 0	T = 0
Perte journalière ($\text{g}\cdot\text{j}^{-1}$)	0,7					n. d.	0,4	1,26	2,0

Pour *E. crassipes*, la croissance estimée en bac d'eau renouvelée est de $3 \text{ g}\cdot\text{j}^{-1}$ pour des plantes adultes, et de $2 \text{ g}\cdot\text{j}^{-1}$ pour de jeunes pieds, valeurs correspondant à des temps de doublement respectifs de 30 et 20 jours (ETIEN *et al.*, 1991). Ces valeurs sont très nettement supérieures à celles de la littérature : une multiplication par deux du nombre de plantes est observée en 6,2 jours pour un bassin de lagunage par BAGNALL *et al.* (1974), alors que, pour des eaux tropicales non limitées en sels nutritifs, un temps de doublement de 10 à 12 jours est généralement admis (MITCHELL, 1985).

Non estimé en Côte-d'Ivoire, le temps moyen de doublement de la biomasse de *S. molesta* en milieu naturel est de 11 jours. Dans le cas d'une population de colonisation (fig. 2a), cette valeur est de 8,6 jours et de 11,6 jours pour une population issue d'un tapis dense (fig. 2c) (MITCHELL et TUR, 1975). Des temps de doublement du nombre de feuilles de 2 à 3 jours correspondant à une croissance de type exponentielle ont été obtenus lors d'expérimentations en milieu contrôlé (température optimale de 25 à 30 °C, forte luminosité, et sels nutritifs non limitants : GAUDET, 1973 ; TOERIE *et al.*, 1983).

Moyens de lutte envisagés

La valeur de conductivité entraînant une inhibition de la croissance est sensiblement équivalente pour *P. stratiotes* et pour *E. crassipes* (entre 5 000 et 10 000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Pour *S. molesta*, une faible croissance est encore observée pour des eaux de conductivité supérieure à 15 000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (correspondant approximativement à une salinité de 10 $\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$). Cette observation est confirmée par les travaux de DIVAKARAN *et al.* (1980) qui notent pour cette espèce une croissance à $7 \text{ g}\cdot\text{l}^{-1}$ égale au cinquième de celle observée en eau douce. *S. molesta* se caractérise ainsi par une meilleure résistance à l'augmentation de la conductivité des eaux et présente de ce fait des potentialités de colonisation en milieu lagunaire supérieures, dans le temps et l'espace, à celles des deux autres espèces.

Globalement, l'augmentation de la salinité affecte (plus ou moins rapidement) la croissance et la survie des trois espèces. De plus, leurs migrations et les nuisances qui y sont associées sont toujours consécutives à l'arrivée en lagune de la crue de la Comoé. De ces deux observations découle la première

mesure prise en septembre 1987 pour limiter, voire éradiquer, les végétations aquatiques colonisant le secteur est de la lagune Ébrié : l'ouverture d'un chenal dans le cordon dunaire, dans l'axe du fleuve. Cette opération avait pour double finalité l'évacuation directe des plantes vers l'océan et l'accélération de la remontée de la salinité, immédiatement après le passage de la crue.

Cependant, cette solution ne peut constituer qu'un « remède local » tirant parti de la situation géographique des zones infestées par rapport au fleuve. En outre, les végétations aquatiques flottantes ne sont pas limitées, en Côte-d'Ivoire, aux seules eaux de la lagune Ébrié. Les barrages hydro-électriques établis sur la Bia — Ayamé 1 et 2 — (MOURARET, 1971) et la Bandama — Kossou — (MULLIGAN, 1972) sont aussi très fortement envahis par *P. stratiotes* et, depuis 1986, par *E. crassipes*. La présence de ces végétations sur les retenues est source de difficultés multiples : gêne du fonctionnement normal des turbines, réduction et anoxie des eaux conduisant à une accélération des processus de corrosion des ouvrages, altération de la qualité chimique et bactériologique des eaux, prolifération d'escargots vecteurs de la schistosomiase (MOURARET, 1971) et de moustiques particulièrement agressifs du genre *Mansonia* (LOUNIBOS et DEWALD, 1989). Pour ce type de milieu, le recours à une destruction par augmentation de la salinité est évidemment impossible. Des recherches ont alors été initiées afin de disposer, en Côte-d'Ivoire et pour la lagune Ébrié, de moyens de lutte complémentaires chimiques et (ou) biologiques.

Des tests de laboratoire ont démontré qu'il était possible d'éliminer chimiquement *P. stratiotes* et *E. crassipes* avec des herbicides utilisés en agriculture. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec le glyphosate-N-phosphonométhyl-glycine, un inhibiteur de la biosynthèse d'acides gras aromatiques et de certaines enzymes. La dose efficace, déterminée pour les deux espèces, est de $0,63 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ — effet phytotoxique à 50 % après 18 jours pour *P. stratiotes* (ETIEN et KABA, 1991) et pour *E. crassipes* (ETIEN et al., 1991). Alors que la concentration qui affecte directement la faune ichtyologique (tests réalisés sur *Sarotherodon heudelotii*) est de $14 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, soit, pour une profondeur moyenne d'eau de 4 mètres, une concentration 90 fois supérieure à celle déterminée efficace pour les plantes (ETIEN et KABA, 1991).

Convaincus, par de nombreux travaux, de l'inefficacité des herbicides classiques mais surtout de leur coût et des conséquences écologiques liées à leur emploi (MITCHELL, 1985), de nombreux pays ont opté pour un contrôle biologique de *E. crassipes* — États-Unis (BENNETT, 1972 ; ASHTON et al., 1979), Australie (WRIGHT, 1981) —, et de *S. molesta* — Zimbabwe (BENNETT, 1975), Afrique du Sud (EDWARDS et THOMAS, 1977), Australie (ROOM et al., 1981 et 1984) et Papouasie-Nouvelle-Guinée (ROOM et al., 1985). Des projets d'introduction d'un parasite spécifique, le coléoptère curculionide *Cyrtobagous singularis*, le plus efficace sur *S. molesta* (FORNO, 1983), sont actuellement à l'étude en Côte-d'Ivoire.

Dans l'attente d'une mise au point définitive des plans de luttés biologique et chimique applicables en milieu ouvert, l'installation de barrages flottants et le ramassage mécanique ou manuel des plantes constitueront, en lagune Ébrié, la seule solution pour l'élimination des îlots de végétations aquatiques non directement évacuées vers l'océan par le détournement des eaux de la Comoé.

- AKE ASSI, 1977.— *Salvinia nymphellula* (Salviniacées), fléau en extension vers l'Ouest de l'Afrique inter-tropicale. *Bull. IFAN*, 39 A n° 3 : 555-562.
- ASHTON (P.J.), SCOTT (W.E.), STEYN (D.J.) et WELLS (R.J.), 1979.— The chemical control water hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Progress in Water Technology*, 13 : 865-882.
- BAGNALL (L.O.), FURMAN (T.S.), HENTGES (J.F.), NOLAN (W.J.) et SHIRLEY (R.L.), 1974.— Feed and fiber from effluent-grown water hyacinth. In : Wastewater use in the production of food and fiber-proceedings. EPA-660/2-74-041. Environmental Protection Agency, USA : 116-141.
- BENNETT (F.D.), 1975.— Insects of plant pathogens for the control of *Salvinia* and *Pistia*. Biological control for water quality Enhancement Workshop. University of Florida, Gainesville : 23-25.
- BOYD (C.E.), 1969.— The nutritive value of three species of water. *Econ. Bot.*, 23 : 123-127.
- BOYD (C.E.), 1970.— Aminoacid, protein and coloric contents of vascular aquatic macrophytes. *Ecolog.*, 51 : 902-906.
- DIVAKARAN (O.), ARUNACHALAM (M.) et BALAKRISHNANNAIR (N.), 1980.— Growth rates of *Salvinia molesta* Mitchell with special reference to salinity. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 89 (3) : 161-168.
- DUBOIS (L.), 1955.— La jacinthe d'eau au Congo Belge. *Bulletin Agricole du Congo Belge*, 46 : 893-900.
- EDWARDS (D.) et THOMAS (P.A.), 1977.— The *Salvinia molesta*. Problem in the northern Botswana and eastern Cogrivi Area. Proceedings of the Second National Weeds Conference of South Africa : 221-237.
- EGNANKOU WADJA (M.), 1985.— Étude des mangroves de Côte-d'Ivoire. Aspect écologique et recherches sur les possibilités de leur aménagement. Thèse 3^e cycle, Univ. de Toulouse.
- ETIEN (N.), KABA (N.) et AMON KOTHIAS (J.B.), 1991.— Doses efficaces en glyphosate et en 2,4-D pour le contrôle chimique des laitues d'eau (*Pistia stratiotes* L.) et toxicité du glyphosate vis-à-vis des tilapias (*Sarotherodon melanotheron*). *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.*, 1 (2) : 111-118.
- ETIEN (N.), KABA (N.) et GUIRAL (D.), 1991.— Phytotoxicité du glyphosate sur la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes* Solms). *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.*, 1 (2) : 119-123.
- FARRELL (T.P.), FINLAYSON (C.M.) et GRIFFITHS (D.J.), 1979.— Studies of the hydrobiology of a tropical lake in north western Queensland. I- Seasonal changes in chemical characteristic. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 30 : 579-595.
- FINLAYSON (C.M.), FARRELL (T.P.) et GRIFFITHS (D.J.), 1984.— Studies of the hydrobiology of a tropical lake in North western Queensland. III- Growth, chemical composition and potential for harvesting of aquatic vegetation. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 35 : 525-536.
- FORNO (I.W.) et HARLEY (K.L.S.), 1979.— The occurrence of *Salvinia molesta* in Brazil. *Aquatic Botany*, 6 : 185-187.
- FORNO (I.W.), SANDS (D.P.A.) et SEXTON (W.), 1983.— Distribution, biology and host specificity of *Cyrtobagous singularis*. Hustache (Coleoptera : Curculionidae) for the biological control of *Salvinia molesta*. *Bulletin of Entomological Research*, 73 : 85-95.
- FREDOUX (A.), 1980.— Évolution de la mangrove près d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) au cours des quarante derniers millénaires. CEGET-CNRS, Trav. Doc. Géogr. Trop., 39.
- GAUDET (J.J.), 1973.— Standardised growth conditions for an aquatic weed, *Salvinia*. *Hydrobiologia*, 41 : 77-106.
- GAUDET (J.J.), 1976.— *Salvinia* infestation on lake Naivasha in East Africa (Kenya). In : C.K. Varshney, J. Rzoska (Eds), *Aquatic weed in South East Asia* : 193-209.

- GAY (P.A.), 1958.— *Eichhornia crassipes* in the Nile of the Sudan. *Nature*, 182 : 538-539.
- HATTINGH (E.), 1962.— Report on investigations into the control of *Salvinia auriculata* on lake Kariba. Parts I and II (report by Hattingsh, Wead consultant to Federal Government of Rhodesia and Nyasaland).
- HEDIN (L.), 1933.— Observations sur la végétation des bords lagunaires dans la région de Grand-Bassam et de Bingerville (Côte-d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 3 (10) : 596-609.
- HOLM (L.G.), WELDON (L.W.) et BLACKBURN (R.D.), 1969.— Aquatic weeds. *Science*, 166 : 699-709.
- HOWARD-WILLIAMS et JUNK (W.J.), 1977.— The chemical composition of Central Amazonian Aquatic Macrophytes with special reference to their role in the Ecosystem. *Arch. Hydrobio.*, 79 (4) : 446-464.
- JACOT-GUILLARMOD, 1979.— Water weeds in Southern Africa. *Aquatic Botany*, 6 : 377-391.
- JEPSON (F.P.), 1933.— The water-hyacinth problem in Ceylon. *Trop. Agric. Mag. Ceylon Agric. Soc.*, 81 : 339-355.
- LITTLE (E.C.S.), 1965a.— Occurrence of *Salvinia auriculata* Aublet on the Congo River. *Nature*, 208 : 1111-1112.
- LITTLE (E.C.S.), 1965b.— The world wide distribution of water hyacinth. *Hyacinth Control Journal*, 4 : 30-32.
- LOUBINOS (L.P.) et DEWALD (L.B.), 1989.— Oviposition site selection by *Mansonia* mosquitoes on water lettuce. *Ecol. Entomol.*, 14 (4) : 413-422.
- LOVELESS (A.R.), 1969.— The possible role of pathogenic fungi in local degeneration of *Salvinia auriculata* on Lake Kariba. *Annals of Applied Biology*, 63 : 61-69.
- MANSON (J.G.) et MANSON (B.E.), 1958.— Water hyacinth reproduces by seed in New Zealand. *N.Z.J. Agric.*, 96 : 191-196.
- MENDONCA (A.), 1958.— État actuel du problème de l'*Eichhornia crassipes* au Mozambique et en Angola. *Bull. Agric. Congo Belge*, 7 : 1362-1363.
- MITCHELL (D.S.), 1970.— Autoecology studies of *Salvinia auriculata* Aubl. Ph. D. Thesis Univ. London.
- MITCHELL (D.S.), 1972.— The Kariba weed : *Salvinia molesta*. *Brit. Fern gaz.*, 10 (5) : 251-252.
- MITCHELL (D.S.), 1978.— Aquatics weeds in australian inland water. Canberra, Aust. Gout. Publ. Serv., 189 p.
- MITCHELL (D.S.), 1979.— Aquatic weeds in Papua New Guinea. *Science in New Guinea*, 6 : 154-160.
- MITCHELL (D.S.), 1985.— African aquatic weeds and their management. In : P. Denny (Ed.), The ecology and management of African wetland vegetation. Dordrecht, Junk Publishers : 178-202.
- MITCHELL (D.S.), PETER (T.) et VINER (A.B.), 1980.— The water form *Salvinia molesta* in the Sepik River, Papua New Guinea. *Environ. Conserv.*, 7 : 115-122.
- MITCHELL (D.S.) et TUR (N.M.), 1975.— The rate of growth of *Salvinia molesta* (*S. auriculata* A.) in laboratory and natural conditions. *J. Appl. Ecol.*, 12 : 213-225.
- MOURARET (M.), 1971.— Étude biologique des eaux du barrage Ayamé I et II (Côte-d'Ivoire). *Doc. Centre Orstom Dakar-Hann*, 30 p.
- MULLIGAN (H.F.), 1972.— Report on growth of *Pistia stratiotes* in Kossou Lake (Ivory Coast). Rome, FAO, Lake Kossou Fishery Development Project, FI:DP/IVC/26/71/526 : 1-7.
- NICOLE (M.), EGNANKOU WADJA (M.) et SCHMIDT (M.), 1987.— Les zones humides côtières de Côte-d'Ivoire. Rapp. Orstom, Université nationale de Côte-d'Ivoire, C.I. Nature, 73 p.
- OSO (B.A.), 1988.— Invasion des eaux nigérianes par la jacinthe d'eau : observations sur le terrain. Proceedings of International Meeting on *Eichhornia crassipes*, Lagos, 1988.

- PARHAM (B.E.V.), 1947.— Weed control studies in Fiji. II- Eradication of water hyacinth and their aquatic weeds. Fiji, *Agric. J. Dep. Agric.*, 18 : 35-42.
- PORTER (R.), 1950.— Compétition au sein de groupements végétaux aquatiques dans les lagunes de la Côte-d'Ivoire. *Bull. Soc. Bot. France*, 4 (6) : 109-112.
- PORTER (R.), 1951.— Les variations des ceintures hydrophytiques et graminéo-hélophytiques des eaux vives du système lagunaire de la Côte-d'Ivoire. *Bull. Inst. de l'AFN*, 13 (4) : 1011-1028.
- ROBSON (T.O.), 1976.— A review of the distribution of aquatic weeds in the tropics and sub-tropics. In : C.K. Varshney, J. Rzoska (Eds), *Aquatic Weeds in Southeast Asia*. The Hague, Dr. W. Junk : 25-30.
- ROBYNS (W.), 1956.— Le genre *Eichhornia*, spécialement *E. crassipes* (Jacinthe d'eau) au Congo Belge. *Bull. Acad. Sci. Colon*, 1 : 1116-1137.
- ROOM (P.M.), FORNO (I.W.) et TAYLOR (M.F.J.), 1984.— Establishment in Australia of two insects for biological control of the floating weed *Salvinia molesta*. *Bull. Ent. Res.*, 74 : 505-516.
- ROOM (P.M.) et GILL (J.Y.), 1985.— The chemical environment of *Salvinia molesta* Mitchell : Ionic concentrations of infested waters. *Aquatic Botany*, 23 : 125-135.
- ROOM (P.M.), HARLEY (K.L.S.), FORNO (I.W.) et SANDS (D.P.A.), 1981.— Successive biological control of the floating weed *Salvinia*. *Nature*, 294 : 78-80.
- ROOM (P.M.) et THOMAS (P.A.), 1985.— Nitrogen and establishment beetle for biological control of the floating weed *Salvinia* in Papua New Guinea. *Journ. of Appl. Ecology*, 22 : 139-156.
- SCOTT (W.E.), ASHTON (P.J.) et STEYN (D.J.), 1979.— Chemical control of the water hyacinth on Hartbeespoort Dam. Pretoria, Water Research Commission, 84 p.
- TACKHOLM (V.) et DRAR (M.), 1950.— Flora of Egypt. Vol. II, Cairo, Fouad I University Press.
- TOERIEN (D.F.), CARY (P.R.), FINLAYSON (C.M.), MITCHELL (D.S.) et WEERTS (P.G.J.), 1983.— Growth models for *Salvinia molesta*. *Aquatic Botany*, 16 : 173-179.
- VAAS (K.F.) et SACHIAN (M.), 1949.— On the ecology of some small lakes near Buitenzorg, Java. *Hydrobiologia*, 1 : 238-250.
- WILD (H.), 1956.— Water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mat.) Solms) in Southern Rhodesia. Proceedings of Second Symposium on African Hydrobiology and Inland Fisheries : 127-129.
- WILD (H.), 1961.— Harmful aquatic plants in Africa and Madagascar. *Kirbia*, 2 : 1-66.
- WILLIAMS (R.H.), 1956.— *Salvinia auriculata* Aublet : The chemical eradication of a serious aquatic weed in Ceylon. *Trop. Agric.*, 33 (2) : 145-157.
- WRIGHT (A.D.), 1981.— Biological control of water hyacinth in Australia. Proceedings of the Fifth International Symposium on Biological Control of Weeds, Brisbane, 1980 : 529-535.

LE ZOOPLANCTON

Marc PAGANO et Lucien SAINT-JEAN

Les études récentes sur le zooplancton des lagunes ivoiriennes ne concernent que la lagune Ébrié. Elles visent à préciser l'importance et le rôle que joue ce compartiment dans le fonctionnement de ce milieu et viennent compléter quelques travaux antérieurs (RAHM, 1964 ; LEBORGNE et DUFOUR, 1979 ; REPELIN, 1985) sur les thèmes suivants : 1° définition et évolution des communautés ; 2° biomasse du peuplement et de ses composantes ; 3° répartition et migration verticale ; 4° taux d'activité (nutrition, développement, croissance, fécondité, production, respiration et excrétion).

Les données d'échantillonnage ont été récoltées au cours de points fixes de 24 heures répartis sur deux cycles annuels (1981-82 et 1984-85) dans cinq sites qui constituent un échantillon des principales conditions écologiques trouvées en lagune : Bingerville, situé dans l'est, région périodiquement envahie par les eaux de crue de la Comoé et où la salinité varie saisonnièrement entre 0 et 20 g . l⁻¹ environ ; Biétri (zone estuarienne urbaine ; salinité atteignant 30 g . l⁻¹ ; station polluée eutrophe) ; Boulay (zone estuarienne rurale ; pauvre en phytoplancton) ; Mopoyem et Tiegba (ouest ; salinités faibles variant de 1 à 6 g . l⁻¹ environ) (fig. 1). Les stations se situent à l'intérieur de baies, le chenal attenant à ces baies n'ayant été prospecté qu'en 1984-85 et dans trois de ces sites : Bingerville, Mopoyem et Tiegba. Excepté Biétri, tous ces sites se caractérisent par l'absence de gradient vertical notable de température, de salinité et de concentration en seston sur toute la colonne d'eau. À Biétri, la station est située à l'entrée d'une baie périodiquement stratifiée, où l'on trouve une couche profonde anoxique productrice d'H₂S (cf. III-2).

Les facteurs environnementaux considérés sont la température (T), la salinité (S) et la quantité de seston inférieur à 64 µm, exprimée en chlorophylle *a* (chl), carbone (C), azote (N) et phosphore (P). Ils sont mesurés deux fois, à l'aube (de 5 à 6 h) et en milieu de journée (de 12 à 14 h), à partir d'échantillons prélevés avec un tube en PVC de 4 m de long et de 4 cm de diamètre plongé verticalement dans le milieu et représentant « la colonne d'eau ». Le zooplancton est prélevé la nuit (de 20 à 22 h) par traction verticale du fond jusqu'en surface d'un filet cylindro-conique de 40 cm de diamètre d'ouverture et de 64 µm de vide de maille (PAGANO et SAINT-JEAN, 1989).

En plus de ces données de terrain, des données expérimentales (méthodologie précisée dans les chapitres suivants et dans les travaux cités) ont été recueillies. Il s'agit : 1° d'observations *in situ* sur la fécondité et l'ingestion (mesures de fluorescence intestinale, analyses bactériennes des contenus intestinaux) de *A. clausi* et sur la respiration et l'excrétion du mésozooplancton réalisées au cours du cycle de 1981-82 ; 2° d'expériences de laboratoire sur le développement et la croissance de *A. clausi* réalisées entre 1980 et 1983.

On signalera que les conditions environnementales des deux cycles diffèrent sensiblement sur le plan de la salinité dans l'ouest (3 à 6 g . l⁻¹ en 1984-85 contre 1 à 4 g . l⁻¹ en 1981-82) et sur celui de la concentration en chlorophylle, plus élevée en 1984-85 dans toutes les stations sauf Bingerville.

Peuplement et biomasse

Le peuplement est relativement diversifié et dominé par des formes d'origine marine (tabl. I). Si l'on prend en compte les espèces rares, ce peuplement comprend en effet la plupart des 57 taxons signalés par RAHM (1964) peu de temps après l'ouverture du canal de Vridi, ainsi que plusieurs espèces récemment identifiées : des cyclopidés et harpacticoidés (DUMONT et MAAS, 1988), le calanide *Pseudodiaptomus hessei*, et les mysidacés *Rhopalophthalmus* sp. et *Mesopodopsis slabberi* (SORBES, comm. pers.). D'après les données générales sur le régime alimentaire des organismes zooplanctoniques fournies par la littérature (BOUGIS, 1974 ; HART, 1977 ; ITOH, 1970 ; BINET, 1978 ; UCHIMA, 1979), le peuplement serait principalement constitué de formes algivores-détritivores. Les carnivores connaissent cependant des périodes de grande prolifération localisées dans l'espace ou dans le temps. Il s'agit, en région estuarienne et en saison sèche, de chaetognathes, de méduses, de cténophores, de nauplii de cirripèdes, et, dans l'est, en saison des crues, du rotifère *Asplanchna* et des stades terminaux de *M. ogunnus*. Peuvent y être également ajoutées les larves planctoniques de poissons et peut-être les mysidacés, qui sont nombreux à partager un tel régime (FULTON, 1982 ; BREMER et VIJVERBERG, 1982 ; MURTAUGH, 1983 ; NERO et SPRULES, 1986).

DÉFINITION ET ÉVOLUTION DES COMMUNAUTÉS

Une analyse en composantes principales de l'ensemble des données des deux cycles — effectifs des principaux taxons et variables environnementales (ARFI *et al.*, 1987) — montre que la variation combinée de la salinité et de la concentration en chlorophylle est associée à une évolution spatiotemporelle du peuplement marquée par la succession dans l'espace et le temps de trois communautés principales, les communautés lagunaire, continentale et marine.

Dans cette évolution (fig. 2), la communauté lagunaire occupe une position centrale correspondant à des salinités moyennes (4 à 15 g . l⁻¹) et à des quantités de chlorophylle allant de 10 à 50 µg . l⁻¹. Le peuplement est relativement abondant, peu diversifié et dominé par *A. clausi*, *P. hessei*, des larves de mollusques et des mysidacés. Cette communauté est permanente dans la partie ouest et apparaît saisonnièrement dans la région centre-est, en saison humide lorsqu'on se rapproche du canal de Vridi (Boulay, Biétri) et en saison sèche lorsqu'on se rapproche de la Comoé (Bingerville).

La communauté marine est associée à des salinités élevées (30 g . l⁻¹) et à des biomasses algales faibles (< 5 µg chl a). Le peuplement est moins abondant, plus diversifié et dominé par des formes telles que *Penilia*, *Evadne*, *Paracalanus*, *Temora*, des chaetognates, appendiculaires, doliolés, salpes, méduses, *Lucifer*..., dont certaines abondent dans le milieu marin côtier (BINET, 1977 et 1978). Cette communauté se rencontre à Boulay au cours de la grande saison sèche (février à mai), période durant laquelle les apports d'eaux marines oligotrophes prédominent largement sur les apports d'eau douce.

La communauté continentale est associée à des salinités quasiment nulles et à des biomasses algales faibles (< 5 µg chl a). Le peuplement est peu abondant et caractérisé par la présence d'espèces d'eau douce telles que *Mesocyclops ogunnus*, *Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*, *Bosmina longirostris*.

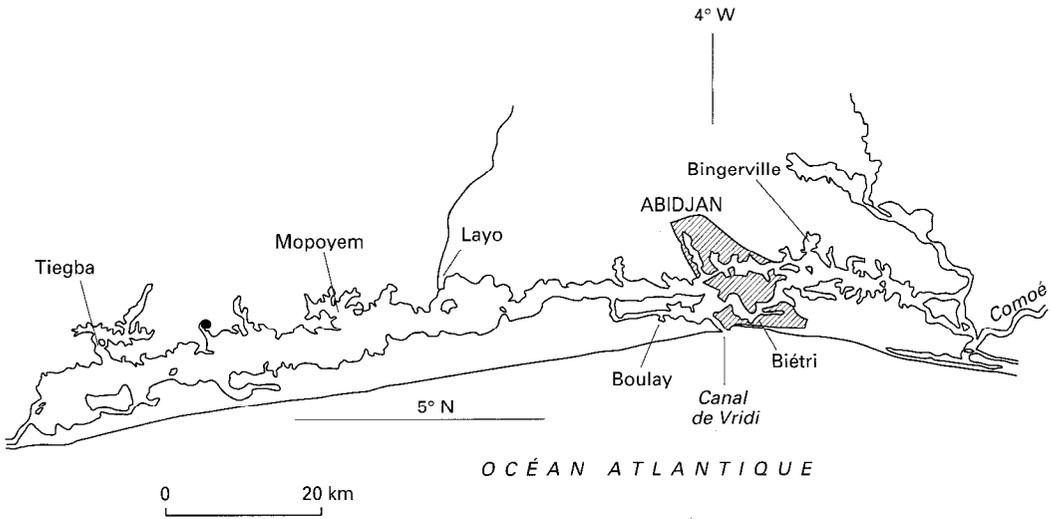


Figure 1
Les stations étudiées.

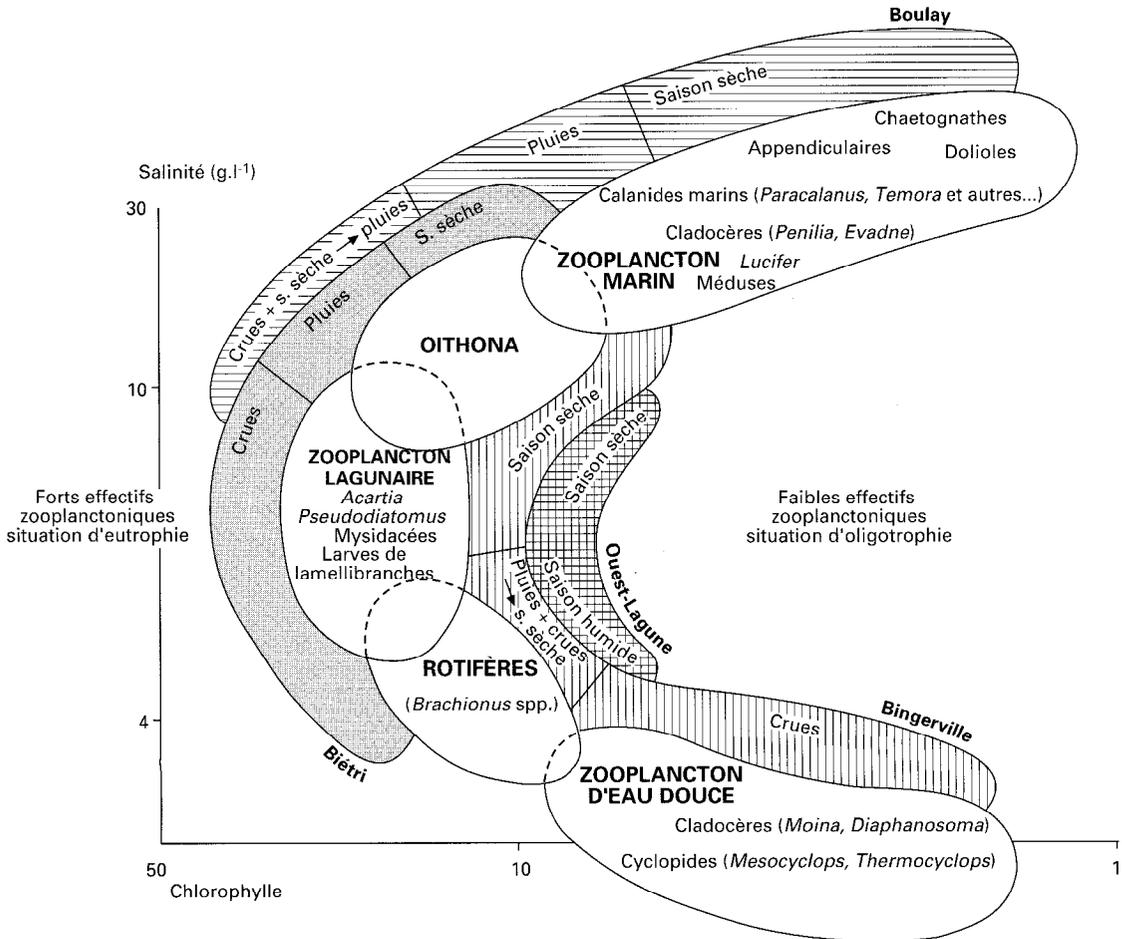


Figure 2

Représentation schématique de l'évolution spatiotemporelle des communautés zooplanctoniques. Les ordres de grandeur des variations de la concentration en chlorophylle et de la salinité sont représentés à titre indicatif.

TABLEAU I
Principaux groupes faunistiques rencontrés, avec leur répartition régionale approximative

	Aires de répartition			Remarques
	Est	Estuaire	Ouest	
Tintinides		*,S		Boulay, saison sèche
<i>Brachionus plicatilis</i>	*,S	*,S	*	présent ou abondant jusqu'à des salinités de 25 g.l ⁻¹ essentiellement des formes d'eau douce (Bingerville)
autres rotifères	*,S (ED)			
<i>Penilia, Evadne</i>		*,S		Boulay principalement oligohaline (crue de la Comoé à Bingerville) oligohaline ; <i>Bosmina</i> , Chydoridae
<i>Moina, Diaphanosoma</i>	*,S (ED)			
autres cladocères	*,S (ED)			
<i>Acartia clausi</i>	*,S	*,S	*	plage de salinité allant de 1 à 30 g.l ⁻¹ et plus plage de salinité allant de 0 à 20 g.l ⁻¹
<i>Pseudodiaptomus hessei</i>	*,S		*	
<i>Paracalanus</i>		*		salinités moyennes et élevées ; abondante à Boulay
<i>Temora</i>		*,S		Boulay principalement
autres calanides		*,S		Boulay principalement
<i>Oithona brevicornis</i>	*,S	*	*,S	plage de salinité allant de 2-3 à 30 g.l ⁻¹ et plus Boulay principalement
<i>Oncea, Corycaeus,</i>		*		
<i>Mesocyclops ogunnus</i>	*,S (ED)			oligohaline (crue de la Comoé à Bingerville) eaux oligo- et mésohalines
autre cyclopidés	*	*	*	
Harpacticoïdes	*	*	*	
Mysidaces	*,S	*,S	*	absence à Biétri
Isopodes, amphipodes				
<i>Lucifer</i>		*,S		
Méduses	*	*		
Chaetognathes		*,S		Boulay et Biétri principalement
Appendiculaires		*,S		Boulay principalement
Doliolés et salpes		*,S		Boulay principalement
Zoés de crabes		*		principalement à Boulay
Larves de lamellibranches	*	**	*	Larves de gastéropodes * * *
Larves de polychètes		*		abondantes à Biétri
Larves de poissons	*	*	*	abondantes dans l'estuaire
Oeufs de poissons	*			abondants dans l'estuaire et la nuit

* = significativement présent toute l'année ; *,S = saisonnièrement abondant ; ED = formes d'eau douce.

Elles se développent à Bingerville, principalement dans la baie, avec l'arrivée massive des eaux de crue de la Comoé.

Le stade intermédiaire entre les communautés marine et lagunaire est marqué par un important développement de *O. brevicornis* ; il s'installe par exemple dans l'ouest en 1984-85 du fait de salinités plus élevées qu'en 1981-82. Le stade intermédiaire entre les communautés lagunaire et continentale est marqué par la prolifération des rotifères, avec *Brachionus plicatilis*, mais aussi parfois (à l'est) *Filinia*, *Keratella*, *Hexarthra* et *Asplanchna* ; il s'observe par exemple pendant la saison des pluies à Bingerville.

Le peuplement de Biétri représente un cas d'évolution liée à la pollution en zone estuarienne. Il est essentiellement dominé par *A. clausi* et *O. brevicornis*. En saison sèche, les communautés se rapprochent de celles observées à Boulay, *A. clausi* et *O. brevicornis* étant accompagnés par des formes « marines », alors qu'en saison humide on se rapproche plutôt d'un zooplancton lagunaire.

COMPOSITION DU PEUPEMENT EN TERMES DE BIOMASSE

Les biomasses ont été calculées après évaluation des poids individuels des différents organismes suivant diverses méthodes (SAINT-JEAN et PAGANO, 1987).

Les biomasses moyennes des cinq stations en 1981-82 et 84-85 sont voisines, s'établissant respectivement à 79 et 64 mgPS . m⁻³ (tabl. II). Le peuplement est dominé par *A. clausi* (plus de 50 % en moyenne), *O. brevicornis* et *P. hessei*, ces trois espèces et les copépodes dans leur ensemble constituant 89 % de la biomasse totale. Les rotifères et les cladocères ont une biomasse réduite (de 4 à 5 %), mais peuvent être importants localement ou de façon épisodique, notamment, pour les cladocères, au sein des communautés marine et continentale.

TABLEAU II

Intervalles de variation de la salinité (S), biomasses moyennes de seston (exprimées en chl a et en C), de zoo- et macroplankton, et répartition des diverses composantes du zooplancton (en % de la biomasse) :
Ac (*A. clausi*), Ph (*P. hessei*), Ob (*O. brevicornis*), CLRO (cladocères + rotifères),
MOPO (larves de mollusques et polychètes)

Stations	Cycles	S	Biomasses planctoniques				Répartition des espèces ou groupes					
			Seston µmol chla.l ⁻¹ mg C.m ⁻³		Zoopl. mg PS . m ⁻³	Macropl.	Ac	Ph	Ob en %	CLRO	MOPO	
Bingerville												
baie	1981-82	0-17	6,6	1526	61,4	6,9	56,0	5,4	20,5	10,4	1,3	
baie	1984-85	0-19	7,0	1386	70,5	24,7	55,3	10,1	21,7	7,1	3,3	
chenal	1984-85	0-19	5,2	971	91,8	16,9	69,4	2,3	23,9	0,4	1,4	
Biétri												
baie	1981-82	6-30	22,8	3219	159,6	1,2	69,4	0,2	16,0	1,1	8,6	
baie	1984-85	4-28	55,7	3397	67,2	1,0	53,0	0,4	35,0	2,1	7,4	
Boulay												
baie	1981-82	8-32	3,3	1312	116,4	16,1	48,6	0,0	11,3	4,6	2,1	
baie	1984-85	6-24*	7,7	776	67,6	16,2	40,8	0,6	30,6	2,7	3,1	
Mopoyem												
baie	1981-82	1-4	9,6	2051	16,6	1,8	58,4	17,5	0,0	5,4	15,1	
baie	1984-85	4-6	27,5	2431	48,7	15,9	53,6	27,1	6,2	9,9	3,1	
chenal	1984-85	5-6	12,2	1138	60,1	15,4	52,4	15,1	13,3	10,5	8,3	
Tiegba												
baie	1981-82	1-4	7,2	1858	42,2	44,0	61,6	26,1	0,0	1,2	8,5	
baie	1984-85	3-7	34,9	3160	65,0	35,7	54,2	36,8	2,5	4,9	0,8	
chenal	1984-85	3-7	36,6	2709	57,4	21,3	47,9	37,6	5,2	7,3	1,6	
Moyenne												
baie	1981-82	0-32	9,9	1993	79,2	14,0	60,0	4,4	13,0	3,7	5,8	
baie	1984-85	0-24	26,6	2230	63,8	18,7	51,3	14,1	20,1	5,2	3,6	

* pas d'échantillonnage entre janvier et avril.

Le méroplancton ne constitue qu'un pourcentage assez faible de la biomasse (1,5 à 10,5 %, contre 2,8 à 34,8 % des effectifs) (tabl. II). Il est pour l'essentiel constitué par des larves de mollusques benthiques (toutes stations), des polychètes (Biétri), et des zoés de crabes. Ces dernières ne sont abondantes qu'en saison sèche à Boulay (surtout), Biétri et Bingerville, ce qui confirmerait la localisation en zone estuarienne de l'aire de ponte de *Callinectes latimanus*, le crabe de lagune le plus commun en eaux libres (CHARLES-DOMINIQUE et HEM, 1981). De même, les œufs pélagiques de poissons sont surtout récoltés à l'est et en zone estuarienne, dans l'aire de ponte présumée des formes susceptibles de produire de tels œufs : *Ethmalosa fimbriata* et *Liza* spp. principalement (ALBARET, comm. pers.).

En revanche, bien qu'estimée à partir d'une technique d'échantillonnage inadaptée, la biomasse du macroplancton (larves de poissons, crustacés supérieurs) semble élevée, équivalant en moyenne au quart de celle du zooplancton. Cette biomasse est très faible à Biétri (pas de mysidacés du fait de l'existence d'une couche anoxique profonde) et particulièrement forte dans l'ouest : 22 mg . m⁻³, soit 38 % de la biomasse du zooplancton (moyenne de toutes les stations) en 1984-85, et 23 mg (78 %) en 1981-82 dans les baies (tabl. II). Dans toutes les stations sauf Biétri, ce groupe est dominé par les mysidacés, particulièrement dans l'ouest (99 %).

STRUCTURE EN TAILLE

La structure en taille est ici exprimée en termes de biomasses (fig. 3). Dans son ensemble, le peuplement se caractérise par une taille moyenne relativement faible. Les structures les plus homogènes se situent au cœur de la saison sèche à Boulay (plus grande taille moyenne) et dans l'ouest. Le pourcentage de petites formes (< 280 µm), nauplii, rotifères et larves de mollusques essentiellement, est faible à Boulay, ainsi qu'à Bingerville et à Biétri, surtout au cœur de la saison sèche. Ces formes sont plus abondantes dans l'ouest, de façon permanente, et à Bingerville et Biétri, en saison humide.

VARIATIONS SAISONNIÈRES ET RÉGIONALES DE BIOMASSE

L'écart entre les biomasses minimales et maximales est toujours important (4 et 375 mg en 1981-82 ; 1 et 285 mg en 1984-85), et correspond à des variations saisonnières et (ou) géographiques parfois significatives.

Sur le plan des variations saisonnières, les données des deux cycles précédents, confirmant les données antérieures (REPELIN, 1985), montrent que la biomasse totale tend en moyenne à être plus élevée en saison sèche (et chaude) qu'en saison « humide » (et froide) (fig. 4). Cependant, ces variations diffèrent en fonction des conditions locales : influence de la Comoé dans l'est, influence marine dans l'estuaire, absence de grands bouleversements hydrologiques dans l'ouest (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). C'est ainsi qu'à Boulay la biomasse totale reste relativement constante durant toute l'année malgré des changements importants de la composition du peuplement entre les saisons sèche et humide (fig. 5). Une forte et brève poussée, signalée lors des études antérieures (DUFOUR et LEBORGNE, 1979 ; REPELIN, 1985), se produit pendant la période de transition entre saison sèche et saison de pluies (mai-juin). Elle correspond au développement de *A. clausi* et est associée à la baisse de salinité et à l'enrichissement du milieu que provoquent les premières pluies. Dans les autres stations, les variations se rapprochent de la courbe moyenne, avec des maxima plutôt décalés vers le début de la saison sèche à Biétri et vers la fin de cette saison dans l'ouest et à Bingerville. À Bingerville, dans la baie, les minima s'observent au début de la saison des pluies (mai-juin), au moment de la chute de salinité, résultant de la quasi-disparition de *Oithona* et de l'effondrement de *Acartia*. Les formes de la communauté continentale se développent ensuite et maintiennent la biomasse à un niveau moyen. Dans le chenal, la variation est plus forte, notamment du fait d'un lessivage plus intense par les eaux de crue très pauvres en plancton (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

Au niveau des espèces, on constate que la biomasse de *A. clausi* suit approximativement les mêmes variations que la biomasse totale, excepté à Boulay (disparition de *A. clausi* au cœur de la saison sèche)

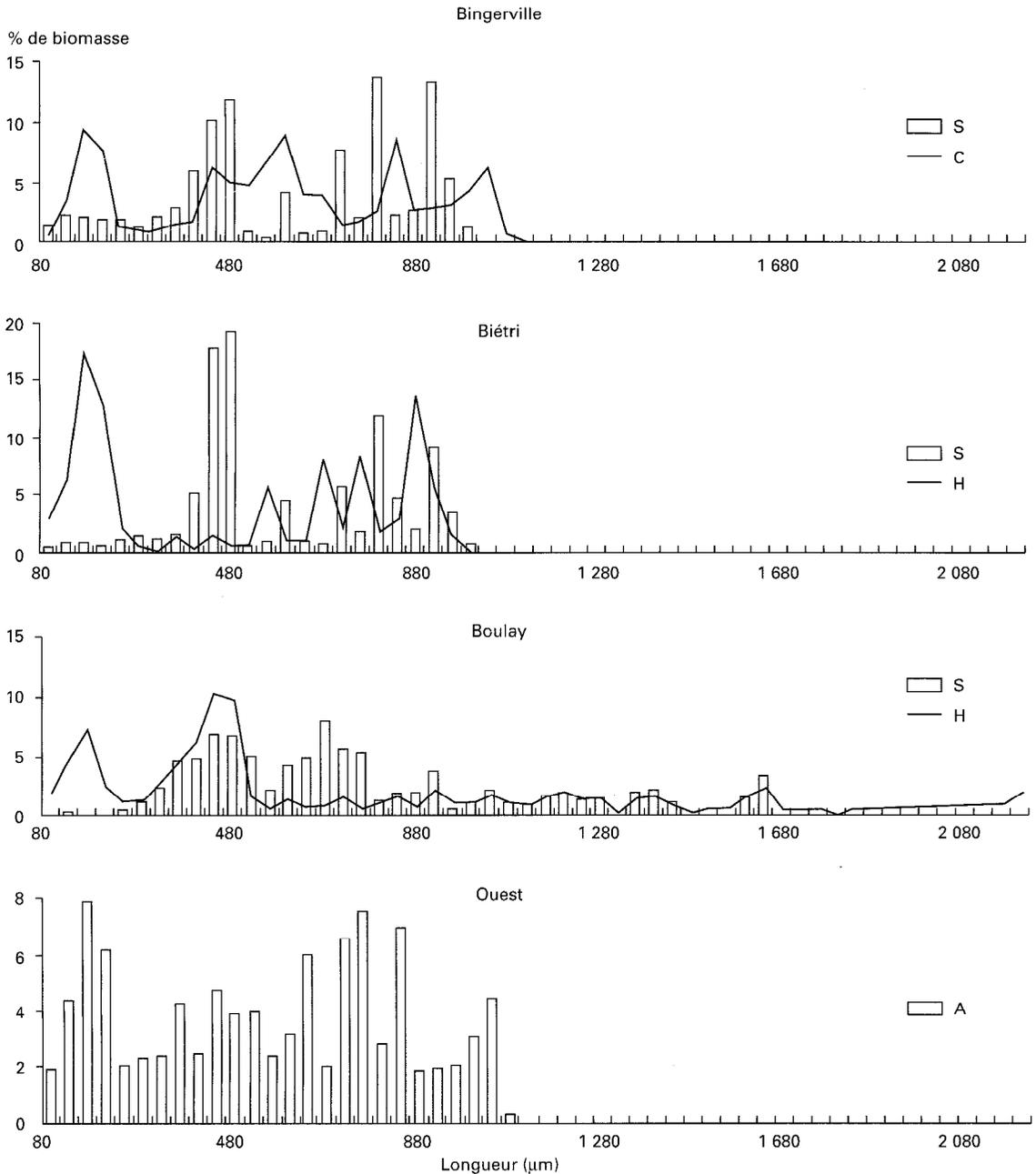


Figure 3

Répartition de la biomasse en fonction de la taille (longueur céphalothoracique pour les copépodes et longueur totale pour les autres organismes), en saison sèche (S), des crues (C), et en saison humide (H) ou pour l'ensemble de l'année (A). Données de 1984-85.

et à Bingerville (disparition pendant le maximum de crue de la Comoé) (fig. 5). *P. hessei* est absent dans la zone estuarienne, abondant de juillet à octobre-novembre à Bingerville (pluies et crue), et pendant toute l'année dans l'ouest. Dans cette région, ce calanide tend à présenter ses maximums d'abondance en saison sèche, occupant parfois une position dominante (Tiegba). À l'inverse, *Oithona* prédomine

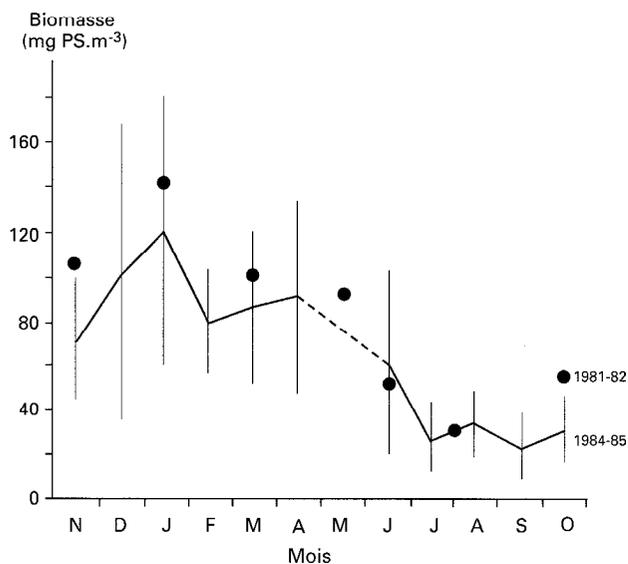


Figure 4

Variation saisonnière de la biomasse moyenne (avec intervalle de confiance) des cinq stations.

dans les deux stations estuariennes, où il abonde toute l'année, ainsi qu'à Bingerville, où il diminue dès le début de la saison des pluies pour disparaître pendant la crue de la Comoé.

Des différences semblent exister entre chenal et baie sur le plan de la biomasse totale (voir ci-dessus à Bingerville) et sur celui de la composition, avec une plus grande abondance de *Oithona* et des formes de la communauté marine dans les chenaux de l'ouest et de Bingerville. Les données disponibles sont insuffisantes pour mettre en évidence et analyser un éventuel (et probable) « effet de baie ».

Il semblerait également, et cela se vérifie dans les deux cycles, que les densités soient plus élevées dans la région centre-est que dans l'ouest, du moins en saison sèche. Les différences entre ces deux régions tendent à s'atténuer en 1984-85, essentiellement par remontée des biomasses dans l'ouest, et surtout à Mopoyem, lorsque la salinité dans cette région approche les 5 g . l⁻¹.

Les variations de biomasse entre les deux cycles sont non significatives à Tiegba, Boulay et Bingerville, malgré une augmentation de la concentration en phytoplancton dans les deux premières de ces stations (tabl. II). À Biétri et Mopoyem (baie), on observe au contraire une évolution nette et opposée entre les deux cycles. À Biétri, en 1984-85, il y a une diminution de la biomasse moyenne, qui correspond surtout à un effondrement de la biomasse de *Acartia* en saison humide, avec un développement relatif de *Oithona* et une évolution du peuplement vers la dominance des formes de petite taille à forte productivité potentielle (rotifères). La diminution de biomasse est ici associée à une augmentation de la concentration en chlorophylle. À Mopoyem, il y a une augmentation de la biomasse des principales composantes du peuplement (*A. clausi*, *P. hesssei* et *O. brevicornis*), associée à une augmentation de la concentration en chlorophylle et de la salinité. Aucune interprétation simple et convaincante de ces évolutions ne peut être proposée sur la base des données disponibles.

Une analyse des corrélations partielles portant sur les variables environnementales et la biomasse totale (BT) ou la biomasse de *A. clausi* (BA) a été effectuée par station et pour l'ensemble des données d'échantillonnage. Elle montre que seules la température dans l'ouest et la salinité à Boulay et à Bingerville, ou ces deux facteurs à la fois lorsqu'on traite l'ensemble des données, expliquent des pourcentages significatifs de la variance totale de BT ou BA. Cependant, ces pourcentages sont faibles, de sorte qu'aucun modèle prédictif satisfaisant des variations de biomasse en fonction des facteurs environnementaux ne peut être proposé.

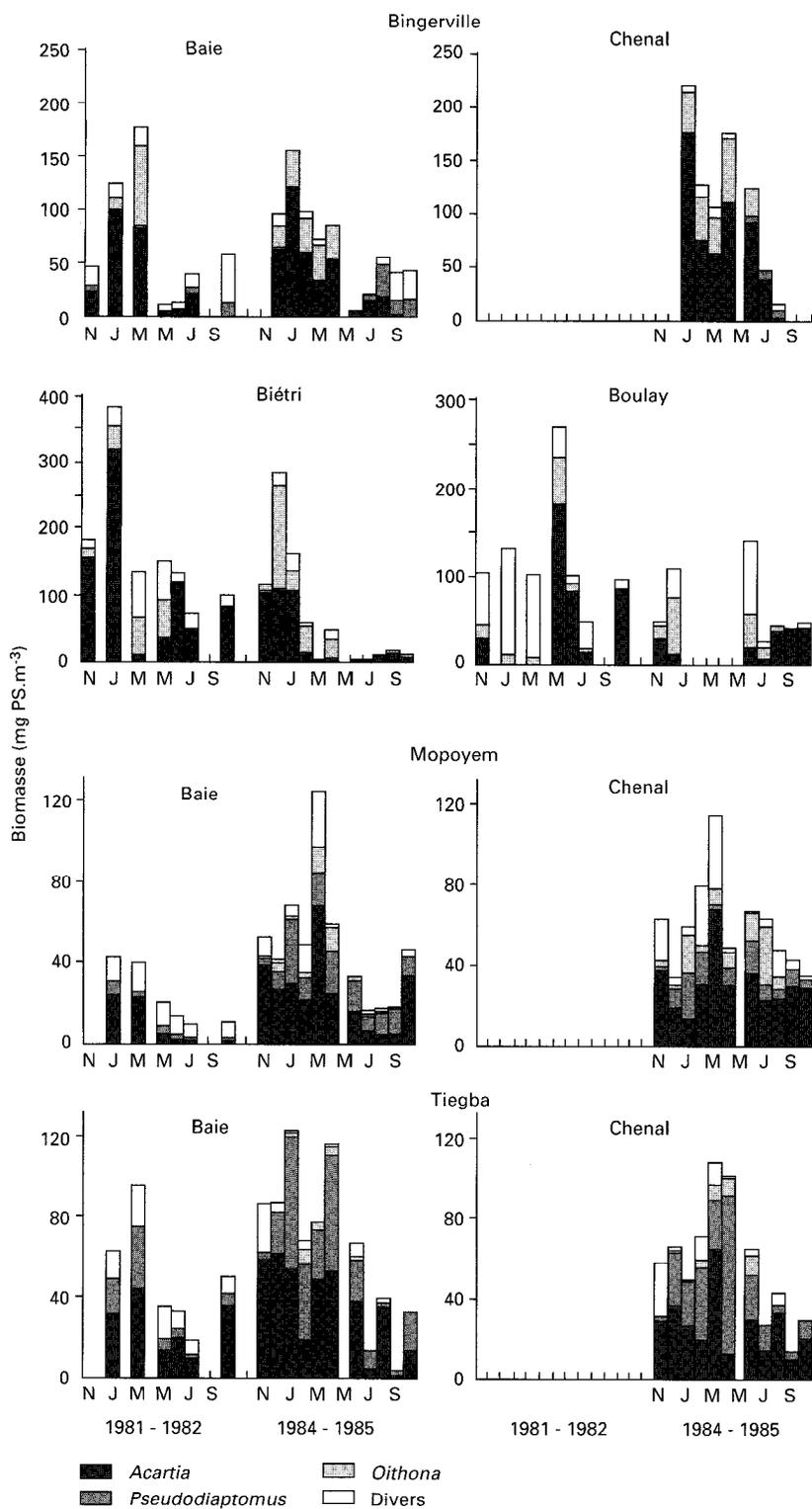


Figure 5

Variation saisonnière de la biomasse des principales espèces ou groupes d'organismes dans les cinq stations. Le groupe des divers est essentiellement constitué par des formes marines à Boulay et Biétri, par des formes continentales ou des rotifères à Bingerville et par des larves de mollusques et des rotifères dans l'ouest.

Répartition verticale

La répartition verticale a été principalement étudiée en 1984-85 à Mopoyem et à Bingerville, deux baies non stratifiées, peu profondes (4 m) et exposées aux vents (SAINT-JEAN et PAGANO, 1990). Dans ces deux stations, la nuit (de 20 à 22 h), tous les organismes se répartissent de façon quasi homogène dans la colonne d'eau (fig. 6a). Le jour (de 13 à 17 h), deux types de répartition sont observés. Les organismes de petite taille, larves de mollusques (LMO), rotifères (ROT), nauplii de toutes les espèces (N, NP, NO), copépodites et adultes de *O. brevicornis* (CAO), présentent une répartition de type nocturne, alors que les organismes plus grands, copépodites et adultes de *A. clausi* et de *P. hessei* (CAP), mysidacés (non représentés sur la figure), se concentrent en profondeur. Chez *P. hessei* et chez les mysidacés, le phénomène de concentration est très marqué, aucun ou presque aucun individu n'étant capturé en pleine eau le jour. Chez *A. clausi*, il s'accroît depuis le stade C1 (en moyenne 17 % des individus concentrés dans une couche de 20 cm au-dessus du fond représentant environ 5 % de la colonne d'eau), jusqu'au stade adulte (45 %) (fig. 6). Ce type de répartition est la cause principale d'une baisse importante de l'efficacité de collecte de ces formes le jour, avec, par exemple, des densités diurnes 5 fois plus faibles que les densités nocturnes chez les adultes de *A. clausi*, et aucune capture de jour pour les adultes de *P. hessei* (PAGANO et SAINT-JEAN, 1989).

La répartition verticale a également été étudiée à deux reprises en milieu stratifié (station de Biétri) (CAUMETTE *et al.*, 1983). Les répartitions observées sont différentes, on ce sens que : 1° les nauplii et *Oithona* y présentent une répartition non homogène et tendent à se concentrer en profondeur de jour comme de nuit (fig. 6 b, c, d) ; 2° la quasi-totalité (6c ; 18 h) ou une fraction importante (6d ; 21 h) des copépodites et adultes de *A. clausi* restent en profondeur en début de nuit, à proximité ou au contact de la zone anoxique.

Une interprétation de ces répartitions verticales observées et des migrations qu'elles impliquent a été proposée par CAUMETTE *et al.* (1983) et SAINT-JEAN et PAGANO (1990), malgré l'absence de données sur les répartitions crépusculaire et aurorale et le manque d'informations précises quant aux facteurs susceptibles d'interférer sur le comportement migratoire : rythmes d'alimentation du zooplancton ; gradients quantitatifs et qualitatifs de la nourriture potentielle en pleine eau ; concentration, qualité et accessibilité des particules nutritives situées à proximité du fond (nature, abondance, répartition) ; rythme d'alimentation des zooplancophages (voir notamment HUNTLEY, 1985 et KERFOOT, 1985).

En milieu non stratifié exposé aux vents (cas de Mopoyem et de Bingerville), les répartitions seraient essentiellement régies par les **variations d'éclairement** (processus de descente aurorale et de remontée crépusculaire des organismes) et par les **mouvements turbulents** liés aux vents. En général, ces mouvements varient de façon régulière en cours de journée, naissent vers 9 h, s'amplifient en milieu de journée et diminuent vers 16 à 18 h pour cesser la nuit. Les répartitions au petit matin, du fait de l'absence de turbulence, seraient fonction du type de réaction ou de sensibilité à la lumière des organismes et de leur vitesse de descente. Les répartitions observées en milieu de journée résulteraient des répartitions aurorales, plus ou moins modifiées par les mouvements turbulents, compte tenu de la profondeur atteinte par ces organismes et de leur réaction ou de leur capacité de résistance aux mouvements turbulents. Une illustration en est donnée par le cas extrême des copépodites et adultes de *P. hessei* et des mysidacés qui, après avoir atteint la zone à faibles turbulences proche du sédiment, sont capables de s'y maintenir. On ne peut exclure toutefois que la concentration diurne en profondeur, notamment chez *P. hessei* et les mysidacés, corresponde aussi (ou surtout) à un phénomène d'évitement des prédateurs chassant à vue en pleine eau.

En ce qui concerne les répartitions observées à Biétri, on rappellera que cette station est à l'abri des vents et présente deux stocks potentiels de nourriture, l'un situé dans l'épilimnion et essentiellement constitué de matériel algal, et l'autre situé à la limite supérieure de l'hypolimnion anoxique et constitué de thio-bacilles et de bactéries photosynthétiques (CAUMETTE *et al.*, 1983). Les répartitions matinales (6b et 6d,

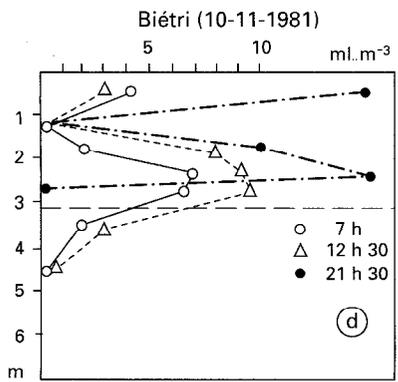
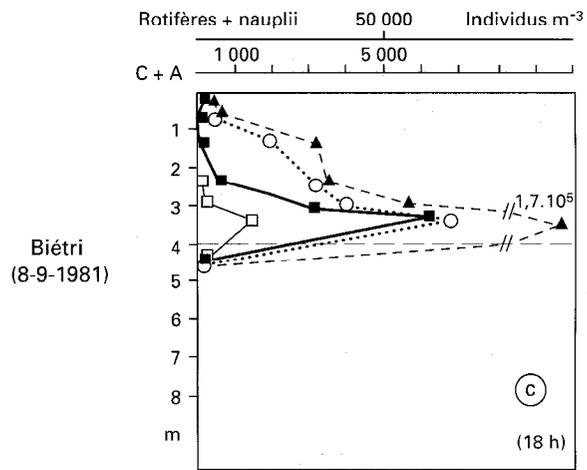
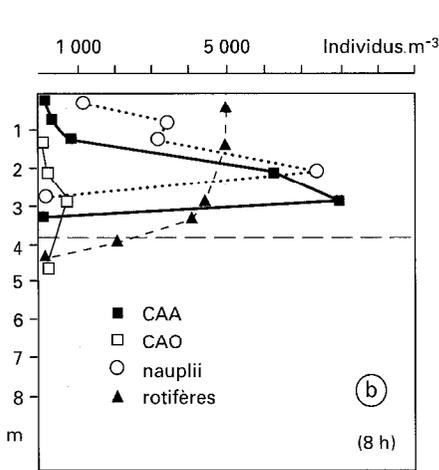
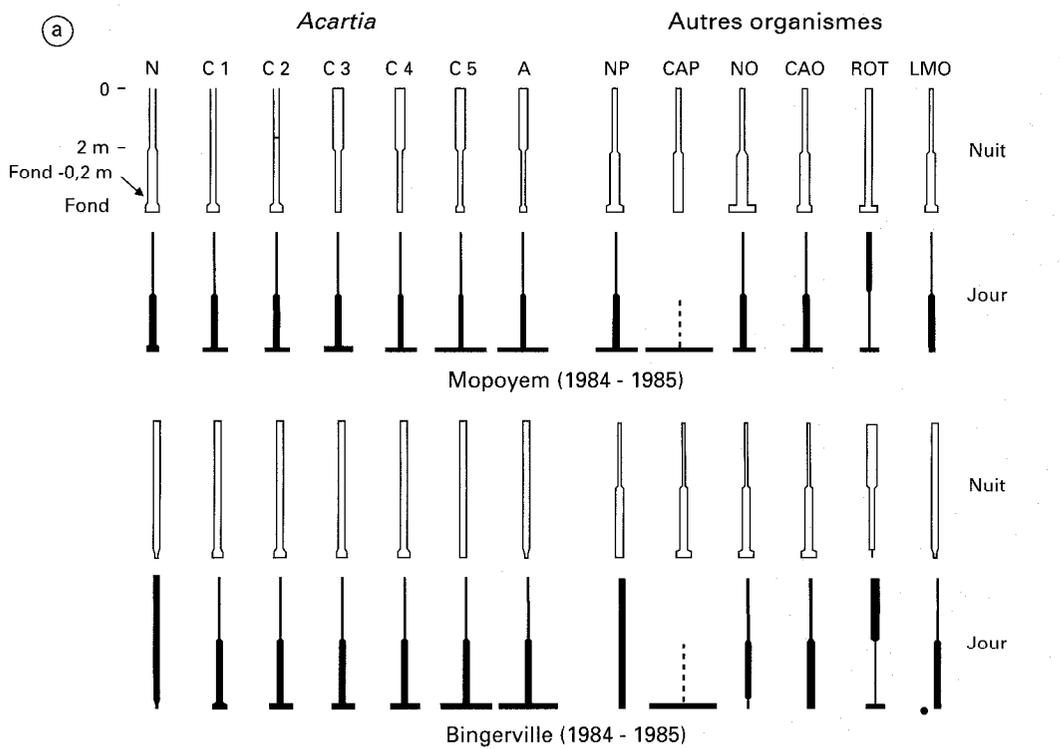


Figure 6
Répartition verticale diurne et nocturne des organismes, dans les zones sans gradient vertical, stations de Mopoyem et Bingerville; expression en pourcentage de la biomasse par unité de surface (a), et dans un milieu stratifié, station de Biétri; expression en nombre d'individus par niveau (b, c) ou en volume de plancton (d).
N, C, A = nauplii, copépodites, adultes; NA, NP, NO = nauplii de *A. clausi*, de *P. hessei* et de *O. brevicornis*; CAA, CAP, CAO = copépodites et adultes des mêmes espèces; ROT = rotifères; LMO = larves de mollusques.

8 h et 7 h) et de mi-journée (6d, 12 h 30) sont dans l'ensemble cohérentes avec les interprétations précédentes, les gradients de densité créés par la plongée aurorale des organismes n'étant pas ici détruits par les mouvements turbulents (station à l'abri des vents). De même, la répartition nocturne du stock de copépodes et adultes de *A. clausi* observée le 10-11-1981 à 21 h 30 (fig. 6d) traduit une certaine remontée des organismes en pleine eau la nuit. Cependant, le fait que cette remontée ne soit pas totale (partition du peuplement entre la surface et la zone juste au-dessus de la chimiocline) et l'absence de remontée crépusculaire massive en pleine eau de l'ensemble des organismes constatée lors des observations du 8-9-1981 (fig. 6c), sont en contradiction avec ces interprétations. Ces « anomalies » pourraient résulter de décalages, de retards dans le processus de remontée. Toutefois, la présence du stock de matériel nutritif constitué de bactéries phototrophes situé au niveau de la chimiocline a conduit à proposer une autre interprétation (CAUMETTE *et al.*, 1983). Les répartitions dans cette station résulteraient d'une compétition (ou d'une combinaison) entre les facteurs éclaircissement et nourriture, le comportement de remontée crépusculaire étant contrebalancé par l'attraction exercée par le stock de bactéries phototrophes. Cette interprétation implique diverses conditions, notamment qu'il y ait, en moyenne et dans le cas de *A. clausi*, une certaine atténuation, ou un décalage, du rythme de nutrition caractérisé, à Bingerville et Boulay, par une intensification de l'activité alimentaire centrée sur 16 heures (PAGANO et SAINT-JEAN, 1985 et *infra*). Il n'existe aucune preuve directe qu'il en soit ainsi, une atténuation du rythme de ponte, qui *a priori* découle du rythme d'alimentation, constatée dans cette station par rapport aux deux autres (SAINT-JEAN et PAGANO, 1983), pouvant toutefois le laisser supposer.

D'une façon générale, les données précédentes et celles recueillies antérieurement par REPELIN (1985) montrent que la lagune est un milieu extrêmement diversifié sur le plan des migrations ou des profils verticaux de répartition diurnes des organismes. Cette diversité répond à l'hétérogénéité du milieu sur les plans physico-chimique (avec différents types de stratifications) et morphologique (degré d'exposition aux vents, profondeur,...), ainsi qu'à l'hétérogénéité de répartition des zooplanctophages présumés et des conditions écologiques à proximité du fond, si tant est que ces facteurs jouent, dans le cas présent, un rôle décisif dans le comportement migratoire.

Nutrition

Les données sur la nutrition portent sur les adultes de *A. clausi* et reposent principalement, d'une part, sur des identifications bactériennes dans le tractus digestif effectuées dans la station de Biétri, et, d'autre part, sur des mesures de fluorescence intestinale effectuées à Boulay et Bingerville. Les observations réalisées à Biétri ont notamment montré que les adultes consommaient massivement les bactéries photosynthétiques se développant à Biétri au niveau de la chimiocline (CAUMETTE *et al.*, 1983).

Les mesures de fluorescence intestinale ont permis de mettre en évidence une variation nyctémérale de la réplétion associée à une variation parallèle de la concentration en chlorophylle (fig. 7a). L'analyse de ces résultats, détaillée dans PAGANO et SAINT-JEAN (1985), suggère l'existence d'un rythme d'alimentation, avec des maxima situés entre 14 et 20 heures et des minima entre 2 et 8 heures. Exprimée en poids de matière organique, la réplétion atteint jusqu'à 10 % du poids du corps. Les taux journaliers d'ingestion calculés à partir de ces résultats, en supposant que le temps d'évacuation du tractus digestif est de 45 minutes (KJORBØE *et al.*, 1985), sont respectivement de 71, 67 et 180 % du poids du corps pour les trois séries d'observations reportées sur la figure 7a.

Développement, croissance, fécondité et production

Ces aspects ont été abordés de façon inégale chez les trois principales espèces de copépodes, *A. clausi*, *P. hessei* et *O. brevicornis*.

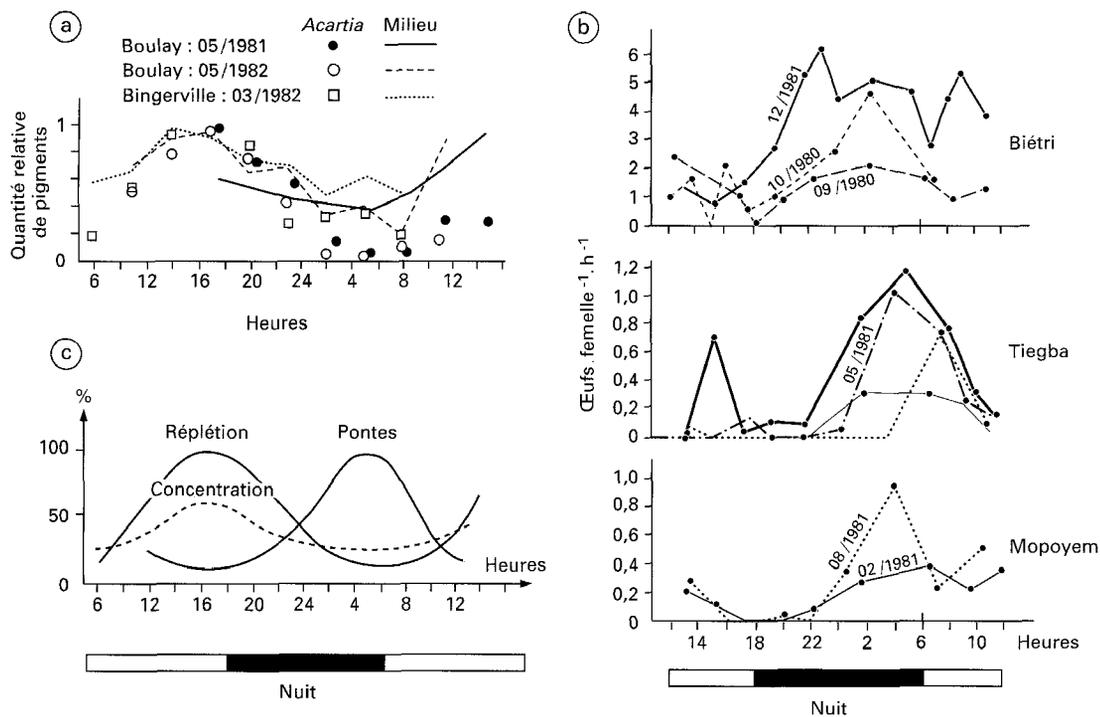


Figure 7

Variations journalières de la réplétion (quantités de pigments chlorophylliens et de matière organique) (a) et de la production horaire d'œufs (b), observées à différentes stations ou époques ; schéma des variations de ces deux paramètres ainsi que de la concentration en chlorophylle *in situ* (c).

La réplétion du pigment par adulte et les concentrations en chl sont exprimées par rapport à leurs maxima journaliers, soit en mars 1981, $1,25 \text{ ng} \cdot \text{ind}^{-1}$ et $12,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$; en mai 1981, $1,39 \text{ ng}$ et $25,3 \mu\text{g}$; en mai 1982, $0,28 \text{ ng}$ et $6,3 \mu\text{g}$.

DÉVELOPPEMENT, TAILLE, POIDS INDIVIDUEL, CROISSANCE ET PRODUCTION D'ŒUFS

Chez *Acartia clausi*, le développement et la croissance ont été étudiés en laboratoire sur des individus fraîchement collectés, mis en élevage pour des temps très courts (deux stades consécutifs au plus) dans les conditions (eau, température, salinité et nourriture) du lieu de prélèvement (PAGANO et SAINT-JEAN, 1983). La production journalière d'œufs a été essentiellement déterminée à partir de femelles prélevées et mises en élevage sur le lieu de pêche pendant des périodes de 24 heures (SAINT-JEAN et PAGANO, 1983).

Les observations expérimentales sur le développement et la croissance ont mis en évidence l'existence : 1° de durées de développement embryonnaire (De) très courtes, qui varient entre 0,35 et 0,47 jour dans la gamme de températures observées en lagune, et qui correspondent à la moitié environ de la durée d'un stade copépodite moyen (D) ; 2° d'un allongement faible mais significatif de la durée des deux derniers stades copépodites par rapport aux trois premiers ; 3° de différences entre individus mâles et femelles au niveau de la durée des stades C4 et C5 ; 4° d'une croissance en poids exponentielle au cours de la phase copépodite lorsqu'on considère l'ensemble des individus des deux sexes (taux de croissance des différents stades identique).

Les taux journaliers de production d'œufs (GF) varient entre 0,02 et $0,55 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$, et sont généralement plus faibles que les taux de croissance en poids au cours de la phase copépodite (GC compris entre 0,26 et $0,89 \mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$).

Dans toutes les stations, on observe un rythme nyctéméral de ponte, 63 à 78 % de la production journalière d'œufs ayant lieu entre 22 et 8 heures et 2 à 8 % entre 14 et 20 heures (fig. 7b). Ce rythme serait la conséquence du rythme de nutrition précédemment signalé, le maximum de ponte suivant d'environ douze heures le maximum de réplétion intestinale (fig. 7c). Ce laps de temps se situe dans la gamme des délais entre ingestion et production d'œufs observés en laboratoire chez divers copépodes marins, dont *A. tonsa*, par TESTER et TURNER (1990).

Un certain nombre de différences régionales sont observées : 1° le rythme de ponte est moins marqué et la production d'œufs plus élevée à Biétri que dans les autres stations (GF = 0,23 et 0,29 en 1981-82 et 1984-85, contre des valeurs comprises entre 0,01 et 0,15 pour le premier de ces cycles et entre 0,02 et 0,19 pour le second) ; 2° le taux de croissance GC est en moyenne plus élevé dans cette station que dans les autres (0,58 à 0,67, contre 0,30 à 0,40 en 1981-82 et 0,40 à 0,56 en 1984-85 dans les autres stations) ; 3° les populations de l'ouest (Mopoyem et Tiegba) ont une plus petite taille et des taux de croissance par stade copépodite (GS) plus faibles que l'ensemble des populations du centre-est (Boulay, Biétri et Bingerville), hormis les populations de petite taille qui s'installent pendant la période de dessalure qui précède l'onde de crue de la Comoé à Bingerville.

Des modèles empiriques liant les taux de développement, de croissance et de fécondité aux facteurs température (T) et nourriture (concentration en chlorophylle + phéopigments, Pi, ou en seston estimé par le phosphore, P), ont été établis (SAINT-JEAN et PAGANO, 1984) :

$$\frac{1}{De} = 0,1493 T - 1,770 \quad (1)$$

$$\frac{1}{D} = (0,1493 T - 1,770) \cdot \frac{0,6 \cdot Pi}{9 + Pi} \quad (2)$$

$$GC = \frac{1}{De} \cdot GS \cdot \frac{0,6 \cdot Pi}{9 + Pi} \quad (3)$$

où GS, taux de croissance par stade copépodite, est calculé d'après la relation $1/4 \log (W5/W1)$ où W1 et W5 sont les poids des copépodites 1 et 5 ;

$$GF = \frac{0,35 \cdot (P - 8)}{5 + P} \quad (4)$$

Une analyse de corrélations partielles portant sur les données de terrain suggère que les variations de taille et de GS sont liées à la salinité selon une relation curviligne (fig. 8).

Chez *Pseudodiaptomus hessei* et *Oithona brevicornis*, aucune observation expérimentale n'a été faite. Seules des données basées sur le dépouillement des échantillons ont été obtenues : nombre d'œufs, taille, relations longueur-poids (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). Les taux de croissance ont été établis sur la base de relations entre la durée des stades et la température empruntées à HART et ALLANSON (1975) et HART (1981), pour *P. hessei*, et à UCHIMA (1979), pour *O. brevicornis*. Le taux de production d'œufs a été estimé d'après la relation :

$$GF = \frac{NE \cdot WE}{De \cdot WF} \quad (5)$$

où NE, WE et WF désignent respectivement le nombre d'œufs, leur poids (constant) et le poids des femelles (déduit de leur longueur et des relations longueur-poids) (SAINT-JEAN et PAGANO, 1987) ; les valeurs de De sont calculées en fonction de la température sur la base de relations tirées des travaux cités.

Ces données permettent d'établir quelques comparaisons interspécifiques. Si l'on excepte des valeurs de GF très faibles observées à Boulay en 1981-82 (0,01), on constate ainsi que *A. clausi* présente les taux de production d'œufs les plus forts (en moyenne 0,13 en 1981-82 et 0,19 en 1984-85, contre 0,10-0,06 chez *P. hessei* et 0,03-0,05 chez *O. brevicornis*). Chez les trois espèces, la croissance en poids est exponentielle au cours de la phase copépodite ; les taux de croissance par stade copépodite sont pratiquement identiques (compris entre 0,45 et 0,49), mais on note des taux journaliers plus faibles chez *P. hessei* (0,26 pour les deux cycles, contre 0,38-0,52 chez *A. clausi* et 0,50-0,49 chez *O. brevicornis*).

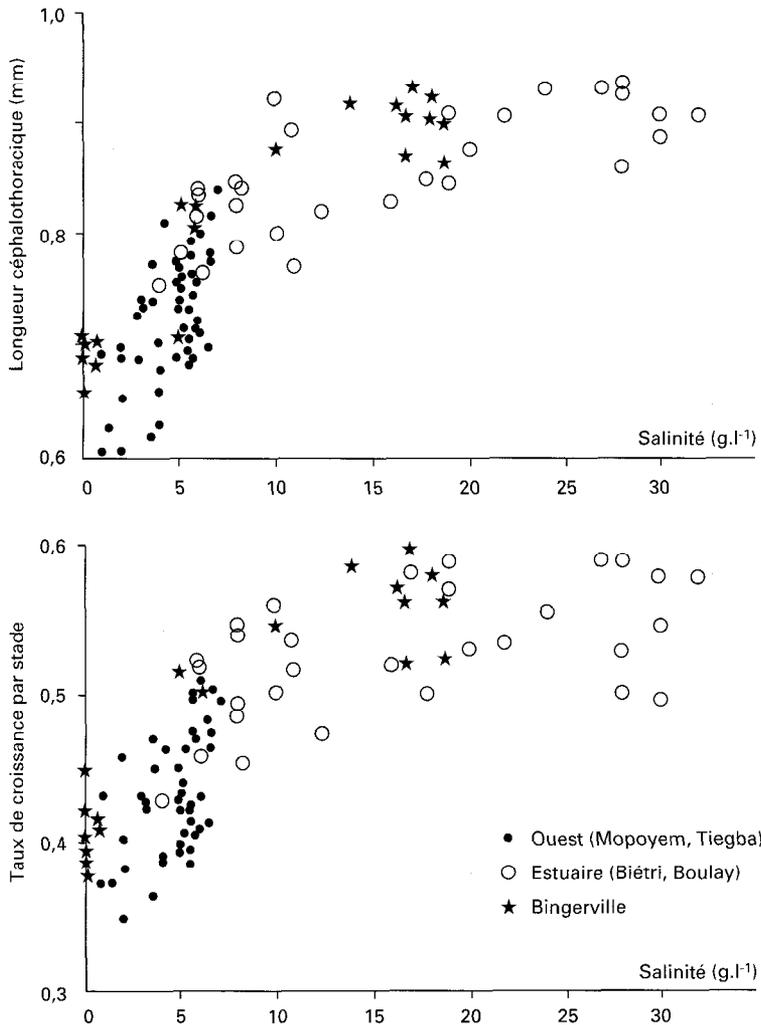


Figure 8

Variation de la longueur céphalothoracique et du taux de croissance par stade en fonction de la salinité chez la femelle de *Acartia clausi*. Données provenant des deux cycles et des cinq stations.

Une analyse de corrélations partielles effectuée sur l'ensemble des données d'échantillonnage montre : 1° que la taille est positivement (et seulement) corrélée à la concentration en pigments chez *P. hessei*, alors qu'elle l'est avec la salinité chez *A. clausi*, et sans doute aussi chez *O. brevicornis*, si l'on en juge par le fait que les populations de l'ouest ont une taille moyenne inférieure à celles du centre-est ; 2° qu'aucune de ces espèces ne présente de corrélation entre la fécondité (GF) et la salinité ; 3° que GF est corrélé à la concentration en pigments chez *A. clausi* (relation précédente) et *O. brevicornis*, ainsi, sans doute, que chez *P. hessei*, par le biais d'une liaison longueur des femelles-nombre d'œufs ($r = 0,662$, $p < 0,001$; $n = 67$) et de la relation taille-pigments ci-dessus.

PRODUCTION

La production journalière a été calculée d'après la méthode des croissances cumulées :

$$P = \text{BN} \cdot \text{GN} + \text{BC} \cdot \text{GC} + \text{BF} \cdot \text{GF}$$

où BN, BC et BF représentent les biomasses de l'ensemble des nauplii, des copépodites et des femelles, GN, GC, et GF étant les taux journaliers de croissance correspondants.

Chez les trois espèces GC est supposé identique pour tous les stades (croissance exponentielle), et calculé à partir des relations du paragraphe précédent. GN est déduit de GC en supposant la croissance exponentielle au cours de la phase nauplienne et les rapports GC/GN sont constants et égaux à 1,405 chez *A. clausi* (valeur observée), à 1,177 chez *P. hessei* et à 0,650 chez *O. brevicornis* (données de la littérature). Chez *A. clausi*, GF correspond aux valeurs observées *in situ* en 1981-82, et à des valeurs estimées en fonction de la concentration en phosphore [relation (4)] en 1984-85. Chez les deux autres espèces GF est calculé d'après l'expression (5). On suppose enfin que la production des mâles des trois espèces est nulle.

La comparaison des P/B journaliers moyens fait apparaître que *A. clausi* est l'espèce la plus productive, suivie de *Oithona* et de *P. hessei* (tabl. III). Les variations sont assez importantes, avec des valeurs extrêmes de 0,04 et 0,64 en 1981-82 et de 0,1 et 0,68 en 1984-85 chez *A. clausi* (0,05 à 0,26 chez *P. hessei* et 0,05 à 0,44 chez *O. brevicornis* sur l'ensemble des deux cycles). Aucun modèle saisonnier de variation du P/B ne semble se dégager. Chez *Acartia* ce résultat s'explique par le fait que le P/B suit dans une large mesure les variations, importantes et sans caractère saisonnier apparent, de la concentration en pigments chlorophylliens. Chez *Pseudodiaptomus* et *Oithona* les faibles variations régionales et saisonnières du P/B observées résultent aussi en partie du fait que le calcul de ce taux n'intègre que les variations relativement mineures de la température. Les valeurs moyennes de P/B calculées pour les périodes de présence de chacune des espèces sont peu différentes entre les cinq stations (tabl. III), excepté celles, très basses, de *A. clausi* à Boulay en 1981-82 (peu de jeunes et taux de ponte très faibles).

TABLEAU III

Poids individuel moyen (WM en $\mu\text{g PS}$), production journalière (P en $\text{mgPS}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{j}^{-1}$) et taux de production journalier (P/B en $\text{mg}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$), calculés pour les trois espèces principales de copépodes dans les différentes stations au cours des deux cycles annuels. PF = pourcentage de la production journalière consacrée à la reproduction

Stations	Années	<i>A. clausi</i>				<i>P. hessei</i>				<i>O. brevicornis</i>			
		WM	P	P/B	PF	WM	P	P/B	PF	WM	P	P/B	PF
Bingerville													
baie	1981-82	1,46	5,9	0,25	38	5,00	0,59	0,11	39	0,20	6,21	0,27	5
	1984-85	1,04	12,6	0,30	27	4,70	0,86	0,09	28	0,30	4,79	0,18	15
chenal	1984-85	nd	17,1	0,21	31	2,30	0,73	0,15	6	0,40	5,05	0,13	16
Biétri													
baie	1981-82	2,14	26,8	0,29	78	abs	abs	abs	abs	0,20	5,84	0,19	20
	1984-85	1,21	15,4	0,48	22	abs	abs	abs	abs	0,40	7,84	0,22	40
Boulay													
baie	1981-82	2,46	9,9	0,12	3	abs	abs	abs	abs	0,40	2,00	0,12	15
	1984-85	1,28	8,2	0,28	15	abs	abs	abs	abs	0,40	4,23	0,13	16
Mopoyem													
baie	1981-82	0,35	3,2	0,34	4	3,60	0,44	0,13	24	abs	abs	abs	abs
	1984-85	0,47	12,1	0,45	8	3,50	1,57	0,13	15	0,20	1,03	0,26	5
chenal	1984-85	0,66	11,2	0,36	10	4,10	1,03	0,12	17	0,20	2,11	0,24	6
Tiegba													
baie	1981-82	0,50	7,9	0,28	9	4,00	1,47	0,13	27	abs	abs	abs	abs
	1984-85	0,70	15,5	0,44	21	5,50	1,89	0,08	33	0,10	0,41	0,19	16
chenal	1984-85	0,67	12,1	0,43	17	6,00	1,78	0,08	37	0,20	0,84	0,21	15
Moyenne													
baies	1981-82	1,36	10,7	0,26	26	4,20	0,83	0,13	30	0,30	4,69	0,19	14
	1984-85	1,09	12,8	0,39	19	4,60	1,44	0,10	25	0,30	3,66	0,20	18

nd = non déterminé ; abs = espèce absente.

Les contributions des stades de développement à la biomasse et la production sont similaires chez les trois espèces, en ce sens que les adultes fournissent l'essentiel de la biomasse (entre 40 et 82 % en moyenne selon les espèces et les stations) et un pourcentage également variable et plus faible de la production totale (tabl. III, % PF). Cela montre notamment que le pourcentage de production transmissible sans conséquence importante ou directe sur le recrutement, *i.e.* la production par croissance des stades juvéniles, est voisin de 75 %, et serait légèrement plus fort (85 %) chez *O. brevicornis*.

Chez *Acartia*, le P/B augmente lorsque le poids individuel moyen (WMT) diminue selon la relation suivante :

$$\text{Log P/B} = -0,377 \cdot \text{Log WM} - 1,288$$

($r^2 = 0,325$; $n = 109$) (fig. 9).

Il s'agit d'une relation classique, similaire à celles que mentionne ZAIKA (1970) pour diverses espèces marines dont *A. clausi*. Une analyse de régression par sélection pas à pas des variables permet d'établir un modèle plus performant qui prend également en compte les facteurs environnementaux et explique 88 % de la variance totale :

$$\text{P/B} = \exp [-0,343 + 0,072 \cdot \text{Log Pi} - 0,088 \cdot \text{Log WM} + 0,03 \cdot \text{Log (S+1)} + 0,012 \text{ T}] - 1$$

La comparaison des P/B observés et estimés d'après ce modèle montre qu'il s'applique dans chaque station bien qu'il ait été établi à l'échelle de la lagune (ensemble des données). Les facteurs environnementaux agissent sur le taux de production par le biais des relations exprimant les taux de croissance et de fécondité, ainsi que par la relation sans expression mathématique de la figure 8. Le fort pourcentage de variance expliqué par le modèle est d'ailleurs partiellement attribuable à l'utilisation de ces relations.

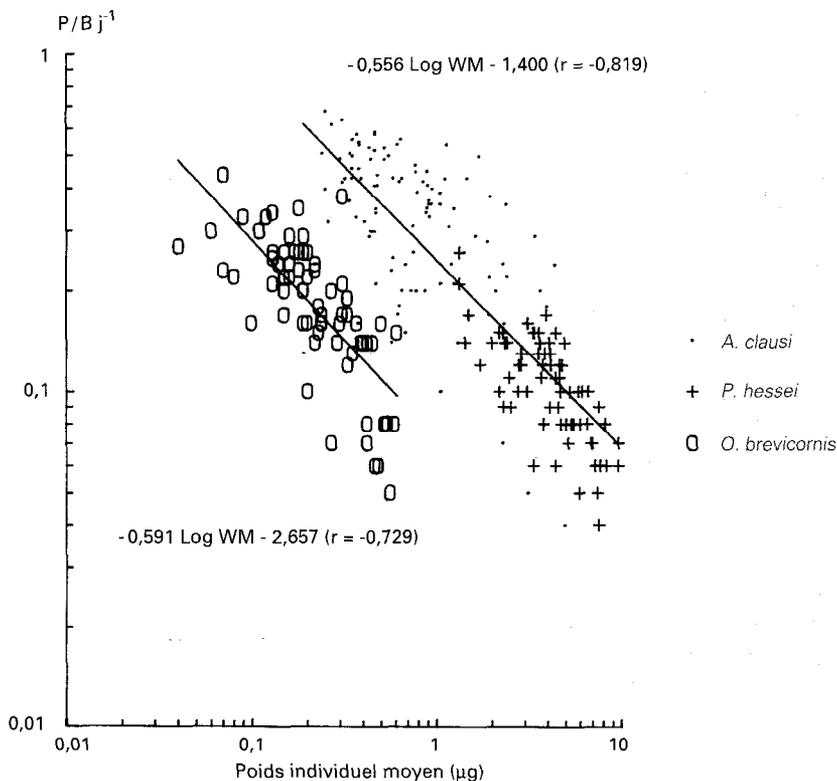


Figure 9

Variation du taux journalier de production (P/B) en fonction du poids individuel moyen chez les trois copépodes dominants du peuplement, et équation des droites d'ajustement (droites de régression) correspondantes.

Chez les deux autres espèces, on ne signalera que les relations entre le taux de production et le poids individuel moyen (fig. 9). Les deux calanides admettent une loi commune et la loi relative à *Oithona* est décalée vers le bas. Les individus de *O. brevicornis* étant plus petits (tabl. III : Wm), on peut considérer que ce décalage est en contradiction avec la loi générale de variation du P/B en fonction du poids qu'expriment séparément chacune des lois établies. Il pourrait provenir de la non-représentativité des données sur le développement appliquées pour estimer les productions de *P. hessei* et *O. brevicornis*.

Respiration et excrétion

Les mesures de respiration (consommation de O_2) et d'excrétion azotée et phosphorée (généralement deux mesures quotidiennes, l'une le matin et l'autre en milieu ou en fin d'après-midi) ont été effectuées en 1981-82 dans les cinq stations étudiées. Elles portent sur le mésozooplancton, soit, dans la plupart des cas, sur les stades terminaux de *A. clausi*. Les échantillons sont mis à incuber pendant 3 à 4 heures dans des flacons de 250 ml contenant de l'eau du milieu dépourvue de particules nutritives (données non publiées).

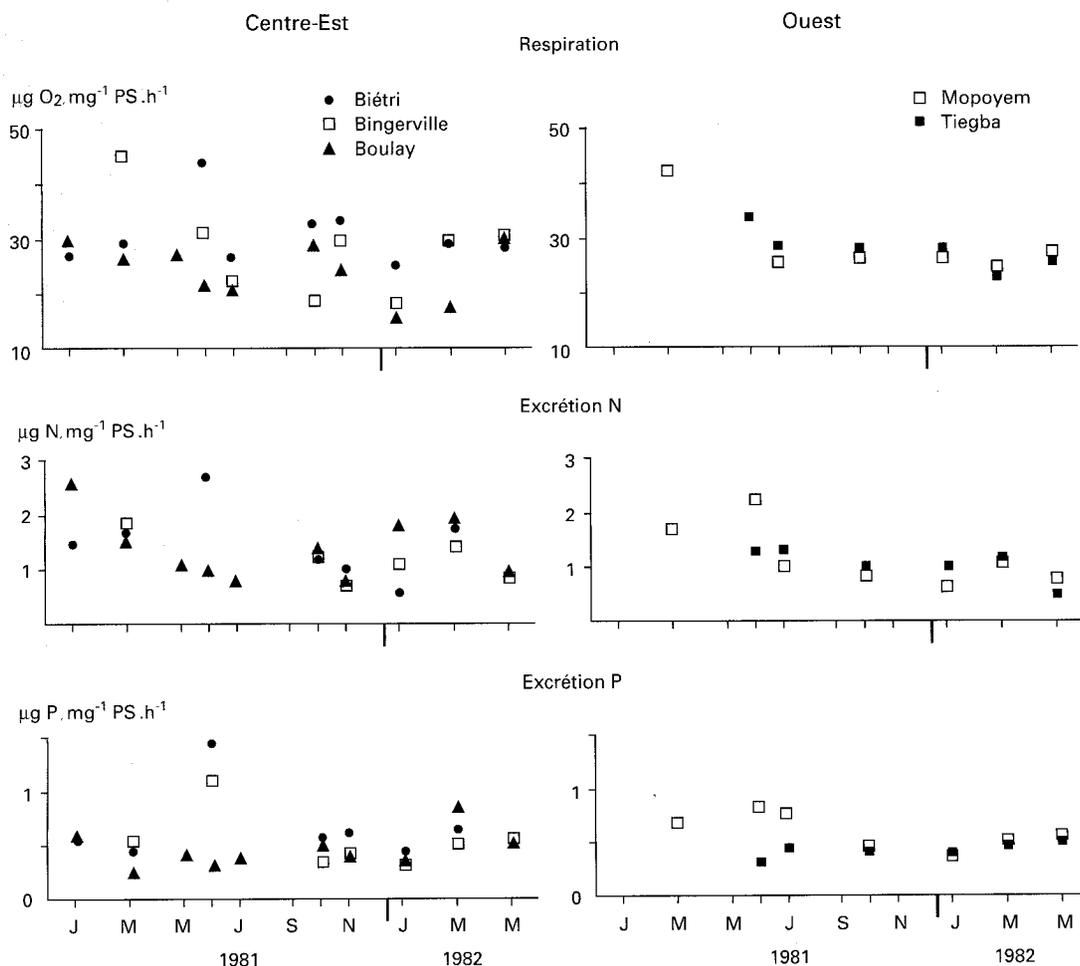


Figure 10

Variation du taux de respiration (R), des taux d'excrétion d'azote (N) et de phosphore (P) du mésozooplancton dans les cinq stations en 1981-82.

Les taux moyens journaliers observés dans les cinq stations (fig. 10) concordent dans l'ensemble avec les données antérieures (LEBORGNE et DUFOUR, 1979). Il apparaît que la variabilité est plus forte dans le centre-est que dans l'ouest. Aucune tendance bien nette ne se dégage sur le plan des variations saisonnières et régionales, sinon que les taux de respiration les plus élevés s'observent en saison sèche (et chaude), et les plus bas en saison humide (et froide). À noter également que ces taux sont plus élevés à Biétri, station la plus riche en chlorophylle, qu'à Boulay, station la plus pauvre. Une analyse de corrélations partielles confirme en partie ces remarques, seule l'influence de la température apparaissant significative. L'équation de régression correspondante est :

$$R = 4,85 \cdot \exp(0,059 T)$$

L'absence d'influence de la salinité, malgré la grande amplitude de variation de ce facteur à l'échelle lagunaire, s'expliquerait par l'euryhalinité de *Acartia*. Elle contraste avec l'influence qu'a ce facteur sur la taille, et suggère que le taux de croissance inférieur des populations des eaux oligohalines de l'ouest et de Bingerville n'est pas la conséquence d'une augmentation de leurs dépenses métaboliques.

Les rapports O/N observés sont en moyenne plus élevés dans les peuplements dominés par *A. clausi* (25,1) que dans les peuplements dominés par les formes marines à Boulay (10,2), témoignant d'un catabolisme à tendance glucido-lipidique dans le premier cas et protéolitique dans le second.

Bilan métabolique

Les bilans métaboliques des populations de *A. clausi* ont été établis à partir des données précédentes (production, respiration, excrétion) et sur la base des conditions suivantes : 1° un taux d'assimilation constant égal à 69,4 %, estimé d'après trois séries d'observations où l'ingestion était également mesurée ; 2° un quotient respiratoire égal à 1 (catabolisme glucido-lipidique) ; 3° une extrapolation aux premiers stades de développement des taux métaboliques mesurés sur les stades terminaux, d'après la relation générale liant le métabolisme d'un individu à son poids : $M = aW^{0,33}$ (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

La ration moyenne journalière exprimée en carbone est de l'ordre de 150 % du poids corporel et les pertes métaboliques représentent environ la moitié de la ration (tabl. IV). Des relations positives sont observées entre les différents termes du bilan (fig. 11). La relation entre les termes de production P et de

TABLEAU IV

Bilan métabolique du mésozooplancton dominé par *Acartia* et extrapolation à l'ensemble de la population (moyennes par station pour 1981-82)

WM = poids individuel moyen ; R, P, I et E = taux de respiration, de production, d'ingestion et d'excrétion ; K₁ et K₂ = rendements brut et net de production exprimés en %

Stations	WM	Carbone			R/P	K ₁	K ₂	Azote			Phosphore		
		R	P	I				E	I	K ₂	E	I	K ₂
Mésozooplancton													
Biétri	5,3	0,62	0,21	1,20	3,3	17,9	25,8	0,3	0,7	43,6	1,8	2,8	11,1
Bingerville	3,9	0,53	0,17	1,00	6,1	14,4	20,8	0,2	0,6	42,1	1,1	1,8	13,3
Boulay	4,5	0,50	0,06	0,81	8,7	7,8	11,2	0,2	0,4	25,5	1,0	1,5	6,2
Mopoyem	2,1	0,54	0,15	0,98	3,7	15,1	21,8	0,2	0,5	42,7	1,0	1,6	13,4
Tiegba	2,5	0,54	0,16	0,99	3,5	15,9	23,0	0,2	0,5	45,6	1,3	2,2	11,2
Ensemble de la population													
Biétri	2,1	0,77	0,29	1,52	2,6	19,2	27,7	0,3	0,9	45,1	2,1	3,4	11,7
Bingerville	1,5	0,79	0,25	1,48	3,1	16,9	21,8	0,3	0,8	44,0	2,1	3,3	11,1
Boulay	2,6	0,58	0,12	1,00	4,9	11,8	16,3	0,2	0,5	34,9	1,1	1,8	9,3
Mopoyem	0,4	0,93	0,35	1,83	2,6	19,2	28,1	0,4	1,0	51,1	1,7	2,9	17,8
Tiegba	0,5	0,86	0,29	1,63	3,0	17,5	25,1	0,3	0,9	48,8	2,1	3,5	12,7

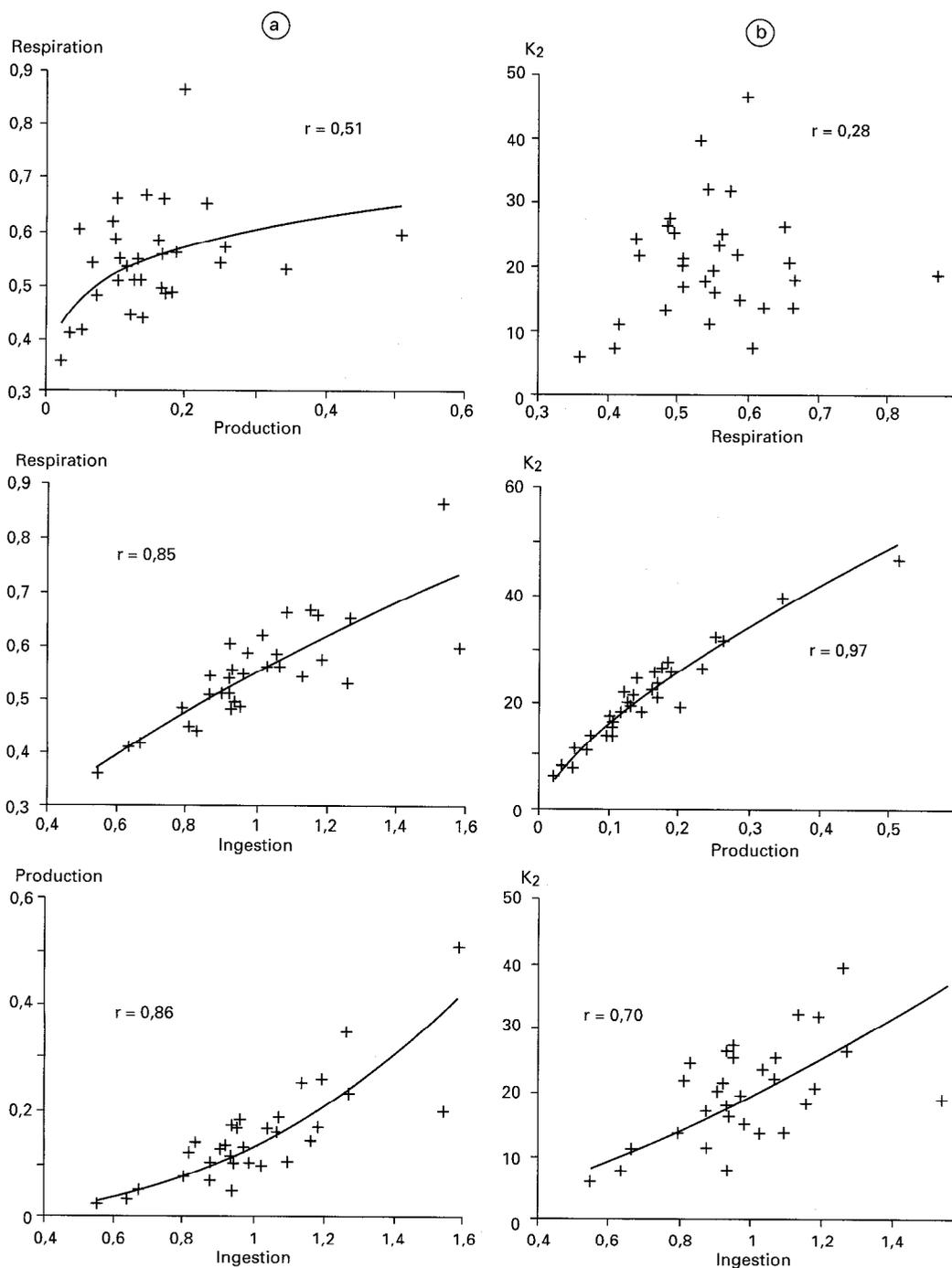


Figure 11

Relations entre les termes du bilan en carbone (a) et variation du rendement net de production K_2 avec la respiration, la production et l'ingestion (b). Données de 1981-82.

respiration R ($r = 0,504$; $p < 0,01$) est particulièrement intéressante dans la mesure où ces deux termes sont évalués indépendamment l'un de l'autre. La distribution des points suggère qu'il s'agit d'une relation curviligne, les pertes en carbone diminuant par rapport à la production au fur et à mesure que celle-ci augmente. Les rendements bruts de production ($K_1 = \text{production}/\text{ration}$) sont toujours inférieurs à 50 %.

Les rendements nets ($K_2 = \text{production/assimilation}$) sont en moyenne de l'ordre de 24 %, les plus élevés étant observés à Biétri et les plus faibles à Boulay. Ils sont corrélés positivement avec les différents termes du bilan, la meilleure relation étant observée avec la production. Par ailleurs, ils diffèrent suivant l'élément, étant forts en termes d'azote (45 %) et faibles en termes de phosphore (13 %). Ces différences sont en partie fonction des conditions d'établissement des bilans, mais rendent compte aussi d'un phénomène de rétention d'azote et d'une métabolisation plus intense et rapide du phosphore. Les rendements observés sont faibles. Dans une lagune tropicale, GERBER et GERBER (1979) observent toutefois des valeurs en termes de C encore plus faibles, estimant qu'il s'agit d'une caractéristique du zooplancton tropical attribuable à des taux de respiration relativement élevés. Les présents résultats concordent avec cette hypothèse. Cependant, si l'on se base sur les observations de CHERVIN (1978) (relation inverse entre le K_2 et le pourcentage de détritus dans la nourriture assimilée), la faiblesse de ces rendements pourrait également provenir de la qualité relativement médiocre de la nourriture naturelle disponible en 1981-82 (forte teneur en détritus).

Principaux facteurs contrôlant l'abondance, la répartition et l'activité des organismes

La synthèse des différents aspects de l'étude présentée ici permet de définir le type de contrôle qu'exercent les facteurs environnementaux sur l'activité, l'abondance et la répartition des organismes (tabl. V).

Il apparaît ainsi que tous les taux d'activité (fécondité, croissance, etc.), à l'exception des dépenses métaboliques, dépendent peu ou prou de l'ensemble des facteurs considérés. Curieusement, ces dernières sont indépendantes des deux facteurs qui présentent la plus forte variabilité spatiotemporelle en

TABLEAU V

Récapitulation synoptique de l'influence de la température, de la salinité et de la richesse trophique sur les peuplements, la biomasse et les taux d'activités. 0 = pas d'influence ; les signes + et - indiquent les influences positives ou négatives. Le nombre de signe est fonction du degré de la relation

	Communautés	Biomasses				Respiration Total	P/B	
		Ac	Ph	Ob	Bp		Ac	Ac
Ouest								
Température	0	+++	nd	nd	nd	+++	+	++
Salinité	+	0	0	+++	0	++	0	0
Rich. troph.	0	0	nd	nd	nd	0	0	+++
Estuaire								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	-	---	+	---	0	0	+
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++
Est								
Température	0	0	nd	nd	nd	0	+	0
Salinité	+++	+++	---	+++	++	0	0	+
Rich. troph.	+	0	nd	nd	nd	0	0	+++
Lagune								
Température	0	+	nd	nd	nd	++	+	+++
Salinité	++	++	---	+++	---	+++	0	+++
Rich. troph.	+++	0	nd	nd	nd	0	0	+++

Ac = *A. clausi* ; Ob = *O. brevicornis* ; Ph = *P. hessei* ; Bp = *B. plicatilis* ; nd = non déterminé.

lagune, la salinité et la concentration en particules nutritives. Ce résultat, bien qu'en partie lié aux conditions expérimentales (animaux non nourris), reflète le caractère euryhalin et euryèce d'*A. clausi*, espèce dominante dans les échantillons de mésozooplancton objet des mesures de respiration et d'excrétion.

La salinité joue un rôle fondamental à l'échelle lagunaire. Elle contrôle la composition du peuplement et influe sur les différences régionales de biomasse totale, avec, de façon générale, des biomasses supérieures en saison sèche dans la zone estuarienne et dans la zone est. Un examen des variations de l'ensemble des valeurs de biomasse des principales espèces en fonction de la salinité ne révèle pas de tendance particulière chez *A. clausi*, alors qu'il suggère que ce facteur agit à la manière d'un seuil chez les trois autres espèces (fig. 12). Le dépassement d'une salinité de l'ordre de 5 à 7 g . l⁻¹ correspond ainsi à une augmentation d'abondance chez *O. brevicornis* et à une diminution chez *P. hessei* et *B. plicatilis*. La diminution d'abondance de *P. hessei* et de *B. plicatilis* au-delà de ce seuil peut paraître surprenante, dans la mesure où ces deux espèces sont des formes d'eaux saumâtres qui, dans d'autres milieux, abondent à des salinités supérieures. Pour expliquer ce phénomène, on peut avancer l'idée d'une action indirecte défavorable de la salinité modifiant les compétitions interspécifiques, ou d'une sélection, sous la pression de l'environnement, de populations plus sténohalines (ouest).

Hormis chez l'espèce euryhaline *A. clausi* pour laquelle nous disposons d'observations détaillées, les modalités d'action de la salinité sur la fécondité, le recrutement et la croissance sont difficiles à établir sur la base des données disponibles. Une action positive de ce facteur sur la taille (et le taux de croissance par stade copépodite) a cependant été envisagée chez *O. brevicornis*. Cette influence se manifeste plus nettement chez *A. clausi*, avec un seuil, également voisin de 5 à 7 g . l⁻¹, au-delà duquel elle s'atténue ou s'annule (fig. 8a). Elle explique probablement en grande partie l'opposition entre les formes de petite taille des eaux oligohalines de l'ouest et de Bingerville, et les formes plus grandes qui peuplent la

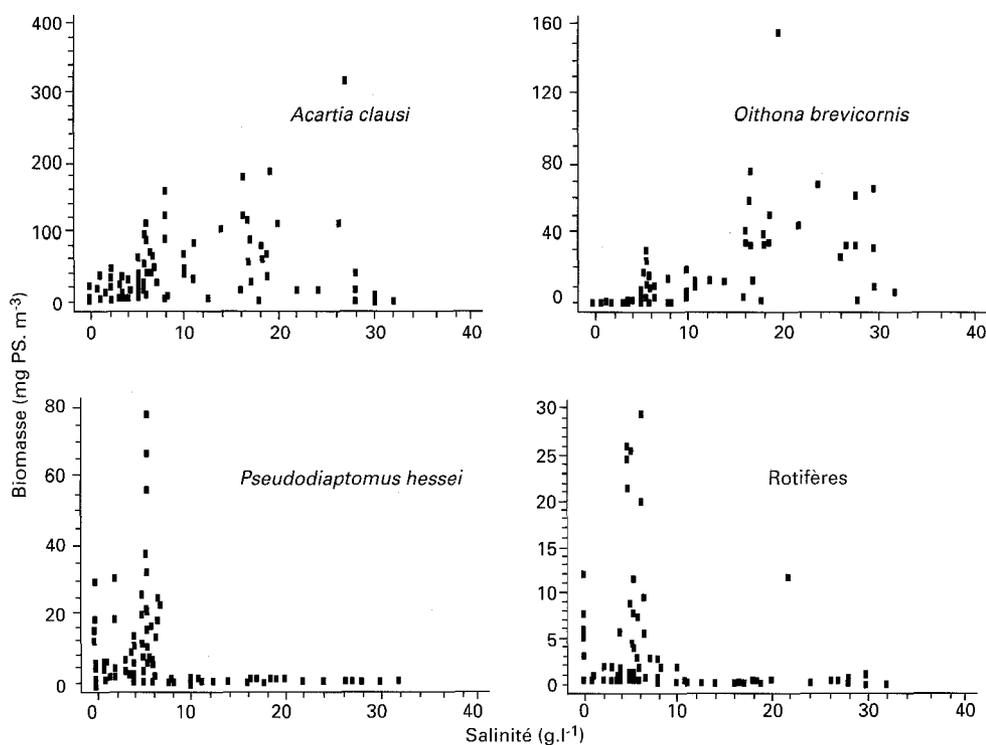


Figure 12

Variation de la biomasse en fonction de la salinité chez les copépodes et les rotifères (regroupant *B. plicatilis* et des espèces strictement d'eau douce). Ensemble des données.

zone estuarienne toute l'année et l'est en saison sèche. On signalera aussi une autre manifestation possible de l'influence de ce facteur, i. e. l'observation, chez un nombre important d'individus, dans l'ouest et à Bingerville, à des salinités de l'ordre de $1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ — qui représentent la limite inférieure d'occurrence de cette espèce — de ruptures de la cuticule dans la partie médio-dorsale de la carapace. Ces ruptures seraient susceptibles de résulter d'un déséquilibre osmotique trop fort ou durable entre le milieu intérieur et extérieur, ou de phénomènes pathologiques favorisés par un affaiblissement des organismes dû à des conditions défavorables de salinité (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). La diminution de taille peut ne pas correspondre à une réponse de type osmotique car elle ferait augmenter le rapport entre la surface de contact de l'animal avec l'eau et son volume tissulaire. Le fait que ces populations maintiennent des taux de production relativement élevés en milieu oligohalin (cf. tabl. III) serait plutôt en faveur de l'hypothèse d'une adaptation sélective permettant la « survie » de l'espèce dans des conditions défavorables, grâce à un métabolisme individuel plus faible en valeur absolue qui se traduit par un ralentissement de la croissance.

Quelles qu'en soient les modalités d'action, la salinité constitue un facteur limitant pour *A. clausi*. De ce fait la zone ouest, où les salinités avoisinent le seuil de $5 \text{ à } 7 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, correspond à un secteur sujet à de fortes variations interannuelles de la taille des individus. De même, l'élévation de biomasse constatée dans l'ouest en 1984-85 (pour des salinités de l'ordre de $4 \text{ à } 5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$), et les modifications de la composition et de l'abondance observées dans la zone est (e. g. la chute de biomasse d'*A. clausi* et de la biomasse totale dès le début de la saison des pluies à Bingerville), zone soumise à des variations saisonnières brutales de la salinité, peuvent résulter du même phénomène.

On signalera enfin qu'un seuil de salinité du même ordre semble également avoir une signification biologique pour d'autres organismes. Il correspondrait en particulier, selon nos données, à la limite supérieure du développement de fleurs d'eau à *Microcystis aeruginosa*, qui étaient particulièrement fréquentes dans l'ouest pendant le cycle oligohalin de 1981-82.

Le facteur trophique influe sur la composition du peuplement (tabl. V). La manifestation la plus évidente de cette influence est la dominance de *A. clausi* qui accompagne l'évolution vers l'eutrophie lorsqu'on passe de la zone estuarienne rurale (Boulay) à la zone estuarienne urbaine (Biétri), encore que le facteur trophique puisse masquer d'autres facteurs, non mesurés et plus directement liés à la pollution de cette baie. Les modalités d'action du facteur nutritif sur la croissance et la fécondité, donc sur le recrutement et le taux de production des populations, sont bien connues. Elles ont été identifiées chez *P. hessei* (fécondité) et *A. clausi* (durée de développement juvénile, croissance et fécondité), avec un seuil de concentration de $30\text{-}35 \mu\text{g chl} \cdot \text{l}^{-1}$, au-delà duquel cette influence s'atténue (SAINT-JEAN et PAGANO, 1984 ; PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

Ce seuil de concentration est tel que l'on peut, de façon générale, différencier la zone ouest et les régions polluées, où le facteur nutritif ne serait pas limitant, de la zone estuarienne et de la zone est, où il présenterait ce caractère, soit dans l'espace (opposition de la zone estuarienne rurale pauvre représentée par Boulay et des zones eutrophes de l'agglomération d'Abidjan), soit dans le temps (épisode « marin » de saison sèche à Boulay, et épisode continental de saison humide à Bingerville). Par ailleurs les données sur le seston (teneur en débris et structure dimensionnelle) et ce que l'on sait de la sélection des particules par les copépodes permettent de penser que des limitations alimentaires passagères sont susceptibles d'intervenir en toutes régions chez ces organismes.

La température est le seul facteur à avoir une action décelable et positive sur les dépenses métaboliques (respiration). Comme les conditions trophiques, on sait qu'il agit aussi sur la vitesse de développement, donc sur le recrutement et le taux de production. Il ne s'agit pas à proprement parler d'un facteur limitant, bien qu'il semble partiellement responsable, d'après les analyses de corrélation, des variations saisonnières de biomasse importantes observées dans l'ouest (tabl. V). Le fait que son influence sur la biomasse ne se manifeste que dans l'ouest est sans doute directement lié à la faible variation des conditions hydrologiques dans cette région.

La hiérarchie salinité-conditions trophiques-température qui se dégage des analyses n'est guère surprenante, dans la mesure où elle correspond aux principales caractéristiques de la lagune Ébrié (fortes amplitudes des variations de la salinité, biomasses de seston généralement fortes, températures élevées et peu variables).

Importance du zooplancton dans les transferts de matière

CONTRIBUTION AU RECYCLAGE DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE

Cette contribution ne peut être estimée de façon significative, faute d'informations sur les flux au sein du phytoplancton (assimilation et différentes formes d'azote excrétées et dissoutes). On peut cependant penser qu'elle est faible, car l'azote et le phosphore excrétés journalièrement ne représentent en moyenne, en 1981-82, que 0,5 % et 3,3 % des concentrations en azote et en phosphore dissous. Il en serait de même en ce qui concerne la contribution du zooplancton à la production dite de régénération, bien que la forme azotée principalement rejetée par les copépodes soit de l'azote ammoniacal directement assimilable par le phytoplancton (LEBORGNE, 1986).

RELATION ZOOPLANCTOPHAGES-ZOOPLANCTON-PHYTOPLANCTON, BROUTAGE ET RENDEMENT ÉCOLOGIQUE

Rapports zooplanctophages/zooplancton

Ces rapports ne peuvent être évalués avec certitude, puisque l'on ne connaît pas de façon précise la nature et l'abondance des consommateurs de zooplancton, qu'il s'agisse de zooplanctophages stricts ou d'omnivores. Il convient cependant de noter que, en supposant que les mysidacés appartiennent à l'une de ces catégories et en ne prenant en considération que ces seuls consommateurs de zooplancton, on aboutirait, pour la zone ouest, à des rapports de 45 % en 1984-85 (moyenne des rapports de biomasse entre macroplancton et zooplancton à Mopoyem et Tiegba) et de 77 % en 1981-82 (tabl. II). Il s'agit de rapports très élevés, qui témoigneraient d'une pression de prédation particulièrement forte, même si le zooplancton ne représentait qu'une faible fraction des aliments ingérés par les mysidacés.

Rapports zooplancton/phytoplancton

Si l'on excepte Boulay en 1981-82, les biomasses de zooplancton exprimées en carbone (PS . 0,45) représentent en général de faibles pourcentages des biomasses de seston et de phytoplancton, respectivement moins de 4 et de 5 %. Si l'on fait abstraction de Biétri et de Bingerville en saison des crues, les rapports zooplancton/phytoplancton sont en moyenne plus élevés dans la zone estuarienne rurale (Boulay, moyennes de 17,0 et 5,2 % en 1981-82 et 1984-85) et dans l'est (Bingerville, 4 et 6,2 %) que dans l'ouest (1,7 et 1,4 %), l'opposition entre ces deux régions étant confirmée par des données antérieures (DUFOUR, 1984b). Aucune variation saisonnière significative de ces rapports n'apparaît. Les plus faibles correspondent à une quasi-disparition du zooplancton et sont observés à Biétri en 1985 au début de la saison des pluies (0,02 % du C total en juin), dans la baie de Mopoyem en saison des pluies de 1981-82 (0,09 %) et dans le chenal de Bingerville pendant la crue de la Comoé de 1984-85 (0,04 %) ; les plus forts sont observés à Boulay, station oligotrophe subissant une forte influence marine.

Broutage et rendement écologique

En adoptant une ration journalière en carbone égale à 150 % du carbone corporel (moyenne des valeurs du tableau IV relatives à l'ensemble de la population), on aboutit à une consommation journalière

par les populations d'*Acartia* de $32 \text{ mgC} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$ en 1981-82 et de 22 mg en 1984-85, soit 1,6 et 1,1 % du carbone particulaire total et 3,3 et 1,2 % du carbone algal. Si l'on étend ces estimations à la totalité du zooplancton, les pourcentages restent faibles : 2,7 % du C total et 5,6 % du C algal en 1981-82 (2,1 et 2,4 % en 1984-85).

Une estimation précise de l'impact du broutage en termes de flux ne peut être faite car la production primaire n'a pas été évaluée au cours des deux cycles annuels. À titre indicatif, une estimation de cet impact peut être proposée, en s'appuyant sur l'évaluation moyenne établie pour le cycle annuel de 1974-75 par DUFOR (1984b) sur l'ensemble de la lagune, soit $409 \text{ gO}_2 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$, ou $135 \text{ mgC} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$ si l'on adopte une profondeur moyenne de 4,8 m et une respiration algale équivalant à 46 % de la production brute. Après correction de simple proportionnalité pour tenir compte des variations de la concentration en pigments chlorophylliens entre les cycles, cette estimation donne une production nette de $84,5 \text{ mgC} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{j}^{-1}$ en 1981-82 et de $217,7 \text{ mg}$ en 1984-85. Pour satisfaire ses besoins métaboliques, *Acartia* aurait ainsi prélevé par jour en moyenne 37,8 % de la production primaire en 1981-82 et 10,1 % en 1984-85. Il s'agit de pourcentages beaucoup plus élevés que les pourcentages de biomasse précédents. Ils résultent en partie de la relative faiblesse de la production primaire nette, laquelle équivaut en effet à un temps de renouvellement de la biomasse de 12 à 13 jours, très inférieur au temps de renouvellement du zooplancton (3 à 6 jours). Toutefois, les prélèvements réels de matériel algal sont sans doute plus faibles, car on peut supposer que d'autres micro-organismes et les détritiques présents dans l'eau sont consommés avec les algues et satisfont une partie des besoins alimentaires du zooplancton. D'autant que, d'après nos estimations, le pourcentage de matériel non algal est élevé, allant, selon les stations, de 37 à 56 % du carbone total en 1981-82 et de 5 à 44 % en 1984-85 (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988).

Selon ces mêmes bases, les rendements de transfert entre le phytoplancton et le zooplancton, rapport entre les productions de ces deux niveaux trophiques ici exprimées en carbone, auraient été de 8,5 % en 1981-82 et de 4 % en 1984-85. La différence entre ces deux valeurs provient surtout de la production primaire. Ces rendements peuvent paraître élevés compte tenu des faibles rapports de biomasse existant entre zooplancton et phytoplancton, mais ils s'inscrivent dans la gamme des données de la littérature. Il convient de souligner qu'ils ne représentent pas le rendement de transfert entre producteurs primaires et secondaires, notamment parce qu'ils ne prennent pas en compte tous les consommateurs potentiels de phytoplancton, parmi lesquels figure l'ethmalose, un élément important du peuplement ichthyologique (cf. II-8). La prise en considération de la structure en taille du seston en relation avec la sélection des particules effectuée par les organismes du zooplancton permet de compléter l'analyse précédente.

D'après les mesures au compteur de particules effectuées sur les échantillons récoltés en 1984-85 (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988), la quasi-totalité du seston est constituée de particules inférieures à $10\text{--}13 \mu\text{m}$, taille qui les rend consommables par le zooplancton (fig. 13). On sait que ces particules sont inégalement sélectionnées. Les modalités, les caractéristiques de cette sélection, la plasticité du comportement alimentaire des organismes et l'étendue de l'éventail des particules qu'ils sont susceptibles de consommer sont toujours l'objet de discussions (NIVAL et NIVAL, 1976 ; ALLAN *et al.*, 1977 ; RICHMAN *et al.*, 1977 ; ROMAN, 1977 ; POULET, 1978 ; PRICE et PAFFENHÖFFER, 1985 ; KOZA et KORINEK, 1985 ; GAUDY et PAGANO, 1987). Cependant, on peut admettre, avec POURRIOT (*in* POURRIOT *et al.*, 1981), en schématisant et à titre d'hypothèse de travail, qu'il existe un certain partage des ressources entre ces organismes. Certains, en particulier les plus petits, ingèreraient préférentiellement les petites particules, et d'autres, les plus grands, des particules plus grosses. Les travaux précités conduisent ainsi à distinguer trois fractions au sein du seston (tabl. VI). La première va de $1,2$ à $3,3 \mu\text{m}$ d'ESD (*equivalent spherical diameter*) et représente 25 % en moyenne du seston total. Cette fraction serait principalement ou exclusivement exploitée par des organismes, nauplii, rotifères, larves de mollusques, cladocères, tintinnides, et appendiculaires, qui ne constituent que 6 à 10 % environ de la biomasse totale du zooplancton (fig. 13). La seconde fraction ($3,3$ à $13,2 \mu\text{m}$; 50 %) correspond à des particules de volume compris

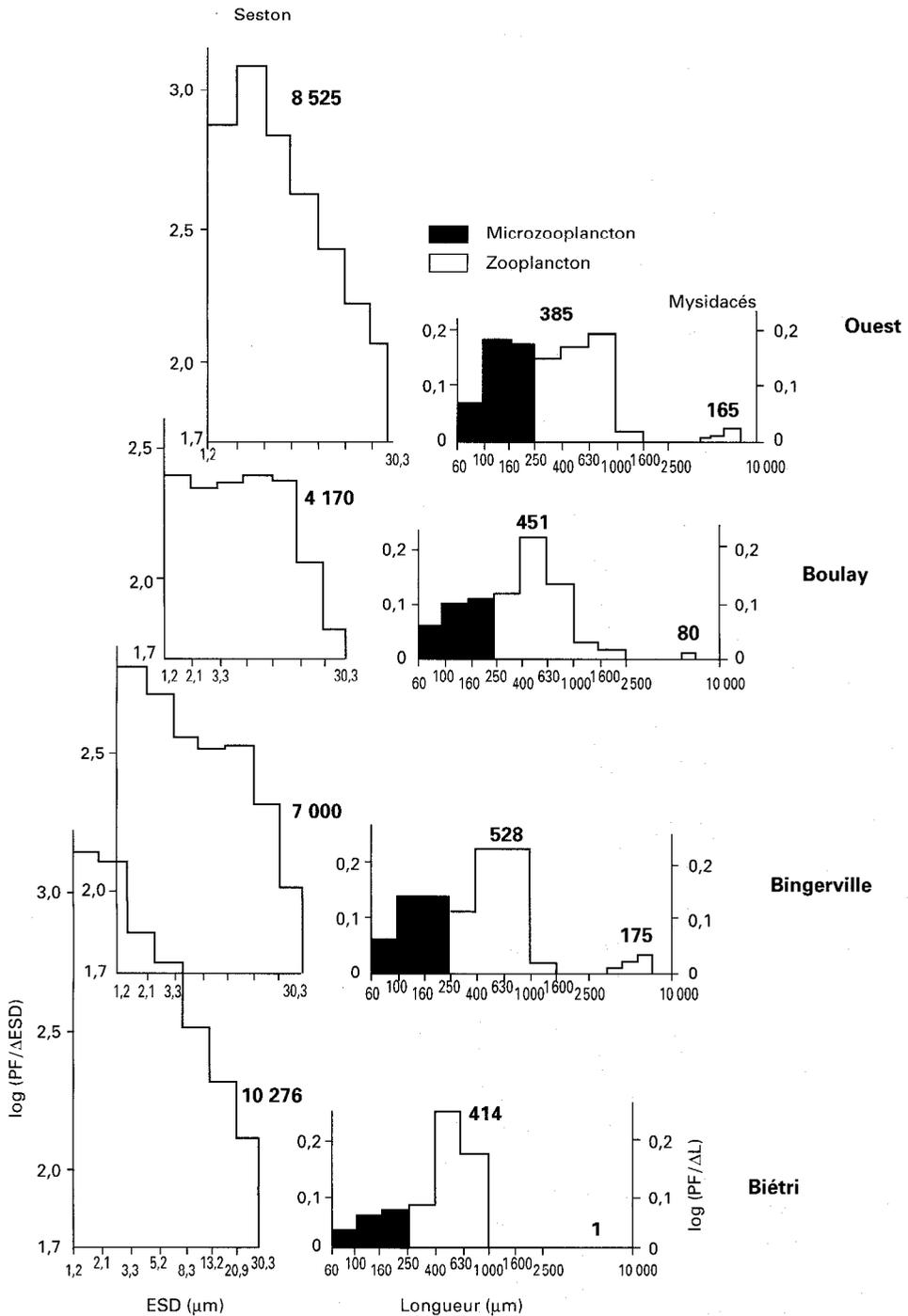


Figure 13

Histogrammes de distribution de la biomasse moyenne annuelle du seston par classes de tailles pour les quatre stations étudiées. La biomasse en poids frais du seston ($\mu\text{g PF.l}^{-1}$) est évaluée à partir des volumes particuliers déduits de mesures effectuées au Coulter Counter ; la taille est exprimée en équivalent sphérique (ESD). Les biomasse en poids frais du zooplancton et des mysidacés sont obtenues à partir des mesures en poids sec ($\text{PF} = \text{PS} \cdot 6,67$).

La taille (L) correspond à la longueur totale des individus.

Les valeurs en gras correspondent aux biomasses moyennes par station.

entre 19 et 1 200 μm^3 et comprend virtuellement des algues filamenteuses ou allongées. Elle constituerait le stock de nourriture d'une large partie de la communauté dominée par les copépodites et adultes des divers copépodes. La troisième fraction enfin ($> 13,2 \mu\text{m}$), à laquelle on peut ajouter les très grosses particules exclues de l'analyse, serait partiellement exploitée par ces copépodes et par divers autres organismes, dont, probablement, des poissons.

Cette partition du seston et du zooplancton qui le consomme, bien qu'arbitraire, permet d'établir d'autres rapports zooplancton/phytoplancton ou seston, sans doute plus représentatifs. De ces nouveaux rapports (tabl. VI), il ressort que la fraction S1 serait sous-exploitée par rapport aux autres fractions, en particulier à Biétri où le rapport moyen Z1/S1 exprimé en C n'est que de 0,2 %. Avec des rapports Z2/S2 supérieurs, qui atteignent 6,5 % à Boulay, la fraction S2 serait plus exploitée, d'autant que ces rapports sous-estiment sans doute le degré d'exploitation de cette fraction, laquelle est en effet peu ou prou consommée par tous les organismes. Si l'on raisonne en termes de production, on peut estimer, à titre indicatif et en se basant sur les calculs de broutage précédents, que les organismes de la fraction Z2 consommeraient jusqu'à 100 % de la production fournie par la fraction S2, en supposant que ces organismes prélèvent les deux tiers de leurs besoins alimentaires sur cette fraction.

Il semblerait ainsi que les rapports globaux précédents entre zooplancton et phytoplancton, qui laissent supposer que la nourriture était en excès, ne traduisent pas réellement les conditions trophiques propres aux différentes composantes du peuplement. Ces conditions resteraient en permanence très favorables pour les organismes de la fraction Z1. En revanche, pour les calanides (fraction Z2 et Z3), il pourrait exister de véritables phénomènes de limitation alimentaire liés à d'éventuels épuisements de la fraction S2, encore qu'un glissement vers la sélection des particules les plus abondantes, plus grandes (S3) ou plus petites (S1), puisse alors venir compenser un tel épuisement. Par ailleurs, le broutage créant un déséquilibre par sous-exploitation de la fraction S1 et exploitation intensive de la fraction S2 influencerait sur l'évolution de la structure dimensionnelle du seston. En particulier, la proportion généralement forte des calanides, qui n'exploitent que peu la fraction S1, favoriserait l'augmentation de la proportion d'ultranoseston, tendant en outre à faire baisser le rapport zooplancton/phytoplancton ou seston. Une évolu-

TABLEAU VI

Biomasses moyennes annuelles totales et par fraction du seston (S1 = 1,2 à 3,3 μm d'ESD ; S2 = 3,3 à 13,2 ;

S3 $> 13,2$) et du zooplancton (Z1 = nauplii rotifères, Z2 = copépodites et adultes de copépodes) exprimées en poids frais et en carbone et rapports zooplancton/seston correspondants (1984-1985).

Les biomasses carbonées des fractions du seston sont estimées d'après le % en PF de chaque fraction

Stations	Estimateur	Seston mg.l^{-1}				Zooplancton mg.m^{-3}			Rapports zooplancton/seston			
		Total	S1	S2	S3	Total	Z1	Z2	Z1/S1	Z2/S2	Z2/S2+S3	Z1/S1
Bingerville	PF	7,83	1,19	3,37	2,45	528,33	65,07	463,27	6,75	5,47	13,75	7,96
	C	1,35	0,23	0,67	0,48	31,80	3,91	27,89	2,29	1,67	4,19	2,42
Biétri	PF	10,28	2,89	4,70	2,68	414,33	27,13	387,27	4,03	0,94	8,24	5,25
	C	3,40	0,95	1,56	0,89	30,30	1,98	28,32	0,89	0,21	1,82	1,16
Boulay	PF	4,18	0,46	2,26	1,46	451,20	47,33	403,93	10,79	10,29	17,87	10,86
	C	0,78	0,09	0,42	0,27	30,50	3,28	27,30	3,93	3,56	6,50	3,96
Ouest	PF	8,53	2,19	3,96	2,38	384,60	87,13	297,47	4,51	3,98	7,51	4,69
	C	2,80	0,72	1,38	0,78	26,50	6,00	20,50	0,95	0,83	1,58	0,99

tion dans ce sens est effectivement observée dans les zones typiquement lagunaires ou eutrophes où ces calanides prédominent (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). Une analyse plus détaillée des données, prenant en compte les résultats par jour-station, devrait permettre de préciser le degré de vraisemblance de ces suppositions. Il serait également intéressant de reconsidérer sous cet angle les corrélations entre biomasse zooplanctonique et phytoplancton ou seston.

INCIDENCE DES MIGRATIONS VERTICALES

L'incidence des migrations sur la dynamique des populations planctoniques et sur le fonctionnement de l'écosystème est un problème difficile à traiter sur la base des données disponibles.

Si l'on se place à l'échelle de l'ensemble de la lagune, il est probable que les migrations n'ont qu'une incidence mineure sur la dynamique, la productivité et le taux d'activité métabolique des organismes migrants, puisque la plus grande partie de ce milieu est occupée par les zones sans gradient vertical notable. Certaines conséquences possibles des migrations doivent néanmoins être signalées.

La première concerne *A. clausi* et résulte du fait que cette espèce pond des œufs libres principalement en pleine eau et la nuit (fig. 7b et 14). Le temps de développement des œufs étant de l'ordre de huit heures, il est probable que ces œufs n'atteignent pas le fond avant leur éclosion et que les nauplii naissent le jour en pleine eau. Sachant que des désoxygénations passagères se produisent au niveau du fond dans les zones sans gradient, ce phénomène assurerait une meilleure diffusion et une meilleure survie des nauplii. L'effet bénéfique de ce phénomène sur la survie se vérifie indirectement en considérant le cas de Biétri (cf. III-2). Dans cette station, des mortalités massives d'embryons (jusqu'à 90 %) ont été constatées en 1981-82 grâce à la comparaison de l'effectif de nauplii présents dans les échantillons récoltés avec la production journalière d'œufs estimée parallèlement par voie expérimentale. Il est probable que ces fortes mortalités s'expliquent par l'addition de deux facteurs défavorables, propres à cette station et qui placent les œufs à proximité de la couche anoxique au moment de leur éclosion : 1° la faible épaisseur de la couche oxygénée de surface ; 2° la remontée nocturne en pleine eau moins massive des femelles.

Les autres conséquences possibles dépendent des conditions écologiques qui règnent le jour à proximité du fond. Ces conditions sont mal connues, mais on peut penser qu'il y règne une turbulence réduite, des conditions de nutrition favorables sur le plan quantitatif (densité de particules plus élevée) et des salinités plus fortes qu'en pleine eau, du moins dans les chenaux les plus profonds. Ces conséquences pourraient être : 1° des mortalités différentes de celles des stades et espèces qui restent en pleine eau le jour ; 2° une économie d'énergie de nage ; 3° une économie d'énergie de collecte de la nourriture, du moins pour les stades terminaux de *A. clausi* qui s'alimentent plus intensément le jour ; 4° une augmentation du taux de croissance des stades copépodites de *A. clausi* dans les chenaux profonds de la région ouest, grâce à l'influence positive qu'exerce la salinité sur ce taux (fig. 8) ; 5° une augmentation du taux de croissance et de fécondité due à des conditions de nutrition plus favorables.

La localisation, le jour, tout près du fond (zones sans gradient) ou de la chimiocline (Biétri), d'une partie importante de la population a probablement des conséquences non négligeables sur le fonctionnement de l'écosystème.

On peut ainsi estimer que, dans les zones sans gradients, la concentration en profondeur des copépodites et adultes de *Acartia* et de *Pseudodiaptomus* au cours de la journée favorise la production algale et l'accumulation de phytoplancton en réduisant le broutage à l'endroit et au moment du maximum de production. Une analyse succincte de ce problème, qui s'inscrit dans le cadre général des interférences entre migrations et ressources alimentaires (LAMPERT, 1987 et 1989), est présentée par ailleurs (PAGANO et SAINT-JEAN, 1988). Dans les milieux stratifiés comparables à Biétri, les organismes ayant migré en profondeur consomment les bactéries phototrophes présentes au niveau de la chimiocline ; c'est du moins le cas des adultes de *A. clausi* (CAUMETTE *et al.*, 1983). Ils restituent ainsi à l'écosystème une certaine quantité d'énergie qui, sans eux, aurait été perdue, ou restituée plus tard, lors de la phase d'homogénéisation qui succède à la phase de stratification dans cette baie (cf. III-2).

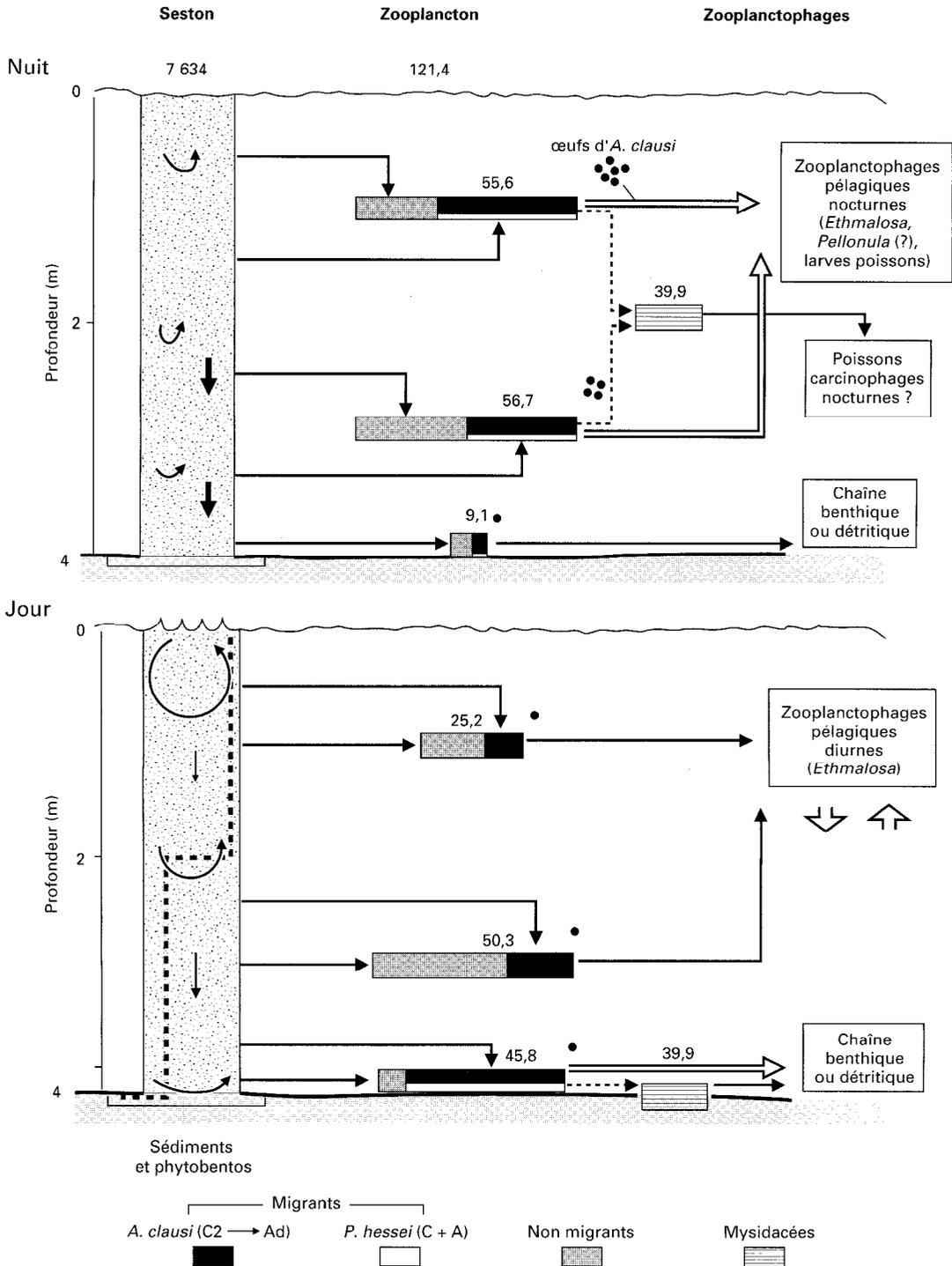


Figure 14

Schéma illustrant l'incidence des migrations verticales du zooplancton et des mysidacées sur les relations trophiques et le rendement des transferts dans les zones sans gradients (voir texte). Les biomasses sont en $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}$; les relations certaines sont en trait plein et les relations hypothétiques en tirets; le double trait figure la voie de transfert théoriquement dominante, pélagique la nuit et benthique le jour; les flèches verticales portées dans le compartiment des zooplanktophages figurent le déplacement alimentaire probable qu'affectuent de façon plus ou moins durable ces organismes en direction du fond; dans le compartiment seston, les tirets schématisent un gradient de production primaire, les flèches verticales la décantation, et les flèches courbes les mouvements turbulents, avec remise ou maintien en suspension des particules, y compris des particules de la pellicule superficielle du sédiment provenant principalement des zones moins profondes.

Il est enfin probable que les migrations verticales jouent aussi un grand rôle sur le plan des relations zooplanctophages-zooplancton. Les rapports moyens précédemment établis correspondent à la situation nocturne, alors que les proies et leurs prédateurs présumés se trouvent en pleine eau. Il est évident que ces rapports atteindraient des valeurs beaucoup plus élevées (90 % selon les données des deux stations de l'ouest en 1984-85) si les mysidacés se concentraient et s'alimentaient sur le fond durant la journée.

L'incidence possible des migrations sur les relations trophiques dans les zones sans gradient est illustrée dans la figure 14. Cette illustration repose sur les répartitions verticales moyennes du zooplancton observées à Mopoyem et Bingerville, ainsi que sur diverses données ou hypothèses concernant, d'une part, le régime alimentaire et le rythme d'alimentation des poissons et des mysidacés, d'autre part, le rythme d'alimentation de *A. clausi* (alimentation diurne) et de *P. hessei* (alimentation nocturne selon HART, 1977). Les migrations entraîneraient : 1° une diminution des ressources alimentaires pour les poissons pélagiques à activité diurne, qui ne disposeraient en outre que de proies de petite taille ; 2° un transfert accru de biomasse zooplanctonique par le biais des mysidacés si ces organismes étaient zooplanctophages et s'alimentaient le jour ; 3° un transfert direct de la biomasse zooplanctonique à la chaîne benthique, en particulier par le biais de poissons, tels que les jeunes *Chrysichthys* et *Liza falcipinnis*, qui vivent près du fond et consomment occasionnellement du zooplancton (KONAN, 1983 ; ALBARET, comm. pers.).

Bien que de nombreux problèmes demeurent non résolus, il apparaît donc que les migrations verticales du zooplancton et, plus généralement, toutes les migrations ou gradients verticaux d'activité jouent vraisemblablement un grand rôle dans le fonctionnement de l'écosystème. Les principales données à obtenir pour évaluer avec plus de précision ce rôle concernent les rythmes d'activité alimentaire, le régime alimentaire des mysidacés et les conditions écologiques à proximité du fond.

Conclusions générales

La biomasse moyenne annuelle du zooplancton évaluée sur les cinq stations est du même ordre de grandeur en 1981-82 et en 1984-85 (tabl. II). Le stock lagunaire, à l'exclusion du secteur I (lagunes Aghien et Potou), peut être estimé à 160 tonnes de poids sec (ou 1 090 t. de poids frais en supposant que PS = 0,15 PF), soit une densité moyenne de 63,5 mg . m⁻³ et 3,1 kg . ha⁻¹ (tabl. VII). En 1974-75, REPELIN (1985) évalue le stock du zooplancton supérieur à 100 µm à 2 252 tonnes de poids frais, chiffre probablement très surestimé. Ces biomasses, à peine supérieures à celles de la station marine côtière située au large du canal de Vridi (zooplancton > 200 µm et macroplancton), sont faibles en comparaison de celles d'autres milieux saumâtres ou d'eau douce de zone intertropicale. Elles sont en partie compensées par des taux de production relativement élevés et stables au cours de l'année (0,3-

TABLEAU VII

Superficie, stocks de zooplancton et de macroplancton (en tonnes de poids sec), dans les différentes zones de la lagune Ébrié, évalués en 1981-1982 et 1984-1985 d'après les biomasses observées dans les stations considérées (modalités de calcul dans PAGANO et SAINT-JEAN, 1988)

Secteurs	Superficie (km ²)	1981 - 1982			1984 - 1985			Stations représentatives
		<i>Acartia</i>	Zoopl.	Macropl.	<i>Acartia</i>	Zoopl.	Macropl.	
II	62	11,7	20,9	2,4	17,5	27,7	7,1	Bingerville
III	71	45,0	74,2	4,7	17,0	36,3	4,6	Biétri, Boulay
IV	86	10,5	17,2	3,3	6,4	12,9	3,2	
V - VI	305	26,6	43,8	34,1	44,8	86,1	32,9	Mopoyem, Tiegba
Stock lagunaire	524	93,8	156,1	44,5	85,7	163,0	47,8	
kg PS.ha ⁻¹		1,8	3,0	0,9	1,6	3,1	0,9	

0,4 mg PS · mg⁻¹ · j⁻¹ en moyenne sur les deux cycles pour *A. clausi*, qui constitue 50 % de la biomasse). Selon l'estimation faite pour les trois espèces de copépodes, qui représentent environ 85 % de cette biomasse, le peuplement fournirait ainsi une production annuelle de l'ordre de 16 000 tonnes de poids sec, soit 307 kg par hectare.

Il semble que la lagune ait deux autres particularités. La première est que, contrairement à bien des milieux lagunaires — lagunes du delta du Pô (FERRARI *et al.*, 1982 ; étang de Berre en 1987-88 (GAUDY, *comm. pers.*) ; étang de Thau (LAM HOAI, 1985) ; bassin d'Arcachon (CASTEL et COURTIES, 1979) —, le méroplancton y est relativement peu abondant. La seconde est l'importance du macroplancton dans certaines régions.

De ces caractéristiques résultent des rapports zooplancton/phytoplancton ou seston généralement faibles, qui témoignent à la fois de mauvais rendements de transfert entre ces deux compartiments, et d'une faible contribution du zooplancton aux transferts de matière au sein de l'écosystème (*cf.* V-1). Ces faits contrastent avec le caractère généralement favorable des conditions environnementales. Certains éléments peuvent être avancés pour les expliquer.

Le premier est d'ordre faunistique et correspond à la dominance des copépodes sur les cladocères et les rotifères, organismes à forte productivité, qui ne sont bien diversifiés que dans les eaux douces. Outre leur productivité élevée, ces organismes présentent généralement une reproduction par parthénogénèse et développent une stratégie de reproduction de type *r*, qui les rend plus aptes à exploiter les afflux importants de production primaire susceptibles d'intervenir en lagune (voir plus haut), aptitude qui se vérifie dans des étangs de pisciculture installés près de l'embouchure de l'Agnéby en bordure de lagune (Layo ; LEGENDRE *et al.*, 1987). Enfin, il s'agit d'organismes capables d'ingérer les particules de très petite taille (< 3 µm), mal utilisées en leur absence via la chaîne des consommateurs pélagiques. Du fait de la dominance des copépodes, le zooplancton lagunaire n'est donc pas apte à exploiter avec efficacité le matériel nutritif dont il dispose, même si l'espèce qui prédomine, *A. clausi*, figure parmi les plus productives.

D'autres éléments sont spécifiques aux populations existantes, à leur métabolisme et à leur structure démographique : rendements net et brut de production plutôt faibles, associés à des dépenses métaboliques plutôt élevées ; importance pondérale des adultes et des derniers stades copépodites (notamment les mâles) à taux de production généralement plus faibles.

Les derniers éléments sont d'ordre comportemental et liés à la migration verticale d'une fraction de la population qui domine en terme de biomasse. Ces migrations favorisent très certainement l'accumulation de biomasse phytoplanctonique par des mécanismes que nous avons tenté de définir. Elles entraîneraient par ailleurs une diminution du rendement de transfert entre zooplancton et zooplanctophages pélagiques diurnes, si tant est qu'il en existe en lagune, par soustraction d'une fraction du stock de nourriture de ces derniers. Les migrations favoriseraient ainsi l'eutrophisation du milieu. Elles concourraient par ailleurs au développement de la voie benthique ou détritique de transfert de matière, indirectement, du fait de cette accumulation, suivie de sédimentation, du phytoplancton, et directement, par le biais de consommations accidentelles d'individus concentrés sur le fond durant la journée par les organismes de la chaîne benthique.

Une régulation par la prédation est également possible, sinon probable. Ce facteur pourrait jouer un rôle important, s'il se confirmait que les mysidacés consomment du zooplancton et (ou) s'alimentent le jour sur le fond aux dépens des particules et du zooplancton qui s'y trouvent, car ces organismes sont particulièrement abondants dans certaines régions (ouest) et à certaines époques (Bingerville, saison humide). D'autant que la prédation s'exercerait principalement, en ce qui concerne *A. clausi*, sur les stades copépodites terminaux et sur les adultes, notamment les femelles.

Une étude de ce groupe et plus généralement du micronecton et des espèces occasionnellement zooplanctophages (régime alimentaire, sélection, rythme d'alimentation) s'avère ainsi indispensable à une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème et du rôle qu'y joue le zooplancton.

RÉFÉRENCES

- ALLAN (J.D.), RICHMAN (S.), HEINLE (D.R.) et HUFF (R.), 1977.— Grazing in Juvenile stages of some estuarine, calanoid copepods. *Mar. Biol.*, 43 : 317-331.
- ARFI (R.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987.— Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire) ; variations spatio-temporelles. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 21-35.
- BINET (D.), 1977.— Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (2) : 89-109.
- BINET (D.), 1978.— Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 16 (1) : 19-61.
- BOUGIS (P.), 1974.— Écologie du plancton marin. II- Le zooplancton. Paris, Masson et Cie, 200 p.
- BREMER (P.) et VIJVERBERG (J.), 1982.— Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian lake (The Netherlands). *Hydrobiologia*, 93 : 41-51.
- CASTEL (J.) et COURTIÉS (C.), 1979.— Structure et importance des peuplements zooplanctoniques dans la baie d'Arcachon : milieux ouverts et lagunes aménagées de Certes. *Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes et Colloques*, 7 : 559-574.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983.— Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.) et HEM (S.), 1981.— Biologie et pêche des crabes du genre callinectes Stimpson, 1860 (Décapodes, Portunidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Résultats préliminaires. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 12 (1) : 95-121.
- CHERVIN (M.), 1978.— Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.*, 49 : 265-275.
- DUFOUR (P.), 1984a.— La biomasse végétale des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 207-233.
- DUFOUR (P.), 1984b.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et eutrophiques. Thèse d'État, Univ. Paris-VI, tome 1, 166 p.
- DUMONT (H.J.) et MAAS (S.), (1988).— Copepods of the lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 3-7.
- FERRARI (I.), CECHERELLI (V.U.) et MAZZOCHI (M.G.), 1982.— Structure du zooplancton dans deux lagunes du delta du Pô. Actes Symp. internat. lag. côtières, Bordeaux, 8-14 sept. 1981, *Oceanol. Acta*, n° sp. : 293-302.
- FULTON (R.S.), 1982.— Preliminary results of an experimental study of the effects of mysid predation on estuarine zooplankton community structure. *Hydrobiologia*, 93 : 79-84.
- GAUDY (R.) et PAGANO (M.), 1987.— Nutrition chez les copépodes en milieu lagunaire méditerranéen, en fonction de la concentration en particules et de la température. Comm. 2^e coll. franco-soviétique, Yalta, 1984. Ifremer, *Act. Coll.*, n° 5 : 137-151.
- GERBER (R.P.) et GERBER (M.B.), 1979.— Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. *Mar. Biol.*, 52 : 33-43.
- HART (R.C.), 1977.— Feeding rhythmicity in a migrating copepod (*Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek)). *Freshwat. Biol.*, 7 : 1-8.
- HART (R.C.), 1981.— Populations dynamics and demography of an estuarine copepod (*Pseudodiaptomus hessei*) in lake Sibaya, a subtropical freshwater coastal lake. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 7 (1) : 13-23.

- HART (R.C.) et ALLANSON (B.R.), 1975.— Preliminary estimates of production by a calanoid copepod in subtropical lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1434-1441.
- HUNTLEY (M.), 1985.— Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. In : M.A. Rankin (Ed.), *Migration : mechanisms and adaptative significance. Contrib. Mar. Sci., suppl.* 27 : 71-90.
- ITOH (K.), 1970.— A consideration of feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton. Soc. Japan*, 17 : 1-10.
- KERFOOT (W.C.), 1985.— Adaptative value of vertical migration : comments on the predation hypothesis and some alternatives. In : M.A. Rankin (Ed.), *Migration : mechanisms and adaptative significance. Contrib. Mar. Sci., suppl.* 27 : 91-113.
- KJORBOE (T.), MOHLENBERG (F.) et RIISGARD (H.U.), 1985.— *In situ* feeding rates of planktonic copepods : a comparison of four methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88 : 67-81.
- KONAN (J.), 1983.— Régime alimentaire des deux espèces de *Chrysichthys* en lagune (Côte-d'Ivoire). Mémoire d'ingénieur Ensar, spécialité halieutique.
- KOZA (V.) et KORINEK (V.), 1985.— Adaptability of the filtration screen in *Daphnia* : another answer to the selective pressure of the environment. In : W. Lampert (Ed.), *Food limitation and the structure of the zooplankton communities*. Stuttgart, E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung : 195-198.
- LAM HOAI (T.), 1985.— Évolution saisonnière du zooplancton dans trois sites peu profonds de Thau, une lagune nord-méditerranéenne. *Hydrobiologia*, 128 : 161-174.
- LAMPERT (W.), 1987.— Vertical migration of freshwater zooplankton : indirect effects of vertebrate predators on algal communities. In : W. C. Kerfoot, A. Sih (Eds), *Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities*. London, Univ. Press of New England : 291-299.
- LAMPERT (W.C.), 1989.— The adaptative significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.*, 3 : 21-27.
- LEBORGNE (R.), 1986.— The release of soluble end products of metabolism. In : E.D.S. Corner, O'Hara (Eds), *The biological chemistry of marine copepods*. Oxford Univ. Press : 109-164.
- LEBORGNE (R.) et BINET (D.), 1979.— Dix ans de mesures de biomasses de zooplancton à la station côtière d'Abidjan 1969-1979. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (2) : 165-176.
- LEBORGNE (R.) et DUFOUR (P.), 1979.— Premiers résultats sur l'excrétion et la production du mesozooplancton de la Lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Centr. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (1) : 1-39.
- LEGENDRE (M.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987.— Peuplements et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo, Côte-d'Ivoire) : étude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture*, 67 : 321-341.
- MURTAUGH (P.A.), 1983.— Mysid life history and seasonal variation in population pressure on zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 1968-1974.
- NERO (R.W.) et SPRULES (W.G.), 1986.— Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurrence of *Mysis relicta* (Malacostraca : Mysidacea). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43 (2) : 420-434.
- NIVAL (P.) et NIVAL (S.), 1976.— Particle retention efficiencies of a herbivorous copepod *Acartia clausi* (adult and copepodite stages) : Effect of grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 24-38.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983.— Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 151-163.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1985.— Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) obtenues par des mesures de fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia*, 121 : 83-95.

- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1988.— Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : peuplement, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse d'État, Univ. Aix Marseille-II, 390 p. + annexe.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1989.— Comparaison des prélèvements de zooplancton réalisés au filet et à la trappe de Schindler modifiée. *Hydrobiologia*, 173 : 167-192.
- POULET (S.A.), 1978.— Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1126-1143.
- POURRIOT (R.), CAPBLANCO (J.), CHAMP (P.) et MEYER (J.A.) 1982.— Écologie du plancton des eaux continentales. Paris, Masson et Cie, 198 p.
- PRICE (H.J.) et PAFFENHOFER (G.A.), 1985.— Perception of food availability by calanoid copepods. *Archiv. Hydrobiol.*, 21 : 115-124.
- RAHM (V.U.), 1964.— Zur Oekologie des Zooplanktons der lagune Ébrié (Elfenbeinküste). *Acta Tropica*, 21 (1) : 1-47.
- REPELIN (R.), 1985.— Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 16 : 1-43.
- RICHMAN (S.), HEINLE (D.R.) et HUFF (R.), 1977.— Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake bay. *Mar. biol.*, 42 : 69-84.
- ROMAN (M.R.), 1977.— Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzschia closterium* and brown Algae *Fucus vesiculosus* detritus. *Mar. biol.*, 42 : 149-155.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1983.— Rythme journalier de ponte chez *Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 145-150.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1984.— Influence de la salinité, de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 235-244.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1987.— Taille et poids individuels des principaux taxons du zooplancton lagunaire ivoirien : lagune Ébrié ; étangs de pisciculture saumâtres de Layo. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (1) : 13-20.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1990.— Variation nyctémérale de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 194 : 247-265.
- TESTER (P.A.) et TURNER (J.T.), 1990.— How long does it take copepods to make eggs ? *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 141 : 169-182.
- UCHIMA (M.), 1979.— Morphological observations of development stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). *Bull. Plank. Soc. Japan*, 26 (2) : 59-76.
- ZAIKA (V.E.), 1970.— Age structure dependence of the specific production in zooplankton. *Mar. Biol.*, 1 : 311-315.

LA MACROFAUNE BENTHIQUE

Soko Guillaume François ZABI et Pierre LE LÆUFF

Introduction

La faune benthique de la lagune Ébrié est déjà connue par un certain nombre de travaux. Il faut citer en particulier ceux de BINDER : inventaire (1957, 1958) et répartition des mollusques en fonction des facteurs du milieu (1968) ; ceux de GOMEZ (1975, 1978) : suivi des peuplements benthiques en deux sites lagunaires tout au long d'un cycle saisonnier et étude du petit bivalve *Corbula trigona* (dynamique et production) ; enfin ceux de ZABI (1982a, b) sur la répartition des espèces, notamment en zone urbaine d'Abidjan soumise à pollution.

Tous ces résultats sont rappelés dans ce chapitre de synthèse qui porte donc sur l'écologie des espèces, la définition et la cartographie des unités bionomiques, l'évaluation de la richesse benthique (biomasses), les variations saisonnières au sein des peuplements. Il sera fait appel, autant que nécessaire pour l'interprétation, aux données sur le milieu physique (cf. I-3 et 4) et sur l'écosystème (cf. II-1 à 8).

Matériel et méthodes

On dispose de deux séries de données. L'une a été obtenue par l'un de nous, à l'issue d'une prospection (en plusieurs campagnes sur la période allant de juillet 1977 à février 1979) qui a intéressé la lagune Ébrié dans son ensemble et permis de réunir 388 récoltes ; l'engin d'échantillonnage est une petite benne orange-peel prélevant une surface de 0,1 m². Il n'y a eu qu'un seul coup de benne par station.

Ce type d'échantillonnage (échantillons de petite taille, mais nombreux) est satisfaisant si l'on veut mettre en évidence la répartition spatiale des espèces. Il l'est beaucoup moins quand il s'agit de caractériser les peuplements, notamment si l'on fait appel aux méthodes d'analyse multivariable. On ne peut

guère, en effet, tirer parti de récoltes ne comportant qu'une ou deux espèces. D'où la décision prise de ne considérer que les prélèvements comprenant un minimum de 6 espèces, ce qui aboutit à ne conserver que 74 prélèvements, qui suffisent cependant à caractériser les principaux biotopes lagunaires. Parmi les espèces, 45 sont retenues après mise à l'écart des plus rares.

Une analyse des correspondances est appliquée à ces données (matrice 74 x 45) après transformation des effectifs en $\log(x + 1)$, pour ne pas donner trop d'importance à des valeurs qui peuvent être très élevées chez certaines espèces comme *Corbula trigona*. L'analyse des correspondances est considérée comme robuste et peu exigeante vis-à-vis de l'échantillonnage (CHARDY *et al.*, 1976) ; c'est la raison de son choix. Des analyses sur des sous-ensembles de données (stations dans des secteurs lagunaires ou biotopes particuliers), tentées dans le but d'affiner les conclusions, n'apportent que peu d'informations nouvelles. Il n'en sera pas tenu compte.

Au cours de la prospection, les exemplaires des espèces récoltées ont toujours été pesés. On dispose donc de valeurs de biomasse en terme de poids humide. Ces chiffres sont peu fiables, du fait de la trop faible surface prélevée par échantillon ; de plus, les biomasses sont toujours exprimées aujourd'hui en poids sec sans cendre ou du moins en poids sec décalcifié ; ce qui nécessite la transformation des poids humides en poids sec et augmente encore le biais car on ne connaît pas les coefficients de transformation chez les espèces lagunaires d'Afrique de l'Ouest ; il faut donc faire appel à des données de la littérature, souvent anciennes, et qui concernent des invertébrés des côtes européennes. Mais l'important est sans doute de déterminer un ordre de grandeur et de pouvoir établir des comparaisons à l'intérieur même du domaine Ébrié.

La deuxième série de données est tirée des travaux de GOMEZ (1975 et 1978), qui a suivi l'évolution, au cours d'un cycle annuel, des peuplements benthiques en deux sites, entre l'île Leydet et la rive sud (3 stations) et à la pointe nord-est de l'île Boulay (3 stations). Une étude préalable a servi à déterminer la taille de l'échantillon compte tenu de la précision souhaitée sur le nombre d'espèces, les effectifs, la biomasse (poids sec décalcifié), si bien qu'il s'agit cette fois de données de bonne qualité. Les biomasses (en poids sec décalcifié par mètre carré) n'ont cependant été mesurées qu'à deux ou trois reprises au cours du cycle, ce qui leur enlève beaucoup d'intérêt. L'exploitation des données est également réalisée au moyen d'une analyse des correspondances après transformation des effectifs en $\log(x + 1)$.

GOMEZ (1978) a particulièrement axé son travail sur le petit bivalve *Corbula trigona* (dynamique et production) dont les populations forment parfois des concentrations énormes sur les fonds. Ses résultats seront rappelés et commentés.

Les espèces et leur répartition

Trois groupes zoologiques, les polychètes, les crustacés et les mollusques, constituent l'essentiel de la faune benthique en lagune Ébrié.

LES POLYCHÈTES

Une quarantaine de polychètes ont été rencontrés en lagune. Il s'agit pour la plupart d'espèces marines qui s'installent en saison sèche, à proximité du canal de Vridi, sur les fonds où la salinité est supérieure à $20 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$. Cette faune disparaît avec l'arrivée de la saison des pluies ; le cycle se reproduit l'année suivante mais on ne retrouve pas forcément les mêmes espèces. Parmi les plus communes il faut citer *Chloëia viridis*, *Phyllodoce madeirensis*, *Loandalia maculata*, *Glycera gigantea*, *Eunice vittata*, *Marphysa sanguinea*, *Hyalinoecia fauveli*, *Diopatra neapolitana*, *Lumbriconereis impatiens*, *Cirriformia tentaculata*, *Phyllochaetopterus socialis*, *Scoloplos armiger*, *Scoloplos chevalieri*, *Aricidea assimilis*, *Clymene palermitana*, *Clymene oerstedii*, *Asychis dorsofilis*, *Sternaspis scutata*, *Pycnoderma congoense*, *Pherusa tropica*, *Amphiteis gunneri*, *Terebellides stroemi*. On trouvera des informations sur toutes ces espèces en

consultant les travaux de INTÈS et LE LœUFF (1975, 1977, 1984, 1986). Il s'agit d'organismes tolérants ou très tolérants aux variations des conditions climatiques et édaphiques (sédiments) ; leur présence en lagune montre qu'ils sont également capables de supporter une certaine dessalure.

Deux polychètes cosmopolites très communs en mer, au large de la Côte-d'Ivoire, *Glycera convoluta* et *Notomastus latericeus*, sont présents de façon permanente en lagune Ébrié. Connus pour accepter de forts écarts de température (INTÈS et LE LœUFF, 1984), ils peuplent aussi des substrats variés, avec une préférence cependant pour les fonds modérément envasés, avec 15 à 40 % de lutites (INTÈS et LE LœUFF, 1986). En lagune Ébrié, *Glycera convoluta* est signalé de l'île Leydet à l'ouest jusqu'à Grand-Bassam à l'est, évitant ainsi les eaux les plus dessalées de l'ouest de la lagune Ébrié et des lagunes Potou et Aghien ; les fonds fréquentés par cette glycère sont surtout des sables coquilliers et des sables vaseux, coquilliers ou non, entre 0,5 et 8 m. *Notomastus latericeus* colonise tout le système lagunaire, tous les types de sédiment avec cependant une préférence pour les plus envasés, dans le même intervalle bathymétrique que *Glycera convoluta*.

Cinq polychètes sont spécifiquement lagunaires, *Sigambra constricta*, *Nereis victoriana*, *Namalycastis indica*, *Nephtys polybranchia*, *Ninoe lagosiana*. *Nereis victoriana* et *Ninoe lagosiana* ont été décrits par AUGENER (1918) sur du matériel provenant du Cameroun pour l'un, du Nigeria et de l'Angola pour l'autre et ne semblent pas avoir été signalés depuis ou très rarement (DARTEVELLE, 1950, note la présence de *Nereis victoriana* dans l'estuaire du Congo) ; la première espèce est très commune, la seconde n'a été récoltée qu'une fois. Les trois autres sont connues des systèmes saumâtres de l'Indo-Pacifique (SOUTHERN, 1921).

Sigambra constricta est partout présent ; rare à l'ouest de l'île Leydet, il ne pénètre pas en lagunes Aghien et Potou. Sa préférence va aux fonds vaseux, comprenant une certaine fraction grossière (débris coquilliers), entre 0 et 6 m. *Nereis victoriana* est réparti dans tout l'espace lagunaire jusqu'à l'entrée de la lagune Potou, du littoral jusqu'à une profondeur de 8 m, sur les sables, les sables coquilliers et les sables vaseux, en évitant les substrats très envasés. *Nephtys polybranchia* est surtout cantonné aux deux extrémités du domaine lagunaire, échappant ainsi aux fortes variations de salinité de la zone centrale ; tous les types de substrat semblent lui convenir, jusqu'à une dizaine de mètres de profondeur. *Namalycastis indica* a sensiblement la même répartition spatiale sur des substrats situés le plus souvent entre 0,5 et 3 m, avec une préférence marquée pour des sédiments à fraction grossière (sables, graviers, coquilles) notable.

LES CRUSTACÉS

Les isopodes

Trois des espèces d'isopodes signalées par BRIAN et DARTEVELLE (1949) dans l'estuaire du Congo ont été retrouvées en lagune Ébrié ; *Cirolana* sp. (considérée comme probablement nouvelle par ces spécialistes mais qui reste encore sans nom d'espèce), *Exciorolana latipes* et *Sphaeroma terebrans*. *Cirolana* est présent dans toute la lagune et se révèle donc particulièrement euryhalin. Indifférent à la nature du substrat, il est surtout abondant de 0,5 à 1,5 m (quelques dizaines d'individus par mètre carré au maximum). *Exciorolana latipes* occupe les sables intertidaux proches de l'ouverture sur la mer, notamment sur les rivages de l'île Boulay où il est présent toute l'année (GOMEZ, 1978). D'après BRIAN et DARTEVELLE, cet isopode vit sur les plages le long de la côte occidentale d'Afrique, où il creuse de petits terriers. Sa présence en toutes saisons à l'intérieur de la lagune montre qu'il est capable de supporter pendant deux mois (juillet-août) des salinités de l'ordre de 2-3 g . l⁻¹. *Sphaeroma terebrans* est récolté, d'une part, en lagune Ouladine, d'autre part dans toute la partie ouest à partir de l'île Leydet ; dans la plupart des cas, on ne dénombre que 1 ou 2 individus par coup de benne (de 0,5 à 4 m de profondeur, sur sables et sables vaseux). En fait *Sphaeroma* est connu pour creuser des galeries dans l'écorce des palétuviers. Les récoltes en pleine eau sont le fait d'individus isolés qui s'abritent dans des débris de bois gisant sur le fond.

Les décapodes

Les autres crustacés communs en lagune sont des décapodes. La méthode d'échantillonnage adoptée n'est pas particulièrement performante pour la capture d'invertébrés aussi mobiles ; les effectifs notés ne peuvent donc donner qu'une faible idée de leur abondance réelle. On peut cependant espérer que les résultats obtenus fournissent une représentation qualitative correcte de la répartition spatiale. Parmi ces décapodes, certains font l'objet d'une exploitation : les crevettes *Penaeus notialis* (dans leur phase juvénile) et *Macrobrachium vollenhovenii*, ainsi que le brachyoure *Callinectes amnicola* ; une étude particulière leur est consacrée dans cet ouvrage (cf. II-6) et il n'en sera pas question ici. La crevette caride *Alpheus pontederiae*, bien connue pour fréquenter les estuaires d'Afrique de l'Ouest (FOREST et CROSNIER, 1966), est présente uniquement aux abords du canal de Vridi, en zones portuaire et urbaine d'Abidjan, par petits fonds (0,5-1 m), sur sable et vase sableuse. Il est intéressant de noter une récolte en fond de lagune Ouladine, qui constitue un milieu particulier, comme on le verra plus loin.

Cinq brachyoures apparaissent fréquemment dans le matériel récolté : *Pilumnopus caparti*, *Pilumnopus africanus*, *Panopeus africanus*, *Eurypanopeus blanchardi* et *Pachygrapsus gracilis*.

Pilumnopus caparti est distribué uniquement en secteur sous influence marine, de l'entrée de la baie de Bingerville à l'est jusqu'à l'extrémité ouest de l'île Boulay, sur sables et sables vaseux coquilliers, dans l'intervalle bathymétrique 0,5-8 m. MANNING et HOLTHUIS (1981) le désignent comme une espèce typique des estuaires d'Afrique de l'Ouest, de la Sierra Leone au Congo. *Pilumnopus africanus* occupe sensiblement le même territoire que celui de *caparti* mais débordant à l'est (jusqu'à Bregbo) et à l'ouest vers l'île Leydet ; il est également présent au fond de la lagune Ouladine ; sables, sables coquilliers, sables vaseux coquilliers situés entre 1 et 8 m sont les fonds fréquentés par ce brachyoure, signalé précédemment dans les estuaires et lagunes d'Afrique occidentale, de la Guinée au Cameroun. *Panopeus africanus* a quasiment la même répartition spatiale que *Pilumnopus caparti* ; capturé de 1 à 8 m de profondeur sur sables coquilliers et sables vaseux coquilliers, c'est aussi, selon MANNING et HOLTHUIS, un habitant caractéristique des lagunes et estuaires ouest-africains, de la Mauritanie à l'Angola. *Eurypanopeus blanchardi* (anciennement *Panopeus parvulus*) occupe également le même biotope que l'espèce précédente, où il est cependant moins abondant, et en restant au-dessus de 2 m de profondeur ; MANNING et HOLTHUIS rapportent qu'il vit plutôt le long du littoral marin, de préférence dans la zone intertidale, de la Mauritanie à l'Angola. Enfin, *Pachygrapsus gracilis* fréquente lui aussi la zone sous influence marine depuis l'entrée de la baie de Bingerville à l'est, jusqu'à la baie d'Adiopodoumé à l'ouest, sur des fonds de sables coquilliers et de sables vaseux coquilliers, de la rive jusqu'à une profondeur de 8 m ; c'est un brachyoure observé aussi bien dans le domaine littoral marin (intertidal) que dans les mangroves et estuaires, de la Mauritanie à l'Angola (MANNING et HOLTHUIS, 1981).

Deux pagures complètent la liste des décapodes présents en lagune Ébrié, *Clibanarius cooki* et *Clibanarius africanus*, bien connus comme composants de la faune des milieux saumâtres de la région (FOREST, 1958). Les deux espèces s'abritent dans des coquilles de *Pachymelania aurita*, *Pachymelania fusca* et *Tympanotonus fuscatus*. *Clibanarius africanus*, nettement le plus commun, est installé dans toute la zone centrale, de la baie de Bingerville à l'île Leydet, sur sables et sables vaseux, coquilliers ou non, entre 0,5 et 3 m. *Clibanarius cooki* est cantonné autour de l'île Boulay, sur des sables à faible profondeur (0-1 m).

LES MOLLUSQUES

Une première étude sur la répartition des mollusques en lagune Ébrié a été réalisée par BINDER (1968) à partir de récoltes datant des années 1954 et 1964, c'est-à-dire après l'ouverture du canal de Vridi (1951), alors que l'embouchure de la Comoé existe toujours, mais se réduit de plus en plus, colmatée par l'apport de sable marin (dérive littorale). Il va être possible d'observer, dans ces conditions, s'il y a eu changement ou non, de 1964 à 1977-1979, dans la répartition des principales espèces.

Les gastropodes

Une dizaine d'espèces peuvent être considérées comme communes. Il s'agit de *Neritina glabrata*, *Neritina adansoniana*, *Neritina rubricata*, *Pachymelania fusca*, *Pachymelania aurita*, *Pachymelania byronensis*, *Tympanotonus fuscatus*, *Thais forbesi*, *Thais callifera*.

Les conclusions de BINDER à propos de *Neritina glabrata* et *Neritina adansoniana* restent encore valables. Euryhalins, ces deux gastropodes sont communs de Grand-Bassam, à l'est, à la baie de Mopoyem, à l'ouest ; ils se raréfient au-delà jusqu'à disparaître pratiquement aux extrémités lagunaires. *Neritina rubricata*, plus sténohalin, évite les fortes salinités ; il n'a été rencontré qu'un peu à l'est de Bingerville, près de l'île Leydet et en baie de Mopoyem, alors que BINDER le signale en lagune Aghien. Les substrats fréquentés par ces *Neritina* sont très généralement des sables, souvent coquilliers, parfois un peu envasés, toujours au-dessus de 5 m de profondeur, le plus souvent entre le rivage et l'isobathe 1 m ; cela traduirait, d'après BINDER, une certaine exigence vis-à-vis de la teneur en oxygène. Deux autres espèces du même genre, *Neritina oweniana* et *Neritina cristata* sont citées par BINDER dans des zones lagunaires à salinité inférieure à $2 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ mais ne figurent pas dans le matériel étudié ici. Selon ADEGOKE *et al.* (1969), *Neritina glabrata*, en lagune de Lagos (Nigeria), éviterait à la fois les eaux très et peu salées et vivrait plutôt sur fond de sable grossier et propre.

Parmi les trois espèces du genre *Pachymelania* (famille des Melaniidae) présentes en lagune Ébrié, *Pachymelania aurita*, *Pachymelania fusca* et *Pachymelania byronensis*, la première, *Pachymelania aurita*, a encore sensiblement la même aire de répartition que celle indiquée par BINDER (de la lagune Aghien à Mopoyem) en étant surtout abondante dans toute la zone est. Cette répartition était aussi, à l'époque, celle de *Pachymelania fusca* ; ce n'est plus le cas dans la période 1977-1979 où l'on constate que l'espèce est absente de tout le secteur sous influence marine, la population se concentrant, à l'est, de Grand-Bassam à la lagune Aghien, et, à l'ouest, de l'île Leydet à Toupah. Ces deux Melaniidae sont euryhalins et peuvent tolérer des écarts annuels de 0 à $27 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$; ils diffèrent cependant nettement par leur biologie ainsi que le soulignent BINDER (1968) et OYENEKAN (1979). *Pachymelania aurita* vit enfoui dans des sables envasés, le plus souvent entre 1 et 3 m de profondeur où il peut être très abondant ; GOMEZ (1978) a relevé des densités supérieures à 1 000 individus par m^2 près de l'île Boulay et BINDER (1968) de fortes concentrations en baie d'Adiopodoumé et près de Bingerville. *Pachymelania fusca*, en revanche, vit sur le sédiment, à peu près indifférent à sa nature, à condition qu'il y ait présence de débris végétaux ; il remonte dans la zone intertidale et grimpe sur les racines de palétuvier ; c'est en fait une espèce adaptée à la vie dans la mangrove ; il ne faut donc pas s'étonner qu'il soit beaucoup moins commun que *Pachymelania aurita* du fait de la faible étendue de cette formation en lagune Ébrié. Le troisième représentant de la famille, *Pachymelania byronensis*, n'a été récolté que dans les lagunes Aghien et Potou, non loin du débouché de la Mé, entre 0,5 et 4 m, sur des vases et vases sableuses noires riches en débris végétaux, dans des eaux de très faible salinité (toujours inférieure à $1,5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ d'après OYENEKAN, 1979). BINDER le signale également en lagune Aghien en s'étonnant de ne pas l'avoir découvert dans la partie occidentale de la lagune.

Tympanotonus fuscatus (famille des Potamodidae), autre gastropode typique des estuaires et lagunes de la côte occidentale d'Afrique, est moins euryhalin que *Pachymelania aurita* puisque sa répartition spatiale est limitée à l'île Leydet à l'ouest et atteint à peine l'entrée de la lagune Potou à l'est ; c'est une répartition un peu plus étroite que celle déjà indiquée par BINDER. *Tympanotonus* tend à remplacer les *Pachymelania* sur les fonds au-delà de 2 m quand les teneurs en vase augmentent dans un sédiment qui s'appauvrit en oxygène. Il recherche aussi la présence sur le fond de débris végétaux.

On citera enfin les deux Muricidae prédateurs de bivalves, *Thais forbesi* et *Thais callifera* cantonnés aux abords du canal de Vridi sur des sables riches en débris coquilliers grossiers, le premier descendant plus bas (2,5 m) que le second (1 m).

Les bivalves

Les bivalves les plus communs en lagune Ébrié sont *Anadara senilis*, *Congeria africana*, *Congeria ornata*, *Brachyodontes tenuistriatus*, *Crassostrea gasar*, *Cyrenoida rhodopyga*, *Loripes aberrans*, *Iphigenia truncata*, *Iphigenia delesserti*, *Tagelus augulatus*, *Tellina ampullacea*, *Corbula trigona*.

Anadara senilis ne figure pas dans l'inventaire de BINDER. Pourtant, l'espèce est communément récoltée par GOMEZ et ZABI, dans la zone proche du canal de Vridi, notamment au sud de l'île Boulay, sur des fonds allant des sables purs à des vases, entre 0,7 et 5 m. Ces observations correspondent bien aux connaissances acquises sur l'espèce au Nigeria (YOLOVE, 1969 et 1976) et en Sierra Leone (OKERA, 1976) selon lesquelles *Anadara* vit sur des substrats variés (à l'exception des vases réductrices) à des profondeurs inférieures à 5 m, baignés par des eaux plutôt calmes, de salinité comprise entre 10 et 28 g . l⁻¹ ; *Anadara senilis* est une des espèces dont la présence marque l'entrée dans le domaine saumâtre (contact mer-lagune).

Bien que morphologiquement proches l'une de l'autre, *Congeria africana* et *Congeria ornata* sont considérées comme des espèces distinctes par BINDER (1968). *Congeria ornata* occupe pratiquement tout l'ouest de la lagune et vit sur des sédiments variés, des sables aux vases dépourvues en général d'éléments grossiers, de 0,5 à 7 m de profondeur. *Congeria africana* fréquente plutôt les extrémités lagunaires, évitant les zones les plus salées ; les sables vaseux lui conviennent mais aussi les sables graveleux et les graviers du secteur ouest, entre 1 et 3 m. Les répartitions observées ne sont donc pas analogues à celles signalées par BINDER ; il y a eu, de 1964 à 1976, extension vers l'est (lagunes Potoù et Aghien) de *Congeria ornata* et installation à l'ouest de *Congeria africana*.

Brachyodontes tenuistriatus reste localisé près de l'ouverture sur la mer, en zone portuaire et urbaine d'Abidjan, sur des sédiments plus ou moins envasés mais toujours riches en débris coquilliers, situés en eau peu profonde (0,5 à 2 m). Ce mytilidé n'est pas signalé par BINDER.

Crassostrea gasar occupe toute la partie centre-est du système, plutôt dans les secteurs parcourus par des courants, mais pas uniquement car on le rencontre aussi en baie de Biétri, de Koumassi et à l'extrémité de la lagune Ouladine, dans tous les cas sur des fonds inférieurs à 3 m, dont la nature semble avoir peu d'importance. Selon BINDER, l'huître disparaît dès le début de la saison humide ; la mortalité ne serait pas due à la dessalure mais aux forts courants de chasse qui balayent les biotopes au moment des crues. Les études de SANDISON (1966), SANDISON et HILL (1966), HUNTER (1969) au Nigeria et en Sierra Leone mettent en évidence que les salinités les plus favorables au développement de *Crassostrea gasar* sont inférieures à 15 g . l⁻¹ et que la violence des courants en saison des pluies engendre une turbidité défavorable (trop de particules minérales en suspension) à l'activité de filtration des huîtres, qui explique la forte mortalité alors observée. L'aire lagunaire peuplée par *Crassostrea*, telle que décrite par BINDER, s'étendait vers la lagune Potou davantage qu'aujourd'hui où elle s'arrête à Bregbo.

Cyrenoida rhodopyga vit uniquement en eau très peu salée, aux extrémités est et ouest de la lagune, de l'intertidal jusqu'à une profondeur de 7 m et plutôt sur sable. BINDER ne le signale que dans la partie occidentale.

Loripes aberrans compte parmi les mollusques les plus communs et les plus abondants en lagune Ébrié ; on le rencontre de Dabou à Grand-Bassam, du littoral jusqu'à une profondeur de 5,5 m, dans des faciès sédimentaires variés, graviers, sables, sables vaseux, vases fines. Par rapport à la situation rapportée par BINDER qui limite *Loripes* à la région comprise entre Bimbresso et Bingerville, il y a extension de l'aire de répartition aussi bien à l'est qu'à l'ouest. À signaler également une récolte tout à fait dans l'ouest, au débouché du canal d'Assagny.

Iphigenia truncata et *Iphigenia delesserti* occupent sensiblement les mêmes biotopes, localisés à l'ouest du canal de Vridi, *Iphigenia delesserti* allant jusqu'à l'extrémité ouest et *Iphigenia truncata* s'arrêtant au niveau de l'île Likré ; cette dernière espèce semble avoir des exigences un peu plus strictes envers la granulométrie du sédiment (graviers, sables, débris coquilliers, sables vaseux) que *Iphigenia delesserti* qui peut supporter des taux d'envasement plus élevés ; l'intervalle bathymétrique fréquenté est aussi un

peu différent ; de 0,5 à 8 m chez *Iphigenia truncata*, de 0,5 à 5 m chez *Iphigenia delesserti*. BINDER ne mentionne que la présence de *Iphigenia delesserti* « nettement limitée à l'est du seuil de Dabou, (...) surtout abondante dans la partie de la lagune où le taux de salinité est à la fois élevé et variable » ; la situation de 1964 est donc très différente de celle de 1976 ; si quelques exemplaires ont pu être récoltés dans la région soumise aux influences marines, la population de l'espèce est, pour l'essentiel, installée dans le secteur ouest où la salinité est faible et varie peu. Quant à *Iphigenia truncata*, BINDER ne l'a pas rencontré ; DAUTZENBERG (1912), en revanche, le signalait déjà en lagune Ébrié, dans le matériel malacologique rassemblé par la mission Gruvel.

Tagelus angulatus vit dans tout le secteur le plus variable de la lagune, de l'île Cornuet à l'ouest jusqu'à l'extrémité est de l'île de Petit-Bassam à l'est ; il tolère à peu près tous les types de sédiments, sables purs, sables à débris coquilliers et débris végétaux, vases sableuses, vases coquillières, du littoral jusqu'à une profondeur de 6 m. La présence de ce bivalve, aujourd'hui très commun, n'a pas été notée par BINDER.

Il en va de même pour *Heterodonax parvus*, petit bivalve qui n'avait pas été retrouvé depuis sa description par DUNKER en 1853, d'après des spécimens récoltés près de Luanda (Angola) ; il a depuis été signalé sur le littoral marin de la même région, dans des baies abritées ; son habitat dans le système Ébrié s'étend de la lagune Aghien à l'île Leydet sur de petits fonds (intertidal à 3 m) de sables fins, sables coquilliers, sables vaseux et vases.

Tellina nymphalis, dont ce sont aussi les premières récoltes en lagune Ébrié, est cantonné autour de l'île Boulay, à toute profondeur (1-18 m), uniquement sur des vases, tandis que l'autre telline, *Tellina ampullacea*, peuple l'ensemble lagunaire Ébrié à l'exception des lagunes Potou et Aghien ; c'est le bivalve le plus commun après *Corbula trigona* ; tous les types de substrat lui conviennent, sauf cependant les plus grossiers (graviers), de 0,5 à 6 m de profondeur ; les densités les plus fortes s'observent dans la partie ouest, au-delà de Dabou. Cette espèce figure également dans le matériel de BINDER ; avec une extension également à toute la lagune mais une abondance sensiblement moindre.

Corbula trigona est l'organisme benthique le plus commun, le plus abondant, donc vraisemblablement le mieux adapté aux conditions de vie lagunaire. Il est partout présent, comme le remarquait déjà BINDER, de 0,5 à 12 m de profondeur, sur tous les types de fonds avec une préférence pour les sables. Les concentrations les plus fortes sont observées à l'ouest avec 1 700 individus par m² en moyenne. Les résultats de l'étude de GOMEZ (1978) sur la dynamique de ce petit bivalve seront rappelés plus loin.

Discussion

L'examen des résultats obtenus par BINDER et des données acquises dans les années 70 permet de mettre en évidence une évolution des peuplements et en particulier de certaines populations de mollusques. De 1964 à 1979 plusieurs espèces font leur apparition, *Anadara senilis*, *Tagelus angulatus*, *Brachyodontes tenuistriatus*, *Iphigenia truncata* étant les plus communes. Il est connu que le recrutement de certaines espèces de mollusques est sujet à d'importantes fluctuations de sorte qu'elles peuvent apparaître tour à tour rares ou communes ; c'est peut-être le cas d'*Iphigenia truncata*, sans doute pas de *Anadara senilis*, *Tagelus angulatus*, *Brachyodontes tenuistriatus*, bivalves qui marquent l'entrée, côté mer, dans le domaine lagunaire ; mais le canal de Vridi est ouvert depuis 1951 et on peut s'étonner que leurs populations ne soient pas encore installées en 1964. On peut aussi se demander pourquoi elles ne sont pas signalées à l'embouchure de la Comoé, qui existe encore en 1964, de façon intermittente. Dans les années 1970, les échanges océan-lagune se faisant uniquement par le canal de Vridi, la quantité d'eau de mer entrant à ce niveau est vraisemblablement plus importante, le nombre de larves pénétrant en lagune est plus élevé et les chances de recrutement plus grandes.

Par ailleurs, de nombreuses espèces voient leur répartition changer : *Pachymelania aurita* et surtout *Pachymelania fusca* tendent à se replier vers l'est, de même que *Tympanotonus fuscatus* ; les populations de *Crassostrea gasar* disparaissent à l'est, avec la fermeture du débouché en mer de la Comoé et vien-

La figure 1 représente de façon synthétique la répartition des organismes benthiques les plus communs en lagune Ébrié.

On distingue trois groupes dont la répartition dans l'espace lagunaire est schématisée sur la figure 2 :

- les espèces du contact océan-lagune qui peuplent le secteur lagunaire où l'influence marine se fait particulièrement bien sentir, entre Bingerville à l'est et Songon-Mbraté à l'ouest ; leur extension est plus ou moins large ou étroite suivant leur comportement vis-à-vis de la dessalure, des plus tolérantes à ce facteur (*Clibanarius africanus*, *Crassostrea gasar*, *Pilumnopeus africanus*) aux plus sensibles (*Tellina nymphalis*, *Excirolana latipes*, *Clibanarius cooki*, *Alpheus pontederiae*) ;
- les espèces du contact eaux continentales-lagune qui ne peuvent supporter que de très faibles salinités et qui n'apparaissent jamais dans la zone centrale en restant confinées aux extrémités est et ouest ; *Pachymelania byronensis* est l'espèce la plus typique du groupe dans lequel on est un peu étonné de voir figurer *Pachymelania fusca* connu pour être euryhalin mais aussi un habitant typique de la mangrove ; les conditions de fond de lagune (eaux calmes, présence de débris végétaux) lui conviennent sans doute mieux que celles du secteur central ;

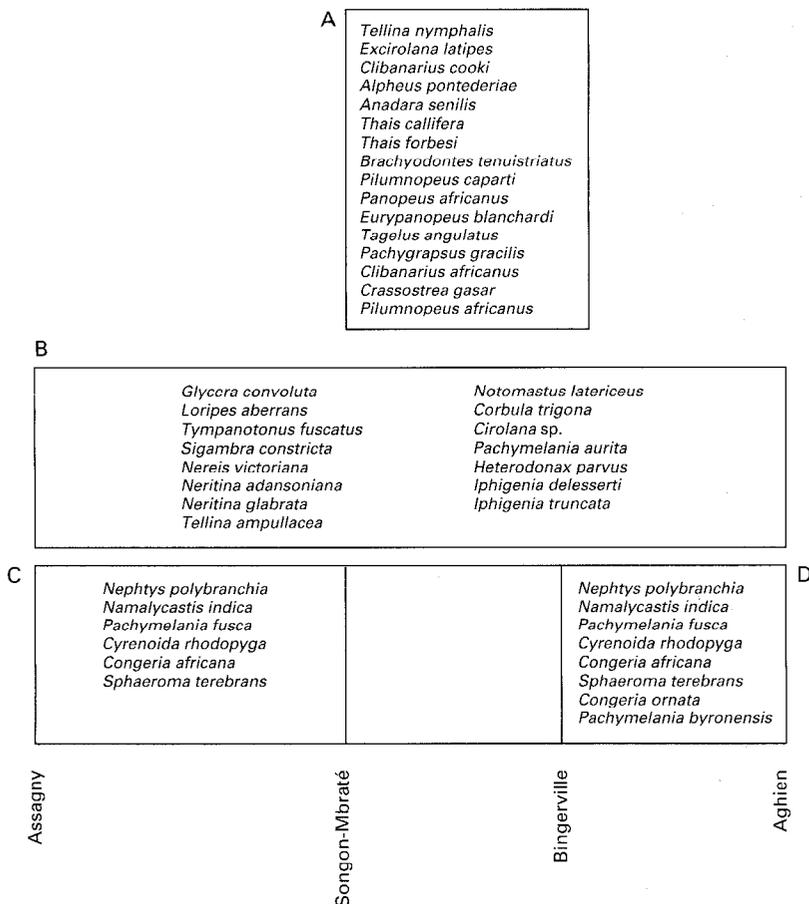


Figure 2

Groupes faunistiques en lagune Ébrié. A : espèces de la zone sous influence marine (contact océan-lagune) ; B : espèces occupant tout le système lagunaire ; C et D : espèces rencontrées respectivement aux extrémités ouest et est de la lagune (contact eaux continentales-lagune) ; D contient toutes les espèces de C et deux espèces qui lui sont propres, *Pachymelania byronensis* et *Congeria ornata*.

— les espèces qui peuplent pratiquement tout l'ensemble lagunaire ; très euryhalines, elles supportent des variations spatiales et saisonnières de la salinité et des autres facteurs climatiques et sont particulièrement bien adaptées à la vie dans ce milieu fluctuant ; parmi les plus caractéristiques on citera *Nereis victoriana*, *Neritina glabrata*, *Tellina ampullacea*, *Corbula trigona*.

Les peuplements

Les principaux résultats de l'analyse des correspondances appliquée aux données des campagnes de prospection apparaissent sur les figures 3, 4 et 5 avec la représentation des espèces (tabl. I) dans le plan des axes II et celle des prélèvements dans le plan des axes III, IIII. L'interprétation de ces figures, compte tenu du contenu faunistique des prélèvements, amène à distinguer quatre grands peuplements, désignés par leurs principales espèces :

- le peuplement à *Crassostrea gasar* et *Brachyodontes tenuistriatus* (1) ;
- le peuplement à *Anadara senilis* et *Tagelus angulatus* (2) ;
- le peuplement à *Pachymelania aurita* et *Congerina ornata* (3) ;
- le peuplement à *Corbula trigona* et *Iphigenia* spp. (4).

Bien que la plupart des organismes présentent une grande tolérance aux variations des conditions de milieu (salinité, profondeur, nature du sédiment), les unités cénotiques s'individualisent sans trop de difficulté. On retiendra cependant pour les désigner le terme de peuplement plutôt que ceux de communauté ou biocénose. Il faut considérer, en effet, que, sur le terrain, les limites ne sont pas tranchées et que les transitions, graduelles, tiennent autant à une modification des dominances des espèces qu'à un changement notable de la composition spécifique.

La structure même du nuage de points met en évidence une relation quadratique entre les axes factoriels, ce qui traduit l'existence d'un gradient continu entre les groupes 1 et 4 (effet Gutman).

PEUPELEMENT À *Crassostrea gasar* ET *Brachyodontes tenuistriatus*

Il s'agit d'un peuplement établi sur des fonds en majorité de sable coquillier ou sable vaseux (lutites < 25 %) proches de l'ouverture à la mer (canal de Vridi) (fig. 6), qui subit donc les fortes variations de salinité et de régime

TABLEAU I

liste des espèces prises en considération dans l'analyse des correspondances et leurs abréviations, utilisées pour indiquer leur position

<i>Alpheus portederiae</i>	Ap
<i>Anadara senilis</i>	As
<i>Brachyodontes tenuistriatus</i>	Bt
<i>Callinectes amnicola</i>	Cam
<i>Cirolana</i> sp.	Ci
<i>Clibanarius africanus</i>	Caf
<i>Clibanarius cooki</i>	Cc
<i>Congerina africana</i>	Ca
<i>Congerina ornata</i>	Co
<i>Corbula trigona</i>	Ct
<i>Crassostrea gasar</i>	Cg
<i>Cyrenoida rhodopyga</i>	Cr
<i>Diopatra neapolitana</i>	Dn
<i>Dosinia isocardia</i>	Di
<i>Glycera convoluta</i>	Gc
<i>Glycera gigantea</i>	Gg
<i>Heterodonax parvus</i>	Hp
<i>Iphigenia delesserti</i>	Id
<i>Iphigenia truncata</i>	It
<i>Loandalia maculata</i>	Im
<i>Loripes aberrans</i>	La
<i>Namalycastis indica</i>	Ni
Némertes	Né
<i>Nephtys polybranchia</i>	Np
<i>Nereis victoriana</i>	Nv
<i>Neritina adansoniana</i>	Na
<i>Neritina glabrata</i>	Ng
<i>Neritina rubricata</i>	Nr
<i>Notomastus latericeus</i>	Nl
<i>Pachygrapsus gracilis</i>	Pg
<i>Pachymelania aurita</i>	Pou
<i>Pachymelania byronensis</i>	Pb
<i>Pachymelania fusca</i>	Pf
<i>Panopeus africanus</i>	PaF
<i>Panopeus parvulus</i>	Pp
<i>Penaeus notialis</i>	Pn
<i>Pilumnopus africanus</i>	Pa
<i>Pilumnopus caparti</i>	Pc
<i>Scoloplos armiger</i>	Sa
<i>Sigambra constricta</i>	Sc
<i>Sphaeroma terebrans</i>	St
<i>Tagelus angulatus</i>	Tan
<i>Tellina ampullacea</i>	Tam
<i>Thais callifera</i>	Tc
<i>Tympanotonus fuscatus</i>	Tf

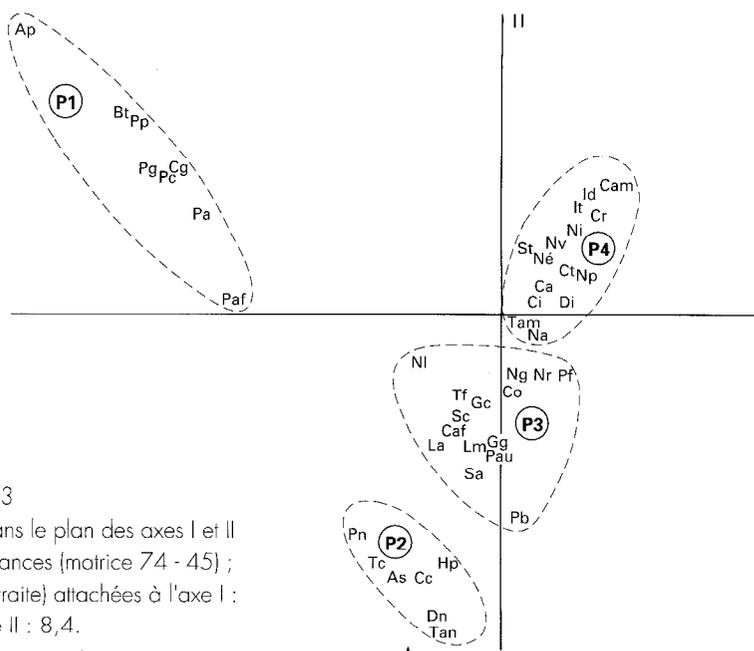


Figure 3

Représentation des espèces dans le plan des axes I et II d'une analyse des correspondances (matrice 74 - 45) ; valeurs propres (% variance extraite) attachées à l'axe I : 10,6 ; à l'axe II : 8,4.

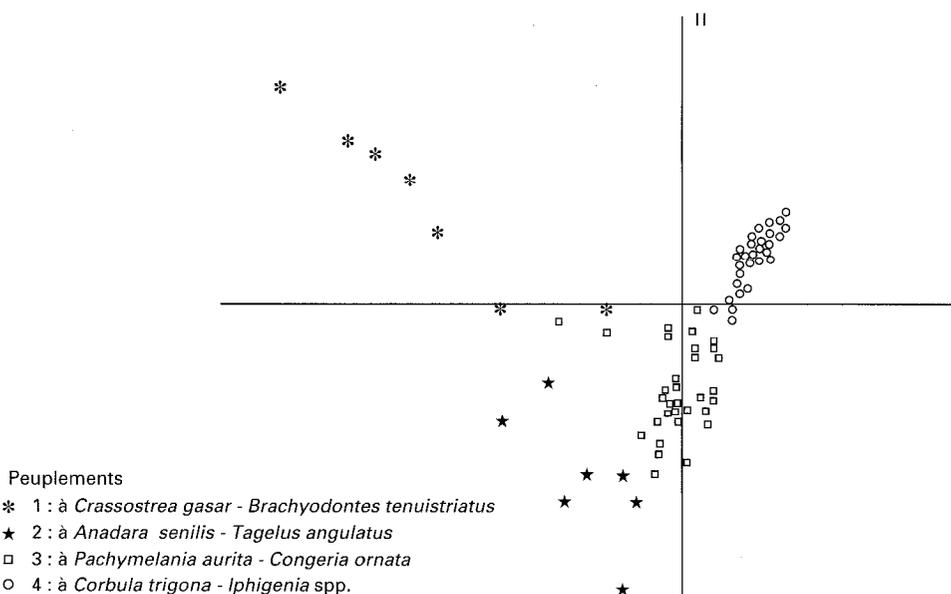


Figure 4

Représentation des prélèvements dans le plan des axes I et II d'une analyse des correspondances. Des symboles indiquent leur appartenance aux peuplements identifiés.

hydrologique qui marquent, dans cette zone, les transitions entre saisons. Deux bivalves filtreurs sont dominants (tabl. IV et V), l'huître *Crassostrea gasar*, connue surtout pour s'installer sur les racines de palétuvier (rares en lagune Ébrié), et le mytilidé *Brachydontes tenuistriatus*. À l'abri des amas de ces mollusques et de leurs débris de coquilles, prospère une faune de crustacés avec notamment les brachyourses *Pilumnopus caparti*, *Pilumnopus africanus*, *Panopeus africanus*, *Eurypanopeus blanchardi*, *Pachygrapsus gracilis*, les plus communs, et la crevette caride *Alpheus pontederiae*. On rencontre aussi des orga-

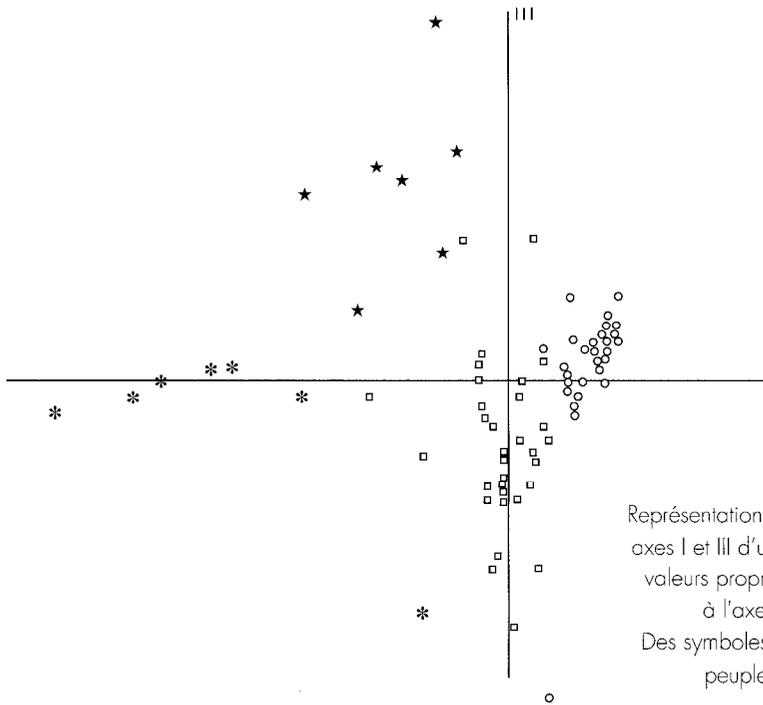


Figure 5
Représentation des prélèvements dans le plan des axes I et III d'une analyse des correspondances ; valeurs propres (% variance extraite) attachées à l'axe I : 10,6 ; à l'axe III : 5,9.
Des symboles indiquent leur appartenance aux peuplements identifiés (cf. fig. 4).

nismes ubiquistes comme les polychètes *Notomastus latericeus* et *Glycera convoluta*, l'isopode *Sphaeroma terebrans*, ou des invertébrés plutôt rattachés à d'autres biotopes comme les polychètes *Namalycastis indica* et *Nereis victoriana*, le pagure *Clibanarius africanus*, les gastropodes *Pachymeliana aurita* et *Tympanotonus fuscatus*, les bivalves *Loripes aberrans* et *Tellina ampullacea*.

L'analyse fait particulièrement bien ressortir ce peuplement et le groupe des espèces qui le compose. Il est installé de façon discontinue surtout dans la zone lagunaire sous influence marine, le long du chenal central, de l'extrémité ouest de l'île Boulay jusqu'au-delà du niveau de Bingerville à l'est, là où le flux de matériel particulaire est important. On trouve également de petits gisements au sud de l'île Boulay, en baie de Koumassi, à l'entrée de la baie de Biétri (milieux calmes mais eutrophes) et aussi, ce qui est apparemment plus étonnant, la passe de Grand-Bassam étant fermée au moment de l'étude, à l'extrémité de la lagune Ouladine. On remarquera cependant que le cordon lagunaire est particulièrement étroit à ce niveau, autorisant sans doute une percolation de l'eau de mer au travers ; une petite mangrove y est d'ailleurs installée.

PEUPLEMENT À *Anadara senilis* ET *Tagelus angulatus*

C'est encore un peuplement installé non loin du canal de Vridi (fig. 6), composé cette fois de bivalves vivant enfouis dans le sédiment et prélevant, au moyen de leurs siphons, les éléments nutritifs au niveau du fond. Outre les deux espèces les plus typiques auxquelles on associera également *Heterodonax parvus*, le bivalve le plus commun et le plus abondant est *Loripes aberrans*, récolté cependant en aussi grand nombre dans le peuplement à *Pachymelania-Congerina* décrit ci-après. Les autres invertébrés plus particulièrement inféodés à ce peuplement sont la crevette *Penaeus notialis* (plus précisément la forme postlarvaire), les pagures *Clibanarius africanus* et *Clibanarius cooki*, le gastropode prédateur *Thais callifera*. On note encore la présence fréquente des polychètes *Glycera convoluta*, *Nereis victoriana*, *Notomastus latericeus*, mais aussi, en saison sèche, de *Diopatra neapolitana*. Les brachyopes *Panopeus africanus*, *Pachygrapsus gracilis*, *Pilumnopus africanus* sont plus rares que dans le peuplement 1. Les gastropodes *Neritina glabrata* et *Neritina adansoniana*, les lamellibranches *Iphigenia delesserti* et *Tellina ampullacea* sont aussi présents mais avec des effectifs moindres que dans d'autres biotopes.

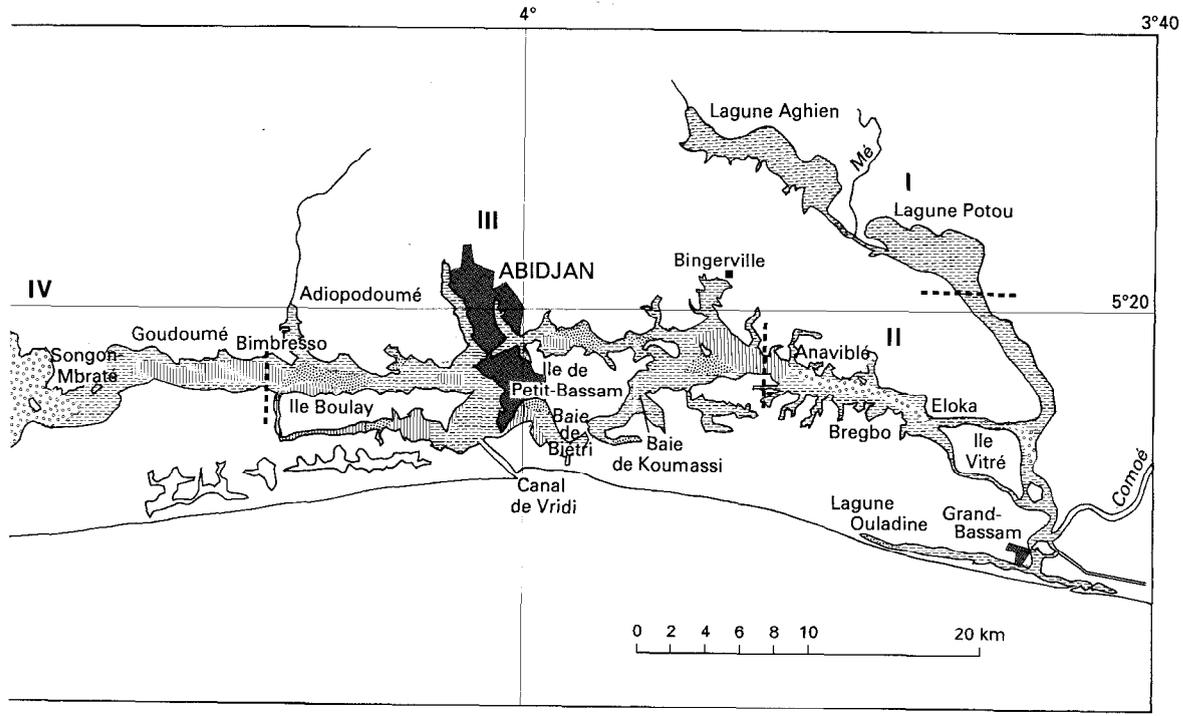
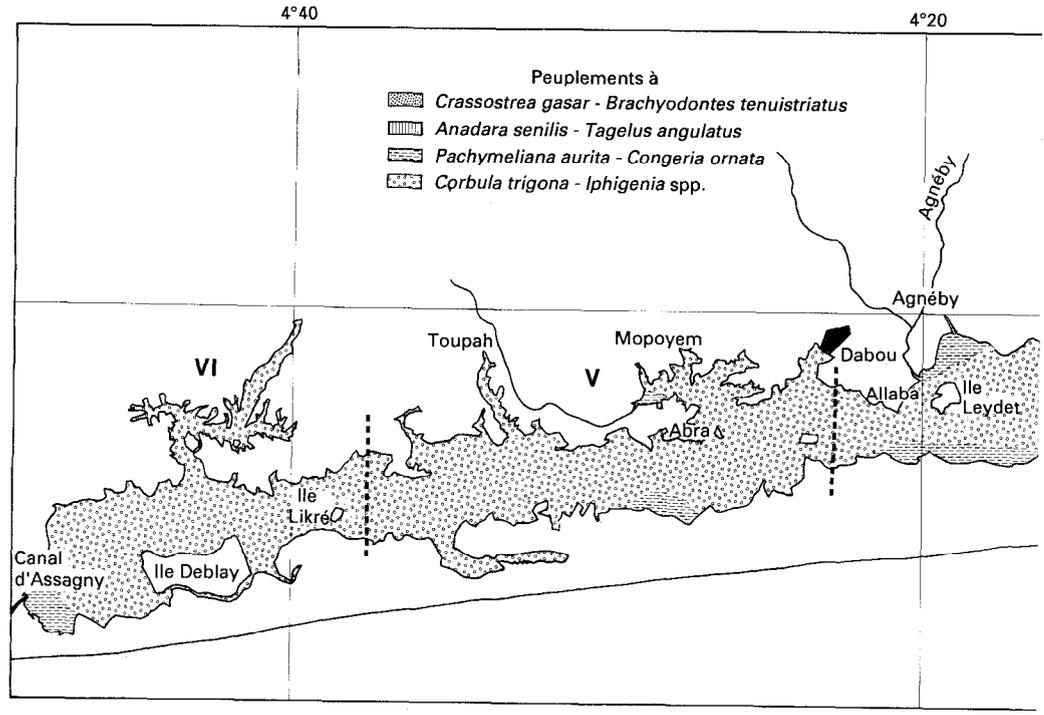


Figure 6

Les unités bionomiques benthiques dans le système lagunaire Ébrié. Les secteurs lagunaires sont indiqués (voir texte).

Le biotope à *Anadara-Tagelus* correspond à des substrats sableux, sablo-vaseux ou vaseux, souvent situés en mode calme. Il occupe, en lagune Ébrié, une aire plus vaste que celle du biotope à *Crassostrea-Brachyodontes* puisqu'elle s'étend de Goudoumé (à mi-chemin de Songon-Mbraté et d'Adiopodoumé) à l'ouest jusqu'au-delà de Bingerville à l'est, et surtout beaucoup moins discontinue. Ce peuplement est aussi établi sur certains fonds du chenal central et de l'entrée de la baie de Biétri mais est surtout très largement dominant dans le passage au sud de l'île Boulay où l'agitation de l'eau est faible.

Sur sédiment sableux, *Anadara senilis* est en général dominant. Quand la teneur en éléments fins augmente, c'est plutôt *Tagelus angulatus* qui tend à le devenir. Sur les vases les plus profondes on voit apparaître *Tellina nymphalis* (ce bivalve n'a pas été pris en compte dans l'analyse).

Le peuplement à *Anadara-Tagelus* est bien mis en évidence dans l'analyse ; *Clibanarius africanus* apparaît plus proche sur la figure 1 des espèces du peuplement 1, mais l'étude des listes faunistiques montre que sa fréquence et ses effectifs sont plus élevés dans le peuplement 2 (tabl. IV et V).

PEUPELEMENT À *Pachymelania aurita* ET *Congeria ornata*

Ce peuplement couvre des superficies importantes, notamment dans tout le secteur est (fig. 6). Contrairement aux deux premiers, formés surtout de bivalves, celui-ci est dominé par des mollusques gastropodes brouteurs et détritivores de la famille des Melaniidae (*Pachymelania*) et Potamididae (*Tympanotonus*) auxquels viennent s'ajouter des Neritidae (*Neritina*).

Outre *Pachymelania aurita* et le bivalve *Congeria ornata*, les espèces les plus caractéristiques sont le polychète *Sigambra constricta* et les gastropodes *Tympanotonus fuscatus* et *Pachymelania byronensis* (en zone très dessalée). De nombreux polychètes sont présents sans jamais être abondants, soit marins euryhalins comme *Loandalia maculata*, *Glycera convoluta*, *Scoloplos armiger*, *Notomastus latericeus*, soit lagunaires à l'exemple de *Nereis victoriana*, *Namalycastis indica*, *Nephtys polybranchia* ; quelques crustacés figurent dans les listes faunistiques, les isopodes *Sphaeroma terebrans* et *Cirolana* sp., la crevette *Penaeus notialis* (juvéniles), le pagure *Clibanarius africanus*, les crabes *Pilumnopus caparti*, *Pilumnopus africanus* et *Pachygrapsus gracilis*. Les *Neritina* apparaissent très souvent dans les prélèvements, surtout *Neritina glabrata* et *Neritina adansoniana*. Chez les gastropodes, *Pachymelania fusca* est peu abondant par rapport à *Pachymelania aurita* tandis que, chez les bivalves, *Loripes aberrans*, *Tellina ampullacea* et *Corbula trigona* sont nettement plus communs que *Crassostrea gasar*, *Heterodonax parvus*, *Tagelus angulatus*, *Anadara senilis*, *Congeria africana* et *Brachyodontes tenuistriatus*.

Ce peuplement est installé sur à peu près tous les types de fonds, surtout les sables et sables vaseux, dans la tranche bathymétrique 0,5 à 2,5 m. Sur les substrats plus envasés et plus profonds, *Pachymelania aurita* laisse la place à *Tympanotonus fuscatus*. L'analyse parvient encore à individualiser cette unité bionomique, bien qu'elle ait de nombreuses espèces en commun avec le peuplement 4 ; *Pachymelania byronensis* marque l'extension limite du biotope vers les eaux douces (fig. 1).

En lagune Ébrié, le peuplement à *Pachymelania-Congeria* couvre de vastes surfaces, quasiment sans interruption, depuis Songon-Mbraté à l'ouest jusqu'à l'extrémité de la lagune Aghien, dans des secteurs à forte ou faible variation de salinité ; c'est le plus opportuniste vis-à-vis de ce facteur car il admet en effet les plus fortes variations de salinité (1 à 30 g . l⁻¹ en surface en 1975 à proximité du canal de Vridi), comme les plus faibles (0 à 0,9 g . l⁻¹ en lagune Aghien en 1975). Il devient, en revanche, rare dans l'ouest (quelques stations vers Abra) avant de laisser complètement la place au peuplement 4. C'est pourquoi on peut être surpris de le voir réapparaître à l'extrémité ouest, au débouché du canal d'Assagny qui relie les lagunes Ébrié et de Grand-Lahou ; un transport d'eau et de larves doit avoir lieu le long du canal, du moins une partie de l'année, dans le sens Grand-Lahou - Ébrié, ce qui expliquerait aussi la légère augmentation de salinité observée en ce point.

Si l'on examine attentivement la répartition bathymétrique des stations où ce peuplement a été rencontré, on constate que le biotope est installé dans la frange 0,5 à 2 m si bien que le peuplement à *Pachymelania-Congeria* borde, dans la région est, de l'île Vitré à Anaviblé, le peuplement à *Corbula-*

Iphigenia, et plus à l'ouest le peuplement à *Anadara-Tagelus* qui se situent dans le chenal central, sur des sédiments en général plus envasés baignés par des eaux plus pauvres en oxygène. Cette strate bathymétrique 0,5 à 2 m est caractérisée par une production primaire benthique maximale, l'importance du microphytobenthos étant même supérieure à celle du phytoplancton dans ces horizons supérieurs (PLANTE-CUNY, 1977). Il ne faut donc pas s'étonner de la dominance, dans ce peuplement, d'espèces limivores-détritivores de surface comme *Pachymelania* et *Neritina*.

PEUPELEMENT À *Corbula trigona* ET *Iphigenia* spp.

Contrairement aux précédents, ce peuplement a la particularité d'être cantonné aux secteurs oligohalins où la variabilité est faible (fig. 6).

Les bivalves reprennent ici une large prépondérance. *Corbula trigona*, présent sur d'autres fonds, mais ici dans son biotope d'élection, peut atteindre des densités extraordinaires de plusieurs milliers d'individus au mètre carré (moyenne de 1 700 dans les prélèvements soumis à l'analyse). Parmi les autres espèces caractéristiques on citera les bivalves *Iphigenia truncata*, *Iphigenia delesserti* et *Cyrenoida rhodopyga* qui, contrairement aux autres espèces lagunaires, dans leur ensemble plus ubiquistes, ne sont pratiquement observés que dans le biotope de ce peuplement 4 ; les polychètes *Nereis victoriana*, *Nephtys polybranchia* et *Namalycastis indica* sont particulièrement communs. Sont également présents les polychètes *Sigambra constricta*, *Glycera convoluta* et *Notomastus latericeus*, les isopodes *Cirolana* sp. et *Sphaeroma terebrans*, le brachyoure *Callinectes amnicola* qui fait l'objet d'une exploitation commerciale (cf. II-6), les gastropodes *Neritina glabrata*, *Neritina adansoniana*, *Pachymelania aurita*, *Pachymelania fusca*, *Tympanoionus fuscatus*, les bivalves *Tellina nymphalis*, *Congeria ornata*, *Congeria africana*, *Loripes aberrans* et *Dosinia isocardia*. Cette dernière espèce, peu fréquente, n'a été récoltée, au cours des campagnes qui sont à l'origine de cette étude, que dans le biotope du peuplement 4 ; mais des résultats antérieurs (GOMEZ, 1975) montrent qu'elle vit également en secteur sous influence marine.

Le peuplement à *Corbula-Iphigenia* peut être rencontré sur tous les types de sédiments, le plus souvent cependant sur sables coquilliers et graviers (sur ces substrats hétérogènes et grossiers on constate une dominance de *Namalycastis indica* et de *Congeria africana*). Il couvre tout l'ouest de la lagune Ébrié, depuis Songon-Mbraté. Dans l'est, quelques prélèvements peuvent lui être rattachés, au débouché de la Mé et en baie de Koumassi, mais il occupe surtout le chenal central, de l'île Vitré à Anaviblé. Dans toutes ces stations de l'est, sauf en baie de Koumassi, on ne retrouve pas les *Iphigenia*. En revanche, *Cyrenoida rhodopyga* peut être présent mais il y a toujours dominance de *Corbula trigona* et des trois polychètes lagunaires *Nereis victoriana*, *Namalycastis indica* et *Nephtys polybranchia*.

CARACTÈRES DES BIOTOPES ET DE LA FAUNE

Les biotopes

Un biotope est compris ici comme l'espace lagunaire occupé par un peuplement donné (fig. 6). Il est défini par les caractères des distributions (moyenne et écart-type) des facteurs du milieu qui ont pu être mesurés aux stations de prélèvement (profondeur, descripteurs du sédiment). La profondeur des prélèvements a en effet été notée, de même que la nature du substrat a été décrite d'après son aspect. On dispose aussi d'analyses granulométriques (teneur en lutites, c'est-à-dire des particules de diamètre < 50 μm ; médiane granulométrique de la fraction grossière) pour 40 % des stations environ. Ces données, regroupées par biotopes, sont consignées dans les tableaux II et III.

Biotope 1 : il est caractérisé par des sédiments sablo-vaseux situés à faible profondeur. La teneur en fraction fine est peu élevée ; la fraction grossière ne contient pas de graviers ; en revanche, les débris coquilliers sont particulièrement fréquents, ce qui explique une valeur de la médiane granulométrique relativement élevée ; ce n'est pas le cas des débris végétaux qui doivent être rapidement balayés par les courants de marée.

TABLEAU II

Caractères des distributions des facteurs profondeur, teneur en lutites (< 50 μm), médiane granulométrique (μm) des sédiments dans les différents biotopes

N = nombre d'observations ; \bar{x} = moyenne ; σ = écart-type

Biotopes	Profondeur			% lutites			Médiane		
	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ	N	\bar{x}	σ
1	20	2,01	1,54	7	18,11	8,08	7	481	372
2	65	3,09	2,02	17	48,11	32,74	14	239	147
3	178	2,28	2,29	82	37,68	37,22	66	383	290
4	119	2,52	1,67	52	27,46	30,94	48	797	940
4 (ouest)	100	2,46	1,69	37	22,70	27,31	36	935	1 021
4 (est)	19	2,84	1,58	15	36,47	37,45	12	382	458

TABLEAU III

Proportions (%) des catégories sédimentaires dans les biotopes, présence (%) de débris coquilliers et végétaux dans les sédiments ; d'après les notes de terrain (N = nombre d'observations).

Biotopes	N	Graviers sables graveleux	Sables	Sables vaseux	Vases, vases sableuses	Présence de débris coquilliers	Présence de débris végétaux
1	21	0	38	52	10	81	14
2	62	1	26	31	42	44	23
3	177	2	26	29	43	63	39
4	116	17	37	16	30	59	25

Biotope 2 : c'est le plus profond car les prélèvements qui le caractérisent se situent au-delà de 3 m en moyenne. C'est aussi le plus envasé avec un taux moyen de lutites proche de 50 % ; les fonds sont cependant variables et vont des sables aux vases. Les débris coquilliers sont moins souvent présents que dans les trois autres biotopes, d'où une médiane granulométrique plus faible. Les débris végétaux sont notés dans 23 % des cas, ce qui représente une valeur moyenne en lagune Ébrié.

Biotope 3 : ce biotope, qui couvre l'est et le centre de la lagune, est constitué de milieux benthiques très variables où dominent les sédiments envasés ; le taux moyen de lutites est cependant plus faible que celui du biotope 2 alors que la proportion de chaque type sédimentaire est sensiblement la même ; la valeur moyenne de la médiane est plus élevée, du fait sans doute de la plus grande fréquence des débris coquilliers. C'est dans ce biotope qu'on rencontre le plus souvent des débris végétaux.

Biotope 4 : il est également très étendu puisqu'il intéresse tout l'ouest de la lagune Ébrié. Tous les types sédimentaires s'y observent, à toutes profondeurs. Il faut cependant relever l'apparition d'éléments très grossiers (graviers, cailloutis), ce qui explique la forte valeur de la médiane granulométrique et ce d'autant plus que les débris coquilliers sont communs eux aussi. Les débris végétaux sont présents dans un prélèvement sur quatre.

La faune

Comme déjà signalé au chapitre matériel et méthodes, l'échantillonnage ne permet pas d'obtenir des valeurs significatives du nombre d'espèces et des effectifs par prélèvement ; on ne peut donc estimer des indices comme la diversité et la régularité, qui caractérisent, sous une forme synthétique, la structure faunistique des communautés.

D'où le parti pris, qui peut sans doute être contesté, d'examiner les seuls 74 échantillons pris en compte dans l'analyse des correspondances, de façon à obtenir une image de la richesse faunistique des peuplements, de l'abondance et de la fréquence des espèces (tabl. IV et V).

Les espèces

C'est dans le peuplement 3 qu'on dénombre le plus d'espèces (36). Mais il est vrai que la liste faunistique des peuplements 1 et 2 n'a été constituée que sur la base de 7 prélèvements de 0,1 m² et que GOMEZ (1975) a montré qu'il fallait répéter au même point au moins une dizaine de prélèvements de

TABLEAU IV

Effectifs moyens des espèces dans les 74 prélèvements (0,1 m²) qui ont servi à l'analyse des correspondances, selon les peuplements. D'après l'analyse, parmi ces 74 prélèvements 7 relèvent du peuplement 1, 7 du peuplement 2, 32 du peuplement 3 et 28 du peuplement 4

Peuplement 1		Peuplement 2		Peuplement 3		Peuplement 4	
<i>B. tenuistriatus</i>	10,70	<i>L. aberrans</i>	6,57	<i>P. aurita</i>	42,94	<i>C. trigona</i>	170,36
<i>P. gracilis</i>	7,57	<i>T. angulatus</i>	5,42	<i>C. trigona</i>	18,62	<i>I. delesserti</i>	14,36
<i>C. gasar</i>	7,27	<i>A. senilis</i>	4,71	<i>N. glabrata</i>	5,20	<i>I. truncata</i>	12,79
<i>H. africana</i>	2,00	<i>H. parvus</i>	1,00	<i>C. ornata</i>	4,47	<i>D. africana</i>	3,79
<i>A. pontederiae</i>	1,57	<i>N. glabrata</i>	0,71	<i>L. aberrans</i>	3,25	<i>N. victoriana</i>	3,54
<i>N. latericeus</i>	1,43	<i>G. convoluta</i>	0,57	<i>N. adansoniana</i>	1,03	<i>P. aurita</i>	3,21
<i>P. aurita</i>	1,43	<i>C. africanus</i>	0,43	<i>T. fuscatus</i>	0,96	<i>S. terebrans</i>	3,04
<i>N. victoriana</i>	1,29	<i>P. gracilis</i>	0,43	<i>T. ampullacea</i>	0,81	<i>T. ampullacea</i>	2,39
<i>H. caparti</i>	1,14	<i>N. victoriana</i>	0,29	<i>N. latericeus</i>	0,53	<i>N. polybranchia</i>	1,64
<i>L. aberrans</i>	0,86	<i>N. latericeus</i>	0,29	<i>D. africana</i>	0,44	<i>N. adansoniana</i>	1,64
<i>P. africanus</i>	0,86	<i>N. adansoniana</i>	0,29	<i>C. gasar</i>	0,34	<i>N. glabrata</i>	1,53
<i>P. parvulus</i>	0,71	<i>T. callifera</i>	0,29	Némertes	0,28	<i>Cirolana</i> sp.	1,07
<i>T. fuscatus</i>	0,43	<i>T. ampullacea</i>	0,29	<i>G. convoluta</i>	0,28	Némertes	0,93
<i>Cirolana</i> sp.	0,29	<i>P. notialis</i>	0,29	<i>P. fusca</i>	0,22	<i>N. indica</i>	0,79
Némertes	0,14	<i>P. africanus</i>	0,29	<i>P. byronensis</i>	0,22	<i>C. rhodopyga</i>	0,57
<i>N. indica</i>	0,14	<i>D. neapolitana</i>	0,14	<i>T. angulatus</i>	0,22	<i>C. ornata</i>	0,57
<i>G. convoluta</i>	0,14	<i>C. gasar</i>	0,14	<i>Cirolana</i> sp.	0,22	<i>G. convoluta</i>	0,29
<i>T. ampullacea</i>	0,14	<i>I. delesserti</i>	0,14	<i>C. africanus</i>	0,22	<i>N. latericeus</i>	0,21
<i>S. terebrans</i>	0,14	<i>C. cooki</i>	0,14	<i>N. polybranchia</i>	0,19	<i>D. isocardia</i>	0,21
<i>C. africanus</i>	0,14	<i>H. africana</i>	0,14	<i>S. armiger</i>	0,16	<i>P. fusca</i>	0,07
				<i>P. gracilis</i>	0,16	<i>T. fuscatus</i>	0,07
				<i>A. senilis</i>	0,12	<i>C. africanus</i>	0,07
				<i>B. tenuistriatus</i>	0,12	<i>C. amnicola</i>	0,07
				<i>H. parvus</i>	0,12	<i>S. constricta</i>	0,04
				<i>S. constricta</i>	0,09	<i>L. aberrans</i>	0,04
				<i>N. victoriana</i>	0,09		
				<i>N. rubricata</i>	0,09		
				<i>N. indica</i>	0,06		
				<i>G. gigantea</i>	0,06		
				<i>H. caparti</i>	0,06		
				<i>H. africana</i>	0,06		
				<i>L. maculata</i>	0,03		
				<i>I. truncata</i>	0,03		
				<i>S. terebrans</i>	0,03		
				<i>P. notialis</i>	0,03		

TABLEAU V

Fréquence des espèces dans chaque peuplement ;
les 74 prélèvements qui ont servi à l'analyse des correspondances ont été considérés

Peuplement 1		Peuplement 2		Peuplement 3		Peuplement 4	
<i>C. gasar</i>	85,7	<i>L. aberrans</i>	100,0	<i>P. aurita</i>	75,0	<i>C. trigona</i>	92,9
<i>P. gracilis</i>	85,7	<i>A. senilis</i>	57,1	<i>L. aberrans</i>	59,4	<i>N. victoriana</i>	67,9
<i>H. caparti</i>	57,1	<i>T. angulatus</i>	42,9	<i>N. glabrata</i>	46,9	<i>I. truncata</i>	60,7
<i>H. africana</i>	57,1	<i>G. convoluta</i>	42,9	<i>T. ampullacea</i>	43,7	<i>I. delesserti</i>	57,1
<i>B. tenuistriatus</i>	42,9	<i>N. glabrata</i>	28,6	<i>C. trigona</i>	43,7	<i>N. polybranchia</i>	53,6
<i>L. aberrans</i>	42,9	<i>H. parvus</i>	28,6	<i>T. fuscatus</i>	40,6	<i>N. glabrata</i>	46,4
<i>A. pontederiae</i>	42,9	<i>P. notialis</i>	28,6	<i>C. ornata</i>	40,6	<i>T. ampullacea</i>	46,4
<i>N. latericeus</i>	28,6	<i>C. africanus</i>	28,6	<i>N. adansoniana</i>	31,2	<i>N. indica</i>	37,9
<i>T. fuscatus</i>	28,6	<i>N. latericeus</i>	28,6	<i>N. latericeus</i>	25,0	<i>N. adansoniana</i>	35,7
<i>P. africanus</i>	28,6	<i>P. africanus</i>	28,6	<i>Cirolana</i> sp.	18,7	Némertes	35,7
Némertes	14,3	<i>P. gracilis</i>	28,6	<i>G. convoluta</i>	15,6	<i>G. convoluta</i>	25,0
<i>N. indica</i>	14,3	<i>N. victoriana</i>	14,3	Némertes	12,5	<i>Cirolana</i> sp.	25,0
<i>N. victoriana</i>	14,3	<i>N. adansoniana</i>	14,3	<i>S. constricta</i>	9,4	<i>P. aurita</i>	17,9
<i>G. convoluta</i>	14,3	<i>T. callifera</i>	14,3	<i>N. victoriana</i>	9,4	<i>C. rhodopyga</i>	17,9
<i>T. ampullacea</i>	14,3	<i>C. gasar</i>	14,3	<i>N. polybranchia</i>	9,4	<i>C. ornata</i>	17,9
<i>Cirolana</i> sp.	14,3	<i>C. cooki</i>	14,3	<i>P. byronensis</i>	9,4	<i>S. terebrans</i>	14,3
<i>S. terebrans</i>	14,3	<i>H. africana</i>	14,3	<i>C. gasar</i>	9,4	<i>D. africana</i>	10,7
<i>C. africanus</i>	14,3	<i>D. neapolitana</i>	14,3	<i>H. parvus</i>	9,4	<i>N. latericeus</i>	7,1
<i>P. parvulus</i>	14,3	<i>I. delesserti</i>	14,3	<i>T. angulatus</i>	9,4	<i>L. aberrans</i>	7,1
		<i>T. ampullacea</i>	14,3	<i>C. africanus</i>	9,4	<i>D. isocardia</i>	7,1
				<i>N. indica</i>	6,2	<i>C. africanus</i>	7,1
				<i>G. gigantea</i>	6,2	<i>C. amnicola</i>	7,1
				<i>A. senilis</i>	6,2	<i>S. constricta</i>	3,6
				<i>D. africana</i>	6,2	<i>P. fusca</i>	3,6
				<i>H. caparti</i>	6,2	<i>T. fuscatus</i>	3,6
				<i>H. africana</i>	6,2		
				<i>L. maculata</i>	3,1		
				<i>S. armiger</i>	3,1		
				<i>N. rubricata</i>	3,1		
				<i>P. fusca</i>	3,1		
				<i>B. tenuistriatus</i>	3,1		
				<i>I. truncata</i>	3,1		
				<i>S. terebrans</i>	3,1		
				<i>P. notialis</i>	3,1		
				<i>P. gracilis</i>	3,1		

0,1 m² pour que la courbe cumulative du nombre d'espèces récoltées tende vers un palier, et ceci dans tous les biotopes.

Le fait important est la dominance marquée de quelques espèces dans chacun des peuplements. C'est le cas de *Brachyodontes tenuistriatus*, *Crassostrea gasar*, *Pachygrapsus gracilis* dans 1, *Loripes aberrans*, *Tagelus angulatus*, *Anadara senilis* dans 2, *Pachymelania aurita* et *Corbula trigona* dans 3, *Corbula trigona* et *Iphigenia* spp. dans 4.

On notera en particulier le rôle prééminent de *Corbula trigona* dans tout l'ouest de la lagune : ce petit bivalve est présent pratiquement dans tous les prélèvements avec de très fortes densités.

Au niveau trophique, le peuplement 1 comprend surtout des bivalves, filtreurs très actifs (huîtres, moules) et des crustacés vraisemblablement omnivores-détritivores ; le peuplement 2 est dominé par des bivalves vivant enfouis dans le sédiment en filtrant par leurs siphons la couche d'eau juste au-dessus du fond et tirant parti de la production phytoplanctonique qui va en augmentant de la surface jusqu'à 5 m de profondeur (PLANTE-CUNY, 1977). Dans le peuplement 3 le gastropode *Pachymelania aurita*, de loin l'organisme le plus abondant, est un lécheur de film (film pouvant contenir des particules organiques et du microphytobenthos) tandis que *Corbula trigona* ainsi que les *Iphigenia*, organismes les plus importants du peuplement 4, seraient des filtreurs (YOLLOVE, 1977).

Les biomasses

Comme nous l'avons signalé plus haut, la signification des valeurs de biomasse souffre de la faiblesse de l'échantillonnage. Compte tenu cependant du grand nombre de stations, les chiffres moyens calculés dans chaque peuplement présentent une variabilité réduite (erreur-type). Les résultats du tableau VI représentent des poids secs décalcifiés obtenus à partir des poids humides en utilisant les rapports préconisés par THORSON (1957) : 0,19 pour l'ensemble polychètes-crustacés ; 0,08 pour les gastropodes ; 0,07 pour les bivalves en général ; 0,02 pour les huîtres et moules. On constate la très forte prédominance du peuplement 1 en terme de biomasse, conséquence de la grande efficacité des organismes filtreurs comme les moules et les huîtres pour transformer l'énergie dans un biotope où les échanges mer-lagune sont les plus intenses et les transports de matière organique, morte ou vivante, les plus importants. Le peuplement 3 se classe en seconde position ; il occupe la zone, balayée par le flux de la Comoé, dont le fonctionnement s'apparente à celui d'un estuaire. Malgré la présence de *Corbula trigona*, le peuplement 4 ne vient qu'ensuite, précédant le peuplement 2 dont le domaine spatial est proche de celui du peuplement 1, mais qui est installé sur des substrats plus profonds, plus vaseux et en général plus abrités des courants.

La lagune a été divisée en 6 secteurs (cf. I-4) ; ce découpage s'est révélé par la suite assez arbitraire si l'on prend en considération les résultats des études sur le fonctionnement et la productivité de l'écosystème mais son utilisation reste commode ; d'où l'expression des résultats sur la richesse en benthos de chacun de ces secteurs (tabl. VII). On constate une homogénéité des biomasses (entre 6 et 8 g . m⁻²) dans les secteurs I, II, IV, V. Le secteur III est près de deux fois plus riche ; c'est là où les flux et les échanges mer-lagune sont les plus intenses. Le secteur VI, en revanche, est de loin le plus pauvre ; il s'agit de la région la plus confinée où les apports aussi bien marins que continentaux sont réduits. Ce résultat apparaît cependant paradoxal. En effet, d'après les données de DUFOUR (1984), la région III a une production de phytoplancton (184 g C . m⁻² en 1975) plus faible que la région VI (237 g C . m⁻²) ; mais, si on ajoute les apports organiques de l'océan et du continent, cette valeur reste quasi inchangée en région VI tandis qu'elle passe à 308 g C . m⁻² en III. Il semble donc que la ressource trophique soit plus élevée en III qu'en VI, mais pas d'un facteur 4,5 comme l'est le rapport des biomasses du benthos.

TABLEAU VI
Biomasses moyennes dans les peuplements en poids sec décalcifié (g . m⁻²),
écart-type des distributions, erreur-type sur les moyennes (écart-type/N)

Peuplement	Nb. observations	Moyenne	Écart-type	Erreur-type
1	21	21,75	24,02	5,24
2	65	5,98	14,98	1,80
3	175	9,86	19,64	1,48
4	122	6,79	15,94	1,44

TABLEAU VII

Biomasses moyennes par secteurs géographiques, en poids sec décalcifié ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$), écart-type des distributions, erreur-type sur les moyennes

Secteurs	I	II	III	IV	V	VI
Nombre d'observations	22	75	135	68	45	40
Peuplements intéressés	3 et 4	1 et 3	1,2,3,4	2,3,4	3 et 4	3 et 4
Biomasse moyenne	7,01	6,09	13,01	8,07	8,02	2,95
Écart-type	9,90	10,02	26,90	18,07	13,28	4,85
Erreur-type	2,11	1,16	2,31	2,19	1,98	0,76

On peut rapprocher cette observation de celle de DURAND *et al.* (1978) qui constatent qu'en 1976 et 1977 il a été capturé en région « ouverte » (III) 4 fois plus de poissons par unité de volume et 20 fois plus par unité de surface que dans la région VI (*cf.* IV-2), la plus « fermée », où il y aurait donc mauvaise utilisation de la production primaire par les producteurs secondaires. Les mesures de biomasse de microphytobenthos (chlorophylle *a*, PLANTE-CUNY, 1977) indiquent que le secteur III est le plus riche, devant II, V et VI où les valeurs sont encore élevées, les plus faibles étant relevées en I et IV (*cf.* II-2). Ces observations ne correspondent pas non plus exactement à la distribution des biomasses du macrozoobenthos dans l'espace lagunaire.

Enfin, pour compléter l'étude de la répartition des biomasses en lagune, on a évalué la richesse du benthos en fonction de la bathymétrie (tabl. VIII). On constate que la faune benthique, tout comme le microphytobenthos, est particulièrement riche sur les petits fonds, en général peu envasés. Au-delà de 1,5 m les biomasses chutent fortement mais restent ensuite quasiment stables.

Au total, en tenant compte de la superficie de chacune des régions, on peut estimer la biomasse benthique moyenne en lagune Ébrié à $7,16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (poids sec décalcifié).

TABLEAU VIII

Biomasses moyennes par strates bathymétriques en poids sec décalcifié ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$), écart-type des distributions, erreur-type sur les moyennes

	Nombre d'observations	Biomasse moyenne	Écart-type	Erreur-type
Zone intertidale	16	9,84	20,97	5,24
Strate 0-1,5 m	143	15,91	25,01	2,09
Strate 1,5-2,5 m	97	4,66	6,29	0,64
Strate 2,5-3,5 m	58	3,59	6,86	0,90
Strate > 3,5 m	72	4,32	14,81	1,75

Variations saisonnières au sein des peuplements

De mai 1975 à juin 1976, les peuplements benthiques de la lagune Ébrié ont fait l'objet de récoltes régulières en deux sites, l'un entre la rive sud et l'île Leydet, l'autre à la pointe nord-est de l'île Boulay. Trois stations ont été choisies en chacun des sites, à la limite de l'eau (0 m, qui peut être considérée comme station de l'intertidal) et aux profondeurs 1 et 3 m. Neuf sorties ont eu lieu à l'île Leydet et huit à l'île Boulay (tabl. IX). Une étude préalable de l'échantillonnage a permis de fixer la surface minimale à prélever (GOMEZ, 1975) à $1,5 \text{ m}^2$ à l'île Leydet et 1 m^2 à l'île Boulay.

Les figures 7 et 8 ainsi que le tableau X (d'après GOMEZ, 1978) résument les conditions hydrologiques et sédimentaires aux îles Leydet et Boulay. Le fait remarquable est la baisse de salinité de mai à juillet à l'île Boulay, de $25 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ environ à $2-3 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, puis une stabilisation à ces faibles valeurs de juillet à septembre, enfin une remontée à partir d'octobre. À l'île Leydet les salinités sont beaucoup plus stables et oscillent entre 7 (mars) et $2 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (octobre). On a pu noter sur ce site des chutes de teneur en oxygène (février). Les sédiments sont des sables (île Leydet 1 m ; île Boulay 0 et 1 m), des sables envasés (île Leydet, 0 m ; île Boulay, 3 m), des sables vaseux (île Leydet, 3 m). Les sables grossiers ou moyens à fins dominant dans la fraction grossière ; les débris coquilliers sont peu importants à l'île Boulay.

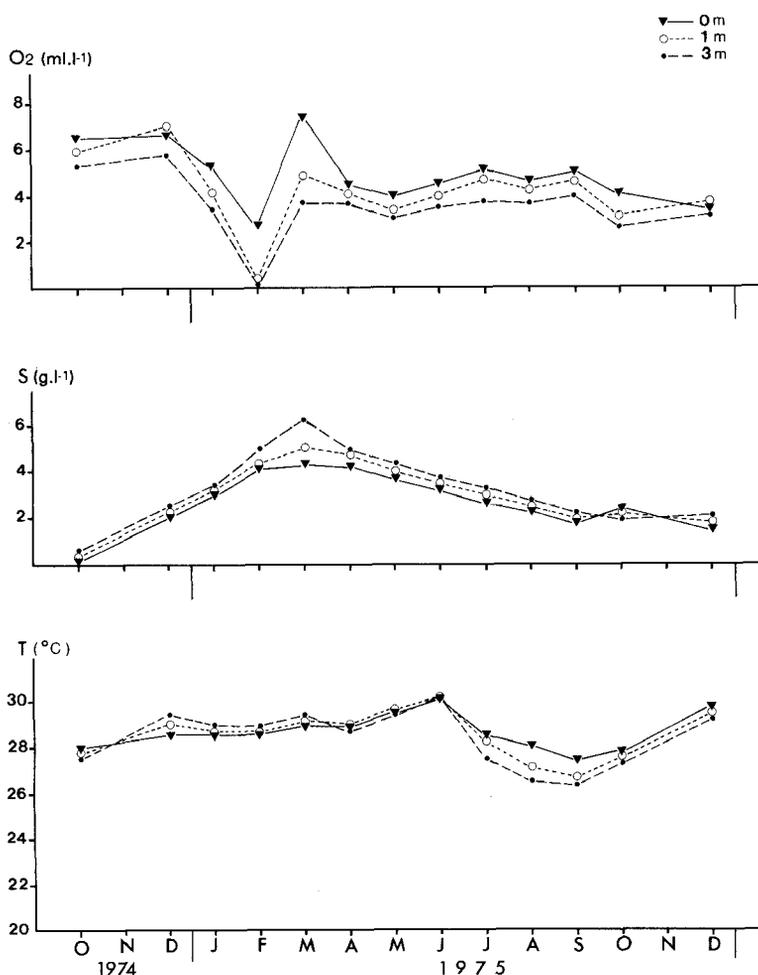


Figure 7

Variations des principaux facteurs hydrologiques (température, salinité, oxygène) à l'île Leydet, d'octobre 1974 à décembre 1975.

TABLEAU IX
Prélèvements réalisés par
GOMEZ en 1975 et 1976

LIEU	PROFONDEUR	DATE	CODE		
Ile Leydet	0 m	juin 1975	1		
		juillet	2		
		septembre	3		
		novembre	4		
		janvier 1976	5		
		mars	6		
		mai	7		
		juillet	8		
		septembre	9		
	1 m	1975	juin	10	
			juillet	11	
			septembre	12	
			novembre	13	
		1976	janvier	14	
			mars	15	
			mai	16	
			juillet	17	
		septembre	18		
			1975	juin	19
				juillet	20
				septembre	21
	novembre	22			
	3 m	1976	janvier	23	
			mars	24	
			mai	25	
			juillet	26	
			septembre	27	
Ile Boulay	0 m	mai 1975	28		
		juillet	29		
		août	30		
		octobre	31		
		décembre	32		
		février 1976	33		
		avril	34		
	juin	35			
	1 m	1975	mai	36	
			juillet	37	
			août	38	
		1976	octobre	39	
			décembre	40	
			février	41	
			avril	42	
	juin	43			
	3 m	1975	mai	44	
			juillet	45	
			août	46	
			octobre	47	
		1976	décembre	48	
février			49		
avril			50		
juin			51		

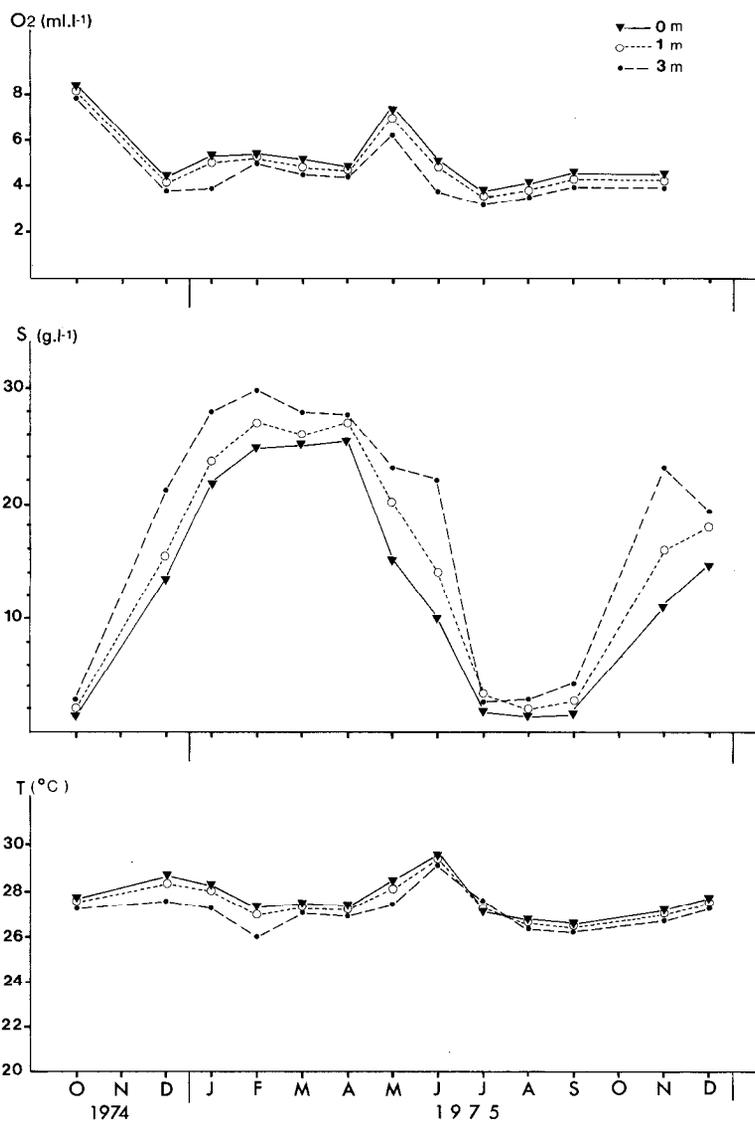


Figure 8

Variations des principaux facteurs hydrologiques (température, salinité, oxygène) à l'île Boulay, d'octobre 1974 à décembre 1975.

TABLEAU X

Résultats des analyses granulométriques (%) aux stations de prélèvement (d'après GOMEZ, 1978)

Site	Profondeur (m)	Sable grossier (>500 μm)	Sable moyen à fin (de 500 à 160 μm)	Sable très fin (de 160 à 50 μm)	Silts + argiles (<50 μm)	Teneur en calcaire
Ile Leydet	0	18,20	55,30	16,94	9,56	
	1	36,40	62,78	0,22	0,60	
	3	1,45	48,35	22,05	28,15	
Ile Boulay	0	54,52	35,52	8,02	1,94	0,6
	1	40,54	58,52	0,16	0,78	4,6
	3	15,48	52,98	22,88	8,66	1,2

LA COMPOSITION FAUNISTIQUE AU COURS DE L'ANNÉE

Un premier examen du contenu faunistique des prélèvements dans chacune des stations (tabl. XI et XII) tend à montrer que tous les fonds de l'île Leydet abritent une faune qui est celle du peuplement 4. En revanche, la situation à l'île Boulay apparaît beaucoup plus complexe et l'on est amené à rattacher la faune de chaque station à un peuplement différent : la zone intertidale abrite le peuplement 1, la station 1 m le peuplement 3, la station 3 m le peuplement 2.

L'analyse des correspondances portant sur l'ensemble des prélèvements confirme tout à fait cette interprétation (fig. 9 et 10). Elle met en évidence la grande homogénéité de la faune à l'île Leydet, quelle que soit la saison ou la profondeur de récolte. À l'île Boulay, les peuplements à 1 et 3 m sont proches mais néanmoins distincts ; le prélèvement 36, obtenu en mai 1975, en début de saison des pluies, fait exception car il contient un certain nombre d'espèces, la plupart marines, qui ne se retrouvent d'ordinaire qu'à 3 m (*Loandalia maculata*, *Glycera gigantea*, *Diopatra neapolitana*, *Sabella pavonina*, *Tellina ampullacea*) ; le peuplement des sables intertidaux présente la plus grande dispersion dans le plan des axes I, II et III de l'analyse ; la faune est en effet pauvre en espèces et, si l'on rencontre tout au long de l'année l'isopode *Excirrolana latipes*, le plus souvent avec des effectifs importants, les autres invertébrés ne sont rencontrés qu'une, deux ou au maximum trois fois, ce qui peut traduire chez ces espèces, soit une dispersion des individus dans le biotope, soit un effet saisonnier.

Si l'on reprend maintenant la figure 9, image des prélèvements dans le plan I, II de l'analyse, et si on la rapproche de l'image des espèces et de celle des prélèvements obtenues précédemment (fig. 3 et 4) dans le plan I, II de l'analyse des correspondances sur l'ensemble de la faune lagunaire, on est confondu par leur similitude. Il faut en conclure que les structures écologiques mises en évidence ont une forte réalité structurelle qui ressort, malgré des conditions d'échantillonnage tout à fait différentes et des périodes d'observation (1975-1976 d'une part, 1977-1979 d'autre part) non concomitantes. Cela confirme aussi l'intérêt de l'analyse des correspondances.

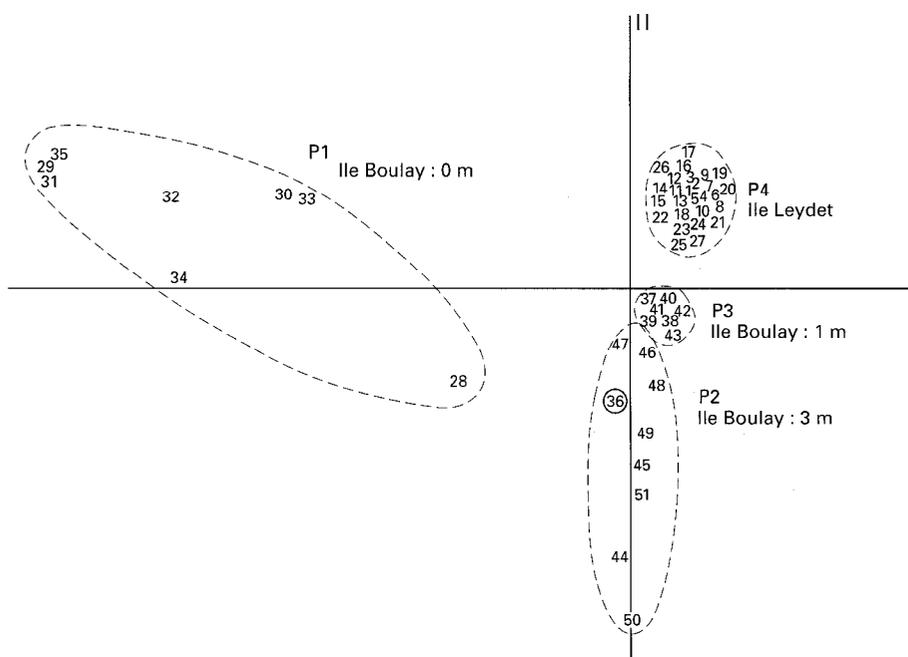


Figure 9

Représentation de l'ensemble des prélèvements à l'île Leydet et à l'île Boulay dans le plan des axes I et II d'une analyse des correspondances (données tirées des tableaux XI et XII, valeurs des effectifs ramenées au m² ; valeurs propres (% variance extraite) attachées à l'axe I : 15,8 ; à l'axe II : 13,5.

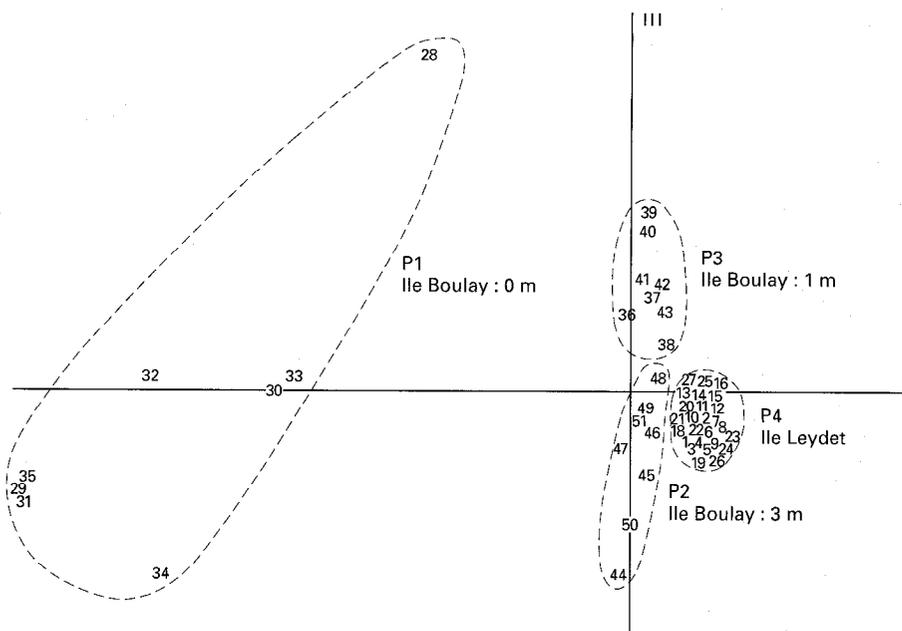


Figure 10

Représentation de l'ensemble des prélèvements à l'île Leydet et à l'île Boulay dans le plan des axes I et III d'une analyse des correspondances ; valeurs propres (% variance extraite) attachées à l'axe I : 15,8 ; à l'axe III : 9,2.

Des analyses séparées sur les récoltes en chacun des sites permettent d'affiner ces premiers résultats (fig. 11 et 12). À l'île Leydet des différences entre stations apparaissent, conséquences de la répartition particulière de chacune des composantes de la faune suivant la profondeur, le peuplement intertidal se détachant nettement des deux autres ; il représente, en fait, un faciès d'appauvrissement puisque de nombreuses espèces, présentes à 1 m, disparaissent ; c'est également le cas, mais dans une moindre mesure, quand on passe de 1 à 3 m. On retrouve à l'île Boulay la séparation en trois biotopes, le prélèvement 36 constituant bien, par son contenu faunistique, une transition entre les peuplements à 1 et 3 m.

L'évolution des faunes en chacune des stations, au cours de l'année, apparaît sur les figures 13 et 14 représentant la position des récoltes dans le plan I, II d'une analyse des correspondances. On constate :

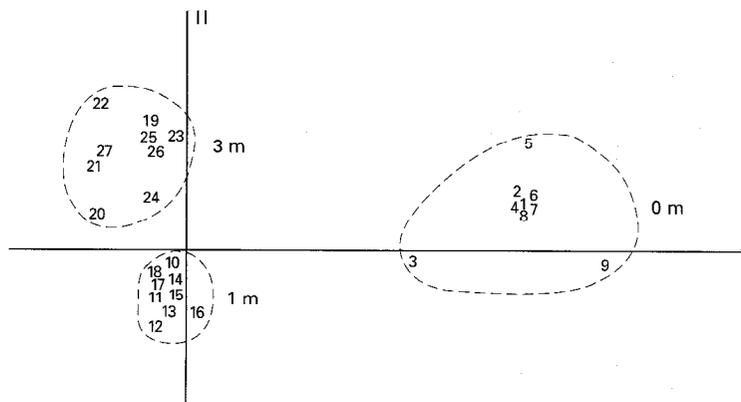


Figure 11

Représentation des prélèvements à l'île Leydet dans le plan des axes I et II d'une analyse des correspondances ; valeurs propres attachées à l'axe I : 27,2 ; à l'axe II : 12,9.

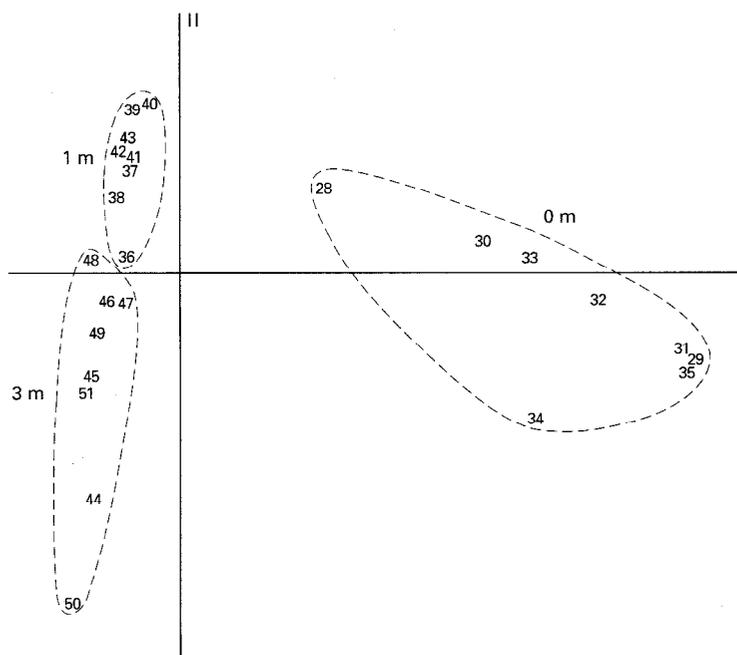


Figure 12

Représentation des prélèvements à l'île Boulay dans le plan des axes I et II d'une analyse des correspondances ; valeurs propres attachées à l'axe I : 19,4 ; à l'axe II : 13,4.

Ile Leydet (tabl. XI)

Station intertidale (figure 13A) : le peuplement, pratiquement monospécifique, est dominé par *Nereis victoriana*, présent sur toute la période ; la récolte d'une ou de plusieurs autres espèces (3, 5, 9) suffit alors à écarter les points de prélèvements ; on ne peut guère tirer de cette observation une quelconque conclusion ; les fortes densités de *Nereis victoriana* relevées en septembre 1975, janvier 1976, septembre 1976 peuvent être la conséquence de recrutements ou d'une répartition en essaims de la population.

Station 1 m (fig. 13B) : les points de prélèvements se disposent ici en un tracé où se dessine une évolution plutôt qu'un cycle ; les prélèvements 10, 11, 12, 13 restent très groupés et correspondent à la période juin-novembre 1975 (saison des pluies et des crues), les suivants (14, 15, 16, 17) formant un second groupe un peu plus lâche ; l'examen des listes faunistiques ne révèle cependant pas de différences notables entre toutes ces récoltes : il y a en fait une très grande stabilité de la faune où sont constamment présents, ou presque, *Sigambra constricta*, *Nereis victoriana*, *Nephtys polybranchia*, *Cirrolana* sp., *Neritina glabrata*, *Iphigenia delesserti* et, avec d'énormes effectifs, *Corbula trigona* ; l'apparition, en septembre 1976, de nombreux exemplaires de *Loripes aberrans*, consécutive vraisemblablement à un recrutement, explique la position à l'écart du point de prélèvement 18.

Station 3 m (fig. 13C) : on ne peut guère tirer d'enseignement de la figure ; en fait, la faune subit peu de changement avec une présence permanente ou presque d'espèces comme *Corbula trigona*, *Tellina ampullacea*, *Glycera convulata*, *Nephtys polybranchia* ; si certains points se mettent à l'écart, c'est sans doute plus le résultat d'une distribution contagieuse de certaines espèces que de variations saisonnières du peuplement.

Ile Boulay (tabl. XII)

Station intertidale (fig. 14A) : la plupart des prélèvements restent bien groupés ; il y a très peu d'espèces (1 à 3) et une très forte dominance de l'isopode *Excirrolana latipes* ; deux récoltes sont très

TABLEAU XI

Résultats des prélèvements à l'île Leydet ; les valeurs indiquées représentent les effectifs des espèces pour une surface prélevée de 1,5 m² (d'après GOMEZ, 1978)

ESPÈCES	CODE PRÉLÈVEMENTS									
	Station 0 m	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Nereis victoriana</i>	7	5	298	23	115	4	2	2	52	
<i>Nephtys polybranchia</i>			7		2					
<i>Cirolana</i> sp.			6							
<i>Photis</i> sp.			1							4
<i>Callichirus turneranus</i>					1					
Total effectifs	7	5	312	23	118	4	2	2	56	
Station 1 m	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Sigambra constricta</i>	1	21	20	9	10	1	1	4	2	
<i>Nereis victoriana</i>	58	50	24	15	40	44	31	3	26	
<i>Nephtys polybranchia</i>	28	34	20	20	10	1		2	24	
<i>Glycera convoluta</i>	3				1	1				
<i>Notomastus latericeus</i>	9	32	17		1	2			2	
<i>Cirolana</i> sp.	4	5	23	20	25	113	12	17	6	
<i>Sphaeroma terebrans</i>		2							1	
<i>Photis</i> sp.					1	1				
<i>Clibanarius africanus</i>	2					1				
<i>Neritina glabrata</i>	80	138	539	290	374	333	267	411	408	
<i>Pachymelania aurita</i>	37	63	18	75	1	51				
<i>Tympanotonus fuscatus</i>								1		
<i>Congerina ornata</i>		1								
<i>Loripes aberrans</i>										105
<i>Iphigenia delesserti</i>	3	10	24	19	3		1	1	4	
<i>Pitaria floridella</i>		4								
<i>Tellina ampullacea</i>	37	96	62	15	1	2	12			
<i>Corbula trigona</i>	10 953	22 684	18 335		187 143	84 886	26 250	23 420	11 763	
Total effectifs	11 215	23 135	19 087	463	187 609	85 436	26 575	23 859	12 341	
Station 3 m	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
<i>Sigambra constricta</i>	10	7	5			4		2	2	
<i>Nereis victoriana</i>	4				3	2	4	3		
<i>Nephtys polybranchia</i>	13			2	13	2			3	
<i>Glycera convoluta</i>	6		2	2	7	1	1		1	
<i>Alpheus pontederiae</i>							2			
<i>Neritina glabrata</i>				1						
<i>Pachymelania aurita</i>		16	8	12			7		5	
<i>Tympanotonus fuscatus</i>	3			4				2		
<i>Loripes aberrans</i>						3		3		
<i>Iphigenia delesserti</i>		1		5		2		1		
<i>Tellina ampullacea</i>	2	1	1		1	2	4	1		
<i>Corbula trigona</i>	490	169	55	42	20	97	430	165	45	
Total effectifs	528	194	71	67	45	110	451	174	59	

TABLEAU XII

Résultats des prélèvements à l'île Boulay ; les valeurs indiquées représentent les effectifs des espèces pour une surface prélevée de 1 m² (d'après GOMEZ, 1978)

Station 0 m	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Marphysa sanguinea</i>	2							
<i>Excrolana latipes</i>	2	107	79	33	448	287	375	108
<i>Pilumnopus caparti</i>	4							
<i>Pilumnopus africanus</i>	19							
<i>Panopeus africanus</i>	2							
<i>Pachygrapsus gracilis</i>	1							
<i>Ocypode africana</i>							1	
<i>Sesarma elegans</i>	2					7		
<i>Neritina glabrata</i>			12					
<i>Pachymelania aurita</i>	1							
<i>Brachyodontes tenuistriatus</i>	20		1					
<i>Crassostrea gasar</i>	103				3	3		
<i>Iphigenia delesserti</i>					1	10		
<i>Dosinia isocardia</i>							105	
Total effectifs	156	107	92	33	452	307	481	108
Station 1 m	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>Loandalia maculata</i>	2							
<i>Nereis victoriana</i>	12	6	1		1	16	1	1
<i>Nephtys polybranchia</i>						2		
<i>Glycera convoluta</i>						5	1	1
<i>Glycera gigantea</i>	1							
<i>Diopatra neapolitana</i>	2							
<i>Prinospio pinnata</i>		1						
<i>Notomastus latericeus</i>		7	4					
<i>Asychis dorsofilis</i>							2	
<i>Sabella pavonina</i>	2							
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	1				7	5	1	
<i>Pilumnopus caparti</i>					1			
<i>Pilumnopus africanus</i>	4	3		1			5	2
<i>Panopeus africanus</i>	2	5		3	1	15		
<i>Eurypanopeus blanchardi</i>	5						2	
<i>Pachygrapsus gracilis</i>				4	2	2		
<i>Clibanarius cooki</i>			3	4				
<i>Clibanarius africanus</i>	13	10	10	17	19	4	8	2
<i>Penaeus notialis</i>					1			3
<i>Alpheus pontederiae</i>	5						1	
<i>Alpheus intrinsecus</i>					1		1	
<i>Neritina glabrata</i>	1	160	6	26	17	10	30	29
<i>Pachymelania aurita</i>		1 334	3	150	404	40	472	473
<i>Pachymelania fusca</i>	1							
<i>Natica marochiensis</i>		1				2		2
<i>Thais forbesi</i>					1			
<i>Anadara senilis</i>	2	13	1			1	1	2
<i>Brachyodontes tenuistriatus</i>		2		2				
<i>Crassostrea gasar</i>	2	3			1	5		
<i>Loripes aberrans</i>	20	24	17	12	4	1	10	9
<i>Pitaria floridella</i>							1	
<i>Iphigenia delesserti</i>					1			
<i>Tagelus angulatus</i>	3		2					1
<i>Tellina ampullacea</i>	1							
<i>Corbula trigona</i>		9	7					
<i>Branchiostoma takoradii</i>							1	
Total effectifs	79	1578	54	219	461	108	537	525

Station 3 m	44	45	46	47	48	49	50	51
<i>Chloeia viridis</i>	1						2	1
<i>Phyllodoce madeirensis</i>	1						7	1
<i>Loandalia maculata</i>	30	24	5					
<i>Sillys</i> sp.						1		
<i>Sigambra constricta</i>				2				
<i>Nereis victoriana</i>					3	5		
<i>Nephtys polybranchia</i>			8	1	1			
<i>Glycera convoluta</i>		10			2	16	9	4
<i>Glycera gigantea</i>	12							
<i>Marphysa sanguinea</i>						2	6	
<i>Diopatra neapolitana</i>	3					4	1	
<i>Lumbriconereis impatiens</i>	3						7	1
<i>Cirriformia tentaculata</i>	14					1		
<i>Aricidea assimilis</i>						2	1	
<i>Malacoceros indicus</i>						1		
<i>Prionospio pinnata</i>	1					7		
<i>Sternaspis scutata</i>		3						
<i>Scoloplos chevalieri</i>	1					1		
<i>Notomastus latericeus</i>			2	2		1		
<i>Amphicteis gunneri</i>						1		
<i>Asychis dorsofilis</i>	1							
<i>Sabella pavonina</i>						1	4	1
<i>Sabellastarte indica</i>	54							
<i>Aspidosiphon venabulum</i>		2					1	2
<i>Golfingia</i> sp.	1							
<i>Pilumnopopus africanus</i>			2			1		3
<i>Panopeus africanus</i>						1		
<i>Clibanarius africanus</i>	2	1			7		1	1
<i>Callichirus turneranus</i>		1						
<i>Alpheus pontederiae</i>				1		1		
<i>Alpheus intrinsecus</i>					1			
<i>Pachymelania aurita</i>						42		
<i>Natica marochiensis</i>	2	2			2		1	1
<i>Aplysia fasciata</i>							2	
<i>Anadara senilis</i>	2	17	6	3		2		3
<i>Loripes aberrans</i>	78	100	100	10	62	2	1	6
<i>Pitaria floridella</i>	1						1	1
<i>Dosinia isocardia</i>	5	2	2	2		1		
<i>Heterodonax parvus</i>		4				1		
<i>Tagelus angulatus</i>	5	20	3		2	10	1	7
<i>Tellina ampullacea</i>						2		
<i>Corbula trigona</i>	1	3	92					
<i>Lingula parva</i>	1							
Total effectifs	219	189	220	21	80	106	109	31

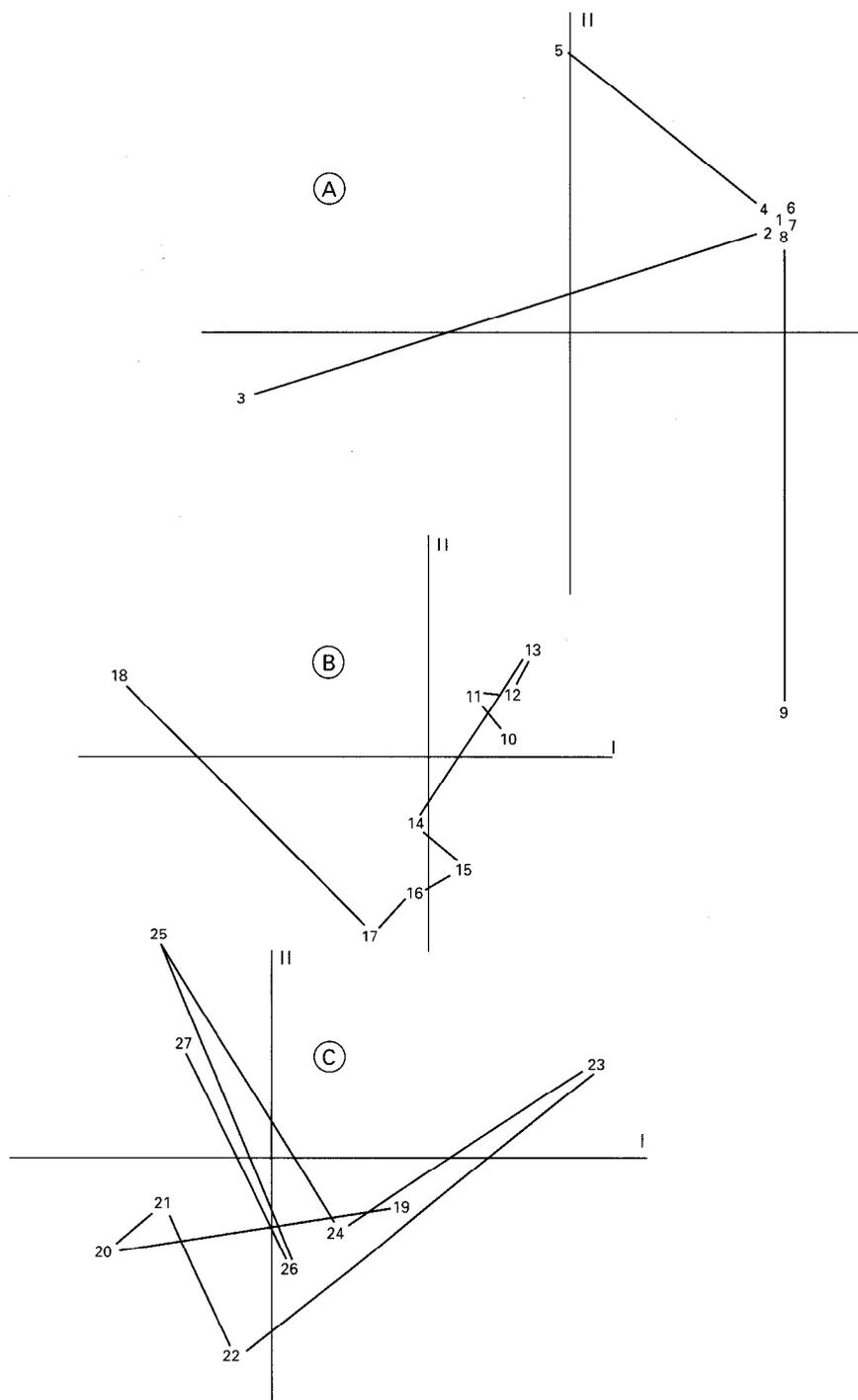


Figure 13

Évolution de la composition faunistique des stations suivies à l'île Leydet. Représentation des prélèvements dans le plan des axes I et II d'une série d'analyses des correspondances. A) station 0 m, valeurs propres attachées aux axes : axe I, 45,4 ; axe II, 36,4. B) station 1 m, valeurs propres attachées aux axes : axe I, 34,0 ; axe II, 23,5.

C) station 3 m, valeurs propres attachées aux axes : axe I, 32,0 ; axe II, 15,5.

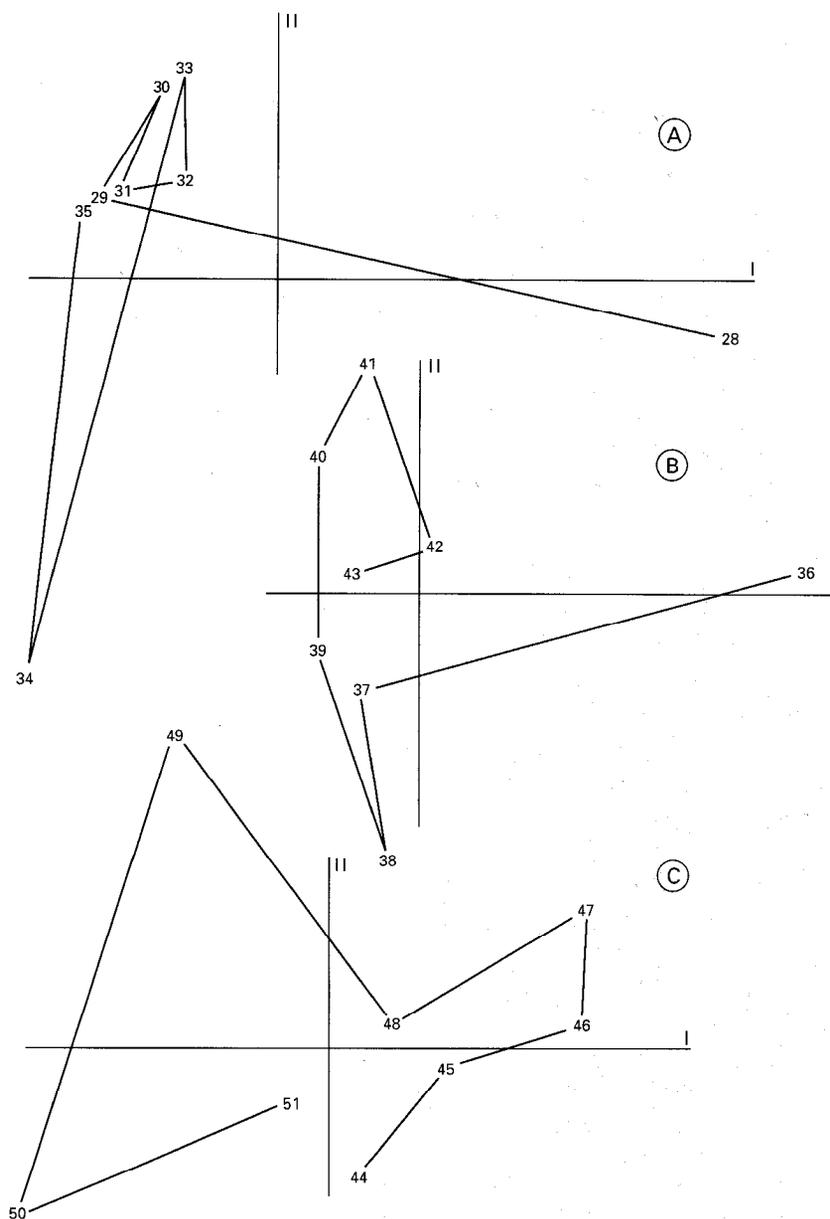


Figure 14

Évolution de la composition faunistique des stations suivies à l'île Boulay. Représentation des prélèvements dans le plan des axes I et II d'une série d'analyses des correspondances. A) station 0 m, valeurs propres attachées aux axes : axe I, 50,2 ; axe II, 28,6. B) station 1 m, valeurs propres attachées aux axes : axe I, 30,2 ; axe II, 21,6.

C) station 3 m, valeurs propres attachées aux axes : axe I, 25,1 ; axe II, 21,0.

éloignées de ce groupe ; la première (28), en mai 1975 ; donc en fin de saison sèche, comprend de nombreux crustacés brachyours typiques des entrées de lagunes et d'estuaires (*Pilumnopeus caparti*, *Pilumnopeus africanus*, *Panopeus africanus*, *Pachygrapsus gracilis*), et les bivalves *Brachyodontes tenuistriatus* et *Crassostrea gasar*, caractéristiques du peuplement 1 ; toutes ces espèces disparaissent en saison des pluies et ne sont plus retrouvées par la suite, ou de façon épisodique ; la seconde

récolte (34), réalisée un an plus tard, est caractérisée par la présence de nombreux *Dosinia isocardia*, bivalve d'estuaire lui aussi ; le recrutement de cette population s'est produit depuis le mois de février précédent, mais elle ne peut se maintenir avec l'arrivée des eaux dessalées.

Station 1 m (fig. 14B) : on voit nettement un cycle s'ébaucher, avec une évolution régulière à partir de la récolte 37 jusqu'à 43 ; quelle que soit la saison, un fonds d'espèces pérennes demeure, avec notamment *Clibanarius africanus*, *Neritina glabrata*, *Pachymelania aurita*, *Loripes aberrans* ; le prélèvement de fin de saison sèche 1975 (36) se place à l'écart du fait de la présence de polychètes marins (*Loandalia maculata*, *Glycera gigantea*, *Diopatra neapolitana*, *Sabella pavonina*) qu'on ne retrouve plus l'année suivante quand la salinité remonte, et également du fait de l'absence de *Pachymelania aurita*. On note, en période de dessalure, un appauvrissement de la faune consécutive à la disparition des organismes marins déjà cités ou typiques des entrées de lagune (*Gastrosaccus spinifer*, *Panopeus africanus*, *Eurypanopeus blanchardi*, *Alpheus pontederiae*, *Natica marochiensis*, *Anadara senilis*, *Brachyodontes tenuistriatus*, *Crassostrea gasar*) ; à l'inverse, quelques individus de *Corbula trigona* parviennent à s'installer et se maintenir en juillet-août, l'espèce n'étant pas rencontrée en période de forte salinité ; les récoltes de saison des crues (37, 38, 39) se placent en ordonnées négatives sur l'axe II, celles de saison sèche (40, 41, 42, 43) en ordonnées positives ; il y a alors installation d'espèces marines (*Glycera convoluta*, *Asychis dorsofilis*, *Alpheus intrinsecus*, *Branchiostoma takoradii*) et retour d'espèces estuariennes (*Gastrosaccus spinifer*, *Eurypanopeus blanchardi*, *Alpheus pontederiae*, *Natica marochiensis*, *Anadara senilis*, *Crassostrea gasar*).

Station 3 m (fig. 14C) : le cycle apparaît ici bien formé sur la figure. On constate encore, en saison sèche, l'installation d'espèces marines ou typiques des entrées de lagune ; *Loandalia maculata*, *Glycera gigantea*, *Asychis dorsofilis*, *Sternaspis scutata*, *Golfingia* sp., *Lingula parva*, présents en 1975, ne sont pas retrouvés en 1976 ; en revanche, *Chloëia viridis*, *Phyllococe madeirensis*, *Glycera convoluta*, *Diopatra neapolitana*, *Lumbriconereis impatiens*, *Cirriformia tentaculata*, *Prionospio pinnata*, *Scoloplos chevalieri*, *Aspidosiphon venabulum*, *Natica macrochiensis*, *Pitaria floridella* sont communs aux récoltes des deux années successives ; *Sillys* sp., *Marphysa sanguinea*, *Aricidea assimilis*, *Malacoceros indicus*, *Amphicteis gunneri*, *Sabella pavonina*, *Alpheus intrinsecus*, *Aplysia fasciata* n'apparaissent qu'au cours de la saison sèche de 1976 ; les espèces lagunaires typiques *Sigambra constricta*, *Nereis victoriana*, *Nephtys polybranchia*, *Corbula trigona* n'occupent le biotope que de manière fugace, les espèces pérennes étant ici *Loripes aberrans*, *Tagelus angulatus* et, dans une moindre mesure, *Anadara senilis*.

VARIATIONS DE LA DIVERSITÉ ET DE LA RÉGULARITÉ

Comme indice de diversité on a choisi celui de Shannon-Weaver ; la régularité (ou équitabilité) est le rapport de la diversité observée à la diversité maximale observable avec le même nombre d'espèces. Ces indices donnent une indication synthétique sur la composition faunistique des échantillons en tenant compte de deux composantes : le nombre d'espèces d'une part, leur répartition plus ou moins équitable d'autre part.

Une première constatation (tabl. XIII et fig. 15 et 16) : les valeurs de diversité et de régularité sont en général faibles (moyennes respectives de 0,10 à 1,00 et de 0,12 à 0,39 à l'île Leydet, de 0,45 à 2,38 et de 0,48 à 0,65 à l'île Boulay) ; à titre de comparaison, dans les peuplements benthiques marins de Côte-d'Ivoire, les chiffres de diversité tournent autour de 4,5 et de régularité de 0,85 (cf. LE LOUEFF et INTÈS dans le tome I de cet ouvrage) ; on ne s'en étonnera pas compte tenu du nombre peu élevé d'espèces d'une part, et de la répartition hétérogène des fréquences d'autre part (il y a en général une ou quelques espèces fortement dominantes). Diversité et régularité sont nettement plus élevées à l'île Boulay où ils varient beaucoup d'un prélèvement à l'autre sans qu'il soit possible de les lier aux influences saisonnières. À l'île Leydet, en revanche (stations 1 m et 3 m), un cycle semble se dessiner, qui coïncide en fait avec le cycle biologique de l'espèce dominante *Corbula trigona* qui, dans l'intervalle des observations, est recruté sur ces fonds en début et disparaît pratiquement en fin d'année.

TABLEAU XIII

Valeurs de la diversité (H) et de la régularité (R) des peuplements benthiques au cours d'un cycle saisonnier à l'île Leydet et à l'île Boulay ; \bar{x} = moyenne ; σ = écart-type.

Île Leydet	Station 0 m	1	2	3	4	5	6	7	8	9	\bar{x}	σ
	H	0	0	0,32	0	0,19	0	0	0	0,37	0,10	0,15
	R	-	-	0,16	-	0,12	-	-	-	0,37		
	Station 1 m	10	11	12	13	14	15	16	17	18	\bar{x}	σ
	H	0,22	0,19	0,31	1,86	0,20	0,07	0,11	0,14	0,34	0,38	0,56
	R	0,06	0,06	0,09	0,62	0,06	0,02	0,04	0,05	0,10	0,12	0,19
	Station 3 m	19	20	21	22	23	24	25	26	27	\bar{x}	σ
	H	0,54	0,72	1,14	1,69	1,96	0,82	0,38	0,41	1,30	1,00	0,57
	R	0,19	0,31	0,49	0,65	0,76	0,29	0,14	0,16	0,50	0,39	0,22
Île Boulay	Station 0 m	28	29	30	31	32	33	34	35	\bar{x}	σ	
	H	1,70	0	0,64	0	0,08	0,44	0,78	0		0,45	0,59
	R	0,51	-	0,41	-	0,05	0,22	0,49	-			
	Station 1 m	36	37	38	39	40	41	42	43	\bar{x}	σ	
	H	3,45	0,93	2,84	1,65	0,85	2,92	0,84	0,68		1,77	1,13
	R	0,83	0,24	0,86	0,52	0,23	0,79	0,22	0,20		0,48	0,30
	Station 3 m	44	45	46	47	48	49	50	51	\bar{x}	σ	
	H	2,83	2,34	1,75	2,30	1,33	3,21	2,07	3,19		2,38	0,67
	R	0,64	0,63	0,55	0,82	0,44	0,71	0,53	0,89		0,65	0,15

VARIATIONS DE LA BIOMASSE

On ne dispose malheureusement que de quelques valeurs de biomasse (en poids sec décalcifié) : en juin et juillet 1975 à l'île Leydet, en mai, juillet et août 1975 à l'île Boulay (tabl. XIV).

On ne peut guère tirer de conclusions de l'examen de ces valeurs, sinon constater leur grande variabilité. C'est la présence ou non de concentrations de mollusques qui conditionne l'existence ou non de fortes biomasses : cas de *Corbula trigona* en juin et juillet à l'île Leydet (1 m), de *Crassostrea gasar* en mai (0 m) et de *Pachymelania aurita* en juillet (1 m) à l'île Boulay.

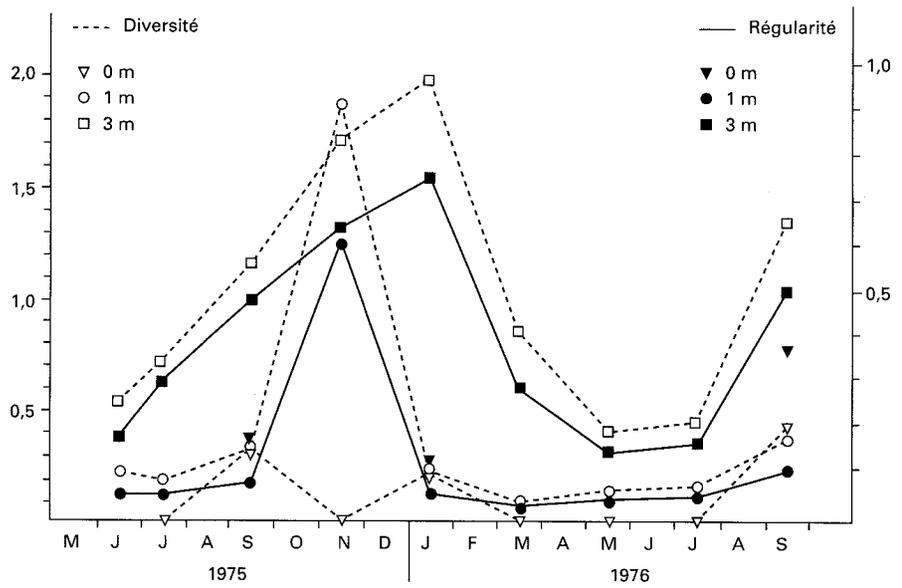


Figure 15

Valeurs de la diversité et de la régularité dans les peuplements benthiques à l'île Leydet au cours d'un cycle saisonnier.

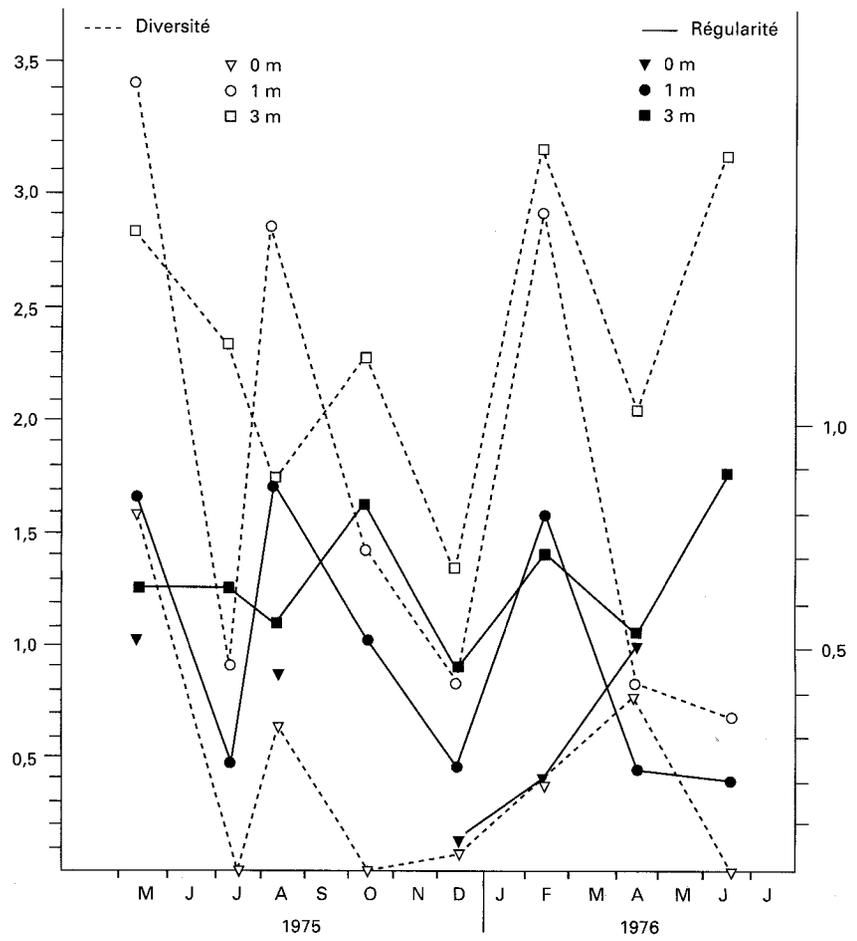


Figure 16

Valeurs de la diversité et de la régularité dans les peuplements benthiques à l'île Boulay au cours d'un cycle saisonnier.

TABLEAU XIV
Biomasses benthiques en poids sec décalcifié ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) en lagune Ébrié de mai à août 1975 ;
stations à l'île Leydet et à l'île Boulay

		Mai	Juin	Juillet	Août
île Leydet	0 m		0,01	0,01	
	1 m		41,95	58,75	
	3 m		0,56	0,77	
île Boulay	0 m	13,99		0,26	0,23
	1 m	1,13		20,97	1,01
	3 m	1,17		0,18	0,23

Cycle biologique et production de *Corbula trigona*

Corbula trigona est un petit bivalve qui peuple les milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest, du Sénégal jusqu'au Congo.

En lagune Ébrié, il convient de le rappeler, *Corbula trigona* est présent sur tous les types de fonds, ou presque, des sables aux vases, dans quelques centimètres d'eau jusqu'à une dizaine de mètres de profondeur, de la lagune Aghien à l'est jusqu'au canal d'Assagny à l'ouest. Il s'installe également dans la zone proche du canal de Vridi, en période de dessalure, mais disparaît en saison sèche, quand la salinité atteint $20 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$.

Quand les conditions édaphiques (sables vers 1 m de profondeur) et climatiques (salinité variant de 1 à $6 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) sont particulièrement favorables, comme c'est le cas à l'île Leydet, les populations de ce bivalve peuvent former des concentrations énormes ; des densités de 125 000 individus par m^2 ont ainsi pu être dénombrées. Il s'agit alors, bien sûr, d'exemplaires très jeunes, de petite taille, dont le recrutement vient d'avoir lieu. C'est dans un tel milieu que GOMEZ (1978) a étudié, au cours de l'année 1976, une population de corbules. Selon l'auteur, le bivalve s'installe sur les fonds en janvier (longueur modale 4,5 mm) et disparaît presque complètement en novembre (longueur modale 12,5 mm) ; il n'y aurait donc qu'une cohorte annuelle. Après la saison des pluies, de juillet à septembre, la croissance des *Corbula* s'interrompt ; la longueur modale est alors de 10,5 mm. On observe à cette période une baisse de température (30 à 26°C) et de salinité ($2-3 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ au lieu de $4-6 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) mais ces variations paraissent insuffisantes pour expliquer le phénomène ; l'argument d'une raréfaction de la nourriture (selon les données de DUFOUR, 1984, les concentrations de surface en chlorophylle *a* totale sont faibles dans la zone de l'île Leydet en juin, juillet, août) peut être retenu, mais la principale raison est vraisemblablement d'ordre physiologique : la maturation des gonades a lieu en cette période.

D'après GOMEZ en effet, les larves apparaissent dans le plancton entre septembre et novembre et y séjournent deux mois avant de s'installer sur le fond. De janvier à novembre 1976 les effectifs dans le sédiment passent de 125 000 à 763, la biomasse de $182,25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ à $10,85 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$. La production annuelle est évaluée, d'après la méthode de Boysen-Jensen, à $358,71 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$, ce qui, compte tenu d'une biomasse moyenne de $84,15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, donne un P/B de 4,26. Cette valeur est élevée, mais il s'agit d'une espèce univoltine de milieu tropical.

MASLIN (1986) a étudié de façon beaucoup plus approfondie la biologie de *Corbula trigona* dans le lac Ahémé au Togo, de 1980 à 1984. Ses conclusions confortent les résultats obtenus en lagune Ébrié mais ont une portée beaucoup plus large ; les populations de corbules ont été en effet suivies sur l'ensemble du lac où les facteurs du milieu présentent des gradients spatiotemporels beaucoup plus étendus qu'à l'île Leydet ; en particulier, en saison sèche, les salinités atteignent $19 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ dans le sud (mars 82) alors qu'on n'y relève que $1,5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ en novembre 1980 ; au nord, les écarts se situent entre $6,8 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (mai 82) et $0,4 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (janvier 81), cette région étant, de ce point de vue, dans une situation proche de celle rencontrée à l'île Leydet au cours d'un cycle annuel. Les densités de *Corbula* dans le lac Ahémé, en moyenne 1 000 à 2 000 individus par m^2 avec un maximum de 11 000, sont loin d'atteindre celles relevées à l'île Leydet. De même, les chiffres de production varient selon les sites de 7,7 à $102 \text{ g} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$; la production moyenne sur l'ensemble du lac et sur la période d'observation 1980-1984 est évaluée à $42 \text{ g} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ avec un P/B moyen de 3,03.

En lagune Ébrié il est, bien entendu, impossible, à partir des résultats obtenus en un seul point, d'estimer une valeur moyenne de production valable pour l'ensemble du domaine lagunaire, même si l'on possède quelques données sur la répartition spatiale de *Corbula*. Il faut simplement retenir la place importante de ce petit mollusque dans le cycle de la matière et le transfert d'énergie au sein de l'écosystème. Les bancs de *Corbula trigona* sont en effet la source de nourriture de poissons malacophages de grande importance commerciale comme les *Chrysichtys*, *Hemichromis*, *Tylochromis*, *Trachinotus*, le bivalve constituant une part essentielle sinon exclusive de leur alimentation (cf. II.7).

La lagune Ébrié dans l'ensemble des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest

Parmi les milieux margino-littoraux qui se succèdent du Sénégal au Congo, il faut distinguer plusieurs types fondamentaux (LE LCEUFF et ZABI, 1993) :

- les lagunes typiques, ouvertes sur la mer de façon permanente et bien alimentées en eau douce (lagune Ébrié, lagune côtière du Bénin, lagune de Lagos) ; toutes les grandes familles de peuplements benthiques y sont représentées ;
- les lagunes isolées de la mer où manquent les peuplements de contact avec l'océan (lac Ahémé et lagune de Porto-Novo au Bénin) ;
- les lagunes et les rias très ouverts sur la mer, mal alimentés en eau douce, d'où des phénomènes de sursalure en saison sèche. Ces milieux ne sont pas favorables à l'installation des faunes estuaro-lagunaires et sont fortement colonisés par les espèces marines (lagune de Fadioute et delta du Saloum au Sénégal) ;
- les lagunes temporairement fermées en saison sèche ; l'hypersalinité à cette période peut avoir des conséquences catastrophiques sur la faune (lagunes Sakumo et Brenu au Ghana).
- les estuaires et deltas des grands fleuves où toutes les formations bionomiques existent (estuaires de la Gambie, du Cameroun, du Congo) ;
- les mangroves littorales (littoral de la Guinée) où vit un peuplement bien caractéristique ;

Sur le plan de la richesse faunistique, en prenant comme référence la faune la plus étudiée et la mieux connue, celle des mollusques, on constate que sur les 34 espèces caractérisant ce type de milieu 27 sont signalées en lagune Ébrié (79 %) contre 19 dans l'estuaire du Congo (56 %), 17 dans l'estuaire de la Sierra Leone (50 %), 14 dans le delta du Saloum, la Casamance, l'estuaire du Cameroun (41 %) et seulement 7 dans le delta du Sénégal et le lac Ahémé (21 %). La faune benthique en lagune Ébrié apparaît donc comme particulièrement diversifiée. On y retrouve les grands types de peuplement (ZABI et LE LCEUFF, 1993) : du contact mer-lagune (*Crassostrea-Brachyodontes* et *Anadara-Tagelus*), estuaro-lagunaires typiques (*Pachymelania-Conger* et *Corbula-lphigenia*) ; les peuplements du contact lagune-eau

continentales sont également présents mais ont été trop mal échantillonnés pour être mis en évidence par l'analyse, alors que les espèces qui les caractérisent, *Pachymeliana byronensis*, *Neritina oweniana*, *Neritina cristata*, figurent bien dans l'inventaire faunistique.

On dispose de peu de données quantitatives, notamment de production, sur ces milieux (ZABI et LE LœUFF, 1992). Les résultats de MASLIN (1986) sur le lac Ahémé et ceux, plus ponctuels, de GOMÉZ portent sur une seule espèce, *Corbula trigona*. En face de la valeur moyenne estimée de la biomasse en lagune Ébrié (7,16 g . m² en poids sec décalcifié), on peut afficher celle de 13,86 g . m² avancée par MASLIN pour la seule espèce *Corbula trigona* qui représente, d'après ses estimations, environ 70 % de la biomasse du lac Ahémé. Mais, encore une fois, il convient d'être très prudent quant à la validité des valeurs de biomasse qui figurent dans ce travail.

Un mot enfin de l'influence des pollutions sur les peuplements benthiques lagunaires. L'étude a été abordée par ZABI (1982) en zone urbaine d'Abidjan et a porté essentiellement sur la pollution organique. L'auteur constate que plus la charge polluante augmente, plus les biotopes s'appauvrissent en espèces. Les gastropodes *Tympanotonus fuscatus* et *Pachymelania aurita* résistent le mieux aux nuisances ; leur éthologie alimentaire consiste à lécher la pellicule de surface de sédiments riches en débris organiques et microphytobenthos ; ce trait de leur biologie les prédispose vraisemblablement à supporter les phénomènes d'hypoxie qui accompagnent les surcharges organiques et que ces gastropodes doivent avoir l'occasion de rencontrer même en milieu naturel non pollué.

RÉFÉRENCES

- ADEGOKE (O.S.), DESSAUVAGIE (T.F.S.) et YOLOVE (V.L.A.), 1969.— Biology and population dynamics of two sympatric species of *Neritina* from southern Nigeria. *Malacologia*, 9 (1) : 47-51.
- AUGENER (H.), 1918.— Polychaeta. *Beitr. Zur Kenn. Meeresfauna West Afr.*, 2 (2) : 1-625.
- BINDER (E.), 1957.— Mollusques aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Gastéropodes. *Bull. IFAN*, sér. A, 19 (1) : 97-125.
- BINDER (E.), 1958.— Mollusques aquatiques de Côte-d'Ivoire. II- Lamellibranches. *Bull. IFAN*, sér. A, 20 (1) : 82-89.
- BINDER (E.), 1968.— Répartition des mollusques dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 2 (3-4) : 3-34.
- BRIAN (A.) et DARTEVELLE (E.), 1949.— Contribution à l'étude des isopodes marins et fluviatiles du Congo. *Ann. Mus. Congo Belge*, sér. C, Zoologie, 1 (2) : 77-208.
- CHARDY (P.), GLÉMAREC (M.) et LAUREC (A.), 1976.— Application of inertia methods to benthic marine ecology. Practical implications of the basic option. *Estuar. and Coast. Mar. Sci.*, 4 : 179-205.
- DARTEVELLE (E.), 1950.— La côte et l'estuaire du Congo. *Mém. Inst. Roy. Col. Belge, sect. Sci. Nat. Méd.*, 19 (2), 58 p.
- DAUTZENBERG (P.), 1912.— Mollusques marins de la Mission Gruvel sur la Côte occidentale d'Afrique, 1909-1910. *Ann. Inst. Océanogr.*, 5 : 1-111.
- DUFOUR (P.), 1984.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse doc. État Univ. Paris-VI, 164 p.
- DUNKER (W.), 1853.— Index molluscorum quae, in itinere at Guineam, collegit Georgius Tams Med. Dr. Th. Fisher, Kassel, 74 p., 10 pl.
- DURAND (J.R.), AMON KOTHIAS (J.B.), ÉCOUTIN (J.M.), GERLOTTO (F.), HIÉ DARÉ (J.P.) et LAË (R.), 1978.— Statistiques de pêche en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : 1976 et 1977. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (2) : 67-114.
- FOREST (J.), 1958.— Les crustacés anomoures du Musée Royal du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 58(1-2) : 143-168.
- FOREST (J.) et CROSNIER (A.), 1966.— Crustacés Décapodes : Alpheidae. Campagne de la « Calypso » dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, Sao Tomé et Annobon (1956) et campagne aux îles du Cap-Vert (1959). *Ann. Inst. Océanogr.*, 44 : 199-314.
- GOMEZ (M.), 1975.— Premières données sur la faune benthique de la lagune Ébrié. Rapp. DEA, Inst. -Ecol. Trop. Univ. Abidjan, 36 p.
- GOMEZ (M.), 1978.— Données biologiques sur deux peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet. Thèse doct. 3^e cycle Univ. Nat. Côte-d'Ivoire, 108 p.
- HUNTER (J.B.), 1969.— A survey of the oyster population of the Freetown river Sierra Leone with notes on the ecology, cultivation, and possible utilization of mangrove oysters. *Trop. Sci.*, 2 : 278-285.
- INTÈS (A.) et LE LCEUFF (P.), 1975.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. I- Polychètes errantes, compte rendu systématique. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 13 (4) : 267-321.
- INTÈS (A.) et LE LCEUFF (P.), 1977.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. II- Polychètes sédentaires, compte rendu systématique. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (3) : 215-249.
- INTÈS (A.) et LE LCEUFF (P.), 1984.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. III- Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le golfe de Guinée. *Océanogr. Trop.*, 19 (1) : 3-24.

- INTÈS (A.) et LE LŒUFF (P.), 1986.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. IV-Relations faune-sédiments. *Océanogr. Trop.*, 21(1) : 53-88.
- LE LŒUFF (P.) et ZABI (G.S.F.), 1993.— Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Troisième partie : discussion et conclusion. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 (2) : 127-137.
- (MANNING (R.B.) et HOLTHUIS (L.B.), 1981.— West african brachyuran crabs (Crustacea : Decapoda). *Smithsonian Contr. Zool.*, 306, 379 p.
- MASLIN (J.L.), 1983.— Les mollusques benthiques d'une lagune du Sud-Bénin, le lac Ahémé : les facteurs de leur répartition, dynamique de population et estimation de la production de *Corbula trigona*. Thèse doct. 3^e cycle, Univ. Lyon-I, 152 p.
- MASLIN (J.L.), 1986.— Démographie et production d'une population de mollusques lamellibranches en milieu lagunaire (Afrique de l'Ouest). Thèse doct. État Univ. Lyon-I, 116 p.
- OKERA (W.), 1976.— Observations on some population parameters of exploited stocks of *Senilia senilis* (= *Arca senilis*) in Sierra Leone. *Mar. Biol.*, 38 : 217-229.
- OYENEKAN (J.A.), 1979.— The ecology of the genus *Pachymelania* in Lagos lagoon. *Arch. Hydrobiol.*, 86 (4) : 515-522.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1977.— Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Abidjan, Côte-d'Ivoire). *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (1) : 3-25.
- SANDISON (E.E.), 1966.— The effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Gryphaea gasar* ([Adanson] Dautzenberg) in Lagos Harbour, Nigeria. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 379-389.
- SANDISON (E.E.) et HILL (M.B.), 1966.— The distribution of *Balanus pallidus stutsburi* Darwin, *Gryphaea gasar* ([Adanson] Dautzenberg), *Merceriella enigmatica* Fauvel and *Hydroïdes uncinata* (Philippi) in relation to salinity in Lagos Harbour and adjacent creeks. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 235-250.
- SOUTHERN (R.), 1921.— Polychaeta of the Chilka lake and also of fresh and brackish waters in other part of India. *Mem. Indian Mus.*, 5 : 563-659.
- THORSON (G.), 1957.— Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Treatise on marine ecology and paleo-ecology. *Geol. Soc. America Mem.*, 67 (1) : 461-534.
- YOLOVE (V.), 1976.— The ecology of the West Africa bloody cockle *Anadara (Senilia) senilis* L. *Bull. IFAN, sér. A*, 38 (1) : 25-56.
- YOLOVE (V.), 1977.— The biology of *Iphigenia truncata* (Monterosata) (Bivalvia Tellinacea). *Malacologia*, 16 (1) : 295-301.
- ZABI (G.S.), 1982a.— Répartition et abondance des espèces de la macrofaune benthique de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (1) : 73-96.
- ZABI (G.S.), 1982b.— Les peuplements benthiques lagunaires liés à la pollution en zone urbaine d'Abidjan. Actes Symposium international sur les lagunes côtières, Bordeaux, 8-14 septembre 1981. *Océanol. Acta, suppl. n°4* : 441-455.
- ZABI (G.S.F.) et LE LŒUFF (P.), 1992.— Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Première partie : biologie et écologie des espèces. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 25 (3) : 209-251.
- ZABI (G.S.F.) et LE LŒUFF (P.), 1993.— Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Deuxième partie : peuplements et biotopes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 (1) : 19-51.

L'écosystème Ébrié

Avant toute intervention humaine, les rives lagunaires étaient colonisées par une formation de mangrove peuplée d'espèces végétales et animales adaptées à des sols instables périodiquement inondés.



CRO Abidjan, J. B. Amon Kothias



Archives CRO, Abidjan



Document Fraternité-Martin, Abidjan

Le but de cet ouvrage était la création d'un port abrité dans les eaux calmes de la lagune. Sa première vocation fut l'exportation des bois tropicaux acheminés par voies fluviale et lagunaire.



Document Oratom

Dès le début du siècle, plusieurs tentatives d'ouverture de la lagune sur l'océan ont été entreprises, avant le percement définitif d'un canal en 1950, à l'ouest du village de Vridi.

A l'origine dépression côtière bordée de mangroves, l'écosystème Ébrié est devenu, sous l'emprise humaine, une lagune ouverte en permanence sur l'océan. Ce bouleversement hydrologique, en transformant radicalement le milieu originel, a conditionné l'essor économique de la Côte-d'Ivoire.

Les palétuviers des rives lagunaires ne constituent plus à présent que des îlots relictuels, toujours traditionnellement exploités (combustible, plantes médicinales...).



CRO Abidjan, J. B. Amon Kothias

Au cours des décennies, il voit ses activités s'accroître et se diversifier. Devenu le premier port d'Afrique de l'Ouest, il s'inscrit aujourd'hui dans un vaste complexe agro-industriel et urbain : Abidjan. On aperçoit, en haut de la photo, le canal de Vridi qui débouche sur l'océan.



Photovaire, Abidjan

L'homme et la lagune



J. J. Albaret



E. Charles-Dominique



E. Charles-Dominique

L'exploitation des ressources vivantes

À la diversité du contexte écologique correspond une diversité des peuplements que les populations riveraines exploitaient avec des engins individuels ou collectifs, sélectifs ou polyvalents.



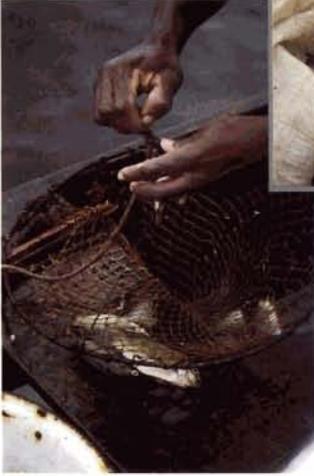
Ostrom, C. Dewillers

Dans les pêcheries fixes, le poisson est amené à se concentrer dans des pièges constitués de palissades végétales, construits et exploités collectivement. Cette ancienne technique permettait de récolter une grande diversité d'espèces : Pomadasys jubelini, Caranx senegalensis, Strongylura senegalensis...

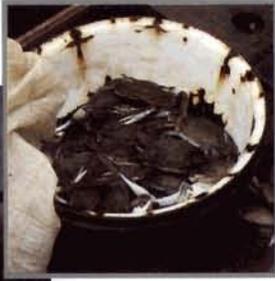
Engin individuel non sélectif, l'épervier est un filet circulaire lesté, lancé pour capturer les poissons en milieux peu profonds.



E. Charles-Dominique



c



d



La pêche ciblée utilise des engins spécifiques :

- a) Les nasses à crevettes posées dans le courant pour la capture des pénéides juvéniles dérivants.
- b) La palangre, ligne hérissée d'hameçons, calée au fond et destinée aux espèces benthiques.
- c) La balance, piège à crabe lesté, appâté et relevé à intervalles réguliers. La femelle gravide de *Callinectes amnicola* est particulièrement prisée.
- d) Piège en bambou tirant parti du comportement cryptique du mâchoiron.



Manœuvrée par une quinzaine d'hommes, la senne de rivage récolte toutes les espèces présentes à proximité des berges lagunaires.



Adaptée aux zones profondes, la senne tournante est déployée par une équipe de pêche pour recueillir préférentiellement les espèces pélagiques. En particulier, *Ethmalosa fimbriata* abonde dans la zone estuarienne.





E. Charles-Dominique

Des villages-campements jalonnent les berges de la lagune. Ils sont occupés transitoirement au gré des déplacements des espèces.



J. J. Albaret

Autour de la capture du poisson s'est constitué tout un réseau d'activités définissant la « filière pêche ».

Aux points de débarquement, le mareyage est assuré par les femmes.



J. J. Albaret

CFO Abidjan, J. B. Aman Kohizas

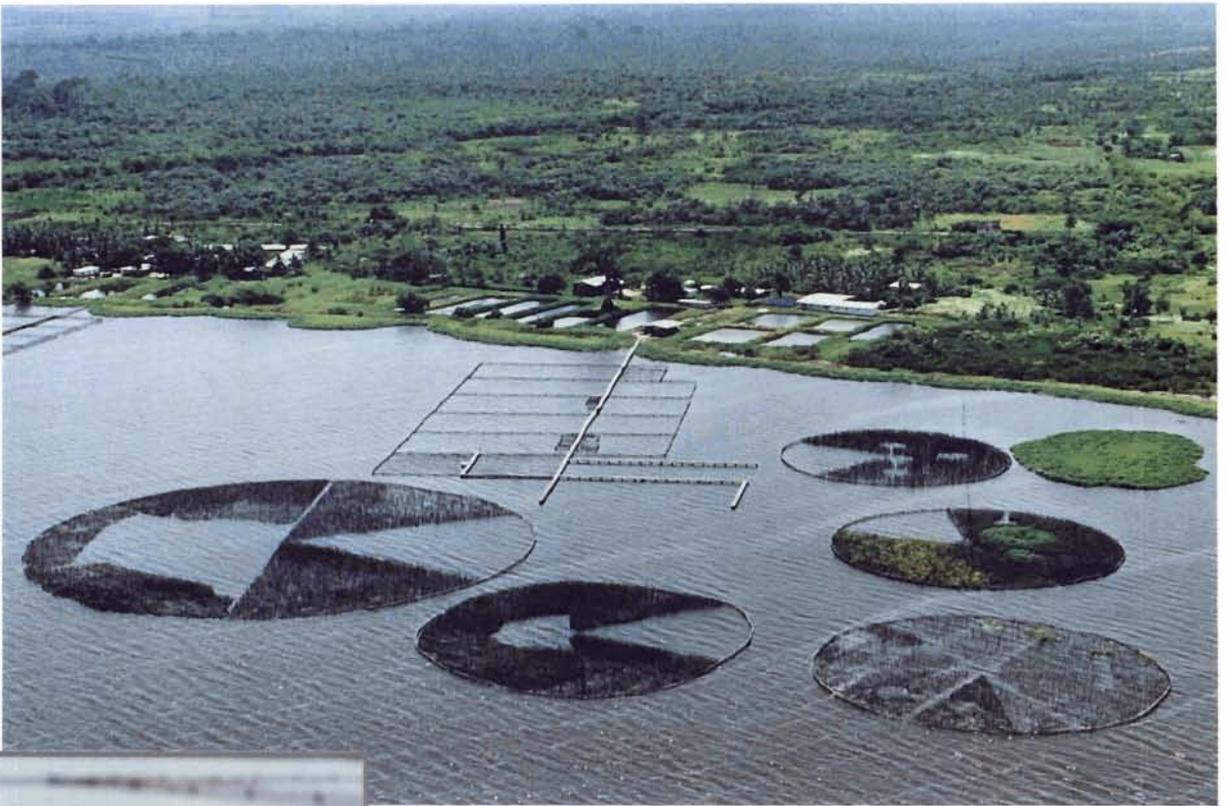


Une partie du poisson est transportée dans des glacières et commercialisée frais.

Une part plus importante est fumée dans des cités de fumage artisanal avant d'être distribuée.



CFO Abidjan, J. B. Aman Kohizas



M. Legendre

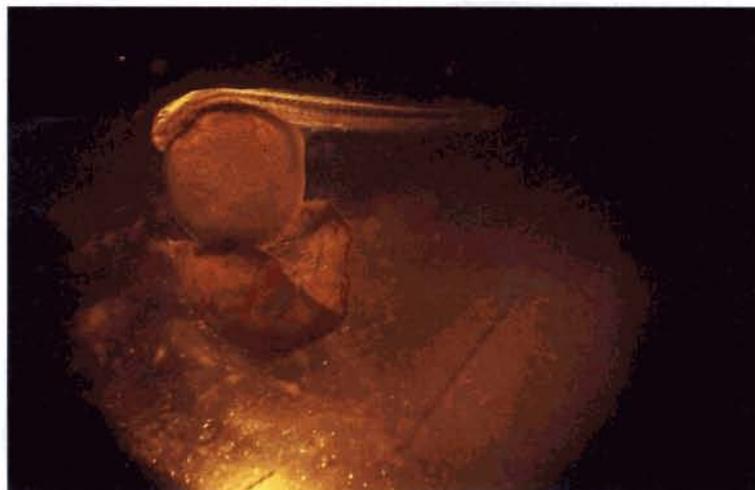
Vue aérienne de la station pilote de Layo.
Au premier plan, les acadjas-enclos,
récifs artificiels utilisés pour l'élevage extensif
du tilapia *Sarotherodon melanotheron*.

Bassin thermostaté où sont isolés les géniteurs
pour la reproduction induite
du mâchoiron *Chrysichthys nigrodigitatus*.
Cette technique a permis les premières
productions artificielles d'alevins.



CRO Abidjan, J. B. Amon Kothias

Productivité naturelle
limitée, gestion de
la ressource
difficilement contrôlable
et demande croissante
orientèrent le choix
d'une nouvelle option :
l'aquaculture.



S. Hém

Les alevins
sont élevés dans
des étangs creusés
en bordure
de lagune.



CRC Abidjan, J.B. Amon Kohias

Les juvéniles
sont ensuite transférés
dans les enclos
lagunaires et alimentés
articiellement ...



M. Legendre



S. Hiem

... pour la production d'adultes de taille marchande
et de nouveaux géniteurs.



M. Legendre

Les mêmes
expérimentations
ont été menées
sur le silure
Heterobranchus longifilis.
En particulier, les phases
de reproduction et d'alevinage
sont à présent maîtrisées.



Déballastage sauvage dans la zone portuaire d'Abidjan.



J.M. Charitaine

Déversement d'effluents organiques par les abattoirs d'Abidjan.



J.M. Charitaine

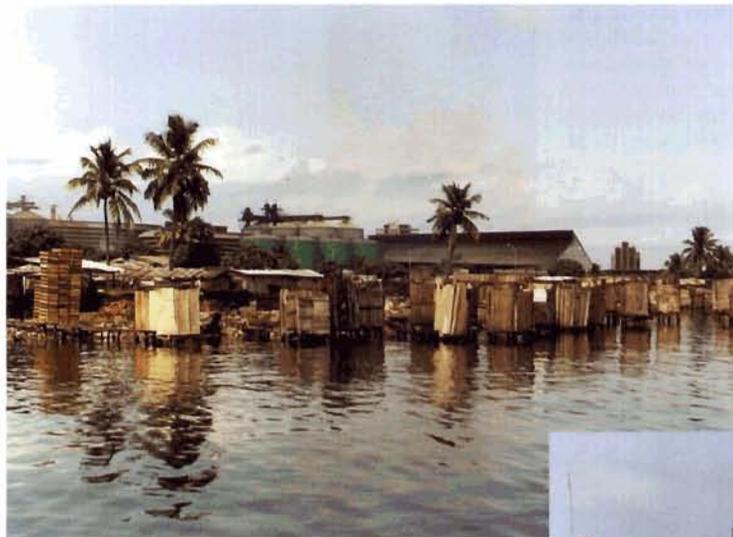


J.M. Charitaine

Marée noire d'origine industrielle en baie de Biétri, en 1981.

Les effets pervers de l'anthropisation

Si la vocation aquacole de la lagune se concrétise, elle ne pourra prendre toute sa dimension qu'avec un contrôle drastique des rejets polluants.



CRO Abidjan, J.B. Anon, Kathias

Pollution bactérienne par les latrines installées aux abords d'un quartier spontané à Pointe-aux-Pêcheurs, en baie de Biétri.

Décharge domestique sauvage sur les berges de la baie de Biétri.





CRO Abidjan, J.B. Amon Kohias

Envahissement récent des eaux oligohalines (secteur est de la lagune) suite à l'introduction accidentelle de deux espèces de macrophytes flottantes d'origine sud-américaine : une fougère Salvinia molesta et la jacinthe d'eau Eichhornia crassipes.



Influorescences stériles de E. crassipes en peuplement monospécifique après compétition et exclusion de S. molesta. Divers plans de lutte, chimiques et mécaniques, pour l'éradication de cette espèce ont été mis en œuvre. Elle fait en outre l'objet d'un programme international de lutte biologique à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest.



S. Hiem

Depuis la réalisation d'un émissaire en mer pour évacuer les eaux résiduaires urbaines et industrielles, la menace d'une dégradation irréversible de l'écosystème semble jugulée. Toutefois, d'autres solutions restent à trouver pour permettre une exploitation optimale des potentialités de la lagune Ébrié.

LES CRUSTACÉS EXPLOITABLES

Frank LHOMME

Bien que généralement considérés comme appartenant à la macrofaune benthique, les crustacés de taille moyenne ou grande constituent un groupe un peu particulier. En effet, leur aptitude à la nage et donc leur capacité à effectuer des déplacements, voire des migrations de grande amplitude, les distingue de ce que l'on nomme classiquement le benthos. De plus, et contrairement à la plupart des organismes benthiques des lagunes ivoiriennes, ils font l'objet d'une exploitation halieutique parfois très développée.

En lagune Ébrié, ces crustacés sont principalement représentés par des espèces appartenant à trois familles de l'ordre des décapodes : les Penaeidae (crevettes du genre *Penaeus*), les Palaemonidae (« crevettes » ou « écrevisses » du genre *Macrobrachium*), les Portunidae (crabes du genre *Callinectes*).

Les pénéides

Une révision systématique des crevettes commercialisables a été effectuée par HOLTUIS (1980). En Côte-d'Ivoire la seule espèce importante sur le plan économique est *Penaeus (Farfantepenaeus) notialis*, Pérez Farfante, 1967 (voir tabl. XIX et fig. 11 du chapitre IV-2).

La caractéristique essentielle du cycle des crevettes pénéides est son caractère mixte : adultes et larves se rencontrent dans le milieu marin, postlarves et juvéniles dans les milieux saumâtres lagunaires et estuariens. Le cycle a été particulièrement bien étudié en Côte-d'Ivoire entre 1971 et 1978 par GALOIS (1974, 1975) pour la phase lagunaire (bioécologie surtout) et par GARCIA (1976, 1978) pour la phase marine (bioécologie) et pour l'ensemble des aspects de l'exploitation, représentée par la pêche chalutière en mer et la pêche artisanale en lagune.

Nous n'évoquerons ici que les aspects biologiques et écologiques de la phase lagunaire ; l'exploitation de celle-ci est abordée au chapitre IV-2 du présent ouvrage. La modélisation globale des exploitations combinées en mer et en lagune est présentée dans l'ouvrage consacré au milieu marin ivoirien (LHOMME et VENDEVILLE, 1993, d'après GARCIA, 1978).

LES POSTLARVES

Les adultes vivent en mer sur des fonds vaseux de 30 à 60 m où ils font l'objet d'une exploitation industrielle par les chalutiers crevettiers. La reproduction a lieu principalement d'octobre à décembre lors du réchauffement qui suit la saison froide (fig. 1A). Les œufs pondus se transforment en larves planctoniques. Ces larves ayant rencontré des courants favorables peuvent pénétrer dans les estuaires ou lagunes par un processus semi-actif : elles utilisent le flux pour progresser et s'enfouissent dans le sédiment au jusant. Ces rythmes, décrits dans le golfe du Mexique (BAXTER, 1962 ; YOKEL, IVERSEN ET IDYLL, 1969), ont été retrouvés en Côte-d'Ivoire (GARCIA, 1977) où ils ont pu être mis en évidence grâce à un échantillonnage régulier du plancton en milieu lagunaire de septembre 1971 à mai 1973.

L'abondance des postlarves en surface à l'entrée de la lagune Ébrié, considérée comme un indice de l'intensité de la migration vers les zones de croissance lagunaires, suit des rythmes nycthémeraux, lunaires et saisonniers. Les postlarves ne sont présentes dans les captures que la nuit, la courbe d'abondance nocturne est unimodale ou bimodale suivant la phase lunaire. L'abondance globale dépend de la phase lunaire, elle est maximale en nouvelle lune et minimale en pleine lune. Ces variations reflètent soit un rythme lunaire de ponte, soit, plus probablement, un rythme de marée avec interaction de la lumière lunaire diminuant l'abondance de larves en surface en pleine lune.

Les variations saisonnières de l'indice d'abondance des postlarves confirment que la ponte dure toute l'année. Le groupement des données en une seule année moyenne (fig. 1B) montre que l'abondance des larves est élevée de septembre à janvier puis diminue fortement jusqu'en avril où elle est minimale. Il existe un maximum secondaire en mai-juin. Ce schéma confirme les résultats obtenus par l'étude de la maturité sexuelle des adultes (fig. 1A).

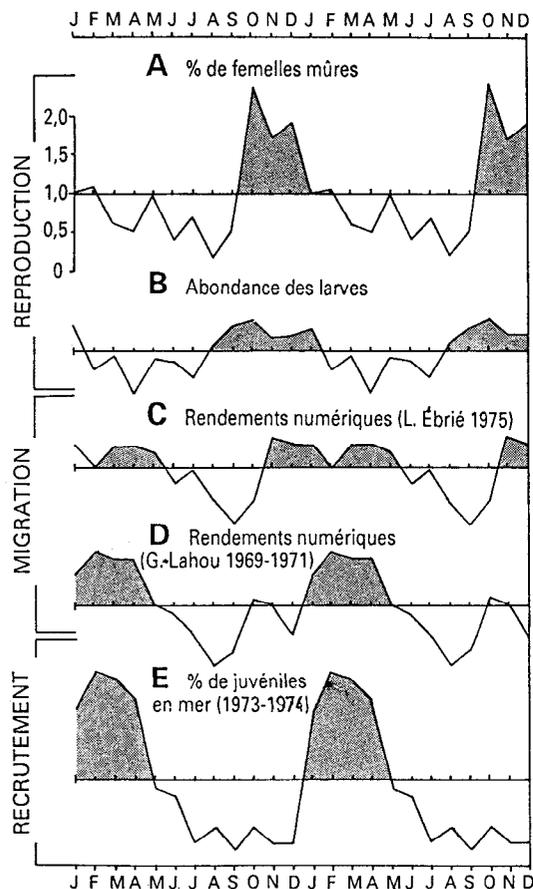


Figure 1
Variations saisonnières des différentes phases du cycle de reproduction de *Penaeus notialis* (valeurs divisées par leurs moyennes). D'après GARCIA, 1977.

L'étude du stade de développement des postlarves (nombre d'épines rostrales) au moment de l'entrée en lagune suggère qu'en août l'entrée des larves est facilitée par un bilan positif d'entrée d'eau de mer dans la lagune. Cette entrée est au contraire ralentie en juin et en septembre-octobre au moment des deux principales saisons de décharge continentale. Les postlarves parvenues en lagune sont âgées de 3 semaines environ. Leur taille est de l'ordre de 1 cm. Elles deviennent benthiques et sont alors considérées comme juvéniles.

LES JUVÉNILES

D'après les travaux de GALOIS (1974, 1975), les juvéniles sont localisés sur le pourtour de la « grande lagune », par petit fond, devant des marais et des roselières qui servent sans doute de refuge aux postlarves. Les juvéniles recherchent les arrivées d'eau douce, sans pénétrer en milieu complètement dessalé. La limite inférieure de salinité en-dessous de laquelle on ne rencontre plus d'abondances significatives est de l'ordre de $4 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$. Ils affectionnent les fonds vaseux, même très réduits, pourvu qu'ils soient recouverts de débris végétaux tels que bois mort et feuilles en cours de décomposition. Les baies profondes comme celles de Dabou, d'Adiopodoumé et de Cocody sont également des lieux de forte abondance. Le régime alimentaire des juvéniles est omnivore à tendance carnivore : petits crustacés, mollusques et annélides polychètes, débris végétaux (GALOIS, 1975).

Le sex-ratio de *Penaeus notialis* évolue de façon caractéristique avec la taille des individus considérés tant en ce qui concerne la phase juvénile lagunaire que chez les adultes marins (GARCIA, 1977 ; GARCIA et ALBARET, 1977), traduisant une croissance différente des mâles et des femelles dont il faudrait tenir compte dans les modèles de dynamique des populations et les évaluations de stock. Cependant, GALOIS (1975) et GARCIA (1977) admettent que l'erreur commise est négligeable jusqu'à une taille de 18 mm LC (longueur du céphalothorax), soit 8,5 cm LT (longueur totale). Un schéma de la chronologie du cycle vital montrant la taille moyenne et l'âge aux principales étapes est donné sur la figure 2.

On peut observer que la croissance est très rapide : de 1 cm LT à 7,8 cm LT en 3 mois environ. À ce moment, une modification de la physiologie des juvéniles les pousse à rechercher un milieu de salinité plus élevée. Ils migrent alors vers la mer en utilisant les courants de marée descendante la nuit. Les variations mensuelles des effectifs migrants sont représentées sur la figure 1C.

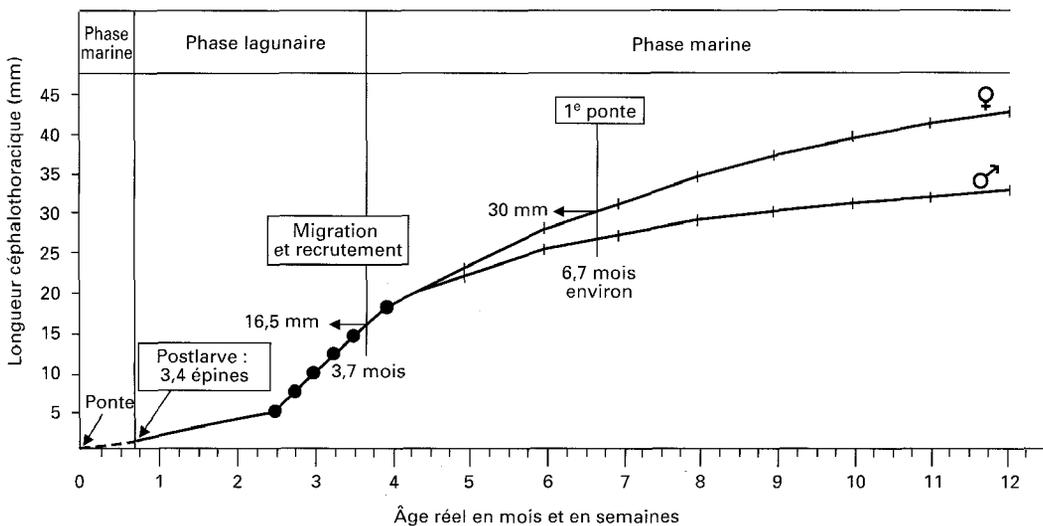


Figure 2

Reconstitution de la chronologie du cycle vital de *Penaeus notialis* en Côte-d'Ivoire. D'après GARCIA, 1977.

Comme celle, anadrome, des postlarves, la migration catadrome des juvéniles suit un rythme nycthéral, un rythme tidal et un rythme lunaire ; cette migration a lieu la nuit mais à marée descendante. Des pics de migration sont observés au moment des crues quand la salinité est faible et les courants rapides. La taille à la migration varie saisonnièrement ; elle varie également d'une zone à l'autre d'une même lagune et d'une lagune à l'autre, en liaison avec la salinité. Elle paraît varier aussi d'une année à l'autre dans une même lagune en relation avec les précipitations, donc également avec la salinité. Cette action de la salinité sur la taille à la migration se ferait par l'intermédiaire d'un raccourcissement de la durée du séjour en lagune quand la salinité devient faible.

Lors de leur migration, les jeunes crevettes font l'objet d'une pêche artisanale réalisée à l'aide de filets fixes amarrés sur des pieux dans les zones où le courant de marée est important. Les captures ont atteint 800 tonnes en 1975 mais semblent avoir fortement diminué depuis. Certaines des mesures d'aménagement suggérées pour une meilleure exploitation du stock correspondent très directement aux connaissances bioécologiques acquises et visent à éviter les captures de crevettes trop petites (saison des crues) ou trop vulnérables (passes) (cf. IV-2).

Les *Macrobrachium*

Chez les *Macrobrachium* — à de rares exceptions près, tel *M. amazonicum* (ODINETZ-COLLART, comm.) — le cycle vital se déroule, là aussi, dans deux milieux différents : fleuves et lagunes.

En Côte-d'Ivoire deux espèces de taille importante sont rencontrées : *M. macrobrachion* (Herklots, 1857) et *M. vollenhovenii* (Herklots, 1851) ; si la détermination des deux espèces est relativement aisée chez les adultes (à partir de caractères morphologiques de la deuxième paire de pattes), il n'en est pas de même chez les formes juvéniles dont l'identification est délicate. D'une manière générale, d'ailleurs, nos connaissances sur les *Macrobrachium* sont parcellaires et essentiellement basées sur les travaux déjà anciens de VILLE (J.) et VILLE (J.P.) parus entre 1970 et 1972, avec un accent mis sur *M. vollenhovenii*, espèce apparemment la plus commune.

REPRODUCTION ET MIGRATIONS

Les milieux lagunaires, dont la salinité est très variable, abritent les stades larvaires, postlarvaires et juvéniles ainsi que les adultes de petite taille. Les gros adultes vivent dans les eaux douces des rivières où a lieu la fécondation qui se produit surtout lors de la saison des pluies. Simultanément, on observe une migration de ces reproducteurs vers les eaux saumâtres lagunaires. Cette migration catadrome, favorisée par la crue, peut s'accomplir sur de grandes distances (plus de 400 km).

VILLE (1972), se fondant sur l'étude du cycle ovarien, situe la période de ponte de juillet à décembre dans la région de Grand-Bassam, avec un pourcentage maximal de femelles mûres en décembre (60 %). L'étude montre également que les femelles les plus âgées sont les premières à pondre. La vitellogénèse, qui selon cet auteur est liée à la saison des pluies, à la migration vers les eaux saumâtres mais aussi à l'effet de groupe, est très brève. La fécondité de *M. vollenhovenii* atteint 100 000 œufs par ponte et une description des premiers stades larvaires de cette espèce est faite par VILLE (1971b).

Des études expérimentales menées par ce même auteur (VILLE, 1971a) ont montré que la salinité joue un rôle primordial pour les migrations et la régulation de la reproduction des *Macrobrachium* : les adultes ne vivent qu'en eau douce et les larves ne peuvent se développer qu'en eau saumâtre. Les meilleurs taux de survie larvaire sont obtenus à des salinités de l'ordre de $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, alors que des mortalités importantes surviennent tant en eau douce qu'à une salinité de $20 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$. Les stades juvéniles sont, au contraire, beaucoup plus euryhalins.

VILLE (1970a) signale des cas de fécondation précoce chez les *Macrobrachium* de Côte-d'Ivoire. La taille moyenne de ces petites femelles ovigères était de 43 mm, la plus petite mesurant 23 mm de longueur totale (yeux - telson). La fécondité est alors considérablement réduite par rapport à celle des gros

reproducteurs : de 300 à 1 000 œufs seulement par ponte, mais elle pourrait être « compensée » par des fécondations plus nombreuses. La figure 3 résume le schéma migratoire des *Macrobrachium* en Côte-d'Ivoire.

Vers trois mois les jeunes individus gagnent les eaux douces où ils atteignent la maturité sexuelle à l'âge de six mois. La durée de vie des *Macrobrachium* n'est pas connue et on ne sait en particulier si un individu peut participer à plusieurs migrations et si une même femelle peut, dans le milieu naturel, effectuer des fécondations multiples successives telles qu'on a pu en observer en laboratoire.

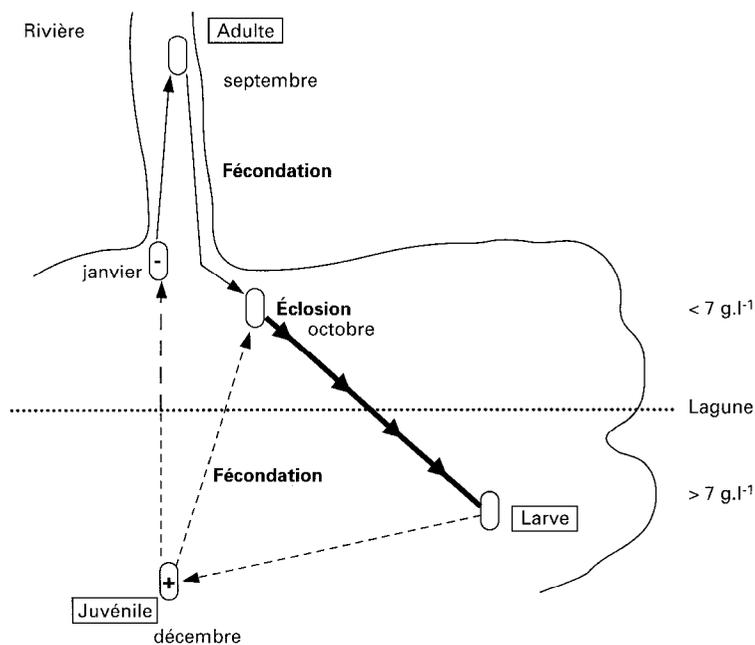


Figure 3
Schéma des migrations de
Macrobrachium en Côte-d'Ivoire.
D'après VILLE, 1970.

CONCLUSIONS

Macrobrachium vollenhovenii et *Macrobrachium macrobrachion* sont des espèces amphibiotiques dont la présence en lagune est liée à la reproduction, un milieu saumâtre paraissant indispensable à la survie des larves. L'hypothèse d'une reproduction précoce à l'état juvénile a été avancée (VILLE, 1970a) ; ce pourrait être une adaptation à un milieu de salinité variable où les individus adultes ne pourraient se reproduire ni même survivre. Ce « cycle supplémentaire » de reproduction permettrait alors l'obtention de plusieurs générations larvaires, écophase apte à survivre et à se développer en milieu halin.

En lagune Ébrié, la pêche des *Macrobrachium* est pratiquée toute l'année avec des résultats très variables. Les meilleurs rendements sont observés à la fin de la saison des pluies. La méthode de pêche consiste à immerger des fagots de feuilles de palmiers près du rivage sur fonds sableux. Les *Macrobrachium* s'y abritent et restent emprisonnés dans les feuilles lors de la remontée du fagot. Malgré des captures totales modestes, cette activité peut constituer un complément appréciable car le produit très recherché est de bonne valeur économique. Sur le plan mondial, l'aquaculture des *Macrobrachium* est basée sur l'élevage de *M. rosenbergii*, espèce originaire du sud-est asiatique qui atteint de grandes tailles et dont le cycle est parfaitement maîtrisé. D'après VILLE (1970), en milieu naturel, les tailles maximales observées pour les mâles sont respectivement de 13 cm de longueur totale (LT) chez *M. macrobrachion* et de 18 cm (LT) chez *M. vollenhovenii*. En Côte-d'Ivoire, il serait sans doute intéressant de tester cette dernière espèce en élevage — éventuellement combiné avec l'élevage complémentaire de poissons — dans la mesure où une espèce autochtone offre des garanties d'adaptation à l'environnement très supérieures à une espèce importée.

Les crabes *Callinectes*

Une mise au point détaillée sur la systématique du genre *Callinectes* a été faite par WILLIAMS (1974). Une révision de la systématique des brachyours d'Afrique de l'Ouest a été publiée par MANNING et HOLTHUIS (1981). Sur trois espèces présentes en Afrique de l'Ouest : *C. amnicola* (De Rochebrune 1883, précédemment *C. latimanus* Capart 1951), *C. pallidus* (De Rochebrune 1883, précédemment *C. gladiator* Irvine 1947) et *C. marginatus* (Milne Edwards 1861), seules les deux premières sont rencontrées en lagune Ébrié.

La séparation des espèces est basée sur la longueur des gonopodes chez les mâles (WILLIAMS, 1974). CHARLES-DOMINIQUE et HEM (1981) proposent une distinction fondée sur la forme de la carapace et de l'aire métagastrique chez les femelles. Une détermination de l'espèce fiable au seuil 0,99 peut être obtenue par la mesure du rapport largeur/hauteur de cette aire. Pour les deux espèces, un changement de la forme de l'abdomen chez la femelle au cours de la croissance a été mis en évidence ; selon WILLIAMS (1974), cette modification correspondrait à la mue terminale. Chez *C. amnicola*, la relation largeur totale de la carapace (LT) - poids (W) a été établie. Elle est significativement différente pour les mâles et les femelles, celles-ci étant à taille égale de 15 à 20 % moins lourdes que les mâles.

RÉPARTITION ET SEX-RATIO

La figure 4, tirée de PANTOUSTHIER (1982), montre les différences d'abondance relative des deux espèces dans les six secteurs de la lagune Ébrié. *Callinectes pallidus* n'est présent que dans les secteurs où l'influence marine se fait sentir : largement dominant dans le secteur III, il est encore présent mais faiblement abondant dans les secteurs adjacents, II et IV. MONOD (1956), WILLIAMS (1974), MANNING et HOLTHUIS (1981) avaient déjà signalé que *C. pallidus* est une espèce marine côtière pénétrant dans les eaux saumâtres mésohalines des estuaires, tandis que *C. amnicola* est plutôt une espèce d'eaux sau-

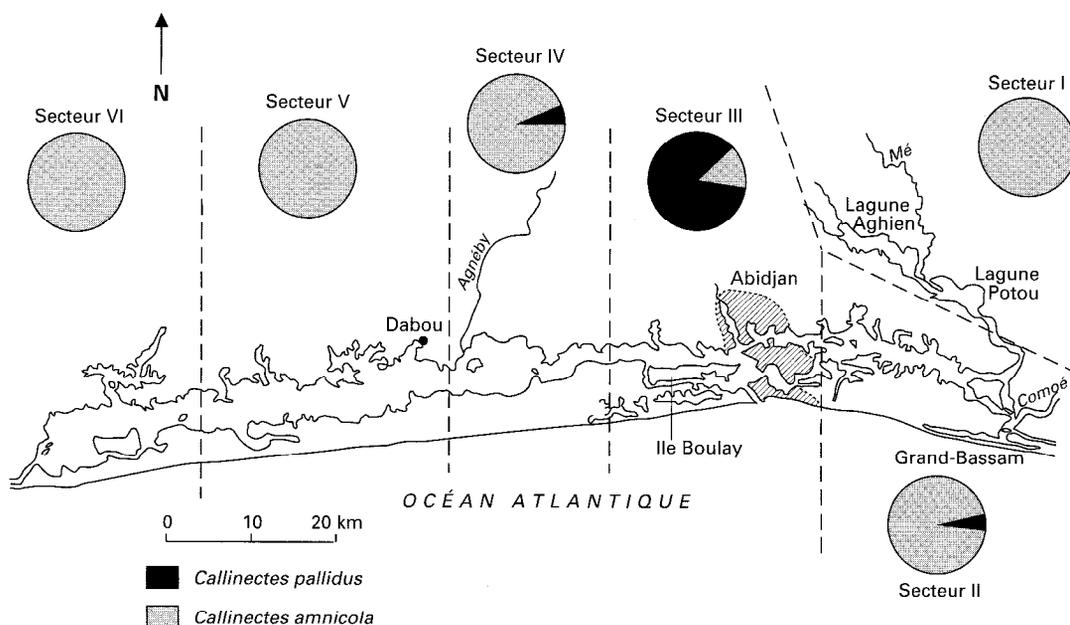


Figure 4

Proportions respectives des espèces de *Callinectes* présentes dans les différents secteurs de la lagune Ébrié d'octobre 1980 à juillet 1981. D'après PANTOUSTHIER, 1982.

mâtes oligohalines (salinité 0,5 à 5 g . l⁻¹) et même douces. En lagune Ébrié, de 0 à 10 g . l⁻¹, *C. amnicola* est de beaucoup l'espèce la plus abondante (près de 80 % des captures de crabe) tandis qu'au-delà de 20 g . l⁻¹, *C. pallidus* domine largement (plus de 90 % des prises).

Le sex-ratio global (nombre total de mâles/nombre total de femelles) est voisin de 1 chez *C. pallidus* (1,07) alors qu'il est beaucoup plus élevé chez *C. amnicola* (1,43).

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE *C. amnicola*

La reproduction de *C. amnicola* en lagune Ébrié est caractérisée par la migration des femelles des zones dessalées situées à l'ouest de Dabou vers les secteurs méso- et euhalins proches du canal de Vridi. Cette migration s'accompagne d'une maturation des gonades. Les mâles sont beaucoup plus sédentaires et se trouvent dans les eaux oligohalines, parfois dans les eaux douces. L'ensemble des migrations de l'espèce au cours du cycle vital est schématisé sur la figure 5.

Comme chez toutes les espèces de Portunidae, le dimorphisme sexuel qui est décelable dès les stades juvéniles est très accentué chez les adultes. La forme de l'abdomen élargi et semi-circulaire chez les femelles est l'un des principaux critères de distinction ; elle a également été utilisée, associée à des critères anatomiques de l'ovaire, pour établir une échelle de maturation en six stades pour les femelles (CHARLES-DOMINIQUE et HEM, 1981).

Ces mêmes auteurs fixent à 8,5 cm (largeur de la carapace) la taille minimale de première maturité. La fécondité de l'espèce est très élevée, de l'ordre de 2 millions d'œufs par 100 g de femelle mûre. Elle varie de 0,5 à 2,5 millions d'œufs suivant la taille et le poids des individus, auxquels elle est corrélée. Après la ponte, les œufs sont retenus un certain temps sur l'abdomen avant d'être libérés dans le plancton : ce stade « femelle ovigère » n'a été observé que pendant la grande saison sèche (décembre à avril) dans des secteurs sous influence marine nette quand la salinité est élevée (25 à 28 g . l⁻¹). Dans ces mêmes zones on peut constater la présence de mars à mai de grandes quantités de stades larvaires mégaloopes dans le plancton.

CYCLE BIOLOGIQUE

Contrairement au cycle biologique de *C. pallidus* qui se déroule en mer et en lagune, celui de *C. latimanus*, étudié par CHARLES-DOMINIQUE et HEM (1981), se déroule totalement en milieu lagunaire, même si l'on peut noter quelques incursions sporadiques en mer (CROSNIER, 1964 ; LE LCEUFF et

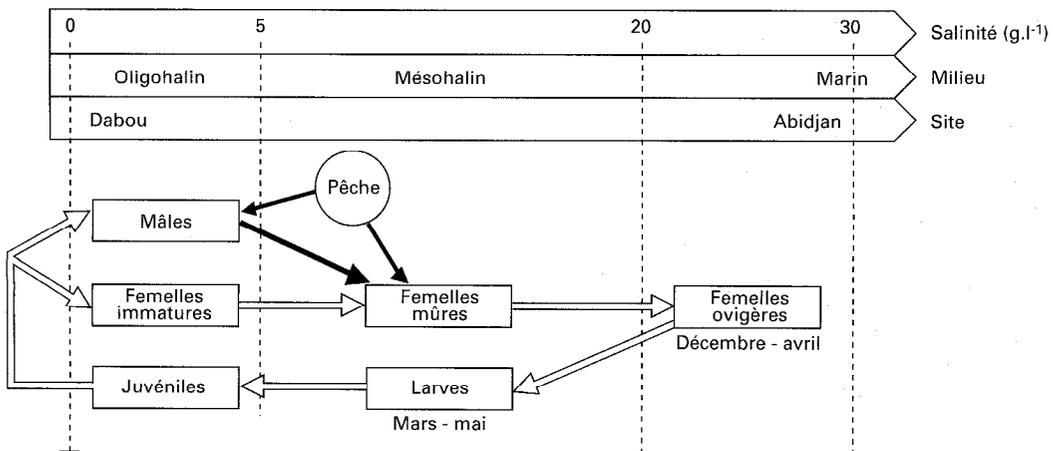


Figure 5
Cycle biologique de *Callinectes amnicola* en lagune Ébrié.

INTÈS, 1969). Ce cycle lagunaire se décompose lui-même en une phase mésohaline, qui englobe la ponte, le développement larvaire et le recrutement des juvéniles (salinité supérieure à $17 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$), suivie d'une phase oligohaline (salinités inférieures à $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) englobant la phase de croissance des juvéniles, le stock des mâles adultes et durant laquelle se déroule l'accouplement avant le départ des femelles fécondées vers la zone de ponte mésohaline.

CONCLUSION

En lagune Ébrié de nombreux engins de pêche capturent les *Callinectes* de façon plus ou moins volontaire ⁽¹⁾, mais il semble que l'essentiel de l'exploitation soit réalisé avec les filets fixes à crevettes qui pêchent la nuit, à marée descendante. Très généralement, les juvéniles qui n'ont pas une taille commercialisable et les mâles sont rejetés morts, et ce sont surtout les femelles en reproduction qui sont capturées ; la pêcherie constitue une véritable barrière à la migration de reproduction de ces femelles. Le potentiel exploitable est encore mal connu et on trouvera au chapitre IV-2 les quelques informations disponibles sur l'exploitation halieutique des crabes lagunaires.

Par leur abondance et leur place dans le réseau trophique, les *Callinectes*, particulièrement *C. latimanus*, jouent un rôle essentiel dans l'écosystème de la lagune Ébrié. En effet leur régime alimentaire omnivore en fait un maillon important dans l'écosystème, en particulier entre la production benthique et les niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire.

Conclusion générale

Les trois grands groupes de crustacés exploitables présents dans les lagunes ivoiriennes, pénéides, *Macrobrachium*, *Callinectes*, ont un cycle vital caractérisé par des migrations entre milieux de salinités différentes.

Le niveau des connaissances acquises sur ces groupes est très variable. *Penaeus notialis* et *Callinectes amnicola*, qui constituent des ressources naturelles tout à fait dignes d'intérêt, font l'objet de pêches artisanales actives et sont les mieux connus (*Penaeus* surtout). Au plan de l'écologie, les crustacés exploitables jouent un rôle important dans l'écosystème au niveau des transferts par la place originale qu'ils occupent et les biomasses totales qu'ils représentent. On peut également penser qu'il existe un avenir éventuel dans le domaine de l'élevage aquatique pour certaines de ces espèces autochtones. Tout cela suppose que soient complétées les connaissances sur des points tels que la croissance (*Macrobrachium* et *Callinectes*) ou l'exploitation (*Callinectes*).

⁽¹⁾ Seules les balances sont spécialisées dans cette pêche.

- BAXTER (K.N.), 1962.— Abundance of postlarval penaeid shrimp, one index of future shrimping success. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 15 th annual session : 79-87.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.) et HEM (S.), 1981.— Biologie et pêche des crabes du genre *Callinectes* Stimpson, 1860 (Décapodes, Portunidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Résultats préliminaires. Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, XII (1) : 95-121.
- CROSNIER (A.), 1964.— Fonds de pêche le long des côtes de la République Fédérale du Cameroun. Cah. Orstom, sér. Océanogr., n° spéc., 133 p.
- CUSHING (D.H.) et HARRIS (J.G.K.), 1973.— Stock and recruitment and the problem of density dependence. Rapp. Proc. Verb. réunions CIEM 164 : 142-155.
- GALOIS (R.), 1974.— Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de *Penaeus duorarum* en Côte-d'Ivoire. Biométrie et croissance. Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, V (1-2) : 53-71.
- GALOIS (R.), 1975.— Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de *Penaeus duorarum* en Côte-d'Ivoire. Thèse doct. 3^e cycle, Univ. de Luminy, Marseille, 120 p.
- GARCIA (S.), 1976.— Biologie et dynamique des populations de crevettes roses *Penaeus duorarum notialis* en Côte-d'Ivoire. Paris, Trav. Doc. Orstom, 79, 271 p.
- GARCIA (S.), 1978.— Bilan des recherches sur la crevette rose *Penaeus duorarum notialis* de Côte-d'Ivoire et conséquences en matière d'aménagement. Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, IX (1) : 1-41.
- GARCIA (S.) et ALBARET (J.J.), 1977.— Utilisation de la relation sex-ratio/taille pour la décomposition par sexe des structures démographiques. Cah. Orstom sér. Océanogr., XV (2) : 83-87.
- GARCIA (S.) et N'DIAYE (M.), 1977.— Utilisation des techniques de simulation sur un modèle de Ricker pour la gestion des stocks de crevettes penaeides de la côte ouest africaine. Copace/Pace, sér. (77/5) : 65-68.
- HOLTHUIS (L.B.), 1980.— FAO species catalogue. Vol. 1- Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fish. Synop. (125), vol. 1 : 261 p.
- LE LŒUFF (P.) et INTÈS (A.), 1968.— La faune benthique du plateau continental de Côte-d'Ivoire, récoltes au chalut, abondance, répartition, variations saisonnières (mars 1966, février 1967). Doc. Sc. Prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 25 : 1-78.
- L'HOMME (F.) et VENDEVILLE (P), 1993.— La crevette rose *Penaeus notialis* (Pérez Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. In : P. Le Lœuff, É. Marchal, J.B. Amon Kothias (éd.), Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, Orstom : 489-520.
- LING (S.W.), 1969.— The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). In : M.N. Mistakidis (Ed.), FAO Fish. Rep. 57, vol. 3. Proceedings of the World Scientific conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, Mexico city, Mexico 12-21 June 1967 : 589-606.
- MANNING (R.G.) et HOLTHUIS (L.B.), 1981.— West African Brachyuran Crabs. (Crustacea : Decapoda). Smithsonian. Contr. Zool., 306 : 379 p.
- MONOD (T.), 1956.— Hippidea et Brachyura ouest-africains. Mém. IFAN, 45 : 1-674.
- PANTOUSTHIER (G.), 1982.— Contribution à la biologie des crabes du genre *Callinectes* Stimpson, 1860 (Décapoda, Portunidae) de la Côte-d'Ivoire : leur répartition dans la lagune Ébrié. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, N.D.R. 08/1982 : 11 p.
- VILLE (J.P.), 1970a.— Recherches sur la reproduction des *Macrobrachium* des lagunes ivoiriennes. Ann. Univ. Abidjan, Série E, 3 : 253-261.

- VILLE (J.P.), 1970b.— Recherches sur la reproduction des *Macrobrachium* des lagunes ivoiriennes. II— Migrations liées à la reproduction chez les *Macrobrachium* de Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, 3 : 253-268.
- VILLE (J.P.), 1971a.— Écologie des *Macrobrachium* en Côte-d'Ivoire. I— Rôle de la température et de la salinité. *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, 4 : 317-324.
- VILLE (J.P.), 1971b.— Biologie de la reproduction des *Macrobrachium* en Côte-d'Ivoire. III— Description des premiers stades larvaires de *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots 1857). *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, 4 : 325-341.
- VILLE (J.P.), 1972.— Cycle ovarien saisonnier des *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots 1851), Décapode, Palaemonidae en Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, 5 (1) : 561-576.
- WILLIAMS (A.B.), 1974.— The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda : Portunidae). *U.S. Fish. Bull.*, 72, 3(1) : 685-798.
- YOKEL (B.J.), IVERSEN (E.S.) et IDYLL (C.P.), 1969.— Prediction of the success of commercial shrimp fishing on the Tortugas grounds based on enumeration of emigrants from the Everglades national park estuary. *FAO Fish. Rep.*, 57 (3) : 1029-1039.

LES POISSONS, BIOLOGIE ET PEUPELEMENTS

Jean-Jacques ALBARET

Introduction

On peut, très schématiquement, scinder le développement des recherches ichtyologiques lagunaires en trois périodes correspondant à des approches différentes, plus ou moins successives et complémentaires.

Dans un premier temps, et en faible nombre, se sont développés fort logiquement des travaux de type exploratoire et d'inventaire systématique. Comme le rappellent DAGET et ILTIS (1965), les premiers poissons récoltés en Côte-d'Ivoire pour être envoyés au Muséum national d'histoire naturelle de Paris provenaient de la lagune d'Assinie, aujourd'hui lagune Aby (Mission scientifique de Chaper, SAUVAGE, 1882).

Il faut ensuite attendre les missions de Gruvel et les descriptions que fit PELLEGRIN (1911 et 1920) du matériel rapporté pour trouver à nouveau des informations sur l'ichtyofaune lagunaire qui a finalement été remarquablement décrite sous ses aspects systématiques et biogéographiques dans l'ouvrage de synthèse de DAGET et ILTIS (1965) consacré aux poissons des eaux douces et saumâtres de la Côte-d'Ivoire et base de tous les travaux en ichtyologie développés ultérieurement.

Plus nombreuses sont les recherches et les publications réalisées dans un second temps sur la biologie, et parfois l'écologie, des principales espèces d'intérêt commercial :

- les mâchoirons *Chrysichthys walkeri* (la taxinomie originale est conservée pour l'instant) et *C. nigrodigitatus*, CHAUVET (1972), DIA (1975), AMON KOTHIAS et DIA (1977) ;
- l'ethmalose *Ethmalosa fimbriata*, ALBARET et GERLOTTO (1976), GERLOTTO (1976 et 1979), ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE (1982), CHARLES-DOMINIQUE (1982), NIELAND (1980) ;
- *Tylochromis jentinki*, AMON KOTHIAS (1980, 1981 et 1982a, b) ;
- *Elops lacerta*, HIÉ DARÉ (1980 et 1982) ;
- *Pomadasys jubelini*, FANTODJI et N'DIAYE (1981).

Enfin, sont apparues des recherches à vocation plus synécologique sur les peuplements d'une région lagunaire ou plus récemment à l'échelle de la lagune. Elles portent sur la répartition et le fonctionnement des peuplements en relation avec l'évolution spatiotemporelle des conditions environnementales (DAGET et DURAND, 1968 ; ALBARET et ÉCOUTIN, 1990) et l'étude des relations interspécifiques, trophiques notamment, mais aussi sur l'écobiologie comparée des espèces de plusieurs grands groupes ou familles lagunaires : les Mugilidae (ALBARET et LEGENDRE, 1985), les Gerreidae (ALBARET et DESFOSSEZ, 1988), les Cichlidae (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989). L'ensemble de ces résultats trouvant une application dans les domaines de la préservation de l'environnement, de l'halieutique (cf. IV-2) et surtout de l'aquaculture lagunaire (cf. IV-4) (ALBARET et LEGENDRE, 1985 ; LEGENDRE et ALBARET, 1990), domaines qui, en retour, apportent des éléments concernant la biologie, l'écologie et la physiologie des espèces.

Les travaux en ichtyologie lagunaire — d'ailleurs peu abondants en regard de ceux effectués dans d'autres domaines — sont relativement récents et datent pour l'essentiel de la période postérieure au percement du canal de Vridi. On ne pourra donc retracer les effets sur les peuplements en poissons des modifications successives du paysage naturel lagunaire : percement du canal d'Assagny (1939), de celui d'Assinie (1957) et surtout du canal de Vridi (1950), cause de la fermeture permanente de la passe de Bassam quelques années plus tard (cf. I-2). C'est, en quelque sorte, la résultante biologique de ces divers bouleversements environnementaux qui est présentée dans ce qui suit.

Inventaire ichtyofaunistique et classification systématique

DAGET et LITIS (1965) avaient identifié 105 espèces de poissons en lagune Ébrié grâce aux observations et aux récoltes effectuées pendant de nombreuses années par le laboratoire de biologie lagunaire de l'Ifan et la Section de pêche et pisciculture lagunaire des Eaux et Forêts.

Plus récemment, le « Programme d'étude des peuplements de poissons de la lagune Ébrié » mené au Centre de recherches océanographiques d'Abidjan a permis d'en recenser 145 ⁽¹⁾. Parmi les espèces signalées par DAGET et LITIS, huit ne figurent pas dans les relevés récents, ce qui porte à 153 le nombre des espèces aujourd'hui signalées de la lagune Ébrié (tabl. I). Parmi ces huit espèces, quatre sont de petite taille et peu « accessibles » aux engins de pêche utilisés, trois sont des formes à très forte affinité dulçaquicole notamment deux Mormyridae dont la présence en lagune peut être considérée comme exceptionnelle et enfin une espèce a un statut douteux : *Antennarius pardalis*.

Avec le mémoire de DAGET et LITIS (1965), les ichthyologues disposent pour la Côte-d'Ivoire (mais aussi plus largement pour une grande partie de cette région d'Afrique de l'Ouest) d'un précieux ouvrage de référence, notamment en matière de systématique et de taxinomie. Une grande partie des 54 000 poissons provenant des milieux saumâtres et doux examinés par ces auteurs est déposée au Muséum de Paris.

La taxinomie a été actualisée en prenant pour référence les Cloffa 1 et 2 (DAGET *et al.*, 1984, 1986) pour les formes continentales, l'ouvrage de SERET (1986) et les fiches FAO d'identification des espèces de l'Atlantique centre-est (FISCHER *et al.*, 1981) pour les formes marines.

Toujours largement utilisé, l'ouvrage de DAGET et LITIS (1965) nécessitait néanmoins une mise à jour. Elle a été réalisée par TEUGELS *et al.* (1988) pour les poissons d'eau douce. Pour les milieux estuariens, nous nous limiterons ici à signaler les principales évolutions ou à énumérer les problèmes encore en suspens concernant les espèces ou familles les plus courantes en lagune.

⁽¹⁾ Cette évaluation repose sur les résultats de pêches expérimentales au filet tournant effectuées périodiquement en 65 stations réparties sur l'ensemble du système Ébrié (voir ALBARET et LEGENDRE, 1985, pour plus de précisions). D'importants compléments ont été apportés par des chalutages expérimentaux, des pêches de bordure (électricité, senne moustiquaire), des relevés d'« acadja » et des enquêtes auprès des pêcheurs artisans.

- CLUPEIDAE : bien que parfois délicate la distinction des « grands » Clupeidae présents en lagune — *Ethmalosa fimbriata*, *Ilisha africana*, *Sardinella aurita* et *S. maderensis* — ne pose aucun réel problème systématique. En revanche, l'identification des petites espèces (*Cynothrissa*, *Laeviscutella*, *Pellonula*) reste problématique tant au niveau des genres que des espèces. Une révision systématique des Clupeidae d'Afrique centrale et de l'Ouest a été faite par GOURENE (1988).
- BAGRIDAE : cette famille n'est représentée que par un seul genre en lagune Ébrié, le genre *Chrysichthys*. Classiquement, deux espèces — *C. walkeri* et *C. nigrodigitatus* — étaient reconnues dans les lagunes de Côte-d'Ivoire. Cependant l'étude récente des peuplements ichtyologiques et le développement de l'élevage lagunaire de ces espèces ont conduit à distinguer une troisième espèce sur la base de critères morphologiques, méristiques et biologiques, espèce qui avait été rapportée à *C. filamentosus* d'après la description de BOULENGER (1911). RISCH (1981) a réhabilité *Chrysichthys maurus*, espèce à laquelle doivent désormais être rattachés les *C. walkeri* de la lagune Ébrié, puis, dans sa révision générale du genre *Chrysichthys* (RISCH, 1986), il considère *C. filamentosus* comme un synonyme de *C. auratus*.
L'identification des trois espèces est surtout délicate chez les formes juvéniles.
- CIARIIDAE : les espèces du genre *Clarias* ont fait l'objet d'une révision récente (TEUGELS, 1986). La nouvelle taxinomie a été adoptée au tableau I.
- ANTENNARIIDAE : le statut de l'espèce *Antennarius pardalis* demeure incertain.
- CARANGIDAE : l'identification des formes adultes et subadultes ne pose guère de problèmes contrairement aux stades juvéniles. On peut noter de nombreux changements récents dans la nomenclature tant au niveau du genre que de l'espèce (*Vomer setapinnis* devient *Selene dorsalis*, *Lichia amia* devient *Hypacanthus amia*, *Lichia glauca* devient *Trachinotus ovatus*, par exemple). L'appellation *Trachinotus falcatus* (*in* BLACHE *et al.*, 1970) est réservée à une espèce ouest-atlantique (SERET, comm. pers.) et remplacée par *T. teraia*.
- CICHLIDAE : de nombreuses modifications dans la taxinomie et dans la systématique de cette famille ont été proposées. Nous avons suivi TREWAVAS (1983) pour la distinction générique des espèces pratiquant l'incubation buccale (*Sarotherodon* et *Oreochromis*). Dans les lagunes de Côte-d'Ivoire, *Sarotherodon melanotheron* (*ex-Tilapia heudelotii*) est représenté par la sous-espèce *S. melanotheron melanotheron*.
- MUGILIDAE : de deux espèces identifiées par DAGET et ILLIS (1965) le nombre des « mulets » est passé à cinq, et une clé de détermination a été proposée pour les trois *Liza* et les deux *Mugil* de la lagune Ébrié (ALBARET et LEGENDRE, 1985).

Richesse spécifique globale

Sans prétendre à l'exhaustivité, ne serait-ce que parce qu'une biocénose est rarement figée dans un milieu ouvert, nous pensons l'inventaire présenté au tableau I très complet et le chiffre global de 153 espèces comme une bonne estimation de la richesse spécifique totale de la lagune Ébrié.

Une rapide comparaison (tabl. II) avec d'autres milieux aquatiques doux ou saumâtres de Côte-d'Ivoire d'une part, estuariens et lagunaires ailleurs en Afrique ou dans le monde tropical d'autre part, indique qu'à ce niveau encore superficiel d'investigation la richesse spécifique de la lagune Ébrié est la plus forte enregistrée. L'effort d'échantillonnage (durée globale, couverture spatiotemporelle, diversité des techniques de prospection) et de détermination systématique expliquent en partie que l'on atteigne en lagune Ébrié cette valeur élevée ⁽¹⁾ qui reflète cependant une réalité bioécologique.

Il est courant, en écologie, de chercher à préciser la capacité biotique d'un écosystème en fonction de son étendue. Pour les cours d'eau de Côte-d'Ivoire, DAGET et ILLIS (1965) ont mis en évidence une relation entre la surface du bassin versant et le nombre d'espèces y vivant, relation permettant, entre autres,

⁽¹⁾ Mais la lagune Ébrié n'est pas le seul milieu à avoir attiré l'attention de générations d'ichtyologues.

Condriichthyes	OSTEOGLOSSIFORMES	<i>Clarias gariepinus</i>
MYLIOBATIFORMES	12 OSTEOGLOSSIDAE	<i>Heterobranchus isopterus</i>
1 DASYATIDAE	<i>Heterotis niloticus</i>	<i>Heterobranchus longifilis</i>
<i>Dasyatis margarita</i>	13 NOTOPTERIDAE	22 MALAPTERURIDAE
<i>Urogymnus africanus</i>	<i>Papyrocranus afer</i>	<i>Malapterurus electricus</i>
		23 MOCCHOKIDAE
		<i>Synodontis bastiani</i>
Osteichthyes	MORMYRIFORMES	<i>Synodontis schall</i>
POLYPTERIFORMES	14 MORMYRIDAE	24 ARIIDAE
2 POLYPTERIDAE	<i>Marcusenius ussheri</i>	<i>Arius latiscutatus</i>
<i>Polypterus endlicheri</i>	<i>Marcusenius furcidens</i>	
	<i>Mormyrus hasselquistii</i>	LOPHIIFORMES
ELOPIFORMES	<i>Mormyrus rume</i>	25 ANTENNARIIDAE
3 ELOPIDAE	<i>Petrocephalus bovei</i>	<i>Antennarius occidentalis</i>
<i>Elops lacerta</i>		<i>Antennarius pardalis</i>
4 MEGALOPIDAE	CYPRINIFORMES	
<i>Tarpon atlanticus</i>	15 HEPSETIDAE	ATHERINIFORMES
ALBULIFORMES	<i>Hepsetus odoe</i>	26 HEMIRHAMPHIDAE
5 ALBULIDAE	16 CHARACIDAE	<i>Hemirhamphus balao</i>
<i>Albula vulpes</i>	<i>Brycinus imberi</i>	<i>Hyporhamphus picarti</i>
ANGUILLIFORMES	<i>Brycinus longipinnis</i>	27 EXOCOETIDAE
6 MURAENIDAE	<i>Brycinus macrolepidotus</i>	<i>Fodiator acutus</i>
<i>Lycodontis afer</i>	<i>Brycinus nurse</i>	28 BELONIDAE
7 CONGRIDAE	<i>Hemigrammopetersius intermedius</i>	<i>Strongylura senegalensis</i>
<i>Uroconger lepturus</i>	17 DISTICHODONTIDAE	29 CYPRINODONTIDAE
8 OPHICHTHYIDAE	<i>Distichodus rostratus</i>	<i>Aplocheilichthys rancureli</i>
<i>Dalophis cephalopeltis</i>	18 CYPRINIDAE	<i>Aplocheilichthys spilauchen</i>
<i>Myrophis plumbeus</i>	<i>Barbus ablabe</i>	<i>Epiplatys chaperi</i>
9 HETERENCHELIDAE	<i>Barbus waldroni</i>	
<i>Pytonichthys macrurus</i>	<i>Labeo coubie</i>	GASTEROTEIFORMES
CLUPEIFORMES	SILURIFORMES	30 FISTULARIIDAE
10 CLUPEIDAE	19 BAGRIDAE	<i>Fistularia petimba</i>
<i>Odaxothrissa</i> sp.	<i>Chrysichthys auratus</i>	31 SYNGNATHIDAE
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Chrysichthys maurus</i>	<i>Enneacampus kaupi</i>
<i>Ilisha africana</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	<i>Microphis brachyurus</i>
<i>Laeviscutella dekimpei</i>	20 SCHILBEIDAE	SCORPAENIFORMES
<i>Pellonula leonensis</i>	<i>Parailia pellucida</i>	32 PLATYCEPHALIDAE
<i>Sardinella aurita</i>	<i>Schilbe mystus</i>	<i>Grammoplites gruveli</i>
<i>Sardinella maderensis</i>	<i>Schilbe mandibularis</i>	33 SCORPAENIDAE
11 ENGRAULIDAE	21 CLARIIDAE	<i>Scorpaena angolensis</i>
<i>Engraulis crasiolus</i>	<i>Clarias anguillaris</i>	34 TRIGLIDAE
	<i>Clarias ebiensis</i>	<i>Lepidotrigla cadmani</i>

DACYLOPTERIFORMES

35 DACTYLOPTERIDAE

Cephalacanthus volitans

CHANNIFORMES

36 CHANNIDAE

Parachanna obscura

PERCIFORMES

37 SERRANIDAE

*Cephalopholis nigri**Epinephelus aeneus**Epinephelus esonue*

38 APOGONIDAE

Apogon imberbis

39 PRIACANTHIDAE

Priacanthus arenatus

40 ECHENEIDAE

Echeneis naucrates

41 CARANGIDAE

*Alectis alexandrinus**Alectis ciliaris**Caranx hippos**Caranx senegalus**Chloroscombrus chrysurus**Decapterus rhonchus**Hemicaranx bicolor**Lichia amia**Selene dorsalis**Trachinotus ovatus**Trachinotus teraia*

42 LUTJANIDAE

*Lutjanus dentatus**Lutjanus goreensis*

43 GERREIDAE

*Eucinostomus melanopterus**Gerres nigri*

44 HAEMULIDAE

*Brachydeuterus auritus**Plectorhynchus macrolepis**Pomadasys jubelini**Pomadasys incisus**Pomadasys rogeri*

45 SPARIDAE

*Dentex canariensis**Sparus coeruleostictus**Boops boops*

46 LETHRINIDAE

Lethrinus atlanticus

47 SCIAENIDAE

*Pseudotolithus elongatus**Pseudotolithus senegalensis**Pseudotolithus typus**Pteroscion peli*

48 MULLIDAE

Pseudupeneus prayensis

49 MONODACTYLIDAE

Monodactylus sebae

50 EPHIPPIDAE

Drepane africana

51 POMACENTRIDAE

Chromis chromis

52 CICHLIDAE

*Tylochromis jentinki**Sarotherodon melanotheron**Oreochromis niloticus**Tilapia mariae**Tilapia guineensis**Hemichromis fasciatus**Hemichromis bimaculatus**Thysochromis ansorgii**Chromidotilapia guntheri*

53 MUGILIDAE

*Liza dumerili**Liza falcipinnis**Liza grandisquamis**Mugil cephalus**Mugil curema*

54 SPHYRAENIDAE

Sphyraena afra

55 POLYNEMIDAE

*Galeoides decadoctylus**Polynemus quadrifilis**Pentanemus quinquarius*

56 SCARIDAE

Scarus hoefleri

57 BLENNIIDAE

Blennius cf. goreensis

58 GOBIIDAE

*Bathygobius soporator**Gobioides ansorgii**Nematogobius maindroni**Porogobius schlegelii**Yongeichthys thomasi**Gobionellus occidentalis**Chonophorus lateristriga*

59 ELEOTRIDAE

*Dormitator lebretonis**Bostrychus africanus**Eleotris daganensis**Eleotris senegalensis**Eleotris vittata*

60 PERIOPHTALMIDAE

Periopthalmus barbarus

61 ANABANTIDAE

Ctenopoma kingsleyae

62 ACANTHURIDAE

Acanthurus monroviae

63 TRICHIURIDAE

Trichiurus lepturus

64 SCOMBRIDAE

Scomberomorus tritor

65 STROMATEIDAE

Stromateus fiatola

PLEURONECTIFORMES

66 BOTHIDAE

Citharichthys stampflii

67 SOLEIDAE

*Synaptura lusitanica**Pegusa triophthalmus*

68 CYNOGLOSSIDAE

Cynoglossus senegalensis

69 SYNODONTIDAE

Saurida brasiliensis

TETRAODONTIFORMES

70 TETRAODONTIDAE

*Ehippion guttiferum**Lagocephalus laevigatus**Sphoeroides spengleri*

71 DIODONTIDAE

Diodon maculatus

TABLEAU II

Comparaison de la richesse spécifique (R) de la lagune Ébrié avec celle d'autres milieux aquatiques tropicaux

Nom	Type	Localisation	Surface (km ²)	R	Source
Ébrié	Syst. lagun.	Côte-d'Ivoire	566	153	Présente étude
Aby	Lagune	"	424	82	CHARLES-DOMINIQUE (1993)
Agnéby	Riv. forestière	"		67	ALBARET et MERONA (1978)
Comoé	Fl. soud.-sahel.	"		82	MASLIN-LENY <i>et al.</i> (1979)
Sassandra	"	"		91	PAUGY <i>et al.</i> (1979)
Bandama	"	"		116	PAUGY et LÉVÉQUE (1977)
					MERONA <i>et al.</i> (1978)
Plateau cont.	Marin côtier	"		>172	CAVERVIÈRE (1982)
Bas-Ogooué	Estuaire	Gabon		66	LOUBENS (1966)
Sakumo	Lagune	Nigeria		20	PAULY (1975)
Casamance	Estuaire	Sénégal		85	ALBARET (1987)
Poelela	Lagune	Afr. du Sud	65	12	BLABER (1988)
Nhlange (Kosi)	"	"	31	37	"
Sibaya	"	"	65	18	"
Santa Lucia	"	"	300	108	"
Swartvlei	"	"	11	25	"
Pangalancs	8 petites lag.	Madagascar	2.27	10.43	LASSERRE (1979)
Richards' Bay	Lagune	Afr. du Sud		74	MILLARD et HARRISON (1952)
Tchad	Lac	Afr. centrale	18 000	120	CARMOUZE <i>et al.</i> (1983)
Sainte-Lucie	Estuaire	Golfe Mexique		83	CHAVEZ (1979)
Nichupte	Lagune	"		37	"
Tuxpan	"	"		126	"
Alvarado	"	"		71	"
Laguna Madre	"	"		111	"
Tamiahua	"	"		49	"
Mandinga	"	"		24	"
La Mancha	"	"		42	"
Tabasco	Syst. lagunaire	"		62	RESENDEZ-MEDINA (1981)
Tamiahua	Lagune	"		56	RESENDEZ-MEDINA (1979)
Zontecopopan	"	"		50	"
Terminos	"	"		92	"
Jaguaribe	Estuaire	Brésil		86	OLIVEIRA (1976)
Huizache-Caimanero	Lagune	Mexique - Pacifique		44	WARBUTON (1978)

TABLEAU III

Comparaison de la distribution en espèces, genres et familles des poissons d'eau douce africains et des poissons de la lagune Ébrié

	Nombre d'espèces	Nombre de genres	Nombre de familles
Eaux douces africaines (POLL 1973)	2 510	280	44
Lagune Ébrié	153	121	71

d'évaluer la capacité théorique d'un bassin. La première et la plus importante des conditions restrictives qui font que ce modèle ne s'applique pas aux lagunes (à la lagune Ébrié du moins) stipule que « les écosystèmes doivent constituer des ensembles isolés de façon que, sur leurs limites, leurs faunes ne subissent aucune pression de la part des faunes voisines ».

Leurs dimensions ont, certes, une influence sur la richesse spécifique des milieux lagunaires (tabl. II) mais, bien plus, cette richesse nous paraît devoir être reliée à l'importance de ses interfaces avec les milieux aquatiques adjacents (surface de contact, volumes transités, etc.).

La forte richesse spécifique de la lagune Ébrié s'expliquerait donc à la fois par ses grandes dimensions, sa diversité morpho-édaphique et par sa large ouverture aux écosystèmes marins et continentaux :

- le canal de Vridi constitue une communication permanente vers l'océan par laquelle transitent (dans les deux sens) des masses d'eau considérables (cf. I-4) ;
- les affluents sont multiples et surtout diversifiés puisque la lagune Ébrié reçoit la Comoé, grand fleuve de type soudano-sahélien, mais aussi des petits fleuves côtiers « forestiers » (la Mé, l'Agnéby). Elle est, en outre, bordée de nombreux marécages.

On a donc, d'une part, un milieu dont la « capacité d'accueil » est élevée (par sa diversité morpho-édaphique multipliée par la variété des conditions hydroclimatiques) et, d'autre part, un vaste potentiel de peuplement composé de formes marines côtières, de formes estuariennes et de formes continentales variées. Une partie très importante des espèces marines côtières est susceptible d'entrer en lagune (ALBARET ET ÉCOUTIN, 1990) selon des modalités et pour des durées variables. C'est également par la mer que les espèces estuariennes, euryhalines, et dont l'endémicité est faible, peuvent coloniser les milieux lagunaires. Nous verrons plus avant que ces formes, marines et estuariennes, sont les plus nombreuses en lagune Ébrié. On peut alors penser que les dimensions de l'interface avec le milieu marin ont une influence primordiale sur la richesse faunistique lagunaire.

Plus encore que la richesse spécifique, le nombre des familles ($N = 71$) est remarquable. À titre de comparaison, POLL (1973) évalue à 44 le nombre des familles (y compris 6 familles marines) comprenant toutes les espèces de poissons d'eau douce du continent africain. Le tableau III illustre la répartition comparée des espèces en genres et familles de l'ensemble des poissons d'eau douce africains et de l'ichtyofaune lagunaire. Les 71 familles sont inégalement représentées et beaucoup le sont par un seul genre et même par une seule espèce (tabl. I) ; à l'opposé 10 d'entre elles regroupent 41,8 % des espèces recensées (fig. 1). Quatre familles sont particulièrement bien représentées, dont 3 (les Carangidae, 11 espèces, les Clupeidae et les Gobiidae, 7 espèces chacune) sont marines et une, les Cichlidae (9 espèces), d'origine continentale. Toutes sont connues pour compter des formes bien adaptées à la vie estuarienne.

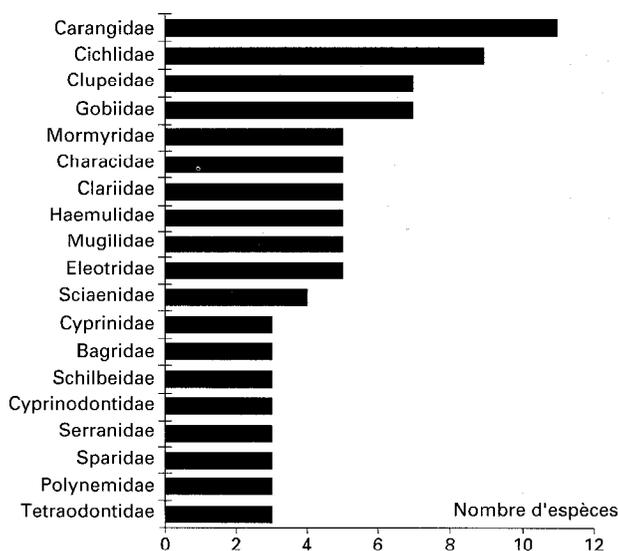


Figure 1
Classement, en nombre d'espèces, des familles les mieux représentées en lagune Ébrié.

Composition des peuplements

Plus, sans doute, que pour tout autre type de milieu aquatique, les spécialistes se sont heurtés aux problèmes de la définition et de la classification des milieux estuariens et lagunaires. D'abord et surtout fondées sur la salinité — dont la valeur taxologique est parfois réfutée (GUÉLORGET et PERTHUISOT, 1983) —, les diverses classifications proposées ont été maintes fois remaniées (voir KIENER, 1978, pour revue). Des classifications similaires, fondées sur les performances osmorégulatrices, ont été proposées pour les organismes qui peuplent ces milieux (KIENER, 1978).

Il apparaît à l'usage que ces classifications, indispensables pour décrire d'abord puis pour appréhender certains aspects fonctionnels des peuplements, ne sont guère satisfaisantes. Outre le degré d'euryhalinité, les caractéristiques fondamentales du cycle bioécologique de l'espèce (ou de la population) doivent être prises en compte : lieu de reproduction, répartition (abondance, régularité), existence de plusieurs écophases. Une telle classification de l'ichtyocénose constitue une forme de conclusion et de synthèse à l'étude d'un milieu ; elle demande de plus une certaine connaissance de la répartition et de la biologie des espèces dans les écosystèmes adjacents (ici l'océan et les affluents). Bien que globalement polyvalente, elle devra être revue dans le détail pour certaines espèces afin d'être adaptée à l'ichtyofaune d'autres milieux saumâtres ouest-africains.

À partir d'un point central, les formes exclusivement estuariennes, les différentes catégories créées se répartissent dans les deux directions marine et continentale (fig. 2).

FORMES ESTUARIENNES STRICTES (E.)

Dans cette catégorie sont regroupées les espèces présentes exclusivement ⁽¹⁾ en milieu lagunaire où se déroule la totalité du cycle biologique. C'est une catégorie relativement peu fournie où l'on peut très schématiquement distinguer deux sous-groupes.

Le premier est constitué de petites espèces, en général véritablement sédentaires car inféodées à un habitat particulier (coquilles d'huîtres, bois morts, palétuviers...). Leur abondance est mal connue car elles sont peu vulnérables aux engins de capture utilisés, que ce soit en pêche professionnelle ou expérimentale. Leur biologie, leur écologie et leur systématique restent, pour la même raison, bien souvent à préciser. Les Blenniidae, Gobiidae, Eleotridae, Periophtalmidae de même qu'une espèce de Cyprinodontidae, *Aplocheilichthys spilauchen*, appartient à ce groupe.

Le second est constitué d'espèces de taille moyenne souvent commercialisées et dont la biologie et l'écologie ont été abondamment étudiées : *Tylochromis jentinki*, *Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*, *Gerres nigri*.

Un exemple de ces formes totalement estuariennes est fourni par *Tylochromis jentinki jentinki*, objet d'une étude très complète d'AMON KOTHIAS (1980, 1981, 1982 a et b).

T. j. jentinki est une espèce typiquement estuarienne dont le cycle biologique se déroule **complètement et uniquement** en eau saumâtre. Il s'agit d'une espèce faiblement euryhaline. Les abondances les plus fortes sont relevées dans les régions à faible salinité (1 à 5 g . l⁻¹) qui fournissent plus de 90 % des captures annuelles évaluées à 300 tonnes. Les captures au-delà de 25 g . l⁻¹ sont rares et nulles au-delà de 32 g . l⁻¹ en lagune Ébrié. De plus, l'espèce n'apparaît plus dans la liste ichtyofaunistique de la Casamance (ALBARET, 1987) alors qu'elle y figurerait avant la sursalure permanente de ce milieu. Les sexes sont séparés et il existe un net dimorphisme sexuel. La saison de reproduction s'étale d'août à février avec une ponte principale en novembre induite par l'élévation du niveau des eaux lagunaires. La taille des mâles et des

⁽¹⁾ Certaines de ces espèces totalement euryhalines peuvent exceptionnellement pénétrer assez haut dans le cours des fleuves ou s'aventurer en mer, ce qui selon DAGET et ILTIS (1965) explique que ces formes aient une répartition très étendue de l'embouchure du Sénégal à celle du Zaïre.

femelles à la première maturité est d'environ 160 mm. La fécondité est faible (1 100 œufs par kg) mais le taux de survie est élevé du fait de l'incubation buccale pratiquée par la femelle qui n'effectuerait qu'une ponte par saison de reproduction. La croissance est relativement lente par rapport à d'autres Cichlidae. Le régime alimentaire est constitué en grande partie de mollusques tel *Corbula trigona*.

Le « profil » ainsi dessiné n'est pas celui de toutes les espèces de cette catégorie. Ainsi *S. melanotheron* et *T. guineensis* sont-ils totalement euryhalins (0 à plus de 80 g . l⁻¹ en Casamance). Ils ont une reproduction pratiquement continue et une fréquence de ponte parfois élevée (le premier est un incubateur buccal, le second construit un nid et protège sa progéniture), leur régime alimentaire est plus ou moins omnivore à forte tendance phytophage. Les points communs à ces trois espèces sont une croissance lente, une fécondité unitaire faible à très faible et une protection très poussée des œufs et larves ainsi qu'un comportement territorial marqué.

FORMES ESTUARIENNES D'ORIGINE MARINE (E.m.)

Ce sont également des espèces caractéristiques de l'ensemble des milieux estuariens et lagunaires d'Afrique de l'Ouest, où ils constituent un groupe très important tant par le nombre des espèces qui le constituent que par leurs biomasses respectives. Il s'agit d'espèces d'origine marine parfaitement adaptées aux conditions lagunaires. La différence avec certains représentants du groupe précédent réside dans la présence d'individus, voire d'une population ou d'une écophase, obligée en mer. La reproduction a lieu en lagune mais peut également survenir en milieu marin. Les principaux représentants de cette catégorie se trouvent chez les Mugilidae (*Liza grandisquamis* et *L. falcipinnis*), les Haemulidae (*Pomadasys jubelini*), les Clupeidae (*Ethmalosa fimbriata*), les Carangidae (*Trachinotus teraia*), les Scianidae (*Pseudolithus elongatus*)...

L'importance économique et le rôle écologique de ces espèces, en particulier *Ethmalosa fimbriata*, au sein de l'écosystème lagunaire ont suscité de nombreuses études.

Ethmalosa fimbriata peut être présentée comme l'espèce type de cette catégorie. Étudiée en Côte-d'Ivoire par GERLOTTO (1976, 1979) et par ALBARET et GERLOTTO (1976) elle a fait l'objet d'un exposé synoptique réalisé par CHARLES-DOMINIQUE (1982) qui insiste sur l'extrême adaptation de ce Clupeidae aux conditions très variables des milieux estuariens et lagunaires. L'espèce tolère des taux de salinité très élevés (de 0 à plus de 80 g . l⁻¹ en Casamance, ALBARET, 1987) y compris au moment de la reproduction (jusqu'à 66 g . l⁻¹ en Casamance) qui s'étale sur une grande partie de l'année. La taille à la première maturité, en lagune Ébrié, est de 13 cm pour les mâles et de 14 cm pour les femelles, exceptionnellement 8,1 et 8,4 cm (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982). La fécondité est de l'ordre de 500 000 ovocytes par kilogramme de femelle.

Le régime alimentaire, de type planctophage, est lié aux disponibilités alimentaires du milieu. Les gros individus, de plus de 20 cm, sont rares en lagune.

En mer, où semblent demeurer les gros adultes, les ethmaloses sont rarement en quantité significatives devant la Côte-d'Ivoire. Elles représentent, au contraire, le plus fort tonnage (500 à 3 500 t par an) pour les pêches lagunaires (cf. IV-2).

FORMES ESTUARIENNES D'ORIGINE CONTINENTALE (E.c.)

Symétrique du groupe précédent par rapport au type E., se trouve un groupe d'espèces d'origine continentale parfaitement adaptées au milieu lagunaire où elles sont représentées par des populations permanentes, souvent abondantes et omniprésentes. La reproduction a lieu en lagune mais également dans les milieux continentaux fluviaux et lacustres où elles sont également représentées.

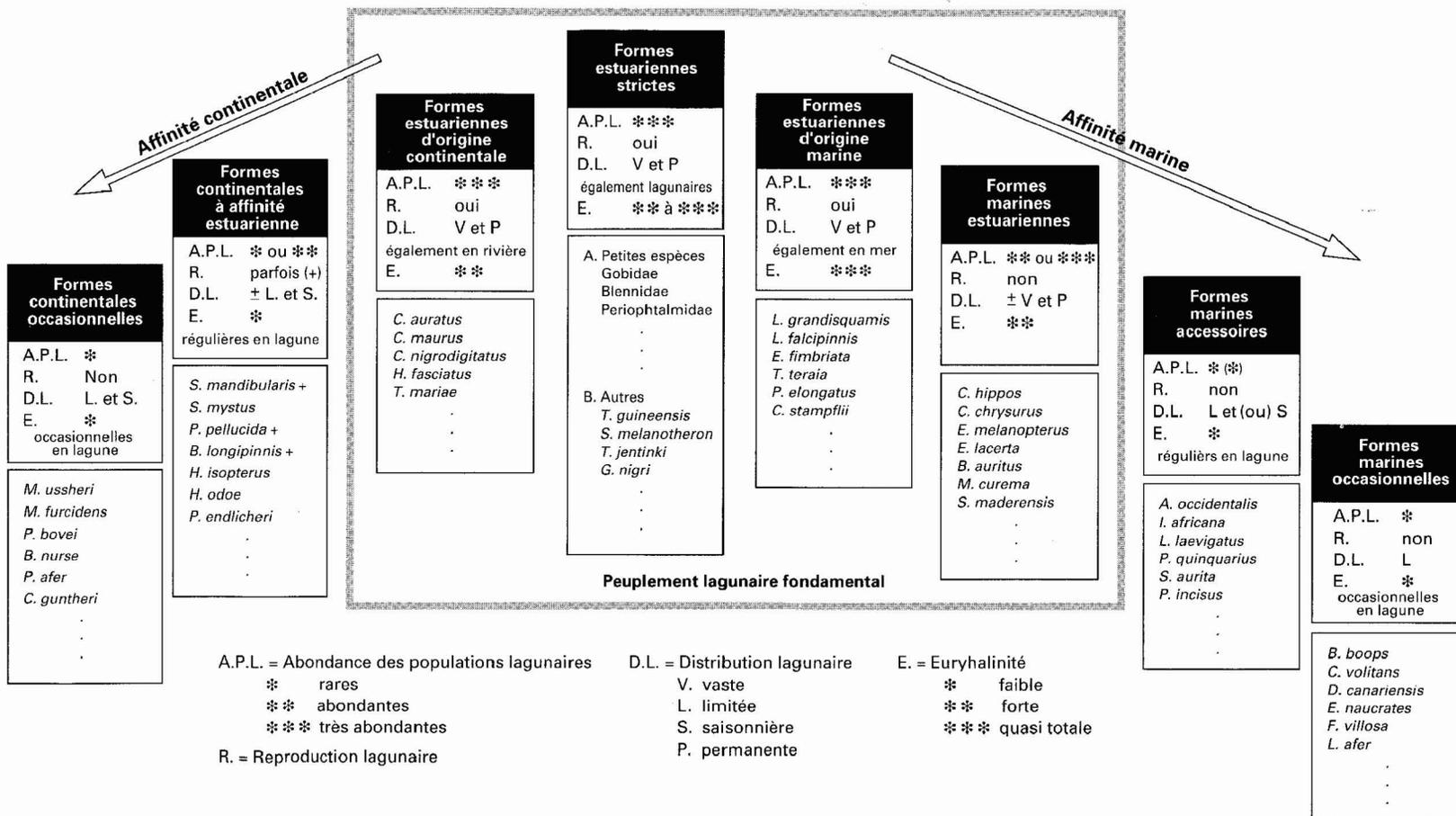


Figure 2

Les grandes catégories dans les peuplements de poissons de la lagune Ébrié.

Comme pour le groupe précédent les relations entre les « stocks » lagunaires et extralagunaires d'une même espèce sont mal connues. S'agit-il d'une même population panmixtique, de populations bien séparées, de sous-espèces voire d'espèces différentes ?

Les principaux représentants de ce groupe des espèces estuariennes continentales, moins fourni que son homologue marin, sont les Bagridae (*Chrysichthys nigrodigitatus*, *C. maurus*, *C. auratus*), le Clariidae *Clarias ebrimensis* et le Cichlidae *Hemichromis fasciatus*.

La biologie (surtout la croissance) des *Chrysichthys* a été étudiée par DIA (1975, 1982) en vue de leur utilisation pour l'aquaculture lagunaire.

C. maurus occupe tout l'espace lagunaire mais est surtout abondant dans les secteurs extrêmes, I à l'est, V et VI à l'ouest où sont capturés les plus gros individus (taille maximale observée = 373 mm). Ses effectifs diminuent lorsque l'on se rapproche du canal de Vridi. Il a été capturé dans des eaux à taux de salinité variant de 0 à 35 g . l⁻¹ mais paraît sensible aux conditions d'hypersalinité (quasi-disparition en Casamance). Son régime alimentaire, étudié par KONAN (1983), est constitué principalement de mollusques benthiques (*Corbula trigona*). La reproduction s'effectue surtout dans les secteurs oligohalins de la lagune dans des caches (bambous creux, anfractuosités de rochers...). La taille de première maturité se situe vers 130-140 mm et le sex-ratio est sensiblement équilibré.

FORMES MARINES - ESTUARIENNES (M.E.)

Avec ce groupe, qui n'a pas de véritable homologue continental, prend fin la « symétrie » évoquée précédemment, la diversité et l'abondance des formes marines étant nettement supérieures à celles des formes continentales.

Il se distingue du groupe E.m. par l'absence de reproduction lagunaire (mais un début de maturation sexuelle peut avoir lieu). Il s'agit également d'espèces marines ayant une large répartition spatiotemporelle en lagune correspondant à des aptitudes osmorégulatrices poussées. Elles sont représentées par des populations permanentes et abondantes. Les écophases juvéniles sont souvent largement dominantes voire exclusives. Les adultes de quelques-unes de ces espèces (*Polynemus quadrifilis*, *Sphyræna afra*...) pénètrent cependant en lagune où ils font (ou ont fait) l'objet de pêches particulières et saisonnières. Outre les espèces déjà citées on peut signaler certains Carangidae (*Caranx hippos*, *Caranx senegallus*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Trachinotus ovatus*, *Selene dorsalis*), Lutjanidae (*Lutjanus goreensis*), Gerreidae (*E. melanopterus*), Haemulidae (*Brachydeuterus auritus*), Mugilidae (*Mugil curema*), Serranidae (*Epinephelus aeneus*)...

Le cas de *Elops lacerta*, étudié par HIÉ DARÉ (1980, 1982) en ce qui concerne l'alimentation et la croissance, est un peu particulier. Il s'agit, comme les autres espèces de ce groupe, d'un poisson amphibiotique exclusivement thalassotoque. *E. lacerta* pénètre en lagune sous forme d'une larve leptocéphale puis y effectue sa métamorphose à une taille d'environ 8 mm. Toute la phase juvénile se développe ensuite en milieu lagunaire avant une migration catadrome de reproduction qui peut survenir dès 17 cm de longueur à la fourche. La taille maximale observée en lagune est de 36 cm ; elle est exceptionnelle car les individus de plus de 30 cm sont très rares. L'ensemble du cycle et particulièrement la phase lagunaire des larves et juvéniles ont un caractère obligatoire qui n'est pas la règle pour les autres espèces du groupe.

E. lacerta est un prédateur vorace se nourrissant des formes juvéniles de plusieurs espèces de poissons, beaucoup de Clupeidae et particulièrement des ethmaloses. Les crevettes *Penaeus* entrent également pour une part importante dans son alimentation.

Les espèces des quatre groupes présentés constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de la lagune Ébrié (mais aussi plus largement des lagunes et estuaires d'Afrique de l'Ouest). Elles constituent la base même des peuplements lagunaires par leur permanence, leur abondance (ou, à défaut, leur régularité), et par le rôle essentiel qu'elles tiennent dans l'écologie et l'économie halieutique de ces écosystèmes.

Les groupes suivants sont constitués d'espèces souvent qualifiées de complémentaires, accessoires, occasionnelles, rares... Leur nombre et leur diversité est variable suivant le type, la taille, les caractéristiques hydroclimatiques du milieu considéré. Elles sont nombreuses et variées en lagune Ébrié.

FORMES MARINES ACCESSOIRES (M.a.)

Ce sont des espèces régulièrement capturées en lagune bien que rarement très abondantes et dont la présence est très limitée dans l'espace (à proximité de la communication avec l'océan) et (ou) dans le temps (saison sèche en général).

C'est notamment le cas de *Antennarius occidentalis*, *Fodiator acutus*, *Ilisha africana*, *Lagocephalus laevigatus*, *Sparus coeruleostictus*, *Pomadasys incisus*, *Pentanemus quinquarius*, *Sardinella aurita*, *Trichiurus lepturus*... Ces espèces ne sont, pour la plupart, pas capturées à des salinités inférieures à 20 g . l⁻¹. Principalement les phases juvéniles de ces espèces pénètrent en lagune, certaines, cependant, peuvent y accomplir leur maturation (cas de *Trichiurus lepturus* notamment).

Ce sont des formes littorales auxquelles une relative euryhalinité permet de pénétrer en lagune pour des raisons trophiques essentiellement. Le secteur III de la lagune pouvant alors (**mais seulement pour ce groupe d'espèces**) être considéré comme un diverticule marin.

FORMES MARINES OCCASIONNELLES (M.o.)

Ce sont des espèces toujours très rares, voire exceptionnelles dans les captures, et uniquement localisées à proximité du canal de Vridi. Parmi ces « visiteurs » plus ou moins inattendus figurent des espèces comme : *Boops boops*, *Chromis chromis*, *Cephalacanthus volitans* (grondin volant), *Dentex canariensis*, *Diodon maculatus* (poisson-porc-épic), *Echeneis naucrates* (remora), *Fistularia villosa* (poisson-trompette), *Lycodontis afer* (murène), *Scarus hoefleri* (poisson-perroquet), *Scorpaena angolensis* (rascasse)...

Nous avons déjà souligné que la richesse spécifique, les abondances (biomasses) et la diversité des cycles biologiques étaient nettement plus grandes sur l'axe marin du schéma (fig. 2) que sur l'axe continental. Ainsi l'équivalent du groupe M.E. n'existe pas et l'on peut se limiter à distinguer deux groupes chez les représentants véritablement continentaux de l'ichtyofaune lagunaire.

FORMES CONTINENTALES À AFFINITÉ ESTUARIENNE (C.)

Nous avons réuni dans ce groupe des formes continentales essentiellement guinéennes ou indifférentes (au sens de DAGET et LTIS, 1965) qu'une certaine tolérance aux basses salinités (moins de 5 g . l⁻¹) autorise à pénétrer en milieu saumâtre. Certaines, tel *Schilbe mandibularis*, le plus euryhalin, ont une large répartition lagunaire en période de crue. D'autres, parfois en abondance notable (*Parailia pellucida*, *Schilbe mystus*), restent cantonnées aux secteurs continuellement dessalés à proximité des fleuves (Comoé, Agnéby). Outre les Schilbeidae déjà cités, on note des Characidae : *Brycinus longipinnis* et *B. macrolepidotus*, certains Clariidae (*Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis*), ainsi que *Hepsetus odoe*, *Ctenopoma kingsleyae*, *Polypterus endlicheri*...

FORMES CONTINENTALES OCCASIONNELLES (C.o.)

On réunit dans ce groupe (équivalent à la catégorie M.o.) les espèces dont la présence est exceptionnelle en milieu lagunaire et toujours très limitée dans le temps (crue) et l'espace (secteur I, voisin du débouché de la Comoé). La plupart restent localisées dans des eaux totalement douces, notamment les Mormyridae (*Marcusenius ussheri*, *M. fuscidens*, *Petrocephalus bovei*) ou très légèrement salées (*Brycinus nurse*, *B. imberi*, *Pelmatochromis guentheri*, *Papyrocranus afer*, *Hemichromis bimaculatus*...).

Caractéristiques biologiques générales

LA REPRODUCTION

Depuis le début des recherches sur les milieux saumâtres, les biologistes ont eu tendance à considérer, d'une manière très générale, les lagunes et estuaires comme des lieux de transit, des « nourriceries » pour les stades juvéniles d'espèces exogènes, marines principalement ; l'accomplissement du cycle biologique n'étant admis que pour quelques espèces dites sédentaires et accessoires, de petite taille, et bien souvent considérées comme de peu d'importance écologique et économique. La rigueur et la haute variabilité environnementales, obstacles physiologiques présumés à la reproduction, sont les arguments le plus souvent avancés pour expliquer l'absence ou la faiblesse de l'activité génésique lagunaire. En fait, de récents résultats tendent à montrer que les lagunes et estuaires, du moins ceux situés en milieu tropical, sont le lieu d'une importante activité de reproduction pour une gamme très large d'espèces de poissons.

En lagune Ébrié, les études concernant la biologie de la reproduction se situent à plusieurs niveaux. Celle de l'éthmalose (ALBARET et GERLOTTO, 1976), celle de *Tylochromis jentinki* (AMON KOTHIAS, 1980) et celle des tilapias, *Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron* (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989) ont fait l'objet d'études très détaillées. Mais la reproduction a également été abordée dans le cadre d'études plus larges sur la biologie et l'écologie d'une espèce ou d'un groupe d'espèces : *Trachinotus teraia* (TRÉBAOL, 1987), les Mugilidae (ALBARET et LEGENDRE, 1985), les Gerreidae (ALBARET et DESFOSSEZ, 1988). Certains aspects de la physiologie et de l'éthologie de la reproduction des *Chrysichthys* ont été approfondis par HEM (1986) en vue de maîtriser la reproduction contrôlée de ces espèces en captivité. Enfin, pour l'ensemble des espèces lagunaires, des informations sont fournies sur la taille de première maturité, la maturation, les zones et périodes de reproduction et les conditions écologiques de sa réalisation par les résultats du programme d'étude des peuplements ichtyologiques de la lagune Ébrié.

Identification des espèces à reproduction lagunaire

L'essentiel des résultats résumés ici repose sur l'évaluation du stade sexuel par référence à des échelles de maturité fondées sur l'observation de critères macroscopiques. Ces échelles adaptées à la diversité des processus de maturation dérivent de celle créée par DURAND et LOUBENS (1970). Les avantages et inconvénients de cette méthode ont été discutés par ailleurs (ALBARET, 1977). En quelques cas, des compléments ont été apportés par le suivi de l'évolution du rapport gonado-somatique (RGS) et, dans le cas de l'éthmalose, également par des études histologiques et d'abondance d'œufs et de larves dans le milieu.

Au total, plus de trente espèces se reproduisent en lagune Ébrié (tabl. IV). De nombreuses autres (colonne 2 du tableau IV) peuvent y accomplir la maturation de leurs produits génitaux jusqu'au stade précédant leur émission et, occasionnellement, pour certaines d'entre elles, y pondre. D'autres, enfin, regroupées à la colonne 3 du tableau IV, présentes sous leur forme juvénile, peuvent accomplir un début de première maturation sexuelle sans que celle-ci aboutisse en milieu lagunaire.

Dans cette colonne ont également été rangées quelques espèces dont la maturation, parfois jusqu'à un stade avancé, ne se réalise que pour l'un des sexes en lagune (cas de *Galeoides decadactylus*, espèce à hermaphrodisme protandrique, et de *Scomberomorus tritor*).

Sur les dix espèces les plus abondantes dans notre échantillon, seulement trois (*Sardinella maderensis*, *Chloroscombrus chrysurus* et *Elops lacerta*) ne se reproduisent jamais en lagune.

Zones, périodes et conditions écologiques de la reproduction

La zone de reproduction d'une espèce n'est pas toujours équivalente à son aire de répartition dans un milieu donné. Plusieurs schémas peuvent être distingués en lagune Ébrié.

Les formes continentales (C.), comme *Brycinus longipinnis*, *Schilbe mandibularis* et *Parailia pellucida* ont une reproduction lagunaire limitée à la région la plus orientale (secteur I) et à proximité de l'embouchure des fleuves et rivières (Comoé : extrémité est du secteur II et Agnéby en secteur IV). C'est également

TABLEAU IV

Liste des espèces ayant une activité sexuelle en milieu lagunaire Ébrié

Reproduction lagunaire	Maturation avancée lagunaire	Début de maturation lagunaire
<i>Brycinus longipinnis</i>	<i>Antennarius occidentalis</i>	<i>Brachydeuterus auritus</i>
<i>Aplocheilichthys spilauchen</i>	<i>Apogon imberbis</i>	<i>Drepane africana</i>
<i>Chrysichthys auratus</i>	<i>Chromidotilapia guntheri</i>	<i>Eucinostomus melanopterus</i>
<i>Chrysichthys maurus</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	<i>Galeoides decadactylus</i>
<i>Citarichthys stampflii</i>	<i>Dasyatis margarita</i>	<i>Marcusenius bruyerei</i>
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	<i>Eleotris senegalensis</i>	<i>Plectorhynchus macrolepis</i>
<i>Eleotris daganensis</i>	<i>Fodiator acutus</i>	<i>Pomadasys incisus</i>
<i>Eleotris vittata</i>	<i>Hemirhamphus balao</i>	<i>Sardinella maderensis</i>
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Heterobranchus isopterus</i>	<i>Scomberomorus tritor</i>
<i>Gerres nigri</i>	<i>Hyporhamphus picarti</i>	<i>Sphyaena afra</i>
<i>Gobionellus occidentalis</i>	<i>Liza dumerili</i>	
<i>Hemichromis fasciatus</i>	<i>Mugil curema</i>	
<i>Liza falcipinnis</i>	<i>Petrocephalus bovei</i>	
<i>Liza grandisquamis</i>	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	
<i>Monodactylus sebae</i>	<i>Schilbe mystus</i>	
<i>Parailia pellucida</i>		
<i>Pellonula leonensis</i>		
<i>Pseudotolithus elongatus</i>		
<i>Pomadasys jubelini</i>		
<i>Porogobius schlegelii</i>		
<i>Sarotherodon melanotheron</i>		
<i>Schilbe mandibularis</i>		
<i>Strongylura senegalensis</i>		
<i>Tilapia guineensis</i>		
<i>Tilapia mariae</i>		
<i>Trachinotus teraia</i>		
<i>Trichiurus lepturus</i>		
<i>Tylochromis jentinki</i>		
<i>Yongeichthys occidentalis</i>		

vers et dans les embouchures des cours d'eau que se reproduisent les *T. mariae* ; l'aire de reproduction et l'aire de répartition coïncident dans ce cas.

À l'opposé, certaines espèces du groupe E.m. (Estuariennes marines) tels *Pterocyron peli*, *Pseudotolithus elongatus* et *Liza grandisquamis* ont pour aire de reproduction le secteur maritime de la lagune (schématiquement, le secteur III). C'est également dans cette zone que les espèces du groupe M.E. des colonnes 2 et 3 du tableau IV effectuent leur maturation sexuelle avant la migration vers l'océan.

Enfin, beaucoup d'espèces et en particulier les formes estuariennes (groupe E.) ont une aire de reproduction (maturation et ponte) très vaste couvrant même dans certains cas l'ensemble du système lagunaire Ébrié. C'est le cas de *Liza falcipinnis*, *Monodactylus sebae*, *Tilapia guineensis*, *Sarotherodon melanotheron*, *Tylochromis jentinki*, *Chrysichthys maurus* et *C. auratus*, *Pellonula leonensis*, *Strongylura senegalensis*... En ce qui concerne *Ethmalosa fimbriata* et *Gerres nigri*, seul le secteur I ne fait pas partie de l'aire d'activité sexuelle. Parmi toutes ces espèces certaines paraissent totalement indifférentes quant au lieu de ponte mais d'autres ont une zone préférentielle de reproduction : le secteur III pour beaucoup d'entre elles dont *G. nigri*, *E. fimbriata*, *P. jubelini* ; le secteur II pour *P. leonensis* ; les secteurs I, IV et V pour *T. jentinki*...

D'une manière générale, les périodes d'activité sexuelle sont très étalées dans le temps, voire continues. Ainsi certaines espèces comme *Monodactylus sebae*, *T. guineensis*, *S. melanotheron* peuvent-elles, en lagune Ébrié, se reproduire partout et tout le temps.

On note cependant un pic de reproduction en saison sèche (janvier, février, mars surtout) pour beaucoup d'espèces : *P. jubelini*, *C. stampflii*, *G. nigri*, *E. fimbriata*, *T. teraia*... Ces périodes de plus forte activité sexuelle, que traduisent les variations de la proportion d'individus matures, sont plus ou moins marquées selon les espèces ; elles sont très nettes chez l'ethmalose par exemple. Un second pic de maturation, de moindre importance, est souvent observé en août-septembre (petite saison sèche), en particulier chez *E. fimbriata*, *G. nigri* et *P. jubelini* (ALBARET et GERLOTTO, 1976 ; ALBARET et DESFOSSEZ, 1988).

À l'opposé, pour d'autres espèces (*T. jentinki*, *S. mandibularis*, *P. pellucida*, les *Chrysichthys*...) la reproduction a lieu durant la saison des pluies et la crue. Chez *T. jentinki* la ponte principale de novembre semble induite par l'élévation du niveau des eaux lagunaires (AMON KOTHIAS, 1982a, b). Chez les *Chrysichthys* le facteur primordial de maturation paraît être la baisse de température liée à la saison des pluies, la salinité pouvant avoir un rôle secondaire (HEM, 1986).

À cet étalement spatiotemporel de la reproduction correspond une large tolérance physiologique vis-à-vis des conditions écologiques de la reproduction. Pour de nombreuses espèces, celle-ci peut, en particulier, survenir dans une large gamme de salinité. Des poissons comme *M. sebae*, *C. stampflii*, *L. falcipinnis*, *T. guineensis*, *S. melanotheron* sont capables de se reproduire dans toute la gamme des salinités rencontrée en lagune Ébrié.

L'étude d'un milieu hypersalé (ALBARET, 1987) a montré que, pour les trois dernières espèces citées, la limite supérieure (plus de 80 g . l⁻¹) se situait bien au-delà de ce qu'on peut observer en lagune Ébrié.

Pour certaines espèces cependant la reproduction ne se fait qu'en milieu très dessalé, en général moins de 1 g . l⁻¹ (*S. mandibularis*, *T. mariae*) ou, au contraire, en milieu suffisamment salé, plus de 10 à 12 g . l⁻¹ pour *C. senegalensis*, *P. elongatus*, plus de 15 g . l⁻¹ pour *P. peli* et plus de 17,5 g . l⁻¹ pour *T. lepturus*.

Pour quelques espèces, dont *G. nigri*, on a pu montrer qu'en lagune Ébrié l'évolution de la salinité reflète mieux que tout autre paramètre l'évolution de la proportion d'individus en fin de maturation et en ponte (fig. 3).

Les résultats de LEGENDRE (comm. pers.) sur la survie larvaire de *Heterobranchus longifilis* et ceux de TRÉBAOL (1987) sur la motilité du sperme de *Trachinotus teraia* incitent cependant à ne pas assimiler possibilité de reproduction et plein succès de celle-ci. Dans l'un et l'autre cas, une péjoration du rendement de la reproduction est observée avec respectivement une augmentation ou une diminution de la salinité.

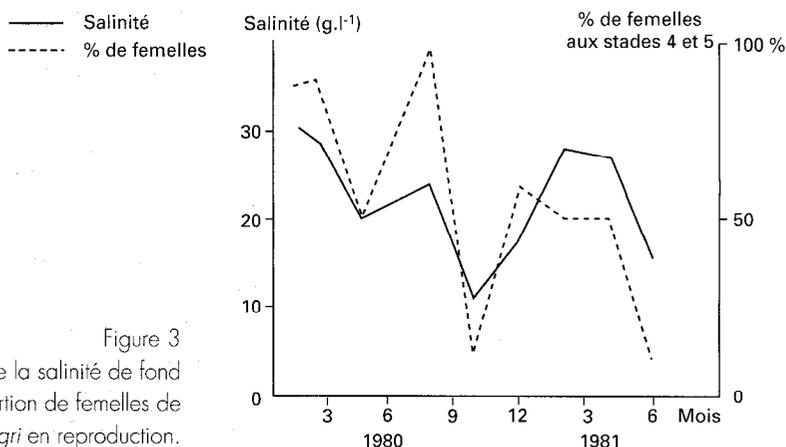


Figure 3
Évolution comparée de la salinité de fond
et de la proportion de femelles de
Gerres nigri en reproduction.

TABLEAU V

Taille à la première maturité d'espèces à reproduction (ou maturation) lagunaire
 M : mâles, F : femelles, PPM : plus petit individu mature, L50 : longueur à la fourche (ou à défaut, totale)
 à laquelle 50 % des poissons ont atteint la maturité sexuelle

Espèces		PPM (mm)	L50 (mm)
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	F	180	195
<i>Chrysichthys maurus</i>	M	100-110	120-130
	F	100-110	140
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	M	140-150	
	F	200-210	
<i>Citharichthys stampflii</i>	F		100-120
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	F	335	380-400
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	M	82	120
	F	92	130
<i>Galeoides decadactylus</i>	M	125	155
<i>Gerres nigri</i>	M	62	72
	F	70	82
<i>Hemichromis fasciatus</i>	F	80	
<i>Labeo coubie</i>	F	220	
<i>Liza falcipinnis</i>	M	188	230-270
	F	214	230-270
<i>Liza grandisquamis</i>	M	120	123
	F	131	140
<i>Mugil curema</i>	M	192	212
	F	209	222
<i>Plectorhynchus macrolepis</i>	M	250	
<i>Polypterus endlicheri</i>	F	320	
<i>Pomadasys jubelini</i>	M	130	150
	F	160	170
<i>Pseudotolithus elongatus</i>	M	172	190-200
	F	195	220-230
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	M		190
	F		(225)
<i>Pteroscion peli</i>	M	120	140-150
	F	142	150-160
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	M	148	
	F	146	180
<i>Schilbe mandibularis</i>	M	125	
	F	139	
<i>Schilbe mystus</i>	M	115	
	F	(145)	
<i>Sphyræna afra</i>	M	340	
<i>Tilapia guineensis</i>	M	120	180
	F	120	160
<i>Trachinotus teraia</i>	M	275-300	
	F	225-250	
<i>Trichiurus lepturus</i>	M	525	600
	F	555	660
<i>Tylochromis jentinki</i>	M	143	158
	F	147	158

Taille de première maturité, fécondité, développement larvaire

La taille de première maturité (TM1), ici la longueur (à la fourche, LF) à laquelle 50 % des individus, mâles ou femelles séparément, ont atteint un stade avancé de leur maturation sexuelle (supérieur ou égal au stade 3 de l'échelle adoptée), est connue pour pratiquement toutes les espèces se reproduisant en lagune. Les principaux résultats sont regroupés au tableau V. Employée dans de nombreux modèles de dynamique des populations, prise en compte pour l'évaluation du potentiel aquacole des espèces, la TM1 est également, en écologie, un élément de comparaison des stratégies développées par une même espèce dans des milieux différents. CHARLES-DOMINIQUE (1982) rappelle à ce propos que LONGHURST (1965) distingue chez l'ethmalose deux sortes de population :

- les populations plus ou moins enclavées vivant dans des milieux ayant une ouverture restreinte sur la mer et caractérisées par une TM1 faible de 10 à 14 cm (lagune de Lagos, lagune Ébrié, lac Nokoué...);
- les populations estuariennes qui ont une phase marine marquée, principalement pendant les saisons de crues, pour lesquelles la TM1 est de 16 à 18 cm (Sénégal, Gambie, Sierra Leone, delta du Niger...).

Les caractéristiques de la ponte de plusieurs espèces pour lesquelles les stades embryonnaires et larvaires sont connus ont été rassemblées dans le tableau VI qui illustre la diversité des stratégies rencontrées. Le développement larvaires de l'ethmalose, espèce la plus abondante dans l'ichtyoplancton lagunaire, est reproduit à la figure 4.

TABLEAU VI

Principales caractéristiques de la ponte chez quelques espèces de poissons en lagune Ébrié

D. ov. = diamètre des ovocytes en pré-ponte (mm), RGS = rapport gonado-somatique moyen en fin de maturation, F = nombre d'œufs pondus par gramme de poids de corps

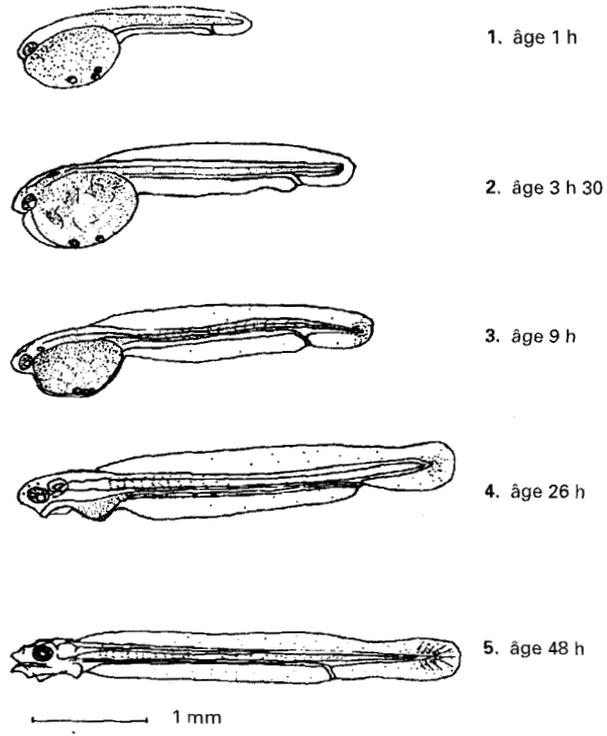
Espèces	D.ov.	RGS	F	Source des données
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	0,9	6,8	150 à 300	ALBARET et GERLOTTO (1976)
<i>Tylochromis jentinki</i>	5	3,8	1,1	AMON KOTHIAS, (1982a, b)
<i>Trachinotus teraia</i>	0,7	1 à 3,8	298	TRÉBAOL (1987)
<i>Tilapia guineensis</i>	1,6		4,8	LEGENDRE et ÉCOUTIN (1989)
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	3,5		0,6	LEGENDRE et ÉCOUTIN (1989)
<i>Heterobranchus longifilis</i>	1,2 à 1,5		26 à 88	LEGENDRE (1986)

Conclusion

La lagune Ébrié est le lieu d'une importante activité de reproduction. La maturation, ou la maturation puis la ponte, y sont réalisées par près de cinquante espèces débordant largement la catégorie des espèces estuariennes « sédentaires » (E.).

L'activité reproductrice est très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant, des périodes de moindre activité centrées sur les saisons sèches ou pluvieuses suivant l'origine continentale ou marine des espèces. C'est en secteur maritime (secteur III) que paraît se développer l'activité sexuelle maximale pour de nombreuses espèces et particulièrement dans certaines baies telle celle de Cocody (cf. III-1, fig. 2).

Les exigences environnementales, notamment en matière de salinité, sont généralement très faibles. L'euryhalinité de la plupart des espèces au moment de la reproduction est remarquable. Certaines semblent même capables de se reproduire dans deux milieux différents, mer et lagune (*E. fimbriata*, *P. jubelini*...). Mais deux types de questions se posent concernant d'une part l'efficacité de la reproduction (survie embryonnaire et larvaire) suivant les conditions environnementales et, d'autre part, l'existence de populations distinctes limitées à un type de milieu ou, au contraire, de populations panmictiques composées d'individus parfaitement euryhalins et eurybiotes y compris au moment de la reproduction.



Croissance des larves d'ethmalose de l'éclosion à 48 h

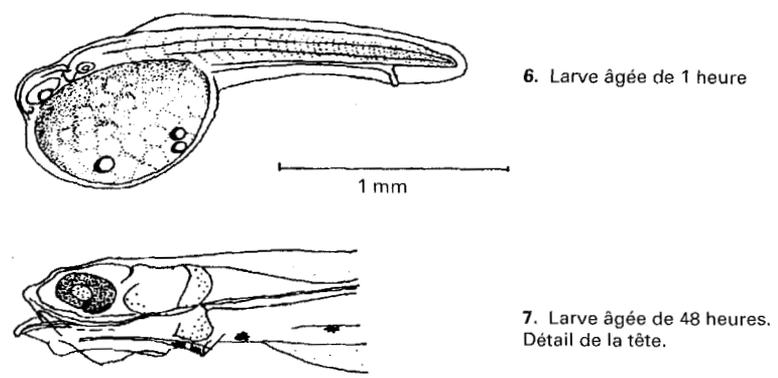


Figure 4
Caractéristiques des principaux stades du développement larvaire de l'ethmalose (ALBARET et GERLOTTO, 1976).

La diversité des comportements (et des stratégies) de reproduction est élevée, de la dispersion dans le milieu d'œufs très nombreux mais avec peu de réserves vitellines (*Liza*, *Ethmalosa*) jusqu'à la prise en charge vigilante des œufs (peu nombreux et bourrés de vitellus), des larves et des alevins par les parents qui pratiquent l'incubation buccale chez les *Sarotherodon* et les *Tylochromis* en passant par toutes sortes de « solutions intermédiaires » : recherche de zones écologiquement favorables au développement des œufs et larves, pontes fixées et cachées dans des anfractuosités du rocher ou des bambous creux (*Chrysichthys*), construction de nid dans le substrat et surveillance de la ponte et des formes juvéniles (*Tilapia guineensis*).

Les modalités de la reproduction ne sont pas figées et une espèce peut réagir en fonction des modifications drastiques que peut subir son environnement. En baie de Biétri, baie fortement polluée de la lagune Ébrié, ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE (1982) observent une diminution importante de la taille de première maturité de l'éthmalose (8,1 cm pour les mâles, 8,4 cm pour les femelles contre 13 et 14 cm ailleurs en lagune Ébrié). LEGENDRE et ÉCOUTIN (1989) observent pour leur part des variations de la fécondité unitaire, de la taille des ovocytes, et de la fréquence des pontes en fonction des conditions de vie (milieu naturel, captivité, saison) des *T. guineensis*. De telles adaptations constituent vraisemblablement un important facteur de résilience pour ces espèces.

RÉGIMES ALIMENTAIRES ET SCHÉMA TROPHIQUE

L'alimentation de quelques espèces de poissons de la lagune Ébrié a fait l'objet d'études détaillées : *Elops lacerta* (HIÉ DARÉ, 1980), *Ethmalosa fimbriata* (NIELAND, 1980 ; LAZZARO, comm. pers.), *Chrysichthys walkeri* (*C. maurus*) et *C. nigrodigitatus* (KONAN, 1983).

Dans d'autres cas, l'alimentation a été abordée dans le cadre plus général d'études consacrées à la biologie et l'écologie de certaines espèces ou groupes d'espèces : *Tylochromis jentinki* (AMON KOTHIAS, 1982a, b) *Trachinotus teraia* (TRÉBAOL, 1987), les Gerreidae (ALBARET et DESFOSSEZ, 1988), les Mugilidae (ALBARET et LEGENDRE, 1985). Ces études permettront d'examiner plus en détail quelques cas d'espèce. Une vision d'ensemble des préférences alimentaires des principales espèces lagunaires (tabl. VII) est donnée par les résultats de l'étude qualitative et semi-quantitative des contenus stomacaux d'une soixantaine d'espèces réalisée dans le cadre du programme d'étude des peuplements ichtyologiques. L'ensemble de ces résultats a pu être comparé, au moins partiellement, à ceux obtenus en mer en Côte-d'Ivoire (LE LOUFF et INTÈS, 1973), au Sénégal (CADENAT, 1954) ou dans d'autres milieux estuariens d'Afrique de l'Ouest (LONGHURST, 1957 ; FAGADE et OLANIYAN, 1973).

Le tableau VII appelle certaines précisions. Dans la deuxième colonne (poissons juvéniles) ont été regroupés les larves, les alevins et formes juvéniles des grandes espèces mais aussi les adultes des petites espèces (*Porogobius schlegelii*, *Gobionellus occidentalis*, *Pellonula leonensis* surtout), soit tous les individus inférieurs à 80 ou 90 mm.

Il apparaît que les prédateurs sont très largement majoritaires puisque ichtyophages, malacophages, mangeurs de gros crustacés et insectivores confondus représentent plus de 80 % des espèces étudiées.

Les poissons entrent dans 64 % des régimes alimentaires (dans 79 % des régimes de prédateurs). La prédation s'exerce surtout sur les formes juvéniles et sur les petites espèces qui apparaissent onze fois en tant qu'aliment principal. Les jeunes Clupeidae (*E. fimbriata*, *P. leonensis*) et les Gobiidae (*P. schlegelii* et *G. occidentalis*) sont les proies les plus fréquentes.

Les mollusques sont présents dans 39 % des régimes alimentaires (dans 48 % des contenus stomacaux de prédateurs). Les bivalves constituent les proies les plus importantes, ils apparaissent cinq fois à titre principal dans l'alimentation d'une espèce et l'espèce *Corbula trigona* est de loin la plus abondante.

Les crustacés sont les proies les plus répandues dans les contenus stomacaux, ils apparaissent chez 41 espèces soit près de 70 % des formes étudiées et plus de 85 % des prédateurs. Au sein de ce groupe, les crevettes sont largement dominantes, elles apparaissent trente-six fois dont sept en tant qu'aliment principal. Ce sont surtout des pénéides (postlarves, formes juvéniles et subadultes) mais aussi des mysidacés et des *Leucifer* parfois en quantités importantes.

TABLEAU VII
Régimes alimentaires des poissons de la lagune Ébrié

ESPÈCES	POISSONS			MOLLUSQUES			CRUSTACÉS			PLANCTON MICROBENTHOS		DIVERS				
	oeufs	juvéniles	adultes	bivalves	céphal.	gastér.	indét.	crevettes	crabes	autres	zoo.	phyto.	débris organ.	sable	insectes	autres
<i>Brycinus macrolepidotus</i>															xx	gr.
<i>Antennarius occidentalis</i> *		x						x		x						
<i>Arius latiscutatus</i>		x					x	x	x							
<i>Brachydeuterus auritus</i> *		x						x			x					
<i>Caranx hippos</i> *		x	x					xx	x	x						
<i>Cephalacanthus volitans</i>		x					x	x	x							
<i>Cloroscombrus chrysurus</i> *		x			x					x	x		x			
<i>Chrysichthys maurus</i> *		x				x		x		x	x		x			
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> *								x	x	x	x					
<i>Chrysichthys auratus</i> *											x					
<i>Citharichthys stampflii</i> *		xx						xx	x	x						
<i>Cynoglossus senegalensis</i> *		x					x	x	x							
<i>Dasyatis margarita</i>				x				x	x	x						an.
<i>Eleotris senegalensis</i>		x					x									
<i>Eleotris vittata</i>		x	x				x	x								
<i>Elops lacerta</i> *		xx	x	x	x		x	xx		x						
<i>Epinephelus aeneus</i> *		xx	x		x			xx	x	x						
<i>Ethmalosa fimbriata</i> *											xx	xx	x	x		an.
<i>Eucinostomus melanopterus</i> *	x			x		x		x		x	x		x		x	
<i>Galeoides decadactylus</i> *		x						xx	x	x						
<i>Gerres nigri</i> *	x			x		x	x			x	x		x	x	x	
<i>Gobioides ansorgii</i>																
<i>Gobionellus occidentalis</i> *												x				
<i>Hemichromis fasciatus</i> *		xx						x	x	x						
<i>Hepsetus odoe</i>		x														
<i>Ilisha africana</i> *		xx						x								
<i>Lagocephalus laevigatus</i>		x			x			x								
<i>Liza dumerili</i>												x	x			
<i>Liza falcipinnis</i> *											x	xx	x	x		an., al.
<i>Liza grandisquamis</i> *	x										x	xx	xx	x		
<i>Lutjanus goreensis</i>		x	x					x	x							
<i>Monodactylus sebae</i> *		x						x			x				x	
<i>Mugil curema</i> *												x				al.
<i>Pellonula leonensis</i> *		xx						x								
<i>Pentanemus quinquarius</i>		x						x		x					x (x)	
<i>Grammoplites gruveli</i>										x						

PROIES ESPÈCES	POISSONS			MOLLUSQUES				CRUSTACÉS			PLANCTON MICROBENTHOS		DIVERS				
	œufs	juvéniles	adultes	bivalves	céphal.	gastér.	indét.	crevettes	croques	ouïres	zoo.	phyto.	débris organ.	sable	insectes	ouïres	
<i>Plectorhynchus macrolepis</i>		x						x									
<i>Polynemus quadrifilis</i> *	x	x						xx	x								
<i>Polypterus endlicheri</i>								x									
<i>Pomadasys incisus</i>		x															
<i>Pomadasys jubelini</i> *		x		x		x		x	x								
<i>Porogobius schlegelii</i> *	x	x					x				x		x				
<i>Priocanthus arenatus</i>								x	x	x						an.	
<i>Pseudolithus elongatus</i> *		xx						xx									
<i>Pseudolithus senegalensis</i>		x						x	x	x							
<i>Pseudupeneus prayensis</i>							x			x							
<i>Pteroscion peli</i> *		x			x		x			x							
<i>Sardinella maderensis</i> *	x							x			xx		x			an.	
<i>Sarotherodon melanotheron</i> *											x	xx				al.	
<i>Schilbe mandibularis</i> *		xx	x				x					x	x	xx		gr.	
<i>Schilbe mystus</i>		x															
<i>Scomberomorus tritor</i> *		xx	x														
<i>Selene dorsalis</i> *		xx						x			x						
<i>Sphyraena piscatorum</i> *		xx	xx					x									
<i>Strongylura senegalensis</i> *		xx	x											x			
<i>Tilapia guineensis</i> *							x				x	xx	x			al.	
<i>Trachinotus teraia</i> *		x		xx				x	x								
<i>Trichiurus lepturus</i> *		x	xx					x						x			
<i>Tylochromis jentinki</i> *		x		xx		x		x				x		x			

gr. : graines, an. : annélides, al. : filaments algaux ; x présent régulièrement, xx dominant.

* : espèces en abondance notable dans les peuplements lagunaires.

Les éléments du plancton et du microbenthos ont été regroupés dans le tableau VII. L'ensemble ainsi constitué est divisé en deux fractions : animale et végétale. Il est en effet souvent délicat de déterminer la nature planctonique ou benthique des micro-organismes proies (qui peuvent d'ailleurs être l'un puis l'autre suivant un rythme nyctéméral). Une connaissance suffisante de l'éthologie de la plupart des espèces permettra, sans avoir recours à la nature exacte des proies, de distinguer les poissons filtreurs planctonophages de ceux se nourrissant sur le fond (*bottom-feeders* des Anglo-Saxons). Plus importante pour le schéma global, est la distinction entre zoomicrophages et phytomicrophages établie au tableau VII. Le zooplancton et (ou) le microbenthos apparaissent quinze fois dans le régime alimentaire des espèces étudiées (dont deux fois seulement à titre principal). Le phytoplancton et le microphytobenthos n'apparaissent que dans neuf régimes alimentaires mais dans cinq à titre principal.

Aux éléments du microbenthos sont régulièrement associés dans les contenus stomacaux des débris organiques (présents dans 16 cas au tableau VII). Selon ODUM et DE LA CRUZ (1963), ce terme (*organic detritus*) regroupe « tout type de matériel d'origine biologique à différents stades de décomposition ». Dans la présente étude les particules considérées mesurent de quelques dizaines de microns à quelques millimètres. Des insectes, essentiellement d'origine terrestre, interviennent sept fois dans les régimes alimentaires dont deux à titre principal pour des espèces continentales (*Brycinus macrolepidotus* et *Schilbe mandibularis*). Ils sont également très abondants dans les estomacs de *Pellonula leonensis*.

Certaines des espèces figurant au tableau VII sont peu fréquentes ou même rares en lagune. Aussi, dans la perspective d'identifier les principales voies de transfert d'énergie, n'ont été prises en compte à la figure 5 que la quarantaine d'espèces constituant l'essentiel de l'ichtyomasse lagunaire telle qu'elle a pu être appréhendée par les diverses techniques d'échantillonnage utilisées (espèces marquées d'un astérisque au tableau VII).

Ces résultats ont un caractère très général. Ils ne tiennent pas compte, en particulier, de l'évolution qualitative et quantitative du régime alimentaire avec la taille (l'âge, les écophases) des individus d'une même espèce. Ainsi, BLABER et WHITFIELD (1977) ont étudié l'évolution du régime alimentaire avec l'augmentation en taille des formes juvéniles de onze espèces de mullets. La séquence observée est la suivante : zooplancton puis zooplancton et microbenthos et enfin microbenthos composé en grande partie d'organismes et de débris végétaux. De même, *Chrysichthys maurus*, malacophage à l'état adulte, serait selon KONAN (1983) zooplanctonophage dans sa phase juvénile. D'une manière plus générale, on

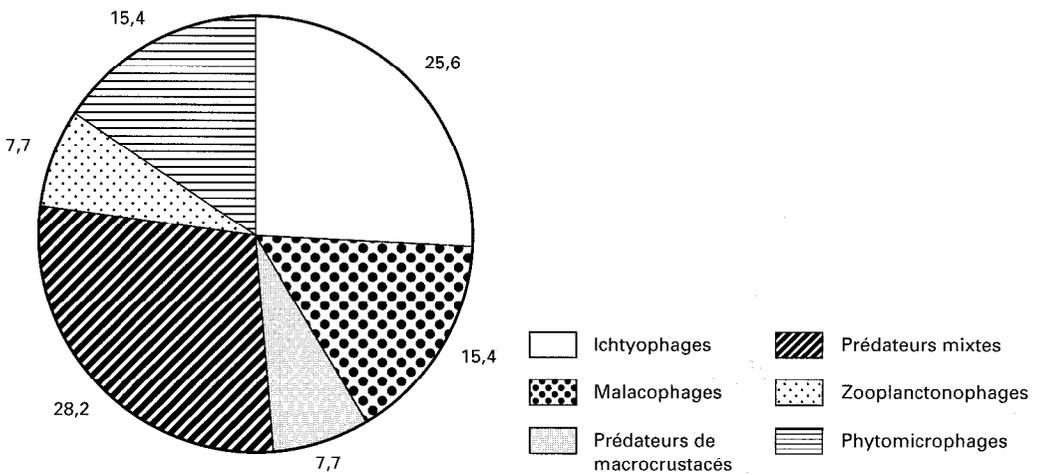


Figure 5 Répartition des espèces lagunaires dans les différentes catégories trophiques (pourcentage).

peut considérer avec CARR et ADAMS (1973) que la plupart — si ce n'est toutes — des espèces lagunaires passent durant leur phase juvénile par un stade planctonophage plus ou moins long et marqué. Dans tous les cas étudiés par ces auteurs (21 espèces), le zooplancton était consommé en quantités mesurables alors que le phytoplancton n'apportait pas de contribution significative aux contenus stomacaux. On peut donc considérer que la prédation exercée sur le zooplancton (plus largement sur la microfaune) est d'une certaine manière sous-estimée au tableau VII et à la figure 5, qui ne prennent pas en compte les formes larvaires et juvéniles inférieures à 60-70 mm.

On retiendra que l'ichtyofaune de la lagune Ébrié se caractérise par une très forte proportion de prédateurs (voisine de 80 %) dont la majorité n'est pas « spécialisée » (prédateurs mixtes). Lorsque spécialisation il y a, elle se fait soit aux dépens des poissons (formes juvéniles et petites espèces), soit à ceux des mollusques (bivalves). Les prédateurs lagunaires sont de taille petite ou moyenne. Les grands prédateurs sont rares et au-delà d'une taille de 10 à 12 cm il est fort improbable qu'un poisson finisse dans l'estomac d'un gros *Sphyræna* ou d'un *Polynemus*. Bien que n'étant la nourriture préférentielle que dans 8 % des cas, les crustacés (crevettes pénéides et mysidacés essentiellement) entrent dans la quasi-totalité des régimes alimentaires des prédateurs et constituent donc pour les poissons une source alimentaire capitale.

Les microphages ne représentent qu'un peu plus de 20 % des espèces mais parmi leurs représentants se trouvent quelques-unes des formes les plus abondantes en lagune avec en premier lieu l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*) dont LAZZARO (comm. pers.) a montré l'opportunisme alimentaire, l'espèce adaptant son régime aux disponibilités en plancton du milieu en exerçant sa prédation aussi bien sur les organismes du phytoplancton que du zooplancton ou même du microbenthos.

Les Mugilidae, espèces essentiellement phytophages et détritivores, représentent avec l'espèce précédente et les tilapias (*Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron*) les principaux consommateurs primaires au sein de l'ichtyofaune qui en compte fort peu. Comme les tilapias, les mullets utilisent la microflore benthique (et occasionnellement la micro- et la méiofaune) et sont comme eux aptes à consommer (lyse et digestion des cellules) les algues bleues et les bactéries (PAYNE, 1978 ; MORIARTY, 1976). Pour Moriarty, il est clair que les bactéries ont dans l'alimentation de *Mugil cephalus* une importance aussi grande que les diatomées. Ce que confirme l'opinion d'auteurs comme DAY et YANEZ-ARANCIBIA (1982) et FENCHEL (1971) ; selon ce dernier « plus que les détritus eux-mêmes, ce seraient les bactéries et les microorganismes qui leur sont associés qui constituent la source alimentaire principale des détritivores ». On peut à ce sujet dès à présent souligner l'importance de la voie détritique (détritus → bactéries → détritivores → carnivores → bactéries) dans le réseau trophique lagunaire, voie dont les crevettes sont un maillon capital (mais elles participent également à la voie : producteurs primaires → herbivores → carnivores → bactéries).

On retiendra encore la rareté des chaînes linéaires et des relations prédateur/proie exclusives ou seulement très déterminées. L'ensemble des espèces montre au contraire une faible spécialisation alimentaire, une forte adaptabilité voire un grand opportunisme trophique.

CARACTÉRISTIQUES DÉMOGRAPHIQUES PRINCIPALES DES POPULATIONS

Structures en tailles

Faute de date de naissance définie, de cohortes particulièrement abondantes et distinctes et donc de filiations modales cohérentes, la croissance des espèces lagunaires est souvent délicate sinon impossible à établir par l'analyse des structures démographiques. De même, les marques de croissance sur les tissus durs (écailles, os, otolithes), bien que souvent nombreuses, sont difficiles à interpréter. En conséquence, peu d'espèces ont fait l'objet d'études de croissance : *T. jentinki* (AMON KOTHAS, 1982), *E. fimbriata* (GERLIOTTO, 1976), *C. nigrodigitatus* (DIA, 1975), *E. lacerta* (HIÉ DARÉ, 1982). On retiendra également l'étude de la croissance des tilapias en semi-captivité effectuée par LEGENDRE (1983, 1986).

Aussi LEGENDRE et ALBARET (1990) se fondant sur la relation positive entre la taille maximale observée (TMO) et la taille à 1 an et 2 ans suggèrent-ils d'utiliser la TMO comme outil d'évaluation rapide de la croissance en l'absence de données de base.

Les structures en tailles, établies pour toutes les espèces capturées en lagune globalement et par sexe, fournissent une image de la structure des populations lagunaires et permettent d'en distinguer schématiquement trois types principaux :

- des populations, parfois très abondantes, constituées uniquement, ou essentiellement, de formes juvéniles (fig. 6 a) ;
- des populations à structure plurimodale constituées de formes juvéniles, de préadultes et de jeunes reproducteurs, les gros adultes étant absents ou rares en lagune (fig. 6 b) ;
- des populations également plurimodales comprenant l'ensemble des phases du cycle biologique de l'espèce (fig. 6 c).

Décomposées par sexe, les distributions de fréquences des tailles révèlent dans un certain nombre de cas un décalage (léger chez les jeunes, plus important chez les adultes) entre les groupes modaux correspondant aux mâles et aux femelles. Dans le cas général, la différence de taille est en faveur des femelles, systématiquement plus grandes que les mâles (fig. 7). Parmi les diverses espèces étudiées

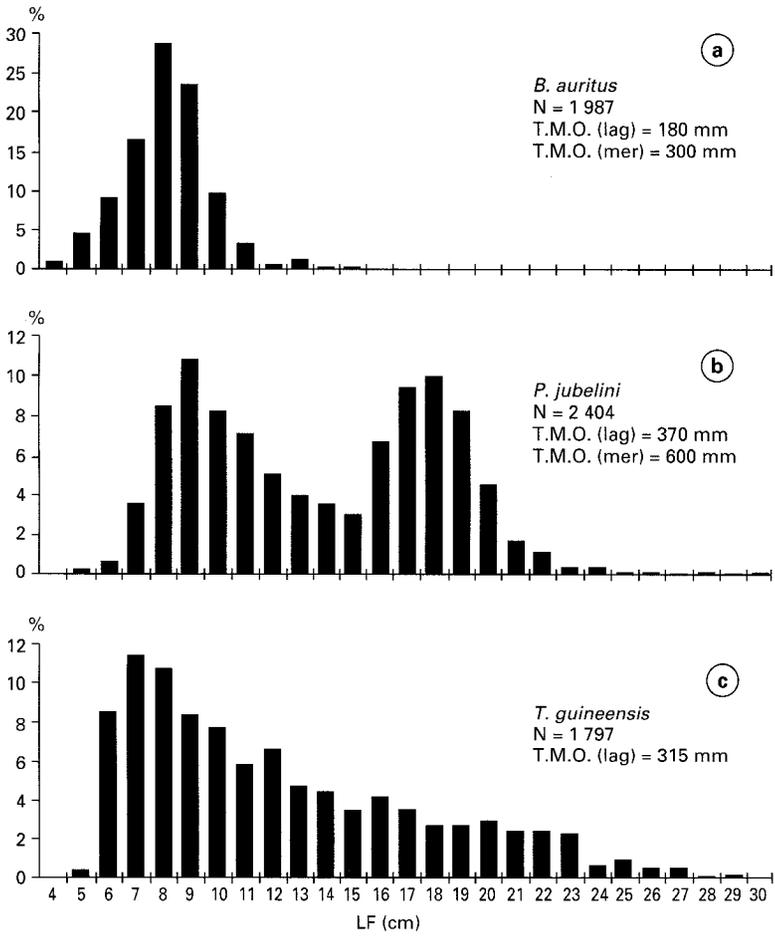


Figure 6
 Exemples de structures en taille :
 populations a) juvénile ; b) plurimodale incomplète (la population des adultes est marine) ;
 c) plurimodale complète.

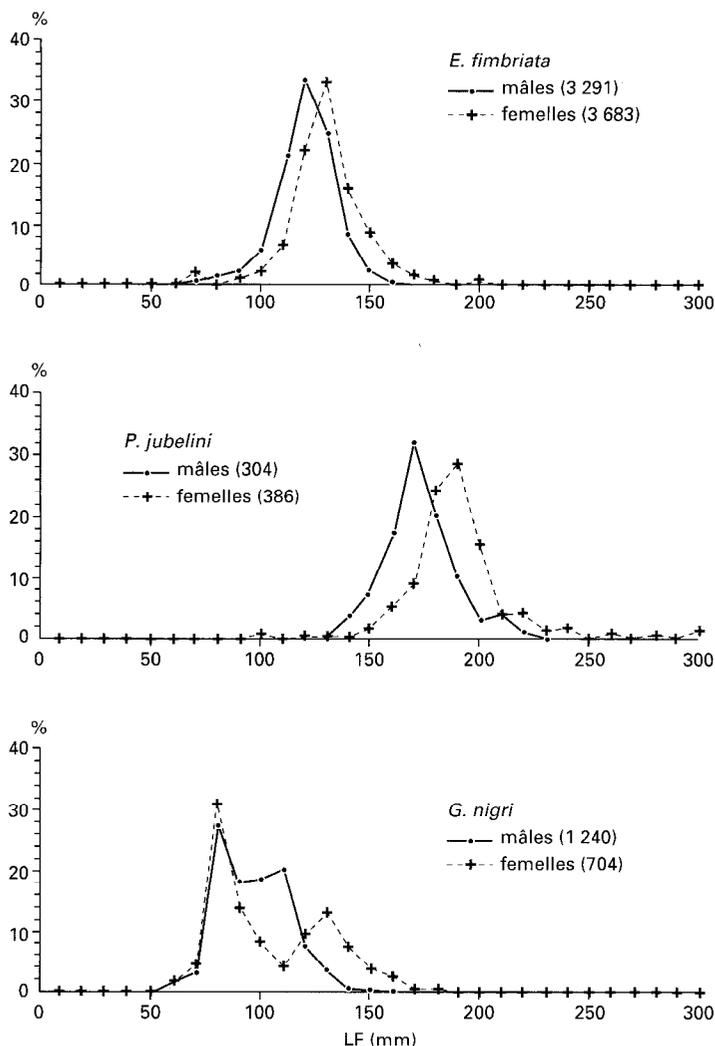


Figure 7

Décomposition par sexe des distributions de fréquences de tailles chez plusieurs espèces de poissons de la lagune.

seul *T. guineensis* présente une situation inverse. Ces différences relevées tant dans les distributions cumulées que mensuelles sont généralement interprétées comme le résultat d'une croissance différente des deux sexes, interprétation d'ailleurs confirmée lorsque la croissance de l'espèce a été étudiée.

Proportion des sexes

Le sex-ratio de nombreuses espèces (tabl. VIII) s'écarte de la valeur dite « normale » de l'égalité numérique entre les sexes (sex-ratio génotypique égal à 1). Certaines espèces à hermaphroditisme successif n'étant pratiquement représentées en lagune que par l'un des sexes (*Galeoides decadactylus*, par exemple).

Pour une proportion relativement importante des espèces étudiées, on a pu mettre en évidence l'existence d'une relation sex-ratio - taille particulière. Quelques exemples très caractéristiques sont donnés à la figure 8. Ces relations, dont l'interprétation est délicate, peuvent résulter de l'interaction de plusieurs phénomènes (GARCIA et ALBARET, 1977), mais la croissance différentielle liée au sexe observée (ou suggérée par les distributions des fréquences de tailles et les TM1 et TMO différentes pour les deux sexes) peut être retenue comme facteur explicatif principal.

TABLEAU VIII

Pourcentages de mâles et de femelles de quelques populations lagunaires (toutes époques, tous secteurs confondus)

Espèces	Nb. observés	M	F
<i>Brachydeuterus auritus</i>	275	63,6	36,4
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	1 312	57,3	42,7
<i>Chrysichthys maurus</i>	1965	52,6	47,4
<i>Chrysichthys filamentosus</i>	507	47,7	52,3
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	74 056	59,6	40,4
<i>Galeoides decadactylus</i>	141	92,9	7,1
<i>Gerres nigri</i>	10 614	65,1	34,9
<i>Gobionellus occidentalis</i>	89	23,6	76,4
<i>Hemichromis fasciatus</i>	311	30	70
<i>Liza falcipinnis</i>	98	52	48
<i>Liza grandisquamis</i>	620	72,1	27,9
<i>Monodactylus sebae</i>	587	49,9	50,1
<i>Mugil curema</i>	117	54,7	45,3
<i>Pellonula leonensis</i>	812	30,3	69,7
<i>Polynemus quadrifilis</i>	198	77	23
<i>Pomadasys incisus</i>	53	30,2	69,8
<i>Pomadasys jubelini</i>	2 590	56,4	43,6
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	79	73,4	26,6
<i>Pseudotolithus elongatus</i>	1 140	58	42
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	995	50,4	49,6
<i>Schilbe mandibularis</i>	311	42,8	57,2
<i>Tilapia guineensis</i>	902	47,2	52,8
<i>Tilapia mariae</i>	46	39,1	60,9
<i>Trichiurus lepturus</i>	50	26	74
<i>Tylochromis jentinki</i> *	3 244	48,1	34,9

* d'après AMON KOTHAS, 1982a, b.

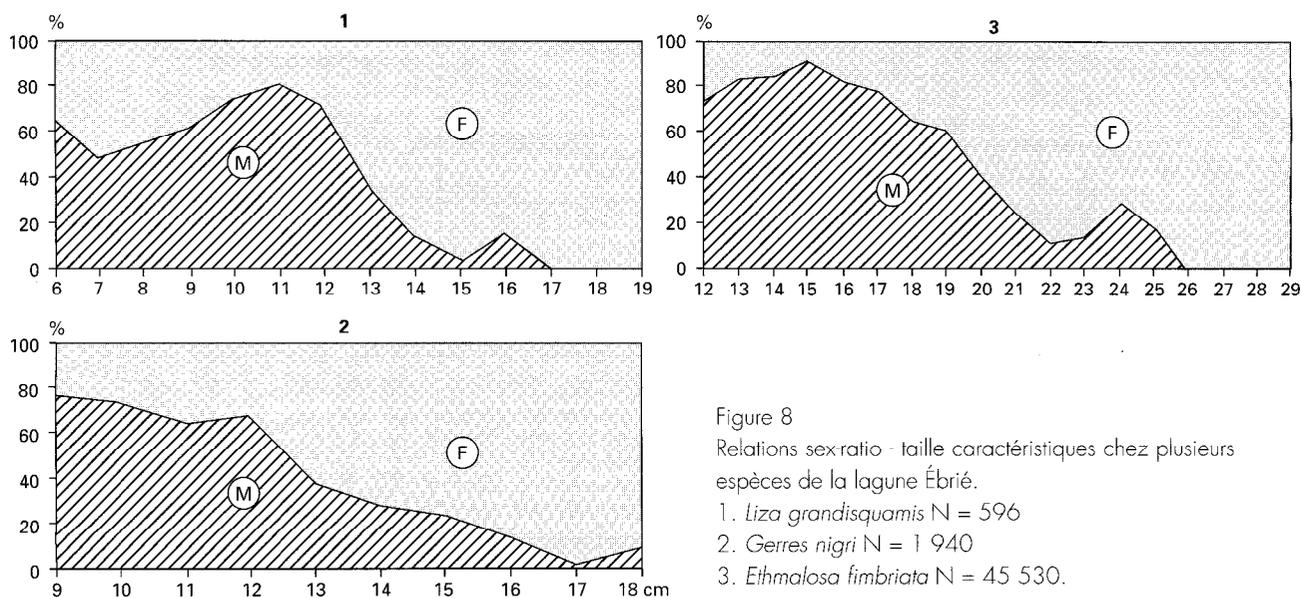


Figure 8

Relations sex-ratio - taille caractéristiques chez plusieurs espèces de la lagune Ébrié.

1. *Liza grandisquamis* N = 5962. *Gerres nigri* N = 1 9403. *Ethmalosa fimbriata* N = 45 530.

Schémas de peuplement, organisation des communautés

Le recrutement des populations de poissons lagunaires se fait à partir de trois origines distinctes : les formes juvéniles d'espèces marines et continentales qui pénètrent en lagune à un stade plus ou moins avancé de leur développement d'une part et, d'autre part, les formes juvéniles des espèces qui s'y reproduisent obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement.

Des communautés vont s'organiser à partir de ces différentes sources de peuplement en fonction des cycles bioécologiques des espèces (en premier lieu de leurs aptitudes écophysologiques), des « possibilités d'accueil » du milieu (les disponibilités trophiques en particulier) et des relations interspécifiques.

Compte tenu de la diversité et de la variabilité environnementales de la lagune Ébrié, on doit s'attendre à y trouver des degrés d'organisation très inégaux dans les communautés de poissons suivant la zone lagunaire et la saison considérées. Des indices simples et néanmoins synthétiques, fréquemment utilisés en écologie, permettent une première approche de cette variété dans les structures de peuplement ; ce sont, outre la richesse spécifique déjà mentionnée, la diversité spécifique et l'équitabilité ⁽¹⁾.

En ce qui concerne les peuplements de la lagune Ébrié, ces indices ont été calculés à partir des distributions d'abondance des espèces dans les échantillons récoltés à la senne tournante ⁽²⁾ selon un protocole et des modalités bien définis (ALBARET et LEGENDRE, 1985). La reproductibilité de cette méthode a permis de considérer chaque coup de senne comme une unité d'effort de pêche stable et les abondances tant spécifiques que globales ont été estimées par les prises (en effectifs et en poids) par unité d'effort (= une opération de pêche).

VARIATIONS DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE SUIVANT LES SECTEURS LAGUNAIRES

Le nombre global d'espèces recensées en lagune Ébrié ne rend pas compte des profondes différences qui existent entre ses différentes régions. La figure 9 montre une diminution progressive de la richesse spécifique au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'ouverture sur l'océan. Cette diminution n'est cependant pas symétrique de part et d'autre du canal de Vridi ; elle est plus accentuée à l'ouest qu'à l'est où figurent dans les relevés un nombre plus important d'espèces continentales appartenant aux groupes C. et C.o. (fig. 10).

ÉVOLUTION SPATIALE DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET DE L'ÉQUITABILITÉ

Selon LEGENDRE et LEGENDRE (1984), « la diversité spécifique est une mesure biotique d'informations multidimensionnelles, relative aux différentes dimensions d'une communauté » où l'espèce est prise comme élément de référence ; « c'est une mesure de la composition en espèces d'un écosystème, en

⁽¹⁾ On pourra se reporter à AMANIEU et LASSERRE (1982) qui présentent un exposé synthétique de la notion de structure des communautés lagunaires et de l'utilisation de ces indices.

⁽²⁾ Nous avons déjà précisé plus haut que l'abondance des petites espèces (petits Clupeidae, Gobiidae, Blenniidae) et des formes juvéniles était mal évaluée (problème de sélectivité de maille) par la senne tournante qui recrute à partir de 4 à 6 cm suivant les espèces. De même, un certain échappement est possible pour les espèces qui s'enfouissent dans le sédiment (*Synaptura lusitanica*, *Pegusa triophthalmus*) ou qui sautent par dessus le filet (mulets et tilapias). Dans ce dernier cas, l'échappement a, le plus souvent, pu être évalué par comptage. Pour les petites espèces l'occurrence dans les contenus stomacaux peut constituer un indice d'abondance indirect.

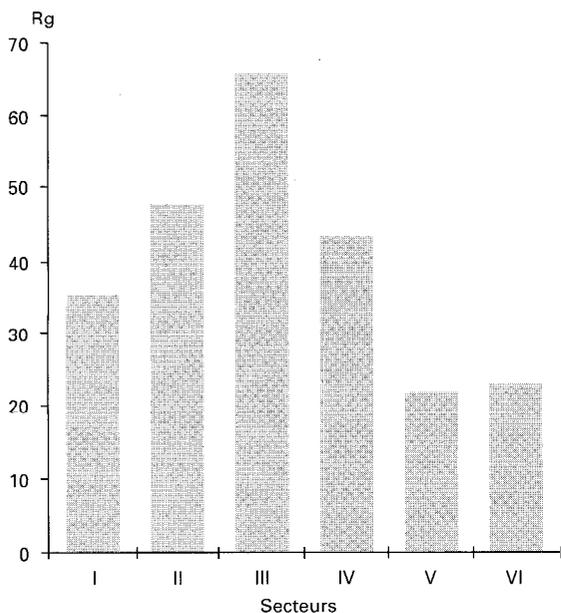


Figure 9
Variation de la richesse spécifique globale (Rg) dans les différents secteurs lagunaires.

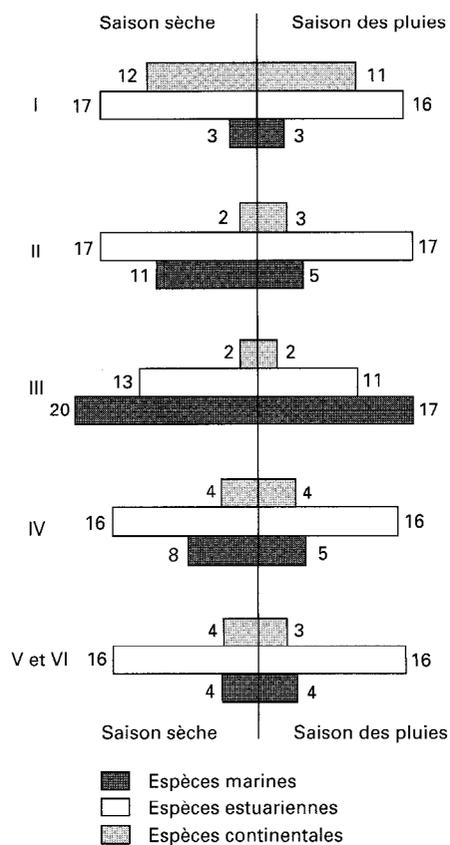


Figure 10

Variations de la composition des peuplements, en nombre d'espèces, suivant le secteur lagunaire et la saison.

termes de nombre d'espèces et de leurs abondances relatives ». L'indice de diversité de Shannon (Ish) est le plus souvent utilisé et DAGET (1976) en donne plusieurs exemples d'application à l'écologie aquatique. Ish renseigne sur le plus ou moins grand étalement de la distribution des individus regroupés en espèces (Ish est maximum lorsque toutes les espèces sont également représentées dans l'échantillon).

L'équitabilité, ou régularité, symbolisée par E est définie par DAGET (1976) comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale (égale à $\log_2 R$, R étant la richesse spécifique).

AMANIEU et LASSERRE (1982) conviennent que Ish mesure le degré d'organisation de la communauté et E la qualité de cette organisation. E varie entre 0 et 1 et plus il est proche de 1, plus on est en droit d'estimer que la structure de la communauté observée témoigne des ajustements progressifs des différentes espèces aux contraintes résultant de leur environnement biotique et abiotique.

Le tableau IX résume l'évolution des paramètres structuraux des communautés ichthyologiques échantillonnées dans les six secteurs lagunaires préétablis ainsi qu'en baie de Cocody, cas particulier sur lequel nous reviendrons. La diminution de la richesse spécifique vers les secteurs extrêmes, que l'on vérifie sur les valeurs moyennes après les avoir mises en évidence sur les valeurs globales, s'accompagne d'une tendance à l'augmentation de la diversité et de l'équitabilité correspondant, semble-t-il, à une plus grande structuration des communautés.

En secteur III, directement influencé par les apports océaniques, la richesse moyenne est la plus élevée contrairement à Ish et E qui y atteignent leurs plus faibles valeurs. Celles-ci peuvent être interprétées comme l'indice d'un peuplement faiblement structuré, soumis aux aléas des échanges hétérogènes avec l'océan (AMANIEU et LASSERRE, 1982, parlent de peuplements pseudo-communautaires dans de tels cas). Selon LEGENDRE (1973), la régularité de la distribution des espèces (l'équitabilité) serait inversement proportionnelle à l'activité biologique dans le milieu : plus basse est la régularité, plus élevée serait l'activité biologique (production, cycles vitaux, passage de l'énergie d'un niveau trophique à un autre, etc.). C'est

le cas du secteur III où l'équitabilité moyenne est très basse et les peuplements en constant renouvellement (transit en majorité de formes juvéniles qui confinent le système à un stade pionnier).

Ces types de peuplement à haut pouvoir de multiplication sont caractérisés par la dominance nette d'une ou d'un petit nombre d'espèces. Ceux du secteur III le sont par la dominance d'*E. fimbriata* qui représente près de 50 % des effectifs totaux. D'autres espèces, pélagiques essentiellement (*Sardinella maderensis*, *Engraulis encrasicolus*...), y font des incursions épisodiques mais en effectifs considérables (malgré sa présence limitée dans l'espace et le temps, *S. maderensis* est la seconde espèce dans les captures expérimentales globales) et contribuent largement à diminuer la diversité et l'équitabilité. Située dans ce secteur maritime, la baie de Cocody présente une situation semblable bien que très accentuée en ce qui concerne l'évolution des paramètres structuraux (fig. 12). Il s'agit d'une baie urbaine, soumise à une importante pollution organique, où la richesse spécifique demeure élevée mais où la diversité et l'équitabilité atteignent des valeurs exceptionnellement basses (tabl. IX) que l'on peut relier aux conditions environnementales très rigoureuses et très instables : fortes variations de la salinité, de l'oxygène dissous (avec des anoxies occasionnelles), de la turbidité, du pH, etc. L'éthmalose y représente plus de 80 % des poissons capturés.

Dans les secteurs extrêmes de la lagune, I et VI, les valeurs élevées de *Ish* et de *E* (tabl. X) reflètent au contraire une plus grande stabilité environnementale et le degré plus élevé de maturité et de structuration des communautés en place. Une structuration progressive marquée par une baisse du nombre d'espèces et une augmentation de *Ish* et de *E* apparaît donc au tableau IX avec toutefois une rupture dans la progression au niveau du secteur V. Ce secteur est, de loin, la région lagunaire soumise à la pression de pêche la plus intense et la plus diversifiée (cf. IV-2), pression dont les effets sur l'ichtyocénose sont difficiles à évaluer précisément, mais que traduit vraisemblablement la brusque diminution des paramètres structuraux.

TABLEAU IX

Richesse spécifique globale (*Rg*) et moyenne (*Rm*). Diversité spécifique (*Ish*) et équitabilité (*E*) moyennes (moyennes des valeurs correspondant à chaque prélèvement) ; σ : écart-type, *N* : nombre de prélèvements

Secteurs	I	II	III	IV	V	VI	Cocody
<i>Rg</i>	36	48	66	44	22	23	61
<i>Rm</i>	11,4	11,7	13,0	11,7	10,3	10,6	16
σ	2,7	4,3	5,5	3,0	2,0	2,9	4,1
<i>Ish</i>	2,13	2,05	1,87	2,20	1,98	2,28	1,31
σ	0,83	1,02	0,87	0,68	0,80	0,39	1,01
<i>E</i>	0,61	0,59	0,54	0,64	0,59	0,69	0,33
σ	0,22	0,27	0,24	0,19	0,22	0,12	0,26
<i>N</i>	22	99	78	88	11	11	71

VARIATIONS SPATIALES DE L'INDICE D'ABONDANCE

La figure 11a reproduit les variations de l'abondance des peuplements de poissons telles qu'elles ont été évaluées, en effectifs ou en biomasse, par la prise moyenne par opération de pêche dans chaque secteur lagunaire, toutes saisons confondues. Chacun des secteurs est caractérisé par un certain nombre de stations prédéterminées, choisies de manière à représenter au mieux la diversité des types environnementaux lagunaires (chenal central, baies nord, baies sud, hauts-fonds, etc.). La surface encadrée par le cercle du filet est d'environ 0,7 ha. Les régions où les effectifs sont les plus élevés sont, dans l'ordre décroissant, les secteurs II, III et VI ; à l'opposé, les secteurs I, V et surtout IV sont les moins densément peuplés. Si maintenant on considère la distribution de l'ichtyomasse (fig. 11b), le schéma d'ensemble

TABLEAU X

Distributions d'abondances relatives des 12 espèces les plus importantes dans les six secteurs lagunaires
(N = effectif global)

Secteurs	I	%	II	%	III	%	IV	%	V	%	VI	%
1	CWA	35,4	EFI	85,3	EFI	38,0	EFI	48,4	EFI	67,8	CNI	28,7
2	PHP	28,5	SEB	2,0	SEB	26,8	CST	12,7	TGU	7,2	CWA	14,3
3	CFI	8,7	CWA	1,7	CHL	13,2	ELA	12,6	ELA	5,2	EFI	10,8
4	CNI	8,2	ELA	1,6	GNI	4,9	CWA	10,1	GNI	5,1	ELA	9,8
5	EME	4,5	CST	1,3	CAS	2,9	TGU	2,5	TJE	3,1	GNI	8,1
6	ELA	3,3	GNI	1,1	CST	2,6	POQ	1,4	CWA	3,0	THE	8,1
7	PEF	3,1	PSB	0,8	GME	2,4	GNI	1,4	THE	2,1	TJE	6,3
8	TGU	0,9	THE	0,7	BAU	1,4	PJU	1,4	CST	1,7	LFI	3,5
9	SMY	0,9	PEF	0,7	CWA	1,1	CFI	1,4	HFA	1,5	GME	3,4
10	TJE	0,8	TGU	0,6	PJU	1,1	THE	1,3	GME	0,9	TGU	3,0
11	THE	0,7	CNI	0,5	ELA	0,9	GME	1,1	ACS	0,7	PJU	1,4
12	CYS	0,6	PEL	0,5	LGR	0,8	TJE	1,0	PJU	0,5	HFA	0,8
N		8 046		102 824		60 209		25 830		3 887		4 789

Codage des espèces

ACS	<i>Porogobius schlegelii</i>	HFA	<i>Hemichromis fasciatus</i>
BAU	<i>Brachydeuterus auritus</i>	LGR	<i>Liza grandisquamis</i>
CAS	<i>Caranx senegalensis</i>	PEF	<i>Pellonula leonensis</i>
CFI	<i>Chrysichthys auratus</i>	PEL	<i>Pseudotolithus elongatus</i>
CHL	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	PHP	<i>Parailia pellucida</i>
CNI	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	PJU	<i>Pomadasys jubelini</i>
CST	<i>Citharichthys stampelii</i>	POQ	<i>Polynemus quadrifilis</i>
CWA	<i>Chrysichthys maurus</i>	PSB	<i>Monodactylus sebae</i>
CYS	<i>Cynoglossus senegalensis</i>	SEB	<i>Sardinella maderensis</i>
EFI	<i>Ethmalosa fimbriata</i>	SMY	<i>Schilbe mystus</i>
ELA	<i>Elops lacerta</i>	TGU	<i>Tilapia guineensis</i>
EME	<i>Schilbe mandibularis</i>	THE	<i>Sarotherodon melanotheron</i>
GNI	<i>Gerres nigri</i>		

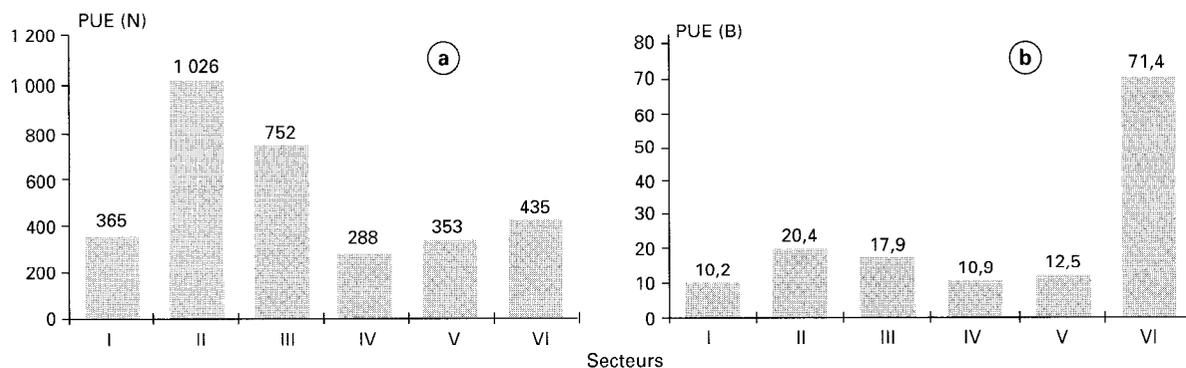


Figure 11

Variations de la PUE moyenne dans les différents secteurs lagunaires

N = effectifs (nombre de poissons par opération de pêche), B = biomasse (en kg par opération de pêche ; cf. texte).

reste bien entendu valable mais quelques modifications apparaissent dans le classement : ainsi le secteur VI vient en tête (avec une PUE supérieure à 70 kg) ce qui indique que les peuplements y sont composés, en grande partie, d'espèces et d'individus de grande taille. Ce point est confirmé par les structures en tailles des principales espèces.

VARIATIONS DANS LE TEMPS DES CARACTÉRISTIQUES DES COMMUNAUTÉS

C'est en secteur II et en secteur III que sont notées les plus fortes variations des indices calculés au tableau IX. Ces deux secteurs sont directement soumis à la double influence de la Comoé et de l'océan, donc particulièrement sensibles à l'alternance crue-étiage d'une part, marée haute-marée basse d'autre part. De plus, à certaines époques, la stratification des masses d'eau y est importante et les gradients (halins et thermiques en particulier) y sont très accentués.

La figure 12 représente les variations mensuelles de l'indice de Shannon et de l'équitabilité en baie de Cocody soumise à ce régime hydrologique. En saison sèche, les communautés semblent atteindre un certain degré d'organisation, jamais très élevé cependant dans ce secteur. En saison des pluies, au contraire, les valeurs extrêmement faibles de *Ish* et de *E* traduisent un bouleversement des peuplements et une distribution quasi aléatoire des espèces.

Cette alternance est confirmée par ALBARET et ÉCOUTIN (1990) qui étudient les variations saisonnières des peuplements en baie de Cocody sur la base de deux séries de données prélevées à près de vingt ans d'intervalle : celles de DAGET et DURAND (1968), récoltées en 1962, et leurs propres données de 1980-81. Les similitudes et différences dans la composition, la structure et les variations saisonnières des communautés sont reliées à divers facteurs environnementaux : débit de la Comoé, pluviométrie (la période étudiée est nettement déficitaire) ainsi qu'aux principaux paramètres abiotiques du milieu : température, salinité, pH, oxygène dissous, turbidité.

La figure 13 reproduit l'analyse hiérarchique effectuée sur la matrice des corrélations de rang de Kendall établie à partir des distributions d'abondances spécifiques. Sans entrer dans le détail de l'interprétation, qui prend en compte les modalités d'échantillonnage sensiblement différentes aux deux époques, il apparaît que cinq grands ensembles peuvent être distingués correspondant aux saisons sèches de 1962 et de 1980-81, aux saisons des pluies et crues des mêmes époques et enfin à des mois (mai, juin, décembre) plus ou moins bien corrélés et correspondant à des périodes de transition. Les variations mensuelles d'abondance globales reflètent surtout les fluctuations d'abondance de l'ethmalose. La figure 14 montre que l'augmentation de *Ish* et de *E* en fin de saison sèche correspond d'une part à une moindre concentration de l'ethmalose dans cette zone, d'autre part à une augmentation du nombre et de la biomasse des autres espèces du peuplement (*Chloroscombrus chrysurus*, *Pseudotolithus elongatus*, *Sardinella maderensis*, *Trichiurus lepturus*, etc.).



Figure 12
Variations mensuelles de la diversité (*Ish*) et de l'équitabilité (*E*) en baie de Cocody.

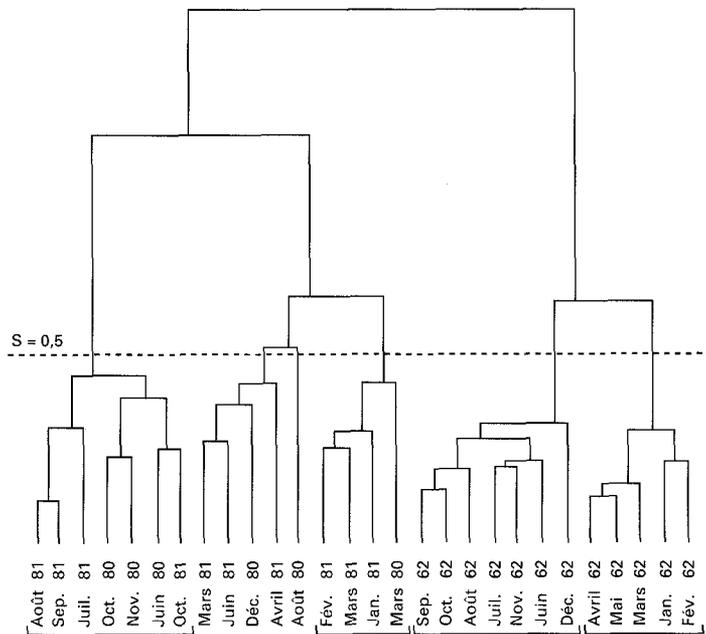


Figure 13

Analyse hiérarchique de la matrice de corrélation de Kendall calculée à partir des distributions d'abondance spécifique en baie de Cocody.

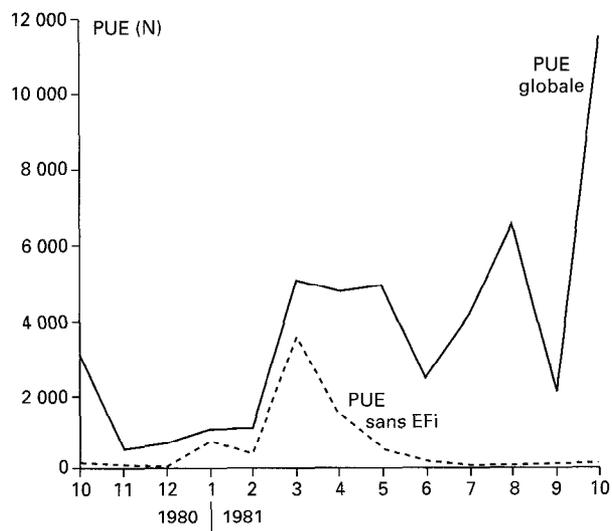


Figure 14

Mise en évidence du rôle prépondérant de l'ethmalose dans les fluctuations d'abondance des peuplements en baie de Cocody.

VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES DE LA COMPOSITION DES PEUPEMENTS

L'étude des paramètres structuraux renseigne sur l'évolution globale des communautés. Pour suivre les variations dans la composition de celles-ci, sans entrer dans le détail de la composition spécifique des distributions d'abondance, nous avons regroupé, sur la figure 10, les espèces en formes marines (catégories M.E. + M.a. + M.o.), estuariennes (E. + E.c. + E.m.) et continentales (C. + C.o.).

La composante estuarienne, base des peuplements lagunaires, reste stable dans l'espace (tous les secteurs de la lagune) et dans le temps. Les fluctuations saisonnières et spatiales des composantes marines et estuariennes ont une plus ou moins grande amplitude suivant le secteur considéré. Comme on pouvait l'attendre, plus on s'éloigne de l'embouchure et plus la composante marine est réduite. Dans la région proche de l'océan et dans les secteurs intermédiaires, II et IV, elle est la plus importante en saison sèche. Les formes continentales, globalement les moins nombreuses, sont peu représentées dans la région maritime, elles ne deviennent relativement nombreuses qu'en secteur I qui subit l'influence permanente de la Comoé et de la Mé mais demeurent peu abondantes à l'ouest de la lagune.

LES GRANDES ZONES ICHTYOLOGIQUES

Le plan d'échantillonnage du programme d'étude des peuplements de poissons se fondait sur un découpage *a priori* de la lagune en six secteurs (cf. I-4). Ce découpage résultait d'études préliminaires relatives à l'hydroclimat mais aussi au domaine des pêches artisanales. Aussi n'est-il pas surprenant de voir cette zonation en grande partie validée en ce qui concerne la distribution des peuplements de poissons.

Cependant, certaines modifications doivent être apportées au schéma initial et ce que nous savons maintenant de la biologie et de l'écologie des poissons de la lagune Ébrié (et de la plupart des organismes qui y résident) commande de ne plus raisonner uniquement en terme de zonation spatiale mais de considérer impérativement l'évolution saisonnière des communautés en place afin de tenter de définir des unités cohérentes ⁽¹⁾.

La région maritime correspond dans ses grandes lignes au secteur III, mais ses limites fluctuent suivant un rythme saisonnier aboutissant à une réduction de surface durant la saison des pluies et des crues et, au contraire, à une expansion lors de la saison sèche. Pendant cette dernière, les limites de ce secteur peuvent être repoussées, à l'ouest, jusqu'à la digue de Jacquerville (fig. 13) en « absorbant » plusieurs stations définies *a priori* comme appartenant au secteur IV.

Soumis aux aléas des échanges avec l'océan, les peuplements apparaissent peu structurés : nombre d'espèces élevé, composition spécifique fluctuante présentant de nombreuses espèces rares ou occasionnelles, diversité et équitabilité faibles, variabilité importante.

Les formes marines (M.E., M.a., M.o.) y sont supérieures en nombre aux formes estuariennes et continentales mais les peuplements sont dominés en permanence par l'ethmalose qui y présente cependant des variations d'abondance importantes.

Des espèces marines saisonnières comme les sardinelles (*S. maderensis* surtout) ou uniquement présentes sous leur forme juvénile comme *Chloroscombrus chrysurus* constituent également une part importante des effectifs (tabl. X).

⁽¹⁾ Diverses méthodes ont été utilisées pour cette étude, toujours en cours, de l'organisation spatiotemporelle des communautés. Une des premières voies de traitements a été la réalisation d'analyses hiérarchiques à partir de matrices de similarité ou de corrélation calculées entre stations de prélèvement ou entre espèces sur les effectifs ou les poids spécifiques. Le choix de l'algorithme de calcul est assez arbitraire et il convient d'être prudent dans l'interprétation des dendrogrammes.

L'ichtyomasse moyenne évaluée par notre indice d'abondance paraît tout à fait comparable, et parfois supérieure, à ce qui est observé dans des secteurs plus éloignés de l'embouchure. Cette ichtyomasse est surtout composée, d'une part, de migrants, d'autre part, d'espèces pouvant s'adapter à la variabilité naturelle du milieu et à des conditions environnementales parfois rigoureuses.

Les abondances (en effectif ou en biomasse) mesurées dans certaines baies de ce secteur, Cocody notamment, sont les plus fortes relevées en lagune. Constituées à 80 % d'ethmaloses elles peuvent sans doute être reliées à un certain niveau de pollution organique de ce milieu et à l'eutrophisation qui en résulte. La richesse spécifique y est encore élevée mais la diversité y est très faible. Dans d'autres baies, plus atteintes par la pollution, il semble que la richesse spécifique soit réduite et que certaines espèces telle l'ethmalose s'y maintiennent en développant certaines adaptations particulières comme la diminution de la taille de première maturité (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982).

La région intermédiaire est correspond, dans ses grandes lignes, au secteur II. Ses limites varient saisonnièrement à l'ouest et à l'est, où, durant la saison des pluies, plusieurs stations de la lagune Potou (fig. 13) peuvent lui être rattachées.

Il s'agit de la région lagunaire où les variations environnementales saisonnières et les modifications qui en résultent au sein des communautés de poissons sont les plus accentuées. De forme allongée et relativement étroite, elle peut lors de la crue être assimilée à un prolongement de la Comoé et de nombreuses espèces continentales (*Schilbe mandibularis*, *Brycinus macrolepidotus*, *Hepsetus odoe*) viennent se joindre aux formes estuariennes, majoritaires. En saison sèche, les peuplements s'apparentent largement à ceux du secteur maritime avec lequel la limite est alors assez floue.

La PUE, supérieure à 20 kg dans les pêches expérimentales, ce qui correspond schématiquement à une ichtyomasse de 29 kg par ha, est la plus forte relevée en lagune après celle du secteur VI.

Les variations saisonnières de l'ethmalose qui y est l'espèce largement dominante (70 % de l'ichtyomasse échantillonnée) sont bien marquées avec une période d'abondance maximale d'avril à juin et une période d'abondance minimale de septembre à janvier pendant laquelle les *Chrysichthys* et les tilapias constituent une part importante des captures.

La région située à l'extrémité est de la lagune, correspondant au secteur I, est moins bien connue que les précédentes car peu prospectée tant en ce qui concerne les statistiques de pêche artisanale que les campagnes de pêche expérimentale. Composée des deux petites lagunes Potou et Aghien, il s'agit d'une région lagunaire aux caractéristiques ichtyologiques bien particulières car fortement influencées par la proximité de la Comoé et de la Mé. Malgré le confinement, la richesse spécifique y demeure relativement élevée grâce à l'apport de nombreuses espèces continentales provenant de ces deux cours d'eau. Les communautés y semblent stables (notamment en lagune Aghien, peu affectée par les variations saisonnières) et bien structurées.

Les rendements des pêches expérimentales y sont les plus faibles de la lagune (15 kg par ha), cela étant dû, principalement, à la petite taille des poissons capturés (petites espèces et formes juvéniles d'espèces plus grandes). Les espèces dominantes sont les trois *Chrysichthys* (*C. maurus* étant le plus abondant) et des formes typiquement continentales telles *Parailia pellucida*, *Schilbe mandibularis*, *S. mystus*...

La région intermédiaire ouest correspond à peu près au secteur IV mais ne va pas plus loin à l'ouest que la digue de Jacquville en saison sèche. Elle diffère de la région maritime voisine par sa richesse spécifique moins élevée et par une plus grande stabilité environnementale et ichtyologique. La diversité spécifique et l'équitabilité élevée traduisent un bon niveau d'organisation des peuplements qui sont dominés par les formes estuariennes tant en nombre d'espèces qu'en biomasse. Bien que l'espèce la plus abondante (avec 37 % en poids des captures en pêche expérimentale), l'ethmalose domine moins nettement les peuplements qu'en région maritime et surtout qu'en région intermédiaire est. Avec 16 kg par ha de rendement en pêche expérimentale, cette région intermédiaire ouest se situe à peine au-dessus des lagunes Potou et Aghien. L'influence de la rivière Agnéby, sensible en période de crue, reste localisée à la zone de l'embouchure.

La région terminale ouest regroupe les secteurs V et VI qui au plan de la richesse et de la composition en espèces de leurs peuplements sont pratiquement identiques (coefficient de communauté de Jaccard : 0,88). Cependant, à partir de ce fonds de peuplement commun, où dominent largement les formes estuariennes, se sont organisées des communautés dont les différences structurelles sont importantes (tabl. IX). L'hypothèse d'une modification sensible des communautés naturelles liée au niveau d'exploitation halieutique élevé du secteur V paraît plausible (cf. I-4I). Les différences de rendement en pêches expérimentales et les différences de tailles des poissons capturés (plus grands en secteurs VI) semblent également aller dans ce sens. L'ethmalose n'est pas l'espèce dominante et les biomasses très élevées mesurées en secteur VI (plus de 100 kg par ha) sont principalement le fait des *Chrysichthys* et des tilapias, espèces relativement sédentaires, voire territoriales, et dont globalement la stratégie consiste à favoriser l'efficacité plutôt que la productivité (voir PIANKA, 1970).

Conclusion générale

Riche de plus de 150 espèces, l'ichtyofaune de la lagune Ébrié est bien connue dans son ensemble bien que certains points de nomenclature et de systématique restent à préciser. Cette richesse spécifique élevée par rapport à d'autres milieux aquatiques tropicaux, saumâtres ou non, ne correspond pas à l'idée reçue de pauvreté en espèces des milieux lagunaires, encore largement répandue. Elle rend compte des dimensions de la lagune Ébrié, de sa diversité morpho-édaphique, de l'importance et de la diversité des zones de contact avec les milieux voisins océaniques et continentaux couplées à un potentiel de peuplement considérable regroupant des espèces marines, continentales et estuariennes à large spectre biogéographique.

La connaissance des caractéristiques fondamentales des cycles bioécologiques des espèces a permis de les répartir en huit catégories que l'on ne peut superposer au simple tableau de leurs performances osmorégulatrices. Quatre de ces groupes, composés d'espèces largement euryhalines et eurybiotiques — les formes strictement estuariennes, les formes estuariennes d'origine marine, les formes estuariennes d'origine continentale et les formes mixtes marines-estuariennes — constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de la lagune Ébrié (mais aussi, dans une large mesure, de celle de la plupart des milieux saumâtres d'Afrique de l'Ouest).

La lagune est le siège d'une importante activité de reproduction. Plus de trente espèces s'y reproduisent, une vingtaine d'autres y effectuent la maturation de leurs produits génitaux. L'activité reproductrice est, d'une manière générale, très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant, des périodes de moindre activité centrées sur les saisons sèches ou pluvieuses suivant l'origine continentale ou marine des espèces. L'activité génésique est particulièrement développée dans le secteur maritime de la lagune, dans certaines baies notamment. L'euryhalinité de la plupart des espèces au moment de la ponte est remarquable de même que la diversité des comportements et stratégies liés à la reproduction qui, pour résumer, se traduisent par une grande plasticité et une grande adaptabilité. Les facteurs abiotiques qui contrôlent la maturation et (ou) la ponte sont nombreux et varient suivant les espèces, les principaux étant les pluies, la crue, l'étiage, la salinité, la température... (cf. I-4).

Le réseau trophique se caractérise par une très forte proportion d'espèces prédatrices (80 % environ) majoritairement peu spécialisées.

Les crustacés (crevettes pénéides et mysidacés essentiellement) entrent dans la quasi-totalité des régimes alimentaires de ces prédateurs et constituent pour les poissons de la lagune une source alimentaire capitale. Les microphages ne représentent qu'un peu plus de 20 % des espèces mais l'on y trouve quelques-unes des formes les plus abondantes de l'ichtyocénose, notamment l'ethmalose qui suivant la région lagunaire peut constituer jusqu'à 70 % de l'ichtyomasse (en secteur II).

L'importance de la voie détritique dans le réseau trophique lagunaire est à souligner de même que la rareté des chaînes trophiques linéaires et des relations prédateur/proie très déterminées. Adaptabilité et opportunisme caractérisent les comportements et stratégies alimentaires des poissons de la lagune Ébrié.

La nature des communautés et leur degré d'organisation varient suivant la région lagunaire considérée, mais aussi avec la saison. Les variations des principaux paramètres structuraux, richesse spécifique, diversité et équitabilité indiquent une évolution cohérente de l'organisation des peuplements qui progresse de l'embouchure vers les deux secteurs terminaux de la lagune. Ces derniers sont également les plus stables dans le temps, tant en ce qui concerne les facteurs environnementaux que la composition et la structure des peuplements de poissons.

Outre ces deux régions lagunaires, trois autres unités de peuplement ont été définies : une région maritime caractérisée par sa forte variabilité à toutes les échelles d'observation et deux régions dites intermédiaires dont l'une, à l'est, véritable estuaire de la Comoé, fonctionne au rythme des crues et des étiages de ce fleuve alors que l'autre, à l'ouest, n'en subit que les effets atténués. Les limites géographiques de ces secteurs varient (plus ou moins) dans le temps et il convient de prendre en considération l'évolution saisonnière des communautés en place pour définir des unités ichthyologiques cohérentes dans le temps et l'espace.

La base du peuplement de poissons est constituée de quinze à vingt espèces qui, bien que d'origine continentale ou marine plus ou moins proche, doivent être considérées comme des formes véritablement estuariennes. Ces espèces occupent l'ensemble de l'espace lagunaire en permanence, ce qui n'exclut pas des variations locales d'abondance liées à des concentrations ou des migrations internes à la lagune.

Ce fond de peuplement estuarien, par ailleurs commun à la plupart des milieux saumâtres connus d'Afrique de l'Ouest, est enrichi d'espèces marines dont le nombre et les effectifs décroissent lorsque la distance à l'embouchure augmente et d'espèces continentales, globalement moins nombreuses que les précédentes et dont l'abondance croît de manière inverse, notamment vers l'est où l'influence de la Comoé est prépondérante.

La richesse ichthyofaunistique de la lagune Ébrié, système écologique à part entière, la diversité et la complexité structurelle des communautés qui y résident peuvent être reliées à ses vastes dimensions, sa forme allongée et sa variété morphologique mais aussi et surtout aux dimensions et à la diversité de ses interfaces avec les systèmes adjacents tant continentaux que marins. La nature monosystémique des approches, liée à l'existence des frontières disciplinaires parfois nettement tranchées (hydrobiologies continentale, saumâtre et marine) a laissé un vaste terrain d'étude dans le domaine des interrelations fonctionnelles entre ces systèmes aquatiques voisins. En ce qui concerne les poissons, les voies de recherche sont multiples et l'on pourra, par exemple, chercher à préciser le degré d'isolement, ou au contraire de mélange, entre les populations des espèces amphibiotiques, ou encore le rôle et l'importance de l'éco-phase lagunaire (obligatoire ou facultative) dans le maintien des populations marines, en particulier celles faisant l'objet d'une exploitation halieutique.

- ALBARET (J.J.), 1977.— La reproduction de l'Albacore (*Thunnus albacores*) dans le golfe de Guinée. *Cah. Orstom, série Océanogr.*, 15 (4) : 389-419.
- ALBARET (J.J.), 1987.— Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 291-310.
- ALBARET (J.J.) et CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Observations d'un phénomène de maturation sexuelle précoce chez l'Ethmalose, *Ethmalosa fimbriata* Bowdich, dans une baie polluée de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (2) : 23-31.
- ALBARET (J.J.) et DESFOSSEZ (P.), 1988.— Biologie et écologie des Gerreidae (Pisces, Teleostei) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 71-88.
- ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Communication mer-lagune : impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22(1) : 71-81.
- ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1990.— Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica*, 11 (4) : 557-583.
- ALBARET (J.J.) et GERLOTTO (F.), 1976.— Biologie de l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* Bowdich) en Côte-d'Ivoire. 1. Description de la reproduction et des premiers stades larvaires. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 7 (1) : 113-133.
- ALBARET (J.J.) et LEGENDRE (M.), 1985.— Biologie et écologie des Mugilidae en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Intérêt potentiel pour l'aquaculture. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (4) : 281-303.
- ALBARET (J.J.) et MERONA (B. de), 1978.— Observations sur la faune ichtyologique du bassin de l'Agnéby (Côte-d'Ivoire). *Rap. Orstom, Bouaké*, 18 : 58 p.
- AMANIEU (M.) et LASSERRE (G.), 1982.— Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Océanol. Acta*, Actes symposium international sur les lagunes côtières, Scor/labo/Unesco, Bordeaux, 8-14 sept. 1981 : 201-213.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1980.— Reproduction et incubation buccale chez *Tylochromis jentinki jentinki* (Cichlidae). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 1-38.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1981.— Croissance de *Tylochromis jentinki jentinki* (Cichlidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 1-38.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1982a.— Aperçu sur la biologie du poisson cichlidé *Tylochromis jentinki jentinki* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanol. Acta*, Actes du symposium international sur les lagunes côtières, Scor/labo/Unesco, Bordeaux, 8-14 septembre 1981 : 215-220.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1982b.— Biologie, écologie et pêche de *Tylochromis jentinki jentinki* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Univ. de Bretagne Occidentale, Brest, thèse 3^e cycle, Sci. Nat., 156 p.
- AMON KOTHIAS (J.B.) et DIA (A.K.), 1977.— Annexe I. Étude de la croissance des juvéniles de mâchoirons (*Chrysichthys walkeri*). *Cent. Rech. Océanogr.*, Abidjan, 6 p.
- BLABER (S.J.M.), 1988.— Fish communities of South-East African coastal lakes. In : C. Levêque, M.N. Bruton, G.W. Ssentongo (éd.), *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. Paris, *Trav. et Doc. de l'Orstom* n° 216 : 351-362.
- BLABER (S.J.M.) et WHITFIELD (A.K.), 1977.— The feeding ecology of juvenile mullet (Mugilidae) in South-East African estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 277-284.
- BLACHE (J.), CADENAT (J.) et STAUCH (A.), 1970.— Clés de détermination des poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental, entre le 20^e parallèle nord et le 15^e parallèle sud. Paris, Orstom, *Faune Tropicale*, n° 18, 479 p.

- BOULENGER (G.A.), 1911.— Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History), vol. 2. Londres, 529 p.
- CADENAT (J.), 1954.— Notes d'ichtyologie ouest-africaine. VII- Biologie. Régime alimentaire. *Bull. Ifan*, 16 (2) : 564-583.
- CAR (W.E.S.) et ADAMS (C.A.), 1973.— Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Trans. Amer. Fish. soc.*, 3 : 511-540.
- CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.) et LÉVÊQUE (C.), 1983.— Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. Dr. W. Junk Publishers, 579 p.
- CAVERMIÈRE (A.), 1982.— Les espèces du plateau continental ivoirien. Biologie et exploitation. Thèse Univ. Aix-Marseille-II, vol. I, 415 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (4) : 373-397.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1993.— L'exploitation de la lagune Aby (Côte-d'Ivoire) par la pêche artisanale. Dynamique des ressources, de l'exploitation et des pêcheries. Thèse doct., Univ. Montpellier-II, 407 p.
- CHAUVET (C.), 1972.— Note préliminaire à l'étude des stocks de poissons du genre *Chrysichthys* des lagunes et rivières de la Côte-d'Ivoire. *Tethys*, 4 (4) : 981-988.
- CHAVEZ (E.A.), 1979.— Analisis de la Comunidad de una laguna costera en la costa sur occidental de Mexico. *Ann. Centro Cienc. Mar. Limnol., Mexico*, 6(2) : 15-44.
- DAGET (J.), 1976.— Les modèles mathématiques en écologie. Collection d'écologie, n° 8. Paris, Masson, 172 p.
- DAGET (J.) et DURAND (J.R.), 1968.— Étude du peuplement de poissons d'un milieu saumâtre tropical poikilohalin : la baie de Cocody en Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 91-111.
- DAGET (J.) et ILTIS (A.), 1965.— Poissons de Côte-d'Ivoire. *Mém. Ifan*, 74, 385 p.
- DAGET (J.), GOSSE (J.P.) et THYS VAN DEN AUDENAERDE (D.F.E.), 1984.— Cloffa 1 - Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 1. Mrac-Orstom, 410 p.
- DAGET (J.), GOSSE (J.P.) et THYS VAN DEN AUDENAERDE (D.F.E.), 1986.— Cloffa 2 - Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 2. Mrac-Orstom, 520 p.
- DAY (J.W.) et YANEZ-ARANCIBIA (A.), 1982.— Coastal Lagoons and Estuaries, Ecosystem Approach. *Ciencia interamericana (Mar. Sci.)*, vol. 22, (1-2) : 11-26.
- DIA (A.K.), 1975.— Détermination de l'âge des mâchoirons (*Chrysichthys nigrodigitatus*). Première estimation de la croissance. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 139-151.
- DIA (A.K.), 1982.— Étude de la croissance des juvéniles de *Chrysichthys walkeri* (Günther) en fonction de la densité. *Aquaculture*, 27 : 187-195.
- DURAND (J.R.) et LOUBENS (G.), 1970.— Observations sur la sexualité et la reproduction de *Alestes baremoze* du bas Chari et du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 (2) : 61-81.
- FAGADE (S.O.) et OLANIYAN (C.I.O.), 1973.— The food and feeding interrelationships of the fishes of Lagos lagoon. *J. Fish. Biol.*, 5 : 205-227.
- FANTODJI (A.) et N'DIAYE (A.S.), 1981.— Étude de la reproduction chez *Pomadasys jubelini*. I-Évolution et organisation des gonades au cours de l'année. *Ann. Univ. Abidjan, sér. C (Sci.)*, 17 : 141-149.
- FENCHEL (T.), 1971.— Aspects of decomposer food chains in marine benthos. *Verb. dt. Zool. Ges.*, 65 : 14-23.
- FISCHER (W.), BIANCHI (G.) et SCOTT (W.B.), 1981.— Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche, Atlantique Centre-Est.
- GARCIA (S.) et ALBARET (J.J.), 1977.— Utilisation de la relation sex-ratio/taille pour la décomposition par sexe des structures démographiques. *Cah. Orstom sér. Océanogr.*, 15 (4) : 83-87.

- GERLOTTO (F.), 1976.— Biologie d'*Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte-d'Ivoire. II - Étude de la croissance en lagune par la méthode de Petersen. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 7 (2) : 1-27.
- GERLOTTO (F.), 1979.— Biologie de *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte-d'Ivoire. III - Étude des migrations en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (2) : 3-41.
- GOURENE (G.), 1988.— Révision systématique des Clupeidae d'eau douce de l'ouest et du centre africain : morphologie, biométrie, ostéologie et zoogéographie des genres *Pellonula*, *Odaxothrissa*, *Cynothrissa*, *Poecilothrissa* et *Microthrissa*. Thèse doct. de l'INP de Toulouse, 288 p.
- GUÉLORGET (O.) et PERTHUISOT (J.P.), 1983.— Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Paris, Presses de l'École normale supérieure, 138 p.
- HEM (S.), 1986.— Premiers résultats sur la reproduction contrôlée de *Chrysichthys nigrodigitatus* en milieu d'élevage. PUDOC Wageningen (Hollande) Colloque FIS, Aquaculture en Afrique, Kisumu (Kenya) : 7-11 oct. 1985 : 189-205.
- HIÉ DARÉ (J.P.), 1980.— Régime alimentaire de la phase lagunaire d'*Elops lacerta* (C.V., 1846). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (1) : 73-83.
- HIÉ DARÉ (J.P.), 1982.— Croissance de la phase lagunaire d'*Elops lacerta*. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (1) : 53-72.
- KIENER (A.), 1978.— Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Masson, Coll. *Biologie des Milieux Marins*, 220 p.
- KONAN (A.), 1983.— Régime alimentaire de deux espèces de *Chrysichthys* en lagune (Côte-d'Ivoire). Mém. d'ing. Ensar, spécialité halieutique, 28 p.
- LANCE (G.N.) et WILLIAMS (W.T.), 1967.— A general theory of classificatory sorting strategies. 1- Hierarchical systems. *Comp. J.*, 9 : 373-380.
- LANCE (G.N.) et WILLIAMS (W.T.), 1966.— Computer programs for hierarchical polythetic classification ("similarity analysis"). *Comp. J.* : 60-64.
- LASSERRE (G.), 1979.— Bilan de la situation des pêches aux Pangalanes Est (zone Tamatave - Andevoranto) et au lac Anony : perspective et aménagement. Rapport PNUD, FAO, MAG. 76/002.
- LEGENDRE (L.), 1973.— Phytoplankton organization in Baie des Chaleurs (Gulf of St Lawrence). *J. Ecol.* : 135-149.
- LEGENDRE (L.) et LEGENDRE (P.), 1984.— Écologie numérique. Tome 1- Le traitement multiple des données écologiques. 2^e éd., Paris, Masson et Presses de l'Univ. de Québec, 260 p.
- LEGENDRE (M.), 1983.— Observations préliminaires sur la croissance et le comportement en élevage de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppell, 1852) et de *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. rech. Océanogr. Abidjan*, 14 : 1-36.
- LEGENDRE (M.), 1986.— Influence de la densité, de l'élevage monosexé et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage-enclos en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (1) : 19-30.
- LEGENDRE (M.), 1986.— Seasonal changes in sexual maturity and fecundity, and HCG-induced breeding of the catfish, *Heterobranchus longifilis* Val. (Clariidae), reared in Ébrié lagoon (Ivory Coast). *Aquaculture*, 55 : 201-213.
- LEGENDRE (M.) et ALBARET (J.J.), 1991.— Maximum observed length as an indicator of growth rate in tropical fishes. *Aquaculture*, 94 : 327-341.
- LEGENDRE (M.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Suitability of brackish water tilapia species from the Ivory Coast. *Aquat. Living Res.*, 2 : 71-79.

- LE LOEUFF (P.) et INTÈS (A.), 1973.— Note sur le régime alimentaire de quelques poissons démersaux de Côte-d'Ivoire. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 4 (2) : 17-44.
- LONGHURST (A.), 1957.— The food of the demersal fish of a West African estuary. *J. Anim. Ecol.*, 26 : 369-387.
- LONGHURST (A.), 1965.— A survey of the fishery resources of the eastern Gulf of Guinea. *J. cons. CIEM*, 29 (3) : 302-333.
- LOUBENS (G.), 1966.— Peuplement en poissons des eaux saumâtres et son origine. Deuxième thèse, Fac. Sciences, Paris, 39 p. {miméo}.
- MASLIN-LENY (Y.), ALBARET (J.J.), BIGORNE (R.), HERBINET (P.), LÉVÊQUE (C.), MERONA (B. de) et PAUGY (D.), 1978.— Évolution des peuplements ichthyologiques du Comoé depuis son traitement à l'Abate. *Rap. Orstom, Bouaké*, 23, 65 p.
- MILLARD (N.A.H.) et HARRISON (A.D.), 1952.— The ecology of south african estuaries. Part V- Richard's Bay. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, XXXIV : 157-179.
- MORIARTY (D.J.W.), 1976.— Quantitative studies on bacteria and algae in the food of the mullet *Mugil cephalus* L. and the prawn *Metapenaeus bennettiae* (Racek and Dall). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 22 : 131-143.
- NIELAND (H.), 1980.— Qualitative and quantitative aspects of the food of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in the Ébrié lagoon (Ivory Coast). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (1) : 85-95.
- ODUM (E.P.) et DE LA CRUZ (A.A.), 1963.— Detritus as a major component of ecosystems. *AISBS Bull.*, 13 (3) : 39-40.
- OLIVEIRA (A.M.E.), 1976.— Composição e distribuição da ictiofauna, nas águas estuarinas do rio Jaguaribe (Ceara - Brasil). *Arq. Ciên. Mar*, 16 (1) : 9-18.
- PAUGY (D.), BIGORNE (R.), ALBARET (J.J.), HERBINET (P.), MASLIN-LENY (Y.), LÉVÊQUE (C.) et MERONA (B. de), 1979.— Observations sur la faune ichthyologique du Sassandra (Côte-d'Ivoire) avant son traitement à l'Abate. *Rap. Orstom, Bouaké*, 30, 106 p.
- PAUGY (D.) et LÉVÊQUE (C.), 1977.— Observations sur la faune ichthyologique du Bandama en aval du barrage de Kossou (Côte-d'Ivoire). *Rap. Orstom, Bouaké*, 12, 63 p.
- PAULY (D.), 1975.— On the ecology of a small West-African lagoon. *Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch.*, 24 : 46-62.
- PAYNE (A.L.), 1978.— Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet (Mugilidae) and tilapia (Cichlidae). *J. Fish. Biol.*, 13 : 627-629.
- PELLEGRIN (J.), 1911.— Poissons de l'Afrique occidentale française. Mission Gruvel. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 36 : 182-186.
- PELLEGRIN (J.), 1920.— Poissons des lagunes de la Côte-d'Ivoire, description de deux espèces nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 45 : 115-121.
- PIANKA (E.R.), 1970.— On r- and k- selection. *Amer. Natur.*, 104 : 592-597.
- POLL (M.), 1973.— Nombre et distribution géographique des poissons d'eau douce africains. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 150, Écologie générale, 6 : 113-128.
- RESENDEZ-MEDINA (A.), 1979.— Estudios ictiofaunísticos en lagunas costeras del golfo de Mexico y mar Caribe, entre 1966 y 1978. *An. Inst. Biol. Nal. Auton. Mexico*, 50, ser. Zool., (1) : 633-646.
- RESENDEZ-MEDINA (A.), 1981.— Peces colectados en el sistema lagunar al Carmen-Machona-Redonda, Tabasco, Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Mexico* (1980), ser. Zool. (1) : 477-504.
- RISCH (L.), 1981.— Note sur la réhabilitation de *Chrysichthys maurus* (Cuvier et Valenciennes, 1839) (Pisces, Bagridae). *Rev. Zool. afr.*, 95 (2) : 409-416.

- RISCH (L.), 1986.— Het genus *Chrysichthys* Bleeker, 1858 en aanverwante genera (Pisces, Siluriformes, Bagridae). Thèse de doc. d'État, Univ. Catholique de Louvain (K.U.L.), 506 p. + ann.
- SAUVAGE (H.E.), 1882.— Notice sur les poissons du territoire d'Assinie (Côte d'Or). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 7 : 315-325.
- TEUGELS (G.G.), 1986.— A systematic revision of the African species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, 247, 199 p.
- TEUGELS (G.G.), LÉVÊQUE (C.), PAUGY (D.) et TRAORÉ (K.), 1988.— État des connaissances sur la faune ichthyologique des bassins côtiers de Côte-d'Ivoire et de l'Ouest du Ghana. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (3) : 239-274.
- TRÉBAOL (L.), 1987.— Recherches sur *Trachinotus teraia* (Carangidae). Recherches en aquaculture sur les principales espèces de poissons lagunaires en Côte-d'Ivoire. Rapport final. Orstom-CRO Abidjan : 91-123.
- TREWAVAS (E.), 1983.— Tilapine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danikalia*. *British Museum (Nat. Hist.)*, 878, 583 p.
- WARBUTON (K.), 1978.— Community structure, Abundance and Diversity of Fish in a Mexican Coastal Lagoon System. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7 : 497-519.



LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES

Pierre CAUMETTE, Daniel GUIRAL et Jean-Pascal TORRETON

Introduction

Les milieux lagunaires, zones de rencontre ou de transition, sont naturellement des lieux de grande fécondité et de productivité. Leur étude microbiologique se justifie d'autant plus que ces milieux, très attractifs sur un plan socio-économique, sont soumis à des apports croissants de matériel organique provoquant souvent une eutrophisation intense (CAUMETTE, 1988a).

Divers travaux ont montré que les milieux lagunaires sont des sites de forte productivité et d'intenses activités bactériennes, quel que soit le groupe bactérien étudié. En effet, les apports continentaux et marins stimulent les différents groupes bactériens aérobies et anaérobies qui interviennent dans la minéralisation de la matière organique et dans la transformation des composés minéraux, notamment aux interfaces (MANDELLI, 1981 ; KRUMBEIN, 1981 ; POSTMA, 1981). Ainsi le métalimnion entre l'eau aérée et l'eau anoxique des lagunes stratifiées (SOROKIN et DONATO, 1975 ; GORLENKO *et al.*, 1978 ; MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978) ou l'interface eau aérée - sédiment anoxique dans les lagunes peu profondes (CAUMETTE, 1986 ; JORGENSEN *et al.*, 1987 ; STAL *et al.*, 1985) sont des zones de transition très favorables à l'installation de communautés bactériennes spécialisées tirant profit des deux milieux formant l'interface. Ces communautés jouent un rôle important dans le fonctionnement global de l'écosystème en contribuant au recyclage des composés minéraux (KRUMBEIN, 1981 ; BLACKBURN, 1983 ; JORGENSEN, 1983).

Dans le cycle du carbone, les bactéries interviennent à deux niveaux : en tant que producteurs de biomasse, elles contribuent au premier maillon de la chaîne trophique en complément de la production microalgale ; en minéralisant la matière organique, elles permettent le recyclage de la matière et de l'énergie sous une forme minérale potentiellement utilisable par les organismes autotrophes et photosynthétiques.

APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE

Deux niveaux d'analyse peuvent être envisagés pour étudier le compartiment bactérien dans un milieu aquatique. Ces deux approches complémentaires répondent à des questions différentes et ne donnent pas des résultats directement comparables.

L'**approche qualitative**, historiquement la première à s'être développée, consiste à isoler les bactéries sur des milieux de croissance les moins sélectifs possibles, permettant le dénombrement, l'isolement et l'identification d'une partie des espèces bactériennes présentes dans le milieu. Par ailleurs, l'utilisation de milieux de culture spécifiques permet le dénombrement de types bactériens présentant un métabolisme particulier (bactéries photosynthétiques, sulfatoréductrices, méthanogènes...). L'obtention de souches bactériennes pures permet leur étude physiologique (nature des substrats utilisés ou utilisables, optima physico-chimiques de croissance...) susceptible de fournir des informations sur le fonctionnement des communautés bactériennes *in situ*. Les dénombrements (exprimés en unités formant colonie ou UFC) effectués par ces méthodes indirectes (et les mesures de production qui en découlent) doivent toutefois être exploités avec prudence dans un but quantitatif, tant les biais sont importants (VAN ES et MEYER-REIL, 1982). Cependant, la bonne reproductibilité de ces estimations indirectes autorise la comparaison avec d'autres milieux ou à d'autres époques sur un même site.

Une **approche plus quantitative** s'est développée plus récemment. Celle-ci a pour principe de mesurer le plus directement possible la biomasse et la production bactériennes. Les dénombrements peuvent être effectués par microscopie en épifluorescence (HOBBIE *et al.*, 1977) en discriminant éventuellement les bactéries actives vis-à-vis d'un substrat (TABOR et NEIHOFF, 1982 ; DOUGLAS *et al.*, 1987) ou présentant une activité respiratoire (ZIMMERMAN *et al.*, 1978). Les dénombrements effectués par cette méthode montrent des différences de 1 à 4 ordres de grandeur avec les techniques de dénombrements par UFC (VAN ES et MEYER-REIL, 1982). Cet aspect quantitatif est encore limité, à la fois par l'imprécision de l'estimation du volume bactérien moyen (la taille des bactéries étant proche des limites de résolution en microscopie optique), et par l'incertitude sur le facteur de conversion du volume bactérien en terme de biomasse. Cette dernière incertitude se retrouve également dans l'étude d'autres niveaux trophiques (phytoplancton, microzooplancton...). Les mesures de production de biomasse bactérienne sont de plus en plus fréquemment effectuées par la mesure de l'incorporation d'un substrat marqué radioactivement après étalonnage empirique avec la croissance bactérienne (KIRCHMAN *et al.*, 1982). Parmi ces substrats, la thymidine, précurseur de la synthèse d'ADN, couplée à la multiplication cellulaire, est plus particulièrement utilisée (FUHRMAN et AZAM, 1982). Ces techniques présentent l'avantage de requérir des temps d'incubation très courts (de l'ordre de 30 minutes) pendant lesquels le peuplement bactérien a toutes les chances de conserver sa diversité originale.

Ces deux types d'approches, associées à des mesures d'activités respiratoires (consommation ou production de O_2 , H_2S , NO_3^- , etc.) ont été utilisées séquentiellement dans le milieu lagunaire ivoirien. La seconde approche a été, pour l'instant, pratiquement limitée à la baie de Biétri et est en cours d'application sur d'autres sites.

APPROCHE GÉOGRAPHIQUE

L'étude globale du compartiment bactérien dans l'optique d'une généralisation à l'ensemble de l'écosystème lagunaire Ébrié étant irréaliste, une approche ponctuelle, en divers sites, a été privilégiée. Choisis pour leur originalité ou leur représentativité d'une région lagunaire, les différents sites d'étude (fig. 1) se répartissent ainsi :

- Deux sites dans la partie continentale de la lagune, la plus éloignée de la communication avec l'océan. Ces deux sites correspondent aux baies de Toupah (station 3) et Tiegba (station. 4) qui présentent en commun une faible salinité (1 à $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) et une bathymétrie équivalente (4 à $4,5 \text{ m}$). Elles se différencient par leur niveau de pollution et la nature de leurs apports allochtones. La station 3 se

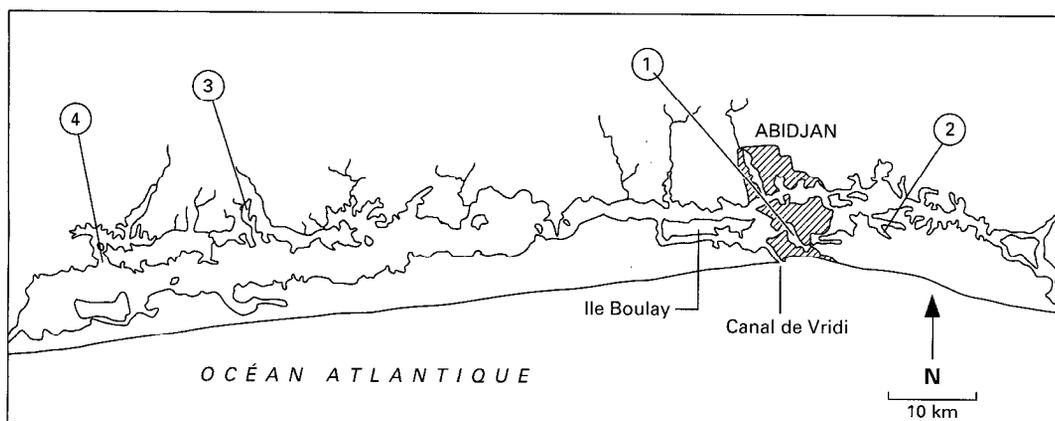


Figure 1

Emplacement des stations de prélèvement pour les analyses bactériologiques en lagune Ébrié : 1) baie de Biétri ; 2) baie de Abou-Abou ; 3) baie de Toupah ; 4) baie de Tiegba.

situé dans une baie très polluée par les effluents organiques d'une usine de traitement de latex. La station 4 est, elle, faiblement polluée par des rejets domestiques provenant du village lacustre de Tiegba.

— Deux sites ont été étudiés dans la partie la plus estuarienne de la lagune, au voisinage de la communication avec l'océan. Ce sont les baies de Biétri (st. 1) et de Abou-Abou (st. 2) correspondant à des fosses de profondeurs respectives 8 m et 24 m.

Ces deux sites présentent une stratification de la colonne d'eau durant la majeure partie de l'année (cf. III-2) et sont représentatifs des zones profondes de la zone estuarienne de la lagune.

Caractérisation et activités des différents groupes bactériens étudiés

LA RÉGION ESTUARIENNE DE LA LAGUNE

Eaux oxygénées

Bactéries hétérotrophes aérobies (BHA)

Abondances et description des communautés

Le fonctionnement de la partie estuarienne de la lagune Ébrié est conditionné par l'alternance très marquée des apports continentaux et marins, au rythme des saisons et, dans une moindre mesure, des marées océaniques. Il s'ensuit des variations importantes des paramètres abiotiques (CAUMETTE, 1987) ainsi que des communautés bactériennes (fig. 2). Les dénombrements ont été effectués par comptage des colonies sur milieu de culture gélosé (unité formant colonie ou UFC) et ne représentent donc que les bactéries hétérotrophes aérobies capables de se développer sur les milieux de culture utilisés. Ils ont été réalisés, d'une part, en présence de 3 % de NaCl (milieu *Marine Agar* ou MA), d'autre part, sans NaCl (milieu *Nutrient Agar* ou NA). Le rapport des nombres de colonies obtenues sur ces deux milieux de culture met en évidence le changement important qui intervient dans les eaux de surface en début de saison sèche (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). L'arrivée des eaux marines s'y traduit, en effet, par une nette augmentation du rapport MA/NA qui, par exemple, à la station 1, passe de 1 à 100 en janvier-février.

Les moyennes annuelles des dénombrements bactériens sur les deux milieux de culture (tabl. I) montrent bien l'influence marine nettement marquée dans les eaux de la station 1 où les nombres les plus élevés ont été estimés sur le milieu de culture MA.

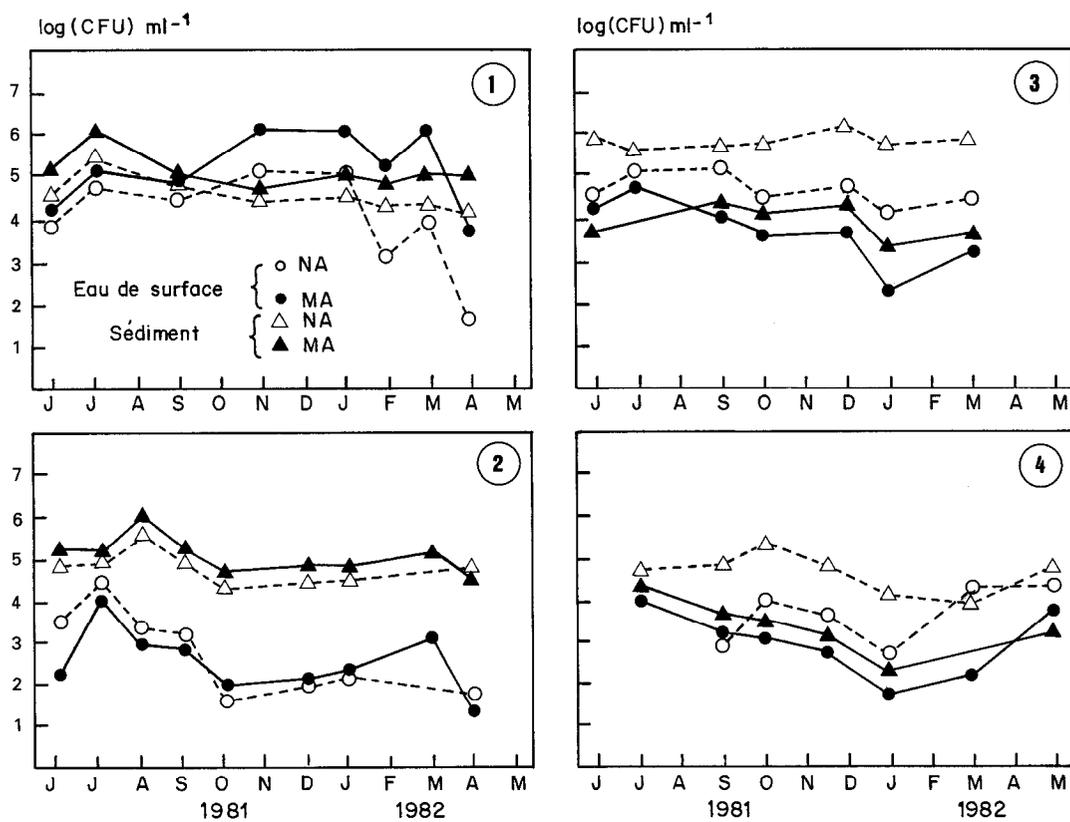


Figure 2

Dénombrement des bactéries hétérotrophes aérobies par comptage des colonies sur le milieu *Marine Agar* (salé MA) et sur le milieu *Nutrient Agar* (non salé NA) dans l'eau de surface et les sédiments des stations 1, 2, 3 et 4 entre juin 1981 et mai 1982.

L'activité potentielle de la communauté bactérienne a été estimée à partir de cultures pures issues des dénombrements. Le pourcentage des souches isolées capables d'utiliser un substrat donné est reporté sur la figure 3. Parmi les sucres testés, le glucose est le substrat le plus utilisé par les communautés bactériennes isolées des différentes zones de la lagune Ébrié, bien que le pourcentage de souches l'utilisant soit toujours faible (10 à 40 %). Dans les eaux de surface de la zone estuarienne, la majorité des bactéries isolées correspond à des bacilles Gram- à métabolisme strictement oxydatif (70 à 90 %, fig. 3 et 4). Cette observation se rapproche de celles obtenues sur différentes communautés analysées dans d'autres milieux lagunaires (BALEUX et BALEUX, 1979 ; TROUSSELLIER et BALEUX, 1981 ; TROUSSELLIER 1987 ; LOMBARDO

TABLEAU I

Moyennes annuelles de dénombrements bactériens (BHA) dans les eaux de surface et les sédiments des quatre stations étudiées dans la lagune Ébrié (d'après CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

	Station	1 (Biétri)	2 (Abou-Abou)	3 (Toupah)	4 (Tiegba)
Eau de surface	<i>Marine Agar</i>	10^5	10^3	$6 \cdot 10^3$	$8 \cdot 10^2$
	<i>Nutrient Agar</i>	$4 \cdot 10^4$	10^3	$7 \cdot 10^4$	$4 \cdot 10^3$
Sédiments	<i>Marine Agar</i>	$3 \cdot 10^5$	10^5	$8 \cdot 10^3$	$5 \cdot 10^3$
	<i>Nutrient Agar</i>	$5 \cdot 10^4$	$8 \cdot 10^4$	$6 \cdot 10^5$	$6 \cdot 10^4$

Valeurs exprimées en UFC.ml⁻¹

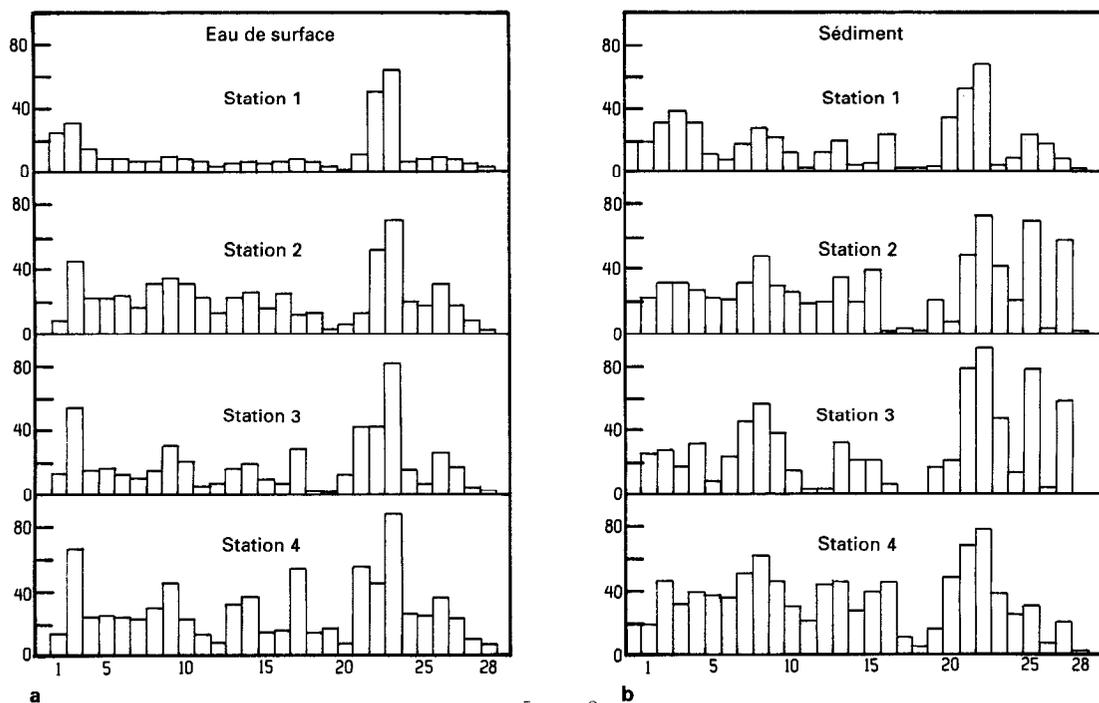


Figure 3

Pourcentages des réponses positives aux 28 tests physiologiques et biochimiques (Api System 20B) réalisés sur toutes les souches isolées dans les eaux de surface et les sédiments des stations 1, 2, 3 et 4 entre juin 1981 et avril 1982 (1 000 souches testées).

- | | | |
|--|------------------------------------|------------------------------|
| 1 : hydrolyse de la gélatine | 10 : oxydation de l'amidon | 20 : utilisation du citrate |
| 2 : réduction du nitrate | 11 : oxydation du rhamnose | 21 : cytochrome-oxydase |
| 3 : oxydation du lactose (galactosidase) | 12 : oxydation du galactose | 22 : catalase |
| 4 : oxydation du saccharose | 13 : oxydation du mannose | 23 : fermentation d'un sucre |
| 5 : oxydation de l'arabinose | 14 : oxydation du sorbitol | 24 : mobilité |
| 6 : oxydation du mannitol | 15 : oxydation du glycerol | 25 : coloration de Gram |
| 7 : oxydation du fructose | 16 : hydrolyse de l'urée | 26 : forme de coque |
| 8 : oxydation du glucose | 17 : production d'indole | 27 : présence d'une spore |
| 9 : oxydation du maltose | 18 : production d'H ₂ S | 28 : pigment diffusible |
| | 19 : production d'acétoïne | |

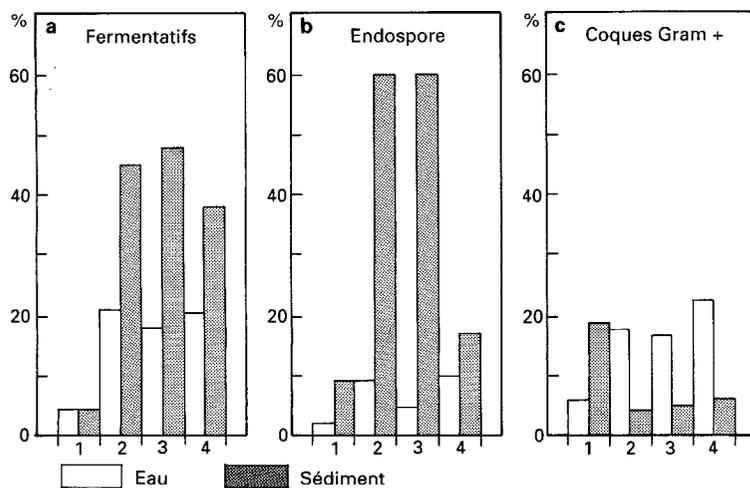


Figure 4
Pourcentages de bactéries capables d'un métabolisme fermentatif (a), possédant une endospore (b), en forme de coque (c) parmi les souches de bactéries hétérotrophes aérobies isolées des eaux de surface et des sédiments des stations 1, 2, 3 et 4 (juin 1981 à avril 1982).

et al., 1983) ou dans le milieu marin (BENSOUSSAN et BIANCHI, 1983 ; MURCHELANO et BROWN, 1970). Les genres les plus souvent isolés sont *Pseudomonas*, *Flavobacterium* et *Alcaligenes* (tabl. II), bactéries les plus communément isolées dans l'environnement marin (BIANCHI, 1973 ; BIANCHI et al., 1979). Ces trois genres dominent la communauté bactérienne isolée, plus particulièrement au cours de la saison sèche.

Au cours de la saison des pluies, dans les eaux estuariennes de la lagune, les pourcentages de bactéries entériques et de *Agrobacterium* deviennent assez élevés, mettant en évidence l'importance du lessivage des sols et des cités environnantes sur la qualité des eaux lagunaires (cf. III-1).

L'alternance des eaux marines et des eaux douces dans la zone estuarienne joue un rôle important sur les activités et sur la structure des communautés bactériennes. VALDES et ALBRIGHT (1981) ont montré que les bactéries marines étaient capables de survivre dans un environnement d'eau douce et que les bactéries des rivières étaient, par contre, lysées dans l'environnement marin. Ainsi, pendant la saison des pluies et des crues, les bactéries d'origine continentale coexistent avec les bactéries marines installées dans l'eau lagunaire depuis la saison sèche précédente. En station 1, la diversité bactérienne, estimée par l'indice d'équitabilité (ATLAS et BARTHA, 1981), est ainsi plus élevée au cours de la saison des pluies et des crues ($E = 0,26$) que pendant la saison sèche ($E = 0,16$; CAUMETTE, non publié).

Biomasse totale et production de biomasse bactérienne

En baie de Biétri, au cours de la période de stratification des eaux (cf. III-2), l'abondance totale déterminée par comptage en épifluorescence oscille autour d'une moyenne de $1,8 \cdot 10^7$ cellules \cdot ml⁻¹ dans l'épilimnion oxygéné. Le volume cellulaire moyen est estimé à $0,162 \mu\text{m}^3$ par bactérie. En utilisant le facteur de conversion de $1,06 \cdot 10^{-13}$ g de carbone par μm^3 (NAGATA, 1986), on peut estimer la biomasse bactérienne moyenne à 309 mg de carbone \cdot l⁻¹ dans l'épilimnion (TORRETON et al., 1989), soit environ 1/6 de la biomasse phytoplanctonique moyenne au cours de la même période. La production de biomasse, estimée par la mesure de l'incorporation de thymidine tritiée dans le matériel cellulaire acido-précipitable, est en moyenne de 1,38 mg de carbone (mg C) \cdot l⁻¹ \cdot j⁻¹, soit, exprimée par unité de surface, 4,5 g C \cdot m² \cdot j⁻¹ (sur environ 3 m de couche oxygénée). Le taux de croissance de la population totale est donc de 0,24 h⁻¹ correspondant à un temps de renouvellement moyen de la biomasse de

TABLEAU II
Pourcentage des principaux genres de bactéries hétérotrophes aérobies isolées des eaux et des sédiments des quatre stations de prélèvements en lagune Ébrié

Genres	1		2		3		4	
	a	b	a	b	a	b	a	b
<i>Flavobacterium</i>	25,1	27,4	20,5	2,7	15,4	15,2	16,2	30,7
<i>Pseudomonas</i>	21,7	5,5	2,4	-	5,1	-	8,1	2,3
<i>Alcaligenes</i>	12,6	6,8	8,4	-	4,3	-	6,6	-
<i>Agrobacterium</i>	10,3	5,6	6,6	-	15,4	2,8	-	-
<i>Corynebacterium</i>	-	-	-	-	-	2,8	-	-
<i>Kurthia</i>	-	-	2,4	-	1,7	9,8	1,5	-
<i>Cellulomonas</i>	-	-	-	-	1,7	-	-	-
<i>Bacillus</i>	1,1	5,6	4,2	47,3	-	33,7	8,8	9,1
<i>Micrococcus</i>	5,1	9,6	9,6	-	12,8	2,2	20,6	3,4
<i>Staphylococcus</i>	-	-	3,6	4,1	-	-	-	-
<i>Escherichia/Klebsiella</i>	2,3	-	10,8	-	12,8	15,2	2,2	-
<i>Actinobacillus</i>	1,7	-	-	-	-	-	1,5	-
<i>Vibrio/Aeromonas</i>	-	-	-	-	-	-	3,7	4,5
Autres Enterobacteriaceae	-	-	-	5,4	-	-	5,1	20,5
Bactéries non groupées	20,1	39,5	31,5	40,5	30,8	18,3	20,6	29,5

a = % eau de surface ; b = % sédiments ; - = genre non isolé

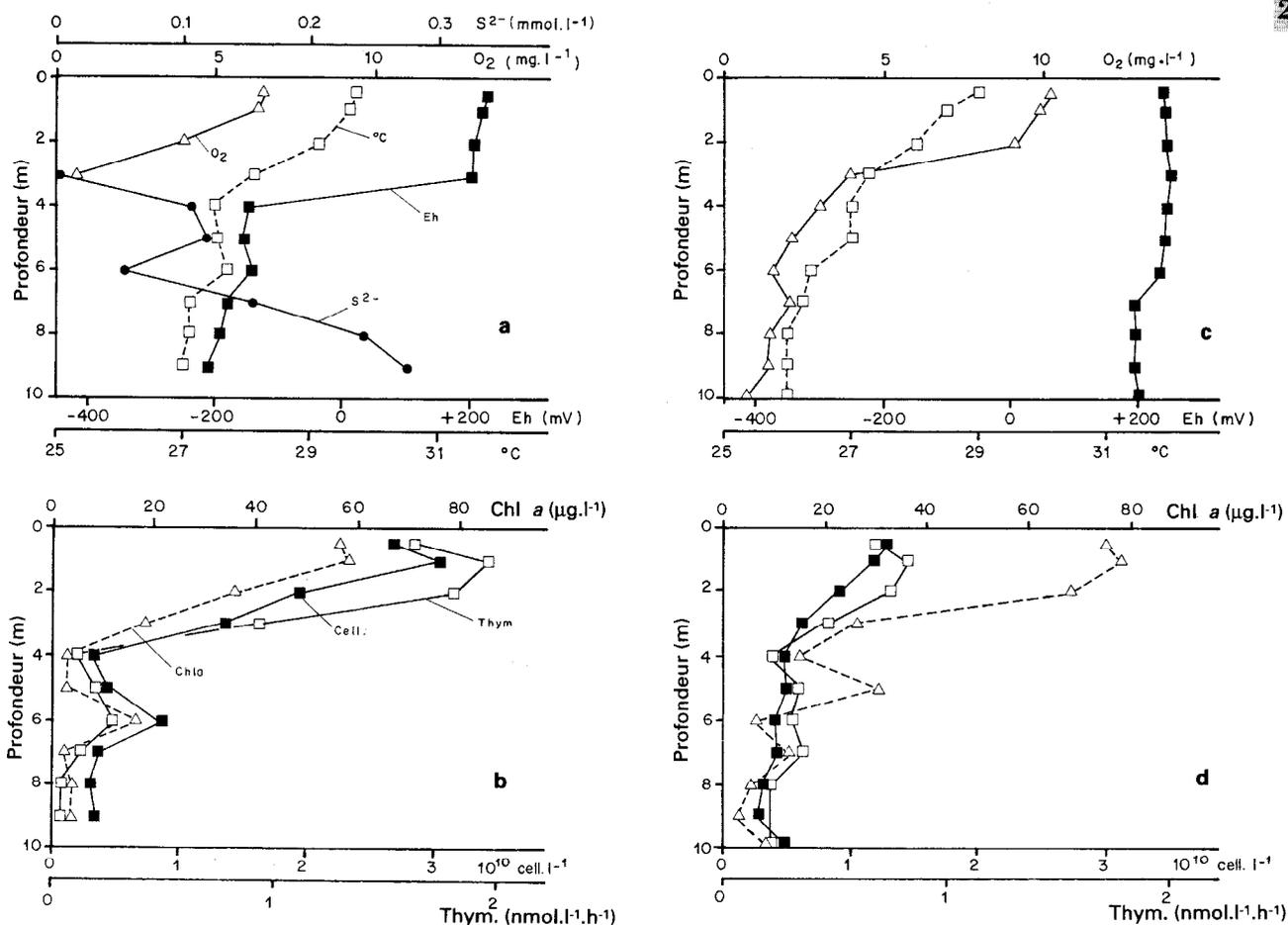


Figure 5

Température, potentiel redox (Eh), concentrations en oxygène et en sulfures en période de stratification (a) et en période holomictique (c). Concentrations en chlorophylle *a*, biomasse bactérienne totale et incorporation de thymidine en période de stratification (b) et en période holomictique (d), dans la colonne d'eau de la baie de Biétri (d'après TORRETON *et al.*, 1988).

3,2 heures. Ces valeurs, parmi les plus fortes citées dans la littérature, mettent en évidence le caractère eutrophe de cette baie, encore accentué par la température moyenne élevée. Dans cette baie, stratifiée la majeure partie de l'année (*cf.* III-2), biomasses et productions bactériennes décroissent rapidement avec la profondeur pour atteindre un minimum en conditions anoxiques (fig.5).

Zones profondes anoxiques

Présentation générale

Pendant la saison des pluies et des crues, les eaux continentales envahissent la lagune jusqu'à la communication avec la mer et se déversent dans la zone marine côtière. Le mois de décembre est une période de transition, prélude à la saison sèche qui s'étend de janvier à avril. Au cours de cette dernière, les eaux marines pénètrent dans la lagune et la salinité des eaux de surface augmente notablement. Les zones profondes de la lagune piègent les eaux marines qui s'y maintiennent pendant la période de pluies et de crues entraînant une stratification de la colonne d'eau. Les zones estuariennes profondes de la lagune Ébrié sont ainsi des milieux monomictiques chauds présentant de longues périodes de stratification

(7 à 8 mois). L'homogénéisation s'effectue au cours de la période sèche coïncidant avec l'étiage de la Comoé.

Au cours de la période de stratification étudiée, la halocline se situait entre 3 et 4 m de profondeur en station 1, et entre 5 et 7 m en station 2 (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Dans cette situation, les eaux profondes constituent des milieux relativement fermés, dont les échanges avec les eaux susjacentes sont restreints et conditionnés par l'intensité du gradient de densité entre l'épilimnion et l'hypolimnion (CAUMETTE, 1987). Dans l'hypolimnion, la consommation rapide de l'oxygène provoque l'anoxie des eaux et permet l'installation de communautés bactériennes anaérobies. Ces milieux sont ainsi très riches en hydrogène sulfuré (en général 0,5 à 100 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), en ammoniacque et en phosphore issus des activités bactériennes lors des processus de fermentation, de sulfatoréduction et d'ammonification (CAUMETTE, 1984).

En baie de Abou-Abou les teneurs en sulfure n'ont jamais dépassé 30 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, alors qu'en baie de Biétri, des concentrations bien supérieures, de l'ordre de 300 à 400 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, ont pu être mesurées. Toutefois, des valeurs encore plus élevées ont déjà été reportées pour des milieux stratifiés (TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; SOROKIN, 1970 ; GORLENKO *et al.*, 1974 ; ROMANENKO *et al.*, 1976).

Dans les eaux des deux stations étudiées, la halocline coïncide généralement avec l'oxycline et la redoxcline, et entraîne une partition très nette des composés chimiques réduits et oxydés. Au niveau de l'interface, le sulfure et l'oxygène diffusent selon des gradients opposés et peuvent coexister dans une strate de quelques dizaines de centimètres. Dans les eaux profondes s'accumulent des composés réduits issus des métabolismes bactériens tels que l'ammoniacque, classiquement observé pour ce type de milieu (TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; SOROKIN et DONATO, 1975 ; HAMNER *et al.*, 1982).

Toutes les analyses des paramètres physiques et chimiques font apparaître le phénomène de mélange des eaux au cours de la période sèche et la diffusion de l'oxygène dans les eaux profondes, aux dépens du sulfure (ARFI *et al.*, 1989 ; CAUMETTE, 1987). Au début de la période de mélange des eaux, les composés accumulés dans les eaux profondes se distribuent dans toute la colonne d'eau, entraînant une désoxygénation passagère des eaux de subsurface de la baie de Biétri. En baie de Abou-Abou, la diffusion de l'oxygène dans les eaux profondes est plus rapide en relation avec la charge plus faible en composés réduits dans l'hypolimnion. La pénétration d'eau de mer, au cours de cette période, constitue un véritable « lavage » de la zone estuarienne de la lagune Ébrié ; en assurant le brassage des eaux, elle permet la redistribution des composés accumulés dans les eaux profondes anoxiques.

Répartition verticale des micro-organismes

Pendant toute la période de stratification, les conditions d'oxydoréduction et la répartition verticale des biomasses et de l'activité des différents groupes de micro-organismes sont étroitement liés (fig. 6).

Interface épilimnion oxygéné-hypolimnion anoxique

En baie de Abou-Abou, en période de forte stratification, la densité maximale de BHA dans la colonne d'eau est observée à l'interface. Ce niveau correspond classiquement, pour ce type de milieu, à un site d'accumulation de composés particuliers minéralisables (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

À l'opposé, en baie de Biétri, la densité de BHA diminue rapidement dans cette zone de transition (fig. 6c). L'absence de maximum à ce niveau, malgré l'accumulation probable de matériel particulaire, est à relier à la disparition brutale de l'oxygène.

Pendant les périodes de forte stratification, un pic d'abondance des thiobacilles apparaît dans la zone de transition entre l'épilimnion aéré et l'hypolimnion anoxique, notamment en baie de Biétri (fig. 6c). Ils se développent dans cette strate où coexistent le sulfure comme principal donneur d'électrons et l'oxygène comme principal accepteur d'électrons (SOROKIN, 1970 ; GORLENKO *et al.*, 1978). Dans la baie de Abou-Abou, la répartition verticale des thiobacilles montre parfois deux pics d'abondance : l'un classiquement situé dans la zone de transition, juste au-dessus de la chimiocline, comme dans la baie de Biétri ; l'autre dans l'hypolimnion anoxique (CAUMETTE, 1987). Ces deux pics doivent correspondre à

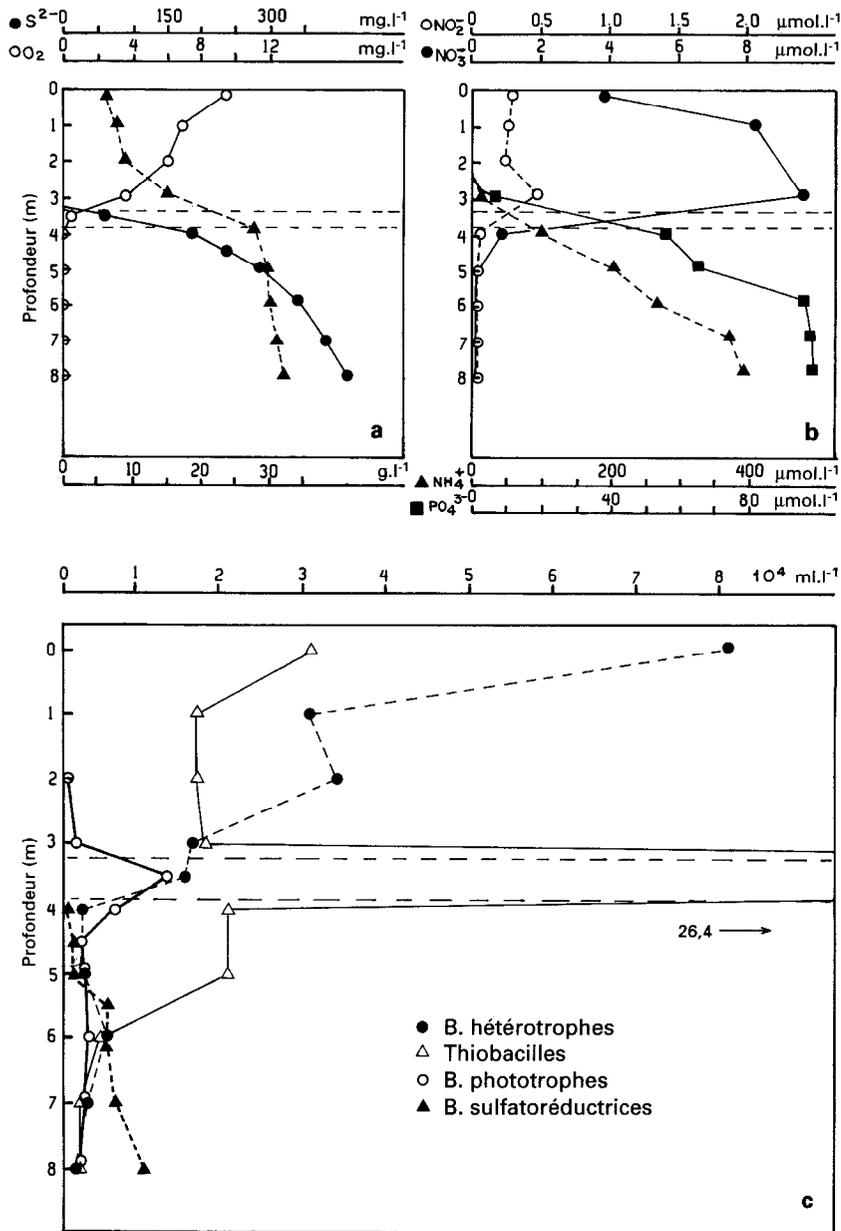


Figure 6

Répartition verticale des variables physiques et chimiques (a et b) et des micro-organismes (c), au cours de la période de stratification dans la colonne d'eau de la baie de Biétri (station 1), en septembre 1981 (d'après CAUMETTE *et al.*, 1983).

deux populations différentes : la première utilisant l'oxygène comme accepteur terminal d'électrons ; la deuxième vivant en anaérobiose et utilisant le nitrate, en quantité suffisante à ce niveau pour être utilisé comme accepteur terminal d'électrons (CAUMETTE, 1987).

Dans les deux milieux stratifiés et plus particulièrement dans la baie de Biétri, l'interface eau aérée - eau anoxique est le lieu d'une intense activité bactérienne, notamment de bactéries anaérobies participant au cycle du soufre. Ainsi, les bactéries phototrophes sulfo-oxydantes prolifèrent à ce niveau en formant une couche colorée d'environ 30 cm d'épaisseur. Le nombre de ces micro-organismes y est toujours élevé, variant de 10^4 à 10^6 ml⁻¹ (fig. 6c). Dans les milieux stratifiés, de telles proliférations entre un épi-

limnion aéré et un hypolimnion anoxique riche en hydrogène sulfuré ont souvent été mises en évidence (PFENNIG, 1967 ; VAN GEMERDEN, 1967 ; TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; TRÜPER et GENOVESE, 1968 ; COHEN *et al.*, 1977 ; GORLENKO *et al.*, 1978 ; PARKIN et BROCK, 1980 ; GUERRERO *et al.*, 1985 ; CAUMETTE et MATHERON, 1988). Les bactéries phototrophes vertes et brunes ont été plus souvent isolées que les bactéries pourpres et ont été identifiées en général comme des *Chlorobium* ou des *Pelodyction* (TAKAHASHI et ISHIMURA, 1968 ; LAWRENCE *et al.*, 1978 ; PARKIN et BROCK, 1980). Parmi les bactéries phototrophes pourpres, le genre *Chromatium* a été le plus fréquemment décrit (MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978 ; HAMNER *et al.*, 1982) ainsi que les genres correspondant à des cellules vacuolées (*Lamprocystis*, *Lamprobacter* et *Thiopedia* ; HAYDEN, 1972 ; KOHLER *et al.*, 1984) et quelquefois le genre *Thiocapsa* (NORTHCOTE et HALSEY, 1969), bien que ce dernier soit plus adapté aux environnements benthiques (CAUMETTE, 1988a). Dans l'eau de la baie de Biétri, la coloration brune de la couche de bactéries phototrophes résulte du mélange des pigments des différentes espèces observées qui se distribuent à travers cette couche selon une stratification spécifique mise en évidence par l'analyse des différentes bactériochlorophylles. Les bactéries pourpres contenant de la Bchl *a* colonisent la partie supérieure de la couche brune (genres *Rhodopseudomonas* et *Chromatium*) alors que les bactéries vertes et brunes contenant des Bchl *c*, *d* ou *e* (genre *Chlorobium* et *Pelodyction*) abondent dans les strates inférieures où l'intensité lumineuse est très faible (CAUMETTE, 1984, 1987). Ces dernières constituent les genres dominants en baie de Biétri, alors que, en baie d'Abou-Abou, les bactéries pourpres sulfureuses représentent la majorité des souches isolées (tabl. III). Les gradients de sulfure et de lumière dans le milieu expliquent cette stratification spécifique : les bactéries vertes tolérant des intensités lumineuses plus faibles et des teneurs en sulfure plus élevées que les bactéries pourpres. Toutefois leur activité est limitée par la faible intensité lumineuse ainsi que par la qualité de la lumière qui parviennent à la couche brune. Elles n'oxydent qu'une partie du sulfure produit par les bactéries sulfatoréductrices (BSR) dans l'hypolimnion.

Hypolimnion

Dans les eaux profondes anoxiques de la baie de Biétri les bactéries hétérotrophes aérobies et anaérobies facultatives sont beaucoup moins représentées que dans les eaux aérées de l'épilimnion (CAUMETTE, 1987 ; CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

En baie de Abou-Abou, cette différence, quand elle existe, est beaucoup moins marquée. À ce niveau, les abondances de BHA sont comparables à celles observées en baie de Biétri.

Les abondances des BSR augmentent significativement depuis l'interface jusqu'à la base de l'hypolimnion où elles atteignent 10^4 UFC . ml⁻¹ en baie de Biétri (fig. 6c). En baie de Abou-Abou, leur répartition est plus aléatoire, et les maxima ne dépassent pas 10^1 à 10^2 UFC . ml⁻¹ (CAUMETTE, 1985).

Sédiments

Les abondances de BHA sont assez stables, au cours de la période d'étude, et fluctuent autour d'une moyenne de l'ordre de 10^5 UFC . ml⁻¹ de sédiment frais aux deux stations étudiées (tabl. I). La moyenne annuelle des rapports MA/NA est supérieure à 1, comme observé dans les eaux de surface. Sa faible variabilité, au cours d'un cycle annuel (fig. 2), suggère, par contre, une plus grande stabilité des communautés sédimentaires à caractère marin permanent.

L'étude des potentialités cataboliques des souches isolées des sédiments montre un taux d'utilisation des sucres plus élevé (fig. 3b) que dans les eaux de surface (fig. 3a). Le pourcentage de bactéries à métabolisme fermentatif (fig. 4a) y est également plus important (GURAL, 1984). En baie de Abou-Abou, les bactéries sporulées représentent 60 % de la population totale de BHA (fig. 4b), correspondant essentiellement à des bactéries du genre *Bacillus* (tabl. II). Celles-ci, grâce à leur spore de résistance, peuvent se maintenir quand les conditions deviennent défavorables (BIANCHI, 1979 ; BENSOUSSAN *et al.*, 1976 ; TROUSSELLIER, 1987 ; TROUSSELLIER et BALEUX, 1981).

Ces résultats suggèrent qu'une sélection des espèces bactériennes s'exerce à la surface des sédiments, l'anoxie en étant une des causes les plus importantes.

TABLEAU III
Dénombrements moyens UFC.ml⁻¹ et pourcentages des genres de bactéries lithotrophes (thiobacilles), phototrophes et sulfatoréductrices

Bactéries observées	Biétri	Abou-Abou	Toupah
Profondeur d'eau	8 m	24 m	5 m
Thiobacilles			
Épilimnion	10 ³ - 10 ⁴	10 ³ - 10 ⁴	10 ³ - 10 ⁴
Métalimnion	10 ⁴ - 10 ⁵	10 ⁴ - 10 ⁵	
Hypolimnion	10 ¹ - 10 ³	10 ² - 10 ⁴	
Sédiment	10 ² - 10 ³	10 ² - 10 ³	10 ³ - 10 ⁴
Bactéries phototrophes			
Épilimnion	0	0	0
Métalimnion	10 ⁴ - 10 ⁵	10 ¹ - 10 ³	
Hypolimnion	10 ² - 10 ³	0 - 10 ¹	
Sédiment	nd	nd	10 ² - 10 ³
Rhodospirillaceae			
<i>Rhodopseudomonas</i>	5 %	30 %	50 %
<i>Rhodobacter</i>	-	-	50 %
Chromatiaceae			
<i>Chromatium</i>	20 %	65 %	-
<i>Thiocystis</i>	QQ	-	-
<i>Thiodictyon</i>	QQ	-	-
Chlorobiaceae			
<i>Chlorobium</i>			
verts	15 %	5 %	-
bruns	30 %	-	-
<i>Pelodictyon</i>	30 %		
Sulfatoréductrices			
Épilimnion	0	0	0
Métalimnion	10 ¹ - 10 ²	10 ¹ - 10 ²	0
Hypolimnion	10 ³ - 10 ⁴	10 ¹ - 10 ²	-
Sédiment	10 ³ - 10 ⁴	10 ³	10 ¹ - 10 ²
<i>Desulfovibrio</i>	+++	+++	nd
<i>Desulfobacter</i>	+	+	nd
<i>Desulfobulbus</i>	++	++	nd

QQ = quelques cellules ; - = non observé ; 0 = comptages nuls ;
+ = faible présence ; ++ = présence ; +++ = forte présence ;
nd = non déterminé.

Dans la couche supérieure du sédiment, le nombre de BSR varie peu au cours de l'année, de 10³ à 10⁴ pour les deux stations étudiées (CAUMETTE, 1985). Les genres les plus représentés sont *Desulfovibrio* et *Desulfobacter*. À partir d'enrichissement sur propionate, le genre *Desulfobulbus* a également été isolé. Le genre *Desulfotomaculum*, caractérisé par une endospore, n'a pu être détecté qu'en baie de Biétri (CAUMETTE, 1985).

Cycle du soufre

Dans l'hypolimnion et les sédiments, les productions de sulfure coïncident avec les abondances des BSR (CAUMETTE, 1987). En baie de Biétri, les productions de sulfure témoignent d'une activité sulfatoré-

ductrice importante dans la colonne d'eau au-dessous de la couche brune. Les BSR trouvent à ce niveau la matière organique sédimentée à partir de l'épilimnion ainsi que l'anaérobiose nécessaire à leur développement.

Les bactéries sulfatoréductrices participent, avec les bactéries phototrophes, à un cycle du soufre anaérobie qui se développe sous la halocline. L'activité des différents organismes participant au cycle du soufre dans la baie de Biétri évaluée en période de stratification (fig. 7) montre que seulement un tiers des sulfures produits quotidiennement sont réoxydés par les bactéries phototrophes ; le reste s'accumule au sein de l'hypolimnion, une fraction pouvant diffuser vers les strates aérées. Cette faible activité phototrophe, malgré les densités cellulaires élevées, s'explique par les faibles intensités lumineuses parvenant sous la halocline en raison de la forte turbidité de l'épilimnion.

Dans la baie de Abou-Abou, moins polluée, les faibles productions de sulfure, seulement décelables dans l'hypolimnion profond à partir de 15 m de profondeur, ne permettent pas un développement massif de bactéries phototrophes au niveau de la halocline ; à l'exception du mois de juillet 1981, où une production de sulfure a été décelée juste au-dessous de la chimiocline (CAUMETTE, 1987). Dans cette baie, dont l'hypolimnion est profond de 20 m, la production de sulfure dans la colonne d'eau, exprimée par unité de surface, quoique faible, est toutefois supérieure à celle analysée dans le premier centimètre de sédiment. Ce résultat est concordant avec différentes observations rapportées pour des milieux stratifiés du même type (VAN GEMERDEN, 1967). Les BSR étant capables de minéraliser complètement la matière organique (WIDDEL, 1980 ; PFENNIG *et al.*, 1981), celle-ci peut donc être totalement transformée avant son arrivée à la surface des sédiments, si la durée de sédimentation est suffisamment longue. L'activité des BSR à la surface des sédiments est donc très dépendante de l'activité des BSR présentes dans l'hypolimnion ainsi que de la hauteur de celui-ci.

Une activité de sulfo-oxydation par les bactéries phototrophes n'a pu être mise en évidence que pendant les mois où la chimiocline se trouvait à sa hauteur maximale (fig. 8), c'est-à-dire entre 4 et 6 m de profondeur. Les bactéries phototrophes isolées de cette zone appartiennent aux genres *Rhodospseudomonas* et *Chromatium*. Les bactéries phototrophes vertes et brunes n'ont jamais été mises en évidence. Les intensités lumineuses étant suffisantes pour assurer leur développement (entre 0,1 et 1 % de l'intensité de surface), une limitation de leur activité par les trop faibles teneurs en sulfure et par la diffusion de l'oxygène

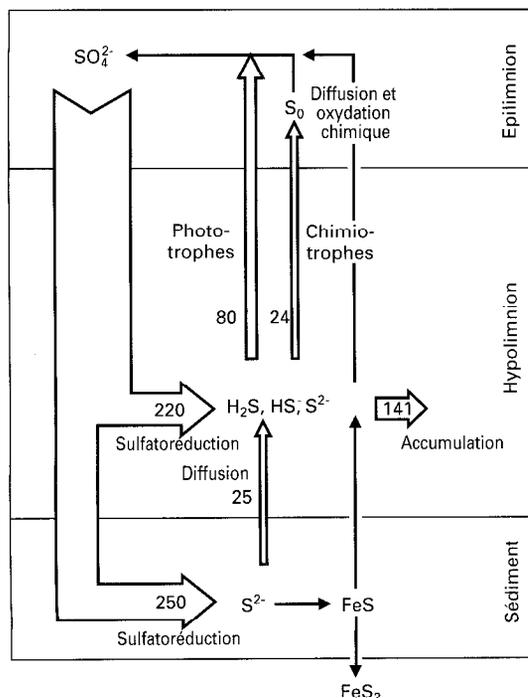


Figure 7

Exemple d'interprétation du cycle du soufre en baie de Biétri, en septembre 1981 (d'après CAUMETTE, 1987).

Les résultats sont exprimés en $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

Flèches blanches : proportionnelles au flux ;
flèches noires : relations non quantifiées.

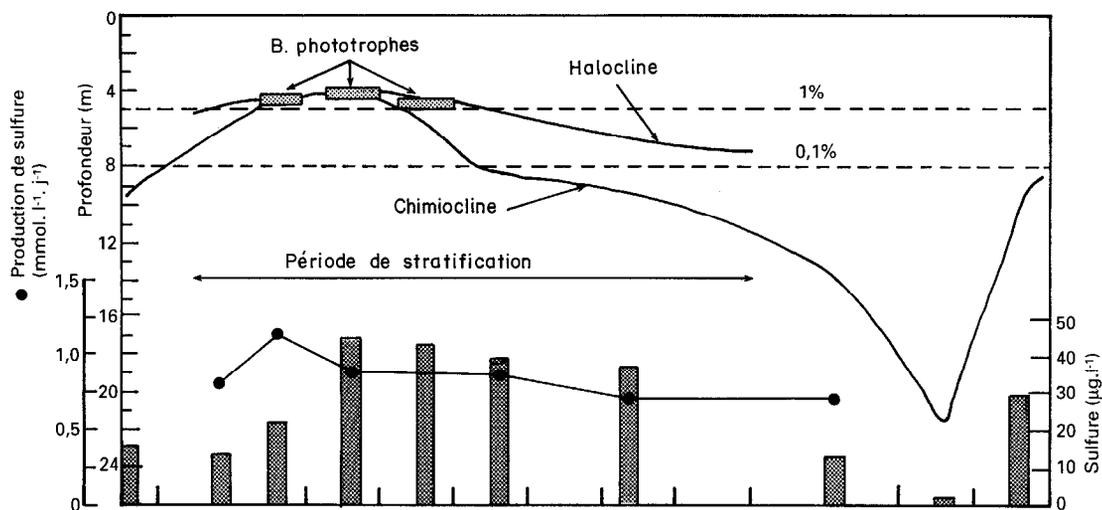


Figure 8

Schéma général de l'évolution de la colonne d'eau en baie de Abou-Abou (station 2) d'avril 1981 à avril 1982.

Positions de la chimiocline et de la halocline ; présence de bactéries phototrophes en juin, juillet et août ; production de sulfure à la surface du sédiment ; concentration de sulfures dans l'eau du fond. Les lignes horizontales pointillées montrent les positions moyennes du 1 % et du 0,1 % de l'intensité lumineuse reçue en surface (d'après CAUMETTE, 1987).

est vraisemblable. Les bactéries pourpres, moins sensibles à la présence d'oxygène et pouvant se développer aussi en chimiotrophie (KAMPF et PFENNIG, 1986), exigent toutefois de plus fortes intensités lumineuses et n'ont pu se développer dans la baie de Abou-Abou que lorsque la chimiocline était dans la zone euphotique.

Dans les deux milieux stratifiés étudiés, les bactéries phototrophes et sulfatoréductrices participent au recyclage des composés soufrés et de la matière organique dans l'hypolimnion anoxique pendant la période de stratification. À cette période, la production des bactéries phototrophes en baie de Biétri peut représenter 40 à 50 % de la production photosynthétique totale (CAUMETTE, 1987). Lors de la pénétration des eaux marines pendant la saison sèche, ces activités bactériennes cessent et se limitent aux sédiments toujours anoxiques.

Biomasse totale et activités dans l'hypolimnion anoxique

En baie de Biétri, les dénombrements effectués par microscopie en épifluorescence donnent des valeurs significativement plus faibles dans l'hypolimnion anoxique que dans l'épilimnion oxygéné (fig. 5). L'abondance cellulaire moyenne est de $0,5 \cdot 10^7 \text{ ml}^{-1}$. Le volume cellulaire moyen de $0,20 \mu\text{m}^3$ est, lui, significativement plus élevé que dans l'épilimnion. Cela est dû principalement à l'apparition de très grosses formes en S ou spiralées de volume moyen $10 \text{ à } 35 \mu\text{m}^3$.

L'activité d'incorporation de thymidine décroît plus rapidement que la biomasse dès l'arrivée en conditions anoxiques. Ainsi l'activité spécifique d'incorporation par cellule est environ 2 fois plus faible que dans l'épilimnion (respectivement $3,4$ contre $7,8 \cdot 10^{-20} \text{ mol} \cdot \text{cellule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) suggérant un taux de croissance également 2 fois plus faible. Cette activité est instantanément stimulée par l'oxygénation de l'échantillon, mettant en évidence la présence dans le milieu anoxique d'organismes strictement aérobies provenant des couches supérieures par sédimentation. L'activité hétérotrophe potentielle par bactérie estimée par la mesure de l'activité maximale de transport d'électrons liée à la respiration (activité ETS) est, par contre, similaire dans les strates oxygénées et anoxiques (respectivement $22,6$ et $23,0 \mu\text{eq O}_2 \cdot \text{cellule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Ces résultats peuvent être expliqués par le rendement thermodynamique de croissance nécessairement plus faible en conditions anoxiques qu'en aérobiose (TORRETON *et al.*, 1989).

Influence de la pollution organique sur la productivité bactérienne

La production de bactéries hétérotrophes aérobies dans les eaux de surface des deux stations, estimée par incubation dans des sacs à dialyse selon les méthodes de SOROKIN et KADOTA (1972), est présentée sur la figure 9. Les valeurs de production estimées au cours de l'année d'étude dans les eaux des deux stations (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985) sont relativement homogènes pendant la période de stratification des eaux. Un changement brutal apparaît au début de la période de mélange des eaux où le temps de doublement cellulaire devient très court. Cette observation est très nette dans l'eau de la baie de Biétri, où le temps de doublement cellulaire passe de 5 heures à la fin décembre à 2 heures à la fin janvier. Il se situe parmi les temps de génération les plus courts mesurés, avec la même méthode, pour des cellules bactériennes dans un environnement naturel (SIEBIRTH et LAVOIE, 1976 ; TROUSSELLIER, 1987). Ce temps de doublement correspond à une production bactérienne comprise entre 0,5 et 25 mg de C . l⁻¹ . j⁻¹ dans l'eau de surface de la baie de Biétri, en utilisant un taux de conversion de 0,5 . 10⁻¹³ g de C par cellule. Les résultats obtenus par la méthode d'incorporation de thymidine donnent des valeurs comprises entre 1 et 2,5 mg de C . l⁻¹ . j⁻¹. Dans la baie de Abou-Abou, milieu faiblement pollué, elle n'est que de 0,002 à 0,2 mg . l⁻¹ . j⁻¹ et de 0,5 mg de C . l⁻¹ . j⁻¹ par la méthode à la thymidine. Au cours du mélange des eaux, un accroissement de la production jusqu'à des valeurs très élevées (100 à 200 mg . l⁻¹ . j⁻¹) a pu être observé dans les deux baies, en utilisant la méthode d'incubation en sacs à dialyse, suggérant une redistribution verticale des composés organiques accumulés dans les eaux profondes.

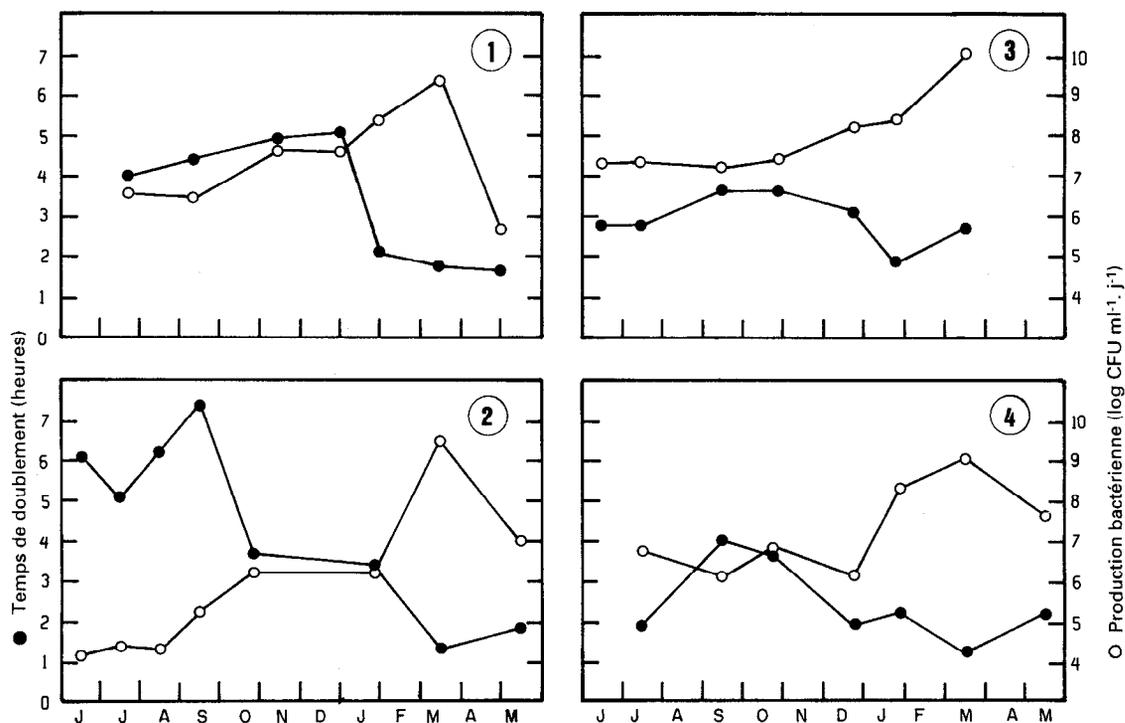


Figure 9

Évolution de la production des bactéries hétérotrophes aérobies et des temps de doublement cellulaires estimés par comptage des colonies sur milieu nutritif, dans les eaux de surface des stations 1, 2, 3 et 4 (d'après CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

Les stations 1 et 2 diffèrent essentiellement par leur degré de pollution et dans une moindre mesure par l'importance de l'influence marine (plus forte en station 1). Leur comparaison permet ainsi d'observer les effets de la pollution dans la partie estuarienne de la lagune.

Dans l'eau de la baie de Biétri, les biomasses et les activités des micro-organismes, bactériens et phytoplanctoniques, sont plus élevées qu'en baie de Abou-Abou. Ainsi, dans les eaux de surface, l'amplitude des variations nyctémérales des concentrations en oxygène sont 1,5 à 3 fois supérieures à celles observées en station 2 (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985 ; CARMOUZE, 1984).

Pendant la période de stratification, en baie de Biétri, la couche aérée se maintient à une profondeur relativement stable, le sulfure produit dans l'hypolimnion diffuse très lentement vers l'épilimnion.

À l'opposé, en baie de Abou-Abou, où les productions de sulfure sont faibles, en relation avec un plus faible niveau de pollution, l'oxygène diffuse souvent, à travers la halocline, vers les couches profondes.

Lors de la déstratification physique des eaux, en baie de Biétri (station 1), l'anoxie progresse vers la surface et le sulfure peut être détecté à une profondeur de 1 m. Cette désoxygénation des eaux de surface résulte de l'arrivée massive des composés réduits stockés dans l'hypolimnion mais également de la stimulation des activités respiratoires. Celles-ci sont ainsi passées de $6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ le 29 janvier 1982 à $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ le 30 avril 1982. Dans la baie de Abou-Abou, le phénomène de déstratification se traduit par contre par une diffusion immédiate de l'oxygène dans les eaux profondes.

LA RÉGION OLIGOHALINE DE LA LAGUNE

Les bactéries hétérotrophes dans les eaux

Les dénombrements bactériens effectués dans les eaux des baies de Toupah et Tiegba (respectivement stations 3 et 4) donnent des valeurs constamment plus élevées sur le milieu *Nutrient Agar* que sur le milieu *Marine Agar* et cela quelle que soit la saison d'étude (tabl. I, fig. 2), contrairement à ce qui était observé en milieu estuarien (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Ces résultats sont en accord avec le caractère continental de cette partie de la lagune Ébrié.

Par ailleurs, la station 3 (Toupah) présente des dénombrements sur milieux NA et MA respectivement équivalents à ceux obtenus sur milieux MA et NA en station 1 (Biétri), également polluée. Ces résultats montrent que l'influence des apports continentaux ou marins sur la structure des communautés bactériennes, définie à partir du critère de sélection retenu, n'est pas masquée par le caractère eutrophe du milieu (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

L'analyse des communautés bactériennes a montré un pourcentage de bactéries Gram+ nettement plus élevé que dans les communautés isolées des eaux estuariennes en période d'influence marine (fig. 4c). Ce pourcentage varie de 15 à 50 % selon les saisons et les lieux de prélèvements. Il s'agit essentiellement de cocci Gram+ qui semblent constituer un élément caractéristique des eaux oligohalines. Cela est à rapprocher des travaux de TROUSSELLIER (1987) qui a montré que le pourcentage de bactéries dulçaquicoles est élevé dans les milieux lagunaires oligohalins et que ce peuplement est dominé par des cocci Gram+. Dans les eaux de la partie oligohaline de la lagune Ébrié ces cocci correspondent principalement au genre *Micrococcus* (tabl. II). Parmi les bacilles Gram-, les genres *Flavobacterium* et *Agrobacterium* sont également fortement représentés.

La production des bactéries hétérotrophes dans les eaux des stations 3 et 4 a été estimée selon la même méthode que pour les zones estuariennes. Les résultats font apparaître un changement des activités bactériennes en fonction des saisons (fig. 9). Il apparaît une accélération des productions au cours de la saison sèche, pendant l'élévation de la température. Ainsi, le temps de doublement bactérien qui diminue de 5 à 2 h en zone estuarienne est également fortement réduit, passant de 4 à 2 h dans l'eau de la baie de Toupah.

Malgré l'apparente stabilité du climat tropical, les communautés bactériennes des eaux lagunaires estuariennes ou continentales semblent ainsi obéir aux mêmes influences saisonnières (température, insolation...).

La production des bactéries hétérotrophes aérobies estimée dans les eaux de la baie de Toupah est très supérieure et souvent décuplée, par rapport à celle de la baie de Tiegba moins polluée. Les valeurs obtenues sont sensiblement égales à celles observées en baie de Biétri, milieu fortement pollué mais qui bénéficie d'un renouvellement des eaux plus important par sa situation en zone estuarienne.

Les sédiments de la région oligohaline

Dans les premiers centimètres du dépôt, en baie de Toupah, les bactéries hétérotrophes aérobies, se développant sur milieu NA, sont présentes en nombre significativement plus élevé qu'en baie de Tiegba. Les dénombrements réalisés sur milieu MA donnent des valeurs très faibles, dans les deux stations, confirmant l'origine continentale des communautés bactériennes (tabl. I). Ces sédiments sont colonisés par des bactéries sporulées du genre *Bacillus*. Ce genre bactérien, également bien représenté dans les sédiments de la zone estuarienne, semble inféodé aux sédiments lagunaires, souvent anoxiques (GUIRAL et CAUMETTE, 1983 ; GUIRAL, 1984 ; TROUSSELLIER et BALEUX, 1981 ; BALEUX et BALEUX, 1979).

Contrairement aux sédiments de la zone estuarienne qui sont le siège (avec les eaux profondes anoxiques) d'une sulfatoréduction intense, les sédiments de la zone oligohaline, lorsqu'ils sont anoxiques, ne sont pas aussi réduits et chargés en sulfure (CAUMETTE, 1987). Ainsi, en baie de Toupah, la présence de sulfure n'a jamais été détectée dans les eaux de fond, souvent anoxiques, et toujours en faible quantité dans le sédiment, irrégulièrement répartie en zones noires.

L'abondance des bactéries sulfatoréductrices, toujours nulle dans l'eau, n'a pas dépassé 10 à 100 colonies par millilitre de sédiment. La méthode utilisée n'a pas permis de déceler de production de sulfure, suggérant une très faible activité sulfatoréductrice.

Les eaux de surface sont, par contre, riches en thiobacilles (CAUMETTE, 1987) laissant supposer un apport de sulfure exogène. En effet, dans les effluents riches en acétate qui se déversent dans la baie, les nombres de BSR sont toujours très élevés.

À l'interface eau-sédiment, des bactéries phototrophes pourpres non sulfureuses (*Rhodospirillaceae*) des genres *Rhodopseudomonas* et *Rhodobacter* sont toujours présentes. Elles photoassimilent des composés organiques et leur activité peut être limitée par l'intensité lumineuse qui parvient à la surface des sédiments (CAUMETTE, 1987). Ces bactéries sont communément isolées des milieux pollués d'eau douce. Dans les effluents urbains et les rejets organiques industriels, elles trouvent toutes les conditions nécessaires à leur développement : matière organique simple, lumière et anaérobiose (KOBAYASHI, 1976 ; SAWADA et ROGERS, 1977 ; SIEFERT *et al.*, 1978).

Dans la baie de Toupah, les souches isolées métabolisent préférentiellement l'acétate, présent en grandes quantités dans les effluents industriels qui y sont déversés. De plus, ces souches sont capables d'utiliser des molécules complexes telles que palmitate, benzoate, cyclohexane-carboxylate (CAUMETTE, 1987), et peuvent ainsi participer activement à l'épuration du milieu. Dans ce milieu lagunaire, la sulfatoréduction et plus globalement le cycle du soufre ne participent que faiblement au recyclage de la matière organique. Les BSR s'y maintiennent difficilement, vraisemblablement à cause d'une limitation par les faibles teneurs en sulfates (CAUMETTE, 1987). Dans cette baie, la présence de méthane a pu être détectée (CAUMETTE, 1987 ; VARLET, 1978), suggérant la contribution de bactéries méthanogènes dans la minéralisation finale de la matière organique sédimentée.

Rôles principaux des groupes bactériens

MINÉRALISATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

Dans un écosystème aquatique les bactéries interviennent à différents niveaux tant dans la transformation de la matière particulaire ou dissoute, organique ou minérale, que dans la production de biomasse. Par leur activité de minéralisation, les bactéries hétérotrophes aérobies consomment de l'oxygène, produisent du CO₂ et libèrent N et P sous forme de sels nutritifs assimilables par les producteurs primaires

(phytoplancton et macrophytes). Dans les milieux recevant une charge organique élevée, l'activité bactérienne de minéralisation conduit à une abondance de sels nutritifs qui peut stimuler les activités phytoplanctoniques. C'est le cas des zones polluées par des rejets organiques de façon permanente dans la partie estuarienne de la lagune, autour d'Abidjan, et de façon ponctuelle et sporadique auprès de petites agglomérations ou d'industries isolées.

La minéralisation qui a lieu dans la colonne d'eau se traduit par des processus de respiration intense. Dans les eaux des deux stations les plus polluées (stations 1 et 3), les respirations excèdent souvent les productions d'oxygène journalières (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Dans ce cas, on observe de très grandes amplitudes de variations nyctémérales des concentrations en oxygène. Celles-ci varient de 100 à 200 μmol en moyenne alors qu'elles n'atteignent que 20 à 50 μmol dans les stations 2 et 4 ne recevant pas d'effluent organique. Il s'ensuit des désoxygénations importantes pendant la nuit, notamment entre les mois de janvier et d'avril, au cours de la grande saison sèche. À cette époque, des perturbations climatiques importantes peuvent, avec l'arrêt de la photosynthèse, induire une anoxie nocturne, entraînant un déséquilibre passager de l'écosystème (GUIRAL et CHANTRAINE, 1983 et *cf.* ill-1).

La matière organique qui sédimente et qui n'est pas transformée par les métabolismes bactériens aérobies parvient dans les couches anoxiques. Dans ces dernières, différents groupes bactériens coexistent et coagissent dans la minéralisation de la matière organique jusqu'à l'étape ultime de libération de CO_2 (LAMBROECK et VELDKAMP, 1982). Dans ce processus, les bactéries fermentatives constituent un groupe fonctionnel intermédiaire et libèrent des acides organiques simples (acétate, lactate, propionate...). Ces dernières sont en compétition avec les bactéries respirant le nitrate qui se développent surtout dans la zone de transition entre les milieux aéré et anoxique.

Les bactéries sulfatoréductrices et méthanogènes réalisent la minéralisation totale de la matière organique en oxydant complètement des composés organiques simples issus du métabolisme fermentatif. Ces deux groupes bactériens sont en compétition pour la plupart des substrats qu'ils utilisent dans l'environnement lagunaire.

Dans la partie estuarienne de la lagune Ébrié, par suite des grandes concentrations en sulfates (10 à 20 mmol), les BSR sont favorisées et interviennent pour une part essentielle dans l'étape ultime de la minéralisation de la matière organique. La sulfatoréduction devient le processus énergétique principal. La dénitrification est, quant à elle, limitée par les nitrates, généralement peu abondants. En milieu marin côtier ou lagunaire, la voie de la sulfatoréduction peut minéraliser jusqu'à 50 % de la matière organique présente (JORGENSEN, 1983). Dans la baie de Biétri, en considérant que 2 mol de CO_2 sont libérées pour chaque mole de sulfure produit, 300 à 600 mmol de carbone par m^2 sont transformés en CO_2 chaque jour dans la couche anoxique par l'activité des BSR (fig. 10). Ces valeurs sont à comparer aux productions algales d'environ 150 à 300 mmol $\cdot \text{m}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ de carbone dans l'épilimnion au cours de la même période. Dans ce dernier, la production de biomasse bactérienne aérobie est également très élevée, du même ordre que la production phytoplanctonique (TORRETON *et al.*, 1988) ; ces résultats mettent en évidence le rôle fondamental de la production bactérienne (aérobie et anaérobie) dans le fonctionnement global de l'écosystème. Cette production, supérieure à la production phytoplanctonique, repose donc sur un apport exogène de matière organique.

Une grande part des composés issus de cette minéralisation anaérobie de la matière organique (CO_2 , NH_4^+ , PO_4^{3-}) s'accumule dans l'hypolimnion. Ces composés ne peuvent être que partiellement utilisés par les bactéries phototrophes qui prolifèrent dans la partie supérieure de l'hypolimnion, où elles participent à la détoxification de l'écosystème en réoxydant le sulfure en sulfate (CAUMETTE, 1986 ; CAUMETTE et MATHERON, 1988).

La grande majorité des composés organiques et minéraux issus de la minéralisation anaérobie de la matière organique est donc stockée dans l'hypolimnion des zones stratifiées de la lagune Ébrié. Ces composés ne deviennent disponibles pour les organismes du phytoplancton et des communautés bactériennes aérobies que lors du mélange des eaux.

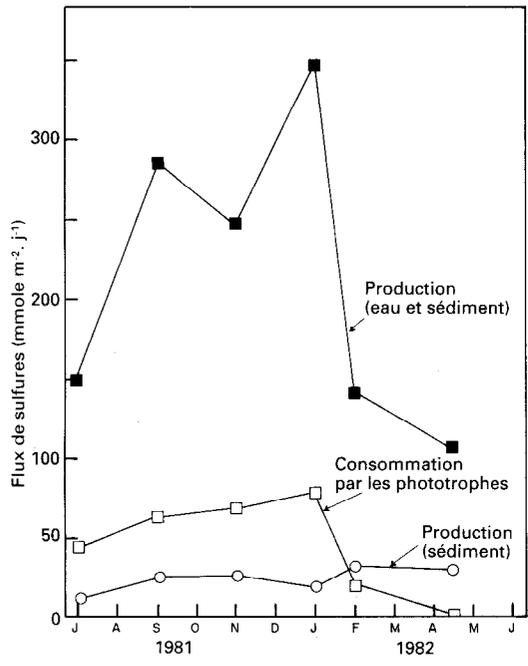


Figure 10
 Production (bactéries sulfatoréductrices)
 et consommation (bactéries phototrophes)
 de sulfures en baie de Biétri,
 de juillet 1981 à avril 1982
 (d'après CAUMETTE, 1987).

Dans les zones oligohalines de la lagune, les teneurs en sulfate trop faibles limitent la sulfatoréduction dans les sédiments anoxiques. Les bactéries méthanogènes semblent impliquées dans le processus de transformation de la matière en zone anoxique, au moins en baie de Toupah (CAUMETTE, 1987 ; VARLET, 1978).

INTERVENTION DES BACTÉRIES DANS LA CHAÎNE TROPHIQUE

Dans la lagune Ébrié, le temps de génération des bactéries hétérotrophes aérobies varie de 2 à 5 heures (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985) et se situe dans les valeurs basses de la littérature : de 1 heure à 100 heures, avec un maximum d'observations entre 2 et 10 heures (KUZNETSOV, 1968 ; SIEBURTH et LAVOIE, 1976 ; MEYER-REIL, 1977 ; TROUSSELLIER, 1987).

La relative stabilité dans le temps de la biomasse bactérienne associée au fort taux de renouvellement de celle-ci suggère des exportations importantes de la biomasse produite.

Dans le milieu lagunaire, ces exportations peuvent avoir 4 origines :

- l'exportation latérale, par le jeu des marées et des apports fluviaux ;
- l'exportation verticale, par sédimentation ;
- la mortalité bactérienne (lyse), spontanée ou d'origine virale ;
- la consommation par des hétérotrophes supérieurs.

Dans l'état actuel de nos connaissances du milieu, il est difficile d'apprécier la part relative de ces différents processus. Cependant, la première hypothèse peut être considérée comme d'importance mineure dans le contrôle de la biomasse bactérienne. Il est, en effet, très improbable, qu'en un site donné, le taux de renouvellement des eaux soit supérieur au taux de renouvellement de la biomasse bactérienne. Ainsi, en baie de Biétri, où l'hydrodynamisme est particulièrement actif, la biomasse est renouvelée, en moyenne, 7,5 fois par 24 heures dans l'épilimnion, soit une fréquence 100 fois plus élevée que celle estimée pour le renouvellement des eaux (cf. III-2).

Les exportations verticales pourraient contribuer de manière significative au contrôle de la biomasse bactérienne comme le suggèrent PEDROS-ALIO et BROCK (1982) et DUCKLOW *et al.* (1982). Seules les bactéries fixées sur particules ou agglomérées en microcolonies sont capables de sédimenter avec une

vitesse significative. Un travail en cours a permis d'estimer la production des bactéries fixées sur particules (retenues sur filtre de porosité de $3 \mu\text{m}$) à environ 30 % de la production totale de biomasse en baie de Biétri et 20 % dans une baie estuarienne moins polluée (sud de l'île Boulay). Ces valeurs très élevées par rapport à celles reportées dans la littérature suggèrent l'importance des processus de sédimentation dans ces milieux.

Dans les milieux lagunaires, très riches en bactéries, la lyse bactérienne d'origine virale ne doit pas être exclue. WIGGINS et ALEXANDER (1985) estiment à $1,5 \cdot 10^4 \text{ CFU} \cdot \text{ml}^{-1}$ la densité cellulaire minimale autorisant la réplication des bactériophages en milieu naturel. Ces valeurs sont largement dépassées aux stations 1 et 4, les plus eutrophes (fig. 2).

Des expériences *in vitro* ont montré qu'en réduisant la prédation par tamisage d'eau de lagune (baie de Biétri), la population bactérienne augmentait rapidement et s'enrichissait plus particulièrement en bacilles de volume cellulaire élevé ($0,59 \mu\text{m}^3$), vraisemblablement plus contrôlés *in situ* que ne le sont les plus petites cellules (TORRETON *et al.*, 1989 et cf. III-2). La prédation préférentielle des plus grosses cellules bactériennes par des protozoaires flagellés a aussi été mise en évidence par ANDERSSON *et al.* (1986).

La production des bactéries hétérotrophes aérobies et leur consommation ont été estimées, avec ou sans filtration des échantillons sur tamis de $10 \mu\text{m}$, dans les eaux de surface des quatre stations, au cours d'incubation *in situ* à l'aide d'enceintes à dialyse. La comparaison des croissances au cours de ces différentes expérimentations a montré que l'intensité de prédation par des organismes supérieurs à $10 \mu\text{m}$ était en moyenne proche de 75 % de la production bactérienne sur l'année aux quatre stations étudiées. Ces résultats sont en accord avec d'autres expériences développées *in situ* (SOROKIN, 1970 ; DE LEVAL et REMACLE, 1979 ; PEDROS-ALIO et BROCK, 1983).

Au vu des connaissances actuelles, la prédation semble le processus essentiel de contrôle de la densité bactérienne en lagune Ébrié, elle maintient ainsi la communauté bactérienne à son plus haut niveau de production.

La chaîne trophique détritique la plus active, dans les milieux stratifiés, se situe le plus souvent à l'interface entre les eaux aérées de l'épilimnion et les eaux anoxiques de l'hypolimnion. Les bactéries phototrophes qui souvent prolifèrent à ce niveau peuvent être consommées par des organismes du zooplancton (GOPHEN *et al.*, 1974 ; MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978).

Les relations trophiques entre bactéries et organismes bactériovores au niveau de l'interface de la station 1 ont fait l'objet d'une étude particulière *in situ* et en conditions contrôlées au cours de la période de stratification en 1981-1982 (cf. II-4). La répartition verticale des différents groupes de micro-organismes, étudiée par CAUMETTE *et al.* (1983), montre que les concentrations les plus élevées de chlorophylle *a* (phytoplancton) et de bactéries hétérotrophes aérobies sont trouvées dans les eaux de surface jusqu'à 1,50 m de profondeur. Les bactéries phototrophes abondent dans la zone d'interface entre 3,50 m et 4 m de profondeur. C'est juste au-dessus de cette zone, entre 3 m et 3,50 m de profondeur, qu'ont été mesurées les plus fortes concentrations d'organismes de zooplancton, surtout d'*Acartia* et de nauplii d'*Acartia*, que ce soit en fin de nuit ou en fin de journée.

La communauté zooplanctonique composée essentiellement de copépodes se maintient donc constamment au voisinage de la couche brune de bactéries phototrophes (CAUMETTE *et al.*, 1983 ; PAGANO et SAINT-JEAN, 1985 ; SAINT-JEAN et PAGANO, 1990 et cf. II-4), contrairement au schéma communément admis de remontée crépusculaire (LANDRY, 1978 et cf. II-4). Cette position permanente du zooplancton au niveau de la chimiocline ne peut s'expliquer que par une recherche active de nourriture. L'analyse des contenus stomacaux du copépode *Acartia clausi*, prélevé en baie de Biétri, a en effet montré que les bactéries et notamment des bactéries phototrophes constituaient 40 à 60 % de son alimentation (CAUMETTE *et al.*, 1983). Ces dernières appartiennent aux genres *Rhodopseudomonas* et *Chromatium*, bactéries qui se développent dans la partie supérieure de la couche brune. À l'opposé, les bactéries vertes et brunes, situées immédiatement en dessous des précédentes dans la colonne d'eau, étaient absentes des tractus digestifs. La prédation s'exerce donc plutôt sur la partie supérieure de la couche brune que sur le

phytoplancton. La consommation préférentielle de bactéries phototrophes par des organismes du zooplancton a déjà été observée dans des milieux similaires (SOROKIN, 1970 ; GOPHEN *et al.*, 1974 ; MATSUYAMA et SHIROUZU, 1978). Ces organismes phototrophes, outre leur rôle de détoxification du système, produisent une biomasse qui semble donc s'intégrer dans la chaîne trophique, et cela malgré leur localisation dans un environnement désoxygéné et l'accumulation de soufre dans leur cytoplasme.

Conclusion

L'étude des micro-organismes dans leur milieu naturel est relativement récente ; beaucoup de processus et de voies métaboliques sont encore inconnus. L'état des connaissances, dans ce domaine, montre ainsi un certain retard par rapport aux acquis sur le fonctionnement des autres niveaux trophiques. Ce décalage est notamment dû à la diversité des organismes et des métabolismes. Tous les types trophiques sont ainsi représentés chez les procaryotes présents dans le milieu lagunaire, en particulier en période de stratification des eaux. Associée à des temps de génération très courts — de l'ordre de quelques heures dans les milieux estuariens tropicaux —, cette diversité confère une grande versatilité et une rapide adaptabilité des communautés bactériennes. Ces caractéristiques des peuplements se retrouvent aussi, dans une certaine mesure, à l'échelle cellulaire.

Par ailleurs, la petite taille des organismes leur permet de tirer parti de micro-environnements (particules, proximité d'organismes excréteurs...) qu'il est difficile de caractériser par des méthodes d'investigations macroscopiques.

Les premières estimations globales des biomasses, productions et respirations bactériennes confirment l'importance quantitative du compartiment hétérotrophe bactérien en lagune Ébrié. Ces résultats justifient pleinement la poursuite d'études qui nécessitent, au préalable, une approche purement descriptive avant d'envisager l'analyse systémique.

L'étude microbiologique de la lagune présente un état d'avancement variable selon les niveaux d'approche et les sites étudiés.

Le travail le plus achevé a été réalisé en baie de Biétri. Celle-ci bénéficie d'une analyse descriptive complète, tant physicochimique que bactériologique, qui a permis l'étude systémique. L'importance du cycle du soufre dans cette baie monomictique, en période de stratification des eaux, est maintenant démontrée. On en connaît les organismes effecteurs, leur localisation verticale, les flux entrants et sortants... La biomasse bactérienne totale et la production hétérotrophe aérobie de biomasse sont considérables dans cette baie, suggérant que les bactéries jouent un rôle majeur dans la chaîne trophique.

D'une manière générale, exprimées par unité de surface, les activités bactériennes mesurées dans la colonne d'eau semblent largement dominer celles existant dans le sédiment. Cette prédominance, inattendue dans un milieu peu profond, peut être expliquée par la température moyenne élevée autorisant une minéralisation poussée de la matière organique particulaire avant son dépôt. Il est donc préférable, d'un point de vue quantitatif, de privilégier l'étude du bactérioplancton.

Le contrôle de la biomasse bactérienne semble exercé par la prédation. Toutefois, une part importante de l'activité bactérienne dans la colonne d'eau est due à des organismes fixés sur particules, ce qui suggère une contribution significative de la sédimentation dans ce contrôle.

Dans d'autres milieux, l'étude qualitative déjà réalisée permet d'orienter les travaux vers des processus qui semblent importants dans la dégradation de la matière organique. Ainsi l'activité de dénitrification est en cours d'étude en baie d'Abou-Abou. La méthanogénèse devrait être étudiée pour comprendre le fonctionnement de la baie de Toupah. D'autres sites bien caractéristiques, comme les lagunes d'Ono et d'Aghien, n'ont pas encore été prospectés.

Ce n'est que lorsque l'étude de ces divers milieux aura atteint un niveau systémique et que leur représentativité dans le système lagunaire sera connue que l'on pourra aborder les mécanismes de recyclage de la matière et de l'énergie à l'échelle de la lagune.

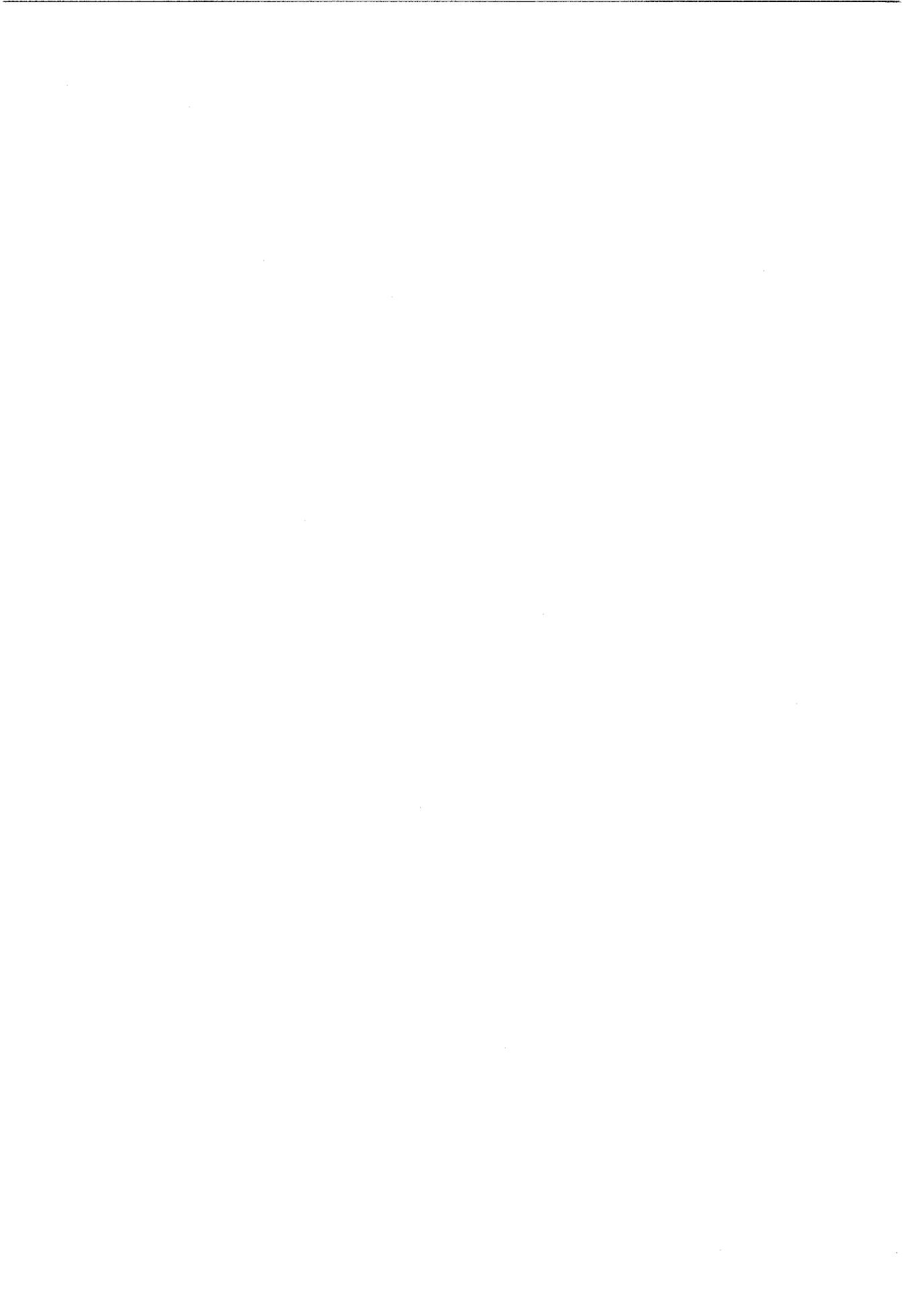
- ANDERSSON (A.), LARSSON (U.) et HAGSTROM (A.), 1986.— Size-selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33 : 51-57.
- ARFI (R.), GUIRAL (D.) et TORRETON (J.-P.), 1989.— Cycle hydrologique annuel d'une baie eutrophe : la baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 263-273.
- ATLAS (R.M.) et BARTHA (R.), 1981.— Microbial ecology. Fundamentals and applications. USA, Massachussets, Addison-Wesley Publishing Company, 560 : 135-142.
- BALEUX (B.) et BALEUX (M.), 1979.— Numération et approche qualitative des populations bactériennes des étangs languedociens (Prévost et Mauguio). I- Bactéries hétérotrophes aérobies et témoins de contamination fécale. *In* : Gestion des ressources naturelles renouvelables, AC étangs littoraux méditerranéens, DGRST, Compte rendu scientifique des travaux : 65-90.
- BENSOUSSAN (M.), BIANCHI (A.), BIANCHI (M.), BOUDABOUS (A.), MARTY (D.), ROUSSOS (S.) et LIZZARAGA-PARTIDA (M.L.), 1976.— Bactériologie des eaux et des sédiments profonds en Atlantique intertropical Est. *Orgon III* : 13-25.
- BENSOUSSAN (M.) et BIANCHI (A.), 1983.— Distribution et activité catabolique potentielle des communautés bactériennes des eaux et sédiments profonds prélevés sur diverses marges continentales. *In* : Géochimie organique des sédiments marins : d'Orgon à Messidor. Paris, Éd. CNRS : 39-72.
- BIANCHI (A.), 1973.— Variation de la concentration bactérienne dans les eaux et les sédiments littoraux. *Mar. Biol.*, 22 : 23-29.
- BIANCHI (A.), 1979.— Distribution quantitative et qualitative des populations bactériennes à l'interface eau-sédiment. *Coll. Internat. CNRS*, 293 : 269-274.
- BIANCHI (A.), LIZZARAGA-PARTIDA (M.L.), MARTY (D.) et ROUSSOS (S.), 1979.— Distribution des populations bactériennes hétérotrophes dans les sédiments et les eaux proches du fond en Atlantique oriental dans la région des îles du Cap-Vert et de l'upwelling de Mauritanie. *R. Inst. franç. Pétr.*, XXXIV (6) : 903-908.
- BLACKBURN (T.H.), 1983.— The microbial nitrogen cycle. *In* : W.E. Krumbein (Ed.), *Microbial geochemistry*. London, Blackwell Scientific Publications : 63-92.
- CARMOUZE (J.P.), 1984.— Généralisation d'une méthode de détermination du carbone minéral total par pHmétrie dans les eaux. Son application à l'étude du métabolisme aérobie d'une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 175.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-211.
- CAUMETTE (P.), 1984.— Distribution and characterization of phototrophic bacteria isolated from the water of Biétri Bay (Ébrié Lagoon, Ivory Coast). *Can. J. Microbiol.*, 30 : 273-284.
- CAUMETTE (P.), 1985.— Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées. Univ. Aix-Marseille, 325 p.
- CAUMETTE (P.), 1986.— Phototrophic sulfur bacteria and sulfate-reducing bacteria causing red waters in a shallow brackish coastal lagoon. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 38 : 113-124.
- CAUMETTE (P.), 1987.— Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfatoréductrices dans les milieux lagunaires. Paris, Orstom, *Études et Thèses*.
- CAUMETTE (P.), 1988a.— Ecology and general physiology of anoxygenic phototrophic bacteria in benthic environments. *In* : Y. Cohen and E. Rosenberg (Eds), *Microbial mats - Ecological physiology of benthic microbial communities*. Washington, ASM Publications.

- CAUMETTE (P.) et MATHERON (R.) 1988.— Les eaux rouges bactériennes. In : M. BIANCHI, D. Marty, J.C. Bertrand, P. Caumette, M. Gauthier (éd.), *Microbiologie du milieu marin*. Paris, Masson.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983.— Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- COHEN (Y.), KRUMBEIN (W.E.) et SHILO (M.), 1977.— Solar Lake (Sinai). II- Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 609-620.
- DE LEVALL (J.) et REMACLE (J.), 1979.— The estimation of bacterial predation by aquatic microfauna. *Wat. Res.*, 13 : 1335-1337.
- DOUGLAS (D.J.), NOVITSKY (J.A.) et FOURNIER (R.O.), 1987.— Microautoradiography-based enumeration of bacteria with estimates of thymidine-specific growth and production rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36 : 91-99.
- DUCKLOW (H.W.), KIRCHMAN (D.L.) et ROWE (G.T.), 1982.— Production and vertical flux of attached bacteria in the Hudson River Plume of the New-York bight as studied with floating sediment traps. *Appl. Environ. Microbiol.*, 43 : 769-776.
- FUHRMAN (J.A.) et AZAM (F.), 1982.— Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters : Evaluation and field results. *Mar. Biol.*, 66 : 109-120.
- GOPHEN (M.), CAVARI (B.Z.) et BERMAN (T.), 1974.— Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature*, 247 : 393-394.
- GORENKO (V.M.), CHEBOTAREV (E.N.) et KACHAKIN (V.I.), 1974.— Microbial oxidation of hydrogen sulfide in Lake Veisovoe (Slavyansk Lake). *Mikrobiologiya*, 43 : 772-776.
- GORENKO (V.M.), VAINSTEIN (M.B.) et KACHAKIN (V.I.), 1978.— Microbiological characteristics of Lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.*, 81 : 475-492.
- GUERRERO (R.), MONTESINOS (E.), PEDROS-ALIO (C.), ESTEVE (I.), MAS (J.), VAN GEMERDEN (H.), HOFMAN (P.A.G.) et BAKKER (J.F.), 1985.— Phototrophic sulfur bacteria in two Spanish lakes : vertical distribution and limiting factors. *Limnol. Oceanogr.*, 30 : 919-931.
- GUIRAL (D.), 1984.— Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 191-206.
- GUIRAL (D.) et CAUMETTE (P.), 1983.— Description et analyse de la matière organique et des communautés bactériennes associées dans la matrice sédimentaire d'une lagune tropicale (baie de Biétri, Côte-d'Ivoire). Communication au XXII^e congrès de l'association internationale de limnologie, Lyon, 21-28 septembre 1983.
- GUIRAL (D.) et CHANTRAINE (J.M.), 1983.— Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en lagune Ébrié en 1979. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 61-95.
- HAMNER (W.N.), GILMER (R.W.) et HAMNER (P.P.), 1982.— The physical, chemical and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. *Limnol. Oceanogr.*, 27 : 896-909.
- HAYDEN (J.), 1972.— The relationship between zooplankton distribution and physico-chemical characteristics in Medicine Lake. South Dakota. *Proc. S. D. Acad. Sci. South Dakota*, 51 : 269-270.
- HOBBIE (J.E.), DALEY (R.J.) et JASPER (S.), 1977.— Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. environ. Microbiol.*, 33 : 1225-1228.
- JORGENSEN (B.B.), 1983.— The microbial sulphur cycle. In : W. E. Krumbein (Ed.), *Microbial Geochemistry*. Oxford, Blackwell Scientific Publications : 91-124.
- JORGENSEN (B.B.), COHEN (Y.) et DESMARAIS (D.J.), 1987.— Photosynthetic action spectra and adaptation to spectral light distribution in a benthic cyanobacterial mat. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53 : 879-886.

- KAMPF (C.) et PFENNIG (N.), 1986.— Isolation and characterization of some chemotrophic chromatia-ceae. *Journ. of Basic Microbiol.*, 26 : 507-515.
- KIRCHMAN (D.), DUCKLOW (H.) et MITCHELL (R.), 1982.— Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. *Appl. environ. Microbiol.*, 44 : 1296-1307.
- KOBAYASHI (M.), 1976.— Utilization and disposal wastes by photosynthetic bacteria. In : H. G. Schlegel, J. Barnea (Eds), *Microbial Energy Conversion*. Göttingen, Erich Goltze K G : 443-453.
- KOHLER (H.P.), AHRING (B.), ABELLA (C.), INGVORSEN (K.), KEVVELOH (H.), LACZKO (E.), STUPPERICH (E.) et TOMEI (F.), 1984.— Bacteriological studies on the sulfur cycle in an anaerobic part of the hypolimnion and in the surface sediments of Rot see in Switzerland. *FEMS Microbiol. Lett.*, 21 : 279-286.
- KRUMBAIN (W.E.), 1981.— Biochemistry and geomicrobiology of lagoons and lagoonery environments. In : Coastal lagoon research, present and future. *Unesco technical papers in marine science*, 33 : 97-100.
- KUZNETSOV (S.I.), 1968.— Recent studies on the role of microorganisms in the cycling of substances in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 211-224.
- LAMBROECK (H.J.) et VELDAMP (H.), 1982.— Microbial interaction in sediment communities. *Phil. Trans. R. Lond. B*, 297 : 533-550.
- LAWRENCE (J.R.), HAYNES (R.C.) et HAMMER (U.T.), 1978.— Contribution of photosynthetic green sulphur bacteria to total primary production in a meromictic saline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 201-207.
- LANDRY (M.R.), 1978.— Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan island, Washington. *Int. Revue of Ges. Hydrobiol.*, 63 : 77-119.
- LOMBARDO (A.), BIANCHI (M.A.) et BIANCHI (A.J.M.), 1983.— Comparaison de la structure des communautés bactériennes de différents échantillons d'eau prélevés dans la lagune de Venise. *Oceanologica Acta*, 6 : 313-320.
- MANDELLI (E.), 1981.— On the hydrography and chemistry of some coastal lagoons on the Pacific coast of Mexico. In : Coastal lagoon research, present and future. *Unesco technical papers in marine science*, 33 : 81-86.
- MATSUYAMA (M.) et SHIROUZU (E.), 1978.— Importance of photosynthetic sulfur bacteria *Chromatium sp.* as an organic matter producer in Lake Kaiike. *The Jap. J. Limnol.*, 39 : 103-111.
- MEYER-REIL (L.A.), 1977.— Bacterial growth rates and biomass production. In : G. Rheinheimer (Ed.), *Microbial ecology of a brackish water environment*. Berlin, Springer Verlag, *Ecological Studies*, 25 : 223-236.
- MURCHELANO (R.A.) et BROWN (C.), 1970.— Heterotrophic bacteria in Long Island Sound. *Mar. Biol.*, 7 : 1-6.
- NAGATA (T.), 1986.— Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria. *Appl. environ. Microbiol.*, 52 : 28-32.
- NORTHCOTE (T.G.) et HALSEY (T.G.), 1969.— Seasonal changes in the limnology of some meromictic lakes in Southern British Columbia. *J. Fisch. Res. Bd. Canada*, 26 : 1763-1787.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1985.— Premières données sur la nutrition d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) obtenues par des mesures de fluorescence de broyats d'animaux. *Hydrobiologia*, 121 : 83-95.
- PARKIN (T.B.) et BROCK (T.D.), 1980.— Photosynthetic bacterial production in lakes : the effects of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 711-718.
- PEDROS-ALIO (C.) et BROCK (T.D.), 1982.— Assessing biomass and production of bacteria in eutrophic lake Mendota, Wisconsin. *Appl. environ. Microbiol.*, 44 : 203-218.

- PEDROS-ALIO (C.) et BROCK (T.D.), 1983.— The impact of zooplankton feeding on the epilimnetic bacteria of an eutrophic lake. *Freshwater biology*, 13 : 227-239.
- PFENNIG (N.), 1967.— Photosynthetic bacteria. In : C.E. Clifton (Ed.), *Ann. Rev. Microbiol.*, 21 : 285-324.
- PFENNIG (N.), WIDDEL (F.) et TRUPER (H.G.), 1981.— The dissimilatory sulfate-reducing bacteria. In : M.R. Starr, H. Stolp, H.G. Truper, A. Balows, H.G. Schegel (Eds), *The Prokaryotes*. Berlin, Springer Verlag : 926-940.
- POSTMA (H.), 1981.— Processes in the sediment and in the water interface. In : Coastal lagoon research, present and future. *Unesco technical papers in marine science*, 33 : 111-118.
- ROMANENKO (V.I.), PEIRES-EIRIS (M.), KUDRYAVTSEV (V.M.) et PIBIENE (A.), 1976.— Microbiological processus in meromictic Lake Val de San Juan, Cuba. *Mikrobiologiya*, 45 : 466-472.
- SAINT-JEAN (L.) et PAGANO (M.), 1990.— Variations nyctémérales de la répartition verticale et de l'efficacité de collecte du zooplancton en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 194 : 247-265.
- SAWADA (H.) et ROGERS (P.L.), 1977.— Photosynthetic bacteria in waste treatment. Mixed culture with *Rhodospseudomonas capsulata*. *J. Ferment. Technol.*, 55 : 311-325.
- SIEBURTH (J.McN.) et LAVOIE (D.M.), 1976.— A non standard approach to heterotrophic activity. First symposium on the biological effects of pollution on marine organisms, EPA 600/9-78-007 : 77-86.
- SIEFERT (E.), IRGENS (R.L.) et PFENNIG (N.), 1978.— Phototrophic purple and green bacteria in a sewage treatment plant. *Appl. Environ. Microbiol.*, 35 : 38-44.
- SOROKIN (Y.I.), 1970.— Interrelation between sulphur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 66 : 391-446.
- SOROKIN (Y.I.) et KADOTA (H.), 1972.— Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh waters. London, Blackwell Scientific Publications, *IBP Handbook*, 23, 105 p.
- SOROKIN (Y.I.) et DONATO (N.), 1975.— On the carbon and sulphur metabolism in the meromictic Lake Faro (Sicily). *Hydrobiologia*, 47 : 241-252.
- STAL (I.J.), VAN GEMERDEN (H.) et KRUMBEIN (W.E.), 1985.— Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiol.-Ecol.*, 31 : 111-125.
- TABOR (P.S.) et NEIHOF (R.A.), 1982.— Improved microautoradiographic method to determine individual microorganisms active in substrate uptake in natural waters. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44 : 945-953.
- TAKAHASHI (M.) et ISHIMURA (S.), 1968.— Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 644-655.
- TORRETON (J.-P.), GUIRAL (D.) et ARFI (R.), 1989.— Bacterioplankton biomass and production during destratification in an eutrophic bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57 : 53-67.
- TROUSSELLIER (M.), 1987.— Dynamique des populations et des communautés bactériennes sous les effets des facteurs environnementaux le long d'un gradient aquatique continent-étang saumâtre. Thèse Doct. es-sciences, USTL, Montpellier, 183 p.
- TROUSSELLIER (M.) et BALEUX (B.), 1981.— Approche méthodologique pour l'analyse des peuplements bactériens hétérotrophes des étangs littoraux. *Acta Oecol.*, 2 : 63-74.
- TRUPER (H.G.) et GENOVESE (S.), 1968.— Characterization of photosynthetic sulfur bacteria causing red water in Lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 225-232.
- VALDES (M.) et ALBRIGHT (L.J.), 1981.— Survival and heterotrophic activities of Frazer River and Strait of Georgia bacterioplankton within the Frazer River Plume. *Mar. Biol.*, 64 : 231-241.
- VAN ES (F.B.) et MEYER-REIL (L.A.), 1982.— Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. *Advances in Microbial Ecology*, 6 : 111-170.

- VAN GEMERDEN (H.), 1967.— On the bacterial sulfur cycle of inland waters. Thèse Doct., Univ. de Leiden, Hollande, 110 p.
- VARLET (F.), 1978.— Le régime de la Lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire. Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 83, 164 p.
- WIDDEL (F.), 1980.— Anaerobier Abbau von Fettsäuren und Benzoesäure durch neu isolierte Arten Sulfat-reduzierender Bakterien. Thèse Doct., Univ. de Göttingen, RFA, 443 p.
- WIGGING (B.A.) et ALEXANDER (M.), 1985.— Minimum bacterial density for bacteriophage replication : Implications for significance of bacteriophages in natural ecosystems. *Appl. Environ. Microbiol.*, 49 (1) : 19-23.
- ZIMMERMANN (R.), ITURRIAGA (R.) et BECKER-BIRCK (J.), 1978.— Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. *Appl. Environ. Microbiol.*, 36 (6) : 926-935.



IMPACT DE L'HOMME SUR L'ENVIRONNEMENT

III

III-1 — Les pollutions

III-2 — Un écosystème estuarien eutrophe :
la baie de Biétri



LES POLLUTIONS

Philippe DUFOUR, Aka Marcel KOUASSI et Alain LANUSSE

Nature, importance et origine des pollutions

LA POLLUTION CHIMIQUE

Les cultures agro-industrielles localisées sur le bassin versant de la lagune Ébrié influencent la qualité des eaux lagunaires par lessivage des produits phytosanitaires et fertilisants. Ceux-ci ont été inventoriés par BROCHE et PESCHET (1983) qui constatent que leur usage, encore peu intense, s'accélère avec la modernisation de l'agriculture ivoirienne. En outre, il faut noter que la nature sableuse, pauvre en humus et en argile, des sols de la basse Côte-d'Ivoire ainsi que la violence des précipitations (*cf.* I-4) intensifient le lessivage des polluants agricoles vers les rivières et les lagunes.

Parallèlement à cette pollution chimique d'origine agricole, les industries ivoiriennes rejettent en lagune des substances toxiques (soude, acides, huiles minérales, pigments des industries textiles, métaux lourds des ateliers métallurgiques, glycérine des savonneries, arsenic des ateliers de tannage de peaux...). Les principaux rejets sont localisés dans la zone d'Abidjan et, en dehors de celle-ci, la pollution chimique d'origine industrielle est peu importante. Signalons toutefois que la baie de Toupah (en secteur V) reçoit les effluents d'une usine de traitement de latex.

Un premier inventaire de la pollution chimique en lagune (hydrocarbures, organochlorés et métaux) a été dressé, à partir de l'analyse des sédiments, en janvier 1983 sur l'ensemble du bassin lagunaire (MARCHAND et MARTIN, 1985).

Les sédiments des baies urbaines du Banco, de Cocody, de Marcory et de Biétri contiennent plus de $1\ 000\ \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ d'hydrocarbures totaux (fig. 1a), qui d'après leur rapport au C organique ont une origine manifestement pétrolière et donc anthropique. Une pollution moindre, quoique significative (100 à $400\ \text{ng} \cdot \text{g}^{-1}$), est localisée dans les chenaux centraux du secteur abidjanais. La lagune rurale n'est pas

contaminée par les hydrocarbures pétroliers, à l'exception de la baie de Bingerville où, là aussi, l'origine pétrolière est indéniable.

Trois types de résidus organochlorés ont été identifiés. Pour les PCB ⁽¹⁾ les plus fortes concentrations (> 100 ng . g⁻¹) sont là encore localisées dans les baies d'Abidjan (fig. 1b). Dans la lagune rurale, les teneurs sont pratiquement partout non significatives. Pour le DDT ⁽²⁾ et le lindane, les auteurs suspectaient une abondante pollution des secteurs ruraux ayant pour origine le traitement des plantations. Les mesures ne permettent pas de confirmer cette hypothèse en ce qui concerne le DDT. Par contre pour le lindane, des concentrations relativement importantes, de 3 à 5 ng . g⁻¹, sont relevées sur les échantillons des secteurs V et VI (fig. 1c). Les auteurs n'expliquent pas cette présence par des apports continentaux et posent le problème de la pêche aux produits toxiques déjà mentionnée par COLCANAP et DUFOUR (1982). Mais c'est dans le secteur d'Abidjan, particulièrement dans ses baies, que les plus fortes concentrations de DDT (jusqu'à 1 000 ng . g⁻¹) et de lindane (jusqu'à 10 ng . g⁻¹) sont observées. La distinction entre le DDT et ses produits de dégradation DDD ⁽³⁾ et DDE ⁽⁴⁾ a permis de localiser les apports frais à l'entrée de la baie de Biétri, ainsi qu'à l'entrée des chenaux centraux est et ouest et d'y suspecter certains rejets industriels.

Pour les métaux, l'interprétation des résultats apparaît plus délicate car la fraction liée de façon naturelle aux sédiments se superpose à la fraction d'origine anthropique. Dans la plupart des prélèvements, les concentrations observées ne peuvent être considérées comme anormales ou du moins significatives d'une pollution. Néanmoins, dans la partie orientale de la baie de Biétri, deux métaux hautement toxiques, le mercure et l'arsenic, présentent des concentrations qui en valeur relative peuvent être considérées comme élevées (fig. 1d). Globalement l'ensemble des analyses des métaux fait apparaître une origine urbaine dans la mesure où leurs concentrations sont plus élevées dans le secteur d'Abidjan que dans les secteurs ruraux. Les auteurs concluent qu'il n'est pas possible, dans l'état actuel des connaissances, de déterminer l'impact de cette surcharge restreinte sur l'écologie du milieu, qui, si elle existe, procède plus d'une action synergique de plusieurs éléments métalliques que de tel ou tel d'entre eux.

LA POLLUTION ORGANIQUE

D'après l'Onudi (BROCHE et PESCHET, 1983), les entreprises de l'agglomération abidjanaise rejettent quotidiennement 12 000 m³ d'eaux résiduaires industrielles en 1980, apportant ainsi en lagune 23 t de M.O.⁽⁵⁾, soit 39 t de DCO et 15 t de DBO. L'enquête de Nedeco (1981) est encore plus pessimiste puisqu'elle estime ces rejets à 40 tonnes par jour (63 t de DCO et 28 t de DBO). Cette matière organique, essentiellement des résidus d'industries agro-alimentaires (malt, levure, huiles végétales), constituait alors 47 % de la pollution organique totale issue de l'agglomération.

Selon les estimations de Nedeco (1981), seule 21 % de la population de l'agglomération d'Abidjan était, en 1980, connectée à un réseau d'égouts, qui aboutissait en lagune sans traitement ou après un traitement primaire sommaire. Cette étude estimait en outre que 20 % des rejets organiques de la population restante aboutissait en lagune par ruissellement, par dépôt de déchets solides, ou par vidanges de fosses septiques et latrines. Il en résultait une charge quotidienne de 32 t de DBO. Il était prévu à l'époque qu'elle passerait à 52 t . j⁻¹ en 1985 et 74 en 1990.

(1) Polychlorodiphényle.

(2) Dichlorodiphényltrichloroéthane.

(3) Dichlorodiphényldichloroéthane.

(4) Dichlorodiphényléthane.

(5) M.O. = matière oxydable (essentiellement matière organique) = 2 DBO₅ + DCO/3, mesurées sur l'effluent décanté 2 heures. DBO₅ : demande biologique en oxygène en 5 jours. DCO : demande chimique en O.

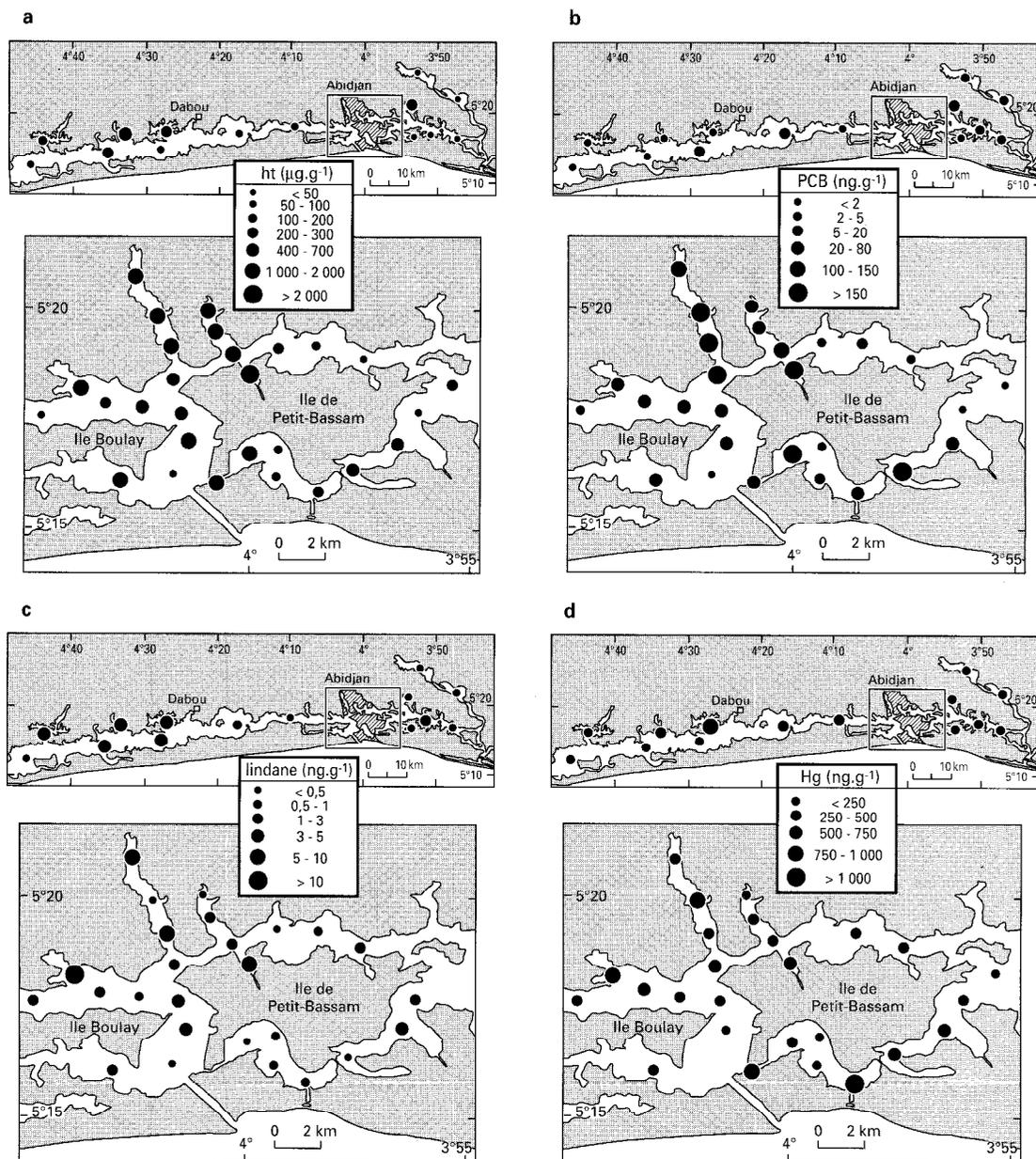


Figure 1

Concentrations de divers polluants dans les sédiments de la lagune Ébrié et de la région d'Abidjan.
 a) hydrocarbures totaux (ht), b) PCB, c) lindane, d) mercure (in MARCHAND *et al.*, 1983).

En dehors d'Abidjan, la pollution organique par les industries est faible. Les agglomérations susceptibles d'évacuer leurs effluents domestiques en lagune sont de faible importance et ne sont pas dotées de réseaux de collecte d'eaux usées. Les plus grandes d'entre elles, Dabou et Bonoua, n'étaient guère responsables en 1980 que du rejet en lagune Ébrié de $0,25 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$ de DBO⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Bingerville est inclus au « grand Abidjan » dans les rapports Nedeco (1981).

LA POLLUTION MICROBIENNE

Les premières évaluations de la pollution fécale de la lagune Ébrié au niveau d'Abidjan ont été réalisées par PAGES (1975) et PAGES et CITEAU (1978). Les résultats obtenus par ces chercheurs montrent que l'état sanitaire des eaux proches d'Abidjan est préoccupant, surtout dans les baies où le taux de renouvellement des eaux est très faible.

Plus récemment (LANUSSE, 1987 ; LANUSSE et GUIRAL, 1988 ; KOUASSI et GUIRAL, 1990), la salubrité des eaux de la zone urbaine de la lagune Ébrié (fig. 2) a été appréciée conformément aux recommandations du programme MED POL (OMS/PNUE, 1977) de surveillance de la qualité des eaux méditerranéennes. *Escherichia coli*, les entérocoques et *Clostridium perfringens* ont été recherchés. Les dénombrements de ces bactéries témoins de contamination fécale ont été couplés à une caractérisation physico-chimique des eaux. À chaque station et pour chaque type de bactérie, les paramètres statistiques de la qualité microbiologique ont été déterminés (tabl. I).

Globalement, le degré de contamination des sites d'études est fonction à la fois de leurs caractéristiques hydrologiques et de leur proximité des points de rejets. Ainsi, les eaux les plus estuariennes (stations 1, 5, fig. 2) présentent un degré de contamination plus faible et se caractérisent par une grande variabilité. Par contre les baies (stations 2, 3, 4), directement soumises aux apports polluants, présentent tout au long de l'année une forte pollution bactérienne. D'après les normes OMS/PNUE, l'ensemble des eaux de la lagune au niveau d'Abidjan s'avère impropre à toute activité balnéaire. Les déversements d'effluents contribuent à un très important surcroît de la contamination fécale des eaux de la zone urbaine. De plus, les densités des bactéries témoins de contamination fécale indiquent une pollution plus élevée des berges lagunaires comparativement aux eaux libres de la lagune Ébrié (GUIRAL et KOUASSI, 1992). Cet enrichissement découle de la proximité des stations échantillonnées avec les sites de rejets. L'hydrodynamisme dans ces sites confinés est moins actif et la pollution bactérienne tend à s'y concentrer. En outre, les baies de la ville d'Abidjan présentent très souvent à leur extrémité continentale l'arrivée d'un émissaire d'eau pluviale constituant ainsi un facteur supplémentaire de pollution. Le pourcentage de

TABLEAU I

Évaluation statistique de la qualité bactériologique exprimée en \log_{10} D 50 et D 90 représentant les densités bactériennes qui correspondent respectivement à 50 et 90 % des dénombrements réalisés pour les eaux de surface (S) et à l'interface eau-sédiment (F) des stations estuariennes de la lagune Ébrié ; σ : écart-type des distributions ; position des stations sur la figure 2 (in KOUASSI *et al.*, 1990)

		<i>E. coli</i>			Entérocoques			<i>C. perfringens</i>		
		D 50	D 90	σ	D 50	D 90	σ	D 50	D 90	σ
Station 1	S	3,64	4,60	1,25	1,61	3,11	1,33	2,26	2,74	0,30
	F	1,87	3,61	1,67	1,06	2,39	1,10	1,75	2,77	0,84
Station 2	S	4,15	5,00	0,60	2,49	3,55	1,17	2,77	3,32	0,33
	F	3,03	4,33	1,60	1,74	2,69	1,31	2,57	3,62	0,81
Station 3	S	4,22	5,00	0,85	2,37	3,55	1,17	2,77	3,32	0,33
	F	1,51	3,04	1,43	1,79	3,00	1,14	2,85	3,98	0,87
Station 4	S	4,66	5,09	0,40	3,05	4,20	1,21	2,62	3,58	0,73
	F	4,06	4,61	1,03	2,74	3,69	1,27	2,98	4,08	0,83
Station 5	S	1,46	3,11	1,50	0,55	1,95	0,84	2,81	3,48	0,44
	F	1,61	3,39	1,62	0,90	2,90	1,16	1,87	3,18	1,10

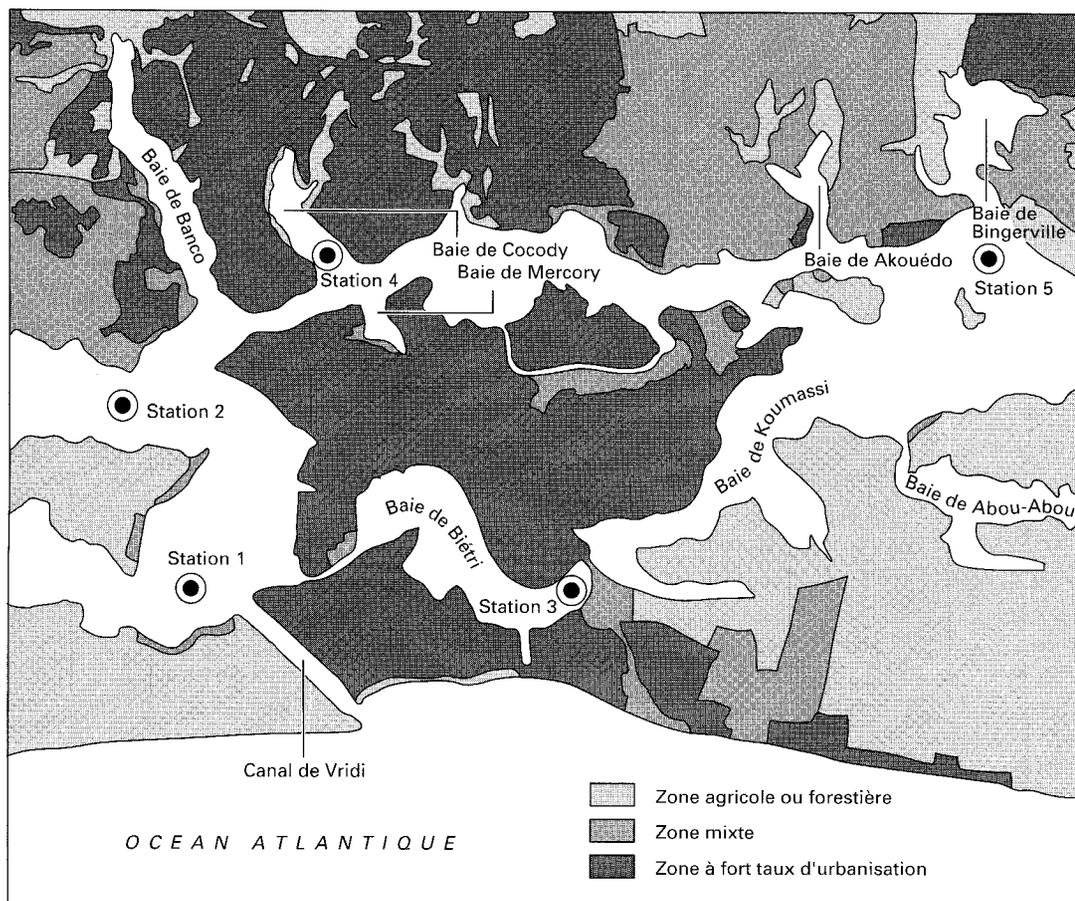


Figure 2

La zone estuarienne de la lagune Ébrié. Échelle des grisés décroissants et proportionnels aux taux d'occupation des sols : zone à fort taux d'urbanisation ; zone mixte (habitats dispersés) ; zone agricole ou forestière (taux d'habitation très faible) ; lagune Ébrié (in KOUASSI *et al.*, 1990).

raccordement au réseau d'assainissement de la ville étant très faible, les bactéries entériques constituent une source de pollution diffuse pour le milieu lagunaire.

Les corrélations avec retard de *E. coli* et des entérocoques en fonction de la salinité montrent que les variations saisonnières des densités de *E. coli* et des entérocoques dans les eaux libres suivent celles de la salinité (fig. 3). Ce rythme est caractérisé par des concentrations plus importantes lors de la saison des pluies (fig. 4). D'après les moyennes géométriques (tabl. II) déterminées graphiquement pour chaque période, cette augmentation serait respectivement de 600 %, 200 % et 185 % pour les dénombrements de *E. coli*, des entérocoques et des *C. perfringens*. Selon LANUSSE et GUIRAL (1988), cet accroissement résulte d'une augmentation des apports par lessivage et débordement des puits perdus lors de la remontée de la nappe phréatique. Consécutivement à cette majoration, l'arrivée des crues fluviales entraîne une diminution significative de la pollution fécale soulignant ainsi son rôle épurateur. D'après les moyennes géométriques (tabl. II), la crue permettrait d'évacuer respectivement 72 %, 68 %, et 77 % du niveau moyen des *E. coli*, des entérocoques et des *C. perfringens* observé pendant la saison des pluies.

Une cartographie de référence des niveaux de pollution bactérienne au niveau des berges lagunaires a été établie à partir d'une analyse hiérarchique ascendante (GUIRAL et KOUASSI, 1992). Cette analyse a été réalisée au cours de trois campagnes correspondant aux trois saisons hydroclimatiques. Les dendrogrammes issus de cette analyse sont représentés sur la figure 5. Pour les trois campagnes, il a été pos-

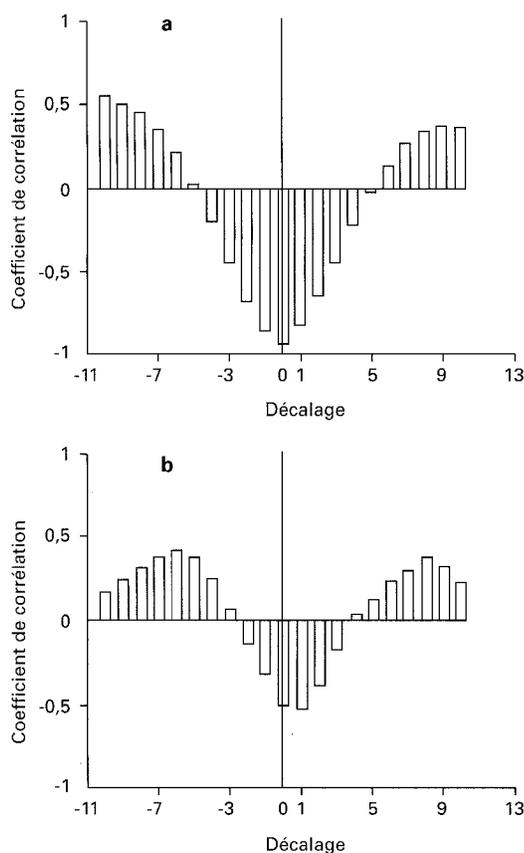


Figure 3
Autocorrélation avec retard de *E. coli* (a) et des entérocoques (b) avec la salinité pour les quatre stations de surface de la zone urbaine de la lagune Ébrié ; pas d'observation de 15 jours (in KOUASSI *et al.*, 1990).

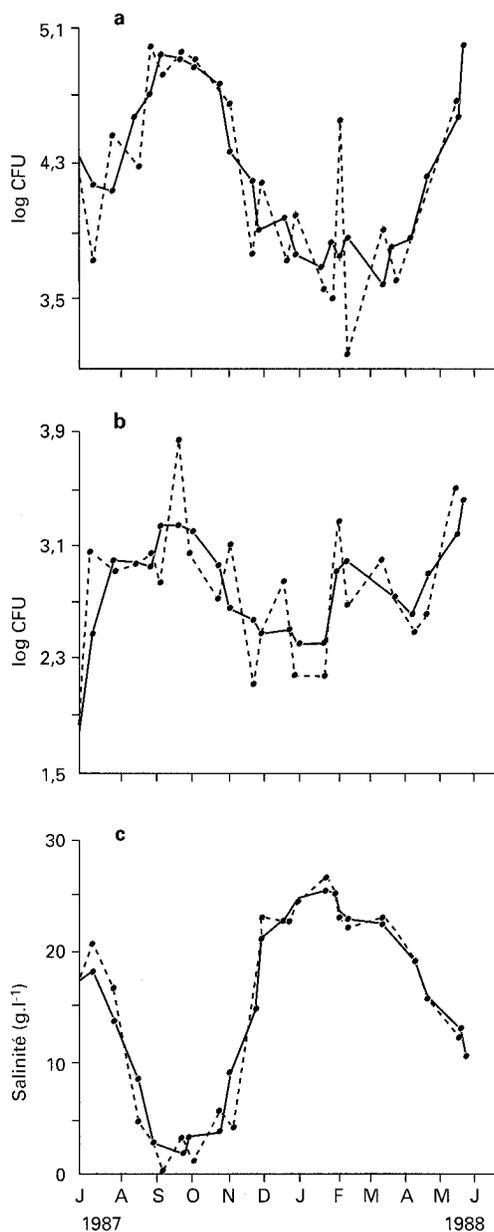


Figure 4
Évolution mensuelle des densités (en log CFU pour 100 ml) de *E. coli* (a), des entérocoques (b) et de la salinité (c) dans les eaux de surface de la zone estuarienne de la lagune Ébrié ; trait discontinu : densité observée, trait continu : moyenne mobile d'ordre 1 (in KOUASSI *et al.*, 1990).

sible d'individualiser plusieurs phénomènes dont les caractéristiques statistiques ont permis une représentation graphique des divers sites échantillonnés selon une échelle de pollution croissante, spécifique pour chacune des campagnes. Quelle que soit la période, cette analyse montre que les eaux soumises à une forte pollution occupent la partie centrale de la zone urbaine de la lagune Ébrié. En saison sèche, on observe par rapport au canal de Vridi une extension plus importante des zones polluées vers l'est de la lagune (fig. 5a), les précipitations locales entraînant une généralisation des zones à forte pollution qui affectent alors l'ensemble des stations situées au nord de la branche ouest de la lagune (fig. 5b). Lors de la seconde saison des pluies et après la crue de la Comoé, le nombre de sites à forte pollution est considérablement réduit en particulier dans le secteur ouest plus directement influencé par le transit des eaux fluviales (fig. 5c).

TABLEAU II
Paramètres statistiques des distributions des *E. coli*, des entérocoques et de *C. perfringens* aux 3 saisons hydroclimatiques (in LANUSSE, 1987)

Périodes	Saison sèche (22/01-17/05)	Saison des pluies (30/05-01/08)	Saison des crues (23/08-27/12)
N	96	66	55
<i>E. coli</i>			
EC 50	3,55	4,40	3,85
σ	0,70	0,85	0,65
IC	3,41-3,69	4,19-4,61	3,67-4,03
Entérocoques			
ENT 50	2,70	3,20	2,70
σ	0,95	0,95	0,70
IC	2,51-2,89	2,97-3,43	2,51-2,89
<i>C. perfringens</i>			
CP 50	2,75	3,20	2,55
σ	0,60	0,80	0,55
IC	2,63-2,87	3,00-3,40	2,40-2,70

N : nombre d'analyses effectuées durant la période considérée ; σ : écart-type ; EC 50, ENT 50 et CP 50 : moyennes respectives des *E. coli*, entérocoques et *C. perfringens* (log CFU pour 100 ml) ; IC : intervalle de confiance (5 %).

Dispersion et autoépuration

HYDRODYNAMISME ET POLLUTION

Les charges polluantes n'ont pas grande signification si elles ne sont pas rapportées aux flux d'eau naturels qui les diluent. Le secteur d'Abidjan, le plus pollué, est aussi par chance celui soumis aux plus fortes circulations d'eaux que ce soit quotidiennement grâce à la marée ou saisonnièrement grâce au passage des crues fluviales (cf. I-4).

Ces caractéristiques générales ne doivent pas nous faire oublier l'hétérogénéité morphologique et hydrodynamique du secteur d'Abidjan. Dans les chenaux centraux, les courants sont de type laminaire et atteignent $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (GALLARDO, 1978 ; TASTET, 1979). Il en résulte des mélanges et dilutions plus importants que dans les baies où les courants sont faibles et de type circulaire ; ils ne dépassaient pas $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ en baie de Biétri en 1977 (LEMASSON *et al.*, 1982).

Le programme annuel de surveillance de la salubrité des eaux a permis de souligner le rôle épurateur des crues fluviales qui entraînent une diminution significative de la pollution fécale au niveau d'Abidjan (cf. *supra* et fig. 5c). Le canal de Vridi permet l'intrusion d'eaux marines qui diluent les eaux lagunaires polluées mais contribue aussi à l'évacuation des déchets urbains vers l'océan. La libre circulation des eaux doit donc être favorisée et l'effet naturel de « chasse d'eau » des crues apparaît primordial pour la salubrité des eaux lagunaires.

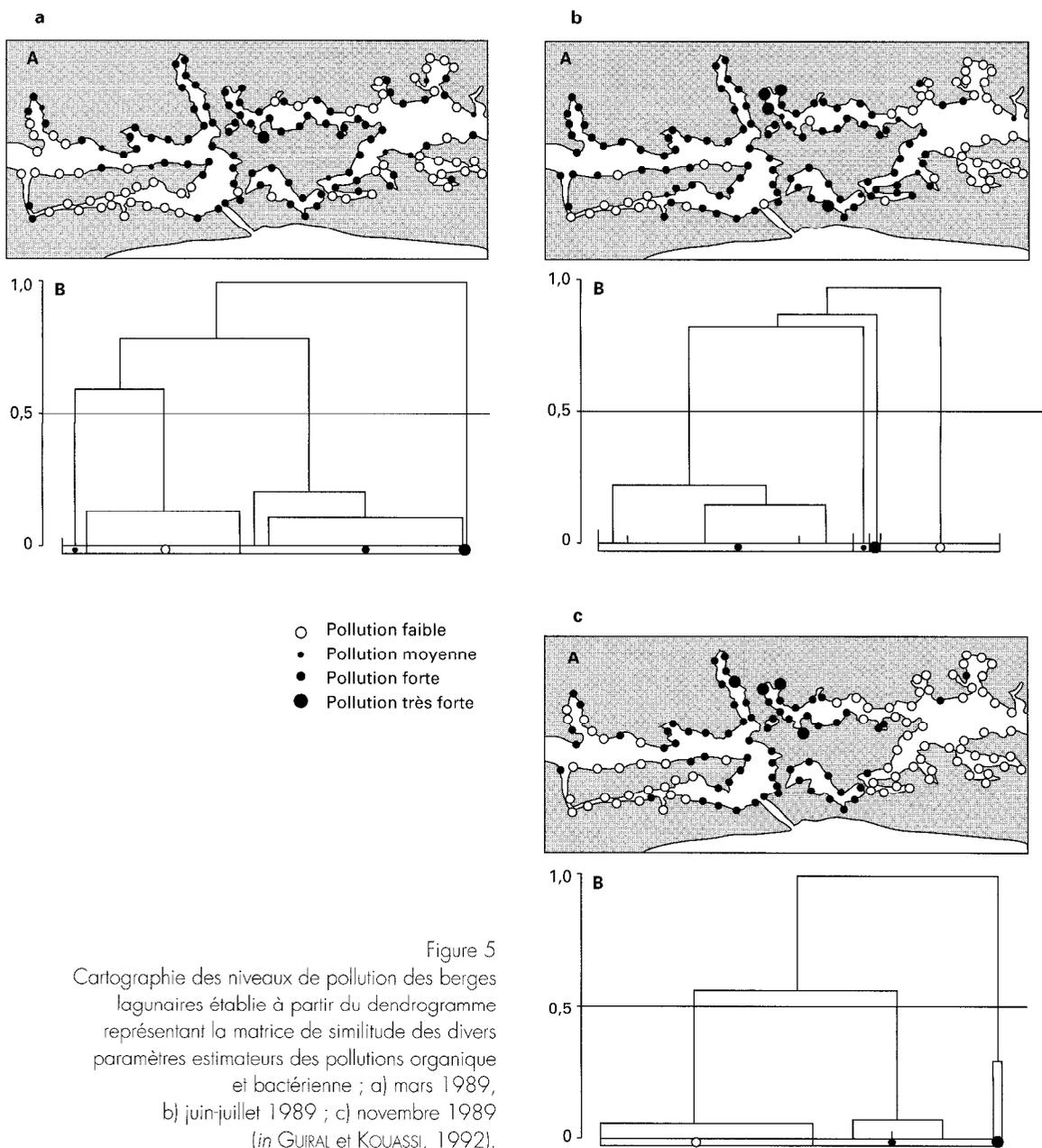


Figure 5
Cartographie des niveaux de pollution des berges lagunaires établie à partir du dendrogramme représentant la matrice de similitude des divers paramètres estimateurs des pollutions organique et bactérienne ; a) mars 1989, b) juin-juillet 1989 ; c) novembre 1989 (in GUIRAL et KOUASSI, 1992).

BIODÉGRADATION OU AUTOÉPURATION DES MATIÈRES ORGANIQUES DÉTRITIQUES

Malgré les apports et la production secondaire de matière organique détritique, la proportion de carbone particulaire inerte n'était guère, dans les années 1975-1977, plus abondante dans les secteurs pollués (29 ou 38 % selon la méthode d'estimation) que dans les secteurs proches indemnes de pollution (LEMASSON *et al.*, 1981). De même, les concentrations en carbone organique dissous n'étaient que 1,5 fois plus élevées dans les secteurs pollués (PAGES et LEMASSON, 1981). Cette faible accumulation de la matière organique détritique dans l'eau des secteurs pollués présume sa sédimentation ou son évacuation vers l'aval ainsi que sa biodégradation par les bactéries hétérotrophes.

Cette biodégradation correspond en milieu aérobie à une oxydation qui peut être évaluée par la mesure de la DBO. DUFOUR (1982a) a mis en évidence l'influence des conditions du milieu sur la DBO des eaux lagunaires contaminées par différents types d'effluents. La biodégradation est inhibée d'autant plus que la salinité des eaux réceptrices est élevée. Une inhibition initiale est également notée à 20 °C, température de la norme de mesure de la DBO ; elle ne se produit pas à 30 °C, température plus naturelle des eaux d'égout et de dilution à Abidjan (fig. 6 et 7). Pour éliminer cette phase d'inhibition peu réaliste, l'auteur propose de mesurer la DBO à 30 °C. Hélas, à cette température, une consommation parasite d'oxygène liée à la nitrification est significative au-delà du 3^e jour. Pour en annuler l'effet il est conseillé de limiter la durée des incubations à 3 jours. Dans ces conditions (DBO 3 j à 30 °C), la valeur obtenue est comprise entre 110 et 120 % de la norme habituelle (DBO 5 j à 20 °C).

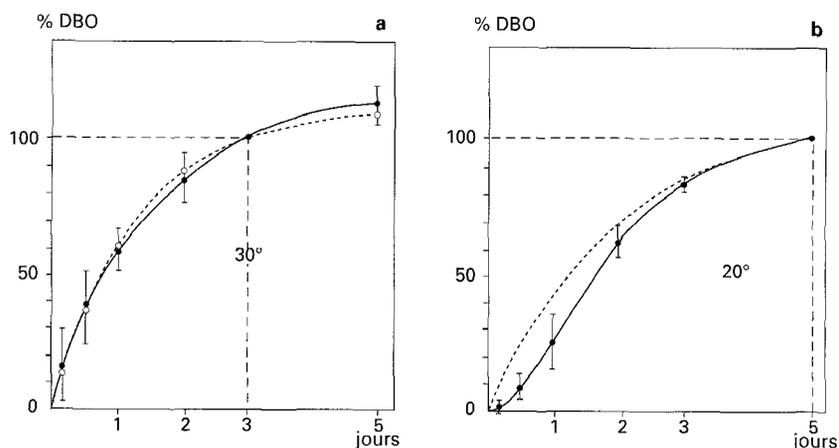


Figure 6

Cinétique de la DBO mesurée à 30 °C (a) et à 20 °C (b).

Trait continu : moyenne et écart-type des observations, exprimés en % de la DBO au bout de 3 jours (a), de 5 jours (b) ; trait discontinu : courbe théorique pour une cinétique du premier ordre et un coefficient de dégradation biochimique k de $0,35 \text{ j}^{-1}$ (a) et de $0,223 \text{ j}^{-1}$ (b) (in DUFOUR, 1982a).

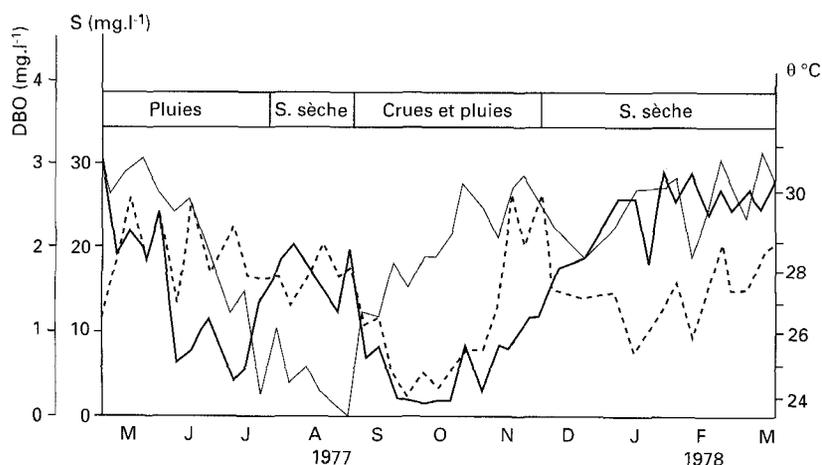


Figure 7

Évolutions saisonnières en 1977-78 de la température (trait fin), de la salinité (trait fort) et de la DBO à 3 j (tiretés) en région d'estuaire rural, en surface de la station 2 (cf. fig. 8) (in DUFOUR, 1982a).

TABLEAU III
Bilans des apports d'eaux et de la DBO dans le secteur d'Abidjan (in DUFOUR, 1982a)

Origine	Volume annuel (10^6 m^3)	DBO ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)	DBO totale (t)	% DBO totale
Océan	38 000	0,78	29 640	55,6
Comoé en crue	3 500	0,39	1 365	2,6
Autres eaux continentales	1 800	1,82	3 276	6,2
Précipitations	700			
Homme	57	333	18 981	35,6
Total	44 057		53 262	100

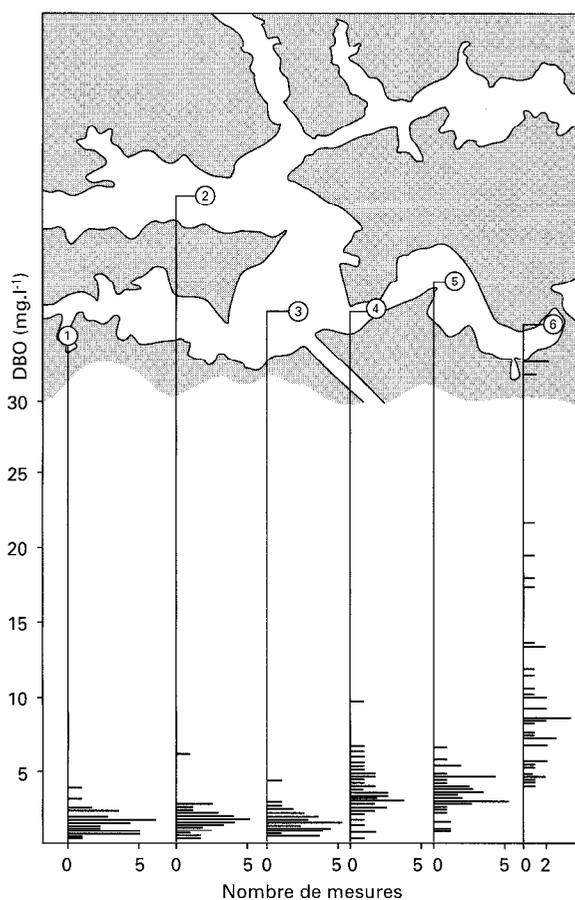


Figure 8
Gradient de la DBO à 3 j de la zone d'estuaire rural (st. 1), à gauche, à la zone d'estuaire urbain (st.6) ;
mesures hebdomadaires de mars 1977 à mars 1978 (in DUFOUR, 1982a).

DUFOUR (*ibid.*) observe que l'impact des variations naturelles de température et de salinité sur la DBO du milieu Ébrié est finalement masqué par les variations supérieures imposées par des échanges d'eaux à charges organiques contrastées (fig. 7). La DBO moyenne des eaux d'origine océanique est de $0,8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Celle des eaux continentales varie entre $0,4$ et $1,8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ selon leur provenance : savane ou forêt. Les effluents de l'agglomération d'Abidjan ont une DBO moyenne de $330 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Malgré leur faible volume, comparé à celui des autres catégories d'eau, ils sont responsables du tiers de la DBO de la région d'estuaire (tabl. III). La moyenne annuelle de celle-ci a varié en 1977 de $1,5 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ dans le chenal central aux eaux bien renouvelées à plus de $8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ au fond des baies urbaines abritées (fig. 8).

ESTIMATION DE LA SURVIE DES BACTÉRIES PATHOGÈNES

Une juste évaluation de la salubrité des eaux passe par la détermination des caractéristiques de survie des bactéries témoins de contamination fécale et des bactéries pathogènes. La survie de *E. coli*, *Streptococcus faecalis*, *Salmonella typhi*, *Shigella dysenteriae*, *Pseudomonas aeruginosa* et *Clostridium perfringens* dans les eaux lagunaires baignant la ville d'Abidjan a été estimée (LANUSSE, 1987). Les incubations réalisées *in vitro* montrent qu'aucune croissance significative n'a lieu que ce soit dans les échantillons d'eau de surface ou prélevés en profondeur. Soumises à d'importants rejets eutrophisants, les eaux lagunaires abritent un ensemble de populations bactériennes phyto- et zooplanctoniques qui, par leurs activités bactéricide et prédatrice, sont susceptibles d'entraîner la disparition des bactéries entériques. La présence de myxobactéries, micro-organismes prédateurs de *E. coli*, est signalée pour la première fois dans les eaux lagunaires (LANUSSE, 1987). Cela va à l'encontre de différentes études signalant une forte multiplication des bactéries fécales et plus particulièrement *E. coli* en milieu tropical (EVISON et JAMES, 1973 ; CARILLO *et al.*, 1985).

Les variations hydroclimatiques de la qualité des eaux lagunaires se répercutent au niveau des aptitudes de survie des bactéries incubées *in vitro*. En effet, c'est au cours de la saison sèche (lorsque l'intrusion marine est maximale) que sont observées les durées de survie les plus courtes des entérobactéries. Par contre, avec la baisse de la salinité pendant les périodes pluvieuses et de crues, ces bactéries vivent plus longtemps ; cette période est donc propice à des épidémies d'infections. La diminution de la survie en fonction de la salinité avait été déjà interprétée comme la résultante d'un ensemble de facteurs environnementaux (CARLUCCI *et al.*, 1961 ; GAMESON et SAXON, 1967 ; JONES, 1963, 1964 ; GREENSBURG, 1956 ; SIEBURTH, 1984 ; MITCHELL et MORRIS, 1969). Actuellement, ces interprétations sont fortement remises en cause à l'issue des travaux réalisés à partir de nouvelles méthodes de dénombrement direct (épi-fluorescence, immunofluorescence, comptage des cellules viables par l'utilisation des sérums anti-*E. coli* par XU *et al.*, 1982). Ces recherches ont ainsi démontré que la disparition des entérobactéries en milieu marin ne venait en réalité que d'une inaptitude des cellules bactériennes à se développer sur les milieux de culture spécifique utilisés pour leur numération sélective : leur incapacité à croître sur ces milieux résultait de leur mise en dormance consécutive à leur transit en un milieu hostile. Ainsi, le rythme saisonnier observé dans la zone urbaine de la lagune Ébrié induit par les apports (et donc indirectement par les précipitations) peut se trouver artificiellement renforcé.

Comparativement aux entérobactéries, les Vibrionaceae et plus particulièrement le genre *Vibrio* seraient favorablement influencés par la température et l'eutrophisation élevées d'un écosystème aquatique (SINGLETON *et al.*, 1982 ; WATKINS et CABELL, 1985). Ces conditions du milieu favorables à ces bactéries leur confèrent des caractéristiques auto-écologiques leur permettant une utilisation efficace des nutriments également exploités par la microflore autochtone. Ainsi, de nombreux Vibrionaceae ont été identifiés en lagune, dont *Vibrio cholerae*, *V. alginolyticus*, *V. parahaemolyticus*, *Aeromonas hydrophila*, *A. caviae*, *A. sobria*.

La distribution spatiotemporelle de ces organismes est également influencée par la salinité (tabl. IV). Ainsi, *V. cholerae* est exclusivement, et *V. alginolyticus* plus fréquemment, isolé dans des eaux de salinité supérieure à 22 mg . l⁻¹. Le caractère mésohalophile de *V. parahaemolyticus* et de *A. hydrophila* se manifeste par des fréquences d'isolement plus élevées dans des eaux de salinité comprise entre 11 et 22 mg . l⁻¹. Par contre, la salinité ne semble pas affecter la distribution de *A. caviae* et *A. sobria* (LANUSSE, 1987).

TABLEAU IV

Fréquence d'isolement (en %) et nombre de souches positives isolées (Ni) des différentes espèces de Vibrionaceae dans les eaux de surface et de fond regroupées en fonction de la salinité en mg . l⁻¹ (X) (in LANUSSE, 1987)

Plage de salinité	X < 11	11 < X < 22	X > 22	Ni
Surface				
Nombre total d'échantillons	76	24	89	
<i>Vibrio cholerae</i> NAG	0	0	3,7	3
<i>Vibrio parahaemolyticus</i>	7,9	20,8	9,0	19
<i>Vibrio alginolyticus</i>	5,3	12,5	12,4	18
<i>Aeromonas hydrophila</i>	5,3	12,5	2,2	9
<i>Aeromonas caviae</i>	7,9	8,3	8,9	16
<i>Aeromonas sobria</i>	5,3	12,5	5,6	12
Fond				
Nombre total d'échantillons	29	21	139	
<i>Vibrio cholerae</i> NAG	0	0	2,8	4
<i>Vibrio parahaemolyticus</i>	3,4	28,6	15,8	39
<i>Vibrio alginolyticus</i>	0	0	10,1	14
<i>Aeromonas hydrophila</i>	24,1	0	2,1	10
<i>Aeromonas caviae</i>	3,4	4,8	4,3	8
<i>Aeromonas sobria</i>	3,4	0	1,4	3

Impacts sur l'écosystème

EFFETS DES POLLUTIONS SUR LE RÉGIME DES SELS NUTRITIFS

Les eaux usées provoquent un accroissement des concentrations en sels nutritifs des eaux réceptrices. L'impact des rejets de la ville d'Abidjan est clairement mis en évidence par les concentrations croissantes en N et P le long d'une radiale conduisant d'une baie non polluée à la baie très polluée de Biétri (fig. 9).

Les effluents urbains modifient la composition relative des eaux lagunaires en les enrichissant plus en P qu'en N. Parmi les formes de N minéral, NH₄ domine dans les secteurs pollués, qu'ils soient urbains (DUFOR et LEMASSON, 1985) ou ruraux (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985).

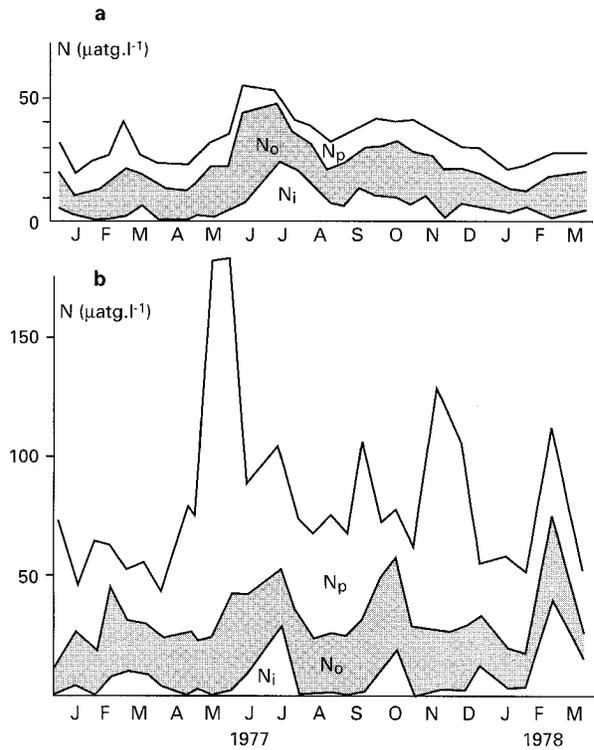
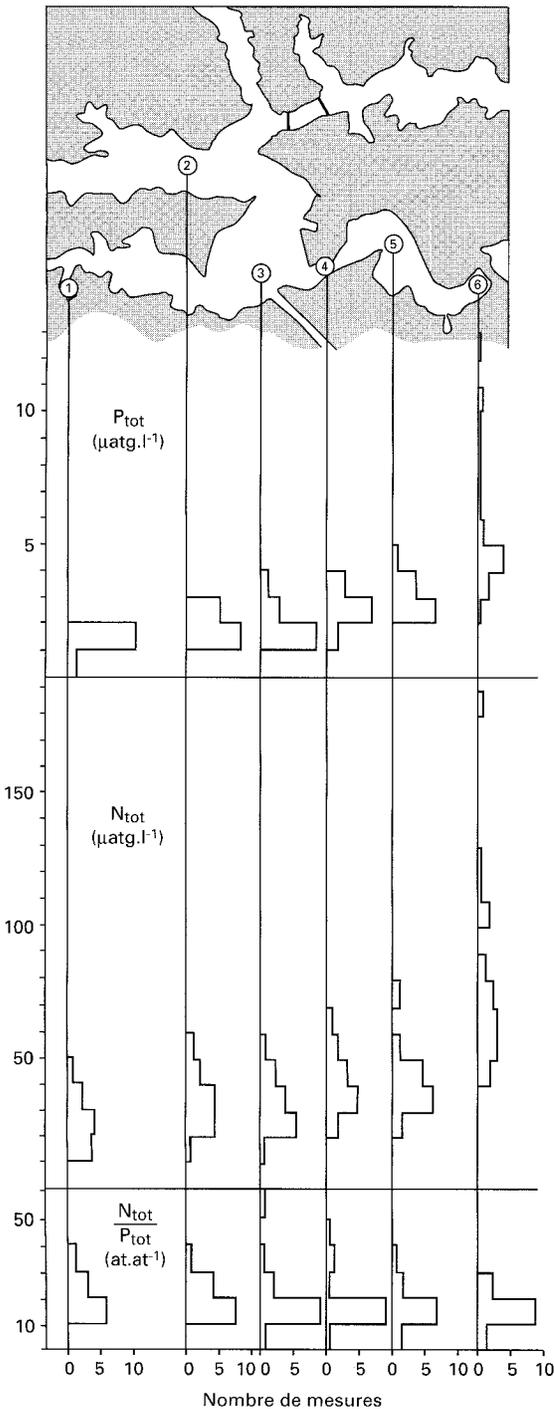


Figure 10
Variations mensuelles des différentes formes d'azote
(a) en région d'estuaire rural (st.2) et (b) urbain (st. 6) ;
Np : azote particulaire, No : azote organique
dissous, Ni : azote minéral dissous
(in DUFOR et LEMASSON, 1985).

Figure 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 (st. 4, 5 et 6) en 1977 (in DUFOR et LEMASSON, 1985).

L'hétérogénéité spatiale des concentrations en sels nutritifs est considérable dans les secteurs pollués. En effet, les eaux usées parviennent en lagune par de multiples émissaires d'où elles se répartissent et se mélangent en fonction des courants. De ce fait, les concentrations sont généralement plus fortes aux extrémités continentales des baies où les eaux sont peu renouvelées.

Dans les secteurs pollués les concentrations en N et P présentent des variations temporelles de forte amplitude, apparemment anarchiques, qui masquent les variations saisonnières liées à l'hydroclimat et observées en secteurs peu pollués (fig. 10).

EFFETS DES POLLUTIONS SUR LES BIOMASSES ET LES PRODUCTIONS VÉGÉTALES

Les effluents urbains influencent la biomasse phytoplanctonique avec deux effets contraires. À proximité immédiate des plus grands émissaires, il y a dilution et (ou) destruction du phytoplancton (fig. 11a). Entre cette zone dystrophe limitée en surface et la zone eutrophe s'étend souvent une zone hypereutrophe où les concentrations en chlorophylle *a* active peuvent atteindre $100 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. Selon les émissaires, la surface concernée par l'effet stimulant est 20 à 1 000 fois supérieure à celle concernée par l'effet inhibiteur (PAGES *et al.*, 1980). Il en résulte que l'effet des effluents est globalement eutrophisant.

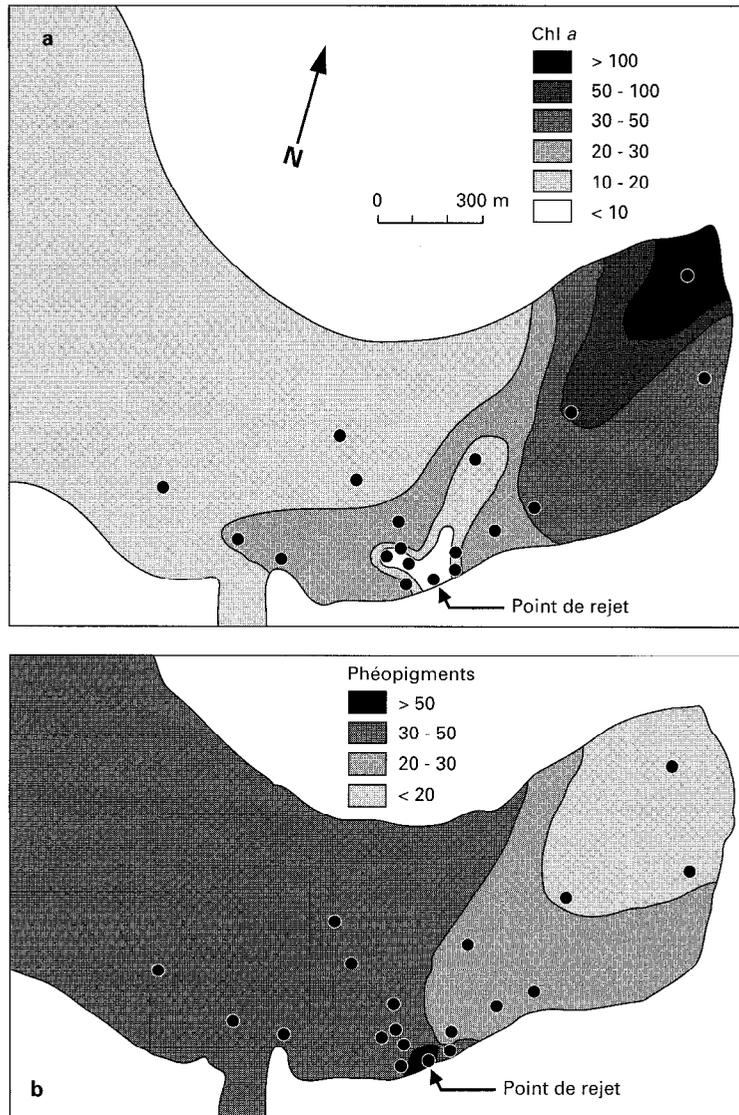


Figure 11

Concentrations en surface, en octobre 1976, des pigments a) actifs (chl *a* en $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$), b) dégradés (phéopigments en % des pigments totaux), dans un secteur urbain (l'extrémité orientale de la baie de Biéri) pollué par les effluents des abattoirs municipaux d'Abidjan (*in* DUFOR, 1984a).

Cette influence eutrophisante de la ville est confirmée par l'augmentation des concentrations en chlorophylle *a* active le long d'une radiale du secteur rural au secteur pollué (fig. 12). La concentration médiane annuelle fut, en 1977, 16 fois plus élevée à l'extrémité amont de la baie de Biétri que dans une baie de la même région à bassin versant non urbanisé. Cette proportion a augmenté depuis corrélativement au volume croissant lui aussi des effluents urbains (cf. 1-4).

Cette eutrophisation n'est pas propre à la région d'Abidjan, quoique ce soit là qu'elle est la plus flagrante. En région continentale, CARMOUZE et CAUMETTE (1985) observent des concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* de $22 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ dans la baie de Toupah, polluée, deux fois plus élevées que dans la baie de Tiegba, proche mais moins polluée.

Comme pour les sels nutritifs, il faut aussi noter une variabilité spatiale et temporelle des concentrations phytoplanctoniques plus élevées en zone polluée (fig. 11 et 12). À proximité immédiate des émis-

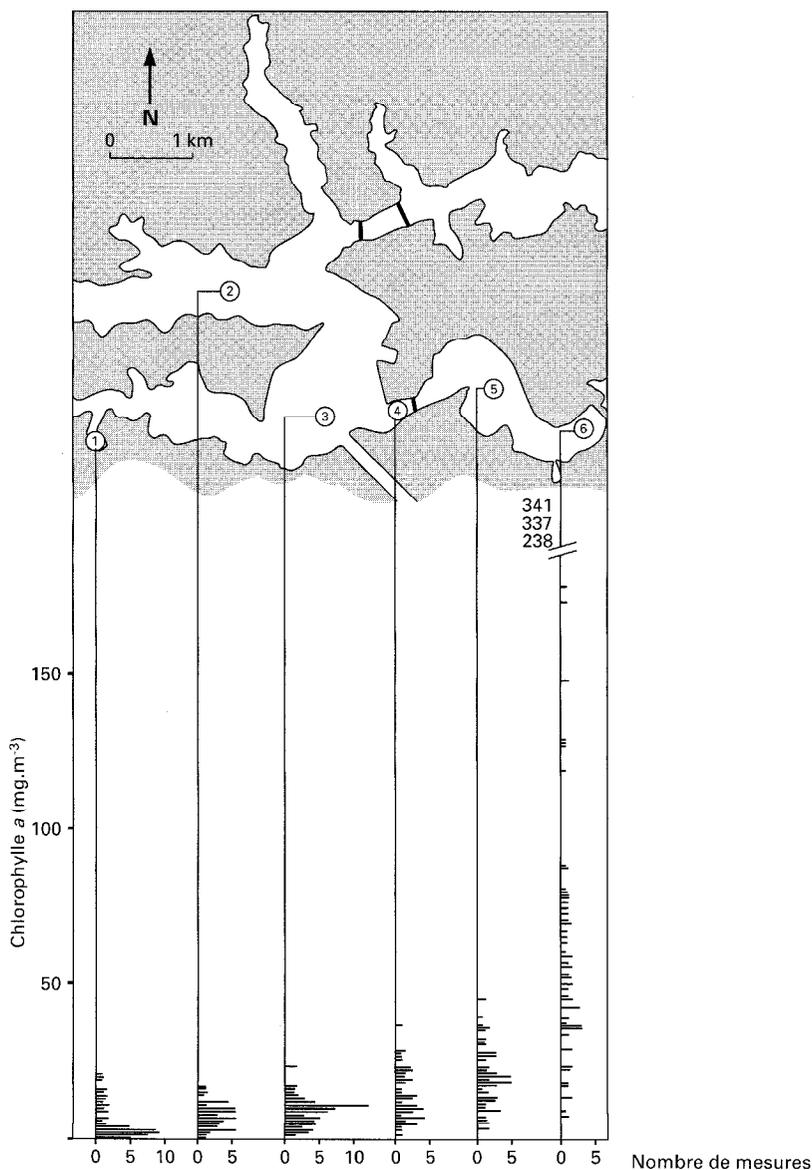


Figure 12

Concentrations en chlorophylle *a* active en surface le long d'une radiale allant du secteur rural (st. 1, 2, 3) au secteur urbain (st. 4, 5, 6) de la zone d'estuaire ; mesures hebdomadaires en 1977 (in DUFOUR, 1984a).

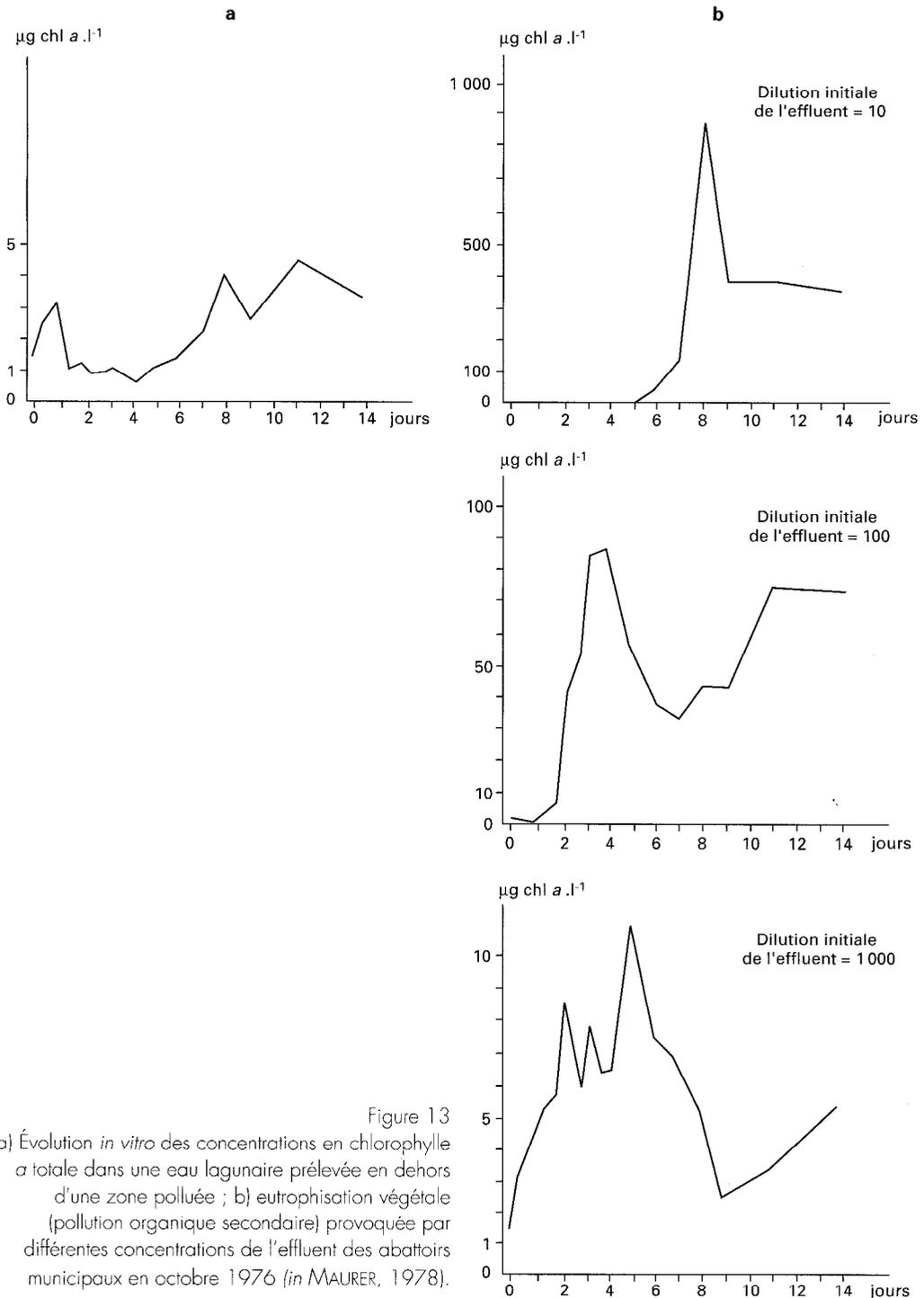


Figure 13
 a) Évolution *in vitro* des concentrations en chlorophylle *a* totale dans une eau lagunaire prélevée en dehors d'une zone polluée ; b) eutrophisation végétale (pollution organique secondaire) provoquée par différentes concentrations de l'effluent des abattoirs municipaux en octobre 1976 (in MAURER, 1978).

saies, dans la zone dystrophe dont il est question précédemment, les taux de phéopigments sont élevés, dépassant toujours 40 % (fig. 11b). Mais dans la zone eutrophe plus éloignée des émissaires, au contraire, le taux de phéopigments est plus faible que dans les secteurs naturels. Ces distributions des taux de phéopigments permettent d'envisager que les effluents, même domestiques et organiques, soient toxiques vis-à-vis du phytoplancton lorsqu'ils sont concentrés et fraîchement rejetés. Dilués et quelque

temps après leur rejet, ils sont au contraire stimulants. Des tests *in vitro* sur des cultures de phytoplancton en présence de différentes concentrations d'effluents domestiques ou d'industries agro-alimentaires ont permis de confirmer cette hypothèse (MAURER, 1978 ; DUFOUR et MAURER, 1979). L'inhibition initiale de la production végétale et la reprise ultérieure de l'activité photosynthétique sont d'autant plus fortes et durables que la concentration de départ des effluents est élevée (fig. 13). La séquence observée *in vitro* dans le temps reproduit celle observée *in situ* autour de l'émissaire.

Plusieurs campagnes de mesures en baie de Biétri ont permis d'appréhender l'impact des pollutions sur la composition spécifique des peuplements phytoplanctoniques (ARFI *et al.*, 1981 ; MAURER, 1978 ; DUFOUR et MAURER, 1979). Les effectifs des secteurs pollués sont de plusieurs millions de cellules par litre (jusqu'à 200 millions). Les plus élevés concernent des cellules de petites tailles, souvent d'un diamètre inférieur à 5 μm . Les indices de diversité de Shannon sont le plus souvent faibles, ne dépassant qu'exceptionnellement 2. Un certain nombre d'espèces se développant dans la baie de Biétri se révèlent caractéristiques de l'intense pollution observée : les dinoflagellés *Peridinium trochoideum* et *Prorocentrum micans*, l'euglénophycée *Eutreptiella braarudi*, des cryptophycées des genres *Cryptomonas* et *Hemiselmis* et des chlorophycées des genres *Chlamydomonas* et *Tetraselmis*.

Les productions phytoplanctoniques sont stimulées en zones polluées. Ainsi, en 1975, la production brute de la zone urbaine du secteur III a été de 1 051 $\text{g O}_2 \cdot \text{m}^2$, soit 1,8 fois celle de la zone rurale de la même région. Mais les productions des secteurs les plus eutrophes tel le fond de la baie de Biétri peuvent largement excéder cette valeur : 4 500 $\text{g O}_2 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ en 1977 (DUFOUR et DURAND, 1982).

Si la production primaire des secteurs pollués est toute l'année supérieure à celle des secteurs naturels, la différence est encore plus importante en saison des pluies et des crues (fig. 14). Cette particularité est liée au contrôle de cette production à un double niveau (DUFOUR, 1984b). D'abord les sels nutritifs sont plus abondants toute l'année dans les secteurs pollués où ils autorisent une biomasse plus concentrée. Ensuite, l'énergie lumineuse est absorbée en plus forte proportion par cette biomasse plus concentrée. Ce dernier facteur joue un rôle accru en période de forte charge en particules détritiques des eaux (soit en saison des pluies et des crues), celles-ci se déposant plus facilement dans les secteurs pollués, généralement situés dans les baies à l'abri des forts courants. C'est ainsi qu'en 1977, le pourcentage d'absorption moyen de la lumière incidente par le phytoplancton a dépassé 50 % au fond de la baie de Biétri alors qu'il n'atteignait pas 20 % dans le chenal central (fig. 15).

Comme pour les sels nutritifs et la biomasse phytoplanctonique, les valeurs de la production primaire dans les secteurs pollués présentent des fortes variations spatiales et temporelles (fig. 14 et 16). Globalement les effluents de la ville ont pour effet de stimuler la production du phytoplancton (PAGES *et al.*, 1980).

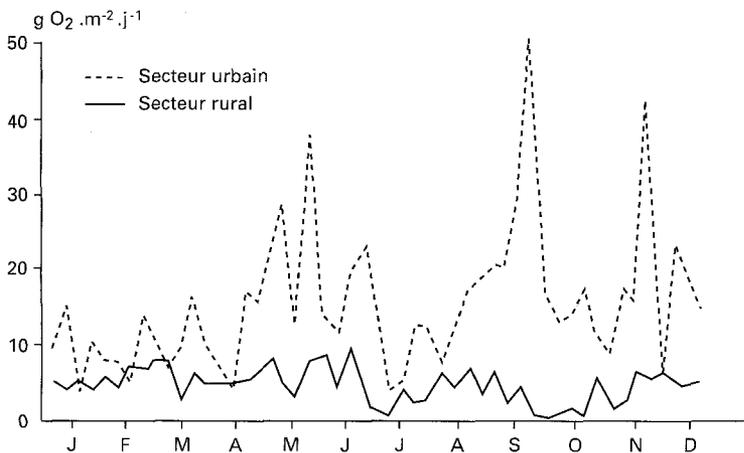


Figure 14

Évolution comparée de la production brute du phytoplancton en 1977, dans un secteur rural peu pollué (st. 6) et urbain très pollué (st. 1, fig. 8) de la zone d'estuaire (*in* DUFOUR et DURAND, 1982).

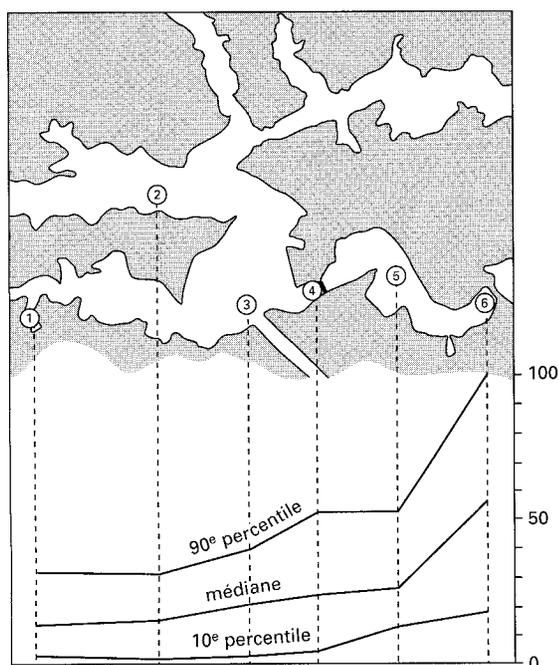


Figure 15
Pourcentage de la lumière incidente absorbée par le phytoplancton du secteur rural au secteur urbain de la zone d'estuaire ; mesures hebdomadaires en 1977 (in DUFOUR, 1984b).

Un autre facteur contribue aux fortes biomasses et productions phytoplanctoniques dans les zones polluées : le faible broyage du phytoplancton par le zooplancton, attesté par le déséquilibre de leurs biomasses observé par LEBORGNE et DUFOUR (1979). En effet, tandis que les rapports moyens entre les biomasses phytoplanctoniques et zooplanctoniques en lagune non polluée sont supérieurs à 2,5 %, il sont cent fois inférieurs en baie de Biétri. Plusieurs hypothèses susceptibles d'expliquer ce déséquilibre sont avancées au chapitre V-1.

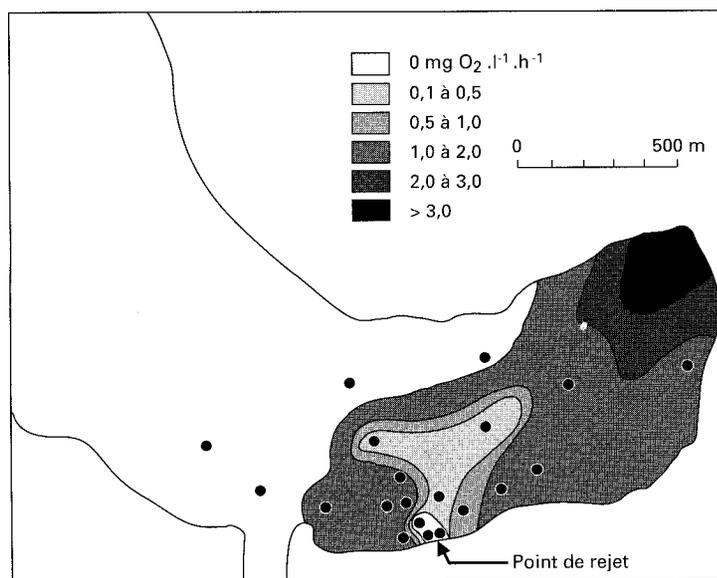


Figure 16
Inhibition et stimulation de la production phytoplanctonique brute dans la zone de rejet de l'effluent des abattoirs en octobre 1976 (d'après DUFOUR et MAURER, 1979).

EFFETS DES POLLUTIONS SUR LE BILAN EN OXYGÈNE

Les effluents agro-industriels et domestiques, en stimulant la production primaire, induisent des sursaturations d'oxygène très importantes dans la couche de surface en fin de journée (DUFOUR et SLÉPOUKHA, 1975). Plus forte est cette sursaturation le soir, liée à l'accroissement de la biomasse phytoplanctonique, plus intense sera la respiration nocturne et donc la sous-saturation en fin de nuit. CARMOUZE et CAUMETTE (1985) notent des variations nyctémérales de $4,6 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en janvier 1982 en baie de Biétri. Ces fortes oscillations sont préjudiciables à la vie animale, zooplanctonique en particulier (cf. II-4) et pourraient à elles seules expliquer les déséquilibres entre les faibles biomasses de zooplancton et les fortes biomasses de phytoplancton notés précédemment. La matière végétale synthétisée en excès par rapport aux capacités d'ingestion des brouteurs meurt, sédimente et rejoint en profondeur les matières organiques directement issues des égouts. L'ensemble consomme de l'oxygène pour sa dégradation. De nouveaux équilibres tendent à s'établir qui approchent, voire atteignent, le seuil de passage de l'aérobiose à l'anaérobiose.

Dans certaines situations, cette anoxie gagne la colonne d'eau. Au niveau d'une excavation de 8 m en baie de Biétri, CARMOUZE et CAUMETTE (*ibid.*) observent d'avril 1981 à mai 1982 une couche d'eau désoxygénée sous la couche euphotique. En période de stratification haline (mai à décembre), l'épaisseur moyenne de la couche d'eau aérée est de 4,5 m tandis que la couche sous-jacente stocke d'énormes quantités de composés réduits (concentrations supérieures à $400 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ de S^{2-} et à $300 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ de N-NH_4^+ à l'interface eau-sédiment). En début de déstratification, le mélange des eaux profondes anoxiques avec celles de surface provoque de brèves mais importantes modifications, dont les mécanismes sont étudiés par GUIRAL *et al.*, 1990 (cf. III-2). La demande biologique et chimique en oxygène est alors supérieure aux apports par pénétration d'oxygène atmosphérique et par photosynthèse. En moins de quinze jours, en janvier 1982, l'épaisseur de la couche aérée passe alors de 4 à 2 m. C'est une période de stress maximal pour les organismes supérieurs qui ont leur espace vital réduit en plus des variations nyctémérales des concentrations en oxygène très importantes qu'ils doivent subir.

En région rurale polluée la situation est moins alarmante qu'en région urbaine. Dans la baie polluée de Toupah, les variations nyctémérales moyennes d'oxygène en surface ne sont que de $1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Elles sont quand même cinq fois moins fortes dans la baie peu polluée de Tiegba. Dans les deux baies, la teneur en oxygène chute assez brutalement entre 2 et 3 m de profondeur. Au niveau du fond, des valeurs proches de zéro sont observées dans les deux baies, mais plus fréquemment dans celle qui est polluée où les premiers stades de fonctionnement en anaérobiose sont observés. CARMOUZE et CAUMETTE en concluent « qu'une légère augmentation de la charge organique, ou encore une remise en suspension plus conséquente des sédiments anoxiques consécutivement à une période fortement ventée, suffirait certainement pour y provoquer l'état de dystrophie ». Un tel état dystrophe a d'ailleurs été observé en 1979 sur les régions pseudolacustres occidentales de la lagune (cf. *infra*).

LES MORTALITÉS MASSIVES

L'état passagèrement dystrophe dans les régions pseudolacustres dont CARMOUZE et CAUMETTE (1985) observent une première étape dans la baie de Toupah (cf. *supra*) est à l'origine de mortalités massives, qui en 1979 ont concerné les crustacés, poissons et mollusques d'un tiers de la superficie de lagune. Les conséquences sur les ressources vivantes exploitables ont été significatives. La prise par unité d'effort a chuté de 43 %. Leur étendue ont fait d'emblée exclure l'hypothèse d'un empoisonnement accidentel (par des rejets industriels) ou volontaire (utilisation de produits toxiques pour la pêche).

Ces mortalités sont survenues après les événements climatologiques particuliers de la saison sèche 1979. Pourtant, l'examen des moyennes mensuelles ne fait pas apparaître de différence notable entre la saison sèche 1979 et la moyenne de celles des années précédentes où aucune mortalité massive n'a été

observée. Par contre, l'analyse des données quotidiennes d'avril 1979 a permis à GUIRAL et CHANTRAINE (1982) de mettre en évidence une situation originale où des journées de grand vent, de pluviométrie nulle et d'insolation élevée encadrent des journées calmes, de pluviométrie forte et d'insolation nulle. La chronologie supposée des événements est la suivante.

En liaison avec une période initiale peu ventée et chaude, il se forme une stratification verticale de la colonne d'eau. Le sédiment puis la couche d'eau susjacente deviennent anoxiques permettant la libération des phosphates de leurs complexes organométalliques. Lors de la période de grand vent suivant, la colonne d'eau est homogénéisée et les phosphates qui limitent la production primaire dans ces régions (cf. II-1 et II-2) parviennent en surface ; ce qui, couplé au fort ensoleillement, provoque une explosion phytoplanctonique. Au cours des journées suivantes d'éclairement et de vent faibles, la production d'oxygène photosynthétique n'équilibre plus la consommation d'oxygène par la respiration du phytoplancton et la dégradation des matières organiques sédimentaires. En outre, la couche superficielle pourvue en oxygène est isolée de la couche sous-jacente par la stratification qui se reforme. L'épaisseur de la couche désoxygénée et enrichie en composés réduits augmente et se rapproche de la surface. Les jours suivants, le vent qui souffle à nouveau en tornade remet en suspension sur toute la colonne d'eau les composés réduits et le sédiment. La production d'oxygène est localisée dans une pellicule de surface d'autant moins épaisse que la turbidité est accrue. Le reste de la colonne d'eau est le siège d'intenses respirations et minéralisations et le bilan global en oxygène y est nettement négatif. La désoxygénation atteint son paroxysme en fin de nuit. Le necton est alors asphyxié ou (et) intoxiqué par les produits réduits, H_2S , NH_3 , CH_4 , issus de la minéralisation des matières organiques.

Ces hypothèses sont confirmées par des informations recueillies auprès des pêcheurs qui affirment avoir ressenti des irritations oculaires supposées être liées à l'acidité de l'eau lors de leurs plongées à cette époque. En outre, quelques jours après ces événements, des densités phytoplanctoniques 3 à 4 fois supérieures à la normale (jusqu'à $223 \text{ mg chl a} \cdot \text{m}^{-3}$) composées exclusivement de cyanophycées non toxiques et d'un pyrrophyte flagellé attestent des conditions hypereutrophes anormales (ILTIS, comm. pers.).

GUIRAL et CHANTRAINE (1982) mettent en évidence l'importance que revêt la largeur de la maille de temps d'observation. Alors que les conditions climatiques moyennes de la saison sèche 1979 n'apparaissent pas particulièrement anormales, seul l'examen des situations quotidiennes a permis de mettre en évidence l'existence de phénomènes climatiques exceptionnels et transitoires et d'émettre des hypothèses sur l'origine des mortalités observées.

Néanmoins, le degré d'eutrophisation lié à la pollution organique auquel sont soumises la baie de Toupoh et la région d'Abidjan ne peut qu'accroître la probabilité et la fréquence d'apparition de ces situations de crise.

EFFET DES POLLUTIONS SUR LA SANTÉ HUMAINE

Parmi l'ensemble des pollutions subies par le milieu lagunaire, la pollution microbienne constitue une des plus préoccupantes, compte tenu des risques épidémiologiques qui lui sont associés.

La validité des normes sanitaires OMS/PNUE pour les milieux tropicaux et, en particulier, pour cette lagune tropicale reste sujette à caution. La recherche des micro-organismes pathogènes impliqués dans les endémies locales peut se révéler de ce fait plus instructive. Quelques données épidémiologiques laissent présager une implication possible du milieu lagunaire et de ses variations hydroclimatiques dans le maintien endémique de certaines maladies. KOUAMÉ *et al.* (1979) recensent à Abidjan une nette recrudescence de la fièvre typhoïde chez les enfants au début des saisons de pluies. IWUJI (1976) a montré la prédominance en zone lagunaire des salmonelloses de mars à juin, soit au début de la grande saison des pluies. Depuis 1970, les Vibrionaceae sont principalement mis en cause dans les épidémies de choléra qui affectent les populations riveraines de la lagune Ébrié (DUCHASSIN *et al.*, 1973 ; DOSSO *et al.*, 1984).

Malgré ces suspicions, il n'a pu être mis en évidence une implication des eaux lagunaires dans la transmission de salmonelloses et de shigelles. Selon LANUSSE (1987), l'isolement de ces micro-organismes dans des eaux si turbides devra faire l'objet d'une optimisation des techniques de recherche. Par contre, la recherche des *Pseudomonas aeruginosa* dans les eaux de la lagune Ébrié s'est avérée positive pour la quasi-totalité des échantillons analysés. De plus, les eaux lagunaires sont fortement contaminées par des Vibrionaceae. Malgré l'endémospadicité du *Vibrio cholerae* O:1 biotype El Tor, celui-ci n'est cependant pas retrouvé ; seuls des vibrions NAG sont isolés du milieu. Cette constatation rejoint celle de DUCHASSIN *et al.* (1973) qui, pendant la période endémique ivoirienne, n'avaient pu isoler que des vibrions NAG dans les eaux lagunaires.

Cependant, contrairement à la dernière décennie, *Vibrio cholerae* ne constitue plus l'agent pathogène le plus fréquemment isolé dans les selles de patients diarrhéiques (DOSSO, comm. pers.). Parmi les Vibrionaceae, les espèces les plus fréquemment responsables furent *Aeromonas caviae* en 1982 et 1983 et *Vibrio parahaemolyticus* en 1985, également isolés en lagune et donc vecteurs potentiels des maladies.

On doit donc être conscient que dans une communauté où il existe un réservoir important de maladies, l'évacuation des selles contaminées dans le milieu lagunaire fait peser une menace grave sur la santé des populations riveraines. Deux grands modes de contamination sont suspectés : soit par contact direct du corps lors des activités de toilette ou de baignade, soit par consommation de poissons, crustacés ou mollusques contaminés.

Effet global des pollutions et conclusions

Quelques signes de pollution organique ou chimique sont apparus dans les secteurs continentaux de la lagune. Ils sont d'autant plus inquiétants que les faibles taux de renouvellement des eaux de ces secteurs ne permettent pas une bonne dilution et évacuation des polluants. Mais c'est à Abidjan, en secteur d'estuaire, que les activités ménagères et industrielles provoquent les effets les plus manifestes. Les rejets polluants sont essentiellement formés de matières organiques dont les produits de minéralisation sont à l'origine d'une production phytoplanctonique doublée ou triplée. L'effet eutrophisant des polluants est accéléré par la conjonction de plusieurs facteurs. Du fait d'un rapport N/C de certaines eaux usées supérieur à celui du phytoplancton, la biomasse carbonée phytoplanctonique issue de la dégradation des matières organiques (pollution organique secondaire) est supérieure à la biomasse carbonée détritique (pollution organique primaire) qui lui a donné naissance. En outre, la majeure partie des polluants aboutissent dans des baies où la circulation et les mélanges verticaux sont ralentis, permettant ainsi le maintien du phytoplancton en surface et donc une meilleure exploitation de la lumière. De plus, tandis que dans le chenal central la pollution et la biomasse phytoplanctonique sont en permanence évacuées vers l'océan par les courants fluviaux et de marée, elles s'accumulent dans les baies moins bien renouvelées, d'où la nécessité de favoriser cette circulation. Enfin, la biomasse végétale est, dans les secteurs pollués, moins bien exploitée par les herbivores. L'excédent sédimente et rejoint en profondeur la matière organique non encore dégradée des égouts. L'ensemble consomme l'oxygène d'une façon telle que l'hypolimnion de certaines baies, les plus confinées, est devenu anoxique avec production d'hydrogène sulfuré (cf. III-2). Dans de telles conditions, il a pu être observé une meilleure aptitude de culture de *E. coli* ainsi que la persistance de *C. perfringens* sous la forme végétative (LANUSSE, 1987).

Ces observations soulignent par conséquent les risques liés à une eutrophisation excessive des eaux. Les caractéristiques aphotiques et anoxiques limitant l'expression de phénomènes autoépuration, ces zones hypereutrophes peuvent constituer des réservoirs de bactéries pathogènes. Ces suspicions sont d'autant plus graves que la déstratification saisonnière de la colonne d'eau permet le brassage des eaux, ce qui pourrait favoriser la dissémination de ces bactéries.

De même, il est important de s'inquiéter de l'accroissement de la pollution chimique dans les eaux lagunaires, dans la mesure où celle-ci peut intoxiquer les agents biologiques qui interviennent dans l'auto-épuration des eaux.

Outre son impact sur la santé publique, la pollution influence les ressources halieutiques. Des perturbations se manifestent dans les baies urbaines où il n'est plus observé que des peuplements quasi monospécifiques d'ethmaloses, abondants mais de petite taille, et développant des adaptations particulières, comme une taille à la première maturité sexuelle réduite (cf. II-7). En outre, depuis le percement du canal de Vridi, la région d'Abidjan joue un rôle clef dans la production de poissons et crustacés. Elle est propice au frai et à la reproduction de nombreuses espèces, non seulement lagunaires mais aussi littorales (ethmaloses, carpes, gerres, mulets, etc.). De nombreuses baies servent de « nurseries », aux crevettes et mâchoirons par exemple. Elle est le passage obligé de nombreuses espèces amphydromiques. Notons que, dans certains cas, la migration s'effectue aux stades larvaire ou juvénile, plus particulièrement vulnérables. La pollution par l'agglomération d'Abidjan risque donc de diminuer les revenus de la pêche, non seulement en lagune, mais aussi en mer.

L'aquaculture lagunaire voit son développement s'accélérer. Les sites favorables sont nombreux et certains sont très proches d'Abidjan (des stations fonctionnent déjà à Jacquerville, Bingerville, Dabou). Ces sites peuvent être hypothéqués par l'extension de la pollution.

Enfin, l'esthétique de la lagune, cadre de vie agréable pour trois millions d'habitants, risque d'être atteinte et avec elle les ressources liées aux séjours de loisirs et d'affaires.

Ces différentes constatations permettent de souligner l'urgence qu'il y a à trouver des solutions diminuant les rejets polluants en lagune, ce qui semble admis, mais aussi la nécessité d'une approche globale de l'assainissement prenant aussi en compte toutes les composantes écologiques du milieu récepteur.

- ARFI (R.), DUFOUR (P.) et MAURER (D.), 1981.— Phytoplankton et pollution : premières études en baie de Biétri. *Oceanol. Acta*, 4 (3) : 319-330.
- BROCHE (J.) et PESCHET (J.L.), 1983.— Enquête sur les pollutions actuelles et potentielles en Côte-d'Ivoire. In : P. Dufour et J.M. Chantraine (Eds), Réseau national d'observation de la qualité des eaux marines et lagunaires en Côte-d'Ivoire. Paris, Orstom et ministère de l'Environnement, 451 p.
- CARILLO (M.), ESTRADA (E.) et HAZEN (T.), 1985.— Survival and enumeration of the fecal indicators *Bifidobacterium adescens* and *E. coli* in tropical rain forest watershed. *Appl. Environ. Microbiol.* 50 : 468-476.
- CARLUCCI (A.), SCARPINO (P.V.) et PRAMER (D.), 1961.— Evaluation of factors affecting the survival of *E. coli* in seawater. Studies with heat and filter-sterilized seawater. *Appl. Environ. Microbiol.*, 9 : 400-404.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 18 (3) : 183-212.
- COLCANAP (M.) et DUFOUR (P.), 1982.— L'assainissement de la ville d'Abidjan. Évaluation, recommandations, propositions d'alternatives. Paris, Ministère de l'Environnement, 299 p.
- DOSSO (M.), DUCHASSIN (M.), LOMBARDO (A.), KONE (M.) et EDOH (V.), 1983.— Cas sporadiques ou début d'une nouvelle épidémie de choléra. *Bull. Soc. Path. Ex.*, 76 : 121-125.
- DUCHASSIN (M.), CLERC (C.), BOURGEADE (A.) et HOSOTTE (M.T.), 1973.— Survie du vibron cholérique El Tor dans les eaux de la lagune d'Abidjan. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 66 : 679-684.
- DUFOUR (P.), 1982a.— Influence des conditions du milieu sur la biodégradation des matières organiques dans une lagune tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Oceanol. Acta*, 5 (3) : 355-363.
- DUFOUR (P.), 1982b.— Les frontières naturelles et humaines du système lagunaire Ébrié. Incidences sur l'hydroclimat. *Hydrobiologia*, 94 : 105-120.
- DUFOUR (P.), 1984a.— La biomasse des lagunes côtières. Exemple de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 207-233.
- DUFOUR (P.), 1984b.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse Doct. es-sci., Paris, Univ. Pierre et Marie Curie, 164 p.
- DUFOUR (P.) et DURAND (J.R.), 1982.— Production végétale des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 15 (3) : 209-230.
- DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1985.— Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanogr. Trop.* 20 (1) : 41-69.
- DUFOUR (P.) et MAURER (D.), 1979.— Pollution organique et eutrophisation en milieu tropical saumâtre. *Biologie-écologie méditerranéenne*, 6 (3/4) : 252.
- DUFOUR (P.) et SLÉPOUKHA (M.), 1975.— L'oxygène dissous en lagune Ébrié : influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 75-118.
- EVISON (L.) et JAMES (A.), 1973.— *Bifidobacterium* as an indicator of fecal pollution in water. *Progress in Wat. Technol.*, 7 : 57-66.
- GALLARDO (Y.), 1978.— Assymetry and anomalies of circulation and vertical mixing in the branching of a lagoon estuary. In : J.C.J. Nihoul (Ed.), Hydrodynamics of estuaries and fjords. Amsterdam, Elsevier, *Oceanographic series*, 23 : 197-206.
- GAMESON (A.H.L.) et SAXON (J.R.), 1967.— Field study on effect of daylight on mortality of coliform bacteria. *Water Res.*, 1 : 591-599.

- GREENSBURG (A.E.), 1956.— Survival of enteric organisms in seawater. *Public Health Rep.*, 71 : 77-86.
- GUIRAL (D.), ARFI (R.) et TORRETON (J.P.), 1990.— Conséquences biogéochimiques de l'atténuation de stratification dans une baie eutrophe : la baie de Biétri en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 : 11-26.
- GUIRAL (D.) et CHANTRAINE (J.M.), 1982.— Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en lagune Ébrié en 1979. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 61-96.
- GUIRAL (D.) et KOUASSI (A.M.), 1992.— Estimation à proximité des berges des niveaux de pollutions organique et bactérienne des eaux lagunaires de la ville d'Abidjan (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Journal Ivoirien Oceanol. Limnol.*, 2 (1) : 18-41.
- GUIRAL (D.) et LANUSSE (A.), 1984.— Contribution à l'étude hydrodynamique de la baie de Biétri (lagune Ébrié). *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 15 (1) : 1-18.
- IWUJI (S.), 1976.— Les infections intestinales à salmonelloses en zone lagunaire rurale. Thèse de médecine, Abidjan, n°79.
- JONES (G.E.), 1963.— Suppression of bacterial growth by seawater. In : C.H. Oppenheimer (Ed.), Symposium on marine ecology. U.S.A, Springfield, C.C.Thomas Publisher : 572-579.
- JONES (G.E.), 1963.— Effect of chelating agents on the growth of *E. coli* in seawater. *J. Bacteriol.*, 87 : 484-499.
- KOUASSI (A.M.) et GUIRAL (D.), 1990.— Variations saisonnières de la contamination microbienne de la zone urbaine d'une lagune tropicale estuarienne. Cas de la ville d'Abidjan (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 : 181-194.
- KOUAMÉ (K.), MOREAU (J.), TIMITE (K.), DIEKOUADIO (K.) et ASSI ADOU (J.), 1979.— La fièvre typhoïde de l'enfant à Abidjan. *Rev. Méd. de Côte d'Ivoire*, 48 : 2-15.
- LANUSSE (A.), 1987.— La contamination microbienne d'une lagune tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Influences de l'hydroclimat. Thèse Univ. Provence, Aix-Marseille-I, 147 p.
- LANUSSE (A.) et GUIRAL (D.), 1988.— Suivi annuel de la contamination bactérienne et virale des eaux et des sédiments lagunaires au niveau d'Abidjan. *Océanis*, 14 : 71-87.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.) et DUFOUR (P.) 1982.— Lagune de Biétri : bathymétrie, courants et taux de renouvellement des eaux. *Arch. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan.*, 17 (3) : 13-24.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.), DUFOUR (P.) et CREMOUX (J.L.), 1981.— Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LE BORGNE (R.) et DUFOUR (P.) , 1979.— Premiers résultats sur l'excrétion et la production du mésozooplancton de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (1) : 1-39.
- MARCHAND (M.) et MARTIN (J.L.), 1985.— Détermination de la pollution chimique (hydrocarbures, organochlorés et métaux) dans la lagune d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) par l'étude des sédiments. *Océanogr. trop.*, 20 : 1-90.
- MARCHAND (M.), MARTIN (J.L.) et CHANTRAINE (J.M.), 1983.— Détermination de la pollution chimique dans la lagune d' Abidjan par l'étude des sédiments. *Doc. COB/CNEXO, Brest*, 70 p.
- MAURER (D.), 1978.— Phytoplancton et pollution : lagune Ébrié (Abidjan) ; secteur de Cortiou (Marseille). Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille-II, 121 p.
- MITCHELL (R.) et MORRIS (J.C.), 1969.— The fate of intestinal bacteria in the sea : 811-821. In : Proceedings of the 4th International Conference on Water Pollution Research, Prague.
- Nedeco, 1981.— Assainissement et drainage de la ville d'Abidjan. Côte-d'Ivoire, Setu, *multigr.*
- OMS - PNUE, 1977.— Directives applicables à la surveillance sanitaire de la qualité des eaux littorales. Copenhague, Bureau régional de l'Europe, 177 p.

- PAGES (J.) et CITEAU (J.), 1978.— La pollution bactérienne de la lagune et de la mer autour d'Abidjan. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 : 43-50.
- PAGES (J.), 1975.— Étude de la pollution bactérienne en lagune Ébrié. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 : 97-101.
- PAGES (J.), DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1980.— Pollution de la zone urbaine de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Scient. 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.
- SIEBURTH (J. Mc N.), 1984.— Protozoan bacterivory in pelagic marine waters. *In* : J.E. Hobbie, P.J. le B. Williams (Eds), *Heterotrophic activity in the sea*. New York, Plenum Press : 405-444.
- SINGLETON (F.), ATWELL (R.), JANQI (M.) et COLWELL (R.), 1982.— Effects of temperature and salinity on *Vibrio cholerae* growth. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44 : 1047-1058.
- TASTET (J.P.), 1979.— Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse Univ. Bordeaux-I ; 2 vol., 212 p.
- WATKINS (D.) et CABELLI (V.), 1985.— Effect of fecal pollution on *Vibrio parahaemolyticus* densities in an estuarine environment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 32 : 679-684.
- XU (H.S.), ROBERTS (N.), SINGLETON (F.), ATWELL (R.), GRIMES (D.) et COLWELL (R.), 1982.— Survival and viability of non-culturable *E. coli* and *V. cholerae* in the estuarine and marine environment. *Microbiol. Ecol.*, 8 : 313-323.

UN ÉCOSYSTÈME ESTUARIEN EUTROPHE : LA BAIE DE BIÉTRI

Robert ARFI et Daniel GUIRAL

La baie de Biétri est située dans le sud-est de l'agglomération abidjanaise. Communiquant principalement avec la lagune Ébrié par une passe qui débouche à proximité du canal de Vridi, son régime hydrologique s'apparente à celui de la partie estuarienne de la lagune. Les nombreuses entreprises agro-industrielles qui la bordent y rejettent leurs eaux usées, le plus souvent sans traitement préalable. En outre, une partie des effluents domestiques d'Abidjan est déversée sur sa rive nord. La baie de Biétri présente un gradient géographique d'eutrophisation lié au confinement. Si les fonds sont généralement peu importants, des excavations situées au centre et à l'est de la baie créent des conditions d'anaérobiose dans les eaux profondes, en relation avec un fort gradient vertical de densité. Une fois par an, lors de la conjonction de la ressalure et du refroidissement des eaux superficielles, ce gradient s'atténue considérablement. Cependant, les particularités de la bathymétrie des excavations font que seuls des échanges turbulents avec les couches profondes peuvent se produire, sans conduire à une homogénéisation de la colonne d'eau. Le caractère dominant de cette baie demeure son eutrophie, induite par les apports anthropiques, facilitée par la morphologie du site, et régulée par l'hydrodynamisme. Le fonctionnement biologique de la baie de Biétri s'apparente ainsi à celui d'un vaste bassin de lagunage non contrôlé.

Morphologie, courantologie

LE SITE

La baie de Biétri présente la forme générale d'un S globalement orienté ouest-est. Elle communique avec l'ensemble lagunaire Ébrié à ses deux extrémités (fig. 1) :

— L'ouverture principale, à l'ouest, est constituée par une passe profonde de 6,3 m au maximum et d'une section totale de 450 m² (GUIRAL et LANUSSE, 1984). Elle débouche à quelques centaines de

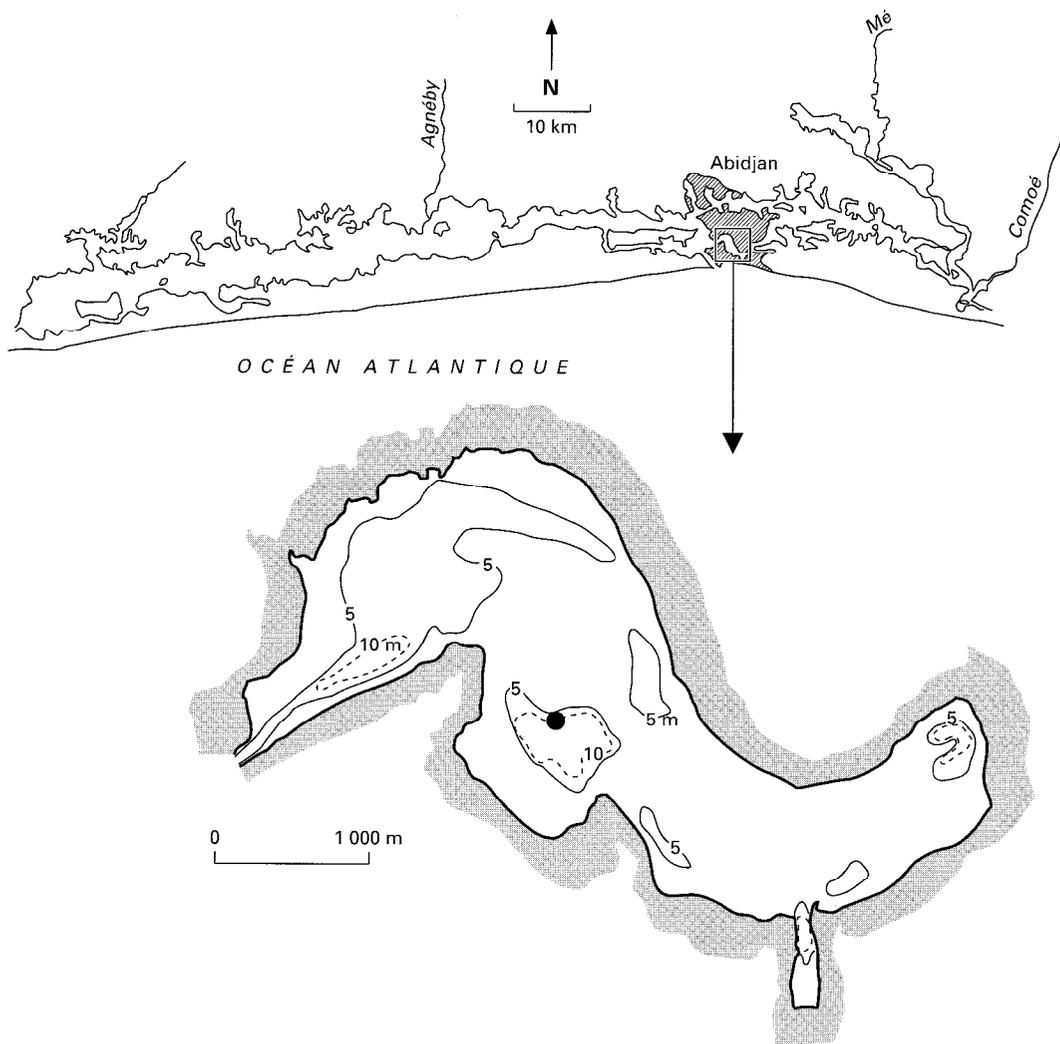


Figure 1
Localisation et bathymétrie de la baie de Biétri.

mètres du canal de Vridi, avec lequel elle fait un angle de 60° . Cette ouverture correspond au 1/10 de la section du canal de Vridi.

- À l'extrémité est, un percement dans le remblai de Koumassi a été pratiqué en 1981 pour limiter le confinement des eaux superficielles de cette partie de la baie. Les quatre buses ($L = 80$ m, $l = 3,2$ m, $h = 1,3$ m) placées dans le terre-plein font communiquer les baies de Koumassi et de Biétri. Cette ouverture correspond à 3,5 % de la section de la passe ouest.

La bathymétrie de la baie dont la surface est de $6,05$ km² a été établie par LEMASSON *et al.* (1981). Par planimétrie, on peut estimer son volume à $22,91 \cdot 10^9$ m³. Sa profondeur moyenne est d'environ 3,8 m (tabl. I). Sur un plateau relativement uniforme, plusieurs excavations ont été creusées au centre et à l'est de la baie lors de l'extraction de sédiments pour le comblement et l'aménagement des zones portuaires.

La courbe hypsométrique (fig. 2) reflète l'importance des fonds supérieurs à 5 m, les trois principales dépressions représentant près de 50 % du volume total de la baie pour environ 25 % de sa surface. En raison de cette morphologie particulière, le marnage (0,8 m au maximum) aura un effet limité sur la superficie de la baie et nul sur son volume.

TABLEAU I

Caractéristiques morphologiques de la baie de Biétri

Surface	$6,05 \cdot 10^6 \text{ m}^2$
Volume	$22,91 \cdot 10^6 \text{ m}^3$
Périmètre	16 360 m
Longueur	6 000 m
largeur	500 à 1 300 m
Profondeur maximale	15 m
Profondeur moyenne	3,8 m

Les ouvertures sur la lagune Ébrié

Les deux voies de communication permettent les échanges d'eau avec la zone estuarienne de la lagune Ébrié et la baie de Koumassi. Mais en raison de leur section différente et de leur distance respective à l'océan, les effets de la marée, principal facteur hydrodynamique, ne seront pas comparables d'une extrémité à l'autre. En particulier, les volumes circulants et les vitesses de transfert n'auront pas les mêmes ordres de grandeur à l'est et à l'ouest de la baie (GUIRAL et LANUSSE, 1984).

— La passe ouest permet le passage d'un volume moyen par marée au cours d'un cycle synodique de $5,7 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ (décembre 1982) ou de $7,1 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ (avril 1983). Le flux sortant de la baie au jusant est toujours supérieur au flux entrant. Les volumes écoulés sont directement corrélés aux amplitudes des marées enregistrées à la pointe de Vridi. GUIRAL et LANUSSE (1984) ont proposé un modèle permettant d'estimer les volumes entrants et sortants à partir de l'amplitude des marées à la pointe de Vridi. Ces estimations concernent seulement les périodes non influencées par la crue de la Comoé, qui constitue un facteur perturbateur dépendant du régime aléatoire des précipitations.

— Les volumes qui circulent par les buses sont environ dix fois plus faibles que ceux observés à la passe ouest.

En surface, les vitesses d'écoulement de l'eau aux points de communication atteignent au maximum $160 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ aux buses et $90 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à la passe ouest. Ces valeurs élevées traduisent l'importance des mouvements d'eau liés aux marées au cours de la grande saison sèche, lorsque les apports continentaux et atmosphériques sont réduits.

L'onde de marée se propage d'une extrémité de la baie à l'autre en un temps moyen de 72 minutes (célérité : $140 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), avec d'importantes variations. Aucune corrélation n'a été établie entre le retard de l'onde et l'amplitude de la marée.

En raison de l'isolement des dépressions, les mouvements hydrodynamiques des masses d'eau ne concernent que les 4 à 5 premiers mètres. Ainsi, chaque flot de marée de vive-eau mobilise environ 40 % de ce volume superficiel, et seulement 13 % en morte-eau.

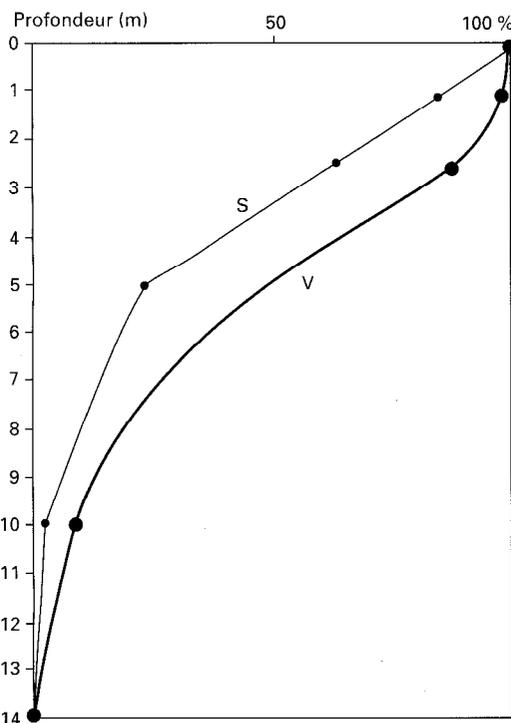


Figure 2

Courbe hypsométrique de la baie de Biétri, surface (S) et (V) volume.

Les émissaires

Tout le périmètre de la baie est concerné par des arrivées d'eaux usées. Les débits sont estimés avec peu de précision, comme la qualité des eaux qui en sont issues. NOVO (1974) estimait à 18 000 m³ les arrivées quotidiennes d'eaux usées. Depuis 1983, une modernisation des systèmes d'exploitation a permis une baisse du volume de ces rejets, qui, en 1987, sont estimés par le ministère de l'Industrie à 11 100 m³ . j⁻¹. Ces effluents transportent une quantité de matières biodégradables estimée à 120 t . j⁻¹ de DBO, dont plus de 95 % sont déversées par l'égout Sainte-Marie. À cela, il faut ajouter les eaux pluviales, qui n'empruntent pas de réseau séparatif. Les débits augmentent très rapidement en cas d'orage (ou, plus généralement, en saison des pluies), avec, dans le premier cas, un violent effet de chasse qui amène brutalement dans le milieu de grandes quantités de composés particuliers divers dont l'impact est très important sur la qualité des eaux, et, particulièrement, sur son niveau de contamination bactérienne (cf. III-1).

COURANTOLOGIE

La seule étude publiée est celle de LEMASSON *et al.* (1981). Ce travail, réalisé en 1976 et 1977, antérieurement à l'ouverture des buses de Koumassi, porte sur des mesures en marée de vive-eau dans les parties orientales et occidentales de la baie. Dans le secteur ouest, les courants les plus forts ont été observés pendant le jusant (22 cm . s⁻¹), alors qu'au centre de la baie les vitesses sont plus faibles (5 à 10 cm . s⁻¹). La dérive se fait parallèlement à la côte et la direction change lors de la renverse de marée. Dans le secteur est, il n'y a pas de différence significative entre le flot et le jusant, et les courants y seraient principalement induits par les vents.

À partir de bilans hydrologiques, le taux de renouvellement des eaux est estimé à 0,35 j⁻¹ en marée de vive-eau (marnage de 0,8 m) et à 0,05 j⁻¹ en marée de morte-eau (marnage de 0,1 m). Une autre approche (variations de salinité) a permis de proposer une valeur de 0,45 j⁻¹. Ce renouvellement est plus limité dans la partie est de la baie (taux moyen : 0,14 j⁻¹) et se fait tous les 7 jours environ. Dans la partie ouest, il se réalise tous les 2,2 jours (période de vive-eau) ou tous les 7,1 jours (période de morte-eau).

Hydrologie

SALINITÉ ET TEMPÉRATURE

Cycle saisonnier

L'hydroclimat de la partie estuarienne de la lagune Ébrié et donc de la baie de Biétri évolue sous un double contrôle océanique et continental (DURAND et CHANTRAINE, 1982). Lorsque les apports continentaux sont maximaux, l'influence marine est fortement réduite, et la salinité des eaux de surface inférieure à 10 g . l⁻¹. Inversement, lors de l'étiage du fleuve, l'influence océanique prédomine, et la salinité dépasse 25 g . l⁻¹. En fonction de l'importance des précipitations et de la durée de la crue, la diminution annuelle de la salinité des eaux de surface sera plus ou moins prononcée (fig. 3). À l'opposé, au sein des couches profondes, la variabilité saisonnière est peu perceptible, la salinité différant peu de 31 g . l⁻¹.

L'évolution des températures dépend de celle de l'air, sauf en période d'étiage où l'influence océanique sera plus marquée. La température de l'eau de surface augmente régulièrement au cours de la grande saison sèche, le maximum (30,2 °C) étant atteint en avril ou mai (fig. 3). Le début de la grande saison des pluies est marqué par un net refroidissement qui se poursuit au cours de la petite saison sèche (minimum annuel 25,0 °C). Cette chute des températures dépend de l'installation de la remontée côtière (grande saison froide océanique, d'après MORLIÈRE, 1970) et d'un refroidissement thermique atmo-

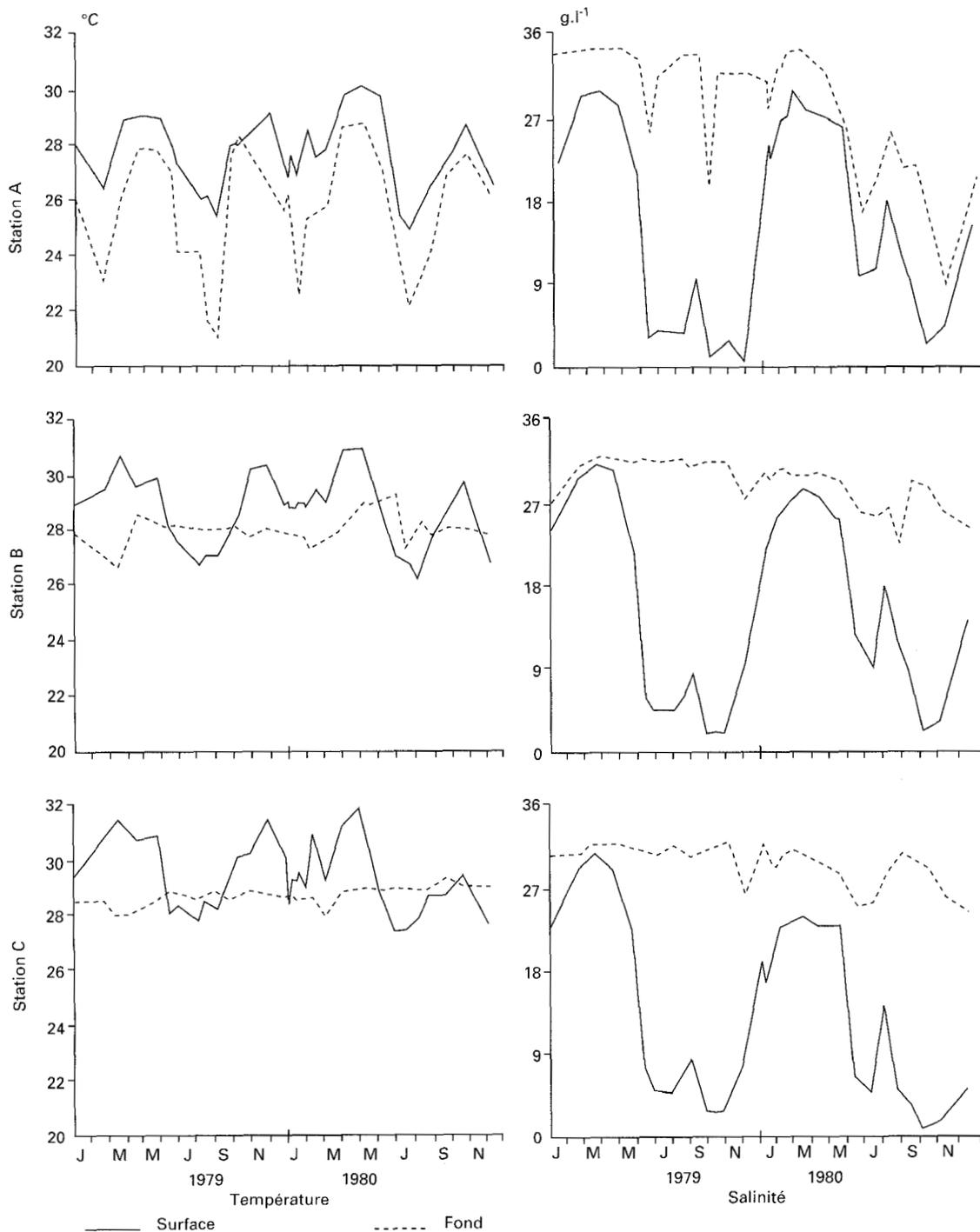


Figure 3

Évolution temporelle des températures et de la salinité en surface et au fond en trois points de la baie de Biétri : ouest (A), centre (B) et est (C).

sphérique. À partir du mois d'octobre, le renforcement des influences continentales (crues et précipitations) entraîne un réchauffement progressif, interrompu par le retour à une situation de remontée côtière (petite saison froide en mer) qui se produit en décembre ou janvier. Les couches profondes sont plus homothermes (amplitude annuelle : 1,4°C).

TABLEAU II
Caractéristiques physico-chimiques de la baie de Biétri lors des périodes : A, de déstratifications et B, de stratification (valeurs moyennes, minimales et maximales)

A	Ouest baie	Centre baie		Est baie		B	Ouest baie	Centre baie		Est baie	
	0-4 m	0-4 m	4-10 m	0-4 m	4-10 m		0-4 m	0-4 m	4-10 m	0-4 m	4-10 m
MES (mg.l ⁻¹)	*	12,5 10,2-16,1	2,1 1,9-2,4	*	*	MES (mg.l ⁻¹)	*	11,7 5,0-26,8	11,8 0,7-43,6	*	*
pH	8,03 7,85-8,23	8,22 7,87-8,51	7,75 7,60-8,00	8,41 8,12-8,65	7,39 7,20-7,67	pH	7,98 7,85-8,23	8,03 7,87-8,51	7,83 7,28-8,38	7,40 7,33-7,50	
O ₂ (ml.l ⁻¹)	4,4 3,3-5,0	4,7 3,4-7,1	0,3 0,0-2,2	6,6 2,2-11,5	0 0-0	O ₂ (ml.l ⁻¹)	3,9 2,9-5,0	4,6 3,3-6,7	0,1 0,0-0,7	5,7 3,2-9,7	0,5 0,3-0,8
Redox (mV)	*	210 120-230	-210 -355-200	*	*	Redox (mV)	*	200 130-280	-360 -430-290	*	*
N-NH ₄ (μmol.l ⁻¹)	*	6,5 2,5-17,2	73 6,0-200	1,6 1,4-1,8	936 815-1 057	N-NH ₄ (μmol.l ⁻¹)	*	10,1 1,6-35,2	295 220-350	9,6 2,0-21,5	1 193 867-1 730
N-NO ₂ (μmol.l ⁻¹)	0,8 0,2-2,3	0,3 0,1-0,6	0,3 0,0-1,9	0,7 0,0-4,9	0,3 0,0-0,7	N-NO ₂ (μmol.l ⁻¹)		0,7 0,2-2,1	1,3 0,0-3,4	3,1 0,9-6,4	0,4 0,1-0,6
N-NO ₃ (μmol.l ⁻¹)	1,2 0,1-3,2	0,5 0,0-1,9	0,3 0,0-1,4	0,4 0,0-1,9	0 0,0-0,0	N-NO ₃ (μmol.l ⁻¹)		1,3 0,0-4,8	0,1 0,1-0,7	7,1 1,6-13,0	0 0,0-0,0
P-PO ₄ (μmol.l ⁻¹)	0,7 0,4-1,7	1,3 0,7-2,5	48,6 1,6-213	1,5 0,3-3,0	99,7 1,2-210	P-PO ₄ (μmol.l ⁻¹)	1,2 0,8-1,7	1,4 0,7-2,0	33,2 7,2-53,3	1,9 0,1-3,6	96,8 29,7-290
S (g.l ⁻¹)	26,2 20,9-30,4	26,2 20,2-31,6	30,9 27,7-32,3	22,8 16,2-30,7	30,8 28,9-32	S (g.l ⁻¹)	6,7 0,2-18,7	7,7 2,4-18,8	29,2 23,0-32,0	5,4 1,1-14,8	29,3 24,8-32
T (°C)	28,1 26,4-30,2	29,6 28,9-31,1	27,9 26,6-29,0	30,2 28,3-32,0	28,6 28,0-29,0	T (°C)	27,2 25,0-29,9	28,1 28,9-31,1	28,3 27,5-29,5	28,8 27,5-31,6	28,9 28,6-29,4

Structure verticale

Comme tout système estuarien, la baie de Biétri présente une structure stratifiée lorsque les profondeurs dépassent 5 m :

- les eaux les plus superficielles (3 à 4 premiers mètres) ont des caractéristiques thermohalines proches de celles du milieu marin en saison sèche, du milieu continental en saison des pluies et des crues ;
- les eaux profondes sont en permanence salées, car peu renouvelées. L'absence d'un fort hydrodynamisme lié aux caractéristiques bathymétriques de la baie et l'existence de la pycnocline expliquent la stabilité de cette couche profonde ;
- entre ces deux milieux existe un métalimnion de faible épaisseur, correspondant à l'halocline et au niveau 0 d'oxygène. Cette zone de gradient est localisée entre - 4 et - 5 m, coïncidant avec l'affleurement des dépressions. Sa profondeur fluctue de quelques dizaines de centimètres en fonction du déplacement de l'onde de marée, mais aussi du cheminement d'ondes internes.

Cette structure verticale présente une évolution saisonnière en liaison avec l'hydroclimat (ARFI *et al.*, 1989) : vers la fin du mois d'octobre, le débit de la Comoé diminue brutalement, et l'étiage du fleuve débute lorsque prend fin en zone littorale la petite saison des pluies. En baie de Biétri, la couche de surface est dessalée (3 à 5 g . l⁻¹), et une halocline nette sépare cette tranche d'eau de la couche profonde, où la salinité plus élevée est proche de celle de l'eau de mer (32 à 35 g . l⁻¹).

L'arrêt de tout apport important d'eau douce dans la lagune va se traduire par une augmentation progressive de la salinité de l'eau superficielle, induisant un affaiblissement du gradient halin. À la fin de cette séquence (janvier), la salinité des deux couches d'eau est voisine, ce qui correspond à une disparition de l'halocline. Cependant, l'atténuation maximale du gradient de densité ne se réalisera qu'avec l'augmentation de la densité de l'eau de surface liée à son refroidissement. Ce phénomène se produit lorsque la remontée d'eau profonde affecte les zones néritiques proches d'Abidjan. La sensible diminution des températures des eaux océaniques (2 à 3°C) se propage alors dans la lagune à l'occasion d'une marée de vive-eau. L'absence de gradient vertical marqué perdure pendant dix à douze semaines.

Avec les premières pluies du mois d'avril et, plus généralement, au mois de mai, les débits des fleuves côtiers puis celui de la Comoé augmentent sensiblement. L'influence marine ne prédomine plus, et, lors de l'installation de la grande saison des pluies, la colonne d'eau est à nouveau stratifiée. La salinité de la couche de surface diminue rapidement, mais celle de la couche profonde varie peu. Cette situation durera jusqu'à la fin du mois d'octobre, avec l'arrêt des apports massifs d'eau douce. La petite saison sèche du mois d'août, dont l'importance est très variable, ne modifie pas sensiblement cette organisation, en dépit d'une augmentation de la salinité en surface.

Zonation horizontale

Cette évolution hydrochimique saisonnière affecte l'ensemble des eaux de surface de la baie, qui présente ainsi une forte homogénéité spatiale, mais avec des caractéristiques très différentes d'une période à l'autre. Cette hétérogénéité temporelle est reflétée par les caractéristiques physiques et chimiques moyennes des eaux relevées lors des séquences très stratifiées de juin à décembre, et plus homogènes de janvier à mai (tabl. II).

Contrairement à l'homogénéité hydrochimique observée dans la couche superficielle, la morphologie de la baie et la localisation de ses points de communication avec le milieu extérieur engendrent un gradient des taux de renouvellement des eaux de surface. Ce confinement géographique se traduit par un enrichissement biologique, qui sera d'autant plus important que l'on s'éloigne de la passe ouest. D'une manière générale, il accentuera les phénomènes ayant trait à l'eutrophisation du milieu ; à l'opposé, la fréquence du renouvellement des eaux limitera ce processus. L'hydrodynamisme induit par les marées joue ainsi un rôle fondamental dans l'organisation biologique du système.

LE PH

Le pH des eaux de surface évolue essentiellement en fonction de la salinité, et, secondairement, de l'activité biologique du milieu. Plutôt stable à l'échelle annuelle dans la partie ouest de la baie, la plus salée, le pH devient plus variable avec l'accroissement du confinement (tabl. II).

La couche profonde présente des pH sans nette évolution saisonnière. Paradoxalement, ces valeurs dans des eaux en permanence plus salées sont proches de la neutralité et ainsi plus faibles qu'en surface. Pour ces niveaux très réduits, les fortes concentrations en sulfures (diacide faible) semblent jouer un rôle de tampon.

TURBIDITÉ ET MATÉRIEL EN SUSPENSION

La turbidité des eaux augmente d'ouest en est, à mesure que l'on s'éloigne de la communication avec le système lagunaire et l'océan. Le secteur oriental de la baie est le plus turbide (profondeur moyenne de disparition du disque de Secchi : 0,8 m), avec une faible variabilité ; le secteur occidental est moins turbide (1,4 m), mais les fluctuations sont plus importantes. Cette hétérogénéité des valeurs ne correspond pas à un rythme saisonnier, mais à une variabilité à plus haute fréquence, traduisant l'influence de l'hydrodynamisme lié à la marée.

À partir de la relation établie par DUFOR (1984b) pour ce milieu, l'épaisseur moyenne de la couche euphotique peut être estimée à 1,7 m dans le secteur oriental et 3,0 m dans le secteur occidental.

Les poids sestoniques en surface sont de l'ordre de $12 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (tabl. II), et correspondent à un seston minéral et organique constitué essentiellement de particules de taille inférieure à 10 mm.

OXYGÈNE DISSOUS

L'évolution de l'oxygène dans la colonne d'eau est principalement régulée par les phénomènes de production et de respiration. Sur la colonne d'eau, on distingue trois strates.

- La couche superficielle est oxygénée, voire suroxygénée en fin de journée, en liaison avec l'importance de l'activité photosynthétique du phytoplancton. Sa limite inférieure correspond à celle de l'oxycline, dont le niveau est stable, car contrôlé en permanence par des processus biologiques dépendants de la transparence de l'eau, et donc indépendamment du degré de stratification et de stabilité hydrodynamique du milieu.
- La couche intermédiaire présente des concentrations en oxygène dissous nettement plus faibles ; sa limite inférieure (0 d'oxygène) coïncide avec l'halocline en période de fort gradient de densité.
- La couche profonde est généralement anoxique, et son épaisseur croît entre octobre et janvier. L'atténuation annuelle de la stratification à la mi-janvier n'a pas d'effet immédiatement observable sur l'oxygénation de l'hypolimnion, qui ne se produit qu'à la fin du mois. Au cours de cette période transitoire, l'oxygène qui n'est plus limité dans sa diffusion par la barrière de densité est sans doute utilisé à mesure de sa disponibilité. Lorsque les apports excèdent la consommation, l'oxygène est alors détectable au sein des excavations. Cette situation dure peu de temps, et, très rapidement, l'anoxie s'installe à nouveau dans cette couche.

Au sein de la couche oxygénée, et plus particulièrement dans les deux à trois premiers mètres, les plus fortes teneurs en oxygène dissous s'observent en période de morte-eau, alors que les valeurs minimales coïncident avec les périodes de vive-eau (GUJRAL *et al.*, 1989b).

Ces fluctuations traduisent une provenance différente des eaux selon les conditions de marée et l'importance de l'hydrodynamisme local. L'existence d'un cycle nyctéméral à l'échelle de la baie peut ainsi être masquée en un site donné par l'évolution dynamique des masses d'eau, d'origine et de degré de confinement différents.

POTENTIEL REDOX ET SULFURES

En période de fort gradient de densité, le redox moyen des eaux de 0 à - 3 m est + 190 mV, et de -330 mV pour la couche de - 6 à - 9 m. Il s'annule et change brusquement de signe au niveau de l'halocline, qui correspond au sommet de la couche anoxique. Le changement de potentiel redox consécutif à l'atténuation annuelle de stratification n'est observable qu'à la fin janvier, soit deux semaines après la disparition du gradient de densité. L'oxydation des formes réduites gagne progressivement en profondeur, en liaison avec la diffusion de l'oxygène dissous. Pendant quelques jours, la couche présentant un potentiel redox positif gagne en profondeur, atteignant au maximum les niveaux - 7 à - 8 m. Cette situation est cependant transitoire et on retrouve rapidement dans l'hypolimnion des potentiels redox fortement négatifs.

La répartition verticale des sulfures suit celle des redox négatifs. Pour les niveaux les plus réduits, les concentrations peuvent dépasser 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$. L'affaiblissement du gradient de densité est immédiatement précédé de leur rapide disparition (TORRETON *et al.*, 1989).

ÉLÉMENTS NUTRITIFS DANS LE MILIEU

En raison de l'importance de la charge polluante déversée dans la baie par les différents émissaires, les concentrations en éléments minéraux azotés et en orthophosphates dans la colonne d'eau sont en permanence élevées. Pour ces composés, on distinguera la couche superficielle, site d'arrivée (émissaires) et d'immobilisation biologique, de la couche profonde, site d'accumulation et de minéralisation (ARFI *et al.*, 1989 ; GUIRAL *et al.*, 1989a, 1989b).

Azote minéral

Les ions ammonium représentent 40 à 95 % de l'azote minéral dissous dans la couche superficielle et près de 100 % à partir de 7 m de profondeur. Les ions nitrate peuvent, épisodiquement, constituer 40 à 60 % de l'azote total en surface.

La couche des cinq premiers mètres présente des concentrations en N-NH_4 inférieures à 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$; entre 0 et -2 m, elles ne dépassent que rarement 10 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$. La couche profonde montre des valeurs plus élevées, augmentant rapidement avec la profondeur, et, à un moindre degré, avec le temps. Ainsi, début janvier, on note des concentrations de l'ordre de 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$. Lors de l'atténuation annuelle du gradient de densité, les concentrations en N-NH_4 de la couche anoxique diminuent brutalement, pour atteindre des valeurs proches de 10 à 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (fig. 4a). Avec le renforcement de la stratification, cette situation fait place à une nouvelle phase d'accumulation.

Les teneurs en N-NO_2 au sein de la couche superficielle sont de l'ordre de 3 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$. En période de stratification marquée, on remarque une accumulation d'azote nitreux au niveau de la pycnocline, où il y a quatre fois plus de N-NO_2 qu'en surface (fig. 4b), avec une individualisation de « cellules » à forte concentration entre - 2 et - 5 m en période de morte-eau. Cette structure disparaît peu avant l'atténuation de la stratification.

On ne remarque jamais de valeurs élevées en N-NO_3 et, comme pour l'azote nitreux, les fluctuations sont rapides et fréquentes dans la couche superficielle. Les eaux les plus profondes ont des teneurs très faibles, voire nulles. Au-dessus de la pycnocline, on note une accumulation de ce composé entre - 3 et - 5 m lors de la période de forte stratification (fig. 4c).

Phosphore soluble réactif

Son évolution est identique à celle de l'azote ammoniacal, tant du point de vue de sa distribution verticale que temporelle (fig. 4d), avec un système à deux couches en période de stratification marquée. Lors de l'affaiblissement du gradient de densité, les teneurs au sein de la couche profonde diminuent rapidement. Après cet épisode, les orthophosphates s'y accumulent à nouveau progressivement.

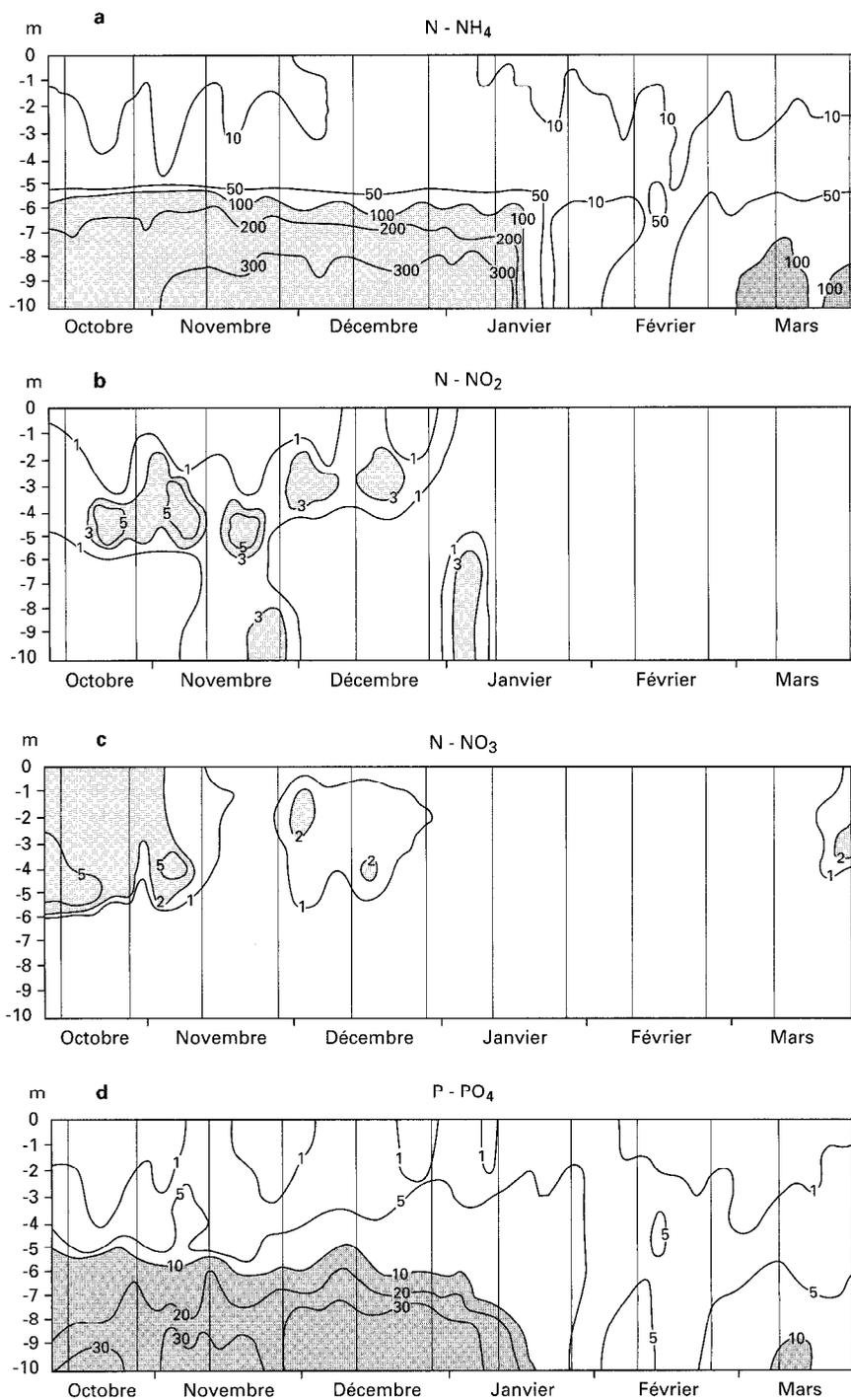


Figure 4

Évolution spatiotemporelle des concentrations en N-NH₄ (a), N-NO₂ (b), N-NO₃ (c) et P-PO₄ (d) en une station profonde au centre de la baie de Biétri. Les marées de vive-eau sont figurées par des traits verticaux ; les valeurs sont exprimées en $\mu\text{mol.l}^{-1}$.

Les concentrations en $P-PO_4$ sont peu élevées dans la couche superficielle et ce sur l'ensemble de la baie. En raison des apports permanents d'origine anthropique, les valeurs fluctuent entre 1 et $15 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$, mais l'essentiel des phosphates est immobilisé au sein de la forte biomasse algale. La situation est totalement différente dans la couche profonde : les concentrations que l'on y observe sont au contraire très élevées (50 à $80 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$). Cette accumulation maximale à proximité du sédiment résulte d'un ensemble de mécanismes :

- la salinité élevée des eaux profondes favorise les phénomènes de désorption du $P-PO_4$ associé aux suspensions inorganiques solides ;
- la très faible pénétration lumineuse et l'anoxie interdisent l'immobilisation phytoplanctonique ;
- les conditions réductrices sont à l'origine d'un flux benthique de phosphore soluble issu de la réduction des complexes organiques et inorganiques ; de plus, les valeurs de potentiel redox atteintes sont incompatibles avec des processus d'immobilisation géochimique par néoformation de composés tels que la vivianite au sein du dépôt.

Charge de la colonne d'eau en éléments nutritifs

En intégrant les concentrations $N-NO_2$, $N-NO_3$, $N-NH_4$ et $P-PO_4$, on obtient une valeur par mètre carré sur la colonne d'eau qui correspond à la somme des quantités intégrées entre 0 et -5 m, et entre -5 m et le fond. Le niveau -5 m a été retenu comme limite entre épi- et hypolimnion, -4 m correspondant au niveau le plus profond où le potentiel redox est en permanence positif. Compte tenu de l'ampleur des variations verticales, il est possible, dans une première approximation, de considérer les fluctuations spatiales comme secondaires. Cela se justifie particulièrement pour les eaux de surface qui présentent une forte instabilité hydrodynamique, sans zonation géographique nette (ARFI *et al.*, 1989).

Azote ammoniacal : l'importance de la quantité intégrée en $N-NH_4$ présente dans l'hypolimnion lors de la période de fort gradient de densité apparaît nettement, avec des valeurs de l'ordre de $14 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2}$ (fig. 5a), et des fluctuations limitées (10 à 15 % du total). Lors de l'atténuation de la stratification de densité, on observe une diminution de 90 % des quantités d'azote ammoniacal initialement présentes dans la couche profonde. Après une courte séquence de stabilité relative, la quantité d'ammoniaque augmente à nouveau à partir de la mi-février. Dans l'épilimnion, cette quantité intégrée est de l'ordre de $1,1 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2}$,

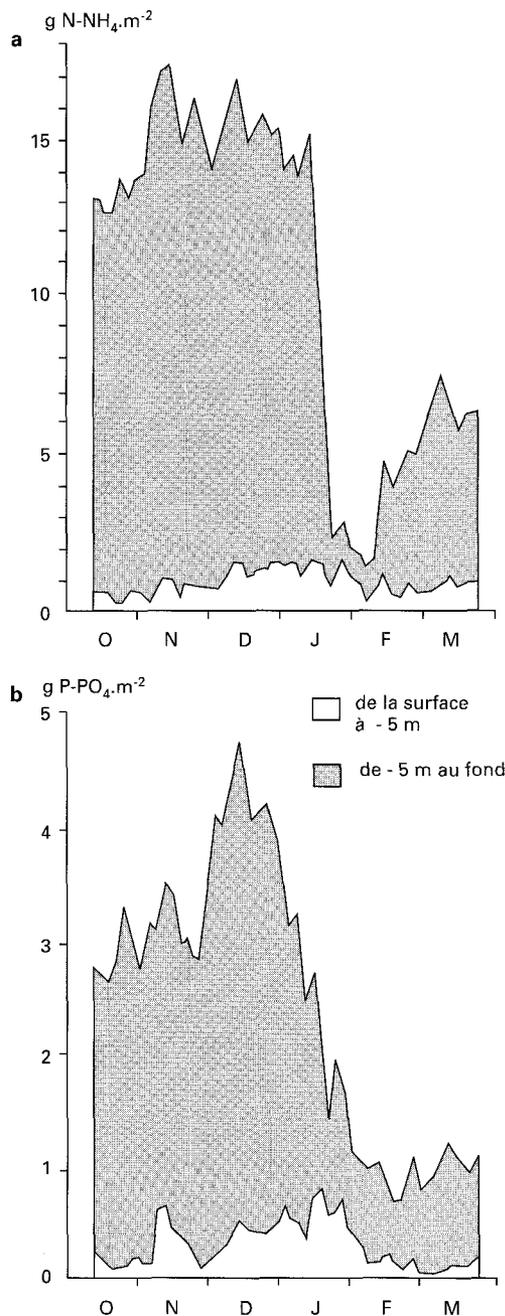


Figure 5
Évolution temporelle des stocks de $N-NH_4$ (a) et $P-PO_4$ (b) en une station profonde au centre de la baie de Biétri.

quel que soit le degré de stratification. Après l'affaiblissement du gradient, cette quantité est alors équivalente à celle de l'hypolimnion et cela au moins jusqu'à la mi-février.

Azote minéral oxydé : les intégrales par mètre carré en $N-NO_2$ et $N-NO_3$ dans l'épi- et l'hypolimnion sont équivalentes, de l'ordre de 0,20 avant la mi-janvier et de 0,02 g N ensuite. Les fluctuations sont rapides et importantes, et concernent aussi bien la couche profonde que la couche superficielle.

Phosphore « réactif » : ses variations sont proches de celles de l'azote ammoniacal. À une phase d'accumulation dans la couche profonde (2,9 g P . m⁻²), succède, lors de l'affaiblissement du gradient de densité, une sensible diminution de cette quantité, suivie d'une stabilisation autour de 0,8 g P . m⁻². Cette diminution s'étend sur une période un peu plus longue que pour l'azote ammoniacal (fig. 5b).

Particularités du cycle biogéochimique de l'azote

En zone oxygénée, les conditions sont favorables à une minéralisation hétérotrophe des composés organiques azotés aboutissant à la formation de $N-NH_4$, transformé ultérieurement par oxydation chimique et (ou) biologique en $N-NO_2$ et $N-NO_3$. Ces composés sont aussitôt remis à la disposition de l'échelon primaire, en raison de l'imbrication des sites de minéralisation et de production. L'épilimnion oxygéné fonctionne de ce point de vue comme un système à deux strates. La production de la couche de 0 à - 3 m est réalisée à partir des apports allochtones et des métabolites issus des processus de minéralisation se déroulant principalement au sein de la couche oxygénée, euphotique d'abord, aphotique ensuite jusqu'à - 5 m. Cette dernière est elle-même alimentée par la sédimentation issue de la sous-couche superficielle. Quand le sédiment se trouve également en zone oxygénée, il doit participer activement à ce recyclage.

Deux phénomènes sont à l'origine des fortes concentrations en ammoniacque que l'on observe au sein de l'hypolimnion anoxique :

- la matière organique issue de l'épilimnion sédimente dans un milieu réducteur, à potentiel redox fortement négatif (inférieur à - 200 mV) ; l'azote particulaire est alors transformé en $N-NH_4$ dans la colonne d'eau par protéolyse et ammonification anaérobie ;
- dans les eaux interstitielles du sédiment superficiel des dépressions, ces phénomènes sont amplifiés, et les concentrations en $N-NH_4$ dépassent 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$; en l'absence d'une interface oxydée, ces formes dissoutes contribuent à l'établissement d'un flux vers l'hypolimnion et, faute de transport vertical ou latéral, s'y accumulent.

En raison de l'importance du flux particulaire vers le sédiment, l'enfouissement progressif au sein du dépôt :

- des formes non dégradables de l'azote,
 - du $N-NH_4$, dont les concentrations dans l'eau interstitielle des sédiments profonds dépassent 3 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$,
 - et des composés organiques néoformés
- correspond à une perte d'azote pour le système.

Lors de l'atténuation de la stratification, les concentrations en $N-NH_4$ diminuent très rapidement au sein de l'hypolimnion. Si on ne peut rejeter totalement une redistribution à l'échelle de la baie de ces composés accumulés et (ou) un renouvellement complet de la masse d'eau de la baie liés à un hydrodynamisme intense, ni une consommation par le phytoplancton, l'hypothèse la plus vraisemblable concernant cette disparition serait une modification de l'environnement chimique des eaux profondes (GIRAL *et al.*, 1989a, 1989b). En effet, les nouvelles conditions de redox engendrées par l'oxygénation temporaire des eaux de l'hypolimnion sont compatibles avec la formation de complexes organominéraux et (ou) la précipitation de composés organométalliques lors de la réoxydation de composés minéraux (ions ferreux par exemple). La formation temporaire de tels complexes sous forme particulaire et (ou) col-

loïdale pourrait soustraire une partie non négligeable du N-NH_4 et du P-PO_4 initialement accumulés dans l'hypolimnion (GUIRAL *et al.*, 1989a, 1989b).

Lors du retour à des conditions anaérobies, ces composés temporairement immobilisés pourraient repasser sous forme dissoute, et contribuer ainsi à la rapide reconstitution du stock d'azote ammoniacal et de phosphore « réactif ». En effet, la reconstitution du stock immédiatement après le renforcement du gradient de densité est trop rapide pour correspondre aux seuls apports anthropiques et à l'activité de minéralisation.

Milieus sédimentaires

DESCRIPTION GÉNÉRALE

À l'échelle de la baie, la densité des sédiments de surface montre une très forte hétérogénéité spatiale. Les valeurs sont comprises entre 1,5 et 15,9 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{cm}^{-1}$, et correspondent respectivement à des teneurs en eau interstitielle de 33 et 607 % par rapport au poids sec.

D'une manière générale, les sédiments de faible densité et à teneur en eau élevée occupent les zones les plus profondes, formant une crème organique très noire, sans interface eau-sédiment bien différenciée. Des analyses pratiquées au sein de cette zone de transition équivalente à un néphéloïde profond indiquent des concentrations nulles en carbone minéral, très élevées en carbone organique et, comparativement, pauvres en azote (tabl. V). Dans ces suspensions, la kaolinite constitue le minéral silicaté le plus abondant, et les concentrations en sulfures libres peuvent y atteindre des valeurs supérieures à 8 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$. Des carottages réalisés au sein des sédiments proprement dits indiquent une discontinuité marquée vers - 15 ou - 20 cm. À ce niveau, le sédiment de surface, noir et mal structuré, passe sans transition à une vase très fine, gris ardoise, compacte et plastique. Dans les zones moins profondes, on observe des sédiments constitués en majeure partie de sable grossier d'origine fluviale, avec des phases de reprise éolienne.

TENEURS EN CARBONE ORGANIQUE DES SÉDIMENTS DE SURFACE

Une étude réalisée sur 36 stations a permis de préciser la distribution spatiale du carbone organique au sein des sédiments superficiels de la baie (GUIRAL, 1984). Les sédiments vaseux de faible densité ($d < 5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{cm}^{-1}$) présentent des concentrations en carbone organique supérieures à 20 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ de sédiment sec, alors que les sédiments très fluides ($d < 2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{cm}^{-1}$) montrent des concentrations supérieures à 60 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Pour tenir compte de la très forte disparité granulométrique existant entre les stations, le stock de carbone organique sédimentaire a été exprimé par unité de volume de sédiment frais (fig. 6).

Il est ainsi possible de mettre en évidence une zonation nord-sud, avec une accumulation dans la partie sud de la baie, moins directement affectée par l'hydrodynamisme et relativement bien abritée des vents dominants. La charge totale en carbone organique, estimée pour les 78 % de la baie effectivement prospectés, est égale à 397 t (concentration moyenne : 93 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{cm}^{-1}$). Cette valeur très élevée traduit un processus de sédimentation essentiellement organique, qui reflète l'importance des charges sestoniques présentes au sein de la colonne d'eau.

SÉDIMENTATION

La sédimentation totale a été suivie au cours d'un cycle annuel dans la partie centrale de la baie, au moyen de deux pièges à sédiment, situés respectivement à - 2 m (couche euphotique) et - 7 m (couche aphotique). En moyenne, le flux est équivalent aux deux niveaux (tabl. III). Près de la surface, les particules sont de taille plus grossière et plus riches en matière organique. Entre - 2 et - 7 m, l'enrichissement

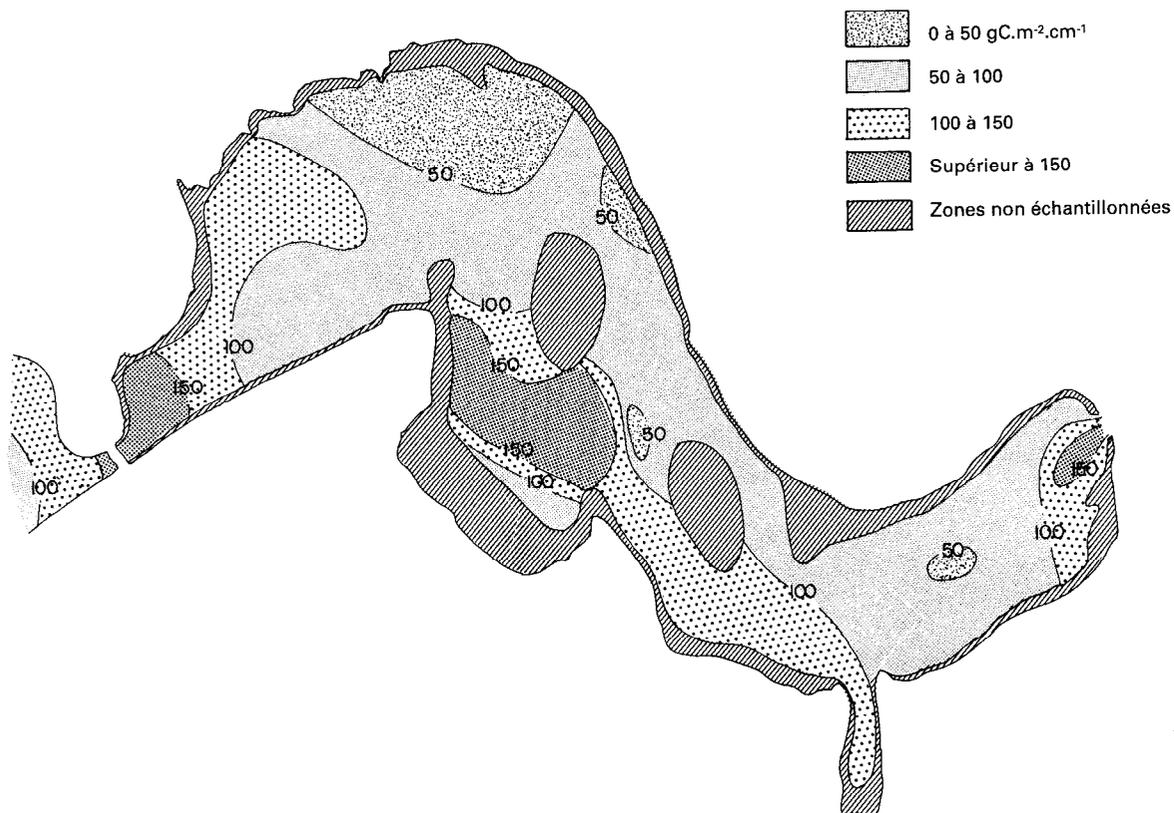


Figure 6
Répartition spatiale des concentrations en carbone organique sédimentaire exprimées en unités de volume de sédiments frais.

TABLEAU III
Estimation des taux de sédimentation ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{r}^{-1}$) journalière et annuelle et (entre parenthèses) pourcentages de la contribution des particules $< 60 \mu\text{m}$ (intervalle de confiance $\alpha = 5\%$)

	- 2 m			- 7 m		
	Totale	Minérale	Organique	Totale	Minérale	Organique
Sédimentation journalière						
moyenne	1,33 (79)	0,81 (82)	0,53 (74)	1,53 (83)	1,13 (84)	0,41 (88)
écart-type	0,56	0,37	0,34	0,89	0,74	0,23
nb. de mesures	55	53	53	55	54	54
Sédimentation annuelle						
minimale	430	-	-	470	-	-
maximale	540	-	-	646	-	-

des fractions minérales par perte de matière organique est de 2,2 pour les particules supérieures à 60 μm , et de 1,6 pour les particules de taille inférieure. Les phénomènes de minéralisation qui se déroulent dans la colonne d'eau lors de la chute du seston affectent ainsi plus nettement les fractions grossières. La vitesse de sédimentation des petites particules, plus riches en matières minérales et, de ce fait, plus denses, semble ainsi supérieure à celle du trypton de grande taille. Ce transfert lent vers le fond des grosses particules peu incluses au sein de complexes organominéraux se traduit par une minéralisation plus complète des composés organiques. L'analyse des fractions minérales totales par diffractométrie aux rayons X révèle la présence de limons fins constitués de quartz auxquels sont associés des argiles (kaolinite, et accessoirement illite et séricite).

La sédimentation annuelle est estimée à 560 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ dont 149 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ de matière organique, correspondant à un apport de carbone de 86 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$. Cette estimation est peu différente de la concentration moyenne en carbone organique déterminée pour les sédiments à la surface du dépôt.

Le suivi hebdomadaire réalisé d'octobre 1985 à novembre 1986 a mis en évidence des variations saisonnières des taux de sédimentation minérale dans la couche superficielle (tabl. IV). La sédimentation des particules de taille inférieure à 60 μm est significativement supérieure lorsque la salinité des eaux de surface est inférieure à 10 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. En période de pluie et (ou) de crue de la Comoé, cet accroissement est cependant moins marqué au sein des excavations, car, comparativement à - 2 m, on remarque une augmentation de la sédimentation dans la couche profonde lorsque la salinité de surface dépasse 10 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Ainsi, lors des périodes sans gradient ou à faible stratification verticale, cette augmentation notée dans les couches profondes est indépendante des arrivées de surface. Cela traduit le rôle de piège à particule joué par les zones profondes, qui interceptent en plus des apports de la couche superficielle le matériel particulaire des fonds moyens remobilisé et charrié à l'interface eau-sédiment par l'action hydrodynamique des marées. Du fait de cet apport latéral, on ne peut mettre en évidence le rôle de la pycnocline séparant une eau de surface continentale ($S < 10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) et une eau profonde lagunaire ($S > 10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$).

Compte tenu de la périodicité des échantillonnages, la sédimentation organique ne semble pas présenter de variations saisonnières et cela quel que soit le niveau considéré.

TABLEAU IV
Comparaison des flux de sédimentation en $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{l}^{-1}$ en fonction de la salinité des eaux de surface
(comparaison des moyennes par le test de Mann-Whitney)

		Totale			$\varnothing < 60 \mu\text{m}$			$\varnothing > 60 \mu\text{m}$		
		\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N
2 m	S < 10 %	1,31	0,52	8	1,07	0,34	8	0,23	0,24	8
	S > 10 %	0,73	0,26	43	0,59	0,27	43	0,14	0,11	43
	Différence	n.s.			***			n.s.		
7 m	S < 10 %	1,25	0,15	8	1,16	0,19	8	0,9	0,17	8
	S > 10 %	1,12	0,65	44	0,89	0,43	43	0,19	0,33	43
	Différence	n.s.			*			n.s.		

\bar{X} : moyenne ; σ : écart-type ; N : nombre de données ; n.s. : non significatif ;

* : $p = 5\%$; *** : $p = 0,1\%$.

ÉVOLUTION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE MORTE

Les compositions élémentaires du seston organique prélevé dans les eaux de surface, les eaux profondes et les sédiments de surface indiquent une minéralisation plus rapide des composés azotés que des composés carbonés (tabl. V) ; ainsi, le matériel organique qui alimente les sédiments superficiels est relativement appauvri en azote.

TABLEAU V
Rapport carbone et azote organiques dans le matériel particulaire
et au sein des sédiments superficiels

	C/N	σ	N
Seston particulaire de surface (0 - 3 m)	6,72	0,28	19
Seston particulaire profond (7 - 10 m)	8,23	0,46	17
Néphéloïde profond (14 m)	36,67	-	1
Sédiment de surface (0 - 5 cm)	15,15	0,95	16

Avec C/N et σ rapport atomique moyen et écart-type,
N est le nombre d'échantillons analysés.

La matière organique des sédiments superficiels est constituée à plus de 50 % par des composés carbonés peu extractibles fortement polymérisés (GUIRAL, 1984), intimement liés au support minéral et correspondant au carbone résiduel de l'humine (fig. 7). Au cours de son enfouissement, on observe une disparition de 51 % des composés acido-solubles et de 86 % des composés hydrolysables. Les concentrations en glucides dont l'évolution est parallèle à celle des pigments photosynthétiques dégradés sont divisées par un facteur 5 entre les strates 0-2 et 6-8 cm, et traduisent l'intensité des processus cataboliques dans les couches superficielles du dépôt.

Un cycle annuel réalisé en une station profonde de la baie (concentration en carbone organique : 36,10 mg . g⁻¹ de vase sèche) a montré que 46 % du carbone acido-soluble total était mobilisé par biodégradation ou par polymérisation. À l'opposé, le carbone non hydrolysable qui représente 90 % du carbone total sédimentaire ne comporte que 20 % de fractions effectivement mobilisées au cours d'un cycle annuel (GUIRAL, 1981).

LES PEUPELEMENTS BENTHIQUES

ZABI (1982) a effectué une étude comparative des peuplements benthiques qui colonisent les sédiments des baies urbaines d'Abidjan, en liaison avec le volume des effluents qui s'y déversent.

Lorsque les conditions d'oxygénation et les concentrations en composés réduits soufrés et azotés le permettent, les sédiments de surface de la baie de Biétri hébergent un peuplement macrobenthique relativement riche en espèces, mais peu diversifié. Le gastéropode *Pachymelania aurita*, espèce dominante, présente dans ce milieu des densités très élevées. Les espèces accompagnatrices sont principalement les mollusques *Tagelus augulatus* et *Tympanotonus fuscatus*, auxquels sont associés des németes et des polychètes en effectifs réduits (*Notomastus laterius*, *Namalycastis indica* et *Glycera convoluta*).

Les espèces recensées en baie de Biétri sont également observées dans d'autres sites de la lagune Ébrié. La pollution organique de ce milieu se traduit donc essentiellement par l'existence de zones profondes anoxiques et donc azoïques et par un peuplement faiblement diversifié dans les zones peu profondes et donc non stratifiées, où prolifère *P. aurita*.

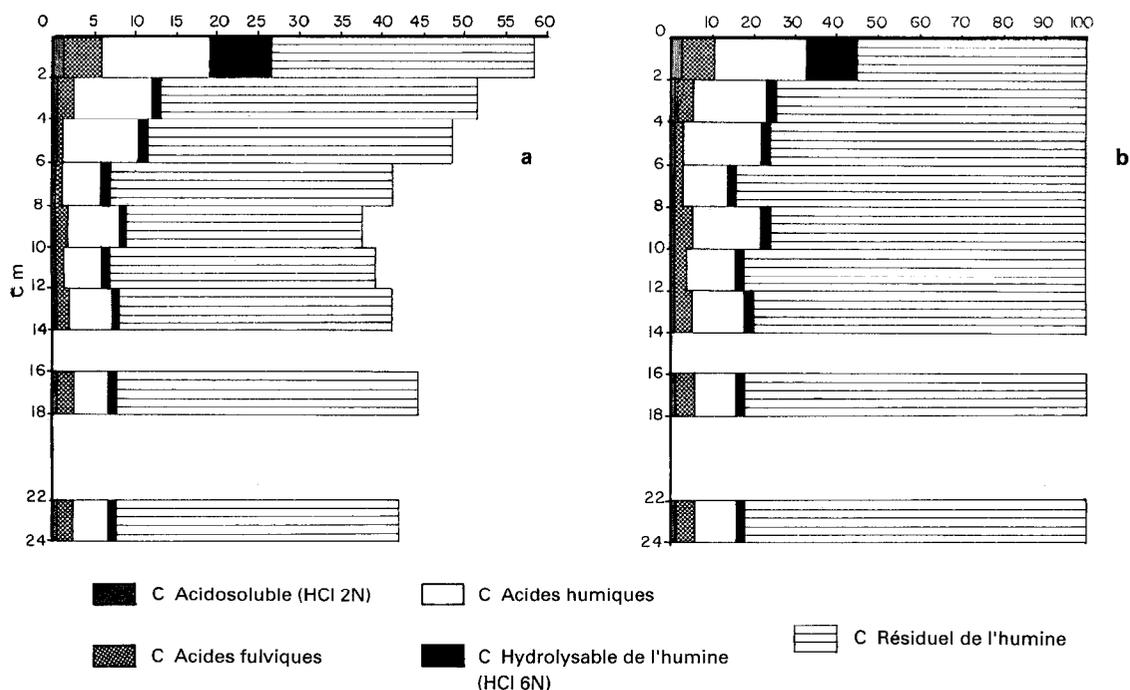


Figure 7

Fractionnement chimique du carbone organique sédimentaire au sein d'une carotte prélevée en une station profonde, exprimé en mg C.g^{-1} de sédiment sec : expression pondérale (a) et relative (b).

Bactériologie

LES BACTÉRIES PÉLAGIQUES

La densité des bactéries hétérotrophes aérobies et anaérobies facultatives a été estimée par comptage des colonies se développant sur deux milieux de culture, l'un doux pour le dénombrement des bactéries d'origine continentale (*Nutrient Agar* Difco), l'autre salé pour les bactéries halotolérantes d'origine marine (*Marine Agar* Difco). Au cours d'un cycle annuel en surface, les densités sont comprises entre 10^4 et 10^5 colonies formées par unité bactérienne (CFU) par millilitre (CARMOUZE et CAUMETTE, 1985). Les valeurs diminuent ensuite avec la profondeur et cela principalement sous la halo-oxycline (fig. 8a). L'écart maximal des densités de bactéries hétérotrophes estimées à partir de cultures sur les deux milieux est noté lors de l'affaiblissement de la stratification et correspond à une période de salinité maximale et relativement homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau. À l'opposé, en période de stratification marquée, les écarts sont plus faibles, et ceci même au sein de l'hypolimnion qui présente toujours une salinité élevée. Une halotolérance différente selon les peuplements ne peut être mise en évidence pour ce milieu, car la sélection des populations dépend principalement de leur capacité à survivre au sein d'un environnement anoxique et riche en sulfures.

Les dénombrements réalisés par comptage en épifluorescence après coloration à l'acridine orange (TORRETON *et al.*, 1989) fournissent des valeurs très supérieures, de l'ordre de 10^7 bactéries $\cdot \text{ml}^{-1}$. En période de fort gradient halin, les densités diminuent significativement avec un taux de décroissance relativement constant en fonction de la profondeur (fig. 8b), les densités près de l'interface eau-sédiment étant quatre fois plus faibles que celles estimées en subsurface. En période de stratification atténuée, la répartition est plus homogène, et liée à une diminution de l'abondance dans la couche correspondant à l'épilimnion en période de stratification marquée.

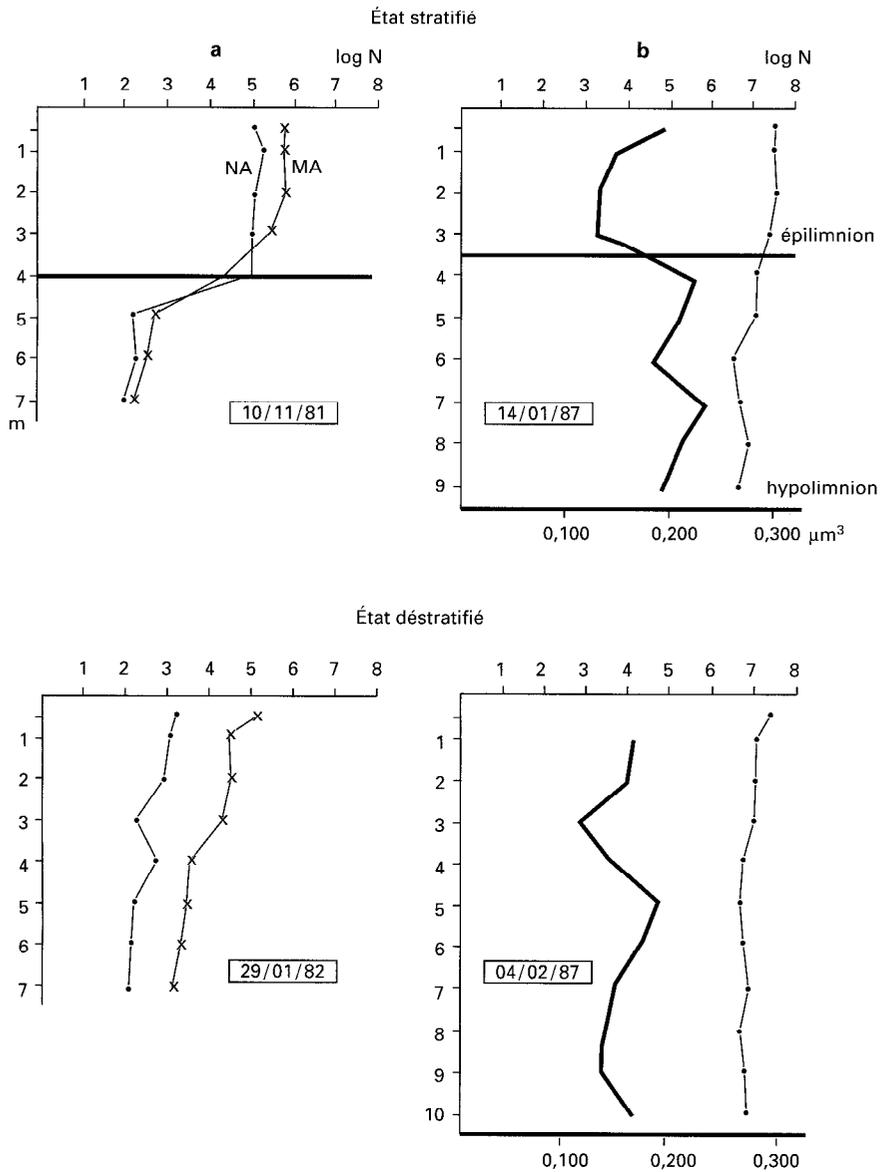


Figure 8

Dénombrements des bactéries pélagiques en situation de fort et faible gradient de densité (a) par culture sur milieux gélosés nutritifs (NA, MA) et (b) par comptages directs en épifluorescence ; le trait gras représente les biovolumes bactériens moyens.

Les biovolumes bactériens moyens dans l'hypolimnion anoxique sont significativement supérieurs ($V = 0,203 \mu\text{m}^3 \cdot \text{bactérie}^{-1}$) à ceux estimés pour l'épilimnion en situation de stratification marquée, et pour l'ensemble de la colonne d'eau en absence de gradient ($V = 0,153 \mu\text{m}^3 \cdot \text{bactérie}^{-1}$).

En utilisant un terme de conversion carbone organique/biovolume bactérien de $1,06 \cdot 10^{-13} \text{ g C} \cdot \mu\text{m}^{-3}$ (NACATA, 1986), la biomasse bactérienne totale vivante et morte est estimée à $1,64 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ en période de forte stratification, dont 59 % au sein de l'épilimnion oxygéné. En période de gradient de densité minimal, et en raison des diminutions de la densité bactérienne en surface et des biovolumes moyens dans les couches profondes, la biomasse bactérienne totale est significativement plus faible que dans la situation précédente ($1,08 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$).

La répartition verticale des grands types morphologiques (fig. 9) montre une très forte dominance des formes coccoïdes et la présence à tous les niveaux de bactéries bourgeonnantes (type *Hyphomicrobium*). Dans les couches anoxiques, on observe fréquemment des formes spiralées de très grande taille (bio-volumes moyens compris entre 10 et 35 μm^3), dont le rôle fonctionnel n'est pas clairement établi.

La production bactérienne estimée par l'incorporation de thymidine tritiée au sein du matériel acido-précipitable (TORRETON *et al.*, 1989) est très forte (0,5 à 1 nmol thymidine $\cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) au sein de la couche euphotique (fig. 10a). En conditions anoxiques, le taux d'incorporation chute brutalement et cela dès le passage de la chimiocline. Lors de la pénétration d'oxygène dans l'hypolimnion, consécutive à l'affaiblissement du gradient de densité, on observe une diminution du taux d'incorporation en surface et une sensible augmentation de l'activité de production bactérienne dans l'hypolimnion temporairement réoxygéné (fig. 10b).

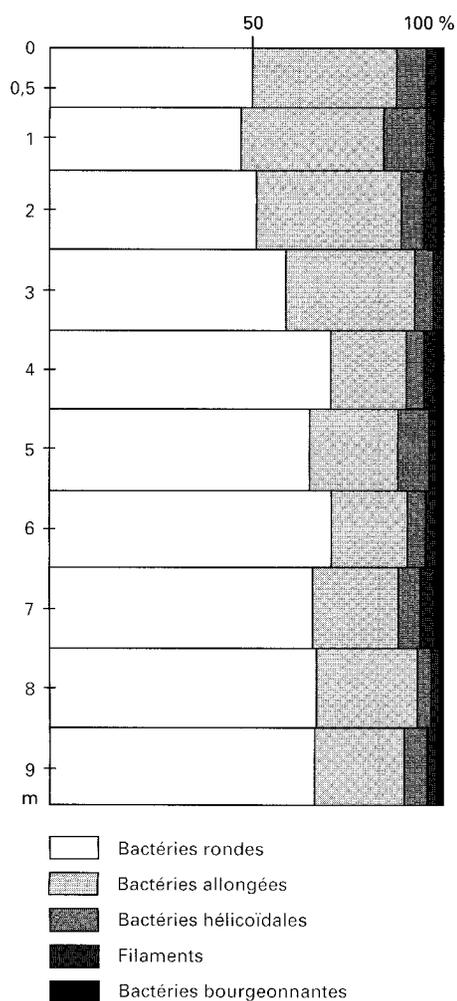


Figure 9
Répartition verticale des différents types morphologiques bactériens après coloration à l'acridine orange.

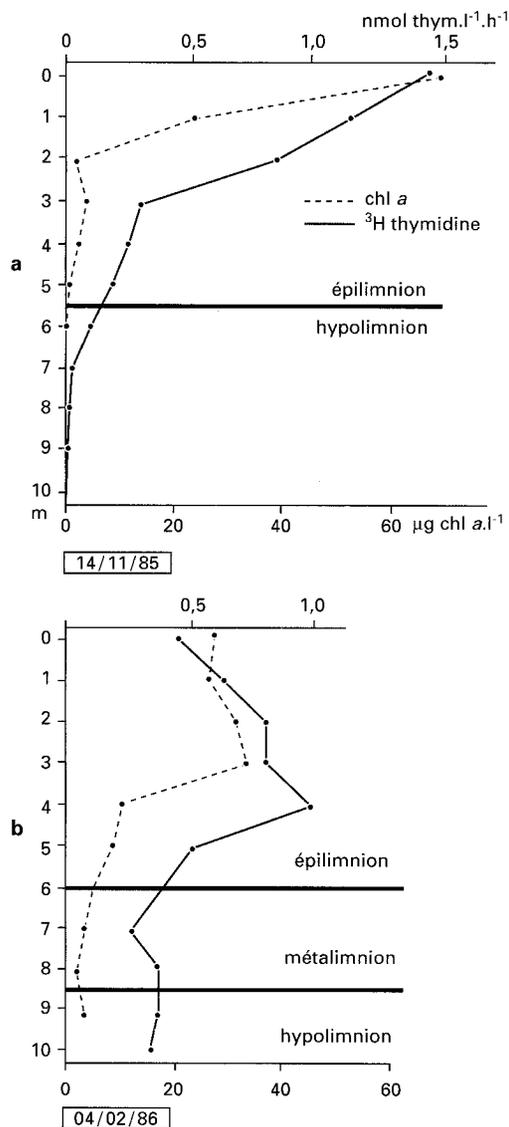


Figure 10
Concentrations en chlorophylle a et incorporation de thymidine tritiée au sein de la colonne d'eau en situation de fort (a) et faible (b) gradient de densité.

L'activité spécifique correspondant à la quantité de thymidine fixée par cellule bactérienne est de $0,84 \cdot 10^{-19}$ mol pour les eaux de surface oxygénées. Cette valeur est indépendante du degré de stratification du milieu. Ainsi la diminution d'incorporation observée en surface lors de l'atténuation de la stratification n'est attribuable qu'à la baisse de la densité bactérienne observée à ce niveau. L'activité spécifique est deux fois plus faible ($0,38 \cdot 10^{-19}$) dans les eaux anoxiques et augmente très significativement lors de la pénétration de l'oxygène dans ce milieu, atteignant alors des valeurs proches de celles observées pour les eaux superficielles ($0,65 \cdot 10^{-19}$).

Des expériences d'incubation avec et sans prédateurs (microzooplancton) semblent montrer que la prédation ne s'exerce pas uniformément sur l'ensemble des peuplements bactériens, mais préférentiellement sur de gros bacilles ($V = 0,59 \mu\text{m}^3$) normalement peu représentés dans la flore totale (5 à 10 % du nombre). Soumise à une forte prédation dans le milieu naturel, cette classe de taille doit ainsi bénéficier pour une part essentielle de l'incorporation du marqueur et donc de la production bactérienne totale. Ainsi, à partir de ces expérimentations, le terme de conversion entre incorporation de thymidine et production cellulaire a été estimé à $0,746 \cdot 10^{18}$ cellules produites par mole de thymidine incorporée.

En situation de stratification marquée, le temps de doublement de la biomasse bactérienne peut être estimé à 3,7 h pour l'épilimnion et 6,7 h pour l'hypolimnion. En période de faible gradient, ce temps est de 3,3 h pour l'ensemble de la colonne d'eau. Par une méthode différente (cf. II-8), CARMOUZE et CAUMETTE (1985) estiment un temps de doublement pour les eaux de surface compris entre 1,5 et 2,0 h en février, mars et avril et entre 4 et 5 h en juillet, août et septembre. Le temps de doublement moyen annuel est ainsi égal à 3,5 h et correspond à une production cellulaire journalière de $2,5 \cdot 10^7$ bactéries $\cdot \text{ml}^{-1}$. La très bonne concordance entre les estimations du temps de doublement de la biomasse dans les eaux de surface à partir de deux techniques très différentes confirme l'importance dans la production de cellules nouvelles des gros bacilles dont le taux de recouvrement semble très élevé sur milieu gélosé riche. L'étude des capacités métaboliques potentielles révèle pour ces souches une utilisation plus fréquente des acides gras (en particulier les acides acétique et propionique) et des acides dicarboxyliques (acides succinique et fumarique) que chez les souches isolées du milieu naturel. Cette fraction du peuplement bactérien est la plus active mais aussi la plus consommée, et peut correspondre par ses caractéristiques morphologiques, culturales et nutritionnelles à une population tolérante et adaptée aux fortes charges polluantes observées dans cet écosystème eutrophe.

En période de stratification marquée, la production bactérienne exprimée en carbone est de $4,2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, alors que la production primaire brute photosynthétique (estimée par la méthode à l'oxygène avec un quotient photosynthétique de 1,25) est de $5,3 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ pour l'ensemble de la couche euphotique. En supposant un rendement entre carbone métabolisé et carbone fixé de 0,5, les besoins pour l'activité de croissance des bactéries hétérotrophes sont donc 1,5 fois supérieurs à la production brute des organismes autotrophes.

Cette biomasse bactérienne représente pondéralement 11 % de la charge particulaire totale exprimée en carbone et de 50 à 70 % de la respiration potentielle de l'épilimnion estimée par la mesure de l'ETS (*Electron Transport System*).

Caractérisé par des densités, des biomasses et des productions très élevées, le peuplement bactérien hétérotrophe constitue dans ce milieu très eutrophe un chaînon essentiel de l'activité biologique de recyclage mais aussi de production de biomasse. Il assure ainsi une minéralisation des composés organiques dissous et particuliers autochtones et allochtones, et contribue à une production particulaire nouvelle équivalente à la production des organismes autotrophes photosynthétiques. L'essentiel de cette production bactérienne est supposé être directement exploité par les chaînons trophiques supérieurs (nano- et microzooplancton).

LES BACTÉRIES DANS LES SÉDIMENTS

La densité des bactéries aérobies et anaérobies facultatives se développant sur milieu nutritif gélosé présente une décroissance avec l'enfouissement. À partir de - 6 cm, cette densité est constante quelle que soit la station (de l'ordre de 10^4 CFU) et stable au minimum jusqu'à - 33 cm. Les densités à la surface du dépôt varient de 10^5 à 10^7 CFU par millilitre de vase fraîche ; elles sont de 1 000 à 10 000 fois supérieures à celles observées dans les eaux profondes (GUJRAL, 1984).

La comparaison des activités métaboliques potentielles des souches pures isolées à partir d'eau et de sédiment de surface sur milieux nutritifs montre l'existence de deux types de peuplement distincts (tabl. VI). Alors que les souches pélagiques présentent des exigences nutritionnelles complexes (nombre important de souches incapables d'utiliser les substrats organiques testés), le peuplement sédimentaire est plus diversifié (faible regroupement des souches par analyse taxonomique).

À l'interface eau-sédiment des dépressions, les bactéries cocci Gram+ et bacilles Gram+ sporulés constituent une fraction importante du peuplement alors que les bacilles Gram- dominent très largement dans les eaux de surface. La présence d'exoenzymes semble aussi plus fréquente pour les bactéries du milieu sédimentaire.

Bien qu'issues des peuplements des eaux libres par sédimentation, les bactéries aérobies colonisant le milieu sédimentaire constituent une communauté bien individualisée, relativement diversifiée et, compte tenu des conditions abiotiques, très certainement non fonctionnelle.

TABLEAU VI
Étude comparative des communautés bactériennes isolées des eaux et des sédiments de surface

	Eau	Sédiment
* Souches n'utilisant aucun des 20 substrats testés	30,3	0
* Souches regroupées par analyse taxonomique	80	60
** Bacilles Gram + sporulés	1,4	9,1
** Cocci Gram +	2,9	15,9
** Métabolisme fermentatif du glucose	5,0	0,0
** Oxydase +	97,1	75,0
** Catalase +	91,9	75,1
Gélatine +	32,6	25,0
Nitrate réductase +	35,5	47,6
Uréase +	28,4	49,9
Amidon +	5,0	6,8
Glucose +	5,0	25,0

* : % par rapport au nombre total de souches testées

** : % par rapport au nombre total de souches groupées

LE CYCLE DU SOUFRE

Dans les eaux profondes, les phénomènes de minéralisation s'opèrent en anaérobiose, et des composés minéraux oxydés se substituent à l'oxygène comme accepteurs terminaux d'électrons. Parmi les accepteurs potentiels, les ions sulfate particulièrement abondants dans ce milieu estuarien sont utilisés préférentiellement, alors que les faibles concentrations en composés oxydés de l'azote minéral limitent considérablement l'activité des flores dénitrifiantes. La sulfatoréduction permet une poursuite des processus de minéralisation, et revêt aussi une très grande importance en raison de la nature et de la très forte toxicité du métabolite minéral réduit émis dans le milieu (H_2S). Le cycle du soufre a fait l'objet d'une étude approfondie dans une zone particulièrement confinée de la partie orientale de la baie de Biétri (CAUMETTE, 1985). La description des voies métaboliques et des divers micro-organismes intervenant dans les transformations biogéochimiques du soufre au sein de ce milieu est présentée au chapitre II-8.

Le système planctonique

L'importance des apports organiques rejetés par les divers émissaires favorise l'eutrophisation des eaux de la baie de Biétri. L'hydrodynamisme limité et cet enrichissement permanent font de cette baie un milieu particulièrement favorable au développement du plancton, sauf à proximité immédiate des points de rejet où la charge polluante est trop forte. Ce développement se fait au sein de la couche euphotique pour le phytoplancton, sur l'ensemble de la couche oxygénée pour le zooplancton. La couche profonde, anoxique, est dépourvue d'organismes vivants autres que bactériens.

ÉCHELON PRIMAIRE

Quelques études (MAURER, 1978) ont porté sur la composition spécifique des peuplements phytoplanctoniques du système pélagique en baie de Biétri. PAGES *et al.* (1979), DUFOUR et DURAND (1982) et DUFOUR (1984a, 1984b) ont estimé la production primaire des eaux (période 1975-1977). CAUMETTE *et al.* (1983) et ARFI *et al.* (1989) ont abordé l'étude des concentrations chlorophylliennes en tant qu'indicateurs de biomasse phytoplanctonique lors de périodes plus récentes (1979 à 1981).

Communautés phytoplanctoniques

Les études réalisées par MAURER (1978) se sont déroulées de la fin de la grande saison sèche à la fin de la petite saison des pluies. Au cours de cette période, la salinité des eaux de surface est passée de $20 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ en mai à $0 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ en juin, avant de remonter à la fin du mois d'octobre à $23 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$.

Les espèces recensées sont peu nombreuses (tabl. VII). Des diatomées (*Leptocylindrus minimum* et *Nitzschia "delicatissima"*) et des dinoflagellés d'origine néritique côtoient des Euglenophyceae, des Cryptophyceae, des Chlorophyceae et des Cyanophyceae. Ces espèces sont généralement considérées comme plus tolérantes à de fortes variations de salinité. Cependant, les espèces d'origine marine transportées par les courants de marée périssent rapidement, car inadaptées à leur nouvel environnement. Au mieux, elles se maintiennent dans la partie ouest avec des effectifs limités. Au contraire, les espèces qui associent une certaine tolérance aux variations de salinité et aux fortes charges polluantes vont présenter des effectifs extrêmement élevés, en particulier les Cryptophyceae des genres *Hemiselmis* et *Cryptomonas* et des Euglenophyceae du genre *Eutreptiella*. Les dinoflagellés (*Prorocentrum minimum*, *Gymnodinium* sp., *Gyrodinium* sp. et *Peridinium* sp.) sont également présents dans les zones les plus perturbées, avec des effectifs souvent très importants.

Aspects quantitatifs

D'une manière générale, l'importance numérique des communautés croît avec le degré de confinement du milieu (fig. 11), alors que la diversité spécifique tend à diminuer. Dans la partie est de la baie,

Espèces phytoplanctoniques observées en baie de Biétri de mai à octobre 1976

	Salinité (g. l ⁻¹)
Diatomées	
<i>Amphora coffeaformis</i> Kützing	12 à 23
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey	12 à 16
<i>Chaetoceros</i> sp.	12 à 15
<i>Coscinodiscus oculus iridis</i> Ehrenberg	12 à 28
<i>Coscinodiscus</i> sp.	12 à 28
<i>Cyclotella stylum</i> Brightwell	8 à 17
<i>Cyclotella</i> spp.	8 à 28
<i>Leptocylindrus minimum</i> Gran	8 à 23
<i>Melosira juergensii</i> Agardh	12 à 23
<i>Nitzschia "delicatissima"</i> Cleve	6 à 20
<i>Nitzschia paradoxa</i> (Cmelin) Grunow	8 à 18
<i>Nitzschia rigida</i> Grunow	12 à 23
<i>Nitzschia longissima</i> (Brebisson) Ralfs	12 à 18
<i>Pleurosigma</i> spp.	0 à 28
<i>Rhizosolenia fragilissima</i> Bergon	16 à 23
<i>Thalassionema nitzschioides</i> Grunow	6 à 23
<i>Thalassiosira</i> sp.	16 à 18
Dinoflagellés	
<i>Ceratium candelabrum</i> (Ehrenberg) Stein	23
<i>Ceratium furca</i> (Ehrenberg) Claparede et Lachmann	12 à 28
<i>Ceratium fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin	23
<i>Ceratium teres</i> Kofoed	23
<i>Ceratium tripos</i> (Muller) Nitzsch	23
<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent	12 à 23
<i>Dinophysis schroederii</i> Pavillard	16 à 23
<i>Gymnodinium splendens</i> Lebour	23
<i>Gymnodinium</i> spp.	12 à 23 *
<i>Gyrodinium</i> spp.	15 à 21 *
<i>Peridinium divergens</i> Ehrenberg	23
<i>Peridinium</i> spp.	12 à 23 *
<i>Peridinium trochoideum</i> Stein	20 à 23 *
<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg	16 à 23 *
<i>Prorocentrum</i> sp.	16
Euglénophycées	
<i>Eutreptiella braarudii</i> Thronsen	2,5 à 28 *
<i>Eutreptiella</i> sp.	4 à 24 *
Cryptophycées	
<i>Cryptomonas</i> sp. 1	0 à 20
<i>Cryptomonas</i> sp. 2	8 à 21 *
<i>Hemiselmis</i> sp.	4 à 8 *
Chlorophycées	
<i>Chlamydomonas</i> sp.	8 à 23 *
<i>Stichococcus</i> sp.	12
<i>Tetraselmis</i> sp.	8 à 23 *
Cyanophycées	
<i>Lyngbia</i> sp.	12 à 16
<i>Oscillatoria</i> sp.	8 à 15 *
<i>Oscillatoria thiebaudii</i> Geitner	28
Xanthophycées	
<i>Centritactus africanus</i> Lemmermann	23

Salinités : valeurs relevées lors du prélèvement.
* : présence dans des zones directement soumises aux apports polluants.

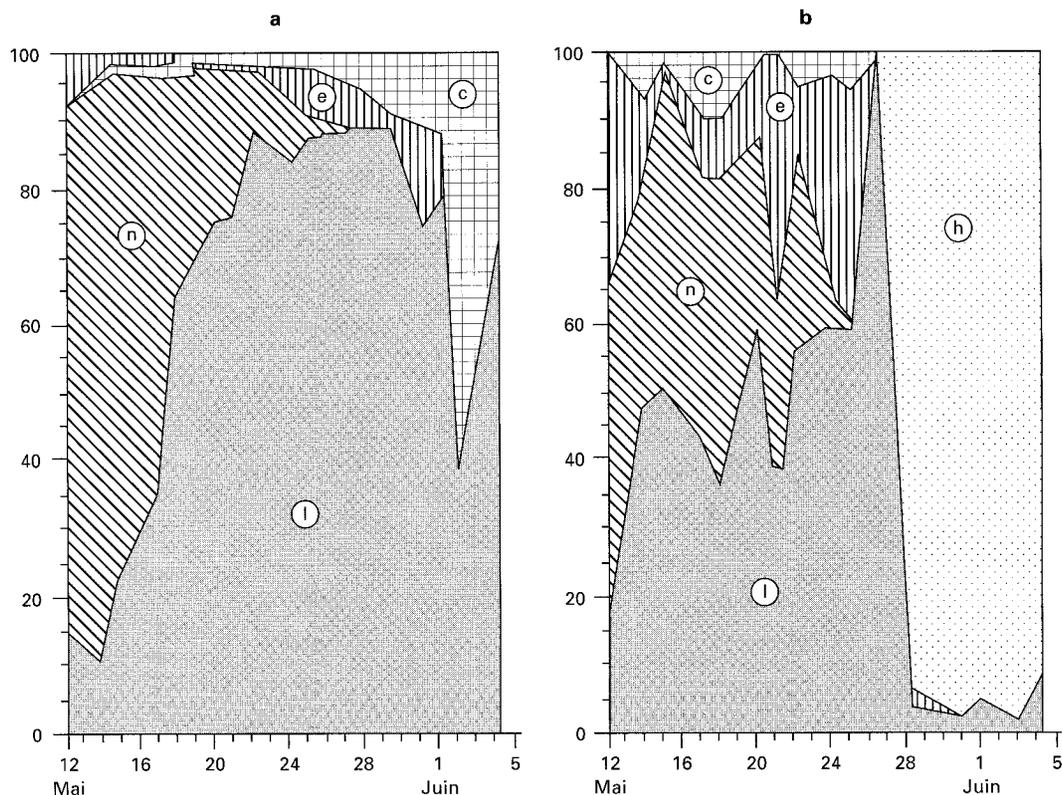


Figure 11

Série temporelle des pourcentages cumulés des principaux groupes phytoplanctoniques en milieu ouvert (a) et confiné (b) de la baie de Biétri : (l) *Leptocylindrus*, (n) *Nitzschia*, (e) euglénophycées, (c) cryptophycées et (h) *Hemiselmis*.

les communautés sont largement dominées par une ou deux espèces (en septembre 1976, *Cryptomonas* sp. représentait 93 % des effectifs, et 82 % du biovolume). Dans la zone occidentale, les effectifs cellulaires sont de l'ordre de 10^6 cellules \cdot l $^{-1}$. L'importance des espèces d'origine néritique diminue rapidement d'ouest en est, jusqu'à devenir négligeable à partir du centre de la baie. On observe dans la partie orientale des abondances de l'ordre de 10^7 à 10^8 cellules \cdot l $^{-1}$, avec essentiellement des espèces tolérant de basses salinités. Ces dernières sont le plus souvent de très petite taille.

À proximité immédiate des points de rejet, les effluents se révèlent toxiques pour l'échelon primaire, qui présente alors des effectifs très réduits. Mais lorsque la dilution des eaux usées atténue leur toxicité, l'effluent montre un effet eutrophisant marqué, d'autant plus net que le confinement est important (PAGES *et al.*, 1980 ; ARFI *et al.*, 1981).

Pigments chlorophylliens

Les teneurs en pigments chlorophylliens au sein de la couche superficielle varient géographiquement d'une extrémité à l'autre de la baie (fig. 12), mais aussi saisonnièrement :

- dans la partie ouest, les valeurs sont peu élevées (2 à 10 mg \cdot m $^{-3}$), avec des pics saisonniers de l'ordre de 60 à 80 mg \cdot m $^{-3}$ en saison des pluies. À l'opposé, la période de crue est caractérisée par des concentrations très faibles, liées à la forte turbidité des eaux fluviales et à leur faible temps de résidence ;
- dans la partie centrale, la variabilité est moindre, les teneurs de base plus élevées (20 à 30 mg \cdot m $^{-3}$) ;
- la partie est de la baie présente la biomasse chlorophyllienne la plus importante. On y observe une succession dans le temps de fortes poussées algales (avec des valeurs supérieures à 100 mg \cdot m $^{-3}$), à

partir d'une base de l'ordre de $50 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. Ces développements n'apparaissent pas liés à un événement saisonnier, mais découlent du caractère très eutrophe de cette partie de la baie.

Les eaux profondes aphotiques ont une biomasse chlorophyllienne très limitée, essentiellement représentée par des phéopigments, en raison de leur transit dans un milieu réducteur, et de l'absence de production nouvelle.

Productivité primaire

Les valeurs de production primaire (PAGES *et al.*, 1979 ; DUFOUR, 1984a, 1984b) présentent de fortes fluctuations spatio-temporelles, variant de $0,65$ à $5,26 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ pour la production brute estimée par la méthode au ^{14}C , et de 5 à $50 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ par la méthode à l'oxygène (tabl. VIII). Les valeurs moyennes très élevées traduisent l'eutrophisation du site, les maxima s'observant en saison des pluies. Comparativement aux autres sites estuariens de la lagune, la respiration phytoplanctonique est moins importante (particulièrement en période d'étiage), en relation avec le ralentissement de l'hydrodynamisme et de la stabilisation de la couche de mélange. Ainsi, la production nette, très élevée en baie de Biétri, est minimale (voire négative) en période de forte turbidité (pluies et crues), par augmentation de la respiration (accroissement de l'épaisseur de la couche de mélange) et par une limitation de la production brute (diminution de la transparence des eaux).

Rapportée à la biomasse phytoplanctonique présente dans le milieu, la productivité brute s'avère cependant relativement faible, le rendement étant affecté par la turbidité des eaux limitant en permanence l'apport énergétique (DUFOUR, 1984b).

Hydrodynamisme et activité biologique de l'échelon primaire

En baie de Biétri, les périodes de vive-eau correspondent à une intrusion d'eau peu productive et moins oxygénée, provenant d'un mélange d'eau océanique et lagunaire (DUFOUR et LEMASSON, 1985). À l'opposé, on observe en période de morte-eau des eaux productives et à fortes teneurs en oxygène dissous. Au renouvellement des masses d'eau de surface correspond un remplacement des

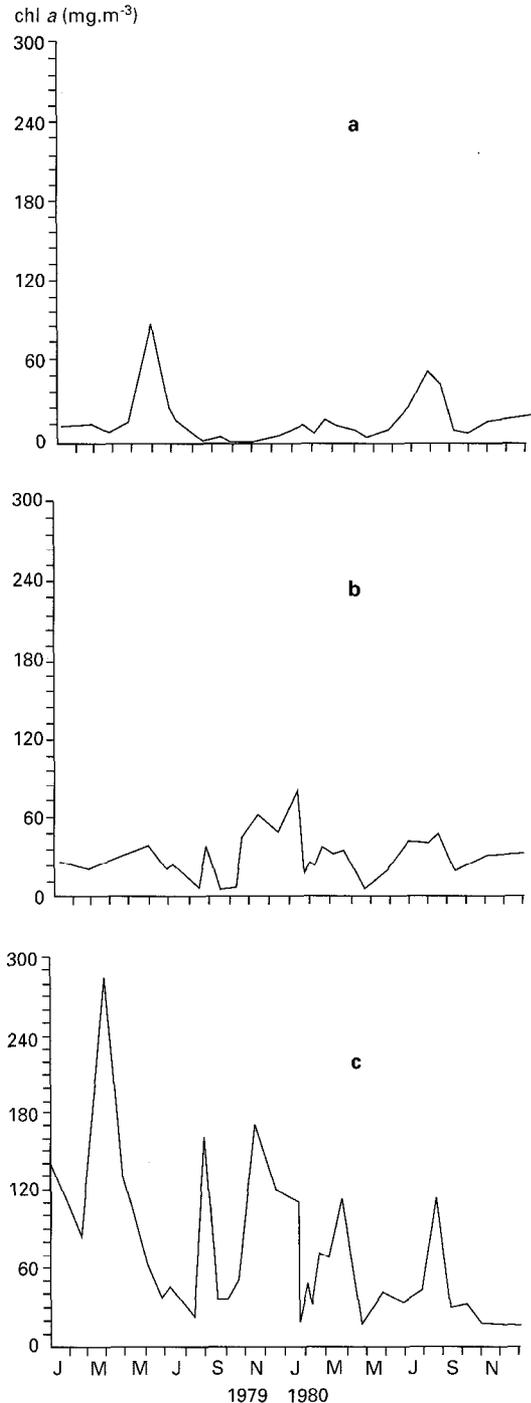


Figure 12
Évolution temporelle des concentrations en chlorophylle *a* en surface en trois points de la baie de Biétri : ouest (a), centre (b) et est (c).

TABLEAU VIII
Production primaire brute en baie de Biétri

Périodes d'observation	Situation	Méthode à l'oxygène		Méthode au ^{14}C	Auteurs
		$\text{gO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$	$\text{gC}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}^*$	$\text{gC}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$	
Moyenne annuelle 1975	Centre	3,8	1,2		DUFOUR (1984)
Mai-juin 1976	Est	26,6	8,3		MAURER (1978)
Mai-juin 1976	Ouest	12,0	3,7		MAURER (1978)
Janvier 1977	Est			0,6	PAGES <i>et al.</i> (1981)
Avril 1977	Est			5,3	PAGES <i>et al.</i> (1981)
Moyenne annuelle 1977	Centre	7,2	2,2		DUFOUR (1984)
Septembre-novembre 1981	Est			2,2	CAUMETTE <i>et al.</i> (1983)
Moyenne annuelle 1981-1982	Est	/, /	2,4		CARMOUZE et CAUMETTE (1985)

* Valeurs converties en C en supposant un quotient photosynthétique de 1,2.

communautés phytoplanctoniques. Les espèces d'origine lagunaire qui s'installent à cette occasion trouvent dans la baie de Biétri un milieu très favorable à leur développement, qui atteindra son maximum lors des périodes de faible hydrodynamisme. Cette communauté devenue autochtone sera à son tour évacuée vers la lagune lors d'une nouvelle séquence de vive-eau (MAURER, 1978). L'hydrodynamisme contrôlerait ainsi la production primaire en limitant l'eutrophie par l'exportation périodique d'une partie de la biomasse phytoplanctonique produite dans la baie. En l'absence de ce mécanisme (secteurs confinés), ce système eutrophe peut évoluer vers des crises dystrophiques, caractérisées par des communautés instables à forte biomasse, peu diversifiées, et dominées par des Cryptophyceae.

ÉCHELON SECONDAIRE

Les communautés zooplanctoniques ont été étudiées au cours de deux cycles annuels par ARFI *et al.* (1987). La répartition verticale du plancton en liaison avec l'existence d'une couche de bactéries phototrophes sulfo-oxydantes a fait l'objet d'un travail de CAUMETTE *et al.* (1983), repris au chapitre II-8.

Aspects quantitatifs

Les effectifs zooplanctoniques en baie de Biétri sont relativement élevés (10^4 à 10^5 ind. m^{-3}), mais présentent de fortes variations interannuelles. Les associations principales (*Acartia clausi* et *Oithona* sp., *Oithona* sp. et rotifères) constituent souvent plus de 80 % des effectifs totaux. Ce site eutrophe montre la biomasse zooplanctonique la plus élevée de la lagune Ébrié.

D'une manière générale, les organismes se cantonnent exclusivement dans la couche aérobie. Les abondances maximales d'*Acartia clausi* sont de l'ordre de 80 000 ind. m^{-3} , et de 172 000 ind. m^{-3} pour le rotifère *Brachionus plicatilis*; les biomasses correspondantes sont de 31,0 et 17,2 mg. m^{-3} en poids sec.

Les communautés zooplanctoniques

Dans la baie, les communautés évoluent entre deux situations extrêmes, l'une « marine », l'autre « continentale ». La première, en saison sèche, est caractérisée par un plancton diversifié, dominé par des formes néritiques. Les espèces dominantes sont *Acartia clausi* et *Oithona* sp., auxquelles s'associent d'autres copépodes (*Paracalanus* sp., *Temora* sp.) et des cladocères (*Evadne* sp., *Penilia* sp.). On observe également plusieurs espèces de chaetognathes, d'appendiculaires, et de méduses. Cette communauté est assez comparable à celle qui évolue dans la zone estuarienne en période sèche et, d'une manière plus générale, dans la province néritique de Côte-d'Ivoire (BINET, 1977, 1978).

Le plancton observé en période de faible salinité est beaucoup moins diversifié. Le copépode *Oithona* sp. est toujours présent, mais accompagné cette fois de rotifères (essentiellement du genre *Brachionus*), de *A. clausi* et d'espèces plus continentales, faiblement représentées.

La succession d'une communauté « néritique » à une communauté « continentale » passe par l'intermédiaire d'une phase « lagunaire ». La première transition (néritique à lagunaire) est marquée par un important développement de *Oithona* sp., la seconde (lagunaire à continentale) est caractérisée par la prolifération de rotifères. Ce schéma évolutif annuel s'intègre cependant dans un processus à long terme dont le caractère structurant semble être l'augmentation du niveau de pollution dans la baie. Ainsi, le peuplement analysé en 1981 et 1982 présentait un aspect plus lagunaire que ne le laissaient supposer les conditions hydrologiques. La grande richesse trophique du milieu favorise en effet le développement d'organismes comme *Acartia clausi* susceptibles d'exploiter des ressources trophiques variées, avec un rendement de production élevé. L'augmentation du degré de pollution observée en 1984 et 1985 s'est globalement traduite par une baisse importante des effectifs (principalement lors de la saison des pluies et de la crue de la Comoé) et le remplacement de la communauté lagunaire par un plancton de petite taille, constitué presque exclusivement de rotifères.

Conclusions

La baie de Biétri est localisée dans la partie estuarienne de la lagune Ébrié. Située au sein de l'agglomération abidjanaise, elle reçoit une quantité importante d'effluents agro-industriels et domestiques non traités. Communiquant faiblement avec les systèmes adjacents par une passe excentrée, elle présente un net gradient ouest-est de confinement.

L'alternance des apports marins et continentaux liée aux successions des saisons sèches et humides se traduit, dans le temps, par une variabilité importante de la salinité des eaux superficielles et, dans l'espace, par la formation d'une halocline au sein des excavations présentes dans la baie. L'intensité de ce gradient vertical varie considérablement avec le temps et son atténuation annuelle se réalise en quelques jours. L'existence de cette barrière de densité limite les échanges entre l'épi- et l'hypolimnion ; ce dernier est ainsi anoxique dix mois sur douze.

L'abondance des apports de nature essentiellement organique dans la baie induit une activité particulièrement intense des communautés bactériennes. Leur production est d'un ordre de grandeur comparable à celui du phytoplancton et leur activité catabolique représente 50 à 70 % de l'activité respiratoire potentielle de l'épilimnion. Ce milieu s'apparente ainsi à un vaste bassin de lagunage. La complexité de la structure verticale du milieu permet l'établissement de communautés bactériennes syntrophiques, exploitant une multiplicité de voies métaboliques. L'illustration de cette diversification fonctionnelle est principalement fournie dans ce milieu par les diverses étapes intervenant dans le cycle du soufre. Globalement, l'ensemble de ces phénomènes conduit à un rendement de minéralisation très élevé, se réalisant à la fois en aérobose et anaérobose. Les métabolites émis dans l'épilimnion bénéficient directement à l'échelon primaire, dont la productivité est l'une des plus élevées de la lagune Ébrié. Les composés peu transformables rejoignent le dépôt sédimentaire dans les couches profondes, et correspondent à des formes immobilisées d'autant plus durablement que le milieu est azoïque. Le bref épisode de relative homogénéisation ne permet pas la redistribution de ces composés, qui ne sont en aucune manière limitants pour les productions biologiques. Une part importante de ces dernières est exportée par le jeu de l'hydrodynamisme lié aux marées, qui contribue ainsi à minimiser les conséquences de l'eutrophisation au moins dans la couche oxygénée.

Milieu estuarien, la baie de Biétri est un système hautement instable, très sélectif, ne permettant que le maintien d'espèces euryhalines tolérant un niveau élevé de pollution. Son fonctionnement, proche de la dystrophie, est caractérisé par une hyperactivité biologique qui en fait un milieu comparativement très différent des zones estuariennes adjacentes.

RÉFÉRENCES

- ARFI (R.), DUFOUR (P.) et MAURER (D.), 1981.— Phytoplancton et pollution : premières études en baie de Biétri (Côte-d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanologica Acta*, 4 : 319-329.
- ARFI (R.), GUIRAL (D.) et TORRETON (J.P.), 1989.— Cycle hydrologique annuel d'une baie eutrophe : la baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 263-273.
- ARFI (R.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987.— Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Variations spatiotemporelles. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 : 21-36.
- BINET (D.), 1977.— Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 : 89-109.
- BINET (D.), 1978.— Analyse globale des populations de Copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 16 : 19-61.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 : 183-211.
- CAUMETTE (P.), 1985.— Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfatoréductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées. Étude de leur rôle dans le cycle du soufre et dans la production de biomasse. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille-I, 325 p.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1983.— Répartition verticale du phytoplancton des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106 : 135-148.
- DUFOUR (P.), 1984a.— Variabilité spatiale et temporelle des concentrations chlorophylliennes dans une lagune tropicale et différents écosystèmes aquatiques. *Sciences de l'eau*, 3 : 321-334.
- DUFOUR (P.), 1984b.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse Doct., Univ. Pierre et Marie-Curie, Paris, 164 p.
- DUFOUR (P.) et DURAND (J.R.), 1982.— La production végétale des lagunes de Côte-d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 : 209-230.
- DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1985.— Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanogr. trop.*, 20 : 41-69.
- DURAND (J.R.) et CHANTRAINE (J.M.), 1982.— L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 : 85-113.
- GUIRAL (D.), 1984.— Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 : 191-206.
- GUIRAL (D.) et LANUSSE (A.), 1984.— Contribution à l'étude hydrodynamique de la baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, XV : 1-18.
- GUIRAL (D.), ARFI (R.) et TORRETON (J.P.), 1989.— Mécanismes et incidences écologiques de l'homogénéisation annuelle de densité dans un milieu eutrophe stratifié. *Hydrobiologia*, 183 : 195-210.
- GUIRAL (D.), ARFI (R.) et TORRETON (J.P.), 1990.— Conséquences biogéochimiques de l'atténuation de la stratification dans une baie eutrophe : la baie de Biétri (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 (1) : 11-25.
- LEMASSON (L.), PAGES (L.) et DUFOUR (P.), 1981.— Lagune de Biétri : bathymétrie, courants et taux de renouvellement des eaux. *Archives Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, VII : 1-12.
- MAURER (D.), 1978.— Phytoplancton et pollution. La lagune Ébrié (Abidjan). Le secteur de Cortiou (Marseille). Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille-II, 121 p.

- MORLIÈRE (A.), 1970.— Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 1 : 1-15.
- NAGATA (T.), 1986.— Carbon and Nitrogen content of natural planktonic bacteria. *App. Environ. Microbiol.*, 52 : 28-32.
- NOVO (B.), 1974.— La pollution des eaux par l'industrie à Abidjan. Secrétariat d'État chargé des Mines, Abidjan, 15 p.
- PAGES (L.), DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1980.— Pollution de la zone urbaine de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 : 79-107.
- PAGES (L.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.), 1979.— Primary production measurements in a brackish tropical lagoon. Effect of light as studied at some stations by the ^{14}C . *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 : 3-15.
- TORRETON (J.P.), GUIRAL (D.) et ARFI (R.), 1989.— Bacterioplankton biomass and production during destratification in a monomictic eutrophic bay of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, 57 : 53-67.
- ZABI (G. S.), 1982.— Les peuplements benthiques lagunaires liés à la pollution en zone urbaine d'Abidjan (Côte-d'Ivoire). Actes Symposium International sur les lagunes côtières, Scor/labo/Unesco, Bordeaux, septembre 1981 : 441-455.

L'HOMME ET LES RESSOURCES VIVANTES

IV

IV-1 — Le contexte sociologique

IV-2 — L'exploitation des stocks

IV-3 — Les circuits et les stratégies de
commercialisation des produits
de la pêche

IV-4 — L'aquaculture lagunaire



LE CONTEXTE SOCIOLOGIQUE

François VERDEAUX

Les données dont nous proposons une synthèse datent d'une vingtaine d'années. Elles ont été partiellement exposées et analysées dans des publications antérieures citées en fin de chapitre. La région d'étude ne couvre qu'une partie de la lagune, mais s'il s'agit de la zone où se concentrait le plus fort de l'activité halieutique. De plus, les événements qui se sont déroulés dans cette région entre 1981 et 1984 ont profondément modifié la physionomie de la pêcherie (disparition des sennes de rivage). Le phénomène n'est pas exceptionnel, la pêche artisanale lagunaire n'ayant cessé de se transformer. Menée quelques années plus tôt, la même étude aurait également constaté des changements importants, ponctués eux aussi par une crise, connue sous le nom de « guerre des filets », qui aboutit en 1969 à un compromis entre les mêmes protagonistes.

La double approche anthropologique et historique appliquée ici résulte donc d'une nécessité. Elle s'était déjà progressivement imposée au vu des résultats des premières investigations. La suite des enquêtes et, plus tard, des événements se sont chargés de démontrer l'intérêt de prendre en compte les processus plutôt que les fonctions et relations immédiates et d'analyser les premiers dans la durée. Le plan d'exposition adopté suit cette progression chronologique du questionnement.

Les « données globales d'une opposition », exposées en premier lieu, constituent l'état des lieux au moment des enquêtes en 1975 (plus précisément entre 1974 et 1978). Dans la région considérée, deux grands types de pêche coexistent de façon conflictuelle, la pêche individuelle et la pêche « au grand filet ». Cette opposition d'apparence technique en recoupe d'autres d'ordre sociologique. Si celles-ci permettent de mieux caractériser les acteurs en présence, la nature et les fondements de leur conflit, elles n'expliquent pas, à elles seules, la non-adoption des techniques les plus performantes par la majorité des villages autochtones.

Le fonctionnement des systèmes sociaux et de production actuels, examiné dans un second temps, est appréhendé comme résultante d'une série de transformations des rapports intravillageois qui éclairent deux des points remarquables de l'approche globale : le vieillissement de la population autochtone comme effet de stratégies conscientes inaugurées dans les années cinquante et le maintien de la pêche individuelle comme condition nécessaire à la reproduction des cycles sociaux villageois.



Une rétrospective des modifications ayant affecté la pêche depuis le début du siècle amène ensuite à considérer les événements des années quatre-vingt du point de vue des acteurs et à retracer la logique de ces transformations : celle-ci relève moins, en définitive, d'ajustements en fonction de la ressource que d'un rapport au milieu en constante redéfinition. Des années 1930 à la crise récente, il n'existe pas de solution de continuité dans la façon de penser et d'organiser la lagune en « **espace halieutique** » (FAY, 1989).

Il faut, ici, ouvrir une parenthèse pour préciser le contenu donné à certains concepts. Construction culturellement déterminée, cet espace ne constitue pas un donné observable empiriquement. Il combine certaines des propriétés intrinsèques, ou représentées comme telles, du milieu et de la ressource en vue d'en codifier les modes d'accès. Cette régulation sociale de l'appropriation est en effet le seul moyen de maîtriser la reproductibilité du système ou « espace » halieutique.

Milieu aquatique : sa reproductibilité n'est pas maîtrisée par l'homme, son appropriation matérielle est impossible et ne peut être que symboliquement décrétée : territoires de « génies », territoires « villa-geois » ou domaniaux.

Ressource (ou poisson non encore pêché) : elle présente trois caractéristiques. Renouvelable et instable (mobilité, variations d'abondance et d'accessibilité), elle est aussi commune : elle offre en effet la particularité de n'être appropriable qu'au moment de sa capture, les actions de production et d'appropriation étant ici confondues. Les probabilités de capture par unité de production sont inversement proportionnelles à l'intensité de l'exploitation globale des ressources visées.

Accès : l'appropriation du milieu et de la ressource se situe à l'intersection des techniques de prélèvement, des savoirs et, plus généralement, des représentations (mythiques, empiriques ou scientifiques) qui définissent les modalités d'accès à l'un et à l'autre. L'accès au milieu est assuré soit par des instances de pouvoir local, soit par l'État, soit, en l'occurrence, concurremment par les deux. Il peut être régulé par des réglementations allant de la simple délivrance de « licences de pêche » à une codification complexe du milieu définissant les combinaisons de lieux, de périodes, de techniques et de catégories d'ayants droit possibles. Conditionné par le précédent, l'accès à la ressource peut être limité par des restrictions techniques, de temps et de lieu visant à favoriser la reproduction naturelle des stocks ou à en réserver le prélèvement à une catégorie d'engins (et de pêcheurs). De façon générale, l'accès à la ressource est surtout modulé par les capacités de prélèvement des engins et les savoirs des pêcheurs (connaissances acquises et circulation de l'information).

Si ces trois thèmes ou contraintes — milieu, ressource, accès — sont constamment présents dans les solutions successives, la façon de les combiner varie chaque fois en fonction d'investissements sociosymboliques qui leur donnent sens dans un contexte donné. Ainsi la question de la « ressource », de son allocation, de sa gestion, si elle n'est pas ignorée, demeure seconde ; quelles que soient les époques, la reproduction du système halieutique reste subordonnée à celle des sociétés qui le mettent en œuvre. Sociologiquement, la situation qui prévaut en fin de période peut s'analyser comme l'équivalent d'une crise foncière. L'accès à la ressource est bien au cœur des stratégies, controverses et tentatives de réglementation. La question de son statut foncier se pose alors d'autant plus qu'elle fait figure de bien rare (indépendamment de son éventuelle surexploitation au sens biologique) dont il s'agit, du moins pour l'État, de définir les « droits » et modalités d'accès de façon analogue à l'élaboration d'un code foncier.

Pourtant, les conflits mettant aux prises, selon nos critères, deux catégories « socioprofessionnelles » s'excluant mutuellement de la lagune sont posés localement en terme d'opposition entre autochtones et allochtones. La dimension politique du rapport au milieu devient alors manifeste : l'État se voit contraint par la situation à prendre possession de son domaine public et à découvrir, à ses propres yeux autant qu'au regard des pêcheurs, les implications du principe de domanialité. Aux préoccupations de gestion de la ressource qui sous-tendent les solutions « techniques » décrétées pour dénouer la crise, les riverains opposent les exigences de leur propre reproduction sociale. La réappropriation du milieu qu'ils finissent par obtenir passe par une restriction du principe domanial et renoue partiellement avec une conception antérieure de l'espace halieutique.

Les données globales d'une opposition : populations et moyens de production

DÉLIMITATION GÉOGRAPHIQUE DU DOMAINE D'ÉTUDE

Bien qu'elles n'échappent pas à la règle d'une certaine dispersion géographique, les pêcheries de la lagune Ébrié se répartissent en deux régions de production.

Vridi, dans la banlieue abidjanaise, regroupe la quasi-totalité des sennes tournantes basées en lagune ainsi que quelques sennes de rivage, qui ont d'ailleurs tendance à se redéployer le long du littoral maritime alladian. Mixte et saisonnière (mer-lagune), cette pêcherie dont certaines unités ont un moment opéré dans le secteur occidental de la lagune s'est ensuite exclusivement tournée vers le domaine maritime (ÉCOUTIN, 1986).

La seconde région de concentration de l'activité halieutique s'étend sur une quarantaine de kilomètres, entre la digue de Jacquerville, située au milieu de la lagune, et son extrémité occidentale. Trois types de pêcherie, correspondant grossièrement à trois populations, sont en présence. La première est exclusivement consacrée à la pêche crevette. Marginale en volume de production et population concernée, mais pas en valeur, elle est pratiquée par des immigrants béninois. Leurs filets coniques déployés par le courant de marée sont fixés à des pieux implantés sur toute la longueur de la lagune.

Sans les interdire totalement, cette implantation fixe gêne, en certains endroits, plus densément occupés, le déploiement des sennes, de part et d'autre de la presqu'île artificielle du bac de Jacquerville essentiellement. Cette occupation permanente de l'espace ne peut pourtant s'opérer sans l'accord des villages riverains concernés, lesquels hébergent sur leur sol les communautés de migrants et perçoivent auprès d'elles une redevance. Cette pêcherie n'est pas abordée ici.

Le domaine d'étude commence plus à l'ouest, plus précisément à Tabot pour la rive sud et à l'embouchure de l'Agnéby, au nord (fig. 1). La région, qui correspond à l'aire d'implantation des villages aïzi, s'est longtemps caractérisée par une activité halieutique intense et par une opposition entre tenants de la senne de rivage et adeptes de la pêche sélective individuelle. Les premiers sont dans leur grande majorité allochtones, les seconds autochtones et principalement aïzi. Cet antagonisme technique a une traduction spatiale. Les sennes sont concentrées sur une trentaine de kilomètres de la rive sud et dans deux villages aïzi de la rive nord qui font ainsi exception.

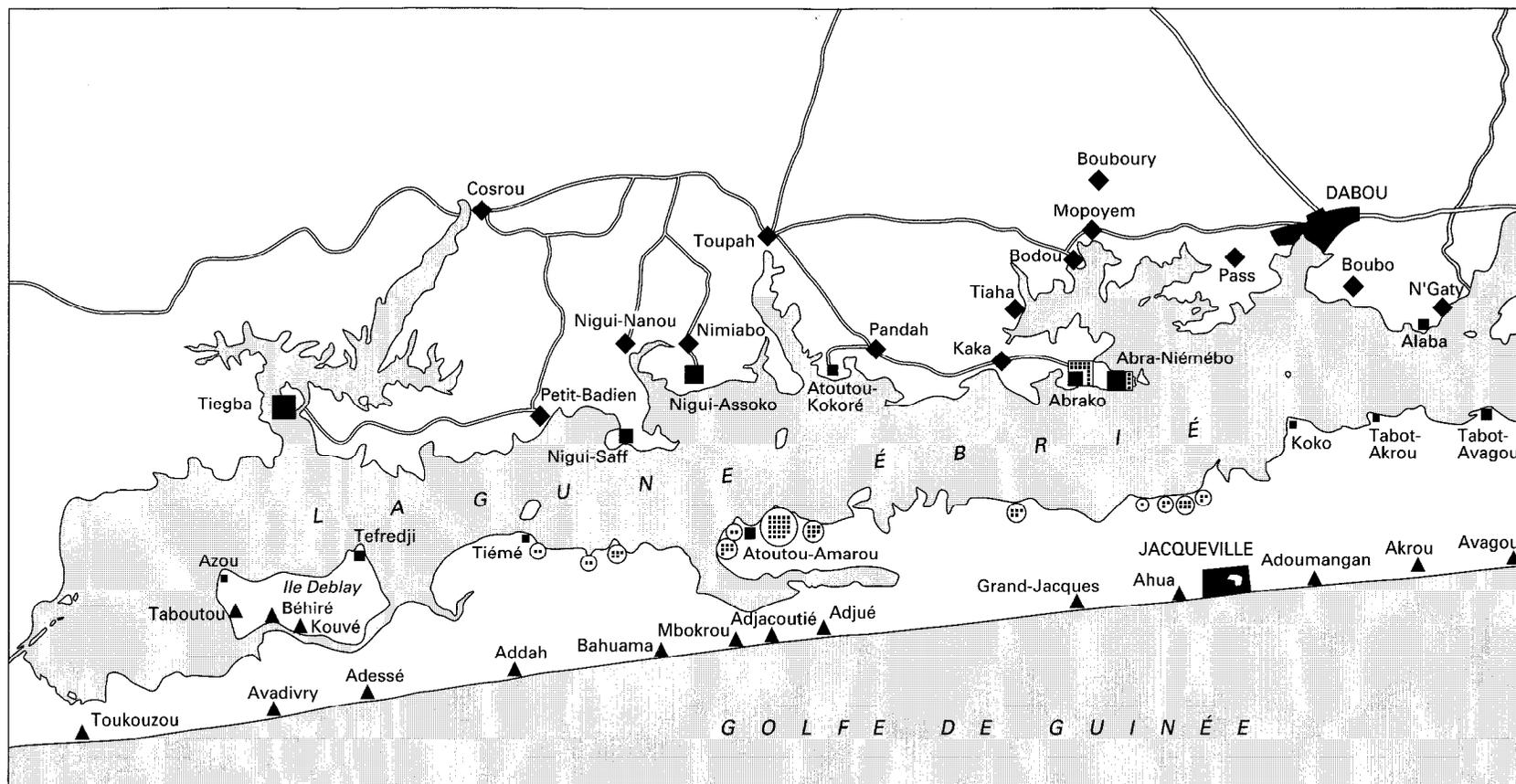
La pêche individuelle est pratiquée dans tous les villages autochtones, quelle que soit leur localisation, mais dispose d'une zone d'activité exclusive sur la moitié nord de la lagune ainsi que sur toute son extrémité occidentale au-delà du village de Tiémé (fig. 1).

POPULATION TOTALE, POPULATIONS CONCERNÉES : ESTIMATIONS

Sans coïncider tout à fait, les sources accessibles (surtout des estimations) ne se contredisent pas tant que l'on s'en tient au nombre global de pêcheurs. En revanche, le dénombrement des grands filets fait apparaître des variations qui peuvent être dues soit aux changements rapides que connaissait cette pêcherie, soit aux méthodes et protocoles d'enquête (filets présents ou filets en activité par exemple). Pour plus de détails on se reportera aux sources suivantes : DOUCET *et al.* (1985) qui reprennent les chiffres de BRIET (1975) et GERLOTTO *et al.* (1976).

Le rapport FAO susmentionné qui constitue la synthèse la plus récente des données disponibles fait état de 3 300 pêcheurs toutes catégories confondues, pour l'ensemble de la lagune, chiffre qui est à comparer aux 4 700 pêcheurs dénombrés par BRIET en 1974. Pour la seule région d'étude, des évaluations ponctuelles, pas toujours publiées, ont établi des ordres de grandeur de l'ordre de 1 700 à 2 000 pêcheurs individuels.

Nos propres estimations (VERDEAUX 1979, 1980a, 1980b, 1981), datant de 1975, établissent une fourchette pour le nombre de pêcheurs individuels ; les résultats des recensements des grands filets sont



Villages ou campements

■ aizi

◆ adjokrou

▲ alladian

■ moins de 150 engins

⊙ Grands filets

■ de 150 à 350

Chaque point représente 1 grand filet

■ de 350 à 550

■ de 550 à 750

■ plus de 1 000

Figure 1

Répartition des engins de pêche en 1975 dans l'ouest de la lagune Ébrié.

relevés séparément. Ces estimations sont basées sur le recensement national de la population de 1975, sur des enquêtes exhaustives dans trois villages témoins (1974-1978), enfin sur des enquêtes auprès des propriétaires de senne de la rive sud conduites en 1975-1976⁽¹⁾.

La population totale de pêcheurs de la région d'étude se situerait ainsi entre 1 800 et 2 800 individus : le nombre total de pêcheurs individuels s'établissant entre les deux valeurs extrêmes de 1 075 et 2 080 individus, les équipages de sennes de rivage et tournantes totalisant, au moment des enquêtes, 720 individus.

Les estimations se trouvent donc globalement en concordance. Le seul point litigieux concernerait les grands filets et le nombre de pêcheurs. Les différences concernent des relevés effectués à des dates sensiblement différentes, or cette pêcherie, on l'a dit, est peu stable. La seule enquête comparable, menée en 1973-74 (GERLOTTO *et al.*, 1976), donne des valeurs proches de celles obtenues en 1975 : plus de 60 sennes de plage contre 58 auxquelles nous ajoutons 14 sennes tournantes saisonnières qui ne semblent pas avoir été présentes au moment des enquêtes de 1973-1974 et qui ont en outre quitté leurs campements entre 1976 et 1978.

Si l'on retient les valeurs médianes de la fourchette d'estimation, le rapport de force numérique entre les deux catégories s'établit ainsi : les 1 600 pêcheurs individuels représentent 70 % de la profession, les 650 pêcheurs à la senne, un tiers environ. Ces proportions prendront toute leur valeur, rapportées à celles de la production de chacune des catégories.

Enfin, le nombre de sennes dans la région se stabilise autour de la trentaine au début des années quatre-vingt (ÉCOUTIN et BERT, 1981).

RÉPARTITION ETHNIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Hormis quelques pêcheurs bozo (Mali) disséminés le long de la lagune, la pêche individuelle est le fait des autochtones. Ceux-ci appartiennent dans leur très grande majorité au groupe aïzi qui, avec les Ébrié, plus à l'est, étaient, jusque dans les années vingt à trente, les spécialistes incontestés et quasi exclusifs de la pêche lagunaire. Par la suite, certains villages adiokrou s'installèrent en bordure de lagune (Petit-Badien, Gbugbo, N'Gaty) ou se livrèrent plus librement à ce type d'activité (Kaka, Tiaha). De même certains villages alladian établirent, au début de la colonisation, des campements ou débarcadères en lagune. C'est le cas d'Aika-Kro pour Addah, de Goyem pour Grand-Jacques... Il faut également ajouter à ce groupe les trois villages akuri de Tabutu, Béhiré et Kuvé qui sont, eux, pêcheurs lagunaires de longue date.

Parmi les riverains, les plus concernés demeurent les Aïzi. Les treize villages qui n'ont d'autre trait d'union géographique que la lagune s'y répartissent presque à égalité sur les deux rives (7 au nord, 6 au sud). Ils sont les seuls à connaître une telle implantation, aussi manifestement « lagunaire ». Le poids démographique de la rive nord est cependant prépondérant puisqu'on y trouve les trois villages les plus peuplés (de 1 000 à 2 000 habitants) et que la population de cette rive regroupe les deux tiers de l'ensemble. Il faut ajouter que les terroirs agricoles de ces villages sont exigus et qu'avant la colonisation, l'agriculture était une activité marginale réservée aux femmes.

Il convient de faire une remarque sur la double exception d'Abrako et d'Abra-Niémiébo qui, bien qu'aïzi, ont adopté les sennes de plage. Il s'agit de deux villages ne disposant quasiment pas de terres cultivables comme leur implantation géographique (sur une presqu'île) le laisse entrevoir (fig. 1).

Les pêcheurs allochtones au grand filet, moins nombreux, sont ethniquement plus hétérogènes que leurs collègues locaux. Ils sont en revanche géographiquement concentrés sur une trentaine de kilomètres

⁽¹⁾ Population totale de la sous-préfecture de Jacquville : 23 600 individus dont 9 910 regroupés dans les treize villages aïzi pratiquant la pêche. Population masculine : 4 960, dont 31 % à 42 % d'actifs résidents, soit de 1 535 à 2 080 individus. Proportions de pêcheurs dans cette population, observées dans les trois villages témoins : 70 % à 100 %.

de la rive sud, entre Tiémé à l'ouest et le « débarcadère » de Jacqueline, à l'est (fig. 1). Cette concentration est accentuée par le regroupement de plus de la moitié (35) des unités de pêche dans les quatre campements dépendants du village d'Atoutou-Amarou situé au centre de leur zone d'implantation. N'étant pas motorisées, les sennes de plage ont un rayon d'action très faible. L'essentiel de leur effort de pêche porte donc sur un espace d'autant plus réduit qu'il est censé être limité au nord par la zone d'activité exclusive des pêcheurs individuels. Dans les faits, une telle situation ne pouvait qu'inciter à des débordements le plus souvent nocturnes au-delà de leur aire théorique d'activité, empiètements qui ont largement contribué à l'exaspération des pêcheurs individuels de la rive opposée dont les engins disparaissaient ou étaient endommagés.

L'origine des 48 propriétaires de filet est sujette à caution ; elle est rapportée ici pour mémoire telle que déclarée (tabl. I).

L'origine ivoirienne ou ghanéenne des propriétaires nzima est mal établie. La plupart ont déclaré venir de sous-préfectures de Côte-d'Ivoire qui ne sont pas situées dans la région d'origine de leur groupe et pour une bonne part de celles de Jacqueline et Dabou. Étant donné l'histoire et les caractéristiques de ce groupe, cette dispersion géographique est tout à fait vraisemblable. En revanche, compte tenu de leur parcours avant acquisition du filet, et de leur âge, on peut se demander s'ils sont les véritables propriétaires, ou les prête-noms de ces derniers.

L'ethnie et le pays d'origine des équipages semblent moins problématiques. Les répartitions du tableau II concernent les 580 manœuvres des sennes de plage et tournantes recensées sur la rive sud en 1975-1976.

Les marins nzima sont, cette fois, tous originaires du Ghana. Les **Ivoiriens** sont donc représentés par les **autochtones** (Alladian, Aïzi, Adiokrou) qui sont en proportion infime (1 %) et par les **Agni** d'Aby ; ensemble, ils ne représentent que 6 % de la main-d'œuvre opérant sur les sennes ; les **étrangers** la composent donc à 94 %. Parmi ces derniers, les **Ghanéens** occupent une place prépondérante (77 %), mais, fait remarquable, des ressortissants de pays de savane ou sahéliens, déclarés ici « **maliens** », y ont une part non négligeable avec près de 17 % au total. Peut-on en conclure que la notion de « pêcheurs professionnels » souvent appliquée aux équipages de sennes de plage, par opposition aux pêcheurs individuels à l'emploi du temps et aux activités plus diversifiées, est mal fondée ? Sans trancher aussi catégoriquement, disons que le savoir-faire requis pour manipuler efficacement une senne de plage peut très bien reposer sur trois ou quatre individus expérimentés, la plus grande partie de l'équipage étant constituée de force de travail, pour ne pas dire de force de traction. L'opposition qualitative entre les deux catégories de pêcheurs se justifie donc moins par la qualification des opérateurs que par leur disponibilité pour cette activité.

TABLEAU I
Ethnie et pays d'origine des propriétaires (%)

	Ivoiriens 57,6		Ghanéens 35,4		Maliens 6,6
Alladian	Nzima	Agni	Ahuna	Fanti	
8,8	44,4	4,4	26,6	8,8	6,6

TABLEAU II
Ethnie des équipages

	Adiokrou/Aïzi/Alladian	Agni	Nzima	Ahuna	Fanti	Maliens	Total
N	6	28	105	166	177	98	580
%	1	4,8	18,1	28,6	30,5	16,8	

CARACTÉRISTIQUES SOCIODÉMOGRAPHIQUES DES DEUX CATÉGORIES

Ce sont ces traits différentiels qui dessinent les contours de l'opposition entre les deux groupes.

Les pêcheurs au grand filet sont installés dans des **campements**, établissements temporaires constitués d'entités indépendantes ; ce sont des **migrants** liés au propriétaire de l'outil de travail par un **contrat** saisonnier ou pluriannuel ; la seule organisation qu'ils connaissent sur place est l'**unité de production**. La vie sociale est essentiellement rythmée par elle.

Les pêcheurs individuels vivent dans des **villages**, communautés sédentaires et pérennes qui soumettent les intérêts des individus et unités de base aux impératifs de la vie en collectivité. Les **unités sociales** de base sont constituées autour de **systèmes de relations parentales et résidentielles** qui induisent un certain nombre de comportements et d'obligations qui n'ont souvent qu'un rapport lointain avec les exigences de la production. Les emplois du temps sont soumis aux événements et rites sociaux intéressant les groupes d'appartenance de l'individu : le village, la classe d'âge, les différents niveaux de l'organisation familiale et résidentielle.

Pêcheurs au grand filet : caractéristiques individuelles

Marins : si les âges s'étalent sur une plage assez large, 19 à 60 ans, la moyenne est celle d'une population jeune : 32 ans. La plupart des manoeuvres sont, sur place tout au moins, célibataires et sans enfants. Les exceptions sont le fait des plus âgés qui sont en outre la plupart du temps liés au propriétaire (apparentés). Le niveau de scolarisation est faible voire inexistant. Les parcours migratoires et professionnels sont extrêmement diversifiés mais ont deux points communs : le travail sur les filets en lagune est très rarement la première étape de la trajectoire individuelle et il est dans l'ensemble très récent ; moyenne : moins de 2 ans. Les marins ghanéens (ahuna et fanti) ont tous connu au moins une étape antérieure dans la pêche maritime, que ce soit au pays ou en Côte-d'Ivoire sans, toutefois, que l'activité halieutique soit une spécialisation exclusive. À l'exception des plus âgés, minoritaires, qui pensent acquérir ou se voir « confier » un filet, pour la plupart des manoeuvres, toutes ethnies confondues, la pêche apparaît aussi bien dans les parcours individuels que dans les intentions affichées comme une activité d'attente ou de repli.

Propriétaires : les âges extrêmes sont à peine plus resserrés, 29-65 ans ; la moyenne générale, 48 ans, donne cependant une image plus juste de la réalité de cette population. La trajectoire sociale et le mode de financement du ou des filets laissent planer un doute, on l'a dit, sur le statut réel d'une grande partie des propriétaires déclarés. Ceux dont les activités antérieures ont pu fournir une base d'accumulation ne représentent que 25 % des 48 individus recensés. Par ailleurs, si l'on en juge par le nombre de filets confiés, en cours de rachat ou de remboursement, ce sont au moins 55 % des engins qui sont en cours d'acquisition. Enfin, la prise en compte de l'ensemble des activités du propriétaire en 1975 constitue une indication de son assise économique réelle :

Propriété de plusieurs filets	15 %
Autres activités simultanées (plantation, transport, commerce)	24 %
Pas d'autre activité que le filet	60 %

(Pourcentages calculés à partir de 45 questionnaires.)

La pluriactivité, qui semble en outre conséquente (plantations supérieures à 10 ha, véhicules de transport...), constitue l'indice le plus sûr de la « surface » sociale et financière du répondant. Quoi qu'il en soit, le caractère mouvant, voire instable de cette pêcherie paraît confirmé. À la mobilité de la main-d'œuvre correspond, sinon une rotation rapide des propriétaires, du moins (si l'on tient compte de la proportion de filets en cours d'acquisition, cf. *supra*) leur renouvellement et, sans doute, leur accroissement récent. Sur 44 réponses, 8,3 % des filets ont été acquis entre 1962 et 1965, 41 % entre 1969 et 1972 et 50 % entre 1973 et 1976. En revanche, les propriétaires sont tous mariés et leur famille réside avec eux en Côte-d'Ivoire, ce qui traduit une intention de « durer ».

Caractéristiques des unités de pêche

Les équipes ou « compagnies » de la rive sud se différencient par les engins employés (type, dimensions, motorisation), par leur taille et leur composition. Malgré leur importance mais en raison du manque de fiabilité des enquêtes, le mode de partage et les contrats entre propriétaires et équipages ne sont abordés que brièvement. On pourra se reporter sur ce point aux travaux de SURCY (1964). Le maniement des engins est décrit au chapitre IV-2, nous ne l'aborderons pas. L'objectif limité de ce paragraphe consiste à tracer les lignes de force de la différenciation interne des deux catégories en présence.

Les intérêts des marins et des propriétaires ne sont pas nécessairement convergents malgré un mode de rémunération à la part qui tend à lier les revenus des uns et des autres à l'efficacité du travail collectif (pêche, gestion, commercialisation). Les propriétaires ont aussi un rapport différent à la main-d'œuvre. La stabilité et les performances de leurs unités s'en ressentent. Enfin, en corollaire, les groupes ethniques sont situés très différemment dans le système de production ; les uns sont utilisateurs de main-d'œuvre, les autres, fournisseurs.

La moyenne des unités (nombre moyen de marins par filets) se situe autour de 10 hommes (10,6) d'équipage par filet (tabl. III). La dispersion autour de cet ordre de grandeur fait ressortir deux points : les unités agni et fanti (16 % des filets) se distinguent nettement avec des effectifs supérieurs d'un tiers à ceux des autres groupes. Les sennes nzima et ahuna (71,5 % des filets, tabl. IV) connaissent une hétérogénéité de situation quant au critère retenu, la taille de l'équipage (tabl. III).

La plus ou moins grande homogénéité ethnique des équipages constitue un indice du mode d'accès à la main-d'œuvre, des types de contrats passés (collectifs ou individuels), de la cohérence et de la stabilité de l'équipe.

Si 66 % de la main-d'œuvre travaille pour des propriétaires de même ethnie ou région, sa répartition est sensiblement différente d'une équipe à l'autre et s'organise selon l'origine ethnique ou régionale des propriétaires. Deux ensembles s'opposent (tabl. IV) :

TABLEAU III

Taille des unités selon l'ethnie du propriétaire (sennes de plage et sennes tournantes confondues)

Effectif équipage	Ethnie du propriétaire						Total
	Alladian	Nzima	Agni	Ahuna	Fanti	Malien	
13-15		5	1	3	6		15
10-12	3	13	1	5		1	23
7-9	1	4		5		2	12
4-6		1		1	1		8
Total	4	28	2	14	7	3	58

TABLEAU IV

Sennes possédées, main-d'œuvre fournie, main-d'œuvre utilisée selon les ethnies (%)

Ethnies	Alladian	Nzima	Agni	Ahuna	Fanti	Malien	Total
sennes possédés	7	47	3,5	24,5	12,5	5,5	100
Main-d'œuvre fournie	1	18,1	4,8	28,6	30,5	16,8	100
Main-d'œuvre utilisée	7,6	43,5	4,4	24	16	4,8	100

- Les Agni, Ahuna, Fanti et Maliens possèdent 45,4 % des filets, utilisent 49,1 % de la main-d'œuvre totale dont ils **fournissent** globalement 80 % ;
- Alladian et Nzima possèdent, eux, 54 % des filets, utilisent 51 % de la main-d'œuvre dont ils ne **fournissent** au total **que 18,6 %**.

Les deux ensembles ainsi définis se caractérisent comme étant excédentaire en main-d'œuvre pour l'un et déficitaire pour l'autre (tabl. V). La proportion de main-d'œuvre utilisée par le premier groupe est également supérieure à celle des filets possédés, rapport de proportion s'inversant chez les Alladian et Nzima.

La composition ethnique des unités confirme l'opposition précédente. Les compagnies du premier ensemble sont ethniquement homogènes, celles du second hétérogènes. Il ne s'agit pas pour les Alladian et Nzima d'un choix délibéré mais d'une contrainte : la quasi-totalité des marins appartenant à ces groupes travaillent pour des propriétaires de même ethnie mais ils ne sont pas assez nombreux (tabl. V).

Le cas particulier des Agni, qui utilisent pratiquement toute la main-d'œuvre qu'ils fournissent et n'en utilisent pas d'autres, montre que, chez les propriétaires ivoiriens aussi, on préfère, **quand on le peut**, travailler avec des gens de même origine.

Outre le lien qui semble s'établir entre homogénéité ethnique et taille des unités au sein des groupes fournisseurs de main-d'œuvre, on serait tenté de conclure que l'ensemble « Alladian-Nzima » est mieux doté en capital et l'autre ensemble mieux pourvu en force de travail. Pourtant le constat chiffré peut se lire autrement : Alladian et Nzima sont **demandeurs** d'une main-d'œuvre qu'ils ne sont pas en mesure de mobiliser chez eux. Dès lors, la présence des sennes étrangères (ghanéennes et maliennes) sur une lagune dont l'accès est contrôlé par les autochtones (anciens ou récents) ne s'explique-t-elle pas, au moins en partie, comme étant le prix à payer pour accéder à la main-d'œuvre des groupes potentiellement pourvoyeurs ? Ce serait, au reste, la transcription lagunaire d'un schéma par ailleurs avéré dans l'économie de plantation ivoirienne, la main-d'œuvre (ou ses fournisseurs) étant rémunérée en terres cultivables. L'apparente opposition entre autochtones et allochtones serait alors l'expression déformée d'une compétition, en grande partie intrarégionale, entre deux catégories sociales antagonistes : les détenteurs des principaux moyens d'appropriation du poisson (sennes) d'une part, les petits producteurs directs d'autre part, lesquels refusent la condition de manœuvres ou marins des premiers que leur assigne logiquement l'évolution globale du système de production. Ce refus ou cette impossibilité est déjà repérable dans la composition des équipages de sennes alladian et nzima de la rive sud. L'exemple d'Abrafo, village aizi de la rive nord, le (ou la) rend encore plus patent. Initialement, l'acquisition des filets grâce aux dons ou à l'aval bancaire d'originaires citadins devait, simultanément, procurer aux aînés un substitut aux plantations et permettre aux jeunes de trouver un emploi sur place, au village. Or, très vite, les cadets ont renoncé à « travailler pour les vieux » et la main-d'œuvre de ces filets est devenue exclusivement étrangère (Ghanéens, Maliens). Si impossibilité il y a, celle-ci ne relève donc pas (ou pas seulement) d'une contrainte démographique mais bien plus, pensons-nous, de l'inacceptabilité d'une certain type de rapport social (salarial pour simplifier) entre membres de la même société.

TABEAU V
Homogénéité et hétérogénéité ethniques des unités de production

% de main-d'œuvre	Ethnie des propriétaires					
	Alladian	Nzima	Agni	Ahuna	Fanti	Malien
- travaillant pour un propriétaire de même ethnie	100	94	93	87,7	50	27,7
- de l'ethnie dans les unités	7	39,1	100	100	95,5	96,5
- étrangère dans les unités	93	60,9			4,5	3,5

Pêcheurs individuels : scolarisation, émigration et différenciation sociale

Les communautés autochtones ne constituent pas une catégorie sociale homogène. C'est, au contraire, dans l'analyse de l'évolution des contradictions internes au système social villageois qu'il faut chercher les clefs de l'opposition entre les deux formes de mise en valeur et des conflits qui ont surgi.

La situation en 1975 induit ce double constat : **le vieillissement de la population active villageoise**, d'une part, **la différenciation sociale basée sur une inégale capacité d'accès aux facteurs de production** (terre et stocks de poisson) d'autre part, capacité mesurable en terme d'accès à la main-d'œuvre salariée.

Les données utilisées ici (VERDEAUX, 1981) proviennent du recensement général de la population (1975) et d'enquêtes intensives dans les villages témoins de Nigui-Assoko, Tefredji, Abrako.

Vieillessement différentiel de la population

Constaté dans deux des villages témoins, ce vieillissement résulte d'un des phénomènes majeurs de ces vingt à trente dernières années touchant les sociétés côtières : l'émigration des jeunes vers les villes, principalement Abidjan. Cette tendance n'est pas propre aux villages aïzi. Elle y serait au contraire plus récente et moins intense que chez leurs voisins immédiats. Chez les Adioukrou, le taux d'urbanisation se situe (en 1975) dans une tranche allant de 30 à 39 %. Chez les Alladian, ce taux monte à 40-49 % des individus se réclamant de ce groupe. En revanche pour les Aïzi, il stagne entre 20 et 29 % de la population (MARGUERAT, 1979).

Les Aïzi migrent moins et ont, par conséquent, un potentiel d'actifs villageois jeunes proportionnellement plus important que leurs voisins. Or, le village d'Abrako en a fait la démonstration, cette force de travail autochtone ne s'investit que dans la pêche individuelle. Par ailleurs, ce poids relatif important dans l'exploitation lagunaire ainsi que la spécialisation dans l'activité halieutique sont au fondement de l'opposition de la majorité de ce groupe à la pêche collective.

Les structures de population varient cependant d'un village à l'autre. Ainsi, Nigui-Assoko et Abrako s'opposent à Tefredji. Les deux premiers connaissent une forte émigration des classes d'âge jeunes et présentent, pour la population masculine en âge de travailler (plus de 15 ans), des pyramides des âges à base étroite.

À Nigui-Assoko, village pour lequel nous disposons de chiffres plus précis, la proportion d'actifs villageois parmi la population en âge de travailler varie selon nos estimations entre 52 % et 62 %. Les pourcentages de citadins par tranches d'âge ont en outre une nette tendance à augmenter en proportion inverse de l'âge puisque l'on passe de 19 % pour les 50-54 ans à 32 % pour les 35-39 ans et enfin à 71 % pour la classe 20-24 ans. La tendance au vieillissement de la population active masculine est, au moins pour ce cas, avérée.

À l'inverse, la même population à Tefredji se répartit sur une pyramide à base large. La proportion de citadins est négligeable dans les tranches d'âge supérieures à 30 ans. L'émigration dont l'effet d'ensemble est encore de faible intensité est un phénomène récent touchant les classes d'âge les plus jeunes. Globalement, les actifs villageois représentent plus de 77 % de la population en âge de travailler ; les quelque 23 % restants sont majoritairement constitués d'élèves ou d'étudiants des tranches d'âge comprises entre 25 et 29 ans.

Liaison scolarisation-émigration

La comparaison de Nigui-Assoko et Tefredji fait apparaître un lien très net entre exode rural (ou émigration) et scolarisation. À Tefredji, la scolarisation systématique a commencé tout récemment et l'émigration est peu sensible. À Nigui-Assoko, l'exode rural à l'intérieur de chaque classe d'âge est directement proportionnel à l'intensité de scolarisation de la classe.

S'il y a décalage dans le temps non seulement entre les Aïzi et leurs voisins, mais aussi entre les villages du groupe, c'est précisément parce que chacun a modulé de véritables stratégies collectives en fonction de sa situation particulière dans le contexte politique et économique régional. Il est intéressant de

noter, par exemple, qu'entre 1950 et 1954, à Nigui-Assoko, une tentative de reconversion du village à la culture de la banane plantain s'accompagne d'une chute du taux d'émigration pour la tranche d'âge achevant sa scolarité pendant cette période.

Avec l'évolution du contexte économique et politique, la relative raréfaction de la main-d'œuvre allochtone et les différents effets de la crise économique sur l'emploi et les revenus urbains ont induit une révision des stratégies. Si, dans l'immédiat, des « retours au village » sont peu probables ou risquent d'être numériquement limités, il est en revanche prévisible que le contingent de scolarisés au-delà du primaire, voire achevant ce cycle, diminue dans un proche avenir.

En tout état de cause, les effets d'un éventuel retournement de tendance dans ce domaine ne seraient pas immédiatement repérables dans la pêche. Il se pourrait, par contre, que la lagune soit de plus en plus considérée comme réserve foncière autochtone destinée à fournir une base économique minimale aux jeunes générations appelées à se fixer en plus grand nombre sur place et à celles, de moins en moins jeunes déjà présentes, pour sortir de la spirale de la marginalisation.

Répartition des moyens de production et différenciation sociale

Il s'agit ici de repérer, à travers la distribution des engins de pêche et des terres de plantations dans les trois villages de référence, les différenciations économiques significatives au sein de la catégorie « pêcheurs autochtones » ou « individuels », laquelle s'avère tout aussi hétérogène, mais selon d'autres voies, que sa rivale de la rive sud.

Nigui-Assoko associe une émigration forte liée à un fort taux de scolarisation et deux catégories d'acteurs : les « gros » planteurs, (14 ha en moyenne) qui sont très minoritaires (5 % de la population active), mais possèdent 65 % des terres mises en cultures pérennes ; à l'opposé, 67 % des actifs villageois n'ont d'autre source de revenus que la pêche individuelle.

Abrako, qui présente les mêmes caractéristiques démographiques que Nigui-Assoko, se distingue des deux autres villages par l'absence de plantation et l'adoption des sennes de plage. Quatorze individus sont concernés. Les pêcheurs individuels sont nombreux mais moins que les marins allochtones des sennes villageoises.

Tefredji s'oppose aux deux précédents par la quasi-inexistence de l'émigration, corrélative de la politique de scolarisation suivie jusque très récemment, mais aussi de la faiblesse de la différenciation économique entre actifs villageois. Les plantations y sont à la fois de plus petite taille et beaucoup plus largement réparties qu'à Nigui-Assoko (taille moyenne : 3,5 ha et 70 % d'individus ont des parcelles \geq 3,5 ha). La pêche individuelle est, elle, pratiquée par tous les actifs valides.

L'existence d'un important secteur de pêche individuel est en définitive le seul trait commun aux trois villages, même si cette activité a une signification différente dans chacun des cas.

À Abrako, elle fait figure d'activité de survie permettant d'échapper à la prolétarianisation. N'autorisant pas une accumulation susceptible d'accéder aux sennes, la pêche constitue une activité d'attente : seuls un âge et un statut élevés permettent, soit d'hériter d'un filet, soit de l'acquérir grâce aux aides de dépendants ou obligés citadins.

À Nigui-Assoko la pêche a bien été, dans un passé récent, la base économique à partir de laquelle il était possible d'investir dans les plantations. Le système est désormais bloqué, l'activité halieutique ne permettant plus de dégager de surplus suffisants. Les « grandes » plantations n'ont souvent été rendues possibles, comme dans le cas des sennes d'Abrako, que grâce à des apports monétaires extérieurs, la pêche individuelle seule n'ayant été à l'origine que de petites plantations, de l'ordre de 3 ha à 5 ha.

À Tefredji, en revanche, la pêche individuelle demeure la base d'accumulation permettant au plus grand nombre l'accès aux cultures arbustives, la taille des plantations étant du même ordre de grandeur que celles issues du même processus d'accumulation à Nigui-Assoko. Comme le montre le tableau VI, le nombre d'engins a tendance à augmenter avant la création de plantations. Il reste par la suite élevé jusqu'aux âges où la pêche redevient marginale ou est abandonnée pour des raisons physiques et statutaires (redistribution de poisson vers les plus vieux des « aînés »).

TABLEAU VI

Tefredji. Répartition de la population active autour de la surface plantée moyenne en fonction du nombre d'engins de pêche possédés

Catégories de planteurs	Total	Catégories de pêcheurs					
		E > M'		E = M'		E < M'	
		Absolu	%	Absolu	%	Absolu	%
S > M	10	7	70	2	20	1	10
S = M	32	13	40,6	7	21,8	12	37,5
S < M	18	4	22,2	6	33,3	8	44,4
S = 0	17	2	11,7	2	11,7	13	76,4
	77	26	33,7	17	22,2	34	44,1

S = surface plantée
E = nombre d'engins

M = surface plantée moyenne = 3,5 ha
M' = nombre moyen d'engins = 4

ENGINS, REVENUS ET PARTAGE FONCIER

La pêche individuelle s'inscrit donc toujours dans un cursus qui tend vers l'accession à un mode de faire-valoir indirect (plantation ou grand filet). Une des raisons du blocage de ce cursus réside dans les baisses de rendements de la pêche individuelle ; baisses dues, en partie, à la croissance de la pêcherie collective. L'opposition entre les deux formes de mise en valeur a pour base, sinon objective, du moins mesurable, une compétition foncière propre à l'activité halieutique.

Engins utilisés

Leurs caractéristiques techniques étant décrites en détail dans d'autres contributions, nous nous contentons de distinguer les engins traditionnels de ceux d'adoption récente.

Engins « traditionnels » : palangres (*mâgba*) à petits et gros hameçons ; éperviers (*asôwô*), bambous creux (*tegbé*) ; nasses (*tumô*).

Engins récents : filet à sardine (*bribri-pre*) ; filet à capitaine ou à brochet (*abuchi* ou *akpa-pre*) ; filet à *Trachinotus* (*aira-pre*) ; demi-syndicat (pas de nom vernaculaire).

Les engins les plus nombreux ne sont pas nécessairement les mieux répartis. À Nigui-Assoko, les éperviers qui représentent 25 % du parc ne sont possédés que par la moitié des pêcheurs alors que les palangres à petits hameçons qui forment 20 % du parc se rencontrent chez près de 70 % des pêcheurs. Chaque village semble privilégier une ou deux techniques dont il apparaît le spécialiste. Cette relative hétérogénéité intervillageoise semble renvoyer à l'histoire d'une part, aux caractéristiques écologiques du territoire lagunaire d'autre part. Alors qu'à Nigui-Assoko le coût de l'investissement paraît limiter le choix des engins, à Tefredji le nombre d'engins et les volumes d'investissements ne varient significativement qu'en fonction de l'âge des pêcheurs et de la création ou de l'extension des plantations.

Enfin, dans les deux villages, l'augmentation du volume investi par le pêcheur dans son exploitation se traduit par une diversification et un accroissement numérique des engins plutôt que par une augmentation de leur taille. Tout se passe donc comme si l'exploitation piscicole souhaitable était celle qui permettrait d'optimiser les chances de captures en toute saison, sur le plus grand nombre possible d'espèces.

Partage foncier et revenu

Plus que de discuter de l'effet de la pêche collective sur les stocks et les prises des engins individuels, il s'agit de montrer quelle est la transcription sociologique de la compétition, d'apparence technique, entre les deux modes de pêche. La pêche collective n'est pas la simple addition de capacités de production individuelles. Plus capitalistique (investissement par tête trois fois supérieur à une exploitation individuelle moyenne), elle induit des gains de productivité du travail et donne simultanément la mesure du partage foncier. En 1975, un pêcheur de senne de plage capture en moyenne annuelle six fois plus de poisson que le pêcheur individuel. Les chiffres ayant par la suite été revus à la baisse, le rapport a été ramené à quatre les années suivantes. Le différentiel reste pourtant significatif : une senne équivaut à l'attribution de fait d'une « surface » productive (en l'occurrence d'un quota de capture) quatre à six fois supérieur.

En terme de revenus, du moins de valeur produite, l'écart entre les deux catégories de pêcheurs est ramené de un à trois en raison de la plus grande proportion d'espèces nobles dans les captures individuelles. La valeur produite annuellement par un pêcheur moyen de Nigui-Assoko a été estimée à 300 000 F CFA environ. Le revenu annuel du manoeuvre de senne se situerait, lui, entre la moitié et les deux tiers de cette somme (cf. *supra* : Mode de partage). En revanche et toujours selon nos enquêtes de 1975, la valeur produite par le même manoeuvre serait de l'ordre de 700 000 à 900 000 F par an (VERDEAUX, 1978 et 1981).

Quoi qu'il en soit, il semble invraisemblable qu'une telle puissance de pêche d'engins, qui plus est non sélectifs, n'ait pas eu, à moyen terme, d'effets directs sur les rendements unitaires et donc sur les captures des engins individuels, contribuant à faire baisser les revenus de ces producteurs. Les événements ultérieurs semblent indiquer que le constat établi en 1975 n'était en définitive que l'instantané d'un processus dynamique : celui-ci tendant à la marginalisation et à l'exclusion, à terme, de la catégorie des producteurs directs. Une conjoncture hydroclimatique défavorable en 1981 s'est chargée, en accélérant brutalement le processus, d'en préfigurer l'aboutissement : les rendements des sennes ont baissé, ceux des petits engins se sont effondrés, entraînant des conflits puis la suppression de la pêche à la senne.

Continuité et recompositions villageoises : logique d'accumulation et blocage du système cyclique

Parmi les trois sociétés riveraines de la zone d'étude, alladian, adioukrou, aïzi, le dernier groupe est le plus directement concerné. Si chacun d'eux présente des variantes organisationnelles, ils participent tous trois de l'ensemble « lagunaire » : ce sont des sociétés lignagères dont le mode de filiation dominant est matrilineaire et qui se distinguent de leurs voisines par l'absence de pouvoir central et l'existence de systèmes de classes d'âge. Le modèle aïzi, présenté ici, a donc dans son fonctionnement général valeur d'exemple. Syntaxe des relations sociales, le système de parenté-classes d'âge y structure l'ensemble des comportements et des échanges. Des analyses détaillées de ces systèmes sont fournies dans plusieurs articles et ouvrages rappelés dans la bibliographie. Il nous faut cependant rappeler que cette économie de la parenté donne lieu pour ce qui est de la production-répartition des richesses à un processus cyclique de redistribution inégale. On peut résumer ce dernier en retraçant le cursus que suit, en règle générale, tout individu et qui le fait passer par les statuts de « fils », de « père-neveu » et d'« oncle ».

Tant qu'il est en position de « fils », un homme voit le fruit de son travail aller intégralement à son père qui en redistribue une partie vers son propre matrilignage (oncle et trésor familial). Il ne dispose pas d'instruments de pêche personnels et n'a, de façon générale, pas accès aux moyens de production. Pendant une période de trente ans environ on donne sans presque rien recevoir.

Lorsqu'il atteint la position de « père-neveu », soit aux environs de trente ans, le même individu se trouve à la tête d'une unité de production autonome. Libéré de ses obligations envers son père, il bénéficie de

l'aide de sa femme et, plus tard, peut cumuler sa production et celle de ses fils. Il est cependant tenu de répondre aux sollicitations de son oncle et d'alimenter le trésor familial. À mi-parcours, il reçoit et il donne.

Enfin, lorsque son oncle a disparu, que ses neveux ont été libérés et que ses propres fils ont acquis leur autonomie, le même homme reçoit aide et prestation de ses neveux mais est exempt de toute forme de contribution. En fin de cursus, il reçoit mais ne redistribue plus ; il gère le patrimoine familial.

Les pêcheries lignagères, *bi* ou *épa*, étaient l'occasion de la mise en œuvre simultanée de l'ensemble de ces relations et rapports. Les aînés et plus particulièrement le doyen (*mi nègnè kpassa*) étaient les plus à même de mobiliser la quantité de main-d'œuvre nécessaire à la fabrication et à l'exploitation de ces ouvrages barrant la lagune sur plusieurs centaines de mètres. En faisant appel à leurs neveux directs et classificatoires, ils s'assuraient le concours d'unités de production constituées (les cours) que commandaient lesdits neveux ; la main-d'œuvre de base étant constituée par les « fils » de ces derniers qui travaillaient ainsi pour les maternels de leurs pères sans autre rétribution que marginale, les « pères-neveux » se partageant les deux tiers du produit tandis que l'initiateur de la pêcherie en disposait, à lui seul, du tiers.

En dépit de modifications contextuelles, politiques, sociales et économiques dont les effets sont sensibles dès la fin des années vingt, le schéma initial fondé sur la parenté reste actuellement valide. Pourtant, si les grandes lignes en sont respectées, le contenu concret de ces rapports sociaux et des circuits de redistribution des richesses s'est modifié. L'économie de plantation, la monétarisation des échanges et le salariat, la scolarisation et l'exode rural créent progressivement les conditions d'émergence d'un autre système possédant sa propre logique, tout aussi contraignante et concurrente.

CONTEXTES ET TRANSFORMATIONS DES RAPPORTS INTRAVILLAGEOIS

L'abandon du filet clanique *ché pré*, avant la Première Guerre mondiale, puis des pêcheries villageoises *anè-vra*, dans les années trente, renvoie davantage aux transformations du rapport des sociétés riveraines au milieu qu'à leurs évolutions internes. Cette évolution inaugure une série de réductions de la coopération dans le travail à des unités toujours plus restreintes qui aboutissent à l'individualisation du procès de travail caractérisant la pêche actuelle ; évolution allant de pair avec l'apparition d'exploitations individuelles dans le domaine agricole, lesquelles constituent, en principe, le point d'achèvement du nouveau cursus social villageois.

L'apparente « révolution » que semblent avoir connu les systèmes de production en passant du « tout collectif » au « tout individuel » s'inscrit pourtant dans une continuité. Les différentes phases de changement se succèdent en se cumulant ; elles se traduisent, chaque fois, par une réinterprétation intégrant les acquis des solutions antérieures plutôt que par leur remise en cause. Le cursus individuel actuel qui va de la pêche à la plantation, en passant par la construction d'une maison en dur, prolonge et recoupe, tout en lui donnant un autre contenu, le cycle statutaire fils, père-neveu, oncle. Il n'y a donc pas opposition au niveau symbolique entre logique d'accumulation individuelle « moderne » et système de valeurs « traditionnelles », autrement dit, dualisme. Quels que soient les glissements sociologiques induits par les contextes, ils ont toujours été inscrits dans une continuité sémantique. C'est précisément parce qu'ils n'ont plus de sens du point de vue de la société, et introduisent donc une « rupture », que les contradictions et dysfonctionnements récents (plus durement ressentis à partir de 1975) ont entraîné la révolte « autochtone » du milieu des années quatre-vingt.

Les premières modifications repérables, affectant les rapports intravillageois, interviennent une soixantaine d'années plus tôt, après la Première Guerre mondiale, et concernent le rôle économique des femmes, puis, par contrecoup, une première relativisation de la dépendance des jeunes hommes à l'égard des aînés. Ces changements sont progressifs et ne prennent la forme achevée du nouveau cursus social que lorsque deux autres séries de facteurs, l'essor de l'économie de plantation et la scolarisation, viennent se combiner à cette accession des femmes à la liberté de commerce ; soit à partir des années 1945-1955.

Initialement, les femmes, qui étaient chargées du fumage du poisson, ne possédaient pas de pirogue et ne pouvaient être approvisionnées, pour cette activité rémunérée, que par un époux, un fils ou un frère. Réciproquement, la totalité de la production de poisson, individuelle ou collective, devait être débarquée au village et transitait nécessairement entre les mains des femmes qui le cuisinaient ou le conditionnaient pour la vente. Même s'il pêchait seul, un jeune ne pouvait donc faire autrement que de présenter la totalité de sa production à son père qui la confiait à son épouse et ne ristournait au jeune homme que ce qu'il jugeait utile. Un homme marié se devait également de remettre, sinon la totalité, du moins la majeure partie de sa pêche à son épouse. La production des pêcheries allait à la femme du doyen ou de l'oncle commanditaire et non à celles des chefs de cour ou de ménage ayant participé à leur construction et à leur exploitation. Or, à partir des années vingt, dans le sillage des maisons de commerce et des implantations administratives en plein essor, des femmes étrangères s'installèrent dans la région, et se livrèrent à des achats de poisson sur l'eau, directement auprès des pêcheurs. Face à cette concurrence d'autant plus déloyale que seule la complicité de leurs époux, frères et fils la rendait possible, les villageoises récriminèrent et obtinrent de pouvoir faire de même. Il devint dès lors très difficile aux aînés de maîtriser la production des uns et des autres puisque chacun avait la possibilité d'en écouler au moins une partie hors de tout contrôle.

Par ailleurs, la généralisation de matériaux plus durables pour la pêche (fils de coton, hameçons) favorisait le développement d'engins individuels. C'est significativement de cette époque que les informateurs datent la baisse d'importance relative des pêcheries collectives fixes. Leur taille se réduit en proportion de la main-d'œuvre mobilisable. Les jeunes ont tendance à ne plus accorder de prestations de travail qu'aux aînés les plus proches.

Ces prémices de l'individualisation du procès de travail résultent donc d'un premier ajustement sociologique : l'autonomisation des deux groupes de statut dont les positions s'avèrent complémentaires, les femmes et les cadets. Dans l'immédiat son effet le plus tangible est **l'atténuation de fait de la redistribution inégale qui concrétisait le modèle statutaire**. Ce premier glissement manifeste aussi la perte d'autonomie des villages en tant que matrices des rapports sociaux et leur extraversion progressive avant même la généralisation de l'économie de plantation et du salariat. Il commence également à **vider de leur contenu prestataire les relations établies par le système de parenté-alliance** sans toutefois en abolir les principes qui, adaptés aux nouvelles conditions, vont être réinterprétés sous la forme du cursus individuel mentionné précédemment.

La transformation dont le point d'impulsion se situe dans les années vingt consiste d'abord en une intégration des systèmes de production locaux à un marché libre, laquelle redéfinit la position objective des acteurs sociaux qui, de « villageois », tendent à devenir aussi des « producteurs » autonomes. La métamorphose ne se réalise cependant pleinement qu'après 1945.

L'abolition du « travail forcé », l'accès des ruraux à la main-d'œuvre salariée, les prix rémunérateurs des produits, ainsi que l'acceptation de plus en plus massive de la scolarisation (et de l'émigration) des jeunes fournissent, en même temps que les conditions de décollage de l'économie de plantation, matière à formaliser le nouveau cycle social, prolongeant et réactualisant l'ancien.

L'abandon progressif des pêcheries lignagères, entre 1950 et 1970, est expliqué localement par « le refus des jeunes de travailler pour les vieux » plutôt que par les modifications écologiques du milieu après l'ouverture du canal de Vridi en 1950 (prolifération des tarets rongant les piquets de bois). Il s'accompagne d'une généralisation et d'une diversification de la pêche individuelle, mais aussi de la création de plantations arbustives (café, cacao puis palmier, plus récemment, hévéa). Si la ressource halieutique est désormais libre d'accès pour les hommes, quel que soit leur statut, les cultures de rente sont, de fait, réservées aux aînés. La dette du « fils » envers son père et les relations hiérarchiques au sein du matrilignage, si elles ne se traduisent plus par des prestations de travail se sont en revanche monétarisées. Même s'il pratique la pêche en partie pour son propre compte, un « fils » est tenu d'« aider » financièrement son père ou l'aîné qui en tient lieu. Ce dernier ne peut en effet entreprendre sa plantation, en achetant de la force de travail pendant les quatre à cinq ans de préparation, qu'à partir du moment où il peut cumuler

les surplus monétaires issus de son activité halieutique et ceux dégagés par ses dépendants ; non sans avoir dû construire, au préalable, une maison en dur dans la cour de son père.

Mode de faire-valoir indirect (la main-d'œuvre salariée assure entretien et récolte) procurant une rente, la plantation est apparue comme le **substitut « moderne » à la pêche**. Elle permet de prolonger, dans le domaine agricole, le contenu de la dernière étape du cycle statutaire que les réticences des jeunes ou leur départ en ville remettaient en cause dans le secteur halieutique : puisque les prestations en travail ont tendance à disparaître au profit de ce qu'il convient bien d'appeler des « signes monétaires », que la scolarisation puis la vie citadine des jeunes accentuent encore cette monétarisation et qu'enfin il est désormais plus aisé de se procurer la force de travail (immigration massive de main-d'œuvre en provenance de la zone sahélienne), les cultures pérennes, investies de plusieurs fonctions, prennent la place des pêcheries collectives. Elles ont l'avantage de constituer une sorte d'assurance vieillesse, de procurer à leur détenteur une source de rente, tout en étant perçues comme une *contribution au trésor lignager* puisque formant un patrimoine transmissible et, pour finir, d'aller dans le sens du « progrès » voulu et favorisé par les autorités coloniales puis nationales : elles sont en quelque sorte la clef de voûte d'un processus d'intégration indistinctement social (donc symbolique), économique et politique.

Au cours de ces vingt-cinq années de prospérité (1955-1975), les sociétés villageoises ont donc « intégré » les contraintes et changements contextuels en les **réinterprétant** de façon à régler les tensions internes qu'ils avaient fait naître. La différenciation sociale fondée sur un inégal pouvoir d'accès aux moyens de production, notamment la terre (*cf. supra*) représente pour les individus autant d'étapes d'un cursus dont chacun est censé pouvoir gravir les échelons de la même façon que dans le système antérieur. Le contenu des avantages sociaux grandissants qui accompagnaient le parcours statutaire a certes été réactualisé mais les catégories que dessine le nouveau mode de différenciation sociale recourent en grande partie les groupes de statut et sont censées, comme eux, définir autant de « conditions » provisoires.

Les trois catégories socio-économiques retenues ne résultent pas de la seule mesure de critères « objectifs » mais plutôt de la combinaison de ceux-ci avec le degré d'accès des individus au faire-valoir indirect ou à l'obtention de surplus monétaires extérieurs.

Les « pêcheurs » qui vivent donc exclusivement de cette activité regroupent les « jeunes gens » et les « jeunes pères », soit un gradient d'autonomie statutaire allant du détournement partiel (connu et le plus souvent reconnu) de la production censée aller vers les aînés à la libre disposition de la quasi-totalité de leur pêche afin de subvenir aux besoins du ménage, fondé de plus en plus souvent avant la fête de génération. Il s'agit d'une catégorie se contentant de subvenir à ses besoins immédiats, eux-mêmes modulés par la position statutaire, mais ne disposant pas encore des moyens de tenter un élargissement de sa base productive.

Les « pêcheurs-planteurs » se différencient de la catégorie précédente par l'adjonction aux revenus tirés de leurs exploitations piscicoles (au demeurant plus importantes), de surplus monétaires provenant de l'activité de leurs dépendants. Ce cumul, qui leur permet d'entreprendre des plantations, n'est possible que parce que cette catégorie correspond et tend à se confondre avec le groupe de statut des « pères-neveux » qui sont sur le point ou viennent de passer le cap de la fête de génération. La pêche, qui reste dominante, devient, à ce stade, une base d'accumulation et une activité de transition.

Les « planteurs » sont ceux pour qui la base économique repose en priorité sur les cultures arbusives. La pêche, qui continue à être pratiquée, devient un complément donnant lieu éventuellement à de nouveaux investissements ; les engins achetés sont alors loués ou confiés, moyennant partage, à des pêcheurs moins bien équipés, apparentés ou non. Cette catégorie, au demeurant hétérogène du point de vue de la réussite individuelle mesurée à l'aune des surfaces plantées, correspond au groupe de statut des « oncles » qui « gèrent », mais pour leur propre compte dans la mesure où ils l'ont créé ou ont contribué à l'agrandir, une fraction du « trésor lignager » désormais constitué principalement de patrimoines fonciers agricoles.

DYSFONCTIONNEMENTS OU CONTRADICTIONS : LES LIMITES DE LA NOUVELLE DIFFÉRENCIATION SOCIALE

La reproduction de ce schéma idéal typique, qui est celui de la société telle qu'elle se pense et se dit, ne se vérifiait plus, à la fin des années soixante-dix, que dans le cas particulier de Tefredji ; village se différenciant des deux autres par un faible taux de scolarisation-émigration des jeunes d'une part, par l'absence de concurrence avec les sennes de plage qui ont été exclues de ses zones de pêche en 1969, d'autre part. Ailleurs, la différenciation apparaît plus accentuée et comme figée, les conditions de production ne permettant plus le passage d'une étape à l'autre du cycle. Les « pêcheurs » individuels, voire les « pêcheurs-planters », ne parviennent plus à créer ou à achever leur plantation à Nigui-Assoko ; ceux d'Abrako n'ont d'autre moyen d'accéder à la senne que d'en hériter.

L'analyse sociologique de la situation renvoie, en première approximation, à des facteurs d'ordre conjoncturel (main-d'œuvre agricole raréfiée, « crise » économique réduisant l'emploi et les revenus urbains) mais qui ne font que révéler l'envers de la logique d'accumulation inhérente au nouveau mode de différenciation sociale, dont on s'aperçoit en outre qu'il fait système : que l'un de ses éléments constitutifs vienne à être modifié, et c'est l'ensemble de l'équilibre dynamique en train de s'instaurer qui est remis en cause.

En nombre croissant et pour une plus grande durée, « jeunes pères » et « pères-neveux » se trouvent confinés à la pêche individuelle, laquelle n'est plus en mesure de fournir les excédents nécessaires à un autre investissement productif. Tout se passe comme si terre et lagune étaient devenues les domaines respectifs de deux catégories sociales ; les spécialisations ne résultant plus d'une division statutaire du travail mais de l'impossibilité pour le plus grand nombre d'accéder au faire-valoir indirect : la terre à ceux qui peuvent acheter de la main-d'œuvre, la lagune à ceux qui n'en ont pas les moyens.

Si pour les « jeunes pères » et les « pères-neveux » la pêche est d'abord destinée à assurer les besoins sociaux immédiats, elle doit aussi permettre, outre la construction d'une maison en dur, l'acquittement des nombreuses « cotisations » décidées par le village pour ses réalisations « modernes » (école, dispensaire, maternité, adduction d'eau...). Prioritairement, les revenus fournis doivent couvrir les coûts de scolarisation des enfants. Celle-ci constitue, en effet, un prolongement sociologique au rapport de dépendance père-fils puisque les frais, chiffrables, qu'elle entraîne viennent redoubler la dette du fils dont les obligations envers son père, pour être différées dans le temps, n'en sont que plus « attendues ».

Dans les villages à forte émigration, cette position des fils en aval (absence de prestation de travail et charge financière) puis en amont (acquittement de leur dette) du circuit de production-redistribution des richesses, en retardant l'accès des « pères » à la plantation, a, un temps, été la raison de la différenciation entre pêcheurs ou pêcheurs-planters d'une part, planteurs, de l'autre. À partir des années soixante-dix, on assiste à deux phénomènes concomitants et en partie interdépendants, observables aussi bien à Nigui-Assoko qu'à Abrako : un nombre réduit de planteurs ou de propriétaires de sennes tendent à accaparer certains facteurs de production, tandis que, marginalisés, la plupart des villageois non seulement ne parviennent plus à atteindre les positions intermédiaires, mais ne semblent même plus en mesure de couvrir leurs besoins fondamentaux à partir de la seule activité halieutique. En témoignent aussi bien une reconversion partielle des pêcheurs de Nigui-Assoko à la culture commerciale du manioc, en association avec les femmes du village, qu'une série d'entreprises avortées, perceptibles jusque dans le paysage : maisons en dur, défrichements, voire jeunes plantations abandonnés les uns et les autres à divers stades d'inachèvement. À cela, trois raisons dont les effets se sont conjugués et renforcés :

— Le caractère de plus en plus aléatoire des bénéfices escomptés de la stratégie de scolarisation systématique. En raison de la réduction du marché du travail et de la baisse de leurs revenus, les « citadins » éprouvent des difficultés grandissantes à satisfaire à leurs obligations « villageoises ». La substitution d'apports monétaires aux prestations de travail des jeunes ne s'opère plus de façon significative que dans certains cas privilégiés qui réinscrivent, dans la hiérarchie locale, les différences de réussite socioprofessionnelle en ville.

- La rareté relative et la cherté croissante de la main-d'œuvre allochtone nécessaire aux plantations. Celle-ci n'est plus accessible qu'aux planteurs déjà installés.
- Enfin, la baisse de rendement de la pêche individuelle, et par conséquent des revenus des pêcheurs, est due, au moins pour une part, à la concurrence des sennes de plage de la rive sud dont l'effort de pêche s'est intensifié et dont les zones d'intervention se sont étendues, en dépit des protestations des villages concernés.

La conjugaison des deux derniers facteurs renvoie aux intérêts et comportements de trois catégories d'acteurs situés très différemment dans le procès de production mais dont les stratégies ont sur le système social des effets convergents. Les premiers, propriétaires des unités de pêche au grand filet, en accaparant la plus grande part des stocks, ont marginalisé la catégorie « pêcheurs individuels » en réduisant sensiblement les rendements de ce type de pêche. Les seconds, manœuvres sur les plantations, cherchent à vendre au mieux leur force de travail en utilisant un décalage réel, à partir de 1974-1975, entre offre et demande de main-d'œuvre agricole. En défendant ainsi leurs intérêts élémentaires, ils contribuent à renforcer chez les villageois les positions acquises puisque ne peuvent faire appel à leurs services que ceux qui disposent d'autres sources de revenus que la pêche. Les troisièmes ne sont autres que les « planteurs », et particulièrement ceux qui ont les moyens d'attirer, au besoin en réduisant leurs gains, ce qui reste de main-d'œuvre disponible.

Ainsi tant qu'ils exploitent des terroirs différents, « planteurs » et « pêcheurs » peuvent encore se situer en tant que groupes de statut prolongeant le système antérieur ; mais, dès qu'ils se retrouvent sur le même terrain, ils s'opposent comme deux catégories sociales antagonistes dans la mesure où elles tendent à s'exclure l'une l'autre plus ou moins mécaniquement. Il convient en outre d'assimiler les propriétaires de senne à la catégorie « planteurs ». L'opposition régionale entre pêcheurs individuels et propriétaires de grands filets est en effet de même nature que la précédente. Elle met aux prises deux catégories d'acteurs se différenciant par un inégal pouvoir d'accès au moyen de production « ressource » qui passe, ici aussi, par l'accès à la main-d'œuvre salariée.

Significativement, ce type de rapport ne s'établit qu'avec des étrangers au moins à l'ethnie mais le plus souvent à la région et au pays ; ce, aussi bien pour la pêche (Abrako et propriétaires alladian) qu'en agriculture. Cette « part des choses » qui consiste à situer hors système, ou tout au moins à sa périphérie, un type de relations sociales pourtant déterminantes, apparaît comme la condition de fonctionnement non conflictuel des systèmes villageois. La réaffirmation d'une autochtonité et de la prééminence de la « raison villageoise » sur la logique capitaliste en sont le complémentaire dont est précisément gommé ce type de rapport. Sauvegarde dans l'imaginaire ou tentative de réappropriation de l'histoire, l'efficacité de ces représentations interdit de s'en tenir à l'analyse des rapports sociaux « objectifs » pour rendre compte de la révolte « autochtone » débouchant sur l'éviction des sennes de plage en 1984.

Tout se passe comme si la prolétarianisation sur place d'une fraction de la population villageoise, pourtant inscrite dans l'évolution des systèmes de production, était impossible parce qu'impensable dans un autre système, celui des représentations organisant effectivement les relations sociales intracommunautaires. L'apparente unanimité « villageoise » contre les sennes « étrangères » a surtout été l'exutoire permettant de préserver la paix civile à l'intérieur des communautés locales. C'est un conflit social dont les fondements, des plus classiques, reposent sur des contradictions d'intérêt inhérentes, en l'occurrence, à la dynamique d'un système de production extensif (tant en agriculture que pour la pêche) ; son mode de résolution relève, quant à lui, de l'« invention » historique constante, au moins depuis les années vingt, d'un destin ou d'une identité halieutique et lagunaire des villages riverains (principalement aizi). Les vicissitudes du **rapport au milieu** de ces villages, exposées ci-après, parce qu'elles se confondent avec celles de leur intégration à un ensemble « ivoirien », lui aussi en gestation, font de l'exclusion des sennes une étape logique de leur trajectoire historique : qu'ils y aient été confinés par leurs voisins, lorsque cette activité était moins valorisée ou, à l'inverse, contraints d'y défendre leur place quand elle devenait enviable, leur identité, y compris ethnique, s'est construite autour de ce domaine lagunaire qui relevait à plusieurs titres de leur « compétence ».

Les transformations du rapport au milieu depuis le début du siècle

L'historique de l'exploitation halieutique lagunaire, exposé à plusieurs reprises tant pour cette lagune que pour sa voisine, Aby (VERDEAUX *et al.*, 1980 ; VERDEAUX, 1981, 1986, 1989), est envisagé ici d'un point de vue socio-anthropologique ; celui des rapports qu'ont établis collectivement les sociétés riveraines avec ces espaces-milieus particuliers. De façon générale, ce rapport peut se définir comme « la combinaison des représentations, rapports de force et enjeux sociaux qui informent règles et pratiques d'utilisation-exploitation de ce milieu naturel ». Rapport social, il inclut aussi bien les « savoirs » mythiques ou empiriques permettant d'organiser l'activité de pêche que les contextes, événements ou circonstances à partir desquels les acteurs, quels qu'ils soient, ont pensé cette organisation.

Les formes d'accès au milieu, aux différentes techniques, à certains lieux ou espaces et, par ces médiations, à la ressource varient et se combinent différemment selon les époques, pour définir autant de modes d'appropriation du milieu et de groupes ou catégories « d'ayants droit » à la ressource. Trois configurations se sont succédé chronologiquement depuis le début du siècle avant que les événements de 1982-1984 ne viennent remettre en cause le système en vigueur depuis une trentaine d'années et sembler renouer, au moins pour certains d'entre eux, avec les principes de la première période.

REPRÉSENTATIONS DU MILIEU ET ACCÈS MÉDIATISÉ À LA RESSOURCE AVANT 1930

L'ampleur des modifications qu'a connues la pêcherie lagunaire a fait disparaître la plupart des techniques utilisées au début du siècle. Pour en retracer l'évolution, le phénomène contraint à une reconstitution quasi archéologique (toponymie, localisation d'emplacements des anciens pièges fixes, « territoires » lignagers, villageois ou techniques...) qui met au jour, entre autres, le rôle fondamental des systèmes symboliques dans la définition de l'appropriation du milieu et par conséquent de la ressource.

Aucune transformation de l'environnement, par exemple, ne peut être invoquée pour expliquer celles de la pêche avant 1950, date d'ouverture du canal de Vridi ; par ailleurs, s'il y a correspondance ou co-occurrence entre modifications contextuelles économiques, politiques et sociales, d'une part, et transformations du mode de faire-valoir, d'autre part, il n'existe entre elles, quant aux formes prises, aucune relation mécanique ou de nécessité : il y a à chaque étape **invention** supposant de penser la nouvelle organisation. Tout en se gardant d'en déduire des relations de cause à effet, il faut cependant remarquer que les grands changements ont le plus souvent été précédés ou au moins accompagnés d'une transformation des représentations du monde et singulièrement du milieu naturel dont le **statut de la ressource et les modalités d'accès à celle-ci apparaissent comme dérivées**.

L'analyse présentée maintenant montre en effet que la forme de **gestion collective** en vigueur au cours de cette première période n'est pas pensée et mise en œuvre prioritairement en fonction de la « ressource ». Elle est posée comme articulation de deux « ordres » distincts mais complémentaires « nécessaires » :

- celui du milieu, d'une part, régi par un panthéon de « génies », qui en gardent l'accès autant qu'ils en garantissent la fécondité et dont la médiation et la soumission aux exigences sont par conséquent indispensables ;
- celui des hommes d'autre part, dont l'organisation sociale (différenciation en « pêcheurs » et non-pêcheurs et hiérarchies internes aux groupes de pêcheurs) rend possible cette **appropriation réglée** du milieu qu'est la pêche.

L'articulation entre les deux niveaux de réalité, nettement distingués par les mythes, qui révélera, par défaut, sa fonction politique à partir de la période suivante, s'établit dans cette induction de la « nécessité » d'un ordre social par un « ordre des choses », présenté comme primordial.

Les traditions de peuplement rapportent par exemple comment les groupes *aporo*, primitivement installés en lagune, intègrent de nouveaux arrivants comme « pêcheurs » à part entière (*prokpo*) en leur « donnant » les génies permettant d'accéder aux emplacements propices aux pêcheries-barrages ; tout en conservant pour eux le contrôle des génies plus puissants qui « ouvraient » la grande saison de pêche où étaient les intermédiaires pour la mise en œuvre des plus grands des barrages, les pêcheries *anè-vra*.

Au cours de cette phase historique, l'activité halieutique est différenciellement répartie sur l'année en deux grandes périodes caractérisées par les techniques, les formes de coopération, la taille et le niveau hiérarchique des unités sociales mises en œuvre et, partant, l'intensité de l'exploitation. La transition de la première à la seconde est en outre marquée par une série de rites d'ouverture.

La grande saison sèche (*acho*), de novembre à avril, connaît une activité réduite où ne sont pratiquées que des « petites pêches » : techniques essentiellement individuelles, coopérations dans le travail et unités sociales élémentaires ou mise en œuvre occasionnelle d'un engin collectif.

La grande saison de pêche, de mai à octobre, inclut la grande saison des pluies (*nimi*), de mai à mi-juillet, la petite saison sèche, jusqu'à mi-septembre, et la petite saison des pluies se terminant en octobre. Elle voit intervenir toute la panoplie technique disponible avec cependant prépondérance des grands pièges fixes construits collectivement par les lignages ou les villages.

La cérémonie d'ouverture de la saison de pêche se déroule fin avril-début mai. Le village *aporo* de Tefredji en est chargé pour la région occidentale. *Gun-kuala*, le génie « baleine », blotti au fond de la lagune, retient jusque-là les poissons sous son ventre. Une pirogue est envoyée à sa rencontre dans laquelle ont pris place, outre les pagayeurs, un officiant et un joueur de tambour. Après que le prêtre ait appelé le génie et que sa devise ait été jouée par le tambourinaire, une offrande composée principalement de viscères de chien est traînée derrière la pirogue puis lâchée tandis que les piroguiers doivent, insiste-t-on, pagayer très vite et ne pas se retourner. Sorti de sa léthargie par cet « appât » dont il est friand, le génie remonte à la surface pour s'en emparer, libérant ainsi les poissons qu'il avait retenus captifs pendant toute la saison sèche. Alors peut commencer, pour les hommes, la saison de grande pêche.

Le mythe et le rite qui le mettent en scène ont plus d'un sens. L'appropriation du poisson par les hommes est tributaire de cet ordre cyclique établi entre eux et les « forces » monstrueuses et dangereuses génératrices d'abondance en ce domaine. S'il n'est pas dit explicitement que le génie « produit » les poissons, la « couvade » qui lui est attribuée indique que, au moins symboliquement, il en est considéré comme le quasi-générateur. Les pêcheurs ne font que détourner ce qui relève « originellement » d'un pouvoir avec lequel on ne peut que composer. Le prélèvement s'opère en outre par la ruse et avec prudence, l'opération étant confiée à des spécialistes. Le rite rejoue annuellement une pêche symbolique d'un type particulier puisqu'elle vise, du moins dans le temps clos du rite, non à la capture, mais, au contraire, à la libération du poisson.

« Abondance » et « accessibilité », concepts de base de la biologie des pêches, sont donc tributaires, pour la première, du génie, pour la seconde de cette médiation qui fait de certains riverains les complices d'une même ruse et d'un même risque définissant leur commune condition de « pêcheurs » : c'est-à-dire de partenaires doublement nécessaires, dans le cadre de l'économie politique régionale de l'époque, puisque leur commerce contraint avec les génies font d'eux tout autant les médiateurs indispensables pour la domestication de ce milieu et l'accès à ce type de ressource que les fournisseurs attirés d'une denrée de base. Pas plus que les deux précédents concepts, la notion de « profession » n'est adéquate pour rendre compte de la réalité de cette époque. La « spécialisation » dans la pêche est d'abord l'affirmation d'une **compétence exclusive sur un milieu**. Exclusive et donc singularisante : elle participe aussi de la définition d'une **identité**. Compétence : elle ne se réduit pas (même si elle l'inclut) au « savoir-faire » d'une catégorie socio-professionnelle ; elle est celle d'un groupe exerçant une certaine **souveraineté**. En domestiquant les pouvoirs des génies, ce sont les procédures d'appropriation que l'on contrôle. Or celles-ci consistent à moduler (on a presque envie de dire : planifier) l'intensité des prélèvements en fonction des niveaux hiérarchiques des intervenants, soumettant ainsi l'accès à la ressource aux exigences de la reproduction sociale des groupes « pêcheurs ».

Les grandes pêcheries villageoises *anè-vra* qui barrent la lagune sur toute sa largeur sont réservées aux seuls *aporo* alors que les pêcheries *bi* ou *epa*, barrages de bordure en forme de flèche s'avancent vers le centre de la lagune, sont le fait de tous les villages *prokpo*, mais d'eux seuls. Les Alladian ou les Adiokrou peuvent intervenir dans la pêche mais individuellement, à l'aide de petits engins.

Ces deux techniques de pêcherie de barrage sont les plus productives si l'on en croit ceux qui les ont connues. Leurs modalités de mise en œuvre et d'exploitation en font l'engin par excellence des « oncles » ou, de façon générale, du sommet de la hiérarchie lignagère-villageoise. Selon sa force ou son ancienneté, chaque lignage maximal (*gbo*) dispose de relations privilégiées avec les génies locaux dont l'influence s'étend en général sur un haut-fond et ses alentours terrestres immédiats auxquels il donne son nom. La construction d'une pêcherie, quel qu'en soit le type, ne peut s'effectuer qu'après intervention rituelle du doyen de lignage auprès de la divinité gardienne du lieu dont il est, et à travers lui tout le groupe de « parenté » qui en respecte les préceptes et les interdits, l'interlocuteur attitré.

Ce marquage symbolique de l'espace lagunaire a, du point de vue halieutique, au moins trois effets ou fonctions :

- circonscrire les lieux possibles pour les techniques les plus prédatrices, par conséquent en limiter ou, au moins, en contrôler le nombre ;
- en codifier l'accès, après l'ouverture de la grande saison de pêche et pendant cette dernière uniquement : respect d'une procédure rituelle qui nécessite l'aval des groupes détenteurs du pouvoir de médiation et particulièrement des chefs de lignage, ce qui limite d'autant le cercle des compétiteurs potentiels pour accéder à cette forme de mise en valeur ;
- réserver de fait les potentialités de prélèvement les plus importantes à certains groupes et, à l'intérieur de ceux-ci, à certaines catégories statutaires, seules à même de mobiliser la quantité de travail prestataire nécessaire.

Ordre social et « ordre des choses » tendent donc, pour finir, à se rejoindre et à se confondre en une opportune harmonie.

D'autres sous-espaces régionaux saisonniers font l'objet de procédures d'appropriation à la fois techniques et religieuses : roches, fonds de baies, embouchures de rivières en lagune sont fréquentées par certaines espèces pour leur reproduction pendant cette saison. Les plus notoires d'entre eux, également sièges de génies, donnent lieu à des restrictions technico-temporelles et à une appropriation par un groupe. Les différents types de bois creux (*tegbe* ou *niapra*), qui sont destinés à capturer plusieurs espèces et classes de taille de silures ainsi que certaines nasses (*tumo*) sont les engins exclusifs d'exploitation de ces biotopes. Un interdit total de pêche est en outre décrété durant le mois précédent la cérémonie d'ouverture, lequel correspond à la période de fraie des espèces visées.

Représentations mythiques et connaissances empiriques de l'écosystème, loin d'être contradictoires, se recourent à leur tour en grande partie, les premières organisant les secondes en vue d'un prélèvement **socialement** normé.

Les activités halieutiques de saison sèche ne donnent plus lieu à exclusives ou priorités et ne présentent que très secondairement des restrictions. À une exception près, les techniques employées sont de type individuel et sélectif. Éperviers, palangres et harpons de différents formats visent chacun une espèce ou s'appliquent à une écophase commune à plusieurs espèces. Leur utilisation spatiotemporelle résulte de la combinaison, d'une part des comportements des espèces — cycles lunaires, horaires journaliers, fonds fréquentés (boue, sable, roches), profondeurs et nourritures recherchées —, d'autre part des caractéristiques techniques des engins-actifs (éperviers et harpons) ou passifs (palangres et nasses). Ces combinaisons définissent d'elles-mêmes les « terroirs » et territoires mouvants assignés à chaque engin dont la spécialisation et l'égalité de disponibilité pour tous réduisent les risques de recouvrement spatiotemporel. Quiconque respecte les normes techniques est libre de pêcher, le poisson non encore pris n'appartient à personne, étant considéré comme le reliquat, libre d'accès, de la saison antérieure.

Les acteurs sont désormais les jeunes gens pêchant pour les besoins immédiats de leur cour, la production ne donnant plus lieu que secondairement à échange ou commercialisation. À cela, outre une

moindre accessibilité du poisson, une raison sociologique : la saison sèche est en grande partie occupée par d'autres activités ; rites et cérémonies (fêtes des richesses et de classes d'âge, funérailles), cultes religieux et, pour certains villages, expéditions commerciales.

L'emploi de la senne lignagère constitue la seule restriction à ces principes généraux dans la mesure où elle exige, pour être déployée, un espace vierge de tout engin et particulièrement des techniques passives. Longue de trois cents à quatre cents mètres, disposant de mailles de cinq à sept centimètres tissées en fibres végétales, elle s'utilise en pêche à pied sur les hauts-fonds. Manœuvrée par les jeunes gens du *gbo*, pris à tour de rôle dans chacun des lignages (*mi*), elle n'est employée que sporadiquement à la demande ou avec l'aval du doyen, pour satisfaire un besoin particulier en poisson (festivités ou cérémonies).

Fondé sur un code d'accès et un fond technique communs à tous les villages *prokpo*, le mode d'appropriation lagunaire définit, en même temps que des répartitions spatiotemporelles de techniques, les groupes et catégories ou niveaux d'exploitants. Les compétences territoriales se déplacent au rythme des saisons qui sont aussi les phases d'un cycle social. À condition d'en respecter les principes généraux, chaque localité est libre d'aménager ces espaces en fonction de ses rapports internes. Contrairement à ce qui se passe ensuite, le contexte de l'époque ne semble pas avoir entraîné de grandes distortions du mode d'exploitation d'un village à l'autre.

La division régionale du travail qui s'est instaurée à partir du XVIII^e siècle autour de la traite côtière ainsi que la reconnaissance des principaux cultes religieux ont distribué de façon relativement stable rôles et activités entre groupes et ont cristallisé des spécificités. Adiokrou et Ébrié sont seuls à produire de l'huile de palme que les Alladian vendent aux navires de commerce européens. Produits manufacturés importés par les mêmes Alladian, pagnes de raphia et poisson, spécialités des *prokpos*, remontent, via Grand-Lahou, Tiassalé ou le pays adiokrou, vers l'intérieur d'où l'on reçoit en retour colonnades, or et femmes captives. Ces circuits économiques d'abord détournés à leur profit par les maisons de commerce, non sans mal, vont être marginalisés puis disparaître entre 1910 et 1930, alors que se met progressivement en place une organisation administrative et politique de « mise en valeur du territoire », entraînant une remise en cause de cet agencement de l'espace régional.

1930-1950 - RUPTURES SYMBOLIQUES ET TERRITORIALISATION VILLAGEOISE DE L'ESPACE LAGUNAIRE

À cette première phase de la colonisation, entre 1900 et 1920, a cependant correspondu un type d'activité et d'échange homogène, encore proche de la traite, et consistant désormais à orienter vers les maisons de commerce françaises et la métropole les circuits de produits de cueillette existants, huile de palme, latex puis bois précieux. La reconnaissance du territoire, les opérations de « pacification », les réactions à la création de l'impôt de capitation entraînent l'intervention croissante des militaires auxquels, la guerre de 1914-1918 aidant, sont confiées les tâches administratives.

La situation économique « indigène », terme défini en 1912, se dégrade par ailleurs progressivement. L'huile et les amandes de palme, les plus anciennes des exportations locales, voient leurs cours chuter à partir de 1908. La production, maintenue sous la pression administrative, culmine à 22 000 tonnes en 1925 puis s'effondre rapidement. Le latex, extrait de lianes sauvages, et dont la collecte avait également été encouragée par l'administration à la demande des maisons de commerce, voit ses cours chuter à partir de 1914. La fabrication du sel est interdite en 1920. Enfin, « à partir de 1925 les indigènes sont éliminés de l'exploitation forestière » (VERDEAUX, 1986). Intervenu trop tôt entre 1908 et 1915 et maladroitement menée, une première tentative d'introduction du cacao a échoué.

La rupture avec l'économie de traite, tantôt recherchée par le pouvoir central ou les maisons de commerce, tantôt subie (guerre ou effondrement des cours), n'est donc définitivement consommée qu'après cette période chaotique, à partir du milieu des années vingt pour ce qui est des échanges et de 1931 en ce qui concerne la réorganisation administrative. Les sociétés côtières n'ont alors d'autre recours que les plantations arbustives et les productions vivrières et sont donc amenées à se réorganiser autour de

terroirs agricoles qui vont faire de l'appropriation foncière l'enjeu de compétitions intervillageoises et à redéfinir, administration « territoriale » aidant, les anciennes compétences ou spécialités en autant d'affirmations d'identité et de microsouveraineté « ethniques ». Pour les groupes ayant vécu du commerce, cette reconversion est rendue d'autant plus difficile que les prix des nouveaux produits sont peu attractifs, que le « travail forcé » vide en partie les villages de leurs forces vives et que la main-d'œuvre salariée est à cette époque difficile d'accès ; la pêche, en revanche, fait figure de spéculation relativement lucrative. En l'absence d'activités maritimes significatives, la production lagunaire est très demandée pour approvisionner en produits de première nécessité centres urbains, chantiers administratifs et main-d'œuvre des plantations.

Des événements marquants pour l'avenir du mode d'appropriation-exploitation lagunaire interviennent dans ce contexte. « En 1931, le premier chef de canton adiokrou retire à un village aïzi, Tabot, une partie des eaux qu'il contrôlait pour les attribuer aux Ébriés de Songon-Mbraté. Tabot renonce alors à la pêcherie *anè-vra*, non sans avoir au préalable "empoisonné par fétiche" la lagune. Deux ans plus tard, le village adiokrou de Gbougbo, implanté depuis peu en bordure de lagune, veut construire, contre l'avis des villages *prokpo* voisins, une pêcherie *anè-vra* en remplacement de celle qu'Alaba, Koko et Tabot, alors associés, n'entretenaient plus depuis deux ans. Alaba s'oppose solennellement à l'opération en lui jetant une malédiction publique et, de fait, l'ouvrage, construit par des néophytes, est emporté à la première crue. Depuis, la lagune est "fermée" pour *anè-vra* et ni Tabot, ni Alaba, ni Gbougbo, ni Songon-Mbraté n'ont jamais plus tenté ce genre d'ouvrage. Cette rupture symbolique, qui correspond également à la cessation des rites d'ouverture de la pêche, est cependant l'ultime manifestation du pouvoir des "maîtres de la lagune". La disparition de ce type de pêcherie apparaît comme le résultat d'une décision. Le pouvoir n'est pas tombé en désuétude, il s'est retiré souverainement et avec éclat. Il n'en reste pas moins que cette façon de rite de dépossession clôt une époque. Il permet bien aux villages *prokpo*, en une ultime ruse, de faire la démonstration de leur "force" en fermant la lagune à *anè-vra* que, de fait, plus personne ne construira ; mais si ce **pouvoir** est en quelque sorte enterré vivant, de nouveaux **droits** naissent continuellement. Le même chef de canton, amené à trancher nombre de conflits spontanés ou provoqués, va répartir les eaux de Tabot entre trois villages. Il fera de même pour Atoutou et Abrako. C'est dans ce contexte de production intensive de "coutumier" que l'administration va induire, par son intervention, de nouveaux principes d'appropriation du milieu. Des conflits entre villages *prokpo* cette fois, en fournissent l'occasion. Le différend qui oppose les villages tenants de la petite senne à mâchoiron (*kibé-pré*), récemment adoptée, à ceux pratiquant la pêche à la palangre porte sur la possibilité pour les premiers d'utiliser partout en lagune les hauts-fonds que les seconds, qui ont renoncé à tout type de senne, exploitent localement, en saison sèche, à l'aide d'engins passifs. Pour mettre fin à ces conflits incessants que les chefs de canton alladian et adiokrou ne semblent pas en mesure de régler, le commandant de cercle demande que les villages concernés s'entendent sur la définition de territoires lagunaires coutumiers et néanmoins clairs (délimitations spatiales fixes) à l'intérieur desquels chacun d'eux sera libre de pratiquer les techniques de son choix. » (VERDEAUX, 1981.)

Saisissant l'occasion de donner un coup d'arrêt à la prolifération de « droits » nouveaux dont n'avaient bénéficié jusque-là que des non-*prokpo*, les aïzi, qui prennent ainsi leur place dans le concert ethnique, s'entendent rapidement sur des principes communs. Les limites latérales des eaux villageoises sont constituées par les emplacements extrêmes des pêcheries lignagères (et les génies qui y résident) relevant d'un même village. Les fosses profondes qui occupent la partie centrale de la lagune en sont les frontières naturelles au large. Chaque haut-fond est inclus dans un domaine villageois.

Cette réinterprétation du milieu revient à figer l'ancien système évolutif en fonction des saisons en un bornage de territoires fixes et définitifs. L'acceptation de ce principe entérine de fait la disparition de ce qui était aussi un mode de gestion collectif. La surimposition au pouvoir des génies d'une souveraineté territoriale villageoise induit, en même temps qu'une inversion des « ordres » antérieurs, un changement des conditions d'accès à la ressource. Celle-ci reste, quoiqu'on décrète, indivise et mouvante. Or son appropriation peut désormais être modulée par chaque village à sa guise. Cette remise en ordre du mode d'appropriation du milieu ouvre donc la voie à des antagonismes sur son exploitation. Une fois

aboli le principe commun d'un découpage du milieu en biotopes dûment répertoriés et attribués, l'accès à la ressource est virtuellement fonction des seules capacités de prélèvement que se donne ou autorise dans ses eaux chaque village.

Des quasi-rites de dépossession de 1931 au début des années cinquante, les formes d'exploitation évoluent lentement vers une plus grande individualisation du prélèvement : adoption-invention d'une série de filets maillants et de lignes, spécialisés chacun sur une espèce et une classe de taille, mais surtout, utilisables tout au long de l'année. Les pêcheries perdent de leur importance relative. La diversification et la complémentarité saisonnière des engins individuels permettent un accès continu à un plus grand nombre d'espèces. Cette évolution met aussi en congruence système de production et demande du **marché**. Conséquence de la remise en cause par les riverains eux-mêmes des **anciens pouvoirs**, puis de la reconnaissance juridique de la territorialisation villageoise, l'obsolescence des fondements de l'appropriation sociale du milieu relativise le contenu des rapports hiérarchiques. Ainsi le privilège des aînés, plus sociologique ou contingent, devient susceptible sinon de contestation, du moins de négociation : symétrique de la montée en puissance des engins individuels, la réduction progressive de la taille des pêcheries en est l'une des manifestations. Leur disparition complète ne deviendra effective, au cours de la période suivante, que lorsque seront réunies les conditions de leur transposition sociologique dans le domaine agricole.

1950-1982 - DE L'ACCÈS DIRECT À L'ACCAPAREMENT DE LA RESSOURCE : DOMANIALITÉ, MARCHÉ ET CAPITAL

Peu spectaculaire du point de vue des transformations techniques, la période précédente a cependant été celle de la gestation d'un nouveau rapport au milieu. Celui-ci s'organise autour de deux pôles, le marché et le « pouvoir blanc » dont les interventions ou effets croisés se substituent à l'ancienne articulation des « ordres » pour informer-transformer les pratiques de pêche. L'administration est désormais le média, voire l'arbitre obligé dans les rapports intergroupes. Son intervention, qu'elle se veuille de « mise en valeur » (plantations arbustives), juridique (droits « coutumiers ») ou administrative (organisation de cercles et cantons en fonction des « ethnies ») entraîne la redéfinition des milieux et espaces antérieurs en **territoires** géométriquement délimités (terroirs agricoles, eaux villageoises) qui ne sont plus investis par d'autre « force » que la force de ceux qui, par leur « travail » au sens large (labeur mais aussi activité procédurière), se les approprient. L'amplification des échanges marchands à partir de 1950 se charge de confirmer la **nature foncière de cette appropriation** qui est en outre individuelle comme le montre déjà l'évolution de la pêche.

Jusque-là, en effet, la course à la terre et la compétition sur la ressource halieutique sont limitées ou inexistantes (prix peu rémunérateurs des produits dans le premier cas, difficulté de mobiliser la force de travail nécessaire dans les deux). Pour le secteur halieutique, les glissements les plus significatifs ont déjà eu lieu : le développement des engins individuels, intervenant après la territorialisation de la lagune, consacre le **passage de l'accès au milieu à l'accès à la ressource** (en tant que promesse de valeur marchande) comme enjeu principal. Circonscrite au périmètre villageois, la concurrence que livre la pêche individuelle aux pêcheries est de nature strictement sociale ; elle ne porte pas sur la ressource mais sur la possibilité d'y accéder **directement**, sans autre médiation que la **possession d'outils de production** et provisoirement individuels.

Par la suite, cette évolution, qui ressortit à une logique d'économie de marché, se prolonge en un processus d'accumulation capitaliste, du moins tant que l'État, qui se pose désormais en grand ordonnateur du « progrès », parvient à maintenir le principe d'une **certaine** domanialité. La période est en effet marquée par la constitution puis l'opposition de deux catégories sociales : les producteurs directs et les détenteurs de moyens (de production ou autre) permettant, de façon permanente et **contractuellement**, le cumul des fruits de leur travail et d'une partie de ceux du travail d'autrui.

Techniquement, ces modifications s'accompagnent cette fois d'importants bouleversements. Les pêcheries lignagères sont abandonnées au fur et à mesure que se généralisent les plantations arbustives ; dans le domaine lagunaire proprement dit, la période est surtout marquée, outre par la diversification des engins individuels, par la montée en puissance puis la disparition d'un nouvel engin collectif, la senne de plage, qui modifie sensiblement les conditions d'accès à la « ressource » en général dont elle induit, en l'accaparant, le statut foncier.

La plantation, substitut à la pêcherie lignagère

La marginalisation progressive des pêcheries lignagères atteint sa phase finale lorsque sont réunies les conditions de décollage puis de maintien d'une nouvelle économie indigène puis nationale ; celle que l'on désigne généralement comme l'« économie de plantation ».

Ces conditions, qui résultent de décisions (et de luttes) à caractère politique, prises à partir de 1945, peuvent se résumer en deux mots : « émancipation », puis indépendance. L'abolition du « travail forcé », l'accès désormais libre à une abondante main-d'œuvre salariée, des prix garantis que le marché mondial, sur l'ensemble de la période, rend rémunérateurs et dont une politique appropriée compense les éventuels à-coups : tout concourt à faire de ces spéculations un horizon économique à la fois souhaitable et accessible au plus grand nombre autant qu'un puissant moyen d'intégration nationale (avant même l'indépendance nationale). La qualité de « planteur » n'est pas seulement une position socioprofessionnelle, elle contribue à définir une identité collective : en faisant partager au plus grand nombre une condition nouvelle transcendant les appartenances ethniques et lignagères, elle donne corps à la notion de citoyenneté ivoirienne.

L'acceptation d'une scolarisation de plus en plus massive, si elle signifie en premier lieu une adhésion, récente pour ces villages lagunaires, au processus d'intégration, est en outre congruente avec les nouveaux intérêts des aînés ou des futurs aînés : dans un contexte où les prestations de travail tendent à s'effacer au profit d'une monétarisation de tous les échanges, la création ou (et) l'agrandissement des plantations requièrent des surplus monétaires que la pêche individuelle ne peut fournir en totalité. Les futurs citoyens que sont les écoliers seront eux-mêmes moins demandeurs de terre mais surtout, par leurs apports financiers, permettront de créer ou d'étendre le patrimoine foncier constitué par la plantation.

Compte tenu de la place qu'elle occupe dans le cursus social de l'individu, la plantation apparaît, à plusieurs titres, comme une transposition-transformation « moderne » de la pêcherie : tout en rompant avec ce qu'avait contesté l'ordre social antérieur elle permet, dans la continuité (maintien des hiérarchies), d'intégrer le nouveau cours de l'histoire.

Cette transposition a deux séries de conséquences sur les conditions de la production halieutique :

La lagune tend à devenir l'espace économique des cadets. D'abord source d'autonomie relative pour les plus jeunes, la pêche est implicitement conçue comme base d'accumulation nécessaire à l'accomplissement du nouveau cursus.

Simultanément, l'abandon des pêcheries au profit des plantations ouvre, techniquement et sociologiquement, la voie à une expansion, à dominante allochtone, de la pêche à la senne :

- elle libère physiquement, pendant la saison la plus productive, les espaces lagunaires également propices à l'emploi de ces filets ;
- la relative dévalorisation du milieu, devenu simple espace économique de transition, et le désengagement des aînés de la production halieutique contribuent à réduire les capacités de réaction des villages. Les situations géographiques et démographiques ainsi que les rapports de force locaux suffisent à conditionner des options opposées : rejet ou accueil des compagnies « étrangères » sur la rive sud ; adoption par deux villages aïzi de la rive nord de sennes « améliorées ».

Ces deux « exceptions » viennent en fait confirmer le schéma général de l'évolution en cours : ce « choix » de production est explicitement présenté par les propriétaires comme un pis-aller résultant de l'étrécissement du terroir agricole disponible. La senne est ici l'équivalent lagunaire de la plantation. L'avance fournie par le planteur pour la préparation des parcelles est remplacée par l'achat du filet qui donne, plus

immédiatement encore, accès au faire valoir indirect. Les jeunes ayant refusé de « travailler pour les vieux », la main-d'œuvre est également allochtone et les rémunérations respectives du capital et du travail sont définies contractuellement (salarial) de façon à dégager une rente pour les anciens. L'intervention des citadins sous forme de dons ou (et) d'avals bancaires est, ici aussi, déterminante (achat du filet). Les bénéficiaires de ces aides financières ne se rencontrent, à nouveau, qu'au sommet de la hiérarchie lignagère.

Trajectoire de la pêcherie à la senne

La résistance à l'expansion des sennes n'est apparue qu'au milieu des années soixante, après que leur nombre se fût accru, leur implantation géographique étendue à l'ensemble de la rive sud et que leur évolution technique ait augmenté leur efficacité. Une autre raison, peut-être plus fondamentale, à cette réaction autochtone réside dans les conditions d'accueil qui sont faites aux allochtones. L'installation d'unités de pêche dans un village ou un campement ne peut intervenir qu'après tractations entre les nouveaux venus et les représentants de la communauté locale. Que des aînés, notables ou chefs, qui ont par ailleurs d'autres sources d'enrichissement, « vendent » la lagune (perception de « droits de rive »), à des étrangers de surcroît, n'a pas été toléré par l'ensemble de ceux qui en vivent directement.

Les premières sennes allochtones, en provenance de la lagune Aby, commencent à s'implanter dans la région à partir de 1950. Cette translation d'est en ouest de ce qu'on appelle alors le filet *ali* a commencé au début du siècle. Originnaire de la Gold Coast, cette technique a initialement été cantonnée à l'extrémité orientale du complexe lagunaire, en pays nzima, avant d'être introduite, en 1935, dans la lagune Aby proprement dite où elle supplante définitivement les pêcheries lignagères au début des années cinquante ; période qui correspond, sur cette lagune, à une première « crise » de production se caractérisant par une baisse de rendement de ce type d'engin et par des conflits larvés ayant pour conséquence le départ de certaines unités vers la lagune Ébrié (VERDEAUX, 1989).

« Au début des années soixante les compagnies de pêche à la senne sont une vingtaine. Le maillage des filets, qui est alors de quarante millimètres, laisse échapper une bonne part des poissons recherchés par la pêche individuelle ; leur dimension, relativement faible, est de l'ordre de deux cents à quatre cents mètres. La concurrence accrue du poisson de mer sur le marché, due à l'ouverture du canal de Vridi en 1950 et à celle, conséquente, du port de pêche d'Abidjan en 1954, va pousser les tenants de ce type d'engin à compenser par la quantité le tassement des prix unitaires. Le maillage diminue par étapes, permettant d'accéder à de nouvelles classes de taille plus nombreuses et à plusieurs espèces simultanément, puis à l'exploitation d'un stock jusque-là à peu près délaissé (celui des ethmaloses). » (VERDEAUX, 1986.) Dans le même temps, la taille des filets augmente et, devant le succès de ces améliorations techniques qui retentissent sur les rendements et la productivité, le nombre de ces unités croît. Leur dispersion spatiale le long de la rive sud les met en concurrence plus ou moins directe avec l'ensemble des villages riverains.

Entre 1965 et 1969 les incidents se multiplient et sont connus dans les annales administratives sous le nom de « guerre des filets ». Ils entraînent l'intervention des autorités qui se voient contraintes à un compromis : « ... en vertu du principe de domanialité les sennes ne peuvent être interdites mais considérant les intérêts des pêcheurs locaux, leur utilisation devra désormais être limitée aux territoires lagunaires — qui sont ainsi officiellement reconnus — des villages qui acceptent de les accueillir. Concrètement les filets se trouvent regroupés sur une portion plus restreinte de la rive sud » (VERDEAUX, 1986), tandis que, profitant de la double reconnaissance des territoires et des sennes, deux villages aïzi adoptent pour eux-mêmes ces engins.

L'épisode est révélateur de la conception et de la pratique de la domanialité qui sont celles de l'État. On peut la qualifier de libérale et rampante ; sa définition fait référence à un slogan politique : sous contrôle de l'État, « la lagune comme la terre est à celui qui la travaille ». Aucune autre règle du jeu n'est énoncée en dehors des périodes de crise (1969 et 1982-1984) ; l'autorité administrative se contentant, dans l'intervalle, de trancher les conflits selon les mêmes critères : tant que le litige n'oppose que des individus ou un village aux propriétaires de sennes, il est donné satisfaction à ces derniers en vertu du respect de la liberté de pêche sur le domaine public. En revanche, dès que le même type de conflit met en branle des solidarités intervillageoises, les arbitrages font cette fois la part des intérêts et des « droits » autoch-

tones, concédant une relativisation (1969), voire la mise entre parenthèses pure et simple (1984), du principe de domanialité, lequel apparaît alors comme ayant été au cœur, mais en creux, du rapport au milieu.

Propriétaire absentéiste, l'État a pesé par défaut sur l'évolution du système de mise en valeur, ses intentions, toujours implicites, restant interprétables en fonction des circonstances, en l'occurrence des rapports de force. Jusqu'en 1982 aucune réglementation visant à réguler l'activité n'est appliquée ni même conçue pour cette lagune. Les arbitrages publics confortant par touches successives leur liberté d'action, les sennes vont progressivement conforter leur position dominante dans le processus d'appropriation de la ressource, en dépit de leur cantonnement spatial après 1969, que certaines pêches nocturnes rendent, il est vrai, de plus en plus théorique. Au moment des premières enquêtes (1974-1976), la situation est la suivante : le nombre de sennes présentes dans cette partie occidentale de la lagune a été multiplié par trois en un peu plus de dix ans, atteignant une soixantaine d'unités. Leur maillage est descendu à quatorze millimètres ; leur taille, enfin, a été multipliée par quatre à cinq selon les cas, les filets mesurant le plus souvent de mille à mille deux cents mètres. Une telle puissance de pêche permet à cette catégorie d'engins de concentrer environ 65 % des captures totales du secteur (cf. IV-2).

La situation évolue par la suite dans le sens d'une réduction du nombre des engins collectifs en activité dans la zone d'étude. Les sennes tournantes en disparaissent totalement entre 1978 et 1980. Pourtant, si le nombre de sennes de plage diminue, passant à une trentaine d'unités, leur effort de pêche global se maintient, voire croît certaines années, maintenant la part relative de ces engins entre 60 % et 70 % des captures totales (cf. IV-2). Le phénomène s'expliquerait par une intensification de l'utilisation des outils de production, certains propriétaires employant successivement plusieurs équipes sur un même filet (ÉCOUTIN, comm. pers.)

Suite, d'une part, aux décisions administratives concernant la lagune Aby (fermeture temporaire de la pêche à la senne, réglementation du maillage porté à trente millimètres, introduction de licences de pêche), d'autre part, aux baisses de rendements enregistrées en 1980-1981 sur la lagune Ébrié, les pêcheurs autochtones obtiennent en 1982 l'extension des mesures réglementaires à cette lagune. Constatant, à la réouverture de la pêche collective, fin 1982, qu'il n'a pas été procédé au changement de maille demandé, les villages riverains font obstruction à la reprise. Les incidents se multiplient les deux années suivantes. Contre l'avis et en dépit des injonctions de l'administration, villages aïzi mais aussi adioukrou et ébrié exigent désormais l'interdiction pure et simple des sennes. Des réunions de concertation tenues à plusieurs reprises en 1984 n'aboutissent, contrairement au précédent de 1969, à aucun compromis. La décision d'interdire la pêche « au grand filet » sur les lagunes (à l'exception de la lagune Aby) est finalement entérinée au plus haut niveau politique, début 1985 (DOUCET *et al.*, 1985).

La solution (provisoirement ?) finale de la crise n'est pas seulement une remise en cause, à travers celle de la domanialité, du rôle de l'État ; en coupant court au développement du mode de production-appropriation dominant, elle rompt avec un type de rapport au milieu qui n'avait plus d'autre ressort qu'une dynamique de compétition sur les stocks. Garanti par l'autorité muette mais déterminante de la puissance publique, l'accès libre au milieu s'est peu à peu mué en accaparement foncier ; la logique capitaliste, incarnée ici avec une constance et un dynamisme remarquables par les sennes, a transformé l'accès direct à la ressource, obtenu initialement par la pêche individuelle, en appropriation-accaparement de la ressource.

Capital et enjeux fonciers : le changement de statut de la ressource

Absente des préoccupations du système d'accès médiatisé au milieu de la première période, la ressource se manifeste au cours de la seconde mais sans constituer en elle-même un enjeu central. L'intégration au marché restructure les sociétés faisant, au moins tendanciellement, de leurs membres des **producteurs autonomes** mais qui ne sont encore que virtuellement concurrents. L'accès direct à la ressource, c'est-à-dire sans autre médiation que la possession d'outils de production individuels, est, à l'époque, un effet induit de la redéfinition des pouvoirs ; il ne signifie rien d'autre, si tant est que l'on puisse attribuer

aux génies un caractère religieux, qu'une sorte de laïcisation du milieu : engins individuels et pêcheries-barrages ne se concurrencent pas sur la ressource mais sur les conditions sociales d'accès à celle-ci.

Il faut attendre les années soixante pour que la combinaison entre un rapport social, le salariat, et l'extension du marché, sur lequel la concurrence avec les produits de la mer est de plus en plus sensible (flottille « industrielle » et importations de congelé), produise un glissement progressif des enjeux. Le tassement des prix et la concurrence entre propriétaires pour attirer ou garder la main-d'œuvre, auxquels s'ajoute une tendance à la décroissance des rendements au fur et à mesure de l'accroissement du nombre de sennes et plus généralement de l'augmentation de l'effort de pêche, constituent une conjugaison de facteurs entraînant ce type de pêcherie dans une fuite en avant d'apparence technique.

Allongements du filet et diminutions de maillage reflètent surtout un fort accroissement du capital (évaluée à 2,5 millions CFA en 1974, une senne neuve en vaut le double sept ans plus tard) et sont autant de tentatives pour rétablir ou maximiser productivité et rentabilité des unités de pêche. En effet, en raison d'un mode de partage pratiquement inchangé (1/4 à 1/3 du produit revient au capital), la part du pêcheur tend, au moins en valeur relative, à décroître avec l'augmentation de la taille de l'unité. Quand la compagnie passe de sept à quinze pêcheurs, comme c'est le cas pour certaines unités entre 1965 et 1975, la part de chaque manoeuvre passe, elle, d'un peu plus d'un dixième à un vingtième de la production. Il faut donc pour qu'en valeur absolue la part unitaire revenant à la force de travail reste attrayante (et que le propriétaire puisse continuer à trouver de la main-d'œuvre) que la valeur produite et donc, dans un contexte de concurrence avec les produits maritimes, le volume de capture augmente. Le **maintien de ce système de production**, qui s'avère extensif en dépit de ses tendances capitalistiques, passe donc par une **augmentation des capacités unitaires de prélèvement sur les stocks naturels**.

Or, au-delà d'un certain seuil (difficile à établir), la nouvelle catégorie d'engins et de pêcheurs « n'invente » ni ne met plus en valeur de nouvelles fractions de stock jusque-là non exploitées ; elle en vient, du fait de sa plus grande efficacité immédiate, à s'approprier des parts de ces mêmes stocks déjà exploitées par d'autres catégories dont elle affecte, par conséquent, rendements et « production » finale. La **rareté relative** (il n'y a pas nécessairement surexploitation biologique) **ainsi créée confère à la ressource son statut foncier** : toutes choses égales par ailleurs (absence de découverte d'un nouveau stock par exemple), les adaptations ultérieures de l'une des deux catégories ne peuvent s'effectuer qu'au détriment de l'autre par modification du partage de la ressource ; perçue comme limitée, à défaut d'être clairement délimitée, son « bornage », pour ainsi dire, fluctue en fonction de l'évolution différentielle des capacités d'appropriation des uns et des autres.

Cette forme de compétition foncière joue aussi bien entre les unités de pêche à la senne elles-mêmes dont les moins performantes disparaissent en effet entre 1974 et 1981 ; sans qu'il s'agisse toutefois d'un phénomène d'« autorégulation » de cette pêcherie puisque les unités restantes compensent, et au-delà, les départs par une augmentation de leur effort de pêche.

Dues à une moindre abondance naturelle des ethmaloses, qui ne s'expliquerait pas par la surpêche, les baisses de rendements enregistrées par tous les engins en 1980-1981 vont se charger de démontrer, aux yeux des pêcheurs individuels, que l'aboutissement logique du système de production en vigueur n'est autre que leur expropriation de fait. Les sennes s'étant davantage tournées vers la recherche d'espèces démersales, les propriétaires des petits engins sélectifs qui pouvaient espérer compenser le manque à gagner sur les pélogiques par les pêches, plus saisonnières, de démersaux, constatent à nouveau, sur ce « terroir » de réserve, un effondrement des captures. La quasi-disparition des revenus de la pêche qui s'ensuit, rend la situation intolérable.

Les solutions techniques préconisées par le ministère concerné, dont l'intervention tardive et forcée est au demeurant peu crédible, ne sont acceptées que dans la mesure où elles ont pour effet immédiat d'interdire la pêche à la senne. La solution à cette crise, **essentiellement sociale**, ne peut pas consister, pour les pêcheurs autochtones, à mieux « gérer » et allouer la « ressource ». Compte tenu des convergences entre administration et propriétaires de sennes, elle ne peut résider que dans une réappropriation globale du milieu (contrôle de son accès), pour en soumettre l'exploitation aux exigences de la **reproduction sociale** des groupes riverains.

Le mode de résolution de la crise de 1982-1984 n'est pas sans rappeler certains événements des années trente, dont il constitue, en première lecture, le symétrique inverse. À la fermeture d'*anè-vra*, quasi-rite de dépossession, répond cinquante ans plus tard, à travers l'évaluation officielle de l'interdiction des sennes, le renoncement partiel de l'État à son autorité sur le « domaine public » : évolution de doctrine domaniale résultant d'une volonté de réappropriation du milieu par les communautés riveraines qui se sont positionnées face au pouvoir et au-delà des différenciations ethniques comme **partenaires sociaux**.

Certes il s'agit, comme dans les années trente, d'une **décision** et si l'État semble se retirer il le fait, comme autrefois les « pêcheurs », **souverainement**. Pourtant, de l'intrusion des non-*prokpo* dans le domaine halieutique à l'exclusion des sennes « étrangères », la trajectoire des modes successifs de l'appropriation lagunaire paraît décrire une boucle : le jeu de reflets entre ces deux séries d'événements qui bornent symboliquement un cycle de l'histoire du rapport des sociétés locales au milieu produit, sinon une inversion, au moins une distorsion d'image qui n'est pas réductible aux seules contingences. Définies à partir de critères sociologiques et techniques, les configurations successives caractéristiques de la pêche lagunaire sont plus reliées entre elles que séparées par trois épisodes de transition où sont repensées et redéfinies les données de base du rapport au milieu. Ces épisodes, plus ou moins paroxystiques, débouchent en effet, à trois reprises, 1930, 1969, 1984, sur un mode de résolution global qui consiste chaque fois, à intégrer les évolutions par référence à un « avant » (le mode de résolution antérieur) qui se trouve ainsi réactualisé. De sorte que dans chacun de ces épisodes résolutoires est inscrite la mémoire des précédents et que les passages d'une configuration à l'autre sont pensés, par les acteurs, sans solution de continuité : en 1930, les « eaux villageoises » sont bien délimitées en fonction de la distribution spatiale **pré-existante** des pêcheries-barrages et leur principe même est une transposition, certes déformante, des pratiques et principes antérieurs.

L'introduction progressive et subreptice de la domanialité ne heurte les intérêts autochtones que lorsque le **libre accès au milieu devient synonyme d'accès différentiel à la ressource**. La résolution de la crise des années soixante fait très explicitement référence à la précédente ; les « eaux villageoises », résultant elles-mêmes d'un premier compromis, fournissent l'occasion d'en dégager un nouveau : l'État ne déroge pas au principe de liberté de pêche mais celle-ci est en quelque sorte **contenue** à l'intérieur de limites (spatiales en l'occurrence) décidées, quarante ans plus tôt, par les villages riverains.

Les conflits des années quatre-vingt découlent précisément de l'impossibilité, avérée entre-temps, de contenir cette liberté d'accès qui, après avoir changé d'objet (les engins actifs non sélectifs privilégient la « ressource » en général plutôt que l'accès à certains biotopes ou espaces), modifie la nature des enjeux (de l'accès différentiel à la ressource à son accaparement foncier). Ce constat d'impuissance conduit cette fois à une solution plus radicale : la volonté d'exclure les sennes. Il renvoie, par-delà le principe des eaux territoriales, à ce qu'il signifiait à l'origine : **continuer à régler l'accès à la ressource par le biais du contrôle de l'accès au milieu**.

Contrôle dont il est signifié, peut-être encore plus clairement, qu'il ne saurait être exercé par l'État dont les réglementations, comportant en particulier l'introduction de « licences de pêche », sont unanimement rejetées. Le problème n'est pas, pour les pêcheurs, de « gérer la ressource » au mieux des comptes et intérêts supérieurs de la nation (recherche de l'« optimum de production » que sous-tendent les recommandations techniques) mais de rétablir un rapport au milieu **approprié aux intérêts et enjeux sociaux autochtones actuels**.

Il s'agit donc d'une réappropriation, non plus de l'espace ou d'espaces lagunaire(s), mais du milieu en tant que moyen **commun** des productions halieutiques particulières. Sur ce point, l'ère nouvelle ouverte par les événements des années quatre-vingt renoue avec celle d'avant 1930. L'analogie s'arrête là. Le mode de régulation des différents accès reste à réinventer. Depuis longtemps marginalisés dans

les systèmes de représentation, les génies ne peuvent plus constituer des instances de médiation reconnues par tous. La « laïcisation » du rapport au milieu, conséquence de la monopolisation des pouvoirs par l'État, se traduit dans l'immédiat par la création de comités de pêcheurs chargés de faire respecter quelques principes minimaux (surveillance contre un éventuel retour des sennes, mais aussi lutte contre l'emploi de poisons).

Il faudra bien pourtant, à terme, lorsque d'inévitables différences d'intérêt et de comportement se feront jour, repenser et réarticuler, comme autrefois, « ordre des choses » et ordre social ; en d'autres termes, il faudra que les règles dont devront se doter les communautés de pêcheurs, d'une part, correspondent à des modes de différenciation et des dynamiques sociales dont les principes soient communément admis (acceptation du salariat « interne », nouveaux systèmes prestataires ou (et) maintien de divisions statutaires des activités ?), d'autre part, ne rentrent pas en contradiction avec les prérogatives de l'État qui, de façon exclusive ou conjointement à des instances de décision locales, sera amené à intervenir, au moins comme garant et arbitre.

- ABLE (J.A.), 1978.— Histoire et tradition politique du pays Abouré. Abidjan, Imprimerie Nationale, 447 p.
- AUGÉ (M.), 1969.— Le rivage Alladian. Paris, *Mémoire Orstom*, 264 p.
- AUGÉ (M.), 1975.— Théorie des pouvoirs et idéologie. Étude de cas en Côte-d'Ivoire. Paris, Hermann, coll. *Savoir*, 440 p.
- BONNEFOY (C.), 1954.— Tiagba, notes sur un village Aizi. *Études éburnéennes*, 3 : 7-129.
- BOUSCAYROL (R.), 1949.— Notes sur le peuple ébrié. *Bull. Ifan*, 11 (3-4) : 372-408.
- BRIET (R.), 1965.— La pêche en lagune Ébrié. CRO Abidjan, 2 vol., 85 p. et 87 p. *multigr.*
- BRIET (R.), 1975.— La pêche dans la région de Dabou. CRO Abidjan, 167 p. *multigr.*
- DOUCET (F.), CHAUVET (G.), GILLY (B.) et MEURIOT (E.), 1985.— Aménagement des pêches lagunaires de Côte-d'Ivoire. Rome, FAO, 178 p.
- DUPIRE (M.) et BOUTILLER (J.L.), 1958.— Le pays Adioukrou et sa palmeraie (basse Côte-d'Ivoire). Étude socio-économique. Paris, Orstom, *L'homme d'Outre-mer*, 4 : 101 p.
- DURAND (J.R.), ÉCOUTIN (J.M.) et CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Les ressources halieutiques des lagunes de Côte-d'Ivoire. *Oceanologica Acta* : 227-284.
- ÉCOUTIN (J.M.), 1992.— Dynamique des flottilles en pêche artisanale : l'exemple des sennes tournantes de Côte-d'Ivoire. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 208 p.
- ÉCOUTIN (J.M.) et BERT (A.), 1981.— Statistiques de la pêche collective, lagune Ébrié 1978-1979. *Arch. Scient. Cent. Rech. Océanogr. d'Abidjan*, 7 : 1-17.
- FAY (C.), 1989.— Sacrifices, prix du sang, « eau du maître » : fondation des territoires de pêche dans le delta central du Niger (Mali). *Cah. des Sci. Hum.*, 25 (1-2) : 159-176.
- FAY (C.), 1989.— Systèmes halieutiques et espaces de pouvoirs : transformation des droits et des pratiques de pêche dans le delta central du Niger (Mali). *Cah. des Sci. Hum.*, 25 (1-2) : 213-236.
- GERLOTTO (F.), VERDEAUX (F.) et STEQUERT (B.), 1980.— La pêche maritime artisanale en Afrique de l'Ouest. IV. Évolution et impact socio-économique à travers l'exemple de la pêche en lagune en Côte-d'Ivoire. *La pêche maritime*, 1222 : 27-34.
- GRIVOT (R.), 1942.— Le cercle de Lahou. *Bull. Ifan*, 4 : 1-154.
- MARQUERAT (Y.), 1979.— Des ethnies et des villes ; analyse des migrations vers les villes de Côte-d'Ivoire. Centre Orstom de Petit-Bassam, Abidjan, 30 p. *multigr.*
- MEMEL FOTE (H.), 1980.— Le système politique de Ladjoukrou. Une société lignagère à classe d'âge (Côte-d'Ivoire). Paris, Nouvelles éditions africaines, *Présence Africaine*, 479 p.
- NIANGORAN BOUAH (G.), 1969.— Les Ébrié et leur organisation politique traditionnelle. *Ann. Univ. Abidjan (sér. lett. et sc. hum.)*, 1 : 37-171.
- PAUJME (D.), 1971.— Classes et associations d'âge en Afrique de l'Ouest. Paris, Plon, *Coll. Recherches en sciences humaines*, 354 p.
- SURGY (A. DE), 1964.— Les pêcheurs de Côte-d'Ivoire. CNRS-CNDCH-FAN, 144 p.
- VERDEAUX (F.), 1978.— Appartenance et dépendance. L'exemple du système de classe d'âge des Aizi (basse Côte-d'Ivoire). *Cahiers d'Études Africaines*, 68 (17-4) : 435-461.
- VERDEAUX (F.), 1979.— La pêche lagunaire en Côte-d'Ivoire ; contexte sociologique et formes d'exploitation du milieu naturel. Comm. au séminaire Unesco sur les écosystèmes côtiers, Dakar, juin 1979, 7 p. *multigr.*

- VERDEAUX (F.), 1980.— Contribution à une problématique des systèmes de production piscicoles : l'exemple de la pêche artisanale lagunaire en Côte-d'Ivoire. Comm. au séminaire Copace sur l'aménagement des pêcheries artisanales, Cotonou, 1980, 8 p. *multigr.*
- VERDEAUX (F.), 1981.— L'aïzi pluriel. Chronique d'une ethnie lagunaire de Côte-d'Ivoire. Thèse 3^e cycle, Paris, École des hautes études en sciences sociales, 301 p.
- VERDEAUX (F.), 1986.— Du pouvoir des génies au savoir scientifique. Les métamorphoses de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Cahiers d'Études Africaines*, 101-102, 26 (1-2) : 145-171.
- VERDEAUX (F.), 1989.— Généalogie d'un phénomène de surexploitation : lagune Aby (Côte-d'Ivoire), 1935-1982. *Cah. des Sci. Hum.*, 25 (1-2) : 191-211.

L'EXPLOITATION DES STOCKS

Jean-Marc ÉCOUTIN, Jean-René DURAND, Raymond LAË
et Jean-Pierre HIÉ DARÉ

Il n'est sans doute pas inutile de rappeler ici l'importance des ressources naturelles renouvelables constituées par les stocks d'organismes aquatiques, importance dont bien des pays tropicaux en voie de développement commencent seulement à prendre conscience. Ils trouvent là une ressource en protéines animales, mais aussi un secteur notable d'emploi avec des retombées économiques diversifiées et appréciables. Cette ressource est permanente et, toutes choses égales par ailleurs, la production se renouvelle d'année en année.

Nous nous attacherons ici essentiellement à décrire le système d'exploitation et son évolution. Il est clair que celui-ci ne peut être réellement analysé sans intégrer les aspects socio-économiques rappelés par VERDEAUX et WEIGEL (cf. IV-1 et 3), ni la synthèse bioécologique présentée par ALBARET (cf. II-7). De même, il sera intéressant de s'interroger sur l'importance de la production terminale par rapport aux productions primaires et secondaires, et cet aspect sera traité en conclusion dans les thèmes « Flux d'énergie » et « Circuits trophiques » (cf. V-1).

En lagune Ébrié, les activités halieutiques sont diversifiées et notables. Elles s'exercent essentiellement aux dépens de poissons démersaux (Cichlidae, *Chrysichthys*...) et pélagiques (*Ethmalosa*...), de crustacés (crevettes pénéides et crabes) ; en revanche, l'exploitation des mollusques est très limitée et ne sera pas prise en compte ici ⁽¹⁾.

En matière de pêche, la mise en valeur de milieux de faible profondeur, qu'ils soient ouverts (littoral marin), fermés (lacs) ou semi-fermés (lagunes), passe par la mise en œuvre de techniques de pêche adaptées et diversifiées, rassemblées en général sous l'épithète d'artisanales, qualificatif qui reste le plus

⁽¹⁾ Les mollusques lagunaires (cf. II-6) ne font pas l'objet d'exploitation systématique : citons cependant les récoltes traditionnelles de *Arca senilis* en zone estuarienne et l'énigme des coquillères fossiles à *Corbula* (cf. I-2).

approprié et ne devrait en rien être considéré comme péjoratif ⁽¹⁾. Les lagunes ivoiriennes constituent un bon exemple de mise en œuvre de techniques de pêche artisanales, individuelles et collectives, traditionnelles et importées. L'hétérogénéité des biotopes, la diversité des espèces, l'ouverture sur le milieu marin et sur les fleuves créent un système complexe d'exploitation dont l'une des caractéristiques est l'existence de cycles biologiques pouvant être totalement lagunaires (*Tylochromis jentinkii*), continentaux et lagunaires (*Chrysichthys nigrodigitatus*), lagunaires et marins (*Penaeus notialis*) (cf. II-6 et 7).

L'étude systématique des pêches lagunaires est relativement récente et l'on peut situer en 1976 la date d'obtention de statistiques globales fiables pour la lagune Ébrié ⁽²⁾. La plus longue série d'observations utilisable est de 9 ans (1976-1984), ce qui est bien peu pour analyser les variabilités interannuelles climatiques et biologiques, mais qui permet tout de même d'élaborer une première analyse de l'exploitation des stocks lagunaires, analyse encore rarement faite en matière de pêcheries artisanales tropicales.

Auparavant il faut acquérir un ensemble de connaissances : importance et répartition spatiale des principaux engins, abondance relative des espèces les plus capturées, cycles saisonniers, etc. C'est à partir de cette première description, bâtie à grands traits, que l'on peut décider des caractéristiques de l'échantillonnage à effectuer dans un système de récolte stratifié suivant quatre axes : engins, espèces, lieux, époques. Ce n'est pas l'objectif de cette synthèse de décrire plus précisément les méthodes d'échantillonnage et d'extrapolation permettant des évaluations globales par engin, espèce, etc. Elles ont été exposées dans plusieurs publications : ÉCOUTIN *et al.* (1985), ÉCOUTIN et MÊNÉZO (1986) et LAË et HÉ DARE (1989).

L'information de base en matière d'halieutique a trait à l'effort de pêche, aux rendements des engins et aux structures de taille-âge des principales espèces capturées. La qualité des données n'a pas toujours été satisfaisante : systématique insuffisamment approfondie, effort d'enquête faible dans certaines strates, discontinuités sporadiques dans les observations... C'est le lot habituel en matière de pêches artisanales, l'information reste cependant, après corrections et extrapolations, suffisamment fiable.

Une mention particulière doit être faite pour les crustacés. La crevette pénéide *P. notialis* a été étudiée de manière approfondie par GARCIA entre 1969 et 1977, avec un système d'enquêtes spécifiques et un suivi global des productions (GARCIA, 1978). De nouvelles observations ont été réalisées plus récemment par Lhomme (cf. II-6). Il reste enfin le cas des crabes du genre *Callinectes* qui aura sans doute été très mal exploré. Production très limitée dans les années 1970 — nous n'en faisons même pas état dans notre première mise au point (DURAND *et al.*, 1978), — l'abondance des crabes a augmenté de façon spectaculaire, entraînant le développement des captures par divers engins déjà existants (filets maillants, filets à crevettes) ou nouveaux (balances). Les seules statistiques utilisables sont celles des quantités commercialisées à Dabou entre 1975 et 1982 (cf. Ensemble des pêcheries). Cette croissance des captures de crabes représente un phénomène intéressant qu'il faudra prendre en compte dans un schéma d'exploitation globale de la lagune, car cette augmentation constitue une gêne pour tous les autres modes de pêche (poissons dévorés par les crabes, filets déchirés...).

⁽¹⁾ L'artisan est à l'origine une personne qui fait un travail manuel pour son propre compte, aidé souvent de sa famille, de compagnons... Cette définition positive est détournée et employée dans un sens péjoratif : on dira d'une opération qu'elle est menée artisanalement quand elle ne met en œuvre ni machines ni opérations complexes ; on parle de même d'une exploitation trop artisanale pour signifier qu'elle n'est pas assez organisée ou industrialisée (cette expression est souvent employée par contraste, ce qui peut être un contresens, cf. WEBER et FONTANA, 1983). Certains auteurs préconisent le terme de « métier », la pêche artisanale individuelle devenant un « petit » métier. Cette appellation nous paraît peu adéquate car elle peut désigner bien d'autres activités que celle de la pêche proprement dite, en particulier en aval dans les domaines de la transformation et de la commercialisation. Mieux vaut s'en tenir au terme artisanal, tout en sachant la difficulté qu'il y a à le définir précisément en matière halieutique, mais en constatant qu'il est le plus souvent bien adapté aux modes d'exploitation que nous rencontrons.

⁽²⁾ Il faut citer ici nombre de travaux se rapportant à des données antérieures et qui nous ont aidé à mettre en place le réseau d'enquêtes en lagune Ébrié : BRIET (1965, 1975) ; SURGY (1965) ; BRIET *et al.* (1975) ; GERLOTTO *et al.* (1976) ; GARCIA (1978) ; VERDEAUX (1981).

Les premières tentatives d'estimations des productions halieutiques empruntaient deux axes : estimation des captures proprement dites d'une part, estimation des quantités commercialisées, d'autre part. En dehors de l'intérêt propre de ce deuxième volet en matière d'échanges, nous espérons pouvoir comparer les deux types d'évaluation pour vérifier la vraisemblance des chiffres obtenus et éviter l'étape complexe de l'estimation directe de l'effort de pêche des techniques individuelles (cf. l'effort de pêche). Cette approche s'est avérée tout à fait décevante (GERLOTTO *et al.*, 1976; DURAND *et al.*, 1978). En dépit de l'apparente simplicité des circuits commerciaux (cf. IV-3), les extrapolations sur l'autoconsommation et sur les taux de transformation se sont avérées trop hasardeuses et il faut en conclure qu'aucune évaluation des captures ne peut être basée sur les seuls circuits commerciaux.

Ce chapitre est structuré en quatre parties. La première campe le décor : les pêcheries, leurs cibles et leurs répartitions. Ensuite sont abordés l'effort de pêche, les rendements — prises par unité d'effort — en insistant sur les variabilités interannuelles, puis les stratégies d'exploitation des différentes espèces lagunaires. Enfin, une synthèse globale, multispécifique, multi-engins et spatiale est proposée en conclusion. Tant la complexité du système abordé que la qualité des informations recueillies ne permettent pas de pousser très loin une formalisation quantitative sous forme d'un modèle (ou de plusieurs). Cet objectif demeure toujours irréaliste quand il s'agit de pêcheries à engins et cibles multiples, dans l'état actuel des connaissances en matière d'halieutique et de dynamique des populations. Nous espérons montrer que cette étape n'est pas indispensable et que, pour l'essentiel, les analyses croisées de toutes ces données permettent de comprendre la dynamique des pêcheries et d'apporter un diagnostic utile à la gestion et l'aménagement (cf. V-2).

La pêche en lagune Ébrié

Toute la spécificité des activités halieutiques est liée au concept de cueillette ou plutôt de chasse et de ressources naturelles renouvelables. Dans ce domaine, l'homme n'est pas maître du niveau optimal des ressources et de leur amélioration. Il doit s'adapter à des situations complexes : il n'y a pas une catégorie de proies, mais de très nombreuses dont les comportements doivent être compris pour avoir une meilleure probabilité de capture. Il s'agit, de plus, d'organismes vagiles ayant des comportements différents suivant les diverses phases de leur cycle vital, cela résultant tout à la fois de caractères bioécologiques (reproduction, recherche de la nourriture...) et de critères environnementaux plus ou moins cycliques (crue des fleuves, saisons...).

Les pêcheries artisanales se caractérisent donc par un ensemble de stratégies d'exploitation qui s'expriment par de nombreuses techniques et des engins variés qui impliquent une excellente connaissance du comportement et du cycle des proies recherchées (poissons, crevettes). Ces connaissances induisent les caractéristiques propres des engins, leur mode de mise en œuvre et une stratégie d'utilisation modulée en fonction des contextes et des saisons.

LES TECHNIQUES DE PÊCHE ET LEURS CIBLES

Ce qui vaut sur le plan général vaut aussi pour la Côte-d'Ivoire : dans son catalogue, BRIET (1965) dénombrait huit catégories d'engins ou de techniques, se décomposant elles-mêmes en une trentaine de variantes : sonnes, filets maillants, éperviers, lignos, pêcheries fixes, nasses, bambous, poisons. Ainsi que nous l'avons souligné ci-dessus, cette diversité était l'indice de systèmes de récolte bien adaptés et supposait une connaissance intuitive approfondie de l'écologie et du comportement des espèces recherchées.

Nous ne décrivons ici, rapidement, que les techniques ayant permis les captures totales les plus pertinentes pendant la période d'observation, soit de 1976 à 1984. Cela nous mène à laisser de côté nasses, bambous, poisons, pêcheries fixes, filets maillants à mailles moyennes, palangres appâtées... Au total, huit engins ont été retenus. Deux ont trait aux crustacés (filets à crevettes et balances à crabes) ; les

six autres visent les poissons, tant en pêches individuelles ⁽¹⁾ (éperviers, palangres non appâtées, filets maillants à petites et grandes mailles) qu'en pêches collectives (sennes tournantes et sennes de rivage).

Les techniques de pêche individuelle

Piège ou balance à crabes

Cette technique, qui présente la particularité d'être utilisée principalement par des femmes, s'est développée en Côte-d'Ivoire au début des années 1980. Les balances sont constituées d'un morceau de filet monté sur un cercle de bois de 30 à 40 cm de diamètre sur lequel s'appuie une anse faite de deux demi-cercles de bois entrecroisés (fig. 1a). Au sommet de l'anse, une corde flottante permet de repérer le piège qui est lesté. Un appât constitué de viande ou de poisson pourri est utilisé pour attirer les crabes. La pêche pratiquée par les Béninois en Côte-d'Ivoire dure plusieurs heures, les pièges étant relevés toutes les demi-heures.

Filet à crevettes

Ce sont des filets fixés sur des lignes de piquets émergeant à intervalles réguliers en des emplacements choisis en fonction de la profondeur et du courant (fig. 1b). Les migrations des jeunes crevettes qui retournent en mer ayant lieu la nuit, les pêcheurs choisissent les endroits de fort courant et installent leurs filets le soir pour les retirer en fin de marée. Ces filets sont de taille standard en Côte-d'Ivoire : 9 m de profondeur pour une ouverture de 4 m sur 4 m. Les mailles de petites dimensions vont en régressant de l'ouverture (18 mm) au fond de la poche (8 mm) ⁽²⁾.

Épervier

C'est un engin de pêche répandu sur toutes les lagunes et utilisé aussi bien par les pêcheurs professionnels qu'occasionnels (fig. 1c). D'un coût très faible, on en trouve dans chaque habitation car il contribue à l'alimentation familiale. Plusieurs types d'éperviers se rencontrent en lagune Ébrié.

Les éperviers sont des engins actifs, le pêcheur repérant d'abord le poisson avant de jeter son épervier qui se déploie dans l'air et vient coiffer la proie. La sortie peut être réalisée à pied depuis la rive ou dans l'eau jusqu'à la taille ou encore à partir d'une pirogue. Dans ce dernier cas, la présence de deux personnes est nécessaire : l'une pour pagayer, l'autre pour pêcher.

La région ouest compte le plus grand nombre d'éperviers et plus particulièrement dans le secteur V (2 115 dénombrés par Briet sur un total de 3 375, tabl. I, GERLOTTO *et al.*, 1976). Seuls engins individuels actifs, ils paraissent en progression et peuvent avoir des rendements appréciables. Trois espèces communes de Cichlidae (*Tylochromis jentinki*, *Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron*) dominent dans les captures effectuées le long des rivages et dans les baies (plus de 70 % des captures moyennes, tabl. II).

Palangre non appâtée ou ligne malienne

Il s'agit de palangres particulières calées au fond de la lagune, à hameçons très rapprochés et non appâtés (fig. 1d) ; elles sont exclusivement employées par des pêcheurs maliens vivant en campement. Constituées d'une ligne principale à laquelle sont attachés des avançons espacés de 8 à 10 cm et munis chacun d'un hameçon (n° 12 à 14), elles peuvent mesurer jusqu'à 700 m, la moyenne se situant à 300 m (80 à 100 m de ligne correspondent à environ 1 000 hameçons). Floiteurs immergés au fond et

⁽¹⁾ Par pêche individuelle, nous entendons tout engin manœuvré par 1 ou 2 pêcheurs ; par pêche collective, toute technique nécessitant la présence d'une équipe d'au moins 5 à 6 pêcheurs. Cette définition n'est pas exclusive, car un certain nombre d'opérations de pêches sont pratiquées à l'aide d'engins appartenant aux techniques individuelles mais utilisés au cours d'une opération de pêche collective, par exemple les pêches à l'épervier pratiquées par 8 ou 10 personnes en parallèle.

⁽²⁾ Les dimensions des mailles citées dans ce texte sont celles du côté de la maille, c'est-à-dire mesurées de nœud à nœud.

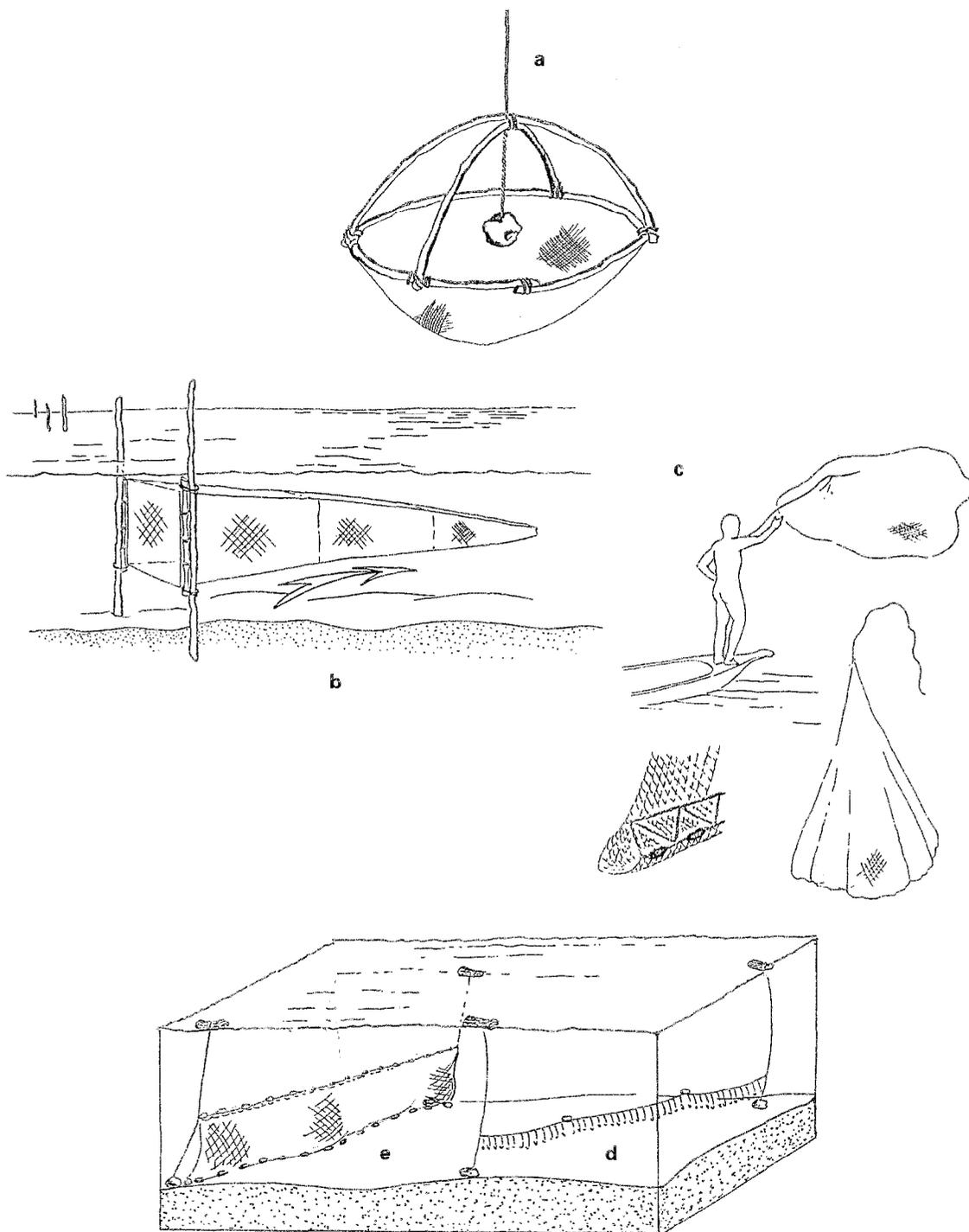


Figure 1

Techniques de pêche individuelle : a) balance à crabes ; b) filet à crevettes ; c) épervier ; d) palangre non appâtée ; e) filet maillant..

TABLEAU I

Recensement par secteur des principaux engins utilisés en lagune Ébrié en 1973-74 (d'après GERLOTTO *et al.*, 1976)
Les astérisques correspondent aux catégories les moins importantes sur le plan quantitatif

Secteurs		II	III	IV	V	VI
Bambous*				65	145	30
Éperviers		140	20	670	2 115	430
Filets maillants (maille en mm)	25-30	400	130	3 130	4 650	2 650
	40-50*				600	
	80-100	180	25	1 460	3 610	270
Lignes	maliennes	15			220	
	palangres*	64	20	160	565	680
Pêcheries fixes*				9	25	27
Nasses*				1 100	4 070	2 500
Sennes	de rivage	15		11	59	1
	tournantes		32			
Filets à crevettes		1 700		3 130		

TABLEAU II

Contribution relative (%) des huit principales espèces (ou genres) capturées en lagune Ébrié par les principaux engins et ordre de grandeur (en kg) des prises totales par unité d'effort (FPM, filet à petites mailles ; FGM, filet à grandes mailles ; PNA, palangres non appâtées ; EP, épervier ; SR, senne de rivage ; ST, senne tournante)

	FPM	FGM	PNA	EP	SR	ST
Période d'étude	76-84	74-84	76-84	78-84	77-82	75-82
Secteurs	V/VI	V/VI	V/VI	V/VI	V	III
<i>E. fimbriata</i>	52	-	-	-	38	60
<i>E. lacerta</i>	23	-	-	4	18	-
<i>Chrysichthys</i> spp.	5	1	56	16	10	-
<i>Tilapia</i> spp.	1	1	6	43	6	-
<i>P. quadrifilis</i>	2	14	7	2	-	-
<i>T. teraia</i>	-	65	11	-	2	-
<i>T. jentinki</i>	-	-	-	29	10	-
<i>Sardinella</i> spp.	-	-	-	-	-	25
Divers	17	19	20	6	16	15
PUE	4,1	1,5	1,4	4,7	200,0	380,0

lets permettent de maintenir les hameçons près du fond. Bien que les hameçons ne soient pas appâtés, elles forment un barrage pour les poissons qui se déplacent au fond (majoritairement des mâchoirons : *Chrysichthys nigrodigitatus*, *C. maurus* et *C. auratus*, tabl. II). Ces derniers peuvent être attirés par le brillant de l'hameçon ou encore être accrochés par le flanc. Ces lignes sont dangereuses pour les pêcheurs et redoutables pour les filets qui doivent être découpés lorsqu'ils sont pris par les hameçons. Malgré cela, elles sont fréquemment utilisées et sont régulièrement à l'origine de conflits entre pêcheurs.

Filet maillant (fig. 1e)

Il s'agit de filets dont la longueur peut être variable suivant le nombre de nappes utilisées mais dont la moyenne se situe autour de 100 m, pour une chute de 1,5 à 2 m et un taux de montage voisin de 50 %. Deux catégories essentielles sont observées en lagune.

Petites mailles (20 à 30 mm de nœud à nœud, surtout 25)

C'est l'engin individuel le plus usité : Briet en a recensé près de 11 000 en 1974 (tabl. I). Un seul pêcheur peut utiliser jusqu'à 10 nappes mises bout à bout. Les filets sont posés généralement au fond et capturent essentiellement des *Ethmalosa fimbriata* et, secondairement, des *Elops lacerta* (tabl. II).

L'utilisation de fil très fin rend ces filets très performants mais également très fragiles. L'importance grandissante des crabes *Callinectes* en lagune représente un problème très sérieux car ceux-ci commettent des dégâts notables dans les filets. La durée de vie d'une nappe de filets maillants est estimée par les pêcheurs entre 2 et 6 mois, cette variabilité étant à relier à l'abondance des crabes.

Grandes mailles (80 à 100 mm de côté)

Fabriqués en fine cordelette, ils sont conçus pour la capture d'espèces de grande taille et d'excellente valeur commerciale, telles *Polydactylus quadrifilis* (capitaine), *Sphyræna afra* (barracuda) et *Trachinotus teraia*. Ces filets dormants sont mouillés en surface ou au fond suivant l'espèce cible et n'ont d'importance réelle qu'à l'ouest d'Abidjan.

Les techniques de pêche collective

Les grands filets — sennes de rivage et sennes tournantes — occupaient la première place dans la production lagunaire jusqu'en 1982, année de leur interdiction. Ces techniques ont connu un développement relativement récent, à partir de 1960-1970.

Senne de rivage

Par définition, les sennes de rivage ne peuvent pêcher partout : le fond ne doit pas être accidenté et le sédiment pas trop meuble ; le filet est en général ramené et tiré dans des zones peu profondes donc depuis le bord ou depuis les hauts-fonds.

La longueur moyenne de ces engins est de l'ordre de 1 000 mètres. Ils ne comportent pas de poche et les nappes de nylon, dont la chute se situe entre 8 et 15 mètres, ne comportent qu'un type de maille, généralement de 13 mm de côté. La manœuvre de la senne, tirée par 14 à 16 pêcheurs, est assez longue (de 7 à 9 h) et souvent pénible et il n'est généralement effectué qu'un coup par jour de pêche. Toutes les espèces de poisson de la lagune sont susceptibles d'être capturées et ce, à partir de tailles très faibles, étant donné la dimension de mailles utilisée.

Senne tournante

Les sennes tournantes sont mises en œuvre dans les eaux profondes. L'opération de pêche est très rapide et vise à entourer un banc de poissons préalablement repéré. Contrairement aux sennes de plage, il y a donc recherche du poisson et les captures comprennent surtout des espèces pélagiques : *E. fimbriata* et *Sardinella* spp. représentent 85 % des captures (tabl. II).

Les principales caractéristiques de ces sennes sont les suivantes (calcul effectué en décembre 1977 pour les 60 sennes de Vridi) : longueur moyenne de 300 mètres correspondant à une variabilité importante (écart-type 70,7 m) ; la hauteur des sennes varie entre 18 et 50 m, mais surtout entre 30 et 40 (moyenne 34,5 m et écart-type 8,8 m). Ces sennes ne comportent pas de poche, mais une partie centrale à mailles plus fines, 6 mm, alors que les ailes sont en mailles de 13 mm de côté. Ces engins sont pratiquement identiques à ceux décrits par GERLOTTO *et al.* (1976). Dans un travail récent, ÉCOUTIN et DELAHAYE (1989) ont montré qu'entre 1975 et 1985 les caractéristiques ont en fait évolué : augmentation de la longueur et de la chute du filet.

La recherche de profondeurs suffisantes pour la manœuvre des sennes tournantes explique qu'elles aient été mises en œuvre presque exclusivement dans le secteur estuarien d'Abidjan. En outre, cet engin avait la particularité d'être la seule technique de pêche utilisée en lagune comme en mer, suivant les conditions de pêche plus ou moins favorables d'un côté ou de l'autre du cordon lagunaire. En lagune, l'effort de pêche était donc étroitement lié aux prises par unité d'effort.

POTENTIEL DE PÊCHE ET RÉPARTITION

L'importance respective des diverses catégories d'engins et leur répartition, qui dépendent tout autant de contraintes techniques que de considérations sociologiques, ont fortement évolué au cours des dernières années. Selon VERDEAUX (1981), on peut distinguer trois périodes :

- avant 1960 : les pêcheries étaient dominées par les techniques individuelles, très diversifiées et très sélectives pour la plupart. Cette diversité était l'indice de systèmes de récolte bien adaptés au milieu naturel et supposait une connaissance approfondie de l'écologie et du comportement des espèces recherchées⁽¹⁾ ;
- 1960-1982 : installation et développement des sennes qui entraînent une désaffection relative pour certaines techniques individuelles ;
- depuis 1983 : interdiction totale des sennes de plage et sennes tournantes en lagune Ébrié (CHARLES-DOMINIQUE, 1984b).

Les seules données quantitatives existantes concernent la décennie 1973-1984. Le premier recensement exhaustif des engins en lagune Ébrié a été effectué par Briet en 1973-1974. Le tableau I récapitule les résultats globaux de cette enquête par grand secteur⁽²⁾.

La répartition spatiale des engins de pêche est restée sensiblement la même jusqu'en 1982 (fig. 2). La pêche individuelle est essentiellement développée à l'ouest d'Abidjan, dans les eaux les plus dessalées. Les filets à crevettes quant à eux ne peuvent être installés que dans les zones de forts courants, leur présence gênant la mise en œuvre des autres engins individuels et collectifs. Ces filets ne sont observés que dans les zones centrales des secteurs II et IV. Enfin, la répartition des sennes était tout à fait particulière. Les sennes tournantes étaient principalement concentrées dans la région d'Abidjan, où les fonds sont importants et l'accès à la mer possible. Les sennes de rivage se trouvaient surtout dans le secteur V. Dans ces régions très productives, la compétition entre pêches collectives et pêches individuelles était particulièrement marquée, la moitié nord du secteur étant réservée aux engins individuels (fig. 2).

Entre 1973 et 1984, on constate que le potentiel de pêche n'a guère varié pour les techniques individuelles les plus usitées (LAË et HIÉ DARÉ, 1989). Il en est pratiquement de même pour les sennes de rivage (tabl. IV) : le potentiel de pêche en secteur V s'est maintenu autour de 40 sennes de rivage actives (le chiffre du tableau I n'est probablement pas comparable, car il concerne toutes les sennes de rivage aussi bien désaffectées qu'en activité sporadique ou professionnelle). En revanche, le potentiel de pêche des sennes tournantes s'est régulièrement accru de 1975 à 1982. Nous verrons ci-après que cette évolution n'entraîne pas une augmentation parallèle de l'effort de pêche en lagune, les sennes tournantes se consacrant de plus en plus à la pêche en mer.

ÉVALUATION DU NOMBRE DE PÊCHEURS

Le nombre de pêcheurs en lagune Ébrié est estimé à partir des recensements de Briet effectués en 1973 et 1974 (GERLOTTO *et al.*, 1976). On dispose ainsi du nombre total de pêcheurs pour chacun des

⁽¹⁾ Les pêcheries fixes villageoises constituaient avant 1960 le seul exemple de pêches collectives. Il est probable qu'elles ont dû connaître un très fort développement pendant la première moitié du siècle avant l'apparition de matériaux nouveaux (nylon, etc.) (cf. I-2).

⁽²⁾ Le secteur I, regroupant les lagunes Aghien et Potou, ne figure pas ici, faute d'activité halieutique développée. On rencontre seulement de manière notable, dans ces eaux douces et oligohalines, des bambous et des nasses.

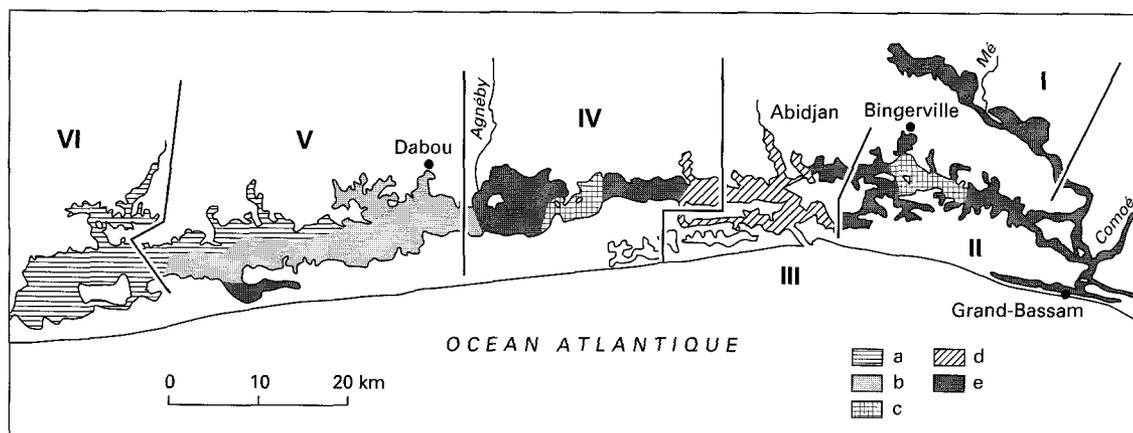


Figure 2

Répartition des principaux engins de pêche en lagune Ébrié :

- a) Zone de pêche individuelle exclusive ; b) zone où dominent les sennes de rivage ; c) zone de pêche à la crevette ; d) zone où dominent les sennes tournantes ; e) zone à activité de pêche faible et sans dominance.

secteurs (excepté le secteur I, où les quelques activités de pêche peuvent être négligées en première approximation). Ces données ont été complétées par l'estimation du nombre de pêcheurs requis pour le maniement des sennes de rivage et des sennes tournantes, à partir du nombre moyen d'hommes appartenant à une équipe de pêche (respectivement 16 et 10). Enfin on connaît les effectifs de pêcheurs à la crevette en lagune d'après GARCIA (1976). Tous ces éléments permettent d'établir le tableau III.

Il y aurait au total environ 5 330 pêcheurs, dont les deux tiers se consacrent aux pêches individuelles. Cette estimation ne tient pas compte du caractère quelquefois partiel des activités de pêche : pêcheurs saisonniers ou occasionnels de pêches individuelles, activités mixtes entre mer et lagune pour les sennes tournantes... Cet aspect sera développé plus loin.

Nos données concernant la pêche collective entre 1977 et 1983 (tabl. IV) montrent qu'avec l'augmentation de l'effort de pêche des sennes tournantes, il y a un accroissement appréciable du nombre de pêcheurs : de 300 en 1975 à 780 en 1982, presque tous migrants ghanéens (ÉCOUTIN et DELAHAYE, 1989). Au total, la pêche collective concerne en 1982 environ 1 750 pêcheurs, soit un chiffre du même ordre qu'en 1974, mais répartis presque exclusivement entre les secteurs III et V de la lagune ; les secteurs II et IV ne présentent pratiquement plus d'activité de pêche à la senne en 1982.

Pour la pêche individuelle, les recensements effectués par HIÉ DARÉ donnent 1 070 pêcheurs en 1985 pour le secteur V et 380 pour le secteur VI. Ces chiffres, comparativement aux valeurs du tableau III, indiqueraient peut-être une légère baisse d'activité des pêcheurs individuels, résultat surprenant dans la mesure où l'on aurait pu penser que l'interdiction de la pêche collective à partir de 1982-1983 aurait dû stimuler les pêches individuelles.

TABLEAU III

Secteur	pêcheurs crevettes	pêcheurs collectifs	pêcheurs individuels	Total
II	140	250	300	690
III		300	70	370
IV	440	180	880	1 500
V		1 050	1 200	2 250
VI			520	520
Total	580	1 780	2 970	5 330

TABLEAU IV

Caractéristiques principales de l'effort de pêche des sennes de rivage (secteur V) et des sennes tournantes (secteur III) N désigne le nombre d'unités de pêche en activité ; f_t , l'effort total annuel lagunaire estimé en nombre de sorties de pêche ; f_r , l'effort total annuel déployé en mer et en lagune par les sennes tournantes uniquement et f_m l'effort mensuel par unité de pêche*

		1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Senne de rivage	N			40	46	43	41	42	38
	f_t			8 300	9 400	8 200	9 500	7 880	3 250
	f_m			17,3	17,0	15,9	19,3	15,6	17,0
Senne tournante	N	28	37	50	60	63	70	71	69
	f_t	2 680	4 260	5 520	4 040	3 680	3 710	2 450	2 540
	f_r		7 000	9 500	11 070	12 460	13 560	12 870	13 540
	f_m	8,0	9,6	9,2	5,6	4,9	4,4	2,9	3,1

* Les résultats des sennes de rivage pour l'année 1982 ont été recalculés d'une part à partir des recensements effectués au début de cette année, d'autre part en affectant pour les cinq premiers mois de l'année la moyenne des efforts mensuels de 1977-1981, en considérant un arrêt de pêche complet de mi-mai à septembre et une activité faible au cours des trois derniers mois, conséquence des conflits existant entre pêcheurs lagunaires (ÉCOUTIN, 1983a ; CHARLES-DOMINIQUE, 1984b).

Pour l'ensemble de la lagune Ébrié, on trouve une densité moyenne de 8,5 pêcheurs au kilomètre carré. Cette valeur est proche de l'estimation établie par KAPETSKY (1984) pour l'ensemble des milieux de type lagunaire et (ou) estuarien de l'Afrique de l'Ouest et du golfe de Guinée, avec une valeur moyenne de 8,9 pêcheurs au kilomètre carré.

L'effort de pêche

Le seul recensement des engins de pêche ne permet pas de déduire leur impact sur les ressources aquatiques, impact qui dépend de l'intensité d'utilisation et de l'efficacité de mise en œuvre. Le concept d'effort de pêche intègre ces différents aspects et l'on peut définir l'effort de pêche appliqué à un stock d'animaux aquatiques comme « une mesure de l'ensemble des moyens de capture mis en œuvre par les pêcheurs sur un stock pendant un intervalle de temps déterminé » (LAUREC et LE GUEN, 1981). Cette définition implique que l'on connaisse, pour chaque catégorie considérée, les caractéristiques de l'engin de pêche, le niveau d'activité, et que l'on puisse ramener les mesures choisies à une durée déterminée.

En matière de pêches artisanales, deux caractères doivent être soulignés :

- la diversité des techniques implique celle des unités d'effort de pêche ; dans le cas, le plus fréquent, où un stock d'une espèce donnée est exploité par plusieurs pêcheries artisanales, se posera le problème de la comparaison de ces efforts de pêche, donc, éventuellement, de leur standardisation ;
- contrairement à certaines pêcheries industrielles, on ne peut généralement pas mesurer l'effort total et il faut procéder à des extrapolations, délicates dans le cas des engins individuels, nombreux et dispersés.

LES PÊCHES COLLECTIVES

Méthodes

L'étude des pêches collectives — sennes de rivage et sennes tournantes — est facilitée par l'importance des engins qui implique des opérations de pêche de longue durée qui ne peuvent être répétées très souvent : l'observation directe est donc aisée et l'unité d'effort est la sortie de pêche. À l'échelle de la lagune Ébrié, leur effectif total, au nombre de 150 unités au maximum, a permis une approche globale pour l'ensemble des sennes de 1975-1977 à 1982.

Les évaluations de l'effort de pêche reposent essentiellement sur la notion d'unité de pêche en activité : une unité de pêche est considérée en activité si, au cours du mois étudié, elle a effectué au moins une sortie. Cette notion d'activité a été rendue nécessaire pour éviter de suivre des filets de pêche recensés sur la zone d'enquête mais totalement inactifs pendant de longues périodes (anciens filets non entretenus, équipe de pêcheurs migrants rentrés chez eux de façon saisonnière...) et dont les unités de pêche sont difficiles à identifier. Les engins en activité, du fait de leur volume (longueur, poids, pirogue utilisée...) sont, eux, toujours très facilement repérables et identifiables.

L'effort de pêche des sennes de rivage et des sennes tournantes a été étudié à partir d'enquêtes effectuées dans un certain nombre de villages ou campements. Un enquêteur enregistrait l'activité de toutes les unités de pêche du lieu d'enquête en permanence sur 15 ou 30 jours par mois suivant l'importance de l'endroit. Pour chaque sortie étaient enregistrés : localisation, nombre de coups de senne, heures de début et de fin, incidents. En cas d'inactivité, les raisons de celle-ci étaient mentionnées.

On trouvera dans ÉCOUTIN *et al.* (1985) et ÉCOUTIN et MÉNÉZO (1986) des analyses détaillées des traitements effectués.

Les sennes de rivage

L'étude de l'activité de l'ensemble des sennes de rivage de la lagune Ébrié permet de séparer les équipes de pêche en trois catégories :

- les unités de pêche à forte activité : leur taux de sortie journalier est supérieur à 75 %, très régulier au cours de l'année. Les arrêts de pêche sont principalement dus à l'entretien des filets ou des pirogues, ou à des raisons socio-culturelles (fêtes, décès...);
- des unités de pêche à activité faible, mais régulière : ces unités généralement attachées à un village contribuent, une ou deux fois par semaine, à l'approvisionnement en poisson ;
- des unités à activité très variable et non saisonnière : cette catégorie regroupe les sennes n'effectuant de sorties de pêche que lorsqu'une équipe de pêcheurs a réussi à se constituer. Les membres de cet équipage sont soit des villageois ayant une activité principale autre que la pêche (en général liée aux plantations), soit des manoeuvres travaillant pour des propriétaires qui ne payent pas régulièrement. Au contraire des deux catégories précédentes, les filets utilisés ici sont souvent mal entretenus et les périodes d'arrêt longues.

Les équipes appartenant à la première catégorie sont observées principalement dans le secteur V et, pour quelques unités, dans le secteur II. Les unités à activité faible, mais régulière, ont été recensées surtout dans ce dernier secteur lagunaire. Les sennes de rivage des secteurs I et IV de la lagune Ébrié n'ont pas d'activité réelle (fig. 2). Seules les sennes de rivage du secteur V ont fait l'objet d'observations régulières, car elles représentaient plus de deux tiers de l'effectif total avec un taux d'activité maximal.

Le tableau IV présente les résultats globaux obtenus pour les sennes de rivage du secteur V entre 1977 et 1982. Les chiffres initialement publiés pour 1977 (DURAND *et al.*, 1978) et 1978 (DURAND *et al.*, 1982) ont été rectifiés. Pour l'année 1977, cet effort, initialement estimé à 6 300 sorties, a été recalculé en utilisant comme effort moyen mensuel par unité de pêche la moyenne des efforts mensuels calculée pour la période 1978-1981. Cette nouvelle estimation se justifie par l'homogénéité des recensements globaux et par village, effectués au cours de cette période de 5 à 6 ans. Pour 1978, DURAND *et al.* (1982) admettent que la valeur calculée était surestimée du fait de la prise en compte, dans le potentiel nominal, d'unités presque totalement inactives (environ une dizaine d'unités de pêche). En appliquant la pondération proposée par ÉCOUTIN et BERT (1981) pour les estimations de 1979, l'effort de pêche de 1978 a diminué d'environ 4 à 5 %.

Le nombre de sennes de rivage en activité, de l'ordre de quarante, est resté stable de 1977 à 1982. À cette stabilité correspond une faible variabilité interannuelle de l'effort total : de 8 000 à 9 500 coups par an. Il y a donc aussi stabilité de l'effort par unité de pêche qui est pratiquement le même pendant les 5 années d'observation de 1977 à 1981 (tabl. IV). Il existe une très bonne corrélation entre l'effort total mensuel et l'effort moyen mensuel d'une unité de pêche.

De même, aucune variabilité saisonnière n'est observable d'après les données recueillies à Tiébiéssou et Abraco (fig. 2), localités ayant permis de suivre l'activité des sennes de rivage du secteur V.

Cet ensemble de caractéristiques correspond bien à une activité professionnelle soutenue ⁽¹⁾ : pêches en toutes saisons, malgré des rendements spécifiques variables (cf. Les rendements) et faute d'activités de remplacement accessibles. Le plafonnement du nombre de sennes de rivage était peut-être dû à une saturation territoriale, car leur emploi est limité aux deux tiers du secteur V, soit environ 130 km².

Les sennes tournantes

C'est pour les sennes tournantes de la lagune Ébrié que nous possédons la série d'observations la plus longue : de 1975 à 1982, année d'interdiction des pêches à la senne en lagune (tabl. IV). Contrairement à ce que nous avons observé pour les sennes de rivage, on constate des évolutions marquées et significatives.

Le potentiel de pêche a plus que doublé en quatre ans, de 1975 à 1979. Il s'est ensuite stabilisé de 1980 à 1982 aux environs de 70 sennes tournantes actives basées à Vridi. Sur les huit années d'observation, l'effort total annuel a représenté de 2 500 à 5 500 sorties de pêche : croissant de 1975 à 1977, il a ensuite régulièrement diminué jusqu'en 1981, année où l'on retrouve le même effort total qu'en 1975 alors que le nombre de sennes tournantes en activité a été multiplié par 2,5 ⁽²⁾.

Rapportées à l'unité de pêche, ces variations interannuelles de l'effort sont beaucoup plus tranchées : une première période 1975-1977 où l'activité par équipe de pêche est relativement constante, autour de 8 à 10 sorties par mois avec une augmentation du nombre d'unités actives (80 %) ; ensuite une période de trois années (1978-1980) où l'on enregistre une baisse de cet effort unitaire vers une valeur d'environ 4 à 5 sorties dans le mois et une augmentation toujours importante du potentiel de pêche (40 %) ; enfin les années 1981 et 1982 qui constituent des années à faible activité moyenne en lagune, 2 à 3 sorties, avec un effectif de sennes recensées relativement stable autour de 70 unités actives.

Cette diminution très nette de l'effort par unité de pêche alors que l'effectif des sennes tournantes s'accroît, trouve son explication dans l'activité maritime des sennes tournantes. Toutes ou presque basées à Vridi, elles ont la possibilité de pêcher en lagune ou en mer. Cela entraîne un comportement opportuniste, l'un ou l'autre milieu étant choisi suivant les perspectives de captures. D'où deux conséquences :

- Ce comportement se traduit par un cycle saisonnier d'activité marqué (fig. 3) et régulier d'une année sur l'autre. En lagune, il passe par un maximum en mars et avril — mois correspondant à la fin de la grande saison sèche — et par un minimum en août et septembre, petite saison sèche. Au cours de la période 1979-1981, ce cycle saisonnier a eu tendance à s'accroître : effort plus important en saison sèche et presque nul en août-septembre.
- La variabilité interannuelle ne peut donc être comprise qu'en considérant l'activité globale des sennes tournantes de Vridi (tabl. IV). En 1979, 8 800 sorties étaient effectuées en mer, ce qui représente 70 % de l'effort total annuel. En 1982, cet effort se situe à un niveau d'environ 11 300 sorties en mer, soit 82 % de l'effort annuel global. Après 1982, les sennes tournantes n'ont plus eu l'autorisation de travailler en lagune Ébrié.

⁽¹⁾ L'activité moyenne par unité évolue entre 16 et 19 sorties mensuelles pour environ 24 à 25 jours ouvrables ; cette estimation intègre les résultats des trois catégories décrites ; le taux de sortie des sennes de rivage, dans les deux localités enquêtées du secteur V, se situe autour de 80 %, ce qui revient à travailler environ quatre jours sur cinq.

⁽²⁾ En toute rigueur, les sennes tournantes étant décrites comme des engins de pêche à recherche active des bancs de poissons pélagiques, on admet généralement comme unité d'effort pour ce type d'engin soit le coup de pêche, soit l'heure de recherche ; cela est d'autant plus nécessaire que l'on cherche à estimer des abondances pour une espèce donnée. Les unités de pêche de Vridi effectuent de 1 à 7 coups par sortie avec des captures en lagune relativement multispécifiques. L'utilisation plus facile, comme unité d'effort de pêche, de la sortie et non du coup et la forte corrélation entre PUE par coup et PUE par sortie nous ont conduits, pour ce travail, à choisir la sortie de pêche.

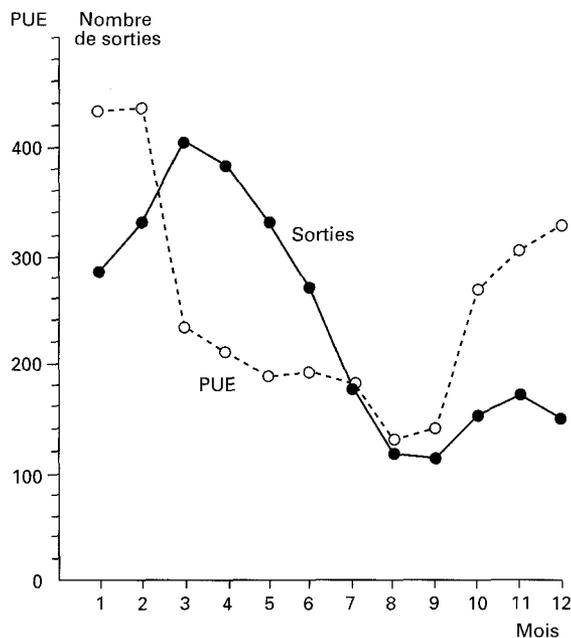


Figure 3
Cycles saisonniers de l'effort de pêche
(nombre de sorties) et des rendements d'ethmaloses
(PUE, kilo par sortie) des sennes tournantes en lagune.

Si l'on prend en considération l'activité globale des sennes tournantes, on constate que l'effort mensuel moyen par unité de pêche ne présente pas de variabilité saisonnière et se situe aux environs de 16 sorties par mois. Ce chiffre confirme que l'on a affaire à des pêcheurs professionnels dont l'activité est très soutenue ; cette activité s'exerçant soit en mer, soit en lagune, en fonction de facteurs climatiques, écologiques ou sociologiques.

LES PÊCHES INDIVIDUELLES

L'estimation de l'effort de pêche en matière de pêches artisanales individuelles est plus délicate qu'en matière de pêches collectives. Les activités sont très dispersées dans de très nombreux campements et villages, l'opération de pêche est discrète et échappe généralement à l'observation directe, contrairement aux coups de senne. L'effort ne peut donc être évalué directement. Il faut passer par l'intermédiaire d'estimations partielles de l'effort concernant une partie d'une strate spatiotemporelle donnée.

Deux méthodes successives ont été employées. Dans un premier temps, de 1975 à 1977, on a essayé de calculer des taux d'utilisation — définis par les rapports des efforts de pêche estimés aux efforts de pêche maximaux potentiels — qui supposent de connaître le nombre d'engins d'une catégorie donnée. Ce calcul des taux d'utilisation représente l'étape la plus délicate car il faut intégrer d'éventuelles variations spatiotemporelles liées au comportement des poissons et (ou) des pêcheurs. Définir l'effort potentiel maximal n'est pas non plus toujours évident car on ne peut le déduire simplement des recensements bruts d'engins. Il faut tenir compte des diverses catégories socioprofessionnelles et il est difficile de mettre sur le même plan des professionnels dont l'activité est soutenue et qui emploient du matériel entretenu, et des pêcheurs pour lesquels la pêche ne constitue qu'une activité d'appoint.

À partir de 1978, on a choisi de formaliser le calcul de l'effort de pêche annuel pour une catégorie d'engins et une strate spatiotemporelle donnée de la manière suivante :

$$F = P \cdot S \cdot n \cdot j$$

avec : P = nombre de pêcheurs recensés au cours de l'année ;

S = pourcentage de pêcheurs sortis par jour ;

n = nombre moyen d'engins utilisés par sortie ;

j = nombre de jours de l'année où la pêche peut être réalisée.

Une analyse poussée des différentes sources de variations éventuelles a été faite pour le Togo

(lac Togo) et la Côte-d'Ivoire (lagunes Ébrié et de Grand-Lahou) en ce qui concerne P, S et n (LAË, 1992). Nous reprenons ci-dessous un résumé très abrégé de ces travaux.

En Côte-d'Ivoire, pour la plupart des pêcheries individuelles, le nombre de jours ouvrés (j) est en moyenne de 300 jours par an compte tenu d'un jour de repos hebdomadaire et une dizaine de jours fériés. Seule exception, celle des pêcheries aux palangres non appâtées, car en lagune les pêcheurs maliens relèvent leurs lignes quotidiennement, d'où une valeur de j proche de 340.

Nombre de pêcheurs

En plus de l'enquête déjà évoquée effectuée par Briet en 1973 et 1974, d'autres recensements, partiels ou globaux, ont été réalisés ensuite, particulièrement par Hié Daré de 1981 à 1985 dans les secteurs V et VI (LAË et HIÉ DARÉ, 1989).

En secteur V, en tenant compte des pêcheurs se consacrant à la pêche collective, on obtient des chiffres similaires de pêcheurs individuels, 1 200 en 1974 et 1 070 en 1985. Dans le secteur VI, les effectifs, aux mêmes époques, sont de 520 contre 380. Si l'effectif global n'a pas sensiblement évolué, il semble qu'en revanche il y ait eu un certain transfert d'activités de pêche des villages vers les campements.

Il y aurait donc une relative stabilité du nombre global de pêcheurs individuels, et même peut-être une légère diminution, résultat *a priori* surprenant dans la mesure où l'arrêt de la pêche collective aurait pu provoquer une certaine relance de la pêche individuelle. Il n'en a apparemment rien été et dans les évaluations globales faites ci-après, faute de données plus précises, nous considérerons que le nombre de pêcheurs individuels est, pour l'ensemble de la période étudiée, de 1 130 pêcheurs pour le secteur V et de 450 pour le secteur VI.

Taux de sortie

Le taux de sortie est défini comme le rapport du nombre de pêcheurs pêchant réellement au nombre de pêcheurs susceptibles de pêcher.

Le comportement des pêcheurs diffère énormément en fonction de leur lieu de résidence : village ou campement. En effet, dans le premier cas, les villageois partagent leur temps entre la pêche, l'agriculture, l'artisanat... alors que dans le second, ils sont essentiellement tournés vers la pêche. Dans ces conditions, il va sans dire que les taux de sortie sont nettement supérieurs dans les campements : 75 à 80 %, alors qu'on trouve des valeurs de 40 à 45 % pour les villages.

Pour deux villages enquêtés, les taux de sortie (en 1980, 1981 et 1985) sont pratiquement identiques (42 %). Contre toute attente et malgré les incidents qui ont marqué cette période, il semblerait donc qu'il n'y ait eu aucune modification dans le rythme de sortie comme cela a déjà été observé pour l'évolution du nombre de pêcheurs.

On peut donc, très schématiquement et avec les précautions d'usage, considérer que nous pouvons utiliser pour chaque engin de pêche deux taux de sortie caractéristiques respectivement des villages et des campements et invariants sur la période d'étude (tabl. V).

TABLEAU V
Taux de sortie par engin de pêche et par type de localité des secteurs V et VI (abréviations, voir tableau II)

	FPM	FMM	FGM	PNA	EP
Village	0,20	0,07	0,04	0,05	0,07
Campement	0,34	0,12	0,07	0,09	0,13

Nombre moyen d'engins utilisés par sortie

Cette variable représente le nombre d'engins (en terme d'unité d'effort) embarqués au cours d'une sortie. Comme unité d'effort, nous avons choisi : 100 m de filet maillant par nuit, 1 000 hameçons par nuit pour les palangres. Pour l'épervier, l'unité est la sortie de pêche.

La moyenne annuelle a été obtenue à partir des valeurs mensuelles pour chaque agglomération. Les nombres moyens annuels d'engins utilisés par sortie dans les secteurs V et VI proviennent des moyennes des valeurs annuelles pour chaque agglomération, la même importance étant attribuée à chacune d'entre elles.

Le tableau VI résume l'information pour les principaux engins individuels. Les éperviers n'y figurent pas car un pêcheur n'utilise qu'un seul filet à la fois, donc n est toujours égal à 1.

Le nombre moyen d'engins utilisés par pêcheur se situe aux alentours de 3 pour les filets maillants. Il s'agit là d'un chiffre relativement faible comparé à d'autres pêcheries individuelles où les pêcheurs professionnels embarquent en moyenne l'équivalent de 8 à 10 unités d'effort : lagune Aby (CHARLES-DOMINIQUE, 1988), lac Togo (LÆ *et al.*, 1984). Les variations interannuelles de ce chiffre ne traduisent pas de tendances nettes sauf peut-être dans le cas des lignes maliennes où n augmente sensiblement après 1982.

L'effort de pêche des techniques individuelles

Les résultats obtenus pour l'effort de pêche individuelle par les deux méthodes présentées ci-dessus respectivement pour 1975-1977 et de 1978 à 1984 sont présentés dans le tableau VII pour les secteurs V et VI. Les données concernant les trois premières années ne sont pas différenciées, faute d'informations détaillées année par année.

TABLEAU VI

Nombre moyen (n) de filets maillants à petites (FPM), grandes (FGM) mailles et de palangres non appâtées (PNA) utilisés par pêcheur et par sortie dans les secteurs V et VI de la lagune Ébrié. (σ désigne l'écart-type)

Année	FPM		FGM		PNA	
	n	σ	n	σ	n	σ
1978	3,95	0,51			1,42	2,29
1979	2,40	0,97	1,97	1,30	1,81	0,35
1980	3,76	1,37	3,40	0,43	1,66	0,24
1981	2,58	0,38	2,69	0,46	2,18	0,62
1982	3,26	0,61	2,61	0,89		
1983	2,59	0,58	3,16	0,15	3,55	0,75
1984	2,72	0,56	2,57	0,56	3,05	2,47

TABLEAU VII

Effort de pêche ($\times 100$) des engins individuels des secteurs V et VI de la lagune Ébrié (abréviations, voir tableau II)

Engin	1975-77	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	
V	FPM	1 116	3 199	1 943	3 045	2 085	2 640	2 098	2 223
	FGM	860		323	557	441	427	517	421
	PNA	660	333	425	390	511		833	716
	EP	380	293	293	293	293	293	293	293
VI	FPM	636	1192	725	1135	779	984	782	822
	FGM	58		120	207	163	159	192	156
	PNA		123	157	144	189		308	265
	EP	77	108	108	108	108	108	108	108

Pour la période 1978-1984, cette estimation a donc été réalisée en utilisant la formule $F = P \cdot S \cdot n \cdot j$. Il faut noter que l'analyse qui précède tendrait à montrer que deux de ces paramètres, P et S, n'ont pas varié de façon significative pendant la période d'observation. Cette conclusion indiquerait que le terme $P \times S$ serait constant, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de variations de l'effort quotidien exprimé en nombre de pêcheurs utilisant une technique donnée. Comme de plus, j est constant (300 en général, 340 pour les palangres non appâtées), l'effort total ne semble varier qu'en fonction du nombre d'unités d'effort utilisées par sortie de pêche. Cette conclusion est *a priori* surprenante, non pas parce que le nombre d'unités d'effort varie, ce qui est tout à fait concevable et correspond à des observations vérifiées par ailleurs, mais parce que les relatives stabilités de P et S n'ont rien d'obligatoire. Le nombre de pêcheurs n'a été évalué que lors de deux recensements et ne tient pas compte des différentes catégories existantes : professionnelle, saisonnière, occasionnelle, dont l'importance relative a pu évoluer. Le taux de sortie quant à lui devrait probablement fluctuer avec des stratégies de pêches individuelles elles-mêmes fonction de l'évolution des rendements, par exemple.

Quoi qu'il en soit, l'information obtenue pour la lagune Ébrié ne permet pas d'aller plus loin pour l'instant et il faut donc considérer les valeurs du tableau VII comme des valeurs indicatives.

Que ce soit dans le secteur V ou dans le secteur VI, on voit que les filets à petites mailles dominent nettement en terme d'effort. L'évaluation faite pour cet engin en 1975-1977 est certainement très sous-estimée car ce que nous savons par ailleurs des activités halieutiques n'explique pas l'augmentation brutale observée en 1978.

Entre 1978 et 1984, il ne se dégage pas de tendance nette d'évolution de l'effort de pêche des divers engins observés dans les secteurs V et VI. Cette apparente stabilité sera commentée, à la lumière d'autres données, dans la dernière partie de cet exposé.

CONCLUSION

L'effort de pêche considéré jusqu'ici est celui des principaux engins dans les secteurs les plus importants pour leur mise en œuvre : sennes tournantes du secteur III, pêches individuelles des secteurs V et VI, sennes de rivage du secteur V. Cet ensemble constitue l'essentiel des activités de pêche en lagune Ébrié (tabl. I et III) en termes de nombre de pêcheurs et de potentiel de pêche. Il représente donc aussi l'essentiel en matière d'effort de pêche. Pour réaliser l'extrapolation à l'ensemble de la lagune, plusieurs points sont à considérer.

Pêches individuelles : nous avons des raisons de penser que les pêcheurs dénombrés dans les secteurs II et IV ont plutôt des activités saisonnières ou occasionnelles et qu'en particulier le secteur IV ne faisait pas l'objet de pêches aussi importantes que l'indiquent les tableaux I et III. Il nous paraît donc raisonnable de prendre, pour l'ensemble des secteurs concernés, une fourchette d'extrapolation comprise entre 25 et 45 % des valeurs calculées pour l'ensemble des secteurs V et VI. L'absence de données sur une éventuelle évolution de l'activité dans les secteurs II et IV nous oblige à admettre que la même extrapolation peut être faite de 1975 à 1984 et donc que l'évolution de l'effort total lagunaire est strictement la même que celle des secteurs V et VI. On obtient ainsi pour les filets à petites mailles les estimations d'unités d'effort les plus basses pour 1975-1977, 220 000 à 250 000, et les plus élevées en 1978, 330 000 à 390 000.

En ce qui concerne les **pêches collectives**, le problème se pose en termes très différents : d'une part, on a procédé, année par année, au recensement des unités actives et on connaît l'évolution interannuelle des efforts de pêche pour les sennes tournantes du secteur III et pour les sennes de rivage du secteur V (tabl. IV) ; d'autre part, connaissant l'activité de chacune de ces équipes (professionnelle, occasionnelle ou saisonnière), l'estimation du facteur d'extrapolation à partir de l'effort des sennes de rivage du secteur V est beaucoup plus aisée. Le rapport de l'effort du secteur V à l'effort total évolue de 73 % en 1975 à 83 % en 1981 pour un nombre de sorties de pêche d'environ 10 000 à 11 000. Cela confirme la part de plus en plus prépondérante des sennes de rivage de ce dernier secteur. Pour les sennes tournantes, aucune extrapolation n'a été nécessaire, toutes les équipes étant recensées à Vridi (secteur III) ; en outre, celles-ci effectuent de courts passages dans d'autres secteurs lagunaires, de façon saisonnière.

Les rendements

Les rendements des engins de pêche ne peuvent être étudiés qu'à l'aide des données normalisées que sont les prises par unité d'effort (PUE). Celles-ci peuvent être considérées comme des indices d'abondance instantanée. Il n'est pas toujours évident de déduire un indice d'abondance des prises par unité d'effort car la représentativité des PUE dépend de l'homogénéité des zones de pêche, du type de distribution des poissons, des habitudes et stratégies des pêcheurs. Néanmoins les PUE représentent un paramètre primordial, car elles permettent des comparaisons spatiotemporelles riches d'enseignement.

Les premières informations sur les rendements des engins de pêche de la lagune Ébrié datent de 1974. À travers les travaux de GERLOTTO *et al.* (1976), de DURAND *et al.* (1978), de ÉCOUTIN et BERT (1981) et de LAË et HIÉ DARÉ (1989), les statistiques de pêche ont été recomposées pour établir des séries temporelles de rendements, séries de 6 à 10 ans suivant les engins de pêche.

MÉTHODES

Les rendements des engins sont définis par leur prise par unité d'effort qui est donc exprimée en poids de poisson capturé (kg) pour 100 m de filets maillants par nuit de pêche, 1 000 hameçons pour une palangre par jour, une sortie de pêche pour un épervier, une sortie d'une senne de rivage de 1 000 m ou d'une senne tournante de 400 m de longueur.

Il est tout d'abord indispensable d'obtenir des évaluations fiables des captures. L'échantillonnage est effectué aux points de débarquement (plage du village ou du campement de résidence de l'unité de pêche concernée). Il existe cependant un biais entre ce qui est enquêté, le débarquement, et ce qui a été réellement capturé. Si peu de rejets ont lieu lors de la pêche (quelquefois ceux-ci portent sur les crabes), une partie des captures peut être vendue hors du lieu d'enquête, soit sur le lieu de la pêche auprès d'acheteurs éventuels venant d'autres villages, soit par vente de tout ou partie des captures sur d'autres points de débarquements. Au niveau des enquêtes sur les pêches des sennes, très souvent le responsable de l'équipe de pêche signale ces ventes directement à l'enquêteur.

À partir des enquêtes de base, on obtient des PUE moyennes totales et spécifiques pour un engin et un endroit donnés. Cependant, il n'est pas possible d'estimer les PUE à l'échelle de la lagune à partir de ces valeurs moyennes et des effectifs totaux d'une catégorie donnée. Il existe, en effet, deux sources principales d'hétérogénéité :

- à l'intérieur d'un secteur donné, nous avons enregistré des écarts très significatifs entre les PUE obtenues pour des villages différents : analyse faite, la source essentielle de variance est constituée par la coexistence éventuelle de trois catégories de pêcheurs professionnels : permanents, saisonniers ou occasionnels.
- à l'échelle de la lagune, les secteurs ne sont pas nécessairement comparables en ce qui concerne les abondances spécifiques à un moment donné. De même, la productivité n'est pas la même selon que l'on se trouve en eaux continentales (secteur I), en secteur estuarien (II, III, IV) ou en eaux oligohalines occidentales (secteurs V et VI). Il faut donc tenir compte, en toute rigueur, des hétérogénéités intra- et intersectorielles.

Notre échantillonnage essentiellement concerné trois secteurs lagunaires :

- III pour les sennes tournantes,
- V pour les sennes de rivage,
- V et VI pour les pêches individuelles

et les extrapolations intersectorielles intéresseront principalement les pêches individuelles et secondairement les sennes de rivage pour les secteurs II et IV. Notons cependant, pour relativiser le biais éventuel, que nos zones d'enquête représentent en moyenne 75 à 80 % de l'effort global.

RÉSULTATS GLOBAUX

Le tableau II résume l'importance relative moyenne des principales espèces capturées par les principaux engins de pêche durant la période d'observation ainsi que l'ordre de grandeur de la PUE totale moyenne de chaque engin de pêche. Neuf espèces (ou genres) seulement se retrouvent à un niveau appréciable dans l'un ou l'autre des engins de pêche :

- espèces pélagiques : *Ethmalosa fimbriata*, espèce lagunaire capturée essentiellement par les sennes et les filets maillants à petites mailles ; *Elops lacerta*, les prises de cette espèce, dont seule la phase juvénile est lagunaire, sont significatives dans les captures des sennes de rivage et des filets à petites mailles ; *Sardinella* spp., pélagique côtier marin capturé par les sennes tournantes uniquement dans le secteur estuarien ;
- espèces benthiques : *Chrysichthys* spp., avec trois espèces, *C. nigrodigitatus*, *C. maurus* et *C. auratus* ; ces poissons, très recherchés pour leur valeur commerciale, sont capturés par la plupart des engins utilisés ;
- trois espèces de Cichlidae caractéristiques des milieux lagunaires : *Tilapia guineensis*, *Sarotherodon melanotheron* et *Tylochromis jentinki* se retrouvent aussi dans les prises des différents engins ; il en est de même pour deux espèces d'eaux saumâtres susceptibles d'atteindre de grandes tailles : *Polynemus quadrifilis* et *Trachinotus teraia*.

Pour un engin donné, il y a très généralement une ou deux espèces dominantes constituant l'essentiel des captures, par exemple 72 % de Cichlidae dans les éperviers, 75 % pour *Elops* et *Ethmalosa* dans les filets à petites mailles, 85 % pour *Ethmalosa* et *Sardinella* dans les sennes tournantes... C'est là un facteur de simplification relative pour l'analyse d'un système d'exploitation à engins et espèces multiples.

VARIABILITÉ INTERANNUELLE DES PUE

Deux approches complémentaires doivent être faites : du point de vue des pêcheries, on examine les PUE par engin ; du point de vue des stocks, on examine les PUE par espèce.

Rendements des principaux engins de pêche

Senne tournante

Les PUE observées entre 1975 et 1982 en secteur III varient entre 330 et 430 kg par sortie (tabl. VIII). Aucune tendance interannuelle ne se dessine au niveau de la prise globale. Par contre, la composition spécifique de ces prises évolue très nettement au cours de la période 1975-1982. De 87 % des captures en 1975, l'ethmalose ne contribue plus à la fin de période qu'à 36 %. Cette espèce est remplacée progressivement dans les prises par les sardinelles. Le débarquement moyen journalier par senne de ces pélagiques côtiers passe de 14 à plus de 180 kg entre 1975 et 1982, la participation à la PUE totale progressant de 4 à 50 %. Une très bonne corrélation négative décrit le remplacement de

TABLEAU VIII

Prise par unité d'effort (kg par sortie de pêche) des sennes tournantes exploitant le secteur III de la lagune Ébrié

	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
<i>Ethmalosa</i>	266,2	256,6	315,1	210,8	230,7	203,8	252,1	131,1
<i>Sardinella</i>	13,8	32,6	51,4	94,7	58,4	142,0	125,6	184,2
<i>Elops</i>	4,2	6,4	2,0	1,1	1,8	4,2	13,8	1,5
Total	304,0	370,7	427,2	351,1	336,8	414,6	429,4	363,7
Nb. d'enquêtes	976	820	1 108	1 730	1 724	1 561	780	685

l'ethmalose par les sardinelles. Cette évolution des captures lagunaires des sardinelles est à mettre en parallèle avec l'augmentation importante des prises des deux espèces de sardinelles en mer. Entre 1979 et 1984, la PUE en mer est multipliée par un facteur de 3,7 (ÉCOUTIN *et al.*, 1993).

Sennes de rivage

Les PUE annuelles de sennes de rivage en secteur V ne présentent pas de tendance marquée entre 1977 et 1981, oscillant à l'intérieur d'un intervalle de 170 à 230 kg par sortie (tabl. IX).

La composition spécifique des captures des sennes de rivage est variée (tabl. II) et l'on ne trouve pas d'espèces réellement dominantes. Cela correspond au mode de mise en œuvre de ces engins qui ne vise pas une espèce particulière. Entre 1977 et 1980, les captures moyennes d'ethmaloses diminuent avant de retrouver, en 1981, le niveau observé en 1978-1979. Le minimum observé, en 1980, représente le quart de la valeur de 1977. Les variations de prises de *Elops* et de *Chrysichthys* évoluent en sens inverse. D'une valeur faible en 1977, les prises progressent annuellement pour atteindre un maximum en 1980 avant de revenir en 1981 à une valeur comparable à celle de la fin des années 1970. Il n'apparaît pas dans les captures de *Tilapia* de variations interannuelles précises.

TABLEAU IX
Prise par unité d'effort (kg par sortie de pêche) des sennes de rivage exploitant le secteur V

	1977	1978	1979	1980	1981
<i>Ethmalosa</i>	128,0	97,5	95,3	34,7	82,3
<i>Elops</i>	15,8	17,8	36,6	49,4	33,2
<i>Chrysichthys</i>	18,1	11,4	15,8	27,1	18,3
<i>Tilapia</i>	14,0	4,0	14,4	11,8	13,3
Total	226,8	177,5	223,9	184,8	204,8
Nb. d'enquêtes	219	427	772	931	853

Filet maillant à petites mailles

De 1976 à 1979, les PUE annuelles des filets à petites mailles varient de 4 à 7 kg et de 3 à 8 kg par sortie, respectivement pour les secteurs V et VI (tabl. X). Les rendements observés en 1980-1981 atteignent un niveau très faible de l'ordre de 1,2 et 1,7 kg respectivement pour les deux secteurs étudiés. De 1982 à 1984, ce paramètre se stabilise autour de 3 à 4,5 kg dans le premier secteur, de 2 à 3 kg dans le second.

Les variations interannuelles des PUE observées dans ce secteur V sont très fortement liées à celles de l'ethmalose. Aucune variation des catégories d'espèces retenues (*Ethmalosa*, *Elops*, *Chrysichthys* et *Tilapia*) n'explique en secteur VI celle de la prise totale. Il n'y a pas, comme cela a été observé en secteur V, de prédominance d'une des espèces.

Les rendements d'ethmalose entre les secteurs V et VI sont nettement corrélés, bien qu'avec des valeurs 4 à 6 fois plus faibles en secteur VI. Cette relation ne se retrouve pas pour les trois autres groupes de poisson.

Autres engins

Pour les autres engins les plus couramment utilisés (filets maillants à mailles moyennes et grandes, palangres non appâtées, éperviers) on ne peut faire état d'évolution interannuelle significative. Cela est sans doute partiellement dû à l'irrégularité ou à l'insuffisance de nos observations.

La PUE annuelle des filets maillants à grandes mailles évolue dans un intervalle de 0,5 à 5 kg et ses variations interannuelles sont fortement liées à celles de *T. teraia* (tabl. XI).

TABLEAU X
Prise par unité d'effort (kg par 100 m par nuit) des filets maillants à petites mailles

		1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
<i>Ethmalosa</i>	V	2,00	6,50	3,08	5,22	0,26	0,20	1,15	1,56	3,19
	VI	0,20	0,80	0,19	1,56	0,05	0,18		0,21	0,34
<i>Elops</i>	V	1,10	1,00	1,63	0,87	0,28	0,49	0,56	0,43	0,93
	VI	0,90	0,60	1,64	1,33	0,39	0,65		1,31	0,33
<i>Chrysichthys</i>	V	0,01	0,10	0,08	0,20	0,17	0,10	0,04	0,29	0,06
	VI	0,30	0,60	0,24	0,60	0,25	0,14		1,12	0,31
<i>Tilapia</i>	V	0,00	0,00	0,01	0,09	0,02	0,03	0,01	0,04	0,02
	VI	0,00	0,00	0,01	0,00	0,12	0,31		0,31	0,52
Total	V	4,10	8,10	5,44	7,19	1,10	1,33	3,12	3,05	4,66
	VI	8,10	2,90	3,44	4,73	1,80	1,68		3,39	2,20
Nb. enquêtes	V	1 057	524	2 129	1 643	1 549	389	872	1 515	1 877
	VI	56	74	1 408	98	58	18		515	618

TABLEAU XI
Prise par unité d'effort (kg par 100 m par nuit) des filets maillants à grandes mailles

		1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
<i>Trachinotus</i>	V	1,70	0,60	0,70	0,40	0,35	0,01	0,36	0,05	1,05	1,44	1,54
	VI					0,00	0,63				0,00	0,13
<i>Polynemus</i>	V	0,40	0,10	0,10	0,00	0,00	1,07	0,04	0,59	0,00	0,11	0,08
	VI					0,97	1,50				2,02	0,31
Total	V	2,40	1,00	1,10	0,50	0,41	1,11	0,48	0,75	1,15	1,83	1,87
	VI					0,97	5,40				2,58	1,99
Nb. enquêtes	V	363	849	386	131	76	124	344	169	110	787	1 016
	VI					29	75				51	91

Les captures par unité d'effort des palangres non appâtées se situent dans un même intervalle que celles de l'engin précédent (1 à 5 kg par 1 000 hameçons et par nuit de pêche) (tabl. XII). Les valeurs maximales et minimales observées correspondent souvent à des effectifs d'enquêtes faibles et ne sont pas très représentatives. Les résultats présentés pour la période 1976-1978 en secteur V sont issus d'un plan d'enquêtes portant exclusivement sur ce type d'engin de pêche, plan expliquant le nombre élevé d'enquêtes pour ces trois années (ÉCOUTIN, 1983b). En secteur V, les variations de la PUE totale sont très liées à celle des *Chrysichthys*. Cela n'est pas observable au niveau du secteur VI où aucune variation de l'une ou l'autre catégorie d'espèces n'explique celle de la PUE totale.

Les rendements des éperviers montrent une situation contrastée entre secteurs avant et après l'arrêt de la pêche des sennes de rivage (tabl. XIII). Avant 1980-1981, les prises moyennes évoluent autour de 2 kg par sortie ; en 1983-1984, elles se situent autour de 5 à 6 kg. En secteur VI, à la fin des années

TABLEAU XII
Prise par unité d'effort (kg par 1 000 hameçons par nuit) des palangres non appâtées

		1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
<i>Chrysichthys</i>	V	0,50	0,65	0,69	3,90	1,91	1,22	0,26	1,18	2,04
	VI			3,43	2,21	0,40	0,88		3,36	1,09
<i>Tilapia</i>	V	0,12	0,06	0,09	0,23	0,16	0,14	0,14	0,10	0,06
	VI			0,06	0,00	0,05	0,00		0,05	0,03
Total	V	1,14	1,16	1,43	4,95	2,43	1,89	0,84	1,47	2,51
	VI			4,99	3,53	2,00	1,46		3,49	1,43
Nb. enquêtes	V	5 269	12 702	7 503	23	93	210	17	450	882
	VI			228	288	82	21		58	1317

TABLEAU XIII
Prise par unité d'effort (kg par sortie) des éperviers

		1976	1977	1978	1979	1980	1981	1983	1984
<i>Elops</i>	V	0,51	0,09		0,02	0,03	0,06	0,11	0,03
	VI			0,46	0,05	0,36	0,26	0,56	0,16
<i>Chrysichthys</i>	V	0,52	0,45		0,36	0,21	0,28	0,94	0,45
	VI			1,31	3,22	0,45	0,62	0,74	1,16
<i>Tilapia</i>	V	4,26	4,02		0,95	1,30	0,96	0,93	3,66
	VI			3,98	1,18	0,75	1,38	3,60	2,84
Total	V	6,21	5,82		1,83	2,18	1,77	4,30	5,74
	VI			7,95	6,26	3,18	3,42	7,79	6,60
Nb. enquêtes	V	46	60		196	122	161	213	129
	VI			54	55	150	85	266	266

1970, les prises ont un niveau élevé de l'ordre de 6 à 8 kg par sortie, niveau qu'elles retrouvent en 1983 et 1984 après être passées par un minimum d'environ 3 kg en 1980-1981. Les variations de PUE des cichlidés (*Tilapia* spp. et *T. jentinki*) expliquent nettement celles de la PUE totale en secteur VI, moins fortement celle du secteur V.

Évolution interannuelle des PUE spécifiques

L'analyse des évolutions des rendements des principales espèces (ou groupe d'espèces) au cours de la période 1975-1984 montre différents schémas. Quatre catégories ont été retenues du fait de leur importance dans les captures. De plus, il s'agit de bons représentants des principales classes de l'ichtyocénose de la lagune Ébrié suivant la classification proposée par Albaret (cf. II-7) : *Ethmalosa fimbriata* (estuarienne d'origine marine), *Elops lacerta* (marine estuarienne), *Chrysichthys* spp. (estuariennes d'origine continentale) et *Tilapia* spp. (estuariennes).

Ethmalosa

Cette espèce dominante dans les captures totales et répandue dans toute la lagune doit être étudiée pour les trois engins principaux : sennes de rivage (secteur VI), sennes tournantes (secteur III) et filets maillants à petites mailles (secteurs V et VI).

Les rendements des sennes de rivage et tournantes de la lagune Ébrié diminuent régulièrement entre 1975 (1977 pour les sennes de rivage) et 1980, minimum observé pour ces deux séries de données ; en 1981, les prises moyennes récupèrent le niveau observé en 1979 ; en 1982, une estimation de PUE porte sur les cinq premiers mois de l'année, estimation en baisse par rapport à l'année précédente. Cette diminution des rendements annuels d'éthmaloses dans les sennes tournantes peut être liée soit à une diminution d'abondance de cette espèce dans la zone abidjanaise, soit à un changement d'espèce cible (en l'occurrence les sardinelles).

Les variations de rendements des engins individuels (filets à petites mailles principalement) sont toujours plus fortes en secteur V qu'en secteur VI. Malgré cette différence importante entre secteurs, trois phases marquent les évolutions des PUE d'éthmaloses entre 1976 et 1984 :

- 1976-1979 : PUE relativement forte pour la série temporelle de chacun des engins de pêche ; maxima et minima de chaque série correspondent entre eux ainsi qu'avec ceux des variations des sennes ;
- 1980-1981 : rendements très faibles pour tous les engins ; il n'y a pas de reprise des captures en 1981 comme cela a été observé pour les sennes ;
- 1982-1984 : nette amélioration des PUE des filets à petites mailles en secteur V qui progressent de 0,2 à 3,2 kg entre 1981 et 1984, la PUE de 1984 se situant à peu près au niveau de celles de la première période.

Le secteur VI apparaît pour l'éthmalose, espèce estuarienne d'origine marine, comme une zone limite de sa distribution lagunaire. Les variations d'abondance suivent celles du secteur lagunaire adjacent, mais à un niveau 5 à 6 fois plus faible. Les résultats du programme d'étude sur les peuplements lagunaires confirment cette observation (ALBARET, comm. pers.). La tendance interannuelle des PUE des filets maillants du secteur V ne suit pas celle des sennes de rivage ; par contre, 1980 représente pour tous les engins une année à très faible rendement d'éthmaloses.

Elops

Les différentes séries temporelles de PUE de *E. lacerta* par engin ne montrent pas de similitude entre elles et leurs minima et maxima ne correspondent pas. Les variations de rendements paraissent de même indépendantes des secteurs étudiés. Seules les PUE des filets maillants à petites mailles des secteurs V et VI semblent, au cours de la période 1976-1981, relativement corrélées dans leurs évolutions. En 1980-1981, les rendements de ce poisson ne montrent pas de diminutions similaires à celles qui viennent d'être décrites pour l'éthmalose.

Ces observations paraissent liées au cycle biologique de *E. lacerta* considéré par Albaret comme exemple d'espèce marine estuarienne. *Elops* n'est présent en lagune qu'au cours de son écophase larvaire ou juvénile. Ses variations d'abondance en lagune ne paraissent donc pas dépendantes de l'environnement lagunaire. Une étude sur la distribution géographique du stock d'adultes en mer devrait permettre d'expliquer les variations d'abondance de son écophase lagunaire.

Chrysichthys

Les variations de PUE pour les divers engins de pêche individuelle présentent une simultanéité de leurs maxima particulièrement visible en 1979 et 1983. La comparaison des rendements entre engins de pêche de même catégorie montre toujours l'importance du secteur VI par rapport au secteur V. Les résultats des années 1980 et 1981 en secteur VI sont les plus faibles des séries observées ; par contre, en secteur V, les valeurs les plus basses sont estimées pour les années 1981 et 1982.

Les trois espèces de *Chrysichthys* sont des formes estuariennes d'origine continentale ; l'essentiel de leur cycle biologique, dont la reproduction, peut se réaliser en lagune (cf. II-7). Les pics d'abondance

constatés simultanément sur tous les engins hormis les sennes, en 1979 ou 1983, pourraient trouver une explication soit par une dominance de l'une des espèces, soit au contraire par l'existence d'une réponse commune aux variations de l'environnement. L'analyse des proportions de ces espèces dans les captures des sennes de plage semble plutôt confirmer la seconde hypothèse. En effet, le rapport de la PUE de *C. nigrodigitatus* à celle de *Chrysichthys* spp. reste constant quels que soient l'année et le lieu d'enquête.

Tilapia

Les PUE des deux espèces de tilapia capturées en lagune Ébrié ne présentent pas de caractéristiques interannuelles particulières. Cependant, il a été observé des évolutions similaires pour les sennes de plage et les filets maillants à moyennes mailles dans le secteur V. Cette absence de tendance marquée peut avoir deux origines. D'une part, les deux espèces, *S. melanotheron* et *T. guineensis*, n'ont généralement pas été distinguées par les enquêteurs sur les pêches individuelles. On sait cependant que leur microrépartition est nettement distincte : *S. melanotheron* domine plutôt le long des rives arborées et des mangroves alors que *T. guineensis* a une préférence pour les fonds sableux. D'autre part, ces deux formes exclusivement estuariennes offrent une certaine facilité de réponse aux variations environnementales du fait de leur reproduction quasi continue, ce qui doit atténuer les variations d'abondance (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989).

COMPARAISON AVEC D'AUTRES MILIEUX

À travers les rendements des différents engins de pêche de la lagune Ébrié, des variations ont été mises en évidence au cours de la période 1976-1984. Avant de proposer des hypothèses sur l'exploitation des stocks lagunaires (cf. L'exploitation des stocks en lagune Ébrié), il est intéressant de situer le niveau des rendements observés par rapport à d'autres milieux lagunaires analogues. Les données comparatives sont malheureusement rares et ne concernent que le nord du golfe de Guinée : Côte-d'Ivoire et Togo.

En Côte-d'Ivoire, deux grands systèmes lagunaires, de superficie plus faible que la lagune Ébrié, complètent cette dernière : l'ensemble des lagunes Aby, Tendo et Ehy (426 km²) et la lagune de Grand-Lahou (190 km²). Ces systèmes ont été décrits par CHARLES-DOMINIQUE (1984a) pour la lagune Aby, par LAË (1982) et HIÉ DARÉ (comm. pers.) pour Grand-Lahou. Ces deux ensembles lagunaires présentent des modes d'exploitation par la pêche très différents de celui de la lagune Ébrié. Ils se caractérisent par l'absence de pêche collective en lagune de Grand-Lahou et une forte dominance de ce mode d'exploitation en lagune Aby. En outre, les périodes observées ne recouvrent pas exactement notre étude (1976-1978 pour Grand-Lahou, 1980-1987 pour Aby).

Les PUE calculées pour les filets à petites mailles et les éperviers à Grand-Lahou sont similaires à celles de la lagune Ébrié alors que les palangres et les filets à grandes mailles ont des rendements 3 à 5 fois supérieurs (tabl. XIV). Les eaux lagunaires sont totalement interdites à la pêche collective et le taux

TABLEAU XIV

Prise par unité d'effort des principaux engins de pêche observés en lagune Ébrié et de Grand-Lahou (les unités d'effort sont celles retenues pour la lagune Ébrié, excepté celles pour les éperviers exprimées en kg par heure de pêche (abréviations, voir tableau II))

Année	FPM		FGM		PNA		EP	
	Lahou	Ébrié	Lahou	Ébrié	Lahou	Ébrié	Lahou	Ébrié
1976	7,2	4,3	3,2	1,1	4,3	1,1		2,1
1977	2,7	7,4	2,9	0,5	5,8	1,1	2,0	1,9
1978	4,3	4,6	3,2	0,6	5,1	1,4	1,9	2,6

d'exploitation par la pêche individuelle apparaît faible (DOUCET *et al.*, 1985 ; HIÉ DARÉ, comm. pers.). Cela est confirmé par les grandes tailles des individus capturés (LAË, 1982).

En lagune Aby, la part occupée par l'éthmalose est prépondérante, entre 75 et 95 % des PUJ des sennes tournantes, des sennes de rivage et des filets à petites mailles (CHARLES-DOMINIQUE, 1988). Les forts rendements des filets maillants observés — entre 4,5 et 8 kg par 100 m de filet et par nuit de pêche — s'expliquent principalement par le niveau élevé de professionnalisme de cette pêcherie. Sennes de rivage et sennes tournantes montrent des rendements supérieurs à ceux de la lagune Ébrié (400 à 600 kg pour les sennes de rivage, 200 à 800 kg pour les sennes tournantes), mais ces données ne sont pas directement comparables du fait, d'une part, des dimensions plus grandes des sennes en lagune Aby, d'autre part, de l'importance qu'occupe l'éthmalose dans ce système d'exploitation.

Au Togo, les pêches artisanales exploitant le lac Togo (46 km²) ont été étudiées en 1983 (LAË *et al.*, 1984). Les prises par unité d'effort y sont en moyenne deux fois plus faibles qu'en lagune Ébrié : de 1,2 à 1,9 kg pour les filets à petites mailles, 0,7 kg pour les palangres et 2,7 kg pour les éperviers. La pêche collective est interdite sur ce plan d'eau togolais, mais le taux d'exploitation des stocks par la pêche individuelle est très important ⁽¹⁾.

Les trois systèmes d'exploitation présentés (pêche individuelle exclusive et taux d'exploitation faible en lagune de Grand-Lahou, pêche individuelle et collective professionnelle en lagune Aby, pêche individuelle et fort taux d'exploitation au lac Togo) ne sont pas comparables à celui de la lagune Ébrié jusqu'en 1983 (sectorisation importante entre pêches individuelle et collective). À partir de cette date, le système d'exploitation développé en lagune Ébrié s'apparenterait plutôt à celui de Grand-Lahou : pêche individuelle exclusive et taux d'exploitation modéré (*cf.* Productivité).

Les stratégies d'exploitation des stocks

Les évolutions des activités de pêche via les efforts de pêche, des rendements via les prises par unité d'effort ne constituent que des approches partielles de l'exploitation. Elles nous permettent d'observer plusieurs pêcheries caractéristiques et nettement distinctes les unes des autres : une pêcherie lagunaire d'une espèce pélagique dominante *Ethmalosa fimbriata* ; des pêcheries concernant plutôt des espèces démersales, *Chrysichthys* ou Cichlidae, l'exemple retenu ici étant celui de *Tylochromis jentinki* ; une pêcherie mixte lagune-mer pour les crevettes pénéides *Penaeus notialis*. Ces analyses réunies permettront d'alimenter l'interprétation globale de ce qui s'est passé pendant la dernière décennie et donc de fournir des éléments pour un meilleur aménagement de l'exploitation artisanale.

EXPLOITATION DE *Ethmalosa fimbriata*

L'éthmalose est une espèce très euryhaline, elle peut vivre aussi bien en lagune qu'en estuaire ou en mer. Elle tolère des variations importantes de salinité. La limite inférieure de tolérance se situe entre 0 et 1 g.l⁻¹ ⁽²⁾. La limite supérieure est élevée puisque cette espèce a été observée en Casamance dans des eaux de salinité supérieure à 65 g.l⁻¹ (ALBARET, 1987).

Le cycle bioécologique de l'éthmalose en lagune Ébrié a été décrit par GERLOTTO (1979), puis complété par ALBARET (comm. pers.). Cette espèce pélagique se reproduit dans des eaux de salinité très variable (5-35 g.l⁻¹), mais la concentration maximale d'individus reproducteurs (individus en maturation

⁽¹⁾ La densité de pêcheurs exploitant le lac Togo est supérieur à 28 hommes au km² ; en lagune Ébrié comme en lagune Aby, cette densité ne dépasse pas 9 hommes au km².

⁽²⁾ Cela explique que le secteur I (lagunes Aghien et Potou) soit le seul secteur de la lagune Ébrié où *E. fimbriata* n'apparaît pas de manière significative dans les captures.

avancée) s'observe pour des salinités supérieures à 8-10 g.l⁻¹, soit principalement dans la région abidjanaise de novembre à avril. Les ethmaloses nées dans les régions polyhalines y demeurent environ quatre mois, soit jusqu'à une taille de 6 cm (longueur mesurée à la fourche de la nageoire caudale). Ces juvéniles se répartissent ensuite dans l'ensemble du système lagunaire jusqu'à 9-10 mois, âge auquel ils atteignent en moyenne 12 cm de longueur. Ils se rassemblent ensuite dans les lieux de ponte (14-15 cm). Une fois la ponte terminée, GERLOTTO (1979) signale que les ethmaloses quittent le milieu lagunaire en migrant en mer.

Très peu d'ethmaloses sont capturées en lagune Ébrié à des longueurs supérieures à 20-21 cm. Le stock lagunaire d'ethmaloses correspond à la phase juvénile et adulte d'un an environ. On peut admettre que les individus qui ont migré en mer ne retournent jamais en lagune Ébrié ; en tout état de cause, les prises marines paraissent très faibles (les sennes tournantes et les sennes de plage, en mer, n'en capturent pour ainsi dire pas). Quelques rares débarquements par les sardiniers ivoiriens ont été observés. Le devenir des grands adultes reste ainsi une inconnue dans ce cycle bioécologique : migration en mer vers une strate spatiale non exploitée, mortalité importante conséquence d'une exploitation intense des individus de 15-20 cm ?

On peut donc considérer que *E. fimbriata* constitue en lagune Ébrié un seul stock homogène ; il se répartit sur l'ensemble de la lagune à l'exclusion des régions orientales les plus dessalées (0 à 1 g.l⁻¹).

Impact des principaux engins

Les rendements des trois principaux engins de pêche capturant *E. fimbriata*, à savoir sennes tournantes, sennes de rivage et filets maillants à petites mailles, présentent de fortes variations interannuelles. L'étude des prises mensuelles de cette espèce par les principaux engins et dans les trois secteurs lagunaires étudiés (secteurs III, V et VI) montre qu'aux fortes variations interannuelles s'ajoutent aussi d'importantes fluctuations plus ou moins saisonnières suivant les engins ou les secteurs de pêche. Les variations observées seront comparées à celles de l'effort de pêche, d'une part, à celles des captures totales, d'autre part. De plus, l'analyse conjointe des structures de tailles des ethmaloses capturées et des PUE mensuelles permettra d'expliquer une partie des variations intra- et interannuelles des rendements.

Les sennes tournantes

Les sennes tournantes, situées presque exclusivement en secteur abidjanais, capturent *E. fimbriata* suivant un cycle annuel très marqué, cycle calculé sur la période 1975-1982 (fig. 3). Les valeurs extrêmes, significativement très différentes, sont situées pour les maxima en janvier et février (de l'ordre de 360 kg par sortie de pêche), pour les minima en mai (environ 130 kg par sortie) et en août-septembre (100 kg par sortie), le dernier trimestre étant marqué par un accroissement régulier des PUE vers une valeur de 270 kg en décembre.

Le cycle de rendement moyen d'ethmaloses dans les sennes tournantes est assez différent de celui décrit par l'effort de pêche (cf. Les sennes tournantes et fig. 3). En effet, le maximum de l'effort lagunaire s'observe au cours des mois de mars et avril, soit avec un retard moyen de 2 mois sur celui des rendements d'ethmaloses. Par contre, les minima sont synchrones : août-septembre. Aucune corrélation n'existant entre l'effort mensuel lagunaire et les rendements d'ethmaloses au cours de ces huit années, les hypothèses, déjà évoquées au paragraphe « Rendements des principaux engins de pêche », ne peuvent qu'être confirmées : double pêcherie mer-lagune et migration possible d'espèces marines pélagiques en zone abidjanaise ; les sennes tournantes n'ont plus comme cible unique l'ethmalose ⁽¹⁾ et ajustent en conséquence leur effort.

⁽¹⁾ Il faut comparer ce phénomène aux stratégies des sennes tournantes de la lagune Aby où *Ethmalosa fimbriata* représente 95 % des captures. L'effort de pêche déployé est alors très lié aux variations d'abondance de cette espèce [CHARLES-DOMINIQUE, 1984c et 1988].

La taille de sélection de l'éthmalose par les sennes tournantes est estimée aux alentours de 7 cm (CANTRELLE *et al.*, 1983) ⁽¹⁾. Le plus petit individu capturé par les sennes tournantes en secteur abidjanais mesure un peu moins de 3 cm. La classe de taille 4 cm est la première bien représentée dans les captures d'éthmaloses. Les plus grands individus peuvent dépasser une longueur de 25 cm. Pour les années 1975-1977, cette taille correspond à la dernière classe de longueur représentée de manière significative (fig. 4) et deux modes principaux sont visibles : l'un autour de 8 à 9 cm, l'autre de 12 à 16 cm, ce deuxième mode correspondant à des individus matures (GERLOTTO, 1979). En 1981, les individus mesurés ne dépassaient pas 19 cm de longueur. Cette diminution de la taille maximale observée se vérifie aussi pour toutes les classes de taille supérieure au mode de la distribution de longueur mesurée cette année-là, à savoir 12 cm (fig. 4). En 1981, seule année pour laquelle nous possédons des données mensuelles, on n'observe pas de variations saisonnières de la structure de fréquence de taille : les sennes tournantes capturent régulièrement au cours de l'année des individus de longueur comprise entre 5-6 et 17-18 cm. Cela est confirmé par les résultats obtenus par Albaret à partir des pêches expérimentales effectuées en 1980-1981 dans ce secteur.

Les sennes de rivage

Les sennes de rivage situées dans le secteur V de la lagune Ébrié montrent, comme pour l'engin précédent, un cycle saisonnier des captures d'éthmaloses. Le maximum de ce cycle s'observe en mai-juin d'une part, en octobre d'autre part, les minima en février et août-septembre (fig. 5). L'analyse, année par année, des écarts mensuels à ce cycle moyen annuel calculé sur la période 1977-1981 indique que l'effet interannuel pour les mois d'avril à juillet est beaucoup plus important que l'effet saisonnier.

La taille de sélection des sennes de rivage est sensiblement la même que celle des sennes tournantes, à savoir 7 cm, du fait de l'utilisation de nappes de filets d'un type similaire. Les individus capturés par les sennes de rivage mesurent de 5 à 21 cm, quelques individus pouvant dépasser cette taille mais n'excédant jamais 25 à 26 cm (fig. 6). Les petites mailles de cet engin (14-16 mm de côté) ainsi que le mode de mise en œuvre de cette technique permettent de supposer que la phase exploitée des éthmaloses par les sennes de rivage du secteur V recouvre totalement la phase exploitable. Dans cette pêcherie et pour la période étudiée, la longueur de recrutement est donc de 5 cm, celle de réforme, 20 à 21 cm.

Entre 1977 et 1981, la taille maximale en secteur V décroît régulièrement de 21 à 17 cm. Il en est de même pour la médiane. Ces deux observations semblent indiquer que l'abondance des grands individus régresse à l'intérieur de la phase exploitable des éthmaloses en secteur V. La phase exploitée de *E. fimbriata* par les sennes de rivage présente, au début de cette période d'étude (1977), deux modes bien distincts à 9 et 14 cm de longueur. En 1978, le premier mode ne bouge pas, en revanche, la valeur modale du second décroît de 2 cm. En 1979, la distribution de longueur des éthmaloses ne présente plus qu'un seul mode à 11 cm. Les distributions de 1980 et 1981 se ressemblent avec ici aussi une seule valeur modale centrée sur 8-9 cm, 1980 présentant en plus un deuxième mode de faible importance, vers 12 cm. L'analyse des distributions modales, de la même façon que celle des tailles de réforme, semble indiquer, au cours de cette période 1977-1981, une nette diminution de l'amplitude de la phase exploitée ainsi que de la forme de celle-ci au profit des classes de petites tailles. On en déduit que la phase exploitable en secteur V de *E. fimbriata* s'est transformée notablement, avec une part de plus en plus forte des individus de longueur inférieure à 10 cm.

Les captures de jeunes éthmaloses (6-9 cm) par les sennes de rivage s'observent principalement de mai à novembre, ces périodes de captures correspondant aux périodes de recrutement de l'éthmalose en secteur V. L'importance de ces recrutements explique les fortes différences interannuelles observées ci-dessus pour cette période de six mois.

⁽¹⁾ La taille de sélection correspond à la longueur à laquelle 50 % des individus du premier mode observé de la distribution sont capturés. Ces auteurs ont calculé un vecteur de sélectivité pour les classes 5-9 cm permettant ainsi de corriger l'effet dû à l'échappement des jeunes individus.

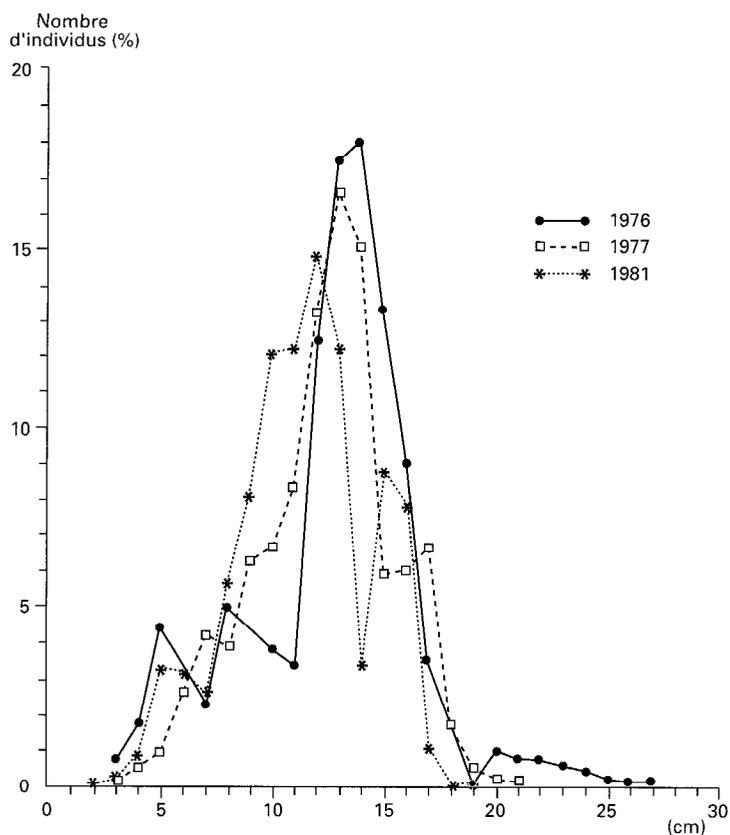


Figure 4

Structure de taille des ethmaloses exploitées par les sennes tournantes ; secteur III, lagune Ébrié, 1976, 1977 et 1981.

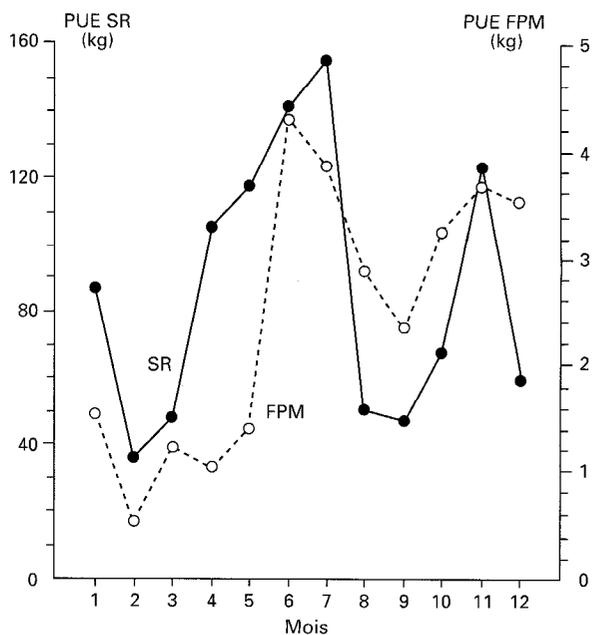


Figure 5

Cycles saisonniers des rendements de *E. fimbriata* obtenus par les sennes de rivage (SR) (période 1977-1981) et par les filets à petites mailles (FPM) (période 1976-1984) ; secteur V, lagune Ébrié.

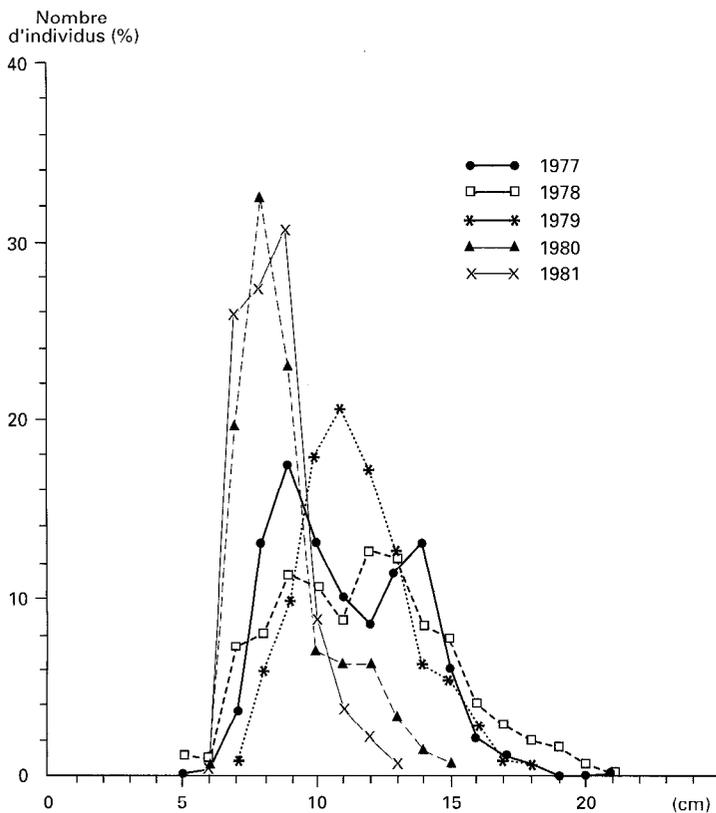


Figure 6
Structure de taille des ethmaloses
exploitées par les sennes de rivage ;
secteur V, lagune Ébrié, 1977-1981.

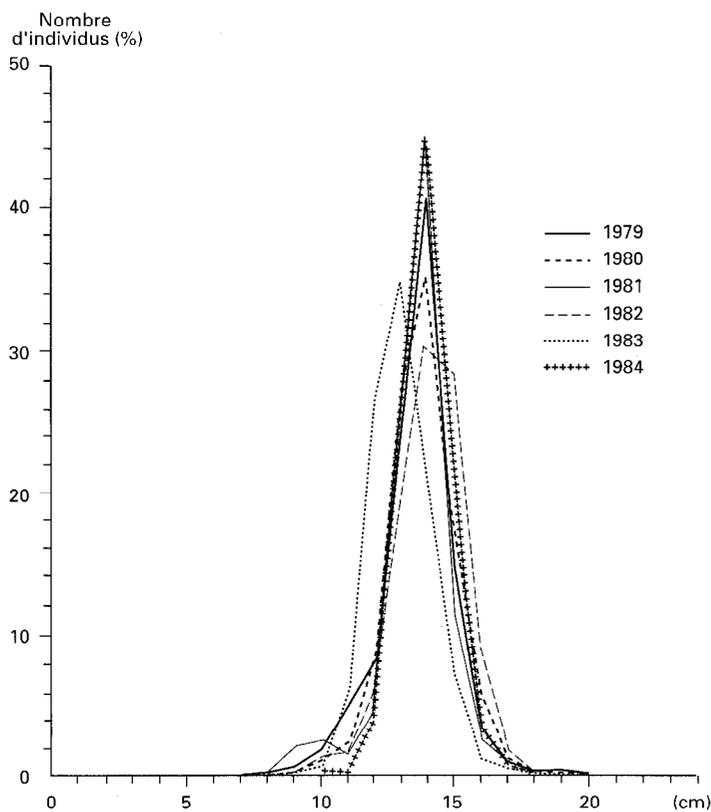


Figure 7
Structure de taille des ethmaloses
exploitées par les filets mailants à
petites mailles ; secteur V,
lagune Ébrié, 1979-1984.

Les filets à petites mailles

Les rendements de *E. fimbriata* obtenus par les filets maillants à petites mailles du secteur V suivent aussi un cycle saisonnier marqué. De janvier à mai, ces rendements moyens sont faibles, inférieurs à 2 kg par 100 m de filet et par nuit passant par un minimum de 0,7 kg en février ; les rendements sont maximaux, environ 5 kg, au cours du mois de juin, puis montrent une forte diminution jusqu'en septembre et une reprise au cours du dernier trimestre, autour de 4,5 kg (fig. 5). Ce cycle saisonnier ressemble fortement à celui qui vient d'être décrit pour les sennes de rivage exploitant le même secteur lagunaire : minima en février et septembre, maxima en juin-juillet et novembre (fig. 5). Seuls les mois d'avril et mai les différencient : les rendements de *E. fimbriata* dans les sennes montrent au cours de ces deux mois un net accroissement par rapport au premier trimestre de l'année, phénomène qui ne s'observe pas dans les filets maillants, la reprise n'étant effective qu'en juin. Ici aussi, les fluctuations interannuelles des PUE masquent l'importance de l'effet saisonnier.

Ces filets ont une taille de sélectivité pour l'ethmalose estimée à 13,5 cm (CANTRELLE *et al.*, 1983). La phase exploitée par cet engin est comprise entre 9 et 20 cm avec un mode à 14-15 cm (fig. 7). Du fait de la forte sélectivité de l'engin, confirmée par l'absence significative de variations des paramètres des phases exploitées (longueur maximale, moyenne et médiane...), les variations de rendement indiquent principalement des variations d'abondance des individus, et tout particulièrement ceux dont la longueur est comprise entre 12 et 17 cm.

Synergie et compétition entre engins de pêche : le secteur V

Pour un même type d'engins de pêche (senne de rivage ou filet maillant à petites mailles), il n'existe pas de variabilité spatiale des phases exploitées à l'intérieur d'un même secteur lagunaire, ainsi l'interaction étudiée est valable sur l'ensemble du secteur. La comparaison entre les structures démographiques exploitées par les filets maillants et par les sennes de rivage permet de proposer une interprétation aux très faibles rendements des filets à petites mailles en 1980 et 1981.

Le recrutement des jeunes ethmaloses a lieu du mois d'avril jusqu'au mois de novembre. Ces individus sont exploités par les sennes de rivage à partir de cette taille de recrutement (5 cm). À partir de 10 cm, les ethmaloses peuvent être capturées aussi bien par les sennes que par les filets maillants. Le décalage observé entre les rendements des sennes de rivage et ceux des filets maillants des mois d'avril-mai (fig. 5) est lié à l'arrivée au cours de cette période de forts recrutements exploitables uniquement par les sennes, car correspondant à des individus inférieurs à 10 cm.

Le début des années 1980 semble être une période charnière dans l'exploitation des espèces lagunaires. En 1982, beaucoup de pêcheurs individuels ont accusé la pêche à la senne (tournante et de rivage) d'être à l'origine d'une surexploitation lagunaire ayant pour conséquence les faibles rendements qu'ils ont obtenus depuis 1980 (CHARLES-DOMINIQUE, 1984b). L'analyse des variations saisonnières des rendements des sennes de rivage et des filets maillants (fig. 5), associée aux variations annuelles des structures démographiques (fig. 8), permet de proposer un schéma d'exploitation des ethmaloses en secteur V pour la période 1976-1984 :

- 1976-1978 : les rendements semblent se situer à un bon niveau, 100 à 120 kg par sortie pour les sennes et 2 à 6 kg par 100 m de filet et par nuit pour les filets en secteur V. Les recrutements de jeunes ethmaloses arrivent régulièrement d'avril à octobre. Ils sont exploités par les sennes de rivage. À partir de 9-10 cm de longueur, les ethmaloses sont alors disponibles pour les filets à petites mailles (mois de juin-juillet). Il y a ainsi recouvrement des phases exploitées à partir de 10 cm (fig. 8).
- 1979 : rendements et recrutements sont équivalents à ceux de la période précédente. La seule différence porte sur la structure en taille de la phase exploitable qui ne présente plus qu'un mode unique intermédiaire entre les deux modes observés en 1977.
- 1980 : les rendements sont très faibles pour tous les engins. Malgré cela, la présence d'individus de taille supérieure à 10 cm, mais ne dépassant pas 15 cm, c'est-à-dire le mode de la distribution de

longueur dans les filets à petites mailles, est observée dans les captures de sennes et en conséquence ils sont disponibles pour les filets maillants (fig. 8). Le niveau global des captures des filets maillants est très faible.

- 1981 : les sennes de rivage capturent en mai-juin des individus mesurant 6 à 8 cm de longueur ; les prises portent sur de grands effectifs car les rendements sont très élevés (PUE de 240 kg). En juillet, la PUE de cet engin de pêche diminue fortement pour atteindre des valeurs de l'ordre de 80 kg ; au cours des cinq derniers mois, elle ne dépasse pas 60 kg. Les captures d'individus de taille supérieure à 10-12 cm sont rares au cours de ces six derniers mois. Comme pour 1980, le niveau des captures des filets à petites mailles est très bas, l'ensemble des techniques individuelles des secteurs V et VI ne capturant qu'environ 60 tonnes d'ethmaloses (tabl. XVIII).
- 1982-1984 : la phase exploitée par les filets à petites mailles ressemble à celle de 1978-1981 et seule l'abondance varie. Les PUE d'ethmaloses n'ont pas en 1983-1984 dépassé le niveau de la fin des années 1970, malgré l'interdiction totale faite aux sennes de pêcher.

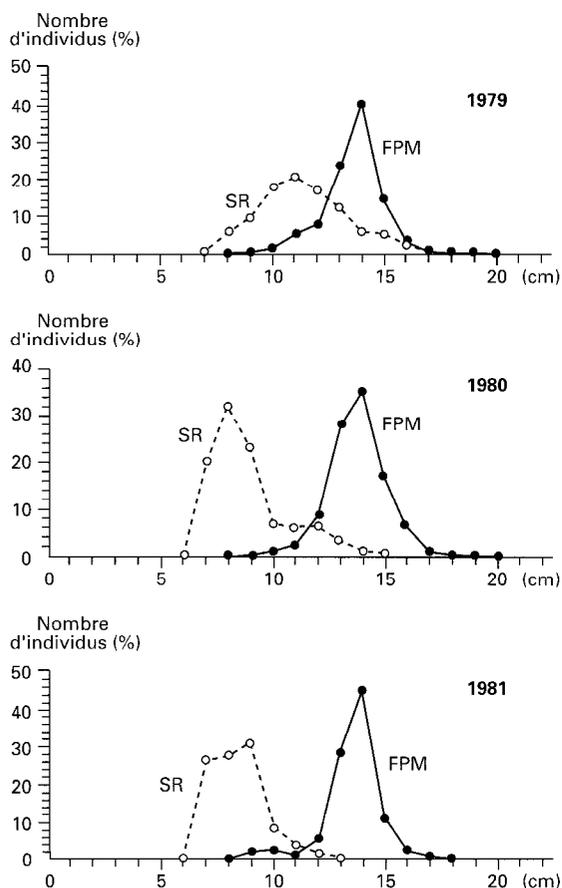


Figure 8
Comparaison des structures de taille d'ethmaloses capturées par les sennes de rivage (SR) et par les filets à petites mailles (FPM) ; secteur V, lagune Ébrié, 1979, 1980 et 1981.

Schéma global

L'ethmalose est exploitée en lagune Ébrié principalement par trois grandes pêcheries, les sennes tournantes en secteur III, les sennes de rivage et les filets maillants à petites mailles en secteur V. Ces deux derniers sont en compétition pour l'exploitation des individus de taille supérieure à 10 cm. Bien qu'il existe un cycle saisonnier marqué des rendements de cette espèce dans les sennes tournantes, il n'y a jamais de disparition de l'ethmalose en secteur abidjanais, le rendement le plus faible — mois d'août — étant supérieur à 100 kg par sortie (fig. 3). Ce cycle saisonnier peut s'expliquer en partie par des variations

de vulnérabilité de l'ethmalose. En période de reproduction (décembre à avril), les ethmaloses se concentrent en bancs importants en surface ; en saison de crue de la Comoé (août-octobre), très peu d'ethmaloses sont en reproduction (peu de concentration) et la couche supérieure de la masse d'eau lagunaire est très turbide (charge organique provenant de la Comoé). Ce cycle saisonnier de vulnérabilité est complété par un changement, lui aussi saisonnier, du comportement des pêcheurs (cf. Discussion).

Le cycle bioécologique de *Ethmalosa fimbriata*, décrit plus haut, est en partie confirmé par l'analyse des résultats des statistiques de pêche. Cette espèce, petit clupéidé pélagique lagunaire, a son préférendum écologique dans les secteurs proches du canal de Vridi, soit les secteurs III, II pour sa partie occidentale, IV pour sa partie orientale (fig. 2). En particulier, elle se reproduit dans cette partie de la lagune Ébrié par des salinités supérieures à 10 g.l⁻¹. Les jeunes ethmaloses sont capturées par les sennes (tourrantes et de rivage) à partir de 5 cm. On les observe régulièrement aussi bien en secteur abidjanaise que dans les pêcheries du secteur V. Elles se répartissent, à partir du mois d'avril, de façon plus ou moins importante en lagune Ébrié (variations interannuelles de recrutement des sennes de rivage en secteur V). Cette répartition lagunaire concerne l'ensemble des classes de taille exploitable (5-15 cm), répartition variable pour les différentes classes de taille suivant les saisons ou les années.

En revanche, les conditions qui expliquent l'importance et la variabilité de cette expansion lagunaire n'ont pu être analysées. Cela est dû en particulier à la brièveté de la série temporelle (4 à 5 années). Plusieurs facteurs non contradictoires peuvent être mis en cause ; ils sont soit d'origine environnementale (climat, crues des fleuves, turbidité...), soit d'origine comportementale (alimentation...).

Une autre interrogation subsiste : il s'agit de la disparition très brutale des individus après la 1^{re} reproduction, individus de taille supérieure à 15-20 cm : mortalité par pêche, migration en mer ?

En conclusion, l'approche bioécologique interprétant les résultats des statistiques de pêche nous permet de présenter le problème des variations d'abondance de *E. fimbriata* en lagune Ébrié comme n'étant pas le résultat au moins direct de la surexploitation lagunaire. Cette conclusion sera discutée plus loin (cf. V-2).

L'EXEMPLE D'UNE ESPÈCE DÉMERSALE, *Tylochromis jentinki*

Après avoir présenté l'exemple de l'exploitation d'une espèce pélagique lagunaire, nous donnons ici quelques caractéristiques de celle d'une espèce démersale. Dans ce domaine, on peut distinguer deux grands groupes qui se partagent le champ lagunaire : d'une part, les *Chrysichthys*, d'autre part, les Cichlidae qui regroupent principalement *Tilapia guineensis*, *Sarotherodon melanotheron* et *Tylochromis jentinki*. La séparation des trois espèces du genre *Chrysichthys* et le tri entre *T. guineensis* et *S. melanotheron* n'ayant que rarement été effectués lors des débarquements de la pêche individuelle, c'est *T. jentinki* qui nous servira d'exemple principal des espèces benthiques.

D'après AMON KOTHIAS (1982), cette espèce — qui est considérée comme estuarienne type par ALBARET (cf. II-7) — est fortement abondante dans les secteurs occidentaux de la lagune Ébrié, moyennement abondante en secteur I, II et IV et n'est présente que de façon saisonnière en secteur abidjanaise (III). L'évolution de ce stock a été suivie à partir des captures d'une technique collective (sennes de rivage) et de deux techniques individuelles (éperviers et palangres non appâtées) pour les secteurs V et VI.

Les rendements de ces trois techniques de pêche ne montrent pas de cycle saisonnier bien marqué. Les rendements mensuels de pêche des sennes de rivage sont compris entre 10 et 50 kg par sortie avec une valeur moyenne relativement stable d'environ 25 à 27 kg. Le mois de septembre est le seul à présenter une valeur significativement différente des autres mois, valeur plus faible de l'ordre de 10 kg par sortie. Les rendements des deux autres engins étudiés confirment cette absence de cycle saisonnier des captures. Les variations paraissent, au cours de cette période d'étude 1977-1984, plus importantes entre années qu'entre mois, ce qui permet d'expliquer la relative homogénéité des rendements mensuels moyens.

T. jentinki est exploité par les sennes de rivage de 6 à 34 cm, par les palangres de 9 à 35 cm et par les éperviers de 8 à 32 cm (fig. 9). Les longueurs moyennes de première capture sont estimées à 7, 15 et 20 cm respectivement pour les sennes, les éperviers et les palangres. La taille de première maturité est estimée à 16 cm par AMON KOTHIAS (1982), ce qui signifie qu'en moyenne 40 % des individus capturés par les sennes sont immatures contre respectivement 5 et 15 % pour les palangres et les éperviers (fig. 9). Cette proportion élevée d'immatures dans les captures des sennes de rivage est préoccupante et cet aspect doit être pris en compte lors de propositions d'aménagement. D'après Amon Kothias, la taille maximale observée est de 39 cm, cependant les longueurs maximales des individus capturés par les trois engins correspondent à une taille comprise entre 32 et 35 cm en lagune Ébrié.

Entre 1977 et 1984, les longueurs moyennes des phases exploitées par ces trois engins de pêche, ainsi que les tailles de réforme, diminuent faiblement, mais régulièrement, dans les engins individuels, d'une manière beaucoup plus nette pour les sennes de rivage (fig. 10). Cette tendance s'observe de façon identique pour les deux secteurs lagunaires étudiés ; on ne constate pas de différence significative dans les tailles des individus capturés chaque année entre les différents villages enquêtés dans ces secteurs. Cette homogénéité des structures de taille dans les secteurs V et VI de la lagune est confirmée par l'étude des peuplements effectuée en 1981 ; il n'existe pas de différence significative des paramètres démographiques de *T. jentinki* entre les individus capturés en secteur V et ceux en secteur VI (ALBARET, comm. pers.). Cela semble suggérer une hypothèse d'unicité du stock de cette espèce lagunaire en secteur V et VI.

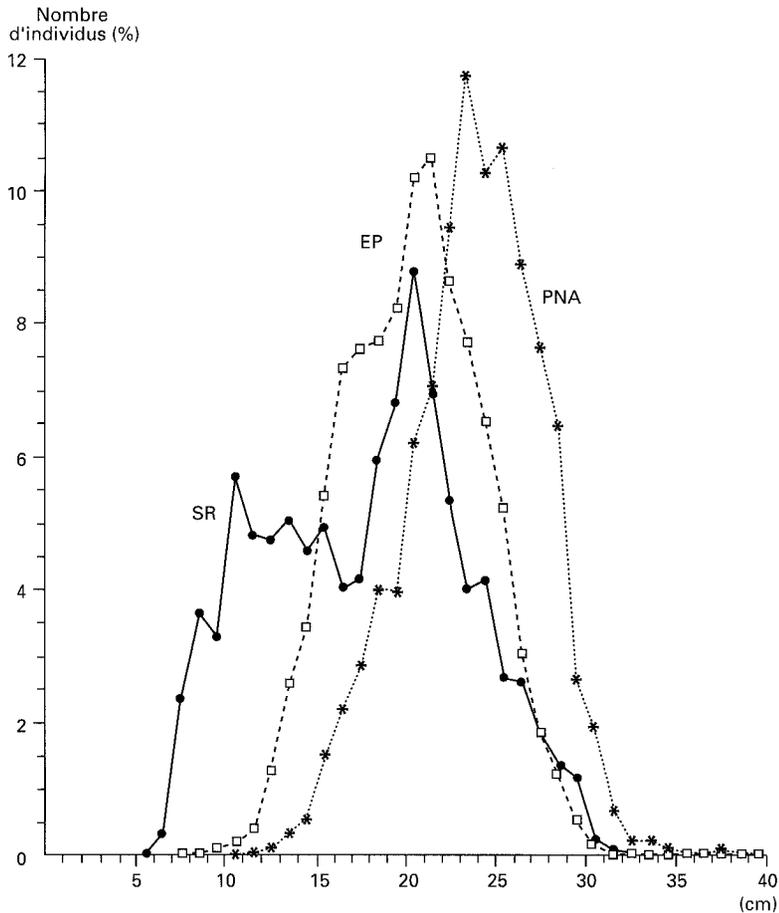


Figure 9

Structure des tailles de *T. jentinki* exploitées par les sennes de rivage (SR), les éperviers (EP) et les palangres non appâtées (PNA) ; secteurs V et VI, lagune Ébrié.

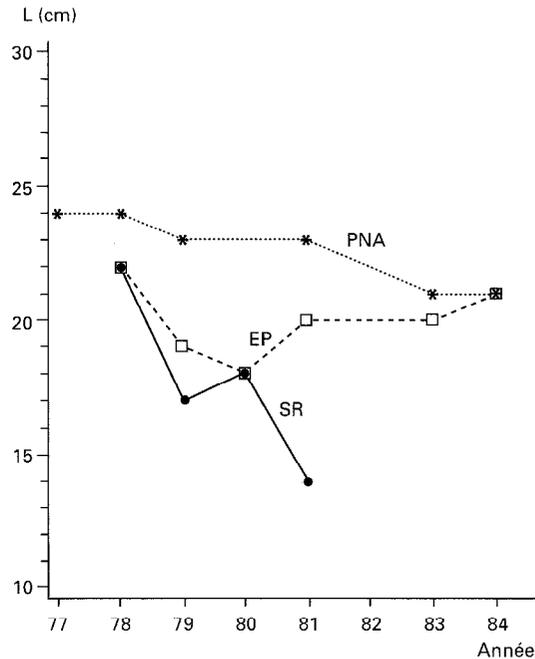


Figure 10
T. jentinki : longueurs moyennes des individus capturés (SR, sennes de rivage, EP, éperviers et PNA, palangres non appâtées) ; secteurs V et VI, lagune Ébrié.

La diminution des longueurs dans les captures des sennes est due principalement à l'augmentation relative d'individus immatures : 11 % en 1978, 38-39 % en 1979-1980 et 57 % en 1981. Cette part importante de captures de juvéniles par les sennes n'a apparemment pas de conséquence sur l'évolution des prises des palangres non appâtées. Dans les villages où la pêche collective est importante, la diminution des longueurs moyennes est similaire à celle observée pour l'ensemble des palangres enquêtées de ces secteurs. La pose très localisée de ces lignes, souvent dans des zones inaccessibles aux sennes — bordures, herbiers, zones sous branchages... — permet d'expliquer cette absence d'effet. L'interaction faible — au moins à court terme — de techniques de pêche s'exerçant sur la même espèce mais dans des biotopes distincts est évidemment liée au comportement sédentaire de *Tylochromis* et, plus largement, à celui de nombre d'espèces démersales. Cela devrait être, aussi, pris en compte dans un schéma d'aménagement (cf. Discussion et V-2).

Le stock lagunaire de *Tylochromis jentinki* n'était pas surexploité avant 1982 ; cette conclusion est, *a fortiori*, valable après 1982 ; elle pourrait sans doute s'appliquer à l'ensemble des espèces sédentaires de la lagune (en particulier aux Cichlidae et aux *Chrysichthys*). Ces espèces subissent éventuellement des surexploitations locales importantes (diminution des longueurs moyennes et maximales dans les captures des sennes de rivage), mais la sectorisation des activités de pêche en lagune Ébrié, ainsi que le comportement de ces espèces (reproduction protégée et biotope spécifique), maintient l'ensemble des stocks lagunaires à l'abri d'une surexploitation.

L'EXPLOITATION DE *Penaeus notialis*

La seule espèce de crevettes pénéides importante sur le plan économique en Côte-d'Ivoire est *Penaeus notialis* (ex- *P. duorarum*). Comme pour la plupart des pénéides, son cycle biologique est caractérisé par la complémentarité des milieux marin et lagunaire : la reproduction a lieu en mer où se cantonnent les adultes et où l'on trouve aussi les larves qui gagnent ensuite les milieux saumâtres sous la forme de postlarves ; celles-ci donneront les juvéniles (80 mm de longueur totale environ). Les connaissances acquises sur le cycle biologique ont été présentées au chapitre II-6 par F. LHOMME.

Tout comme la phase adulte en mer, la phase juvénile en lagune fait l'objet d'une exploitation. L'exploitation lagunaire est plus ancienne que l'exploitation marine. GARCIA (1976) estime que la production artisanale traditionnelle qui n'existait alors qu'en lagune Aby a produit 100 tonnes par an de 1955 à 1966 alors que la pêche en mer a réellement débuté en 1969 avec un unique crevettier. En 1970, le CRO estimait que la production plausible était de l'ordre de 1 000 tonnes pour 10 à 13 chalutiers. Cependant l'expansion rapide de la pêche artisanale de juvéniles, de 1969 à 1975 (essentiellement en lagune Ébrié), amena à diminuer le nombre optimal de chalutiers. Nous ne détaillerons pas ici l'exploitation chalutière en mer qui est présentée par l'homme et Vendeville dans le tome I de cet ouvrage.

La pêche lagunaire utilise essentiellement des filets fixes (fig. 1) et, plus accessoirement, des filets traînants. Les filets fixes sont installés dans les zones où le courant de marée est suffisamment fort (fig. 2), sur des pieux fixes enfoncés dans le lit lagunaire ⁽¹⁾. Cette technique est d'origine béninoise et seuls les Béninois — qui l'ont importée en lagune Ébrié vers la fin des années soixante — la pratiquent encore. Les juvéniles, ayant terminé leur première phase de croissance et migrant vers la mer, sont capturés passivement en même temps que des juvéniles de poissons et l'on peut supposer que la réduction du recrutement potentiel entraîne une réduction dans le même sens du potentiel total des captures en mer.

Les captures lagunaires totales ont été suivies jusqu'en 1980. La figure 11 montre l'évolution interannuelle des captures totales en mer et en lagune. Jusqu'en 1963-1964, il existait une pêche modeste en lagune. Elle s'est développée entre 1965 et 1970 — en même temps que la pêche en mer — pour atteindre 300 tonnes environ par an. De 1971 à 1979, la capture totale annuelle moyenne a été de 520 tonnes en lagune, alors qu'elle était pour la même période de 150 tonnes en mer. En 1980, les captures étaient médiocres, estimées à 260 tonnes, tant en lagune qu'en mer. La pêche industrielle a été suspendue début 1981 pour reprendre fin 1983. De 1984 à 1987, les captures totales en mer ont été modestes : 320 tonnes, malgré des rendements initiaux très élevés.

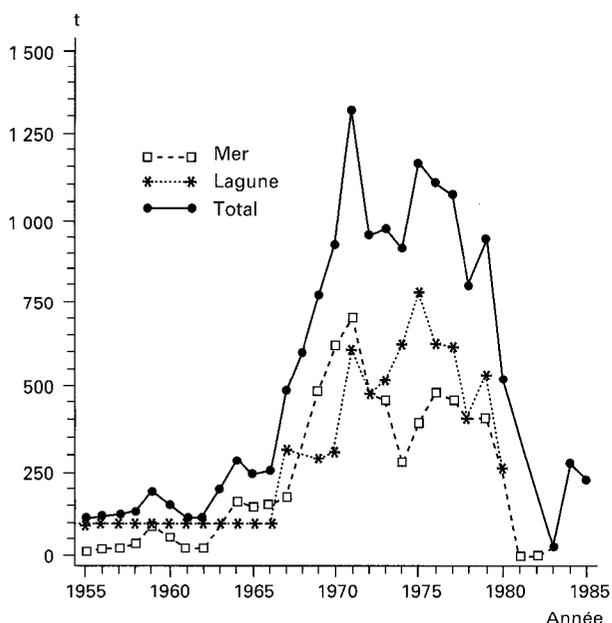


Figure 11
Évolution des captures totales de *Penaeus notialis* (d'après GARCIA, 1978).

⁽¹⁾ Toute installation fixe comporte une certaine appropriation foncière du terroir lagunaire. L'installation de pieux et de filets sur toute la largeur de la lagune constitue une gêne certaine pour les autres techniques de pêche artisanale. Les villages riverains acceptent cette installation dans la mesure où les pêcheurs béninois leur payent des redevances et qu'il s'agit de zones où les courants de marée sont notables et, de ce fait, rendent plus difficiles la mise en œuvre d'autres techniques.

À partir des résultats de 1973, GARCIA (1978) a montré que 55 % des crevettes qui devaient assurer le recrutement en mer étaient capturées avant leur sortie des lagunes. Il est ainsi raisonnable de penser que l'augmentation des captures lagunaires a influé sur le rendement en mer.

Le modèle d'exploitation doit tenir compte d'une combinaison des pêches artisanales lagunaires sur les juvéniles et des pêches industrielles dirigées vers les adultes en mer. Dans l'absolu, si l'on ne tient compte que de la valeur économique des captures, la meilleure solution consiste à supprimer totalement la pêche lagunaire. Cette mesure aurait pour conséquence tout à la fois d'améliorer le recrutement en mer (et donc des captures totales) et la valeur économique de la pêche, toutes les prises étant composées d'adultes. Dans cette hypothèse, la prise optimale serait de 1 260 tonnes. Une telle attitude n'est pourtant guère concevable dans la mesure où elle ne prend pas en compte les intérêts socio-économiques de la pêche artisanale lagunaire.

La solution raisonnable consiste à favoriser un équilibre entre les pêcheries. Plusieurs mesures peuvent être envisagées pour la pêche lagunaire :

- augmentation de la maille des filets fixes ;
- interdiction des filets traînants, destructeurs de formes juvéniles ;
- fermeture saisonnière de la pêche aux périodes de crue, époques où les crevettes migrantes sont particulièrement petites ;
- réglementation pour éviter une trop forte concentration des filets aux goulets d'étranglement où la capturabilité est fortement augmentée.

Il resterait en conclusion à interpréter la baisse simultanée des captures en mer et en lagune en 1980 (mauvais recrutement dû à de mauvaises conditions climatiques ?) et donc savoir si le potentiel précédemment défini de 1 000 à 1 200 tonnes est encore vraisemblable maintenant.

DISCUSSION

Les différents exemples d'exploitation présentés ci-dessus illustrent les diverses combinaisons entre ressources et techniques de pêche. Ces combinaisons sont souvent très spécialisées (un engin pour une espèce). Elles ne constituent cependant pas une caractéristique des pêcheries artisanales puisqu'on la retrouve aussi pour des pêches très industrialisées comme, par exemple, les thonidés tropicaux. La caractéristique essentielle est en fait la juxtaposition, à l'échelle d'un écosystème de taille relativement réduite, de stratégies variées et quelquefois de nature différente. Le tableau XV donne les grands traits schématiques de ces combinaisons pour la lagune Ébrié.

TABLEAU XV

Importance des captures (tonnes) par grands stocks lagunaires. Interaction stock-pêcherie pour la période 1978-1984 (abréviations, voir tableau II)

	Captures		Pêcherie					Remarques
	Min.	Max.	ST	SR	FPM	PNA	EP	
<i>Ethmalosa</i>	500	3 500	xx	xx	xx			captures de 1000 à 1500 t entre 1980 et 1984 (sauf 1982)
<i>Elops</i>	300	1 100		x	xx			captures en baisse régulière
<i>Sardinella</i>	100	500	xx					fonction de l'importance du stock côtier marin
<i>Chrysichthys</i>	300	500		x	x	xx	x	
Cichlidae	300	600		x			xx	
<i>Gerres</i>	50	300		x				stock certainement mal exploité

D'une manière générale, chaque groupe spécifique correspond à la composante principale d'une pêcherie : *E. lacerta* et filet à petites mailles, *Chrysichthys* spp. et palangre non appâtée, Cichlidae et épervier, par exemple. De façon similaire, chaque technique se développe en fonction d'une espèce cible. Deux exceptions majeures toutefois : l'une, spécifique, concerne l'ethmalose qui représente une part importante des captures pour les trois grandes techniques de pêche lagunaires (senne tournante, senne de rivage et filet à petites mailles) ; l'autre a trait aux sennes de rivage dont les captures sont multisécifiques et beaucoup plus variées que celles de tous les autres engins ; cela tient principalement à une mise en œuvre relativement aveugle de cette technique.

Les stratégies d'exploitation élaborées par les pêcheurs sont liées aux ressources (espèces cibles, abondance...) et aux pêcheries (nature des engins et mode de mise en œuvre), mais aussi à des contraintes socio-économiques (main-d'œuvre, marché...). Trois exemples illustrent ci-dessous des stratégies liées spécifiquement à l'évolution de la ressource, au mode de mise en œuvre de l'engin et au circuit de commercialisation :

— L'augmentation sensible du stock des sardinelles en mer entre 1977 et 1982 (et principalement de l'espèce *S. aurita*) a transformé l'activité des sennes tournantes basées à Vridi : déplacement important de l'effort vers le secteur maritime, recherche privilégiée en lagune des sardinelles au détriment des ethmaloses. Elles ne capturent ces dernières que lorsque les prises potentielles sont importantes. Il y a recherche des espèces au cours de la sortie de pêche et donc choix, c'est l'exemple type d'une pêche active. En conséquence, les variations de rendement d'une espèce ne sont pas forcément dépendantes de celles de son abondance.

— Un exemple des relations modes de mise en œuvre-stratégie de pêche peut être présenté à partir du cas des sennes de rivage. Le mode de pêche (lié à une taille de 1^{re} capture faible, une sélectivité faible et une absence de recherche d'espèces) explique la composition très large des captures en terme d'espèces ainsi que l'amplitude des phases exploitées. Les variations de rendement représentent alors les variations d'abondance des principales espèces.

Un calcul approché montre que la surface balayée annuellement par les sennes de rivage représente environ 10 fois la surface accessible (fig. 2). Les conséquences de cette stratégie d'exploitation de type aveugle s'observent autant dans les résultats des pêches des sennes (avec, en particulier, une diminution des tailles des individus capturés appartenant à des espèces sédentaires à faible pouvoir migratoire) que sur l'exploitation par d'autres techniques de ces secteurs lagunaires.

— Le troisième exemple permettant d'expliquer un changement de l'exploitation lagunaire se rapporte à l'écoulement des produits de la pêche : à partir de 1978-1980, un circuit de commercialisation frais sous glace effectué par camionnettes a été mis en place au départ des campements situés vers le canal d'Assagny. Dans un premier temps, ce système de commercialisation a remplacé l'ancien système utilisant la pinasse lagunaire, ensuite, grâce au succès de la commercialisation, il a favorisé le développement des captures (AMON KOTHAS, 1981 ; WEIGEL, 1989).

L'aménagement des pêches implique que les diverses stratégies mises en jeu soient prises en considération tant dans leurs dimensions biologiques (ressources) que techniques (pêcheries) ou humaines.

L'aménagement des pêches doit prioritairement prendre en compte la ressource que l'on veut exploiter. L'exploitation d'espèces démersales ou d'espèces pélagiques n'implique pas les mêmes techniques de pêche et n'impose pas les mêmes contraintes. Ces grandes catégories d'espèces se différencient à tous les niveaux de leur cycle bioécologique : fécondité, développement des stades larvaires et juvéniles, croissance, longévité, âge de première maturité, biotope... Le mode d'exploitation d'une espèce pélagique telle l'ethmalose (longévité faible, 1^{re} maturité à un an, fécondité très importante, stade larvaire pélagique, mobilité de l'espèce dans l'espace lagunaire, méconnaissance du devenir des adultes...) ne peut être comparable à celui d'une espèce démersale tel *T. jentinki* (longévité forte, 1^{re} maturité à deux ans, fécondité moyenne mais protection des larves et juvéniles, sédentarité...).

En ce qui concerne les pêcheries, les stratégies avec recherche active du poisson s'opposent totalement à celles sans recherche, qu'elles soient passives (filet à petites mailles) ou aveugles (senne de rivage).

Dans le premier cas, souvent les équipes de pêche réagissent directement aux variations d'abondance (saisonniers ou annuelles), soit en changeant de zones d'activité (migration vers d'autres lieux de pêche), soit en s'arrêtant de pêcher momentanément, le coût d'une sortie pouvant dépasser les gains espérés en période de faible rendement. Les engins à stratégie sans recherche continuent leur activité de pêche soit en exploitant d'autres stocks (stratégie de remplacement), soit en épuisant le milieu (stratégie de la terre brûlée). Le coût de mise en œuvre est proportionnellement plus faible que celui d'une équipe à recherche active : pas de motorisation et donc pas de frais de carburant, équipage de pêche non professionnel. L'opposition senne de rivage-senne tournante en lagune Ébrié décrit ces deux modes d'activité.

Bien entendu, et en matière de pêches artisanales plus encore, les dimensions sociologiques et économiques ne sauraient être oubliées : elles réclament une approche prioritaire. Ces aspects sont traités au chapitre IV-1 (contexte sociologique) et au chapitre IV-3 (aspects économiques). C'est la prise en compte de l'ensemble qui permettra de définir des conclusions globales.

Conclusion générale

Avec l'estimation des captures totales et spécifiques de poissons d'une part, de crustacés exploitables d'autre part, nous évaluerons l'importance relative en lagune Ébrié des pêches collectives et individuelles. Ces estimations de captures que nous proposons en conclusion doivent permettre de définir la productivité halieutique de chaque secteur lagunaire et ainsi d'observer l'évolution de celle-ci au cours de la période d'étude. Enfin nous situerons la place de l'exploitation de la lagune Ébrié par rapport à d'autres systèmes équivalents par l'intermédiaire de paramètres synthétiques tel le rendement à l'hectare.

CAPTURES TOTALES

Pêches collectives

Les tableaux XVI et XVII présentent les captures totales annuelles des sennes tournantes et de rivage.

C'est pour les sennes tournantes que l'information est la plus fiable sur la période la plus longue de 1975 à 1982. On connaît chaque année les PUE spécifiques et totales ainsi que l'effort de pêche. La pêcherie est extrêmement concentrée dans la région d'Abidjan (secteur III) et il n'y a donc pas lieu de faire d'extrapolation.

Les captures totales (fig. 12) montrent des tendances assez nettes : augmentation de 1975 à 1977, puis diminution entre 1977 et 1981 (en 1982, l'activité des sennes tournantes n'a pas couvert toute l'année). On ne peut cependant en déduire nécessairement une tendance à la surexploitation et (ou) une diminution d'abondance globale car les rendements globaux n'ont pas sensiblement varié entre 1975 et 1982 (tabl. VIII). L'évolution des captures totales reflète l'évolution de l'effort de pêche effectif en lagune qui se conclut par l'arrêt de ce type de pêche à partir de 1983.

TABLEAU XVI
Captures totales (tonnes) réalisées par les sennes tournantes en lagune Ébrié entre 1975 et 1982

	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
<i>Ethmalosa</i>	781	1 130	1 747	1 010	850	756	620	333
<i>Elops</i>	12	25	11	4	6	16	34	4
<i>Sardinella</i>	40	128	290	240	215	526	308	468
<i>Chloroscombrus</i>	19	60	143	50	50	40	25	40
<i>Engraulis</i>	1	195	142	21	40	92	13	41
Divers	39	37	37	25	179	83	56	37
Total	892	1 575	2 370	1 350	1 240	1 513	1 056	923

TABLEAU XVII

Captures totales (tonnes) réalisées par les sennes de rivage en lagune Ébrié entre 1977 et 1981

	1977	1978	1979	1980	1981
<i>Ethmalosa</i>	1 360	1 114	942	354	868
<i>Tilapia</i>	153	61	148	126	96
<i>Elops</i>	173	239	370	605	334
<i>Chrysichthys</i>	198	173	169	308	162
<i>Tylochromis</i>	230	218	254	217	133
<i>Gerres</i>	90	178	159	137	267
Divers	238	242	232	376	162
Total	2 442	2 225	2 274	2 123	2 022

Il n'en est pas de même si l'on considère les captures spécifiques : les captures totales de *Ethmalosa* diminuent plus rapidement et leur importance relative passe de 75 % à 50 % en 1980-1981 et moins encore en 1982. Les petits pélagiques marins constituent la deuxième cible des sennes tournantes.

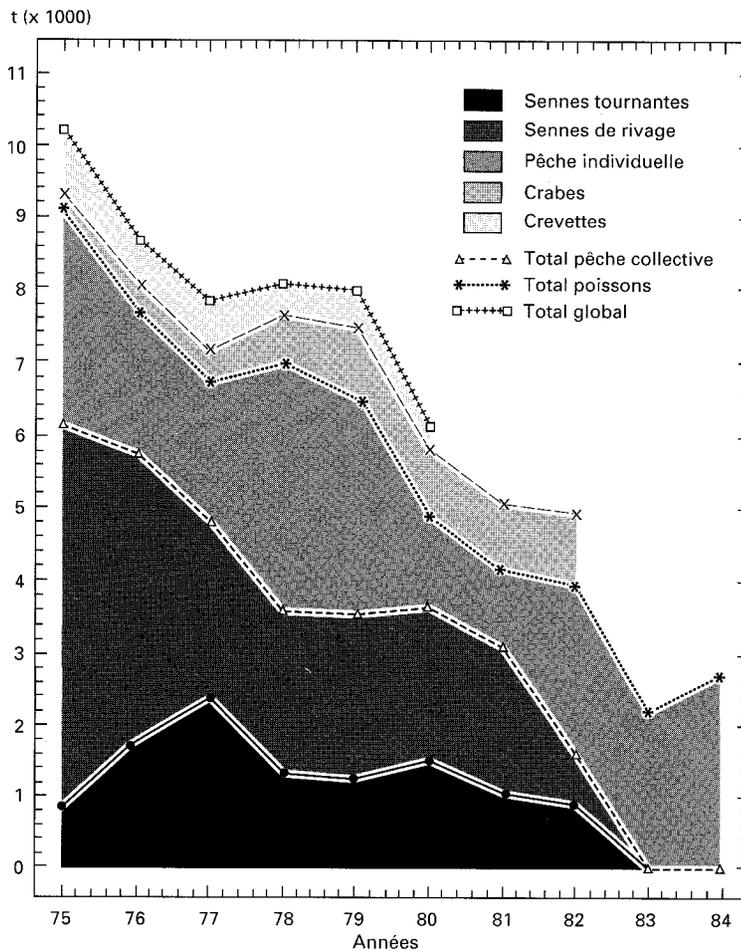


Figure 12

Captures totales, en milliers de tonnes, en lagune Ébrié (poissons et crustacés) (cf. tabl. XIX).

Les sennes de rivage exerçaient leur activité principalement en secteur V. Il en existe cependant dans d'autres secteurs (II et IV essentiellement). Nous avons donc extrapolé les résultats du secteur V en tenant compte d'un effort de pêche augmenté de 17 à 27 % suivant les années et de rendements identiques à ceux du secteur V (tabl. XVII et fig. 12). Ainsi que nous l'avons déjà signalé, les évaluations faites pour 1975 et 1976 dans nos premiers travaux (DURAND *et al.*, 1978 et 1982) surestimaient très probablement les captures totales effectuées par les sennes de rivage. Les valeurs corrigées restent cependant nettement supérieures à celles des années suivantes qui font preuve d'une stabilité tout à fait remarquable.

Cette stabilité des captures pondérales totales masque en fait des évolutions significatives : l'importance relative des ethmaloses diminue entre 1977 et 1980 : 56, 50, 41 puis 17 %. Il est intéressant de comparer 1979 et 1980 car les captures totales identiques correspondent à des compositions spécifiques nettement différentes : captures stables de Cichlidae (*Tilapia* spp. et *Tylochromis*) mais le déficit de *Ethmalosa* est compensé par l'augmentation des prises de *Elops* et de *Chrysichthys*. D'autre part, il y a une diminution significative des tailles des poissons capturés.

Les pêches individuelles

Il n'est pas aussi évident d'évaluer les captures totales dues aux engins individuels (*cf.* Estimation de l'effort de pêche et Rendements des principaux engins). Il y a d'abord l'extrapolation des résultats obtenus à l'ensemble des secteurs V et VI, puis, dans un deuxième temps, prise en compte des activités de pêches individuelles des secteurs II et IV. Le tableau XVIII donne les résultats globaux pour les secteurs V et VI. L'extrapolation à l'ensemble de la lagune (tabl. XIX) est donnée sous forme de fourchette du fait des incertitudes déjà évoquées plus haut.

- D'après ces résultats, la période de 1978 à 1984 peut schématiquement être divisée en trois parties :
- 1978-1979 : prises relativement élevées de la petite pêche (3 000 à 3 500 tonnes) avec prédominance des filets maillants à petites mailles qui assurent 75 à 80 % des captures. Importance des ethmaloses dans les captures totales (40 %), puis des *Elops* (20 %) et des *Chrysichthys* (10 %).
 - 1980-1981 : effondrement des prises qui passent à 1 000-1 200 tonnes avec une diminution relative de l'importance des filets à petites mailles. La raréfaction des ethmaloses dans le milieu semble être à l'origine de ce phénomène brutal. Légère diminution des prises en *Chrysichthys* et en *Elops* mais dans une proportion moindre que celles des ethmaloses.

TABEAU XVIII

Captures totales (tonnes) réalisées par les techniques individuelles dans les secteurs V et VI de la lagune entre 1978 et 1984

	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
<i>Ethmalosa</i>	1 034	1 112	61	57	548	359	769
<i>Elops</i>	714	278	118	169	300	208	289
<i>Chrysichthys</i>	146	267	152	115	231	351	267
<i>Liza</i>	166	61	45	36			44
<i>Tilapia</i>	65	75	61	97	84	101	214
<i>Tylochromis</i>	45	38	35	30	93	77	63
<i>Polydactylus</i>	98	107	141	77	80	70	52
<i>Pomadasys</i>	66						
<i>Trachinotus</i>	47	31	49	26	68	72	66
<i>Gerres</i>	32					42	22
Divers	119	326	263	189	329	343	341
Total	2 532	2 295	925	796	1 733	1 623	2 027

TABLEAU XIX

Données globales disponibles (exprimées en tonnes) sur l'exploitation des ressources vivantes
en lagune Ébrié entre 1975 et 1984

(* = résultat pour 5 mois de pêche ; les chiffres entre parenthèses correspondent à des valeurs incertaines)

	1975	76	77	78	79	80	81	82	83	84
Sennes tournantes	890	1 775	2 370	1 350	1 240	1 510	1 060	920	0	0
Sennes de rivage	(5 260)	(3 970)	2 440	2 225	2 270	2 120	2 020	690*	0	0
Pêche individuelle	(3 020)	(1 925)	(1 925)	3 165	2 870	1 160	995	2 165	2 030	2 530
				3 670	3 330	1 340	1 155	2 510	2 350	2 940
Total poissons	9 170	7 660	6 735	6 740	6 380	4 790	4 075	3 775	2 030	2 530
				7 245	6 840	4 970	4 235	4 120	2 350	2 940
Crevettes	780	600	665	400	540	260				
Crabes	200	400	400	650	850	950	900	1 000		
				7 790	7 770	6 000	4 975	4 775		
Total global	10 150	8 660	7 800	8 295	8 230	6 180	5 135	5 120		

— 1982-1984 : remontée des prises (plus de 2 000 tonnes) n'atteignant cependant pas le niveau initial de 1978-1979 et retour à la situation qui prévalait avant la crise et caractérisée par une prédominance des filets à petites mailles et un tonnage d'*Ethmaloses* représentant 40 % des captures.

Ensemble des pêcheries

Le tableau XIX regroupe les évaluations des captures individuelles et collectives. Trois pêcheries étaient clairement dominantes ; les filets à petites mailles, les sennes de rivage et les sennes tournantes représentent de 90 à 95 % des captures totales. L'incertitude sur les pêches individuelles entraîne bien entendu des hypothèses hautes et basses pour l'ensemble des captures.

Pour l'ensemble des pêches artisanales, les captures globales de poissons semblent avoir culminé, de 1975 à 1977, à 7 000-8 000 tonnes environ et l'on assiste ensuite à une diminution continue de la production jusqu'en 1981 où elle atteint la valeur estimée de 4 000 t (tabl. XIX et fig. 12). Celle-ci aurait sans doute augmenté en 1982 si la pêche collective avait été pratiquée normalement toute l'année. En 1983-1984, les pêches collectives sont interdites, la production totale diminue, et l'on note une reprise nette des pêches individuelles qui ne compensent pas toutefois l'absence des pêches collectives.

En ce qui concerne les captures de crabes *Callinectes*, le développement est spectaculaire puisque les quantités commercialisées (représentées par les débarquements à Dabou d'individus capturés dans les secteurs IV, V et VI) passent de 200 t en 1975 à 1 000 t en 1982, soit une augmentation moyenne de 22 % sur cette période. Il est d'ailleurs probable que les captures totales ont été sous-estimées car la plupart des mâles de *Callinectes* sont rejetés, seules les femelles étant commercialisées (PANTOUSTIER, comm. pers.). Cela contraste totalement avec les régressions des captures de poissons et de crevettes (tabl. XIX). Il faut cependant garder à l'esprit qu'il ne s'agit pas nécessairement d'une augmentation du stock de crabes mais peut être d'un transfert d'activité, les crabes devenant une ressource intéressante dans un contexte de diminution des autres ressources.

Le tableau XX présente les captures totales spécifiques entre 1978 et 1984. Les captures totales des espèces pélagiques (*Ethmalosa fimbriata* et *Elops lacerta*) diminuent régulièrement entre 1978 et 1984,

TABEAU XX
Captures totales (tonnes) pour les principales espèces (ou groupe d'espèces) capturées
en lagune Ébrié

	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
<i>Ethmalosa</i>	3 470	3 230	1 140	1 550	1 160	470	1 000
<i>Chrysichthys</i>	360	520	500	310	370	450	350
<i>Elops</i>	1 170	730	775	590	440	270	380
<i>Tilapia</i>	150	240	210	220	140	130	270

les résultats pour cette dernière année représentant seulement le tiers des captures enregistrées en 1978. À l'opposé, les captures d'espèces démersales et sédentaires restent stables malgré le changement de l'exploitation lagunaire.

Notons pour terminer que l'on peut situer les captures maximales à 9 000 à 10 000 tonnes (poissons et crustacés), chiffre atteint vers 1975-1977 et jamais retrouvé depuis : 5 000 à 6 000 tonnes vers 1980-1981 alors que toutes les pêcheries coexistaient encore, 3 000 à 4 000 tonnes en 1983-1984 en l'absence de pêches collectives.

PRODUCTIVITÉS

Le tableau XXI résume l'information sur les rendements par hectare de la lagune Ébrié au cours de la période étudiée. Le rendement annuel moyen de captures de poissons est d'environ 120-130 kg par hectare pour les années où pêche collective et individuelle se côtoient. L'estimation de ce rendement n'est plus que de 35-50 kg par ha après 1982. Exprimée pour l'ensemble des productions lagunaires (poissons et crustacés), sa valeur se situe aux alentours de 150-155 kg par ha avant 1980. Les rendements obtenus dans les trois grands secteurs étudiés ne contribuent pas de la même manière au rendement global :

- En secteur abidjanais (secteur III), le rendement observé est une fonction directe de l'effort de pêche des sennes tournantes et donc des stratégies de pêche qu'elles utilisent. Il faut cependant remarquer que ces rendements correspondent à des espèces dont la croissance s'est effectuée pour l'essentiel hors de cette zone lagunaire (espèces pélagiques soit côtières marines, soit lagunaires comme *E. firmibriata* qui passe une partie de son cycle bioécologique dans d'autres secteurs lagunaires). Cette forte productivité (300-600 kg par ha par an) est liée au renouvellement permanent de l'ichtyomasse de ce secteur.
- En secteur V, avant 1982, se côtoyaient techniques individuelles et collectives ; le rendement moyen augmente apparemment entre 1976-1977 et 1978-1979, cela reflète probablement une certaine sous-estimation des pêches individuelles en 1976-1977. Le rendement moyen entre 1975 et 1981 se situe plus probablement entre 170 et 200 kg par ha.
- En zone où la pêche individuelle est l'unique composante des activités de pêche, le rendement moyen annuel est stable autour de 40 à 60 kg à l'hectare. Il s'agit d'abord des rendements observés au niveau du secteur VI quelle que soit la période d'étude (1976-1977, 1978-1979 et 1983-1984), puis de ceux du secteur V après l'arrêt de la pêche collective (1983-1984), qui s'avèrent très inférieurs à ceux de la période précédente (tabl. XXI). Faute de données, on ne peut analyser l'évolution des rendements des secteurs V et VI après 1984.

En 1983-1984, le rendement moyen en poissons en lagune Aby est proche de 215 kg par ha par an (CHARLES-DOMINIQUE, 1988). La situation de la lagune de Grand-Lahou est l'homologue de celle de la lagune Ébrié après 1982 (pas de pêche collective, activité des pêcheurs individuels plus ou moins professionnalisée suivant les villages et campements). Avant 1982, ces trois lagunes ivoiriennes présentaient

TABLEAU XXI
Rendements en kilos par hectare de la lagune Ébrié (surface en ha)

	Secteurs			Total	Commentaires
	III	V	VI		
Surface	4 000	19 800	9 100	56 600	
1976-77	400-600	130-150	40-50	120-135	Augmentation entre 1976 et 1977 de l'effort de pêche des sennes tournantes en secteur III
1978-79	310-360	170-200	70	115-125	Diminution de l'effort de pêche des sennes tournantes en secteur III
1983-84	-	60-80	45-65	35-50	Arrêt de la pêche collective

des systèmes d'exploitation différents : présence-absence de pêche collective, professionnalisation plus ou moins forte des techniques individuelles, sectorisation ou non des zones de pêche.

En élargissant à l'ensemble des lagunes du golfe de Guinée, il est possible de compléter ces divers schémas d'exploitation. Le lac Togo — exploitation uniquement assurée par des techniques individuelles, mais avec un taux d'exploitation très fort — a une productivité en poissons de l'ordre de 160 kg par ha et par an (LAË *et al.*, 1984). D'autres exemples de productivité lagunaire peuvent être calculés pour les plans d'eaux saumâtres du sud du Bénin. Il s'agit d'une part des lacs Nokoué et de Porto Novo (145 km²), d'autre part du lac Ahémé (85 km²). Avant 1970, de nombreux acadjas étaient exploités sur ces lagunes, la productivité du milieu était alors proche d'une tonne à l'hectare (WELCOMME, 1971). Le début des années 1970 marque l'arrêt de l'exploitation intensive de ces acadjas. En 1976, la productivité moyenne est comprise entre 340 kg par ha (lac Nokoué et Porto Novo) et 610 kg par ha (lac Ahémé) (WELCOMME, 1979). Ces dernières valeurs, très élevées, reflètent en fait une augmentation de la productivité par rapport à l'écosystème naturel pour lequel les rendements devraient se situer autour de 200 à 250 kg par ha, rendements déjà très importants pour un écosystème aquatique.

Pour conclure, nos observations nous amènent à penser que la lagune Ébrié n'a jamais été exploitée de manière optimale — au sens de la production maximale soutenue — étant donné les rendements moyens obtenus. Cette conclusion est déjà étayée pour la période 1977-1981 et elle est encore plus évidente à partir de 1982. Avant cette date, seuls deux secteurs présentaient des valeurs de productivité forte :

- le secteur III, avec 300 à 600 kg par ha et par an. Ces valeurs ressemblent à celles des lagunes béninoises ; enrichissement du milieu, ici, du fait de l'importation de poissons venant d'autres systèmes écologiques, là, par mise en place d'acadjas ;
- le secteur V par son mode d'exploitation de type professionnel avant 1982, avec des rendements annuels de 170 à 200 kg par ha.

On peut aussi remarquer qu'un rendement moyen comme celui observé en secteur VI (50-60 kg par ha et par an), confirme à nouveau l'hypothèse, déjà évoquée, du non-professionnalisme des pêcheurs individuels de la lagune Ébrié. Après l'interdiction de pêche pour les sennes en 1982 (CHARLES-DOMINIQUE, 1984b), il apparaît évident que le système d'exploitation autorisé n'est pas optimal en terme halieutique pour un milieu lagunaire tropical.

Cette situation est liée à la sectorisation de l'exploitation qui résulte de dynamique sociologique beaucoup plus que de la productivité potentielle des diverses zones de la lagune. Ce diagnostic halieutique ne prétend pas, évidemment, avoir une valeur générale et il renvoie à la discussion de la notion

d'exploitation « optimale » qui peut prendre de nombreuses acceptions, éventuellement contradictoires (cf. V-2). Il est en effet possible qu'une exploitation extensive de l'ensemble de la lagune par les pêches individuelles conduise à une gestion correcte de la ressource (taille plus élevée pour certaines espèces, valeur économique plus importante...) et à une disparition des conflits, tous résultats très appréciables, même si les captures totales — correspondant à un rendement moyen de 60 à 70 kg par ha — diminuent notablement.

Les lagunes tropicales se présentent comme des milieux à productivité potentielle forte (KAPETSKY, 1984), riches en poissons autant qu'en crustacés. Une bonne gestion de ces milieux peut privilégier les intérêts soit économiques, soit bioécologiques ou encore sociologiques, mais l'aménagement des pêches, en particulier pour la lagune Ébrié (cf. V-2), doit de toute façon prendre en considération les différents aspects de ce milieu complexe multi-espèces, multi-engins et multistratégies.

RÉFÉRENCES

- ALBAREI (J.J.), 1987.— Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 281-310.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1981.— La consommation de poisson frais en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 12 (2) : 1-27.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1982.— Biologie, écologie et pêche de *Tylochromis jentinki* (Cichlidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Thèse 3^e cycle, Univ. de Bretagne Occidentale, Brest, 156 p.
- BRIET (R.), 1965.— La pêche en lagune Ébrié. Orstom, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 2 vol., 104 et 120 p., *multigr.*
- BRIET (R.), 1975.— La pêche dans la région de Dabou. Orstom, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 166 p., *multigr.*
- BRIET (R.), GERLOTTO (F.) et GARCIA (S.), 1975.— La pêche artisanale en lagune Ébrié : résultats préliminaires. Orstom, NDR, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 10/75, 20 p., *multigr.*
- CANTRELLE (I.), CHARLES-DOMINIQUE (E.), N'GORAN YA (N.) et QUENSIERE (J.), 1983.— Étude expérimentale de la sélectivité de deux sennes tournantes et coulissantes (maillage 25 mm et maillage mixte 14-25 mm) en lagune Aby (Côte-d'Ivoire). Rapport pour la FAO (Projet Fida), juin 1983, 36 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1984a.— Évaluation des ressources et réglementation des pêches d'une lagune côtière de Côte-d'Ivoire : la lagune Aby. In : J.M. Kapetsky et G.Lasserre (Eds), Management of coastal lagoon fisheries. *Stud. Rev. GFCM* 61 (1) : 233-251.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1984b.— Pour un plan d'aménagement des pêches lagunaires en Côte-d'Ivoire. Orstom, NDR, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 4/84, 13 p., *multigr.*
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1984c.— La pêche artisanale en lagune Aby (Côte-d'Ivoire). Analyse des prises et de l'effort de pêche (1980-1981). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 15 (1-2) : 19-53.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1988.— La pêche artisanale en lagune Aby - Côte-d'Ivoire - Statistiques de pêche 1982-1987. 126 p., *multigr.*
- DOUCET (F.), CHAUVET (C.), GILLY (B.) et MEURIOT (E.), 1985.— Aménagement des pêches lagunaires en Côte-d'Ivoire. Ft:GCP/INT/398/NOR, 178 p.
- DURAND (J.R.), AMON KOTHIAS (J.B.), ÉCOUTIN (J.M.), GERLOTTO (F.), HIÉ DARÉ (J.P.) et LAË (R.), 1978.— Statistiques de pêches en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : 1976 et 1977. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (2) : 67-114.
- DURAND (J.R.), ÉCOUTIN (J.M.) et CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Les ressources halieutiques des lagunes de Côte-d'Ivoire. SCOR/IABO/Unesco, Bordeaux, France, 8-14 sept. 1981 : Proceedings of an international symposium on coastal lagoons, *Oceanologica Acta* : 227-284.
- ÉCOUTIN (J.M.), 1983a.— Évolution récente de la pêche collective en lagune Ébrié. NDR, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 1/83, 7 p., *multigr.*
- ÉCOUTIN (J.M.), 1983b.— Les palangres maliennes non appâtées des lagunes ivoiriennes. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (1) : 31-56.
- ÉCOUTIN (J.M.), 1992.— Dynamique des flottilles en pêche artisanale. L'exemple des sennes tournantes de Côte-d'Ivoire. Orstom, *Études et thèses*, 208 p.
- ÉCOUTIN (J.M.) et BERT (A.), 1981.— Statistiques de la pêche collective. Lagune Ébrié 1978-1979. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 7 (1) : 1-17.
- ÉCOUTIN (J.M.) et DELAHAYE (M.), 1989.— Les sennes tournantes de Vridi (Lagune Ébrié - Côte-d'Ivoire). Caractéristiques générales du métier. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 17 : 59-77.

- ÉCOUTIN (J.M.), DELAUNAY (K.) et KONAN (J.), 1993.— Les pêches artisanales maritimes. In : P. Le Lœuff, É. Marchal, J.B. Amon Kothias (éd.), Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, Orstom : 537-549.
- ÉCOUTIN (J.M.) et MÉNÉZO (M.), 1986.— Analyse de la chaîne de traitement des débarquements des pêches artisanales. Orstom, NRD, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 41 p., *multigr.*
- ÉCOUTIN (J.M.), MÉNÉZO (M.) et BERT (A.), 1985.— Codages et programmes de saisie de la pêche artisanale. Orstom, NDR, Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, 02/85, 38 p., *multigr.*
- GARCIA (S.), 1976.— Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*Penaeus duorarum notialis* Perez-Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *Trav. Doc. Orstom*, 79, 271 p.
- GARCIA (S.), 1978.— Bilan des recherches sur la crevette rose *Penaeus duorarum notialis* de Côte-d'Ivoire et conséquences en matière d'aménagement. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (1) : 1-41.
- GERLOTTO (F.), HEM (S.) et BRIET (R.), 1976.— Statistiques de pêches en lagune Ébrié (année 1975). *Cent. Rech. Océanogr., Abidjan, Sér. Stat. 2* : 1-27.
- GERLOTTO (F.), 1979.— Biologie de *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte-d'Ivoire. III - Étude des migrations en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (2) : 3-41.
- KAPETSKY (J.M.), 1984.— La pêche dans les lagunes côtières du monde entier : rendements et autres caractéristiques. In : J.M. Kapetsky et G.Lasserre (Eds), Management of coastal lagoon fisheries. *Stud. Rev., GFCM 61 (1)* : 97-140.
- LAË (R.), 1982.— Premières observations sur la pêche en lagune de Grand-Lahou. *Mém.DEA d'océanographie, Brest*, 30 p., *multigr.*
- LAË (R.), 1992.— Les pêcheries artisanales lagunaires ouest-africaines : échantillonnage et dynamique de la ressource et de l'exploitation. Orstom, *Études et thèses* : 201 p.
- LAË (R.), ALBARET (J.J.) et DURAND (J.R.), 1991.— Contresens possibles et nécessaire pluridisciplinarité : l'exemple des ethmaloses de la lagune Ébrié. In : J.R. Durand, J. Lemoalle et J. Weber (éd.), La Recherche face à la pêche artisanale. *Symp. Int. Orstom-Iremer, Montpellier, France, 3-7 juillet 1989, Paris, Orstom, II* : 723-735.
- LAË (R.), FAGGIANELLI (D.J.) et FAGGIANELLI (E.), 1984.— La pêche artisanale individuelle sur le système lagunaire togolais : description des pêcheries et estimation de la production au cours d'un cycle annuel. Orstom, Lomé, 76 p., *multigr.*
- LAË (R.) et HIÉ DARÉ (J.P.), 1989.— Les statistiques des petits métiers de la pêche en lagune Ébrié (1978-1984). *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 12 (1) : 13-42.
- LAUREC (A.) et LE GUEN (J.C.), 1981.— Dynamique des populations marines exploitées. 1 : Concepts et modèles. *Rapp. Sci. Tech.*, 45 : 118 p.
- LEGENDRE (M.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Suitability of brackishwater Tilapia species from Côte-d'Ivoire for lagoon aquaculture. I- Reproduction. *Aquat. Living Res.*, 2 : 71-79.
- L'HOMME (F.) et VENDEVILLE (P.), 1993.— La crevette rose *Penaeus notialis*. In : P. Le Lœuff, É. Marchal, J.B. Amon Kothias (éd.), Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, Orstom : 489-520.
- SURGY (A. N. DE), 1965.— Les pêcheurs de Côte-d'Ivoire. T. 1- Les pêcheurs maritimes, 224 p., T. 2- Les pêcheurs lagunaires, 143 p., CNRS-CNDCHFAN.
- VERDEAUX (F.), 1981.— L'aizi pluriel. Chronique d'une ethnie lagunaire de Côte-d'Ivoire. Thèse 3^e cycle, EHESS, Paris, 301 p.

- VERDEAUX (F.), 1986.— Du pouvoir des génies au savoir scientifique. Les métamorphoses de la lagune Ébrié. *Cah. Études Afric.*, 26 (1-2) : 145-171.
- WEBER (J.) et FONTANA (A.), 1983.— Pêches et stratégies de développement. Discours et pratiques. Orstom, Cent. Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye, 11 p., *multigr.*
- WEIGEL (J.Y.), 1983.— La commercialisation du poisson en pays lagunaire ivoirien. Orstom, *Études et Thèses*, 138 p.
- WELCOMME (R.L.), 1971.— Rapport au gouvernement du Dahomey sur l'évolution de la pêche intérieure, son état et ses possibilités. Rep. FAO/UNDP (TA), (2938), 97 p.
- WELCOMME (R.L.), 1979.— Les pêches continentales d'Afrique. Doc. Occas. CPCA (7), 77 p.

LES CIRCUITS ET LES STRATÉGIES DE COMMERCIALISATION DES PRODUITS DE LA PÊCHE

Jean-Yves WEIGEL

Introduction

La méconnaissance de l'ensemble de la filière halieutique en Côte-d'Ivoire justifiait d'une part le choix de l'étude d'un segment de la filière (production ou transformation et commercialisation), d'autre part une focalisation spatiale sur une région ⁽¹⁾.

En effet, il n'existait pas en 1982 d'études socio-économiques systématiques et exhaustives sur l'ensemble de la filière et *a fortiori* sur un segment de celle-ci : seule était disponible une littérature grise, essentiellement consignée dans des rapports d'identification ou d'évaluation de projets reposant sur des enquêtes très rapides (la faiblesse de leur support tant quantitatif que qualitatif s'expliquant par l'absence d'un véritable travail de terrain). Il en allait autrement pour les études d'anthropologie sociale et historique de la pêche ou de géographie humaine régionale : dans le premier cas, le travail de VERDEAUX mené chez les Aïzi de la lagune Ébrié reposait sur un véritable travail de terrain (VERDEAUX, 1981) et, dans le deuxième cas, le travail de BERRON offrait une analyse régionale très utile pour des études thématiques cadrées sur la région lagunaire (BERRON, 1984).

⁽¹⁾ Cet article s'inspire d'une étude relative à la commercialisation du poisson en pays lagunaire ivoirien menée entre 1982 et 1985 (cf. WEIGEL, 1989).

Le choix d'un segment de filière s'est tout naturellement imposé. Situé à la confluence des différents systèmes de production, la commercialisation du poisson en région lagunaire requièrerait une approche des problèmes méthodologiques, ainsi que des stratégies spécifiques mises en œuvre par les populations concernées pour s'adapter aux caractéristiques de la ressource halieutique (renouvelable et généralement non appropriée, souvent migrante et très périssable, et dont l'abondance peut être très fluctuante). Cependant, à une approche qui aurait masqué les relations structurelles et dynamiques véritablement explicatives des systèmes de commercialisation halieutiques et des interrelations entre les différents niveaux de la filière, on a substitué une étude des phénomènes économiques (tels que l'intégration verticale de la filière halieutique ou la formation des prix et des marges), enrichie par des références à la stratification sociale, à la différenciation ethnique ou aux relations de parenté. Sur le plan méthodologique, nous avons cherché à combiner une approche qualitative par le biais de monographies retraçant le contenu réel des phénomènes étudiés et une approche plus quantitative prenant en compte un échantillon représentatif des unités de base et de leurs comportements.

Isoler une région lorsqu'on étudie le processus de commercialisation d'un produit vivrier a généralement un caractère factice puisqu'il existe très rarement un réel cloisonnement qui justifierait cette démarche. À titre d'exemple, le champ d'action des commerçant(e)s s'approvisionnant en région lagunaire est évidemment élargi à d'autres régions. D'une manière générale, les négociant(e)s en poissons irriguent la quasi-totalité de la Côte-d'Ivoire et débordent même des frontières puisque des quantités importantes sont acheminées vers les pays voisins. Cependant, même en l'absence de cloisonnement géographique des circuits commerciaux, cette délimitation est inévitable et légitime la détermination d'une aire la plus homogène possible : la région lagunaire connaît une relative homogénéité géographique, une forte polarisation des circuits commerciaux vers Abidjan, mais également, à partir des sociétés d'importation et des marchés de gros de cette ville, une redistribution par un faisceau de circuits vers l'ensemble du pays et vers les pays avoisinants. En fait, cette région à l'échelle de la Côte-d'Ivoire représente la principale zone de débarquement des produits de la pêche de transformation, de transaction et de consommation de ceux-ci. Relativement au thème qui nous intéresse, on peut définir cette région comme s'étendant d'ouest en est de Fresco à la frontière du Ghana, englobant Abidjan, et limitée au nord par les villes de Guirry, Sikensi, Anyama, Alépé et Aboisso (fig. 1).

La région lagunaire, avec la mégapole d'Abidjan, est la région où l'on consomme par habitant le plus de poissons en Côte-d'Ivoire. Cette région est caractérisée par une bonne pénétration du tissu rural et urbain par les circuits commerciaux. Ainsi, même en milieu rural, la consommation du poisson est largement développée puisqu'on peut y estimer sa part dans la consommation de protéine animale à 56 %, 68 % à Abidjan (d'après G. DURUFLE, 1984). Cette diffusion, témoin de la vitalité des circuits commerciaux, est rendue possible grâce à la prédilection des lagunaires et des Abidjanais pour le poisson fumé qui peut être conservé et stocké facilement. Une estimation de la consommation à l'échelle de la région confirme que, en équivalent frais, c'est environ 70 % du poisson qui est consommé fumé (tabl. I).

Ce sont les importations de poisson qui assurent, à l'échelle régionale, l'essentiel de l'approvisionnement. À l'échelle nationale, les importations, qui se sont développées à partir des années 1970 (elles ne représentaient que 3 600 tonnes en 1969) pour atteindre le chiffre record de 110 000 tonnes en 1981, ont tendance à stagner ces dernières années, vraisemblablement en raison de la baisse du revenu moyen urbain par tête.

Quant aux captures de la pêche industrielle, elles fournissent 15 % de la consommation régionale. Il s'agit de produits de la pêche chalutière qui représente elle-même près de 70 % du total dont la quasi-totalité est maryée en frais sur l'agglomération abidjanaise (espèces démersales à haute valeur commerciale). Il s'agit également des produits de la pêche sardinière, dont, à l'inverse, près de 90 % sont fumés et dont seul un tiers est distribué sur la région lagunaire.

Notre quantification des circuits commerciaux nous a permis d'estimer que la pêche piroguière maritime représentait 7 % des quantités totales consommées en région lagunaire. Le village de Vridi situé dans l'agglomération abidjanaise fournit plus de la moitié des quantités commercialisées de la pêche maritime

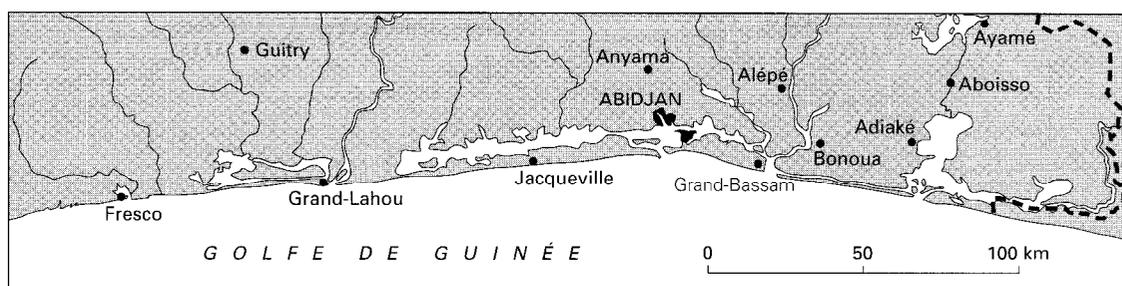


Figure 1
Carte de situation.

artisanale de Fresco à Assinie, essentiellement de petits pélagiques à faible valeur marchande et qui sont en quasi totalité fumés.

Soumises à une forte variabilité (surexploitation localisée, conflits sociaux ayant entraîné l'interdiction des sennes en lagune Ébrié), les quantités capturées par la pêche lagunaire peuvent être estimées, en 1985, entre 10 000 et 15 000 tonnes par an, dont plus de 80 % sont consommées dans la région essentiellement, sous forme fumée (près des trois quarts en équivalent frais).

Les quantités commercialisées de poissons de la pêche fluvio-lacustre ou d'aquaculture sont marginales par rapport aux autres sources. C'est moins vrai du poisson séché ou fumé en provenance du delta central du Niger (Mali) qui représentait 4 % de la consommation totale régionale en équivalent frais (tabl. I).

Ainsi apparaît l'hétérogénéité de l'approvisionnement en poisson de la région lagunaire, qui conduit à différencier le poisson selon qu'il s'agit d'importations ou de captures de la pêche sardinière, industriel ou piroguière, satisfaisant une demande populaire, ou qu'il s'agit de produits de la pêche chalutière, lagunaire ou fluvio-lacustre, qui satisfait une clientèle plus aisée dès que l'on quitte les points de débarquement.

À ces différentes catégories correspond une première classification des circuits commerciaux, qui passe par l'identification spatiale de ces circuits généralement locaux et segmentés. Cette identification est la condition de la compréhension de la formation des prix et en particulier des stratégies commerciales des différents acteurs.

TABLEAU I
Estimation, par type de poisson, de la production, des importations et de la consommation selon le mode de présentation (année 1984, en tonnes)

	Consommation régionale (en équivalent frais)	Consommation régionale en poisson fumé, séché (en équivalent frais)	Consommation régionale en poisson frais et crustacés
Pêche industrielle	13 270	4 610	8 760
Pêche maritime artisanale	6 000	4 560	1 440
Pêche lagunaire	9 960	6 780	3 180
Pêche fluvio-lacustre	900	530	370
Importations (congelé)	50 000	37 500	12 500
Importations (Mali)	3 000	3 000	-
Total	83 230	56 980	26 250

Sources : DPML, CRO, SEDES, Orstom.

Les circuits commerciaux en région lagunaire

Les estimations de la consommation indiquent que le poisson lagunaire joue un rôle secondaire dans l'approvisionnement des populations de la région. Une quantification des flux commerciaux corrobore cette constatation. La diversité des sources d'approvisionnement va de pair avec une multiplicité des circuits qui nécessite la définition de critères de caractérisation tels que la nature du produit, c'est-à-dire le type de poisson et son mode de présentation (poisson décongelé et fumé, poisson lagunaire frais...), la dimension spatiale du circuit, les agents et les quantités concernées.

La distinction des circuits principaux et secondaires, celle des rythmes saisonniers ainsi que le degré de segmentation des circuits et le rôle joué par les marchés à la confluence des circuits nécessite évidemment de les identifier et de les quantifier. À l'échelle régionale, le principal circuit est celui qui a pour origine la zone portuaire d'Abidjan puisque celle-ci concentre plus de 80 % du total des débarquements de la région (poisson congelé importé, poisson de la pêche industrielle et poisson de la pêche piroguière de Vridi), le reste des débarquements étant très décentralisé et fourni par les captures de la pêche lagunaire ou celles de la pêche piroguière du cordon littoral de Fresco, à la frontière du Ghana. Les principaux lieux d'échange seront la criée du port d'Abidjan et les marchés de gros de Treichville (rue 16 et marché lagunaire), de Dabou, d'Adiaké et Mowa (Aby est). En exceptant le cas du poisson congelé débarqué au port, deux circuits seulement drainant des flux significatifs mais qui restent marginaux ont une origine extrarégionale : celui en provenance du delta intérieur du Niger (Mali) et celui en provenance du lac de Kossou (retenue de barrage de la Bandama).

TYPE DE POISSON ET IDENTIFICATION DES CIRCUITS

La distribution du poisson congelé — comme c'est le cas pour l'ensemble de la pêche industrielle — est caractérisée par une bonne diffusion à Abidjan ainsi que dans l'ensemble des villes secondaires de la région, mais également par l'absence de grands axes. Sa bonne diffusion a été facilitée par la multiplication des chambres froides, à l'initiative des principales sociétés d'importation ou de simples entrepreneurs : il existe des chambres froides à Aboisso, Alépé, Bonoua, Grand-Bassam, Bingerville, Dabou et Anyama, sans oublier celles de l'agglomération abidjanaise. À partir de la zone portuaire, il existe donc un faisceau de circuits qui ne permettent cependant pas de mettre en relief de grands axes de distribution, et ce d'autant que le fumage (qui représente les trois quarts en équivalent frais des quantités congelées commercialisées) n'est pas réalisé dans des cités de fumage spécialisées comme c'est le cas pour le poisson des pêches maritimes ivoiriennes piroguière et industrielle. Pour l'essentiel, le fumage est pratiqué dans les cités d'Attécoubé, de Williamsville et de Port-Bouët. De même, en aval du fumage, il n'y a pas de concentration des quantités fumées vers un marché de gros qui aurait une fonction de redistribution, mais plutôt une vente au détail sur tous les marchés d'Abidjan, principalement ceux d'Adjamé, Yopougon, Abobo, Attécoubé, Port-Bouët, Adjoufou, Treichville et Koumassi. En simplifiant, on peut dire que les quantités congelées sont fumées et consommées sur place.

Trois des principaux circuits de commercialisation du poisson de la pêche industrielle ont comme points de départ prioritaires la criée du port. Le premier circuit qui concerne la part marquée en frais du poisson de chalut est très diffus puisque dirigé vers les marchés de détail d'Abidjan. Le deuxième circuit concerne le tiers du total des captures des sardiniers ainsi qu'une fraction du poisson de chalut destinée à être fumée. Elles sont acheminées par la lagune vers la cité de fumage de Vridi, surnommée Zimbabwe. Un troisième circuit draine le restant des captures des sardiniers, par voie terrestre, vers les fumoirs de la route de Grand-Bassam situés entre Port-Bouët et Gonzagueville (cf. I-2, fig.4) On peut signaler enfin un flux représentant entre 5 et 10 % de l'ensemble des débarquements de thon et destiné à alimenter, en frais ou en fumé essentiellement, les marchés d'Abidjan.

Le marché de gros de Treichville est l'aboutissement des segments de circuits de commercialisation du poisson fumé de la pêche industrielle ivoirienne : pour ce poisson, la quasi-totalité des quantités commercialisées transite par le marché dit de Chicago, sis rue 16 à Treichville.

Le village de Vridi, situé à l'ouest du canal, connaît la plus forte concentration de pêcheurs qui exerçaient en mer et en lagune jusqu'en 1985 et qui, actuellement, ont reporté leur effort de pêche de la lagune vers la mer. À l'échelle régionale, bien qu'ils n'aient pas été quantifiés, les flux des campements de pêche, côté mer, situés à l'ouest du bac et détournés vers Dabou et Abidjan par route, ou bien ceux des campements situés entre Port-Bouët et Assinie et détournés vers Grand-Bassam et Abidjan, sont bien inférieurs à ceux originaires de Vridi à destination des marchés de Treichville (marché lagunaire ou marché de Chicago). À partir de Vridi, 40 % des quantités commercialisées (poisson fumé) sont dirigées vers Chicago. Le reste est dirigé vers le marché lagunaire de Treichville qui apparaît comme un marché de semi-gros où viennent s'approvisionner les revendeuses officiant sur les marchés d'Abidjan mais d'où sont absents, contrairement à Chicago, les grossistes de l'intérieur du pays et leurs moyens de transport. De même, le surplus de poisson de la pêche maritime piroguière est acheminé soit vers Bonoua et Grand-Bassam par la partie orientale du cordon littoral, soit vers Dabou pour les surplus des produits des campements du rivage alladian, soit vers Guilty ou Divo pour ceux originaires du rivage avikam ou enfin vers Lakota et Gagnoa pour le poisson de mer pêché à Fresco.

Pour le poisson de lagune, toujours fumé sur place, comme pour le poisson débarqué au port ou à Vridi, il n'existe pas de transfert de matière première vers des cités de fumage ni de matière transformée vers les marchés de gros. En exceptant les ventes sur l'eau et les transactions au débarcadère, le premier segment de circuit qui draine des flux significatifs est donc celui qui relie les points de débarquement aux premières aires de concentration significatives, soit les marchés de gros de Dabou, Adiaké, Mowa (Aby est) et Treichville. Par ordre d'importance, un premier circuit draine par pinasse le poisson fumé des campements et villages de pêche de la partie occidentale de la lagune Ébrié vers Dabou, un deuxième circuit permet d'évacuer le poisson fumé des lieux de débarquement de la lagune Aby vers Adiaké, un troisième relie les campements d'Aby est et de la lagune Tendo vers Mowa, enfin un quatrième circuit original, puisqu'il concerne le poisson frais, unit par voie routière les campements de pêche du sud-ouest de la lagune Ébrié au marché lagunaire de Treichville (Abidjan).

Parallèlement à ces circuits principaux, il existe un faisceau de circuits secondaires qui ont comme point de départ la multitude de points de débarquement aussi bien en lagune Ébrié, Aby ou de Grand-Lahou. Les flux secondaires court-circuitent les grands centres de regroupement que sont les marchés de gros lagunaires pour aller directement vers les marchés de détail plus en aval, ou se dirigent vers les marchés de gros, mais sans emprunter les grands circuits que nous avons présentés.

CIRCUITS PRINCIPAUX ET CIRCUITS SECONDAIRES : L'EXEMPLE DE LA LAGUNE ÉBRIÉ

Comme en lagune Aby, la pêche lagunaire a connu un essor important dans les années 1970 avec l'accroissement de la pêche aux grands filets (sennes tournantes et sennes de plage). Cependant, la multiplication des grands filets a entraîné, en lagune Ébrié, de nombreux conflits entre utilisateurs d'engins individuels (filets maillants, lignes, etc.) et ceux d'engins collectifs (cf. IV-1 et 2). Ces conflits violents ont abouti, de fait, à l'arrêt progressif, dès 1982, de la pêche aux grands filets, puis à son interdiction officielle début 1985 (WEIGEL, 1986) et ont entraîné à court terme une perte annuelle de production de l'ordre de 3 200 tonnes. En 1985, la production de la lagune Ébrié, limitée à celle des engins individuels, a pu être estimée à 4 000 tonnes.

Ces incidents qui concernaient la pêche proprement dite ont évidemment eu des répercussions sur les quantités commercialisées et les modalités de commercialisation. Celles-ci restent caractérisées, en premier lieu, par la prédominance des flux commerciaux de poisson fumé et le rôle central joué par le marché de Dabou, en deuxième lieu par le développement du maréyage en frais à partir de la partie occidentale de la lagune Ébrié (rive sud) vers le marché de la gare lagunaire de Treichville. Les principales conséquences de la diminution des débarquements sur le marché de Treichville ont été le développement du maréyage en provenance du lac de Kossou mais également le tarissement des flux de poisson lagunaire fumé en provenance de Vridi.

Deux marchés spécialisés restent à la confluence des circuits de poisson de lagune (celui de Dabou et celui de la gare lagunaire de Treichville, l'après-midi) et deux marchés polyvalents reçoivent des quantités plus ou moins importantes de poisson lagunaire en provenance de la lagune Ébrié (le marché de la rue 16 à Treichville et celui de la gare lagunaire, le matin). À côté de ces flux principaux, cinq flux secondaires importants peuvent être identifiés qui aboutissent aux marchés de Grand-Bassam, Bingerville, Adjamé, etc.

Vers Dabou convergent de l'ouest de la lagune cinq lignes de pinasse (AKA, 1982) qui permettent de desservir les principaux villages alentour. C'est ce mode de transfert qui explique l'importance du marché de Dabou presque exclusivement alimenté par voie lagunaire, si l'on excepte quelques paniers de poisson fumé provenant de Grand-Lahou ou de Cosrou et des crevettes fraîches ou fumées provenant du secteur de Songon par voie routière. Les modalités de commercialisation du poisson sont adaptées à celles de la pêche, eu égard à l'atomicité des points de débarquement. Celle-ci est très marquée en Ébrié ouest (entre Tiémé et Assagny sur la rive sud, Assagny et Nigui-Saff sur la rive nord), zone d'élection de la pêche individuelle. À l'opposé, elle est moins marquée en Ébrié centre-ouest (de Nigui-Assoko à Dabou, sur la rive nord, et surtout de Tiémé à N'Goyem, sur la rive sud) où l'existence de grands filets à la date de l'enquête induisait, malgré leur multiplication, une concentration relative des points de débarquement. Mais la contrepartie de cet état de fait est une inadéquation au maréyage du poisson frais liée à un mode de transport lent et aléatoire. La structure des débarquements explique que 85 % du poisson, en équivalent frais, est acheminé fumé.

À partir de 1983, les débarquements de poisson accusent une forte baisse (les débarquements de cette année atteignaient la moitié de ceux de 1976). C'est surtout le poisson frais qui a accusé la baisse relative la plus importante, phénomène lié à l'essor du marché de la gare lagunaire de Treichville. En 1983, les débarquements de poisson fumé en équivalent frais représentaient 1 200 tonnes contre 200 tonnes de poisson frais et 1 200 tonnes de crabes.

L'aire de redistribution du poisson fumé peut être délimitée comme un demi-cercle d'un rayon de 200 kilomètres puisque cette aire absorbe 60 % du poisson fumé en provenance de Dabou (Abidjan ne représentant que 8 % du total l'année de l'enquête) ; au-delà de cette aire, le poisson fumé est acheminé vers le pays bété, gouro et baoulé. Quant au poisson frais, 35 % des débarquements étaient acheminés vers le marché de la gare lagunaire de Treichville, 25 % vers les autres marchés abidjanais et les 40 % restants étaient consommés sur Dabou.

Vers le marché de la gare lagunaire de Treichville est drainé un flux de poisson frais originaire du sud-ouest de la lagune d'Assagny à N'Goyem. Situé pendant plusieurs années à proximité de la gare lagunaire de Treichville, ce marché a été transféré début 1984 à une centaine de mètres plus à l'est. En dépit de sa localisation précaire, il manifeste un dynamisme certain, à tel point que, contrairement à Dabou, d'une année sur l'autre les quantités de poisson qui y sont débarquées augmentent. Mais sa principale caractéristique est d'être le théâtre d'activités complètement distinctes le matin et l'après-midi : en effet, le matin on vend surtout du poisson fumé débarqué par pinasse, en provenance de Vridi principalement, et l'après-midi du poisson frais qui arrive sur le marché par voie routière et dans une moindre mesure par voie lagunaire (AMON KOTHAS, 1981). L'après-midi, les quantités de poisson frais de lagune commercialisées représentent le double de celles de Dabou. C'est une meilleure valorisation des produits frais qui explique que ce marché draine un flux aussi important de poisson frais dont la source est la même que celle des flux de Dabou, c'est-à-dire la partie occidentale de la lagune Ébrié et accessoirement Grand-Lahou ainsi qu'un circuit court de commercialisation (évacuation par camionnette du sud-ouest de la lagune Ébrié vers Abidjan via le bac de Jacquerville). Cependant, le phénomène le plus marquant sur ce marché est le développement d'un circuit de commercialisation, en frais, du poisson du lac de Kossou qui permet de masquer à Treichville la diminution de l'approvisionnement en poisson lagunaire.

Les marchés de gros de la rue 16 et de semi-gros de la gare lagunaire de Treichville (le matin) réceptionnaient du poisson fumé en provenance de Jacquerville, Dabou et Grand-Lahou pour le premier marché (500 tonnes en 1983), de Vridi quasi exclusivement pour le deuxième.

La réorientation de l'effort de pêche de la lagune vers la mer à la suite de l'interdiction des sennes en lagune en 1985, a, semble-t-il, considérablement réduit les flux de poisson lagunaire fumé en provenance de Vridi, au bénéfice des flux de poisson de mer pêché par la flotte piroguière.

Il n'en est pas de même au marché de la rue 16, marché qui, à la différence de ceux de Dabou ou d'Adiaké, n'est pas spécialisé dans un seul type de poisson. Rappelons que ce marché est approvisionné essentiellement par voie routière, mais également par voie lagunaire (poisson marin fumé de Vridi) et par charrette à bras (poisson marin fumé de Zimbabwe) et que l'existence d'une forte capacité de stockage permet aux acheteurs en gros une certaine régulation de la demande : grâce aux possibilités de conservation et de stockage du poisson fumé et à la régularité des camions d'expédition, les capacités d'évacuation n'ont pas d'influence radicale sur les prix. Le caractère saisonnier de l'activité du marché est lié à la principale source d'approvisionnement, le poisson marin, et joue un rôle déterminant dans la fixation du prix du poisson lagunaire.

Principalement, cinq flux secondaires peuvent être distingués en lagune Ébrié, d'est en ouest :

- à destination de Grand-Bassam, un flux originaire de l'embouchure de la Comoé de la lagune Ouladine et des campements situés entre la baie de Vitré et Grand-Bassam ;
- vers Bingerville, un flux originaire des campements et villages des lagunes Aghien et Potou ;
- à destination d'Adjamé, un flux qui concerne les prises des pêcheurs bozo de Bingerville ;
- à l'ouest de la lagune, un autre flux qui aboutit provisoirement au marché de troc de Karié ;
- un dernier flux, tout à fait marginal, à destination de Dabou, est constitué de quelques paniers de poisson fumé et, éventuellement, au fur et à mesure que l'on se rapproche de la ville, de poisson frais pêché dans les villages de la rive nord de Tiegba à Dabou et acheminé vers cette dernière par voie routière.

Les stratégies commerciales

L'étude des circuits commerciaux lagunaires permet d'identifier deux types de circuits interdépendants dotés chacun de stratégies commerciales propres à leurs différents acteurs : les sociétés d'importations et les revendeuses du secteur « informel ». Cette stratification est assez répandue en Afrique de l'Ouest (Couty, 1973, 1978).

LA STRATÉGIE DES SOCIÉTÉS D'IMPORTATION

Le circuit commercial d'importation de poisson est globalement à tendance oligopolitistique, à forte intensité capitalistique et à haut niveau technologique. À titre d'illustration, en 1983, les quatre sociétés les plus importantes de la place commercialisaient 55 % du volume total de poisson, soit 40 000 tonnes, et réalisaient un chiffre d'affaires de 13,5 milliards FCFA. De même, depuis les années 1980, l'ensemble du secteur est soumis à une restructuration permanente et à un processus de concentration : ainsi en 1986, trois sociétés seulement se partageaient 60 % du marché (d'après les statistiques d'importation de la Direction des pêches maritimes et lagunaires). Maîtrisant par le contrôle de l'information les principaux oléas et les avantages comparés des différents espaces nationaux, connaissant des progrès continus de productivité grâce à l'efficacité de leur gestion, disposant d'un produit très concurrentiel qui bénéficie de l'écart de productivité entre pêche hauturière et pêche artisanale, ces grandes sociétés assurent en volume et à bas prix l'essentiel de la demande intérieure ivoirienne et particulièrement celle de la région lagunaire ainsi qu'une relative stabilité de l'approvisionnement en poisson.

Ces sociétés choisissent de s'allier au secteur commercial dit informel pour atteindre le consommateur final, soit en assurant uniquement le tout premier stade de la commercialisation, soit en ne prenant en charge que la livraison du poisson congelé vers les chambres froides de l'intérieur. Ce sont les commerçant(e)s, qui font fonction de relais entre ce secteur commercial moderne et le consommateur, qui révèlent ainsi, au-delà de la dualité apparente des circuits, une véritable interdépendance.

Cette interdépendance, dans le cas du poisson importé, s'appuie sur la nécessité d'une transformation artisanale du poisson (fumage) pour répondre aux exigences de la demande. La vitalité du circuit informel, relais des sociétés d'importation, a empêché un processus d'absorption de ce type de circuit par celui plus capitalistique situé en amont.

LES STRATÉGIES DES ACTEURS DU CIRCUIT INFORMEL

Dans la mesure où nous n'avons pas observé de distorsions significatives entre l'offre et la demande, le circuit autochtone de commercialisation du poisson n'est régi que par la concurrence.

Cependant il a été possible de repérer certaines pratiques influençant la fluidité de l'offre de poisson. L'objectif de ces pratiques est de réguler l'offre en restreignant l'accès à la commercialisation ou bien en limitant et en monopolisant les quantités offertes. Elles s'établissent le plus souvent en vertu d'affiliations ethniques ou lignagères et portent directement et préférentiellement sur les quantités plutôt que sur les prix.

Lors des transactions commerciales, il est difficile de saisir l'impact, sur la formation des prix, des affinités, voire même des exclusives, établies selon un critère ethnique. Cependant, en limitant l'accès à la fonction commerciale et donc en restreignant l'aspect concurrentiel de l'ensemble du marché, elles ouvrent la porte aux tentatives de régulation de l'offre et donc indirectement des prix. Les affinités inter- ou intraethniques apparaissent à toutes les étapes de la commercialisation (en particulier entre pêcheurs et revendeuses ou entre grossistes et détaillants). L'analyse des transactions selon le critère ethnique aux différentes étapes de la commercialisation révèle une endogénéité ethnique des échanges très marquée, ainsi que des affinités préférentielles interethniques. À titre d'exemple, les transactions commerciales sur le marché de Grand-Bassam indiquent, d'une part que cette endogénéité ethnique des échanges est particulièrement remarquable entre pêcheurs et revendeuses fanti (ou entre grossistes et détaillantes nzima ou bété), d'autre part que les affinités préférentielles interethniques sont particulièrement fortes entre grossistes aboure ou agni et détaillantes nzima ou bien entre pêcheurs ahouan-mina originaires du Togo et du Ghana oriental et revendeuses pla-pedah originaires du Bénin. En fait, ces affinités s'ordonnent selon l'appartenance à une aire géographique ou culturelle commune.

C'est par la limitation volontaire de quantités débarquées ou bien par des restrictions de l'accès au marché, ou encore par la monopolisation des quantités disponibles que s'exprime, le plus fréquemment, la régulation de l'offre.

Les associations informelles de commerçantes, lorsqu'elles existent comme à Vridi ou sur la route de Bassam (de Port-Bouët à Dieudonné), décrétaient elles-mêmes une autolimitation des approvisionnements, le plus souvent en couplant l'exigence d'un tour de marché par commerçante et l'instauration d'une quantité maximale par revendeuse. L'objectif de ces pratiques étant d'éviter un effondrement des cours. À titre d'exemple, citons le cas des fumeuses revendeuses de Vridi qui se sont scindées en groupes représentant chacun un quartier (Blakito, Fahonou, Emankondji, Dolevi, Kocoutché, Sassouvi) ayant le monopole des livraisons de Vridi au marché de gros de Treichville rue 16. Citons également le cas des fumeuses de poisson de la route de Bassam qui limitaient l'apport par vendeuse à vingt paniers et qui instauraient un jour de marché par quartier : le lundi c'était les revendeuses du quartier « camp militaire », le mardi celles du quartier « derrière Wharf », le mercredi celles de Port-Bouët proprement dit, le jeudi celles d'Adjoufou et de Jean-Folly, le vendredi et le samedi celles de Gonzagueville, le dimanche celles de Dieudonné et d'Anani.

Le moyen privilégié du contrôle de l'accès au marché est l'appropriation des stands. Cette appropriation n'a évidemment aucun fondement légal mais nous avons pu constater au marché de Grand-Bassam qu'elle reflétait une réalité incontournable. Bien plus que la fonction d'une rente, puisque le coût de la location reste négligeable par rapport aux chiffres d'affaires des revendeuses non propriétaires, cette appropriation symbolise un contrôle de l'accès au marché et donc des quantités offertes, même si la régulation induite est moins efficace que celle présentée précédemment puisqu'elle ne s'accompagne pas d'une quantité maximale autorisée par revendeuse.

La monopolisation des quantités disponibles vise à assurer un approvisionnement suffisant et régulier aux commerçant(e)s. Cela peut se réaliser en contrôlant le processus de production par le biais d'investissements dans les activités de pêche elles-mêmes ou plus simplement par un système de créances détenues sur les agents en amont ou en aval du circuit. Le premier cas a été observé à Vridi, où certaines transformatrices commerçantes ont opéré des prises de participation sur une partie ou la totalité des unités de pêche avec, comme contrepartie à cet apport en capital, l'obtention du monopole de la commercialisation des unités de pêche concernées et des profits substantiels par le biais de ristournes. Le deuxième cas a été observé au marché de gros de Treichville : il fait la force des grossistes haoussa qui mettent à la disposition de leurs fournisseuses (fumeuses de poisson industriel, d'origine éwé) un fonds de roulement. Ils disposent ainsi d'un approvisionnement captif, sans profits financiers directs liés à ces prêts.

Conclusion :

Difficultés méthodologiques et reconstitution de la filière

L'étude des circuits commerciaux et des stratégies commerciales a révélé de nombreuses difficultés méthodologiques, telles que la détermination et la caractérisation des circuits, l'évaluation de l'impact des affinités (voire même des exclusives) établies selon le critère ethnique sur la formation des prix.

Les difficultés méthodologiques rencontrées lors de notre étude de terrain, absence de données de base ou connaissance superficielle des relations structurelles entre les différents agents impliqués tout au long des circuits de commercialisation, nous ont amené à douter de la pertinence d'une approche plus générale. Néanmoins, les caractéristiques (complexité, diversité) de la commercialisation des produits en Afrique subsaharienne valident le type de démarche que nous avons suivie. Ces caractéristiques se retrouvent globalement lors de l'étude des systèmes de production artisanale halieutique marine, lagunaire ou fluvio-lacustre.

À notre avis, les recherches futures en socio-économie des pêches pourraient, tout en gardant la même approche et la même échelle spatiale (la région lagunaire), se focaliser, dans un premier temps, sur les systèmes de production halieutiques tant marin que lagunaire. Par exemple, et toujours en référence aux stratégies mises en œuvre par les pêcheurs, ces études pourraient analyser les effets de la généralisation de la rémunération à la part des facteurs de production, les interrelations entre les différents niveaux de la filière ou bien encore mesurer l'impact des flux migratoires.

Une fois cette étape franchie, qui révélerait l'interdépendance entre les différents segments de la filière, il serait possible de reconstituer l'intégralité de la filière et de mettre l'accent sur l'interdépendance entre les secteurs informel et industriel. Il s'agirait alors d'explicitier cette interdépendance et, notamment, de déterminer la contribution du secteur informel à la croissance industrielle. Cette démarche nous impose d'aborder les modalités de l'accumulation des unités de production, transformation et commercialisation « informelles », de la stabilité et de la flexibilité de l'emploi qu'elles induisent et de l'émergence de technologies intermédiaires qu'elles suscitent.

RÉFÉRENCES

- AKA (K.), 1982.— L'évolution des transports lagunaires dans la région d'Abidjan. Mém. maîtrise, Univ. Paris-X, 124 p.
- AMON KOTHAS (J.B.), 1981.— La consommation du poisson frais en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanog. Abidjan*, XII (2) : 31 p.
- BERRON (H.), 1984.— Tradition et modernisme en pays lagunaire de Basse Côte-d'Ivoire. Éd. Ophrys, 266 p.
- COUTY (P.), 1973.— Différences de niveau technologique et circuits commerciaux africains. *Cah. Orstom, Sér. Sci. Hum.* X (4) : 311-320.
- COUTY (P.), 1978.— Évolution économique et fonction commerciale. *Cah. Orstom, Sér. Sci. Hum.*, XV (3) : 281-304.
- DURUFLÉ (G.), 1984.— La consommation de poisson en Côte-d'Ivoire en 1979. SEDES, 38 p. *multigr.*
- DURUFLÉ (G.), 1984.— Évolution et répartition des revenus en Côte-d'Ivoire. SEDES, 62 p. *multigr.*
- LECAILLON (F.), 1976.— L'artisanat du poisson : Vridi et la cité de fumage. Univ. d'Abidjan, 161 p.
- VERDEAUX (F.), 1981.— L'aïzi pluriel. Chronique d'une ethnie lagunaire de Côte-d'Ivoire. Thèse 3^e cycle, Paris, EHESS, 301 p.
- WEIGEL (J.Y.), 1986.— Considérations sur l'aménagement des pêcheries de quelques lagunes du Golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Ghana, Togo, Bénin). Actes de la conférence internationale sur les pêches, Univ. de Québec-Rimouski, Canada, du 10 au 15 août, 1045-1053.
- WEIGEL (J.Y.), 1989.— La commercialisation du poisson en pays lagunaire ivoirien. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 138 p.

L'AQUACULTURE LAGUNAIRE

Saurin HEM, Marc LEGENDRE, Loïc TRÉBAOL, Adou CISSÉ,
Ziriga OTÉMÉ et Yann MOREAU

Introduction

L'aquaculture est une technique d'élevage qui n'existe pas dans la tradition du continent africain. Son introduction, vers le milieu du siècle, doit beaucoup à la découverte des performances aquacoles du groupe « *Tilapia* »⁽¹⁾. Il s'agissait essentiellement d'une pisciculture en étang d'eau douce et donc en milieu fermé. De nombreux centres de recherche et de formation ont été créés (SATIA, 1988), au sein de programmes de développement visant à la promotion de la pisciculture en milieu rural. Cette période est aussi marquée par une diffusion et un transfert de ce « poisson miracle » vers d'autres continents. À travers le monde, l'élevage des tilapias a connu très vite des progrès et un essor spectaculaires, la recherche ayant fortement contribué à ce développement. De nos jours, l'élevage des tilapias est devenu une véritable industrie pour certains pays, en Asie essentiellement, tels que Taïwan, les Philippines, la Thaïlande... mais aussi Israël (PULLIN, 1988).

Après 40 ans de tentatives, le bilan du développement sur l'ensemble du continent africain est peu satisfaisant et la pisciculture des tilapias reste toujours une activité marginale (CIFA, 1976). L'absence de tradition aquacole en Afrique est très souvent présentée comme la cause de cet insuccès. Mais en réalité, pour le monde rural, la pisciculture n'est qu'une activité économique accessoire. Comparée à l'agriculture, à la culture vivrière ou à l'aviculture, la pisciculture en Afrique est en effet souvent perçue comme plus difficile, économiquement aléatoire et peu rentable.

⁽¹⁾ Dans la suite du texte *Tilapia* pourra être utilisé comme un nom commun passé dans la langue courante (des tilapias) pour désigner l'ensemble des Cichlidae concernés par l'élevage aquatique. *Tilapia* étant bien entendu un genre *stricto sensu*.

En Côte-d'Ivoire, la pisciculture a été introduite vers les années quarante par l'administration coloniale. L'option retenue était une pisciculture à tendance intensive car reposant sur une alimentation artificielle. La justesse de ce choix a pu être confirmée dans des stations de recherches et de production d'alevins. Cependant son transfert en milieu rural s'est heurté à une succession de contraintes (LAZARD, 1986) :

- prolificité du tilapia qui engendre une surpopulation suivie de nanisme ;
- si cette contrainte est surmontée (par isolation des sexes ou par stérilisation), la nécessité de nourrir les poissons reste toujours mal perçue et inadaptée dans un contexte rural africain (difficultés d'approvisionnement régulier en aliments, dualité entre nourrir les poissons ou nourrir sa propre famille) ;
- si ces deux contraintes sont surmontées, le coût de production demeure trop élevé par rapport au pouvoir d'achat des populations.

Hormis quelques cas de réussite, cette situation orienta la pisciculture en milieu rural de plus en plus vers des technologies d'élevage extensif où la nourriture pour le poisson n'est plus un intrant indispensable. Il en résulte une plus grande autonomie pour les éleveurs, mais avec des niveaux de production plus faibles par unité de surface.

L'aquaculture lagunaire, sur l'ensemble du continent, a été tentée ultérieurement. Les premiers plans de développement ne sont en effet signalés qu'après les années 1970 (DADA, 1976; IBRAHIM, 1976; SINGH, 1976). Cependant globalement, très peu d'actions ont été entreprises alors que les lagunes constituent de vastes zones aquacoles potentielles.

Les débuts de l'aquaculture lagunaire en Côte-d'Ivoire ont été marqués par des tentatives d'introduction d'espèces allochtones : les crevettes en enclos en 1971 à Azuretti (Grand-Bassam) et *Oreochromis niloticus* en cage en 1975 à Mopoyem (Dabou) (MAGNET et KOUASSI, 1978) et en 1979 à Bagpo (Jacqueville). L'inadaptation des espèces introduites a abouti à des échecs et à l'abandon de ces projets. Compte tenu de ces difficultés, le choix s'est porté sur l'élevage d'un mâchoiron autochtone (*Chrysichthys nigrodigitatus*) en enclos lagunaires. Cet élevage est basé sur un concept d'**optimisation de l'exploitation du milieu naturel** (structures *in situ* : enclos lagunaires) **par des espèces autochtones**.

Contrairement à la pisciculture des tilapias, l'aquaculture du mâchoiron dans des enclos lagunaires est de type intensif, où l'alimentation est un élément fondamental de la production. Dans cette stratégie, il existe une grande similitude entre l'aquaculture du mâchoiron et l'aviculture du poulet : l'espèce n'est qu'un élément biologique utilisé pour la transformation et la valorisation des sous-produits agro-industriels.

La réussite de cette aquaculture de transformation repose sur trois éléments :

- maîtrise du cycle de production en grande quantité de fingerlings (équivalents des poussins), correspondant à la fabrication des « transformateurs » ;
- mise au point d'aliments performants réalisés à partir des matières premières adaptées aux exigences de l'espèce élevée, correspondant à l'optimisation de la transformation des sous-produits agro-industriels ;
- définition d'un système d'élevage (enclos) écologiquement proche du biotope naturel de l'espèce à élever, afin de minimiser les risques d'inadaptation et de mortalité.

Toutes ces recherches s'articulent autour d'un concept unique : l'adaptabilité au sens large de la filière d'élevage au contexte local.

C'est de l'ensemble des connaissances acquises sur les milieux saumâtres de Côte-d'Ivoire (bioclimatologie, écologie et aquaculture) que découle la concrétisation du projet d'aquaculture lagunaire qui avait été envisagé dès 1975 par les autorités ivoiriennes.

Le choix du mâchoiron est lié en premier lieu à la relative rareté de cette espèce noble, très demandée par les consommateurs ivoiriens. Il existe de ce fait un marché pour les poissons produits.

Dans le cadre d'une prospection du potentiel aquacole des poissons lagunaires, quatre autres espèces ont été retenues puis étudiées : les tilapias lagunaires *Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*, un silure, *Heterobranchus longifilis* et une carangue, *Trachinotus teraia*.

Dans le texte ci-après, un bilan de l'état actuel des recherches sur chacune de ces espèces sera présenté.

Une conclusion générale discutera du rôle que pourrait jouer l'aquaculture lagunaire en Côte-d'Ivoire. En outre, elle tirera les leçons des expériences, des méthodologies d'approche et des recherches ivoiriennes en aquaculture dans le contexte africain. Enfin, elle évoquera les programmes de recherches prioritaires pour la prochaine phase du développement de l'aquaculture lagunaire en Côte-d'Ivoire.

Le mâchoiron, *Chrysichthys* spp. (Bagridae)

L'appellation de « mâchoiron » regroupe l'ensemble des trois espèces du genre *Chrysichthys* rencontrées dans les lagunes ivoiriennes : *C. maurus*, *C. nigrodigitatus*, et *C. auratus*. La systématique de ce genre fit l'objet de nombreux travaux parmi lesquels on peut citer ceux de DAGET (1954), de DAGET et LUIS (1965), de RICH (1981). Ce dernier a justifié la réhabilitation de *Chrysichthys maurus* (Cuv. et Val., 1839) à la place de *Chrysichthys walkeri*.

La distinction entre *Chrysichthys maurus* et *C. auratus* n'est pas toujours aisée car, pour des individus de taille comparable, les différences morphologiques interspécifiques sont minimales alors que la variabilité intraspécifique peut être très grande en particulier selon les saisons. La distinction de ces deux espèces avec *C. nigrodigitatus* est plus aisée du fait de la plus grande taille de celui-ci et de sa coloration plutôt gris argenté, alors que celle-ci tend au jaunâtre chez *C. maurus* et *C. auratus*.

Les trois espèces, toutes euryhalines, colonisent largement les lagunes saumâtres avec toutefois une préférence pour les eaux oligo- et mésohalines (salinité variant de 0 à 20 g . l⁻¹).

Les mâchoirons, poissons benthiques, se nourrissent principalement au stade adulte de débris organiques et d'invertébrés : larves d'insectes (chironomes, diptères), de crustacés planctoniques, de mollusques, en particulier le bivalve *Corbula trigona* présent en abondance dans le benthos (FAGADE et OLANIYAN, 1973 ; IKUSEMIJU et OLANIYAN, 1975 ; ZABI, 1982). En revanche les juvéniles, jusqu'à la taille de 15 cm, semblent se nourrir essentiellement de zooplancton (KONAN, 1983).

Les *Chrysichthys* sont des espèces robustes résistant bien aux manipulations et capables de supporter momentanément de faibles tensions partielles en oxygène.

Chrysichthys maurus

En milieu naturel, *C. maurus* a une croissance relativement lente, il atteint environ 12 cm (soit 25 g) en un an (AMON KOTHIAS et DIA, 1977).

DIA (1982) a montré que lorsqu'il est élevé en étang à une densité de 3 poissons au m² et nourri avec un aliment artificiel à 33 % de protéines brutes, *C. maurus* passe de 11 g à 200 g en 12 mois. Des résultats similaires avaient été obtenus sur des poissons élevés en bassin (VAN OPSTAL et COTON, 1981) et en enclos (Projet pilote de développement..., 1984).

C. maurus peut se reproduire à partir de l'âge de 10 mois. La taille du plus petit individu mature en lagune Tendo, secteur oriental de la lagune Aby, est de 9 cm (N'GORAN, 1988) alors qu'elle est de 11 cm dans les cours d'eau ivoiriens (ALBARET, 1982).

En milieu naturel, la reproduction de *C. maurus* est saisonnière. Des ovocytes de petit diamètre (100-150 µm) peuvent être observés dès le début de la grande saison des pluies (soit en avril-mai). L'arrivée des eaux douces continentales et la baisse de la température de l'eau (passant alors à 26-29 °C) semblent avoir une influence prépondérante sur le début du processus de reproduction de cette espèce. L'activité de ponte commence en juin et s'étale jusqu'en novembre-décembre. Pendant la saison sèche, à partir de janvier, les couples encore en reproduction sont rares, sauf en zones oligohalines où l'influence des eaux continentales est encore sensible. Pour l'accouplement et le dépôt des œufs, cette espèce recherche des anfractuosités (rochers, bois morts, bambous...). Les parents restent généralement dans le nid avec les alevins jusqu'à la résorption de leur vésicule vitelline. Le dimorphisme sexuel est très marqué : le mâle mature se reconnaît par une tête plus large et la femelle par un embonpoint de l'abdomen et un renflement de la papille urogénitale. La fécondité relative est de l'ordre de 15 à 20 ovocytes par gramme de poids de femelle. Une même femelle ne produit qu'une seule ponte chaque année.

En élevage, l'induction de la ponte par traitement hormonal a été tentée. Des traitements par HCG (hormone gonadotrope chorionique humaine) ont donné des résultats satisfaisants (PHAM et HIRIGOYEN, 1979) ou médiocres avec seulement 31 % de réponses (VAN OPSTAL, comm. pers.). Ces résultats paraissent contradictoires, mais dans les deux cas la maturité initiale des ovocytes n'a pas été déterminée. Selon Van Opstal, l'induction par injection d'extraits hypophysaires de femelle de *C. maurus* semble apporter de meilleurs résultats avec sur 68 % d'obtention de ponte.

En 1979, une méthode d'induction de la ponte par simulation des conditions naturelles de reproduction fut élaborée au CRO d'Abidjan. Des couples matures sélectionnés ont été maintenus en eau douce à 27 °C et confinés dans des tubes en PVC (substitués aux réceptacles naturels de ponte). De nombreuses pontes ont pu être ainsi obtenues (DIA *et al.*, 1986). L'élevage de cette espèce, qui a été abandonné par la suite en raison de sa croissance médiocre (DIA *et al.*, 1986), a permis de mettre au point les techniques de reproduction, d'alevinage et de grossissement qui ont été appliquées à *Chrysichthys nigrodigitatus* dont le potentiel aquacole est apparu par la suite bien meilleur.

Chrysichthys auratus

La biologie de *C. auratus* semble très proche de celle de *C. maurus* mais avec une croissance nettement inférieure. Cette espèce ne présente donc aucun intérêt aquacole.

Chrysichthys nigrodigitatus

En milieu naturel, *C. nigrodigitatus* atteint 18 cm (longueur à la fourche) en un an, 24 cm en deux ans et 30 cm en trois ans (DIA, 1975). Des études menées par VAN OPSTAL et COTON (1981) ont montré qu'élevé en bassin il mettait onze mois pour passer de 15 g (11 cm) à 250 g (26 cm). Des croissances identiques ont été observées en élevage en enclos (HEM, 1982).

À l'état sauvage, *C. nigrodigitatus* se reproduit en général à partir de la taille de 33 cm (3 ans d'âge) avec un comportement analogue à celui de *C. maurus* (recherche de réceptacle de ponte par le couple). La fécondité relative de cette espèce est voisine de celle de *C. maurus*. OTÉMÉ (1993) donne comme moyenne une valeur de 15 ovocytes par gramme de poids de femelle, avec des valeurs extrêmes de 6 et 24. KOUASSI (1973) a estimé pour sa part une fécondité relative de 24 ovocytes par gramme de poids corporel.

Ce rapide panorama des connaissances sur la biologie des *Chrysichthys* rend compte des motivations qui ont conduit à recentrer l'effort de recherche sur *C. nigrodigitatus* au détriment de *C. maurus* et de *C. auratus*, dont les croissances sont plus faibles. En outre, *C. nigrodigitatus* est un des poissons les plus appréciés en Côte-d'Ivoire où il présente une très bonne valeur commerciale (WEIGEL, 1989). Depuis 1979, les travaux de recherche réalisés au CRO ont porté plus particulièrement sur la reproduction de cette espèce qui conditionne toute possibilité de production à grande échelle. Cet effort a permis, en 1984, à la station de Layo, d'obtenir une centaine de pontes de bonne qualité ; résultat régulièrement reproduit les années suivantes.

REPRODUCTION DE *C. nigrodigitatus* EN MILIEU D'ÉLEVAGE

En 1980, les trois premières pontes issues d'individus sauvages stabulés en enclos lagunaire à Layo ont permis de constituer le premier stock de géniteurs nés en captivité. Ces derniers commencèrent à se reproduire massivement à partir de 1984 (fig. 1). Un transfert vers le développement s'est alors amorcé et les premières pontes de production à l'écloserie de Jacquville ont été obtenues en 1987.

Reproduction pendant la saison normale

Deux méthodes simulant les conditions naturelles ont été expérimentées, à savoir :

- le « mariage forcé » (HEM, 1986) qui consiste à confiner dans un tube fermé, à l'obscurité, un mâle et une femelle proche de la maturité ;
- la reproduction des couples en liberté dans un bassin disposant de réceptacles de ponte ouverts.

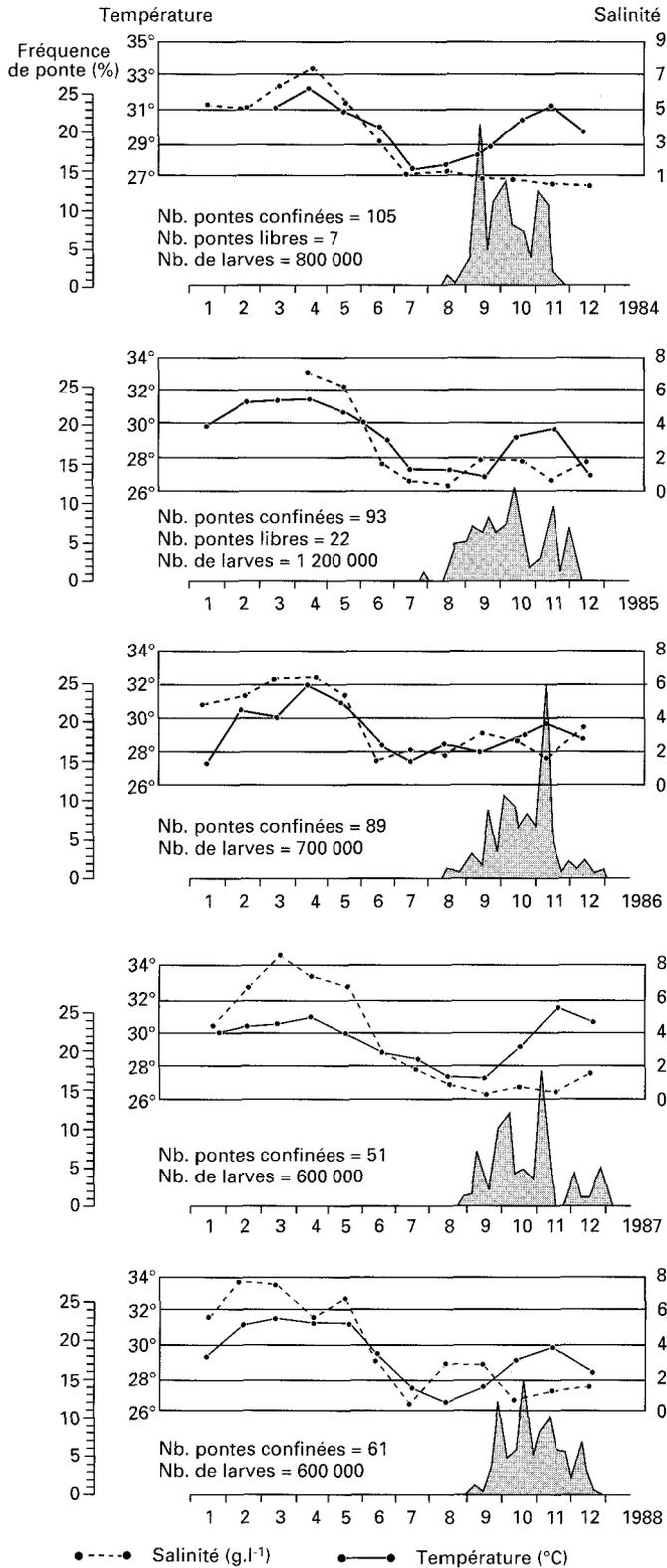


Figure 1

Répartition temporelle des pontes de *C. nigrodigitatus* obtenues sur la station de Layo et évolution des moyennes mensuelles de salinité et de température pour les années 1984 à 1988.

Pour des raisons pratiques, la première méthode a été choisie par l'écloserie de Jacquville depuis 1987.

Le contrôle de la reproduction de *C. nigrodigitatus* se déroule en trois phases successives :

- entretien des géniteurs pendant la période de repos sexuel en leur assurant une bonne prise en poids ;
- sélection des femelles en fin de vitellogenèse et formation des couples ;
- collecte des pontes et mise en incubation des œufs pendant la saison naturelle de reproduction (de septembre à décembre).

Préparation des géniteurs

250 couples sont stockés en enclos lagunaire. Ces géniteurs sont marqués individuellement par injection intradermique de bleu Alcian selon un codage numérique.

Une pêche de contrôle et de suivi de la maturation sexuelle est effectuée mensuellement jusqu'en août. Pour les mâles, les paramètres biologiques enregistrés sont :

- le poids et la longueur à la fourche (calcul du facteur de condition) ;
- la largeur de l'opercule et de la tête pour quantifier le degré de maturation.

Chez les femelles, on note le poids et la longueur, le diamètre des ovocytes prélevés par biopsie intraovarienne.

Pour les géniteurs s'étant déjà reproduits, une préparation est indispensable pendant la période de repos sexuel, surtout pour les femelles. En effet, à l'issue de chaque ponte, celles-ci perdent en moyenne 30 % de leur poids qu'elles doivent retrouver avant une nouvelle vitellogenèse. À cet effet, les géniteurs reçoivent pendant cette période une ration journalière égale à 4 % de la biomasse (granulés « mâchoiron » fabriqués à Layo, titrant 36 % de protéines brutes), à laquelle on ajoute une ration hebdomadaire de foie de bœuf frais correspondant à 1 % de la biomasse.

Normalement, au bout de quatre mois (de décembre à avril) de repos et de nourrissage enrichi, les femelles ont la capacité de retrouver leur poids pré-ponte. Celles dont l'augmentation ne dépasse pas 15 % sont « réformées ». Ce sont le plus souvent des individus en mauvais état sanitaire ou âgés de plus de cinq ans. Elles ne représentent chaque année qu'environ 5 % du stock.

Maturation

À Layo, le début de vitellogenèse, caractérisé par l'apparition d'ovocytes de faible diamètre (moins de un millimètre), est noté en avril-mai. Il coïncide avec une baisse annuelle de la température et de la salinité, conséquence des premières pluies indiquant la fin de la grande saison sèche. L'activité de vitellogenèse maximale se situe au cours de la période allant d'avril à août. La phase finale de la maturation gonadique intervient en août et le diamètre moyen des ovocytes est alors 2,5 à 3,0 mm.

Choix des géniteurs

En août, on procède à la sélection des géniteurs pour la formation des couples. Cette étape correspond à la phase la plus délicate de la reproduction artificielle du mâchoiron. Une présélection des femelles est effectuée sur des critères morphologiques notamment l'embonpoint de l'abdomen. L'examen des ovocytes après biopsie intraovarienne constitue ensuite l'élément déterminant du choix final. Pour sélectionner les mâles, la morphologie liée à la maturation (en particulier l'élargissement de la tête, l'épaississement de la lèvre inférieure, la coloration, etc.) est pour le moment le seul critère pris en compte. Le choix dépend ainsi beaucoup de l'expérience du sélectionneur.

Estimation de la date des pontes

Les observations effectuées pendant les saisons de reproduction de 1984 à 1988 ont montré l'existence d'une corrélation entre le diamètre des ovocytes et le nombre de jours avant la ponte. Les courbes correspondant à chaque saison de ponte peuvent être ajustées par des équations exponentielles négatives (fig. 2). Les différences observées pour les divers paramètres de ces courbes annuelles traduisent l'existence d'une variabilité certainement d'origine climatique.

Bien qu'une fluctuation parfois importante (± 10 jours) entre la date théorique et la date effective de ponte soit observée, le diamètre des ovocytes, seul paramètre pris en compte dans ce modèle d'estima-

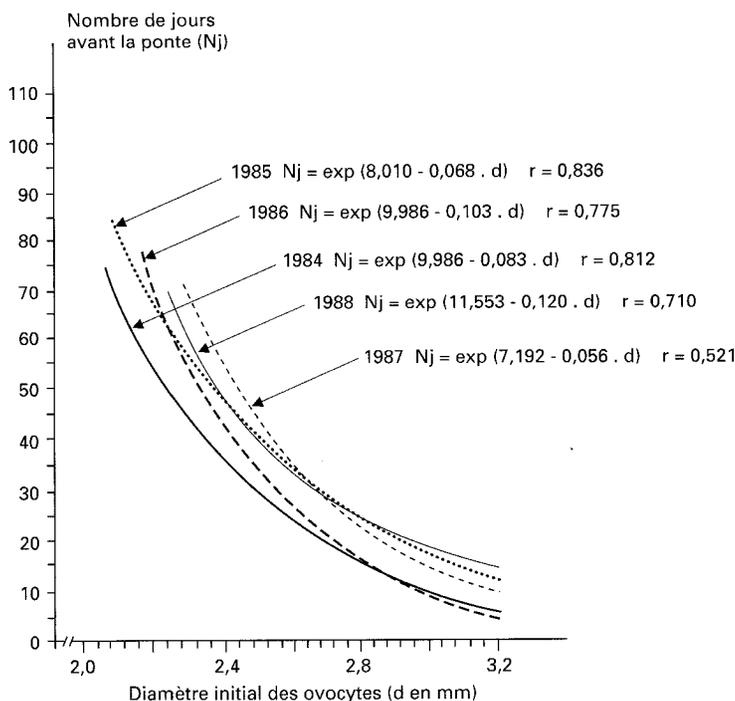


Figure 2

Modèle de prévision pour *C. nigrodigitatus* du nombre de jours avant la ponte à partir du diamètre initial moyen des ovocytes (pour les saisons de 1984 à 1988).

tion de la date de ponte, constitue donc un indice pratique du suivi de la maturation des femelles. L'obtention d'un modèle prévisionnel plus précis devrait être possible si d'autres paramètres tels que la température, la salinité, l'oxygène dissous et le degré de maturation des mâles étaient intégrés.

Fréquence de ponte

Les observations faites de 1984 à 1988 prouvent l'existence d'une saison de ponte marquée à la station de Layo. Les pontes débutent fin août et leur fréquence est maximale entre septembre et octobre (plus de 50 %). On observe ensuite une baisse vers fin novembre et l'activité de ponte s'achève en décembre (fig. 1).

Si la majorité des pontes se situe régulièrement entre septembre et novembre, le maximum annuel se déplace sensiblement selon les années. Après cinq années d'observations, il semble possible d'établir une liaison entre ce maximum et le réchauffement de l'eau succédant au minimum annuel de température. Ce réchauffement constitue vraisemblablement l'une des conditions nécessaires à la dernière phase de la maturation des gonades.

Rôles de la température et de la salinité

En lagune, les évolutions saisonnières de la température et de la salinité sont généralement concomitantes. De ce fait, à partir d'expérimentation en milieu ouvert naturel, l'étude de la contribution respective de chacun de ces deux paramètres dans le processus de la maturation des ovaires est délicate.

Population élevée en enclos lagunaire

Il existe chez les femelles adultes de *C. nigrodigitatus* un développement progressif et synchrone des gonades mettant en évidence l'existence d'une saison de reproduction. Les rapports gonado-somatiques (RGS) moyens présentent des valeurs relativement élevées en août et atteignent un maximum en

septembre-octobre (RGS = 8). Cette période est caractérisée par une eau de salinité et de température respectivement de $0,4 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ et de $29 \text{ }^\circ\text{C}$. À partir de novembre-décembre, on note une baisse progressive des RGS, la valeur minimale annuelle, égale à $0,5$, étant observée en février (OTÉMÉ, 1993).

Population lagunaire sauvage

Le suivi du RGS de femelles adultes capturées dans le milieu naturel donne les résultats suivants (HEM *et al.*, 1987) :

- Dans la zone de la digue de Jacquville soumise à de fortes variations saisonnières de salinité (fig. 3a), on observe en 1986 une nette augmentation du RGS (supérieur à 3) à partir du mois de mai avec un maximum en juillet (fig. 3b). Cette évolution traduit une maturation des gonades de mai à juillet qui coïncide avec une chute brutale de la salinité (12 à $4 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) et une variation relativement importante de la température de l'eau (baisse initiale de 31 à $27 \text{ }^\circ\text{C}$ puis remontée à $30 \text{ }^\circ\text{C}$, fig. 3a). À partir des pontes obtenues en captivité d'août à décembre, il est possible de confirmer que la maturation observée en milieu libre correspond effectivement à la première phase de maturation des femelles. L'absence de femelles à RGS élevé dans les captures après le mois d'août s'expliquerait alors par l'inaccessibilité des femelles mûres aux engins de pêche.
- Dans une zone à faible variation de salinité (fig. 4a), voisine de Layo et de l'embouchure du fleuve Agnéby, l'activité reproductrice s'étend sur toute l'année. Les RGS enregistrés sont en permanence proches de 2 (fig. 4b). Cette valeur moyenne est plus élevée que celle de la passe de Jacquville en période d'inactivité sexuelle (RGS = $0,3$). Cette observation en zone dessalée d'un état de développement des gonades supérieur à celui noté en zone plus saline suggère une influence négative de la salinité sur la maturation gonadique des femelles.

Population élevée en milieu contrôlé

Des observations effectuées en conditions contrôlées (décembre 1987 et janvier 1988) confirment l'influence négative de la salinité sur la reproduction (HEM *et al.*, 1987). Une chambre thermostatée maintenue à une température constante de $29 \text{ }^\circ\text{C}$ est alimentée en eau de lagune. Tant que la salinité reste inférieure à $3 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, les processus de maturation se déroulent normalement. De 4 à $7 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, on constate des perturbations qui se traduisent par un ralentissement de la fréquence des pontes. Quand la salinité dépasse $7 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, on note des cas de résorption d'ovocytes. Si l'eau saumâtre de lagune est remplacée dans le circuit thermostaté par de l'eau potable de ville, deux évolutions sont alors possibles : lorsque la résorption n'est pas trop avancée (moins de 20 % des ovocytes), la maturation peut reprendre. Dans le cas contraire, la résorption se poursuit, mais une nouvelle génération d'ovocytes apparaît, qui se développe jusqu'à la ponte. Un phénomène similaire de résorption ovocytaire a été noté lorsque la température est supérieure à $32 \text{ }^\circ\text{C}$ (HEM *et al.*, 1987).

En résumé, une eau de salinité inférieure à $3 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ et de température voisine de $28 \text{ }^\circ\text{C}$ semble donc réunir deux conditions nécessaires et indissociables pour le bon déroulement de la maturation des gonades et de la ponte.

Recherches sur le décalage des pontes

Le contrôle de la reproduction de *C. nigrodigitatus* pendant la saison normale de ponte a permis d'obtenir de 1984 à 1988 une production annuelle en éclosérie d'environ 700 000 larves. La maturation et les pontes étaient strictement inféodées aux conditions climatiques naturelles du milieu, limitant par conséquent la période de production des larves de septembre à novembre. L'étalement des périodes d'éclosion, d'alevinage, de prégrossissement et de grossissement permettait d'assurer la production sur l'ensemble de l'année et de rentabiliser les infrastructures. Pour disposer de « pontes hors saison », les recherches ont porté sur la détermination des facteurs de contrôle de la maturation. Pour des raisons de facilité d'expérimentation et de simplification des interprétations, seule la variable température a été

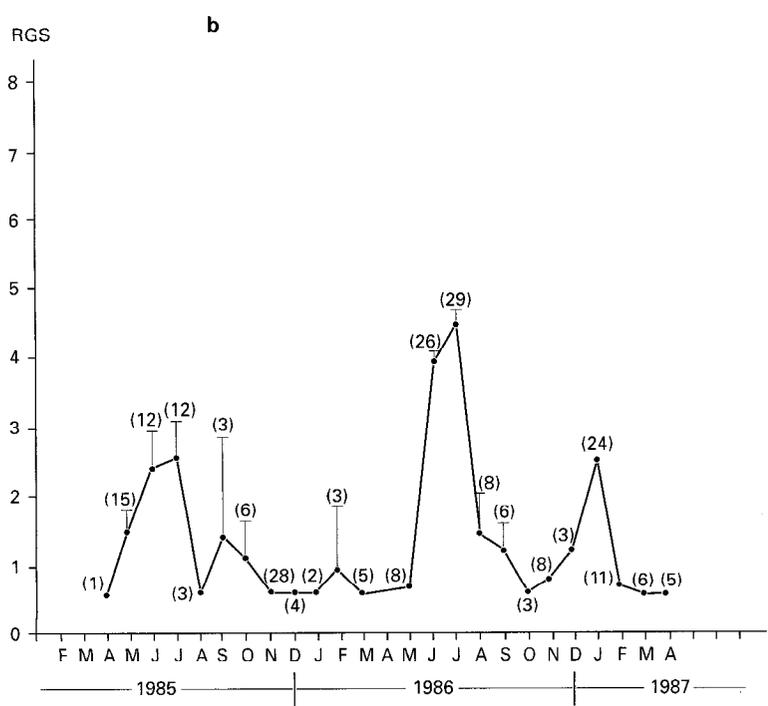
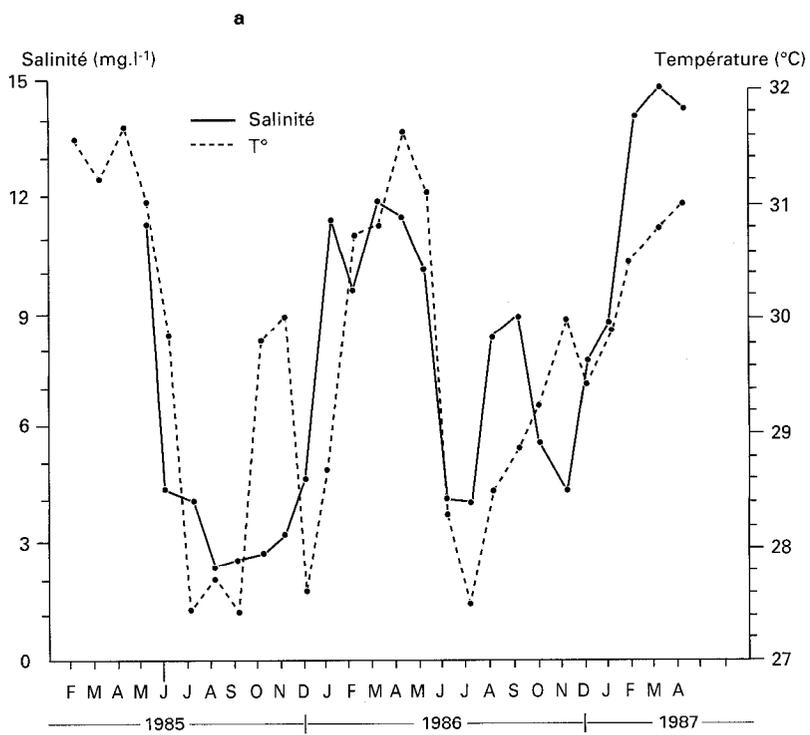


Figure 3
Évolutions moyennes de la salinité, de la température (a) et du RGS (avec intervalle de confiance) des femelles de *C. nigrodigitatus* (b) à la passe de Jacquerville (les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de femelles examinées).

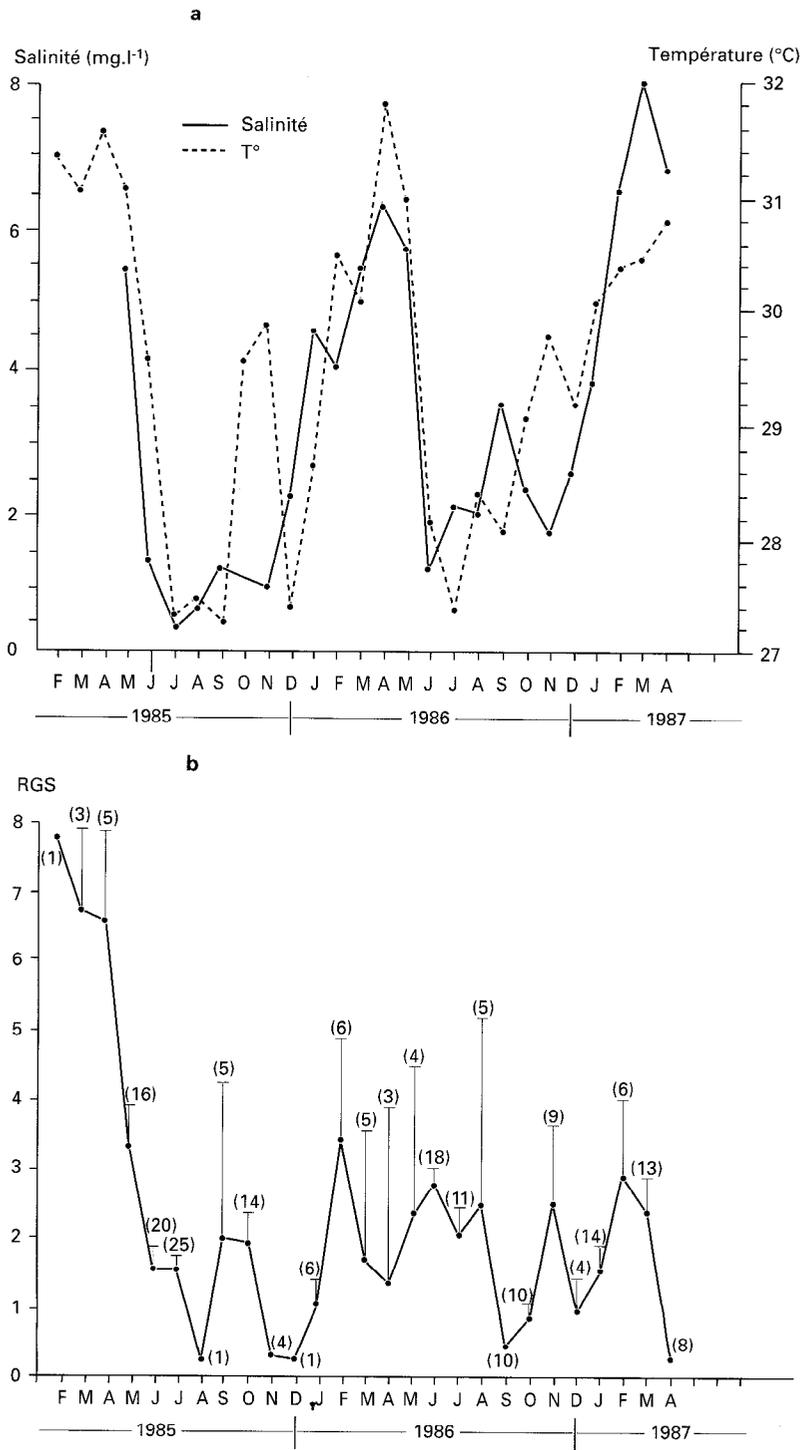


Figure 4
 Évolutions moyennes de la salinité, de la température (a) et du RGS (avec intervalle de confiance) des femelles de *C. nigrodigitatus* (b) dans la région Laya-Agnéby (les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de femelles examinées).

retenue. Les expériences ont ainsi été conduites en eau douce. La ponte est initialement bloquée par une baisse de la température à 20 °C et est ensuite provoquée par un simple réchauffement de l'eau de 29 à 30 °C (fig. 5). Les premières pontes hors saison ont ainsi été obtenues à la station de Layo en 1987 (fig. 6). Deux chambres thermostatées comprenant chacune un bac circulaire de 12 m³ fonctionnant en circuit fermé avec filtration biologique ont permis de réaliser ces expériences. Depuis ces premiers essais, des pontes hors saison ont été régulièrement obtenues et confirment ainsi la fiabilité de ce procédé pour le contrôle de la maturation des femelles et pour l'étalement de la période de reproduction en captivité de *C. nigrodigitatus*.

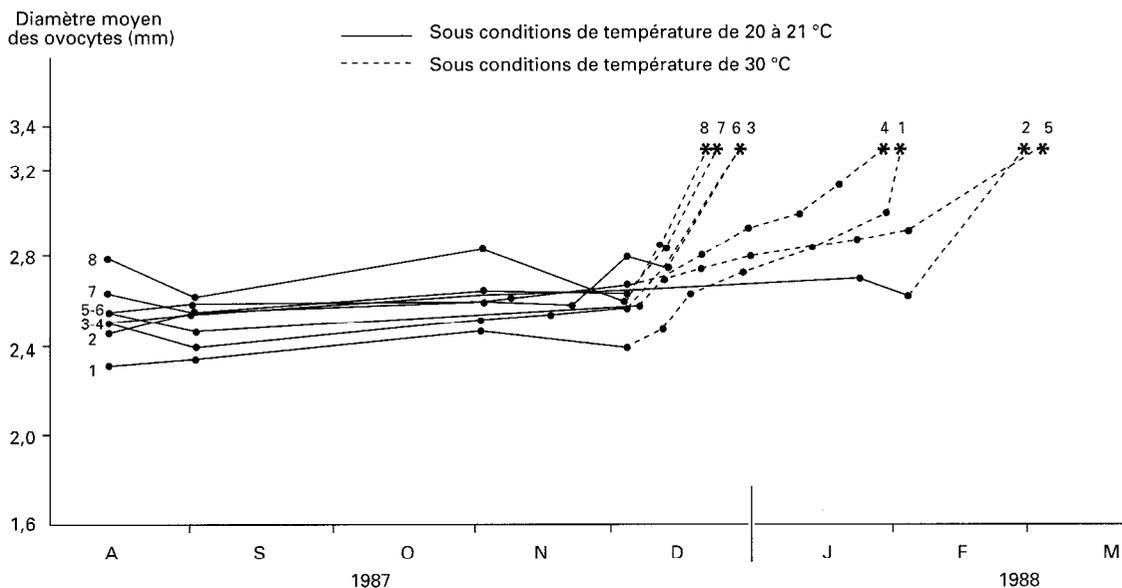


Figure 5

Évolution du diamètre ovocytaire de femelles de *C. nigrodigitatus* soumises à différents régimes de température en milieu contrôlé (1987-1988). * = taille des ovocytes à la ponte.

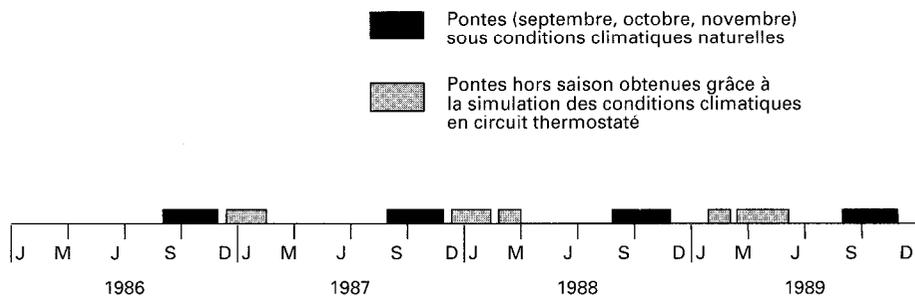


Figure 6

Pontes saisonnières et hors saison obtenues depuis 1984 à la station de Layo (*C. nigrodigitatus*). On note un décalage progressif de plus en plus important entre les périodes de reproduction naturelle et induite.

Alevinage

L'éclosion intervient après cinq jours pour une température d'incubation de 27 à 29 °C. Les larves pèsent alors environ 25 mg. Elles sont dotées d'une vésicule vitelline d'environ 3 mm de diamètre, dont la résorption complète dure de 13 à 15 jours à la température de 28 à 30 °C. À partir de ce stade, les larves acceptent une nourriture artificielle contenant 45 % de protéines brutes, présentée sous forme de farine (DIA et OTÉMÉ, 1986). Ces larves sont élevées pendant trois semaines dans des bacs circulaires en bois résiné alimentés par de l'eau lagunaire partiellement décantée.

Prégrossissement

À l'issue de cette phase, les alevins pèsent de 70 à 80 mg et ils entrent dans la filière de pré-grossissement comportant deux étapes successives.

La première se déroule en étang, où les alevins reçoivent un aliment artificiel mais se nourrissent également à partir du plancton, présent en abondance dans ce milieu. Ce pré-grossissement semi-extensif permet de produire en 3 mois des alevins de 5 g environ. La seconde est réalisée en milieu lagunaire dans des cage-enclos de petites mailles (8 mm). En 3 mois, des *fingerlings* de 15 g sont ainsi obtenus. Pour cette phase, une densité optimale de 100 poissons par mètre carré a été définie (HEM *et al.*, 1987, fig. 7). Ce mode de production de *fingerlings* peu onéreux a donné des résultats variables mais semble globalement bien adapté au contexte de l'aquaculture lagunaire.

Grossissement en enclos

Le grossissement consiste à amener les juvéniles de 10 à 15 g à la taille marchande de 300 g et cela dans des conditions économiques satisfaisantes. La structure d'élevage employée est l'enclos lagu-

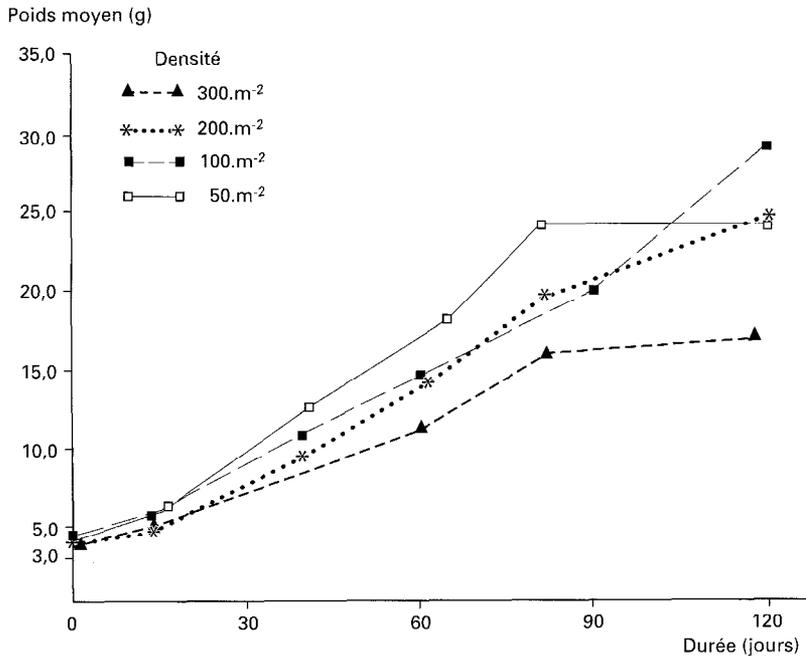


Figure 7

Croissance pondérale des *C. nigrodigitatus* en pré-grossissement en cage-enclos lagunaires pour différentes densités d'élevage.

T 0 = date de la fin de la 1^{re} période de pré-grossissement en étang.

naire dont les modalités techniques d'implantation ont été décrites par HEM (1982). Les hauts-fonds lagunaires sableux, dont la profondeur est de 1 m environ, sont les sites les plus propices à l'installation de ce type de structure. Les charges en poissons sont généralement de 10 *fingerlings* par mètre carré, densité actuellement conseillée aux pisciculteurs pilotes.

Cependant des essais de grossissement à différentes densités ont été expérimentés (fig. 8). Avec une densité de 20 poissons par m², les performances de croissance, de survie et les coefficients de conversion sont satisfaisants (HEM *et al.*, 1987). Ces résultats ouvrent ainsi de nouvelles perspectives pour l'élevage commercial. En condition d'élevage standard (10 *fingerlings* par m²), la taille marchande est atteinte en 12 mois avec un coefficient de conversion de l'ordre de 2 pour un aliment à 35 % de protéines brutes. Les taux de survie à l'issue du cycle de grossissement sont généralement supérieurs à 90 %. Globalement, la composition de l'aliment artificiel peut être considérée comme satisfaisante. Toutefois, le poste alimentation représentant près de 50 % du prix de revient des poissons marchands, des études sont encore nécessaires pour en réduire le coût et ainsi optimiser sur le plan économique l'élevage du mâchoiron.

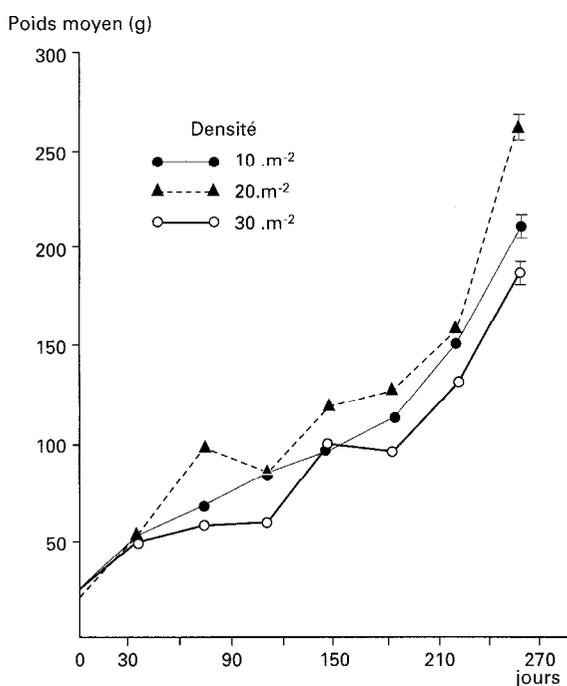


Figure 8

Croissance pondérale des *C. nigrodigitatus* en grossissement en enclos lagunaires pour différentes densités d'élevage.

T 0 = date de la fin de la 2^e période de pré-grossissement en cage-enclos.

CONCLUSION

Les travaux sur *Chrysichthys nigrodigitatus* ont bénéficié d'une bonne articulation recherche-développement avec la mise en place, en 1985, d'une structure appropriée sous l'autorité de la Direction des pêches maritimes et lagunaires. Le Projet de développement de l'aquaculture lagunaire a permis le transfert des connaissances dans des conditions satisfaisantes. En particulier, grâce aux stations de Layo et de Jacquerville, il a été possible de fournir en alevins les piscicultures privées encadrées par le Projet. Ce début de production commerciale laisse entrevoir des perspectives heureuses de développement de l'aquaculture dans ce pays et pour les divers milieux lagunaires d'Afrique de l'Ouest.

Les tilapias *Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis* (Cichlidae)

Les premiers essais d'élevage de tilapias dans les lagunes ivoiriennes ont porté sur une espèce allochtone, *Oreochromis niloticus*, en raison notamment de sa forte croissance. Dans la majorité des cas, ces essais (voir notamment MAGNET et KOUASSI, 1978 et 1979) se sont soldés par des taux de mortalité importants d'origine encore mal identifiée, indiquant une mauvaise adaptation de l'espèce pour la pisciculture intensive en lagune Ébrié.

Dès lors, il paraissait essentiel d'évaluer les potentialités pour l'élevage de deux espèces de tilapias autochtones, *Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron*, qui sont naturellement adaptées au milieu lagunaire (DAGET et LITIS, 1965). Ce sont des espèces estuariennes typiques, abondantes dans toutes les lagunes ivoiriennes et dans les lagunes et estuaires d'Afrique de l'Ouest en général où elles vivent et se reproduisent dans une gamme de salinité très étendue (de 0 à plus de 80 g . l⁻¹ ; cf. II-7). Elles sont de plus très appréciées localement et de consommation courante. Cet ensemble de considérations a motivé une série de travaux portant sur la biologie, le comportement et la croissance des tilapias lagunaires.

REPRODUCTION

La biologie de la reproduction des deux espèces de tilapias lagunaires a fait l'objet d'une étude approfondie (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989 ; LEGENDRE *et al.*, 1989), tant en milieu naturel (secteurs ouest de la lagune Ébrié) que dans les conditions d'élevage en enclos (station de Layo).

Les **schémas comportementaux** associés à la reproduction et aux soins parentaux prodigués aux œufs et aux alevins différencient nettement les deux espèces et constituent plus généralement un des critères distinctifs entre les genres *Tilapia* et *Sarotherodon* (TREWAVAS, 1982).

T. guineensis est une espèce qui pond sur substrat. Au moment de la ponte, il édifie un nid en forme de cuvette d'où plusieurs galeries de dimensions variables s'enfoncent dans le sédiment. Les œufs puis les alevins y sont l'objet d'une garde parentale vigilante qui limite l'action des prédateurs éventuels.

S. melanotheron est un incubateur buccal. Lors de la reproduction, il ne pratique que de petites dépressions à la surface du sédiment dans lesquelles les œufs sont déposés et fécondés, avant d'être rapidement repris en bouche par le mâle (ARONSON, 1949). L'éclosion des œufs a lieu dans la cavité buccale et ce n'est qu'après une résorption complète de la vésicule vitelline que ce comportement de protection parentale prend fin, les alevins devenant alors définitivement autonomes.

La **taille de première maturation** sexuelle (L50)⁽¹⁾ est variable selon l'espèce et le milieu considéré. Pour *S. melanotheron*, les femelles d'élevage entrent en maturation à une taille très inférieure (140 mm) à celle observée en milieu naturel (176 mm). Chez *T. guineensis*, bien que les L50 soient voisines en lagune et en élevage (159 et 154 mm, respectivement), on remarque cependant une plus forte proportion de petits individus sexuellement actifs dans les enclos (fig. 9). En élevage, la première maturation sexuelle intervient vers l'âge de 6 à 8 mois chez *S. melanotheron* et de 7 à 9 mois chez *T. guineensis*. Mais en l'absence de données sur la croissance des tilapias en milieu naturel, on ne peut préciser si le décalage observé en enclos et en lagune résulte d'une simple différence de croissance ou s'il s'accompagne également d'une différence dans l'âge à la première maturation. EYSON (1983) rapporte que lorsque les poissons sont maintenus en milieu confiné, *S. melanotheron* peut être sexuellement actif dès l'âge de 4 à 6 mois, à une très petite taille (4 à 5 cm).

Les tilapias lagunaires ne présentent pas de **saison de reproduction** bien marquée, les deux espèces se reproduisant sans interruption tout au long de l'année. Des variations saisonnières sont cependant mises en évidence dans l'intensité de l'activité sexuelle et de la fécondité. L'activité sexuelle, caractérisée

(1) Taille à laquelle 50 % de la population est mature.

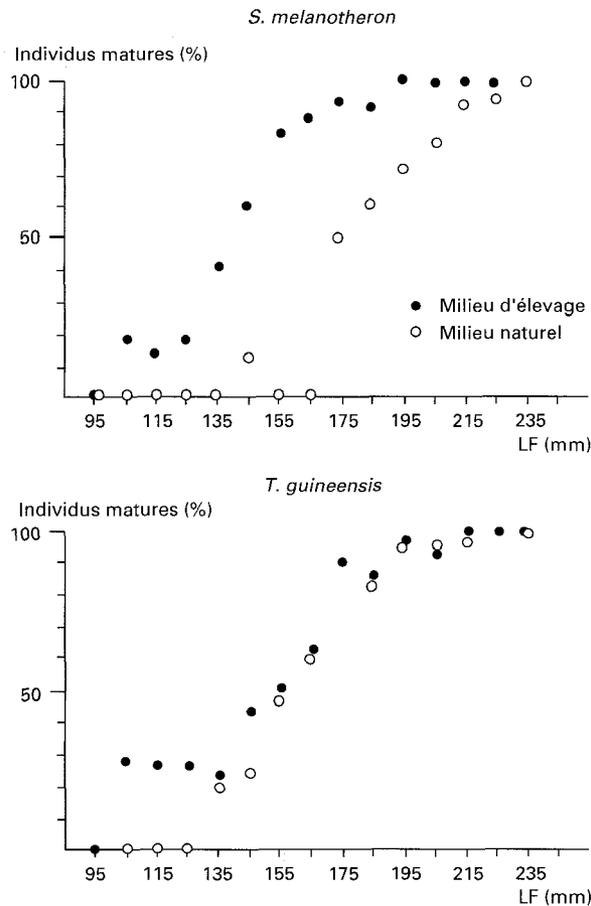


Figure 9

Détermination de la taille (longueur à la fourche) de première maturation sexuelle chez les femelles de *S. melanotheron* et *T. guineensis* en milieu naturel et en milieu d'élevage.

par le rapport gonado-somatique moyen et par la proportion d'individus matures, s'avère plus élevée en saison sèche et chaude (janvier à avril) que pendant la saison des pluies (juin à août). La fécondité relative moyenne, qui suit la même évolution, est maximale durant la saison sèche. Ces fluctuations saisonnières sont toutefois plus marquées sur le site de Layo que dans les secteurs ouest de la lagune Ébrié, vraisemblablement du fait de la plus grande stabilité de l'hydroclimat qui caractérise ces derniers (DURAND et SKUBICH, 1982).

Des différences intéressantes dans la **stratégie de reproduction** de *S. melanotheron* et de *T. guineensis* ont été observées entre populations naturelles et populations d'élevage. Pour les femelles de *S. melanotheron* de poids équivalents, les œufs produits en milieu d'élevage sont plus nombreux et plus petits que dans les conditions naturelles. Les relations entre le poids de la ponte (poids moyen d'un œuf x fécondité) et le poids de la femelle sont en revanche homogènes dans les deux milieux (fig. 10). Chez ces deux espèces de tilapias, la quantité de matière élaborée au cours d'un cycle de reproduction (mesurée par le poids de la ponte) apparaît donc comme une constante spécifique probablement déterminée génétiquement, l'environnement intervenant sur la partition du matériel gonadique et sur la stratégie de reproduction : œufs petits et nombreux (stratégie r) ou gros mais peu nombreux (stratégie K).

Ces modifications de la stratégie de reproduction pourraient ici découler des conditions d'élevage plutôt défavorables qui se traduisent aussi par un coefficient de condition moyen des poissons plus faible en enclos qu'en milieu naturel. On sait notamment que l'aliment artificiel employé est mal utilisé par ces

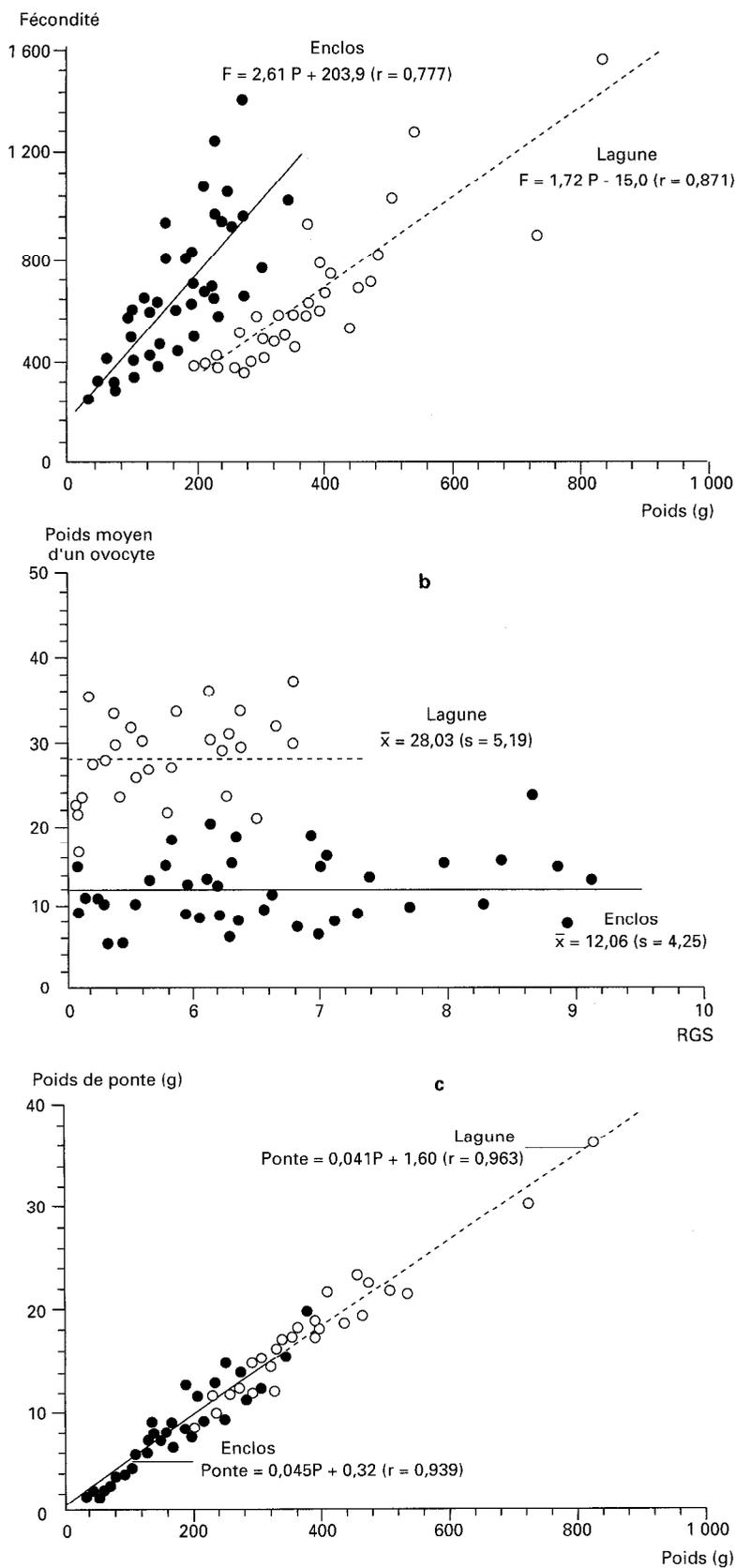


Figure 10

Comparaison des relations fécondité-poids de femelle (a), poids des ovocytes-RGS (b) et poids de ponte-poids de femelle (c) chez *S. melanotheron* en milieu naturel (lagune) et en milieu d'élevage (enclos).

tilapias en élevage (cf. *infra*) ; le confinement relatif des poissons en enclos, qui conduit nécessairement à un accroissement des contacts entre individus, constitue peut-être aussi pour ces poissons territoriaux un facteur de stress.

La **fréquence de ponte**, ou intervalle de temps séparant deux pontes successives, a été étudiée à partir de plusieurs couples de *S. melanotheron* et de *T. guineensis* isolés dans des bassins en béton de 2 m³, chaque couple étant suivi sur une période variant de 400 à 600 jours. Dans ces conditions, l'intervalle de temps moyen séparant deux pontes successives se situe aux alentours de 2 semaines chez *S. melanotheron* et 3 semaines chez *T. guineensis*. L'évolution saisonnière du nombre moyen de pontes par mois (fig. 11) montre un net ralentissement de l'activité sexuelle des deux espèces au plus fort de la saison des pluies (juin-juillet), ce qui corrobore les observations rapportées ci-dessus concernant le cycle saisonnier de reproduction.

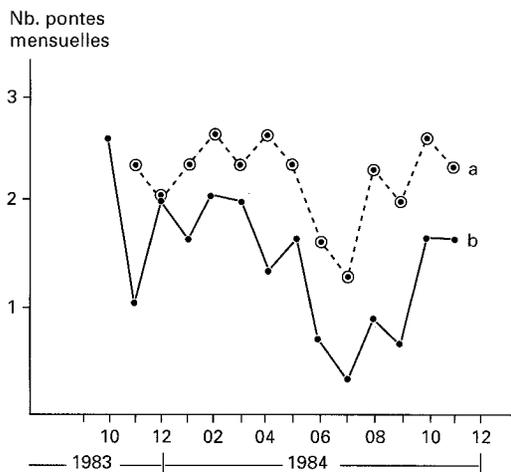


Figure 11
Évolution saisonnière du nombre moyen de pontes mensuelles pour une femelle de *S. melanotheron* (a) et de *T. guineensis* (b) en bassins cimentés.

Chez *S. melanotheron*, la quantité d'alevins produite pour un couple donné est fonction de la taille de la femelle, mais elle dépend aussi du volume de la cavité buccale du mâle et donc de sa taille. L'étude de la relation entre le nombre d'œufs ou d'alevins incubés et le poids des mâles incubateurs a porté sur 127 individus capturés en enclos. Une relation linéaire positive ($r = 0,793$) est observée entre ces deux paramètres (fig. 12). Les paramètres des régressions linéaires calculées entre l'effectif incubé et

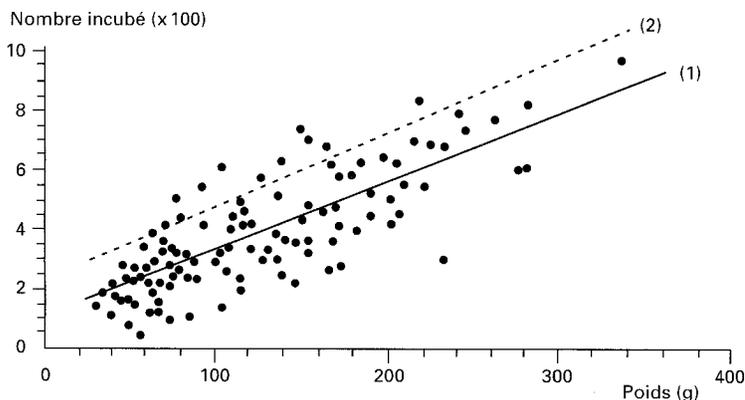


Figure 12

Relation entre le nombre d'œufs ou d'alevins incubés et le poids des mâles de *S. melanotheron* élevés en enclos. (1) ($N = 2,29 P + 107,15$; $r = 0,739$) ; (2) rappel de la droite de régression obtenue dans la relation entre fécondité et poids des femelles de *S. melanotheron* élevées en enclos ($F = 2,61 P + 203,91$; $r = 0,777$).

le poids de mâle, d'une part, et entre la fécondité et le poids de femelle, d'autre part, ont été comparées au moyen de l'analyse de Reeve. Aucune différence n'est mise en évidence entre les pentes. Par contre, les ordonnées à l'origine diffèrent significativement ($p < 0,01$). Ces résultats suggèrent l'existence d'une préférence liée à la taille dans la formation des couples. Sur la base d'expériences en aquarium, BARLOW et GREEN (1970) rapportent que la proportion d'appariements réussis est la plus forte lorsque le mâle est de même taille ou légèrement plus petit que la femelle et tend à décroître lorsque le mâle est de taille supérieure. Mais il est à noter que, dans nos essais, les fréquences de pontes les plus élevées et les plus régulières ont été observées lorsque le mâle était plus grand que la femelle. Si la formation des couples se faisait préférentiellement entre un mâle et une femelle de tailles voisines, il y aurait globalement une perte d'œufs (de l'ordre d'une centaine) au moment de leur reprise en bouche par le mâle. L'efficacité de l'incubation buccale chez *S. melanotheron* devrait donc être optimale lorsqu'une femelle s'accouple avec un partenaire de taille supérieure.

Sur la base des résultats précédents, on sait qu'il est possible de produire des alevins de *T. guineensis* et de *S. melanotheron* tout au long de l'année, avec toutefois un léger ralentissement de l'activité sexuelle en saison des pluies. Disposant d'une part des modèles prédictifs de fécondité — fonction de la taille des femelles — et du nombre d'alevins incubés — fonction de la taille des mâles (chez *S. melanotheron*) — et connaissant d'autre part la fréquence de ponte moyenne de ces espèces en bassins cimentés, on peut planifier la production d'alevins sur l'année pour une ferme d'élevage. Ainsi, pour 5 femelles de 200 g et 5 mâles de 300 g, la production annuelle théorique se situe aux alentours de 90 000 œufs par bassin de 2 m³.

Pour conclure, contrairement à ce que l'on observe pour la majorité des autres espèces exploitées en pisciculture, la reproduction des tilapias s'effectue spontanément et à un rythme soutenu dans les conditions de l'élevage. Il est donc relativement aisé d'obtenir une production massive et régulière d'alevins, à condition toutefois de gérer convenablement les stocks de géniteurs. La principale difficulté réside, en pratique, dans la production simultanée d'un grand nombre d'alevins de taille calibrée.

CROISSANCE ET MÉTHODES D'ÉLEVAGE

L'alevinage et le prégrossissement des tilapias s'effectuent selon des méthodes désormais classiques, sur lesquelles nous ne reviendrons pas ici. Pour des informations spécifiques sur les espèces lagunaires, on pourra cependant se référer, notamment, à MAGNET et KOUASSI (1979), *Projet pilote...* (1984) et LEGENDRE (1983a). L'évaluation du potentiel aquacole des tilapias lagunaires a porté essentiellement sur la phase de grossissement, abordée selon deux options, intensive et extensive.

L'option intensive

Choix de la structure d'élevage

En enclos, l'élevage des tilapias lagunaires pose plusieurs problèmes liés à certains aspects de leurs comportements :

- les nids de grande taille édifiés par *T. guineensis* constituent un risque sérieux de perte du poisson ; il arrive en effet qu'en creusant des galeries, ce poisson déterre localement le filet délimitant l'enclos ;
- le taux de reproduction élevé de ces espèces en captivité conduit, chez *T. guineensis*, à une prolifération d'alevins et de jeunes individus qui rend difficile une gestion rationnelle de l'élevage ; une telle prolifération n'a cependant jamais été observée chez *S. melanotheron* ;
- la médiocre capturabilité des deux espèces pose également un problème pratique important, encore accru chez *T. guineensis* car, lors de la pêche, les poissons se réfugient en masse dans les galeries des nids établis au fond de l'enclos.

Ces différents problèmes ont pu être résolus par l'utilisation d'une nouvelle structure d'élevage, la « cage-enclos » qui, à l'instar des enclos, est adaptée à des sites peu profonds (1 à 1,5 m), fréquents en

milieu lagunaire. Il s'agit d'une structure de conception simple, constituée d'une poche en filet suspendue à des piquets et dont le fond est plaqué sur le sédiment à l'aide de fiches métalliques (LEGENDRE, 1983a). Dans les élevages classiques, un espace d'environ 50 cm est ménagé entre la cage et le sédiment de manière à éviter l'accumulation des fèces et de la nourriture non ingérée susceptibles de provoquer des phénomènes d'anoxie (COCHE, 1978 et 1982). À l'issue des expérimentations, aucun signe d'accumulation organique sensible sous les cages-enclos n'a été à déplorer, même pour les plus fortes densités d'empeisonnement (GUIRAL, 1986). Les essais réalisés ont par ailleurs démontré la remarquable maniabilité de cette structure qui rend particulièrement aisée les manipulations de tri et de comptage.

Type d'élevage, croissance et alimentation

Les tests de croissance en phase de grossissement, initialement pratiqués en enclos, ont par la suite toujours été effectués en cage-enclos. Dans cette dernière structure, la densité d'empeisonnement varie entre 20 et 150 individus par mètre cube. Les poissons reçoivent un aliment granulé contenant 31 % de protéines, distribué à la main en deux repas quotidiens, six jours par semaine. Sa composition est la suivante : farine de poisson (20 %), tourteau d'arachide (20 %), tourteau de soja (15 %), son de blé (25 %), farine de maïs (20 %), premix minéraux et vitaminés (+ 2 %). La croissance est suivie de 10 à 150 g de poids moyen, les poissons étant placés, selon les cas, soit en élevage mixte (sex-ratio voisin de 1), soit en élevage monosexé. Les résultats de ces essais de grossissement sont résumés ci-dessous (LEGENDRE, 1986a ; LEGENDRE, 1987).

Dans la gamme testée (densités de 20 à 150 individus au mètre cube), la densité n'a pas d'incidence sur la croissance des deux espèces de tilapias lagunaires. Toutefois, pour la densité de 150 individus par mètre cube (biomasse finale de l'ordre de 15 à 20 kg par m³), une mortalité plus élevée (supérieure à 20 %) est observée, qui indiquerait que cette densité constitue un seuil de risque pathologique.

Chez *T. guineensis*, les mâles présentent une croissance toujours supérieure à celle des femelles (0,41 g . j⁻¹ contre 0,27 à 0,30 g . j⁻¹) indépendamment du type d'élevage pratiqué (mixte ou monosexé). Chez *S. melanotheron*, en revanche, une importante augmentation de la croissance des mâles est observée lorsque l'on passe d'un élevage mixte (0,32 g . j⁻¹) à un élevage monosexé (0,49 g . j⁻¹), alors que la croissance des femelles reste constante (0,41 g . j⁻¹). Ainsi, chez les deux espèces, les mâles ont une croissance potentielle supérieure à celle des femelles. Un résultat inverse est observé avec *S. melanotheron* en élevage mixte, conséquence de la phase d'incubation buccale pendant laquelle le mâle ne se nourrit pratiquement plus.

Bien qu'en élevage mixte les croissances moyennes des sexes les plus performants des deux espèces (le mâle chez *T. guineensis* et la femelle chez *S. melanotheron*) se soient toujours révélées très voisines à l'issue des essais (CISSÉ, 1986 ; LEGENDRE, 1983a et 1986a), les meilleures performances de croissance ont été obtenues avec le mâle de *S. melanotheron*, en élevage monosexé. La croissance de *S. melanotheron* est, de plus, nettement supérieure à celle de *T. guineensis* au cours des phases d'alevinage et de prégrossissement, ce qui contribue à raccourcir la durée totale du cycle d'élevage. Le choix de *S. melanotheron* est donc plus particulièrement recommandé pour l'aquaculture lagunaire, d'autant que cette espèce présente en Côte-d'Ivoire une valeur marchande sensiblement plus élevée que celle de *T. guineensis* (WEIGEL, 1989). En conséquence, les recherches sur cette dernière espèce ont été abandonnées.

Il ressort de ces différents points qu'une culture monosexé mâle de *S. melanotheron* en cages, à forte densité, devrait conduire aux meilleurs résultats de production. Cependant, la rentabilité économique des élevages est compromise par une médiocre utilisation de l'alimentation artificielle. Celle-ci est mise en évidence d'une part par des indices de consommation (Ic) toujours élevés (de l'ordre de 4 à 6), d'autre part par une dépendance apparente de la croissance vis-à-vis de l'alimentation naturelle disponible dans le milieu. Les croissances maximales (1,2 g . j⁻¹ chez *S. melanotheron* et 0,8 g . j⁻¹ chez *T. guineensis*) sont observées en période de prolifération algale, alors que les croissances minimales correspondent aux périodes où les eaux sont les plus transparentes et vraisemblablement les plus pauvres.

Afin d'améliorer les conditions d'alimentation, l'influence de la fréquence de nourrissage dans le cadre d'un élevage monosexé mâle de *S. melanotheron* a été étudiée (Cissé, 1992). Les poissons, nourris avec un aliment contenant 30 % de protéines brutes et apportant 1 130 kJ pour 100 g d'aliment (Cissé, à paraître), étaient placés en cage-enclos à la densité de 15 individus par mètre cube. La ration alimentaire journalière, fixée initialement à 5 % de la biomasse des poissons, a été réduite progressivement jusqu'à 2 % à la fin de l'expérimentation.

Les résultats montrent que la répartition de la ration journalière en 4 repas donne la meilleure croissance (fig. 13) ; une alimentation de nuit ou l'augmentation de la fréquence de distribution, jusqu'à 8 nourrissages par jour, n'apportent pas d'améliorations. Dans ces conditions, les poissons ont pu être menés de 75 à 235 g en 8 mois environ. Toutefois des croissances rapides ne sont observées que durant les deux premiers mois du suivi et les Lc obtenus (4,67 dans le meilleur des cas) restent trop élevés pour être économiquement intéressants.

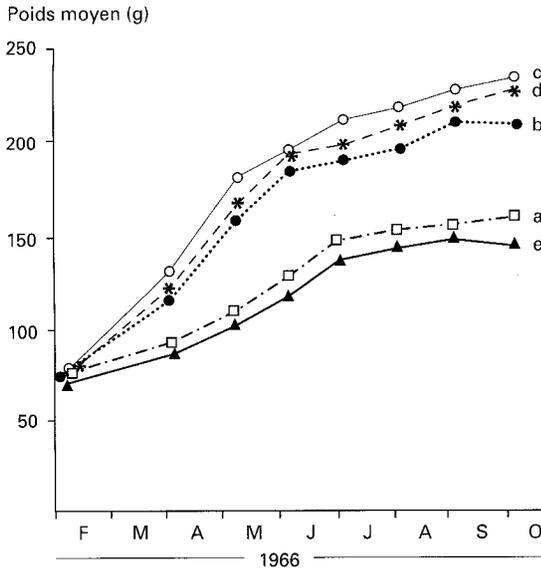


Figure 13

Croissance de *S. melanotheron* en élevage monosexé mâle en fonction de la fréquence de nourrissage.

a : 1 repas par jour ; b : 2 repas par jour ;
c : 4 repas par jour ; d : 8 repas par jour ;
e : 8 repas par nuit.

L'option extensive : l'acadja-enclos

Le principe des « acadjas-enclos » consiste à favoriser le développement de nourriture naturelle dans le milieu d'élevage, réduisant d'autant la nécessité d'un apport en nourriture artificielle et diminuant de ce fait considérablement le coût de production du poisson.

L'acadja — amas de branchages implantés en lagune dans des zones peu profondes — se pratique traditionnellement au Bénin ; il favorise la concentration et la multiplication des poissons en milieu naturel. On estime que l'effet attractif des acadjas résulte, d'une part, de l'augmentation des surfaces sur lesquelles se développent microfaune et épiphytes, sources de nourriture pour les poissons, et, d'autre part, du rôle d'abri joué par ces structures. L'effet relatif de ces deux composantes dépend essentiellement de la biologie et de l'éthologie des espèces colonisatrices. La productivité annuelle moyenne estimée par WELCOMME (1972) est de 5 à 10 tonnes de poissons par hectare d'acadja, selon le type et le mode d'exploitation retenus. Ces rendements sont bien supérieurs à ceux enregistrés dans les pêcheries classiques des lagunes d'Afrique de l'Ouest (maximum de l'ordre de 200 kg . ha⁻¹ . an⁻¹).

La première modification apportée par le CRO d'Abidjan à cette technique de pêche traditionnelle a été d'entourer les acadjas avec des filets supportés par des piquets. L'enclos ainsi constitué permettait de retenir les poissons de plus de 5 à 8 cm. Ce type de structure initialement installé pour étudier la croissance des tilapias s'est rapidement imposé comme une technique potentielle d'aquaculture extensive (HEM, 1992). Deux expériences successives ont été menées entre 1984 et 1987 (tabl. I).

TABLEAU I

Biomasse et proportion relatives des espèces récoltées, et rendement après 12 mois dans des acadjas expérimentaux en enclos de 625 m²

	Expérience n°1 Empoisonnement naturel						Expérience n°2 Empoisonnement artificiel (à 5 <i>S. melanotheron</i> par m ² d'acadja)					
	A sans substrat		B avec 100 m ² de plantes flottantes		C avec 100 m ² de branchages		D avec 200 m ² de branchages		E avec 200 m ² de branchages		F avec 400 m ² de branchages	
	(kg)	(%)	(kg)	(%)	(kg)	(%)	(kg)	(%)	(kg)	(%)	(kg)	(%)
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	1,5	12,8	10,4	57,1	63,6	79,0	54	50,0	158	80,6	84	63,3
<i>Tilapia guineensis</i>	0,3	2,6	3	16,5	0,3	0,4	16	14,8	14	7,1	16	12,1
<i>Heterobranchus longifiliss</i>	7,1	60,7	2,1	11,5	8,3	10,3	18	16,7	4	2,1	12	9,1
Autres	2,8	23,9	2,7	14,9	8,3	10,3	20	18,3	20	10,2	20	15,2
Biomasse totale récoltée (kg)	11,7		18,2		80,5		108		196		132	
Rendement en kg pour 100 m ² d'acadja			18,2		80,5		54		98		33	
Rendement en kg pour 100 m ² de lagune enclose	1,9		2,9		12,9		17,3		31,4		21,1	

L'objectif de la première expérience était de quantifier l'accroissement de la production de poissons associé à différents types d'acadjas. À cet effet, trois enclos de 625 m² ont été utilisés. Le premier (A), vide de tout support, a servi de témoin. Dans le second (B), une aire de 100 m² de végétation flottante (*Echinochloa pyramidalis*) a été aménagée. Dans le troisième (C), 100 fagots de branchages ont été placés au centre de l'enclos sur une surface de 100 m². Dans les trois cas, aucun empoissonnement n'a été pratiqué et les poissons présents étaient ceux retenus par le maillage.

Le résultat des pêches effectuées après 12 mois sans aucun apport d'aliments artificiels montre que l'acadja en branchage (C) fournit une production (80,5 kg) huit fois supérieure à celle de l'enclos témoin sans substrat (11,7 kg). En revanche, l'implantation de végétation flottante dans l'enclos n'améliore pas nettement les résultats (18,2 contre 11,7 kg de poissons collectés sur le site-témoin). Dans l'acadja-enclos, 79 % de la biomasse récoltée est représentée par des *S. melanotheron* marchands de 200 g de poids moyen.

Le but de la seconde expérience était d'évaluer la productivité des acadja-enclos en tant que système d'élevage extensif. Deux acadjas de 200 m² (D et E) et un de 400 m² (F), constitués de fagots de branchages, ont été installés au centre d'enclos de 625 m². Chacun d'eux a été empoissonné avec des juvéniles de *S. melanotheron* de 40 g, à une densité de 5 poissons par m² d'acadja.

Les biomasses des poissons récoltés après 12 mois révèlent une certaine variabilité (de 33 à 98 kg par 100 m² d'acadja) ; les raisons de ces écarts ne sont pas clairement identifiées, même si la plus faible biomasse collectée dans les traitements D et F peut au moins en partie être reliée à la prédation exercée par plusieurs *Heterobranchus longifilis* (de 4 à 7 kg) qui se sont introduits dans ces enclos.

La production moyenne obtenue dans les quatre essais d'acadja-enclos est très satisfaisante (66,4 kg par 100 m² d'acadja), si l'on considère que les poissons n'ont jamais reçu d'aliment artificiel. Cette production, dominée par des tilapias de taille marchande, est comparable à celle des acadjas béninois. On sait que, dans ces derniers, *S. melanotheron* représente l'essentiel des captures (WELCOMME, 1972). Son régime alimentaire naturel, essentiellement détritivore dans certains milieux (FAGADE, 1971 ; PAULY, 1976), serait dans les lagunes de Sierra Leone presque exclusivement composé d'algues se développant sur les racines des arbres de la mangrove, sur les rochers ou sur toutes autres surfaces dures (PAYNE, 1983). Ce trait biologique constitue manifestement l'une des raisons majeures de la prédominance de *S. melanotheron* dans les acadjas béninois, ainsi que la clé de son succès dans les acadjas-enclos où l'examen des branchages révèle les traces d'un broutage intense.

Progressivement décomposés, les branchages doivent être renouvelés chaque année et cette contrainte peut constituer un obstacle ou un frein à la généralisation de ce mode d'aquaculture. Le remplacement des fagots classiques par des bambous — plus faciles à obtenir et de durée de vie supérieure — fichés dans le sédiment constitue une solution séduisante. Les premiers essais réalisés récemment en enclos de 1 250 m² avec 800 m² de bambous piqués, à raison de 5 par m², sont très prometteurs : 12 mois après empoissonnement (5 *S. melanotheron* par m²), 878 kg de poissons ont été récoltés, dont 83 % de *S. melanotheron*, soit un rendement de 109 kg par 100 m² de surface aménagée.

CONCLUSION

Les deux espèces de tilapias lagunaires se sont montrées décevantes en élevage intensif. Même dans la situation la plus favorable — l'élevage monosexé mâle de *S. melanotheron* — les taux de croissance et les indices de consommation obtenus ne permettent pas dans l'état actuel de dégager, en fin de cycle, une marge bénéficiaire suffisante pour assurer la rentabilité économique d'une exploitation piscicole ; ce que confirment les essais en vraie grandeur réalisés en cages flottantes dans le cadre du Projet de développement de l'aquaculture lagunaire (DOUDET et LEGENDRE, 1986). Les taux de croissance obtenus (de l'ordre de 0,5 g . j⁻¹) sont en moyenne très faibles, notamment en comparaison de ceux observés chez les autres espèces de tilapias déjà utilisées en pisciculture (1 à 2,5 g . j⁻¹).

Le bilan global de la culture intensive des tilapias dans les lagunes ivoiriennes est donc assez négatif. En effet, on dispose, d'une part, d'espèces naturellement adaptées au milieu mais aux performances médiocres, d'autre part, d'une espèce allochtone (*O. niloticus*) dont la croissance est rapide mais qui s'adapte mal aux milieux saumâtres ivoiriens, y compris aux zones oligohalines. Récemment, des résultats encourageants ont été obtenus avec *Oreochromis aureus*, dont la croissance et la survie en lagune semblent satisfaisantes (DOUDET, 1992). Cette nouvelle espèce constituera peut-être une solution au problème de l'élevage intensif des tilapias dans les lagunes ivoiriennes.

Une autre option qui paraît très prometteuse est celle de l'élevage extensif des tilapias lagunaires en acadjas-enclos. Sur la base des premiers résultats obtenus avec *S. melanotheron*, des bilans prévisionnels font apparaître la possibilité d'exploitations rentables pour les villageois riverains des lagunes. Cette filière est actuellement expérimentée à grande échelle.

Le silure *Heterobranchus longifilis* (Clariidae)

H. longifilis est signalé sur une aire de répartition très vaste couvrant la quasi-totalité des grands bassins fluviaux de l'Afrique intertropicale (TEUGELS *et al.*, 1990). En Côte-d'Ivoire, cette espèce a été identifiée dans la plupart des bassins, ainsi qu'en lagune Ébrié où sa capture reste rare ; il s'agit d'une forme continentale qui ne colonise qu'occasionnellement les eaux mixohalines (DAGET et ILTIS, 1965). Récemment, la faisabilité de son élevage en milieu lagunaire oligo-mésohalin a été démontrée à la station de Layo, à partir d'un petit nombre de spécimens capturés sur le site (LEGENDRE, 1983b).

A priori, de nombreuses caractéristiques sont favorables à une exploitation piscicole de *H. longifilis* : remarquables performances de croissance, grande robustesse, capacité à supporter des conditions hypoxiques grâce à son organe de respiration aérienne suprabranchial, régime alimentaire omnivore (MICHA, 1973 ; BARD *et al.*, 1976 ; LEGENDRE, 1983b). En outre, ce silure, bien que localement frappé d'interdits alimentaires, est recherché par la grande majorité des consommateurs ivoiriens (LEGENDRE, 1989). Cependant, le manque de disponibilité en alevins constituait un obstacle majeur ; les recherches entreprises par le CRO d'Abidjan depuis 1984 ont donc porté essentiellement sur la maîtrise des techniques de reproduction induite et d'élevage larvaire. Grâce aux alevins obtenus en captivité, les premiers essais d'élevage de ce poisson en monoculture ont été tentés, et ses performances aquacoles en milieu lagunaire évaluées.

REPRODUCTION

La reproduction de *H. longifilis* peut être obtenue en conditions semi-naturelles avec des couples isolés en bassin (SEKA, 1984), mais les résultats paraissent aléatoires et conduisent à de grandes pertes d'œufs. La reproduction induite et la fécondation artificielle sont donc préférables afin d'exercer un meilleur contrôle sur toutes les phases de la production des larves. Ces techniques sont à présent bien maîtrisées (LEGENDRE, 1986b).

La maturation ovocytaire et l'ovulation sont provoquées par injection de gonadotropine chorionique humaine (HCG), après sélection des femelles sur la base d'un diamètre ovocytaire modal voisin de 1,5 mm. Jusqu'à présent, un taux de 100 % de réponses (70 femelles) a été obtenu après une seule injection intramusculaire de HCG (dose comprise entre 1,0 et 2,5 UI . g⁻¹ de poids corporel⁽¹⁾). La dose de 1,5 UI . g⁻¹ est néanmoins recommandée pour une application en routine. Le temps de latence entre l'injection et la collecte des ovocytes varie avec la température de l'eau ; entre 26 et 31 °C, il peut être calculé à l'aide de la formule : $t_l = 2,452 \cdot 10^5 \cdot T^{-2,94}$ (fig. 14). Les ovocytes recueillis après le traitement sont de bonne qualité. On obtient après fécondation une importante proportion de larves normales (75 % \pm 5, N = 61) et une faible proportion de larves déformées (9 % \pm 2, N = 61).

⁽¹⁾ UI = unité internationale.

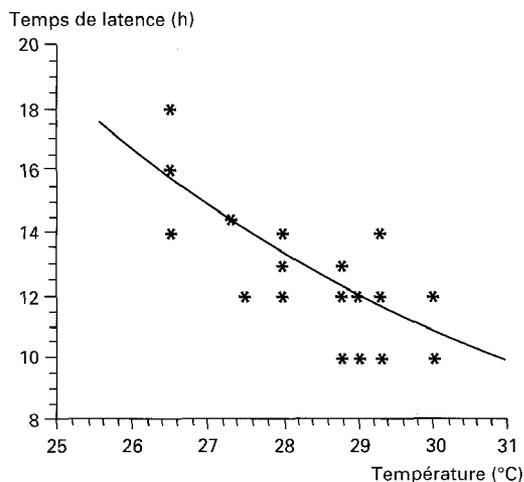


Figure 14
Relation entre la température de l'eau et le temps de latence (h) après traitement avec HCG chez *H. longifilis*
($N = 49$; $\bar{h} = 245,242$; $T^{2,94}$; $r = 0,794$).

Les œufs sont munis d'un large disque adhésif. Leur incubation est réalisée en eau stagnante et dans l'obscurité. À 27-29 °C, l'éclosion intervient de 24 à 28 h après la fécondation (LEGENDRE et TEUGELS, 1991). Contrairement aux ovocytes, le sperme ne peut être collecté par massage abdominal, vraisemblablement en raison de l'anatomie particulière des testicules commune aux Clariidae. Il est donc nécessaire de procéder au sacrifice du mâle, puis à la dissection et à l'incision des testicules pour recueillir le sperme. La quantité de semence ainsi obtenue par individu est généralement suffisante (de 0,5 à 20 ml selon la taille des poissons) pour féconder plusieurs centaines de milliers d'ovocytes. Le nombre de mâles nécessaires à une fécondation massive reste donc réduit.

Des ovocytes de bonne qualité et des spermatozoïdes fécondants peuvent être collectés tout au long de l'année à partir des géniteurs élevés en milieu lagunaire. Chez les femelles, les diamètres ovocytaires moyens mesurés après biopsie intraovarienne restent en toute saison supérieurs au diamètre critique de réponse à HCG, lequel est estimé à environ 1,0 mm (LEGENDRE, 1986b). Des variations saisonnières de l'état sexuel des femelles sont toutefois mises en évidence : la quantité moyenne d'ovocytes collectés par kilogramme de femelle après le traitement hormonal s'avère beaucoup plus faible de décembre à février ($28\,000 \pm 7\,000$, $N = 22$), au début de la grande saison sèche, qu'en juin-juillet ($67\,000 \pm 10\,000$, $N = 19$) au plus fort de la saison des pluies. Celle-ci correspond à la saison de reproduction privilégiée de l'espèce en milieu dulçaquicole (MICHA, 1973). Cette baisse de la fécondité relative observée en début de saison sèche s'accompagne d'une augmentation de la proportion d'ovocytes en atresie dans les ovaires. Le phénomène pourrait être lié d'une part à l'augmentation progressive de la température de l'eau durant les mois d'octobre et novembre, et, d'autre part, au faible niveau des précipitations enregistrées de décembre à février. La maturité sexuelle de *H. longifilis* en milieu lagunaire paraît au contraire peu dépendante des évolutions saisonnières de la salinité dans la gamme observée sur le site de Layo (entre 0 et 10 g . l⁻¹).

Le fait que l'ovulation ait été provoquée à intervalles successifs de 2, 5, 6 et 4 mois chez une même femelle montre que chez *H. longifilis* l'induction à la ponte peut être provoquée au moins cinq fois de suite avec HCG, sans aucun inconvénient (tabl. II). Ce résultat indique en outre qu'après le traitement hormonal une reprise rapide de l'ovogenèse s'effectue chez les femelles élevées en enclos. La fréquence minimale d'induction répétée de la ponte permettant de conserver un bon niveau de fécondité et de qualité des ovules reste encore à déterminer.

La possibilité d'obtenir annuellement plusieurs pontes par femelle, ajoutée à une fécondité élevée, constitue un grand avantage de l'espèce pour la pisciculture dans la mesure où une production massive et continue en alevins peut être envisagée à partir d'un stock de géniteurs d'effectif relativement limité. En élevage en enclos, la première maturation sexuelle est relativement tardive. Elle intervient vers l'âge de un an à un moment où le poids des poissons (1 kg environ) permet déjà d'envisager leur commercialisation.

TABLEAU II

Nombres d'ovules collectés et taux d'éclosion obtenus après induction répétée de l'ovulation avec HCG, chez une même femelle de *H. longifilis*, élevée en enclos lagunaire et identifiée par marquage

Date	Poids corporel (kg)	Nb. d'ovules collectés par kg de femelle	Larves normales (%)	Larves déformées (%)
24-04-84	2,1	44 000	88,5	7,2
03-07-84	2,4	56 000	95,8	1,7
06-12-84	3,1	29 000	91,1	5,3
06-06-85	3,5	87 000		
17-10-85	3,9	47 000	75,1	4,3

ALEVINAGE

Premières tentatives

Bien que le cycle complet de *H. longifilis* ait été effectué intégralement à plusieurs reprises à la station de Layo, les taux de survie obtenus à l'issue des premières tentatives d'élevage des larves et des alevins se sont montrés variables et généralement peu élevés. Ces essais, réalisés en éclosérie avec différents types d'aliments (cervelle broyée, œufs bouillis, levures de bière...), ont conduit au début du cycle vital à de très fortes mortalités (survie de l'ordre de 1 % à 3 semaines) et à une grande variabilité individuelle des résultats de croissance. Ces aliments, bien qu'activement ingérés dès la fin de la résorption vitelline, paraissaient donc mal utilisés. Mais il s'y ajoutait vraisemblablement d'autres problèmes, notamment la qualité de l'eau de la station de pisciculture expérimentale de Layo, généralement très turbide. La croissance hétérogène des alevins résultant de ces conditions défavorables conduisait secondairement au cannibalisme.

L'élevage en étangs pourrait résoudre au moins partiellement ces problèmes grâce, en particulier, à leur richesse en nourriture naturelle et en zooplancton notamment (LECENDRE *et al.*, 1987). L'empoissonnement des étangs avec des alevins de 3 jours, en fin de résorption vitelline, s'est, jusqu'à présent, toujours soldé par un échec du fait de la présence et de la prolifération, difficilement contrôlable, de batraciens et d'insectes aquatiques (notonectes, ranâtres, larves de libellules...). En conséquence, l'empoissonnement des étangs devrait être réalisé plus tardivement avec des alevins d'au moins 15 à 20 jours (poids de 100 à 300 mg) capables d'échapper à la majorité de ces prédateurs.

La phase cruciale se limite donc aux trois premières semaines, durant lesquelles le principal problème est de disposer d'une quantité suffisante de proies planctoniques adéquates et de maintenir les alevins à l'abri de leurs prédateurs.

Une solution intermédiaire a été testée. Elle consiste à placer les alevins, en fin de résorption vitelline, dans des cages de petits maillages implantées directement dans les étangs. Un pompage de l'étang vers les cages est réalisé en continu pour favoriser les échanges d'eau et l'approvisionnement en proies planctoniques. Après 18 jours d'élevage, les taux de survie obtenus dans les trois essais préliminaires sont compris entre 22 et 50 % en fonction de la densité initiale d'empoissonnement (entre 4 000 et 20 000 alevins par m³). L'alimentation à base de zooplancton n'est indispensable qu'au cours de la première semaine d'élevage. Au-delà, un aliment artificiel riche en protéines (50 %) paraît pouvoir s'y substituer progressivement pour maintenir la croissance. Dans ces conditions, le gain en poids des alevins s'avère satisfaisant (passage de 2 à 150 mg de poids moyen en 18 jours) et relativement homogène (coefficient de variation de 25 à 30 %). Ces résultats sont très encourageants quoique perfectibles.

Régime alimentaire des alevins

L'objectif était d'identifier les proies préférentielles des larves et alevins de *H. longifilis*, afin d'en favoriser le développement en étang ou d'en faire la culture en bassins. Le régime alimentaire des alevins a donc été étudié dans différentes situations d'élevage sans apport d'aliment artificiel (LEGENDRE, 1987) : en étangs et en bassins de grand volume préalablementensemencés en zooplancton. Les observations ont porté sur l'évolution du régime entre la première prise d'aliment et l'âge de 30 jours et sur les variations nyctémérales de l'alimentation chez des alevins âgés de 11 jours (P = 30 mg).

Les résultats sont les suivants :

- La première prise d'aliment s'effectue dès l'âge de 2 jours alors que la vésicule vitelline des alevins n'est pas encore entièrement résorbée. À ce stade, les alevins dont la largeur de la bouche est d'environ 1 mm sont déjà capables d'ingérer des proies planctoniques de grandes tailles (cyclopidés adultes et *Moina* de 600 à 800 μm). Le régime alimentaire, essentiellement zooplanctonophage jusqu'à l'âge de 5-6 jours, tend par la suite à se diversifier progressivement avec l'incorporation d'insectes de tailles croissantes, principalement des larves de chironomides. L'examen des contenus stomacaux d'individus plus âgés (31 j, L = 55 mm), élevés en étang, révèle un régime plus diversifié, où larves de chironomides et autres insectes constituent pondéralement les proies principales, alors que le zooplancton est encore présent en effectif important. On trouve également dans les tractus des coquilles de gastéropodes, des détritiques organiques, des débris de végétaux et des graines qui traduisent l'évolution du régime vers celui de l'adulte, considéré comme omnivore à tendance carnassière (MICHÁ, 1973).
- Les alevins se nourrissent de façon continue de jour et de nuit, sans qu'un rythme quelconque dans la prise d'aliment ne soit mis en évidence. En revanche, la qualité des proies ingérées témoigne d'une nette évolution au cours du nyctémère. Ainsi le cladocère *Moina*, très peu consommé de jour, représente numériquement et pondéralement (fig. 15) la part la plus importante des proies identifiées dans le tractus digestif des alevins pendant la nuit. Ce changement de régime est à mettre en relation avec le comportement des alevins. Dans les structures d'élevage, ceux-ci se confinent au voisinage du fond pendant la journée alors qu'ils occupent toute la couche d'eau pendant la nuit avec une grande mobilité. Ce fait est sans doute à rapprocher de leur caractère photophobe marqué.
- Les indices de sélectivité (indice de Paloheimo in LAZZARO, 1987) calculés pour les différentes proies échantillonnées en pleine eau confirment ces observations. Ils montrent (fig. 16) que si les copépodes et les ostracodes sont fortement sélectionnés de jour, pendant la nuit la sélection s'exerce principalement sur *Moina*. En outre, la préférence constatée ici vis-à-vis de ce cladocère semble encore sous-estimée, notamment en comparaison avec les ostracodes. Les rapports moyens, par catégorie, du nombre de proies dans l'intestin sur le nombre de proies identifiées dans l'ensemble du tractus tendent en effet à montrer une accumulation des ostracodes au niveau de l'intestin (63,5 ; s = 11,1), alors que les *Moina* sont plus abondants dans les estomacs (45,9 ; s = 8,3) et que les copépodes occupent une position intermédiaire (55,8 ; s = 10,2). Ces résultats pourraient s'expliquer par une lyse plus rapide et plus complète des *Moina* dans le tractus digestif ou encore par une durée de transit intestinal plus longue des carapaces d'ostracodes.

En raison de la forte sélection qui s'exerce à son égard et de sa meilleure digestibilité apparente, le cladocère *Moina* semble constituer, parmi les proies planctoniques disponibles localement, un aliment de départ tout indiqué pour l'alevinage de *H. longifilis*. Par ailleurs, il semblerait souhaitable que l'alevinage se fasse dans une relative pénombre et que le nourrissage des alevins s'effectue de façon continue sur 24 heures.

Approche actuelle

Sur la base de ces différents résultats, deux options d'alevinage de *H. longifilis*, extensive et intensive, ont été développées et testées sur une plus grande échelle :

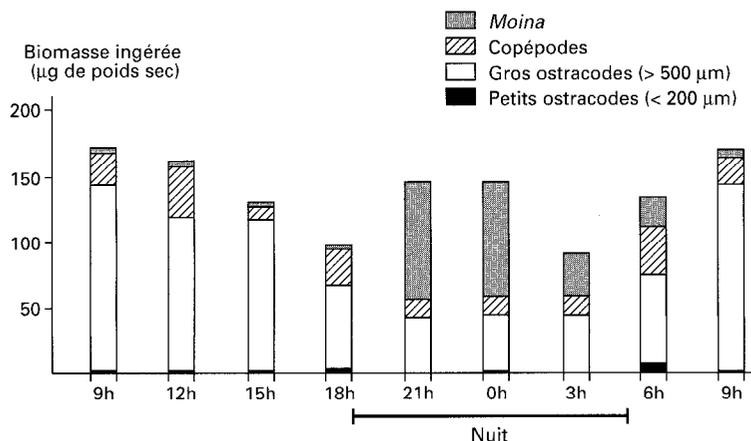


Figure 15
Évolution nyctémérale des biomasses des principales catégories de proies ingérées par des alevins de *H. longifilis* âgés de 11 jours.

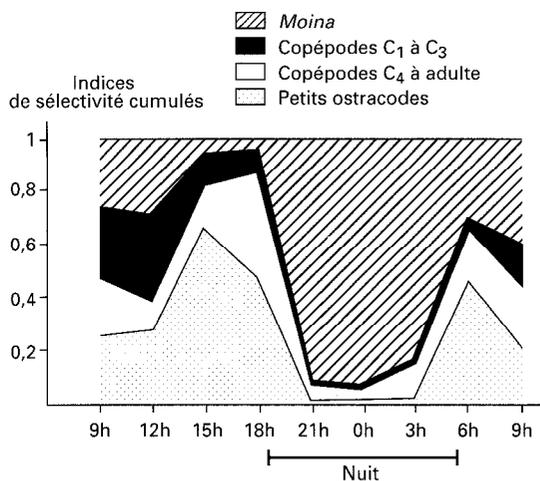


Figure 16
Évolution nyctémérale des indices de sélectivité (indice de Paloheimo) calculés pour les principales catégories de proies de pleine eau ingérées par des alevins de *H. longifilis* âgés de 11 jours.

Méthode extensive

L'alevinage selon la méthode extensive d'élevage en cages implantées en étangs paraît particulièrement séduisant du fait de sa simplicité. Pendant les 8 premiers jours, le système ne nécessite aucun entretien, si ce n'est un broissage régulier des cages pour limiter leur colmatage. Cette relative facilité de mise en œuvre et d'utilisation paraît favorable à une application dans le cadre de piscicultures rurales.

Entre juin 1988 et fin 1989, six expérimentations ont été réalisées avec des batteries de 8 à 10 cages dans des conditions différentes de densité d'empeusement, de quantité de zooplancton disponible et d'aménagement des cages (avec ou sans substrats artificiels). Bien que jusqu'à la mi-1989 les taux de survie obtenus à l'issue de la phase critique des 15 premiers jours se soient systématiquement avérés satisfaisants (parfois 50 % et toujours plus de 20 % dans au moins l'une des cages), les résultats des deux dernières expériences ont été décevants, les survies finales n'excédant pas 5 %. Il apparaît donc que si cette technique a fait ses preuves (plus de 30 000 alevins produits lors d'un seul essai), son succès reste aléatoire. En première analyse, la variabilité des taux de survie paraît liée notamment à la quantité et à la nature des proies planctoniques disponibles, mais elle résulte aussi d'importantes variations nyctémérales de paramètres physico-chimiques tels que l'oxygène (hypoxie ou sursaturation), qui peuvent conduire à une mortalité massive. L'optimisation de cette méthode d'alevinage passe donc à présent par un meilleur contrôle de l'écosystème étang.

Méthode intensive

L'alevinage en bassins d'écloserie est probablement l'option qui correspond le mieux aux impératifs d'une production à grande échelle. De plus grande technicité, elle requiert des stations bien équipées et un personnel compétent. Son succès dépend alors d'un approvisionnement suffisant en aliments adéquats et d'une eau de bonne qualité.

À Layo, les problèmes rencontrés avec l'eau de lagune (turbidité, salinité) ont été résolus avec la réalisation d'un système d'auges d'alevinage fonctionnant avec l'eau de ville recyclée. L'utilisation de *nauplii* de *Artemia salina* comme aliment de départ a permis d'atteindre 60 à 94 % de survie sur des lots de 500 à 10 000 alevins, après 15 jours d'élevage dans ce système. La croissance est très rapide. On passe de 2 à 150-250 mg de poids moyen durant cette période. Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus avec *Clarias gariepinus* (HOGENDOORN, 1980) et montrent que *Artemia* constitue un remède possible au problème du nourrissage des alevins de *H. longifilis* en milieu artificiel. Néanmoins, dans le but de valoriser les potentialités locales en proies naturelles, des essais de production contrôlée de *Moina micrura* ont été effectués. Son temps de génération est court, environ 40 h à 30 °C (BONOU, 1986), ce qui constitue un atout. Des concentrations supérieures à 4 000 individus par litre peuvent être rapidement obtenues dans des bassins (2 m³) en eau stagnante, oxygénée et fertilisée avec de la fiente de poulet. La moitié de la population des bassins peut alors être prélevée périodiquement sans dommage, la densité en *Moina* étant restaurée à son niveau initial après seulement 2 jours (BONOU, comm. pers.). Des essais comparatifs ont en outre montré que les performances de croissance et de survie sont du même ordre chez les alevins nourris respectivement avec *Moina* ou *Artemia* comme premier aliment. Plus récemment, l'approche d'une alimentation larvaire de type artificiel a été reprise. L'utilisation d'un aliment à base de levure et de foie de bœuf, mis au point pour la carpe et le corégone (BERGOT *et al*, 1986), a permis d'obtenir des survies larvaires aussi élevées qu'avec *Artemia* mais avec une croissance plus faible au cours des deux premières semaines d'alevinage. Cette faible croissance pourrait être, au moins en partie, liée à une couverture inadéquate des besoins lipidiques. Il est en effet connu que les besoins en acide gras essentiels peuvent différer de manière importante chez les poissons d'eau chaude et d'eau froide. De fait, la substitution de l'huile de foie de morue par de l'huile de palme dans un même régime de base (levure et foie de bœuf) conduit à une nette amélioration de la croissance des larves de *H. longifilis* (KERDCHUEN, 1992).

PRÉGROSSISSEMENT - GROSSISSEMENT

Contrairement à l'élevage larvaire, les phases de prégrossissement et de grossissement ne posent pas de difficultés particulières. À partir d'un poids d'environ 300 mg, soit après trois semaines d'élevage, *H. longifilis* accepte fort bien la nourriture artificielle à 35 % de protéines brutes habituellement utilisée pour le mâchoiron. Cet aliment a donc été retenu pour les premiers essais de prégrossissement et de grossissement.

Le **prégrossissement** a été principalement réalisé en étangs lagunaires alimentés en eau par la nappe phréatique, mais il pourrait aussi bien s'effectuer en bassins (tabl. III). Selon la densité initiale (entre 1 et 10 poissons par mètre carré), *H. longifilis* atteint en étang un poids moyen de 50 g en 5 à 10 semaines, à partir d'alevins de 0,1 g. Les taux de survie sont généralement supérieurs à 60 % lorsque certaines précautions sont prises. Durant cette phase, deux facteurs de mortalité apparaissent particulièrement importants à maîtriser : la prédation et le cannibalisme. Le premier peut être évité grâce à une stricte préparation des étangs qui, peu avant l'empoissonnement, doivent être vidangés, curés, et recevoir une application de chaux vive afin d'éliminer les espèces parasites ou prédatrices. Pour limiter le second, il est recommandé d'empoissonner les structures avec des alevins de taille bien calibrée, ce qui peut nécessiter un tri préalable.

Les premiers essais de **grossissement** réalisés en monoculture ont été menés dans diverses structures d'élevage. En enclos, en cage-enclos et en bassin les poissons étaient nourris 6 jours par semaine à rai-

TABLEAU III
Résultats des essais de prégrossissement de *H. longifilis*

Structure (superficie m ²)	Densité initiale (Nb.par m ²)	Poids moyen initial (g)	Poids moyen final (g)	Durée du suivi (jours)	Survie (%)
Bassin (4)	8	4,5	50	28	100
Étang (750) (a)	0,7	0,15	54	35	nd
Étang (520) (a)	10	0,77	23	70	55
Étang (750) (a)	10	0,10	53	70	10
Étang (480) (a)	8	0,10	55	70	64
Étang (750) (a)	11	0,28	34	56	64
Étang (750) (a)	13	0,15	34	63	74
Étang (580) (a)	11	0,17	14	35	68
Étang (300) (b)	25	0,25	26	49	82
Étang (150) (b)	16	0,06	25	49	69

(a) étangs lagunaires, station de Layo.

(b) étangs continentaux, station de Zélé (Man).

son d'une ration alimentaire journalière fixée à 3 % de leur biomasse. En étang, la ration initialement fixée à 5 % de la biomasse a ensuite été réduite à 3 puis 1 %, lorsque les poissons ont atteint les poids moyens de 100 et de 500 g respectivement.

Dans tous ces essais, la croissance de *H. longifilis* s'est avérée très rapide et peu influencée par le type de structure utilisé (fig. 17, tabl. IV). On atteint généralement 500 g en 6 mois et plus de 1 kg en 12 mois, les croissances moyennes se situant aux alentours de 3 à 4 g . j⁻¹. Jusqu'à 500 à 600 g de poids moyen, les lc obtenus, voisins de 2 et souvent inférieurs, sont excellents. À l'exception de l'essai

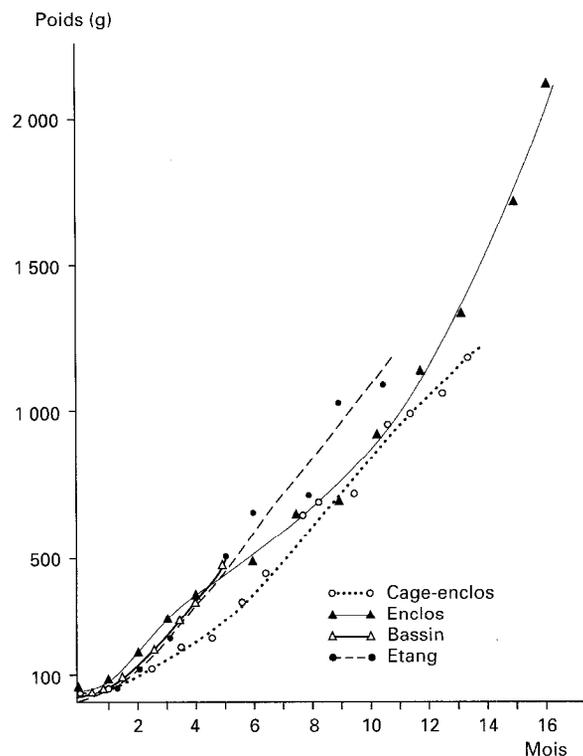


Figure 17
Croissance de *H. longifilis* nourri avec un aliment granulé contenant 35 % de protéines brutes dans différentes structures d'élevage.

Tableau IV
Récapitulatif des essais de grossissement de *H. longifilis* effectués sur la station de Layo jusqu'en 1988

Structure (superficie m ²)	Année	Densité initiale (Nb. par m ²)	Poids moyen initial (g)	Poids moyen final (g)	Durée du suivi (jours)	Gain pondéral (g · j ⁻¹)	Survie %	Ic ⁽¹⁾ global	Ic intermédiaire
Étang (750)	1984-85	0,7	54	1 083	273	3,77	66 ⁽²⁾	1,41	-
Cage-enclos (4)	1985-86	3,0	58	482	155	2,74	100	2,36	-
Cage-enclos (4)	1986	8,5	57	976	290	3,17	80	4,10	1,98
Cage-enclos (25)	1986-87	4,0	56	1 119	365	2,91	89	3,85	2,04
Cage-enclos (25)	1986-87	4,0	28	1 180	380	2,81	92	3,54	2,05
Cage-enclos (25)	1987-88	4,0	397	1 640	319	3,90	88	6,68	-
Cage-enclos (4)	1987	7,5	140	1 164	341	3,00	50	6,69	1,79
Enclos (625)	1987-88	2,0	35	2 115	487	4,27	72	4,35	1,74
Bassin (4)	1988	7,5	50	479	118	3,63	97	1,52	-

⁽¹⁾ L'indice de consommation (Ic) est calculé par le rapport entre le poids total de nourriture distribué et l'accroissement en biomasse des poissons sur une période donnée. « Ic global » correspond à l'ensemble de la période d'expérimentation. « Ic intermédiaire » est calculé entre le début de l'expérimentation et le moment où les poissons ont atteint un poids moyen de 500 à 600 g. Dans tous les cas, les poissons sont nourris avec un aliment granulé contenant 35 % de protéines brutes.

⁽²⁾ Taux de survie déterminé pour les deux phases, pré-grossissement et grossissement.

réalisé en étang, on note en revanche une élévation sensible des Ic lorsque l'élevage se poursuit au-delà du kilo (tabl. IV). Cela semble dû, au moins en partie, à une ration alimentaire trop généreuse pour ces individus de grande taille. Elle devrait, à l'avenir, être maintenue en dessous de 3 % de la biomasse pour les poissons de plus de 500 g.

Dans leur ensemble, ces premiers essais paraissent très positifs. Ils confirment la croissance très rapide de *H. longifilis* et sa nette supériorité sur les autres poissons déjà testés en pisciculture lagunaire en Côte-d'Ivoire. En outre, la bonne transformation de l'alimentation artificielle pendant toute la durée du grossissement jusqu'à 600 g permet d'envisager de rentabiliser la production de cette espèce à raison de deux cycles par an. Il importe à présent de définir les conditions optimales de réalisation de ces phases de l'élevage (structure, alimentation, densité) pour exprimer au mieux le potentiel de croissance de l'espèce. En enclos, à faible densité et en association avec des tilapias, on sait que la croissance moyenne avoisine $10 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1}$ chez des individus de poids compris entre 200 g et 3 kg (LEGENDRE, 1983b).

ADAPTABILITÉ AU MILIEU LAGUNAIRE

Des spécimens de *H. longifilis* de poids compris entre 50 g et 14 kg sont élevés en milieu lagunaire sur la station de Layo depuis 1984. Aucune mortalité particulière liée à l'augmentation saisonnière de la salinité dans le milieu n'a été constatée. De plus, la croissance des poissons s'avère aussi rapide en saison sèche (de janvier à avril), avec une salinité comprise entre 5 et $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, qu'en saison des pluies (juin-juillet), lorsque la salinité est souvent voisine de zéro (fig. 18). Malgré son origine continentale, l'espèce semble donc très bien se prêter à un élevage dans les secteurs oligo-mésosalins (salinité inférieure à $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$), qui représentent plus de la moitié de la superficie des lagunes ivoiriennes. Les limites supérieures de tolérance à la salinité des juvéniles et des adultes n'ont cependant pas encore été déterminées avec précision et pourraient se révéler plus élevées.

En revanche, les œufs et les larves de *H. longifilis* apparaissent plus sensibles à la salinité du milieu :

- alors que la proportion de larves normales est généralement élevée après incubation des œufs en eau douce, aucune éclosion n'est obtenue lorsque l'incubation est effectuée dans une eau de salinité supérieure à $6 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$;
- les taux de survie observés durant les 10 premiers jours d'élevage sur des groupes de 30 larves transférées directement le jour de l'éclosion en eau de mer diluée, à différentes salinités (fig. 19), montrent que si l'alevinage est envisageable dans des eaux pouvant aller jusqu'à $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$, des

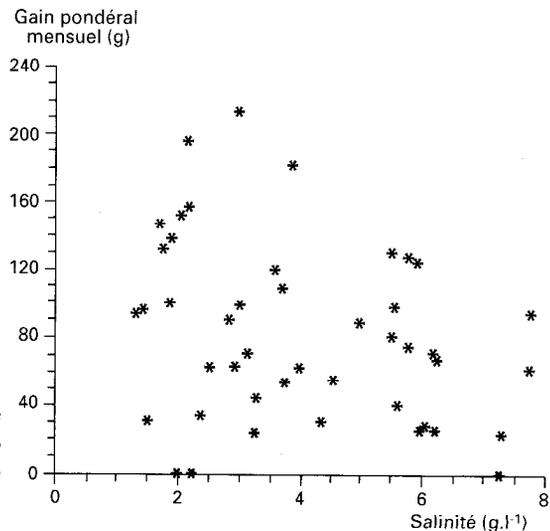


Figure 18
Représentation du gain pondéral mensuel de *H. longifilis* élevé à la station de Layo en cage-enclos, en fonction de la salinité moyenne mensuelle de la lagune.

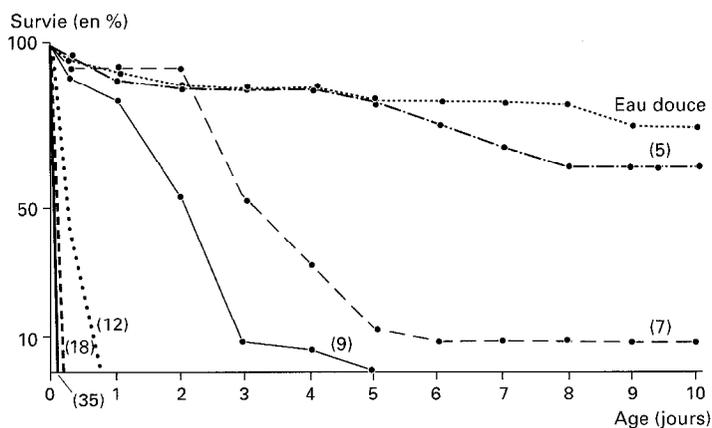


Figure 19

Évolution de la survie des larves de *H. longifilis* élevées dans de l'eau de mer diluée à différentes salinités (g . l⁻¹).

valeurs supérieures conduisent rapidement à une survie faible, voire nulle. En conséquence, l'alevinage de *H. longifilis* ne peut être réalisé à longueur d'année que dans les zones lagunaires très oligohalines. Dans les autres zones, une alimentation des éclosures en eau douce est nécessaire, et le transfert des alevins en eau saumâtre ne doit intervenir qu'à un âge avancé, selon des modalités actuellement à l'étude.

HYBRIDATION

L'hybridation, interspécifique ou intergénérique, est une manipulation permise par le contrôle de la reproduction qui conduit parfois, chez les poissons, à l'obtention de lignées de caractéristiques plus favorables pour la pisciculture que celles des espèces parentales. Les performances de ces hybrides sont toutefois peu prévisibles *a priori*.

Hormis les résultats préliminaires de HECHT et LUBINKHOF (1985), l'hybridation entre espèces de clariidés africains n'avait pas été tentée. L'hybridation entre *Heterobranchus longifilis* et *Clarias gariepinus* (le clariidé dont l'élevage est le plus répandu en Afrique) a été étudiée de manière approfondie sur la station de Layo entre 1987 et 1990 après induction hormonale de l'ovulation et fécondation artificielle (LEGENDRE *et al.*, 1992 ; TEUGELS *et al.*, 1992a et 1992b).

L'interfécondation entre les deux espèces est remarquable. Les pourcentages d'éclosion obtenus dans les croisements réciproques sont similaires à ceux résultant des fécondations intraspécifiques (fig. 20). Sur le plan morphologique, les hybrides présentent plusieurs caractéristiques intermédiaires aux deux espèces parentales et notamment la présence d'une petite nageoire adipeuse : alors que *H. longifilis* en possède une grande, *C. gariepinus* en est totalement dépourvu. Cette morphologie intermédiaire indique que les croisements réalisés conduisent à de vrais hybrides, résultant de la fusion du matériel génétique des deux parents, et non à des individus issus d'un développement parthénogénétique comme cela a déjà été observé pour d'autres espèces de poissons. Ce point a été confirmé tant par la description du caryotype des hybrides que par l'étude de leur polymorphisme enzymatique (TEUGELS *et al.*, 1992a et 1992b).

Le sex-ratio est équilibré aussi bien pour les espèces parentales que pour les hybrides, ce qui renforce l'hypothèse d'un mécanisme de déterminisme du sexe similaire chez *H. longifilis* et *C. gariepinus*. Les analyses caryologiques ont mis en évidence l'existence de chromosomes sexuels chez les deux espèces, les hétérochromosomes étant portés par la femelle. Pour les hybrides, comme pour les espèces parentales, l'identification du sexe est associée à la présence de chromosomes ZZ ou ZW (OZOUF-COSTAZ *et al.*, 1990 ; TEUGELS *et al.*, 1992a). Le caryotype des hybrides (2n = 54) représente la somme des stocks haploïdes de *H. longifilis* (2n = 52) et de *C. gariepinus* (2n = 56).

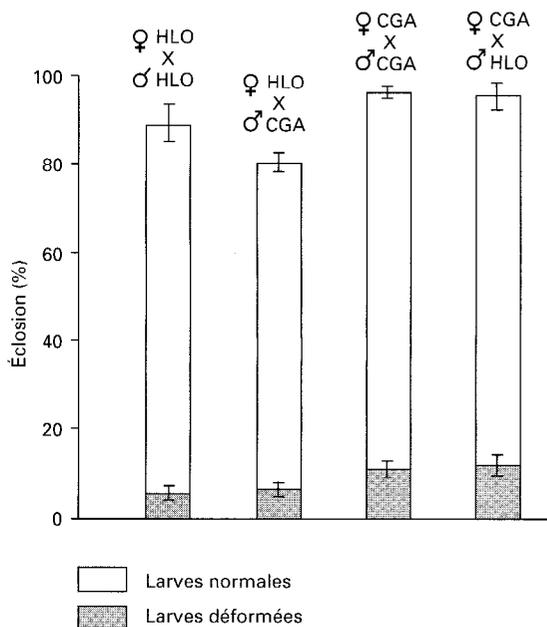


Figure 20
Proportions moyennes de larves normales et déformées obtenues après croisements intra- et interspécifiques chez *Heterobranchus longifilis* (HLO) et *Clarias gariepinus* (CGA). Les barres verticales représentent les écarts entre réplicats.

Les hybrides issus des deux croisements réciproques sont parfaitement viables et leur survie est similaire à celle de leurs espèces parentales. La croissance des hybrides est équivalente à celle de *H. longifilis*, elle-même nettement supérieure à celle de *C. gariepinus*. Toutefois l'hybride *H. longifilis* femelle x *C. gariepinus* mâle a montré une croissance plus rapide que celle de *H. longifilis* dans une situation expérimentale particulière. L'expression d'un effet de vigueur hybride pourrait ainsi dépendre des conditions environnementales de l'élevage (LEGENDRE *et al.*, 1992).

Le suivi de l'évolution temporelle du RGS et de la proportion des femelles en maturation sexuelle (fig. 21) montrent que :

- la maturation sexuelle des hybrides est plus tardive que celle de *H. longifilis* et s'effectue principalement au cours de la deuxième année ;
- les RGS moyens des femelles d'hybrides à maturité (voisins de 3 %) s'avèrent beaucoup plus faibles que ceux des femelles de *H. longifilis* (jusqu'à 15 %). Cela s'accompagne d'une forte diminution de la fécondité. En outre, de fréquents cas de tumeurs ovariennes ont été observés.

Pour les mâles, la maturation sexuelle s'effectue en fin de première année pour les deux populations hybrides et *H. longifilis*. Les hybrides présentent des testicules nettement plus développés (RGS moyen de l'ordre de 1 %) que ceux de *H. longifilis* (RGS moyen de l'ordre de 0,3 %). Mais leur sperme apparaît très dilué, avec une concentration moyenne en spermatozoïdes ($1,9 \cdot 10^7$ spz \cdot ml⁻¹) près de 200 fois plus faible que chez *H. longifilis* ($3,5 \cdot 10^9$ spz \cdot ml⁻¹).

En dépit de ces diverses anomalies observées dans le développement de leurs gonades (mauvaise efficacité de la gamétogenèse, tumeurs ovariennes fréquentes, médiocre qualité des gamètes), les hybrides ne sont pas stériles et un petit nombre d'alevins viables de lignées « F2 » ou « backcross » ont été obtenus (LEGENDRE *et al.*, 1992). De ce fait, le risque d'une contamination génétique des stocks naturels par des hybrides échappés des stations d'élevage ne peut être écarté.

CONCLUSION

Le potentiel aquacole de *H. longifilis* est maintenant bien établi. Il repose sur de nombreuses caractéristiques biologiques favorables : grande robustesse, croissance très rapide, y compris en monoculture intensive, bonne transformation des aliments artificiels, reproduction continue, fécondité élevée et première maturation sexuelle relativement tardive. L'espèce montre une bonne adaptabilité au milieu lagunaire et

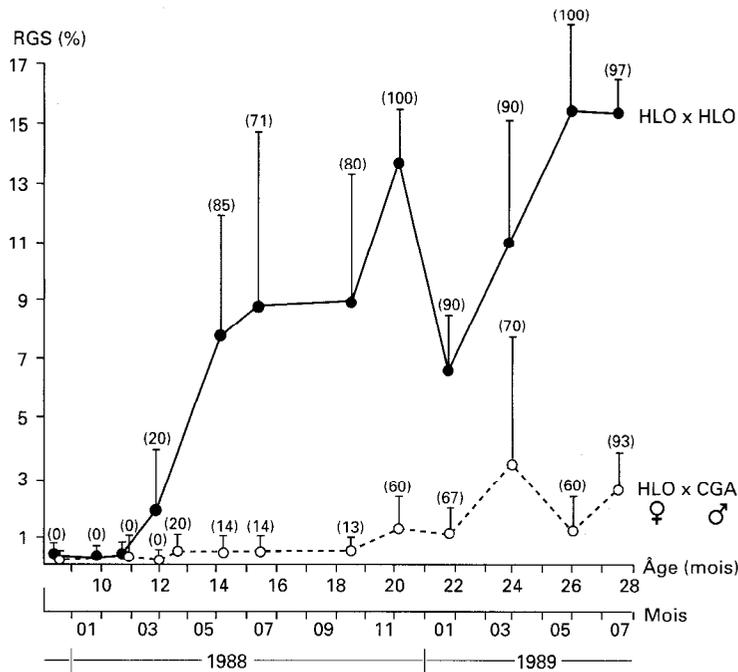


Figure 21

Évolution temporelle du RGS moyen en fonction de l'âge des femelles de *H. longifilis* et de l'hybride HLO x CGA. Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance à 5%. Le pourcentage de femelles sexuellement matures (vitellogenèse avancée) figure entre parenthèses.

son élevage (prégrossissement-grossissement) peut d'ores et déjà être envisagé au moins dans les zones oligo-mésohalines de salinité inférieure à 10 g . l⁻¹. Les techniques de reproduction contrôlée sont parfaitement maîtrisées et permettent une production massive de larves tout au long de l'année. En alevinage, d'excellents résultats sont obtenus en conditions d'écloserie avec *Artemia* comme aliment de départ. L'option extensive, valorisant les potentialités locales en proies planctoniques par le biais de cages implantées en étang, conduit à des taux de survie plus modestes que pourrait compenser une plus grande facilité d'application. Dans le contexte lagunaire, la sensibilité des œufs et des alevins à la salinité constitue une contrainte qui doit faire l'objet d'une analyse plus approfondie. En revanche, la filière d'élevage de *H. longifilis* ne présente plus de point de blocage majeur et son transfert vers le développement peut s'amorcer progressivement. Les recherches doivent être poursuivies pour en optimiser les différentes étapes.

En ce qui concerne l'hybride *H. longifilis* x *C. garipepinus*, aucun avantage clair de son élevage n'a pu être mis en évidence jusqu'ici, par rapport aux performances de *H. longifilis*. Toutefois, l'évaluation de l'intérêt aquacole de cette hybridation devrait être poursuivie sur des critères autres que la croissance, telles la résistance aux agents pathogènes ou la qualité de la chair.

Le trachinote *Trachinotus teraia* (Carangidae)

Le Carangidae *Trachinotus teraia* est inféodé aux milieux lagunaires et estuariens de la côte ouest-africaine (DAGET *et al.*, 1986). En Côte-d'Ivoire, il fait partie des espèces privilégiées exploitées par la pêche lagunaire avec des débarquements de l'ordre de 1 à 2 % des captures totales (DURAND *et al.*, 1978). Il est capturé essentiellement dans les pêcheries à la senne de plage et au filet maillant à grande maille, appelé localement « filet à trachinotus ». C'est un poisson très apprécié des consommateurs en

raison de la qualité de sa chair, de sa grande taille (il est généralement commercialisé à un poids voisin de 1 kg) et de sa bonne aptitude au fumage (BRIET, 1965). D'une valeur commerciale équivalente à celle du mâchoiron (WEIGEL, 1989), il fait partie des espèces nobles du marché local. Naturellement adapté aux milieux mixohalins, il fait preuve d'une remarquable euryhalinité, sa présence ayant été signalée depuis les eaux fluviales (cours inférieur du Niger : REED *et al.*, 1967) jusqu'aux eaux hypersalées (estuaire de la Casamance : ALBARET, 1987).

Par ailleurs, de nombreuses recherches zootechniques ont été menées sur les *Trachinotus* des côtes ouest de l'Atlantique en vue de leur aquaculture (JORY *et al.*, 1985). Elles concernent principalement *T. carolinus* ou *Florida pompano*, poisson très réputé aux États-Unis pour sa haute valeur gastronomique (BARDACH *et al.*, 1972). Plus récemment, l'élevage de *T. goodei* et de *T. falcatus* a été expérimenté au Venezuela et à la Martinique (SOLETCHNIK *et al.*, 1988). Ces recherches ont apporté des connaissances sur la biologie de ces espèces en milieu d'élevage et permis la maîtrise du cycle d'élevage pour *T. carolinus* (HOFF *et al.*, 1978) et *T. goodei* (SUQUET *et al.*, 1988). Elles ont abouti à la mise en place d'élevages du pompano à l'échelle commerciale (WAGSTAFF, 1975).

Dans ce contexte, *T. teraia*, compte tenu de ses potentialités pour l'aquaculture lagunaire, a motivé un programme de recherches visant à combler le manque de connaissances sur la biologie de ce poisson et à évaluer ses performances zootechniques (TRÉBAOL, 1991).

BIOÉCOLOGIE DES POPULATIONS NATURELLES

La biologie de *T. teraia* dans son milieu naturel a été étudiée à partir de deux sources d'information : d'une part les données collectées au cours des programmes antérieurs sur les peuplements ichtyques et les pêches lagunaires (cf. III-1 et IV-2) qui permettent d'appréhender la bioécologie des populations, d'autre part les échantillonnages complémentaires dans les captures de la pêche professionnelle pour une étude plus fine du régime alimentaire et de la reproduction.

T. teraia est présent en toute saison dans tous les secteurs lagunaires, depuis les zones à forte influence marine jusqu'aux secteurs les plus continentaux. Sa présence en mer semble épisodique. En cela, il diffère des trois autres espèces présentes sur le littoral ivoirien (*T. ovatus*, *T. maxillosus* et *T. gorensis*), essentiellement marines. Les pêches expérimentales en lagune Ébrié ont établi la présence des juvéniles et des adultes dans toute la gamme de variations des facteurs de l'environnement mesurés (température, salinité, pH, oxygène, transparence, profondeur, distance à la berge, courant), définissant le caractère eurybiote de ce poisson.

L'étude de la structure en taille des populations exploitées par les sennes en lagune Ébrié et en lagune Aby (taille minimale de capture : 40 mm LF) a mis en évidence un recrutement saisonnier centré sur la fin de la saison sèche (mars à juin). En lagune Ébrié, les juvéniles apparaissent surtout dans les secteurs estuariens (II, III et IV) alors que les adultes sont abondants dans les secteurs stables et oligohalins de la partie ouest (secteurs V et VI).

La croissance de l'espèce n'a pu être établie par l'utilisation de la squelette-chronologie, faute de marques nettes sur les tissus osseux. Elle a été estimée par la méthode des filiations modales (fig. 22), la cohorte atteignant approximativement 200 mm (200 g) à la fin de la première année et 350 mm (1 kg) à la fin de la deuxième année.

Enfin, l'analyse des contenus des tractus digestifs sur des individus de 40 à 700 mm provenant de différents secteurs des lagunes Ébrié et Aby met en évidence le passage d'un régime prédateur chez les juvéniles (alevins, mysidacées, jeunes pénéides) à un régime strictement malacophage à partir d'une longueur de 100 à 150 mm (fig. 23), la prédation s'exerçant de façon quasi exclusive sur le bivalve *Corbula trigona*, élément prédominant de la benthofaune lagunaire (ZABI, 1982). Le poisson le broie grâce à de puissantes mâchoires pharyngiennes, organe très particulier d'un point de vue anatomique (MEUNIER et TRÉBAOL, 1988). Plus que les facteurs hydroclimatiques, le facteur trophique (présence et abondance des *Corbula*) serait susceptible d'expliquer les disparités de répartition et d'abondance de *T. teraia*.

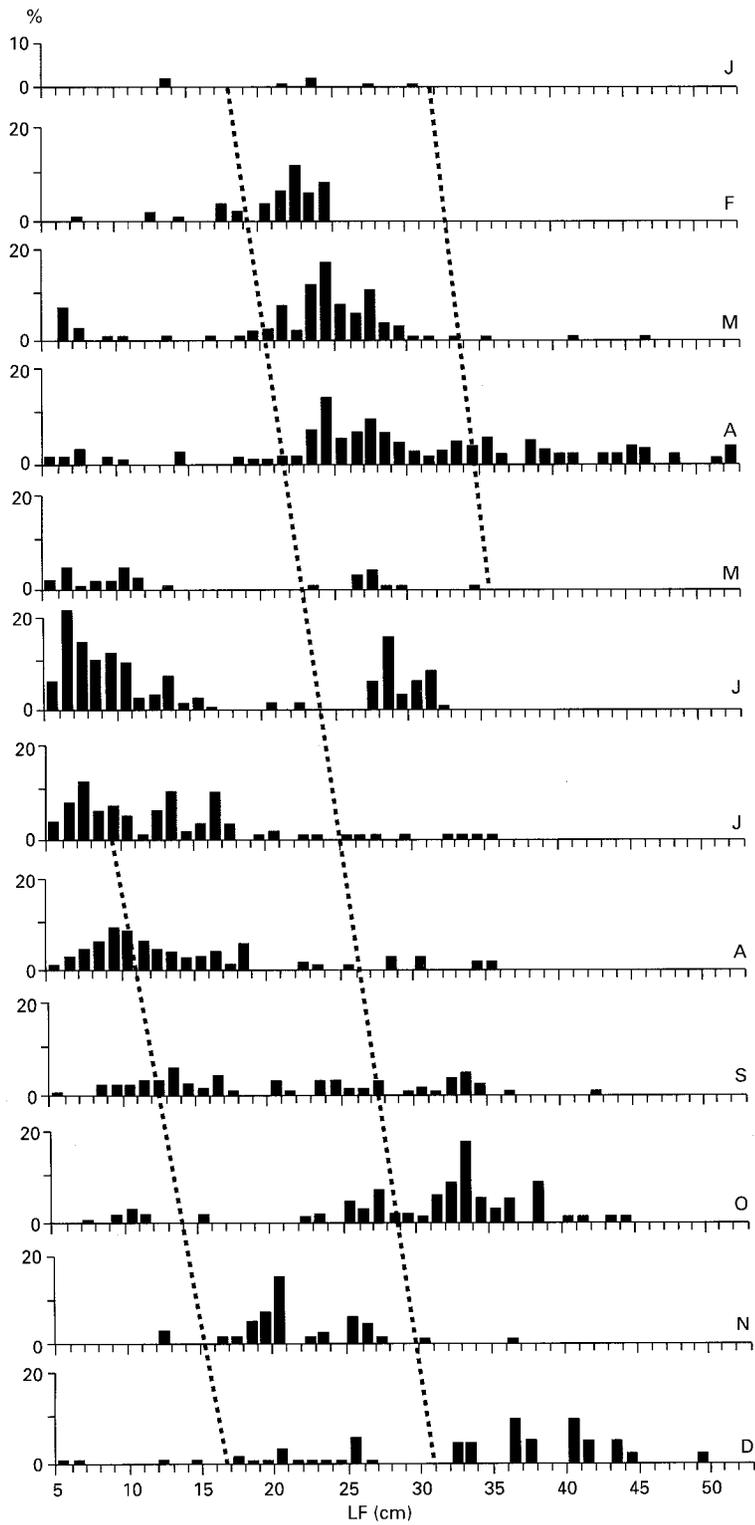


Figure 22

Fréquences de distribution en taille des échantillons mensuels des captures de *T. teraia* par les sennes de plage de la lagune Aby (cumul des enquêtes effectuées entre février 1983 et février 1987). En pointillé, croissance en captivité (données de croissance pondérale des lots représentés à la figure 27 d'après l'équation de Von Bertalanffy).

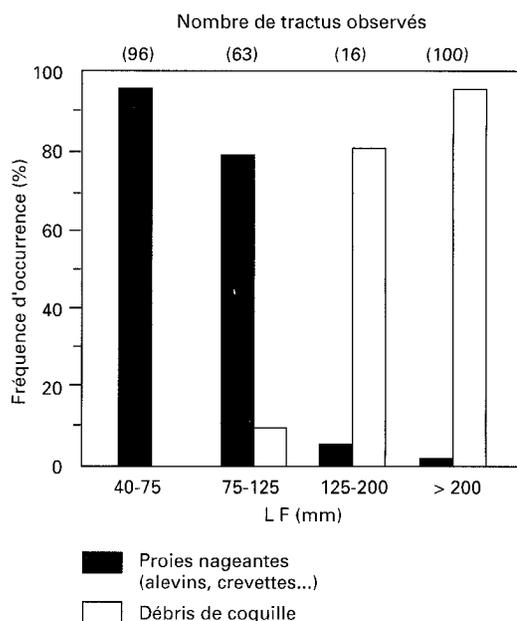


Figure 23
Évolution du régime alimentaire de *T. teraia*
en fonction de la taille des individus.

REPRODUCTION

Dans la perspective d'une maîtrise du cycle d'élevage, une description approfondie de la reproduction de *T. teraia* dans le milieu naturel a été effectuée à partir d'un échantillonnage des captures professionnelles du secteur V de la lagune Ébrié. Elle est complétée par le suivi de la maturité sexuelle sur des animaux maintenus en captivité à la station de Layo.

Chez la femelle, des observations macroscopiques (couleur de l'ovaire, RGS) et microscopiques (distribution de fréquences des diamètres ovocytaires, histologie) sur un grand nombre d'ovaires à différents stades de maturité ainsi que le suivi *in vivo*, par biopsie ovarienne, des diamètres ovocytaires sur des femelles captives ont permis la description du cycle de l'ovogenèse. La taille à la première maturation sexuelle est de 290 mm. La croissance ovocytaire est asynchrone, l'ovaire en maturité avancée comprenant des ovocytes à tous les stades de développement. Ils s'accumulent pour former un mode de gros ovocytes en fin de vitellogenèse (diamètre 400-440 μm). L'ovaire dont le RGS est alors de 1 à 3 % peut rester à ce stade pendant plusieurs mois. Pendant cette période, plusieurs pontes sont possibles. Une partie des ovocytes en fin de vitellogenèse entre en maturation méiotique et est libérée après ovulation. Celle-ci s'accompagne d'une hydratation et d'une forte augmentation du diamètre (600-700 μm) selon un processus commun aux poissons à œufs pélagiques. À la fin de la période d'activité sexuelle, il y a régression atrésique de tous les ovocytes en vitellogenèse. La fécondité relative, estimée à partir du nombre d'ovocytes en fin de vitellogenèse, est en moyenne de 300 000 par kilo de femelle avec des variations individuelles importantes (valeurs extrêmes : 70 000-823 000).

Chez le mâle, la spermiation apparaît à partir d'une taille de 200 mm LF. Elle peut se maintenir sur plusieurs mois. Le sperme a une physiologie apparentée aux téléostéens marins : sa motilité dans l'eau de mer est élevée, décroît avec la salinité et devient quasiment nulle en eau douce (fig. 24).

La reproduction est possible toute l'année ; des individus des deux sexes en fin de gamétogenèse apparaissant dans les échantillonnages du secteur ouest de la lagune Ébrié dans une proportion toujours supérieure à 30 %. On note toutefois un maximum au début de la grande saison sèche et un minimum lors de la grande saison des pluies. Chez les géniteurs maintenus en captivité à Layo, l'état de gamétogenèse avancée disparaît chez tous les individus pendant la grande saison des pluies. Cette saisonnalité plus marquée de la reproduction, également observée chez les tilapias, est à mettre en relation avec l'hydroclimat plus contrasté sur le site d'élevage que dans la partie ouest de la lagune.

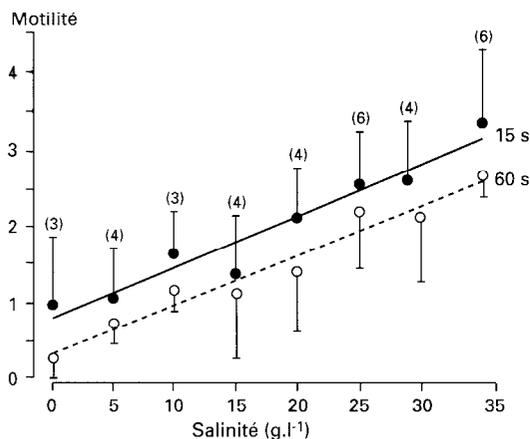


Figure 24

Motilité moyenne des spermatozoïdes (\pm écart-type) de *T. teraia* 15 et 60 secondes après dilution du sperme dans des solutions d'eau de mer de salinité croissante. La motilité est mesurée par l'échelle de Sanchez et Billard (1977).

Le nombre de mâles testés figure entre parenthèses.

En se basant sur les croissances larvaires d'espèces proches (WATARAI, 1973), il apparaît que le recrutement des juvéniles coïncide avec le pic d'activité sexuelle de la saison sèche. L'insuccès de la reproduction hors de cette période, malgré la présence de géniteurs en gamétogenèse avancée, reflète vraisemblablement l'existence de seuils halins minimaux pour la survie des gamètes, des œufs ou des larves et qui seraient liés à l'origine marine de l'espèce.

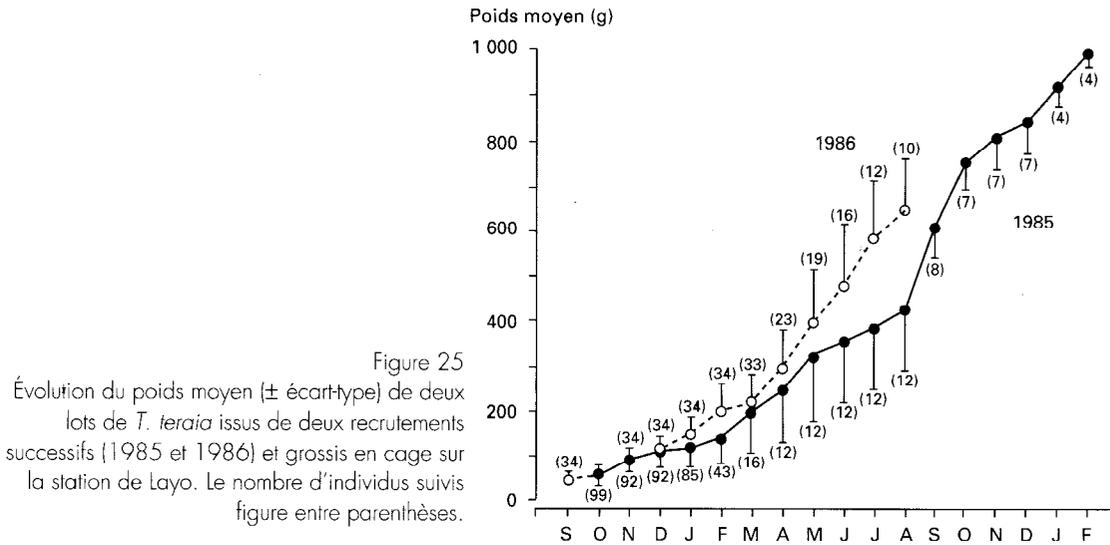
Des individus fluants des deux sexes ont été observés en lagune, alors que ceux capturés en mer présentaient un état de gamétogenèse peu avancé. Par ailleurs, les juvéniles, présents en lagune, sont absents dans la zone de barre le long du littoral où se concentrent ceux d'autres carangidés dont *T. goreensis* et *T. ovatus*. Bien que les jeunes stades de longueur inférieure à 40 mm n'aient pas été observés faute de moyen d'investigation appropriés, il est très probable que *T. teraia* effectue tout son cycle en milieu lagunaire.

PERFORMANCES D'ÉLEVAGE

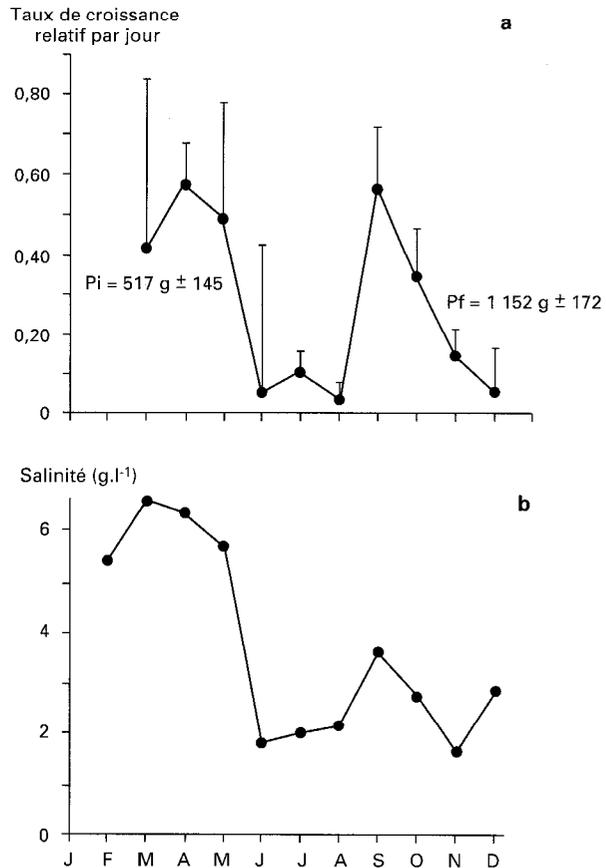
Afin d'évaluer les performances zootechniques de *T. teraia* au cours du grossissement (croissance, survie, Ic), des suivis d'élevage ont été réalisés à partir de juvéniles capturés dans les pêcheries à la senne de plage. Les poissons ont été grossis en cages-enclos sur deux sites de la lagune Ébrié : Layo (secteur IV) et Pass (secteur V).

Dans un premier temps, plusieurs aliments ont été testés en s'inspirant des essais d'élevage des *Trachinotus* des côtes ouest de l'Atlantique et des disponibilités en matières premières locales. L'aliment mis au point pour les mâchoirons ainsi qu'un granulé « truite » à 49 % de protéines brutes n'ont pas donné de résultats zootechniques significativement différents. L'adjonction au granulé « mâchoiron » d'un produit frais (crabe pilé), de façon à obtenir un aliment humide plus appétitif, n'a apporté aucune amélioration. Finalement, par sa meilleure finition technologique et sa composition plus stable, le granulé « truite » a été retenu comme aliment expérimental.

Les suivis d'élevage ont été effectués à la station de Layo sur des périodes de 12 à 20 mois. À partir de juvéniles de 20 à 50 g, on obtient des poissons d'environ 700 g après un an de grossissement (fig. 25). La croissance est proche de celle estimée dans le milieu naturel à partir de l'évolution de la structure en taille (fig. 22). Avec un taux de croissance de $1,8 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1}$, *T. teraia* présente un potentiel supérieur à celui de *C. nigrodigitatus* élevé dans les mêmes conditions ($1,2 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1}$). Pendant les périodes de crue de l'Agnéby (fig. 26), on note à Layo un ralentissement de la croissance, alors que ce phénomène est inconnu dans un site où l'hydroclimat est plus stable. Plus graves sont les mortalités massives (précédées de symptômes d'amaigrissement et de décoloration des branchies) observées pendant la saison sèche chez les individus de poids inférieur à 300 g.



Par ailleurs, *T. teraia* a montré une grande vulnérabilité aux faibles tensions partielles en oxygène (concentrations inférieures à $1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$) : à deux reprises, des conditions d'hypoxie temporaires sur le site de Layo, en juin 1985 et en septembre 1987 au moment des fortes pluies (TRÉBAOL *et al.*, 1988), ont été responsables de l'anéantissement du cheptel. En revanche, *T. teraia* s'avère résistant aux manipulations liées à l'élevage.



Globalement, les indices de consommation de l'aliment testé sont très mauvais, voire négatifs. Ces faibles performances résultent essentiellement des pertes de biomasse dues aux mortalités, car, à l'opposé, pendant les périodes de forte croissance, on note une assez bonne transformation de l'aliment « truite » (Ic compris entre 2 et 3).

CONCLUSION

Ces travaux sur *T. teraia* ont permis d'acquérir des bases biologiques sur une espèce encore mal connue et de préciser ses potentialités pour l'aquaculture lagunaire ivoirienne. La valeur commerciale de l'espèce, son adaptation aux milieux lagunaires, sa croissance rapide et la possibilité d'une bonne conversion de l'aliment local sont autant d'atouts qui permettent d'envisager une aquaculture de grossissement du même type que celle pratiquée pour le mâchoiron (production d'une espèce noble à destination du marché local), dans les mêmes conditions de milieu, d'aliment et de structure, sous réserve que la survie au cours du grossissement soit améliorée.

Le problème majeur, non résolu, reste l'approvisionnement en juvéniles. Leur production massive en éclosion, déjà effective pour *T. carolinus* (WAGSTAFF, 1975), est difficilement réalisable à court terme. La maîtrise de la reproduction demanderait un investissement considérable en équipement et en recherche actuellement incompatible avec les moyens limités et les objectifs volontairement restreints de la recherche aquacole lagunaire. Une autre solution consisterait à collecter les juvéniles dans le milieu naturel. Ce mode d'approvisionnement largement répandu pour l'aquaculture des espèces à petits œufs (mulet, chanos, sériole) repose généralement sur une activité de pêche spécialisée, s'exerçant sur de grandes concentrations de juvéniles de très petites taille. La faisabilité d'un tel système pour l'aquaculture de *T. teraia* en Côte-d'Ivoire est pour l'instant difficile à envisager, étant donné le manque de connaissances sur l'écologie des très jeunes stades.

Nutrition

À l'exception des élevages extensifs de type acadja, les espèces élevées en enclos ne disposent que de très peu d'aliments de source naturelle. Il est donc nécessaire de recourir à un aliment artificiel aussi complet que possible. La mise au point de cet aliment nécessite une bonne connaissance des besoins nutritionnels de l'espèce auquel il est destiné et de disposer des matières premières susceptibles d'être utilisées pour sa fabrication.

En Côte-d'Ivoire, la disponibilité de sous-produits agro-industriels et la présence de fabricants d'aliments pour bétail ont permis d'envisager l'élaboration et la fabrication d'un aliment reposant essentiellement sur des ressources locales.

LA FORMULATION

Pour répondre à la demande immédiate, à savoir l'estimation du potentiel aquacole réel des *Chrysichthys*, il s'est avéré nécessaire d'utiliser des règles de calculs de formule alimentaire adaptée *a priori*. Les contraintes nutritionnelles (teneur en protéines, lipides, vitamines, etc.) et physiques (friabilité, stabilité à l'eau, densité, etc.) ont été déterminées à partir des connaissances déjà acquises sur d'autres espèces (FAO/UNDP, 1980 ; ROSS et JAUNCEY, 1982) et en particulier sur le poisson chat américain, *Ictalurus punctatus* (ROBINSON et LOVELL, 1984; WINFREE et STICKNEY, 1984; ROBINSON et WILSON, 1985) (tabl. V).

La deuxième étape consiste à vérifier si la composition et la texture des produits de base locaux pourraient satisfaire ces critères de qualité nutritionnelle. Mais le choix de la matière première doit également, et plus spécifiquement, prendre en compte la capacité des poissons à en tirer profit. Cette aptitude est définie au préalable par la mesure des coefficients d'utilisation digestive (CUDA) des éléments nutritifs majeurs.

TABLEAU V

Contraintes nutritionnelles et techniques utilisées pour le calcul des formules d'aliments pour poissons contenant 35 % de protéines

	Mâchoiron		Tilapia	
	min.	max.	min.	max.
Éléments nutritifs (%)				
Matière grasse		6	3	6
Fibres brutes	7			7
Protéines brutes	35		25	30
Lysine	1,79		1,62	
Méthionine	0,32		0,27	
Méthionine+cystéine	0,81		0,53	
Calcium		5	0,3	5
Phosphore total		5		5
Phosphore disponible	0,50		0,6	
Énergie disponible (kcal)	280			
Matières premières (%)				
Huile de foie de morue	0,30	3		
Remoulage de blé		10		10
Tourteau de coprah		10		10
Tourteau de coton		15		15
Refus de farine de manioc	3	5	3	5

N.B. Pour les jeunes stades nécessitant plus de lipides et de protéines (40 à 50 %), les limites des acides aminés sont réévaluées pour fournir un rapport équivalent acides aminés/protéines.

Les matières premières disponibles sur place et susceptibles d'entrer dans la composition de l'aliment pour le poisson sont des sous-produits agro-industriels d'origine végétale : les tourteaux de coton, soja, coprah ou palmiste, le son de blé, le refus de farine de manioc et le maïs. À ces intrants s'ajoute une farine de poisson fabriquée localement à partir des déchets de conserverie de thons. Cette farine légèrement plus pauvre en protéines que les normes généralement admises est beaucoup plus riche en cendres et donc en calcium et en phosphore. Cependant, son coût associé aux difficultés d'obtention de farine d'autres origines a conduit à la considérer malgré tout comme un intrant de choix.

MESURES DE DIGESTIBILITÉ

Pour mesurer les coefficients d'utilisation digestive apparente, un circuit d'élevage permettant la collecte des fèces en continu a été réalisé au CRO sur la base du système développé à l'université de Guelph (fig. 27 ; CHO *et al.*, 1985). Les tentatives d'application de cette technique au mâchoiron *C. nigrodigitatus* se sont révélées infructueuses, pour un ensemble de raisons encore mal élucidées mais vraisemblablement liées à des facteurs comportementaux. Les travaux ont été poursuivis sur un tilapia, *Oreochromis niloticus*, élevé lui aussi sur le territoire ivoirien (MOREAU, 1991, à paraître). Les CUDa pour la matière sèche, la matière organique, les protéines brutes et les cendres ont été mesurés pour chacun des intrants

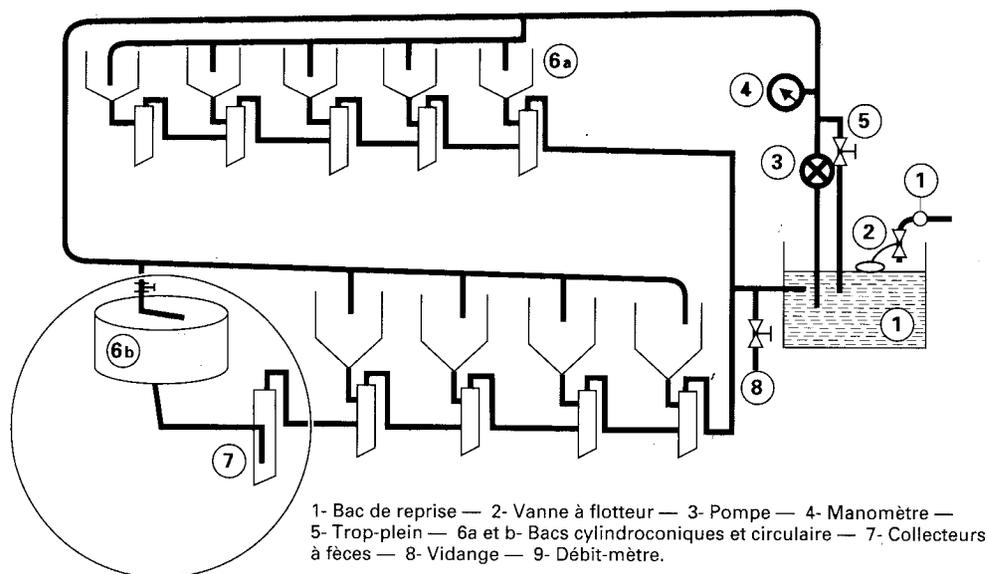


Figure 27

Schéma du circuit d'expérimentation pour la collecte des fèces dans les études de digestibilité.

disponibles localement (tabl. VI). À titre de comparaison, les valeurs obtenues pour deux lots différents de farine de poisson locale ont été comparées à celles obtenues pour un lot de farine d'importation standard, type Corpesca (expériences 1 et 2). Les valeurs déterminées de CUDa pour la farine standard sont du même ordre de grandeur que celles rapportées par d'autres auteurs pour la même espèce (HANLEY, 1987 ; LUGUET, 1989) ou pour *Ictalurus punctatus* (CRUZ, 1975) alors que d'autres techniques de collecte de fèces sont appliquées. Les valeurs de CUDa pour la matière sèche et les protéines brutes des lots de farine locale de poisson sont toujours inférieures à celles mesurées pour la farine d'importation. Cette différence est plus prononcée pour le premier lot de farine (exp. 1), plus riche en cendres que le second (exp. 2). Ces variations peuvent être liées à un effet dépressif de la teneur en cendre sur la digestibilité de l'aliment (KITAMIKADO *et al.*, 1964).

TABLEAU VI

Coefficients d'utilisation digestive apparente de la matière sèche, de la matière organique, des protéines et des cendres (en %) contenues dans les différentes matières premières étudiées. Pour les farines de poisson, deux lots de farine locale ont été comparés à un lot de farine d'importation (expériences 1 et 2)

	M.S.	M.O.	Protéines	Cendres
Farines de poisson				
locales				
(exp. 1)	59,1	-	80,5	-
(exp. 2)	86,1	99,4	90,2	45,0
importée				
(exp. 1)	91,1	-	95,2	-
(exp. 2)	88,4	96,9	92,5	40,0
Tourteau de soja	78,3	78,2	93,5	79,0
Tourteau de coton	74,1	74,2	90,7	72,6
Tourteau de coprah	60,8	60,7	83,6	63,1
Mais	72,6	73,0	70,3	56,3
Refus de farine de manioc	81,8	82,7	98,4	55,8

Les règles de formulation finalement établies ont permis de produire des aliments contenant 45 % et 35 % de protéines brutes et utilisables dans les conditions d'élevage des principales espèces aquacoles au cours de leurs phases de prégrossissement et de grossissement.

Il se pose encore le problème spécifique du mâchoiron, pour lequel la récolte des fèces en continu et donc la mesure des CUDa n'ont pu être mise en œuvre. Cette technique, largement recommandée, n'a pas davantage pu être appliquée sur une espèce très voisine, *Ictalurus punctatus*. Si, dans un premier temps, les valeurs de CUDa obtenues sur un tilapia peuvent être utilisées pour évaluer des différences de performances entre des produits locaux et d'autres origines, il reste nécessaire de développer un système permettant un conditionnement durable des mâchoirons et une collecte efficace de leurs fèces. Si la première condition, c'est-à-dire la prise en compte de l'éthologie du poisson, peut être facilement résolue (bacs à fond plats, parois de couleurs sombres, etc.), la seconde nécessite encore des recherches complémentaires.

CONCLUSION

Bien que des résultats satisfaisants aient été obtenus à partir d'aliments produits localement, des recherches d'optimisation sont encore nécessaires. Ces améliorations reposent à la fois sur une meilleure connaissance des besoins de chaque espèce dans ses phases d'élevage critique (alevinage notamment) et des modalités de présentation et de distribution de l'aliment, afin que son ingestion et son assimilation soient optimales. Ainsi, des premières données ont été recueillies sur les besoins en acides gras de *Heterobranchus longifilis* au cours de sa phase larvaire (KERDCHUEN, 1992). De même, chez cette espèce un rapport protéino-énergétique optimal (26 mg de protéines brutes pour 1 kJ d'énergie digestible) associé à la recherche d'un meilleur mode de distribution des rations journalières a été déterminé (KERDCHUEN et LEGENDRE, 1991; KERDCHUEN, 1992). Enfin, le recours à des apports énergétiques non protéiques comme l'amidon (MOREAU, 1992, à paraître; MOREAU et al., 1993) a conduit à une amélioration de l'utilisation métabolique globale de l'aliment.

Outre ses conséquences économiques immédiates, la recherche d'un aliment à utilisation maximale permet par une modification de la qualité et une réduction de la quantité des effluents solides (fèces) et dissous (composés azotés) de limiter l'impact eutrophisant des élevages sur le milieu naturel.

Conclusions générales

Les recherches en aquaculture, pratiquées au CRO d'Abidjan, sur quelques espèces sélectionnées de l'ichtyofaune locale ont déjà suscité un vif intérêt auprès des autorités chargées du développement. Le bénéfice de ces expériences, qui dépassent le cadre strict de la Côte-d'Ivoire, pourrait s'étendre à l'ensemble des milieux lagunaires d'Afrique de l'Ouest où l'aquaculture est encore peu développée, voire inexistante. Elles ouvrent en outre de nouvelles perspectives économiques : c'est le cas de *C. nigrodigitatus* pour lequel de nombreuses exploitations ont vu le jour sur les lagunes, au cours des dernières années.

L'élevage du mâchoiron *C. nigrodigitatus* peut d'ores et déjà être considéré comme une nouvelle forme de valorisation des lagunes ivoiriennes. Mais sa généralisation reste limitée par la saisonnalité de sa période de reproduction (de août à décembre). Les études actuelles ont pour objet de parvenir à un étalement de la reproduction sur toute l'année. Des premiers résultats ont prouvé que l'on peut bloquer la maturation par le froid et stimuler la ponte en dehors de la saison normale de reproduction. Il reste donc à étaler ces pontes différées pour permettre un approvisionnement plus régulier en alevins.

Les études menées sur les deux tilapias lagunaires ont permis de préciser leur potentiel aquacole et d'améliorer l'état des connaissances sur la biologie de leur reproduction en milieu d'élevage. Sur le plan aquacole, si les résultats obtenus ont abouti à une augmentation sensible du rendement des élevages, des croissances intéressantes n'ont jusqu'à présent pas pu être maintenues sur de longues périodes. De

plus, dans toutes les situations étudiées, les indices de consommation restent globalement trop élevés pour être économiquement acceptables. En définitive, le bilan des essais de culture intensive de ces tilapias dans les lagunes ivoiriennes paraît négatif ; en revanche, l'élevage extensif tenté en acadjas-enclos s'avère plus encourageant et devrait conduire à un modèle de développement plus adéquat.

Le potentiel aquacole de *H. longifilis* est à présent amplement démontré. Bien qu'il s'agisse d'une espèce essentiellement inféodée aux eaux continentales, le prégrossissement et le grossissement sont envisageables en zones oligo-mésohalines (salinité inférieure à $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). La maîtrise de la reproduction et de l'alevinage a constitué une étape essentielle pour le développement de l'élevage de cette espèce très prometteuse.

Le travail de recherche sur *T. teraia* a permis d'affiner les connaissances sur la biologie de l'espèce en milieu naturel et de confirmer son intérêt pour l'élevage lagunaire (croissance rapide, bonne adaptation à la captivité, grande valeur commerciale). Il reste à surmonter les difficultés de sa reproduction en condition d'élevage et à contrôler sa phase d'alevinage. Cette dernière étape nécessite de maîtriser le problème posé par la fragilité des larves, ce qui suppose la mise en œuvre de technologies difficilement applicables dans le contexte actuel. Il est, en revanche, possible d'envisager le développement à petite échelle d'une aquaculture de grossissement à partir des juvéniles du milieu naturel, à condition d'en préciser les zones de répartition et l'abondance.

Chez toutes ces espèces, dont le caractère euryhalin est plus ou moins marqué, le grossissement en lagune dans les conditions de salinité de la station de Layo (0 à $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$) ne pose pas de problème. Il en va tout autrement de leur reproduction, dont le succès peut exiger des conditions de salinité plus contraignantes en relation avec le milieu d'origine des espèces. Les tilapias lagunaires, estuariens vrais, dont la reproduction est continue toute l'année dans toute la gamme de salinité, échappent à ces restrictions. Pour les autres espèces, la reproduction a un aspect plus saisonnier, avec un état de maturation optimal des gonades pendant la saison sèche chez *T. teraia*, espèce à affinité marine, et pendant la saison des pluies chez les espèces à affinité continentale (*C. nigrodigitatus*, *H. longifilis*). En outre, chez *H. longifilis*, la survie des stades larvaires au-delà d'une salinité de $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ est fortement compromise ; de même, il semblerait que des seuils de salinité, maximum chez *C. nigrodigitatus* et minimum chez *T. teraia*, doivent être respectés.

Quelle que soit l'espèce considérée et les contraintes propres à sa reproduction, le succès d'une production massive d'alevins exige de faire appel à des techniques relativement élaborées (gestion d'un stock de géniteurs, contrôle de la maturation, traitements hormonaux, incubation des œufs, élevage intensif des alevins en conditions contrôlées, production de proies planctoniques...). Ces procédés, qui contrastent avec la simplicité des techniques de grossissement, ne peuvent être mis en œuvre que dans le cadre d'écloseries (publiques ou privées) disposant de moyens matériels adéquats et de personnels compétents.

Devant l'importance que pourrait prendre à court terme l'élevage de ces espèces dans les lagunes de Côte-d'Ivoire, il paraît nécessaire d'intensifier les recherches pour l'élaboration d'aliments d'un bon rapport qualité (en vue de croissances optimales) et prix (à partir de produits et sous-produits agro-industriels disponibles localement).

À cette fin, il est indispensable d'approfondir les connaissances sur les besoins nutritionnels des espèces sélectionnées et d'optimiser le mode de distribution des aliments. En effet, les modalités de nourrissage conditionnent largement l'efficacité de l'utilisation des aliments artificiels ainsi que la rentabilité de l'élevage.

Le milieu lagunaire est par définition soumis à une grande variabilité spatiotemporelle. De ce fait, l'aquaculture s'y trouve d'emblée confrontée, compte tenu des choix fondamentaux adoptés — technologies simples et espèces autochtones —, aux problèmes d'adaptabilité des espèces élevées dans des structures implantées en milieu ouvert. Les variations hydroclimatiques imposent d'apporter un soin particulier au choix du site. En effet, la délimitation des zones favorables à l'implantation des structures d'élevage doit tenir compte de nombreux facteurs susceptibles d'influer sur leur rentabilité. Dans le cas des enclos,

par exemple, il faut considérer l'étendue des hauts-fonds, leur nature granulométrique (fonds sableux de préférence), leur situation par rapport aux vents dominants, la distance par rapport aux sources de pollution. Il reste, enfin, à intégrer l'accessibilité du site qui conditionne l'approvisionnement en aliment et l'écoulement de la production.

L'identification des espèces autochtones d'intérêt potentiel pour la pisciculture en milieu lagunaire aura permis de retenir principalement trois espèces pour lesquelles la maîtrise des cycles biologique en captivité est désormais acquise et qui mettent en œuvre deux types de production applicables soit en milieu péri-urbain, soit en zone rurale éloignée des centres d'approvisionnement :

- *Chrysichtys nigrodigitatus* et *Heterobranchus longifilis* pour une pratique d'élevage semi-intensive en enclos (essentiellement basée sur une alimentation artificielle) ;
- *Sarotherodon melanotheron* dans le cadre d'un élevage extensif en acadja-enclos (alimentation naturelle).

L'un des intérêts de ce type de démarche est de mettre en évidence des espèces négligées ou mal connues révélant un potentiel aquacole supérieur à celui d'une espèce sœur ou d'un genre proche non utilisé jusqu'alors. Tel est le cas de *C. nigrodigitatus* par rapport à *C. maurus* ou celui de *H. longifilis* par rapport à *Clarias gariepinus*. Cette évaluation qui permet la diversification des espèces d'élevage contribue aussi à une exploitation plus large de la diversité naturelle des peuplements et des populations ichthyologiques.

Grâce à ces recherches, l'aquaculture des lagunes ivoiriennes connaît aujourd'hui un regain d'intérêt et apparaît comme une alternative prometteuse pour l'exploitation et la valorisation de ces milieux.

- ALBARET (J.J.), 1982.— Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte-d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (4) : 347-371.
- ALBARET (J.J.), 1987.— Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 291-310.
- AMON KOTHIAS (J.B.) et DIA (A.K.), 1977.— Étude de la croissance des juvéniles de mâchoiron (*Chrysichthys walkeri*). Doc. diffusion interne, Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, 5 p.
- ARONSON (L.R.), 1949.— An analysis of reproductive behaviour in the mouthbreeding cichlid fish, *Tilapia macrocephala* (Bleeker). *Zoologica*, 34 : 133-158.
- BARD (J.), DE KIMPE (P.) et LESSENT (P.), 1976.— Nouveaux poissons et nouvelles méthodes d'élevage en Afrique. Symp. Aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 1975. *CIFA Tech. Pap.*, 4 suppl. 1 : 365-372.
- BARDACH (J.E.), RYTHER (J.H.) et MCLARNEY (W.O.), 1972.— Culture of pompano. In : *Aquaculture*, ch. 27. N.Y., Wiley Interscience, 868 p.
- BARLOW (G.W.) et GREEN (R.F.), 1970.— The problems of appeasement and of sexual roles in the courtship behaviour of the blackchin mouthbreeder, *Tilapia melanotheron*. *Behaviour*, 16 : 84-115.
- BERGOT (P.), CHARLON (N.) et DURANTE (H.), 1986.— The effect of compound diets feeding on growth and survival of coregonid larvae. *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.*, 22 : 265-272.
- BONOUC (C.), 1986.— Étude de la productivité planctonique dans des étangs d'aquaculture en milieu tropical. Identification et élevage de proies vivantes. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 41 p.
- BRIET (R.), 1965.— La pêche en lagune Ébrié. Doc. interne, Centre Rech. Océanogr. Abidjan, t. 1 : 104 p. ; t. 2 : 120 p. *multigr.*
- CHO (C.Y.), COWEY (C.B.) et WATTANABE (T.), 1985.— Finfish nutrition in Asia. Methodological approaches to research and development. Ottawa, Ont., IDRC, 154 p.
- CIFA, 1976.— État actuel de l'aquaculture en Côte-d'Ivoire. Symp. Aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 1975. *CIFA Tech. Pap.*, 4, suppl. 1 : 23-38.
- CISSÉ (A.), 1986.— Résultats préliminaires de l'alimentation artificielle de *Tilapia guineensis* (Bleeker) et de *Sarotherodon melanotheron* (Ruppel) en élevage. In : *Aquaculture research in the African region*. FIS Seminar PUDOC, Wageningen : 103-111.
- CISSÉ (A.), 1992.— Recherches sur le tilapia lagunaire *Sarotherodon melanotheron* : bilan des essais d'optimisation en élevage intensif. In : G.M. Bernacsek, H. Powles (éd.), *Recherches sur les systèmes aquacoles en Afrique*. Canada, Ottawa, Publication du Centre de recherches pour le développement international, IDRC-MR308e,f : 357-369.
- CISSÉ (A.), à paraître.— Étude du rapport protéine-énergie dans l'alimentation de *Sarotherodon melanotheron* (Ruppel, 1952). Influence sur la consommation alimentaire, la croissance et la composition corporelle. In : *Proc. of the 3rd Intern. Symp. on Tilapia Aquaculture*, Abidjan, Côte-d'Ivoire, 11-16 novembre 1991.
- COCHE (A.G.), 1978.— Revue des pratiques d'élevage de poissons en cages dans les eaux continentales. *Aquaculture*, 13 : 157-189.
- COCHE (A.G.), 1982.— Cage culture of tilapias. In : R.S.V. Pullin, R.H. Lowe-Mc Connell (Eds), *The biology and culture of tilapias*. *ICLARM Conf. Proc.*, 7 : 205-246.
- CRUZ (E.M.), 1975.— Determination of nutrient digestibility in various classes of natural and purified feed materials for channel cat-fish. Ph. D. Thesis, Auburn University, Alabama, 682 p.
- DADA (B.F.), 1976.— Present status and prospects for aquaculture in Nigeria. Symp. Aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 1975. *CIFA Tech. Pap.*, 4 suppl. 1 : 79-85.

- DAGET (J.), 1954.— Les poissons du Niger supérieur. *Mém. IFAN*, 36, 391 p.
- DAGET (J.), GOSSE (J.P.) et THYS VAN DEN AUDENAERDE (D.F.E.), 1986.— CLOFFA 2. Check-list of the freshwater fishes of Africa. Orstom/MRAC, vol. 2 : 520 p.
- DAGET (J.) et ILTIS (A.), 1965.— Poissons de Côte-d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). *Mém. IFAN*, 74, 385 p.
- DIA (A.K.), 1975.— Détermination de l'âge des mâchoirons (*Chrysichthys nigrodigitatus*). Première estimation de la croissance. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, VI : 139-151.
- DIA (A.K.), 1982.— Étude de la croissance des juvéniles de *Chrysichthys walkeri* (Günther) en étang en fonction de la densité. *Aquaculture*, 27 (3) : 187-195.
- DIA (A.K.), HEM (S.) et LEGENDRE (M.), 1986.— Les recherches en aquaculture lagunaire en Côte-d'Ivoire. Centre. Rech. Océanogr. Abidjan, 52 p.
- DIA (A.K.) et OTÉMÉ (J.Z.), 1986.— Étude de la qualité de l'aliment et de la densité sur le taux de survie des alevins de *Chrysichthys nigrodigitatus*. In : *Aquaculture research in the African region*. FIS seminar, PUDOC, Wageningen : 169-174.
- DOUDET (T.), 1992.— Comparaison de la tolérance au milieu lagunaire saumâtre de différentes espèces et hybrides d'*Oreochromis* pour leur utilisation en aquaculture (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). In : G.M. Bernacsek, H. Powles (éd.), *Recherches sur les systèmes aquacoles en Afrique*. Canada, Ottawa, Publication du Centre de recherches pour le développement international, IDRC-MR308e,f : 294-315.
- DOUDET (T.) et LEGENDRE (M.), 1986.— L'aquaculture. In : *Aménagement de la pêche et de l'aquaculture en Côte-d'Ivoire*. Centre Rech. Océanogr. Abidjan : 109-125.
- DURAND (J.R.), AMON KOTHIAS (J.B.), ÉCOUTIN (J.M.), GERLOTTO (F) et HIÉ DARÉ (J.P.), 1978.— Statistiques de pêche en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) 1976-1977. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 9 (2) : 67-114.
- DURAND (J.R.) et SKUBICH (M.), 1982.— Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27(3) : 211-250.
- EYESON (K.N.), 1983.— Stunting and reproduction in pond-reared *Sarotherodon melanotheron*. *Aquaculture*, 31 : 257-267.
- FAGADE (S.O.), 1971.— The food and feeding habits of *Tilapia* species in the Lagos lagoon. *Journ. of Fish Biol.*, 3 : 151-156.
- FAGADE (S.O.) et OLANIYAN (C.I.O.), 1973.— The foods and feeding interrelation of the fishes in the Lagos lagoon. *Journ. of Fish Biol.*, 5 : 205-225.
- FAO/UNDP, 1980.— Fish feed technology. Rome, FAO, 395 p.
- GUIRAL (D.), 1986.— Modifications et transformations des écosystèmes sédimentaires par les élevages piscicoles en lagune Ébrié. *Aquaculture*, 52 : 287-302.
- HANLEY (F.), 1987.— The digestibility of foodstuffs and effects and feeding selectivity on digestibility determinations in *Tilapia Oreochromis niloticus* (L.). *Aquaculture*, 66 : 163-179.
- HECHT (T.) et LUBLINKHOF (W.), 1985.— *Clarias gariepinus* x *Heterobranchus longifilis* (Clariidae : Pisces) : A new hybrid for aquaculture ? *South Afr. Journ. Sci.*, 81 : 620-621.
- HEM (S.), 1982.— L'aquaculture en enclos : adaptation au milieu lagunaire ivoirien. *Aquaculture*, 27 (3) : 261-272.
- HEM (S.), 1986.— Premiers résultats sur la reproduction contrôlée de *Chrysichthys nigrodigitatus* en milieu d'élevage. In : *Aquaculture research in Africa region*. FIS Seminar PUDOC Wageningen : 189-205.
- HEM (S.), 1992.— First results on « acadja-enclos » used as an extensive culture system. In : G.M. Bernacsek, H. Powles (éd.), *Recherches sur les systèmes aquacoles en Afrique*. Canada, Ottawa, Publication du Centre de recherches pour le développement international, IDRC-MR308e,f : 101-113.

- HEM (S.), BARD (F.X.), OTÉMÉ (J.Z.) et MOREAU (Y.), 1987.— Recherches sur l'aquaculture du mâchoiron. In : CEE/Orstom/CRO (éd.), Recherches en aquaculture sur les principales espèces de poissons lagunaires en Côte-d'Ivoire. (1984-1986). Rapport TSD A.082 : 11-39.
- HOFF (F.H.), MOUNTAIN (J.), FRAKES (T.) et HALCOTT (K.), 1978.— Spawning, ovocyte development and larvae rearing of the florida Pompano (*Trachinotus carolinus*). *Proc. World Maricult. Soc.*, 9 : 299-309.
- HOGENDOORN (H.), 1980.— Controlled propagation of the African catfish, *Clarias lazera*. III- Feeding and growth of fry. *Aquaculture*, 21 : 233-241.
- IBRAHIM (K.H.), 1976.— Progress and present status of aquaculture in Tanzania. Symp. Aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 1975. *CIFA Tech. Pap.*, 4, suppl. 1 : 132-146.
- IKUSEMIJU (K.) et OLANIYAN (C.I.O.), 1975.— The food and feeding habits of the catfishes, *Chrysichthys walkeri* (Günther), *Chrysichthys filamentosus* (Boulenger) and *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède) in the Lekki lagoon, Nigeria. *Journ. of Fish Biol.*, 10 (2) : 105-112.
- JAUNCEY (K.) et ROSS (B.), 1982.— A guide to tilapia feeds and feeding selectivity on digestibility determinations in *Tilapia Oreochromis niloticus* (L). *Aquaculture*, 66 : 163-179.
- JORY (D.E.), IVERSEN (E.S.) et LEWIS (R.H.), 1985.— Culture of fishes of the genus *Trachinotus* (Carangidae) in the western Atlantic : prospect and problems. *Proc. World Maric. Soc.*, 16 : 87-94.
- KERDCHUEN (N.), 1992.— L'alimentation artificielle d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis* (Teleostei : Clariidae) : incidence du mode d'alimentation et première estimation des besoins nutritionnels. Paris, Orstom, *Travaux et Documents microfichés*, 88, 182 pages.
- KERDCHUEN (N.) et LEGENDRE (M.), 1991.— Influence de la fréquence et de la période de nourrissage sur la croissance et l'efficacité alimentaire d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis* (Teleostei, Clariidae). *Aquat. Living Resour.*, 4 : 241-248.
- KITAMIKADO (M.), MORISHITA (T.) et TACHINO (S.), 1964.— Digestibility of dietary protein in rainbow trout - Digestibility of several dietary proteins. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 30 : 46-49.
- KONAN (A.), 1983.— Régime alimentaire de deux espèces de *Chrysichthys* en lagune (Côte-d'Ivoire). Mém. Ing. ENSA (Rennes), spéc. halieutique, 28 p.
- KOUASSI (N.), 1973.— Note sur la biologie de *Chrysichthys nigrodigitatus* et de *Chrysichthys velifer*. PNUD/AVB/FAO, IVC, 526.
- LAZARD (J.), 1986.— La pisciculture : une composante des systèmes de production agricole. Séminaire « Relations Agriculture Élevage », DSA-Cirad. *Cahiers Recherche Développement*, 9 : 27-34.
- LAZZARO (X.), 1987.— A review of planktivorous fishes : their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia*, 146 : 97-167.
- LEGENDRE (M.), 1983a.— Observations préliminaires sur la croissance et le comportement en élevage de *Sarotherodon melanotheron* (Ruppel, 1852) et de *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 1-36.
- LEGENDRE (M.), 1983b.— Examen préliminaire des potentialités d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis* (Valenciennes, 1840) pour l'aquaculture en milieu lagunaire. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14(2) : 97-107.
- LEGENDRE (M.), 1986a.— Influence de la densité, de l'élevage monosexé et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage-enclous en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 19 : 19-29.
- LEGENDRE (M.), 1986b.— Seasonal changes in sexual maturity and fecundity, and HCG-induced breeding of the catfish, *Heterobranchus longifilis* Val. (Clariidae), reared in Ébrié lagoon (Ivory Coast). *Aquaculture*, 55 : 201-213.

- LEGENDRE (M.), 1987.— Recherches sur *Heterobranchus longifilis*. In : Recherches en aquaculture sur les principales espèces de poissons lagunaires en Côte-d'Ivoire. Rapport final au contrat TSD-A-082, CEE-Orsiom-CRO.
- LEGENDRE (M.), 1989.— Enquête préliminaire sur la consommation du silure *Heterobranchus longifilis* en Côte-d'Ivoire. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 12(1) : 1-12.
- LEGENDRE (M.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Suitability of brackishwater tilapia species from Côte-d'Ivoire for lagoon aquaculture. I- Reproduction. *Aquat. Living Resour.*, 2 : 81-89.
- LEGENDRE (M.), HEM (S.) et CISSÉ (A.), 1989.— Suitability of brackishwater tilapia species from Côte-d'Ivoire for lagoon aquaculture. II- Growth and rearing methods. *Aquat. Living Resour.*, 2 : 81-89.
- LEGENDRE (M.), PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1987.— Peuplement et biomasse zooplanctonique dans des étangs de pisciculture lagunaire (Layo, Côte-d'Ivoire) : étude de la recolonisation après la mise en eau. *Aquaculture*, 67 : 321-341.
- LEGENDRE (M.) et TEUGELS (G.G.), 1991.— Développement et tolérance à la température des œufs de *Heterobranchus longifilis* et comparaison des développements larvaires de *Heterobranchus longifilis* et de *Clarias gariepinus* (Teleostei, Clariidae). *Aquat. Living Resour.*, 4 : 227-240.
- LEGENDRE (M.), TEUGELS (G.G.), CAUTY (C.) et JALABERT (B.), 1992.— A comparative study on morphology, growth rate and reproduction of *Clarias gariepinus* and *Heterobranchus longifilis* and their reciprocal hybrids (Pisces, Clariidae). *J. Fish Biol.*, 40 : 59-79.
- LUQUET (P.), 1989.— Practical considerations on the protein nutrition and feeding of tilapia. *Aquat. Living Resour.*, 2 : 99-104.
- MAGNET (C.) et KOUASSI (Y.S.), 1978.— Essai d'élevage de poissons en cage flottante dans les lagunes Ébrié et Aghien. Paris, Centre Technique Forestier Tropical, 49 p.
- MAGNET (C.) et KOUASSI (Y.S.), 1979.— Essai d'élevage de poissons dans les lagunes Ébrié et Aghien. Reproduction en bacs cimentés, élevage en cages flottantes. Paris, Centre Technique Forestier Tropical, 70 p.
- MEUNIER (F.) et TRÉBAOL (L.), 1988.— Données histologiques sur les mâchoires pharyngiennes de *Trachinotus teraia* (Cuvier, 1832), Carangidae (Osteichthyen, Perciforme) d'Afrique tropicale. *Journ. of Bio. Buccale*, 15 : 239-248.
- MICHA (J.C.), 1973.— Étude des populations piscicoles de l'Ubangui et tentatives de sélection et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture. Paris, Centre Technique Forestier Tropical, 110 p.
- MOREAU (Y.), à paraître.— Méthode d'étude de la digestibilité chez *Oreochromis niloticus* : adaptation à un nouvel aliment et influence de l'heure de la collecte des fèces. Application à la détermination des coefficients de digestibilité apparents de sous-produits agro-industriels disponibles en Côte-d'Ivoire. In : Proc. of the 3rd Intern. Symp. on Tilapia Aquaculture, Abidjan, Côte-d'Ivoire, 11-16 novembre 1991.
- MOREAU (Y.), à paraître.— Utilization of carbohydrates as energy-substrates by the tilapia *Sarotherodon melanotheron*. Third Asian Fisheries Forum, Singapour, 26-30 novembre 1992.
- MOREAU (Y.), MÉDALE (F.), BOUJARD (T.) et LUQUET (P.), 1993.— Energy ressources in « Atipa », *Hoplosternum littorale*. A neotropical air-breathing catfish. Fish Nutrition in Practice, Biarritz (France), 24-27 juin 1991. Paris, Inra, *Les Colloques*, 61 : 803-805.
- N'GORAN (Y.N.), 1988.— Premières observations sur la biologie de la reproduction de *Chrysichthys walkeri* en lagune Aby (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univers. Abidjan, sér. Écologie*, tome XX : 43-66.
- OTÍMÉ (J.), 1993.— Cycle sexuel et fécondité du mâchoiron *Chrysichthys nigrodigitatus* en lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire. *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.*, 2 (1) : 61-67.

- OZOUF-COSTAZ (C.), TEUGELS (G.G.) et LEGENDRE (M.), 1990.— Kariological analysis of three strains of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae), used in aquaculture. *Aquaculture*, 87 : 271-277.
- PAULY (D.), 1976.— The biology, fishery and potential for aquaculture of *Tilapia melanotheron* in a small west african lagoon. *Aquaculture*, 7 : 33-49.
- PAYNE (A.I.), 1983.— Estuarine and salt tolerant tilapias. In : Proc. Int. Symp. on tilapia in aquaculture, Nazareth, Israel, May 8-13, 1983 : 534-540.
- PHAM (A.) et HIRIGOYEN (J.P.), 1979.— Données préliminaires sur la reproduction provoquée de *Chrysichthys walkeri* Günther 1899 (Poisson, Bagridae). CTFT, *Notes et Documents sur la pêche et la pisciculture*, Nouvelle série, 18 : 10-19.
- Projet pilote de développement lagunaire. Bilan des actions menées et conclusion provisoire, 1984.— Direction des Pêches maritime et lagunaire, Ministère du Développement rural de Côte-d'Ivoire, 117 p.
- PULLIN (R.S.V.), 1988.— Ressources génétiques en tilapias pour l'aquaculture. Atelier sur les ressources génétiques en tilapias pour l'aquaculture, 23-24 mars 1987, Bangkok, Thaïlande. ICLARM, 129 p.
- REED (W.), BUCHARD (J.), HOPSON (A.J.), JENNESS (S.) et YARO (I.), 1967.— Fish and Fisheries in Northern Nigeria. Ministry of Agric., Northern Nigeria.
- RICHI (L.), 1981.— Note sur la réhabilitation de *Chrysichthys maurus* (Cuv. et Val. 1839). *Rev. Zoo. Afr.*, 95 (2) : 409-416.
- ROBINSON (E.H.) et LOWELL (R.T.), 1984.— Nutrition and feeding of channel catfish (revised). *Southern Cooperative Series Bull.*, 296, 57 p.
- ROBINSON (E.H.) et WILSON (R.P.), 1985.— Nutrition and feeding. In : C.S. Toker (Ed.), Channel catfish culture. Amsterdam, Elsevier : 323-404.
- SATIA (B.), 1988.— Aquaculture Regional Sector survey for the Africa Region. Doc. prov. ADCP/FAO, ADCP/REP/88/, 44 p.
- SEKA (A.), 1984.— Possibilités d'élevage d'un poisson Clariidae des régions forestières de Côte-d'Ivoire : *Heterobranchus longifilis*. DEA, Univ. Toulouse, 33 p.
- SINGH (S.B.), 1976.— Plans for Development of aquaculture in Tanzania. Symp. Aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 1975. *CIFA Tech. Pap.*, 4, suppl. 1 : 147-56.
- SOLETCHNIK (P.), THOUARD (E.), GALLET DE SAINT-AURIN (D.), SUQUET (M.), HURTAUD (P.) et MESDOUZE (J.P.), 1988.— Overview of studies conducted on the finfish palometa (*Trachinotus goodei*). *Doc. Scient. Pôle Rech. Océanol. et Halieut. Caraïbe*, vol. 18.
- SUQUET (M.), SOLETCHNIK (P.), THOUARD (E.) et MESDOUZE (J.P.), 1988.— Spawning of palometa (*Trachinotus goodei*) in captivity. *Doc. Scient. Pôle Rech. Océanol. et Halieut. Caraïbe*, vol. 18.
- TEUGELS (G.G.), DENAYER (B.) et LEGENDRE (M.), 1990.— A systematic revision of the African catfish genus *Heterobranchus* (Pisces, Clariidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 98 : 237-257.
- TEUGELS (G.G.), OZOUF-COSTAZ (C.), LEGENDRE (M.) et PARRENT (M.), 1992a.— A kariological analysis of the artificial hybridization between *Clarias gariepinus* and *Heterobranchus longifilis* (Pisces, Clariidae). *J. Fish Biol.*, 40 : 81-86.
- TEUGELS (G.G.), GUYOMARD (R.) et LEGENDRE (M.), 1992b.— Enzymatic variation in clariid catfishes. *J. Fish Biol.*, 40 : 87-96.
- TRÉBAOL (L.), 1991.— Biologie et potentialités aquacoles du Carangidae *Trachinotus teraia* (Cuvier et Valenciennes, 1832) en milieu lagunaire ivoirien. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 314 p.
- TRÉBAOL (L.), SLEMBROUK (J.) et HEM (S.), 1988.— Rapport sur les mortalités survenues dans les enclos de Layo le 19 juin 1985. NDR 01-88, Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, 10 p.
- TREWAVAS (E.), 1982.— *Tilapia* : Taxonomy and speciation. In : R.S.V. Pullin, R.H. Lowe McConnel (Eds), The biology and culture of tilapias. *ICLARM Conf. Proc.*, 7 : 3-13.

- VAN OPSTAL (Y.) et COTON (P.), 1981.— Efficacité comparée de différentes formules alimentaires sur la croissance en élevage de *Chrysichthys walkeri* et de *Chrysichthys nigrodigitatus*. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 12 (1) : 79-89.
- WAGSTAFF (R.K.), 1975.— The concept and process of growing pompano in confinement. *Feedstuff*, June 2 : 22-27.
- WATARAI (L.T.), 1973.— Growth rate of a carangid fish, the Omaka Caranx mate in Hawaii. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 3 : 617-620.
- WEIGEL (J.Y.), 1989.— La commercialisation du poisson en pays lagunaire ivoirien. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 138 p.
- WELCOMME (R.L.), 1972.— An evaluation of the acadjas method of fishing as practiced in the coastal lagoons of Dahomey (West Africa). *Journ. of Fish Biol.*, 4 : 39-55.
- WINFREE (R.A.) et STICKNEY (R.R.), 1984.— Formulation and the processing of hatchery diets for channel catfish. *Aquaculture*, 41 : 311-323.
- ZABI (S.G.), 1982.— Répartition et abondance des espèces de la macrofaune benthique de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (1) : 73-96.



APPROCHE GLOBALE ET AMÉNAGEMENT

V

V-1 — Fonctionnement de l'écosystème Ébrié

V-2 — L'homme et la lagune



FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME ÉBRIÉ

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

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

L'environnement abiotique

LE CADRE GÉOMORPHOLOGIQUE

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

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

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

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

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

LE CADRE CLIMATIQUE

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

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

LE CADRE HYDROLOGIQUE

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

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

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

Les flux d'eau douce, ainsi que les flux d'eau marine qui en dépendent en grande partie, subissent des variations saisonnières très marquées, liées aux régimes des précipitations sur la lagune et sur les différentes zones climatiques de son bassin versant. Les flux sont aussi soumis à une variabilité interannuelle considérable. Les volumes d'eau continentale écoulés ont ainsi varié d'un facteur 1,5 entre 1968 et 1983. En outre, se dégage une tendance générale à la diminution liée à la sécheresse actuelle affectant

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

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

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

Biomasses et productions

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

LES MICROPHYTES

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

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

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

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

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

Compartiment trophique	Saison	Confiné VI	Ouvert III _{rural}	Ouvert III _{urbain}
Biomasse phytoplanctonique g C . m ⁻²	étiage	10,20	2,56	5,07
	pluies	12,50	3,27	11,13
	crues	12,50	1,17	8,20
	année	11,73	2,33	8,13
Production phytoplanctonique g C . m ⁻² .j ⁻¹	étiage	0,58	0,29	1,14
	pluies	0,61	0,23	1,08
	crues	0,61	0,15	1,83
	année	0,60	0,22	1,35
Biomasse zooplanctonique g C . m ⁻²	étiage	0,122	0,357	0,292
	pluies	0,048	0,297	0,084
	crues	0,048	0,272	0,094
	année	0,073	0,309	0,157
Production zooplanctonique g C . m ⁻² .j ⁻¹	étiage	0,066	0,049	0,080
	pluies	0,037	0,045	0,019
	crues	0,037	0,023	0,023
	année	0,047	0,039	0,041
Biomasse du zoobenthos g C . m ⁻²	année	1,6	8,1	7,4
Production du zoobenthos g C . m ⁻² .j ⁻¹	année	0,018	0,088	0,081
Biomasse des poissons g C . m ⁻²	étiage	2,12	0,26	1,21
	pluies	0,86	0,43	1,62
	crues	0,86	0,33	1,29
	année	1,28	0,34	1,37
Production des poissons g C . m ⁻² .j ⁻¹	année	0,004	0,012	

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

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

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

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

LE ZOOPLANCTON

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

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

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

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

TABLEAU II

Production primaire des lacs et lagunes en fonction de leur taux de renouvellement ; méthode utilisée : O₂ ou ¹⁴C

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

* Données du présent ouvrage

BENTHOS ET POISSONS

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

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

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

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

LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES

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

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

LES ÉCHANGES LAGUNE-OCÉAN

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

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

Flux d'énergie et populations

LES FLUX EN SECTEUR CONFINÉ

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

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

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

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

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

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

LES FLUX EN SECTEUR OUVERT

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

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

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

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

LES CIRCUITS TROPHIQUES

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

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

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

LES CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS

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

TABLEAU III

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

Compartiment trophique	Saison	VI	III _{rural}	III _{urbain}
Phytoplancton	étiage	0,057	0,113	0,225
	pluies	0,049	0,070	0,097
	crues	0,049	0,128	0,223
	année	0,051	0,104	0,182
Zooplancton	étiage	0,541	0,137	0,274
	pluies	0,771	0,152	0,226
	crues	0,771	0,085	0,245
	année	0,694	0,125	0,249
Zoobenthos	année	0,011	0,011	
Poissons	année	0,003	0,035	

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

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

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

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

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

- des caractéristiques des populations des quatre compartiments étudiés opposées en secteurs confinés et ouverts ;
- des caractéristiques des populations de phytoplancton et de poissons opposées à celles des échelons intermédiaires : zooplancton et zoobenthos.

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

TABLEAU IV

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

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

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

La pollution

Nous avons précédemment passé en revue les apports d'eaux usées d'origine agricole, industrielle et domestique (cf. III-1). Du fait du lessivage des produits phytosanitaires et des fertilisants de l'agriculture, aucun secteur lagunaire ne peut être considéré comme totalement protégé des pollutions. Quelques signes de pollutions organiques sont apparus dans les secteurs confinés. Ils sont d'autant plus inquiétants que les faibles taux de renouvellement naturel des eaux n'y permettent pas une bonne dilution. CARMOUZE et CAUMETTE (1985) notent que dans ces secteurs une légère augmentation de la charge organique, alliée à des conditions météorologiques défavorables, suffirait pour y provoquer une crise dystrophe. Une telle crise a d'ailleurs été observée en 1979 sur de larges étendues des secteurs IV, V et VI (GUILAL et CHANTRAINE, 1983). Mais c'est la zone urbaine d'Abidjan — près de 2 millions d'habitants en 1990 (cf. I-2) et plus grand port d'Afrique de l'Ouest — qui est responsable de la quasi-totalité des rejets d'eaux résiduelles et de leurs effets. Les eaux usées d'Abidjan sont très chargées en matière organique et la moyenne de leur DBO (demande biologique en oxygène) a été estimée à $333 \text{ mg} \cdot \text{O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ alors que celle des eaux océaniques, continentales soudanaises et continentales guinéennes sont respectivement de $0,78$, $0,39$ et $1,82 \text{ mg} \cdot \text{O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$. En 1977, leur volume évalué au 1/1 000 de celui des eaux naturelles était déjà responsable du tiers de la DBO de la zone urbaine. Depuis, les rejets ont considérablement augmenté. La DBO des effluents industriels et domestiques de $60 \text{ t} \cdot \text{j}^{-1}$ en 1980 (cf. III-1) est estimée à $120 \text{ t} \cdot \text{j}^{-1}$ en 1990 (cf. III-2). En outre, les rejets se sont concentrés en baie de Biétri, point d'aboutissement principal du réseau d'égouts du sud de l'agglomération depuis 1984.

LA PERTURBATION DES RÉSEAUX TROPHIQUES

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

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

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

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

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

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

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

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

LA PERTURBATION DES PEUPELEMENTS

La zone urbaine est caractérisée par une grande hétérogénéité spatiale et une succession de crises. À la plupart des échelles de temps et d'espace où elle a été testée, la variabilité des paramètres abiotiques (oxygène, sels nutritifs, turbidité : CARMOUZE et CAUMETTE, 1985 ; DUFOUR et LEMASSON, 1985) et biotiques (biomasse et production phytoplanctonique : DUFOUR, 1984 ; biomasse du zooplancton : PAGANO et SAINT-JEAN, 1988 ; effectifs de poissons : ALBARET et ÉCOUTIN, 1990) y est plus élevée que dans les zones rurales.

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

HYDRODÉPENDANCE DES EFFETS DE LA POLLUTION

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

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

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

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

Dynamiques spatiotemporelles et variabilités interannuelles

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Conclusion : hydrodépendance de l'écosystème Ébrié

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- ALBARET (J.J.) et CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Observations d'un phénomène de maturation sexuelle précoce chez l'Éthmalose, *Ethmalosa fimbriata* Bowdich, dans une baie polluée de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (2) : 23-31.
- ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1990.— Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica*, 11 (4) : 517-583.
- AMANIEU (M.) et LASSERRE (G.), 1982.— Organisation et évolution des peuplements lagunaires. In : P. Lasserre, H. Postma (Éds), Coastal lagoons. *Oceanologica Acta*, vol. spec. 5 (4) : 201-213.
- AMANIEU (M.), LEGENDRE (P.), TROUSSELLIER (M.) et FRISONI (G.F.), 1989.— Le programme Ecothau : théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanologica Acta*, 12 (3) : 189-199.
- BARBAULT (R.), BLANDIN (P.) et MEYER (J.A.) éd., 1980.— Problèmes d'écologie théorique : les stratégies adaptatives. Paris, Maloine, 299 p.
- CARMOUZE (J.P.) et CAUMETTE (P.), 1985.— Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (3) : 183-212.
- CUSHING (D.H.), 1975.— *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, 278 p.
- DAY (J.W.) et YANEZ-ARANCIBIA (A.), 1985.— Coastal lagoons and estuaries as an environment for nekton. In : A. Yanez (Éd.), *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration*. Mexico, Unam Press : 17-34.
- DUFOUR (P.), 1984.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse doct. es-sci., Paris, Univ. Pierre et Marie Curie, 164 p.
- DUFOUR (P.) et LEMASSON (L.), 1985.— Le régime nutritif de la lagune tropicale Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanogr. Trop.*, 20 (1) : 41-69.
- DURAND (J.R.) et SKUBICH (M.), 1982.— Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27 : 211-250.
- EMERY (K.O.), 1969.— A coastal pond studied by oceanographic methods. New York, Elsevier, 77 p.
- FRISONI (G.F.) et GUÉLORGET (O.), 1986.— De l'écologie lagunaire à l'aquaculture. *Pour la science*, mai : 58-69.
- FONTIER (S.), 1978.— Interface entre deux écosystèmes : exemple dans le domaine pélagique. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 54 : 96-106.
- GUÉLORGET (O.) et PERTUISOT (J.P.), 1983.— Le domaine paralique : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. lab. géol. Ecole Norm. Sup. Paris*, 16, 135 p.
- GUIRAL (D.) et CHANTRAINE (J.M.), 1983.— Hypothèses sur l'origine des mortalités observées en lagune Ébrié en 1979. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 61-95.
- KAPETSKY (J.M.), 1981.— Some considerations for the management of coastal lagoons and estuaries fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 218, 47 p.
- LAË (R.), 1992.— Les pêcheries artisanales lagunaires ouest-africaines : échantillonnage et dynamique de la ressource et de l'exploitation. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 201 p.
- LASSERRE (P.), 1977.— Aspects de l'organisation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherche écophysologique sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse doct. es-sci, Univ. Bordeaux-I.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.), DUFOUR (P.) et CREMOUX (J.L.), 1981.— Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LEMOALLE (J.), 1979.— Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Thèse doct. es-sci., Univ. Paris-VI, 311 p.

- MEE (L.D.), 1978.— Coastal lagoons. In : J.P. Riley, R. Chester (Eds), *Chemical oceanography*. London, Academic Press : 441-490.
- MINAS (M.), 1973.— Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre : dynamique et bilans ; rapports avec le régime hydrologique. Thèse sci. nat., Univ. Aix-Marseille, 339 p.
- NIXON (S.W.), 1982.— Nutrients dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. In : P. Lasserre, H. Postma (Eds), *Coastal lagoons. Oceanologica Acta*, vol. spec. 5 (4) : 357-371.
- PAGANO (M.) et SAINT-JEAN (L.), 1988.— Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) : peuplements, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse doct. es-sci., Univ. Aix-Marseille-II, 390 p.
- TASTET (J.P.), 1979.— Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée (Côte-d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse doct. d'État, Univ. Bordeaux-I, n° 621, 2 tomes, 181 p.
- TORRETON (J.P.), 1991.— Importance des bactéries hétérotrophes dans une lagune eutrophe tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Biomasse, production, exportation. Thèse Univ. Aix-Marseille-II, 247 p.
- VARLET (F.), 1978.— Le régime de la lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire. Traits physiques essentiels. Paris, *Trav. Doc. Orstom*, 83, 162 p, 110 fig.
- VAULOT (D.) et FRISONI (G.F.), 1986.— Phytoplanktonic productivity and nutrients in five mediterranean lagoons. *Oceanologica Acta*, 9 (1) : 57-63.
- YANEZ (A.), 1981.— Fish occurrence, diversity, and abundance of two tropical coastal lagoons with ephemeral inlets on the Pacific Coast of Mexico. *Unesco technical papers in Marine Science*, 33 : 233-259.
- YANEZ (A.), SOBERON (C.) et SANCHEZ (G.), 1985.— Ecology of control mechanisms of natural fish production in the coastal zone. In : A. Yanez (Ed.), *Fish Community Ecology in Estuaries and coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration*. Mexico, Unam Press : 571-594.
- ZABI (G.S.), 1982.— Les peuplements benthiques lagunaires liés à la pollution en zone urbaine d'Abidjan. In : P. Lasserre, H. Postma (Eds), *Coastal lagoons. Oceanologica Acta*, vol. spec. 5 (4) : 441-455.

L'HOMME ET LA LAGUNE

Jean-René DURAND

L'impact des activités humaines a été très modéré jusqu'au début des années cinquante et le jalon essentiel est sans nul doute le percement du canal de Vridi, fondement de l'essor de la Côte-d'Ivoire moderne qui, avec la création du port d'Abidjan, allait bouleverser radicalement le système Ébrié.

Le site d'Abidjan à l'ouest de l'île de Petit-Bassam présentait toutes les caractéristiques favorables recherchées : essentiellement, existence d'un grand plan d'eaux profondes et protégées, mais aussi existence du canyon sous-marin du Trou-sans-Fond qui devait limiter le risque d'ensablement dû à la dérive littorale. De plus le cordon sableux n'offrait pas de largeur excessive pour le percement. Enfin, la création du port allait de pair avec la liaison ferroviaire entre Abidjan et Bobodioulasso, établie dès 1934 au nord d'Abidjan, car c'est là que la forêt dense pouvait le plus aisément être traversée (ANTOINE *et al.*, 1987).

Après quelques tentatives avortées (cf. I-2), le canal de Vridi est donc percé en 1950. Son ouverture permanente entraîne des échanges importants entre les eaux marines du golfe de Guinée et les eaux lagunaires. Ce succès technique est aussi un succès stratégique qui est à l'origine du développement de la Côte-d'Ivoire et de la croissance spectaculaire d'Abidjan. Pour l'écosystème lagunaire, le fonctionnement de la moitié orientale de la lagune est bouleversé. L'exutoire naturel de Grand-Bassam, au droit de la Comoé, s'ensable et se ferme, la crue de la Comoé se détourne vers l'ouest, balaye la lagune jusqu'à Abidjan et s'écoule par le nouveau débouché de Vridi. La lagune Ébrié devient plus nettement un milieu de transition entre océan et eaux continentales grâce à une ouverture large, permanente et centrale. Le secteur central autrefois oligohalin devient un secteur estuarien caractérisé par des échanges intenses. En définitive, fonctionnement et productivité sont modifiés, il s'agit d'un nouvel écosystème depuis le début des années cinquante.

L'autre conséquence majeure de la liaison entre lagune et golfe de Guinée est la transformation d'Abidjan en une métropole considérable. La présence de ces millions d'habitants ne peut pas être sans conséquences sur les eaux lagunaires qui baignent une bonne partie des quartiers de la capitale économique.

Ce nouvel écosystème est donc marqué par l'anthropisation, et ce de tous les points de vue : fonctionnement et environnement, paysage, ressources... On ne peut pour autant considérer que ce que nous voyons aujourd'hui est totalement différent de ce qui existait hier et que l'on ait dénaturé l'écosystème. C'est la question que nous nous poserons dans ce chapitre final : si l'on s'appuie sur des diagnostics scientifiques, comment se situe aujourd'hui le milieu lagunaire ? En s'aidant des connaissances établies et résumées dans les dix-neuf chapitres qui précèdent, tant dans la caractérisation de l'écosystème actuel que dans la description des impacts de l'homme sur l'environnement et les ressources vivantes, il s'agit donc de situer la lagune Ébrié et ses différents sous-systèmes par rapport aux usages potentiels et réels.

Tout ce qui précède en effet n'a de sens — sans pour autant négliger l'indispensable acquisition de connaissances nouvelles — qu'en fonction des notions de développement et d'aménagement. Suivant sa définition courante, l'aménagement peut être considéré comme « l'organisation globale de l'espace, destinée à satisfaire les besoins des populations intéressées en mettant en place les équipements nécessaires et en valorisant les ressources naturelles ». Cette acception administrative et économique doit être mise en regard d'une conception du développement qui s'exerce sur le long terme en prenant en considération les générations futures. Un tel développement doit permettre le maintien des ressources naturelles renouvelables et respecter l'environnement.

Nous commencerons par analyser ci-dessous les conséquences du développement d'Abidjan. Puis l'état actuel des ressources vivantes et les perspectives apportées par le développement de l'élevage aquatique. Le développement des plantes envahissantes nous fournira ensuite un bon exemple pour la discussion sur la multiplicité des usages et les compromis nécessaires.

Les conséquences du développement d'Abidjan

La croissance spatiale d'Abidjan est caractérisée par trois grandes étapes (HAERINGER, 1977) : la ville coloniale jusqu'en 1950, la ville portuaire entre 1950 et 1970, le nouveau périmètre depuis 1970. En 1950, lors du percement du canal de Vridi, la population d'Abidjan pouvait être évaluée à 65 000 habitants (cf. I-2, tabl. I) répartis sur les quartiers du Plateau, Treichville et Adjamé. À partir de 1950, la ville portuaire se développe et son importance relative a culminé en 1973 avec 39 % des 790 000 habitants d'alors (ANTOINE *et al.*, 1987), situés essentiellement dans les quartiers de Port-Bouët, Vridi, Koumassi, Marcory, Yopougon-Banco. Pour l'essentiel aujourd'hui, la zone urbaine lagunaire concernée est limitée à l'est par la baie de Bingerville et à l'ouest par la baie d'Adiopodoumé (fig. 1). Cette importance grandissante de la capitale économique n'est pas sans conséquences pour l'environnement aquatique. L'espace lagunaire et la circulation des eaux sont modifiés par les grands travaux urbains ; la qualité des eaux est très directement concernée par les rejets industriels et les apports d'eaux usées.

Les travaux publics entraînent des modifications des rives, via la construction des voies de circulation, d'ouvrages, de bâtiments... auxquels s'ajoutent toutes les constructions liées au logement. De manière diffuse, il y a transformation des zones littorales, de plus en plus bétonnées, en particulier en rive nord. Bien entendu, cela n'est pas sans conséquences sur l'écosystème avec modifications locales de l'hydrodynamique et de la capacité biotique. Mais nous sommes en zone urbaine estuarienne et les conséquences immédiates ne sont pas spécialement préoccupantes. Il n'en irait pas de même si la lagune avait été transformée en réceptacle systématique de gravats et autres déchets de constructions ; il faut souligner que ce n'est pas le cas.

Si la modification des rivages lagunaires est sans conséquences irrémédiables — et de toute façon inéluctable —, il n'en va pas nécessairement de même pour des grands travaux qui n'ont pas toujours tenu compte de l'équilibre de l'écosystème. Deux exemples frappants peuvent en être donnés qui concernent tous deux la baie de Biétri.

— La circulation urbaine a fait l'objet d'aménagements considérables. À la fin des années 1970, le grand axe allant du pont Houphouët-Boigny à Port-Bouët et à l'aéroport via l'île de Petit-Bassam a été

aménagé (fig. 1). Pour ce faire, la partie orientale de la baie de Biétri fut séparée de la baie de Koumassi par un endiguement large et continu. Les conséquences immédiates furent de transformer cette baie — aux eaux autrefois très renouvelées — en un milieu déséquilibré, aux eaux mal oxygénées et impropres à tous usages. Dans un deuxième temps, devant les conséquences négatives de l'endiguement — mortalité de poissons, odeurs nauséabondes — il fut procédé au creusement de buses, mais celles-ci, sous-dimensionnées, n'améliorèrent guère cet état de choses.

- Alors que la digue de Koumassi empêchait les échanges à l'est, les travaux d'extension du port d'Abidjan avaient un impact du même ordre à l'ouest. Le remblaiement vers le sud a largement empiété sur la zone d'échanges entre Biétri et Vridi, là aussi les possibilités de renouvellement ont diminué d'autant.

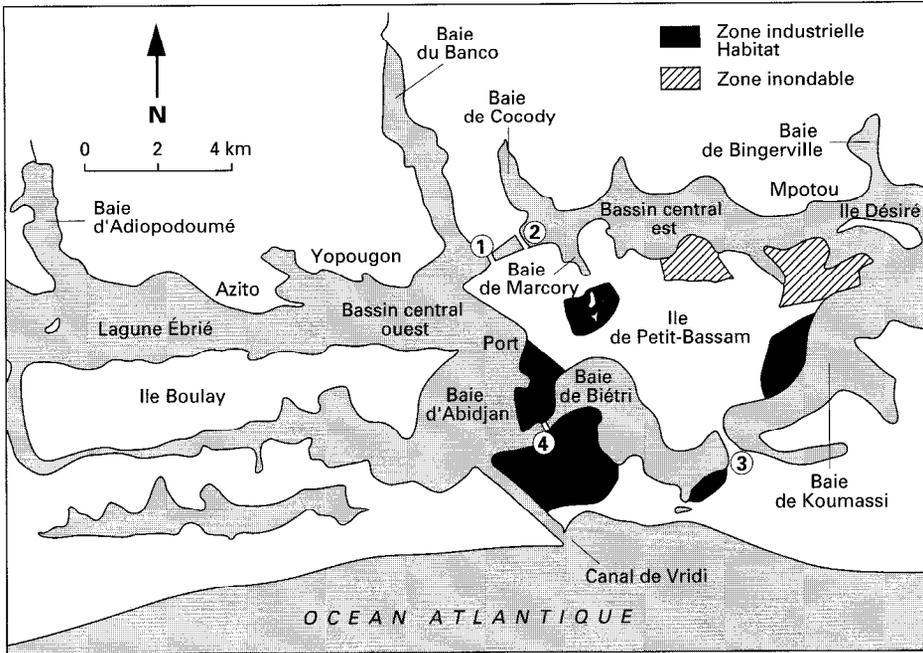


Figure 1

La zone urbaine d'Abidjan : de la baie d'Adiopodoumé à l'ouest à la baie de Bingerville à l'est.

1. Pont Houphouët-Boigny ; 2. pont du Général-de-Gaulle ; 3. digue de Koumassi ; 4. pont de Biétri.

Rappelons ici une conséquence indirecte des constructions urbaines : l'extraction de sables lagunaires. Ceux-ci sont particulièrement recherchés tant pour leur facilité d'accès que pour leur granulométrie et leur faible salure (AMON KOTHIAS et ZABI, 1979). L'un des sites privilégiés fut la baie d'Adiopodoumé à l'ouest d'Abidjan ; un autre, la baie de Biétri. Dans les deux cas, les conséquences négatives sont évidentes : le creusement de la baie de Biétri a entraîné la formation d'eaux profondes anoxiques et chargées d' H_2S (cf. chap. III-2), les opérations en baie d'Adiopodoumé, quant à elles, ont dû perturber le cycle des crevettes péneïdes dont c'était l'une des nurseries privilégiées (cf. chap. II-6 et GALOIS, 1975).

L'évolution de la qualité des eaux est sous la dépendance de ces modifications de l'hydrodynamique et de l'ensemble des pollutions dont sont l'objet les eaux urbaines. Ces pollutions ont essentiellement deux origines : activités industrielles (pollution chimique et organique) et rejet d'eaux usées (pollution organique et microbienne). Le chapitre III-1 présente les connaissances acquises dans ce domaine et en analyse l'impact sur l'écosystème.

Les eaux usées d'Abidjan ont bénéficié d'investissements très importants permettant leur collecte sur la rive nord de la lagune. Le projet initial avait l'ambition de structurer un réseau de collecte couvrant Abid-

jan qui rassemble les eaux usées dans une station d'épuration puis les transporte en mer suffisamment loin et profondément pour qu'elles finissent par s'épurer et se diluent sans risque de retour à la côte ou en lagune. Le projet n'a pu aboutir et l'on s'est arrêté à mi-chemin : d'une part, une bonne partie des eaux usées du nord ne bénéficie pas du réseau de collecte général et rejoint donc directement la lagune, d'autre part, les eaux usées collectées ne font qu'une partie du chemin et se retrouvent déversées — après une épuration plus ou moins efficace — en baie de Biétri, qui a donc la particularité d'être tout à la fois un réceptacle privilégié — eaux usées, pollutions industrielles — et de plus en plus confiné.

D'une manière générale, on constate une différenciation spatiale très nette des milieux en fonction de l'hydrodynamique et donc du renouvellement plus ou moins affirmé des eaux. Le chenal central, où les eaux sont bien renouvelées et oxygénées, ne pose pas *a priori* dans les conditions actuelles de problème aigu de pollution, malgré la présence significative d'hydrocarbures d'origine pétrolière dans les sédiments (cf. III-1). Il n'en va pas de même dans les baies urbaines où circulation horizontale et échanges verticaux sont ralentis. Les hydrocarbures d'origine pétrolière sont beaucoup plus concentrés dans les sédiments (jusqu'à $1\ 000\ \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) et, surtout, plusieurs facteurs se conjuguent pour conduire à une eutrophisation excessive du milieu (cf. III-1) : effet eutrophisant des polluants, accumulation dans les baies, productivité naturelle supérieure, moindre exploitation par les herbivores... L'accentuation de telles situations comporte deux types de risques : crises dystrophes localisées et risques sanitaires. Ces derniers doivent être pris en considération : « (...) ces zones hypereutrophes peuvent constituer des réservoirs de bactéries pathogènes (...) » dont la dissémination pourrait être favorisée par la déstratification saisonnière de la colonne d'eau. Rappelons ici les conclusions de LANUSSE (1987). Le nombre de germes pathogènes peut être localement et temporairement préoccupant pour la santé publique et devrait proscrire l'utilisation de l'eau domestique. Comme il s'agit d'eaux généralement saumâtres et que l'eau potable est distribuée dans toute l'agglomération abidjanaise, le risque est relativement réduit. Il reste cependant que la présence endémique de vibrionacées (*Vibrio cholerae*, bactérie halophile, et *Aeromonas*) constitue un fait préoccupant et qui justifie l'existence d'une surveillance permanente de l'état sanitaire des eaux lagunaires.

Dans ce contexte, la baie de Biétri apparaît comme un milieu lagunaire sacrifié sur l'autel du développement urbain. Elle cumule en effet toutes les atteintes à l'environnement (cf. III-2) :

- renouvellement des eaux extrêmement ralenti par endiguement à l'est et rétrécissement de l'ouverture à l'ouest ; de plus, le surcreusement par l'extraction de sables a favorisé l'apparition d'eaux anoxiques, chargées en hydrogène sulfuré ;
- réceptacle de la majeure partie des pollutions chimiques, étant donné le rassemblement des activités industrielles autour de la baie de Biétri. ; de là proviennent des mesures élevées pour les hydrocarbures, le DDT et les seules mesures significatives pour des métaux lourds, en l'occurrence arsenic et mercure ;
- cumul des surcharges organiques tant d'origine industrielle que ménagère puisque la baie de Biétri est devenue le collecteur des eaux usées dans la rive nord ;
- enfin, existence là aussi d'un risque sanitaire lié aux eaux usées et aux germes pathogènes qu'elles apportent.

L'existence d'une telle poche de pollution en pleine agglomération ne devrait pas se maintenir à terme et l'aménagement urbain et lagunaire devrait en tenir compte dans l'avenir. Pour une meilleure santé de la baie de Biétri, il faudrait ouvrir largement des passages sous la digue de Koumassi. Une telle action ne doit cependant pas faire oublier que le problème posé est celui de l'assainissement global du secteur d'Abidjan. Celui-ci exclut les rejets directs en lagune, même concentrés dans une zone « privilégiée ».

Dans le contexte d'un tel environnement, l'exploitation des ressources vivantes ne constitue pas une priorité. Notons cependant que l'exploitation des petits pélagiques lagunaires (ethmaloses) et marins (sardinelles, anchois...) par les sennes tournantes dans la zone estuarienne ne pose pas de problème particulier et permettrait sans doute d'améliorer les captures totales (cf. *infra*). Il est intéressant de remarquer que l'état préoccupant de certaines baies ne se retrouve pas au niveau des peuplements ichtyologiques. C'est ainsi qu'ALBARET et ÉCOUTIN (1989) ont montré qu'en baie de Cocody, 25 ans après les observations de

DAGET (*in* DAGET et DURAND, 1967), la biomasse avait plutôt augmenté et qu'il n'y avait pas de différence significative dans la composition des peuplements. Il reste à démontrer que ces poissons peuvent être consommés sans danger.

En conclusion, à l'heure actuelle et dans l'état de la topographie lagunaire de la région d'Abidjan, la péjoration de la qualité des eaux doit être reliée à l'arrêt du projet de collecte des eaux usées. La réalisation partielle seulement de ce grand projet a pour conséquence un rejet diffus d'eaux domestiques riches en matière organique et en bactéries pathogènes. Elle a entraîné aussi le choix de la baie de Biétri comme réceptacle des eaux partiellement collectées. Il existait pourtant un projet alternatif d'assainissement des eaux résiduaires par lagunage ; cette solution peu coûteuse, préconisée par COLCANAP et DUFOR (1982), n'a pas été retenue car jugée trop novatrice à l'époque ⁽¹⁾.

En attendant une hypothétique amélioration provenant d'un meilleur taux de collecte des eaux usées et *in fine* d'un rejet en mer — si tant est que celui-ci soit totalement efficace — on peut estimer que la situation est loin d'être catastrophique. Il y a certes des éléments préoccupants : transformation de Biétri en réceptacle de toutes les pollutions, eutrophisation des milieux les plus confinés et — c'est sans doute le plus grave — risque de transmission de certaines maladies étant données la présence et l'abondance périodique de certains germes. Mais on est quand même fort loin de ce que seraient les eaux lagunaires baignant Abidjan s'il n'y avait l'ouverture du canal de Vridi. C'est grâce à celui-ci que l'essentiel des pollutions diffuses sont diluées et annihilées par épuration naturelle et transport. Alors que le milieu estuarien est bien vivant dans son ensemble et que la biodiversité ne semble pas atteinte, sans les échanges permanents et importants avec l'océan, la lagune serait très probablement un milieu hostile, dangereux et improductif.

Les ressources vivantes

La productivité élevée des lagunes tropicales est bien connue et les lagunes ivoiriennes en fournissent une bonne illustration. Leur richesse — tant en crustacés qu'en poissons — constitue un enjeu important en basse Côte-d'Ivoire avec des retombées socio-économiques très appréciables (*cf.* Quatrième partie). À côté de l'exploitation des stocks naturels se développe une aquaculture fortement liée aux espèces et à l'environnement lagunaires.

LES PÊCHES ARTISANALES

La transformation de l'énergie solaire et les transferts dans les différentes chaînes trophiques conduisent à une fabrication permanente d'organismes vivants exploitables par l'homme. Cette productivité globale caractérise l'écosystème et connaît des fluctuations elles-mêmes fonction de la variabilité naturelle intrinsèque de l'environnement ; ces évolutions climatiques peuvent par exemple être illustrées par la sécheresse des vingt dernières années, dont l'influence a été nette sur le rivage du golfe de Guinée (*cf.* I-4). En tenant compte de cette variabilité, on pourrait définir, très schématiquement, une production optimale moyenne comme la quantité totale annuelle de prélèvements admissibles sur les stocks ⁽²⁾. Cependant, le concept d'optimalité ne veut pas dire grand-chose si l'on ne considère pas en même temps le point de vue individuel, celui des communautés de pêcheurs ou celui de l'État. À chaque

⁽¹⁾ Il s'agissait de convertir la partie la plus orientale peu profonde de la baie de Koumassi en zone de lagunage : en passant par plusieurs bassins de décantation successifs, les eaux s'épureraient rapidement et auraient même pu devenir finalement propices à des usages tels que l'aquaculture. Il faut reconnaître qu'un tel projet aurait d'abord dû être testé à petite échelle, aucun précédent tropical n'existant encore au monde pour traiter de tels volumes.

⁽²⁾ Ou les meilleures retombées économiques, elles-mêmes fonction des espèces pêchées — plus ou moins appréciées, donc plus ou moins chères — et des tailles commercialisées.

niveau, les intérêts peuvent diverger : priorité à la prise individuelle, à une catégorie d'engins ou à un mode d'exploitation, aux captures totales, à la minimisation des conflits... Il devrait donc y avoir nécessairement compromis ménageant un revenu correct des pêcheurs, des captures totales élevées et un contexte social paisible (DURAND *et al.*, 1982).

L'histoire récente des pêcheries a été décrite de plusieurs points de vue dans cet ouvrage avec les différentes phases d'un processus classique d'intensification jalonné de crises et de conflits (cf. I-2, IV-1 et IV-2). La crise de 1982 est l'aboutissement logique d'une intensification trop poussée au cours des années 1970, essentiellement liée au mode d'emploi des sennes de rivage. Celles-ci ont exercé un effort de pêche global trop important (taille des sennes et nombre de pêches) avec des filets à mailles trop petites, en débordant de temps à autre du territoire qui leur était assigné. Tous ces excès cumulés ont conduit à la raréfaction des grands individus, à des rendements plus faibles et à des captures totales elles aussi en régression. On voit là tous les signes classiques de la surexploitation biologique et économique ⁽¹⁾. Pour l'essentiel, c'est l'affaiblissement ou la non-adaptation des systèmes traditionnels de contrôle qui sont à l'origine de cette évolution négative (VERDEAUX, 1986).

À l'issue de la crise de 1982, l'usage des sennes a été interdit sur la lagune Ébrié, et cela tout aussi bien pour les sennes de rivage des régions occidentales — dont les prélèvements s'exerçaient sur tout le peuplement — que pour les sennes tournantes de la région d'Abidjan, qui capturaient essentiellement des petits pélagiques. À l'exception de sennes villageoises, utilisées à des fins d'autosubsistance, les sennes de rivage ont disparu. Les sennes tournantes quant à elles, basées à Vridi, se consacrent à l'exploitation des stocks marins côtiers, évolution déjà amorcée avant 1982 (cf. IV-2). Il ne reste donc plus en présence que les techniques individuelles. Il est donc logique de constater en 1983 et 1984 une amélioration des prises par unité d'effort de l'ensemble des engins individuels, une augmentation des tailles moyennes de la plupart des espèces commerciales et, bien sûr, une augmentation nette des captures totales liées aux pêches individuelles, 2 000 à 3 000 tonnes. On restait cependant très en deçà des captures totales équilibrées que l'on peut situer, à partir d'un rendement à l'hectare de 150 à 200 kg, de 7 000 à 10 000 tonnes pour la seule lagune Ébrié.

On se trouve donc devant le paradoxe d'une ressource renouvelable relativement sous-exploitée dans un contexte général de forte demande nationale (importations de 100 000 t par an). Il serait intéressant de voir comment ont évolué ces dernières années les pêcheries individuelles. Une intensification de l'exploitation est vraisemblable, mais elle suppose une augmentation du nombre de pêcheurs, la limite physique de l'effort de pêche individuel étant rapidement atteinte. La main-d'œuvre rendue disponible par l'interdiction des sennes ne pouvait se reporter sur des engins individuels : investissements nécessaires certes — mais ceux-ci étaient relativement minimes — mais surtout manque de compétences pour les pêches individuelles (connaissance des milieux, des techniques et du poisson) auquel se serait sans doute ajoutée une certaine réticence des autorités villageoises à favoriser la reconversion d'une main-d'œuvre allochtone, ghanéenne très majoritairement. Or, il ne semblait pas y avoir *a priori* de potentiel de main-d'œuvre ivoirienne autochtone susceptible de s'intéresser au domaine halieutique lagunaire.

L'aménagement actuel peut donc se caractériser par l'accès libre à la ressource des engins individuels et l'interdiction totale des sennes. L'accès libre doit être d'ailleurs relativisé, car l'autorité coutumière s'exerce encore au niveau des terroirs villageois. Ainsi que nous l'avons vu, il n'y a au demeurant que peu de risques à court terme de voir un impact excessif des pêches individuelles ; ces activités demandent des compétences acquises normalement dans le contexte familial et villageois : on ne s'improvise pas pêcheur artisan. Il reste la possibilité de voir un retour aux villages de migrants n'ayant pas réussi à s'intégrer aux activités urbaines et qui ont pratiqué la pêche ou en possèdent les compétences ; situation d'autant plus courante que la crise économique est aiguë. Si cette hypothèse n'est pas totalement improbable, elle reste néanmoins fragile car il s'agit aussi de métiers pénibles et exigeants.

⁽¹⁾ En fonction des caractéristiques bioécologiques, de la répartition des espèces et de leur vulnérabilité, la surexploitation pèse très différemment d'un stock à l'autre. C'est ainsi que l'on peut estimer que les tilapias lagunaires étaient probablement sous-exploités dans un contexte de surexploitation générale.

La philosophie de l'aménagement en matière de pêches artisanales dans le contexte de la basse Côte-d'Ivoire doit tenir compte d'une analyse à moyen terme et d'une analyse à long terme, en partant du principe que, dans tous les cas de figure, la disparition des conflits est une priorité.

À moyen terme, le *statu quo* est maintenu à partir des mesures prises en 1982 : interdiction de toutes les sennes d'une part, pas de limitations particulières pour les engins individuels d'autre part sur l'ensemble de la lagune. Il pourrait être envisagé d'introduire une dérogation pour la région d'Abidjan. En effet, c'est dans la zone estuarienne que les captures de petits pélagiques (ethmaloses, petits pélagiques marins) pourraient être les plus importantes. Ces stocks sont pratiquement inaccessibles aux techniques individuelles alors que les sennes tournantes sont très efficaces. Une interrogation cependant : les sennes tournantes ghanéennes sont maintenant entièrement tournées vers les stocks marins côtiers et il n'est pas évident qu'elles trouvent un bénéfice considérable à consacrer une partie de leur effort aux eaux lagunaires, car l'accentuation de leurs activités vers le domaine marin était déjà évidente avant l'interdiction de 1982 (cf. IV-2 et ÉCOUTIN, 1992).

À plus long terme, c'est l'évolution des pêcheries individuelles qui doit orienter les choix qui peuvent aller d'un système très contrôlé par l'État — système de licences — avec le relais des autorités villageoises au système actuel de libre accès, contrôlé par les autorités traditionnelles avec un rôle beaucoup plus discret de la puissance publique. Cette évolution dépend bien entendu de celle de l'effort de pêche global. Faute de données récentes on ne peut faire de diagnostic plus précis. Rappelons simplement que le développement de l'effort de pêche suppose une augmentation forte du nombre des pêcheurs, augmentation encore hypothétique quelle que soit leur origine, autochtone ou allochtone. On ne peut totalement rejeter l'hypothèse d'un développement des pêches individuelles conduisant à une situation de surexploitation biologique et (ou) économique. Toutefois, tant la sélectivité des engins individuels que la complexité de la panoplie utilisée pour l'exploitation de ressources diversifiées nous amèneraient plutôt à prévoir un processus de stabilisation du type de celui décrit par MORAND et BOUSQUET (1993) pour les pêcheries du delta central du Niger. Dans l'hypothèse où la surexploitation réapparaîtrait, il faudrait en venir à l'institution de licences systématiques et à une structure d'aménagement alliant l'État et les autorités villageoises. On trouvera une description d'une telle structure institutionnelle d'aménagement dans DOUCET *et al.*, 1986.

Quelle que soit l'évolution constatée, nous ne prônons pas une réintroduction des sennes de rivage. Certes, on peut imaginer de brider leur trop grande efficacité en limitant leur nombre, leur taille et leur zone d'activité. On peut les rendre plus sélectives en augmentant la maille. Cependant, ces engins resteront globalement actifs et peu sélectifs et l'on peut douter que le contrôle soit suffisamment efficace pour éviter à terme les difficultés déjà rencontrées à la fin des années 1970. Toutes ces raisons militent pour leur interdiction définitive en lagune Ébrié.

Même avec une gestion optimale, et quelle que soit la signification de cet épithète, l'exploitation des ressources vivantes naturelles n'est pas totalement contrôlable et on ne peut dépasser les limites naturelles fixées par l'écosystème et sa productivité, fut-elle élevée comme dans le cas des lagunes tropicales. Ces deux caractères, contrôle difficile et limitation naturelle, justifient la logique de la démarche vers l'élevage aquatique, qui doit théoriquement permettre d'apporter une production nouvelle et suivant des modalités zootechniques bien contrôlées.

VERS L'ÉLEVAGE AQUATIQUE

Les recherches liées à l'élevage aquacole et le début de développement qui en résulte représentent l'aboutissement d'une double démarche. D'une part celle des scientifiques qui — grâce aux connaissances acquises sur l'environnement saumâtre et les espèces lagunaires — ont commencé à croire possible l'orientation vers ces nouvelles productions. D'autre part celle des autorités nationales et des bailleurs de fond, prêts à soutenir matériellement cette perspective.

Dans ce contexte, le Centre de recherches océanographiques s'est d'emblée inspiré d'une conception donnant priorité à l'extensif et à la minimisation des intrants, d'où une priorité aux espèces autoch-

tones et à l'implantation dans le milieu naturel. Nous ne reviendrons pas ici sur les résultats obtenus, détaillés au chapitre IV-4, que l'on peut résumer en disant qu'au stade actuel, trois espèces se sont avérées prometteuses, deux siluriformes, *Chrysichthys nigrodigitatus* et *Heterobranchus longifilis*, et un cichlidé, *Sarotherodon melanotheron*, qui toutes trois impliquent un grossissement en lagune soit dans les conditions semi-naturelles de l'acadja pour le cichlidé, soit en enclos pour les siluriformes.

Tant les caractéristiques bioécologiques des espèces retenues que les modes d'élevage privilégiés — enclos et acadjas — entraînent un ensemble de contraintes dans la sélection des sites que l'on peut ranger en trois rubriques :

- salinité : tant les préférences des espèces retenues que la pérennité des matériaux utilisés amènent à privilégier les eaux oligohalines, soit schématiquement les milieux lagunaires dont la salinité ne dépasse jamais au cours du cycle annuel 10 g . l⁻¹ ;
- qualité des eaux : les structures implantées en lagune, tout en bénéficiant d'un environnement calme, doivent voir leurs eaux renouvelées fréquemment ; par définition, il faut garantir des eaux propres, à la fois à l'abri des pollutions et d'éventuelles crises dystrophiques naturelles (désoxygénation, etc.) ;
- substrats : les structures ne peuvent être implantées dans des profondeurs inférieures à 1 m et supérieures à 1,50 m. De plus, les fonds trop meubles et vaseux sont à proscrire, les fonds à dominante sableuse constituant le meilleur substrat.

Cet ensemble de conditions restreint considérablement l'extension de l'aquaculture lagunaire. Des eaux oligohalines ne se trouvent qu'à l'ouest de la digue de Jacquévillie. On élimine donc *a priori* — dans le cadre fixé ici — les régions lagunaires à forte variation interannuelle à l'est et à l'ouest d'Abidjan ainsi que, bien entendu, la région périurbaine ⁽¹⁾. À l'intérieur de cette région oligohaline, caractérisée par sa stabilité, il faut éliminer les zones d'influence des agglomérations (Dabou, etc.) et tenir compte des apports des rivières et des bassins versants en rive nord, susceptibles d'être vecteurs de pollutions agricoles diffuses (engrais et insecticides, etc.) et d'eutrophisation localisées. De ce point de vue, la rive sud paraît moins porteuse de difficultés ⁽²⁾. Enfin, une fois éliminées les eaux trop stagnantes de certains fonds de baie — mais aussi les sites sans abri où l'action du vent peut être néfaste —, on peut inventorier les sites où la profondeur se situe entre 1 et 1,5 m, abrités mais bien renouvelés, aux substrats sableux ou sablovaseux. Deux grands types répondent à ces conditions : certaines régions littorales et les hauts-fonds sableux, fréquents à l'ouest de Dabou.

L'ensemble de ces conditions peut paraître très restrictif ; en fait, l'espace disponible ne paraît pas un facteur limitant à moyen terme car les sites propices représentent une production potentielle considérable. En revanche, l'implantation des structures dans le milieu naturel implique des compétitions de deux types avec l'exploitation traditionnelle des stocks sauvages par la pêche : sur la ressource et sur l'espace. Ces aspects ont été développés dans deux publications (DURAND et VERDEAUX, 1991 ; DURAND et HEM, à paraître) dont nous résumerons ici les principales conclusions. Le risque de compétition pour la ressource n'est sensible que dans le cas des acadjas qui, suivant la maturation du système et le rythme d'exploitation, peuvent se comporter comme de simples pièges ou contribuer à l'augmentation globale de la production. Dans les deux hypothèses, il n'en reste pas moins que le pêcheur artisanal ne voit que la concurrence d'une structure qui attire les poissons de la lagune. Même si cette représentation est peu fondée — les peuplements d'acadjas sont très différents de ceux des eaux libres qui les entourent — il faut en tenir compte pour éviter d'éventuels conflits. D'où l'idée de matérialiser la frontière entre acadja et lagune par un filet qui n'est pourtant pas indispensable et pèse sur la rentabilité de ce type d'élevage.

⁽¹⁾ Ce qui ne signifie pas que l'on ne puisse, dans l'absolu, envisager par exemple l'élevage d'espèces marines et (ou) mixohalines au sud de l'île Boulay, dans des eaux exemptes de pollution. De même l'exclusion à l'est n'englobe pas la lagune Aghien où l'on pratique l'aquaculture d'espèces continentales dans des eaux totalement dessalées. Toutefois, les risques liés à d'éventuelles réouvertures de la passe de Bassam doivent être soulignés (cf. *infra* au sujet des macrophytes envahissantes).

⁽²⁾ Le choix de la station de Layo illustre bien notre propos puisque les élevages expérimentaux ont plusieurs fois été victimes de dégradation de conditions de milieu liée à des apports d'effluents locaux ou de la rivière Agnéby.

Il reste la compétition pour l'espace, domaine très sensible et commun aux acadjas et aux enclos. D'une part, l'appropriation permanente d'espace aquatique par une technique exclusive constitue une dérogation aux pratiques les plus répandues de l'activité halieutique ; d'autre part, les hauts-fonds constituent des espaces stratégiques ayant fait l'objet d'appropriation collective et souvent à l'origine du choix d'implantation des villages. Faute de chercher en priorité quelle place ces nouvelles techniques peuvent occuper à l'intérieur des systèmes sociaux locaux, les projet aquacoles peuvent s'exposer à des réactions d'hostilité. Enfin, la valeur marchande de ces espèces — un hectare d'enclos équivaldrait à plusieurs dizaines d'hectares de palmiers par exemple (LIROLA, 1986) — peut donner naissance à un phénomène de privatisation.

Au stade actuel, il ne semble donc pas exister d'hypothèque majeure dans les domaines bioécologiques et zootechniques. Par ailleurs, il paraît évident que ce nouveau type d'activité implique un ensemble d'études économiques : les études sur le marché, la formation des prix et les circuits de commercialisation devraient faire partie intégrante des projets aquacoles. Cependant, et en supposant que les perspectives économiques confirment le bien-fondé de ce développement, il restera à prendre en compte les dimensions socioculturelles du développement de ce nouveau mode de production.

À propos des usages multiples

Pour peu que les rivages en soient hospitaliers, les zones côtières des océans et les mers ont de tout temps constitué des lieux privilégiés pour l'installation de l'homme et le développement de ses activités. En l'occurrence — comme en Méditerranée — la présence de milieux margino-littoraux, transition calme entre la terre et la mer, a favorisé concentrations humaines, développement des activités économiques et exploitation des milieux lagunaires (cf. I-2). L'utilisation et l'exploitation des milieux révèlent — là comme ailleurs — la contradiction *a priori* entre conservation et développement. Il n'est cependant pas impossible de tenter une approche raisonnée conduisant à la définition conditionnelle de critères et de hiérarchie. Un bon exemple est fourni par la prolifération des plantes aquatiques et les réactions qu'elle a suscitées, que nous prolongerons ensuite aux contraintes générales d'aménagement.

L'EXEMPLE DES PLANTES ENVAHISSANTES

Les difficultés liées à la prolifération des macrophytes flottantes — signalées dès les années 1930 en lagune Ébrié avec *Pistia stratiotes* — ne se sont réellement accentuées que depuis une dizaine d'années. Ce fut tout d'abord, entre 1983 et 1986, le développement spectaculaire de vastes prairies de *Salvinia molesta*. Puis, à partir de 1986, l'invasion de la jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes*, qui domina très rapidement les deux autres espèces. Le problème posé dépasse de loin la lagune Ébrié et la seule Côte-d'Ivoire : tant *Salvinia* qu'*Eichhornia* sont des plantes allochtones, originaires d'Amérique du Sud et qui ont atteint, via l'Asie, la majorité des plans d'eau d'Afrique.⁽¹⁾

Les problèmes posés sont de plusieurs ordres mais peuvent se développer rapidement en une crise socio-économique à travers divers aspects : difficultés de circulation et de navigation, impossibilités de mettre en œuvre des engins de pêche, baisse des rendements d'engins — quand ceux-ci capturent encore quelque chose —, mortalités de poisson dans les structures d'élevage fixes, envasement des fonds... Les nuisances sont donc multiples et atteignent aussi bien le domaine de la navigation que celui de l'exploitation des ressources vivantes ou du tourisme.

Pour les scientifiques, le diagnostic est tout aussi négatif et on peut schématiser ainsi le processus mis en œuvre par les macrophytes flottantes : elles mobilisent l'énergie lumineuse et empêchent ou limitent la

⁽¹⁾ Cf. le chapitre II-3 et, pour plus d'informations, le deuxième volume du numéro 1, 1991, du *Journal ivoirien d'Océanologie et Limnologie*, qui compte une quinzaine d'articles consacrés aux macrophytes envahissantes et aux conséquences de l'ouverture de la passe de Grand-Bassam.

production photosynthétique du phytoplancton. Il y a donc en cascade un blocage des chaînes trophiques. Parallèlement, la sédimentation se trouve accélérée, et donc le processus d'envasement. Enfin, il y a un très net accroissement de la consommation d'oxygène pouvant conduire localement à des mortalités de poissons. Du point de vue du scientifique, les effets négatifs sont donc évidents et l'on peut parler d'un déséquilibre de l'écosystème lagunaire à partir d'un certain taux de couverture de la lagune.

Tant les utilisateurs que les scientifiques s'accordent donc sur le diagnostic, les uns voyant les effets — nuisances de divers ordres — et les autres les causes entraînant un déséquilibre grave de l'écosystème. Il faut aussi intégrer les dimensions spatiotemporelles du problème. D'une part, les zones d'origine des macrophytes se trouvent dans le domaine continental et donc essentiellement le cours inférieur du fleuve Comoé, avec une importance particulière attribuée à une de ses dépendances, la lagune Ono (cf. II-3, fig. 1). D'autre part, l'expansion annuelle est liée à la crue de la Comoé et à la dessalure qu'elle entraîne. En résumé, les zones atteintes en permanence sont les zones dessalées de l'extrémité orientale de la lagune Ébrié au contact de la Comoé et dans la région de Grand-Bassam ; les zones atteintes saisonnièrement avec une amplitude plus ou moins marquée — elle-même fonction de la variabilité interannuelle des crues du fleuve — sont le secteur est de la lagune et la zone estuarienne d'Abidjan ; les zones occidentales à l'ouest d'Abidjan ne sont pas ou peu touchées.

Les études expérimentales ont montré que la salinité pouvait constituer un bon facteur de contrôle puisque son « augmentation affecte (plus ou moins rapidement) la croissance et la survie des trois espèces » (cf. II-3), le seuil critique se situant autour de $10 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ avec une vulnérabilité moindre de *Salvinia molesta*. Tant la localisation à l'est de la lagune de l'essentiel des plantes flottantes que la possibilité d'un contrôle par la salinité conduisaient naturellement à la réouverture de la passe de Bassam, passe qui avait été l'exutoire naturel de la lagune jusqu'à l'ouverture du canal de Vridi et qui était restée depuis presque constamment ensablée. D'où le percement d'un chenal en septembre 1987 dans le cordon dunaire qui colmatait l'ancienne passe avec deux objectifs : évacuation des macrophytes et pénétration des eaux marines en lagune.

L'avis des scientifiques était très réservé : il était certain que l'ouverture ainsi pratiquée ne se maintiendrait pas. En effet, faute d'un accident tectonique du type de celui du Trou-sans-Fond en face d'Abidjan, la dérive littorale ne pouvait que conduire à un nouvel ensablement et à un échec, à moins d'entretenir périodiquement la passe à un coût pouvant excéder largement les bénéfices attendus (cf. I-2). D'autre part, on ne pouvait prévoir toutes les conséquences d'un tel changement pour l'environnement lagunaire.

Après l'ouverture, dans le court terme, soit sur une période d'une année environ, le bilan comportait des éléments positifs et des éléments négatifs. L'ouverture se révéla efficace pour la destruction des macrophytes flottantes et l'exploitation des ressources vivantes en fut améliorée : possibilité de refuge pour les pirogues marines à Bassam et installation d'un peuplement estuarien plus riche (ALBARET et ÉCOULTIN, 1989). Cependant, il faut noter la coupure de la route littorale, l'érosion des quartiers les plus à l'est de Grand-Bassam et surtout les conséquences imprévues de l'augmentation de salinité d'une part pour l'irrigation de plantations d'ananas du bas Comoé — jusqu'à $7 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ en surface du fleuve à l'intérieur des terres —, d'autre part pour l'aquaculture avec irruption d'eaux salées en lagune Aghien — douces jusqu'alors ainsi qu'en attestent ses peuplements de poisson continentaux (cf. II-7) — et des mortalités de tilapias dans les enclos d'élevage ⁽¹⁾. La faiblesse des crues du fleuve aidant, la passe de Bassam se refermait par colmatage naturel en 1989, 18 mois après l'ouverture.

Un bilan aussi contrasté permet de dire maintenant que la solution retenue en 1987 n'a d'intérêt qu'en cas de problème majeur à régler dans l'urgence. Ce pourrait être par exemple le cas si une très forte crue de la Comoé menaçait d'inonder les bas quartiers d'Abidjan. En dehors de ces circonstances exceptionnelles, justifiant une solution locale et temporaire, il faut sans doute privilégier des moyens de lutte d'un emploi large prenant en compte les milieux continentaux et les retenues hydroélectriques qui ont

⁽¹⁾ On peut aussi ajouter à cette liste que l'effet de « chasse » apporté par l'onde de crue dans la région d'Abidjan a probablement perdu de son efficacité, ce qui accroît d'autant les risques sanitaires.

des difficultés similaires. C'est donc la voie de la lutte chimique — qui peut poser des problèmes écologiques — et, surtout, de la lutte biologique qu'il faut privilégier. En attendant, on ne peut que reprendre la conclusion de D. Guiral et N. Etien : « L'installation de barrages flottants et le ramassage des plantes constitueront la seule solution. »

CONTRAINTES D'AMÉNAGEMENT

Le terme d'aménagement est porteur d'ambiguïté car il suppose une volonté concertée, appréhendant l'ensemble des aspects, hiérarchisant les objectifs, prévoyant les conséquences et les priorités. En réalité, le paysage lagunaire actuel et les modifications de divers ordres de l'écosystème résultent tout à la fois de grands travaux spectaculaires et de modifications diffuses et spontanées. De plus, les représentations que s'en font les divers acteurs — décideurs, riverains, pêcheurs, scientifiques — ne procèdent pas des mêmes points de vue et prennent leurs racines dans des cultures et des histoires différentes. Mais il n'y a qu'une lagune et l'homme et la nature doivent « faire bon ménage ». Cette expression populaire prend tout son sens ici : de ménage à aménagement, il n'y a qu'un glissement étymologique. Peu importe que l'aménagement soit empirique ou raisonné, s'il est raisonnable.

Les transformations physiques du milieu sont les plus immédiatement perceptibles. À celles déjà passées en revue dans le contexte abidjanais — canal de Vridi, aménagement du port, constructions de tous ordres, digues urbaines, etc. — on peut ajouter l'ouverture temporaire de Bassam déjà évoquée, les voies navigables interlagunaires et la digue de Jacqueville. Tant celles-là que celles-ci avaient pour objectif de faciliter la circulation : communications terrestres entre rive nord et cordon littoral pour la digue de Jacqueville, possibilité de liaisons par des petits bateaux sur l'ensemble des lagunes de la façade sud-est pour les canaux d'Assagny et d'Assinie. Le creusement de ces derniers ne semble pas avoir provoqué de modifications importantes pour les écosystèmes saumâtres. En revanche, le rétrécissement créé par l'édification de la digue de Jacqueville a modifié l'hydrodynamique locale et accentué la différenciation entre les régions occidentales et l'ouest d'Abidjan.

Aux grands travaux aisément repérables viennent se superposer les conséquences des activités humaines dont la lagune devient, peu ou prou, le destinataire privilégié. Nous avons déjà passé en revue les pollutions chimique, organique et microbiologique dont le lagunaire urbain est le théâtre. Il faut y ajouter, via les bassins versants de l'Agnéby, de la Mé, de la Comoé et le ruissellement diffus au long de la rive nord, la probabilité de pollutions agricoles (cf. III-1). Ce risque doit être pris en compte tout particulièrement dans le cas de l'aquaculture ⁽¹⁾.

L'envahissement par les plantes aquatiques est, lui, d'un autre ordre. Cette nuisance est liée à une modification durable de la flore lagunaire, à partir d'introductions faites par l'homme, et c'est le reflet d'un phénomène qui touche l'ensemble des écosystèmes aquatiques de la ceinture intertropicale. Les conséquences pour l'environnement lagunaire à l'est d'Abidjan sont importantes et l'efficacité de la lutte à terme paraît plutôt liée à des solutions biologiques.

Enfin, dans le domaine des ressources vivantes, tant les grands travaux que les pollutions ou le développement des macrophytes peuvent avoir des conséquences sur la productivité des eaux et la qualité des ressources. Il faut aussi considérer un niveau d'aménagement propre au domaine des ressources vivantes, déjà évoqué : pêches individuelles, pêches collectives, d'une part ; cohabitation entre pêches et élevage aquatique, d'autre part.

Le diagnostic général est donc complexe car les usages multiples apparaissent souvent contradictoires. Cependant, un compromis optimal nous paraît pouvoir être trouvé, à partir de l'ensemble des connaissances acquises, en tenant compte d'une **organisation spatiale des usages et de leurs priorités** et en l'accentuant : les sous-systèmes écologiques peuvent fournir les clefs des spécificités d'aménagement.

⁽¹⁾ Notons aussi que les conséquences des grands travaux fluviaux en amont des lagunes peuvent être considérables : cf. le barrage de Kossou et l'envasement de la lagune de Grand-Lahou.

Deux caractères essentiels définissent le paysage de la lagune Ébrié : un axe horizontal qui s'étire sur 120 km et un secteur estuarien qui structure « verticalement » l'ensemble avec la concentration du nord au sud des activités et des transformations anthropiques : l'habitat urbain en rive nord, les activités économiques et le port, les activités industrielles, le canal de Vridi. La combinaison de ces deux spécificités, associée aux spécificités de fonctionnement (cf. V-1 et GUIRAL, 1982), conduit à distinguer quatre régions lagunaires aux personnalités très contrastées.

Deux zones sont primordiales :

La zone estuarienne, qui correspond à la zone périurbaine au sens large (fig. 1). C'est là que les transformations sont les plus accusées et que les problèmes de pollution sont les plus préoccupants même si l'intrusion quotidienne des marées et le nettoyage saisonnier par la crue de la Comoé limitent très notablement les atteintes à l'environnement. La priorité devrait être donnée à l'amélioration de la qualité des eaux dans les milieux à faible taux de renouvellement : fonds de baies ouvertes, baie semi-fermée de Biétri. La surveillance sanitaire des eaux lagunaires dans ce secteur est impérative. La restauration de la baie de Biétri devra être envisagée : confinée et destinataire de pollutions chimiques, organiques et microbiennes, elle risque de constituer une nuisance majeure à l'avenir.

Paradoxalement, l'exploitation des ressources vivantes par la pêche n'est pas totalement exclue et pourrait être envisagée à partir des sennes tournantes pour les petits pélagiques lagunaires et marins dans la zone centrale du secteur estuarien.

La zone occidentale oligohaline : de Dabou au canal d'Assagny. Malgré l'existence de pollutions organiques et microbiologiques localisées et le risque d'apports de résidus d'insecticides et d'engrais par les rivières et le ruissellement, il s'agit d'un environnement aquatique globalement préservé où la priorité pourrait être donnée aux ressources vivantes : pêche et aquaculture en eaux saumâtres. L'exploitation halieutique devrait se cantonner aux techniques et engins individuels dont la spécialisation permet une exploitation mieux orientée et plus équilibrée. La concurrence potentielle entre structures d'élevage — acadjas et enclos — et pêches artisanales ne doit pas être sous-estimée. Enfin, à long terme et en fonction du développement de l'élevage, il faudra se poser la question de la capacité d'accueil d'un milieu relativement confiné.

À l'est, deux autres zones, d'importance moindre, peuvent être distinguées :

D'Abidjan à Bingerville. Soumis à l'influence des eaux marines via Vridi toute l'année, et à celle des eaux continentales saisonnièrement via la crue de la Comoé, c'est un secteur où le renouvellement est important et l'écart de salinité n'induit pas de fortes productivités. De plus, c'est le théâtre essentiel de l'invasion saisonnière des plantes aquatiques. L'intérêt majeur est celui de la navigation : liaisons avec Grand-Bassam et lagune Aby ; l'intérêt halieutique est faible.

La lagune Aghien. Ce diverticule proche de la Comoé a la particularité d'abriter des eaux douces et peu productives. Sous réserve que les intrusions salines soient évitées (cf. ouverture de la passe de Bassam entre 1987 et 1989), ce peut être le lieu privilégié du développement de l'aquaculture continentale, bien que le risque de pollutions agricoles ne puisse être totalement rejeté.

Conclusion

À des degrés divers, l'écosystème saumâtre a donc été transformé par l'homme, qu'il s'agisse de modifications morphologiques et hydrodynamiques, de pollutions directes et indirectes ou de l'exploitation des ressources vivantes. L'ampleur et les conséquences de ces transformations ont été décrits grâce aux recherches effectuées depuis une dizaine d'années essentiellement. Le diagnostic global élaboré dans cet ouvrage apparaît plutôt positif, même s'il doit être nuancé dans certains domaines. L'écosystème est certes partiellement modifié par l'anthropisation mais il peut rester équilibré et productif en respectant les paysages lagunaires, la biodiversité et les grands traits du fonctionnement. L'image de milieux fragiles

n'est guère justifiée à l'échelle des observations réalisées depuis l'ouverture de Vridi et c'est plutôt un diagnostic de robustesse qui pourrait être émis, dans la mesure où l'action de l'homme est mesurée. Nous rejoignons ici les conclusions d'AMANIEU *et al.* pour les lagunes littorales méditerranéennes (1980).

Il n'y a pas de contradiction insurmontable entre conservation et développement. Celui-ci doit être négocié en fonction des points de vue des utilisateurs et pas seulement des décideurs ; celle-là doit être conçue comme un compromis entre l'homme et la nature. Le diagnostic des scientifiques sur la lagune Ébrié est relativement positif. Certes de nombreux points noirs apparaissent, le plus préoccupant concernant l'état sanitaire des eaux et la possibilité de transmission à l'homme de germes pathogènes, soit directement, soit indirectement par les produits de la pêche. De même la conversion de la baie de Biétri en un cloaque urbain, réceptacle de toutes les pollutions de la ville, ne peut que poser des problèmes à terme. Cependant la grande chance de la lagune a sans conteste été le rôle très positif du canal de Vridi car les intérêts du développement (ouverture permanente sur l'océan, implantation d'entreprises agro-industrielles, expansion de la ville) allaient dans le même sens que les intérêts de l'écosystème : l'accroissement du taux de renouvellement des eaux, permettant une meilleure oxygénation, la limitation des pollutions urbaines aux baies confinées, l'évacuation des eaux résiduares par les crues...

Au-delà de l'acquisition des connaissances, le rôle essentiel de la recherche consiste à prévoir les conséquences potentielles des projets en vue d'une gestion multi-usages raisonnée et raisonnable en fonction du long terme ; à opérer une surveillance permanente de l'environnement ; à contribuer à l'établissement d'un schéma directeur de l'utilisation des milieux aquatiques. La nécessité d'un tel plan découle des résolutions prises lors du séminaire de Taabo (1988).

Il s'avère que la lagune Ébrié constitue un laboratoire unique pour la recherche et le développement sur les écosystèmes aquatiques tropicaux. Au confluent de grands thèmes scientifiques d'actualité, c'est un terrain de choix pour le dialogue entre conservation et développement où l'on pourrait faire fructifier l'expérience acquise en l'érigant en un pôle de rayonnement régional et international.

- ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Communication mer-lagune : impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Revue Hydrobiol. trop.*, 22 (1) : 71-81.
- AMANIEU (M.), FERRARIS (J.) et GUÉLORGET (O.), 1980.— Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. In : Barbault R., Blandin P., Meyer J. (éd.), *Recherches Interdisciplinaires*. Paris, Maloire : 251-278.
- AMON KOTHIAS (J.B.) et ZABI (S.G.), 1979.— Conséquences bio-écologiques d'une extraction de sable en baie d'Adiopodoumé. *Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, NDR 39/79*, 11 p. *multigr.*
- ANTOINE (P.), DUBRESSON (A.) et MANOU-SAVINA (A.), 1989.— Abidjan, côté cours. Karthala-Orstom, 277 p.
- COLCANAP (M.) et DUFOUR (P.), 1982.— L'assainissement de la ville d'Abidjan : évaluation, recommandations, propositions d'alternatives. *Rapport Min. Env./Min. Env. France/Orstom*, 299 p. *multigr.*
- Compte rendu des travaux de l'Atelier « Écosystèmes marins et lagunaires de Côte-d'Ivoire », 1988.— Côte-d'Ivoire, Taabo, 16-21/5/88, 44 p. *multigr.*
- DAGET (J.) et DURAND (J.R.), 1968.— Étude du peuplement de poissons d'un milieu saumâtre tropical poikilohalin : la baie de Cocody en Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 91-111.
- DOUCET (F.), CHAUVET (G.), GILLY (B.) et MEURIOT (E.), 1985.— Aménagement des pêches lagunaires de Côte-d'Ivoire. Rome, FAO, 178 p.
- DURAND (J.R.), ÉCOUTIN (J.M.) et VERDEAUX (F.), 1982.— Conception et rôle d'une réglementation des pêches artisanales. *Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, NDR 3/82*, 15 p. *multigr.*
- DURAND (J.R.) et HEM (S.), à paraître.— L'aquaculture extensive (acadja-enclos) : son insertion dans le contexte villageois lagunaire en Côte-d'Ivoire. In : *Proc. of the 3rd Intern. Symp. on Tilapia Aquaculture*, Abidjan, Côte-d'Ivoire, 11-16 novembre 1991.
- DURAND (J.R.) et VERDEAUX (F.), 1991.— Pêches artisanales et élevages aquatiques : complémentarités supposées et conflits potentiels. In : J.R. Durand, J. Lemoalle, J. Weber (éd.), *La Recherche face aux pêche artisanales. Symp. Intern., Orstom-Iframer, Montpellier*, 1989 : 871-879.
- ÉCOUTIN (J.M.), 1992.— Dynamique des flotilles en pêche artisanale : l'exemple des sennes tournantes de Côte-d'Ivoire. Paris, Orstom, *Études et Thèses*, 215 p.
- GALOIS (R.), 1975.— Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de *Penaeus duorarum* en Côte-d'Ivoire. Thèse doct. de spécialité. Univ. de Luminy, Marseille, 120 p.
- GUIRAL (D.), 1992.— L'instabilité physique, facteur d'organisation et de structuration d'un écosystème tropical saumâtre peu profond : la lagune Ébrié. *Vie et Milieu*, 42 (2) : 73-92.
- HAERINGER (P.), 1977.— Abidjan 1976, Occupation de l'espace urbain et péri-urbain. In : *Atlas de Côte-d'Ivoire*, Min. Plan/Orstom/IGT, B4C.
- J. Ivoir. Océanol. Limnol.* 1 (2) 1991.— Plantes aquatiques envahissantes : 1-155.
- LANIUSSE (A.), 1987.— La contamination microbienne d'une lagune tropicale (lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire). Influences de l'hydroclimat. Thèse Univ. Provence Aix-Marseille-I, 147 p.
- LIROLA (A.), 1986.— Étude socio-économique des populations cibles pour le développement de l'aquaculture lagunaire en Côte-d'Ivoire. Direction des pêches, projet pilote de développement de l'aquaculture lagunaire. *Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 61 p. *multigr.*
- MORAND (P.) et BOUSQUET (F.), 1993.— Modélisation de la ressource. In : Quensière (éd.), *La pêche dans le Delta Central du Niger*. Paris, Orstom (à paraître).
- VERDEAUX (F.), 1986.— Du pouvoir des génies au savoir scientifique. Les métamorphoses de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Cah. Étud. Africaines*, 101-102, XXVI (1-2) : 145-171.

LES AUTEURS

Jean-Jacques ALBARET

Centre Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

Robert ARFI

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Pierre CAUMETTE

Laboratoire d'océanographie biologique, 2 rue Pr Jolyet, 33120 Arcachon, France.

Adou CISSÉ

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Philippe DUFOUR

Orstom, Centre de Tahiti, BP 529 Papeete, Polynésie française.

Jean-René DURAND

Java Sea Pelagic Fishery Assessment Project, Jalan Pasir Putih, Ancol Timur, Jakarta 14430, Indonésie.

N'Da ÉTIEN

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Jean-Marc ÉCOUTIN

Centre Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

Daniel GUIRAL

Centre Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

Saurin HEM

Orstom/Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Jean-Pierre HIÉ DARÉ

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Aka Marcel KOUASSI

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Alain LANUSSE

HAOTZIA, route du Fronton, 64480 Ustaritz, France.

Raymond LAË

Centre Orstom Brest/Ifremer, BP 70, 29263 Plouzané, France.

Marc LEGENDRE

Orstom/GAMET, BP 5095, 34033 Montpellier cedex 1, France.

Pierre LE LÆUFF

Antenne Orstom, centre Ifremer, rue de l'île d'Yeu, BP 1049, 44037 Nantes cedex 01, France.

Frank LHOMME

Centre Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

Jacques LEMOALLE

Centre Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

Yann MOREAU

Orstom/GAMET, BP 5095, 34033 Montpellier cedex 1, France.

Ziriga OTÉMÉ

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Marc PAGANO

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Lucien SAINT-JEAN

Centre Orstom, BP 5045, 34032 Montpellier cedex 1, France.

Jean-Pierre TASTET

Département de géologie et d'océanographie, université de Bordeaux-I, avenue des Facultés,
33405 Talence cedex, France.

Jean-Pascal TORRETON

Orstom, Centre de Tahiti, BP 529 Papeete, Polynésie française.

Loïc TRÉBAOL

5, rue de Plagne, 34000 Montpellier, France.

François VERDEAUX

Centre Orstom, 72 route d'Aulnay, 93143 Bondy cedex, France.

Jean-Yves WEIGEL

Centre Orstom, 72 route d'Aulnay, 93143 Bondy cedex, France.

Soko Guillaume François ZABI

Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS

Saliou Touré

5

PRÉFACE

Michel Amanieu

7

Introduction

11

I - Le contexte

- 1 - Le système Ébrié dans les typologies lagunaires
Philippe Dufour, Jacques Lemoalle et Jean-Jacques Albaret 17
- 2 - Repères historiques
Jean-René Durand et Soko Guillaume François Zabi 25
- 3 - Géologie et sédimentologie
Jean-Pierre Tastet et Daniel Guiral 35
- 4 - Hydroclimat et hydrochimie
Jean-René Durand et Daniel Guiral 59

II - De l'inerte au vivant

- 1 - Du biotope à la biocénose
Philippe Dufour 93
- 2 - Les microphytes
Philippe Dufour 109

3 - Les macrophytes Daniel Guiral et N'Da Étien	137
4 - Le zooplancton Marc Pagano et Lucien Saint-Jean	155
5 - La macrofaune benthique Pierre Le Lœuff et Soko Guillaume François Zabi	189
6 - Les crustacés exploitables Frank Lhomme	229
7 - Les poissons : biologie et peuplements Jean-Jacques Albaret	239
8 - Les communautés bactériennes Pierre Caumette, Daniel Guiral et Jean-Pascal Torreton	281

III - Impact de l'homme sur l'environnement

1 - Les pollutions Philippe Dufour, Aka Marcel Kouassi et Alain Lanusse	309
2 - Un écosystème estuarien eutrophe : la baie de Biétri Robert Arfi et Daniel Guiral	335

IV - L'homme et les ressources vivantes

1 - Contexte sociologique François Verdeaux	367
2 - L'exploitation des stocks Jean-Marc Écoutin, Jean-René Durand, Raymond Laë et Jean-Pierre Hié Daré	399
3 - Les circuits et les stratégies de commercialisation des produits de la pêche Jean-Yves Weigel	445
4 - L'aquaculture lagunaire Saurin Hem, Marc Legendre, Loïc Trébaol, Adou Cissé, Ziriga Otémé et Yann Moreau ..	455

V - Approche globale et aménagement

1 - Fonctionnement de l'écosystème Ébrié Philippe Dufour, Jean-Jacques Albaret, Jean-René Durand et Daniel Guiral	509
2 - L'homme et la lagune Jean-René Durand	529

LES AUTEURS

543

LAVAUZELLE GRAPHIC
IMPRIMERIE A. BONTEMPS
87350 PANAZOL (FRANCE)
Dépôt légal : Juillet 1994
N° imprimeur : 4066073-1994

S'il est un lieu commun de considérer qu'il n'existe plus d'écosystème naturel, ce constat est particulièrement pertinent dans le cas des milieux lagunaires de Côte-d'Ivoire. L'histoire de la lagune Ébrié est exemplaire : cette dépression littorale n'a obtenu son statut de plus vaste lagune d'Afrique de l'Ouest qu'en 1950, par le percement du canal de Vridi la reliant en permanence à l'océan Atlantique. Le fonctionnement écologique de ce milieu s'est alors profondément modifié. Les populations végétales et animales qui le colonisent sont maintenant spatialement organisées en une mosaïque de communautés dont la pérennité et l'extension sont directement dépendantes des équilibres hydrodynamiques. Cette nouvelle interface entre le continent et l'océan constitue par ses activités de minéralisation et de production un élément très important du fonctionnement de l'écosystème côtier.

L'emprise humaine sur la lagune, à l'origine simple voie de communication, s'est progressivement diversifiée et accrue. Si son exploitation halieutique est actuellement limitée, la maîtrise par l'aquaculture de ses principales espèces est aujourd'hui une réalité. En outre, le développement sur ses berges de la ville d'Abidjan, capitale économique de la Côte-d'Ivoire, s'est traduit localement par des modifications profondes et durables de la qualité du milieu. L'évaluation des impacts de l'anthropisation, à court et moyen terme, nécessite une connaissance approfondie et multidisciplinaire du fonctionnement de cet écosystème naturellement complexe.

Cet ouvrage, en présentant l'ensemble des connaissances disponibles sur la lagune, répond à cette attente. Synthèse thématique qui s'inscrit dans les problématiques les plus actuelles de l'écologie, il constitue aussi un outil indispensable pour la gestion durable d'un environnement soumis à des convoitises multiples et antagonistes.

It is a common claim that there are no longer any natural ecosystems, and this is very much the case of the lagoon environments in Côte-d'Ivoire. The situation of the Ébrié Lagoon is particularly representative: this coastal depression only attained the status of the largest lagoon of West Africa in 1950 when the Vridi canal was constructed to form a permanent link with the Atlantic. This was followed by deep modifications in the ecological functioning of the environment. The plant and animal populations are now arranged spatially as a mosaic of communities whose sustainability and expansion are directly dependent on hydrodynamic balance. The lagoon is now a new "interface" between continent and ocean where mineralisation and production make it an extremely important component of the coastal ecosystem.

Human control of the lagoon — initially a simple means of communication — has steadily increased and diversified. Although fishing is currently limited, the main species are now produced by aquaculture operations. In addition, development on the banks of the lagoon of the city of Abidjan, the economic capital of Côte-d'Ivoire, has resulted locally in profound, durable changes in the quality of the environment. Assessment of the short and medium-term impacts of human activities requires deep, multidisciplinary knowledge of the functioning of such a naturally complex ecosystem.

The book meets this requirement by providing all the knowledge available concerning the lagoon. It is a thematic synthesis covering current questions of ecology and thus forms an essential tool for the sustainable management of an environment subjected to multiple conflicting pressures.