
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.

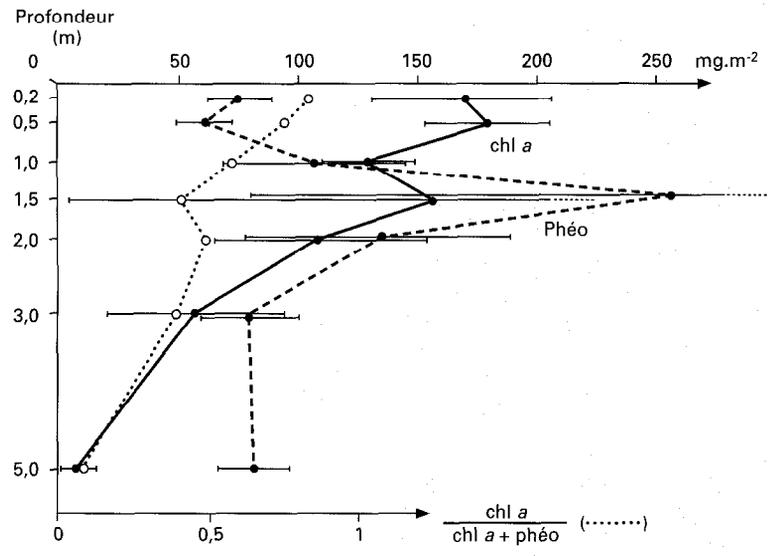


Figure 1

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

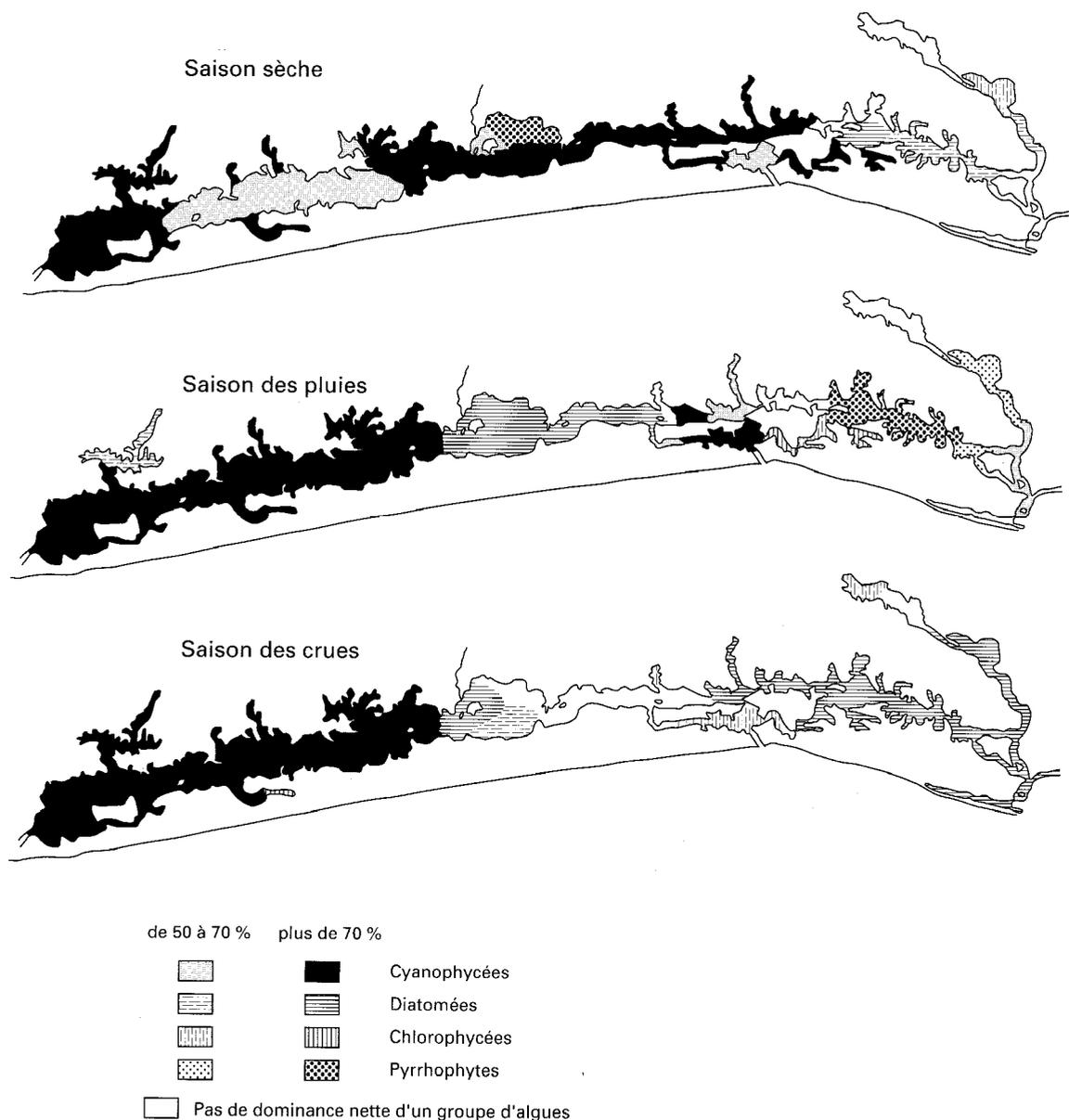


Figure 2

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).

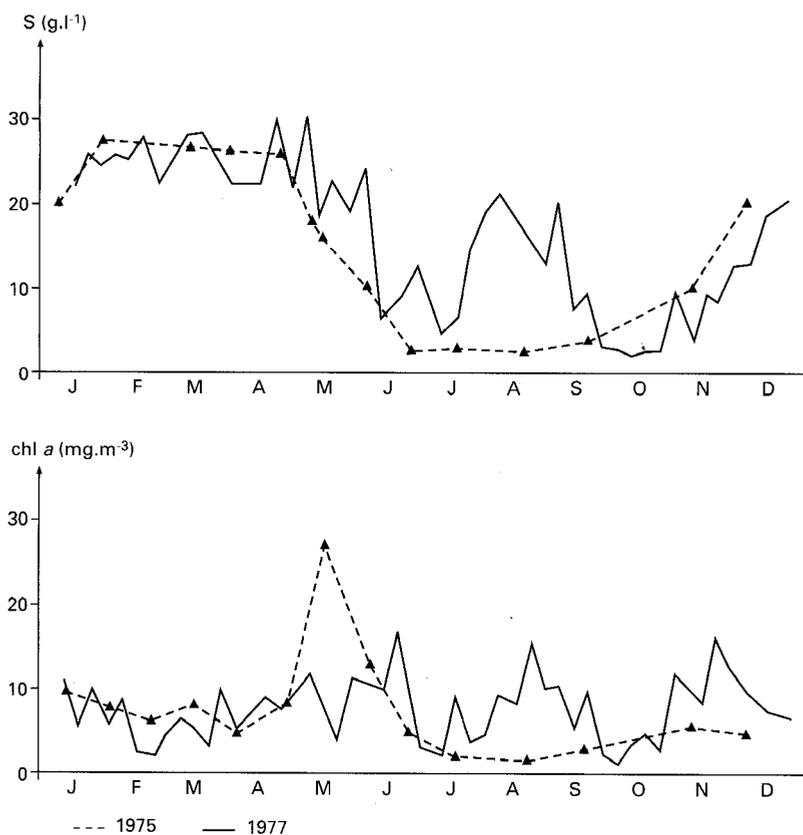


Figure 4

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			1 000 à 2 000 LIETH et WHITTAKER (1975)
Cultures de phytoplancton marin			400 à 960 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.

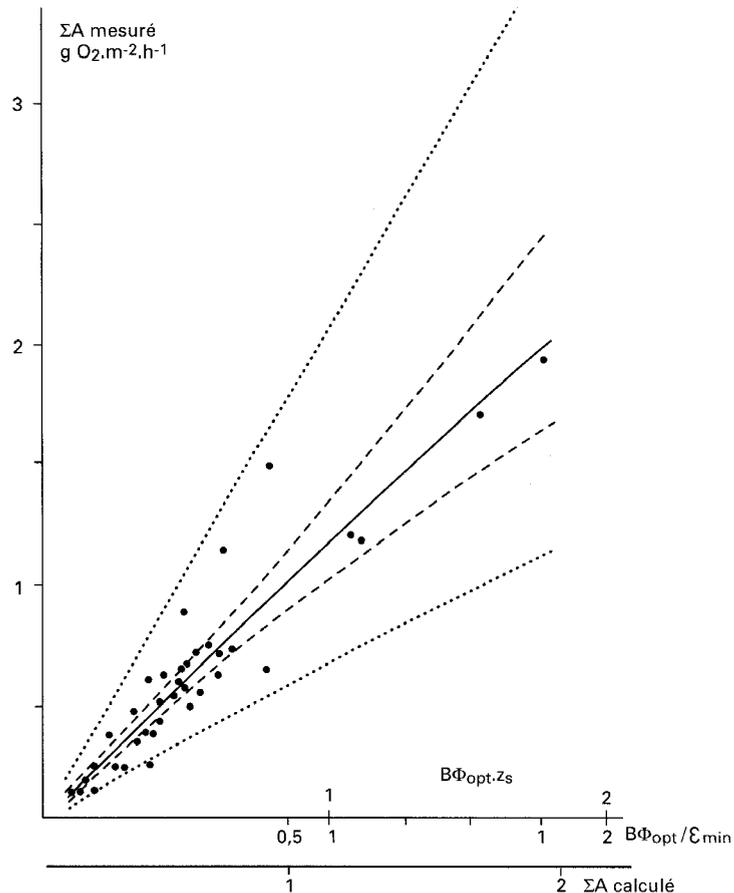


Figure 5
Relation entre la production brute mesurée par incubation *in situ* et celle calculée par application des relations expérimentales 1 et 2 (cf. texte) . Intervalles de confiance à 95 % de la régression (en tirets) et d'une détermination isolée de ΣA (en pointillés).
D'après DUFOUR (1982).

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).

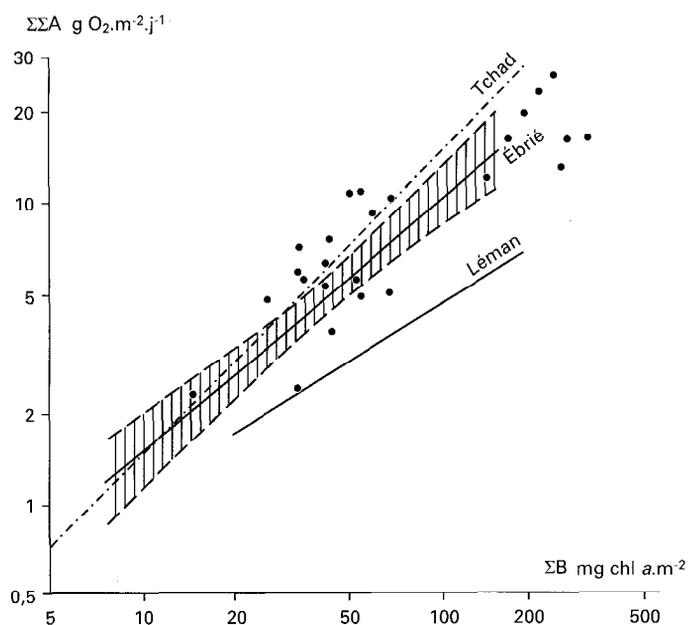


Figure 6

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.

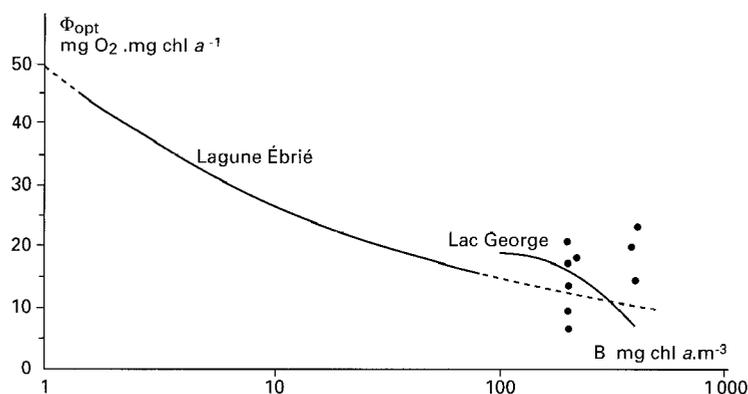


Figure 7

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,

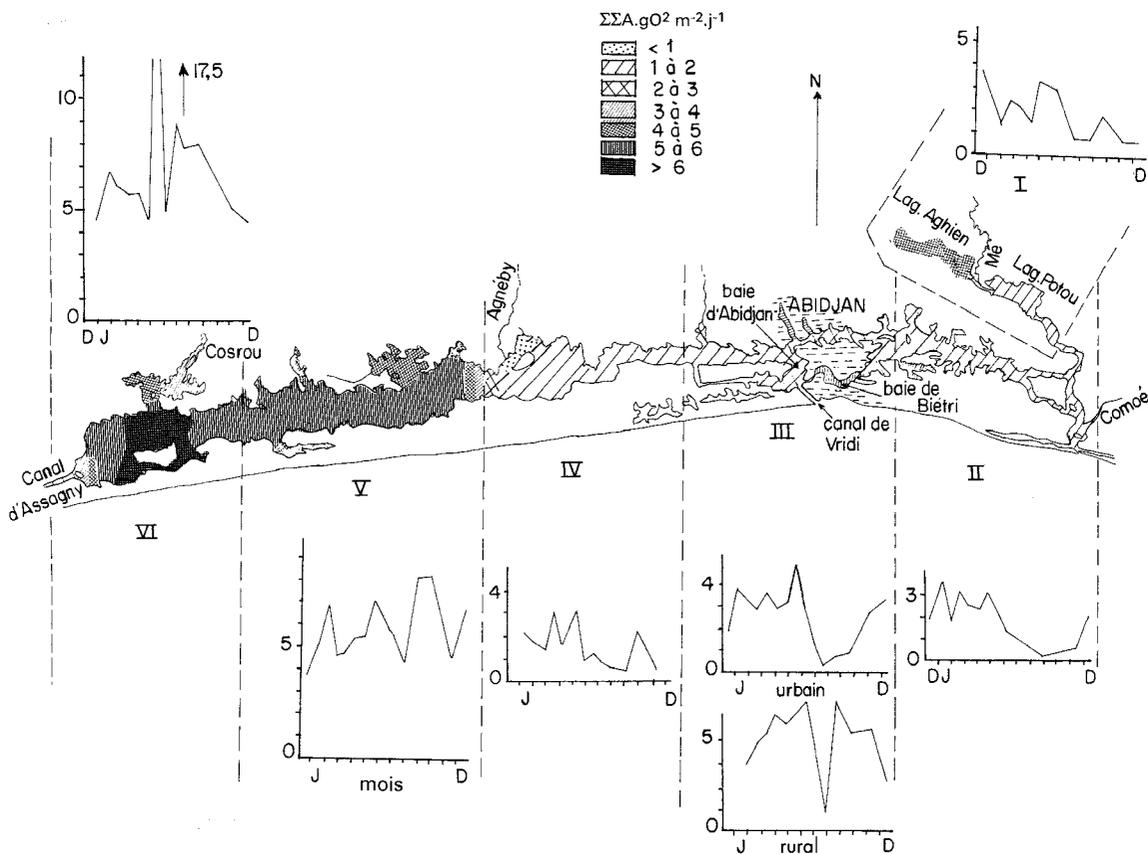


Figure 8

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

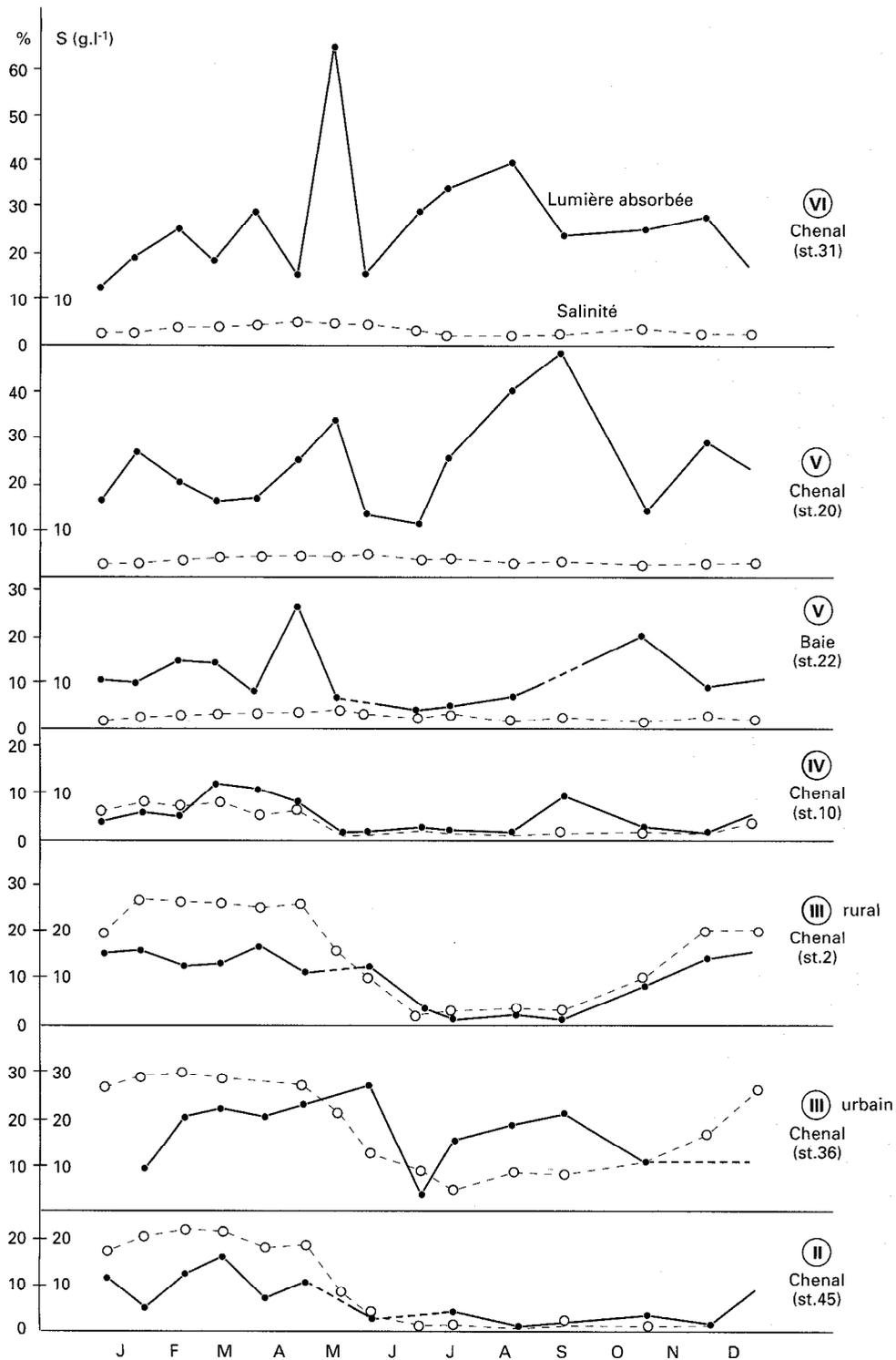


Figure 9

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

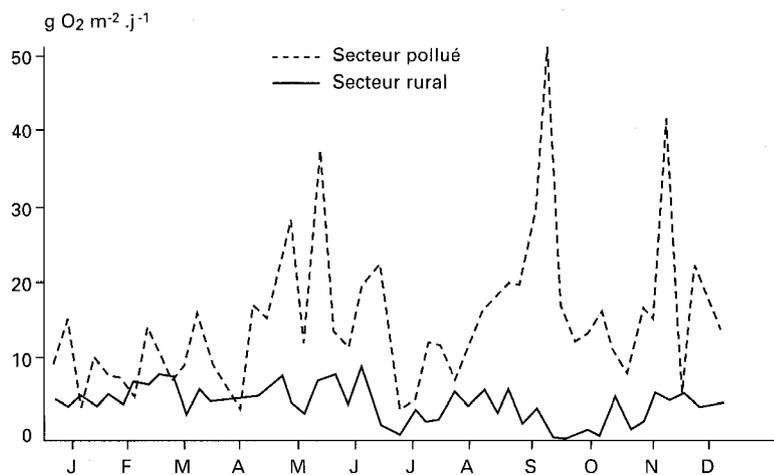


Figure 10

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.

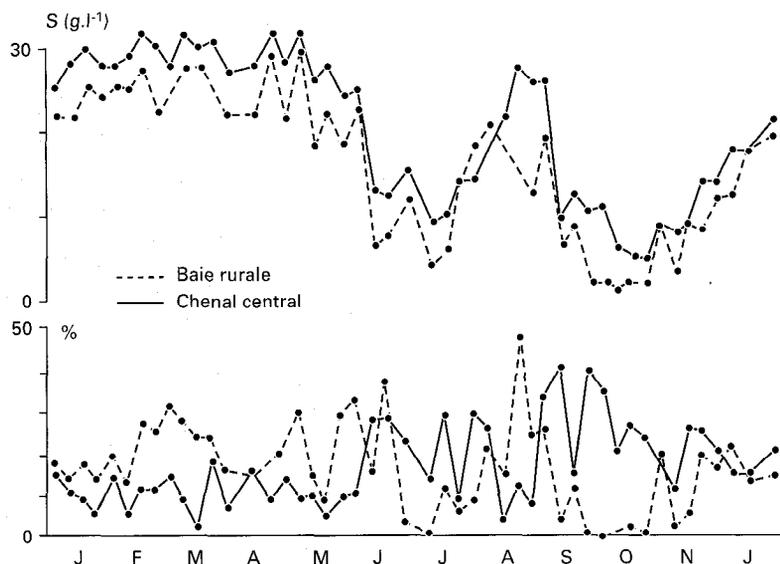


Figure 11

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).

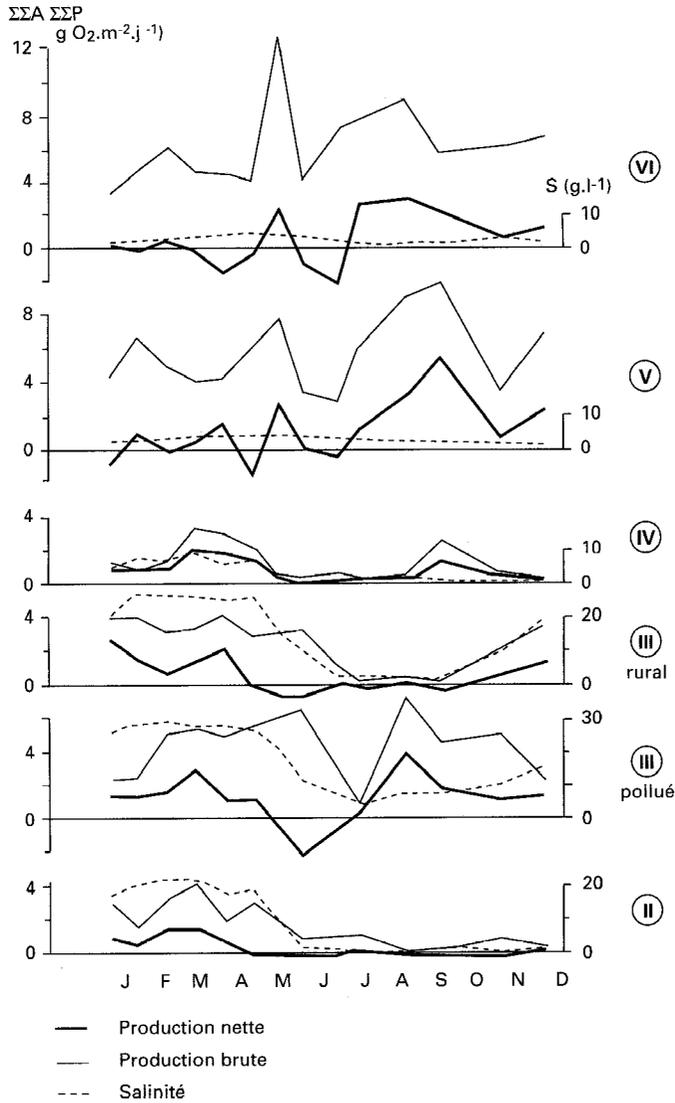


Figure 12

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 phytoplanktonique 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

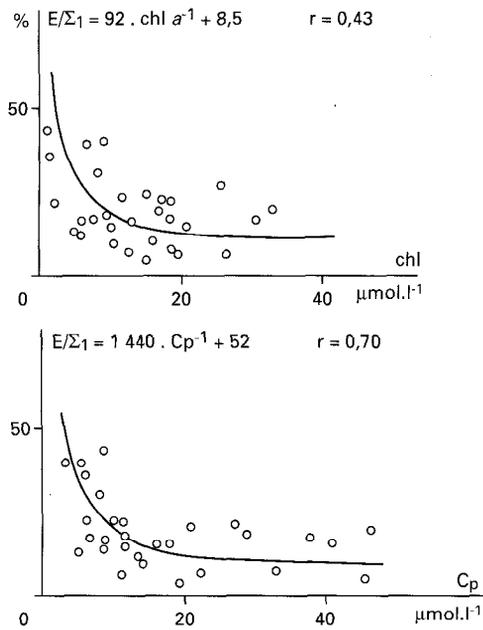


Figure 13

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).

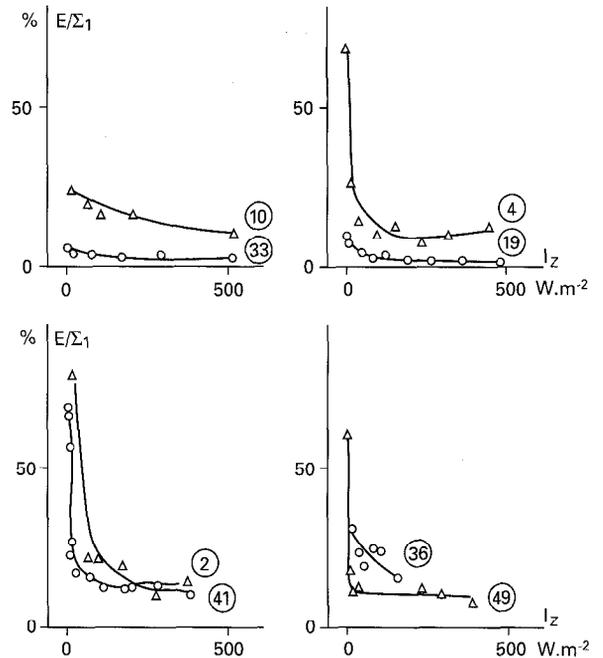


Figure 14

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.