

T D M
TRAVAUX ET DOCUMENTS
MICROFICHÉS

N° 94

F7

**PHYTOPLANCTON
ET CONDITIONS DE MILIEU
DANS L'ESTUAIRE DU FLEUVE SÉNÉGAL :
EFFETS DU BARRAGE DE DIAMA**

Philippe CECCHI

ORSTOM
Editions

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

- SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC -

THESE

présentée à l'UNIVERSITE MONTPELLIER II - Sciences et Techniques du Languedoc

pour obtenir le DIPLOME DE DOCTORAT

SPECIALITE : Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations

Formation Doctorale : Sciences de l'Evolution et Ecologie

PHYTOPLANCTON ET CONDITIONS DE MILIEU

DANS L'ESTUAIRE DU FLEUVE SENEGAL :

EFFETS DU BARRAGE DE DIAMA

par

Philippe CECCHI

Soutenue le

13 juillet 1992

devant le Jury composé de :

MM. G. LASSERRE, Professeur, USTL, Montpellier,

Président

M. AMANIEU, Professeur, Univ. de La Réunion,

Rapporteur

J. LEMOALLE, Directeur de Recherche, ORSTOM, Montpellier,

Rapporteur

A. HERBLAND(*), Directeur de Recherche, CREMA L'Houmeau,

Rapporteur

B. MILLET, Maître de conférence, Univ. de Luminy, Marseille,

Examineur

(*) excusé le jour de la soutenance.

Etude réalisée dans le cadre des projets

- EQUESEN, avec le concours de la CEE (programme TS20198-F EDB), et
- ECOSENE, avec le concours du SRETIE (Secrétariat d'Etat chargé de
l'Environnement, décision 89046 en date du 18 avril 1989) et du Ministère de
la Recherche et de l'Espace (décision 88L0627 en date du 06 octobre 1988).

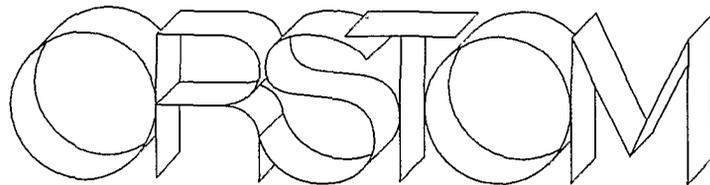
ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36 827 ex 2

Cote : A

16 FEV. 1993

TDM 94



Editions de l'ORSTOM

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1993

ISBN : 2-7099-1128-0

© ORSTOM.

F 7

«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 des-
« tinées 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 1er 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.»

PROLOGUE

*"Considérez le Monde,
vous en retirerez toujours quelque chose!"*

La simplicité serait-elle un leurre?

Il est pourtant tentant d'explorer le domaine infini du possible en y cherchant, sans humilité sans doute, des raisons simples, mais généralisables, qui en expliquent la réalisation.

Ce "domaine du possible" ne saurait toutefois s'accorder d'une vision anachronique de la réalité du vivant. Complexité et Instabilité, caractéristiques transcendantes des systèmes biologiques, offrent de leurs multiples voies des champs spéculatifs tout aussi infinis à leurs observateurs. Dès lors, le discours de la **constatation** ("ce qui est") confond celui de la **spéculation** ("ce que l'on croit être, ou ce qui pourrait être"), et seule la **confrontation**, source de validation - et de nouvelles spéculations - aère le débat en écartant la confusion.

La position du naturaliste requiert de l'attention, de la précision, ..., une certaine écoute exigeante des faits naturels, patiente et obstinée, souhaitable et nécessaire à leur description.

Celle de l'écologue se veut cependant autre, avec autant d'assiduité, et se proclame imaginative, créatrice et raisonnable : transcender les cas particuliers, rationaliser l'observation, formaliser pour mieux comprendre et expliquer, appréhender les différences pour en identifier les convergences...

Tâche ardue et bien souvent ingrate, défi de la raison et de la "science pure" à l'enchevêtrement des processus qui concourent à produire le plus souvent une image anarchique des systèmes observés.

L'appréhension logique et organisée des phénomènes physiques et des réponses biologiques préoccupe bien évidemment de longue date les philosophes de la nature. La pertinence de leurs observations et de leurs réflexions, précieuses à se remémorer, participe des élans de pensée qui ont mobilisé leurs époques respectives. Les descriptions canoniques ont progressivement évolué vers des visions mécanistes pour une tentative globale de décryptage de l'arrangement des paysages. Très schématiquement, les listes taxinomiques ont permis les inventaires, points de départ des comparaisons entre assemblages, puis finalement clés de voûte de l'analyse des flux entre compositions différentes.

La connexité des divers compartiments, la texture physique de leurs liens organiques, la multiplicité des situations, la diversité des conséquences et la variabilité des causes risquent toutefois de susciter plus de perplexité qu'elles ne peuvent induire d'assertions et de vérités...

Pourtant les systèmes sont, résilients mais évolutifs, variables par essence suivant tous les axes de leur organisation.

La gageure de l'écologue est là ; sa stimulation, ses affres et, plus rarement, ses intenses satisfactions aussi : les détails en multitude qui créent et animent un système en l'orientant vers un sens reproductible et, idéalement, prévisible a priori.

Le choix des "bons" détails, éventuellement la re-considération de ces choix, alimenté par les choix permanents que font les autres, produisent des images souples et elles aussi évolutives des systèmes observés. Ces choix réclament de la vigilance, de l'imagination mais aussi de l'exigence, pour que leur exploitation donne finalement vie au modèle conceptuel et intériorisé que l'observateur se fait de ce qu'il observe. L'analyse, la réflexion, la méthode et le doute, permettent finalement à cette image de "fonctionner". Vision réductrice, obligatoirement réductrice, ambitieuse toutefois, formalisation humanisée de la vie complexe des systèmes.

Considérer ainsi un estuaire comme tous les autres, bien qu'entaché de particularités qui le rendent unique, se pénétrer de son identité pour en approcher les fondements, en apercevoir l'organisation, en considérer les subtilités et la stabilité...

"L'eau finit toujours par couler", et l'observateur n'y peut rien qui lutte et s'obstine à considérer son flot.

Image souple et mouvante d'une réalité offerte à tous... il faut du temps pour saisir et admettre la règle du jeu. Excès de vanité ?

Pragmatisme et obstination, clairvoyance, fille de la confusion, nécessaires pratiques, saines orientations qui renvoient la nature à son image observée, qui retournent l'observateur vers la nature considérée, qui finalement conduisent lentement à réexaminer les images qui se sont forgées, l'image de ce que l'on voit, l'image de ce que l'on est... Lente maturation, progressif et fragile échafaudage que la création par le verbe d'une réalité tangible, fonctionnelle et persuasive. Quête un peu vaine, peut-être utile mais toujours enrichissante où l'on se sent d'un coup comme détenteur d'un pouvoir sur la vie, créateur d'un modèle littéraire à l'image de ce que l'on voit, de ce que l'on croit savoir de ce qui est.

Mais entre le système intellectuel et le système réel, il y a l'homme. Peut-être ce même homme dont parlait Borgès, quand "*dans le rêve de l'homme qui rêvait, le rêvé s'éveilla.*"(*)

(*) Les ruines circulaires. Fictions.

REMERCIEMENTS

La réalisation de cette étude fut rendue possible grâce à l'intervention directe ou à distance de personnalités diverses et nombreuses auxquelles il m'est plaisant de rendre hommage.

Mes remerciements s'adressent en tout premier lieu à vous, Monsieur **AMANIEU**, qui parrainez depuis déjà de longues années mes tribulations universitaires. "Pertinence" et "problématique", sont deux des mots clés de votre discours. Ils ne m'ont jamais quitté, n'ont cessé de me hanter en quelque sorte ! Votre influence fut et reste décisive, en raison de votre intégrité, de votre calme recul, de la perspicacité de votre jugement et de vos analyses. Vos conseils en outre sont parfois dérangeants, mais toujours constructifs. De tout cela, je vous suis reconnaissant.

La direction universitaire de cette étude incombait dans un premier temps à M. **AMANIEU**. Gérard **LASSERRE** en a logiquement et pleinement assumé la responsabilité ensuite, avec sérénité, convivialité et esprit critique. Qu'il soit ici remercié pour la bienveillance et la confiance qu'il m'a accordées.

Il m'importait après les avatars divers qui ont jalonné ce parcours que mon travail soit considéré et évalué par une autorité scientifique de la trempe de celle de Alain **HERBLAND**. Sa disponibilité et son attention, sollicitées tardivement, me font honneur. Qu'il en soit ici remercié.

L'existence même de ce travail est redevable à Jacques **LEMOALLE**. Notre rencontre date de l'année de DEA, et je n'ai cessé depuis d'être son élève. Son laconisme critique, sa lucidité, son pragmatisme me furent un soutien constant, même à distance. Je lui dois mes états d'âme les plus perplexes mais également mes joies les plus retentissantes. Mon devenir s'est d'une certaine manière lié à l'ORSTOM : il y est pour beaucoup. Sa présence chaleureuse, permanente, voire justement insistante a donné un sens à ma trajectoire et une assise à mon avenir. Qu'il soit assuré de mon estime et de mon amical respect.

J'ai évoqué les avatars divers qui ont animé mes activités au Sénégal. Je dirais que la venue de Bertrand **MILLET** fut l'un des principaux ! Esprit brillant et vif s'il en est, atypique, synthétique et d'une incroyable rapidité. Notre face à face journalier durant de longs mois demeure mon meilleur souvenir de cette aventure sénégalaise. Son impulsion fut capitale. De cette confrontation est née une amitié réelle qu'il m'est nécessaire d'évoquer ici. Je suis en effet certain de lui devoir beaucoup plus que je ne le soupçonne encore, ce que vraisemblablement l'avenir m'enseignera progressivement.

Daniel **CORBIN** m'a assisté pendant toute la durée de cette étude : il a souffert ma confusion et mes exigences avec fidélité et enthousiasme. Qu'il soit remercié pour sa généreuse collaboration et sa participation critique.

La réalisation de cette étude, longue, fut rendue possible notamment grâce à l'attention patiente et confiante de Jean-Yves **GAC** qui m'a soutenu et stimulé inlassablement. Son opiniâtreté légendaire (car bretonne) est exemplaire. Qu'il soit assuré de mon respect et remercié pour la confiance que lui aussi m'a spontanément et durablement accordée.

Messieurs J.R. **DURAND** et B. **POUYAUD**, responsables lointains mais attentifs, ont toujours su être présents. Je les remercie chaleureusement pour leurs encouragements et leur soutien.

Les interrogations multiples et diverses qui se sont faites jour tout au long de ce travail ont trouvé un écho érudit auprès de Philippe **CURY**. Ses qualités d'écoute, sa limpidité pertinente, et son humour me furent de précieux alliés lors de mon passage dakarois. Qu'il en soit ici remercié.

C'est en outre sous son impulsion, jointe au dynamisme sportif de Claude **ROY** et aux convictions contagieuses de Bertrand **MILLET** que les orientations majeures de ce travail ont été profilées. La clairvoyance de leurs opinions et la qualité persuasive de leurs travaux réciproques m'ont guidé et ont donné une âme à mes activités. Je leur suis redevable d'un regard neuf et pertinent sur l'*éco-dynamique*. Leurs influences sont indissociables, et je les remercie globalement de m'avoir fait partager l'originalité de leur approche.

Jean **PAGES** ne s'étonnera pas de figurer à son tour dans la liste des personnalités envers lesquelles je me sens redevable. Son érudition foisonnante et étonnamment disponible en font un partenaire idéal pour les "cafés du matin" ; sa compétence bourruée dissimule (mal) une grandeur d'âme inattendue et précieuse...

Ce travail a été effectué à partir du Centre de **Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT)**, avec le soutien de l'**ORSTOM**. Que le personnel du CRODT, et particulièrement son directeur Diafara **TOURE**, trouve ici un modeste témoignage de ma gratitude pour la gentillesse de son accueil. Dans le même sens, la bienveillance amicale de Bernard **DALMAYRAC**, si souvent réconfortante et qui ne se remercie pas tant elle est naturelle et spontanée, me laisse un souvenir chaleureux.

Les acteurs et partenaires qui m'ont aidé à mener à bien cette étude sont nombreux. Trop pour que je me hasarde à les mentionner tous tant le risque d'oublier quelques uns est grand. Les personnels de la division des pêches et de la capitainerie de Saint-Louis, les responsables de la cellule "recherche" de la Compagnie sucrière sénégalaise à Richard-Toll, les techniciens en poste au barrage

de Diama et tout particulièrement M. Mamadou Loom, le gardien du phare de Gandiole, les enquêteurs du CRODT à Saint-Louis, les gardes du parc du Djoudj,... une multitude discrète, attentive et attentionnée sans laquelle aucune étude de terrain ne pourrait se dérouler. A tous, un immense merci pour votre coopération désintéressée.

Je ne saurai conclure ce paragraphe sans rendre un hommage infiniment respectueux à ma famille, patiente, confiante, généreuse. Leur tendresse inconditionnelle m'est un soutien constant, et je les remercie sans mesure pour leur indulgence et leur confiance.

Enfin, ma compagne Véronique et mes filles Camille et Lætitia, présences réconfortantes et indispensables, les secondes ayant donné un sens nouveau à mes activités, méritent bien évidemment plus que des remerciements. Je leur dédie ce travail, en sus de mon amour, pour leur patience, leur écoute, et leur débordante spontanéité.

Ph. Cecchi, 1992 - Phytoplancton et conditions de milieu dans l'estuaire du fleuve Sénégal : effets du barrage de Diama.

La dynamique phytoplanctonique dans l'estuaire du fleuve Sénégal est fortement affectée par les lâchers d'eau douce récurrents en provenance du barrage de Diama. La spatialisation des peuplements d'algues est finement déterminée par la spatialisation des divers régimes hydrodynamiques qui animent les masses d'eau. La partie amont de l'estuaire demeure durablement marquée par l'influence continentale et il s'y développe des assemblages spécifiques, caractérisés en particulier par la petite taille des algues. A l'aval, l'influence marine est toujours dominante, notamment au travers des pulsations de l'upwelling côtier qui contribuent à enrichir sensiblement les eaux estuariennes en stimulant plus ou moins directement et rapidement la production phytoplanctonique.

La superposition et les interactions à court terme des processus physiques horizontaux (apports continentaux, circulations liées à la marée) et verticaux (diffusion verticale turbulente, stratification) sont décrites. Leur variabilité et l'intervention de courants de densité significatifs est déterminante, à l'échelle de l'écosystème, dans le contrôle de la formation puis du devenir des assemblages phytoplanctoniques divers. Un modèle conceptuel du fonctionnement hydrodynamique et écologique du système estuarien est proposé.

Mots clés: phytoplancton, hydrodynamique, estuaire, conditions de milieu, Barrage anti-sel de Diama, Sénégal.

Ph. Cecchi, 1992 - Phytoplankton and environmental features in the Senegal estuary : effects of the Diama dam.

In the Senegal estuary, phytoplankton dynamic is strongly affected by sporadic and recurrent freshwater runoffs from the Diama anti-salt dam. There is a longitudinal organization of the phytoplankton assemblages tightly associated with the hydrodynamic estuarine zonation. The upper part of the estuary remains under continental influence, with specific algal assemblages (characterized by the small size of cells), even when outflow is null for more than two months. Downstream, the marine influence is always dominant, particularly through the influence the pulsations of the coastal upwelling whose positive influence contributes significantly to the enrichment and the productivity of the estuarine system.

We describe the principal physical processes, in both horizontal (fresh water runoffs, tide-associated motions) and vertical (turbulent diffusion, baroclinic stratification) scales, and their short-term interactions. At the ecosystem level, it is their spatial and temporal variability and the intervention of significant density currents which determine broadly the formation and the evolution of phytoplankton patterns. A conceptual model of the hydrodynamic and ecological estuarine processes is proposed.

Key words: phytoplankton, hydrodynamic, environmental conditions, estuary, Diama anti-salt Dam, Senegal.

SOMMAIRE

Prologue.....	iii
Remerciements.....	v
Résumé - Abstract.....	ix
Sommaire.....	xi
INTRODUCTION - CADRE GENERAL.....	1
CHAPITRE 1 : ZONE D'ETUDE - CADRE GEOGRAPHIQUE.....	7
Préambule.....	9
I. Chronique paléogéographique.....	9
I.1. Cadre général.....	9
I.2. Le Quaternaire : transgressions et subsidence.....	10
I.3. Le Nouakchottien : façonnement de la basse vallée.....	11
I.4. Le post-nouakchottien: formation d'un delta.....	11
I.5. Changements sub-actuels : péjoration climatique et formation de l'estuaire.....	12
I.6. A propos de la pluviométrie.....	13
II. La mise en valeur de la vallée.....	14
II.1. De l'intrusion saline.....	14
II.2. Bref historique des aménagements.....	15
II.3. Les aménagements récents.....	16
II.4. Objectifs des aménagements.....	17
II.5. Gestion des aménagements : exemple de la saison sèche 88-89.....	17
Conclusion.....	20
CHAPITRE 2 : ECHANTILLONNAGE - MATERIEL - METHODES.....	21
Préambule.....	23
I. De l'étude du phytoplancton dans les milieux instables et turbulents. Rappel bibliographique.....	24
II. Protocoles d'échantillonnage.....	35
II.1. Stratégies d'échantillonnage.....	35
II.1.1. Etude de la saisonnalité hydrobioclimatique.....	35
II.1.2. Etude de l'estuaire.....	37
II.2. Modes de récolte et d'analyse des échantillons.....	40
II.3. Commentaires.....	41
II.3.1. Descripteurs biologiques.....	42
II.3.2. Descripteurs hydroclimatiques.....	52
II.3.3. Descripteurs statistiques.....	62
Conclusion.....	63

CHAPITRE 3 : VARIABILITE SAISONNIERE.....	65
I. Situation	68
II. Description du cycle hydrologique annuel.....	69
II.1. Rappels bibliographiques	69
II.1.1. Circulation océanique devant le Sénégal (selon Rébert 1983)	69
II.1.2. Mécanismes de l'intrusion saline.....	70
II.2. La salinité.....	72
II.2.1. Dilution par la crue	74
II.2.2. Salinité de l'océan durant la crue	75
II.2.3. Salinisation de l'estuaire	76
II.2.4. Phase d'évaporation	78
II.3. La température	80
II.4. Diagrammes T:S.....	83
II.5. Conclusions : effets du barrage de Diama.....	86
III. Hydroclimat et biomasse phytoplanctonique	87
III.1. Résultats	87
III.1.1 Turbidité et éclairement	89
III.1.2 Les sels nutritifs.....	95
III.1.3 La chlorophylle.....	101
III.2. Conclusions relatives à la saisonnalité de l'hydroclimat estuarien	103
 CHAPITRE 4 : VARIABILITE "BIDIMENSIONNELLE" LONGITUDINALE ET VERTICALE.....	107
Introduction	109
I. Principe	110
II. Résultats	111
II.1. Campagne du 19 juillet 1989	112
II.1.1. Profils de salinité et de biomasse et gradients de température	112
II.1.2. Du phytoplancton.....	118
II.1.3. Descripteurs hydroclimatiques.....	129
II.1.4. Conclusions relatives à la campagne du 19 juillet 89.....	133
II.2. Campagne du 17 novembre 1988	134
II.3. Campagne du 26 janvier 1989.....	136
II.3.1. Profils de salinité et de biomasse et gradients de température.	136
II.3.2. Du phytoplancton.....	146
II.3.3. Conclusions relatives à la campagne du 26 janvier 1989	159
II.4. Campagne du 25 mai 1989.....	161
II.4.1. Profils de densité et gradients de température, salinité et biomasse.	163
II.4.2. Descripteurs physico-chimiques	178
II.4.3. Du phytoplancton.....	185
II.4.4. Conclusions relatives à la campagne du 25 mai 1989	199
III. Discussion et Conclusions.....	202
III.1. Du phytoplancton.....	204
III.2. Formalisation conceptuelle des processus observés	210

CHAPITRE 5 : VARIABILITE A COURT TERME	223
Introduction	225
I. Facteurs physiques de l'environnement estuarien (saison sèche 1989-1990).....	227
I.1. Chronique des apports continentaux.....	230
I.2. Du signal de marée.....	234
I.2.1. Avant-barrage.....	236
I.2.2. Saison sèche décembre 1989 - mai 1990	240
I.3. Influences atmosphériques.....	249
I.3.1. Les apports thermiques.....	249
I.3.2. Le vent	259
Conclusions relatives aux facteurs physiques de l'environnement estuarien.	260
II. Processus hydrodynamiques et réponses phytoplanctoniques: suivi à court terme.	264
II.1. Principe.....	266
II.2. Campagne Anderaa1, du 22 au 26/01/1990	269
II.2.1. Observations hydrologiques	270
II.2.2. Observations courantologiques.....	279
II.2.3. Calcul d'un indice de stratification	283
II.2.4. Observations hydroclimatiques.....	290
II.2.5. Vers une approche hydrodynamique des processus	302
II.2.6. Discussion et conclusion relatives à la campagne Anderaa1	309
II.3. Campagne Anderaa2, du 21 au 25/05/1990	315
II.3.1. Observations des chroniques hydrologiques.....	316
II.3.2. Observations hydroclimatiques.....	340
II.3.3. Discussion et conclusion relatives à la campagne Anderaa2.....	368
III. Conclusions relatives aux campagnes à court terme.....	375
CONCLUSION GENERALE	385
Description du modèle conceptuel.....	390
De la notion d'estuaire... ..	399
De l'effet du barrage de Diama.....	401
De l'effet structurant du court terme.....	402
Epilogue.....	404
Références bibliographiques	407
Liste des figures et tableaux	425
ANNEXES	
1 - Détail des méthodologies d'analyse des sels nutritifs.	
2 - Méthodologie mise en oeuvre pour l'estimation de la biomasse chlorophyllienne : commentaires et analyse bibliographique.	
3 - Analyse bibliographique relative au dosage des phosphates.	
4 - Note relative aux premières observations sur le phytoplancton d'un paysage lagunaire de l'estuaire du fleuve Sénégal.	
5 - Analyse de la variabilité du vent à Saint-Louis durant la saison froide décembre 1989 - mai 1990.	

**INTRODUCTION
CADRE GENERAL**

Le fleuve Sénégal (bassin versant de 300 000 km², 1800 km de long) est par l'importance de ses écoulements le 7^{ième} fleuve africain, et la deuxième artère fluviale d'Afrique de l'ouest. Son régime hydrologique, de type tropical humide, est déterminé principalement par la pluviométrie saisonnière dont l'irrégularité constitue une caractéristique majeure. L'écoulement est caractérisé par une seule saison de hautes eaux (avec des débits élevés de juin-juillet à octobre-novembre), un tarissement précoce et des étiages prononcés qui autorisaient, avant l'extension des aménagements, un envahissement saisonnier, durable et étendu de la basse vallée par les eaux océaniques.

Au cours des dernières années, le désir de domestication du cours d'eau s'est exacerbé, du fait notamment de l'inflation démographique et de la péjoration persistante du climat. Cette volonté d'aménagement s'est concrétisée par la création de l'OMVS (**O**ffice de **M**ise en **V**aleur du fleuve **S**énégal) qui regroupe les états riverains, et dont l'objectif majeur est le contrôle et, à terme, la gestion de l'hydrologie du cours d'eau à des fins hydro-agricoles principalement, le but ultime étant de rendre l'ensemble du bassin moins dépendant de ses interfaces atmosphériques et océaniques. Pour ce faire, l'aménagement de la vallée s'est articulé autour de la construction de deux ouvrages (fig. 1.1):

- le barrage de **Manantali** : édifié sur le Bafing, au Mali, qui est la principale source des apports alimentant le fleuve Sénégal. Ce barrage est destiné à assurer une relative indépendance de l'hydrologie du cours d'eau vis à vis de la phase atmosphérique du cycle de l'eau, avec le stockage d'une partie des écoulements et la constitution d'une réserve d'eau destinée à palier les éventuelles déficiences météorologiques. Les conséquences de son édification concernent d'une part la régulation des crues naturelles (durée et intensité), et, d'autre part, l'instauration d'un régime de crues artificielles avec des écoulements non négligeables toute l'année et, particulièrement, durant la saison sèche.

- le barrage de **Diam**a : en service depuis 1985, ce barrage qui est situé à 50 km de l'embouchure répond aux besoins des aménageurs de limiter physiquement l'intrusion saline dans la basse vallée lors des épisodes saisonniers de tarissement des écoulements. Les principales conséquences en sont, à l'amont de l'ouvrage, la constitution d'un lac de

retenue d'eau douce et, à l'aval, la limitation spatiale de la zone soumise au balancement des marées avec la création d'une vaste lagune estuarienne depuis l'embouchure du fleuve jusqu'à Diama (fig. 1.2). Largement ouvertes lors de l'avalaison de la crue annuelle (durant laquelle l'ensemble du bassin versant jusqu'à l'embouchure est sous l'unique influence continentale), les vannes du barrage sont théoriquement fermées dès l'amorce de la décrue, autorisant ainsi la progressive salinisation de l'estuaire jusqu'à l'arrivée de la crue annuelle suivante.

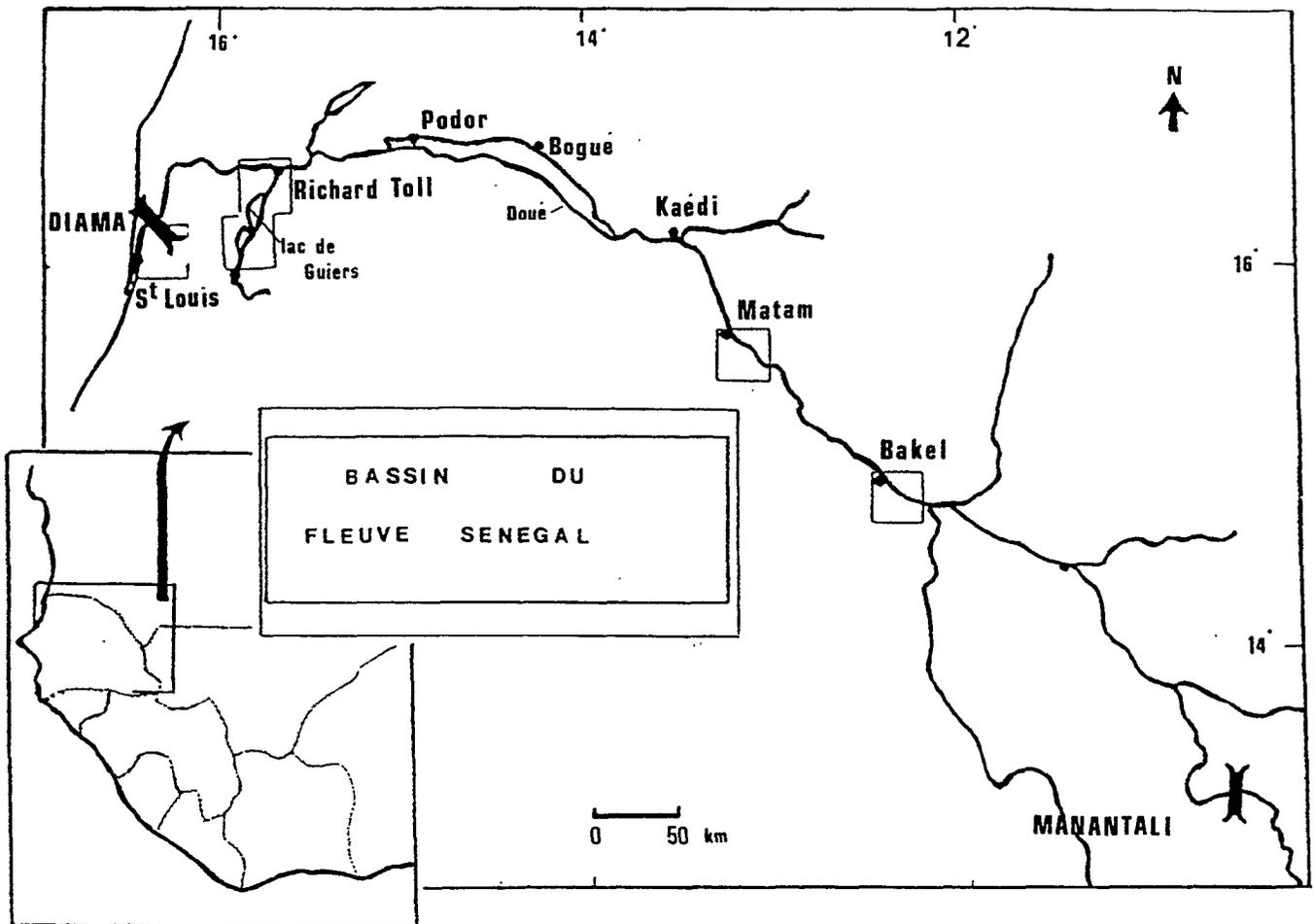
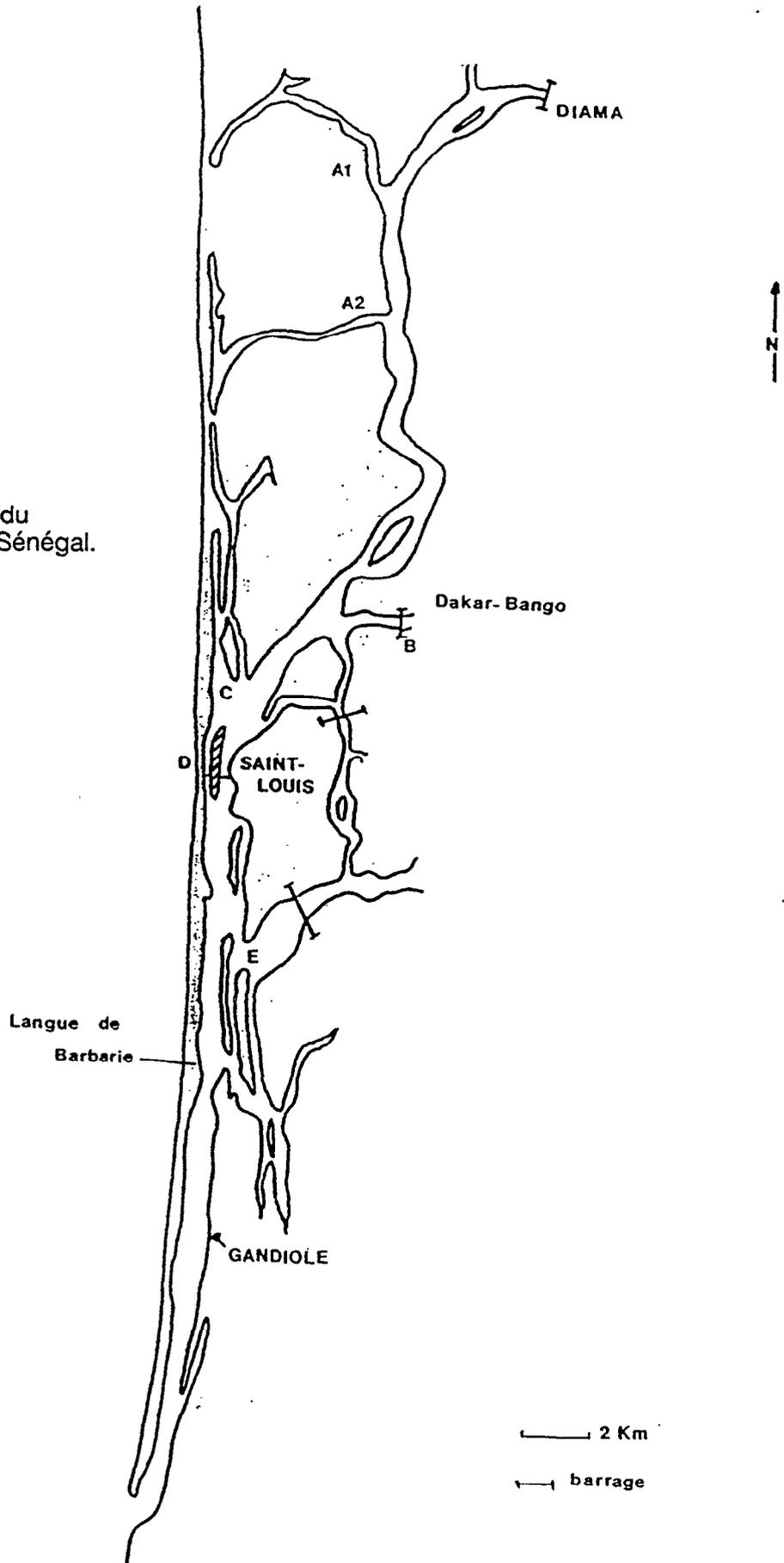


Figure 1.1 : Bassin du fleuve Sénégal.

Ce contrôle de l'hydrologie s'est accompagné, sous les auspices des sociétés d'intervention, de l'aménagement foncier des rives du fleuve et de ses tributaires. Digués, chenaux et stations de pompage ont ainsi métamorphosé le paysage, en particulier dans ce qu'il est convenu d'appeler le Delta du Fleuve Sénégal, immensité plate héritée des transgressions holocènes.

Fig. 1.2: Estuaire du fleuve Sénégal.



Ainsi, de la plus petite parcelle maraîchère jusqu'aux deux ouvrages spectaculaires de Diama et Manantali, c'est désormais l'ensemble de la vallée du fleuve qui est sous le contrôle des gestionnaires de la ressource en eau : ressource en tant que telle.

Une inconnue demeure toutefois quant à l'écologie des (éco)systèmes nouvellement constitués, et quant au devenir des ressources exploitées, ou potentiellement exploitables, qui en dépendent. Aussi, en préalable à toute tentative de gestion et/ou de mise en valeur de ses ressources, est-il apparu opportun d'entreprendre, d'une part, un inventaire des nouvelles conditions de l'environnement, et, d'autre part, une analyse des nouveaux équilibres qui résultent des bouleversements majeurs imposés au milieu.

Les moyens mis en oeuvre pour cela ont constitué principalement en la mise en place de deux programmes connexes, sous la double tutelle de l'ORSTOM et du CRODT (Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye), qui prennent en considération l'ensemble du bassin du fleuve en tant qu'unité morphologique et structurale :

- d'une part, le programme "*Système Pêche*" (CRODT maître d'oeuvre) avec pour objectif l'étude biologique, halieutique et socio-économique des ressources aquatiques,

- et, d'autre part, le programme "*Qualité des Eaux*" (ORSTOM maître d'oeuvre) dont le but est l'étude de l'hydrologie et de la géochimie des eaux souterraines et superficielles.

L'étude de l'hydro-bio-climat et du phytoplancton, insérée au programme "Qualité des Eaux", s'inscrit donc à l'interface de ces deux champs. Et, dans ce cadre, notre intervention s'est focalisée sur les **RELATIONS FONCTIONNELLES LIANT LE PHYTOPLANCTON AUX NOUVELLES CONDITIONS DE MILIEU** qui désormais prévalent dans la zone d'influence du barrage de Diama, l'étude présentée ici étant exclusivement consacrée à la dynamique phytoplanctonique dans l'**ESTUAIRE** du fleuve tel que l'édification du barrage de Diama le définit désormais.

Pour ce faire, nous nous sommes attachés à la description, puis à l'analyse et à la compréhension des processus fondamentaux qui régissent la dynamique des peuplements phytoplanctoniques. Deux approches successives et complémentaires ont été mises en oeuvre :

1- Etude exploratoire des systèmes nouvellement constitués et de leur spécificité. Différents descripteurs de l'environnement ont été échantillonnés

longitudinalement et verticalement suivant une échelle de temps destinée, a priori, à révéler leur **saisonnalité**. Simultanément, les caractéristiques des peuplements phytoplanctoniques ont été étudiées avec l'objectif de mettre en évidence les relations liant la structuration de ces peuplements et la variabilité environnementale.

2- La seconde étape, issue de cette analyse préliminaire, vise à une **approche fonctionnelle** des relations liant la **dynamique phytoplanctonique** aux variations de l'environnement. Des événements divers nous ont contraint à concentrer exclusivement nos investigations sur la **partie estuarienne** de la basse vallée du fleuve. L'analyse préliminaire a révélé qu'à l'aval du barrage de Diama, aux fluctuations saisonnières de l'hydrobioclimat que rythme l'hydrologie "naturelle" du cours d'eau, se superpose un régime de **perturbations** à plus haute fréquence lié aux apports sporadiques, plus ou moins intenses et durables, d'eau douce en provenance du lac de retenue dans l'estuaire. La variabilité tant spatiale que temporelle des conditions de milieu en général, de la dynamique phytoplanctonique en particulier, est particulièrement affectée par ces dilutions récurrentes de l'estuaire : à chaque lâcher du barrage de Diama, l'environnement estuarien retrace en effet, à plus haute fréquence, l'histoire complète d'un étiage, alors qu'elle était unique avant la construction de l'ouvrage.

Le travail présenté a pour objectif d'évaluer les nouvelles conditions écologiques de cette zone estuarienne, la problématique sous-jacente à nos investigations se résumant par le fait que dans les milieux à forte variabilité spatio-temporelle (côtier en général, estuaires en particulier), le phytoplancton tend à développer des structures agrégatives spatiales qui sont contrôlées par les fluctuations temporelles à plus ou moins haute fréquence de l'environnement (Owen 1989).

L'étude biologique de ce système estuarien, réalisée en étroite concertation à une étude physique menée simultanément (B. Millet, ORSTOM-Dakar), consiste principalement en un décryptage des relations liant le comportement des peuplements phytoplanctoniques aux variations des conditions hydrodynamiques. Un échantillonnage a donc été mis en place avec pour objectif de faire émerger des concepts relatifs au couplage phytoplancton-hydrodynamique, puis d'en proposer une formalisation. Les résultats obtenus mettent ainsi en exergue l'importance des processus verticaux (diffusion verticale turbulence et stratification thermique) et des processus horizontaux (transports advectifs) dans la stimulation des poussées phytoplanctoniques, puis dans le contrôle de leur répartition spatiale.

En positionnant délibérément notre étude à l'échelle de l'écosystème, nous avons considéré le phytoplancton au titre d' *"intégrateur primaire"* de la variabilité

environnementale. Les biomasses développées par les algues et la structuration de leurs peuplements ont ainsi été interprétées en terme de capacité du phytoplancton à absorber, voire à utiliser le spectre de variabilité de l'environnement. Depuis la régulation physiologique spécifique jusqu'au changement drastique de la composition des assemblages phytoplanctoniques, les processus de régulation mis en oeuvre par les algues interviennent en effet à différentes échelles de résolution. Et, en considérant les propriétés émergentes des peuplements en présence (leur biomasse et leur structure) et en évaluant les processus écologiques qui sous-tendent leur évolution (dynamique séquentielle ou successionale, sensu Smayda 1980), c'est bien le rôle de "fonction de transfert" (Harris 1986) du phytoplancton qui sera mis en exergue.

Présentation du plan directeur :

Après un rappel de l'histoire ancienne et récente du milieu étudié et des aménagements complexes qu'il a subit (chapitre 1), nous nous attacherons à la description des moyens mis en oeuvre, des méthodologies employées et des stratégies d'échantillonnage adoptées (chapitre 2). Nous insisterons particulièrement, au travers de revues bibliographiques, sur les méthodologies mises en oeuvre pour l'estimation de la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle) et de la teneur en phosphore (phosphore réactif dissous). Les recommandations brièvement proposées (respectivement analyse des signatures spectrales et des teneurs en phosphore particulaire, suivant le spectre de taille) seront reprises dans la conclusion générale.

Nous présenterons ensuite les résultats les plus significatifs relatifs à la variabilité saisonnière de l'hydroclimat et de la biomasse phytoplanctonique dans la zone estuarienne, à l'aval du barrage de Diama (chapitre 3). Puis une introduction à la dynamique phytoplanctonique estuarienne sera proposée au travers de l'examen de la variabilité spatiale (chapitre 4).

Enfin, nous exposerons une analyse temporelle des processus hydrodynamiques locaux et à court terme qui contrôlent la dynamique phytoplanctonique, puis une généralisation dans l'espace estuarien des mécanismes déterminés (chapitre 5).

Outre un rappel synthétique des observations les plus marquantes et des résultats les plus significatifs de cette étude, nous proposerons brièvement dans la conclusion générale quelques éléments récemment développés pour l'étude de l'environnement et du fonctionnement des systèmes planctoniques.

CHAPITRE 1

ZONE D'ETUDE - CADRE GEOGRAPHIQUE

"Paléogéographie"

"Les aménagements"

SOMMAIRE :

Préambule

I. Chronique paléogéographique

I.1. Cadre général

I.2. Le Quaternaire : transgressions et subsidence

I.3. Le Nouakchottien : façonnement de la basse vallée

I.4. Le post-nouakchottien: formation d'un delta

I.5. Changements sub-actuels : péjoration climatique et formation de l'estuaire.

I.6. A propos de la pluviométrie...

II. La mise en valeur de la vallée

II.1. De l'intrusion saline...

II.2. Bref historique des aménagements

II.3. Les aménagements récents

II.4. Objectifs des aménagements

II.5. Gestion des aménagements : exemple de la saison sèche 88-89.

Conclusion

PREAMBULE

Le fleuve Sénégal et les paysages qu'il arrose sont depuis de nombreuses années l'objet d'études et de recherches diverses. Une part privilégiée est toutefois accordée maintenant à l'évaluation de l'impact des aménagements récents qui ont métamorphosé la région. L'aspect hyper-artificialisé du fleuve et de ses proximités s'impose en effet désormais à l'observateur qui déambule le long du cours d'eau.

En premier lieu, l'édification des barrages de DIAMA et de MANANTALI, et l'aménagement parcellaire de très grands périmètres adjacents au lit du fleuve, ont profondément modifié le paysage de la région ainsi que les usages des hommes qui y demeurent. Cette anthropisation croissante de la Basse Vallée, avec les perturbations nombreuses, et souvent drastiques qu'elle entraîne, vient se superposer à l'héritage géologique qui a façonné cette région. Au fil des millénaires, les influences adverses de l'eau douce et de l'eau salée ont en effet contribué profondément à la morphogénèse, puis à l'organisation des paysages, jusqu'à leur apporter leur physionomie actuelle.

Il est en ce sens troublant de constater combien un paysage lentement édifié au gré des perturbations tectoniques ou climatiques, peut être si profondément remanié par quelques dizaines d'années d'opiniâtres - et coûteux - efforts d'aménagements et de viabilisation.

I. CHRONIQUE PALEOGEOGRAPHIQUE

Nous rappellerons tout d'abord brièvement les grands traits de la chronique historique de l'évolution de cette région, en insistant toutefois sur l'impact essentiel des perturbations imposées au fleuve Sénégal durant le quaternaire.

I.1. CADRE GENERAL

Les marges des côtes Ouest Africaines se sont développées au rythme d'événements majeurs, qui, globalement, se sont succédés suivant trois épisodes chronologiques (Barusseau et Giresse 1986) :

- 1 formation du socle pré-cambrien,
- 2 genèse des zones pan-africaine, calédonienne et hercynienne,
- 3 formation de l'océan atlantique.

Ce dernier événement, le moins long mais aussi le moins ancien, est celui qui a imprimé à la région les plus profondes marques. La morphologie des marges littorales de l'Afrique de l'Ouest fut en effet profondément affectée par les processus qui ont suivi la

séparation des continents, principalement sous le contrôle de facteurs tectoniques et eustatiques. Il en a résulté, à l'échelle régionale, une succession d'unités structurales caractérisée par l'alternance de bassins de dimensions variables où la plupart des dépôts sédimentaires se sont faits. Ces bassins apparaissent fréquemment délimités par des régions plus élevées héritées de l'évolution géologique du socle ancien. Les principaux reliefs du Haut Bassin du Sénégal sont ainsi le plus souvent constitués des épaisses séries sédimentaires continentales accumulées avant l'éclatement du Gondwana. Après cette longue période continentale, la mer s'est étendue en un vaste golfe, du Crétacé à l'Eocène, sur le sud-ouest de la Mauritanie et la majeure partie du territoire sénégalais. Les dépôts marins de cette époque furent ensuite recouverts d'une série détritique gréseuse, appelée Continental Terminal. Enfin, au Quaternaire, la mer a envahi à plusieurs reprises les régions côtières, et l'ensemble du bassin a connu des oscillations climatiques importantes.

Au niveau de la Basse Vallée du fleuve Sénégal, la morphogénèse résulte principalement de l'équilibre entre des facteurs tectoniques et eustatiques, et des oscillations du régime hydrique sous le contrôle des fluctuations climatiques (Michel 1973).

1.2. LE QUATERNAIRE : transgressions et subsidence

Durant le Quaternaire ancien et moyen, deux longues périodes humides (>200 000 ans chacune), le Tafarien et l'Aïoujien, se sont succédées, qui correspondent à d'importantes transgressions marines. Lors de ces phases humides, l'ensemble du bassin versant du Sénégal était alors dans le domaine soudanien (pluviométrie > 1200-1500 mm/an avec 7 à 8 mois de saison des pluies). Ces phases furent encadrées et séparées par trois périodes d'aridité marquées par d'importantes régressions marines (jusqu'à -100 m par rapport au niveau actuel). Cet abaissement a provoqué une profonde entaille linéaire du Sénégal le long de son cours inférieur qui s'est répercutée loin en amont du fait de la pente extrêmement faible de son profil en long. Il en a résulté un creusement du lit mineur tel que, désormais, celui-ci se situe jusqu'à plus de 400 km de l'embouchure en contre-bas de l'océan (Gac et al. 1986a).

A la fin du Continental Terminal, le cours du fleuve était orienté vers le nord-ouest en aval de Bogué. Il s'est infléchi vers l'ouest-nord-ouest au cours de la deuxième transgression, avant de prendre sa direction actuelle vers l'ouest lors de l'affaissement du delta durant la période sèche consécutive à l'Aïoujien. Cette période aride, qui a affecté toute la zone sahéenne de l'Afrique occidentale et centrale, est en effet caractérisée par une phase de subsidence qui s'est poursuivie jusqu'à l'Inchirien, période humide de courte durée durant laquelle il semble que la mer n'ait pas atteint son niveau actuel.

I.3. LE NOUAKCHOTTIEN : façonnement de la basse vallée

La dernière transgression d'importance, attribuée au Nouakchottien (Holocène moyen), a réellement donné au paysage deltaïque de la basse vallée du fleuve Sénégal son aspect actuel. Le relèvement progressif du niveau de la mer au post-glaciaire s'est en effet accompagné d'une intense sédimentation d'abord marine jusqu'en 4500 BP (Michel 1973), puis lagunaire à partir de 4200 BP (Sall 1983). La mer s'est avancée jusqu'à plus de 200 km de la côte actuelle, formant une grande ria large de 5 à 25 km dans la vallée inférieure du fleuve. La mer semble avoir atteint son niveau le plus élevé vers 5500 BP : 1,5 à 2 m au dessus du niveau de la mer actuel (Diop et Sall 1986). Cette transgression holocène doit être considérée comme une oscillation de caractère général qui se situe à une échelle de temps de 10^3 à 10^4 ans, et qui intègre des phases de changements climatiques ou hydrologiques locaux de 10^2 ans et des tempêtes ou cycles de sécheresse de 10 à 10^2 ans (Barusseau et Giresse 1986). Les analyses palynologiques montrent que les rivages du golfe s'étendant alors sur le delta et la basse vallée étaient colonisés par une mangrove dense. Le biseau salé remontait le cours inférieur du fleuve aux basses eaux et dépassait probablement le seuil de Dioudé Dabé (à environ 450 km de l'embouchure actuelle), puisque des pollens de *Rhizophora* datés de cette époque ont été retrouvés dans des vases fossiles à Bogué.

Dès cette période, sous l'effet de l'importante dérive Nord-Sud engendrée par la houle de nord-nord-ouest qui transporte de grandes quantités de sable, des cordons littoraux successifs se sont formés dans la région maritime du delta. Le golfe, très allongé, s'est progressivement fermé, en ne communiquant plus alors que par quelques passes avec l'océan. Ces alignements littoraux successifs ont isolé de petites cuvettes allongées, dont la plupart a par la suite été colmatée par ensablement.

I.4. LE POST-NOUAKCHOTTIEN: formation d'un delta

Le fleuve s'est divisé en plusieurs bras en aval de Bogué, formant un delta étiré en longueur dans la grande lagune qui occupait la basse vallée. Ce delta occupait la place du golfe marin constitué au Nouakchottien. La période post-nouakchottienne, qui s'étend jusqu'à -1800 BP, est caractérisée par deux pulsations climatiques de faible amplitude mais qui ont toutefois laissé de profondes marques. Le régime hydrologique semblait ainsi plus contrasté que maintenant au début de cette ère sous l'influence d'un climat humide, mais les relevés palynologiques montrent l'existence d'une rupture bioclimatique vers -4000 BP, avec l'apparition d'une steppe arbustive sahélienne à *Acacia* telle que l'on peut l'observer actuellement (épisode du Tafolien, Hébrard 1972). Cette aridification semble s'être

accompagnée d'un renforcement du régime d'alizés, qui aurait entraîné une accentuation de la circulation océanique, avec, notamment, la mise en place d'une dynamique d'upwelling.

Cette période est caractérisée par le comblement des dépressions deltaïques sous un régime de sédimentation lagunaire puis fluvial qui a entraîné la fermeture du delta. Ceci a conduit au façonnement du lit majeur actuel avec des parties basses inondables et des parties hautes non atteintes par la crue. Ainsi, à la fin de la période post-Nouakchottienne, le fleuve dessinait déjà dans certains secteurs des séries de méandres qui sont encore visibles actuellement.

L'apparition du **Doué** est datée de cette époque, et est attribuée à une très forte crue qui aurait créé la diffluence d'une partie des eaux entre Saldé et Podor (Michel 1973).

I.5. CHANGEMENTS SUB-ACTUELS : péjoration climatique et formation de l'estuaire.

La phase sèche survenue au cours du post-Nouakchottien s'est manifestée principalement par une recrudescence de l'action éolienne favorisant la formation de dunes littorales semi-fixées. Simultanément, le fleuve a considérablement accru ses sinuosités. La fermeture progressive des embouchures a dévié son cours, et le fleuve s'est avancé jusque dans la région de Saint-Louis. Les dunes littorales sub-actuelles ont été fixées par la végétation dans leur migration vers le Sud-Est lors d'une légère pulsation qui se serait produite au moyen-âge.

La dérive nord-sud, toujours très active, a fortement contribué à la fermeture de l'ancienne embouchure située au nord du delta à la fin du XVII^{ème} et au début du XVIII^{ème} siècle. Le sable amené par la dérive a formé une flèche littorale qui s'est progressivement allongée vers le sud, constituant ainsi la langue de Barbarie. Les anciennes vasières de la partie sud-ouest du delta n'étaient depuis lors submergées que par les eaux douces de la crue du fleuve qui s'y décantent pendant la saison sèche. La mangrove s'est à cette époque considérablement raréfiée en isolant progressivement quelques bouquets de *Rhizophora* et d'*Avicennia*, dont, à l'heure actuelle, quelques populations relictuelles jalonnent encore les marigots aux environs de Saint-Louis. Ainsi, sur les 4000 km² qui s'étendent en aval de Dagana, la quasi totalité de cette surface est formée de terrains salés qui correspondent généralement à d'anciennes mangroves aujourd'hui très évoluées (Marius 1985).

Les anciens bras deltaïques du fleuve (le Gorom, le Lampsar, le Djeuss) rejoignent désormais tous le fleuve en amont de Saint-Louis. Vers -1800 BP, une chute brutale des écoulements est observée, datant ainsi le début des fortes intrusions salines dans la basse vallée (Monteillet 1986).

Ainsi, après avoir construit un vaste delta dans le golfe nouakchottien, le Sénégal se termine maintenant par un **estuaire**. Sa largeur ne dépasse pas 1 km, mais sa longueur est variable au gré des migrations de l'embouchure (voire à ce propos Gac et al. 1990).

I.6. A PROPOS DE LA PLUVIOMETRIE...

La sécheresse persistante de la zone sahélienne d'Afrique de l'Ouest doit être considérée comme une phase climatique n'ayant pas d'équivalent dans les données disponibles depuis le début du siècle (Hubert et Carbonnel 1986). Le déficit pluviométrique constaté sur de longues séries correspond en effet à une réalité statistique observable aux différentes échelles journalière, saisonnière et annuelle (Carbonnel et Hubert 1985). Diverses études portant sur la plus longue série de modules disponibles en Afrique de l'Ouest (fleuve Sénégal à Bakel) ont montré que l'événement actuel se distingue en effet des autres périodes déficitaires enregistrées au XX^{ème} siècle (Sircoulon 1985), notamment par ses conséquences durables sur le régime hydrologique des basses eaux liées à l'épuisement des aquifères. Olivry (1987) a en ce sens montré qu'au niveau des phases de tarissement lors de la décrue, l'effet mémoire de l'actuelle période déficitaire est particulièrement déterminant, et que l'éventuel retour à des conditions climatiques favorables n'entraînera pas le rétablissement immédiat du régime hydrologique antérieur.

Cette sécheresse sévère et durable a suscité de nombreuses études ayant trait principalement à la compréhension des anomalies climatiques observées. En ce sens, une importance particulière a été accordée au suivi de la position de la Zone Inter-Tropicale de Convergence (ZITC) durant la saison pluvieuse. Ce paramètre a en effet été le plus cité, du fait notamment de sa manifestation très perceptible en surface, et ce de diverses manières : minimum barométrique, zone de convergence et de confluence des vents, maximum thermique de la température de surface océanique. La principale conclusion de l'analyse de ce paramètre est qu'une position plus septentrionale de la ZITC conjuguée à un upwelling équatorial fort est favorable à une bonne pluviométrie (Hastenrath 1984). Ce schéma général s'avère de fait être généralement acceptable pour les années 70, mais ne l'est plus toujours pour les années 80 (Citeau et al. 1991).

En effet, Citeau et al. (1989) ont montré, en considérant le débit du fleuve Sénégal comme indicateur représentatif de la pluviométrie de l'Ouest Africain, que la décroissance générale observée est telle qu'il est illusoire de vouloir la corrélérer à des anomalies de température dans le golfe de Guinée (qui affectent effectivement le flux de mousson) et à des anomalies de position de la ZITC, dont les évolutions d'une année sur l'autre ne montrent pas de tendance. Ces deux facteurs seuls ne peuvent en effet rendre compte que d'une partie des variations inter-annuelles. Citeau et al. (1989) ont ainsi montré que

l'intensité de la pluviométrie en région sahéenne dépend effectivement de la quantité de vapeur d'eau présente dans le flux de mousson apporté par les alizés du Sud-Est (limitante à partir d'un certain seuil), mais aussi d'un facteur dynamique lié à la remontée plus ou moins rapide vers le Nord de la ZITC. En ce sens, une analyse des processus favorisant la convection et la pluviogénèse est actuellement amorcée par l'étude des flux d'altitude ("*Tropical and African Easterly Jet*").

Il apparaît toutefois que les observations actuelles, qui tendent à s'écarter des schémas simplificateurs jusqu'alors utilisés pour expliquer la variabilité du climat sahéen, suggèrent plus désormais une modification réelle et durable du régime climatique qu'une simple - et peu vraisemblable - insuffisance des schémas classiquement proposés.

II. LA MISE EN VALEUR DE LA VALLEE

Depuis la réalisation au début du XIX^{ème} du jardin d'essai de RICHARD au confluent du fleuve et de la Taouey, jusqu'à nos jours où le 13 novembre 1985 est intervenue la fermeture du barrage anti-sel de Diama, divers modes d'interventions agricoles se sont succédés dans la vallée, depuis les cultures paysannes traditionnelles (cultures sous pluie et cultures de décrue) jusqu'aux plus récents aménagements hydro-agricoles des sociétés d'intervention (Kane 1984). La rémanence du déficit hydrique et l'importance croissante de l'intrusion marine dans la basse vallée constituaient toutefois une menace persistante sur le développement agro-industriel de la région. Aussi, de longue date, les états riverains ont-ils étudié, puis mis en oeuvre, un programme d'aménagement des rives et du fleuve en réponse à cet environnement défavorable.

II.1. DE L'INTRUSION SALINE...

La présence de faunes marines fossiles à des distances importantes du rivage actuel a parfois été interprétée comme pouvant découler d'un tarissement des écoulements du fleuve Sénégal ayant entraîné, en corollaire, une intrusion marine importante (Monteillet et al. 1981, Monteillet 1988). Gac et al (1990) ont retracé à partir des témoignages anciens et contemporains l'historique de la remontée des eaux marines dans la Basse Vallée du Fleuve Sénégal. Il en ressort qu'avant 1890, l'intrusion marine était limitée, et que c'est à l'affaiblissement des débits du fleuve après cette date que la majorité des auteurs attribuent l'intrusion d'eau de mer, très en amont, dans la basse vallée. S'il est incontestable qu'au régime d'abondance de la fin du XIX^{ème} siècle a succédé une importante diminution des écoulements (Olivry et Chastanet 1986), les causes invoquées pour expliquer ce profond bouleversement restent controversées : réduction des précipitations, accélération de la

vitesse des crues, déboisements intenses, usure des seuils rocheux (Kane 1985). La situation semble s'être modifiée à partir de 1900, et, depuis cette époque et jusqu'en 1983 l'eau salée atteignait chaque année la ville de Dagana, voire même la ville de Podor les années de fort déficit hydrique (Rochette 1964, 1974 ; Gac et al. 1986a, 1986b).

II.2. BREF HISTORIQUE DES AMENAGEMENTS

Nous reprendrons ici très brièvement les principaux éléments de la chronique établie par Kane (1984).

En juin 1816, le Colonel Schwartz dirigea la première expédition le long du fleuve Sénégal, qui avait pour objectif la reconnaissance et la prospection du milieu et de ses ressources. Un plan de colonisation fut mis en place (1818-1824), dont la concrétisation se fit sous l'impulsion du baron Roger, gouverneur du Sénégal de 1822 à 1827, avec en particulier la réalisation d'un jardin d'essai à Richard-Toll.

Dès son arrivée en 1854, Faidherbe imposa un tournant dans la stratégie d'exploitation des ressources locales. Il mit en place une politique de colonisation directe, destinée à relayer la politique des comptoirs dont l'échec fut patent.

Vers 1865, la vallée fut ainsi sollicitée pour le développement de la culture du coton, dont la carence en France se faisait alors sévèrement sentir du fait de la guerre de Sécession. Ce ne fut pas un succès, et tous les essais ultérieurs, dont le dernier en 1923 avec 1000 hectares en exploitation à Richard-Toll, se sont soldés par des échecs.

L'année 1938 marque un tournant politique et technique, dans les efforts d'exploitation de la basse vallée, avec la création de la MAS (Mission d'Aménagement du Sénégal). Et, dès 1945, après plusieurs années d'études hydrologiques et pédologiques, la MAS entreprend la première phase d'un programme d'aménagements de 50000 hectares pour la riziculture, dont 120 à Richard-Toll à vocation expérimentale. C'est le début de l'ère des grands travaux, d'abord dans le delta, puis qui vont progressivement s'étendre dans l'ensemble de la vallée de Saint-Louis à Bakel.

La gestion du patrimoine agricole et foncier sera par la suite successivement confiée à divers organismes publics ou semi-publics (ORTAL, SDRS, OAD, OAV ...), ce qui conduira à l'aménagement progressif de parcelles de production ou expérimentales, sans pour autant qu'émerge une véritable politique d'aménagement concertée et de mise en valeur.

Aussi, en 1965, la SAED (Société d'Aménagement et d'Exploitation du Delta) est-elle créée par décret ; elle se voit confier la destinée de l'agriculture régionale, dont elle a à ce

jour encore la responsabilité. C'est sous son impulsion que les réalisations d'aménagements récentes ont été conduites suivant quatre phases successives dont la progression marque une emprise croissante de l'homme sur l'environnement naturel :

- 1961-1965 : aménagements primaires, avec notamment l'édification de la digue en rive gauche qui relie Saint-Louis à Richard-Toll (85 km), et qui est destinée à protéger les bas-fonds de la submersion lors de la crue.

- 1965-1968 : aménagements secondaires gravitaires, avec la construction de digues destinées à isoler les secteurs et le creusement de canaux à fond plat pour l'irrigation et le drainage. Les mauvais résultats obtenus (10000 hectares aménagés en 1968 sur les 30000 prévus) ont conduit les autorités à engager une nouvelle phase de travaux.

- 1968-1972 : aménagements secondaires avec pompage, de même type que les précédents mais avec construction d'ouvrages de prises destinés au pompage dans le fleuve pour l'irrigation des parcelles.

- post 1972 : schéma actuel, avec les récentes et spectaculaires réalisations des barrages de Diama et Manantali.

II.3. LES AMENAGEMENTS RECENTS

Le premier lien de terre ferme établi entre la Mauritanie et le Sénégal fut le Barrage en terre de Rheune. Edifié pour la première fois le 25 novembre 1983 à 114 km de l'embouchure, l'unique objectif de cet ouvrage fragile et temporaire était de limiter l'intrusion saline dans la basse vallée, avant de se rompre sous les flots de la crue. Cet ouvrage fut édifié deux années consécutives (en 1984 et 1985), et, en remplissant parfaitement son rôle, il préfigurait l'actuel barrage anti-sel de Diama.

Le barrage de Diama, situé à une cinquantaine de kilomètres de l'embouchure a pour principale vocation d'empêcher l'intrusion saline dans la Basse-Vallée au cours de l'étiage. D'autre part, la construction (en cours) sur la rive mauritanienne d'une digue homologue de celle qui existe déjà en rive gauche entre Saint-Louis et Richard-Toll, permettra, à terme, la constitution d'un lac de retenue utilisable pour l'irrigation et l'alimentation du lac de Guiers.

L'édification du barrage de Diama s'est achevée au cours de l'hiver 1985, mais sa pleine efficacité reste tributaire des apports d'eau régulés ou naturels en provenance de la Haute-Vallée. Le barrage de Manantali situé sur le Bafing, au Mali, a ainsi pour vocation de contenir l'onde de crue principale puis de réguler les débits au cours de l'année hydrologique suivante par des lâchers réguliers et contrôlés. Pour ce faire la prise en

compte du régime des autres affluents du fleuve et des besoins en eau est nécessaire, de manière à conduire rationnellement et économiquement la gestion des ressources en eau.

L'ensemble du contrôle technique et de la gestion des ouvrages, ainsi que la réalisation des aménagements qu'ils imposent (édification et/ou réfection des digues notamment) est placé sous la responsabilité d'un organisme international, l'OMVS (**Office de Mise en Valeur du Sénégal**). Les états membres font ainsi régulièrement parvenir à la cellule de gestion de l'OMVS un prévisionnel détaillant leurs besoins en eau, que la cellule s'efforce de respecter tout en y intégrant ses propres contraintes de gestion liées principalement à l'entretien des ouvrages et à la poursuite des travaux d'aménagements de la vallée.

II.4. OBJECTIFS DES AMENAGEMENTS

Les principaux objectifs de la gestion des aménagements réalisés visent essentiellement à l'approvisionnement régulier en eau des plaines à l'aval de Manantali, de manière à autoriser les pratiques culturelles traditionnelles de décrue et à mettre en place progressivement une politique de culture de contre saison basée sur le riz. De fait, l'ensemble de la vallée est caractérisé par une agriculture implantée, soit sous forme de petites parcelles exploitées par les villageois (cultures maraîchères, maïs, sorgho et riz principalement), soit sous forme d'exploitation de plus grande taille comme peuvent l'être les champs de canne à sucre de la CSS (**Compagnie Sénégalaise Sucrière**), les cultures de tomates de la SOCAS, ou les périmètres aménagés par la SAED exclusivement consacrés à la riziculture. En marge de ces besoins agricoles, les gestionnaires des barrages doivent assurer un remplissage correct du lac de Guiers dont une partie de l'eau est pompée et traitée localement pour l'alimentation en eau de l'agglomération dakaroise. Enfin, à terme, le barrage de Manantali deviendra usine hydroélectrique et alimentera en partie les villes de Dakar, Bamako et Nouakchott ainsi que l'ensemble de la vallée du fleuve. Les débits permanents créés par le fonctionnement de l'usine devant en outre permettre de rendre à nouveau le fleuve navigable par des bateaux à faible tirant d'eau jusqu'à la frontière malienne.

II.5. GESTION DES AMENAGEMENTS : exemple de la saison sèche 88-89.

Les objectifs précédemment décrits apparaissent multiples et ambitieux, avec des programmes d'aménagement et d'exploitation qui le sont tout autant. Voici, pour exemple les contraintes que les états membres de l'OMVS ont fait parvenir à la cellule de gestion des barrages pour la période de novembre 1988 à mai 1989:

"Les utilisations de l'eau à satisfaire par le fleuve Sénégal et ses affluents sont constitués essentiellement par les usages agricoles des campagnes de contre-saison froide et de contre-saison chaude, et par les alimentations en eau urbaine, notamment celle de Dakar. La micro-centrale hydro-électrique de Manantali sera aussi, à partir de maintenant, une des utilisations permanentes de l'eau de la retenue" (OMVS, 1989).

II.5.1 Besoins en eau

Objectifs agricoles :

Les besoins globaux mensuels de prélèvement dans le fleuve et dans le lac de Guiers peuvent être estimés comme suit :

- cultures de contre-saison froide :

SECTEURS/MOIS	(Milliers de m3)		
	novembre	décembre	janvier
DELTA	28444	22762	20841
BASSE VALLEE	3174	3074	3525
MOYENNE VALLEE	1752	1830	2172
HAUTE VALLEE	1408	1470	1745
TOTAL (1000 m3)	34779	29136	28283
TOTAL (m3/s)	14	11	11

- cultures de contre-saison chaude :

SECTEURS/MOIS	(Milliers de m3)				
	février	mars	avril	mai	juin
DELTA	39046	56802	62924	68124	57538
BASSE VALLEE	13452	19349	19871	20192	14461
HAUTE VALLEE	189	272	279	284	203
TOTAL (1000 m3)	52687	76423	83074	88327	72202
TOTAL (m3/s)	22	29	32	33	28

Il faut noter qu'aux périmètres des sociétés d'exploitation et des unités agro-industrielles, s'ajoutent les périmètres villageois, et les périmètres privés qui sont assez importants mais n'ont pas été pris en compte par les états.

Alimentation en eau de la ville de Dakar

Les volumes prélevés pour l'alimentation en eau de Dakar sont d'environ 38000 m3/jour (0.44 m3/s) soit environ 1140000 m3/mois.

Production hydro-électrique :

La micro-centrale de Manantali installée pour la satisfaction des besoins de l'exploitation, quoique d'un débit d'équipement très faible, nécessite une charge d'eau dans la retenue pour une cote d'exploitation minimale à 188.50 m.

II.5.2. Contraintes de gestion

Edification de la digue rive droite

Les dispositions contractuelles du marché des travaux de l'endiguement rive droite imposent à l'OMVS de maintenir la retenue de Diama ne dépassant pas :

- 0.50 m entre le début de novembre et le 15 mars,
- 0.30 m entre le 15 mars et le 15 juillet.

Cette limitation du plan d'eau impose de procéder à Manantali à des lâchers plus importants.

Réfection du bassin d'amortissement du barrage de Manantali

Durant la période de novembre 1988 à mi-février 1989, les travaux de réfection sur le site de Manantali n'ont pas permis de procéder aux lâchers de soutien pour la contre-saison froide. Les prélèvements d'eau dans le fleuve et dans la retenue de Diama, en sus de l'évaporation, ont donc contribué largement à baisser la cote du plan d'eau en dessous du seuil minimal retenu de 20 cm. Lorsque la cote descend en deçà de ce seuil, la pression qu'exerce la marée estuarienne sur les vannes du barrage est telle que les gestionnaires de Diama sont contraints de relever temporairement les vannes de l'ouvrage jusqu'à ce que l'écart entre les cotes amont et aval redevienne acceptable.

C'est ce qui s'est produit au printemps 1989 lors des grandes marées d'équinoxe et, le 20 mars, les vannes de Diama ont été relevées quelques heures autorisant ainsi la pénétration d'eau de mer dans le lac de retenue.

Remplissage de la retenue de Manantali

La période de remplissage de la retenue de Manantali jusqu'à la cote d'exploitation normale est déterminée par l'hydrologie de l'année en cours, le volume des lâchers à effectuer pour la crue artificielle et, dans une moindre mesure, par le volume des lâchers de contre-saison.

CONCLUSION

La chronique géologique qui a façonné la région du fleuve Sénégal apparaît désormais profondément remodelée par les ambitieux travaux d'aménagements dont nous avons donné ci-dessus un bref aperçu. La pression anthropique est violente, et l'ère de l'après barrage commence, qui suscite interrogations et, parfois, inquiétudes.

Ainsi, alors que l'héritage salé naturel de la vallée inférieure avait pu jusqu'alors être figé grâce aux cultures de décrue traditionnelles, il apparaît que désormais ce stock de sel est en voie de remobilisation dans les sols, dans les nappes et dans les eaux de surface sous l'effet des aménagements hydro-agricoles. A terme, cette salure des sols et des nappes ne pourra être réellement évacuée du delta que sous réserve de la réalisation d'un émissaire général de drainage, naturel ou artificiel, rejoignant l'océan en aval du barrage (Loyer et al. 1986).

D'autre part, l'évolution de la qualité des eaux, et, sinon sa prévision du moins sa gestion, apparaissent maintenant comme des préoccupations majeures. Nous avons vu qu'à l'échelle géologique, sous l'effet principalement des oscillations climatiques de grandes envergures, l'ensemble de la basse vallée était soumise à d'importantes fluctuations de son régime hydrologique et donc des conditions de milieu dominantes qui y prévalaient. Désormais, en quelques années, des perturbations tout aussi drastiques sont en train de se produire dont l'impact sur le devenir des écosystèmes aquatiques demeure actuellement inétudié.

En particulier, dans la zone d'influence du barrage de Diama, la constitution d'un lac de retenue d'une part, et le confinement de l'estuaire, d'autre part, en provoquant la mise en place de nouveaux équilibres, vont vraisemblablement profondément et durablement affecter la dynamique et l'écologie des communautés aquatiques naturelles qui en dépendent.

Enfin, la question se pose maintenant du devenir de tous ces aménagements alors que nous entrons dans une ère nouvelle de réchauffement de l'atmosphère, et, corrélativement, de possible remontée du niveau des eaux océaniques. Nous avons rappelé dans notre brève chronique comment la morphogénèse de la basse vallée a été profondément influencée par les événements eustatiques. Or, les observations les moins pessimistes constatent une élévation du niveau moyen de l'océan mondial de l'ordre de $2,4 \pm 0,90$ mm/an (Peltier et Tushingham 1989), avec un consensus qui semble se dégager pour un scénario moyen prévoyant une élévation de l'ordre de 5,5 mm/an d'ici la fin du siècle (Jaeger 1988). Aussi, sans entrer dans des spéculations qui dépassent largement l'objet de notre étude, on ne peut que suggérer l'impact probable de telles modifications climatiques et eustatiques, dont la prise en compte semble désormais inéluctable quant à la politique d'orientation à donner au devenir de l'ensemble de cette vallée.

CHAPITRE 2

STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE ADOPTEES, MATERIEL UTILISE ET METHODOLOGIES MISES EN OEUVRE.

SOMMAIRE :

Préambule

I. De l'étude du phytoplancton dans les milieux instables et turbulents. Rappel bibliographique.

II. Protocoles d'échantillonnage

II.1. Stratégies d'échantillonnage

II.1.1. Etude de la saisonnalité hydrobioclimatique

II.1.2. Etude de l'estuaire

II.2. Mode de récolte et d'analyses des échantillons recueillis

II.3. Commentaires

II.3.1. Descripteurs biologiques

II.3.2. Descripteurs hydroclimatiques

II.3.3. Descripteurs statistiques

Conclusion

PREAMBULE

Cette étude a été menée en deux phases chronologiques correspondant à deux approches différentes et complémentaires de la dynamique phytoplanctonique dans la zone d'influence du barrage de Diama.

Nous avons d'emblée privilégié un **ECHANTILLONNAGE EXPLORATOIRE** à large échelle, tant dans l'espace que dans le temps, et qui couvrait l'ensemble de la zone d'étude initialement pressentie. L'objectif était de brosser un tableau synthétique, sinon exhaustif, des multiples milieux recensés dans la Basse Vallée du fleuve Sénégal, d'en décrire la diversité et la variabilité au travers d'un descripteur écologique, le phytoplancton, puis d'identifier un certain nombre d'axes précis, dotés d'une problématique clairement définie, et qui feraient l'objet d'un échantillonnage circonstancié lors d'une seconde phase d'étude. La zone estuarienne du fleuve, qui ne représentait qu'une petite portion de ce vaste ensemble, fit l'objet d'une prospection modérée lors de cette première année d'échantillonnage exploratoire.

Nous présenterons brièvement la stratégie d'échantillonnage adoptée lors de cette phase d'étude exploratoire. Dans la suite de ce travail, nous ne ferons qu'une présentation succincte des principaux résultats obtenus à l'amont du barrage de Diama, considérant cette zone simplement comme l'une des interfaces de l'estuaire du fleuve. La compilation de l'ensemble des données acquises lors de cette phase a fait l'objet d'une archive scientifique éditée par le CRODT (Corbin et Cecchi 1991).

Des contingences diverses, liées principalement à l'émergence de tensions frontalières sérieuses entre les états sénégalais et mauritanien, nous ont contraints à l'issue de cette première phase d'investigation à réduire considérablement notre zone d'étude. Le fleuve Sénégal, qui détermine en effet physiquement sur toute la longueur de son cours inférieur (jusqu'à l'amont immédiat de la ville de Saint-Louis) la frontière politique entre les deux pays, fut déclaré zone interdite. La zone d'étude où le fleuve est effectivement praticable sur toute sa largeur, qui s'étirait initialement sur près de 300 km, fut donc ramenée à moins d'une trentaine de kilomètres...

Contrainte géopolitique et opportunité scientifique ont donc dicté la conception et la réalisation de notre seconde phase de prospections.

L'**ESTUAIRE** seul demeurant accessible, nos travaux se sont focalisés sur la dynamique spatiale et temporelle des peuplements phytoplanctoniques dans cette région, en relation avec la variabilité des facteurs de l'environnement susceptibles de déterminer, voire de contrôler, leur évolution. Les divers résultats obtenus à l'issue de la phase exploratoire (saisonnalité, variabilité spatiale,...) nous ont conduit à recentrer notre stratégie d'échantillonnage, en privilégiant notamment l'approche des processus à court terme.

L'opportunité scientifique tient, d'une part, en la présence de B.MILLET, hydrodynamicien de l'ORSTOM, qui a étudié les caractéristiques hydrologiques et hydrodynamiques de l'estuaire simultanément à notre approche biologique. Cette étude s'est donc naturellement focalisée, sous son impulsion, sur la nature du **COUPLAGE** liant le **PHYTOPLANCTON** à la variabilité de l'environnement **PHYSIQUE**.

D'autre part, la présentation à l'occasion du colloque "Pêche-Climat" (organisé à Dakar par MM. P.CURY et C.ROY, biologiste et physicien de l'ORSTOM) d'une communication (non publiée) sur le thème "*Phytoplancton et Variabilité*" m'a permis de définir le cadre conceptuel dans lequel cette étude du phytoplancton estuarien peut s'intégrer.

L'étude de l'estuaire du fleuve Sénégal, écosystème fortement perturbé par l'édification du barrage de Diama, constitue le principal objet de ce travail. L'objectif est d'évaluer les nouvelles caractéristiques écologiques de l'environnement estuarien au travers du comportement des divers peuplements de phytoplancton qui s'y développent, et dont la dynamique est étroitement liée à la variabilité des conditions hydrodynamiques. Les stratégies d'échantillonnages adoptées pour l'étude de cet écosystème, les moyens mis en oeuvre et les diverses méthodologies utilisées seront présentées, après un rapide rappel (bibliographique) des particularités du phytoplancton, et des contingences liées à son étude, notamment dans les milieux instables et turbulents.

I. DE L'ETUDE DU PHYTOPLANCTON DANS LES MILIEUX INSTABLES ET TURBULENTS. Rappel bibliographique.

L'évolution des concepts relatifs à la dynamique de la communauté phytoplanctonique s'est faite en intégrant progressivement les facteurs physiques de l'environnement, leur variabilité, et, enfin, l'adaptabilité du phytoplancton à cette variabilité. Les milieux côtiers en général, les estuaires en particulier, sont caractérisés par leur forte

variabilité spatio-temporelle, et par l'intime couplage des "réponses biologiques" aux fonctions de forçage, notamment hydrodynamiques, qui animent ces écosystèmes (qu'il s'agisse de la variabilité interannuelle des captures de petits pélagiques, voir Cury et Roy 1989, ou de la dynamique à court terme du phytoplancton, voir Millet et Cecchi 1991).

Il paraît nécessaire de concevoir des stratégies d'étude concertées du phytoplancton et de son environnement physique, et cette courte note a pour objectif de rappeler comment, dans de tels milieux instables et turbulents notamment, cette écologie pluraliste s'impose désormais.

Fortement dominés par les facteurs physiques, les écosystèmes estuariens sont des milieux *turbulents, instables et changeants*, du fait des influences antagonistes qui s'y superposent : influence continentale au travers de l'"héritage fluvial" et de sa saisonnalité, influence marine au travers des rythmes marégraphiques, influence atmosphérique au travers des fluctuations météorologiques. Ce sont donc le plus souvent des milieux *hétérogènes*, longitudinalement, verticalement, et temporellement.

La distribution des peuplements (assemblages) de phytoplancton est le résultat des interactions entre le cycle de vie d'un grand nombre d'espèces et les propriétés sélectives de l'environnement. Ces dernières constituent l'"hydrobioclimat", et englobent l'ensemble des conditions de milieu, leur valeur moyenne, leur spectre de variation, leurs interactions. Le statut dynamique, changeant et instable de l'écosystème estuarien se traduit ainsi par la présence simultanée de masses d'eaux d'origines et de qualités diverses. Les conditions de milieu (éclairage, ressource nutritive, turbulence, temps de résidence, prédation, ...), paramètres clés de la production, sont le plus souvent particuliers à chaque masse d'eau, et, au cours du temps, en divers points de l'espace, leur valeur moyenne évolue sous forme de tendances à long terme (variabilité interannuelle, saisonnière,...) auxquelles se superposent des fluctuations à plus haute fréquence : discontinuités des apports continentaux, périodicités semi-mensuelles et circadiennes de la marée, fluctuations nycthémérales des paramètres atmosphériques (vent, température,...), ou encore variabilité à très haute fréquence de l'éclairage, etc...(voir Demers et al. 1986).

Il apparaît que des phénomènes adaptatifs complexes - au niveau des individus comme au niveau de la communauté toute entière - permettent aux algues non seulement de "tamponner" ces fluctuations, de les absorber, mais aussi de les utiliser.

Des stratégies phytoplanctoniques...

L'adaptabilité du phytoplancton au spectre de variabilité de l'environnement s'exprime par des modifications plus ou moins rapides de son cycle de vie.

- de la régulation individuelle ...

Aux fluctuations à *haute fréquence*, qui s'exerce à court terme et généralement localement, correspondent des réactions du phytoplancton à la même échelle. Au niveau spécifique et individuel, suivant l'amplitude et la fréquence de la variation subie, on observera une *réponse métabolique* (d'ordre phénotypique, Barlow 1984), de plus en plus "profonde" qui, en dernier ressort, affectera jusqu'au taux de croissance des algues. La littérature de la physiologie est en sens très abondante, notamment en ce qui concerne les réponses aux fluctuations de l'énergie lumineuse (voir Harris 1980b).

De nombreuses études expérimentales se sont également focalisées sur les cinétiques physiologiques d'absorption et de stockage des nutriments par les algues. Le postulat qui sous tend ces travaux est que, lorsque les conditions sont suffisamment stables, chaque taxon phytoplanctonique possédant des cinétiques physiologiques qui lui sont propres, la compétition entre diverses espèces pour une même ressource doit résulter en la sélection d'une seule espèce. La compétition pour la ressource en nutriments, en supplément à d'autres facteurs, pourrait ainsi influencer sur la distribution spatiale et temporelle, sur les patrons d'abondances relatives des espèces planctoniques (Tilman et al. 1982, Kilham et Kilham 1984), voire même les processus de succession phytoplanctonique (voir Yentsch et Phinney 1984). L'analyse des structures phytoplanctoniques et leur prédiction sur cette base requière cependant la détermination des cinétiques physiologiques d'un grand nombre d'espèces, et pour un grand nombre de ressources potentiellement disponibles (Van Dronk et Kilham 1990), ce qui paraît peu réaliste.

La capacité d'adaptation du phytoplancton à capter la variabilité environnementale peut évidemment être mise en échec, l'ultime échec se traduisant par la mort et l'élimination des algues. Selon Kilham (1988), il est tout aussi irréaliste d'affirmer que toutes les algues possèdent le même taux de mortalité que d'affirmer qu'elles possèdent toutes le même taux de croissance. Kilham (1988), puis Van Dronk et Kilham (1990) ont ainsi montré que des taux de mortalité différentiels peuvent affecter la compétition inter-spécifiques, et, en dernier ressort, la structure même de la communauté. Toutefois, selon Venrick (1986, 1990), même en conditions extrêmement oligotrophes, les processus compétitifs liés aux simples caractéristiques physiologiques des algues n'expliquent que fort peu la diversité observée et son maintien. Selon ce même auteur (Venrick 1986), en milieux instables, turbulents et

hétérogènes, les capacités physiologiques spécifiques vont certes intervenir dans la sélection des espèces présentes, mais la structure phytoplanctonique sera plus affectée par l'"histoire de l'environnement" (sa variabilité temporelle à basse fréquence) que par de simples accommodations physiologiques aux fluctuations à hautes fréquences.

- à la stratégie communautaire ...

Les fluctuations à plus long terme tendent quant à elles à induire des régulations qui s'expriment au niveau de la structure de la communauté toute entière (réponse d'ordre génotypique, Harris 1980b). Au niveau d'un assemblage phytoplanctonique, la réponse à la variabilité spatio-temporelle pourra se faire de diverses manières suivant la période de la variation, en référence à une période de base de l'ordre du temps de génération des algues (Harris 1980a). La situation "normale" de la communauté est d'avoir différentes espèces possédant chacune un temps de génération différent, et qui exploitent donc différemment le spectre de variabilité.

La structure typique des successions phytoplanctoniques fait par exemple apparaître un continuum d'assemblages (voir par ex. Estrada et Blasco 1985 dans le cas des upwellings) qui, du point de vue de leurs compositions spécifiques peuvent être ordonnés suivant un axe de turbulence et de ressources nutritives disponibles croissantes (Margalef 1978a). Les espèces adaptées à de fortes concentrations en sels nutritifs apparaissent aussi adaptées à la turbulence (Smayda 1980) ; c'est le cas des taxons non motiles comme les diatomées. A l'inverse, les espèces adaptées aux faibles concentrations en nutriments le sont aussi aux faibles turbulences, ce qui autorise, voire nécessite la motilité ; les dinoflagellés en constituent le meilleur exemple.

Dans les environnements turbulents, la distribution uniforme et homogène des organismes planctoniques est virtuellement inexistante. Les algues se développent en constituant des taches, agrégats, "patches", tels que "*le rapport variance/moyenne de la distribution observée est significativement différent de ce qu'il serait si les organismes étaient distribués au hasard*" (Mackas et al. 1985). La structure de la communauté phytoplanctonique dans son ensemble donne alors l'aspect d'un paysage à divers étapes de sa réalisation (Harris 1986), et l'écosystème lui-même n'est réalisé qu'en présence d'une diversité de situations hétérogènes, mais complémentaires. L'intégrité de la communauté, la persistance à long terme de la diversité seront toutefois extrêmement dépendantes des fluctuations aléatoires et/ou des oscillations déterministes du milieu qui génèrent le développement hétérogène des structures phytoplanctoniques. Un concept unificateur pour justifier de la pérennité dans l'espace et dans le temps de ces structures, est que le meilleur

prédicteur en est l'"*énergie auxiliaire*"⁽¹⁾ disponible (Margalef 1978b) qui intègre les différents paramètres déterminants.

Au titre de fonction de transfert de la variabilité environnementale ("*Living transfer function*", Harris 1980a), le phytoplancton met ainsi en oeuvre un spectre de réponses biologiques qui se superpose intimement au spectre des fluctuations de l'environnement (Lewis et al. 1984, Harris 1986 ; voir fig. 2.1). En retour, l'adaptabilité du phytoplancton ne se justifie que par son évolution dans un univers hydrodynamique variable (Hulburt, 1983).

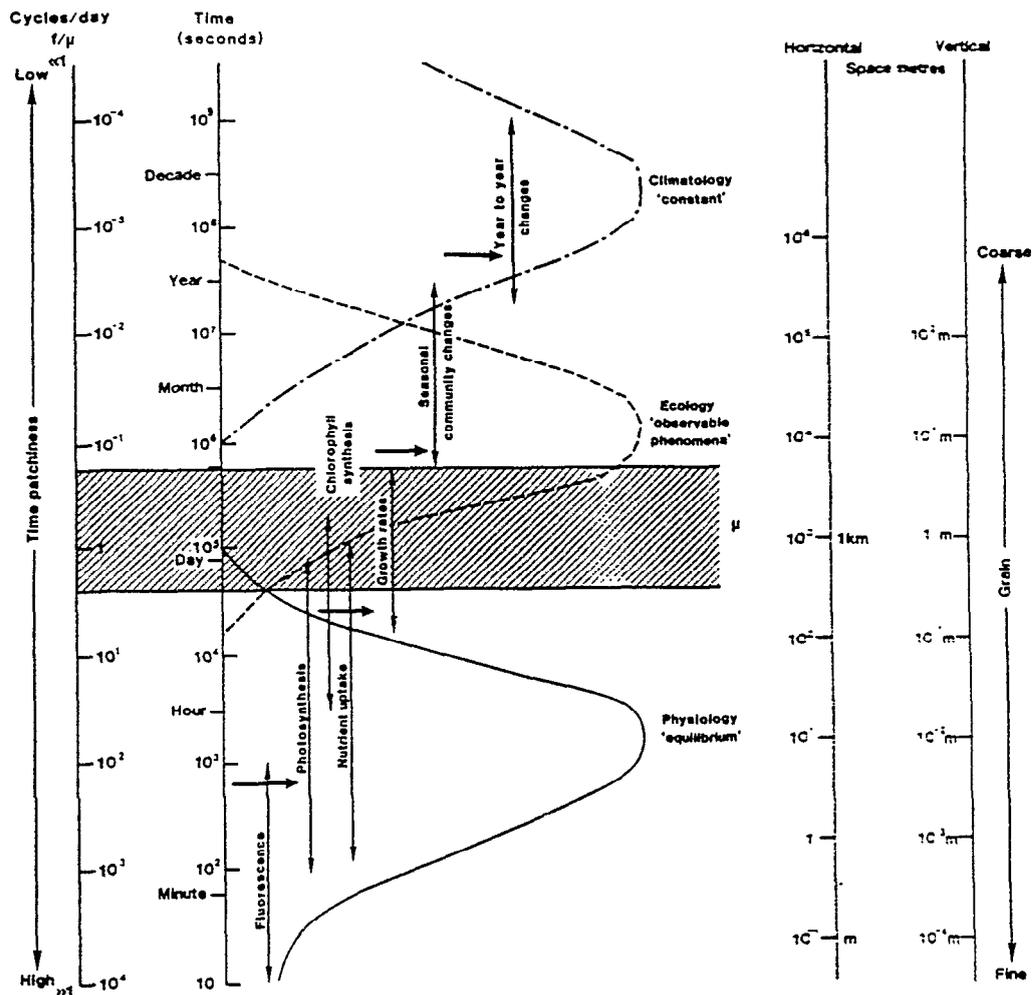


Figure 2.1 : Echelles spatio-temporelles des processus biologiques développés par le phytoplancton, (tirée de Harris 1986). La bande hachurée représente la période de base (pour le phytoplancton) en référence à son taux de croissance (μ).

(1). "Energie non directement utilisable par les organismes vivants mais utilisée pour le captage ou le stockage de l'éclairciment par les autotrophes et/ou le transfert de cette énergie stockée vers les hétérotrophes", Legendre et Demers 1985.

Le phytoplancton : paradoxe et diversité.

Le statut dynamique et évolutif des masses d'eau (en milieu estuarien notamment), d'une part, et les capacités adaptatives des algues, d'autre part, requièrent la juxtaposition des échelles de résolution adoptées pour l'étude des traits physico-chimiques de l'environnement et des réponses phytoplanctoniques. Dans un tel contexte, l'étude du phytoplancton se fera donc nécessairement en référence à trois grandes échelles et à leurs variations : celle de l'espace, celle du temps, et celle du changement (Blondel 1986).

Les premiers efforts des naturalistes pour comprendre la diversité des organismes recensés furent la classification, les dénombrements et la comparaison des listes taxinomiques obtenues aux traits majeurs de l'environnement, un environnement supposé homogène et stable à grande échelle.

Hutchinson (1961) posa le problème du "paradoxe du plancton" dans un article célèbre : pourquoi, et comment, tant d'espèces peuvent-elles simultanément exister? Les hypothèses formulées pour répondre à cette question privilégièrent d'une part la variabilité spatiale, ou, d'autre part, la variabilité temporelle.

Selon Hutchinson, l'environnement aquatique est soumis à une succession rapide et permanente d'événements physiques éphémères ; les équilibres nécessaires à la mise en place de processus d'exclusions compétitives, et donc de réduction de la diversité, ne sont jamais atteints. L'environnement apparaît donc stable dans l'espace et très instable dans le temps.

Les différentes voies de réduction des processus de compétition constituèrent une base de réflexion durable. Hulburt et Horton (1973) proposèrent par exemple une hypothèse d'"interférences minimales" : les espèces phytoplanctoniques seraient caractérisées par des coefficients de compétition faibles, elles consomment toutes le même stock de sels nutritifs, mais sans se gêner. Petersen (1975), à partir de simulations et d'un modèle d'évaluation des besoins en sels nutritifs et des caractéristiques des coefficients de compétition avançait à l'inverse que les espèces phytoplanctoniques coexistent dans de véritables conditions d'équilibres compétitifs. La diversité observée (centre du pacifique nord) n'est expliquée que faiblement par l'hypothèse de compétition équilibrée ; l'introduction d'une composante spatiale s'avérait nécessaire.

L'intervention privilégiée d'une composante spatiale à conduit Richerson et al. (1970) à émettre l'hypothèse des "*contemporaneous disequilibrium*" : l'environnement est constitué d'une mosaïque de microhabitats au sein de chacun desquels les diverses espèces de la communauté phytoplanctoniques développent des caractéristiques écophysiologiques différentes ("*patches*"). La structure est suffisamment stable pour maintenir la variabilité spatiale observée mais avec une durée de vie trop courte pour autoriser la population de chaque microhabitat à devenir monospécifique. Cette hypothèse différait donc fondamentalement de celle de Hutchinson dans la mesure où elle privilégiait l'hétérogénéité spatiale contemporaine plutôt que l'hétérogénéité temporelle de l'environnement.

La notion de "patchiness" a véritablement apparu lors de la mise au point des techniques de mesure in-vivo de la fluorescence de la chlorophylle et du développement des techniques d'analyses spectrales de la variance observée (Platt et al. 1970, Platt 1972, Platt et Denman, 1975a) qui ont permis de séparer la variabilité à différentes échelles d'espace et d'affiner le concept de "grain" environnemental et biologique. Le concept de "patch" n'était pourtant pas récent (Hardy, 1935 in Harris, 1986) et avait déjà été formalisé par Margalef (1967).

Les observations ont toutefois montré que la variabilité de la biomasse que l'on observe augmente au fur et à mesure que les zones prospectées deviennent plus grandes. Le paradoxe du phytoplancton ne serait donc qu'un artefact : la diversité élevée résulterait de l'existence d'une mosaïque d'habitats différenciés et juxtaposés, soumis à de *fréquents échanges* et remaniements, et autorisant la simultanéité spatiale et temporelle d'un grand nombre de niches écologiques. L'importance de la turbulence ("*fréquents échanges*") a été considérée par Kemp et Mitsch (1979) qui ont montré par simulation que la coexistence de trois espèces phytoplanctoniques n'est possible "dans la même niche" qu'en introduisant une composante aléatoire à la fonction hydrodynamique d'une fréquence voisine d'un cycle par jour.

Les interactions compétitives entre les divers taxons de la communauté phytoplanctonique semblent donc atténuées par les fluctuations de l'environnement ; en retour, la structure de la communauté est directement déterminée par l'hétérogénéité, tant spatiale que temporelle, de l'environnement.

La coexistence des "patches" et leur différenciation a été théorisée grâce au modèle KISS (voir Harris 1980a) qui oppose le taux de croissance des algues aux forces dispersives, l'advection horizontale assurant l'interaction espace-temps. La théorie prévoyait qu'une échelle longitudinale de l'ordre du kilomètre équilibrait un taux de croissance des algues de

l'ordre du jour, ce que l'étude des spectrogrammes de fluorimétrie in vivo a ultérieurement confirmé (Denman et Platt 1976, Platt et Denman 1975a et b).

Ce modèle, qui fut le premier à considérer simultanément les processus physiques et les mécanismes biologiques, ne proposait toutefois qu'une solution unique d'interprétation de l'hétérogénéité spatiale du phytoplancton (effets antagonistes du taux de croissance des algues d'une part, et des processus physiques dispersifs d'autre part). Solution abusivement simplificatrice, selon Longhurst (1981) qui soulignait la grande diversité dans les types de "patches" observés. De fait, de telles structures agrégatives horizontales du phytoplancton ne furent pas toujours observées et, par ailleurs, des mesures effectuées dans des zones de mélange (turbulences très actives) ont signalé une variabilité de la biomasse phytoplanctonique à une fréquence significativement plus élevée que celle suggérée par le modèle KISS (Harris 1978 et 1980b, Harris et Piccinin 1977).

Platt et Denman (1975a) suggéraient que la variabilité environnementale à haute fréquence spatiale ou temporelle ne pouvaient avoir d'importance et que seules les contraintes exercées par l'environnement sur les taux de croissance affectent réellement la structure de la communauté. *"Si le taux de croissance des algues peut affecter la nature de leur répartition spatiale alors ce taux de croissance doit lui-même avoir une composante spatiale"* (Mackas et al. 1985). De nombreuses études furent consacrées à la description de la structure en patch du phytoplancton, les hypothèses du modèle KISS servant de base aux discussions engendrées. En particulier, l'hypothèse sous-jacente qu'à une échelle temporelle inférieure à la journée (temps de doublement maximum de la population), environnement et population sont à l'équilibre. La paramétrisation des taux métaboliques du phytoplancton fut ainsi régulièrement faite en culture, en l'absence de toute variabilité à très court terme (du simple fait des conditions de culture). De plus, les procédures d'échantillonnage ont été adaptées à une telle échelle temporelle, ce qui a conduit à négliger les mécanismes susceptibles d'exister à une échelle inférieure à la journée ou supérieure à l'année au profit des phénomènes intermédiaires qui devinrent implicitement dominants (Harris 1986).

Vers une écologie pluraliste

L'idée originale du modèle KISS était le couplage intime de la physique et du biologique. Ses hypothèses simplificatrices - mais heuristiques - ont eu pour conséquence la mise en évidence de l'existence d'un large spectre de variabilité : variabilité physico-chimique de l'environnement et variabilité biologique des organismes.

En conditions instables, il apparaît que les capacités de stockage sont essentielles aux cellules phytoplanctoniques pour qu'elles puissent "tamponner" efficacement la variabilité environnementale tout en essayant de conserver un taux de croissance le plus proche possible de leur optimum. Il existe de fait dans chaque communauté phytoplanctonique un spectre de taille, intimement couplé à un spectre de taux métaboliques (Malone 1980) et de taux de croissance (Margalef 1978b). Et, une voie possible pour la mesure de l'impact des perturbations liées aux fluctuations environnementales sur les organismes serait de mesurer leur "adaptabilité" en considérant que cette adaptabilité est une fonction de la taille des organismes (allométrie) et de la fréquence du forçage environnemental (Legendre, 1985).

L'évaluation des effets des perturbations sur la dynamique phytoplanctonique en milieu estuarien a notamment conduit Levasseur et al. (1984) à mettre en évidence une véritable hiérarchisation des processus physiques dans le contrôle des successions phytoplanctoniques. Ainsi, l'hydrodynamique n'interviendrait plus simplement comme générateur des successions phytoplanctoniques et la déplétion en sels nutritifs comme moteur de ces successions, mais les fréquences relatives de variabilité des différents facteurs orienteraient le sens de la succession. La fréquence de déstabilisation sélectionne le taux de croissance des cellules à travers la mise à disposition d'un stock de nutriments, l'éclairement lumineux moyen dans la zone de mélange détermine la présence ou l'absence des formes non motiles comme les diatomées et, finalement, la température, contrôle les conditions pour une activité métabolique optimale (nombre de taxons flagellés et succession entre diatomées).

L'intervention hiérarchisée des diverses variables du forçage hydroclimatique impose les réponses adaptatives du phytoplancton aux différentes échelles de l'espace et du temps.

Le spectre de forçage hydrodynamique, en premier lieu, détermine et oriente l'évolution des peuplements planctoniques. Sur cette base, Legendre et Demers (1984) constatent que "ce sont les forces hydrodynamiques qui entraînent les écosystèmes aquatiques, alors que les divers aspects physiques, chimiques et biologiques du milieu sont les agents immédiats qui assurent la transmission de la variabilité hydrodynamique vers les organismes vivants". Selon ces auteurs, les quatre composantes de chaque étude ayant trait au domaine planctonique (forçage physique et réponse biologique ; échelles spatiales et temporelles) ne peuvent être envisagées séparément et le choix de l'une comme système d'étude conditionne obligatoirement la détermination des autres. Legendre et Demers

(1985) décrivent par exemple l'intervention des facteurs physiques en terme de discontinuités spatiales verticales ("*ergoclines*") entre zones par ailleurs homogènes. Ces écotones aquatiques, siège d'une intense activité biologique, définissent ainsi la spatialisation des masses d'eau et génèrent la spatialisation des peuplements phytoplanctoniques au rythme de la fréquence de "stabilisation/déstabilisation" de la colonne d'eau.

Au travers des processus hydrodynamiques, ce sont les fluctuations temporelles de l'environnement qui contrôlent principalement la dynamique phytoplanctonique (Branch et al. 1987) et le devenir des structures spatiales que les algues développent (Owen 1989).

La dimension verticale fut longtemps la seule privilégiée (Cf. Riley 1965), considérant que les processus horizontaux qui peuvent se développer n'exercent sur le plancton qu'un contrôle le plus souvent dispersif et purement mécanique (Demers et al. 1986). L'importance des divers processus de transfert de matières et de particules par les transports advectifs longitudinaux fut pourtant largement reconnue (LeFèvre 1986, Trimbee et Harris 1984, Pàdisak et al. 1988, Huzzey et al. 1990). Et, selon Mackas et al. (1985), en zones turbulentes, et notamment dans les régions peu profondes, l'étude de l'évolution des structures phytoplanctoniques doit se faire en référence aux processus hydrodynamiques qui se développent tant verticalement que longitudinalement, et à l'interaction de ces processus avec la bathymétrie.

La classification des échelles spatiales et temporelles en regard des organismes considérés est abordée avec pertinence en considérant l'importance de l'organisation hiérarchique des processus qui structurent le fonctionnement des écosystèmes. LE SOUS-SYSTEME PHYSIQUE ETANT A LA BASE DE CETTE STRUCTURATION. En ce sens, Allen et Starr (1982, in Harris 1986) regroupent les organismes en "*holons*" : "*the representation of an entity as a two way window through which the environment influences the parts, through which the parts communicate as a unit to the rest of the universe*". Cette hiérarchisation des processus et des réponses biologiques offre un cadre simplificateur approprié à la modélisation écologique en particulier du fait de l'existence de propriétés statistiques émergentes particulières à chaque niveau de transfert de variance (Mackas et al. 1985).

Selon Amanieu et al. (1989), cette structuration du système d'étude ne doit pas se limiter à un cadre conceptuel de réflexion mais susciter de la part des observateurs une véritable réflexion quant au choix des critères à retenir pour la stratification de leur échantillonnage de manière à appréhender au mieux les gammes de variabilité effectives et dominantes dans le système étudié (Legendre et al., 1989). Une telle approche a été menée avec succès pour l'étude des relations non linéaires complexes liant le recrutement des

petits pélagiques dans les upwellings (Cury et Roy 1989), ou pour l'étude de la dynamique phytoplanctonique en lagune (Millet et Cecchi 1992).

L'écosystème constitue un niveau d'organisation distinct et important du fait des interactions complexes entre les diverses communautés qui le composent. L'étude de l'écosystème ne peut donc se dissocier de l'étude des diverses communautés qui l'animent. Mais les propriétés systémiques sont détruites dès lors que le système est séparé - physiquement ou théoriquement - en éléments isolés.

L'objectif principal de la hiérarchisation est dès lors de donner un cadre conceptuel (et opérationnel) qui permette d'identifier une structuration du système en niveaux d'organisations homogènes et réalistes, caractérisables globalement par des propriétés émergentes fonctionnelles.

Conclusions

Les estuaires sont des milieux hétérogènes, changeants et soumis à de multiples influences, dans l'espace comme dans le temps. Le phytoplancton possède des caractéristiques, au niveau spécifique comme au niveau de la communauté qui lui permettent de s'adapter et d'utiliser cette variabilité. Au spectre des fluctuations de l'environnement se superpose finement un spectre des réponses phytoplanctoniques.

L'hétérogénéité de la répartition spatiale des algues ("patches") est principalement contrôlée par la variabilité temporelle du statut hydrodynamique des masses d'eau (Owen 1989). Et, selon Smayda (1980), au sein d'une masse d'eau, le devenir d'un assemblage est contrôlé, au rythme des fluctuations hydrodynamiques, par le *succès du peuplement autochtone (processus successional)* et par *l'importation et la sélection de peuplements allochtones (processus séquentiel)*.

Les écosystèmes sont des systèmes hiérarchisés composés de multiples niveaux d'organisation, leur couplage spatio-temporel se faisant sous forme de flux de matière et d'énergie. Dans une optique de description du fonctionnement d'un écosystème, ces flux constitueront les propriétés émergentes de chacun des niveaux considérés. Pour le phytoplancton, la biomasse, la diversité, le spectre de taille peuvent être considérées comme de telles propriétés émergentes, caractéristiques qui intègrent les fluctuations de l'environnement, et dont les variations sont *directement tributaires* du statut hydrodynamique évolutif des diverses masses d'eau. Le phytoplancton, premier maillon

biologique et composante essentielle à la base de la chaîne trophique, rendra compte, au travers de l'évolution quantifiée de ses propriétés émergentes, de la nature même des processus fondamentaux qui, à grande échelle, animent l'écosystème.

II. PROTOCOLES D'ECHANTILLONNAGE

Comme nous l'avons précisé dans le préambule de ce chapitre, nos interventions sur le terrain se sont succédées en deux phases distinctes, mais complémentaires :

- d'abord une phase préliminaire et exploratoire de description des caractéristiques hydrobioclimatiques de l'ensemble de la zone soumise à l'influence du barrage de Diama,
- puis, une phase d'investigations plus intensives, à l'échelle de l'estuaire du fleuve, ciblées sur l'étude du fonctionnement de cet écosystème fortement anthropisé au travers des propriétés émergentes d'un maillon trophique, le phytoplancton.

Nous décrirons tout d'abord les stratégies d'échantillonnage mises en oeuvre, puis les méthodologies analytiques utilisées seront présentées et commentées.

II.1 STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE

II.1.1 Etude de la saisonnalité hydrobioclimatique

Face à la carence en information relative au phytoplancton et aux nouvelles conditions de milieu, tant à l'amont qu'à l'aval du barrage de Diama, notre première approche s'est donc délibérément voulue descriptive. L'objectif était d'identifier sur un cycle annuel la dynamique des principales variables fonctionnelles des milieux nouvellement constitués, grâce à un réseau de stations régulièrement échantillonnées.

Des contraintes diverses, tant scientifiques (problématique indéfinie, pertinence des pas de temps et d'espace à privilégier en regard des processus attendus, etc...) que logistiques et techniques (éloignement et taille de la région étudiée, absence d'embarcation, capacités d'analyse des échantillons récoltés, etc...) ont influé sur la détermination de la stratégie adoptée.

Cette phase d'étude exploratoire s'est articulée autour de différentes interventions.

- Une vingtaine de campagnes d'échantillonnage (tab. 2.1) ont été menées en diverses stations réparties depuis Saint-Louis jusqu'à Podor (fig. 1.1) et visitées toutes les trois semaines environ. L'échelle de résolution adoptée avait pour objectif de caractériser la saisonnalité de l'hydrobioclimat, en référence à la saisonnalité hydrologique, pour l'ensemble de cette vaste zone d'étude.

- Un suivi journalier de la salinité et de la température de surface dans le fleuve et en mer à Saint-Louis a été mis en place, avec pour objectif la description de l'impact de l'édification du barrage sur les processus de salinisation de l'estuaire, en référence aux chroniques hydrologiques acquises par le CRODT avant la construction de l'ouvrage.

Date	Numéro	Date	Numéro
06-09/04/88	1	20-22/12/88	11
26-28/04/ "	2	24-26/01/89	12
17-20/05/ "	3	13-15/02/ "	13
21-23/06/ "	4	06-08/03/ "	14
18-20/07/ "	5	18-20/04/ "	15
10-12/08/ "	6	23-24/05/ "	16
07-08/09/ "	7	20-21/06/ "	17
26-27/09/ "	8	18-19/07/ "	18
18-19/10/ "	9	14-18/08/ "	19
15-16/11/88	10	07-08/09/89	20

Tab. 2.1 : Dates et numéros des campagnes menées sur l'ensemble de la zone d'influence du barrage de Diama lors de la phase d'échantillonnage exploratoire de mai 1988 à août 1989.

STATION	pK (km)	Mode	Vertical
Gandiole	5	rive	-
Saint-Louis	22	quai	-
Diama	49	barrage	oui
Djeuss	49	pont	-
Gorom	58	barrage	-
Djoudj	77	"	-
Débi	85	St. pompage	-
Croco.	101	barrage	-
Diaouar	119	St. pompage	-
Rong	129	Pirogue	oui
Pompage Gorom	132	barrage	-
Richard-Toll	163	Pirogue	oui
Dagana	197	pirogue	oui
Doué	299	rive	-
Podor	289	pirogue	oui

Tab. 2.2 : Stations retenues lors de l'échantillonnage exploratoire de mai 1988 à août 1989 : la distance à l'océan, le mode de récolte des échantillons et la possibilité d'y effectuer un profil vertical sont indiqués.

Pour la réalisation de cette phase exploratoire d'échantillonnage, une grille de stations (tab. 2.2) a été définie en avril 1988. Les stations ont été sélectionnées en fonction de l'accessibilité du fleuve : pont-barrage, station de pompage, ou présence d'un village (possibilité d'y louer une pirogue) .

Finalement, les stations retenues pour la description de l'évolution des caractéristiques hydrobioclimatiques furent celles de Diama (amont et aval), Richard-Toll et Podor, seules stations échantillonnées systématiquement lors de chacune des campagnes.

II.1.2. Etude du fonctionnement de l'estuaire

Cette seconde phase d'investigations, conduite à l'échelle de l'estuaire vise à une approche concertée des processus biologiques et hydrodynamiques qui animent cet écosystème désormais fortement anthropisé. L'étude du fonctionnement de l'écosystème est ainsi étudié au travers des propriétés émergentes d'un maillon trophique, le phytoplancton, en relation avec la variabilité spatiale et temporelle du statut hydrodynamique des masses d'eau. Les différentes stratégies mises en oeuvre pour la réalisation de cette étude, à différentes échelles spatio-temporelles, sont illustrées sur la figure 2.2.

Deux approches se sont succédées.

La première approche, menée durant la phase d'échantillonnage exploratoire, visait à la description de la spécificité de l'hydroclimat estuarien après aménagement. Outre l'approche de la saisonnalité hydroclimatique et hydrologique au travers des échantillonnages évoqués précédemment, quatre campagnes longitudinales ont été conduites entre l'embouchure du fleuve et la barrage de Diama (fig. 1.2 et 2.2) de manière à quantifier le phénomène de salinisation de l'estuaire et son impact sur la nature et la dynamique des peuplements phytoplanctoniques.

Le rôle des lagunes tributaires de l'estuaire (rive gauche en aval de Saint-Louis, fig. 1.2 et 2.2) a par ailleurs été évalué lors d'une campagne de mesure d'une journée dans la principale d'entre elles.

Les campagnes longitudinales menées dans l'estuaire ainsi que le suivi effectué dans la principale lagune tribulaire connexe à l'estuaire furent effectuées avec l'embarcation de la DOPM (Division de l'Océanographie et des Pêches Maritimes) de Saint-Louis. Lors de ces suivis longitudinaux, une dizaine de stations furent échantillonnées verticalement dans l'objectif de saisir au mieux la variabilité longitudinale et verticale générée par l'intrusion saline.

Dans la seconde phase, nous avons focalisé particulièrement notre attention sur la dynamique à court terme des descripteurs physiques et biologiques. L'étude fut ainsi réalisée suivant trois volets.

- Poursuite des prélèvements hydrologiques journaliers à Saint-Louis et Gandiole par des enquêteurs locaux. Les prélèvements furent effectués tous les matins sans tenir compte de la position du cycle de marée, en mer et dans le fleuve à Saint-Louis, dans le fleuve seulement à Gandiole.

- Suivi hebdomadaire et systématique de trois stations (Diama, Saint-Louis, Gandiole). En chaque station, un profil vertical de température et salinité fut effectué et la profondeur de disparition d'un disque de Secchi fut notée. Suivant la cline observée, de 2 (surface et fond) à 4 (deux intermédiaires) échantillons furent récoltés sur la colonne d'eau.

- Suivi des caractéristiques de la colonne d'eau sur plusieurs cycles de marée consécutifs en une station (Saint-Louis) lors de deux campagnes couplées hydrodynamique-phytoplancton en deux situations distinctes. La station fut occupée entre trois et quatre jours successifs (soit environ 6 à 7 cycles de marée) durant lesquelles trois courantomètres enregistreurs Aanderaa furent immergés à cette même station en trois profondeurs. La température, la conductivité, la direction et la vitesse du courant furent ainsi enregistrées en continu aux différentes profondeurs pendant toute la durée des échantillonnages. Des prélèvements d'eau furent effectués toutes les quatre heures aux trois profondeurs d'immersion des courantomètres pour le dosage ultérieur des sels nutritifs et la caractérisation des peuplements phytoplanctoniques.

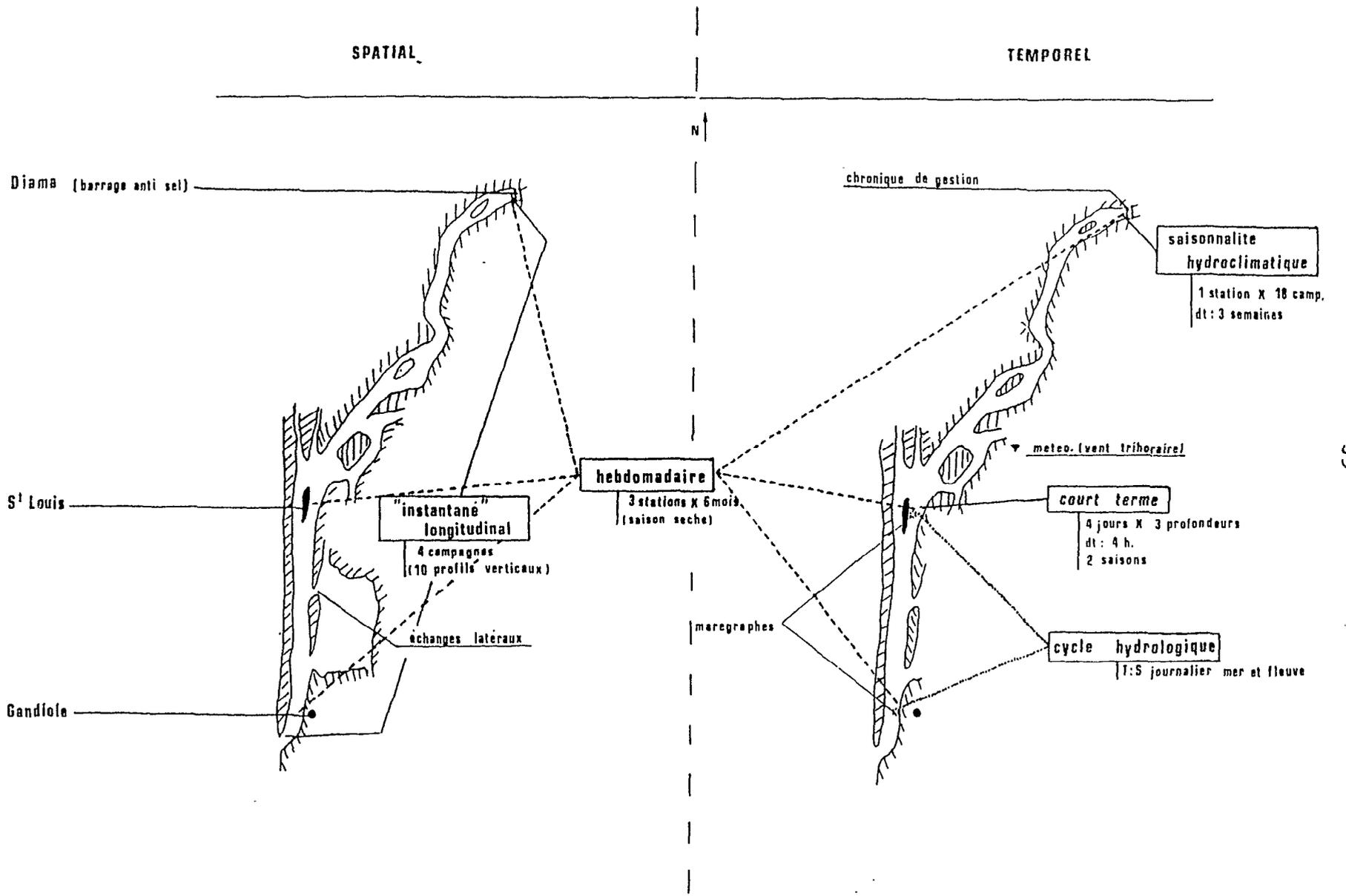


Figure 2.2: Représentation schématique des diverses opérations d'échantillonnage menées sur l'estuaire du fleuve Sénégal.

échantillonnage, matériel et méthodes

II.2. MODES DE RECOLTE ET D'ANALYSE DES ECHANTILLONS

En chaque station furent mesurées in situ la température, la conductivité et la profondeur de disparition d'un disque de Secchi blanc (30 cm de diamètre). Parallèlement, des échantillons d'eau furent récoltés en différentes profondeurs de la colonne d'eau à l'aide d'une bouteille Niskin de 1,7 litre. Lors de chaque prise d'eau, deux fractions (50 à 250 cm³) du prélèvement étaient immédiatement filtrés sur filtres Whatman GF/C pour le dosage ultérieur de la chlorophylle. Le dosage a été effectué après extraction au méthanol à 95%, puis mesure de la fluorescence de l'extrait au fluorimètre (Turner 111) suivant les recommandations de Holm-Hansen et Riemann (1978). Aucune correction pour les phaeopigments n'a été apportée, et la moyenne des deux dosages a été retenue (voir ANNEXE II).

Une troisième filtration (50 à 250 cm³) était faite sur filtre Whatman GF/C préalablement séché à l'étuve (105°C pendant 1 heure), laissé quelques heures au dessiccateur puis pesé. De retour au laboratoire, le filtre était de nouveau déshydraté puis pesé suivant le même protocole dans le but d'estimer la charge en Matières En Suspension (MES).

Le filtrat recueilli était empoisonné au chloroforme et stocké à l'obscurité dans des flacons en plastique suivant les recommandations de Golterman et al. (1978). Lors de la première phase d'échantillonnage, l'analyse des sels nutritifs a été faite manuellement à l'aide d'un spectrophotomètre Bausch et Lomb 2000. Les techniques d'analyses utilisées furent reprises de Strickland et Parsons (1972), Golterman et al. (1978), Grasshoff et al (1983), Aminot et Chaussepied (1983) et Gaugush et Heath (1984). Lors de la deuxième série de campagnes, les analyses ont été faites à l'aide d'un Autoanalyseur Technicon II. Les manifolds utilisés ont été réalisés à partir des travaux de Treguer et Le Corre (1974) et de Oudot et Montel (1988). (voir l'ANNEXE I pour le détail des méthodologies mises en oeuvre, et l'ANNEXE III pour une analyse bibliographique relative à la méthodologie de dosage du phosphore.)

La salinité des échantillons prélevés dans l'estuaire (suivi hydrologique journalier à Saint-Louis et Gandiole, profils longitudinaux, échantillonnage hebdomadaire et à court terme) fut mesurée au laboratoire à l'aide d'un salinomètre digital Tsunami Seiki (TSK E202) étalonné avec des ampoules d'eau de mer normale diffusées par Ocean Scientific Ltd(*).

(*) Ocean Scientific Ltd., Brook road, Wormley, Godalming, Surrey GU8 5UB, R.U. ; Notons que cette procédure d'étalonnage (rassurantel) ne correspond pas à la norme UNESCO.

Les échantillons d'eau non filtrée étaient conservés dans des flacons en verre bouchés. La salinité fut d'autre part estimée à partir des mesures de température et de conductivité in situ (courantomètres enregistreurs Anderaa) à l'aide des équations préconisées par l'Unesco (1984).

Par ailleurs, une fraction du prélèvement était immédiatement fixée au lugol (iodure d'iode) pour son observation ultérieure au microscope inversé suivant la méthode d'Utermöhl, dans le but d'identifier les différents taxons présents et d'en estimer quantitativement l'importance.

II.3. COMMENTAIRES

Dans ce paragraphe, les diverses méthodologies analytiques mises en oeuvre (tab. 2.3) seront plus ou moins brièvement discutées et commentées.

DESCRIPTEUR	SYMBOLE	UNITE
Chlorophylle	Chlo	$\mu \text{ g.l}^{-1}$
Nitrates + Nitrites	N	$\mu \text{ mole.l}^{-1}$
Phosphore réactif dissous	P	$\mu \text{ mole.l}^{-1}$
Silicates	Si	$\mu \text{ mole.l}^{-1}$
Matières en suspension	MES	mg.l^{-1}
Disparition du disque de Secchi	dS	cm
Conductivité à 25 °C.	C25	ms.cm^{-1}
Température	T	°C.
Salinité	S	- (*)

Tab. 2.3 : Principaux descripteurs de l'environnement mesurés ou dosés. Symboles et unités utilisés.

(*) *Suivant les recommandations de l'UNESCO (1984), les salinités sont exprimées sans unité.*

II.3.1. Descripteurs biologiques

La dynamique phytoplanctonique a été étudiée au travers de deux types de descripteurs : la biomasse chlorophyllienne et les observations et comptages effectués au microscope inversé.

II.3.1.a. De la chlorophylle ...

L'estimation de la teneur en chlorophylle constitue vraisemblablement la mesure la plus simple et la plus accessible de la biomasse phytoplanctonique. Dans une logique d'étude de fonctionnement d'un écosystème, l'estimation de la teneur en chlorophylle fournit une indication globale et intégratrice des réponses de la communauté phytoplanctonique aux fluctuations de son environnement (Harris 1986). En particulier, les variations de la teneur en chlorophylle rendent compte de façon synthétique des nombreuses variations individuelles (spécifiques) des multiples taxons qui composent le peuplement. L'évolution de la biomasse est lissée par rapport aux fluctuations d'abondance de ces divers taxons, et sa gamme de fluctuations est de ce fait plus faible.

Par ailleurs, en raison de son caractère global (somme des processus de croissance exponentiels des multiples taxons présents), la distribution des valeurs de chlorophylle n'est généralement pas gaussienne, et l'étude statistique des fluctuations de la chlorophylle requière le plus souvent une transformation Lognormale de ses valeurs (voir conclusion du chap. IV).

L'information recueillie par la mesure de la biomasse chlorophyllienne, certes globale, demeure toutefois "minimale" (somme d'une multitude d'interventions spécifiques que l'on ignore), et il y a tout à gagner à envisager des méthodologies plus fines (mais guère plus contraignantes une fois calibrées) d'estimation de la teneur globale et de l'abondance relative des divers pigments photosynthétiques au sein du peuplement considéré (Cf. Yentsch et Phinney 1985, Phinney et Yentsch 1985, Jarry et al. 1990). De précieuses indications "*ataxinomiques*" sur la composition pigmentaire, et donc floristique, du peuplement concerné sont ainsi accessibles, qui ne réclament pas les laborieuses, méticuleuses, et, souvent incertaines, études faites au microscope. Une introduction à ces techniques est proposée à la fin de l'ANNEXE II où est présentée une analyse bibliographique destinée à justifier la méthodologie expérimentale que nous avons utilisée pour le dosage de la chlorophylle a, en passant en revue les divers éléments susceptibles de notoirement influencer sur la qualité et la signification des mesures effectuées.

II.3.1.b. Observations microscopiques.

La stratégie de récolte, puis d'analyse des échantillons destinés à la caractérisation taxinomique des peuplements phytoplanctoniques est intimement tributaire des objectifs fixés. Une description exhaustive de la flore (biogéographie, calcul des indices de diversité) ne requière pas le même type d'investigations qu'une diagnose écologique (abondances relatives des diverses familles) ou qu'une estimation de la biomasse (nombre et taille des cellules) (Unesco 1974).

Dans le cadre de l'étude d'environnement que constitue notre intervention sur l'estuaire du fleuve Sénégal, il s'agit, au travers de l'observation d'indicateurs biologiques (caractéristiques taxinomiques des peuplements de phytoplancton, notamment) de venir étayer les hypothèses de fonctionnement de l'écosystème émises par ailleurs. La discrimination d'assemblages différenciés et l'observation de leur évolution constituent alors l'objectif principal des analyses effectuées.

Récolte des échantillons.

Selon l'Unesco (1974), dans de telles circonstances, il importe de collecter les formes abondantes des diverses gammes de taille, ainsi que les cellules rares, généralement de grandes tailles, et qui, du fait de leurs dimensions, contribuent significativement à la biomasse totale (voir Harris et al. 1987). Ces cellules rares, d'autre part, sont particulièrement importantes pour le devenir des communautés phytoplanctoniques car ce sont fréquemment elles qui permettent le réajustement de la structure de la communauté lorsque celle-ci est soumise à une perturbation de forte amplitude (intense et/ou durable).

Dans notre cas, la collecte des échantillons a été effectuée à l'aide d'une bouteille à prélèvement de faible volume (1,7 l), ce qui a donc tendance à favoriser l'abondance relative des espèces les plus courantes, et à exclure ou à négliger les espèces les plus rares.

La collecte d'un faible volume s'accompagne d'un biais dans l'estimation de l'importance des taxons répartis de manière très hétérogène dans de grands volumes d'eau. A l'inverse, les dimensions de la bouteille de prélèvement utilisée (70 cm de longueur) sont suffisantes pour masquer l'hétérogénéité spatiales liées aux microrépartitions des algues. L'existence d'une hétérogénéité spatiale à très petite échelle (quelques centimètres) a en effet illustrée, et attribuée soit à des mécanismes endogènes (phototropisme, rhéotropisme,

chémotropisme, voir Richardson et al. 1988), soit à des processus exogènes d'ordre purement physique (transport par microdiffusion, voir Mitchell et al. 1990). Comme ces auteurs le signalent, ces microrépartitions sont fortement lissées au moment de l'échantillonnage. Elles n'auront de plus fréquemment qu'une importance "anecdotique" à l'échelle du fonctionnement global de l'écosystème, en regard de la spatialisation des peuplements à large échelle que l'hétérogénéité environnementale peut induire.

Des phénomènes d'accumulation importants peuvent d'autre part se produire à l'interface eau-atmosphère du fait des propriétés physiques particulières qui s'y développent et des processus chimiques et biologiques qui leur sont associés. Suivant les recommandations de l'Unesco (1974), les échantillons des horizons superficiels ont de fait été récoltés en sub-surface (0,5 à 1 m) pour nous affranchir des biais importants que les phénomènes superficiels locaux peuvent provoquer.

Conservateur.

Les échantillons collectés, enfermés dans des flacons en verre (pour éviter la dissolution des squelettes siliceux les plus fragiles), ont été fixés avec du lugol (vraisemblablement le conservateur le plus largement utilisé), tel que l'Unesco (1974) le préconise. Son utilisation est élémentaire : quelques gouttes dans l'échantillon avant son stockage à l'obscurité ; des conservations de longue durée ont ainsi été effectuées par de nombreux auteurs, sous réserve d'ajout régulier de lugol dès atténuation de la coloration.

Il n'existe toutefois pas de conservateur parfait, i.e. qui autorise simultanément la conservation correcte des péridiniens (enveloppe cellulosique), des flagellés (fragiles), et des organismes calcifiés (coccolithophorides) ; l'Unesco (1974) préconise ainsi indifféremment l'utilisation du lugol ou du formaldéhyde (formaline).

Quel que soit le conservateur utilisé, des sous-estimations parfois très importantes de l'abondance des cellules de petites tailles (notamment $< 5 \mu\text{m}$) ont été fréquemment évoquées (Reid 1983, Hewes et al. 1984). Selon Klein-Breteler (1985), plus de 40% de la fraction nanoplanctonique d'un échantillon peut être éliminée dans les 24 heures suivant l'ajout du fixateur.

La conservation des algues développant des structures coloniales constitue par ailleurs un autre problème récurrent (Sournia 1982), du fait de la fréquente dislocation des structures coloniales dès l'ajout du conservateur comme l'illustrent Franck et Landman (1988). Il semblerait que l'introduction délicate de l'échantillon collecté dans un flacon où se trouve déjà le conservateur (et non l'inverse) puisse limiter de tels effets.

De manière générale, sous réserve du devenir des cellules de petites tailles, le lugol paraît être le conservateur le plus performant : son ajout favorise la sédimentation des algues - notamment des cyanophycées -, et la coloration des cellules qu'il provoque facilite les déterminations (Frisoni 1984).

Concentration des algues.

Après homogénéisation délicate de l'échantillon, les algues ont été concentrées par sédimentation (durant 24^H) avant leur observation au microscope inversé suivant la méthode d'Uthermöhl.

La concentration par centrifugation a été écartée du fait des risques de bris des cellules ou de leur ornementation, et des pertes potentielles lors du transfert des algues vers la lamelle d'observation. La technique proposée par Hewes et Holm-Hansen (1983)⁽¹⁾ qui concentrent les algues par filtration (d'où la sous estimation accrue des cellules les plus petites, voir annexe II), est toutefois à souligner car elle permet d'obtenir des montages permanents.

La qualité de la sédimentation a été estimée à plusieurs reprises par l'observation du surnageant. De rares cellules demeurent en suspension après 24^H (petites diatomées centriques du genre Cyclotella, nanoplancton indéterminé), et les effectifs recensés étaient toujours très inférieurs (de l'ordre de 2 à 3%) aux dénombrements effectués sur la lamelle de sédimentation ; les biais liés à la non-sédimentation des algues ont été considérés négligeables.

En routine, de 5 à 25 cc au maximum ont été mis à sédimenter, pour limiter au maximum le masquage des cellules par les particules inorganiques diverses en suspension. Lorsque les charges particulières étaient très élevées, différents essais de sédimentation sur des durées moins longues ont été effectués, sans donner de résultats probants : particules fines et phytoplancton coulant apparemment à des vitesses peu différentes ; les échantillons ont alors été fréquemment dilués jusqu'à ce que la préparation devienne "lisible" (dilution jusqu'au centième durant la crue!).

Comptages.

La détermination puis le comptage des algues ont été faits, suivant la taille des cellules, aux grossissements 100, 250 et 400. Selon Sandgren et Robinson (1984), la totalité de la lamelle de sédimentation doit être observée et comptée pour s'affranchir des effets de

⁽¹⁾Les cellules sont concentrées (avant ou après fixation) par filtration sur la surface lisse d'un filtre en polycarbonate. La filtration est poursuivie jusqu'à ce que demeure une fine lame d'eau sur le filtre. Celui-ci est alors recouvert d'une lamelle et brusquement congelé. Une fois pris, le filtre est ôté, et un gel glyciné est appliqué pour fixer l'échantillon.

parois qui ont tendance à augmenter la concentration en algues sur les bordures de la lamelle. Selon l'Unesco (1974), pourtant, le comptage d'un ou plusieurs transects parallèles donne des résultats satisfaisants. Hewes et al. (1984) n'ont d'autre part pas trouvé de différences significatives entre des comptages systématiques effectués sur des transects, et l'observation de champs tirés au hasard sur la lamelle. Nous nous sommes appuyés sur ces résultats pour pratiquer une analyse systématique sur deux transects, les comptages étant effectués à des grossissements différents suivant la taille des cellules (x400 pour le nanoplancton).

Nous n'avons pas fait d'estimation systématique de la précision et de la reproductibilité de nos comptages. Pour chaque préparation, deux diamètres étaient en général comptés et la somme des abondances obtenues a été considérée. En quelques occasions, des répliques ont été faites lorsque le même échantillon a été observé après la mise en sédimentation de volumes différents. Le nombre de taxons n'était pas affecté, tandis que le nombre d'individus par taxons étaient, lui, très évolutif. Les fréquences relatives des grandes entités taxinomiques (familles) étaient moins affectées, avec des fluctuations de ± 5 à 10% suivant les taxons. En règle générale, la précision est essentiellement tributaire du nombre d'individus comptés ($\pm 10\%$ par centaine d'algues $> 10 \mu\text{m}$ selon Oviatt et al. 1989) et de la facilité de détermination, l'expérience de l'observateur étant déterminante. Dans la suite du texte, nous raisonnerons essentiellement sur les fréquences relatives de ces grandes entités taxinomiques séparées suivant les cas en deux classes de taille.

Déterminations.

Les déterminations que nous avons effectuées reposent sur l'observation en lumière transmise de la morphologie des organismes. Nous ne disposons pas de montage permettant de travailler en contraste de phase bien que cette technique soit largement utilisée et recommandée. Nous avons fréquemment utilisé une "astuce" (soufflée par B. Delesalle) qui consiste à poser une petite pièce de monnaie sur la lamelle d'observation, puis à observer les cellules qui sont positionnées à la lisière de l'ombre créée par cet objet. La lumière y est plus diffuse, et certains détails fins de la morphologie cellulaire sont ainsi discernables.

L'identification des algues observées demeure (évidemment) le principal problème à la description de la structure des peuplements de phytoplancton en microscopie classique. Kalff et Knoechel (1978) ont ainsi illustré les écarts parfois importants que l'observation d'un même peuplement par des spécialistes différents peut engendrer : l'étude du phytoplancton du lac Erken, par exemple, effectuée faite par un environnementaliste s'appuyait sur la

discrimination de 151 taxons différents, tandis qu'une analyse systématique réalisée par un taxinomiste révélait la présence de 440 espèces!

Nous avons appuyé nos investigations sur plusieurs ouvrages relatifs au phytoplancton marin (Trégouboff et Rose 1957, Cupp 1977, Wood 1953, Sournia 1968, 1986, Ricard 1987, Chrétiennot-Dinet 1990) et continental (Bourrelly 1968, 1970, 1972, Germain 1981, Iltis 1980). En milieu estuarien, on ne trouvera cependant que fort peu de taxons continentaux, ceux-ci pouvant éventuellement y subsister temporairement, mais sans y croître (Oviatt et al. 1989). Une mortalité massive des algues continentales est généralement observée dès leur advection dans les eaux salées (Cadée 1978, Morris et al. 1978), principalement du fait du choc osmotique brutal qu'elles y subissent.

L'essentiel des identifications a donc été fait en référence aux manuels relatifs au phytoplancton marin. Le plus souvent, cependant, l'iconographie est superbe (voir notamment Sournia 1986, Ricard 1987, Chrétiennot-Dinet 1990), mais constituée essentiellement de photographies prises en microscopie électronique qui révèlent des détails structuraux essentiels, puisque la taxinomie repose sur leur observation, mais que l'on ne voit jamais en microscopie classique...

A de rares exceptions près, les déterminations ne sont basées que sur des critères purement morphologiques, et la précision du diagnostique est tout autant liée à la taille des cellules qu'à l'expérience de l'observateur ; expérience à coup sûr frustrante, parfois désespérante....

Diagnoses.

Sur le tableau 2.4 figurent les différentes classes d'algues susceptibles d'être rencontrées en milieu marin. Bien que ces treize classes d'algues aient des abondances relatives très variables, elles présentent toutes dans l'absolu un même intérêt : l'ubiquité ou la dominance d'une de ces classes est tout aussi informative que l'absence d'une des autres classes (Sournia 1982).

Neuf de ces treize classes sont constituées d'organismes flagellés (voir fig. 2.3), dont avons évoqué précédemment le devenir incertain lors de la conservation (déformation). Du fait de leur fréquente petite taille, ces organismes seront en outre très difficiles à déterminer, l'un des caractères principaux de la diagnose taxinomique reposant sur les caractéristiques du ou des flagelles (nombre, emplacement, forme, longueur, orientation, ramifications,...).

Algal classes	Cell covering	Flagella*	Ejectile bodies	Representation in marine plankton
Bacillariophyceae (diatoms)	Siliceous	o	o	Very common; often dominant
Chloromonadophyceae	None	+ or o	+	Minor (local blooms omitted)
Chlorophyceae (green algae)	None, or organic	+ or o	o	Minor (higher in brackish waters)
Chrysophyceae (incl. silicoflagellates)	Siliceous or calcareous or cellulosic or none	+	ε	Not very common; rarely if ever dominant
Cryptophyceae	Organic	+	+	Rather minor although rather common
Cyanophyceae (blue-green algae)	Organic	o	o	Controversial (local blooms omitted)
Dinophyceae (dinoflagellates)	Organic ± cellulosic plates	+	+	Very common; sometimes dominant
Euglenophyceae	Organic	+ or o	ε	Not common although locally abundant
Eustigmatophyceae	?	o	?	Usually negligible
Prasinophyceae	Organic scales or an organic wall	+ or o	+ or o	Frequent although rarely dominant
Prymnesiophyceae = Haptophyceae (incl. coccolithophorids)	Organic scales ± calcareous scales	+	o	Common, sometimes dominant
Rhodophyceae (red algae)	None or cellulosic or other	o	o	Exceptional
Xanthophyceae	Cellulosic and (sometimes) siliceous	+ or o	o	Usually negligible

+, present; o, absent; ε, rare or questionable.

* Gametes and spores omitted.

Tab. 2.4 : Caractéristiques des principaux taxons phytoplanctoniques rencontrés en milieu marin (tiré de Sournia 1982).

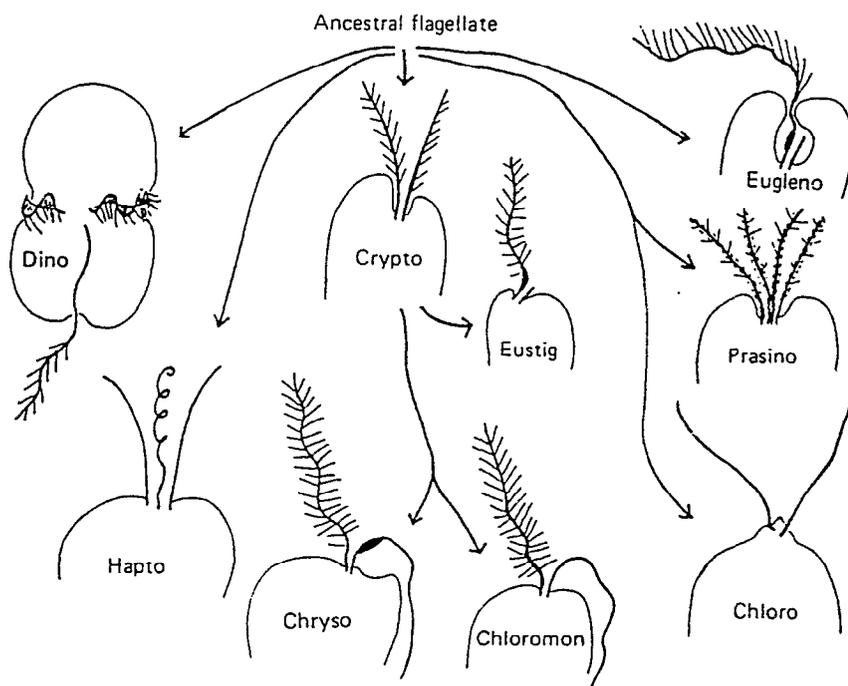


Figure 2.3 : Types de flagelles possédés par les diverses classes du phytoplancton marin (tiré de Sournia 1982). (remplacer Hapto. par Prymnesiophyceae)

En l'absence de caractères structuraux (position des chloroplastes pour les chloro- ou cryptophycées par exemple), ou morphologiques ("thèque" des dinoflagellés) évidents, ces organismes seront le plus souvent non discriminés. Nous regrouperons ainsi sous un vaste taxon, le **nanoplancton**, l'ensemble des organismes unicellulaires de petites tailles (<10-15 μm) et/ou sans statut taxinomique précis.

La discrimination des **dinoflagellés** repose essentiellement sur leur morphologie caractéristique (voir fig. 2.4), ce qui permet, pour les plus gros représentants de cette classe (*Ceratium* par exemple) d'affiner les déterminations. Dans nombre de cas toutefois (i.e. pour la majorité des taxons observés), une détermination au niveau générique requière l'observation minutieuse de l'enveloppe organique ("*amphiesma*") de ces organismes et du détail de l'agencement des diverses plaques cellulosesiques qui la constituent.

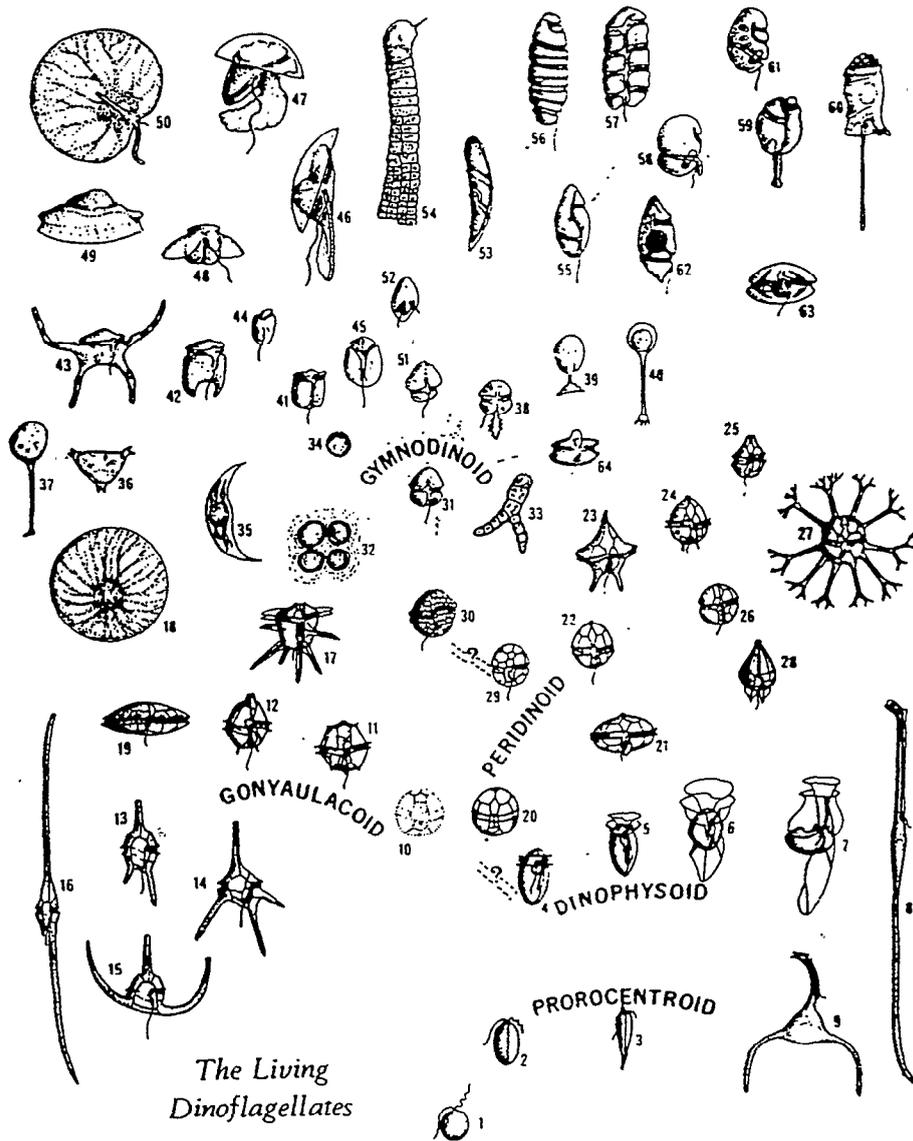


Figure 2.4 : Représentation schématique des divers types morphologiques que présentent les dinoflagellés (tiré de Sournia 1986).

Très souvent déformés par le conservateur, qui a toutefois l'avantage de colorer ces algues de manière caractéristique, en général de faible taille, les péridiniens se verront attribuer un statut taxinomique qui restera dans le meilleur des cas limité au niveau de l'ordre, les détails structuraux de l'amphiesma étant inaccessibles en microscopie classique. En pratique, nous distinguerons le plus souvent deux sous-classes, les micro-péridiniens (taille < 15-20 μm), et les autres.

Fréquemment de taille honorable (>20 μm), enveloppées d'une enveloppe siliceuse rigide et relativement robuste, les **diatomées** possèdent une morphologie caractéristique. Du fait de leur symétrie structurale, la distinction entre diatomées pennées et centriques est le plus souvent aisée. Comme pour les dinoflagellés, seule l'observation de détails structuraux fins (stries, ponctuation, ornementation diverses, présence et position du raphé, etc...) autorise à une diagnose au niveau générique. Là encore, ces détails sont le plus souvent inaccessibles en microscopie de routine.

Pour cette classe d'algues, nous considérerons donc d'une part les diatomées centriques et, d'autre part, les diatomées pennées séparées en deux classes de taille.

Conclusions relatives à l'étude des descripteurs biologiques.

L'étude du phytoplancton au travers de descripteurs globaux (tel la chlorophylle) permet une approche simple, rapide et efficace de sa dynamique. Les variations de la concentration en chlorophylle, dans l'espace et dans le temps, sont à relier soit à des modifications de la structure de la communauté (succession au sein d'un peuplement autochtone ou apport d'un peuplement allochtone ; "*successional/sequential pathway*", Smayda 1980), soit à des processus de régulation physiologique endogènes. L'observation au microscope des peuplements étudiés, simultanément à l'estimation des teneurs en chlorophylle, permet en ce sens de distinguer les divers processus qui déterminent ses variations.

La taxinomie demeure toutefois un obstacle sévère à la caractérisation rigoureuse des assemblages observés. Le nombre de taxons différenciés, leur fréquence relative, leur abondance constituant des données essentielles, "irremplaçables" selon Hewes et al. (1984), et qu'aucune méthode indirecte ne permet d'appréhender.

A l'échelle de l'estuaire tout entier, et dans l'objectif de discriminer les processus (notamment hydrodynamiques) qui animent son fonctionnement, les données récoltées,

bien qu'entachées d'imprécisions taxinomiques très importantes, apporteront de précieuses informations qui viendront étayer les observations relatives à l'évolution de la biomasse chlorophyllienne. Harris (1986) rappelle que la simple analyse de l'évolution des abondances relatives des diverses familles d'algues, à l'échelle d'un écosystème, permet déjà un diagnostic pertinent. La description typologique d'une échelle de confinement des milieux paraliques méditerranéen repose en partie sur de telles observations (Guélorget et al. 1983, Frisoni 1984).

Il est toutefois évident qu'un gain de précision taxinomique s'accompagnera d'un gain d'information. Ricard (1987) nous rappelle par exemple qu'il existe 140 espèces de Chaetoceros, genre à forte affinité thalassique, réputé relativement ubiquiste et qui développe fréquemment de fortes biomasses. Du fait des exigences écologiques vraisemblablement très diverses de ces multiples espèces, il est très probable qu'une discrimination taxinomique plus précise (infra-générique sinon spécifique) permettrait de conférer aux divers constituants de ce genre une qualité indicatrice plus pertinente que celle d'être un simple traceur d'une influence marine prononcée...

Les algues flagellées de petite taille pose un problème de même nature : huit classes ont en effet été le plus souvent confondues dans un vaste et unique taxon. Même si plusieurs de ces classes sont relativement peu fréquentes en milieu saumâtre (voir tab. 2.4), un effort taxinomique supplémentaire nous paraît cependant nécessaire. Le nanoplancton diffère en effet du microplancton par un grand nombre de ses caractéristiques (voir Malone 1980 et Harris 1986 pour les implications physiologiques, écologiques et évolutives), et requière une attention particulière tant au niveau des moyens de collecte, de conservation que de dénombrement (Sournia 1982). L'observation de l'évolution du simple spectre de taille est déjà une indication précieuse, du fait de ces particularités physiologiques et métaboliques. Toutefois, comme le rappelle Hecky et Kilham (1974), les propriétés physiologiques des algues sont beaucoup plus plastiques que leurs caractéristiques morphologiques, ce qui signifie d'une part que les corrélations qui lient la physiologie des algues à leur taille sont extrêmement évolutives, et d'autre part, que la taille ne saurait être expliquée par un seul facteur de l'environnement (Sournia 1982). Les effets de la prédation et du statut trophique des masses d'eau (Lazzaro 1991, Mazumder et al. 1990) peuvent conduire à la sélection de petites tailles, comme pourraient le faire par ailleurs les effets de la turbulence des masses d'eau (Margalef 1978b, Harris 1986). Nous verrons que dans l'estuaire, une sélection de ces algues de petites tailles de l'aval vers l'amont est systématiquement (et classiquement, Day et al. 1989) observée, et qu'un nanoplancton *indéterminé* domine fréquemment au sein des divers assemblages. L'examen des caractéristiques taxinomiques du nanoplancton peut en ce sens significativement éclairer l'approche de l'environnementaliste, et aider à la hiérarchisation des divers mécanismes

susceptibles de déterminer, d'abord la sélection, puis l'évolution de ces algues nanoplanctoniques.

II.3.2. Descripteurs hydroclimatiques

Les processus métaboliques essentiels qui contrôlent la croissance et la reproduction des algues sont intimement tributaires des caractéristiques physiques (température, éclairage,...) et chimiques (concentrations en sels nutritifs) de l'environnement. En premier lieu, ce seront les caractéristiques physiologiques des algues qui seront reliées à l'évolution de ces descripteurs (voir Morris 1980 ; préface de l'ouvrage). Le statut nutritif des masses d'eau, notamment, qui constitue une composante déterminante de l'hydroclimat mérite une attention particulière.

Comme nous l'avons succinctement évoqué dans le paragraphe I de ce chapitre, la dynamique physiologique, d'une part, et l'évolution des peuplement, d'autre part, processus indissociables, ne s'étudient toutefois pas à la même échelle. La cinétique d'absorption des sels nutritifs, les capacités de régulation mises en oeuvre en réponse aux fluctuations de l'éclairage vont certes conditionner, et pour partie déterminer, la nature des assemblages phytoplanctoniques observés en un endroit donné, à un instant donné. Il apparaît toutefois que ces descripteurs hydroclimatiques, seuls, ne sauraient justifier - et expliquer - l'évolution, dans l'espace et dans le temps, des assemblages phytoplanctoniques (Harris 1986). Le plus souvent, nous le verrons par la suite, le statut nutritif des masses d'eau covarie au rythme de l'évolution du statut hydrodynamique de ces mêmes masses d'eau. Et, en ce sens, à l'échelle d'observation que nous avons privilégiée, la ressource en sels nutritifs ne constituera que rarement une variable explicative de la dynamique phytoplanctonique. Si par exemple la concentration en nitrates est intimement fonction de la salinité, et que la salinité est elle-même expliquée par la distance à la mer et/ou la profondeur, alors, ce seront ces deux descripteurs physiques qui constitueront les véritables variables explicatives. Il ne s'agit cependant pas de nier les évidences! Un upwelling qui ne "remonterait" pas de sels nutritifs vers les horizons superficiels ne justifierait en rien les fortes productivités que l'on y observe ; ce sont bien les sels nutritifs qui justifient cette productivité. Mais une fois que l'on a admis - montré - qu'effectivement la remontée d'eau profonde est associée à un apport de sels nutritifs nouveaux en surface, alors ce ne sont plus ces sels nutritifs qui sont susceptibles d'expliquer convenablement la dynamique phytoplanctonique mais les processus qui déterminent leurs remontées...

En ce sens, l'étude des sels nutritifs est ambiguë, et dépend avant tout des processus auxquels l'observateur s'intéresse. Descripteurs de l'environnement, certes, mais eux mêmes expliqués par d'autres facteurs de l'environnement, par ces fonctions de forçage majeures que sont les mouvements des masses d'eau. Nous verrons là encore que les choses sont complexes : les masses d'eau "agitées" sont plutôt des eaux riches, mais cette richesse dépend de leur fréquence de déstabilisation (Cf. Levasseur et al. 1984) ; c'est donc cette fréquence qui est importante. Par ailleurs, les masses d'eau *durablement* stratifiées sont plutôt oligotrophes, mais le phytoplancton qui s'y développe est-il encore véritablement autotrophes (voir par exemple dans Sournia 1986, le nombre de dinoflagellés dont le statut trophique est mixte ("mixotrophe"), franchement hétérotrophe, ou indéterminé)...

L'environnement ne saurait cependant être décrit sans une présentation de son hydroclimat, et nous commenterons brièvement ci-dessous les diverses méthodologies mises en oeuvre pour ce faire. Le lecteur trouvera à l'**annexe I** le détail des procédures analytiques, et dans l'**annexe II** une analyse bibliographique relative au dosage du phosphore. Une voie récemment explorée d'analyse du phosphore particulaire par fraction de taille y est évoquée qui présente, selon nous, l'intérêt majeur de permettre une quantification des flux de matières, non plus entre une ressource (le phosphore en l'occurrence) et le phytoplancton, mais entre les diverses entités biologiques ("holons") qui constituent l'écosystème.

II.3.2.a. Descripteurs physiques

La température et la salinité sont des descripteurs simples et essentiels. La **SALINITE**, notamment, par son origine le plus souvent unique et ses propriétés conservatrices est un excellent indicateur de l'amplitude et de l'intensité des échanges entre masses d'eau (nous négligerons l'influence des nappes fossiles salées dont l'influence sur les eaux de surface a pourtant été suggérée, Loyer et al. 1986). La collecte simultanée de ces deux paramètres, à fréquence régulière, en divers points de l'espace, permet une identification simple et rapide de l'origine et de la qualité des masses d'eau, au travers de l'établissement de diagrammes T/S d'une part (voir Ivanoff 1975, par exemple), et de l'examen des séries chronologiques de salinité d'autre part.

La majeure partie des données de salinité utilisées dans cette étude a été obtenue à partir d'analyse au salinomètre de laboratoire avec une précision de l'ordre de 5/100^{ème}. Les valeurs de salinité ont parfois été calculées à partir des températures et conductivité

mesurées in situ (sonde BioBlock SCT40330), en utilisant les équations de l'Unesco (1984) sans faire intervenir de correction de pression (profondeur maximale de l'estuaire de l'ordre d'une dizaine de mètres ; la correction est infime et très largement négligeable).

La **TEMPERATURE**, localement, est fonction des effets cumulés de l'influence atmosphérique (flux qui détermine notamment le cycle thermique nycthéral), du mouvement des masses d'eau (advection de masses d'eau d'origines différentes) et de l'intensité des échanges verticaux. De ce fait, les températures seront interprétées différemment suivant l'échelle d'observation adoptée : variabilité saisonnière (une dizaine de degrés) qui peut moduler les réponses physiologiques et/ou les caractéristiques taxinomiques des peuplements (voir Ahlgren 1987, Van Dronk et Kilham 1990), calcul des valeurs de densité qui se superposent aux diagrammes T/S à l'échelle saisonnière, ou, à court pas de temps et localement, mise en évidence des influences antagonistes du flux stabilisateur atmosphérique et des processus turbulents liés à la superposition de masses d'eau de qualités (de températures) différentes.

Ce dernier point sera particulièrement abordé au travers de l'analyse des gradients verticaux, dans l'espace en diverses stations voisines, ou dans le temps en une seule station. Il importe toutefois de garder en mémoire que l'interprétation des gradients est intimement tributaire de la sensibilité du matériel de mesure utilisé. Imberger et Patterson (1990) illustrent ce point en déterminant la thermocline d'un lac (profondeur à laquelle le gradient vertical de température est maximal) à l'aide d'un thermomètre à mercure gradué au 1/10^{ème} et d'une sonde spécialement conçue pour l'identification des microstructures. Alors que dans le premier cas, la thermocline était caractérisée par un gradient de l'ordre de 3°C.m⁻¹, dans le second, un gradient de l'ordre de 15°C.m⁻¹ était identifié à une profondeur légèrement différente.

Dans notre cas, deux types de mesures verticales ont été effectués : soit lors des prélèvements à la bouteille Niskin, et la température était alors mesurée dès le retour de l'échantillon sur le bateau, soit in situ à l'aide de la sonde SCT évoquée précédemment. Dans les deux cas la précision de l'ordre de $\pm 0,1^\circ\text{C}$. Les microstructures verticales sont donc lissées, d'une part du fait de la taille (hauteur) de la bouteille Niskin, et d'autre part du fait de la faible précision de nos mesures. Notons qu'à l'échelle de nos observations (tout l'estuaire, ou plusieurs cycles de marée consécutifs), les processus essentiels sont toutefois mis en évidence malgré cette piètre précision.

Le **PH** rend compte localement des processus chimiques et biologiques qui se développent, et, en particulier, indirectement, de la photosynthèse (voir Talling 1973). Sa mesure en estuaire requière un minimum de précautions, relativement notamment à la salinité des étalons utilisés (voir Millero 1986 pour une mise au point). Nous n'en avons fait qu'un suivi très irrégulier, et ses variations ne seront donc pas présentées ici.

L'**ECLAIREMENT** ambiant est un paramètre important de l'hydroclimat, et sa mesure est un préalable essentiel à toute tentative d'interprétation des résultats de production primaire (voir Pagès 1991). Lors de cette étude, les quelques rares mesures directes de l'éclairement (voir par exemple l'annexe IV) ont été faites à l'aide d'un quantummètre Licor et suivant les recommandations de Kirk (1983). Elles ne seront toutefois pas détaillées ici du fait, d'une part de leur rareté, et, d'autre part, de leur qualité. L'estimation de la variation verticale de l'éclairement s'avère en effet être une mesure simple en apparence (l'immersion d'un capteur à diverses profondeurs), et délicate en pratique. Les effets cumulés du courant (le capteur est-il vraiment horizontal? Influence de l'ombre du bateau...), des vagues (quelle est la profondeur réelle d'immersion?), de l'heure de mesure (hauteur du soleil), de l'"appareil" lui-même (Pagès, com. pers.), de la superposition de masses d'eau aux caractéristiques optiques vraisemblablement très différentes, etc..., rendent l'interprétation des mesures souvent hasardeuse sinon fantaisiste!

La mesure de la profondeur de disparition d'un **DISQUE DE SECCHI** offre à l'inverse des avantages évidents. Cette mesure a été effectuée, en raison de sa simplicité et de sa rapidité, de manière routinière et systématique. La profondeur de disparition est inversement proportionnelle à la quantité de particules vivantes et inorganiques présentes dans le milieu, et reflète les interactions de diverses propriétés physiques et biologiques d'une masse d'eau (Hutchinson, vol. I, 1957, Megard et al. 1980). La littérature est abondante en relations qui permettent l'estimation de la chlorophylle, des coefficients d'extinction spécifique, de l'épaisseur de la couche euphotique, de la concentration en phosphore,..., et, plus généralement du statut trophique *de la masse d'eau considérée* à partir de la simple mesure de cette profondeur. Le plus souvent, toutefois, sans qu'aucune causalité ne soit évoquée.

Preisendorfer (1986) met en garde contre une utilisation abusive des informations que cette mesure élémentaire fournit, notamment en regard des caractéristiques optiques de la colonne d'eau (définition de la zone euphotique, par exemple). Preisendorfer nous rappelle que la seule et unique vocation du disque de Secchi est de fournir une donnée quantifiée de la clarté de l'eau, et que toute tentative de détermination des propriétés

optiques de la colonne d'eau passe obligatoirement par l'utilisation concomitante d'appareils d'optiques "plus sophistiqués". On trouvera dans Lemoalle (1979) un exemple d'une telle caractérisation des propriétés optiques au travers de l'évolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi, et dans Preisendorfer (1986), une justification théorique détaillée et une étude physique approfondie des propriétés de cet instrument, notamment en regard des biais divers qui peuvent affecter sa lecture (position de l'observateur, hauteur par rapport à la surface, influence des vagues, etc...).

Il est à noter enfin que, selon Peters et Bergman (1985), l'utilisation statistique des données obtenues à l'aide du disque de Secchi n'est pas triviale du fait qu'il n'y a pas homoscedasticité des valeurs : la variance n'est pas constante, et a tendance à être d'autant plus élevée que la profondeur de disparition du disque est importante. Des transformations Log ou semi-Log sont donc le plus souvent nécessaires pour stabiliser cette variance.

L'interprétation que nous ferons des mesures effectuées aura principalement pour vocation de mettre en exergue, en complément des autres descripteurs du milieu, la variabilité saisonnière ou spatiale de l'hydroclimat au travers de la clarté de l'eau. La singularité des masses d'eau estuariennes sera ainsi fréquemment identifiée par l'évolution longitudinale de la profondeur de disparition de ce disque.

II.3.2.b. Descripteurs chimiques

La dépendance du phytoplancton au statut nutritif des masses d'eau a fait l'objet de longue date de nombreuses investigations, en réponse à l'ancien paradigme qui proclame que c'est la succession des processus physiques, chimiques et biologiques qui régule les communautés aquatiques (voir Hutchinson, vol. II, 1967). Il apparaît de fait que dans la zone euphotique de la plupart des systèmes, la consommation par le phytoplancton ramène le plus souvent la concentration en sels nutritifs à de très faibles teneurs. L'objectif de ces études est alors principalement de tenter d'expliquer la dynamique phytoplanctonique en reliant les concentrations ambiantes en nutriments limitants (ou potentiellement limitants) à l'aptitude de chaque organisme à être un bon compétiteur pour cette ressource (Hulburt 1985, Kilham et Hecky 1988).

Il est classiquement admis que les bioéléments qui limitent le plus la croissance du phytoplancton sont l'azote et le phosphore (MacCarthy 1980, Nalewajko et Lean 1980), le

silicium n'intervenant que dans les régions où les diatomées constituent la base des peuplements phytoplanctoniques (Paasche 1980).

Azote et Phosphore.

Les systèmes continentaux et marins diffèrent du fait des teneurs très inégales généralement observées pour ces éléments : alors que dans les eaux saumâtres côtières l'azote est fréquemment l'élément le plus limitant, en eau douce la limitation est plutôt le fait du phosphore. Des rapports N:P supérieurs à 16:1 ont fréquemment été observés dans les eaux douces, tandis que dans les eaux salées, ce rapport tend à être inférieur au rapport de Redfield (Nixon 1981). On doit donc s'attendre à trouver une discontinuité le long des gradients de salinité, notamment dans les milieux "frangeants" (estuaires, lagunes,...), avec un passage progressif (dans l'espace et/ou dans le temps suivant l'intensité et/ou la durée des apports continentaux) d'une limitation (potentielle) par le phosphore à une limitation (potentielle) par l'azote (Smith 1984, Caraco et al. 1987).

Les cinétiques de régénération diffèrent également largement d'un sel à l'autre, le recyclage rapide du phosphore éliminant ainsi pratiquement cet élément des facteurs de contrôle de la production primaire en milieu marin. Il n'en va pas de même pour l'azote, ce qui explique qu'une introduction même très modérée d'eau douce (riche en azote) dans un système côtier peut être suffisante pour qu'un système équilibré devienne très rapidement fortement limité en phosphore (Sakshaug et al. 1983). En milieu estuarien, cette typologie est très fortement tributaire des apports continentaux (Webb 1988) et des intenses processus endogènes de recyclage des nutriments qui animent ces écosystèmes (Hecky et Kilham 1988, Day et al. 1989). Ces derniers peuvent cependant être totalement négligeables dans le cas d'une advection directe d'azote marin dans un système côtier, lorsque, par exemple, se met en place un upwelling côtier à proximité des zones littorales (Estrada, 1984 ; Taylor, 1992). La variabilité saisonnière du stock de sels nutritifs estuarien est cependant généralement tributaire principalement des apports continentaux, tant en quantités absolues - concentrations en azote et phosphore - qu'en quantité relatives - rapport N/P, (D'Elia et al. 1986). Et, pour Webb (1988), c'est plus la variabilité saisonnière de la qualité de ces apports continentaux qui va déterminer la variabilité spatio-temporelle de la limitation en azote ou en phosphore dans un système saumâtre, que la salinité qui intervient comme traceur de ces apports et des mélanges qui leur sont consécutifs.

Il existera ainsi le plus souvent une étroite COVARIATION entre le statut nutritif des masses d'eau et leur dynamique hydrologique (évolution de la salinité).

Dans les masses d'eaux oligotrophes, les concentrations en sels nutritifs mesurées sont fréquemment extrêmement faibles, suggérant de sévères carences pour le phytoplancton, alors que les indicateurs physiologiques des algues suggèrent pourtant que le phytoplancton croît très efficacement (voir Harris 1980a). Divers processus endogènes classiques sont susceptibles d'être invoqués. Il a notamment été suggéré que l'excrétion zooplanctonique crée à micro-échelle (10^{-6} - 10^{-4} m) des taches de nutriments fortement concentrées, que le phytoplancton est capable d'utiliser pour subvenir à ces besoins (Lehman et Scavia 1982). Une telle hétérogénéité spatiale à très petite échelle, dont l'influence sur la dynamique phytoplanctonique ne paraît réelle qu'en zone très oligotrophe (Currie 1984a), implique en outre des processus qui se résolvent également à courte échelle de temps. L'influence de la régénération par les hétérotrophes sur les concentrations en sels nutritifs, processus local, sera en général largement lissée lors de la collecte des échantillons (Currie 1984b) telle que nous l'avons pratiquée.

Par ailleurs, le rôle des sédiments dans le cycle des éléments nutritifs est classiquement reconnu pour augmenter l'efficacité des systèmes côtiers. L'apport d'éléments nutritifs aisément assimilables par le plancton est notamment lié à la richesse en composés azotés (voir par ex. Feuillet-Girard 1988) et phosphorés (voir annexe III) des eaux interstitielles. La régénération de la ressource nutritive au travers du remaniement des sédiments est cependant intimement tributaire de processus physiques qui se développent en général localement (bathymétrie) à court terme (Demers et al. 1987).

Ces divers mécanismes de régénération qui, par opposition à la production dite "nouvelle" ont déjà coûté de l'énergie au système, se superposent à l'échelle *physiologique* des algues. Fisher et al. (1988) ont par exemple décrit une périodicité nyctémérale caractéristique des cinétiques de régénération de l'azote par le zooplancton, puis de consommation par les algues. Par ailleurs, Azam et Chisholm (1976) ont décrit une périodicité de même nature dans le rythme d'absorption - et donc de déplétion - du silicium par les diatomées.

La collecte des échantillons telle que nous l'avons pratiquée ne nous permettra pas d'approcher de tels processus. En chaque station, en chaque profondeur, un unique échantillon fut en effet récolté, les dosages effectués visant à l'identification "macroscopique" des diverses masses d'eau en présence, et non à l'appréhension des processus divers qui s'y développent, et dont l'étude requièrerait un échantillonnage à beaucoup plus haute fréquence.

Silicium

Le silicium sous la forme d'acide orthosilicique (Si(OH)_4) est un élément indispensable à la croissance des diatomées. La majeure partie de la silice captée par les algues est polymérisée au sein des cellules, puis utilisée pour la formation du frustule siliceux qui enveloppe les cellules. Le silicium joue par ailleurs un rôle actif dans le contrôle de nombreuses fonctions métaboliques des diatomées (Thomas et Dodson 1974).

Sa disponibilité est apparue déterminante dans le contrôle de la production primaire des zones où les diatomées constituent la base des peuplements phytoplanctoniques (upwelling côtier, Jacques et Treguer 1986, ou panache fluvial en mer, Malone et al. 1980, par exemple). La concentration en silicium peut effectivement limiter significativement les poussées planctoniques lorsque les autres nutriments sont présents en abondance (Azam et Chisholm 1976, Hafsaoui 1984, Schelske et al. 1986). En particulier, comme le silicium semble se recycler à un taux plus faible que l'azote et le phosphore, dans de telles régions, le taux de production primaire est fonction principalement du taux d'addition de silicium dans la zone euphotique (Davis et al. 1973).

Dans les systèmes continentaux africains, le silicium dissous (abondant) est essentiellement originaire de l'érosion des socles (Kilham 1990). A l'interface marine, sa déplétion est principalement liée d'une part à de simples processus de dilution dans les eaux salées qui sont comparativement très pauvres, et d'autre part, à des processus chimiques de précipitation par la formation de sels et la copréciptation avec des matières en suspension et colloïdales (Bien et al. 1958). De fait, on observe très classiquement une forte covariation entre la teneur en silice réactive dissoute et la salinité (voir par exemple Peterson et al. 1978, Gac et Kane 1986).

En milieu côtier, le comportement du silicium n'est pas strictement et/ou tout le temps conservatif : la consommation par les algues peut en effet entrer en compétition avec les phénomènes physico-chimiques qui sont liés au transport et au mélange des masses d'eau (tels que la salinité peut les tracer). La consommation par les diatomées, qui reste le plus souvent insignifiante à l'échelle de quelques jours (Schelske 1985), ne peut se développer, et être véritablement appréhender, que lorsque les masses d'eau restent durablement isolées de tout apport continental. En milieu estuarien, où les apports récurrents importent régulièrement d'importantes quantités de silicium, l'évolution spatio-temporelle des teneurs en silicium rendra compte essentiellement des processus physico-chimiques qui se développent lors de la confrontation des masses d'eau d'origines différentes.

En ce sens, comme pour l'azote et le phosphore, aux échelles d'observations que nous avons privilégiées, l'interprétation de l'évolution de la teneur en silice réactive dissoute,

tendra essentiellement à l'identification des diverses masses d'eau en présence et à leur mélange. Le statut trophique des diverses zones de l'estuaire relativement à la concentration en silicium sera directement couplé au statut hydrodynamique de ces diverses masses d'eau.

Matières organiques

Il existe par ailleurs des interactions complexes qui lient les systèmes estuariens à leurs tributaires (Childers et Day 1990), notamment en ce qui concerne les ressources nutritives utilisables par les algues. Les tributaires sont en effet susceptibles de contribuer significativement à la productivité des eaux estuariennes au travers de l'exportation de composés organiques d'origine détritique principalement (Owens et al. 1986, Mann 1988). Les matières organiques dissoutes, en particulier, peuvent jouer un rôle essentiel, particulièrement dans les systèmes confinés (Pagès 1991).

Nous avons tenté de décrire l'évolution des teneurs en matières organiques dissoutes au travers d'une méthodologie spectrophotométrique simple développée par Pagès et Gadel (1990). Toutefois, les résultats obtenus, plus qualitatifs que quantitatifs, n'ont guère contribué qu'à améliorer l'*identification* des diverses masses d'eau en présence. Ces résultats n'ont fait l'objet d'aucun développement et seront donc ignorés ici.

Conclusions relatives à l'étude des descripteurs physico-chimiques.

La salinité et la température, descripteurs hydrologiques, sont a priori peu influencées par les processus biologiques qui animent les masses d'eau (voir toutefois un contre-exemple élégant où il est montré l'influence du phytoplancton sur la température de l'eau..., Mazumder et al. 1990). Leur évolution rendra compte directement des phénomènes physiques qui animent l'écosystème.

A l'inverse, les ressources en sels nutritifs, dont le dosage vise traditionnellement à la caractérisation du statut trophique des masses d'eau, sont tributaires simultanément des apports et de leur consommation par le phytoplancton. Dans des conditions de stabilité durable, i.e. où les apports de sels nutritifs nouveaux sont limités, la redondance (dans le temps et dans l'espace) des processus physiologiques mis en oeuvre par les algues peut effectivement justifier, à long terme, leur évolution (variabilité saisonnière, par exemple, où la déplétion consécutive aux apports annuels au moment de la crue *covarie* intimement avec la croissance des peuplements d'algues). A plus court terme, dans un milieu hétérogène et

variable soumis aux influences multiples de l'océan, des apports continentaux et des tributaires, où se développent des processus de régénération intenses à l'interface eau-sédiment ou par les hétérotrophes), l'estimation des teneurs en sels dissous ne donnera qu'une information simplificatrice sur le stock nutritif des masses d'eau. Le dosage d'une seule fraction pour chaque élément (nitrates + nitrites, phosphore réactif dissous, silice réactive dissoute) illustrera, instantanément et localement, la résultante des processus biologiques, physiques et chimiques qui déterminent sa concentration. Des concentrations élevées suggéreront certes l'existence d'un stock nutritif exploité ou potentiellement exploitable par les algues, mais des teneurs très faibles, voire non détectables, ne signifieront en rien que le milieu est carencé (voir Hecky et Kilham 1988). L'estimation routinière des sels nutritifs dissous n'a de sens que dans l'objectif de la *caractérisation chimique des processus physiques* qui animent l'écosystème. Oudot et Roy (1991) ont ainsi montré que la variabilité hebdomadaire des teneurs en sels nutritifs (nitrates notamment) de surface rend compte finement des pulsations de l'upwelling côtier responsable de leur advection. Mais l'interprétation des processus biologiques qui se développent ensuite reste essentiellement spéculative : *"les mécanismes de production, décelables à l'aide de paramètres physiques ont pu être identifiés de manière empirique à l'aide de paramètres chimiques,..., les causes restant inconnues."* (Roy et Oudot 1991). Les phénomènes biologiques qui en sont responsables sont interprétables (Herbland com. pers.), mais au moyen d'une échelle de résolution beaucoup plus fine.

Dans cette étude, de la même façon, l'interprétation de l'évolution des teneurs en sels nutritifs sera faite en référence aux processus hydrodynamiques responsables de leur mise à disponibilité, essentiellement l'advection par la marée ou les apports continentaux.

Par ailleurs, le dosage des sels dissous va très fréquemment et fortement sous évaluer les ressources nutritives effectivement disponibles. On a ainsi montré que pour le phosphore, la fraction dissoute ne représente qu'une partie du stock immédiatement ou potentiellement disponible pour les algues (voir ANNEXE III). Il en va de même pour l'azote, et il nous paraît nécessaire d'envisager le dosage du phosphore et de l'azote total, préférentiellement à l'évaluation des teneurs en sels dissous (méthode de Valderrama (1981) par exemple). La réalisation de ces dosages par fraction de taille permet en outre d'estimer les flux qui assurent l'interdépendance des diverses communautés de l'écosystème (voir Lazzaro 1991).

II.3.3. Descripteurs statistiques

L'ensemble des traitements statistiques a été effectué au moyen du logiciel STATGRAF (STSC's PLUS*WARE). L'analyse des séries chronologiques a été abordée suivant les recommandations de Chatfield (1984), tandis que les divers autres procédures statistiques utilisées l'ont été en référence à Legendre et Legendre (1980) et Scherrer (1984).

Une procédure d'analyse exploratoire mise au point par Breiman et Friedman (1985) a également été utilisée. Cette méthode (Alternative Conditional Expectation) vise à l'exploration des relations liant diverses variables sans a priori de linéarité et sans a priori sur la nature des distributions des diverses variables. La variable à expliquer Y et les variables explicatives X_1, X_2, \dots, X_p sont remplacées par des fonctions $T_1(Y), T_2(X_1), \dots, T_{p+1}(X_p)$ pour optimiser le coefficient de corrélation de la régression $T_1(Y) = T_2(X_1) + \dots + T_{p+1}(X_p)$. L'algorithme est itératif et converge vers une solution unique. Les résultats sont exprimés graphiquement en traçant les courbes représentant la transformée de chacune des variables selon les valeurs originales. La stabilité et l'amplitude des transformations obtenues et le pourcentage de variance expliquée constituent les critères qui permettent l'identification des relations significatives. L'utilisation de cette méthode, ici dans un but exploratoire, réclame toutefois un minimum de précautions relativement à l'effectif des échantillons testés, d'une part, et, à l'ordre d'introduction des variables dans le modèle, d'autre part (Fréon et Laloé, com. pers.). Mendelsohn et Cury (1987), Mendelsohn et Mendo (1987) et Cury et Roy (1989) ont utilisé cet algorithme pour l'analyse des relations complexes liant le recrutement des poissons pélagiques aux fluctuations de l'environnement en régions côtières, tandis que Millet et Cecchi (1992) l'ont appliqué à l'analyse de la dynamique temporelle du phytoplancton en milieu lagunaire. Cette procédure, puissante, est particulièrement appropriée à l'analyse exploratoire des données (voir Roy 1991) du fait de son absence d'hypothèse restrictive quant à la forme des relations, leur appartenance à une famille connue ou leur monotonie. Elle permet donc une mise en évidence empirique, graphique, des discontinuités, non linéarités ou seuils caractérisant les relations explorées.

CONCLUSION

L'interprétation des propriétés physiques, des caractéristiques chimiques et biologiques d'une masse d'eau n'a de sens qu'en référence à l'échelle d'observation adoptée - résolution spatiale et temporelle de l'échantillonnage. Notre étude consiste en la description, puis en l'analyse des processus qui déterminent, à l'échelle de l'estuaire tout entier, l'évolution des peuplements phytoplanctoniques.

La dynamique d'un tel système, complexe, instable, turbulent, est asservie aux forçages physiques divers qui contrôlent son hétérogénéité naturelle. Bien que dotés de processus endogènes qui constituent sa spécificité, l'écosystème estuarien est avant tout un système ouvert soumis aux influences simultanées du continent et de l'océan. L'importation récurrente d'eau douce - a fortiori depuis que celle-ci est régulée par le barrage de Diama - et permanente d'eau marine déterminent implicitement, par nature, la totale dépendance de l'écosystème à l'hydrologie de ces masses d'eau.

Les descripteurs physiques (T, S) rendront compte, aux différentes échelles spatio-temporelles, de l'origine des masses d'eau en présence et des processus hydrodynamiques divers qui animent leur évolution.

L'étude des chroniques de salinité et de température aux diverses échelles spatio-temporelles sera notamment menée en gardant en mémoire la remarque de Nixon (1988) : "Salinité et stratification, les deux clés du fonctionnement des écosystèmes saumâtres..."

Les caractéristiques chimiques rendront compte macroscopiquement de la spécificité des diverses masses d'eau. Les rythmes hydrologiques déterminent l'évolution de ces caractéristiques à long terme, tandis qu'à court terme, leur variation est intimement tributaire de multiples interactions, physiques, chimiques et biologiques. L'échelle d'observation que nous avons privilégiée ne permettra pas l'étude des processus fins qui se développent à une telle "échelle physiologique". Les caractéristiques chimiques, illustreront essentiellement, en apportant une information en partie redondante à celle offerte par l'analyse des propriétés physiques, le cadre hydroclimatique au sein duquel les peuplements phytoplanctoniques se développent. Leur évolution non conservative apportera en outre des éléments d'interprétation des dynamiques biologiques sans que les processus impliqués ne puissent être réellement appréhendés.

A l'échelle d'observation retenue, celle de l'écosystème, l'étude de l'évolution des descripteurs hydroclimatiques s'interprétera principalement en terme de covariance, et non de causalité.

Tributaires directement de l'hydrologie des masses d'eau, affectées par les processus endogènes qui se développent au sein des masses d'eau, les propriétés physiques et chimiques assurent le *transfert* de la variabilité de l'environnement vers les algues. Les propriétés émergentes du phytoplancton, leur spatialisation, leur évolution, rendent compte de ce spectre de variabilité et l'intègrent à l'échelle de l'écosystème tout entier.

En ce sens, le phytoplancton, maillon trophique primordial, sera étudié au titre d'indicateur biologique liant l'"hydro-système" à l'"éco-système".

CHAPITRE 3

VARIABILITE SAISONNIERE.

SOMMAIRE :

I. SITUATION

II. DESCRIPTION DU CYCLE HYDROLOGIQUE ANNUEL

II.1. Rappels bibliographiques

- II.1.1. Schéma de circulation des eaux océaniques devant le Sénégal (selon Rébert 1983)
- II.1.2. Mécanismes de l'intrusion saline

II.2. La salinité

- II.2.1. Dilution par la crue
- II.2.2. Salinité de l'océan durant la crue
- II.2.3. Salinisation de l'estuaire
- II.2.4. Phase d'évaporation

II.3. La température

II.4. Diagrammes T:S

II.5. Conclusions relatives au cycle hydrologique annuel : effets du barrage de Diama.

III. HYDROCLIMAT ET BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

III.1. Résultats

- III.1.1 Turbidité et éclaircissement
- III.1.2 Les sels nutritifs
- III.1.3 La chlorophylle

III.2. Conclusions relatives à la saisonnalité de l'hydroclimat estuarien

La partie estuarienne du fleuve Sénégal représente désormais l'unique exutoire du cours d'eau vers l'océan. Intimement lié à la climatologie régionale (voir Mahé 1991 pour d'autres fleuves de la région), le régime naturel du fleuve (crue, décrue, étiage) impose à l'écosystème estuarien un rythme annuel contrasté, dont la salinité est un fidèle traceur.

Les caractéristiques physico-chimiques de l'estuaire sont toutefois désormais intimement liées aux perturbations induites par la manipulation des vannes du barrage de Diama, bien que le cycle naturel d'alternance des eaux douces de la crue et des eaux marines dans l'estuaire soit toujours dominant. En particulier, les contraintes de gestion de Diama entraînent des lâchers sporadiques plus ou moins importants, destinés à la régulation de la côte du plan d'eau à l'amont et susceptibles de survenir en toutes saisons. A terme, cette situation deviendra vraisemblablement dominante dès lors que le barrage de Manantali sera complètement opérationnel pour la production d'énergie hydroélectrique et qu'un débit minimum sera disponible toute l'année dans le fleuve.

L'image proposée à l'heure actuelle du rythme de l'estuaire sera donc soumise à évolution, mais l'on peut penser que les mécanismes en jeu resteront sensiblement identiques.

Dans ce chapitre, nous décrirons particulièrement la variabilité saisonnière des conditions de milieu dans l'estuaire, en utilisant deux types d'informations :

- d'une part, les chroniques hydrologiques journalières (température, salinité) relevées simultanément en mer et dans l'estuaire ; l'alternance hydrologique des influences marines et fluviales sera ainsi caractérisée,

- d'autre part, les relevés hydroclimatiques effectués régulièrement à l'aval immédiat du barrage de Diama et plus sporadiquement à Saint-Louis ; les fluctuations saisonnières de l'hydroclimat seront ainsi présentées.

Isolé de son bassin versant par le barrage de Diama, l'estuaire est principalement tributaire des processus de salinisation qu'impose la poussée océanique. Les dilutions récurrentes générées par l'ouverture des vannes en "contre-saison" réinitialisent désormais sporadiquement ce processus. Durant la crue, toutefois, les vannes du barrage restant largement ouvertes, l'estuaire est alors uniformément envahi par l'écoulement continental, et obéit alors à une *logique fluviale* peu différente de celle qui animait la région avant l'édification du barrage. Les observations hydroclimatiques relatives à la saison des hautes eaux ne seront ici que très brièvement présentées.

I. SITUATION

L'estuaire du fleuve Sénégal (fig. 1.2) peut schématiquement être décrit par :

- sa limite amont imposée par le **barrage** anti-sel de Diama,
- son **embouchure**, unique exutoire désormais par laquelle transitent obligatoirement les eaux marines dont la poussée, variable en intensité, est permanente,
- un système de **tributaires** se développant de l'amont vers l'aval :
 - deux marigots de faible extension en rive droite à l'aval immédiat de Diama (A1 et A2), mais qui drainent à la décrue les vastes lagunes situées en territoire mauritanien (lagunes qui ne seront plus alimentées par la crue du fleuve dès que la digue de la rive droite sera édiflée entre Diama et Richard-Toll),
 - un affluent (B), le Djeuss, barré au niveau de Dakar-Bango par un pont barrage qui fonctionne identiquement au barrage de Diama et dont l'aval, largement ouvert sur l'estuaire, est partiellement occupé par une mangrove de modeste superficie,
 - un bras de l'estuaire (C), très peu profond qui s'isole en bordure de la Langue de Barbarie au nord de Saint-Louis jusqu'à la frontière mauritanienne,
 - le petit bras du fleuve (D) entre la langue de Barbarie et l'île de Saint-Louis. En communication permanente avec le bras principal, peu profond, il est fréquenté intensément par les pêcheurs,
 - le complexe lagunaire (E) en rive gauche situé entre Saint-Louis et Gandiole et limité vers l'est par un réseau de digues et/ou canalisations n'assurant l'extension de ces plans d'eau que lors des hautes-eaux. Ces lagunes, peu profondes et temporairement inondées, sont partiellement bordées de mangroves.

De cette sommaire description ressort la très forte anthropisation de ce système dont l'hydrologie est strictement contrôlée, ce qui entraîne en particulier :

- une réduction drastique du rôle des tributaires dont l'extension et/ou l'alimentation est totalement régulée,
- une dépendance totale à l'interface continentale par l'intermédiaire du barrage de Diama.

II. DESCRIPTION DU CYCLE HYDROLOGIQUE ANNUEL

Les années passées, marquées par une sécheresse persistante, et donc des écoulements du fleuve limités, ont suscité des études détaillées du phénomène de salinisation cyclique de l'estuaire et de remontée d'un biseau salé dans la basse vallée (Rochette 1964, 1974; Kane 1985; Gac *et al* 1986a, 1986 b). Il apparaît maintenant que l'aménagement de la basse vallée a sensiblement modifié la dynamique de ce phénomène, ne serait ce qu'en limitant son extension spatiale.

Aussi, l'observation des graphes figurant l'évolution de la salinité et de la température de surface dans le fleuve (à Saint-Louis et Gandiole) et en mer (devant Saint-louis) permet-elle de tirer des enseignements quant aux contraintes majeures qui régissent désormais le fonctionnement de l'estuaire.

II.1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

II.1.1. Schéma de circulation des eaux océaniques devant le Sénégal (selon Rébert 1983)

La salinisation des eaux de l'estuaire est directement tributaire des apports marins, dont la qualité est susceptible d'évoluer saisonnièrement au rythme de l'alternance des masses océaniques d'eau présentes devant l'embouchure.

On observe deux grandes circulations superficielles au large des cotes sénégalaises :

- le courant nord-équatorial d'une part, qui transporte vers l'ouest les eaux froides du courant des Canaries,
- le contre-courant équatorial qui transporte vers l'est les eaux chaudes et salées formées sur le bord sud du tourbillon nord-atlantique.

Les deux cellules sont séparées par une zone de divergence, qui se traduit par la formation d'une crête au niveau de la thermocline, et dont la position et l'intensité varient saisonnièrement. En moyenne, la crête est à 7° Nord en hiver et à 14° Nord en été (Sud du Cap-Vert).

A la côte, cette circulation zonale se transforme en circulation méridienne sur le plateau continental. D'où alternativement une période de courants sud associés à des eaux froides de novembre à mai, et une période de courants nord beaucoup moins stables de juin à août et transportant des eaux chaudes. Le courant froid hivernal est constitué de masses d'eau constamment renouvelées sous l'effet du processus d'upwelling côtier dont l'intensité est maximale en mars-avril, avec un minimum secondaire en décembre devant Saint-Louis.

Cette succession d'eaux océaniques d'origines et de qualités différentes a conduit Rébert (1983) à distinguer trois types d'eau :

- les **eaux froides** rencontrées dès octobre devant Saint-Louis : eaux centrales sud atlantiques ramenées en surface à la côte par l'upwelling,

- les **eaux tropicales** qui apparaissent dès le mois de mai. La température va alors passer de 24°C à 27°C en deux mois, et la salinité, à l'origine voisine de 35,6 à 35,8 va augmenter linéairement sous l'effet de l'évaporation. Au niveau de la station de Saint-Louis, cette croissance est brutalement interrompue par l'arrivée des premières ondes de crue (voir paragraphe II.2.2.2.).

- les **eaux dessalées**, principalement sous l'effet des eaux de la crue du fleuve à saint-Louis. Le flot principal est d'abord dirigé vers le nord sous l'effet des courants et de la rotation naturelle vers la droite d'un écoulement d'eau douce dans la mer (dans l'hémisphère nord), puis vers le sud. Le panache d'eau dessalée est caractérisé par une salinité croissant à partir de l'embouchure, et, au niveau de Saint-Louis, Rébert (1983) cite des salinités superficielles minimums de l'ordre de 20 tout en signalant que l'épaisseur de la couche dessalée reste très faible (une dizaine de mètres).

II.1.2. Mécanismes de l'intrusions saline

L'onde de marée qui se produit devant l'embouchure donne naissance à une onde dérivée qui se propage dans le fleuve vers l'amont. Deux forces antagonistes majeures interviennent ainsi pour imposer le régime hydroclimatique saisonnier que l'on observe :

- d'une part, les écoulements du fleuve, désormais maîtrisés par le barrage de Diama,

- et d'autre part, la vigueur de la poussée océanique dont l'intrusion dans l'estuaire est facilitée par la morphologie du lit mineur qui se situe en contre-bas de l'océan jusqu'à plus de 400 km de l'embouchure.

De l'écoulement du fleuve ...

En régime naturel, la dynamique de l'intrusion saline était directement tributaire de la périodicité saisonnière du cycle hydrologique. Rochette (1964, 1974), puis Gac et al (1983, 1986b) ont ainsi mis en exergue le rôle essentiel joué par les écoulements du fleuve sur le rythme de progression des eaux marines dans l'estuaire. Différents seuils furent déterminés qui signaient :

- le début de la progression vers l'amont de l'interface Eau douce - Eau de mer (débit $< 600 \text{ m}^3/\text{s}$) après le passage de l'onde de crue annuelle,
- la durée de la salinisation dans la basse vallée (temps pendant lequel le débit reste $< 20 \text{ m}^3/\text{s}$) qui n'était limitée que par l'arrivée de l'onde de crue du cycle hydrologique suivant.

Ces seuils n'étaient contrôlés en régime naturel que par l'intensité et la distribution de la pluviométrie annuelle. Désormais, ils sont sous le contrôle direct des gestionnaires de Diama puisque l'écoulement ne dépend que de l'ouverture des vannes du barrage.

De la poussée océanique ...

La remontée saline est directement tributaire de l'advection d'eaux océaniques dans l'estuaire, dont la qualité évolue saisonnièrement. La puissance de la houle à l'embouchure et la pente du talus continental favorisent selon Gac et al (1986b) une poussée océanique vigoureuse, qui demeure toutefois fortement contrôlée par le régime des marées.

Aux oscillations saisonnières du niveau moyen de l'océan se superposent les variations périodiques de la marée (semi-diurne et semi-mensuelle principalement). L'intensité de la poussée océanique est ainsi directement influencée par l'amplitude du marnage, et donc l'importance des volumes d'eau déplacés. A l'échelle annuelle (fig. 3.1), la variabilité périodique du niveau moyen de l'océan est de l'ordre de $\pm 20 \text{ cm}$ (Rébert 1983), le niveau moyen de mi-marée oscille entre $-0,06$ et $0,26 \text{ cm}$ IGN (Rochette 1964). L'interaction des fluctuations à long terme du niveau moyen et de la périodicité marégraphique produit donc, suivant le sens de son évolution, une intensification ou une relaxation de l'intrusion saline.

Longitudinalement, l'allure des isohalines évolue au rythme de l'intrusion saline et toutes les situations sont possibles :

- depuis une configuration où les isohalines sont peu inclinées (25 cm/km), sub-horizontales, traduisant une forte stratification et la présence d'un "coin salé",

- jusqu'au cas inverse où les isohalines sont très fortement inclinées, caractéristiques d'eaux brassées à mélange accentué.

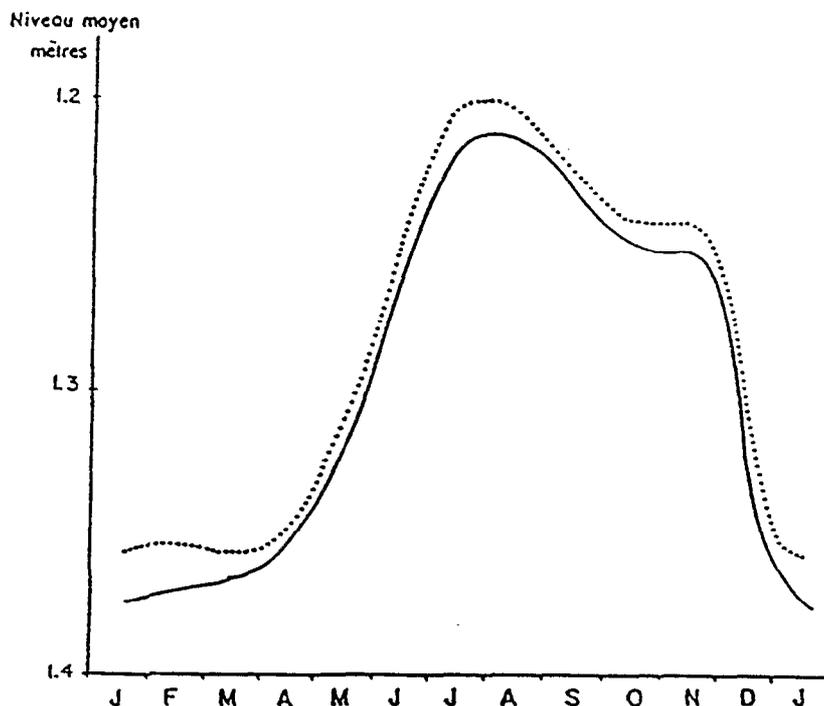


Fig. 3.1 : Niveau moyen de l'océan à Dakar sur la période 1958-1965 d'après Rébert (1983). *En pointillé, niveau corrigé des effets de pression barométrique.*

Cette diversité de situation, et la rémanence d'un fort brassage (isohalines à tendance verticale) ont conduit à considérer que le fleuve Sénégal (avant aménagement) correspondait au type d'estuaire à mélange variant de modéré à fort (Rochette 1964).

II.2. LA SALINITE

Les figures 3.2 et 3.3 représentent l'évolution de la salinité de surface à Saint-Louis avant et après l'édification du barrage de Diama (les données de la figure 3.2 proviennent du travail de Kane 1985).

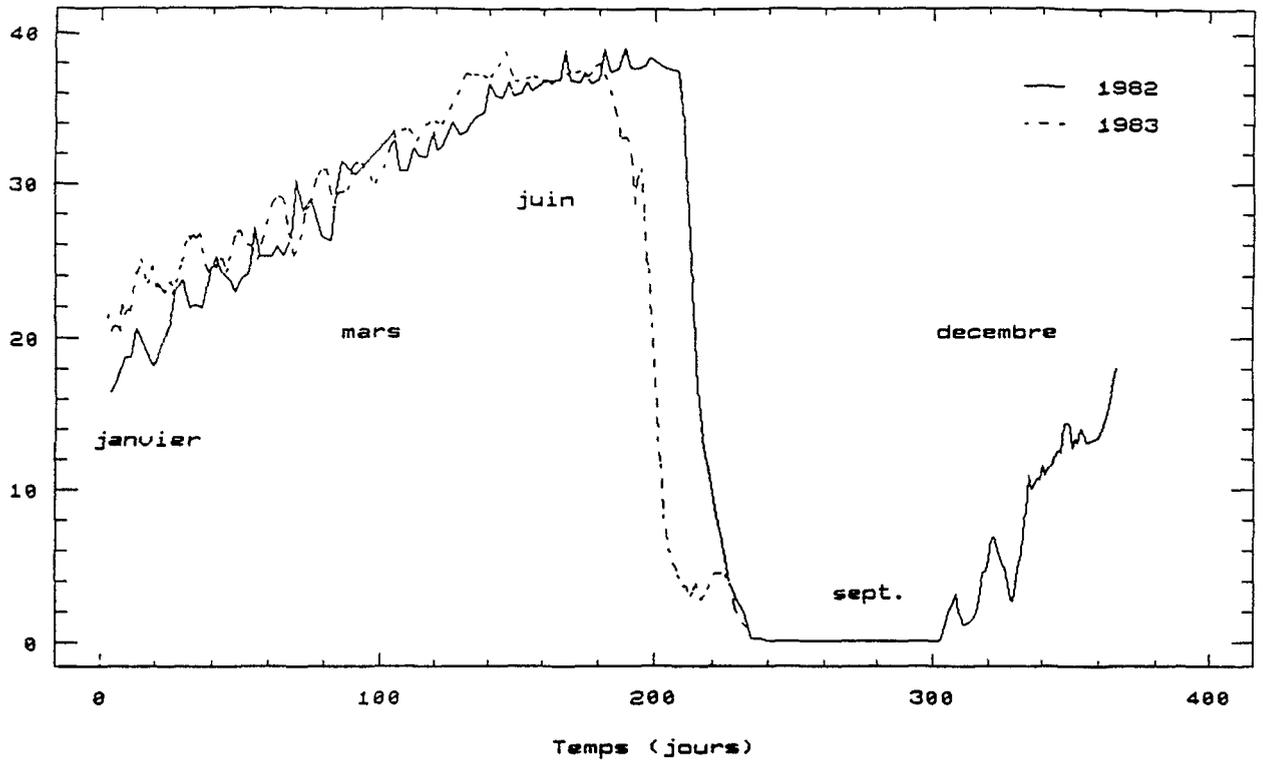


Fig. 3.2 : Salinités de surface dans l'estuaire à Saint-Louis AVANT l'édification du barrage de Diama (données récoltées par Kane 1985).

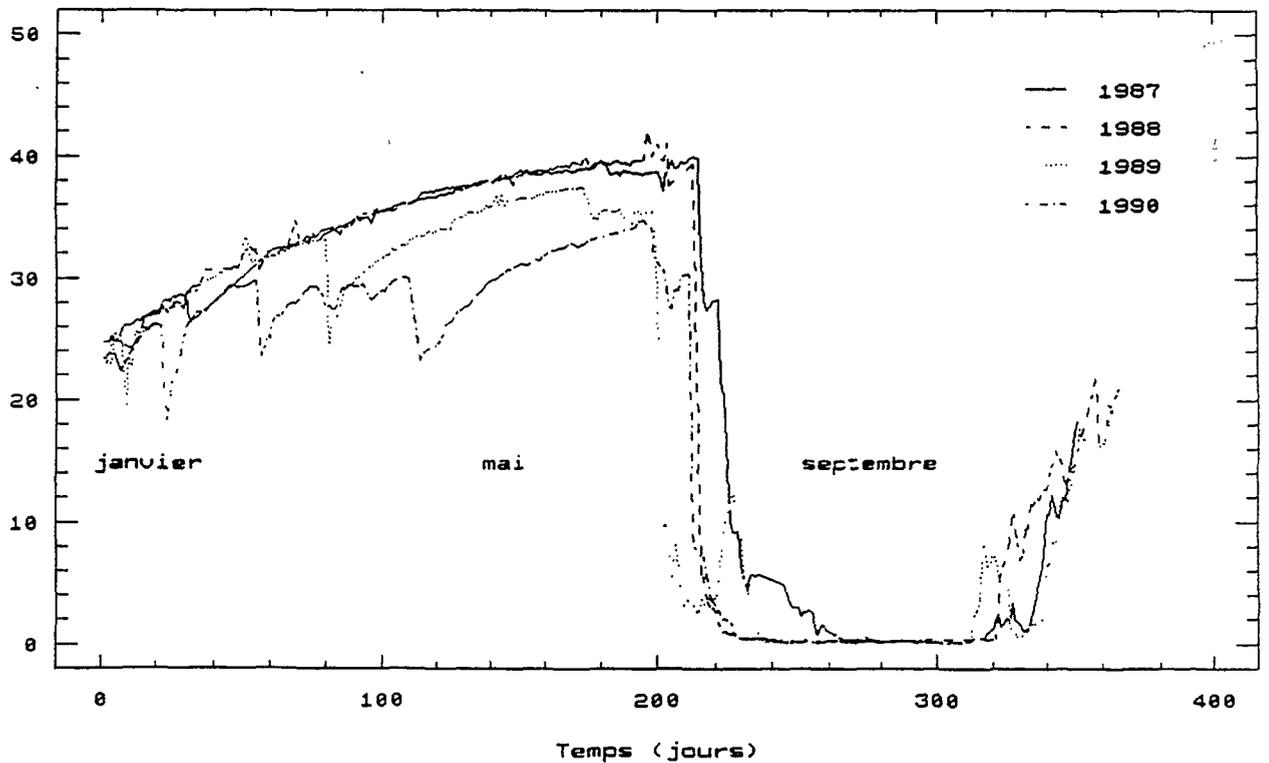


Fig. 3.3 : Salinités de surface dans l'estuaire à Saint-Louis APRES l'édification du barrage de Diama.

variabilité saisonnière

Ces graphes révèlent l'importance de la variabilité saisonnière dont la salinité est un fidèle traceur. Il apparaît des variations importantes au cours du déroulement du cycle annuel qui permettent de distinguer plusieurs séquences. Après l'épisode de la crue durant lequel l'intégralité du fleuve jusqu'à son embouchure est uniformément investie par les eaux de la crue (dilution), l'onde de marée recommence à se propager dans l'estuaire jusqu'à ce que la salinité superficielle à Saint-Louis atteigne une valeur proche de la salinité de l'océan (salinisation). L'intrusion saline reprend donc (début décembre) alors que les eaux océaniques présentes devant l'embouchure sont de type eaux froides "upwellées " (riches en sels nutritifs) et elle se poursuit jusqu'au mois de mai environ grâce à ces eaux enrichies. Puis, sous l'effet de l'évaporation, cette salinité, alimentée alors par les masses d'eaux chaudes tropicales (comparativement pauvres en sels nutritifs) qui séjournent devant l'embouchure, va dépasser la salinité océanique jusqu'à ce que la crue suivante interrompe la concentration de l'estuaire (évaporation).

II.2.1. Dilution par la crue

Selon Rochette (1974), dès que le volume de l'onde de crue (non régulée) dépassait 900 millions de m³, le retrait de la salure à l'embouchure était total. Désormais, l'onde de crue dans l'estuaire n'est plus tributaire que de l'ouverture des vannes du barrage de Diama lorsque la crue naturelle du fleuve, écrêtée par le barrage de Manantali, gagne le lac de retenue dont la cote est limitée par la hauteur des digues qui l'enserrent. La date d'ouverture de ces vannes reste toutefois intimement liée à la pluviométrie sur le haut bassin, puisque environ 50% des écoulements qu'elle détermine transitent par des affluents non régulés du fleuve Sénégal.

L'évacuation des eaux salées est très rapide : la salinité fluviale en surface à Saint-Louis chute d'environ 20 en une journée, puis, se stabilise autour de 0,2 à 0,4 en une dizaine de jours. L'arrivée d'ondes de crue successives naturelles (1983) ou régulées (1988,1989), se traduit par de courtes phases de resalinisation de l'estuaire par des eaux marines diluées.

La conductivité associée aux eaux de la crue dans l'estuaire (conductivité équivalente à 25°C : de 0,5 à 1 mS/cm) reste significativement plus élevée que la conductivité observée à la même époque à l'amont du barrage (0,1 à 0,05 mS/cm de Diama à Podor), traduisant la rémanence de lentilles salées relictuelles et/ou l'influence des nappes phréatiques salées et du lessivage de sols sursalés.

Cette situation durant laquelle l'estuaire est intégralement investi par les eaux continentales se maintient tant que les portes du barrage restent ouvertes, soit tant que le débit du fleuve ($>2000 \text{ m}^3/\text{s}$ lors des pointes de crue) est suffisant pour contenir l'onde de marée. Gac et al. (1986a,b), après l'analyse des 80 cycles hydrologiques de 1903 à 1983, ont précisé la durée moyenne de cet épisode, soit 117 jours, du 03/08 (J215) au 27/11 (J331). Et, depuis l'édification de Diama, la crue estuarienne régulée s'est toujours maintenue dans cet intervalle.

II.2.2. Salinité de l'océan durant la crue

L'échelle utilisée pour la représentation du cycle annuel ne se prête guère à une étude fine de la salinité océanique à Saint-Louis. Néanmoins, les écarts importants enregistrés en surface en mer au cours de l'hivernage devant Saint-Louis (fig. 3.4) appellent quelques remarques.

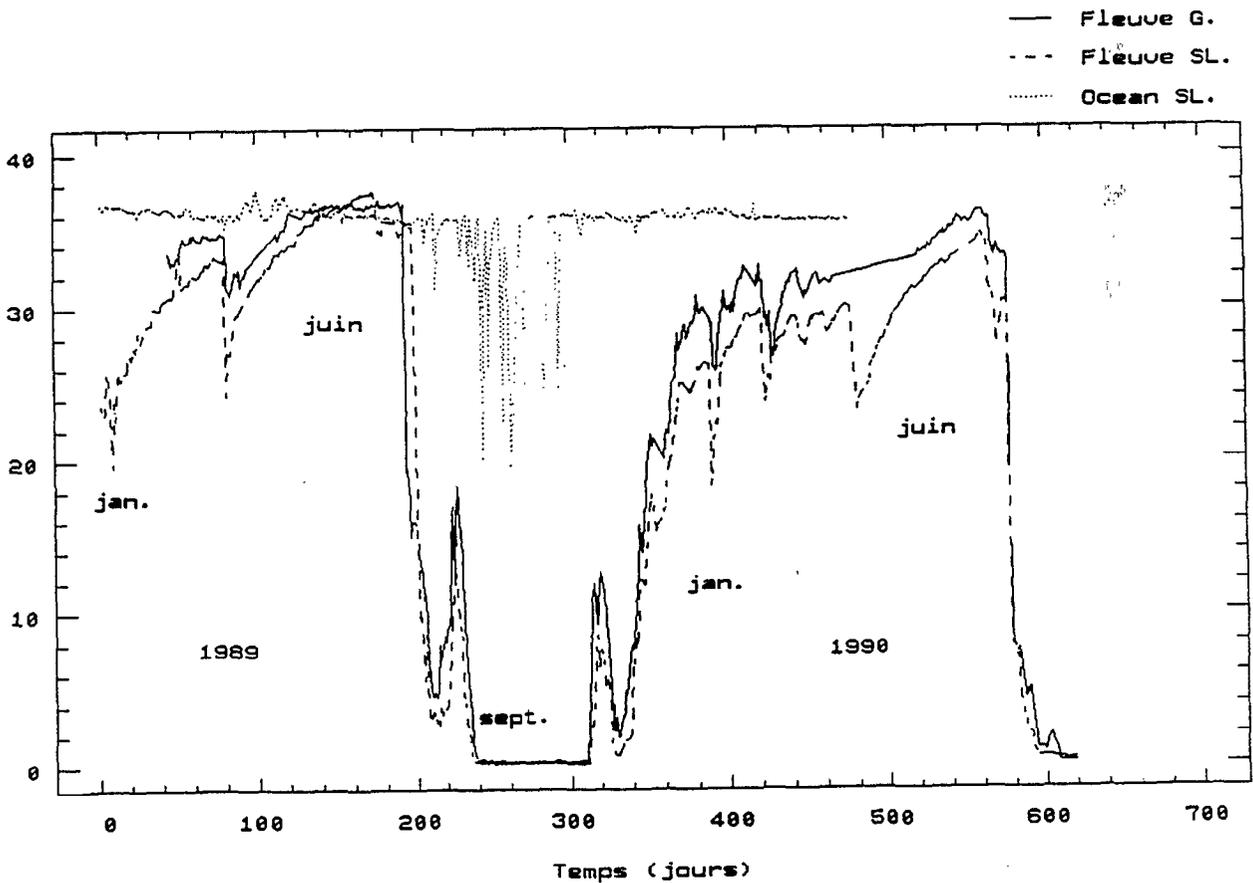


Fig. 3.4 : Salinité en mer et dans le fleuve à Saint-Louis (SL) et Gandiole (G) en 1989-1990.

On observe en effet une dilution significative des eaux superficielles océaniques (jusqu'à 20) sous l'effet principalement des eaux de crue du fleuve, bien que Rébert (1983) ait signalé que cette désalure superficielle soit mieux corrélée à des "effets locaux" qu'au débit du fleuve (infiltrations d'eaux de nappe à travers le cordon dunaire, ruissellement des eaux de pluie ou débordement de marigots qui crèvent la barre littorale). Cette dilution des eaux océaniques est de toute façon directement tributaire de la crue du fleuve, et son impact est notoire sur les activités en mer des artisans pêcheurs de Saint-Louis.

La région saint-louisienne est en effet réputée pour son activité halieutique, particulièrement du fait des pêcheurs de Guet N'Dar, dont l'activité apparaît très diversifiée dans le temps comme dans l'espace. Durant l'hivernage, alors qu'une partie de la communauté quitte la région pour s'installer temporairement plus au sud, l'activité des pêcheurs qui demeurent à Saint-Louis est essentiellement liée à l'utilisation de filets dormants calés près de la côte, à des profondeurs inférieures à 10 mètres, et donc directement soumises aux effets de la dessalure fluviale (Laloé et Samba 1989). La majeure partie des captures, outre les raies et requins, est alors constituée de poissons euryhalins ou d'estuaire : soles, capitaines, mâchoirons, dorade grise... (Samba, comm. pers.).

Aussi, l'impact d'une diminution des apports en eaux douces en mer - sous l'effet de la régulation et de la canalisation des crues du fleuve - reste à évaluer quant à ses conséquences sur la disponibilité d'une ressource halieutique (euryhaline) qui assure l'essentiel du revenu des pêcheurs demeurant à saint-Louis durant cette saison (Bonnardel 1985).

II.2.3. Salinisation de l'estuaire

Dès que les vannes du barrage sont refermées, le débit d'écoulement du fleuve devient nul et l'onde de marée recommence à se propager librement dans l'estuaire. La salinité va alors progressivement tendre vers une valeur voisine de celle de l'océan.

Avant l'édification du barrage de Diama, cette phase était découpée en deux périodes décrites par Rochette (1964, 1974). Tout d'abord une phase de début d'intrusion saline déterminée par le paramètre débit (dès que les écoulements du fleuve devenaient inférieurs à $600 \text{ m}^3/\text{s}$), puis une phase de pénétration saline limitée seulement dans l'espace et dans le temps par le paramètre temps, à savoir l'arrivée de l'onde de crue du cycle hydrologique suivant. Le début de cette seconde phase fut fixé arbitrairement par

Rochette à $50 \text{ m}^3/\text{s}$, puis les analyses de Kane (1985) et Gac et al. (1986b) ont porté ce seuil de transition entre les paramètres débit et temps à $20 \text{ m}^3/\text{s}$.

La reconcentration est rapide, bien que désormais contrariée par les lâchers tardifs de Diama (1989, 1990). Il apparaît que ces épisodes sporadiques, s'ils retardent le phénomène, ne le limitent nullement, les eaux douces étant en effet évacuées en quantité insuffisantes pour diluer durablement l'estuaire. Lors de la reprise de l'intrusion saline (en décembre), ces lâchers tardifs sont assimilables à l'arrivée d'onde de crues naturelles tardives comme à la fin de l'année 1982.

L'observation des séries de salinité de surface dans le fleuve en 1982 et 1983 (fig. 3.2) suggère une évolution périodique de la salinité durant les premiers mois de l'année.

Nous avons reproduit figuré (fig. 3.5) le périodogramme relatif à la série des salinités superficielles (inférieure à 35) à Saint-Louis pour le début de l'année 1983 (soit du 1^{er} janvier au 30 avril).

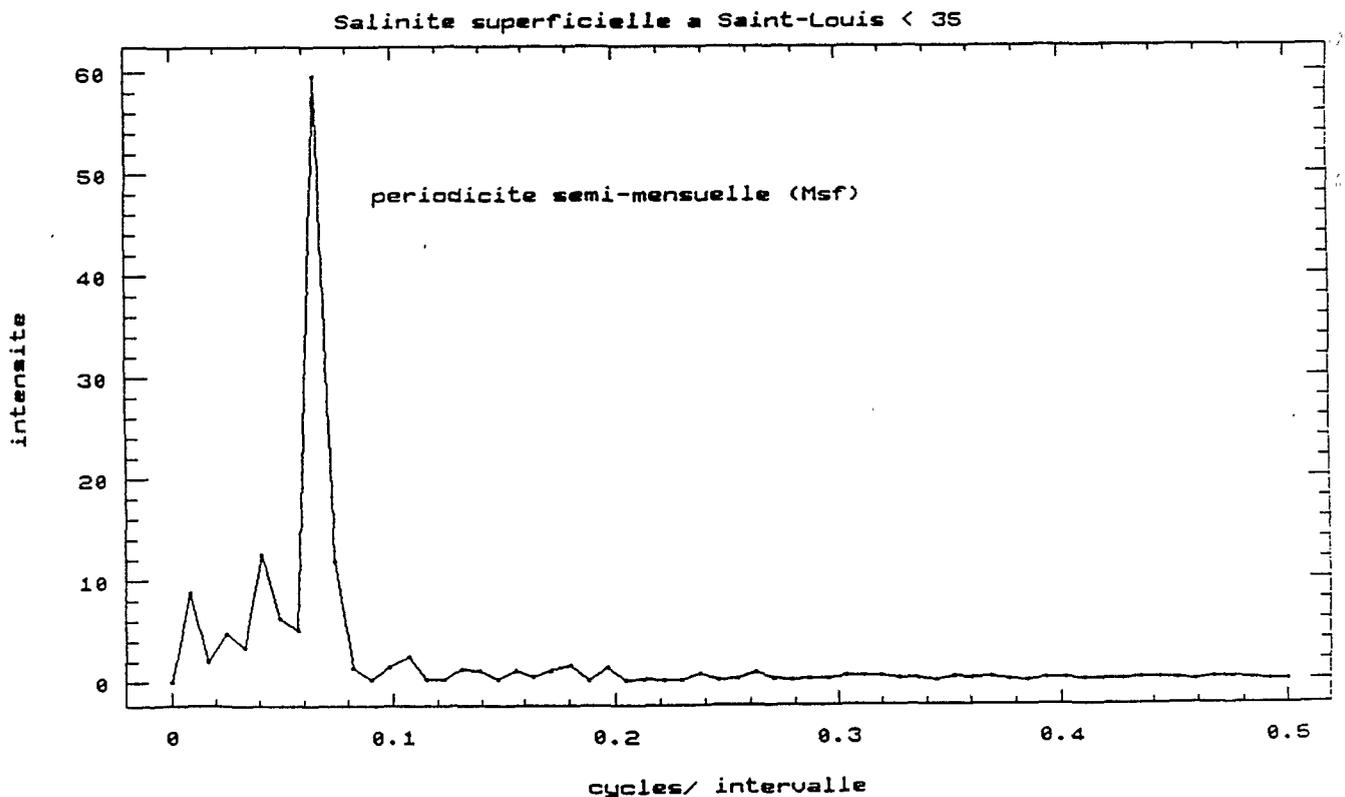


Fig. 3.5 : Périodogramme associé à la série des salinités de surface mesurées à Saint-Louis durant la phase de salinisation en 1983 ($S < 35$) (d'après les données de Kane 1985).

La série a d'abord été stationnarisée par le simple ajustement d'une régression linéaire telle que :

$$S = S_0 + b(\text{jour}), \text{ avec } \begin{array}{l} S_0 = 21.15, \\ b = 0,104 \text{ (salinité.j}^{-1}\text{)}, \\ R^2 = 92,62\%, \end{array}$$

puis le périodogramme a été calculé sur les résidus de cet ajustement.

Il en ressort principalement l'émergence d'un pic de forte intensité qui correspond à une périodicité de l'ordre de 15 jours. Nous l'attribuerons à la variabilité semi-mensuelle (Msf) du cycle de marée, qui, comme l'avaient suggéré Rochette (1964) puis Gac (1986a et b), en contrôlant l'importance du marnage, contrôle aussi l'intensité de l'intrusion saline avec une augmentation de la salinité lors des périodes de vives eaux et une diminution en mortes eaux.

Aussi, est-il remarquable de constater que cette périodicité semi-mensuelle n'est plus apparente sur les séries enregistrées après l'édification du barrage de Diama (fig. 3.3), dont l'un des impacts apparaît ici.

Les séries obtenues postérieurement à l'édification de Diama (1990 particulièrement) laissent toutefois apparaître une autre forme de variabilité temporelle, à plus long terme et non périodique, qui est liée aux lâchures sporadiques d'eau continentale en provenance de Diama. L'impact de ces lâchures de contre saison sera particulièrement discuté au chapitre IV.

II.2.4. Phase d'évaporation

Une troisième phase apparaît ensuite durant laquelle les eaux estuariennes vont se sursaler progressivement par rapport aux eaux océaniques. Sous l'effet conjugué de la marée qui continue à alimenter l'estuaire en eaux océaniques (d'origine tropicale) et de l'évaporation qui contribue à le concentrer davantage, les eaux estuariennes voient leur teneur en sel croître lentement. Les gradients journaliers sont alors nettement plus faibles que lors de la période de salinisation (de l'ordre de 0.04/jour pour 0.1/jour environ durant la phase de salinisation).

En régime naturel, cette phase cessait dès l'arrivée de la crue suivante. La figure 3.3 montre qu'en 1988, aucun lâcher tardif n'ayant été effectué, cette phase fut plus longue que lorsque le régime du cours d'eau n'était pas régulé. La salinité de surface à Saint-Louis

n'avait toutefois pas dépassé 40, avec une nette tendance asymptotique en fin de phase d'évaporation (fig. 3.6), ce qui suggère la compensation des pertes par évaporation par les apports marins.

On constate d'autre part qu'en 1990, du fait des nombreuses incursions d'eau continentale dans l'estuaire au cours du premier semestre, cette phase d'évaporation ne s'est pas manifestée, puisque la salinisation de l'estuaire fut suffisamment ralentie pour que la salinité de surface à Saint-Louis ne dépasse pas 36.

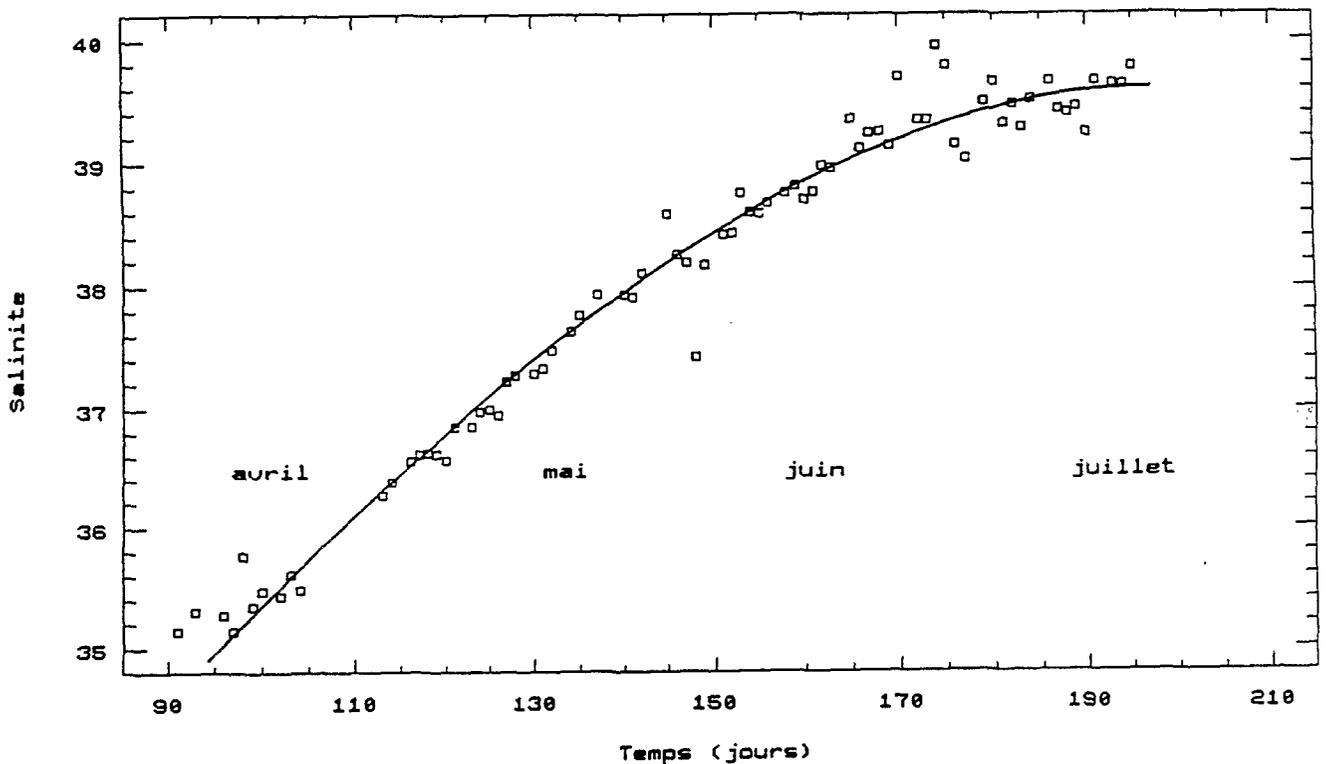


Fig. 3.6 : Salinité de surface à Saint-Louis durant la phase d'évaporation (avril à juillet) en 1988.

Cette phase d'évaporation n'est limitée que par le temps, c'est à dire qu'elle dure jusqu'à ce que le barrage s'ouvre à nouveau pour laisser passer la nouvelle onde de crue. Cette phase est donc directement tributaire de la gestion de la ressource en eau au niveau de Diama qui est elle même asservie aux besoins en eau dans la vallée et à la pluviométrie.

II.3. La TEMPERATURE

La figure 3.7 représente les cycles annuels de température dans le fleuve et dans l'océan à Saint-Louis de janvier 1989 à juin 1990. L'estuaire est toujours plus chaud que l'océan, notamment durant le début de la phase de salinisation de l'estuaire (janvier-avril). L'amplitude thermique annuelle (de l'ordre de 15°C avec, dans l'estuaire, un minimum voisin de 16°C en décembre-janvier, et un maximum de l'ordre de 30°C en milieu d'hivernage) est du même ordre de grandeur en mer et dans le fleuve. La variabilité à moyen terme est cependant plus faible dans l'estuaire, en particulier durant les périodes de transition entre eaux froides et eaux chaudes, avec un accroissement de la température estuarienne qui se fait de manière plus progressive qu'en mer. Il est vraisemblable que la variabilité observée en mer, inhabituelle dans le sens où d'ordinaire les eaux marines sont plus "inertes" que les eaux continentales, est liée en partie au régime de pulsations qu'impose l'upwelling côtier.

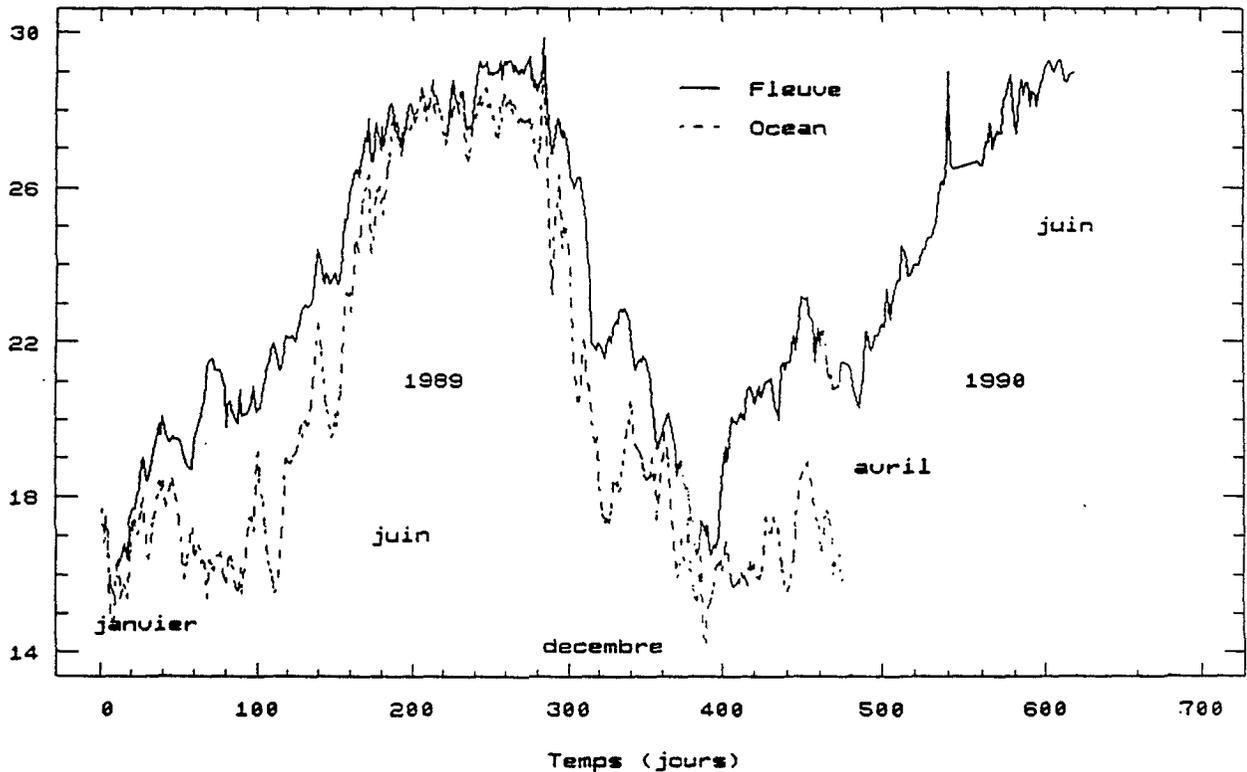


Fig. 3.7 : Températures de surface en mer et dans le fleuve à Saint-Louis en 1989-1990.

Nous avons représenté (fig. 3.8) l'écart journalier de température mesuré entre le fleuve et l'océan (en surface, à Saint-Louis) en 1988 et 1989. Il en ressort que plusieurs séquences sont à distinguer, avec des écarts maximums à deux reprises au cours du cycle annuel : au début de la reprise de l'intrusion saline d'une part (début novembre), au coeur de la phase de salinisation de l'estuaire d'autre part (mars-avril).

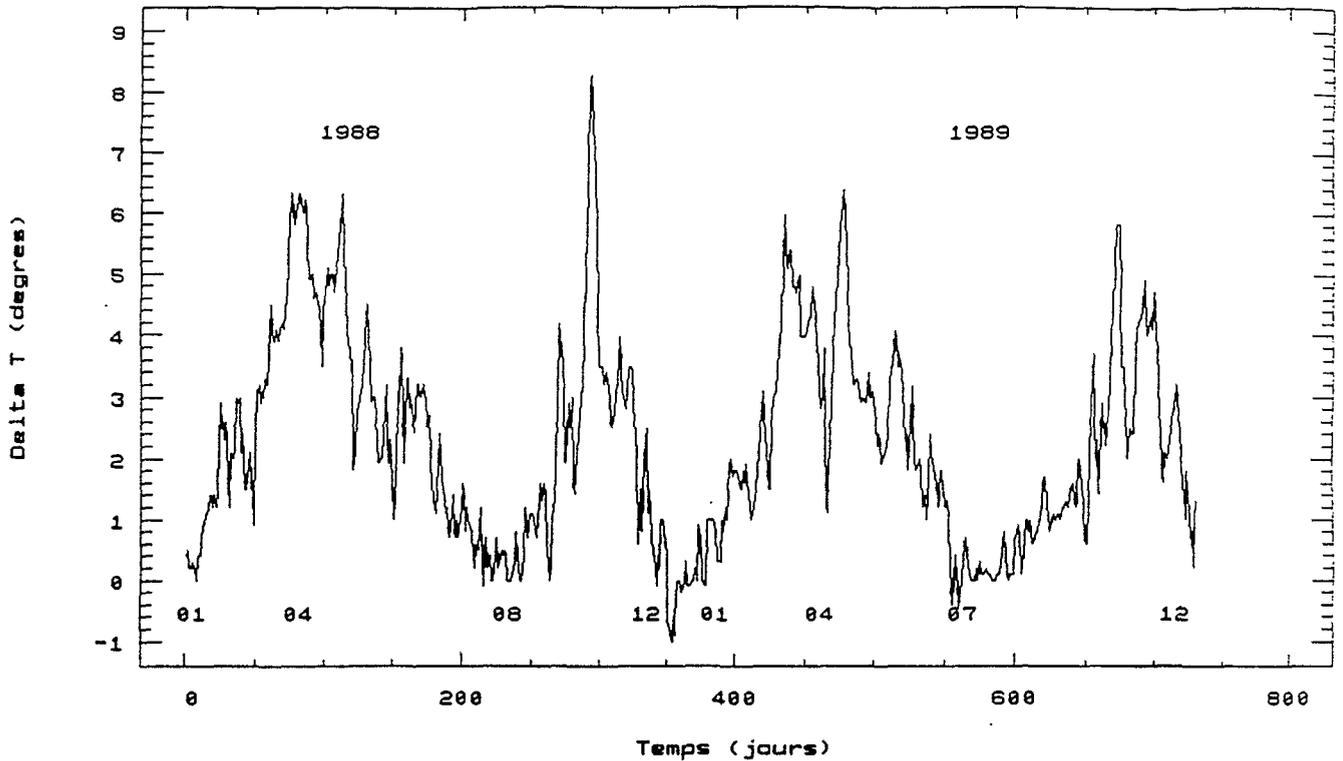


Fig. 3.8 : Ecarts de température de surface entre le fleuve et l'océan à Saint-Louis.

Dès le mois d'octobre, les eaux froides sud-atlantiques commencent à être ramenées à la côte par les advections de l'upwelling dont les premières pulsations se marquent par une brutale diminution de la température de l'océan côtier. Simultanément, la température de l'estuaire décroît plus lentement au fur et à mesure du mélange des eaux de crue résiduelles et des eaux océaniques. L'écart maximal enregistré fut de l'ordre de 9°C.

Cette séquence tend ensuite vers un minimum lorsque les eaux océaniques et estuariennes atteignent leur température la plus basse (janvier-février). A cette époque d'upwelling persistant, le rayonnement solaire est minimum (environ 430 cal/cm²/jour), le temps d'insolation aussi (environ 8 heures) et l'amplitude thermique diurne atteint son maximum (13°C) : température maximum de l'ordre de 29°C et minimum de l'ordre de 16°C.

Sous la pression de l'onde de marée (qui apporte dans l'estuaire les eaux froides de l'upwelling) et de la climatologie régionale (fort refroidissement nocturne, vents violents), les masses d'eaux voient leur température s'équilibrer au minimum annuel.

Au cours de l'hiver, alors que la température des eaux océaniques régulièrement enrichies et renouvelées par les poussées froides de l'upwelling, restent stables aux alentours de 16 °C, les eaux estuariennes se réchauffent progressivement. Les échanges avec l'océan continuent néanmoins (la salinité augmente) mais, du fait des faibles profondeurs, (au maximum une dizaine de mètres au fond du chenal), le régime climatique local imprime sa dynamique aux eaux superficielles de l'estuaire. On observe ainsi un écart

maximum entre le fleuve et l'océan en mars-avril, période à laquelle le rayonnement solaire est maximal (environ 600 cal/cm²/jour) et le temps d'insolation aussi (environ 10 heures).

Enfin, au cours du mois de mai, les eaux froides océaniques se retirent au profit des eaux chaudes tropicales. L'écart diminue alors régulièrement jusqu'à atteindre un second minimum au cours de l'hivernage pour lequel les eaux océaniques tropicales sont sensiblement à la même température que les eaux douces de la crue.

Cette chronique met ainsi en exergue deux points importants qui donneront à la température des eaux un caractère potentiellement explicatif des cycles de productivité observés dans l'estuaire.

La variabilité saisonnière est non négligeable, puisque la température des eaux est susceptible d'évoluer d'une dizaine de degrés en quelques semaines. Le forçage ainsi imposé aux organismes aquatiques, inéluctable, se positionnera en facteur explicatif (partiel) des modifications saisonnières observées dans la dynamique des peuplements, la température pouvant intervenir à deux niveaux d'organisation :

- d'une part du fait du contrôle (classique) qu'elle exerce sur les fonctions métaboliques des organismes planctoniques (régulation de la physiologie spécifique) (voir Ahlgren 1987),
- et, d'autre part, du fait des sélections d'espèces (ou d'assemblage d'espèces) que la température pourra contrôler (voir Levasseur et al. 1984, par exemple).

Quel que soit le spectre de variabilité à plus court terme auquel les organismes aquatiques sont soumis, la température peut apparaître comme un facteur hiérarchiquement drastique à long et moyen terme en influant particulièrement sur la composition et les capacités métaboliques des peuplements phytoplanctoniques (Harris 1986). En particulier, du fait des grandes fluctuations, notamment thermiques, auxquelles les masses d'eau estuariennes sont soumises, l'eurythermie constituera souvent une caractéristique dominante des peuplements phytoplanctoniques estuariens (Riley, "Eurythermy is certainly a salient feature of the estuarine populations", in "The plankton of Estuaries", document non référencé).

Par ailleurs, la température mesurée journalièrement en mer rend compte de la succession des masses d'eaux océaniques qui vont alimenter l'estuaire, et se place ainsi en **traceur de la qualité de ces eaux océaniques**.

Les eaux froides sont en effet associées aux pulsations de l'upwelling côtier qui apporte, outre ses réserves nutritives, des peuplements phytoplanctoniques extrêmement

évolutifs (Margalef 1978a, Estrada et Blasco 1985). A l'inverse, en été, l'élévation de la température rend compte de l'advection d'eaux tropicales nettement plus oligotrophes, et dont les peuplements phytoplanctoniques ont développé des stratégies "beaucoup plus fines" et adaptées à cette apparente oligotrophie (Le Bouteiller et Herbland 1982, Herbland et al. 1983).

Cette description ne se fonde toutefois que sur l'observation des *températures de surface* observées *journalièrement en une station* de l'estuaire et en mer. Les remarques qui en découlent ne peuvent donc rendre compte que d'événements hydroclimatiques à large échelle dont cette station est représentative. Les fluctuations à long terme ainsi révélées sont en effet contrôlées par des facteurs courantologiques et climatiques dont la variabilité propre s'impose par rapport aux fluctuations à plus hautes fréquences mais de moindre amplitude qui apparaissent sur la série (voir fig. 3.7).

Nous verrons (chapitre IV et V) qu'à court pas de temps, les valeurs instantanées et locales de la température sont fortement conditionnées par les processus hydrodynamiques complexes dont l'estuaire est le siège, et qui régissent en partie son hétérogénéité spatio-temporelle :

- soit parce que la température intervient directement en forçant l'hydrodynamique : stratification verticale imposée à la colonne d'eau par réchauffement diurne ou refroidissement nocturne (périodicité nyctémérale),

- soit au contraire parce que la température rend compte de l'intensité des échanges verticaux (processus de diffusion verticale turbulente par cisaillement), ou de l'intensité des mouvements horizontaux des masses d'eau (advection horizontale contrôlée par la marée d'eaux de qualités, donc d'origines différentes).

II.4. DIAGRAMMES T:S

Le tracé des diagrammes T:S permet de synthétiser l'information recueillie par l'observation des variations de la température et de la salinité. Les cycles annuels précédemment décrits sont clairement mis en évidence (fig. 3.9), dont la saisonnalité est rythmée principalement par le cycle naturel du fleuve ; la crue restant l'événement majeur qui bouleverse l'hydroclimat.

Des trois séquences définies, il apparaît toutefois que les phases d'évaporation et de dilution sont relativement "stables" par opposition à la phase de salinisation.

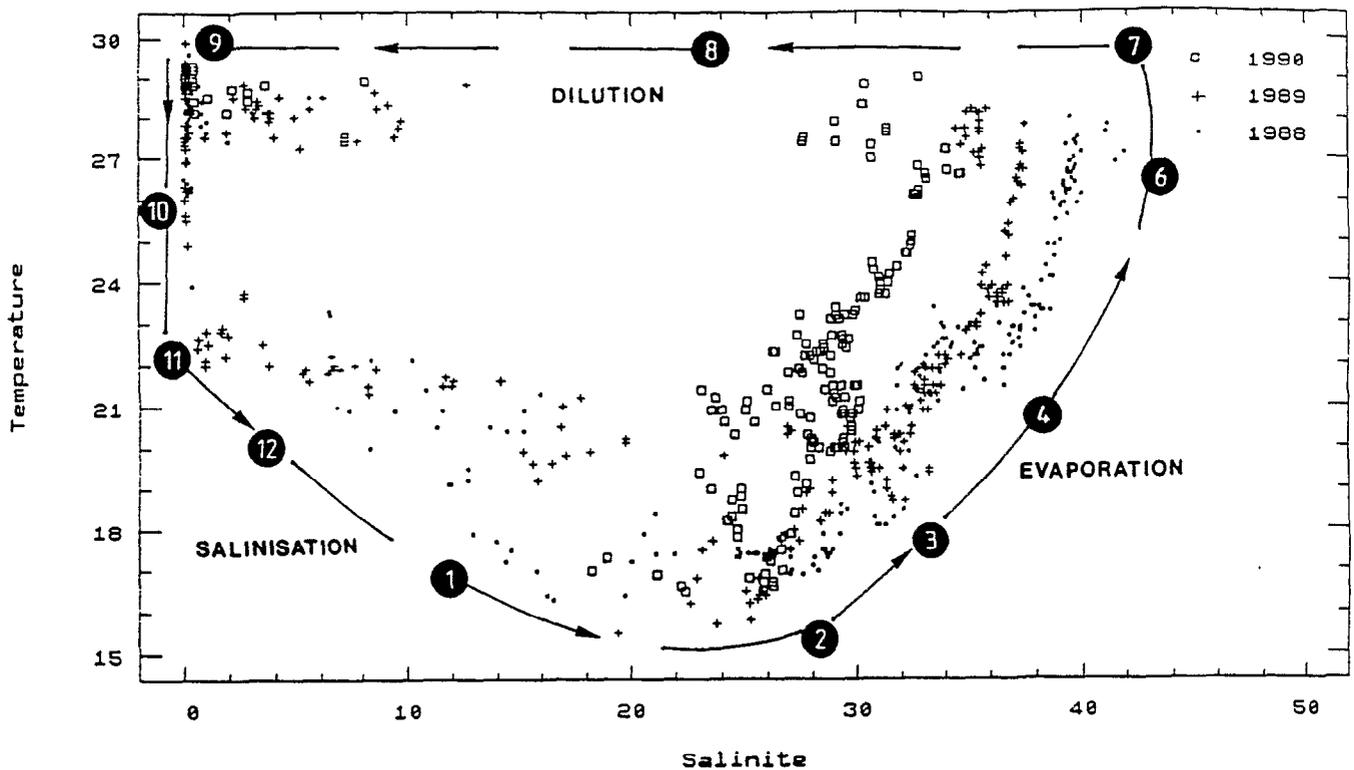


Fig. 3.9 : Diagrammes T-S des eaux estuariennes pour les années 1988, 1989 et 1990.

- **Evaporation** : nous avons représenté (fig. 3.10) le diagramme T:S de la phase d'évaporation pour les années 1988 et 1989 sur lequel ont été superposées les courbes d'isodensité (représentées par σ_t). L'année 1990 n'y figure pas car il n'a été recensé aucune valeur supérieure à 36 (en surface, à Saint-Louis) cette année là.

On observe que durant cette phase, les eaux se concentrent lentement, puis que la densité tend vers une valeur asymptotique autour de laquelle elle fluctue ensuite légèrement. C'est particulièrement le cas pour 1988 avec une densité qui s'est progressivement stabilisée ($\sigma_t \approx 27$).

Cette année là, comme en 1982 et 1983 (régime naturel), aucune lachûre de contre-saison n'est venue perturber la salinisation de l'estuaire qui s'est donc légèrement sursalé. Durant cette phase, les écoulements étant nuls (barrage fermé), l'estuaire est alors uniquement sous influence marine. La rapide stabilisation de la densité rend ainsi compte de l'intensité des échanges qui se font par le jeu des marées entre l'estuaire et l'océan, puisqu'il s'établit un **équilibre** tel que le renouvellement des eaux est suffisant pour **compenser** (par dilution) la concentration des eaux estuariennes sous l'effet de l'évaporation.

En 1989, l'effet des lachûres de contre-saison (particulièrement en fin de saison sèche, voir fig. 3.4) et d'une crue artificielle relativement précoce, ont significativement limité la durée et l'intensité de cette phase d'évaporation. La densité s'est stabilisée à une valeur plus faible qu'en 1988 ($\sigma_t = 26$). Et, en 1990, cette séquence n'est pas apparue du tout du fait de lachûres nombreuses et importantes survenues tout au long de l'année.

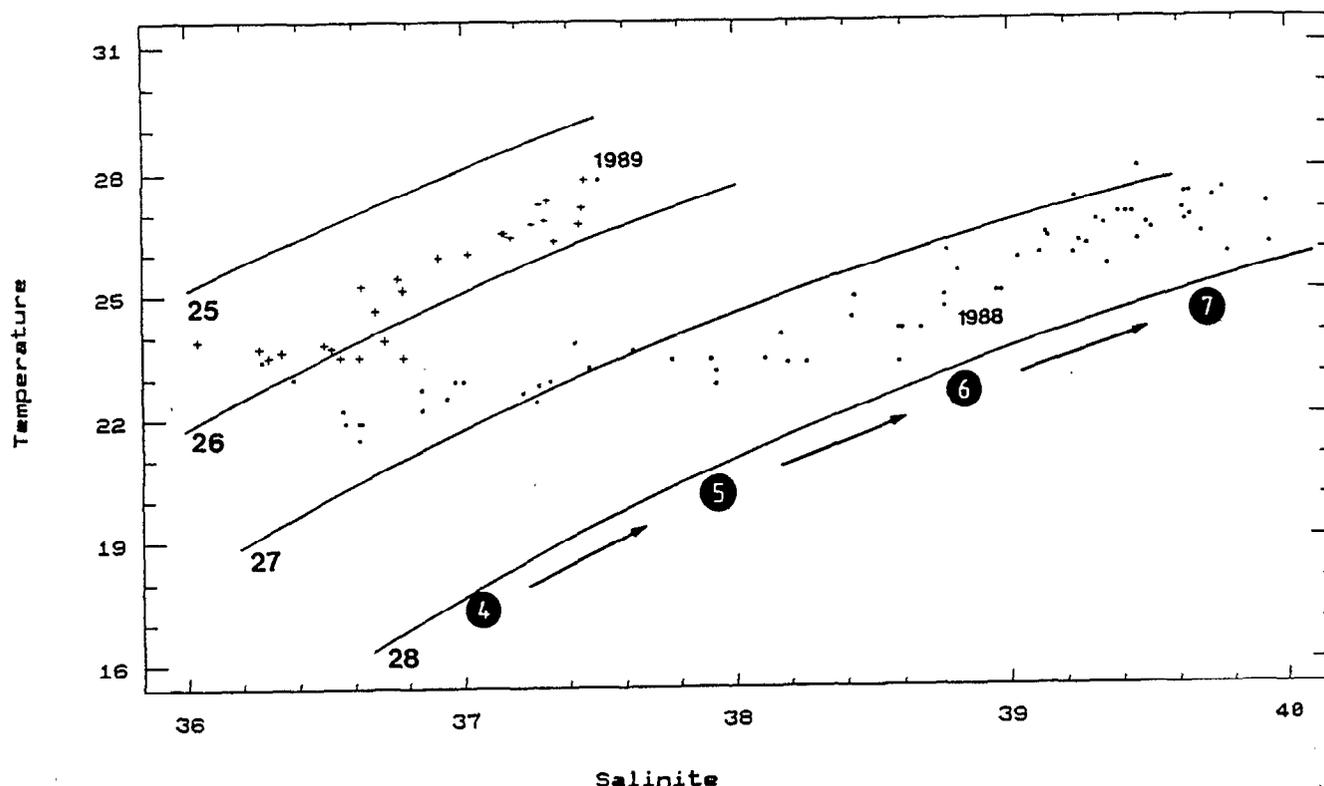


Fig. 3.10 : Diagrammes T-S des eaux estuariennes pour les phases d'évaporation en 1988 et 1989.

L'estuaire du fleuve Sénégal apparaît en ce sens très peu confiné en regard des sursalures chroniques et durables observées en Casamance (Pagès et al. 1987) et dans le Saloum (Pagès et Citeau 1990, Cecchi "soumis").

- **salinisation** : les relevés relatifs à cette phase apparaissent extrêmement dispersés, en raison notamment des apports continentaux fréquents qui viennent retarder le processus de salinisation de l'estuaire. On observe ainsi un accroissement de la durée de cette phase au détriment de la phase d'évaporation (comme en 1989) qui peut aller jusqu'à son remplacement complet (comme en 1990).

D'autre part, les lachûres en provenance de Diama vont considérablement augmenter la variabilité à court terme des conditions de milieu dans l'estuaire, par rapport à la dynamique saisonnière en régime naturel durant laquelle, à cette saison, les écoulements

d'eau douce étaient nuls. La superposition chronique de masses d'eau de qualités différentes, dont on a une image temporelle ici, va en outre se traduire par la création d'un champ de perturbations fluctuant tel que, à cette variabilité temporelle, soit associée une forte variabilité spatiale, tant longitudinale que verticale.

II.5. CONCLUSIONS RELATIVES AU CYCLE HYDROLOGIQUE ANNUEL : EFFETS DU BARRAGE DE DIAMA

En dépit de l'édification du barrage anti-sel de Diama, l'hydroclimat de l'estuaire du fleuve Sénégal se caractérise toujours par la succession de trois phases distinctes :

- une phase de **dilution** durant laquelle la crue envahit uniformément l'estuaire et ses tributaires. Cette phase est cependant sous le total contrôle des gestionnaires du barrage puisqu'elle ne dépend que des dates d'ouverture et de fermeture des vannes. Ainsi, le volume de la crue artificielle et son calendrier dépendent essentiellement des besoins en eau dans la vallée, besoins eux mêmes régulés par la pluviométrie régionale.

- une phase de **salinisation** durant laquelle l'estuaire est progressivement investi par les eaux océaniques, puis

- une phase d'**évaporation** durant laquelle l'estuaire est sous l'unique influence marine.

Outre la limitation spatiale de la zone soumise au balancement des marées, la présence de Diama se manifeste cependant de diverses manières.

- Alors qu'en régime naturel, l'évolution de la salinité de surface apparaissait fortement corrélée au terme semi-mensuel du cycle de marée, il apparaît maintenant que cette périodicité est "lissée". En l'absence de perturbations liées à des lachûres de contre saison, les salinités de surface enregistrées désormais restent cependant du même ordre de grandeur qu'auparavant.

- Le principal impact de Diama consiste en l'établissement d'un régime de lachûres de contre-saison qui peuvent significativement ralentir la dynamique de l'intrusion saline. A l'extrême, ces dilutions peuvent entraîner, comme en 1990, la disparition de la phase d'évaporation au profit de la phase de salinisation dont la durée est ainsi étirée jusqu'à l'arrivée de la crue suivante.

Cette chronique hydrologique, locale et journalière, ne nous permet pas de spéculer sur l'homogénéité ou l'hétérogénéité des conditions de l'environnement dans l'estuaire.

Cependant, à l'extension dans le temps de la période de salinisation sous l'effet d'arrivées chroniques d'eau dessalées est associée une forte variabilité spatiale, tant longitudinale que verticale, qui provoque une significative **augmentation de la variabilité à court terme** de l'environnement hydroclimatique tout au long de l'année.

III. HYDROCLIMAT ET BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

L'observation des diagrammes T:S met en évidence une saisonnalité hydrologique contrastée dans l'estuaire du fleuve Sénégal. Un échantillonnage exploratoire a été effectué avec l'ambition de décrire aussi la saisonnalité des descripteurs physico-chimiques classiques de l'hydroclimat, et d'en appréhender les effets sur la communauté phytoplanctonique. Le pas de temps retenu, 1 campagne toutes les trois semaines environ, relativement contraignant, fut choisi comme juste compromis entre nos propres contingences et le rythme des fluctuations saisonnières de l'environnement.

La saisonnalité hydroclimatique est ici décrite au travers principalement des observations effectuées *régulièrement* en surface à la station de Diama (à l'aval immédiat du barrage) et plus sporadiquement à Saint-Louis, en une quinzaine d'occasions entre avril 1988 et juillet 1989 (voir tab. 2.1, chapitre II).

III.1. RESULTATS

La saisonnalité hydroclimatique est exprimée trivialement par l'évolution saisonnière des valeurs de la conductivité équivalente à 25°C (C25). Cette mesure a été préférée à la salinité dans ce paragraphe, car elle permet de conserver un système d'unité homogène et précis durant les diverses phases du cycle hydrologique (notamment durant la crue où la salinité n'a que peu de signification), et de part et d'autre du barrage. On trouvera dans Gac et Kane (1986b) une discussion des relations unissant la conductivité à la salinité dans l'estuaire du fleuve Sénégal. Les relations déterminées par ces auteurs (une durant la crue, une durant la phase où l'estuaire est sous l'unique influence marine) sont strictement linéaires. En conséquence, dans la suite de ce chapitre, les différents graphiques que nous présentons où l'évolution de divers descripteurs de l'environnement est décrite selon la conductivité des eaux, sont interprétables sans équivoque.

Schématiquement, l'évolution de la conductivité équivalente (fig. 3.11) rend compte du rythme hydrologique estuarien, avec une très forte diminution dès l'arrivée de la crue (ouverture des vannes de Diama, camp. 5), puis une nette et régulière augmentation dès leur fermeture (camp. 9).

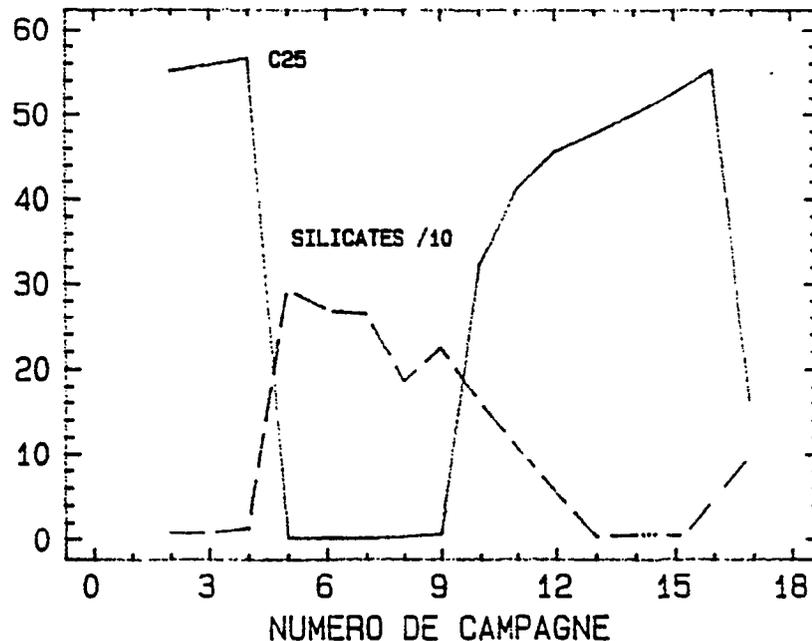
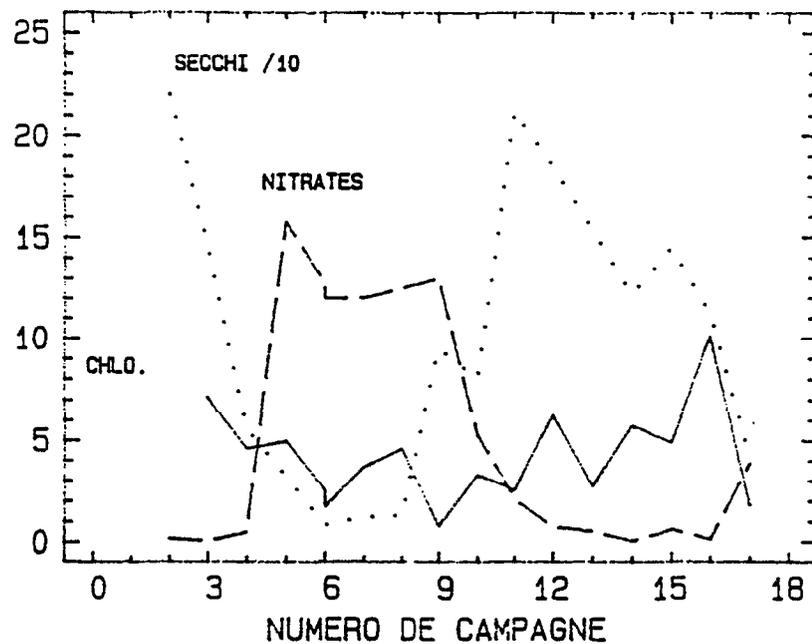


Fig. 3.11 : Saisonnalité des principaux descripteurs de l'hydroclimat estuarien en surface à Diama, avec :

- nitrates ($N-NO_3$) et silicates ($Si-Si(OH)_4$) en $\mu\text{moles.l}^{-1}$,
- profondeur de disparition du disque de Secchi en cm,
- conductivité équivalente à 25°C en mS.cm^{-1} ,
- chlorophylle en $\mu\text{g.l}^{-1}$.

III.1.1. Turbidité et éclairement

La turbidité, représentative de la charge en matières en suspensions (MES), est estimée indirectement par l'observation de la profondeur de disparition du disque de Secchi. Cette dernière mesure est indicatrice de l'éclairage ambiant que reçoit le phytoplancton.

Eclairage

En une quinzaine d'occasions, des profils d'éclairage ont été faits à l'aide d'un quantummètre LiCor. Les résultats obtenus (tab. 3.1) sont présentés à titre indicatif (du fait de leur faible nombre, et des difficultés d'interprétation de ce type de mesures).

dS (cm)	Kd (cm ⁻¹)	Ze _u (cm)
82	0,0163	284
125	0,0113	408
112	0,0124	370
122	0,0116	396
145	0,0124	371
220	0,0070	654
145	0,0122	378
55	0,0299	154
95	0,0141	327
212	0,0067	687
82	0,0191	241
185	0,0075	614
95	0,0154	299
44	0,0371	124
41	0,0351	131

Tab. 3.1 : Caractéristiques optiques de la colonne d'eau.

Le coefficient d'atténuation vertical de l'éclairage descendant a été calculé à partir de l'ajustement d'une relation de type $I_z/I'_0 = \exp(-Kd.z)$, avec

- I'_0 : éclairage de sub-surface,
- I_z : éclairage mesuré à la profondeur z ,
- Kd : coefficient d'atténuation vertical,
- profondeur d'immersion de la cellule.

Ze_u (épaisseur de la zone euphotique, déterminée par la profondeur à laquelle n'arrive que 1% de l'éclairage de sub-surface) a été calculée lors du calcul de Kd selon $Ze_u = -\ln(0,01)/Kd$.

Il est possible d'ajuster une relation linéaire liant la profondeur de disparition du disque de Secchi au coefficient d'extinction vertical de l'éclairage descendant (fig. 3.12), selon $Kd(\text{cm}^{-1}) = 1,54 (1/dS, \text{cm}) - 2,58 \cdot 10^{-4}$. ($R^2=97,4\%$, et l'ordonnée à l'origine est non différente de 0 à 77%).

A partir d'une telle relation, et sous réserve d'un nombre de mesures suffisants pour sa validation (ce qui n'est pas vraiment notre cas), l'épaisseur de la couche euphotique peut être estimée à partir d'une simple lecture de dS (voir légende du tableau 3.1). Les biais sont toutefois multiples et la validité de la relation n'est le plus souvent vérifiée que localement et dans des conditions hydroclimatiques relativement stables.

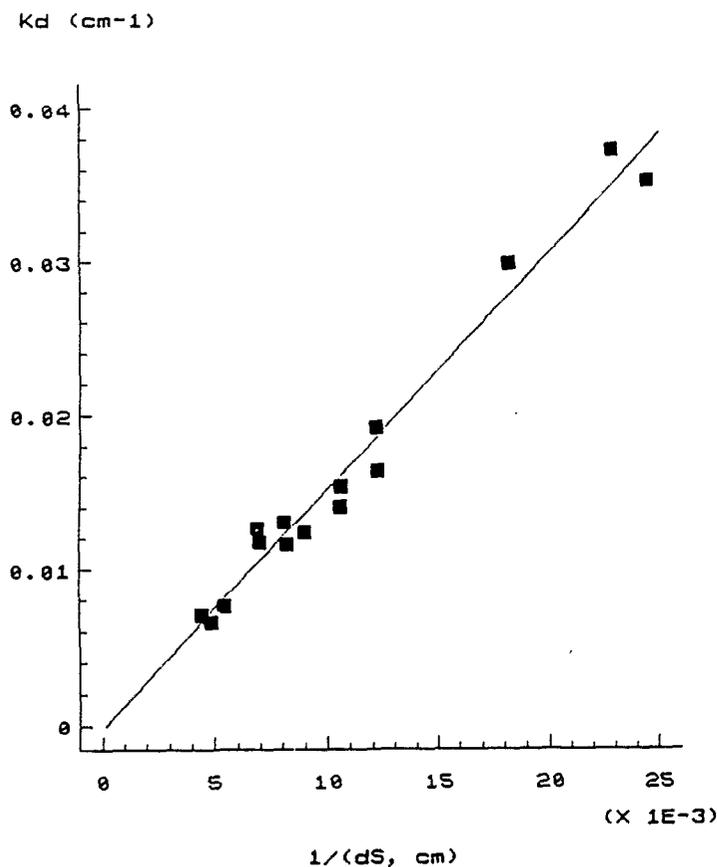


Fig. 3.12 : Relation liant le coefficient d'atténuation vertical à la profondeur de disparition du disque de Secchi.

La relation obtenue, de qualité acceptable, a été établie à partir de mesures effectuées essentiellement à Diama (à partir du bout de la digue), dans un environnement qui n'est pas forcément représentatif du climat lumineux en d'autres sites de l'estuaire.

On observe toutefois que l'épaisseur de la zone euphotique est au maximum de l'ordre de 7 mètres, valeur supérieure à la profondeur moyenne de l'estuaire (inférieure à 5 m), mais inférieure à la profondeur des zones centrales du chenal du cours d'eau (> 10 m). Ces zones profondes seront donc apparemment confinées dans l'obscurité.

Turbidité

La crue s'accompagne d'un apport massif de MES, héritage des flux continentaux qui ont drainé l'ensemble du bassin versant avant de transiter dans l'estuaire. Ces MES vont considérablement opacifier le milieu jusqu'à entraîner une profondeur de disparition du disque de Secchi de moins de 8 cm (fig. 3.11). La lumière sera alors potentiellement sévèrement limitante.

vanne	1	2	3	4	5	6	7
surface	429	417	409	403	443	428	433
>5 m	453	-	-	415	-	-	455

Tab. 3.2: Charges en MES (g.m^{-3}) mesurées au centre de chacune des vannes du barrage (largement ouvertes), en surface et en profondeur (imprécise du fait de la dérive de la bouteille Niskin) lors de la crue en août 1989.

Des prélèvements effectués à Diama lors de la crue en août 1989 (tab. 3.2) indiquent qu'il n'existe pas de différence significative transversalement et verticalement dans la charge solide véhiculée par la crue. L'écart entre les diverses valeurs obtenues et leur moyenne (429 g.m^{-3}) est en effet au maximum de l'ordre de 5% de la charge en MES, valeur qui apparaît largement négligeable en regard de l'imprécision de ce type de mesure, et surtout de l'hétérogénéité de la répartition des flux particulaires (à très petite échelle spatiale) que génèrent les fortes turbulences.

L'absence d'évolution systématique de la charge particulaire en fonction de la profondeur est en outre caractéristique d'un transport de particules très fines. De fait, selon Gac et Kane (1986a), la fraction argileuse (kaolinite, smectite) est largement dominante (de 65 à 93%) et la fraction $>63 \mu\text{m}$ demeure négligeable.

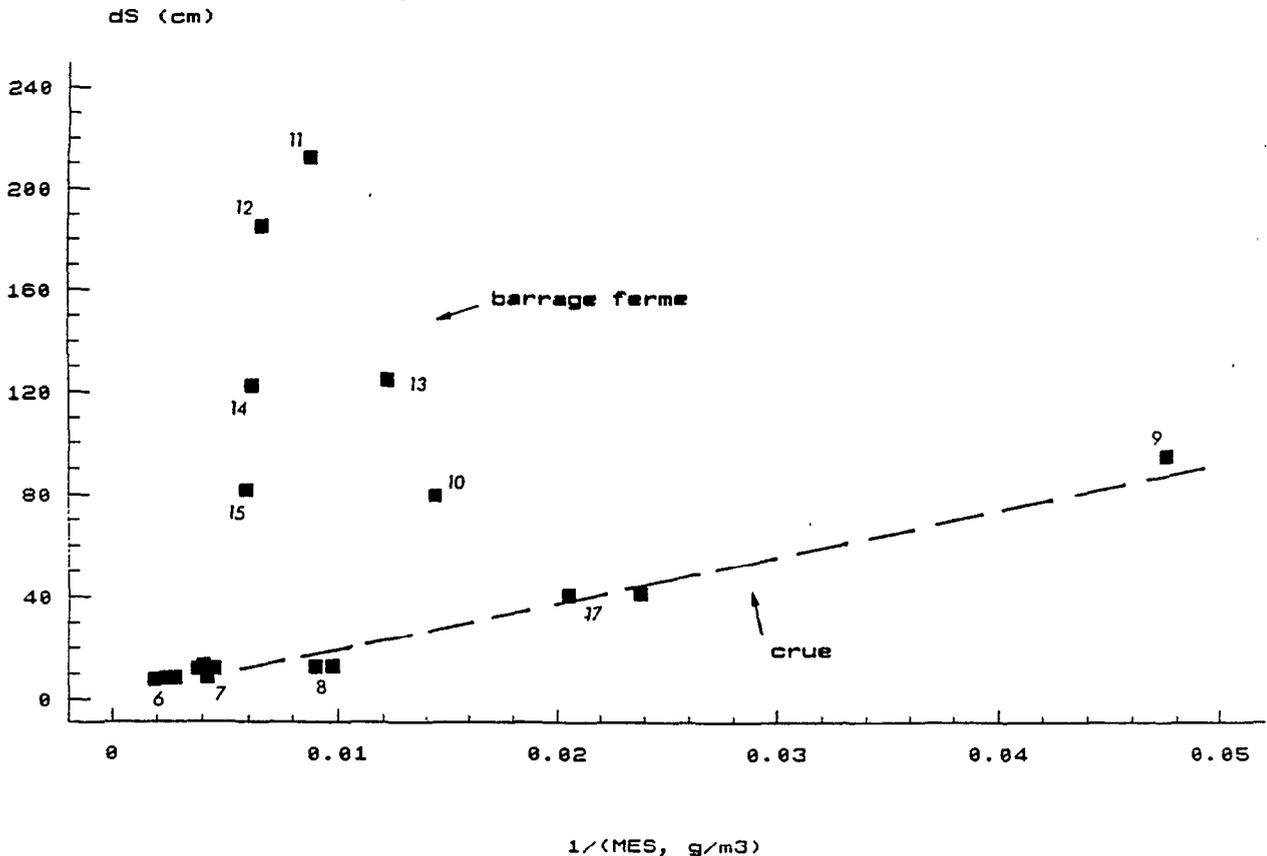


Fig. 3.13 : Evolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi selon la teneur en MES des eaux estuariennes.

Les charges solides observées durant la crue sont de l'ordre de grandeur de celles estimées par Kane (1985) lors de cycles hydrologiques précédant l'édification de Diama. Ces teneurs sont cependant bien plus élevées que celles connues antérieurement (Michel 1973, Michel et Sall 1984), et sont liées au fait qu'en période de déficit pluviométrique, l'écoulement du fleuve provoque un sapement latéral plus important des rives (Gac et Kane 1986a).

Durant la crue, il existe une relation linéaire simple qui lie dS à la teneur en MES (fig. 3.13), et l'opacification des eaux n'est due qu'au transport solide. Il n'en va pas de même en dehors de la saison des hautes eaux (fig. 3.13) où des variations importantes de la transparence sont observées (campagne 10 à 15, décembre 89 à mai 89) qui ne sont pas directement corrélables au cycle hydrologique (fig. 3.11). Les eaux sont alors d'une couleur variable, du vert au beige, et apparaissent successivement claires ou chargées de MES duveteuses rappelant les floccs de lit bactérien et classiquement observées en estuaire (Van Leussen et Dronkers 1988).

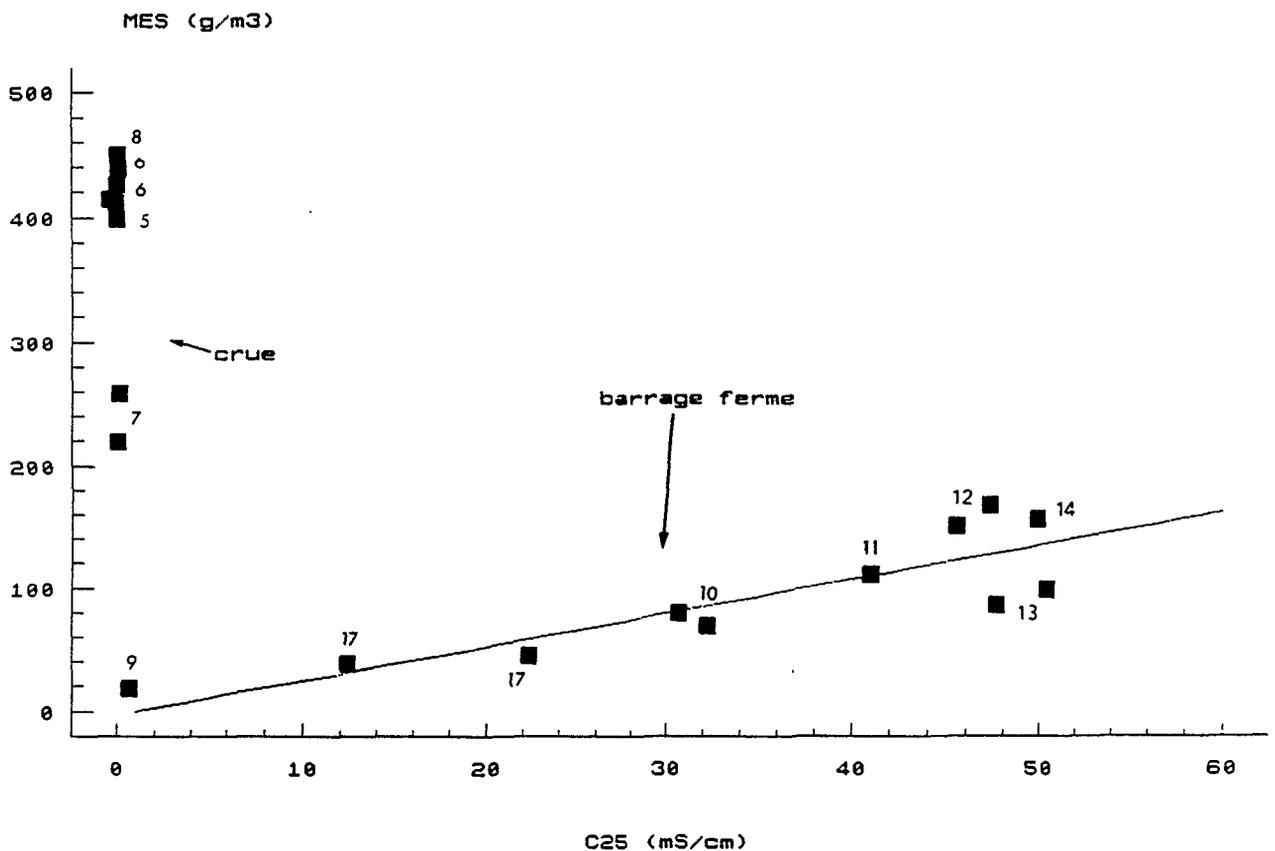


Fig. 3.14: Evolution de la charge en MES selon la conductivité des eaux estuariennes.

Passé l'épisode de la crue, la teneur en MES évolue linéairement au rythme de la salinisation des eaux:

$(MES, g.m^{-3}) = 2,75 (C25, mS.cm^{-1}) - 2,77$; $R^2=62,5\%$ en ne considérant que les points de conductivité $> 1,0 mS.cm^{-1}$.

Des processus complexes et divers peuvent être à l'origine de cette augmentation :

- processus purement physico-chimiques liés par exemple à la floculation des sédiments lors de leur remaniement en conditions turbulentes, les vases estuariennes se trouvant en effet en permanence dans des conditions de salinité aptes à assurer leur floculation rapide et totale (Lafond 1973),
- processus purement biologiques liés au développement des biomasses planctoniques qui peuvent significativement contribuer à la charge en suspension.

Parallèlement, on observe également une tendance à l'éclaircissement des eaux au fur et à mesure de l'élévation de la conductivité (fig. 3.15) jusqu'à une valeur voisine de 40 $mS.cm^{-1}$ (salinité voisine de 25,5).

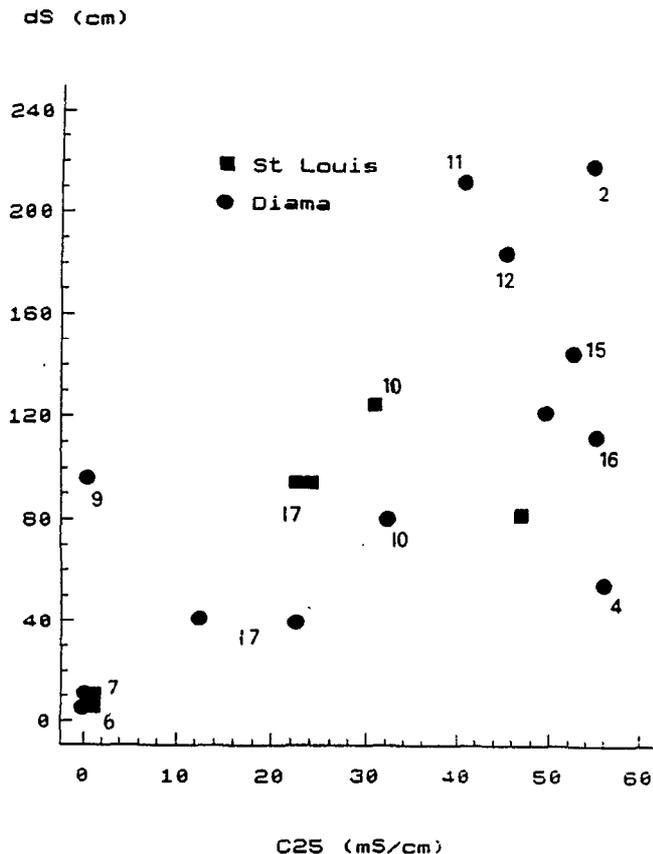


Fig. 3.15 : Evolution de la transparence des eaux estuariennes (dS) selon leur conductivité.

Lors du mélange des eaux fluviales et marines (comparativement très faiblement chargées), la charge en MES est diluée et subit d'importants remaniements (floculation puis sédimentation principalement) du fait de l'évolution de l'environnement chimique. La relation sensiblement linéaire qui lie dS à la conductivité rend compte de contrôle de la transparence

par des processus purement physico-chimiques tant que la conductivité demeure inférieure à 40 mS.cm^{-1} (phase de salinisation précoce). Au delà, la dispersion des valeurs de dS indique la mise en place d'autres phénomènes susceptibles d'altérer la transparence des eaux. Les matières en suspension responsables de l'opacification des eaux ne sont plus alors strictement continentales.

La forte variabilité observée indique d'autre part que, quelle que soit l'origine de ces MES (détritique, phytoplanctonique ou autre), les processus agrégatifs et/ou dispersifs responsables de leur maintien en suspension lorsque l'estuaire se salinise se manifestent de manière discontinue.

La relation chlorophylle:dS (non figurée) n'est pas significative et n'apporte aucune indication contrairement à son homologue (chlorophylle:MES). Deux tendances sont à distinguer (fig. 3.16) :

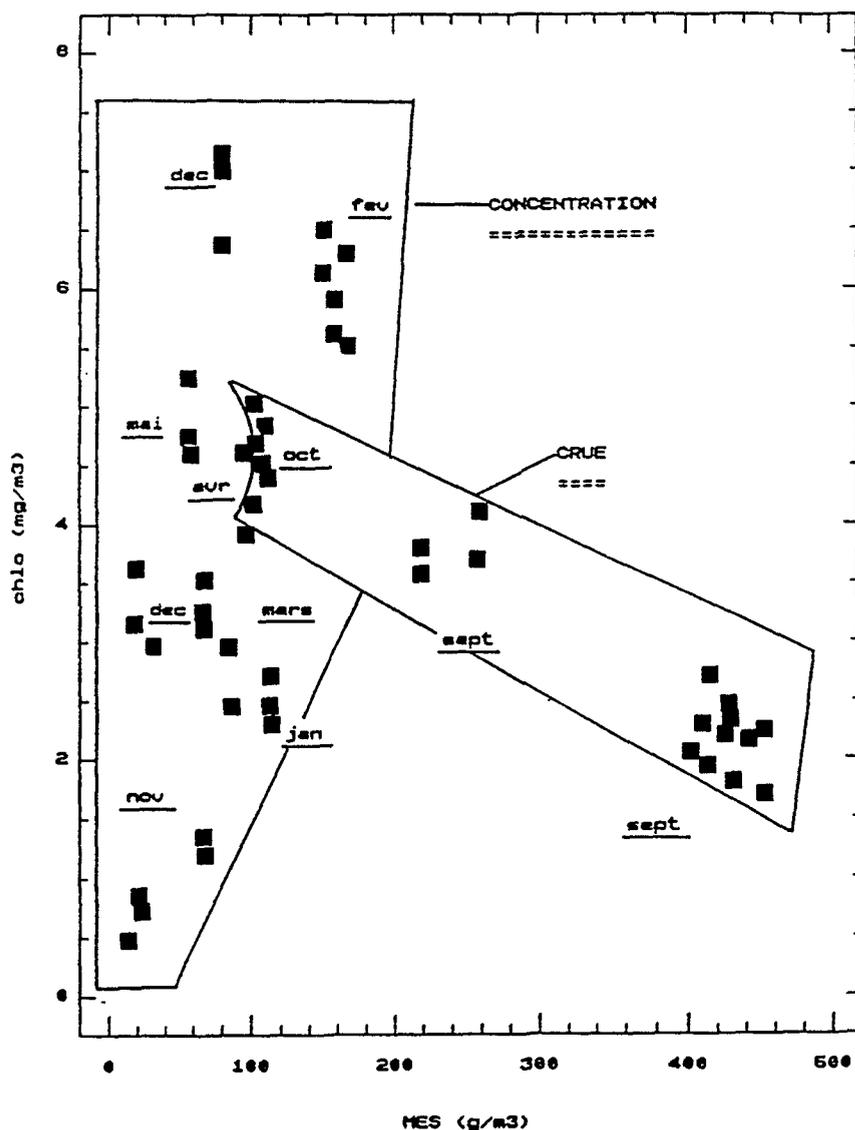


Fig. 3.16 : Distribution des teneurs en chlorophylle selon la charge en MES.

- 1 : d'une part, un relatif alignement des points correspondants aux campagnes menées durant la crue (points d,e,f). Les MES diminuent et la chlorophylle augmente : ces matières en suspension sont exclusivement continentales et essentiellement minérales.

La charge solide est importante (> 400 mg/l) et maximale juste avant la crue : période d'érosion précoce durant laquelle les MES sont principalement constituées par les lessivages des bassins versants lors des premières averses et par les reprises des "laissées" de la crue précédente. La turbidité diminue ensuite : période d'érosion tardive (des berges et du lit mineur essentiellement) où la charge en suspension diminue dans le cours d'eau alors que les débits augmentent. Enfin, lors de la décrue, la diminution de la turbidité est vraisemblablement liée au mélange des eaux de ruissellement et des eaux de réserves supérieures (Reizer, 1974). Phénomène classique engendré, selon Gac (1979), par la présence des plaines d'inondation qui jouent le rôle de filtres. La biomasse phytoplanctonique augmente probablement tant sous l'effet (léger) de l'éclaircissement du milieu (dS de 8, puis 11.5, puis 13) que sous l'effet (important) de l'apport massif de nitrates drainés en amont.

- 2 : d'autre part, après interruption de l'écoulement, une relation globalement monotone entre chlorophylle et MES pour laquelle, sur l'ensemble des mesures effectuées, 40% de la variance des MES est expliquée par la variation de la biomasse chlorophyllienne. La tendance est significative mais la dispersion élevée, essentiellement sous l'effet des lâchers tardifs de Diama et de l'hétérogénéité de l'estuaire lors de la phase de concentration saline

III.1.2. Les sels nutritifs

Les teneurs en sels dissous sont très fortement liées au cycle hydrologique (fig. 3.11), et, à l'échelle d'observation retenue, la variabilité saisonnière est le plus souvent l'événement majeur qui bouleverse le paysage hydroclimatique. Les silicates et les nitrates, en particulier, présentent un cycle saisonnier qui covarie intimement avec la succession des épisodes hydrologiques.

Phosphates ("phosphore réactif dissous")

Nous avons représenté (fig. 3.17) l'évolution temporelle de la teneur en phosphore réactif dissous (les stations de Diama et Saint-Louis, échantillonnées à différentes profondeurs, sont prises en compte).

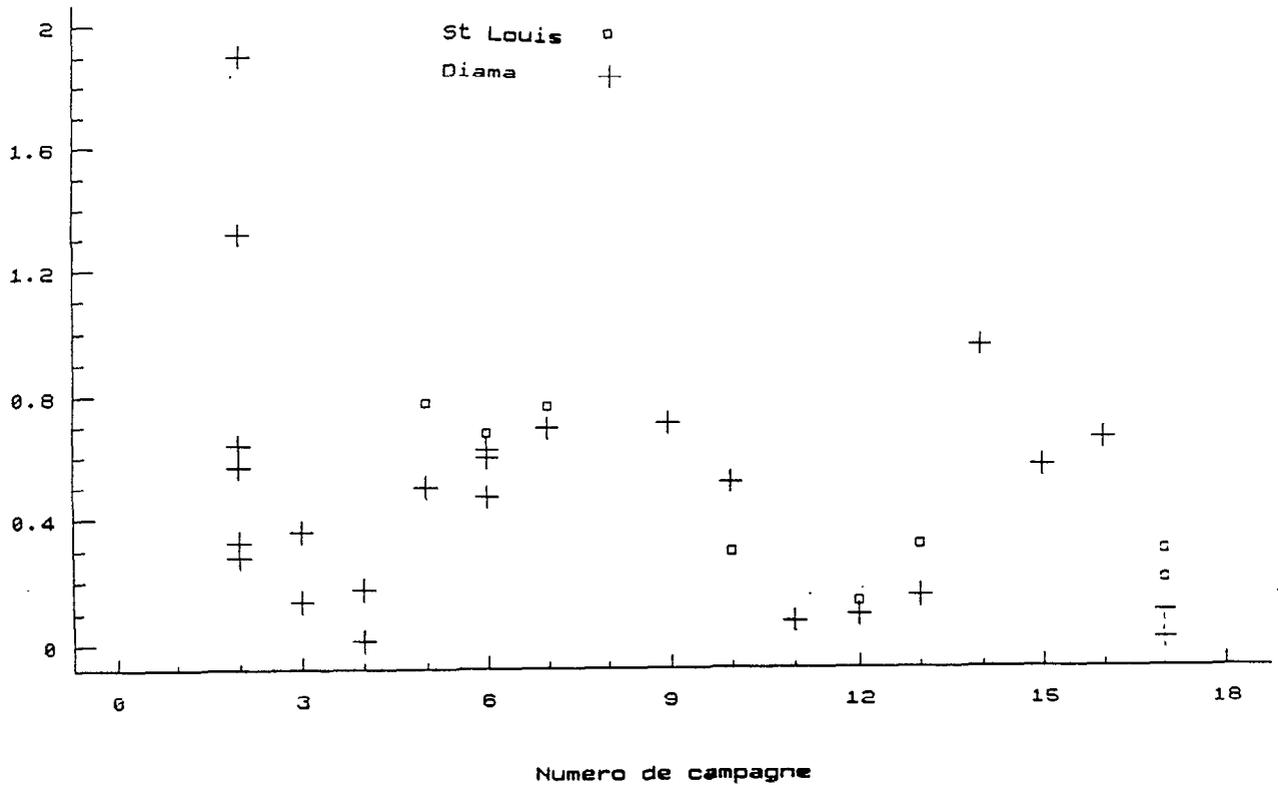
P-PO4 ($\mu\text{mole/l}$)

Fig. 3.17 : Evolution temporelle de la teneur en phosphore réactif dissous.

L'hydrologie estuarienne est nettement mise en évidence avec, lors de l'ouverture des vannes (camp. 5), une nette augmentation de la concentration en P dissous, puis une stagnation de cette concentration durant toute la crue, et, dès l'arrêt des écoulements (camp. 9) une progressive diminution. La teneur en P réactif dissous évolue ensuite indépendamment du cycle hydrologique : croissance progressive durant toute la phase de salinisation précoce (janvier à avril, camp. 11 à 14), puis décroissance avant l'arrivée d'un nouvel épisode de hautes eaux (juin à août 1988, camp. 2 à 4 ; juin-juillet 1989, camp. 16-17). On n'observe pas de variabilité longitudinale importante (mais sur un faible nombre de points d'échantillonnage), tandis que verticalement, les écarts observés peuvent être très importants et d'un ordre de grandeur supérieur à l'amplitude de la variabilité saisonnière (voir camp. 2).

Nous l'avons rappelé dans l'annexe III, la fraction dosée (phosphore réactif dissous) est en permanence en interaction avec les autres formes phosphorées, particulaires ou dissoutes, présentes dans le milieu. Du fait des turbulences verticales susceptibles de remanier sensiblement les sédiments et des processus complexes qui lient la fraction dissoute aux MES, d'une part, du fait des processus rapides de régénération et de la potentielle superposition de masses d'eau de qualités différentes, d'autre part, les évolutions observées verticalement, de fortes amplitudes, seront déterminées par un grand nombre de phénomènes qu'il est impossible de distinguer à l'échelle d'observation retenue. Comme

nous l'avons rappelé dans l'annexe III, la chimie de cet élément, notamment en milieu saumâtre, est particulièrement complexe. De nombreux processus agissent sur la quantité et la qualité des diverses fractions phosphorées présentes, fractions immédiatement ou potentiellement utilisables par les algues. De fait, la discussion de l'évolution de la concentration en phosphore réactif dissous ne rend pas compte fidèlement, le plus souvent, de la ressource phosphorée effectivement disponible pour les algues.

Il n'existe pas de lien significatif liant la teneur en P dissous à la charge en MES ou à la transparence des eaux (non figuré). Durant la crue, les teneurs sont relativement élevées et peu évolutives mais, dès la fermeture des vannes de Diama, on observe une grande dispersion des points. De fait, alors que nous verrons que l'évolution des teneurs en silicates et nitrates est globalement conservative lors de la salinisation de l'estuaire, l'évolution de la teneur en P est nettement découplée de l'augmentation de la conductivité des eaux (fig. 3.18).

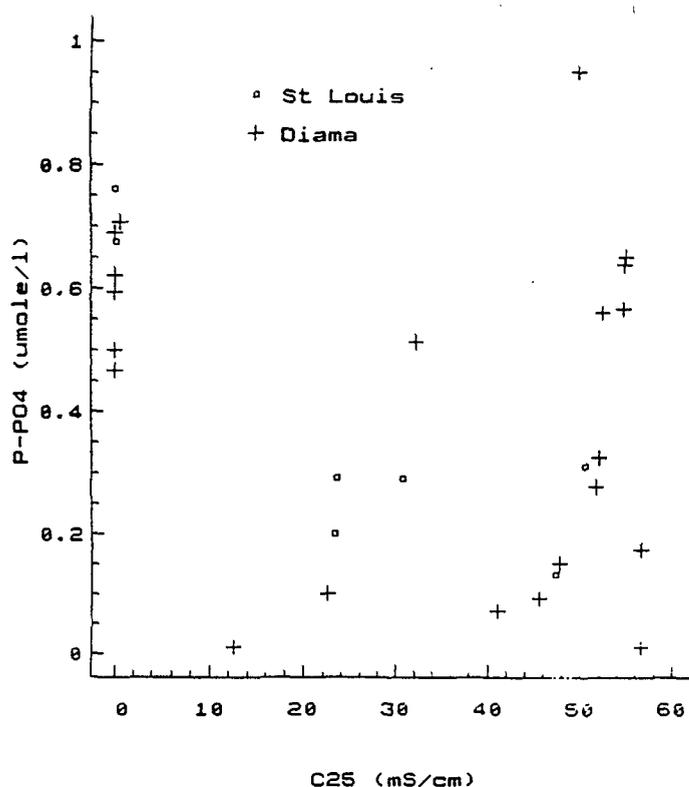


Fig. 3.18 : Evolution de la teneur en phosphore réactif dissous selon la conductivité des eaux estuariennes.

Les fines particules argileuses de la crue constituent un vecteur "idéal" pour le transport - et le contrôle - du phosphore, dont la concentration est alors relativement élevée mais très vraisemblablement extrêmement faible par rapport aux quantités de phosphore effectivement présentes (voir Lemoalle 1979 pour une discussion de la chimie de cet

élément en milieu fortement turbide et argileux). Lors de la salinisation des eaux, au delà de 40 mS.cm^{-1} (25,5 de salinité environ), les points sont fortement dispersés, et la teneur en phosphore dissous est alors sous le contrôle de multiples facteurs qui engendrent la non linéarité de son évolution. Le comportement non conservatif de cet élément est également indicateur d'un turn-over rapide (Harris 1986) ; les processus (physico-chimiques ou biologiques) qui contrôlent la teneur en P dissous agissant à court pas de temps.

Silicates ("silice réactive dissoute")

La teneur en silicates augmente dès l'arrivée de la crue dans l'estuaire puis diminue progressivement au gré de la reprise de l'intrusion saline (fig. 3.11). Ce comportement est classique à l'interface fleuve/océan et de nombreuses études lui ont été consacrées avec des résultats parfois contradictoires. A partir de l'ensemble des dosages de la teneur en silicates effectués dans l'estuaire (échantillonnage saisonnier et campagnes spatiales décrites au chapitre IV), une relation linéaire simple a été ajustée qui explique significativement la coévolution de la concentration en silicates réactifs dissous en fonction de la conductivité (fig. 3.19). Kane (1985) signale cependant que la courbe de dilution observée s'écarte fortement de la courbe de dilution théorique, en particulier quand les proportions d'eau de mer et d'eau du fleuve sont voisines. Nous n'observons pas une telle déviation, la légère concavité de la courbe traduisant simplement la non-linéarité de la relation liant la salinité à la conductivité.

Nous noterons seulement que, tant que la conductivité demeure inférieure à 40 mS.cm^{-1} (salinité inférieure à 25,5), la quantité de silicates présente (supérieure à 10 mole.l^{-1}) ne sera pas intrinsèquement limitante pour le développement du phytoplancton. De fait, la limitation par les silicates n'est que rarement observée en milieu côtier, et ne survient que lorsque les autres éléments sont présents en grande quantité (voir par exemple Hasfaoui (1984) qui commente une telle situation en Baie de Brest, système sensiblement pollué).

Nitrates

A l'échelle d'observation retenue, le comportement des nitrates est très proche de celui des silicates (fig. 3.11) : leur origine continentale ne fait aucun doute. Là encore, une relation linéaire simple est ajustable (fig. 3.20) pour laquelle la covariation de la teneur en nitrate selon l'augmentation de la conductivité est significativement mise en évidence. Nous verrons toutefois au chapitre V que des concentrations en nitrates étonnamment élevées peuvent parfois être observées, tandis que l'influence continentale n'est plus que relictuelle. Dans de telles circonstances, l'importation advective dans l'estuaire d'azote d'origine marine remis à disposition par les pulsations de l'upwelling côtier peut être invoqué.

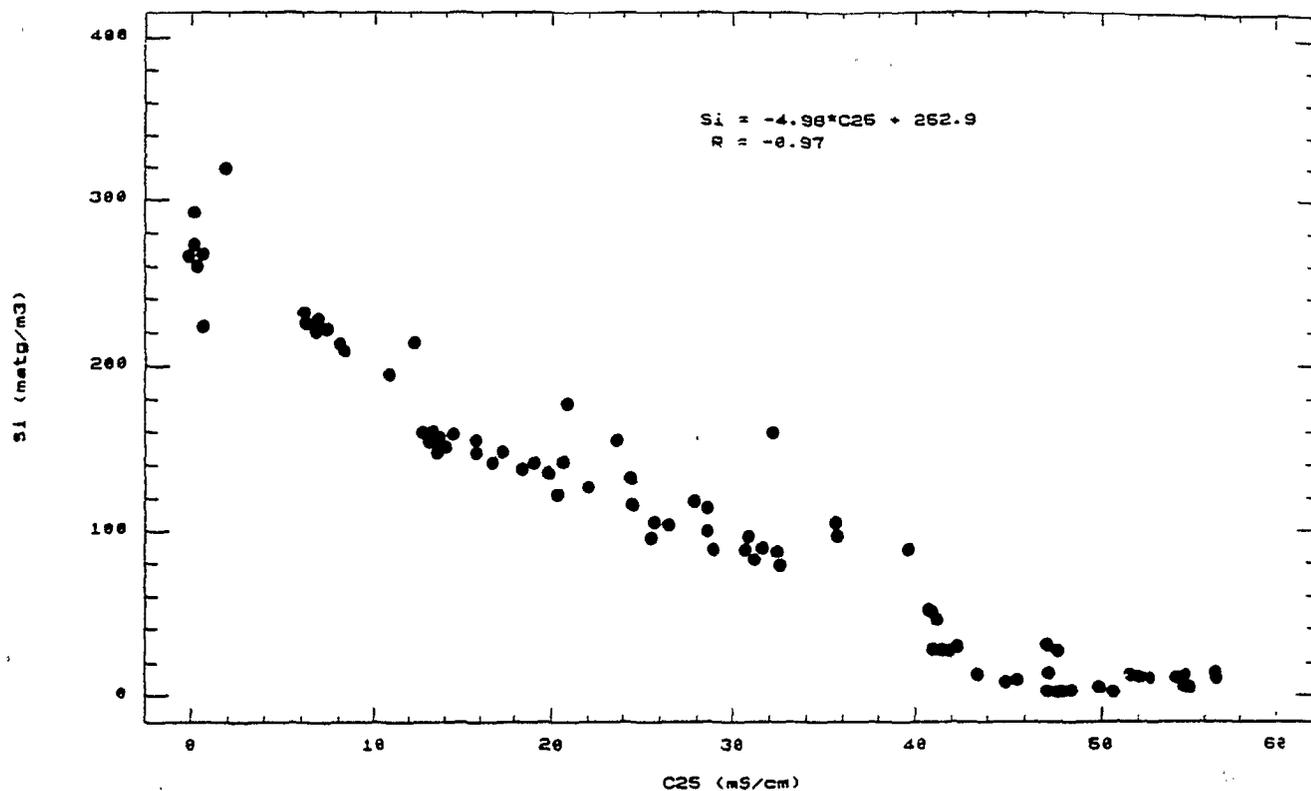


Fig. 3.19: Evolution de la teneur en silicates ($Si-Si(OH)_4$, $\mu\text{mole.l}^{-1}$) suivant la conductivité équivalente à 25°C.

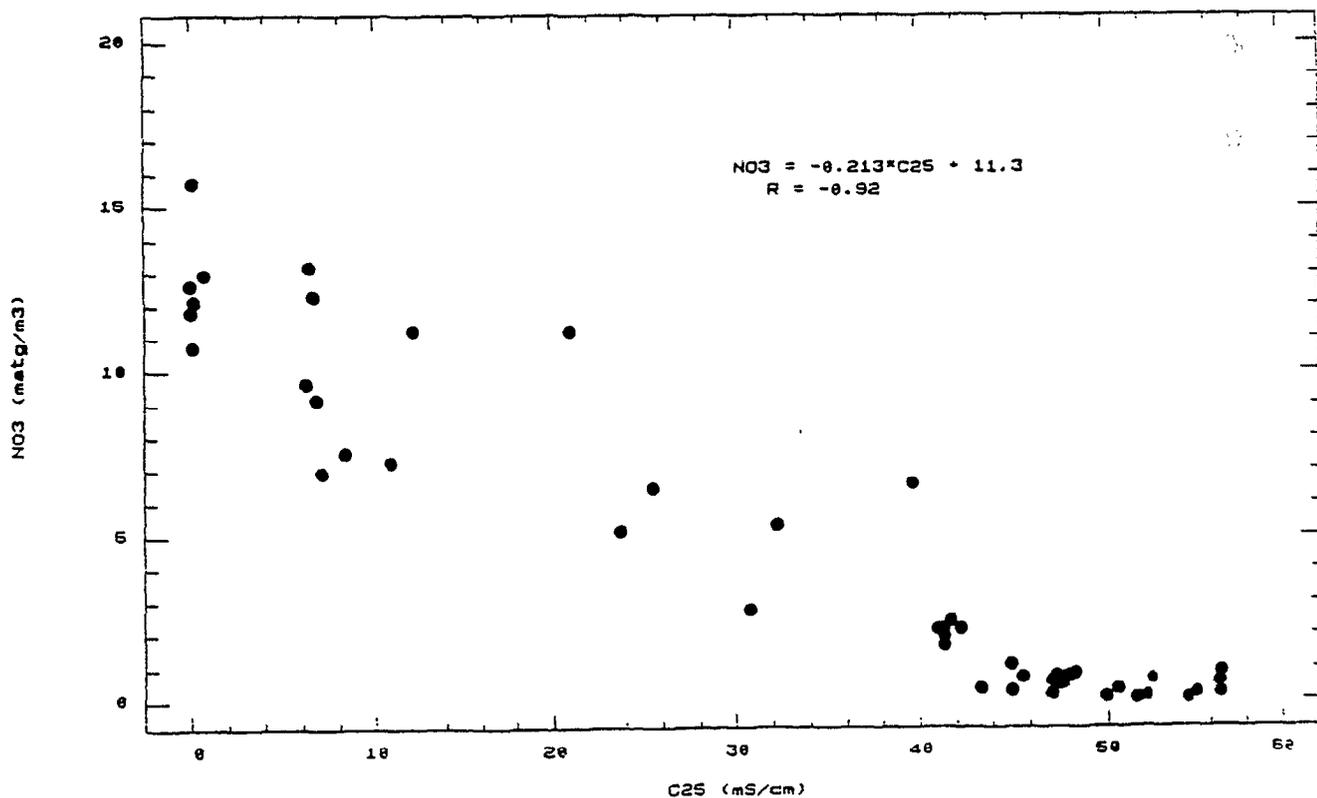


Fig. 3.20: Evolution de la teneur en nitrates ($N-NO_3$, $\mu\text{mole.l}^{-1}$) suivant la conductivité équivalente à 25°C.

La dispersion est cependant très élevée pour les conductivités faibles (eaux dessalées) et, par ailleurs, dès que C_{25} tend vers 40 mS.cm^{-1} , le taux de N-NO_3 ne semble plus lié à la salinité et reste très faible.

Comme pour les phosphates, les microvariations de la teneur en nitrates ne sont pas décelables. Cela ne signifie cependant pas qu'elles seront négligeables, mais, à l'échelle de résolution utilisée, les fluctuations de faibles amplitudes, partiellement masquées par les variations saisonnières, ne sont pas corrélables au descripteur de l'environnement hydroclimatique retenus.

Rapport N/P

Nous avons représenté, à titre indicatif, l'évolution temporelle du rapport N/P calculé à partir des teneurs dosées en nitrates et en phosphore réactif dissous (fig. 3.21).

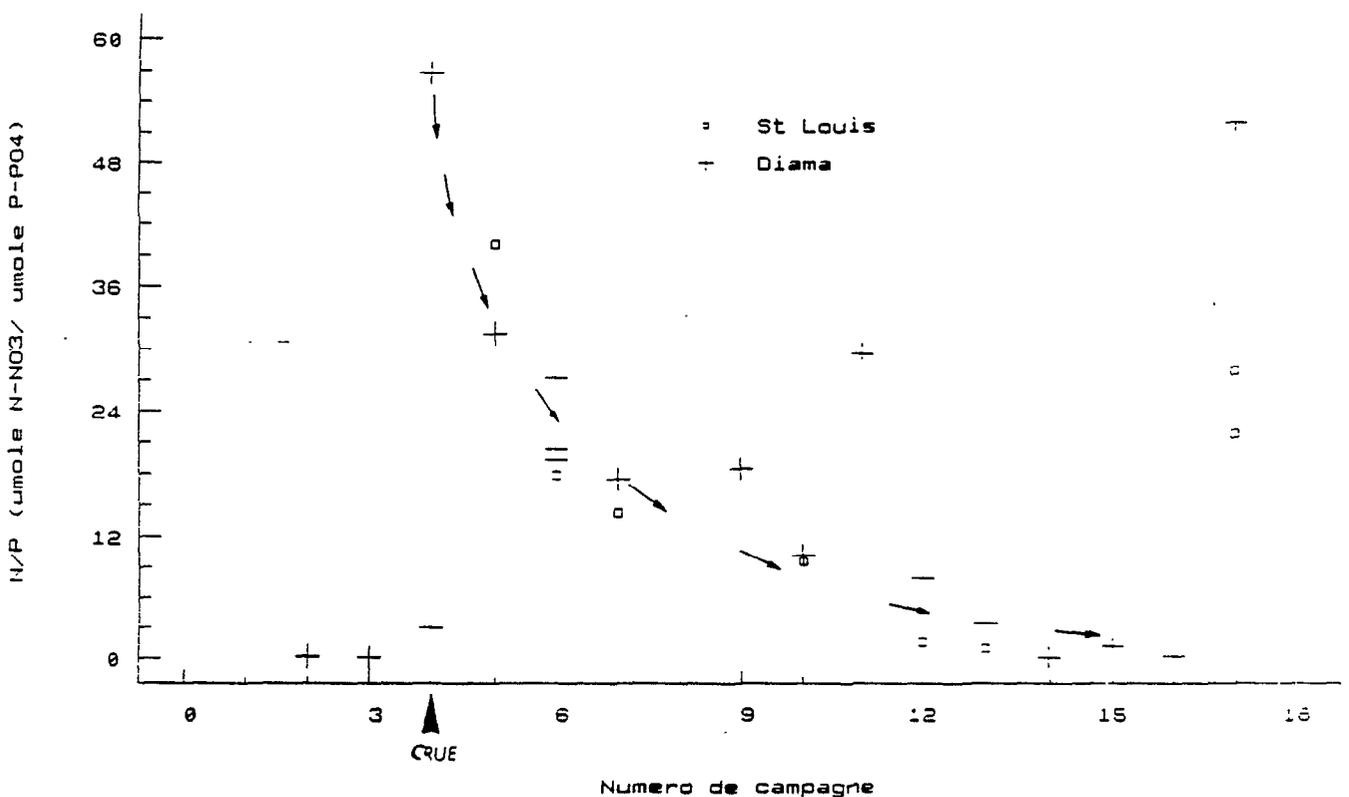


Fig. 3.21 : Evolution temporelle du rapport N/P

La saisonnalité hydrologique qui animait les fluctuations des divers éléments est relativement estompée. Durant la crue (campagnes 5 à 9), le rapport est élevé et les éléments dissous présents en abondance. Une diminution de ce rapport semble se profiler dès l'arrêt des écoulements, qui suggère une tendance à une carence (classique) en

ressource azotée. On observe toutefois quelques (rares) valeurs extrêmement élevées dont l'occurrence ne peut être reliée à la variabilité hydrologique. Les processus physico-chimiques et biologiques qui infléchissent ce rapport (absorption, régénération,...) agissent à une échelle de temps beaucoup plus fine que la résolution temporelle retenue pour cet échantillonnage. Les tendances observées, hormis durant la crue, ne saurait être validée sans une exploration attentive, à courte échelle de temps et d'espace, des cycles complexes de ces éléments.

III.1.3. Chlorophylle

La chlorophylle totale (sans correction des phaeopigments) a été choisie comme indicateur de la biomasse phytoplanctonique. Le graphe de la figure 3.11 révèle une légère tendance saisonnière :

- les minimums annuels sont observés (en surface et à Diama) lors des deux événements majeurs du cycle hydrologique estuarien, le pic de crue (campagne 6) et la fermeture des vannes de Diama (campagne 9). Ces faibles biomasses s'expliquent aisément par l'intensité des perturbations subies par le peuplement phytoplanctonique lors de ces deux événements. La dilution drastique et brutale des structures phytoplanctoniques en place lors du pic de crue, d'une part, et, lors de la fermeture des vannes, l'arrêt brutal des écoulements et une modification immédiate de l'ensemble des conditions de milieu, d'autre part, témoignent d'une profonde réorganisation des peuplement qui justifie les faibles biomasses observées.

- on observe ensuite une lente évolution de la biomasse phytoplanctonique durant toute la période consécutive à la fermeture des vannes jusqu'à l'arrivée de la crue suivante (campagne 16), sans qu'il soit possible, à cette échelle temporelle d'observation, de justifier les oscillations observées.

L'évolution de la biomasse chlorophyllienne récoltée en surface à Diama à l'occasion des diverses campagnes est partiellement décrite par l'évolution de la conductivité équivalente (fig. 3.22) ; les conductivités inférieures à $0,5 \text{ mS.cm}^{-1}$ n'ont pas été prises en compte : elles correspondent à des campagnes pour lesquelles la dynamique phytoplanctonique répondait à une logique fluviale - crue -, et non à une logique estuarienne. On observe un net accroissement de la teneur en chlorophylle selon la salinisation des eaux ; il est toutefois important de remarquer que l'arrangement des points selon le gradient de conductivité croissante ne correspond pas à leur succession chronologique. De fait, l'allure générale de l'évolution saisonnière de la biomasse

phytoplanctonique reste assez "chaotique" (fig. 3.11), et relativement découplée du rythme hydrologique qui contrôle les autres descripteurs de l'environnement estuarien, notamment lors de la longue période durant laquelle l'estuaire est sous unique influence marine (campagnes 9 à 16).

Ce résultat est classique ; il est en effet connu qu'en régime parallèle, la salinité (représentée ici par la conductivité) ne saurait constituer une variable explicative de la dynamique phytoplanctonique, mais tout au plus un descripteur de l'environnement qui coévolve avec la biomasse chlorophyllienne (Frisoni 1984). Cette coévolution, non linéaire, indique qu'au moins partiellement, les fonctions de forçage qui contrôlent l'évolution de la biomasse chlorophyllienne et de la salinité sont les mêmes.

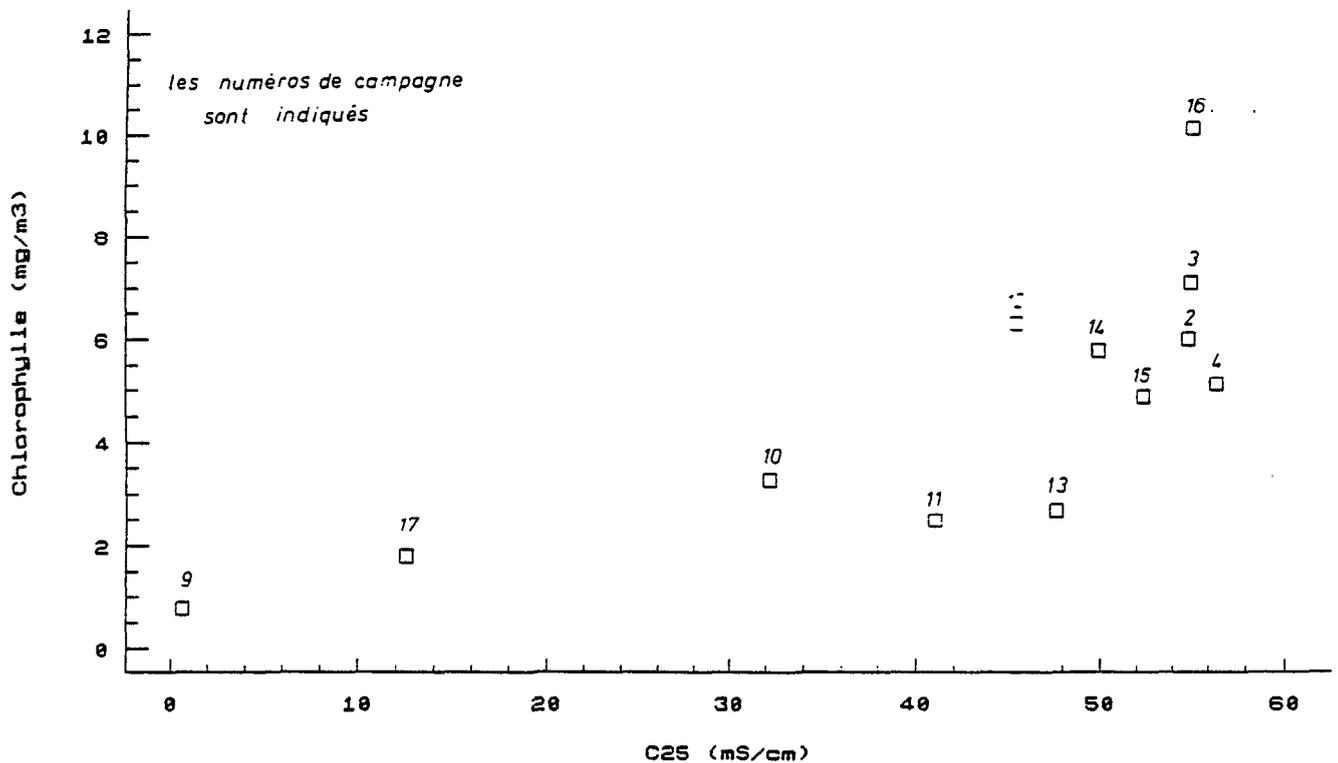


Fig. 3.22 : Evolution de la biomasse chlorophyllienne mesurée en surface à Diama selon la conductivité ($C_{25} > 0,5 \text{ mS.cm}^{-1}$).

III.2. CONCLUSIONS RELATIVES A LA SAISONNALITE DE L'HYDROCLIMAT ESTUARIEN.

Outre la dilution massive de l'estuaire, il apparait que la crue, pour la plupart des paramètres sélectionnés, explique la quasi totalité de la variabilité saisonnière observée.

Durant la crue, le transport solide élevé et l'exportation massive de silicates et de nitrates contribueront vraisemblablement à enrichir significativement le domaine marin soumis à son influence (voir paragraphe II.2.2).

Dès la fermeture des vannes du barrage de Diamo, les différents descripteurs de l'environnement vont coévoluer au rythme de la salinisation progressive de l'estuaire jusqu'à un seuil de conductivité (C25) voisin de 40 mS.cm^{-1} qui semble marquer la limite de l'influence continentale : phosphates, nitrates, silicates et MES cessent d'être liés à la salinité, alors que, simultanément, on observe une stimulation du phytoplancton (fig. 3.22).

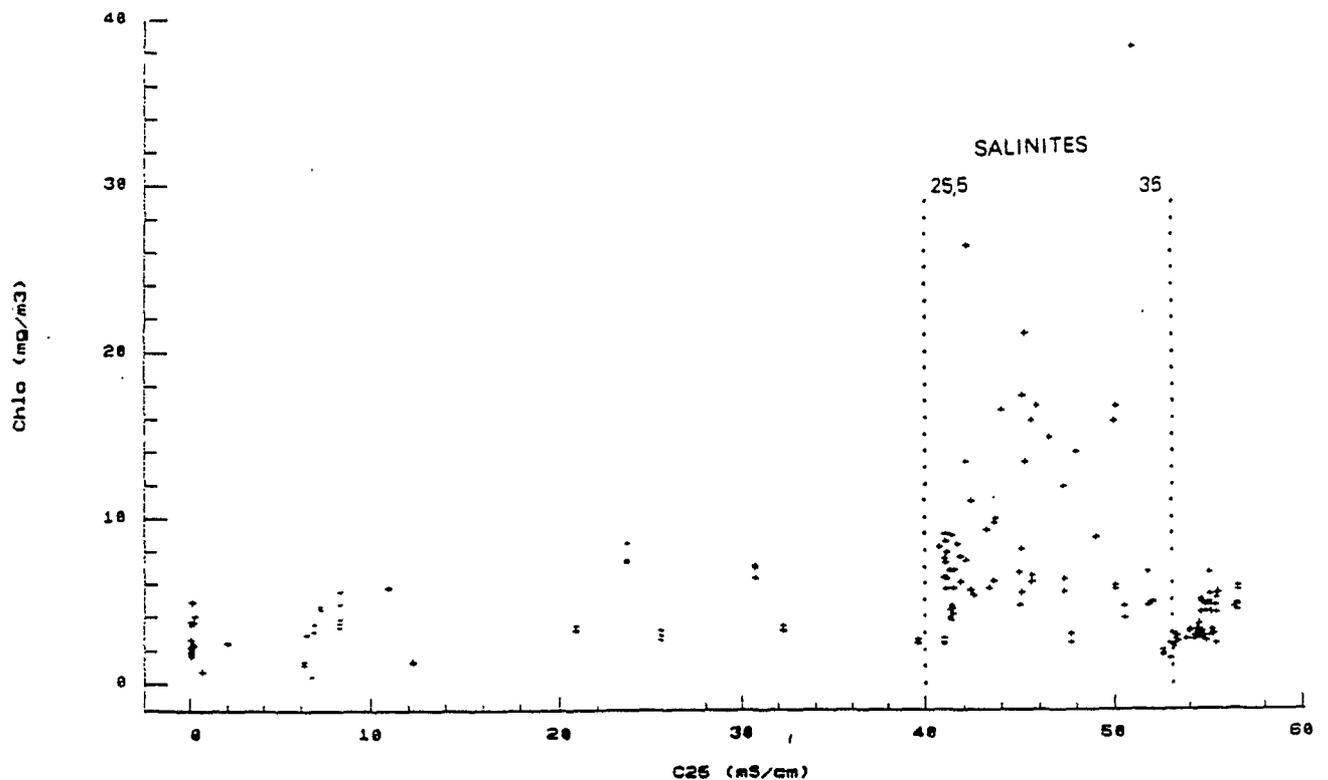


Fig. 3.23 : Distribution de la biomasse chlorophyllienne selon la conductivité.

A partir de l'ensemble des mesures effectuées lors des différentes prospections de la phase exploratoire dans l'estuaire, il apparaît en effet que les biomasses les plus élevées se rencontrent lorsque la conductivité dépasse le seuil de 40 mS.cm^{-1} , soit pour des salinités supérieures à 25,5 (fig. 3.23). Il semblerait donc qu'au delà de cette valeur, la stricte logique

hydrologique devienne insuffisante pour justifier des fluctuations de l'hydroclimat, et notamment de la biomasse chlorophyllienne. Ces fortes biomasses, récoltées lors des campagnes longitudinales, ont été systématiquement obtenues dans la partie sud de l'estuaire et en profondeur, alors que l'estuaire était partiellement sous influence continentale (présence plus ou moins marquée d'un front, voir chapitre IV).

Ceci suggère que ces biomasses élevées sont le fait de peuplements à fortes affinité néritique, apparemment stimulés par la confrontation de masses d'eau de qualités différentes dans l'estuaire.

Une telle gamme de salinité pour laquelle de fortes biomasses chlorophylliennes sont observées est à rapprocher des valeurs observées par Cadée (1978) qui décrit une nette augmentation de la biomasse phytoplanctonique pour des salinités comprises entre 20 et 34 dans l'estuaire et dans le panache maritime du fleuve Zaïre. De fait, l'observation de fortes biomasses dans les régions frontales, notamment estuariennes est un résultat classique (Bowman et Esaias 1978, Drinkwater 1986, Wolanski et Hammer 1988, Dustan et Pinckney 1989), sans que la nature des mécanismes impliqués (réelle stimulation "biologique" ou simple accumulation passive "mécanique") soit toujours très claire. De multiples facteurs physiques, chimiques et biologiques ont ainsi été évoqués :

- concentration mécanique à proximité des fronts et/ou en réponse à la stabilisation de la colonne d'eau,
- importation ou dispersion des structures phytoplanctoniques par advection,
- variabilité des caractéristiques optiques de la colonne d'eau et du statut lumineux des diverses masses d'eau,
- profondeur de la couche de mélange,
- température,
- variabilité de la concentration en sels nutritifs,
- prédation,
-

Cette diversité de situations, leur antagonisme parfois, leur interaction et leur superposition souvent, a notamment conduit à mettre en exergue l'importance des échelles *temporelles* dans les écosystèmes estuariens (Lewis et Platt 1982). Différentes stratégies d'échantillonnage vont cependant donner des images différentes des cycles saisonniers. Les cycles saisonniers reconstruits à partir d'une seule station et d'une seule profondeur ne donnent que rarement une image représentative : les maximums profonds en particuliers ne peuvent pas être appréhendés. Dans notre cas, l'échelle d'observation a priori retenue (1 campagne toutes les 3 semaines) apparaît ainsi inadaptée pour la description de la dynamique phytoplanctonique. Alors que les cycles des paramètres fondamentaux sont

relativement bien expliqués par la succession des masses d'eau et leur évolution, on n'observe qu'un faible couplage à grande échelle entre la biomasse chlorophyllienne et ces cycles.

Il est de fait classiquement admis que dans les milieux côtiers peu profonds et variables, en général, et dans les estuaires en particulier, plus que l'évolution des concentrations instantanées en sels nutritifs, c'est la cinétique de régénération, puis de consommation de ces sels par le phytoplancton qui en contrôle la dynamique (Riley *op. cit.*, Nixon 1981, Day et al. 1989)

Hormis la variabilité saisonnière inféodée à la succession des épisodes hydrologique, le découplage des caractéristiques hydroclimatiques et des descripteurs hydrologiques (conductivité représentée par la salinité) suggère que les mécanismes fondamentaux qui vont régir la productivité phytoplanctonique estuarienne agissent à une fréquence supérieure à la fréquence adoptée lors de la phase d'échantillonnage exploratoire.

Dans l'estuaire, la dynamique de remplacement et/ou de mélange des masses d'eaux est intimement tributaire de facteurs hydrodynamiques locaux (marée, crues naturelles et artificielles, vent, champs de densité) qui vont agir de manière superposée et interactive. En particulier, les phénomènes d'advection horizontale vont considérablement modifier le cycle saisonnier observé en une seule station en introduisant des fluctuations d'autant plus larges que les cycles saisonniers sont différents au sein des diverses masses d'eau (Trimbee et Harris 1983). L'évolution de la salinité rend ainsi effectivement compte des forçages majeurs qui déterminent la variabilité de l'hydroclimat, mais le pas de temps de trois semaines que nous avons initialement adopté se révèle singulièrement trop élevé pour espérer approcher les mécanismes qui sous-tendent l'évolution hydroclimatique. La dynamique phytoplanctonique paraît ainsi animée par des processus hydrodynamiques agissant à beaucoup plus court terme, processus dont l'étude fait l'objet du chapitre V. De manière générale toutefois, comme le cycle saisonnier de la biomasse est relativement lisse, une échelle temporelle d'une semaine paraît requise pour cerner de manière globale les processus qui déterminent la dynamique phytoplanctonique (Harris 1986).

CHAPITRE 4

VARIABILITE "BIDIMENSIONNELLE" LONGITUDINALE ET VERTICALE.

INTRODUCTION

I. PRINCIPE

II. RESULTATS

II.1. Campagne du 19 juillet 1989

II.1.1. Profils de salinité et de biomasse et gradients de température.

II.1.1.1. Description

II.1.1.2. Chronique hydrodynamique

II.1.1.3. En résumé...

II.1.2. Du phytoplancton...

II.1.2.1. Description des peuplements en présence

II.1.2.2. Approche de la dynamique phytoplanctonique

II.1.3. Descripteurs hydroclimatiques

II.1.3.1. Silicates

II.1.3.2. Nitrates

II.1.3.3. Phosphates

II.1.4. Conclusions relatives à la campagne du 19 juillet 89

II.2. Campagne du 17 novembre 1988

II.3. Campagne du 26 janvier 1989

II.3.1. Profils de salinité et de biomasse et gradients de température.

II.3.1.1. Description

II.3.1.2. Chronique hydrodynamique

II.3.1.3. En résumé...

II.3.2. Du phytoplancton...

II.3.2.1. Description des peuplements en présence

II.3.2.2. Approche de la dynamique phytoplanctonique

II.3.3. Conclusions relatives à la campagne du 26 janvier 1989

II.4. Campagne du 25 mai 1989

II.4.1. Profils de densité et gradients de température, de salinité et de biomasse.

II.4.1.1. Description

II.4.1.2. Chronique hydrodynamique

II.4.1.3. En résumé...

II.4.2. Descripteurs physico-chimiques

II.4.3. Du phytoplancton...

II.4.3.1. Description des peuplements en présence

II.4.3.2. Approche de la dynamique phytoplanctonique

II.4.4. Conclusions relatives à la campagne du 25 mai 1989

III. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

III.1. Du phytoplancton...

III.2. Formalisation conceptuelle des processus observés

INTRODUCTION

La description du cycle hydrologique annuel et les remarques relatives à la saisonnalité des différents descripteurs de l'environnement suivis à Diama suggèrent l'existence d'une variabilité hydro-bio-climatique importante que l'échelle de résolution adoptée lors de la phase d'échantillonnage exploratoire ne nous a pas permis de caractériser. Au cycle hydrologique et hydroclimatique annuel viennent en effet se superposer des fluctuations importantes, à plus court terme, directement corrélées aux fluctuations rapides de la salinité, et générées principalement par les crues artificielles qui envahissent sporadiquement l'estuaire.

A terme, cette forte variabilité deviendra dominante sous l'effet des contraintes de gestion du barrage de Diama, et des lâchers d'eau qui en résultent. On assistera donc à une succession d'épisodes qui contribueront à créer, dans l'espace et dans le temps, une grande diversité hydroclimatique, depuis un milieu apparemment homogène, plus ou moins saumâtre, jusqu'au cas classique de la présence d'un coin salé se propageant de l'embouchure vers l'amont. Entre ces deux extrêmes, au rythme des fluctuations hydrodynamiques, l'estuaire sera plus ou moins dessalé, plus ou moins homogène, plus ou moins changeant.

A partir des campagnes d'échantillonnage spatial que nous avons menées lors de la phase d'échantillonnage exploratoire, nous nous attacherons à la description de l'hétérogénéité "bidimensionnelle" (longitudinale et verticale) de l'estuaire qu'engendrent les crues artificielles. Nous nous attacherons en particulier à la mise en évidence et à la description des processus hydrodynamiques locaux et à court terme qui déterminent ces fluctuations rapides de l'environnement estuarien. La spatialisation des peuplements phytoplanctoniques qui en résulte sera commentée, et la nature des processus qui animent la dynamique de la communauté phytoplanctonique, qui contrôlent sa diversité et sa biomasse, seront suggérés. En particulier, les résultats seront présentés suivant une logique liée à l'ancienneté du dernier lâcher d'eau douce d'importance dans l'estuaire précédant la campagne d'échantillonnage. Nous verrons que suivant cette logique, il est possible d'émettre des hypothèses quant à la nature des mécanismes qui déterminent l'évolution des peuplements phytoplanctoniques qui se développent au sein des diverses masses d'eau discriminées dans l'estuaire. Une typologie sera en ce sens suggérée qui rend compte du couplage entre la dynamique planctonique et le statut hydrodynamique des diverses masses d'eau en présence.

I. PRINCIPE

Plusieurs campagnes longitudinales ont été menées dans l'estuaire (fig. 1.2) lors de la phase exploratoire d'échantillonnage depuis le barrage de Diama jusqu'à l'embouchure du fleuve. L'objectif était d'apprécier la variabilité spatiale, longitudinale et verticale, des conditions de l'environnement aquatique, et d'en appréhender les conséquences sur la biomasse et la structure des peuplements phytoplanctoniques.

Lors de ces campagnes, un nombre variable de stations réparties de long de l'estuaire a été échantillonné en un point situé à la verticale du chenal ou de l'endroit le plus profond du cours d'eau (par référence à l'atlas nautique, Beziukov 1971). Selon Rochette (1974), lors des phases d'intrusion saline, le gradient vertical de salinité ainsi décrit en une station est représentatif de la salinité sur l'ensemble de la section. Nous supposons dans cette étude qu'il en va de même pour l'ensemble des descripteurs mesurés.

En chaque station, un profil vertical de conductivité et température fut donc effectué et la profondeur de disparition du disque de Secchi mesurée. Des échantillons d'eau furent prélevés aux différentes profondeurs pour le dosage ultérieur des sels nutritifs, la mesure de la salinité et de la biomasse phytoplanctonique et la caractérisation taxinomique des peuplements d'algues.

Remarque méthodologique

Chacune de ces campagnes s'est déroulée sur environ 6 heures, soit environ un demi cycle de marée, et les diverses stations ont donc été échantillonnées durant des phases différentes du cycle de marée. Bien que nous nous soyons attachés à noter la phase de marée au moment de chaque échantillonnage, la rigueur d'un tel cheminement, et des enseignements que nous en avons tiré, reste discutable. Aussi, pour chacune des situations décrites ci-dessous ("instantané longitudinal", nous nous attacherons à commenter l'image obtenue de la diversité de l'environnement estuarien au moment de l'échantillonnage, sans nous référer précisément au cycle de marée, dont les effets sur l'hydroclimat peuvent pourtant être du même ordre de grandeur que ceux qui sont forcés par la variabilité saisonnière (Gueyer 1988).

Nous nous sommes attachés en premier lieu à cerner les caractéristiques verticales du champ de salinité en chaque station. A partir des mesures effectuées in-situ, un profil vertical est tracé pour chacune des stations, puis les valeurs intermédiaires sont ensuite interpolées (verticalement) entre chaque point d'un même profil et (longitudinalement) entre les points situés à la même profondeur sur des profils voisins. Cette procédure permet finalement de tracer les courbes isohalines le long de l'estuaire. La même méthode est utilisée pour le tracer des courbes de répartition longitudinale de la biomasse chlorophyllienne.

La méthode est très critiquable dans la mesure où, du nombre de points échantillonnés et de la précision des mesures effectuées, dépendent la qualité des interpolations et, globalement, la fidélité des graphiques.

Les diagrammes obtenus illustrent cependant de manière heuristique la diversité des conditions environnementales prévalantes dans l'estuaire au moment des diverses campagnes.

II. RESULTATS

Nous présenterons ici les observations effectuées lors de quatre campagnes longitudinales (novembre 1988, janvier, mai et juillet 1989) menées sur l'estuaire. Ces résultats ne sont pas exposés suivant l'ordre chronologique des campagnes, mais en fonction d'un gradient d'homogénéité croissant des conditions de milieu dans l'estuaire.

Les situations rencontrées illustrent en effet la variabilité tant spatiale que temporelle de l'hydroclimat estuarien, qui oscille entre des instants d'extrême hétérogénéité (juillet, novembre, janvier), et des instants au contraire durant lesquels l'estuaire apparaît extrêmement homogène, tant verticalement que longitudinalement (mai). L'ancienneté du dernier lâcher d'eau douce dans l'estuaire est, en ce sens, une donnée primordiale, et la présentation des résultats est organisée suivant cette logique, depuis la campagne de juillet qui fut effectuée le jour d'un lâcher, jusqu'à la campagne de mai, qui fut menée 2 mois environ après la dernière adduction d'eau douce dans l'estuaire.

Ce choix correspond notamment à la volonté de mettre en exergue la variabilité spatio-temporelle induite par les perturbations que constituent de tels lâchers, notamment en contre-saison, par rapport à l'évolution naturelle saisonnière de l'hydroclimat estuarien.

En première approche, ces profils montrent que lorsque la salinité dans l'estuaire est homogène, la répartition de la chlorophylle l'est aussi, les biomasses rencontrées demeurant relativement faibles (campagne de mai 1989).

A l'inverse, lorsque les champs de salinité sont caractérisés par une forte hétérogénéité spatiale, on observe alors une répartition de la chlorophylle hétérogène, avec des biomasses localement élevées (janvier et juillet 1989).

Il apparaît ainsi qu'à l'hétérogénéité physique (T:S) s'associe étroitement une hétérogénéité biologique (zone de stimulation et ou d'accumulation du phytoplancton).

II.1. CAMPAGNE DU 19 JUILLET 1989

Ce profil fut effectué le jour même de l'ouverture des vannes du barrage de Dama pour laisser passer la première onde de la crue annuelle (voir fig. 3.i, où 19/07 = J200).

Cette ouverture fut précoce en regard des dates moyennes d'arrivée de la crue naturelle du fleuve dans l'estuaire avant 1983. Gac et al. (1986a) ont en effet montré que, en moyenne sur les 80 cycles hydrologiques entre 1900 et 1983, la crue n'a investi intégralement le fleuve - a fortiori l'estuaire - qu'à partir du 3 août ; sur la même période, cette arrivée de la première onde de crue s'est produite six fois antérieurement au 19 juillet.

Le caractère exceptionnel de cet événement est donc remarquable.

II.1.1. Profils de salinité et de biomasse et gradients de température.

II.1.1.1. Description

Nous l'avons déjà souligné, ces profils ne doivent être observés qu'en gardant en mémoire leur biais lié à la durée de ce type d'échantillonnage de l'ensemble de l'estuaire (environ 6 heures soit un demi cycle de marée).

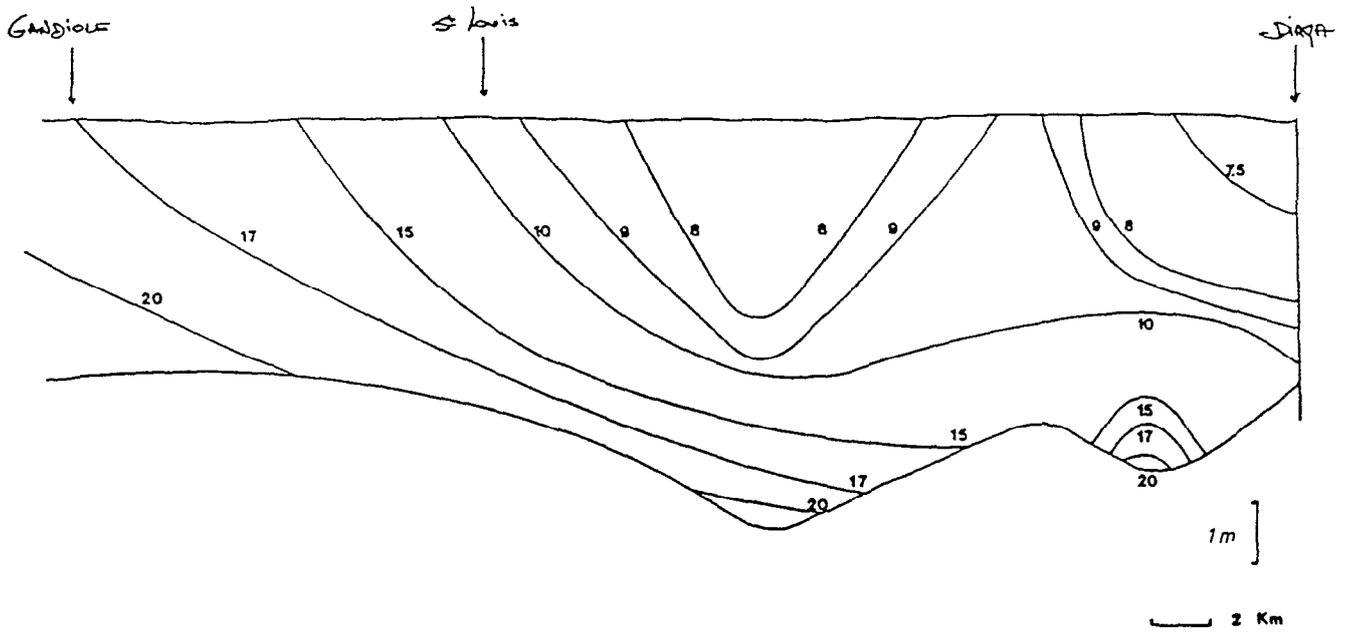


Fig. 4.1: Profil longitudinal de salinité dans l'estuaire le 19-07-1989.

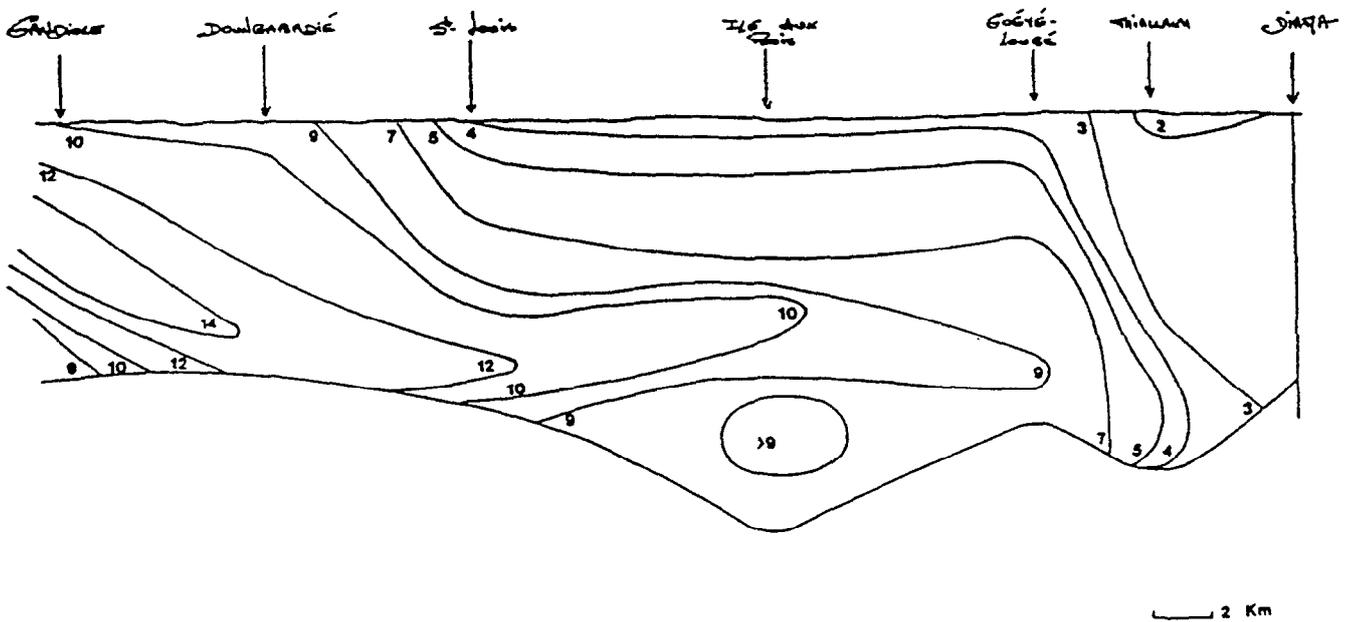


Fig. 4.2: Répartition de la biomasse phytoplanctonique.

Ainsi, l'image du profil de salinité (fig. 4.1) est-elle "perverse" en montrant la juxtaposition de deux lentilles d'eau dessalée à l'amont de l'estuaire quand en réalité il n'y en avait qu'une, mais qui fut échantillonnée deux fois :

- une première fois à l'amont de la station 2 alors que le lâcher venait juste de se produire : les eaux douces investissent alors l'estuaire par la surface tandis qu'au fond la salinité demeure élevée ($S > 20$).

- une seconde fois à la station 4, après que l'onde de crue eut rejoint notre embarcation, où l'on observe de nouveau en surface les eaux continentales advectées vers l'aval, et au fond, les eaux estuariennes déjà diluées par le flot superficiel.

Les profils longitudinaux illustrent la présence de deux masses d'eau antagonistes qui se mélangent dans l'estuaire. La salinisation des eaux advectées en surface par la crue est rapide. On observe corrélativement un enrichissement de la masse d'eau continentale par le phytoplancton des eaux estuariennes profondes qui génère les gradients verticaux forts observés entre Diama et Saint-Louis (fig. 4.2).

On peut globalement distinguer deux zones (tab. 4.1):

- amont de Saint-Louis. Les gradient longitudinaux sont très faibles alors que l'hétérogénéité verticale est élevée. Les isohalines tendent à être horizontales, traçant une stratification barotrope (Jay et Smith 1988) due à la superposition de deux masses d'eau de qualités et d'origines différentes.

- aval de Saint-Louis. Les gradients longitudinaux sont élevés alors que, verticalement, on n'observe qu'une faible hétérogénéité. Les isohalines tendent à se redresser, jusqu'à être verticales en mer, illustrant cette zone de transition due à la juxtaposition des deux masses d'eau.

	Gandiole	écart	St. Louis	écart	Diama
chlorophylle	10	$\Delta=6$	4	$\Delta=2$	2
Salinité	17	$\Delta=7$	9-10	$\Delta < 3$	<7.5
pk	5	$\Delta=17$	22	$\Delta=23$	49

Tab. 4.1 : Ecart des descripteurs (de surface) entre les trois principales stations.

On remarque d'autre part l'équivalence du gradient vertical à Saint-Louis et du gradient longitudinal superficiel entre Saint-Louis et Gandiole, tant en salinité qu'en chlorophylle. Les masses d'eau adjacentes se mélangent en provoquant :

- d'une part, la dilution de la masse d'eau estuarienne par les eaux continentales (ce que l'on observe longitudinalement entre Saint-Louis et Gandiole par exemple),
- et, d'autre part, l'enrichissement (en sel et en phytoplancton) des eaux superficielles dessalées par les eaux estuariennes (ce que l'on observe verticalement à Saint-Louis par exemple).

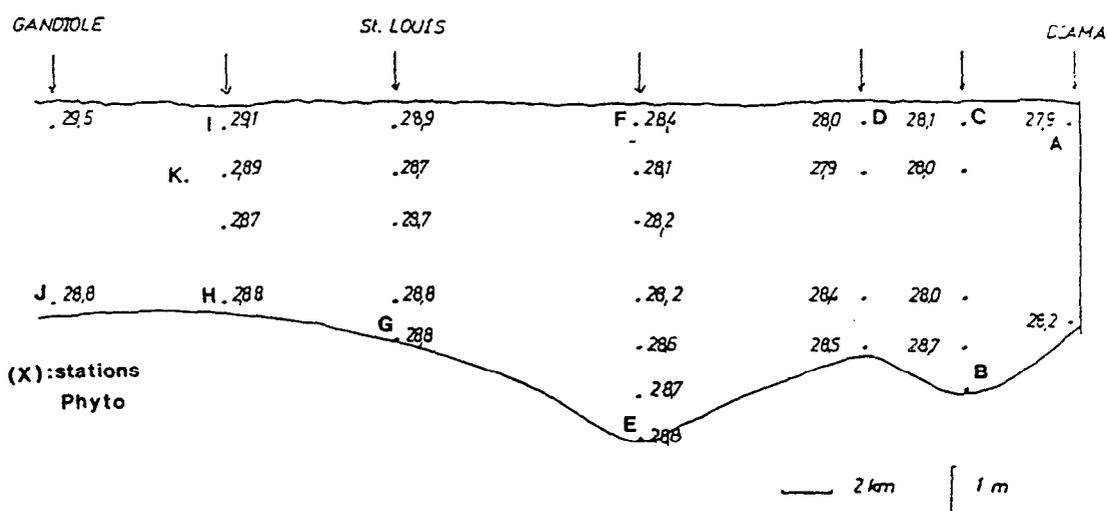


Fig. 4.3: Gradients verticaux de température dans l'estuaire le 19-07-1989.

L'évolution des gradients de températures (fig. 4.3) est liée à la superposition de fonctions de forçage drastiques : d'une part le rythme nycthéméral qui va imposer le réchauffement diurne des masses d'eau, et d'autre part, le mélange des eaux superficielles et des eaux sous-jacentes plus salées et plus chaudes. On observe ainsi une évolution de la température de surface depuis Diama (27,9 °C. à 9h00) jusqu'à Gandiole (29,5 °C. à 14h45) au gré de la progression vers l'aval et de l'évolution du nycthémère, tandis qu'au fond la température n'évolue quasiment pas.

II.1.1.2. Chronique hydrodynamique

- St. 1. Diama, 9h00 : l'intégralité de la colonne d'eau est soumise à l'influence du lâcher qui a repoussé vers l'aval les eaux estuariennes salées. On observe un léger gradient thermique inverse corrélé aux gradients de salinité. La biomasse est faible et homogène.

- *St. 2. Thiallakh, 9h30* (exutoire du marigot A1, fig. 1.2) : Le réchauffement de la surface (par rapport à la station 1) sous l'effet du nyctémère n'affecte qu'une faible fraction de la lame d'eau. On observe ensuite une masse d'eau homogène thermiquement, puis au bas de la colonne d'eau le piégeage d'une mince lentille salée et chaude. Le gradient vertical de salinité est très fort (de 22 à 8 sur la moitié inférieure de la colonne d'eau), traduisant le mélange des eaux. L'horizon intermédiaire ($10 < S < 15$) est le siège d'une intense diffusion verticale turbulente qui entraîne l'homogénéité thermique et qui est tracée par les gradients de salinité et de biomasse.

L'antagonisme des processus hydrodynamiques divers qui agissent sur la stabilité de la colonne d'eau est apparent, avec la stratification due au réchauffement diurne qui reste ici limitée à la sub-surface, et la diffusion verticale turbulente qui affecte une fraction importante des horizons intermédiaires sous-jacents en enrichissant (en sel et en phytoplancton) les eaux superficielles à partir de la lame d'eau estuarienne profonde.

- *St. 3. Guéyéloubé, 10h45* (exutoire du marigot A2, fig. 1.2) : Zone peu profonde où une seule masse d'eau fut échantillonnée qui est équivalente à la masse d'eau intermédiaire comprise entre les isohalines 10 et 15 de la station précédente. On est là juste dans le front, à l'aval immédiat de l'onde de crue artificielle. Le même type de réchauffement diurne de sub-surface est observé, et le gradient de chlorophylle du fond vers la surface rend compte encore de la diffusion verticale du phytoplancton depuis le fond vers la surface.

- *St. 4. Ile aux bois, 11h35* (île au nord de Dakar-Bango, fig. 1.2) : on observe une très forte hétérogénéité verticale avec la superposition des deux masses d'eau :

- une mince lame d'eau superficielle dessalée, homogène ($S < 8$), soumise au réchauffement diurne (28,4-28,1), advectée vers l'aval et pauvre en phytoplancton ($chl < 6$).

- une masse d'eau intermédiaire homogène en température (28,2) présentant un gradient régulier de biomasse entre 5 et 7-9 jusqu'à l'isohaline 10 environ : l'homogénéité thermique et les gradients réguliers de salinité et de biomasse suggèrent que cette masse d'eau est soumise à une intense diffusion du fond vers la surface, de même type que celle décrite à la station précédente, et alimentée par les eaux estuariennes diluées et chaudes (28,7) qui sont piégées au fond.

- *St. 5. Saint-Louis, 12h55* : cette station se trouve juste à l'aval de la lentille dessalée, où les isohalines tendent à se redresser. L'isohaline 10 limite la masse d'eau superficielle dessalée et légèrement stratifiée thermiquement (28,9-28,7) sous l'effet du réchauffement diurne. Entre les isohalines 10-15, on constate une homogénéité thermique avec une température élevée (28,7) qui trace l'origine estuarienne de cette eau. De la même façon que pour les

stations précédentes, l'observation de l'homogénéité thermique et des gradients verticaux de salinité et de biomasse trace ici l'occurrence d'une forte diffusion verticale. Pour des salinités > 15 , on observe un resserrement des isohalines et la trace d'un "patch" ($\text{chlo} > 12$) de phytoplancton, originaire de l'aval et qui est repoussé en profondeur par l'advection en surface d'eaux dessalées moins denses. On se trouve à cette station à la limite de l'influence continentale liée à l'apparition de la crue artificielle puisque les eaux continentales sont confinées à une mince lame d'eau superficielle, relativement froide et pauvre en phytoplancton que l'on ne retrouve pas à l'aval.

- *St. 6. Dounbabadié*, 13h50 (exutoire de la lagune E, fig. 1.2) : à partir de cette station, la spatialisation des descripteurs change de logique. On se positionne de fait dans la zone de transition liée à la juxtaposition des eaux typiquement continentales et des eaux estuariennes ou néritiques. L'influence continentale est très réduite mais suffisante pour repousser les eaux salées en profondeur. L'hétérogénéité verticale s'amointrit. La faiblesse des gradients verticaux de salinité et de chlorophylle et la légère stratification thermique suggèrent une nette réduction des échanges verticaux par rapport aux stations précédentes.

- *St. 7 Gandiole*, 14h45 : même logique qu'à la station précédente, avec une stratification thermique significative qui détermine une forte stratification en chlorophylle avec un patch de phytoplancton ($\text{chlo} > 14$) repoussé à mi-profondeur par l'advection en surface (crue + jusant) des eaux dessalées continentales. On observe un très fort gradient de salinité au fond, entre les isohalines 20 et 30, avec au fond une biomasse plus faible qu'à mi-profondeur qui suggère une stratification antérieure des eaux estuariennes telle que le bloom de phytoplancton qui alimente maintenant l'estuaire était confiné aux couches superficielles. Il n'y a plus à cette station de diffusion verticale intense, mais simplement une légère hétérogénéité liée à l'advection différentielle des masses d'eau.

II.1.1.3. En résumé...

L'observation des profils de salinité et de biomasse, et des gradients verticaux de température met en exergue l'hétérogénéité environnementale dans l'estuaire. La description de la chronique permet en outre de décrire les divers processus physiques mis en causes dans le contrôle de la variabilité spatiale, et l'on constate que l'hétérogénéité longitudinale et verticale est intimement liée à la dominance alternative de l'un ou de l'autre de ces processus :

- $S < 10$: advection vers l'aval par la crue et les courants de jusant d'une masse d'eau dessalée. Ce transport se fait simultanément à l'accroissement (nyctéméral) de la température qui induit une légère stratification thermique qui reste toutefois confinée aux eaux superficielles. La température de cette masse d'eau reste inférieure à 28,5°C, et la biomasse ne dépasse pas $7 \mu\text{g.l}^{-1}$ de chlorophylle.

- $10 < S < 15$: zone intermédiaire d'intense diffusion, qui se retrouve tant verticalement à l'amont de Saint-Louis que longitudinalement à l'aval : les eaux estuariennes profondes alimentent les eaux superficielles en sel et en phytoplancton. L'intensité des mélanges verticaux est une conséquence directe du transport advectif de masses d'eaux stratifiées et de densités différentes ("internal mixing", Abraham 1988) qui génère à l'interface des courants de densité qui stimuleront la diffusion verticale turbulente par cisaillement.

- $S > 15$: influence estuarienne dominante et, à l'aval de Saint-Louis, advection d'une masse d'eau riche en phytoplancton qui reste confinée à mi-profondeur par la progression vers l'aval des eaux superficielles moins denses.

II.1.2. Du phytoplancton ...

Onze échantillons furent récoltés (A à K, fig. 4.3) pour l'observation qualitative du phytoplancton. Dix comptages furent effectués, après identification de la flore présente, et 22 taxons supra-génériques, appartenant à 5 groupes différents, furent retenus pour la caractérisation des peuplements (Tab. 4.2).

II.1.2.1. Description des peuplements en présence

Nous avons représenté l'évolution des fréquences relatives des principaux groupes d'algues recensés en fonction de la salinité (fig. 4.4) et de la distance à Diama (fig. 4.5). Il apparaît que les modifications hydroclimatiques liées à l'antagonisme des masses d'eau s'accompagnent d'une modification drastique de la composition des peuplements.

Les **dinoflagellés** ne représentent qu'une faible fraction des peuplements (moins de 10%), et sont principalement représentés par des algues du genre Peridinium qui sont plutôt

rencontrés dans la partie amont de l'estuaire. On remarque par ailleurs la présence de rares Ceratium, qui restent inféodés strictement à la station de Gandiole.

	A	B	C	D	E	F	H	I	J	K
CENTRIQUES										
Cyclotella (10 μ)	4,5	22,2	6,2	0,1	8,8	4,4	8,5	9,9	12,4	7,4
Cyclotella (20 μ)	2,0	3,8	-	0,4	2,4	0,3	1,4	1,8	2,6	0,9
Skeletonema	4,7	-	-	-	-	-	-	-	20,8	5,8
Chaetoceros	0,7	-	-	-	-	-	-	1,8	-	-
Σ	11,9	25,9	6,2	0,5	11,1	4,7	9,9	13,5	35,9	14,1
PENNEES										
Nitzschia (100 μ)	-	-	-	-	-	-	-	2,9	0,2	1,4
Nitzschia (50 μ)	-	3,3	-	0,1	4,2	-	18,1	1,8	14,4	3,3
Nitzschia (<20 μ)	-	2,8	-	0,4	4,0	-	14,0	4,4	-	14,5
pennées (<10 μ)	1,8	-	1,2	15,2	7,2	19,8	2,5	13,2	33,5	-
Thalassionema	-	1,9	-	-	3,2	0,5	0,8	0,8	-	0,9
Gamatophora	-	-	-	-	2,2	-	1,0	3,7	-	3,0
Gyrosigma	-	-	-	0,2	0,2	-	0,1	0,1	0,2	-
Diverses	-	13,2	6,6	0,2	1,8	0,2	0,3	-	11,7	1,4
Σ	1,8	21,2	7,7	16,1	22,7	20,5	36,8	27,0	60,0	24,4
PERIDINIENS										
Gymnodinium	0,9	-	-	0,2	-	0,5	0,1	2,2	0,5	0,4
Gyrodinium	-	3,8	-	-	-	-	-	-	-	-
Peridinium	3,8	5,2	10,4	0,1	2,8	6,1	0,4	4,0	-	0,2
Oxyphisis	-	-	-	0,6	1,4	0,4	-	0,8	0,2(*)	-
Divers	-	1,9	-	-	-	0,3	-	-	0,7	-
Σ Dino,	4,7	10,9	10,4	0,9	4,2	7,3	0,5	7,0	1,4	0,6
NANOPLANCTON (<10μ)										
Chlorophycées	75,4	27,4	73,0	76,7	40,3	54,0	41,6	26,0	-	14,3
Nano, 1	-	-	-	-	20,7	3,4	10,6	6,2	0,5	27,9
Nano, 2	-	4,2	1,9	4,2	-	7,9	-	17,6	-	18,3
Σ	75,4	31,6	74,9	81,0	61,0	65,4	52,2	49,9	0,5	60,5
SILICOFLAGELLES										
CYANOPHYCEES										
DIVERS										
	4,7	10,4	0,8	1,6	1,0	42,1	0,6	2,6	0,7	0,4
N (10⁶ cellules/l)	1,43	0,68	0,83	2,73	2,14	4,09	3,33	3,09	1,78	4,84
N taxons	14	16	11	17	19	18	19	21	18	19

(*): + Ceratium

Tableau 4.2 : Fréquence relative (%) des différents taxons rencontrés dans l'estuaire le 19/07/1989.

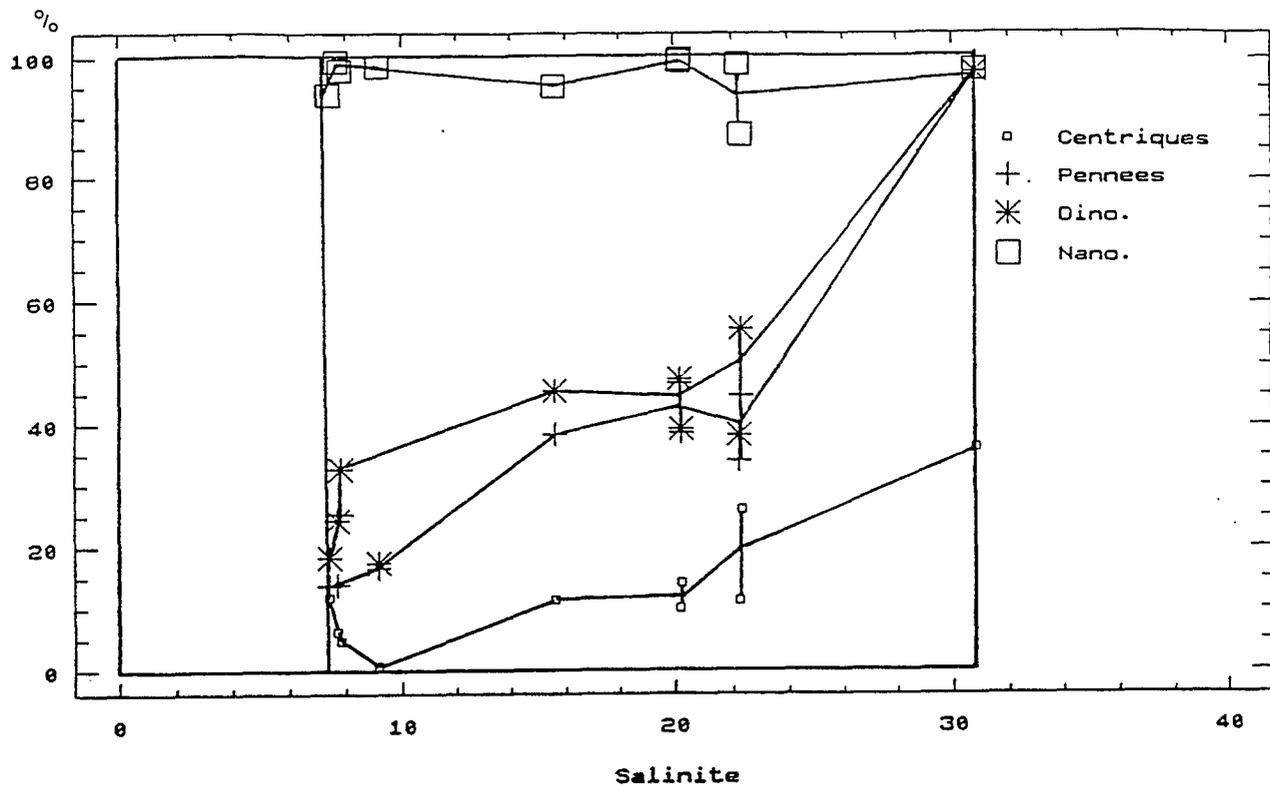


Fig. 4.4: Fréquences relatives des différentes familles taxinomiques recensées le 19-07-1989 selon la salinité.

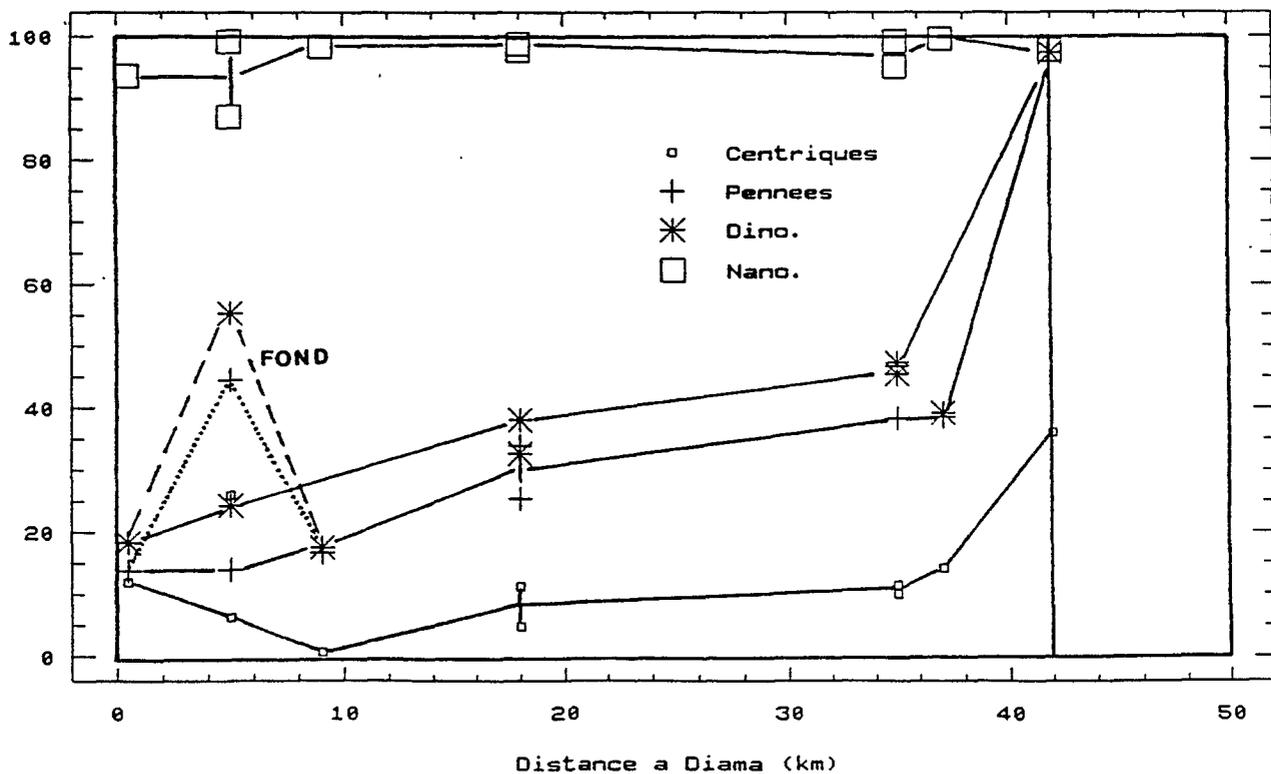


Fig. 4.5: Fréquences relatives des différentes familles taxinomiques recensées le 19-07-1989 selon la distance au barrage.

Les **cyanophycées** sont strictement inféodées à la station de Diama (en surface). Il s'agit en fait d'une population relictuelle d'Oscillatoria qui se développe à l'amont du barrage, est advectée dans l'estuaire par la crue, et disparaît ensuite instantanément lors du mélange des eaux.

A l'inverse, les **silicoflagellés** (Ebria principalement) sont strictement tributaires des masses d'eaux les moins confinées puisqu'on ne les rencontrent (comme Ceratium) qu'à Gandiole. Leur disparition traduit le stress subi par les algues advectées par la marée lors du mélange des eaux, et les sélections que ce mélange impose.

Nous avons regroupé sous le taxon **nanoplancton** l'ensemble des cellules phytoplanctoniques de petites tailles ($< 10\mu$) appartenant à trois sous groupes :

- nano1 et nano2, distingués suivant des considérations morphologiques, de taxonomie indéterminée et plutôt rencontrés à l'aval de l'estuaire,

- les **Chlorophycées** d'origine continentale, et qui, contrairement aux cyanophycées, se maintiennent dans tout l'estuaire (hormis à Gandiole) indiquant ainsi de fortes capacités adaptatives. Leur répartition est directement tributaire du mélange des masses d'eau tel que le trace la salinité (fig. 4.8).

La répartition des **diatomées** est inverse de celle des chlorophycées (fig. 4.8) puisque globalement leur contribution s'accroît au fur et à mesure de la salinisation des eaux de l'amont vers l'aval.

Les diatomées **centriques** sont représentées principalement par des Cyclotella de petite taille, réparties dans l'ensemble de l'estuaire. Leur fréquence relative est maximale à la station B, suggérant que ces diatomées unicellulaires sont représentatives d'un peuplement estuarien autochtone puisqu'on ne les trouve qu'en quantité plus faible à l'aval. On observe par ailleurs la présence de Skeletonema, principal constituant du groupe des centriques à Gandiole, mais qui reste néanmoins présente en faible quantité à Diama.

Les diatomées **pennées** sont présentes dans presque tout l'estuaire. Leur fréquence d'occurrence est toutefois plus importante à l'aval (maximum de fréquence à Gandiole), alors que les stations de l'amont (A et C) font apparaître une très faible représentation de ce groupe qui y est, de plus, très faiblement diversifié. On constate d'autre part l'exclusion rapide des diatomées pennées de grande taille (Nitzschia) qui demeurent à proximité de l'embouchure.

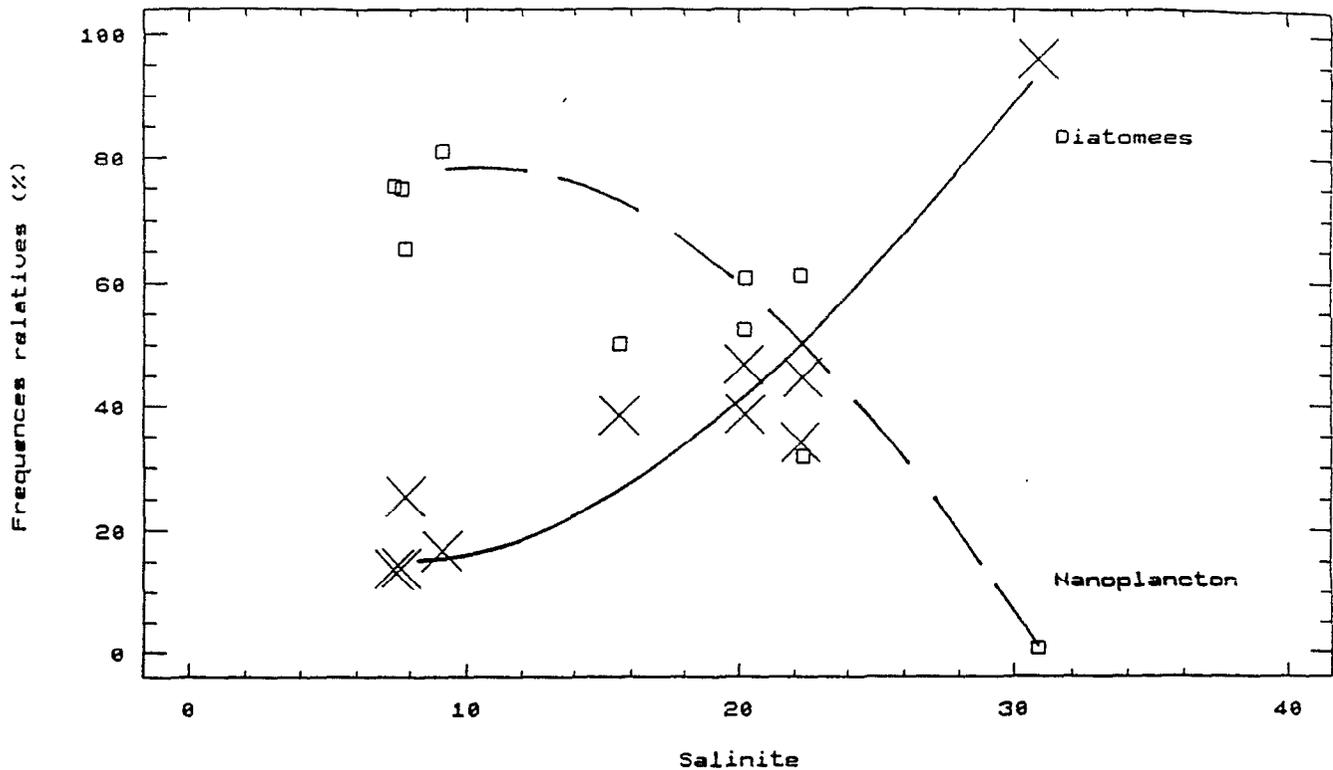


Fig. 4.6 : Remplacement des chlorophycées par les diatomées selon la salinisation.

La structure du peuplement est marquée par l'influence adverse des masses d'eau d'origine différentes qui investissent l'estuaire. L'influence continentale se traduit par la rémanence - éphémère - des cyanophycées à Diama, alors qu'à l'inverse l'influence marine est tracée par la présence de *Ceratium* et *Ebria* (silicoflagellés) à la station J.

La spatialisation du peuplement est contrôlée par la salinité qui rend compte de l'intensité des mélanges entre masses d'eau. La dispersion des chlorophycées de la surface vers les horizons profonds, et, à l'inverse, la dilution des peuplements de diatomées tributaires des eaux estuariennes sous jacentes vers les horizons superficiels sont ainsi attribuables aux processus de diffusion verticale turbulente générés au niveau du front qui se crée à l'interface des masses d'eau.

Longitudinalement, on observe ainsi un remplacement progressif du nanoplancton continental par un peuplement d'origine néritique dominé par les diatomées.

Cette modification de la structure taxonomique du peuplement s'accompagne en outre d'un changement du spectre de taille du phytoplancton provoqué d'une part, par l'advection importante de nanoplancton dans la majeure partie de l'estuaire, et d'autre part, par la disparition des cellules de grandes tailles (*Ceratium*, *Nitzschia*) qui se produit à l'amont de Gandiole.

La sélection d'un phytoplancton de petite taille, opportuniste, à fort taux (*potentiel*) de croissance et qui développe généralement des capacités adaptatives élevées à réguler la variabilité environnementale est de fait une constante des milieux aquatiques très variables, milieu côtier en général, upwellings et estuaires en particulier (Margalef 1978b, Malone 1980, Harris 1986).

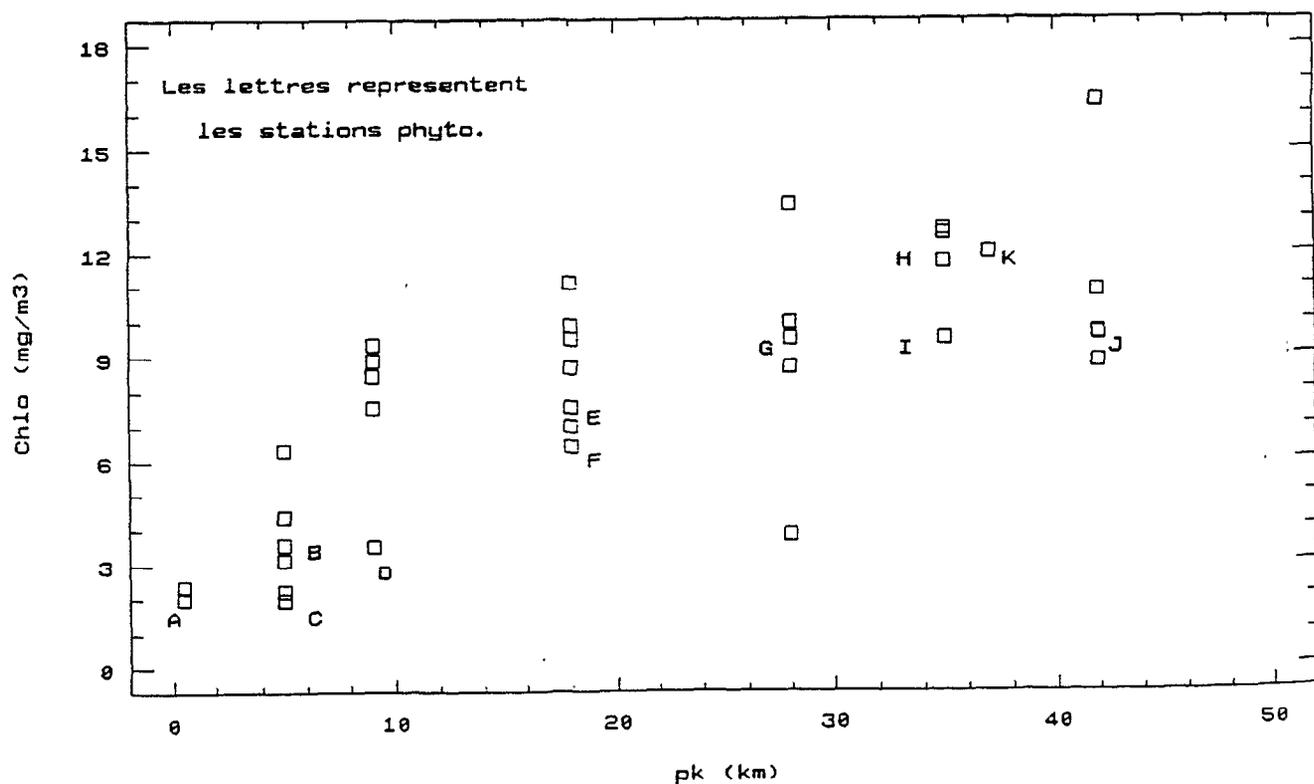


Fig. 4.7: Evolution de la teneur en chlorophylle suivant la distance à Diama (chaque carré représente un échantillon).

II.1.2.2. Approche de la dynamique phytoplanctonique

Le profil longitudinal de chlorophylle (fig. 4.2) rend compte de l'origine néritique du peuplement qui développait des biomasses significatives dans l'estuaire le jour de cette campagne. Bien que fortement contrôlée par les facteurs géoclimatiques majeurs, qui déterminent aussi la salinité et l'hydroclimat en général, (distance à la mer, profondeur), la biomasse phytoplanctonique répond cependant à d'autres facteurs qui génèrent les non-linéarités observées tant longitudinalement que verticalement (fig. 4.7).

On constate ainsi qu'il n'existe aucune relation significative (non figurée) liant la biomasse phytoplanctonique et la richesse taxinomique à la salinité. Il a de fait été démontré que, dans le domaine paraliq (Guelorget et al. 1983, Frisoni 1984), la salinité ne saurait constituer le paramètre écologique fondamental, mais uniquement un descripteur instantané dont la valeur dépend simultanément du bilan hydrique et du confinement.

L'évolution de la richesse taxinomique (fig. 4.8) répond par contre étroitement à la distance à la mer, et le peuplement apparaît organisé selon un gradient de confinement croissant tel que le nombre de taxons décroît (classiquement) de l'aval vers l'amont de l'estuaire.

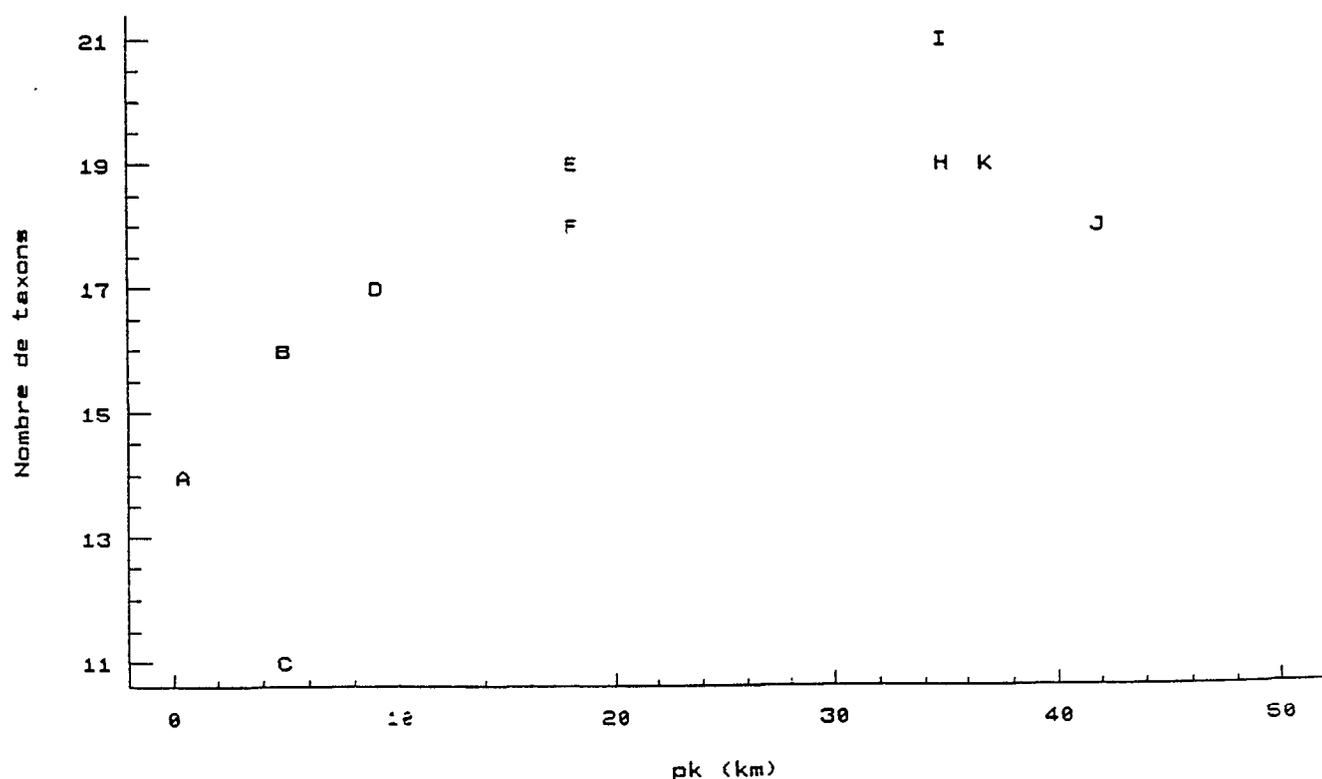


Fig. 4.8 : Evolution du nombre de taxons suivant la distance au barrage.

On remarque sur la figure 4.8 la proximité des points A et B, qui rendent pourtant compte de deux situations de confinement diamétralement opposées :

- A : eau dessalée, nouvellement advectée de l'amont dans l'estuaire avec un peuplement peu vigoureux caractérisé par la rémanence de taxons typiquement continentaux (cyanophycées).

- B : eau estuarienne salée, profonde, diluée par la crue dont la richesse taxinomique est plus faible qu'aux stations de salinité voisine situées plus en aval (H et K). La réduction de la richesse taxinomique est ici attribuée aux effets sélectifs du confinement qui se sont exercés sur cette masse d'eau anciennement advectée, par rapport aux masses d'eau récentes de l'aval. Cette observation vient par ailleurs conforter l'hypothèse émise quant à la spécificité estuarienne du peuplement dominé par les Cyclotella rencontré à cette station.

Conformément aux hypothèses du confinement des milieux paraliques (Guélorget et al. 1983, Frisoni 1984), il apparaît que les propriétés émergentes du peuplement phytoplanctonique estuarien (biomasse et richesse taxinomique) sont mieux expliquées par la distance à la mer que par la salinité. A l'inverse, les caractéristiques physiologiques des algues semblent mieux corrélées à la salinité qu'au gradient de confinement.

Nous avons représenté l'évolution du rapport pigmentaire Chlo/N (biomasse chlorophyllienne/densité cellulaire) en fonction de la distance au barrage (fig. 4.9) et de la salinité (fig. 4.10). Ce rapport rend compte des caractéristiques pigmentaires moyennes des algues, et est influencé directement d'une part, par les modifications de la structure taxinomique du peuplement (Malone 1980), et, d'autre part, par les processus physiologiques endogènes mis en oeuvre par les algues en réponse aux perturbations environnementales, notamment lumineuses, qu'elles subissent (Lewis 1984 et al.).

On observe que l'évolution des caractéristiques pigmentaires des algues n'est pas étroitement liée à la distance au barrage (fig. 4.9). Cette figure illustre toutefois de nouveau la spécificité du peuplement estuarien échantillonné à la station B qui développe un rapport Chlo/N élevé.

Ce rapport est à l'inverse étroitement lié à l'évolution de la salinité (fig. 4.10). L'évolution monotone des caractéristiques pigmentaires moyennes le long du gradient de salinité est à relier à la modification profonde de la composition taxinomique le long de ce même gradient telle que nous l'avons décrite à la figure 4.4.

Les divers peuplements présents simultanément dans l'estuaire possèdent en effet des caractéristiques pigmentaires très différentes (fig. 4.11).

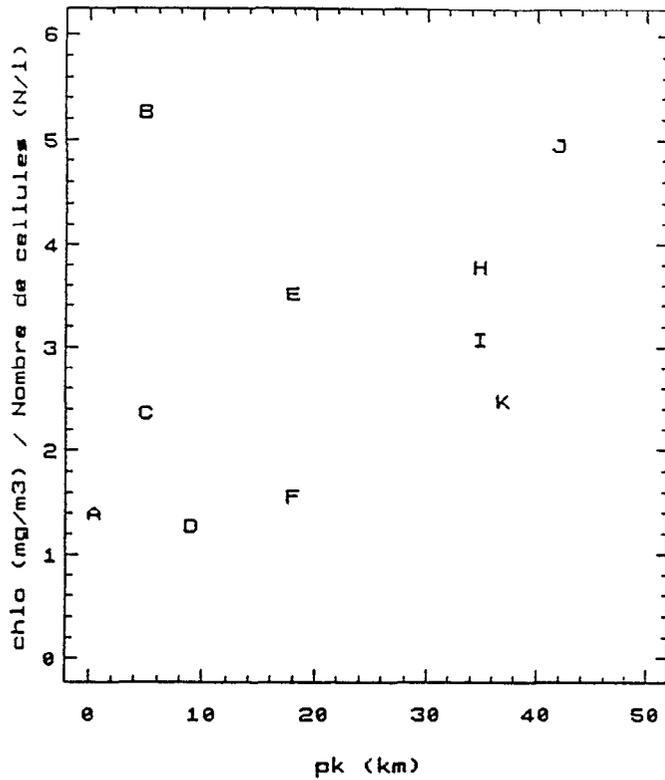


Fig. 4.9: Evolution du rapport pigmentaire (chlo/N) selon la distance au barrage.

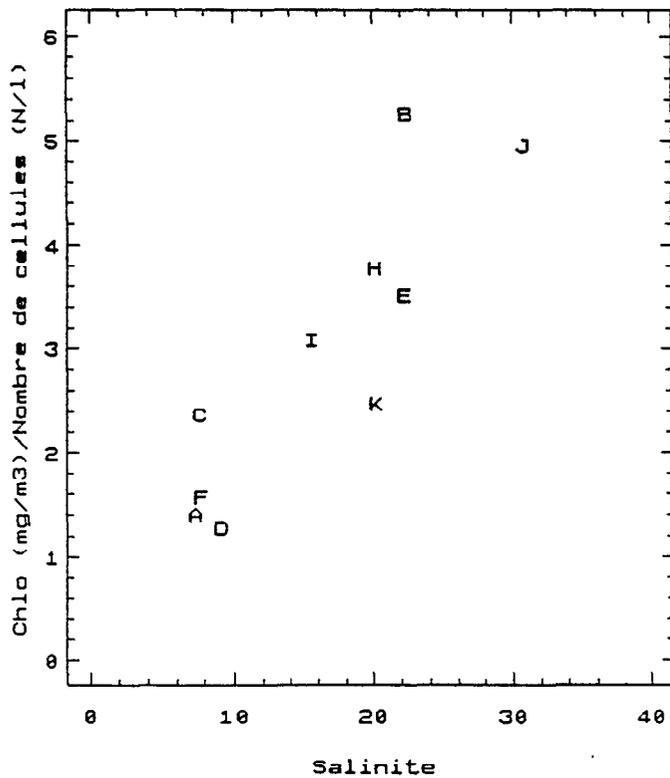


Fig. 4.10: Evolution du rapport pigmentaire (chlo/N) selon la salinité.

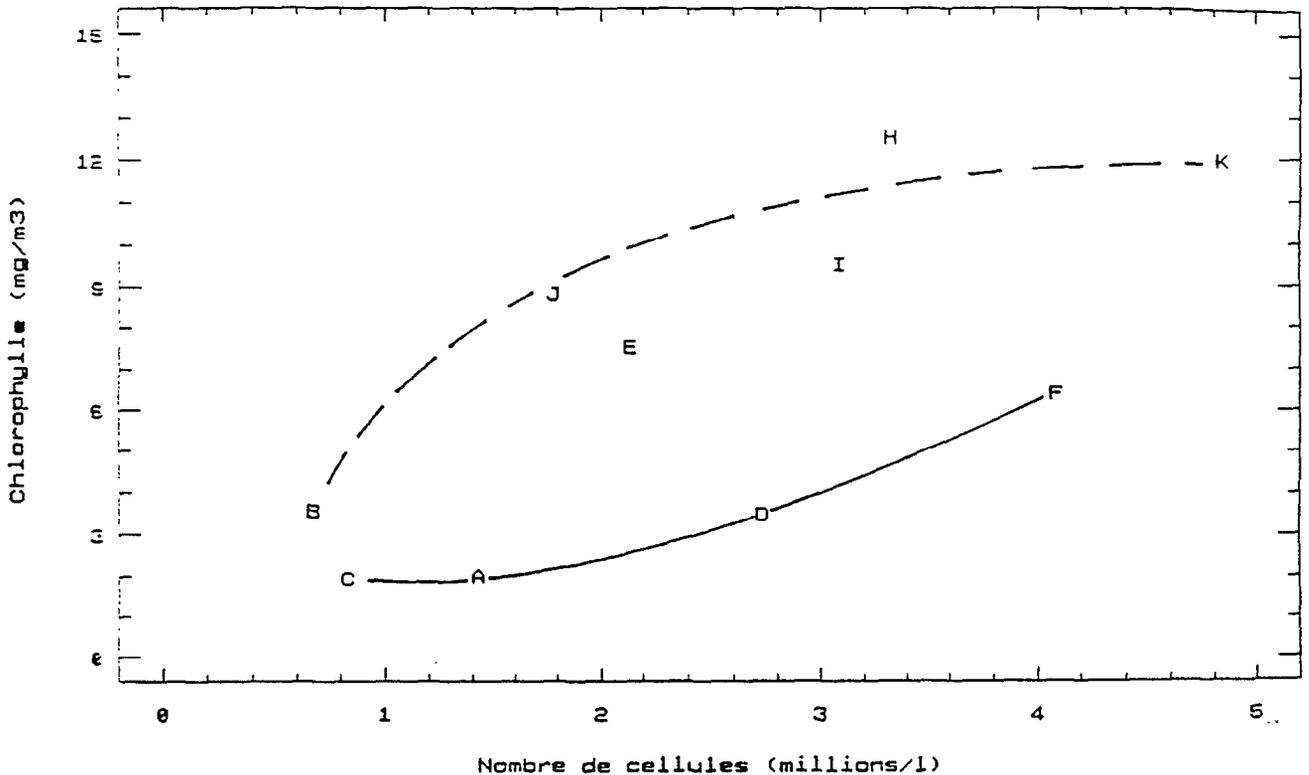


Fig. 4.11: Évolution de la teneur en chlorophylle suivant le nombre de cellules.

Il apparaît en effet nettement sur cette figure :

- d'une part, le peuplement d'origine continentale (C,A,D,F), dominé par le nanoplancton, qui reste confiné en surface à l'amont de Saint-Louis, et qui développe de faibles biomasses, ($chl\ a < 10\ \mu g.l^{-1}$) quel que soit le nombre de cellules concernées,
- et, d'autre part, le peuplement estuarien, dominé par les diatomées, qui, à nombre de cellules égal, développe des biomasses nettement supérieures.

L'évolution du rapport pigmentaire le long du gradient de salinité apparaît ainsi essentiellement déterminée par le mélange de ces deux assemblages (fig. 4.12), avec, au rythme de la salinisation des eaux, la progressive disparition des algues de petite taille, et, simultanément, l'élévation du rapport pigmentaire. L'évolution de la fréquence relative du nanoplancton est déterminée par une logique de mélange actif, particulièrement au niveau du front, et, sur la figure 4.12, la diminution du rapport pigmentaire au fur et à mesure de l'élévation de la fréquence relative du nanoplancton rend compte de cette dilution.

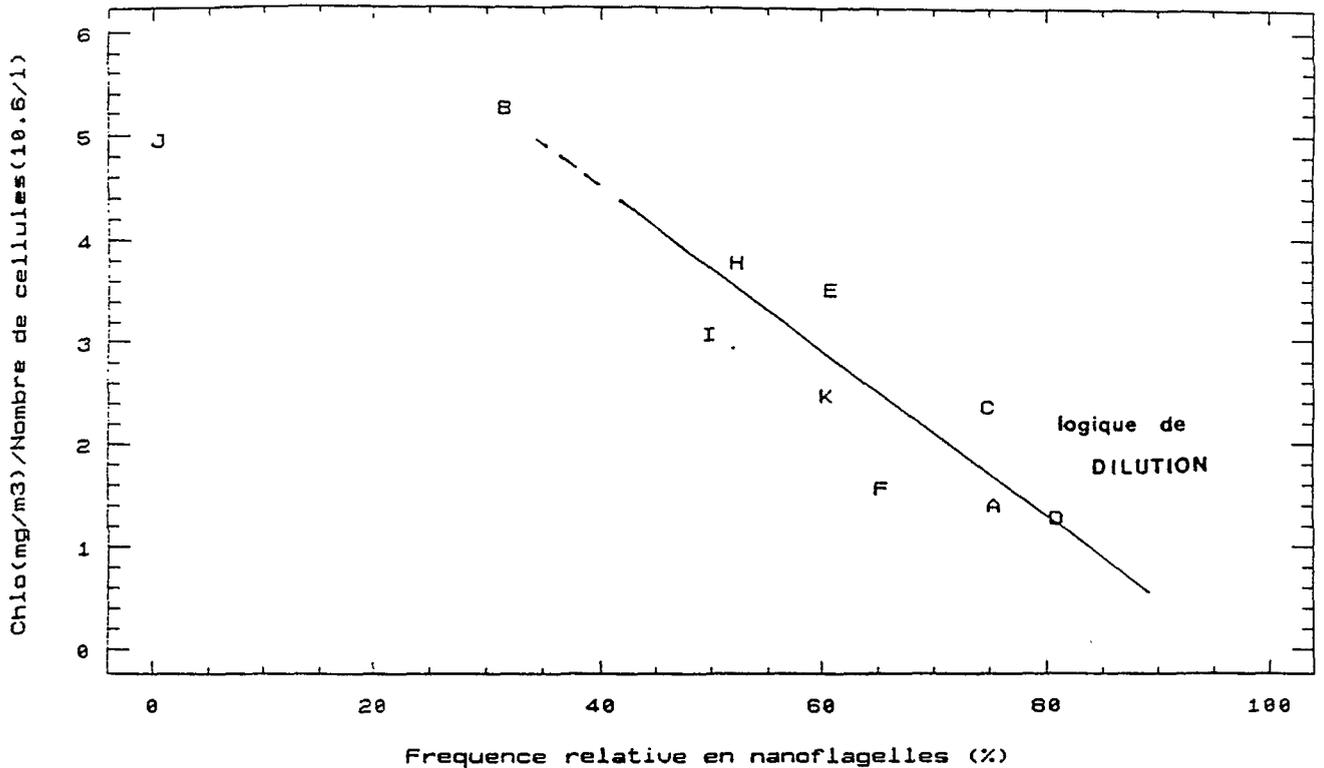


Fig. 4.12: Evolution du rapport pigmentaire suivant l'abondance du nanoplancton.

A l'échelle de l'estuaire, le jour de cette campagne, les processus physiques drastiques dominant et déterminent la logique d'évolution des peuplements en place. Hormis pour la station B (estuarienne profonde) qui paraît posséder une réelle spécificité, l'ensemble des caractéristiques planctoniques est intimement tributaire de l'intensité des mélanges (logique "hydrologique" pure), et l'évolution spatiale des peuplements n'est contrôlée que par une simple logique de dilution au niveau du front (pas de déterminisme biologique).

L'apport, brutal et en quantité, d'eau douce dans l'estuaire se traduit donc d'abord pour la phytoplancton par une évolution de type "séquentiel" (sensu Smayda 1980), avec la dispersion des structures prévalentes. Il s'agit en fait de la réinitialisation d'un processus de succession, qui, si les conditions le permettent, se développera ultérieurement. Le peuplement lacustre advecté dans l'estuaire par la crue artificielle est très fortement affecté par la perturbation subie, et seuls les peuplements estuariens à forte affinité thalassiques paraissent actifs.

Il est classiquement reconnu que, dans un assemblage mixte, la teneur en chlorophylle est principalement déterminée par l'abondance des cellules de grosse taille (Harris et al. 1987). La réponse phytoplanctonique "instantanée" observée dans l'estuaire le jour même d'un lâcher artificiel corrobore cette observation. En effet, bien que les chlorophycées demeurent en quantité non négligeable dans la majeure partie de l'estuaire, la teneur en chlorophylle est expliquée à près de 90% par l'abondance des diatomées (fig. 4.13) dont la répartition dans l'estuaire n'est tributaire que du mélange des masses d'eau.

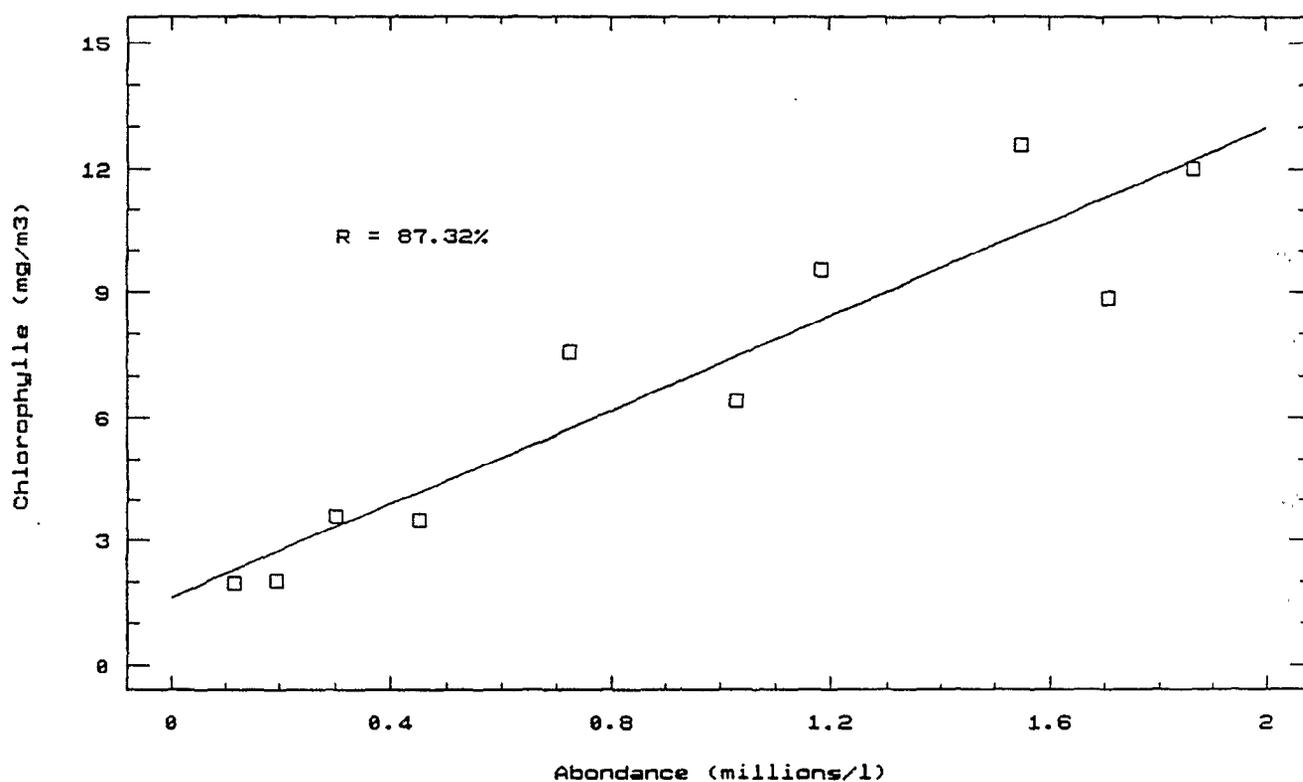


Fig. 4.13: Relation liant la biomasse chlorophyllienne à l'abondance en diatomées.

II.1.3. Descripteurs hydroclimatiques

A chacune des stations, des échantillons furent récoltés aux différentes profondeurs pour l'analyse des sels nutritifs dissous.

Silicates

L'origine continentale des silicates réactifs dissous et leur évolution lors du mélange des eaux se traduit par la relation linéaire (non figurée) liant leur concentration à la salinité suivant :

$$[\text{Si}, (\mu\text{mole.l}^{-1})] = 198,2 - 5,373 \cdot (\text{S})$$

$$R^2 = 94,33\% \quad (n=34)$$

L'évolution des silicates s'apparente à une courbe de dilution typique, telle que, dans la gamme de salinité rencontrée, aucun autre mécanisme n'est imputable à la disparition des silicates lors de la salinisation des eaux.

Comme pour la phytoplancton, la logique prévalente est une logique de simple dilution. Les processus hydrologiques associés à la crue sont trop violents pour autoriser le développement d'une activité biologique qui soit suffisamment intense pour altérer l'évolution conservatrice des silicates le long du gradient de salinité. Des résultats analogues sont été décrits par Quéguiner et Tréguer (1986) dans leur étude de la Baie de Brest où, en hiver, du fait de la vigueur des apports des bassins versants et de la faible production phytoplanctonique, l'évolution des silicates se fait également de manière conservatrice.

La concentration proposée par la régression pour une salinité nulle est à rapprocher de la concentration en silicates effectivement rencontrée ce jour là à l'amont du barrage soit $[\text{Si}] = 211,5 \mu\text{mole.l}^{-1}$.

Les concentrations les plus faibles furent observées à Gandiole (de 30 à 80 $\mu\text{mole.l}^{-1}$ du fond à la surface respectivement), où les biomasses les plus fortes furent recensées. De fait, contrôlées principalement par la salinité, la biomasse phytoplanctonique et la concentration en silicates covariant significativement, leur évolution restant strictement inféodée à la dynamique des masses d'eau.

Nitrates

Le comportement des nitrates dans l'estuaire est beaucoup moins trivial que celui des silicates. Ainsi, l'ajustement d'une régression linéaire (non figurée) liant les nitrates à la salinité n'explique que 49% de la variance de la concentration en nitrates dont la concentration a tendance à diminuer lorsque la salinité augmente.

A Gandiole, aucune des concentrations mesurées n'était supérieure au seuil de détection de notre méthode d'analyse ($\text{N-NO}_3 < 0,1 \mu\text{mole.l}^{-1}$).

La concentration en nitrates proposée par la régression pour une salinité nulle ($[\text{N-NO}_3] = 5,6 \mu\text{mole.l}^{-1}$) est sensiblement plus élevée que la concentration en nitrates effectivement rencontrée ce jour là à l'amont du barrage soit ($[\text{N-NO}_3] = 2,9 \mu\text{mole.l}^{-1}$: moyenne verticale de 6 échantillons récoltés à diverses profondeurs dont la concentration variait entre 2,3 et 3,4 $\mu\text{mole.l}^{-1}$).

Cet écart par rapport à la concentration initiale des eaux continentales et la relative mauvaise qualité de l'ajustement linéaire suggèrent que l'origine des nitrates n'est pas strictement continentale et que leur comportement n'est donc pas lié à la simple dilution d'un stock advecté par la crue artificielle.

Nous avons vu qu'à cette saison (chapitre 3), l'estuaire est alimenté par des eaux océaniques de type guinéenne, réputées oligotrophes (Rébert 1983). L'origine de ces nitrates ne sera donc vraisemblablement pas marine.

L'observation des gradients verticaux de nitrates dans l'estuaire (fig. 4.14) montre que la distribution verticale de ce sel n'est pas linéaire, mais au contraire que la concentration maximale est le plus souvent rencontrée dans les masses d'eau intermédiaires. L'origine sédimentaire (reminéralisation dans les sédiments du fond) de ces nutriments semble donc peu probable. A l'inverse, nous avons montré que cet horizon intermédiaire correspond à la zone frontale de séparation des deux masses d'eau, interface fréquemment décrite comme étant une zone barrière où se développent des processus de diffusion, floculation, sorption et complexation (voir par exemple Halim et Morcos 1966, Mantoura 1987 et Zutic et Legovic 1987) et d'accumulation des MES (Meade 1972, Dronkers 1988, Leveau et al. 1990). Des processus endogènes complexes, mettant en oeuvre l'accumulation des matières en suspension puis la désorption des nitrates qui y sont potentiellement piégés, peuvent donc être suggérés dans cette zone frontale. Les mesures effectuées ne nous permettent toutefois pas de les appréhender.

Comme les silicates, les nitrates n'auront cependant aucune vertu explicative quand à la dynamique phytoplanktonique. Tout au plus, peut on constater leur covariation suivant l'hydrodynamique des masses d'eau et les processus physico-chimiques qu'elle contrôle.

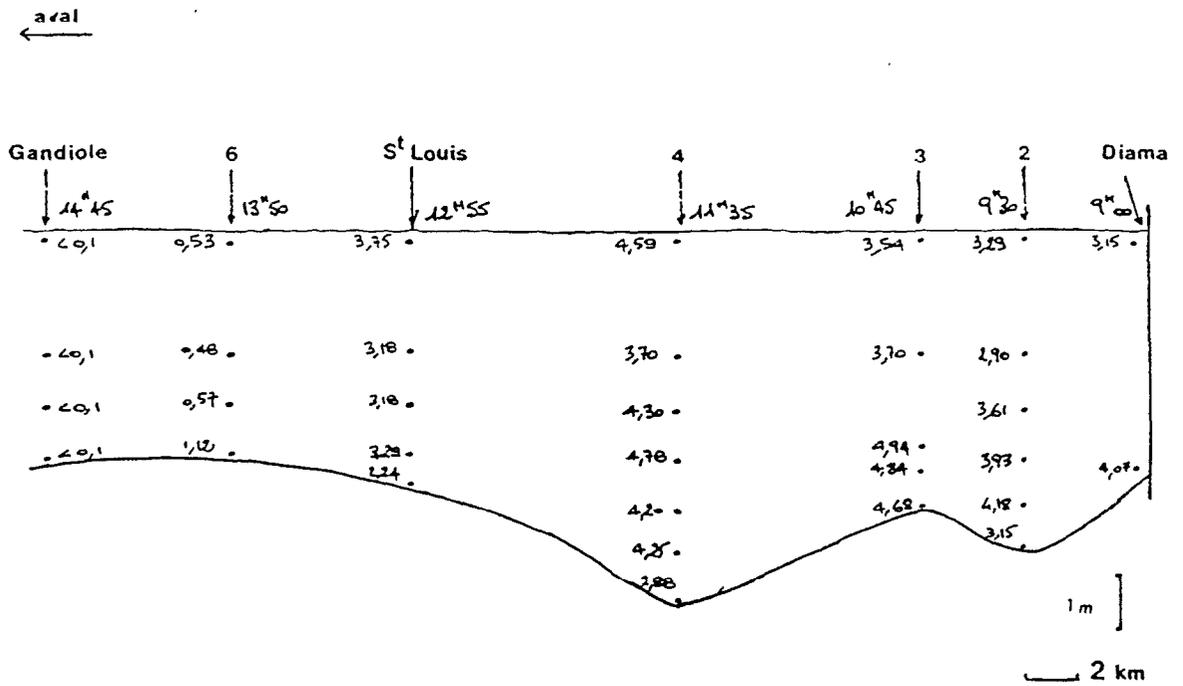


Fig. 4.14 : Gradients de nitrate (N-NO₃, μmole.l⁻¹) dans l'estuaire le 19-07-1989.

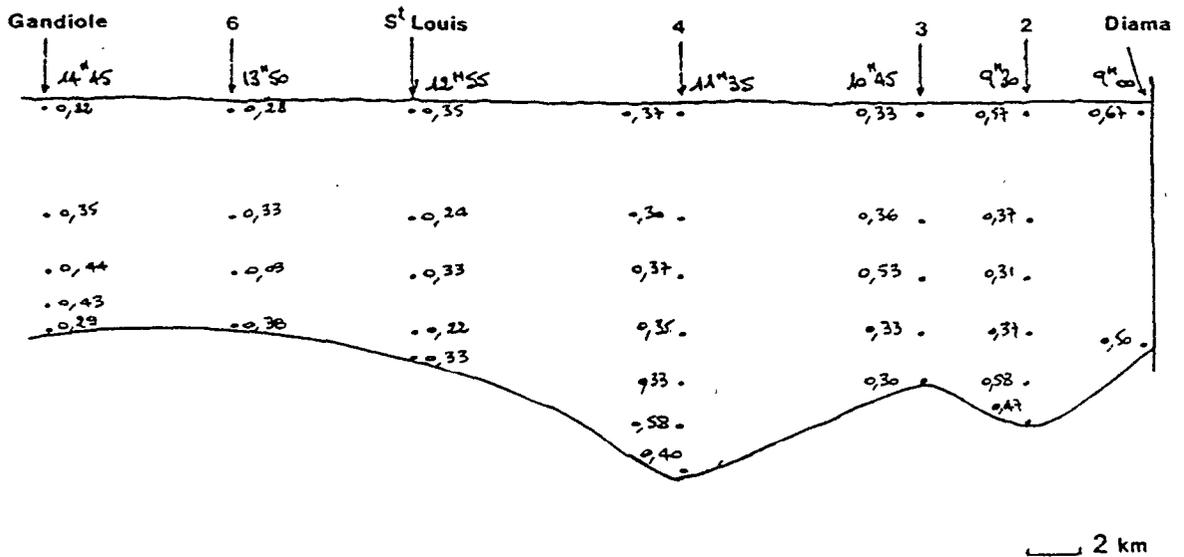


Fig. 4.15 : Gradients de phosphate (P-PO₄, μmole.l⁻¹) dans l'estuaire le 19-07-1989.

Phosphates

Le comportement du phosphore réactif dissous est complètement découplé de la salinité (fig. 4.15) : il n'apparaît aucune tendance longitudinale significative, et les gradients verticaux, faibles, ne font pas apparaître de logique particulière.

Les mécanismes d'adsorption et de désorption des phosphates sur les MES rendent leur dosage particulièrement délicat, du fait de la dynamique complexe de ces MES en milieu estuarien (floculation, accumulation, etc.). Du fait des forts gradients salins rencontrés, les effets de sels ont pu, d'autre part, significativement affecter le dosage de cet élément.

Le problème de la pertinence et de la signification de ce dosage est discuté à l'annexe III. Dans le cadre de cette campagne, ces observations ne seront pas discutées.

II.1.4. Conclusions relatives à la campagne du 19 juillet 89

La biomasse (chlorophylle) et la "diversité" (richesse taxinomique stationnelle) constituent des propriétés émergentes des peuplements phytoplanctoniques (Harris 1986). Ces propriétés, dans le cadre de cette campagne où l'hétérogénéité environnementale est élevée, sont fortement contrôlées par la distance à la mer. Les transports simultanés d'un assemblage phytoplanctonique dulçaquicole par la crue, d'une part, et d'un assemblage estuarien ou néritique, d'autre part, s'accompagnent au niveau de la zone de mélange des masses (i.e. du front), d'une dilution et d'une sélection des structures phytoplanctoniques prévalentes. Dans les estuaires peu profonds, ces processus de diffusion verticale turbulente au niveau de l'interface sont le plus souvent particulièrement significatifs lors des phases de jusant, comme nous l'avons observé durant cette campagne (Gueyer 1988).

La salinité, qui témoigne de l'intensité des mélanges entre les masses d'eau est ainsi bien corrélée aux caractéristiques du peuplement résultant de ces mélanges aux diverses stations. La distance à la mer n'est pas en soi un descripteur hydroclimatique, mais va, par contre, influencer directement sur la qualité du milieu dont la salinité est un traceur.

Il apparaît qu'à l'échelle adoptée, les sels nutritifs n'expliquent rien de la dynamique phytoplanctonique. Leur évolution est intimement tributaire de l'hydrodynamique et des processus physico-chimiques endogènes qu'elle contrôle. Tout au plus constate-t-on de fortes covariations entre la concentration en sels nutritifs et les caractéristiques du phytoplancton. On observe ainsi spatialement un gradient de "séquences

phytoplanctoniques" (sensu Smayda 1980) qui est plus intimement lié au gradient halin qu'à la distance au barrage.

La salinité rend ainsi compte de l'importance des processus hydrodynamiques à courte échelle qui joueront, de manière globale sur la qualité hydroclimatique des eaux, et, en particulier, sur la composition taxinomique instantanée du phytoplancton, et donc aussi sur sa biomasse, selon :

- d'une part, l'advection horizontale par la crue et la marée de peuplements de qualités - et d'origine - différentes,
- et d'autre part, la diffusion verticale turbulente, au niveau du front en particulier, qui assurera l'ensemencement réciproque des horizons superposés.

Conduite le jour même d'un lâcher important d'eau lacustre en provenance de Diama, cette campagne propose une image de l'estuaire qui illustre la *réinitialisation* des processus de succession qui se développent dans l'estuaire. L'instantané proposé rend compte de l'impact immédiat d'une perturbation violente, soit la dilution des structures planctoniques prévalentes, et au moins momentanément, le contrôle drastique qu'exerce l'hydrologie sur la dynamique estuarienne au travers principalement des échanges actifs qui se mettent en place au niveau du front.

II.2. CAMPAGNE DU 17 NOVEMBRE 1988

Cette campagne fut conduite le lendemain d'un lâcher important dans l'estuaire. Nous ne possédons que peu d'information relatives au phytoplancton et à l'hydroclimat, mais une brève présentation est proposée à simple fin d'illustration.

L'hydroclimat estuarien est dominé par l'antagonisme des eaux continentales et marines. L'estuaire présente un profil longitudinal (fig. 4.16) caractéristique de la stratification des eaux, avec les eaux marines qui investissent le lit du cours d'eau par le fond et les eaux continentales qui occupent les couches superficielles de la colonne d'eau. La situation est très contrastée du fait d'un lâcher d'eau conséquent (volume inconnu) effectué la veille à Diama. Les gradients longitudinaux et verticaux sont du même ordre de grandeur : la salinité de surface varie entre 1 et 20 de Diama à Gandiole, entre 2 et 22 de la surface au fond à Saint-Louis. Les isohalines sont à tendance horizontale sur l'ensemble de l'estuaire, trahissant une forte stratification des masses d'eau. Elles ne se redressent qu'à l'aval de Gandiole, où l'influence marine devient dominante.

Nous ne disposons que de rares mesures conjointes pour la description du phytoplancton lors de cette campagne. Deux points saillants apparaissent toutefois :

- 1 - la biomasse phytoplanctonique est faible, et homogène verticalement, à Diama ($1,2 \mu\text{atg.l}^{-1}$ de chlorophylle). Elle augmente au fur et à mesure de la progression vers Gandiole ($6,5$ et $7,2 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en surface et au fond respectivement), avec à Saint-Louis (gradient vertical de salinité maximum), des biomasses intermédiaires ($2,5$ et $3,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ respectivement en surface et au fond).

- 2 - l'observation microscopique suggère la superposition de deux peuplements, associés à chacune des masses d'eau. D'une part, à l'aval et au fond, dominance d'une flore néritique dominée par les diatomées centriques (*Skeletonema* sp. essentiellement, 70% du peuplement à Gandiole) et les dinoflagellés, et, d'autre part à l'amont, un peuplement dominé à plus de 80 % par un nanoplancton composé principalement de diatomées pennées de très faible taille non identifiées ($< 10\mu$) et de chlorophycées.

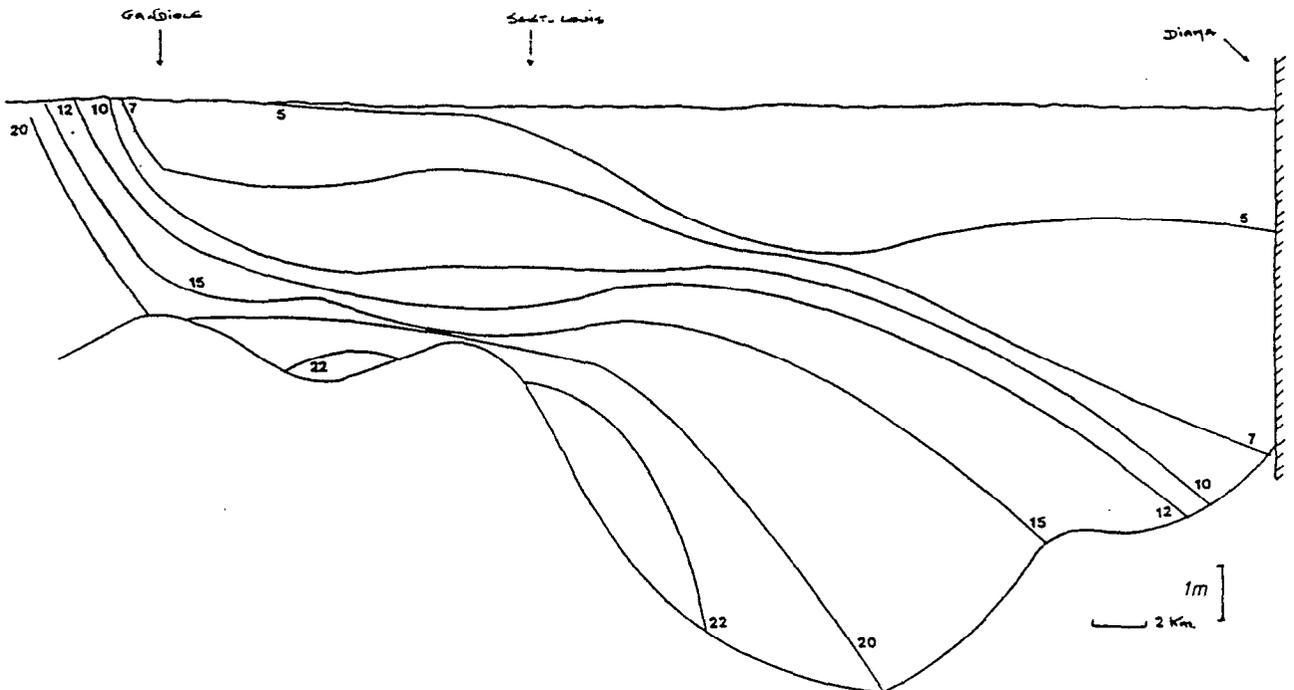


Fig. 4.16: Profil de salinité dans l'estuaire le 17-11-1988

On observe un gradient longitudinal tel que la densité cellulaire augmente de l'aval vers l'amont, suivant l'origine du peuplement considéré (tab. 4.3):

station	N cellules $10^6.l^{-1}$	Chlo. $\mu g.l^{-1}$	Chlo./N $\mu g.10^{-6}$
Gandiole	3,5	6,85	1,96
Saint-Louis	1,9	-	-
Diamas	1,3	3,0	2,31

Tab. 4.3: Biomasses et densités cellulaires en trois stations de l'estuaire le 17-11-1988.

La pauvreté de ces informations ne nous autorise pas à de plus amples spéculations. Nous retiendrons toutefois la forte stratification des masses d'eau que décrit le profil longitudinal de salinité, et qui justifie l'identification de deux peuplements superposés et indépendants. Comme lors de la campagne de juillet, il apparaît que les peuplements actifs et qui développeront des biomasses significatives dans l'estuaire sont strictement d'origine néritique.

II.3. CAMPAGNE DU 26 JANVIER 1989

Durant cette campagne d'échantillonnage longitudinal des caractéristiques verticales de la colonne d'eau dans l'estuaire, 8 stations furent prospectées en différentes profondeurs (fig. 4.18, 4.19) et 45 échantillons récoltés pour la mesure de la salinité et le dosage de la chlorophylle au laboratoire. Seul le phytoplancton de 9 échantillons récoltés en surface (1 à 9, fig. 4.20) a fait l'objet d'une analyse taxinomique. Cette campagne a duré environ 5 heures : de 12h20 à Diamas (étale de marée basse) à 17h10 à Gandiole (début du flot).

II.3.1. Profils de salinité et de biomasse et gradients de température.

II.3.1.1. Description

L'observation des profils de salinité (fig. 4.18) rend compte de la présence d'une lentille légèrement dessalée entre Saint-Louis et Diamas. La chronique limnigraphique de la cote journalière du lac de retenue pour le mois de janvier 1989 (fig. 4.17) révèle un lâcher de

contre saison effectué le 06 janvier : les vannes sont restées entrouvertes à un palier intermédiaire durant 5 heures, autorisant ainsi l'évacuation d'environ 4 millions de m³. Cette lâchure fut effectuée en raison des contraintes de génie civil liée à l'édification d'une digue sur la rive droite du lac de retenue entre Diama et Richard-Toll, la cote 50 marquant un seuil à ne pas dépasser sous peine de mise en eau des terrains à aménager. L'élévation de la cote au delà de ce seuil du 4 au 6 janvier était imputable à un fort et persistant coup de vent qui a repoussé les eaux du lac de retenue contre le barrage (M. Loom, technicien à Diama, comm.. pers.).

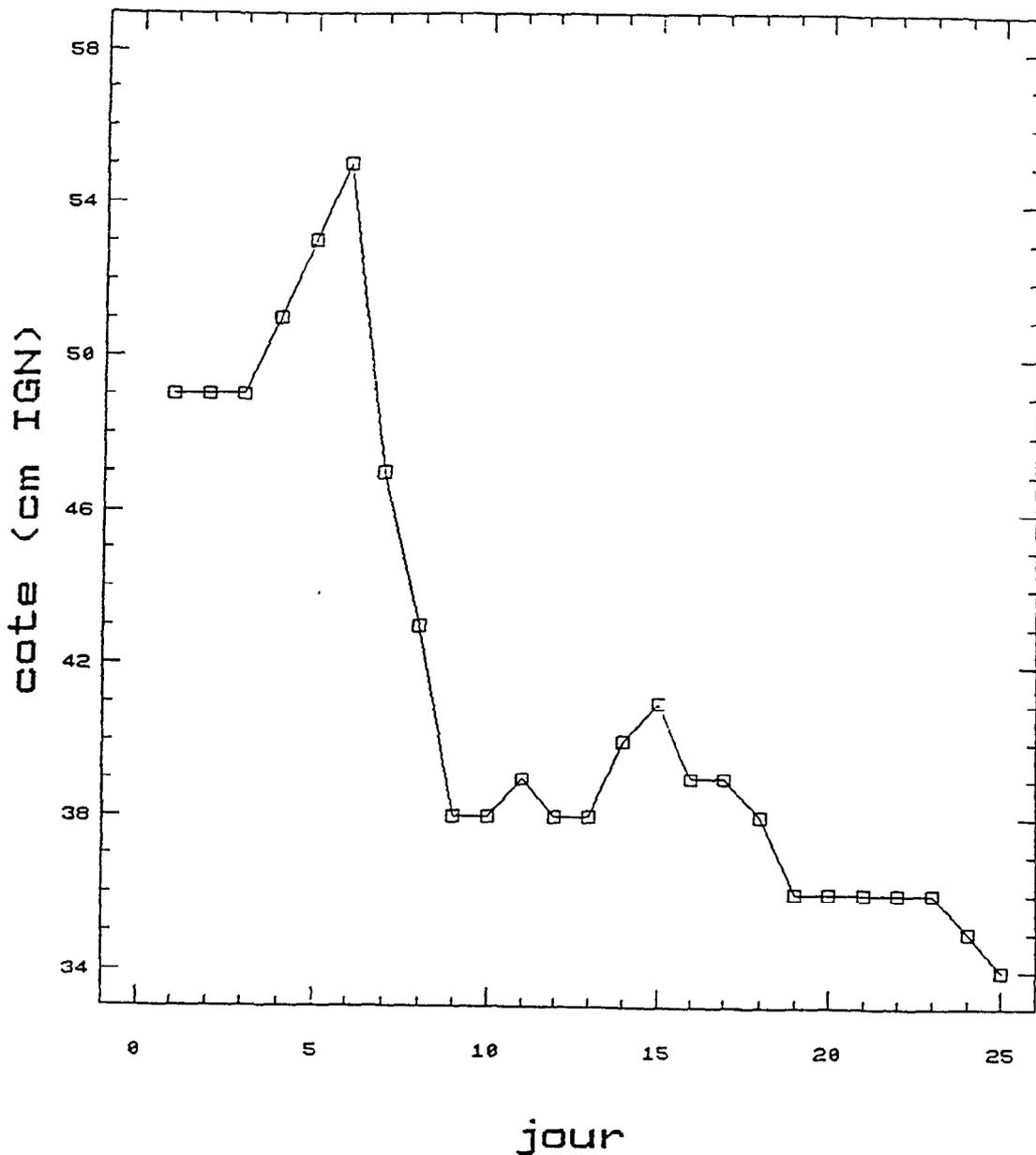


Fig. 4.17: Chronique limnigraphique à Diama en janvier 1989.

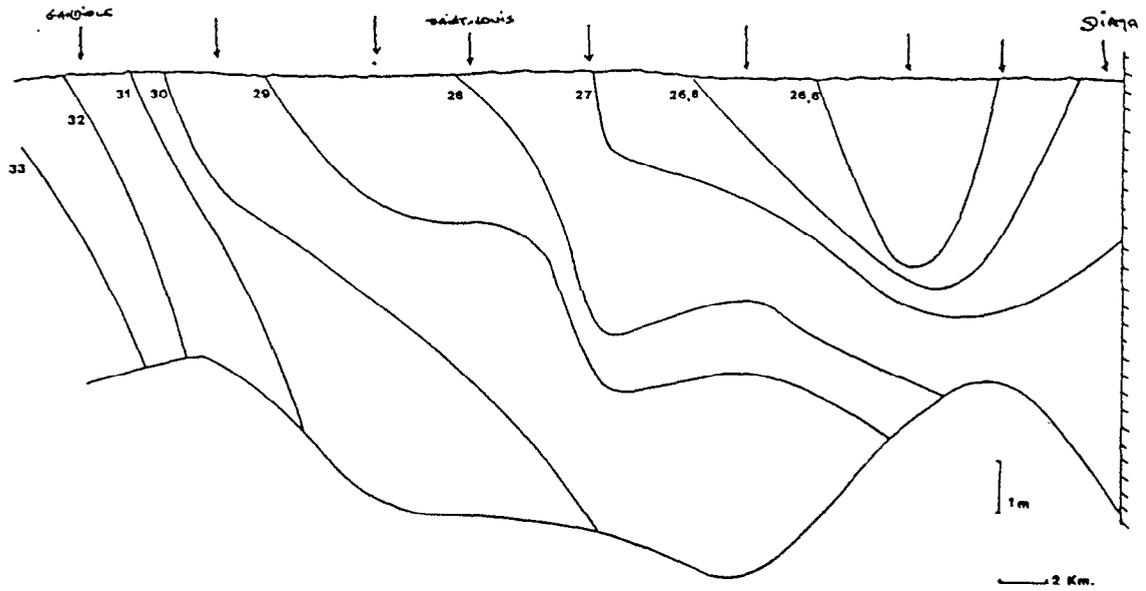


Fig. 4.18: Profil longitudinal de salinité dans l'estuaire le 26-01-1989.

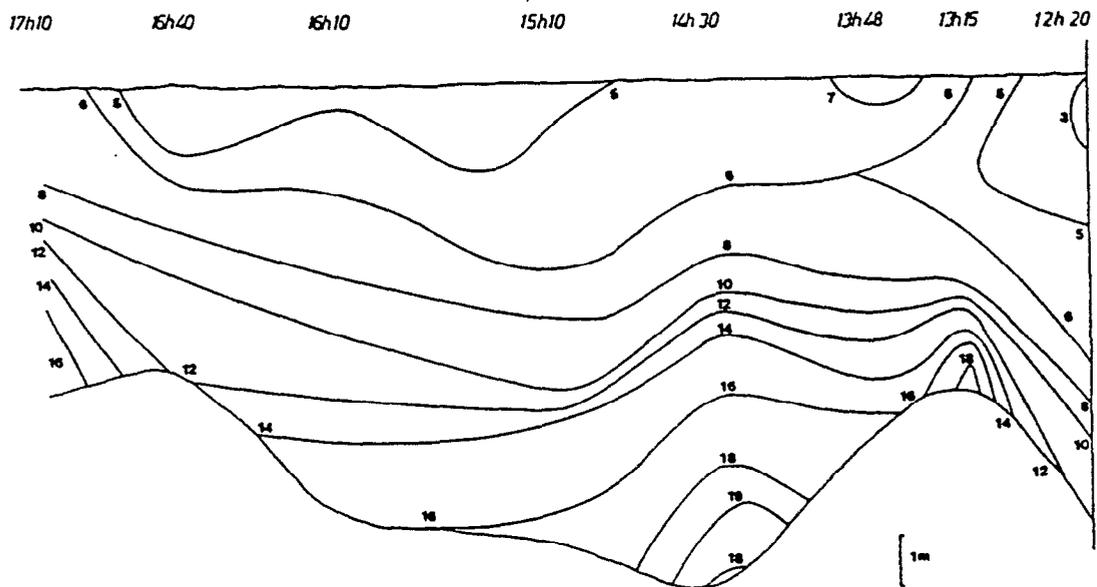


Fig. 4.19: Répartition de la biomasse phytoplanctonique.

Par rapport à la campagne de juillet 1989 décrite précédemment, cette campagne se positionne à un stade plus avancé d'un même phénomène, i.e. la salinisation progressive d'une unique masse d'eau continentale évacuée brutalement, puis piégée dans l'estuaire.

Les gradients verticaux et longitudinaux de salinité sont nettement plus faibles qu'en juillet :

- écart maximum en janvier < 7,
- écart maximum en juillet > 20.

On pourra donc s'attendre à ce que les processus hydrodynamiques strictement inféodés aux écarts de densité (diffusion verticale turbulente par cisaillement associée au front, notamment), qui déterminent en partie la stabilité des masses d'eau, soient de moindre intensité.

On observe par ailleurs une répartition très hétérogène de la biomasse chlorophyllienne dans l'estuaire avec des gradients longitudinaux et verticaux d'amplitude supérieure à $10 \mu\text{g.l}^{-1}$. Ceci suggère une nouvelle fois que la salinité ne saurait contrôler, seule, la biomasse phytoplanctonique.

Salinité

En première approche, la figure 4.18 (profil de salinité) montre que, classiquement, la salinité croît de l'amont vers l'aval et de la surface vers le fond. Nous distinguerons toutefois deux zones juxtaposées et séparées par l'isohaline 27 :

- **S < 27** (amont de la station 5) : les isohalines sont peu inclinées avec un faible gradient longitudinal et des gradients verticaux peu importants. L'isohaline 27 isole une masse d'eau dessalée, légèrement stratifiée, et qui semble confinée entre Saint-Louis et Diama (position la plus en aval de cette lentille à l'étalement de marée basse comme lors de cette campagne).

- **S > 27** (aval de la station 5) : les isohalines sont à tendance verticale, avec un fort gradient longitudinal et des gradients verticaux d'autant moins importants que l'on progresse vers l'aval. Le profil de salinité montre la forte influence océanique subie par cette zone de l'estuaire, en particulier à Gandiole avec la reprise des courants de flot (salinité de l'océan ce jour là : 36,25).

La relative verticalité des isohalines et le gradient longitudinal de salinité marqué suggèrent que cette zone est plus intensément brassée que la précédente.

Biomasse

Le profil de répartition de la biomasse (fig. 20) rend compte d'une tendance générale à l'horizontalité des isovaleurs de chlorophylle, hormis l'extrême amont (stations 1 et 2) et l'extrême aval (station 8). La biomasse est toujours plus élevée au fond qu'en surface, avec des gradients verticaux très élevés qui suggèrent une forte stratification, imputable pour partie au fait que la quasi-totalité de l'échantillonnage a été effectué durant une phase d'étale de marée.

La zonation longitudinale suggérée par les champs de salinité n'apparaît pas du tout sur le profil de chlorophylle ; nous distinguerons toutefois deux zones superposées verticalement :

- **Chlo < 8 $\mu\text{g.l}^{-1}$** (tranche superficielle) : il apparaît une légère hétérogénéité horizontale avec de l'amont vers l'aval,
 - une lentille pauvre en phytoplancton ($\text{chlo} < 3 \mu\text{g.l}^{-1}$) à l'aval immédiat du barrage,
 - une lame d'eau plus riche centrée sur la station 3 (salinité inférieure à 26,6),
 - une troisième zone qui recouvre les stations 5 à 7 avec une biomasse faible ($\text{chlo} < 5 \mu\text{g.l}^{-1}$) pour une salinité variant de 28 à 30.

Cette zonation longitudinale indique l'existence de taches de phytoplancton (patches), inféodés ou non à des limites halines précises (masses d'eau identifiées), d'importance longitudinale très inégale, strictement confinées aux eaux superficielles et individualisées les unes des autres.

Notre échantillonnage ne nous permet nullement d'appréhender l'importance - en particulier dans le temps - de ces structures agrégatives, qui mettent cependant en exergue la non-linéarité spatiale de la répartition des algues dans l'estuaire.

- **Chlo > 8 $\mu\text{g.l}^{-1}$** (moitié inférieure de la masse d'eau) : on observe une très forte hétérogénéité verticale de la répartition de la chlorophylle qui, globalement et à l'échelle de l'estuaire entier, ne semble inféodée qu'à la profondeur. Les isovaleurs de chlorophylle sont cependant fortement inclinées à Gandiole (flot), et l'on observe à l'amont de Saint-Louis de

très fortes biomasses à proximité immédiate du fond où les eaux semblent extrêmement stratifiées.

Température

L'intégralité de cette campagne fut conduite durant les heures les plus chaudes du cycle nyctéméral (de 12h20 à 17h10), induisant donc une tendance au réchauffement, et à la stratification des eaux superficielles.

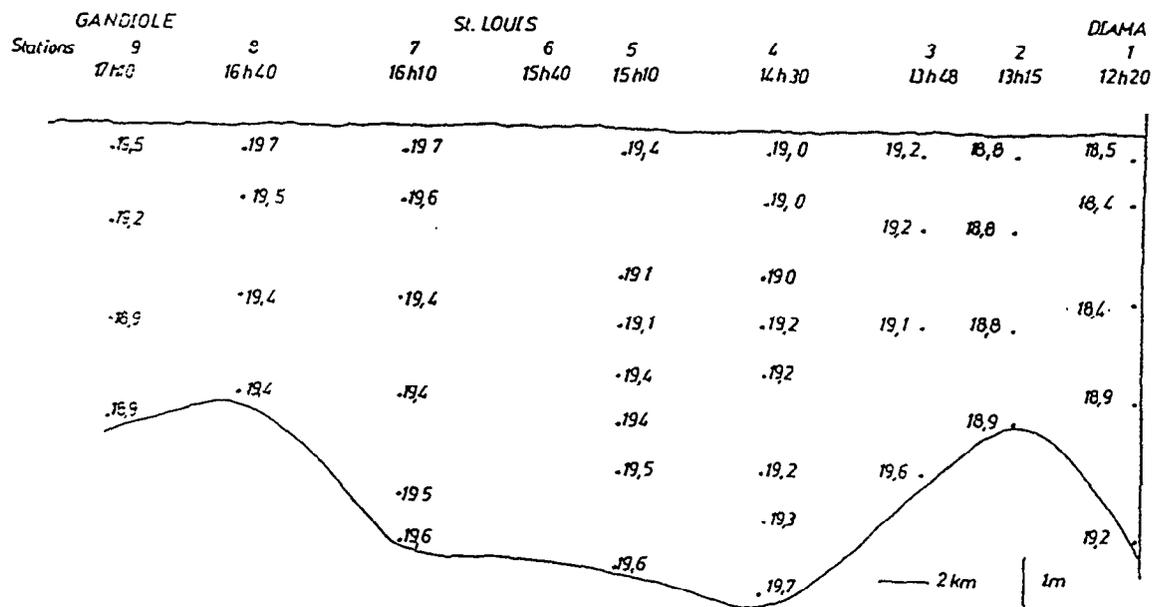


Fig. 4.20: Gradients de température dans l'estuaire le 26-01-1989

L'amplitude maximale observée dans l'estuaire est faible (de l'ordre de 1°C.), et, globalement, la température de surface croît de l'amont vers l'aval et au cours de la journée, et du fond vers la surface (fig. 4.20). La station de Gandiole est caractérisée par la température fraîche des eaux advectées au fond par le flot (T_{mer} ce jour là : 17,5°C) qui se distinguent ainsi des eaux profondes estuariennes de salinité voisine mais plus chaudes.

La répartition verticale de la température est toutefois le plus souvent non linéaire avec une diminution de la surface vers le bas de la moitié supérieure de la colonne d'eau, puis une augmentation au sein de la masse d'eau profonde. L'observation des gradients verticaux de température guidera largement l'interprétation de la chronologie d'échantillonnage en suggérant la nature des processus hydrodynamiques impliqués dans la structuration de la colonne d'eau, soit le réchauffement superficiel stabilisateur sous l'effet du nyctémère d'une part, et, la diffusion verticale turbulente vers le haut des eaux estuariennes profondes et plus chaudes, d'autre part.

II.3.1.2. Chronique hydrodynamique

- *St. 1. Diama, 12h20* : l'observation simultanée des profils verticaux de salinité, température et chlorophylle montre la superposition de deux masses d'eau :

- isolée par l'isohaline 27, une masse d'eau superficielle dessalée, pauvre en phytoplancton et soumise en sub-surface à une légère stratification thermique,
- au fond, une masse d'eau de salinité constante, caractérisée par un fort gradient en température et en biomasse.

On observe un resserrement des isolignes de chlorophylle et des isothermes pour des profondeurs supérieures à 5,5 m, qui semble indiquer entre le bas de la masse d'eau superficielle (3,5 m) et 5,5 m une zone de transition soumise à une légère diffusion verticale et à l'effet antagoniste du réchauffement diurne.

- *St. 2. Thiallakh, 13h15* (exutoire du marigot A1, fig. 1.2) : on observe le même type de situation que précédemment avec une masse d'eau superficielle dessalée ($S < 27$) et relativement homogène (pas de gradient thermique et chlorophylle peu évolutive verticalement), et, pour $S > 27$, une masse d'eau très stratifiée caractérisée par un très fort gradient de la biomasse. Les échanges entre les deux masses d'eau semblent réduits.

- *St. 3. Guéyloubé, 13h48* (exutoire du marigot A2) : situation identique à la station précédente avec homogénéité superficielle pour $S < 27$ et stratification des eaux estuariennes profondes.

- *St. 4. Ile aux bois, 14h30* (île au nord de Dakar-Bango) : cette station se trouve à la limite de l'influence de la lentille dessalée : les gradients longitudinaux observés en surface entre les stations 4 et 6 sont équivalents au gradient vertical observé à la station précédente pour les

profondeurs supérieures à 4m. Les eaux estuariennes profondes sont nettement plus salées qu'aux stations précédentes.

Nous distinguerons :

- pour $S < 27$, la portion la plus aval de la lentille dessalée qui paraît homogène ($\text{chlo} < 8 \mu\text{g.l}^{-1}$ et $T = 19^\circ\text{C}$)
- un horizon intermédiaire dont la température est stable ($19,2^\circ\text{C}$) avec un très fort gradient de chlorophylle entre 8 et $16 \mu\text{g.l}^{-1}$,
- une masse d'eau profonde salée, chaude et riche en phytoplancton (biomasse supérieure à $18 \mu\text{g.l}^{-1}$).

Cette superposition verticale, avec un très fort gradient de chlorophylle à l'horizon intermédiaire (par ailleurs homogène en température) suggère une très forte diffusion verticale entre la masse d'eau profonde et les eaux superficielles. L'observation du profil vertical de densité trace les limites des masses d'eau en présence avec

profondeurs	densité(σ_t)	caractéristiques
0 à 1,5m	18,3	eau dessalée superficielle
1,5m à 7m	18,3 à 20,2	zone de diffusion
>7m	20,2	eau estuarienne profonde

- *St. 5. Limite Nord de l'île St Louis, 15h10* : cette station se positionne à l'aval immédiat de la lentille dessalée. Pour les stations précédentes, la zonation verticale était caractérisée en premier lieu par l'isohaline 27, alors que désormais, quelle que soit la profondeur, toutes les salinités sont supérieures à cette valeur. La zonation est guidée par les valeurs de chlorophylle, l'isoligne de chlorophylle $8 \mu\text{g.l}^{-1}$ séparant en effet :

- d'une part, une masse d'eau superficielle stratifiée thermiquement, de salinité relativement homogène et avec un faible gradient de biomasse,
- et d'autre part, une masse d'eau profonde caractérisée par une légère stratification thermique inverse.

L'horizon intermédiaire est marqué par deux zones homogènes thermiquement où les isovaleurs de chlorophylle très resserrées rendent compte des échanges diffusifs se produisant à cette interface.

- *St. 6. Limite Sud de l'île St Louis, 16h10* : les caractéristiques de cette station sont peu différentes de celles de la station précédente avec une stratification de la lame d'eau superficielle qui est bloquée par la diffusion en provenance des horizons profonds. La limite est là encore marquée par l'isoligne de chlorophylle 8 telle que, pour $\text{chlo} < 8 \mu\text{g.l}^{-1}$, stratification thermique, et pour $\text{chlo} > 8 \mu\text{g.l}^{-1}$, stratification inverse avec augmentation du

gradient de biomasse. On n'observe pas de réel resserrement des isolignes de chlorophylle ce qui suggère que les processus diffusifs sont peu importants.

- *St. 7. Aval de Dounbadié, 16h40* : la situation est nettement moins contrastée, du fait de l'influence océanique croissante. En particulier, on n'observe plus de stratification inverse au fond du fait de l'intrusion saline (qui reprend avec la phase de flot du cycle de marée) en advectant des eaux plus froides que les eaux estuariennes salées rencontrées au fond en amont. Il apparaît toutefois toujours une lame d'eau superficielle réchauffée et stratifiée thermiquement superposée à un horizon sous-jacent plus frais et homogène thermiquement.

- *St. 8 Gandiole, 17h10* : A cette station se fait sentir de manière marquée l'intrusion des eaux océaniques lors de la phase de flot débutant à Gandiole. Ceci va se traduire par une reprise des courants de marée significatifs qui vont générer de nouveau des processus diffusifs turbulents à l'interface entre les eaux estuariennes et les eaux océaniques nouvellement advectées. On observe ainsi classiquement une zone superficielle, de profondeur réduite et soumise au réchauffement diurne avec un léger gradient thermique et une biomasse homogène. Puis, on constate un resserrement des isolignes de chlorophylle qui trahit l'importance de la stratification, mais aussi des processus diffusifs susceptibles de se développer à l'interface des deux masses d'eau.

II.3.1.3. En résumé...

La spatialisation des conditions de milieu qui prévalaient dans l'estuaire le jour de cette campagne est appréhendée à partir des trois descripteurs simples, et intégrateurs, que sont la chlorophylle, la température et la salinité.

La température et la salinité rendent compte de l'origine des masses d'eau (eaux océaniques salées et froides, eaux estuariennes salées et chaudes, eaux estuariennes dessalées et plus fraîches) d'une part, et, d'autre part, des effets du nyctémère sur le réchauffement superficiel.

L'observation des gradients verticaux rend compte des effets antagonistes de la stratification (superficielle) inféodée au nyctémère et des échanges diffusifs entre les masses d'eau superposées, les zones d'homogénéité thermique suggérant en particulier des horizons intensément brassés.

La spatialisation de l'estuaire peut-être synthétiquement représentée à l'aide de ces trois descripteurs qui rendent compte de la diversité hydrologique (température et salinité), biologique (biomasse) et hydrodynamique (gradients verticaux), selon :

1. $S < 27$: eaux estuariennes dessalées, rémanence d'un lâcher effectué 20 jours auparavant, confinées à l'amont de Saint-Louis. Masse d'eau soumise à la stratification diurne, au moins dans les horizons les plus superficiels, qui bloque les processus diffusifs sous-jacents. La chlorophylle est strictement inférieure à $8 \mu\text{g.l}^{-1}$.

1. $S > 27$: variabilité longitudinale de la salinité avec isohalines à tendance verticales qui rendent compte de la juxtaposition des masses d'eau. On distingue toutefois :

1.1. $\text{Chlo} < 8 \mu\text{g.l}^{-1}$: une zone superficielle soumise à la stratification thermique diurne. La biomasse y est peu hétérogène sinon longitudinalement avec l'occurrence de patches limités à la surface. La ligne des isovaleurs de chlorophylle $8 \mu\text{g.l}^{-1}$ correspond pour toutes les stations à l'horizon où cesse la stratification thermique, avec, sous-jacente, une zone homogène en température caractérisée par des isolignes de chlorophylle très resserrées.

1.1. $\text{Chlo} > 8 \mu\text{g.l}^{-1}$: le gradient vertical de température ainsi que les valeurs instantanées de température rendent compte des processus hydrodynamiques mis en oeuvre au bas de la colonne d'eau.

1.1.1. $T > 19^\circ\text{C}$:

1.1.1.1. Homogénéité thermique verticale : pour toutes les stations, zone qui correspond à un resserrement des isolignes de chlorophylle : zone d'échanges confinée aux horizons intermédiaires et toujours bloquée dans son extension vers le haut par la stratification thermique sus-jacente. Les phénomènes diffusifs sont d'intensité réduite du fait des faibles courants (étales de marée) qui ne stimuleront que peu de cisaillement. Dans de telles conditions, le mélange vertical forcé par le vent peut devenir déterminant.

1.1.1.1. Hétérogénéité thermique verticale : on observe un gradient inverse de température qui correspond à des isolignes de chlorophylle peu resserrées. Il s'agit de la masse d'eau estuarienne profonde, chaude, salée et qui reste stratifiée. C'est elle qui alimente la diffusion verticale dans les horizons qui lui sont superposés.

1.1.1. $T < 19^\circ\text{C}$: masse d'eau néritique profonde et froide advectée dans l'estuaire par la reprise des courants de flot à Gandiole.

A l'échelle de cette seule campagne, la spatialisation des conditions de milieu dans l'estuaire n'est guère généralisable. Un résultat essentiel est la mise en exergue des capacités descriptives, et prédictives, des fonctions de forçage retenues telles que, uniquement avec la température et la salinité, une schématisation de la répartition de la biomasse, et des processus hydrodynamiques à court terme qui en sont responsables, est suggérée (tab. 4.4).

T < 19	S > 27 eau océanique profonde, nouvellement advectée chlo > 8, fond.		S < 27 eau estuarienne dessalée superficielle stratifiée chlo < 8 St-Louis-Diama
T > 19	Homogène horizons intermédiaires zone de diffusion fort gradient de chlorophylle.	Hétérogène stratification riche en phytoplancton alimente la diffusion	fond

Tab. 4.4: Spatialisation schématique de l'estuaire le 26-01-1989

On constate d'autre part que les eaux estuariennes profondes sont :

- plus chaudes que les eaux advectées par le flot à Gandiole, ce qui trace des échanges antérieurs intenses avec les eaux superficielles qui alimentent en température, en même temps qu'elles les dessalent, les eaux profondes,
- plus riches en phytoplancton que les eaux nouvellement advectées ce qui traduit là une accumulation et/ou une stimulation des algues dans les horizons profonds.

II.3.2. Du phytoplancton...

Neuf récoltes d'échantillons pour l'analyse taxinomique des peuplements ont été faites dans la lame d'eau superficielle (stations 1 à 9, fig. 4.20). Trente et un taxons supra-génériques ont été recensés qui appartiennent à 5 groupes différents (tab. 4.5).

Richesse taxinomique

Alors qu'en juillet, 22 taxons furent retenus pour la description du peuplement phytoplanctonique, nous en avons identifié 31 en janvier. Ce résultat est à rapprocher de la moindre hétérogénéité des conditions de l'environnement et de la plus forte salinisation des eaux observées en janvier (voir fig. 4.1 et 4.18). Rappelons en effet que la campagne longitudinale de juillet fut menée le jour même d'un lâcher important à Diama dont les effets perturbateurs se sont fait sentir à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire. La dessalure violente et brutale des eaux avait notoirement affecté la richesse taxinomique d'une part du fait de

l'aptitude très faible, voire nulle, des algues d'origine continentale à se développer dans l'estuaire, et, d'autre part, du fait du stress imposé au peuplement estuarien (ou néritique) par la dilution qu'impose le mélange des eaux.

En janvier, les diverses masses d'eau en présence dans l'estuaire sont beaucoup plus anciennes (20 jours après un lâcher) et salées. Les échanges intenses (à court terme) associés au mélange des masses d'eau se sont largement développés (eau estuarienne superficielle faiblement desalée et eau estuarienne profonde faiblement diluée), et les peuplements sélectionnés lors de l'intrusion des eaux continentales dans l'estuaire ont, eux aussi, eut le temps de se développer corrélativement à une intrusion des eaux océaniques durable, persistante et non perturbée par l'advection d'eau continentale susceptible de réinitialiser le processus.

Ainsi, alors qu'en juillet nous étions dans une phase "séquentielle" (sensu Smayda 1980) de développement du peuplement estuarien (avec advection et mélange de deux peuplements d'origines différentes), les résultats de janvier suggèrent au contraire une phase "successionnelle" de développement du peuplement. L'intrusion des eaux océaniques à l'aval de l'estuaire s'accompagne certes de l'advection d'algues néritiques qui contribueront à l'ensemencement du peuplement estuarien, mais les masses d'eau en présence paraissent identifiables par des assemblages de phytoplancton autochtone qui leur paraissent inféodés.

II.3.2.1. Description des peuplements en présence

Les 31 taxons se répartissent de manière très inégale entre les différents groupes systématiques. Plus de 75% de la richesse taxinomique provient des dinoflagellés (16 taxons) et des diatomées centriques (14 taxons), alors qu'en juillet, ces deux groupes n'en justifiaient que 41% (5 taxons sur 22, et 4 sur 22 respectivement), au profit des diatomées pennées d'origine néritique et du nanoplancton d'origine continentale.

Les **dinoflagellés** représentent environ 50% de la richesse taxinomique totale. Les fréquences (colonne de droite, tab. 4.5) rendent compte de l'occurrence (présence/absence) des divers taxons aux différentes stations.

TAXONS	OCCURRENCE								FR	%
	Station pk	1	2	3	4	5	6	7		
	42	37	33.5	27	21	18	12	5	0	
DINOFLAGELLES										
Polykrikos	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11
Peridinium a	1	1	-	-	1	1	1	-	-	56
Peridinium b	-	-	1	1	-	-	-	1	1	44
Peridinium c	1	1	1	1	1	-	-	1	1	67
Gymnodinium a	1	1	-	1	1	1	1	1	1	89
Gymnodinium b	1	1	1	-	-	-	-	1	1	56
Gyrodinium	1	-	-	1	-	-	1	-	-	33
Amphidinium	1	1	1	1	-	-	-	-	-	44
Prorocentrum micans	-	-	-	-	-	-	-	1	1	22
Proro. scutellum	-	1	1	-	-	-	-	-	-	22
Gonyaulax	1	1	1	-	1	-	-	-	-	44
Dino. sp	-	-	1	1	1	1	1	1	1	78
Diplopsalis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Oxytoxum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Thèque 15 µm	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Dino. sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
NANOPLANCTON (<10µ)										
Nano a	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Chlorophycées	1	1	1	-	-	-	-	-	-	33
PENNEES										
Pennées (<10µ)	1	1	1	1	1	1	1	1	-	89
Nitzschia (70µ)	-	1	1	1	1	1	1	1	1	89
Navicula (100µ)	-	-	-	1	1	-	1	1	1	56
Pennées sp	-	-	1	1	1	1	1	-	1	67
CENTRIQUES										
Cyclotella 15 µ	-	1	1	1	1	1	1	1	1	89
Coscinodiscus	-	1	1	1	1	1	1	1	1	89
Chaetoceros a	-	1	1	1	1	1	1	1	1	89
Chaetoceros b	-	-	-	-	-	-	-	1	-	11
Biddulphia	-	-	-	-	-	-	-	1	1	22
Bacteriastrum	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11
Skeletonema	-	1	-	-	-	-	-	-	-	11
Rhizosolenia	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11
SILICOFLAGELLES										
	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11
Richesse										
stationnelle	14	19	19	18	17	15	16	19	22	
cumulée	14	20	23	24	24	24	24	27	31	

Tab. 5 : Liste des taxons rencontrés dans l'estuaire le 26/01/1989. (La fréquence d'occurrence rend compte de la répartition spatiale de chacun des taxons : de 100%, ubiquité à 11% : taxon présent en une seule station).

Onze taxons apparaissent ainsi plus ou moins régulièrement répartis longitudinalement dans l'estuaire, dont 4 ont été rencontrés partout. Ces taxons n'auront, pris individuellement, qu'une faible valeur discriminante.

A l'inverse, on distinguera deux groupes inféodés :

- d'une part aux eaux dessalées (amont de la station 5), avec Gonyaulax, Amphidinium et Prorocentrum type scutellum que l'on ne retrouve pas en aval,
- et d'autre part aux eaux mieux brassées (isohalines à tendance verticale) à l'aval de la station 5, avec Polykrikos à l'extrême aval, et Prorocentrum type micans.

La discrimination des aires de répartition des deux espèces du genre Prorocentrum rend compte du relatif isolement de la masse d'eau dessalée ($S < 27$, amont de la station 5) par rapport au reste de l'estuaire. Prorocentrum type scutellum, réputé très ubiquiste, paraît en effet typique des milieux lagunaires "senso-stricto" (qui communiquent faiblement avec la mer), par opposition au Prorocentrum type micans qui semble plutôt tributaire des zones où l'influence néritique reste prononcée (Frisoni 1984).

Le groupe des **diatomées centriques** comprend 8 taxons qui rendent compte d'environ 25% de la richesse taxinomique totale. Aucun taxon n'est ubiquiste à 100%, en particulier du fait de l'absence totale de diatomées centriques à l'aval immédiat du barrage (station 1). Trois taxons très ubiquistes sont présents dans 8 stations sur 9 (Cyclotella, Coscinodiscus et une Chaetoceros). A l'inverse 5 taxons paraissent strictement inféodés aux deux masses d'eau estuariennes que sépare l'isohaline 27, avec :

- Skeletonema qui reste confinée à la lentille dessalée,
- Biddulphia, une autre Chaetoceros, Bacteriastrum et Rhizosolenia spécifiques de l'aval de l'estuaire. Les deux derniers taxons ne furent rencontrés qu'à proximité de l'embouchure, et la présence de Bacteriastrum (marine, planctonique), en particulier, trahit l'influence néritique dominante dans cette zone de l'estuaire.

Les **diatomées pennées**, peu diversifiées (4 taxons) n'ont qu'une faible valeur diagnostique du fait de leur large répartition spatiale. Seules les stations situées à l'aval immédiat du barrage se caractérisent par la faible représentation des algues de ce groupe. Les *microdiatomées* (seul taxon rencontré à la station 1) sont présentes dans l'ensemble des eaux superficielles de l'estuaire et ne sont exclues que du peuplement le plus néritique prélevé à Gandiole. Comme nous l'avons déjà constaté lors de la campagne de juillet 1989 (voir tab. 4.2), ces algues semblent typiquement estuariennes.

Les **silicoflagellés** (genre Ebria) n'ont été rencontrés qu'à proximité de l'embouchure (station 9) et leur présence rend compte de l'influence océanique dominante qui prévaut à cette station.

Nous avons distingué dans le **nanoplancton** deux taxons :

- d'une part les **chlorophycées**, dont la répartition est limitée aux stations 1 à 3, et auxquelles nous avons attribué une origine continentale,
- d'autre part, un nanoplancton indéterminé qui était présent à toutes les stations.

Il apparaît ainsi que globalement, et classiquement (Day et al. 1989), les dinoflagellés et les diatomées dominent largement - en terme de richesse taxinomique - le peuplement estuarien. La plupart des taxons sont très largement répartis dans l'estuaire, mais il est apparaît cependant deux "assemblages" qui viennent confirmer la discrimination des deux masses d'eau juxtaposées dans l'estuaire :

- un peuplement de 5 taxons caractéristiques de la masse d'eau dessalée qui est confinée entre Saint-Louis et Diama, avec en particulier Prorocentrum type scutellum qui rend compte du relatif isolement de cette masse d'eau, et les chlorophycées qui en trahissent l'origine continentale. La station 1 est toutefois remarquable du fait de l'absence totale des diatomées centriques (notamment Chaetoceros) et de Prorocentrum type scutellum qui rend compte du confinement accru à l'aval immédiat de Diama.

- un peuplement de 7 taxons à affinité néritique prononcée, et caractérisé par la présence de Prorocentrum type micans, de 4 diatomées centriques et de silicoflagellés. Ce peuplement est surtout inféodé à la station 9, seule soumise à la reprise des courants de flot de la marée.

Le genre Chaetoceros, qui regroupe environ 180 espèces exclusivement marines à l'exception de deux espèces d'eau douce (Ricard, 1987), est présent à toutes les stations. Son rôle d'indicateur biologique comme représentant des diatomées centriques thalassiques (Frisoni 1984) indique que l'ensemble de l'estuaire est soumis à une relative influence marine. La station 1 est en ce sens isolée du fait de la disparition des Chaetoceros du peuplement qui marque la limite de la zone III de l'échelle de confinement telle que l'ont définie Guelorget et al. (1983).

II.3.2.2. Approche de la dynamique phytoplanctonique

Les 31 taxons recensés ont été regroupés en divers groupes taxinomiques et de taille (tab. 4.6). En particulier, les dinoflagellés ont été séparés des micro-péridiniens ($<15\mu$), et les diatomées pennées des micro-diatomées ($<10\mu$).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Centriques	-	2.89	3.87	3.53	8.95	9.53	16.03	27.05	41.06
Pennées ($>10\mu$)	-	2.36	2.37	2.70	7.06	2.38	6.6	8.4	7.46
Péridiniens ($>15\mu$)	15.58	6.17	9.89	9.97	13.44	16.35	12.25	19.09	18.16
μ Pennées	6.20	16.66	11.61	2.91	19.68	19.75	16.28	12.44	-
Péridiniens ($<15\mu$)	71.25	57.89	59.57	23.48	26.45	19.09	16.28	27.60	29.83
Nanoplancton ($<10\mu$)	6.97	14.03	12.04	57.41	24.42	32.91	32.56	4.20	1.49
Silicoflagellés	-	-	-	-	-	-	-	-	1.49
Bacteriastrum	-	-	-	-	-	-	-	-	0.65
N (10^6 cellules/l)	1.578	3.247	1.981	2.051	1.047	0.894	0.904	0.710	0.857
N taxons	14	19	19	18	17	15	16	19	22

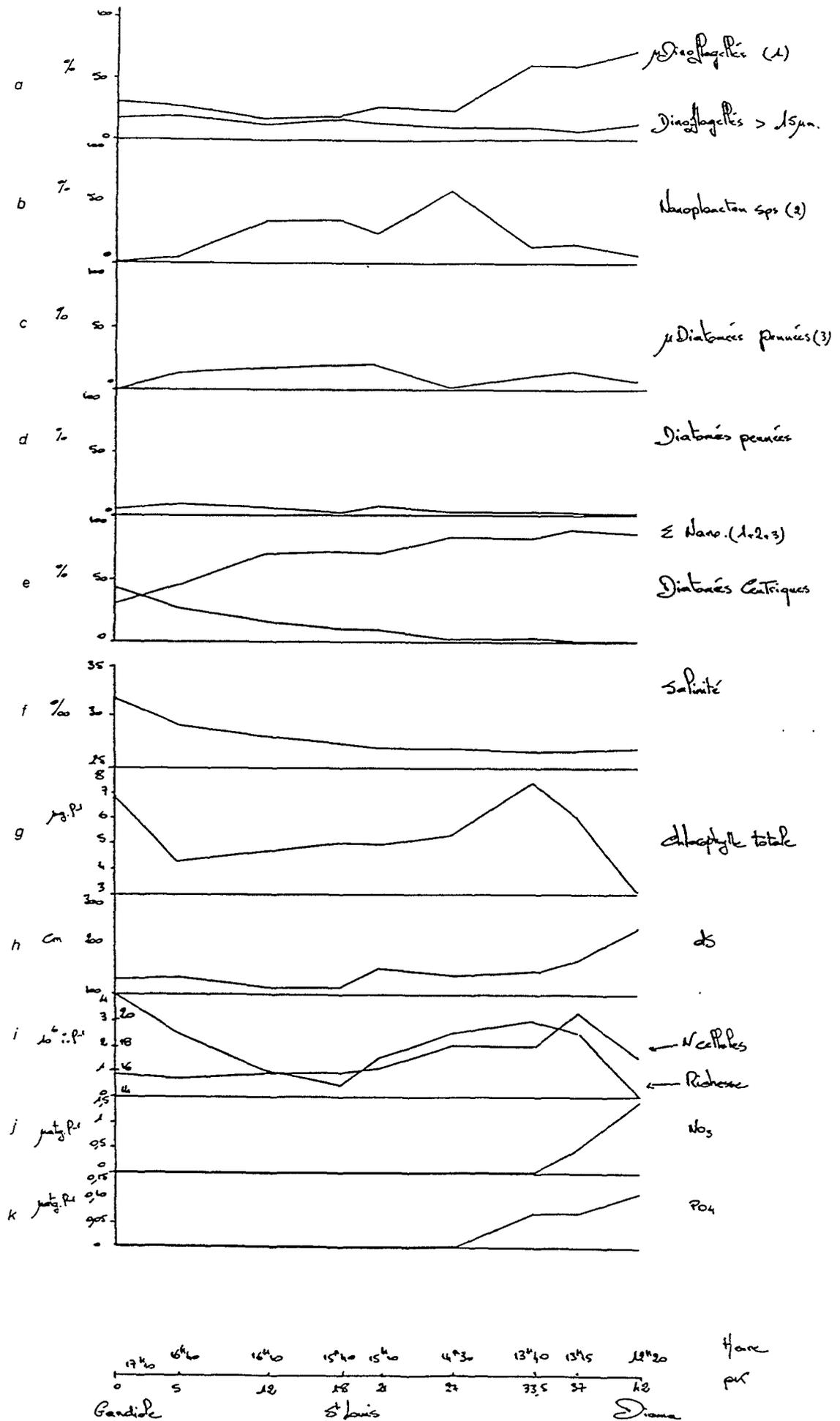
Tab. 4.6: Fréquence relative (%) des principaux taxons rencontrés dans l'estuaire le 26/01/1989.

Nous avons représenté (fig. 4.21) l'évolution de la fréquence relative de ces divers groupes en fonction de la distance à l'embouchure. On observe que les diatomées pennées, quelle que soit leur taille, et les péridiniens ($>15\mu$) restent présents suivant une fréquence constante en toutes les stations de l'estuaire (fig. 4.21a, 4.21c, 4.21d).

A l'inverse, on observe la diminution régulière de la fréquence des diatomées centriques de l'embouchure jusqu'au barrage de Diama et, simultanément, l'augmentation de la fréquence d'occurrence des algues de petite taille de l'aval vers l'amont (fig. 4.21e).

Une telle sélection des individus de faible taille dans l'estuaire avait déjà été constatée lors de la campagne de juillet, et correspond à une réponse adaptative classique du phytoplancton dans les milieux hétérogènes et changeants (Malone 1980), en particulier estuariens (Day et al. 1989).

Fig. 4.21: Caractéristiques des peuplements récoltés en surface dans l'estuaire le 26-01-1989, et principaux descripteurs hydroclimatiques.



variabilité spatio-temporelle

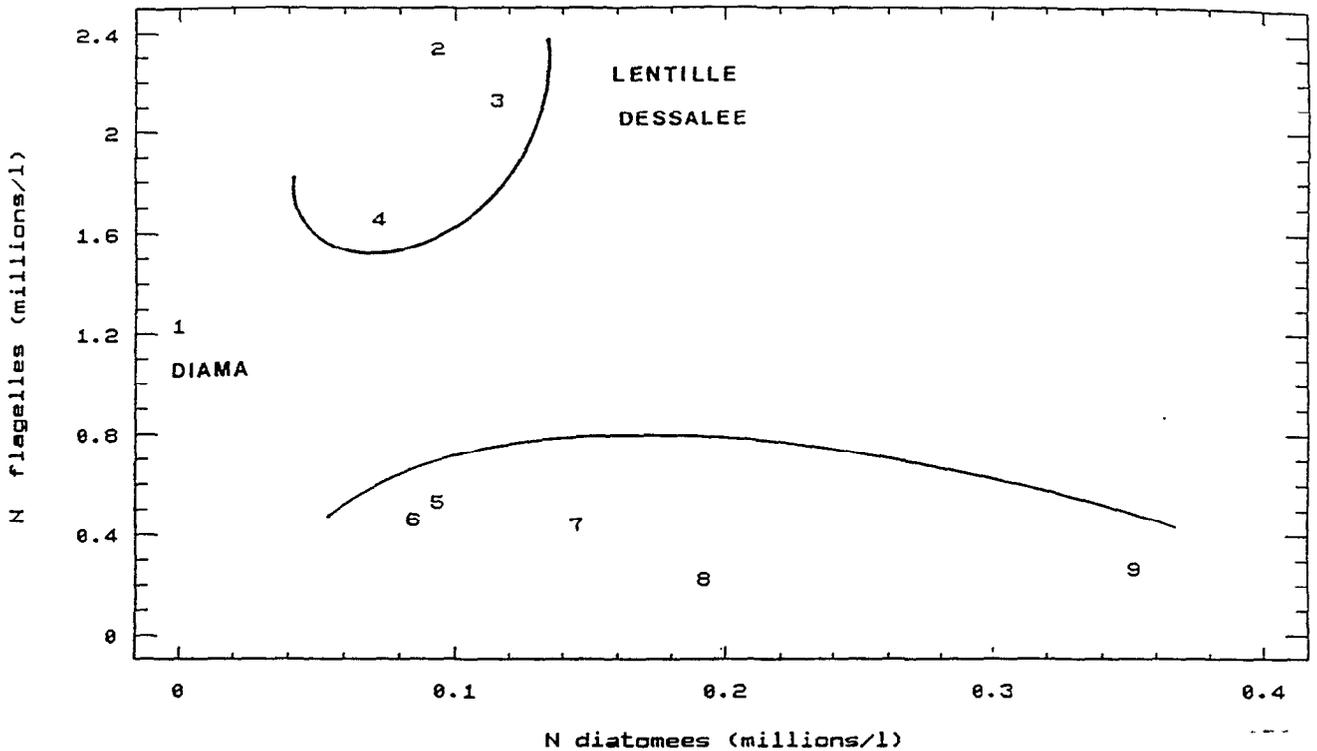


Fig. 4.22: Evolution de l'abondance des microflagellés selon l'abondance des diatomées

Nous avons représenté (fig. 4.22) l'évolution de l'abondance des microflagellés (micro-péridiniens + nanoplancton) selon l'abondance des diatomées centriques. Il en ressort la discrimination de trois groupes de stations :

- stations 2 à 4, à l'amont de l'estuaire et qui correspondent à la lentille dessalée identifiée au paragraphe précédent. Ces stations sont caractérisées par la très nette dominance du nanoplancton, en particulier des micro-péridiniens qui constituent de l'ordre de 60% du peuplement.

- stations 5 à 9, caractérisées par un accroissement régulier de l'abondance des diatomées centriques et une très forte diminution de l'abondance des microflagellés. On constate d'autre part que le nanoplancton reste d'abondance peu évolutive dans toute cette zone aval de l'estuaire.

- la station 1 est remarquable par la générale pauvreté des deux taxons représentés sur cette figure. Cette station, correspond à la lentille d'eau superficielle de très faible biomasse figurée à l'aval immédiat de Diama sur le profil de répartition longitudinale de la chlorophylle (fig. 4.19). Elle possède le même type de caractéristiques que les eaux

superficielles fraîchement advectées par la crue artificielle lors de la campagne de juillet 1989 précédemment décrite : très faible biomasse, richesse taxinomique réduite, absence de diatomées centriques, dominance du nanoplancton et en particulier des chlorophycées. Sans que la salinité ne le démontre, cette station semble très fortement influencée par les eaux continentales voisines, peut-être sous l'effet de l'ouverture des vannes de restitution du barrage (de 15 à 30 m³/s). La gestion de ces petites vannes est difficile à appréhender, mais la légère baisse de cote du plan d'eau amont (fig. 4.17) les 24 et 25 janvier semble toutefois créditer cette hypothèse.

Cette discrimination de peuplements inféodés aux divers masses d'eau en présence sous-tend la logique générale de l'organisation du phytoplancton estuarien lors de cette campagne. On constate ainsi (fig. 4.23) que la richesse taxinomique est particulièrement élevée au centre de la lentille dessalée (stations 2 et 3), diminue ensuite régulièrement jusqu'à l'aval de Saint-Louis (station 6), puis augmente de nouveau au fur et à mesure de la progression vers l'aval.

Il apparaît ainsi la juxtaposition de deux peuplements différents, qui recèlent certes un certain nombre de taxons communs, mais qui sont toutefois suffisamment différents pour que soient identifiés des assemblages spécifiques de ces masses d'eau :

- Prorocentrum type scutellum, Gonyaulax, Amphidinium et les chlorophycées à l'amont. Dominance des flagellés.

- Prorocentrum type micans, Polykrikos, Bacteriastrum, Rhizosolenia et les silicoflagellés à l'aval. Dominance des diatomées centriques.

Nous avons représenté la densité en cellules de phytoplancton suivant l'éloignement du barrage (fig. 4.24). Il en ressort une répartition régulièrement organisée dans l'estuaire, avec la station 1 dont la faible biomasse chlorophyllienne est associée à une faible densité cellulaire, puis les stations 2 à 5, qui rendent compte d'une diminution régulière de la densité depuis la coeur de la lentille dessalée jusqu'à Saint-Louis, et, enfin, les stations à l'aval de Saint-Louis où le nombre de cellules reste relativement constant. Comme pour la diversité taxinomique, la juxtaposition des deux peuplements apparaît clairement.

Rappelons que cette campagne fut menée durant une phase d'étalement de marée basse avec une tendance à l'étirement vers l'aval de la lentille dessalée, et la création d'un "front" lâche entre cette lentille et les eaux estuariennes fortement influencée par la mer de l'aval de Saint-Louis. Cette zone de transition (station 5 et 6) s'identifie par la perte des caractéristiques taxinomiques spécifiques de la lentille dessalée et une nette diminution du nombre d'algues présentes.

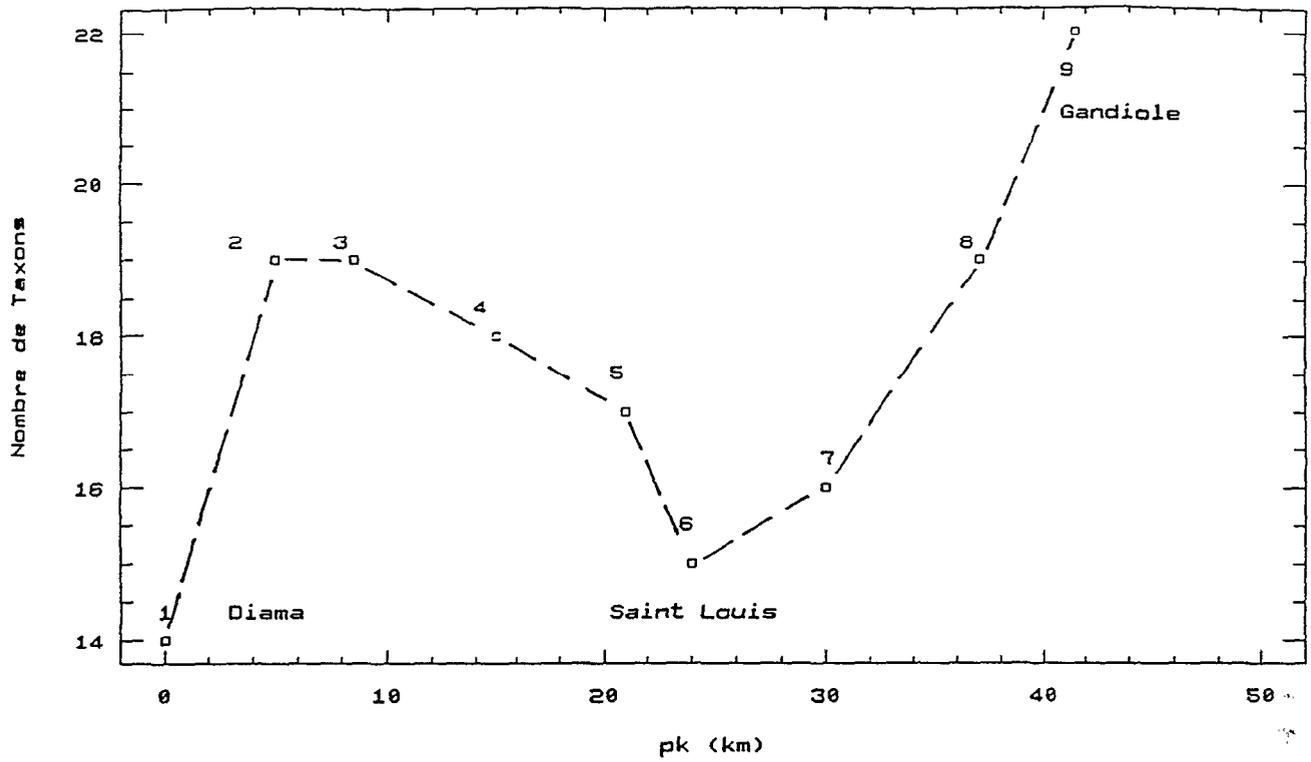


Fig. 4.23: Nombre de taxons recensés (26-01-89) suivant la distance à Diama.

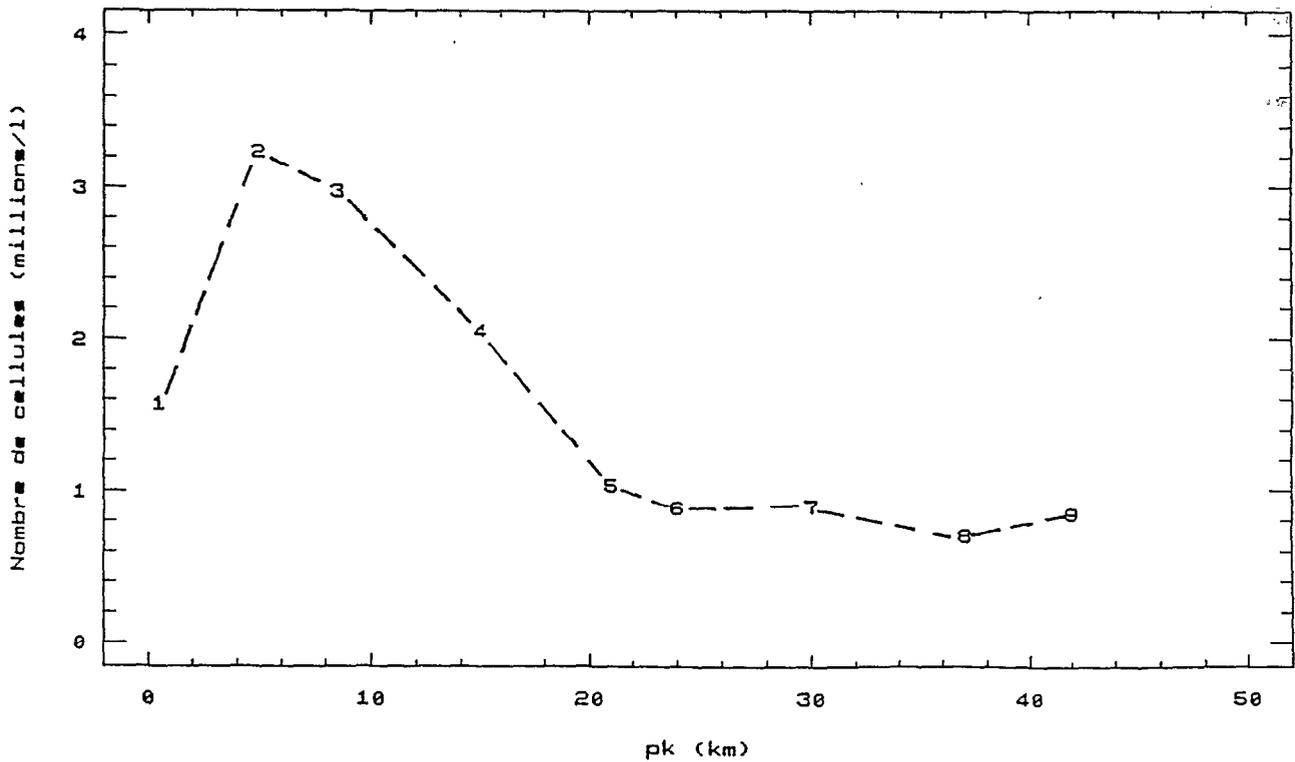


Fig. 4.24: Nombre de cellules ($10^6 \cdot l^{-1}$) suivant la distance à Diama (26-01-89).

Le rapport pigmentaire Chlo/N ($\mu\text{g chlo.}/10^6$ cellules) rend compte de l'évolution des caractéristiques pigmentaires moyenne des peuplements en présence. Son évolution de l'amont vers l'aval de l'estuaire (fig. 4.25) et en fonction de la salinité (fig. 4.26) permet de préciser les particularités physiologiques des assemblages phytoplanctoniques précédemment décrits. Il apparaît que les stations 1 à 4 possèdent un rapport pigmentaire faible (environ $2 \mu\text{g chlo.}/10^6$ cellules) et homogène, du même ordre de grandeur que le rapport observé lors de la campagne de juillet pour le phytoplancton des eaux superficielles nouvellement advectées dans l'estuaire.

Ces stations de l'amont de Saint-Louis, caractérisées par une salinité faible et peu variable, une taxinomie spécifique et peu diversifiée avec un nombre de cellules élevé, représentent une même masse d'eau, qui a évolué indépendamment du reste de l'estuaire. Les algues qui y ont été sélectionnées, de faible taille moyenne, possèdent un rapport pigmentaire faible que l'on peut rapprocher de l'isolement de cette masse d'eau dans l'horizon superficiel bien éclairé (fig. 4.21h) de la colonne d'eau. La valeur faible de ce rapport est vraisemblablement à attribuer à des processus endogènes de régulation des capacités photosynthétiques des algues dans un environnement stratifié, peu profond et violemment éclairé (Harris et Piccinin 1977).

A l'inverse, on observe une décroissance prononcée de ce rapport pigmentaire depuis la station 9 (Gandiole) jusqu'aux stations intermédiaires 5 et 6. Cette évolution est régulière en regard de la variation de la salinité (fig. 4.26), et paraît principalement forcée par la nette augmentation de la biomasse chlorophyllienne à l'aval de Saint-Louis (fig. 4.21g) sans que la densité cellulaire n'évolue significativement (fig. 4.21i).

A l'aval de Saint-Louis, l'évolution de la salinité rend compte de l'influence croissante de l'océan (gradient horizontal), et des mélanges entre les masses d'eau qui déterminent la transition entre les eaux estuariennes et les eaux marines (succession d'isohalines à tendance verticales).

Cette transition s'accompagne d'une modification de la composition floristique du peuplement phytoplanctonique estuarien, avec l'ensemencement des eaux superficielles en taxons d'origine néritique advectés de l'océan (diatomées centriques principalement).

La diminution du rapport pigmentaire entre Saint-Louis et Gandiole semble ici principalement attribuable à l'évolution des caractéristiques physiologiques moyennes des algues sous l'effet de la modification de la composition floristique du peuplement.

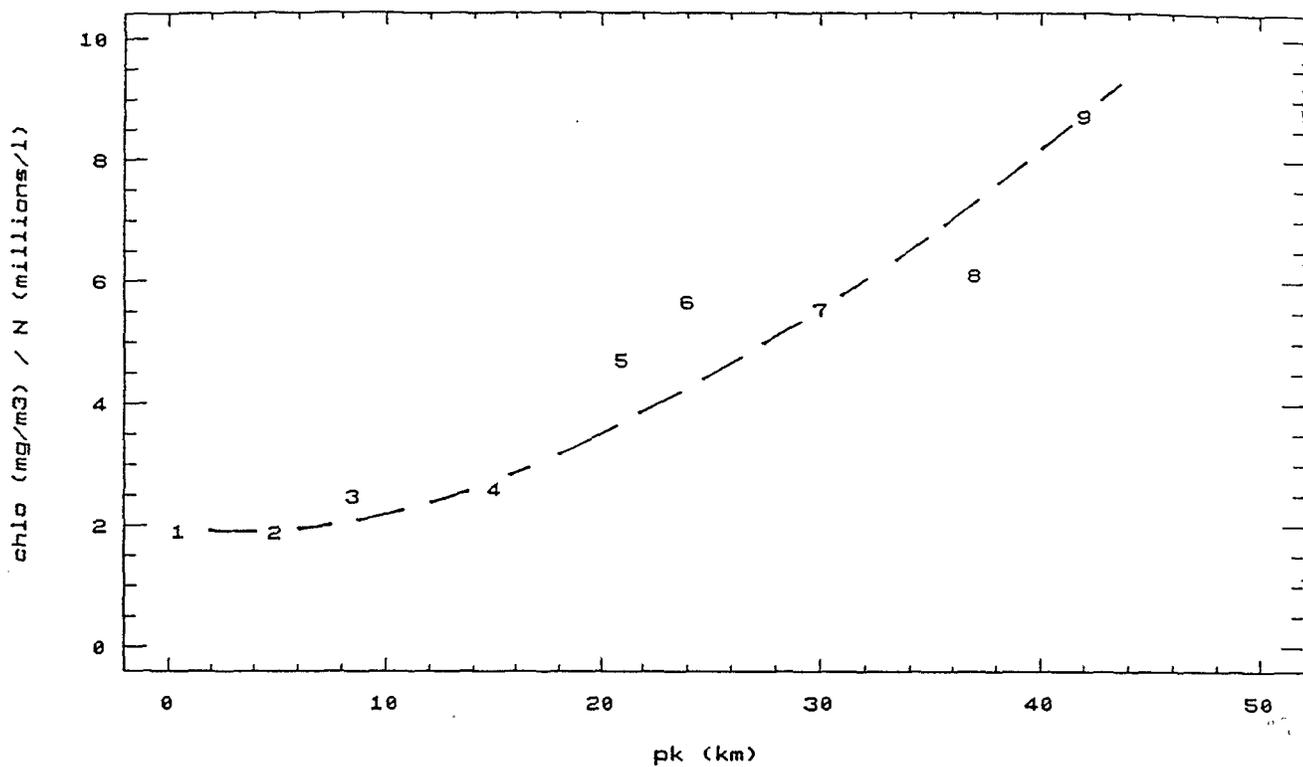


Fig. 4.25: Evolution du rapport pigmentaire suivant la distance à Diama (26-01-1989).

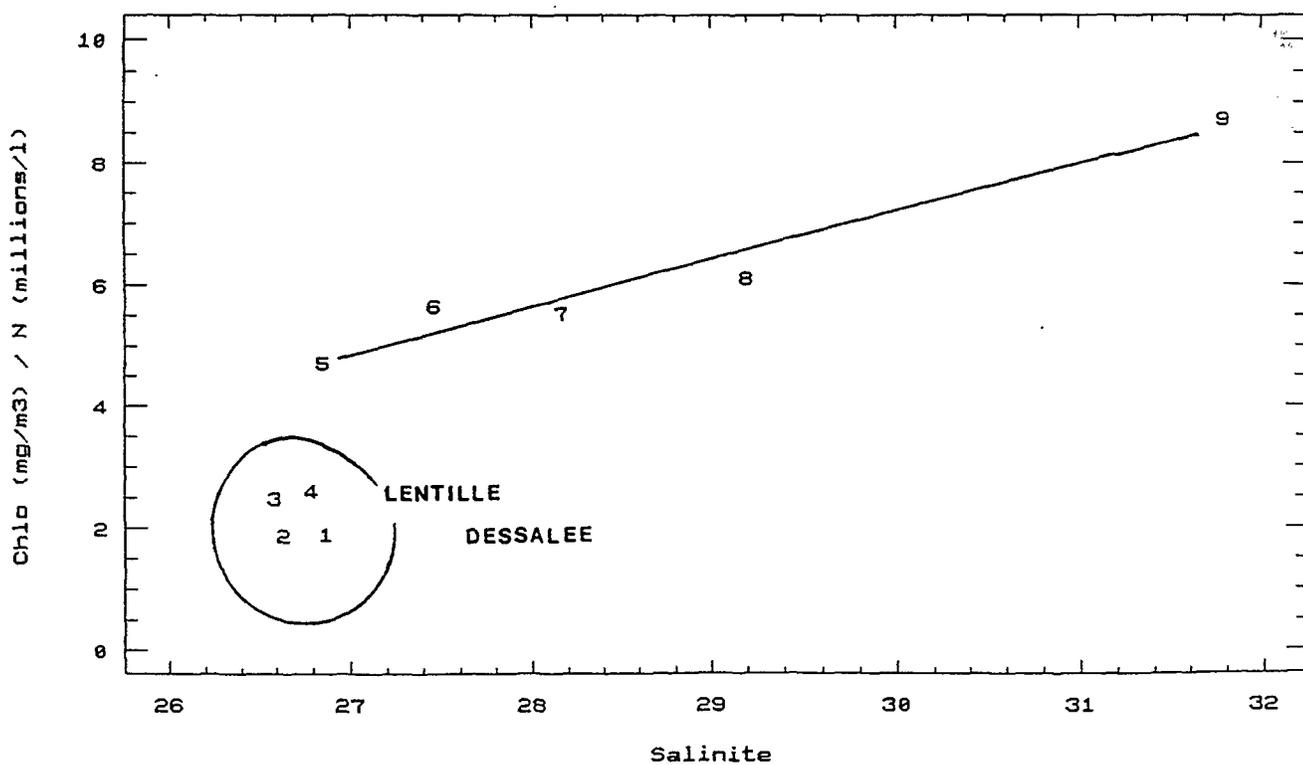


Fig. 4.26: Evolution du rapport pigmentaire suivant la salinité (26-01-1989).

De fait, dans cette zone de l'estuaire, ce rapport pigmentaire apparaît relativement découplé de l'évolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi (fig. 4.27), qui rend compte directement de la turbidité du milieu, et, indirectement, de l'éclairement reçu par les algues.

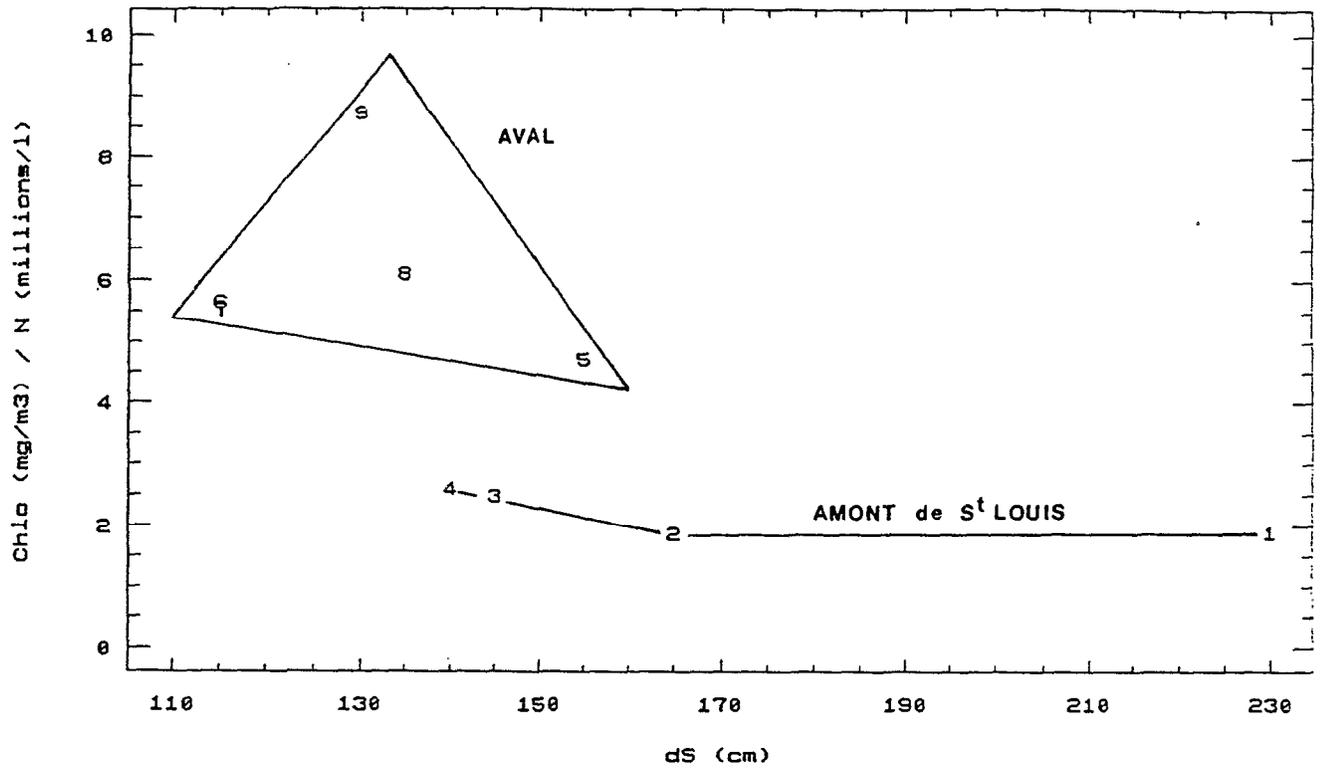


Fig. 4.27: Evolution du rapport pigmentaire selon la profondeur de disparition du disque de Secchi (26-01-1989).

II.3.3. Conclusions relatives à la campagne du 26 janvier 1989

L'examen de la chronique hydroclimatique suggère une spatialisation de l'estuaire avec l'isolement au nord de Saint-Louis d'une lentille dessalée caractérisée par un assemblage phytoplanctonique spécifique.

Longitudinalement, la succession observée se superpose au gradient de confinement et au changement de logique hydrodynamique, avec, vers l'amont, des échanges verticaux de moins en moins importants entre les eaux superficielles et les eaux à forte affinité thalassique advectées en profondeur. On observe en effet de l'aval vers l'amont la disparition des diatomées centriques et la progressive dominance d'un nanoplancton estuarien, jusqu'au sein de la lentille dessalée où les microflagellés constituent le groupe le mieux représenté.

Comme nous l'avons déjà noté pour la campagne de juillet, la dominance du nanoplancton au gré de la progression vers l'amont de l'estuaire est une caractéristique classique des peuplements phytoplanctoniques estuariens (Day et al. 1989).

Cette évolution longitudinale correspond à une série successione classique (Margalef 1967, Smayda 1980, Therriault et al. 1986) liée aux capacités adaptatives des algues avec, à l'aval, les diatomées de grosse taille dans une zone où les eaux sont activement brassées (isohalines verticales), et à l'amont, les microflagellés de petite taille dans une zone où les eaux sont plutôt stratifiées (isohalines à tendance horizontales). On observe de fait une évolution synchrone du statut hydrodynamique des diverses masses d'eau en présence dans l'estuaire et des peuplements planctoniques qui leur sont associés.

La distribution spatiale des groupes morphologiques, relativement à leur motilité et à leurs capacités métaboliques, est classiquement reliée à la stabilité verticale et à la profondeur optique des masses d'eau (Pingree et al. 1978, Bowman et al. 1981). Ces auteurs proposent un diagramme de répartition des peuplements recouvrant une grande diversité de situations, depuis les milieux bien éclairés et faiblement stratifiés où les diatomées dominent (ce que l'on observe à l'aval de Saint-Louis), jusqu'aux milieux moins bien éclairés à tendance stratifiés où les microflagellés constituent la base du peuplement (ce que l'on observe dans la lentille dessalée).

En juillet (le jour même d'un lâcher), la répartition du phytoplancton était directement déterminée par les échanges actifs qui se développaient entre les masses d'eau au niveau du front, avec la dilution du peuplement estuarien profond et l'ensemencement concomitant de la lentille continentale (logique "séquentielle") simultanément à sa salinisation.

Les résultats de la campagne de janvier suggèrent que l'évolution d'un assemblage spécifique dans la lentille dessalée n'a pu se faire qu'après la réduction, sinon l'arrêt, d'une telle logique de dilution, avec, en particulier, une nette réduction des échanges entre masses d'eau du fait de la forte diminution des écarts de densité au niveau du front. Vingt jours après le dernier lâcher d'importance dans l'estuaire, de véritables processus "successionnels" (sensu Smayda 1980) se sont développés qui déterminent la dynamique phytoplanctonique.

Ces observations illustrent l'intime couplage liant la dynamique phytoplanctonique aux processus hydrodynamiques. Au sein d'une masse d'eau continentale nouvellement advectée dans l'estuaire, l'évolution du peuplement se fait d'abord sous le contrôle simple du mélange des masses d'eau : logique de dilution (séquence phytoplanctonique) déterminée par les processus de diffusion (verticale turbulente par cisaillement notamment). La logique déterminante est alors une logique *horizontale*, liée à l'advection simultanée dans l'estuaire de masses d'eau de qualités différentes, dont les effets de mélange et de dispersion seront, pour le plancton, plus d'ordre mécanique que physiologique (Legendre et Demers 1984).

Puis, "plus tard", il y a transition vers une logique *verticale*, avec la diminution des gradients verticaux de densité qui induit, d'une part, la réduction des échanges par diffusion et qui autorise, d'autre part, la mise en place de processus stabilisateurs de la colonne d'eau sous l'effet du nycthémère. Il y a alors juxtaposition, et non plus superposition des masses d'eau.

II.4. CAMPAGNE DU 25 MAI 1989

Cette campagne longitudinale fut conduite dans l'estuaire 64 jours après un important lâcher de contre-saison en provenance de Diama. Douze stations furent prospectées en différentes profondeurs ; une quarantaine d'échantillons ont été récoltés pour la mesure de la salinité, de la chlorophylle et des teneurs en sels nutritifs au laboratoire, et douze échantillons prélevés en sub-surface pour l'observation au microscope des peuplements phytoplanctoniques en présence. Cette campagne a duré environ 6 heures : de 9h10 à l'aval de Gandiole (début du flot) à 15h15 à Diama (fin du jusant).

L'évolution de la cote du lac de retenue de Diama du 10 mars au 25 mai 1989 (fig. 4.28) indique :

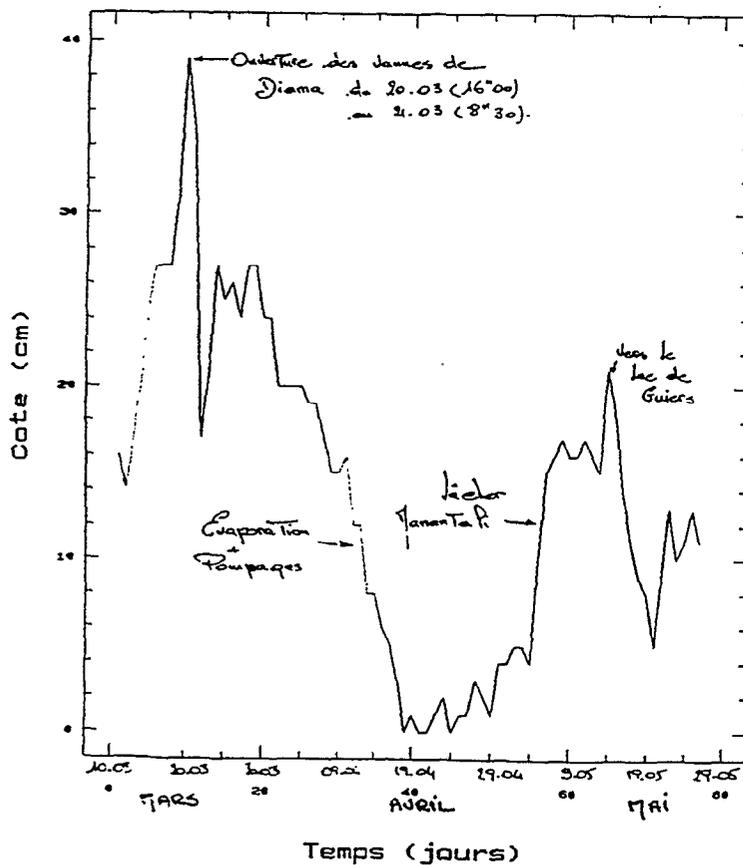


fig. 4.28: Limnigramme du lac de retenue à Diama du 10 mars au 25 mai 1989.

- d'une part, le lâcher survenu le 20 mars et qui s'est traduit par l'évacuation dans l'estuaire d'environ 15 millions de m³ en moins de 24 heures,

- d'autre part, qu'aucun autre lâcher n'a investi par la suite l'estuaire jusqu'à la date de cette campagne. On observe l'arrivée d'une onde de crue artificielle à la mi-avril qui a assuré un relèvement du plan d'eau de Diama jusqu'en mai ; puis, le 13 mai, la décote observée trahit la vidange d'une partie des eaux du lac de retenue dans le lac de Guiers où sont notamment pompées les eaux qui alimentent la ville de Dakar.

Cette campagne nous a donc offert l'opportunité d'échantillonner l'estuaire à un stade ultime (par rapport aux campagnes décrites précédemment), en regard de la date d'occurrence du dernier lâcher d'eau douce précédant la campagne de mesures (tab. 4.7).

juillet	jour du lâcher : J_0
novembre	$J_0 + 1$
janvier	$J_0 + 20$
mai	$J_0 + 64$

Tab. 4.7: Ecart (en jours) séparant les diverses campagnes longitudinales du dernier lâcher d'eau douce dans l'estuaire précédent les campagnes.

Les chroniques des salinités journalières de surface enregistrées dans l'estuaire (tab. 4.8) montrent que l'apport continental du 20 mars a affecté l'ensemble de l'estuaire puisque la dessalure s'est ressentie jusqu'à Gandiole :

	Gandiole	S ^t Louis	Océan
20/3	34,74	32,98	35,81
21/3	34,73	33,23	36,12
22/3	34,66	24,10	35,11
23/3	31,29	27,07	35,74
24/3	30,93	26,85	36,00
25/3	30,76	26,86	36,10
30/3	32,49	29,57	36,10
.			
.			
.			
25/5	36,55	35,87	36,05

Tab. 4.8: Salinités mesurées en mer à Saint-Louis, et dans le fleuve à Saint-Louis et Gandiole les jours suivant le lâcher du 20 mars et le jour de la campagne du 25 mai.

On observe d'autre part que 64 jours après le lâcher, la salinisation progressive de l'estuaire a porté la salinité de surface à Saint-Louis à une valeur sensiblement inférieure à celles observées les années précédentes (tab. 4.9).

année	salinité
1982	36,50
1983	38,50
1986	36,57
1987	38,22
1988	38,59
1989	35,87

Tab. 4.9: Salinités observées dans le fleuve à Saint-Louis (en surface) les 25 mai 1982, 83, 86, 87, 88 et 89.

Cette simple observation, et le constat qu'au jour de l'échantillonnage la salinité de surface était plus élevée à Gandiole qu'à Saint-Louis, suffisent pour avancer l'hypothèse que la relative dessalure observée à Saint-Louis peut-être imputable à la présence relictuelle d'une lentille d'eau d'origine continentale (advectée le 20 mars) dans la zone amont de l'estuaire.

La salinité légèrement plus élevée à Gandiole qu'en mer devant Saint-Louis nous indique également qu'au moins dans la partie la plus avale de l'estuaire, les eaux superficielles sont légèrement confinées, vraisemblablement sous l'effet de l'évaporation.

On pourra donc s'attendre a priori à distinguer *au moins* 2 masses d'eaux différentes dans l'estuaire :

- des eaux très légèrement dessalées (d'origine continentale) à l'amont de Saint-Louis,
- des eaux confinées légèrement sursalées dans la lame d'eau superficielle en aval.

II.4.1. Profils de densité et gradients de température, de salinité et de biomasse.

II.4.1.1. Description

Nous avons représenté les profils de répartition de densité (fig. 4.29), de température (fig. 4.30), de salinité (fig. 4.31) et de biomasse (fig. 4.32) aux différentes stations échantillonnées durant cette campagne. Il en ressort de prime abord une très forte homogénéité, tant hydrologique que biologique, avec des écarts verticaux et horizontaux faibles.

Densité

Les valeurs de densité ont été calculées suivant la formule de Fofonoff à partir des températures mesurées et des salinités, elles-mêmes calculées à partir des températures et conductivités mesurées in situ.

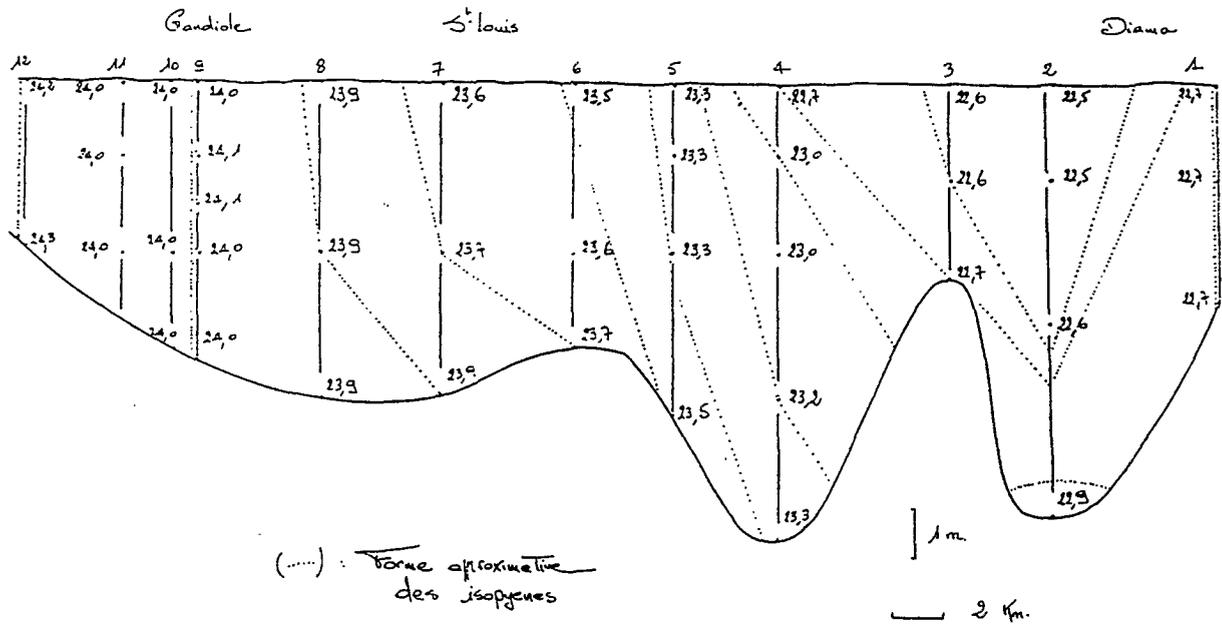


Fig. 4.29: Profils longitudinaux et verticaux de densité dans l'estuaire le 25 mai 1989.

La répartition des valeurs de densité (fig. 4.29) décrit :

- d'une part, un gradient horizontal faible mais caractéristique avec des eaux d'autant plus denses que l'on se rapproche de l'embouchure et qui trahit une forte influence océanique. On constate toutefois que la densité maximale observée dans l'estuaire ce jour là (24,27 à la station 12 au fond pour une salinité de 36,08) est sensiblement plus faible que la densité observée en mer (24,59 pour une salinité de 36,05).

- d'autre part, une relative organisation spatiale des eaux estuariennes avec des isopycnes à tendance verticale en aval de Gandiolo, et des eaux moins denses et très légèrement stratifiées entre Saint-Louis et Diama :

- des stations 12 à 8 : les gradients verticaux sont nuls, et, en chaque station, une masse d'eau unique fut échantillonnée.

- des stations 8 à 4 : il existe de très légers gradients verticaux tels que les eaux profondes sont légèrement plus denses que les eaux superficielles. Les isopycnes sont à tendance verticale, mais légèrement inclinées, ce qui traduit la rémanence d'une très légère stratification liée à la présence de deux masses d'eau superposées.

- à l'amont de la station 4 : présence d'une "lentille relictuelle" d'eau de densité légèrement plus faible que le reste de l'estuaire. Les isopycnes sont là à tendance horizontales, ce qui suggère la rémanence d'une stratification d'origine "barotropique", provoquée par l'écart de densité qu'induit l'effet du réchauffement superficiel.

Les autres campagnes longitudinales décrites précédemment étaient remarquables par la superposition et la juxtaposition dans l'estuaire de masses d'eau de qualités très différentes, qui justifiaient l'existence d'une *logique de front* dans l'estuaire (avec les processus hydrodynamiques spécifiques qui s'y développent i.e. échanges par diffusion verticale turbulente et courants de densité notamment).

En mai, à l'inverse, les écarts de densité observés verticalement sont minimales (amont de Saint-Louis) ou nuls (aval de Saint-Louis), et le gradient longitudinal relativement régulier (hormis à l'extrême amont de l'estuaire). Ceci suggère que les processus advectifs horizontaux (liés à la marée) d'une part, et diffusifs verticaux (liés au cycle nyctéméral de la température) d'autre part, auront tendance à dominer en contrôlant la dynamique des masses d'eau et, notamment, leur stabilisation.

Température

Cette campagne s'est déroulée durant la phase de réchauffement diurne (de 9h00 à l'extrême aval jusque vers 15h00 à Diama), induisant donc une tendance croissante au fur et à mesure de la récolte des échantillons au réchauffement et à la stratification des eaux superficielles (fig. 4.30).

L'amplitude maximale observée n'est pas négligeable (de l'ordre de 3°C), et, globalement, la température décroît en chaque station de la surface vers le fond, et augmente de l'aval vers l'amont et au cours de la journée. La station la plus avale est caractérisée par des eaux fraîches, plus chaude que les eaux marines, mais qui se distinguent aussi des masses d'eaux strictement estuariennes dont la température est plus élevée (tab. 4.10).

Gandiole	21,6 °C
St Louis	23,8 °C
Océan	20,5 °C

Tab. 4.10: Températures de surface dans le fleuve et en mer le 25 mai 1989 à 9h00.

La répartition verticale des valeurs de température en chaque station (fig. 4.30) rend compte de la diversité des situations hydrodynamiques échantillonnées dans l'estuaire ce jour là :

- homogénéité sur toute la colonne d'eau qui rend compte de la vigueur des échanges verticaux aux stations les plus avales,
- ou, à l'inverse, forts gradients verticaux dans la lame d'eau superficielle et superposition à une masse d'eau profonde plus homogène, qui rend compte de la stabilisation des masses d'eau sous l'effet du réchauffement diurne et de processus diffusifs verticaux insuffisants pour contrecarrer cette stabilisation (amont de l'estuaire).

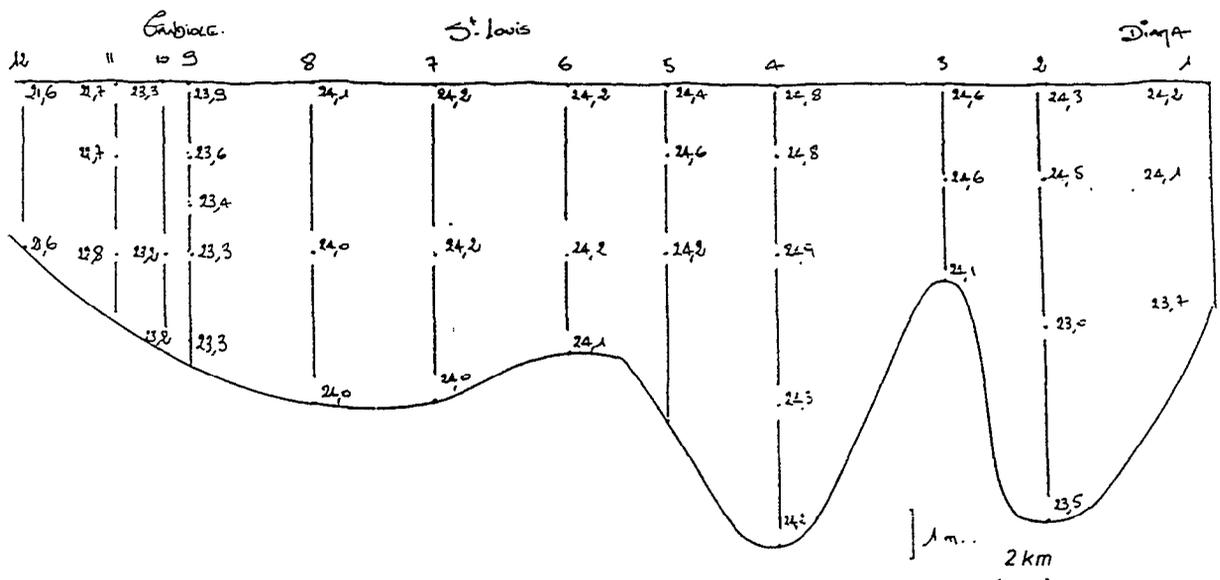


Fig. 4.30: Profils longitudinaux et verticaux de température dans l'estuaire le 25 mai 1989.

L'observation des profils verticaux de température va en ce sens largement guider l'interprétation de la chronique d'échantillonnage en suggérant la nature des processus hydrodynamiques qui contrôlent en chaque station la structuration de la colonne d'eau.

Salinité

Les valeurs de salinité ont été calculées suivant les recommandations de l'UNESCO/SCOR (1984) à partir des conductivités et températures mesurées in situ.

La répartition des champs de salinité (fig. 4.31) rend compte là encore d'une forte homogénéité à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire. Globalement, il est toutefois possible de distinguer :

- à l'amont de Saint-Louis, une zone dans laquelle la salinité est inférieure à la salinité observée en mer ce jour là et décroît de l'aval vers l'amont : lentille d'eau "relictuelle" que nous considérons être la trace (ultime) du lâcher du 20 mars. La station 1, à l'aval immédiat du barrage, se distingue cependant du fait de teneurs en sel supérieures aux teneurs observées aux stations plus en aval.

- entre Saint-Louis et Gandiole, une zone sursalée telle que la salinité augmente de l'amont vers l'aval, avec un maximum au niveau de Gandiole : eaux strictement estuariennes concentrées sous l'effet de l'évaporation.

- à l'aval de Gandiole, une zone homogène verticalement, à forte affinité thalassique, où la salinité décroît de l'amont vers l'aval. L'advection d'eaux marines "nouvelles" par le courant de flot se fait particulièrement sentir à la station 12, à proximité de l'embouchure, dont la salinité est très voisine de celle de l'océan.

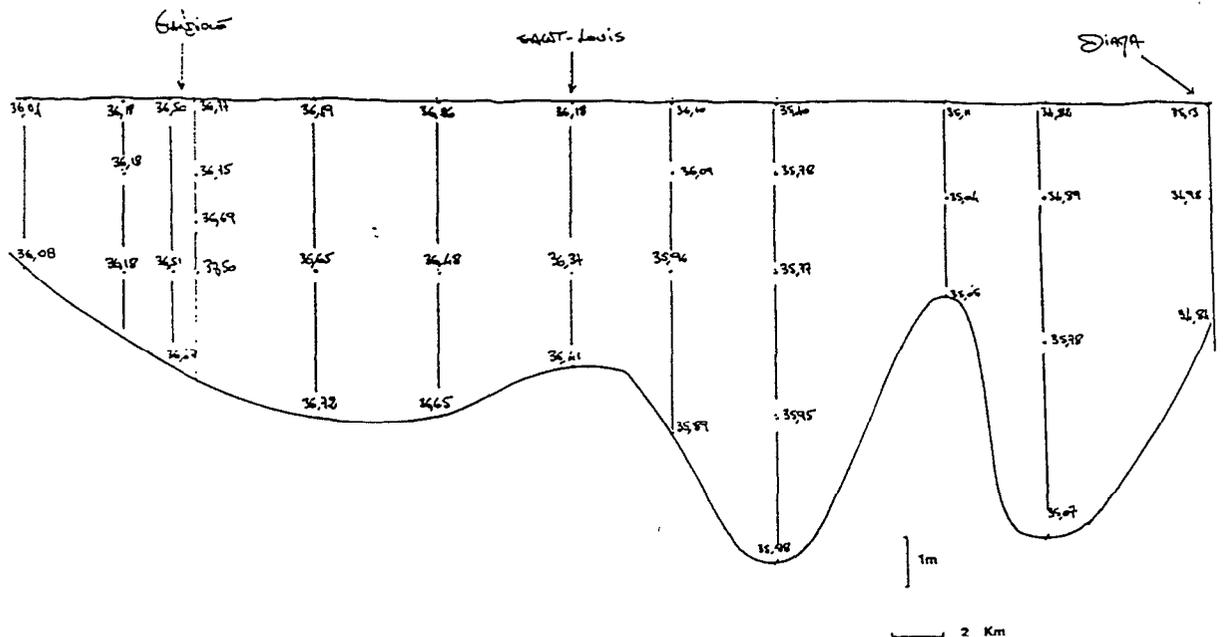


Fig. 4.31: Profils longitudinaux et verticaux de salinité dans l'estuaire le 25 mai 1989.

Biomasse

La répartition des teneurs en chlorophylle aux différentes profondeurs des diverses stations (fig. 4.32) rend compte globalement d'une forte homogénéité. Dans de nombreux cas, les écarts observés sur une verticale ou entre stations adjacentes sont trop faibles pour que le tracé des isovaleurs ait un sens (rappelons que la chlorophylle est estimée avec une incertitude de l'ordre de $\pm 15\%$, voir annexe II). Il apparaît toutefois à l'échelle de l'estuaire une relative structuration qui suggère de distinguer :

- une zone entre Saint-Louis et Diama où, globalement, la biomasse est homogène et $< 3 \mu\text{g.l}^{-1}$.
- une zone entre Gandiole et Saint-Louis avec une répartition plus hétérogène, tant verticalement que longitudinalement, et des biomasse $> 4 \mu\text{g.l}^{-1}$.
- une zone à proximité de l'embouchure où la biomasse, homogène verticalement, est significativement plus faible que les biomasses observées plus en amont.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer lors de l'étude des autres campagnes longitudinales, l'échantillonnage que nous avons effectué ne nous permet en rien de préjuger de la pérennité d'une telle zonation. Nous retiendrons toutefois que 64 jours après le dernier lâcher, la partie nord de l'estuaire (amont de Saint-Louis) se distingue (encore) de la partie aval, comme ce fut le cas lors de chacune des autres campagnes de l'échantillonnage spatial.

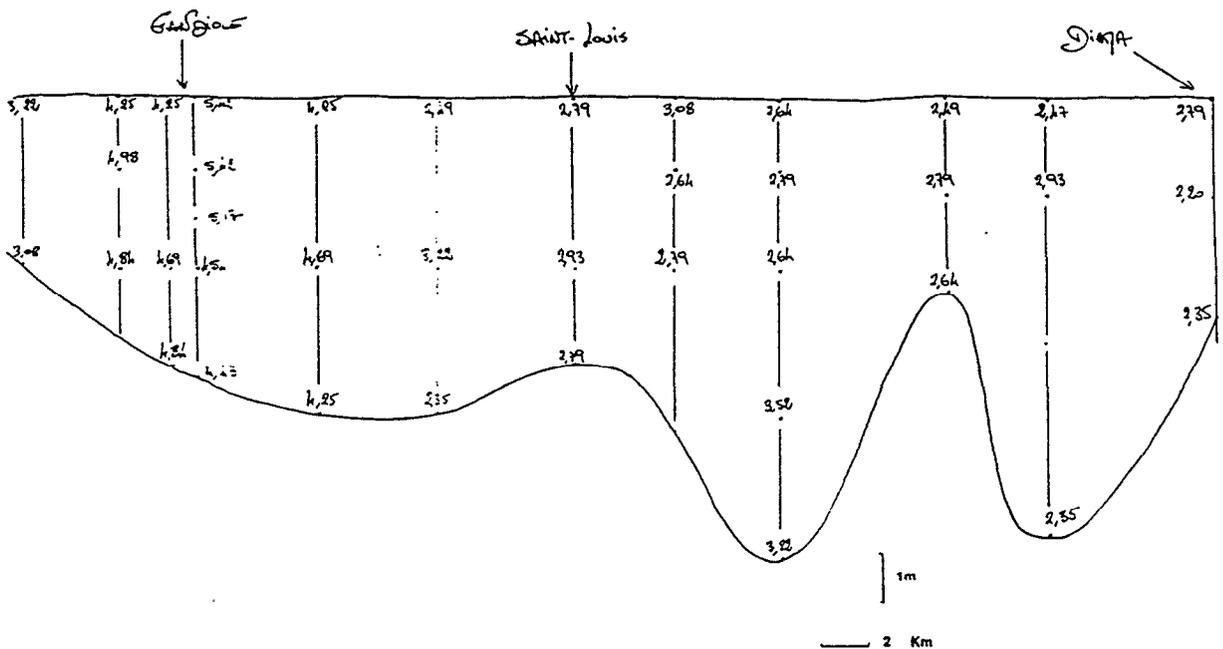


Fig. 4.32 : Gradients longitudinaux et verticaux de biomasse dans l'estuaire le 25 mai 1989.

II.4.1.2. Chronique hydrodynamique

La description de la chronique hydrodynamique est faite suivant la logique chronologique de notre échantillonnage, soit de l'aval vers l'amont, de 9h00 à 15h00 environ.

- *St. 12., 9h10, Proximité de l'embouchure* : la température (21,6°C ; la plus faible observée ce jour là dans l'estuaire) demeure légèrement supérieure à la température observée dans l'océan (20,5°C), alors que la salinité (34,04-34,08) reste très proche de la salinité océanique (34,05). Ce léger réchauffement force la densité observée à cette station qui, tout en restant très comparable à la densité de l'océan, est cependant légèrement inférieure. La biomasse chlorophyllienne est peu importante et homogène verticalement (3,22 en surface, 3,08 au fond).

A cette station une masse d'eau unique à très forte affinité thalassique a été échantillonnée : froide, homogène verticalement, advectée dans l'estuaire sous l'effet d'un courant de flot, et légèrement réchauffée par rapport aux eaux océaniques présentes devant l'embouchure.

- *St. 11., 9h35, Mouyide, mi-distance Gandiole-embouchure* : la température est homogènement supérieure à la température observée à la station précédente. Légèrement plus fraîche en surface qu'au fond, le léger écart observé peut rendre compte d'une ultime trace du refroidissement nocturne. La salinité est homogène sur toute la colonne d'eau, plus élevée qu'à la station 12. La densité diminue par rapport à la station précédente, avec des eaux plus chaudes et pourtant légèrement plus salées. La biomasse est peu évolutive verticalement, et significativement plus élevée qu'à la station 12.

Nous considérerons qu'il s'agit d'une masse d'eau unique, homogène verticalement, mais plus anciennement établie dans l'estuaire comme l'attestent les légères mais significatives augmentations de la biomasse et de la salinité.

- *St. 10., 10h10, Gandiole-Ponton* : la température est là encore relativement homogène verticalement, avec une très légère tendance au réchauffement et à la stratification des eaux superficielles (23,3°C en surface, 23,2°C à mi-profondeur et au fond). La salinité est homogène verticalement, significativement supérieure aux salinités observées plus en aval ; la densité demeure cependant complètement homogène verticalement et identique à la densité observée à la station précédente.

A cette station, nous considérerons donc que nous avons échantillonné la même masse d'eau qu'à la station précédente, ce qu'attestent les valeurs de biomasse qui sont très comparables aux valeurs de la station 11. L'eau est toutefois légèrement plus salée et chaude, avec une modeste tendance à la stratification de la lame d'eau superficielle sous l'effet de l'influence (croissante) du réchauffement atmosphérique.

- St. 9., 11h02, Gandiole-Phare : la colonne d'eau cesse d'être homogène verticalement, avec notamment un net gradient de température qui rend compte de l'influence croissante du réchauffement atmosphérique nyctéméral. On observe d'une part une fine tranche superficielle chaude (23,9°C en surface, 23,6°C à 1,5 m), de salinité homogène et élevée (37,77 : maximum observé dans l'estuaire ce jour là), avec une densité peu différente des densités observées plus en aval, et une biomasse également homogène et de l'ordre de 5,4 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (maximum observé dans l'estuaire ce jour là). D'autre part, de 3,5 m au fond, une masse d'eau homogène froide et dense aux caractéristiques très semblables à celles des eaux échantillonnées précédemment à l'aval. Entre 2 et 3,5 mètres, courte zone de faible épaisseur mais caractérisée par de nets gradients de température, salinité et biomasse : zone de cline, mais aussi de diffusion.

La tranche d'eau superficielle de cette station correspond, à l'échelle de notre échantillonnage :

- au maximum de salinité : eaux estuariennes,
- au maximum de biomasse : eaux riches,
- et au minimum de profondeur de disparition du disque de Secchi : eau turbide.

En dessous (de 3,5 m au fond), il s'agit de la *même* masse d'eau, mais plus froide et confinée en profondeur sous l'effet de la stabilisation thermique (barotropique) de la tranche d'eau superficielle.

Nous admettrons que la légère augmentation de la biomasse en surface est, elle aussi, imputable à la stratification superficielle, qui entraîne la stabilisation de l'eau et le maintien du phytoplancton qui s'y trouve dans des horizons lumineux favorables. L'augmentation observée de la teneur en chlorophylle est ainsi attribuée à une synthèse active de chlorophylle par le phytoplancton de sub-surface. Du fait de la faible profondeur optique de ces eaux ($dS < 90$ cm) et de la faible épaisseur de la couche stabilisée (de l'ordre de 2 m), dès que la profondeur augmente, les effets du réchauffement diurne ne se font plus ressentir (la température à 3,5 m est très comparable à la température mesurée une heure plus tôt en surface à la station 10), et la biomasse ne montre plus d'évolution remarquable.

Notons que s'il existait un rythme nyctéméral *endogène* de la synthèse chlorophyllienne par les algues, l'ensemble de la colonne d'eau devrait être affecté par cette augmentation. Le fait que l'accroissement de la teneur en chlorophylle soit confiné à la lame d'eau superficielle plaide en la faveur d'une stimulation *exogène* (piégeage des cellules dans une lame d'eau bien éclairée) de la synthèse chlorophyllienne.

A cette station (échantillonnée à l'étale de marée basse), la stabilisation thermique diurne des eaux superficielles est suffisante pour provoquer un début d'individualisation verticale, sans que d'autre processus hydrodynamique fort (telle la diffusion verticale) ne vienne contrarier cette tendance.

- *St. 8., 11h40, Guente By* : une seule masse d'eau homogène, sursalée par rapport à l'océan, de même salinité qu'à la station précédente. L'intégralité de la colonne d'eau est très légèrement plus chaude (réchauffement diurne) d'où très légèrement moins dense, mais sans aucune trace de stratification ; les isopycnes sont verticales, la profondeur de disparition du disque de Secchi faible, et la biomasse homogène et très faiblement moins élevée qu'à la station précédente.

Les tendances à la stratification barotropique sous l'effet du réchauffement diurne sont ici balayées par des processus turbulents suffisamment intenses et/ou durables pour homogénéiser l'intégralité de la colonne d'eau : le gradient vertical de température est ainsi négligeable, mais l'ensemble de la colonne d'eau est plus chaud qu'à la station 9; ce qui atteste d'une distribution sur l'ensemble de la colonne d'eau des calories recues en surface. L'origine de cette turbulence verticale n'est toutefois pas évidente (fin du jusant? coup de vent? influence des tributaires?...)

- *St. 7., 12h30, Port de Polonais, Saint-Louis* : on se trouve là dans la situation d'un "mini-coin salé", avec :

- une masse d'eau de sub-surface stabilisée par le réchauffement diurne (24,2°C), très légèrement dessalée, moins dense et avec une biomasse singulièrement plus faible que les biomasses observées plus en aval.

- jusqu'à 3,5 m, un très léger gradient vertical, notamment en salinité et en biomasse,
- de 3,5 m au fond, la même masse d'eau que l'on avait échantillonné précédemment plus en aval (mêmes densité et salinité, biomasse très comparable).

Le courant de flot semble avoir repris son cheminement vers l'amont par le fond (on en a la trace par les valeurs de densité et de biomasse), stimulant des échanges verticaux actifs entre masses d'eau superposées et de qualité différente sur une grande partie de la

colonne d'eau : la tendance à la stratification superficielle sous l'effet du réchauffement diurne est ainsi sévèrement limitée.

- *St. 6., 13h15, Pointe Nord, Saint-Louis* : La biomasse est verticalement homogène, faible, et très comparable à la biomasse recueillie en surface à la station précédente. Cette station est caractérisée par un changement de masse d'eau : la densité diminue sur toute la colonne d'eau, alors que jusqu'à cette station, on observait une relative homogénéité horizontale de la densité. Il apparaît une stratification d'origine thermique minime en surface, qui se superpose à des eaux intermédiaires et profondes légèrement plus denses et homogènes.

Nous admettrons que nous entrons là dans le domaine estuarien sensu stricto, avec une très nette diminution de l'influence océanique ($\sigma_t < 23,9$; biomasse divisée par 2).

- *St. 5., 13h26, Aval Dakar-Bango* : On observe de nouveau une très légère stratification des eaux superficielles, qui se superpose à une colonne d'eau homogène en température, et globalement plus chaude que la station précédente. La biomasse est du même ordre de grandeur qu'à la station précédente, avec toutefois une très légère augmentation en sub-surface, vraisemblablement sous l'effet de la stabilisation de cette lame d'eau. La densité est homogène verticalement, la salinité moyenne plus faible que la salinité moyenne de la station précédente.

Il s'agit selon nous, comme à la station précédente, d'une zone de transition, encore très homogène verticalement, à peine affectée par la stabilisation thermique, globalement plus chaude, moins salée et moins dense que les masses d'eau avales. On observe curieusement que les eaux les plus salées sont confinées en surface, et que les eaux moins salées, plus froides mais de même densité restent "piégées" en profondeur.

- *St. 4., 13h50, Amont Ile aux Bois* : cette station est caractérisée par de nets gradients verticaux qui attestent la présence superposée de masses d'eau de qualités légèrement différentes :

- en surface, de 0 à 3,5 m, une zone superficielle, relativement homogène et chaude ($24,8^\circ\text{C}$), dessalée, moins dense que les eaux aval, et caractérisée par une teneur en chlorophylle faible mais qui reste comparable aux teneurs observées en profondeur à la station 5.

- entre 3,5 et 6,5 m, on quitte la zone euphotique pour rentrer dans une zone de légère diffusion avec des gradients nets de température, de densité et de biomasse.

- au delà de 6,5 m, une masse d'eau homogène froide avec une biomasse du même ordre de grandeur que celle observée en surface à la station précédente.

Nous considérerons que cette masse d'eau superficielle stabilisée, chaude, dessalée et à faible teneur en chlorophylle fait partie de la lentille dessalée relictuelle, advectée dans l'estuaire 64 jours auparavant.

Le courant de jusant qui sévit encore en sub-surface, advecte vers l'aval des eaux réchauffées, pauvres en phytoplancton, qui se superposent aux eaux estuariennes "intermédiaires" (comme celles de la station 5) en les repoussant en profondeur. Entre les deux (de 3,5 à 6,5 m), zone de diffusion avec de nets gradients de température, biomasse et densité.

- *St. 3., 14h15, Guéyloubé* : la température est homogène en surface mais plus froide qu'à la station précédente, alors que l'on se trouve encore dans une phase de réchauffement diurne actif. La salinité et la densité sont quasiment homogènes bien que cette dernière soit très légèrement plus élevée tout au fond. La biomasse est homogène et très comparable aux biomasses observées en surface à la station précédente.

On se trouve là dans la lentille relictuelle peu dense (22,6-22,7), et l'on observe l'homogénéisation de l'ensemble de la colonne d'eau par le fond, simultanément à une très faible stabilisation superficielle. Cette masse d'eau ancienne, relictuelle, dessalée est plus froide en profondeur que les eaux estuariennes de l'aval (comme nous le verrons aux stations 2 et 1). Les températures élevées ($>24^{\circ}\text{C}$) observées en profondeur à cette station sont en fait relevées sous l'effet de turbulences verticales significatives qui ont pour effet de stimuler les échanges verticaux, avec rafraîchissement des eaux de surface par l'apport d'eaux froides profondes, et réchauffement des eaux profondes par l'apport d'eaux superficielles réchauffées. La diffusion verticale turbulente à partir du fond paraît donc forte, sous l'effet vraisemblablement de la persistance du courant de jusant à cette station de surcroît peu profonde.

- *St. 2., 14h50, Amont Thiallakh* : situation peu différente de celle observée à la station précédente : la lentille dessalée occupe une grande fraction de la colonne d'eau, les gradients de salinité et de densité sont très faibles, sauf à proximité du fond où se trouvent des eaux plus salées, plus froides et plus denses. En surface, la densité observée était la plus faible recensée ce jour là dans l'estuaire. Sur les deux premiers mètres, forte homogénéité notamment en température, mais avec une valeur plus faible qu'en aval. Entre 2 et 5 mètres, zone de gradient thermique trahissant l'intensité des échanges verticaux

turbulents qui vont affecter une grande partie de la colonne d'eau, sans être toutefois suffisamment violents pour contre-carrer la tendance à la stratification superficielle.

- *St. 1., 15h15, Diama* : On observe un très léger gradient thermique vertical avec une mince tranche d'eau superficielle sensiblement plus chaude que les eaux sous jacentes dont la température est très voisine des températures observées en profondeur à la station précédente. Cette station fut la dernière échantillonnée lors de cette campagne, à un moment donc où le réchauffement des eaux superficielles est le plus intense. On observe cependant qu'en surface et sub-surface, la température de l'eau est plus faible que les températures observées aux mêmes profondeurs plus en aval. La densité apparaît par ailleurs homogène sur toute la colonne d'eau, mais également plus élevée que les densités observées plus en aval. Enfin, la biomasse est faible et comparable aux biomasses observées aux stations adjacentes.

Ces diverses observations suggèrent une situation dominée par des turbulences verticales significatives, avec notamment des échanges actifs à partir du fond qui vont altérer la stratification thermique superficielle observée plus en aval en refroidissant les eaux de surface par l'apport d'eaux profondes fraîches et salées.

Deux facteurs sont susceptibles de promouvoir de tels mouvements verticaux :

- d'une part, des processus diffusifs turbulents déterminés par les irrégularités bathymétriques ; de tels phénomènes sont classiques, notamment lors des phases de jusant (Gueyer 1988), comme c'était le cas lors de l'échantillonnage de cette station (dérive de la bouteille Niskin).

- d'autre part, une stimulation météorologique avec induction de cellules de convection sous l'effet d'un vent violent. De fait, le mois de mai correspond au maximum annuel de la vitesse du vent (Roy 1989), avec, à cette saison, un maximum d'intensité en début d'après-midi et une très nette dominance des vents de secteur Nord, (Cecchi 1991).

Une telle stimulation (classique) peut devenir particulièrement importante à proximité de Diama où le lit du cours d'eau est approximativement perpendiculaire à la direction des vents dominants, notamment, lors de cette campagne durant laquelle l'échantillonnage a été pratiqué à Diama au moment du maximum diurne de la vitesse du vent.

De fait, ce jour là, les turbulences verticales ont été suffisamment fortes pour inhiber la stratification thermique des eaux. On note de plus que la profondeur de disparition du disque de Secchi ($dS = 120$) rend compte d'une forte remise en suspension puisque, en aval où la même masse d'eau fut échantillonnée, cette profondeur était voisine de 2 mètres (voir paragraphe II.4.2.).

II.4.1.3. En résumé...

La spatialisation observée dans l'estuaire le jour de cet échantillonnage est essentiellement longitudinale, avec la juxtaposition de trois masses d'eau différentes, animées par diverses logiques hydrodynamiques simultanées, antagonistes et interactives.

On distingue ainsi :

- à l'amont (stations 1 à 4) : une masse d'eau unique, relictuelle, anciennement advectée de l'amont dans l'estuaire, dessalée, pauvre en phytoplancton et plus ou moins homogène. Dans cette zone, s'exerce principalement l'influence stabilisatrice du cycle thermique nycthéral qui a tendance à stratifier les eaux superficielles et à les isoler ainsi des eaux profondes et fraîches. Les processus diffusifs existent en profondeur mais paraissent toutefois singulièrement dominés sauf à l'extrême amont où l'on observe une faible stratification qui reste confinée aux horizons les plus superficiels (deux premiers mètres).

- à partir de la station 4 : changement de logique avec des isopycnes qui tendent à être verticales, légèrement inclinées vers le fond. On distingue en fait :

- une zone superficielle (0 à 3,5 m), relativement homogène et chaude (stratification thermique en place) avec le confinement en sub-surface d'une masse d'eau de même qualité que plus en amont (relictuelle dessalée) mais réchauffée par le nycthéral et très faiblement influencée par la diffusion en provenance des masses d'eaux sous-jacentes.

- au delà de 6,5 m, une masse d'eau homogène, plus fraîche et dense, caractérisée par une biomasse plus élevée, et qui est la trace des eaux estuariennes observées en surface plus en aval.

On se trouve là dans une situation d'antagonisme typique entre forces hydrodynamiques de déterminismes différents ; la présence de deux masses d'eau superposées, de qualités différentes, autorise le développement de processus diffusifs

sensibles, induits par un moteur hydrodynamique indéterminé (vent, marée, ...). Ces processus diffusifs sont tracés par l'observation d'un gradient intermédiaire en température, salinité, biomasse et parfois densité, mais ils restent le plus souvent de modeste amplitude en n'affectant que faiblement ou pas du tout les eaux superficielles.

- des stations 5 à 10 : changement de logique longitudinale, avec la transition entre la lentille relictuelle dessalée et les eaux estuariennes sursalées de l'aval. Cette zone de transition (une sorte de front, mais ancien) est caractérisé par un fort régime de turbulences verticales, avec des densités et des biomasses progressivement de plus en plus élevées et homogènes verticalement. A l'aval de la station 8, on quitte la lentille relictuelle pour pénétrer les eaux estuariennes sursalées, homogènes et riches en phytoplancton. L'influence océanique se fait toutefois sentir au travers de la diminution de la température par rapport aux stations plus en amont.

- à l'aval de la station 10 : spatialisation longitudinale qui prévaut désormais, puisque l'on observe une relative homogénéité de la colonne d'eau en chaque station et un gradient longitudinal régulier jusqu'à l'embouchure. Il s'agit d'une masse d'eau unique, homogène, froide, dense, à très forte affinité thalassique, jusqu'à la station 12 où l'influence néritique est maximale (courant de flot) avec des eaux de même salinité que l'océan, bien que très légèrement moins denses.

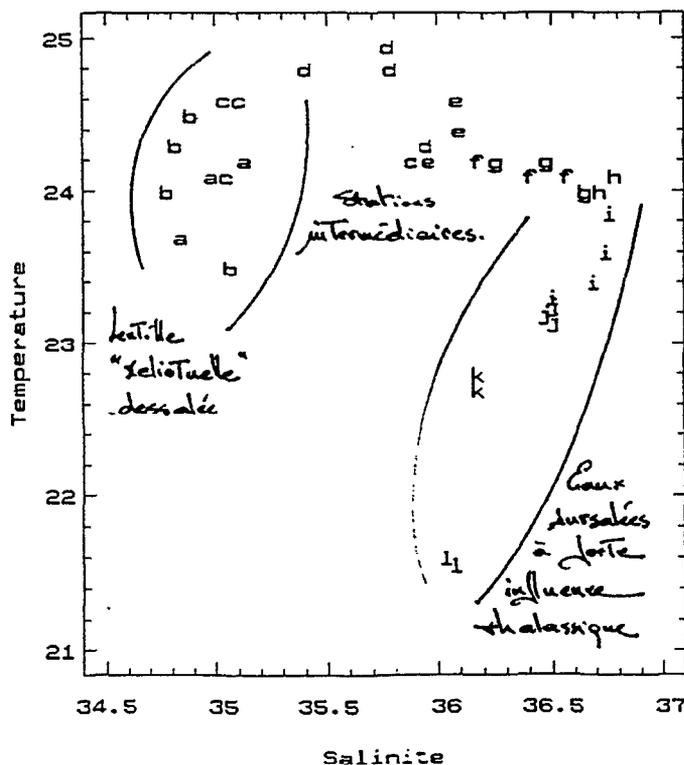


Fig. 4.33: Diagramme T:S pour la campagne de mai 1989. (Les stations sont codées de "a" à Diama à "k" à proximité de l'embouchure).

Cette spatialisation est illustrée de manière heuristique par le tracé d'un diagramme T:S à partir des valeurs obtenues lors de cette campagne (fig. 4.33). Les deux masses d'eau estuariennes, sursalées à forte affinité thalassique d'une part, et relictuelle dessalée de moindre densité d'autre part, sont ainsi clairement distinguées, et séparées par un groupe de stations intermédiaires animées par des processus verticaux plus ou moins actifs. Nous n'avons pas tracé d'isopycnes sur cette figure du fait des imprécisions liées à la détermination de la densité lors de cette campagne ; la logique reste toutefois valide, les écarts observés étant suffisamment importants pour que ce schéma ait un sens.

Nous avons par ailleurs représenté une figure schématique de l'estuaire qui illustre la diversité des situation hydrodynamiques en présence ce jour là (fig. 4.34).

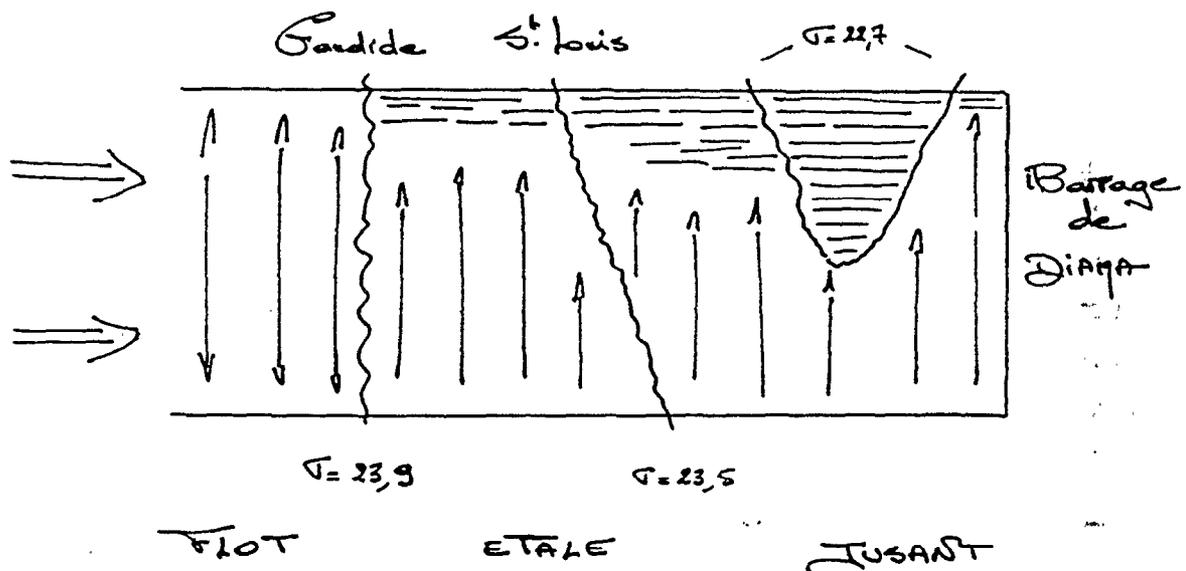


Fig. 4.34: Représentation schématique du statut hydrodynamique des diverses masses d'eau en présence dans l'estuaire lors de la campagne longitudinale du 25 mai 1989.

La spatialisation ainsi décrite est tout à fait comparable à la distinction longitudinale des diverses masses d'eau précédemment exposée, avec :

- à l'aval de Gandiole, l'advection d'une masse d'eau à très forte affinité thalassique dans l'estuaire par un courant de flot. Les mélanges verticaux sont intenses, qui assurent l'homogénéisation verticale de la colonne d'eau. La logique qui prévaut est là une logique horizontale.

- entre Gandiole et Saint-Louis, alors que les stations ont été échantillonnées approximativement à l'étale de marée basse, une très légère tendance à la stratification superficielle, mais qui est fortement inhibée par des processus diffusifs intenses et/ou durables à partir du fond. Zone de transition, marquée par des gradients verticaux non négligeables, et une logique dominée par les échanges verticaux.

- à l'amont de Saint-Louis, (particulièrement aux stations 2, 3 et 4), alors que l'échantillonnage s'est produit à la fin d'une phase de jusant, la logique qui prévaut est ici encore une logique verticale, mais avec un net renforcement de la tendance à la stratification superficielle sous l'effet du réchauffement nycthéral. De fait, il n'y a qu'une seule masse d'eau, dessalée, pauvre en phytoplancton et affectée de manière antagoniste par des processus diffusifs qui contrôlent l'homogénéisation des eaux profondes, et par la stabilisation d'origine thermique des eaux superficielles.

Synthétiquement, ces observations peuvent être reprises sous la forme du tableau suivant (tab. 4.11) :

densité(σ_t)	localisation	biomasse	caractéristiques
$\sigma > 23,9$	aval Gandiole	chlo. > 4	forte affinité thalassique isopycnes verticales advection horizontale (flot)
$23,5 < \sigma < 23,9$	Gandiole - Saint-Louis	$3 < \text{chlo.} < 4$	zone de transition isopycnes inclinées forte diffusion verticale sur la quasi-totalité de la colonne d'eau
$\sigma < 22,7$	amont Saint-Louis	chlo. < 3	lentille relictuelle dessalée stratification thermique superficielle et diffusion verticale limitée

Tab. 4.11: Résumé synthétique des diverses situations hydrodynamiques recensées dans l'estuaire le 25 mai 1989.

II.4.2. Descripteurs physico-chimiques

Trente neuf échantillons d'eau ont été recueillis aux diverses profondeurs des différentes stations pour l'analyse des caractéristiques physico-chimiques des eaux. Les

teneurs en nitrates, phosphore réactif dissous et silice réactive dissoute ont ainsi été dosées sur les échantillons préalablement filtrés sur Whatman GF/C, puis conservés avec du chloroforme. En chaque station, la profondeur de disparition du disque de Secchi a été mesurée au moment du prélèvement de l'échantillon de surface.

Verticalement, les teneurs en sels nutritifs sont apparues le plus souvent suffisamment homogènes pour que, en chaque station, une simple valeur moyenne soit retenue (tab. 4.12).

station	n	dS (cm)	nitrates ($\mu\text{mole.l}^{-1}$)			phosphates ($\mu\text{mole.l}^{-1}$)			silicates ($\mu\text{mole.l}^{-1}$)		
			min	moy	max	min	moy	max	min	moy	max
1	4	120	0	0	0	0,28	0,34	0,39	11,5	12,7	14,4
2	4	190	0	0	0	0,31	0,38	0,41	10,5	12,2	14,7
3	3	200	0	0	0	0,27	0,36	0,47	10,9	11,0	11,1
4	5	165	0	0,04	0,12	0,27	0,40	0,61	10,3	11,0	11,5
5	3	140	0	0,08	0,15	0,23	0,23	0,24	11,0	11,8	12,8
6	3	120	0	0,14	0,32	0,16	0,24	0,38	12,3	12,7	13,0
7	3	100	0	0,07	0,20	0,18	0,23	0,29	11,9	12,6	13,0
8	3	90	0,07	0,10	0,15	0,18	0,22	0,27	12,6	12,8	13,1
9	4	100	0,10	0,26	0,52	0,23	0,27	0,32	11,5	12,2	12,7
10	2	125	0,54	0,75	0,96	0,25	0,29	0,33	8,3	8,5	8,9
11	3	170	2,81	3,16	3,45	0,41	0,43	0,45	7,2	7,6	7,8
12	2	230	6,69	7,01	7,33	0,78	0,85	0,91	6,9	6,9	6,9

Tab. 4.12: Descripteurs hydroclimatiques de l'estuaire le 25 mai 1989.

Nitrate et phosphate

Nous avons tout d'abord représenté l'évolution des teneurs en azote (N-NO_3) et phosphore (P-PO_4) (fig. 4.35), et du rapport N/P (fig. 4.36) selon la distance à l'embouchure.

La spatialisation appréhendée lors de la description de la chronique hydrodynamique est largement étayée par les résultats que proposent ces descripteurs hydroclimatiques.

Les eaux marines sont caractérisées par des teneurs en N-NO_3 et P-PO_4 très élevées (7,01 et 0,85 $\mu\text{mole.l}^{-1}$, respectivement), que nous avons comparées aux teneurs moyennes mensuelles obtenues en mai à Yoff (nord de la presqu'île du Cap Vert où se trouve Dakar) entre 1985 et 1988, et qui sont respectivement de l'ordre de 6-8 et 0,8 $\mu\text{mole.l}^{-1}$ (Oudot et Roy 1991). Il apparaît donc que les eaux advectées dans l'estuaire possèdent des

caractéristiques très semblables aux eaux de l'*upwelling côtier*, dont en fait on échantillonne ici les dernières impulsions avant la relaxation annuelle durant l'hivernage.

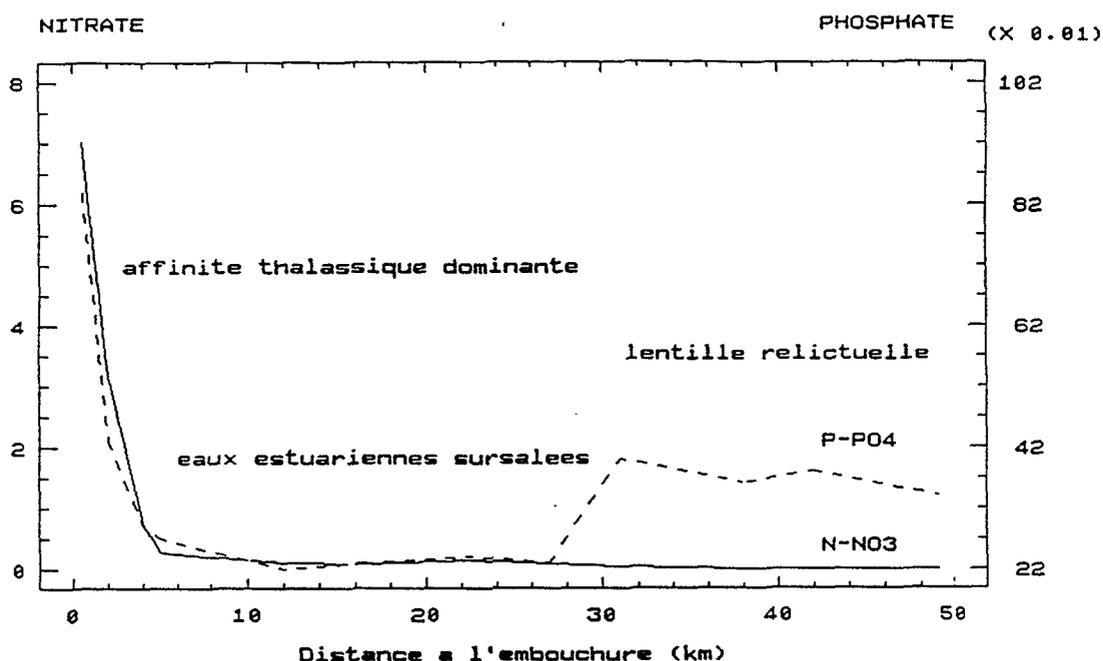


Fig. 4.35: Evolution des teneurs en nitrate (N-NO₃, μmole.l⁻¹) et phosphore réactif dissous (P-PO₄, μmole.l⁻¹) suivant la distance à l'embouchure lors de la campagne longitudinale de mai 1989.

La forte réduction de ces concentrations dès l'advection des eaux dans l'estuaire trace ici finement la limite de l'influence marine. La rupture de pente dans l'évolution des concentrations en sels nutritifs à partir de Gandiole (station 9, pK 5), rend en ce sens bien compte du changement de logique qui prévaut à l'amont de cette station.

On observe en effet une diminution lente et progressive de la teneur en nitrates jusqu'à Saint-Louis, station à partir de laquelle les teneurs en surface (dans la lentille dessalée relictuelle) sont devenues indétectables. En profondeur, en revanche, de faibles teneurs furent mesurées jusqu'à la station 4, à partir de laquelle, même au fond, la concentration en nitrates devint négligeable. Il existe donc entre Saint-Louis et cette station un écart vertical (que nous n'oserons pas appeler un gradient du fait du faible nombre de mesures, et, surtout, de la piètre précision de nos dosages), qui rend compte de la relative superposition d'eaux de qualités très légèrement différentes, i.e. des eaux relictuelles dessalées anciennes et pauvres en surface, et des eaux "plus estuariennes" (marquées par une très légère influence océanique) au fond.

L'évolution du phosphore réactif dissous, elle aussi, rend compte de la juxtaposition de ces masses d'eau différentes. En effet, passée la station 9, la teneur en P-PO_4 reste constante et non négligeable (de l'ordre de $0,2 \mu\text{mole.l}^{-1}$) jusqu'à l'amont de Saint-Louis, puis, le passage dans la lentille dessalée relictuelle se traduit par un doublement de la teneur en P-PO_4 , avec une concentration peu évolutive jusqu'au barrage et de l'ordre de $0,4 \mu\text{atg.l}^{-1}$.

L'évolution des teneurs en phosphate et nitrate se fait donc de façon synchrone dans toute la partie à l'extrême aval de l'estuaire. Jusqu'à Gandiole, cette évolution s'accompagne cependant d'une sévère diminution du rapport N/P qui devient proche de 1 (fig. 4.36), ce qui traduit une dynamique différente pour ces deux sels. La concentration en nitrate diminue comparativement plus rapidement que la concentration en phosphore réactif dissous, ce qui suggère une consommation des nitrates plus rapide et/ou un apport exogène de phosphore.

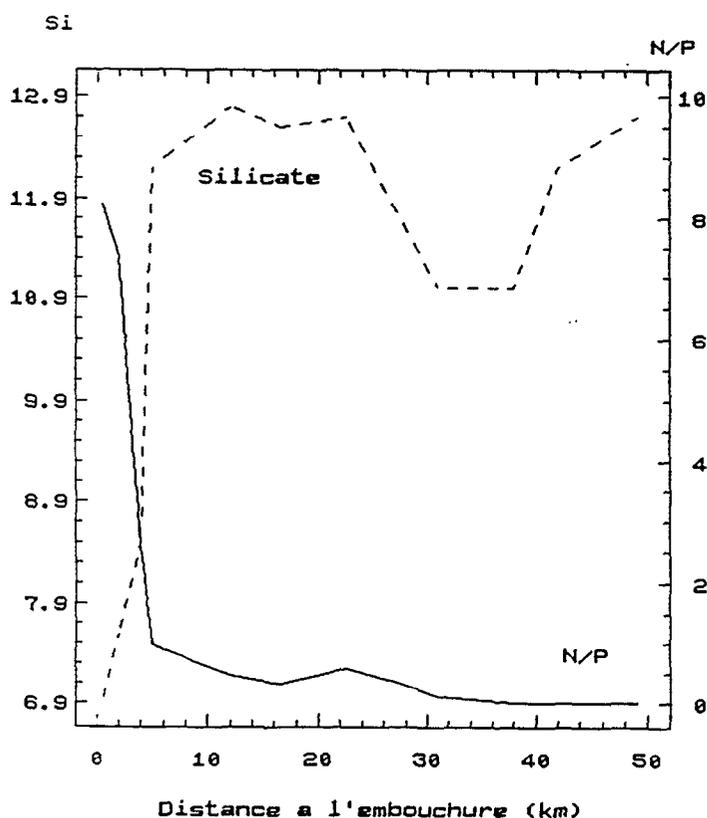


Fig. 4.36: Evolution du rapport N/P et de la teneur en silice réactive (Si , $\mu\text{mole.l}^{-1}$) suivant la distance à l'embouchure lors de la campagne de mai 1989.

On observe ensuite une diminution plus lente de ce rapport au fur et à mesure que l'on remonte dans l'estuaire jusqu'à l'amont de Saint-Louis, puis, plus amont, les teneurs en nitrate étant indétectables, ce rapport N/P tend à devenir nul.

Ceci tend à suggérer qu'à l'amont de l'estuaire, la disponibilité en azote pourra être tout à fait limitante (en regard de la disponibilité en phosphore) pour la croissance et le développement du phytoplancton. Nous verrons au paragraphe II.4.3., que cette zone amont est caractérisé par un peuplement phytoplanctonique spécifique, avec des cellules peu nombreuses, une biomasse faible, et, surtout, des algues de très petite taille moyenne.

Silicate

Nous avons représenté l'évolution de la teneur en silice réactive dissoute suivant la distance à l'embouchure (fig. 4.36). Cette figure met en évidence un comportement "atypique" de cet élément, puisque l'on n'observe pas la logique classique d'élimination de ce sel au fur et à mesure de la progression vers l'aval. A l'inverse, l'advection des eaux océaniques dans l'estuaire s'accompagne d'une nette augmentation de la teneur en silicates dont la concentration reste stable et élevée dans la zone la plus salée de l'estuaire, ce qui rend compte du confinement de ces eaux par évaporation avec accumulation de sel et de silicate.

Les teneurs en silicates des divers échantillons ont été représentées selon la salinité du site de prélèvement (fig. 4.37).

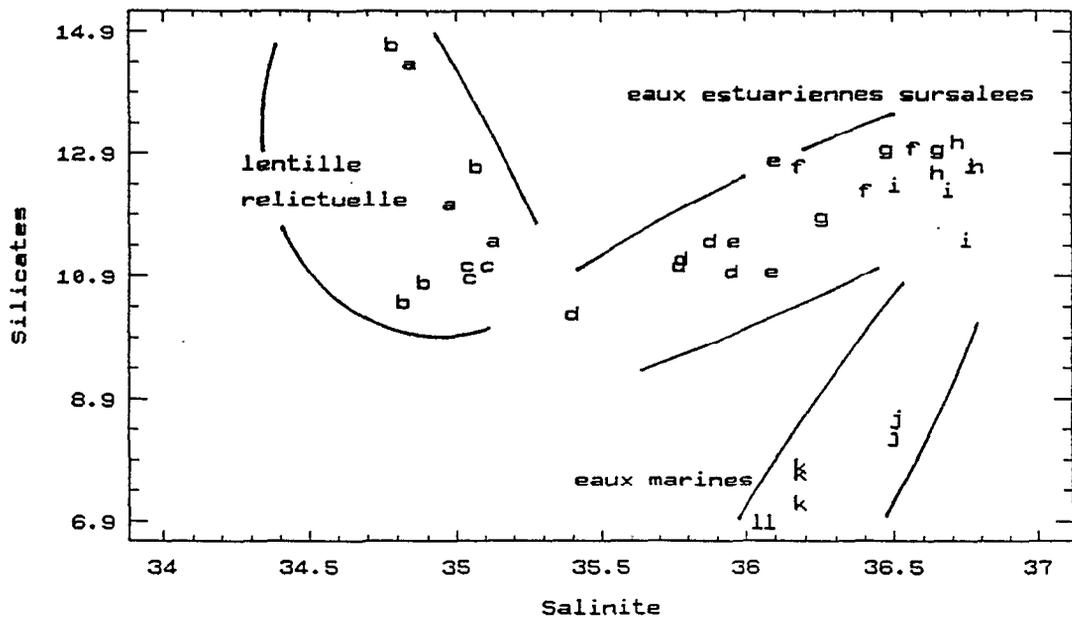


Fig. 4.37: Evolution de la teneur en silicates suivant la salinité du site de prélèvement (mai 1989). (Les stations sont codées de "a" à "l", respectivement de Diama à l'extrême aval).

Cette figure révèle la juxtaposition des diverses zones déjà appréhendées avec :

- "j à l" : eaux océaniques dont la concentration augmente lors de leur advection dans l'estuaire (on a vu qu'il s'agit d'une zone à fort gradient longitudinal, avec influence réciproque des eaux marines et des eaux estuariennes sursalées riches en silicate).

- "d à i" : pool de stations intermédiaires (amont de St-Louis à Gandiole) où l'on observe, au fur et à mesure de la progression vers l'amont, une lente (et classique) diminution de la concentration en silicate selon la diminution de la salinité qui accompagne cette progression.

- "a à c" : masse d'eau unique, confinée et ancienne dont les teneurs relativement élevées en silicate peuvent être attribuées à l'origine continentale de ces eaux.

A l'échelle de l'estuaire tout entier, les teneurs en silicates restent suffisamment élevées pour que cet élément ne présente pas de caractère limitant. Comme nous l'avions déjà souligné à l'échelle saisonnière, les teneurs en silicates n'auront qu'une très faible (ou nulle) valeur explicative quant à la dynamique phytoplanctonique.

En revanche, à court terme (campagne spatiale "instantanée"), l'évolution longitudinale de cet élément vient étayer les zonations appréhendées lors de l'examen de la chronique hydrodynamique. Il en ressort en particulier l'idée que cet élément, au même titre que la salinité (ou la biomasse), est un descripteur hydroclimatique, une caractéristique de l'environnement, dont l'évolution est déterminée et contrôlée d'abord par le statut hydrodynamique des masses d'eau. Les teneurs observées dans la masse d'eau sursalée de l'aval, au maximum de salinité et de biomasse, où nous verrons de plus que le peuplement phytoplanctonique est largement dominé par des diatomées, confortent ainsi l'hypothèse d'une masse d'eau individualisée, spécifique, certes à forte affinité thalassique, mais néanmoins singulièrement confinée sous l'effet de l'évaporation.

Profondeur de disparition du disque de Secchi

Nous avons représenté (fig. 4.38) l'évolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi suivant la distance à l'embouchure.

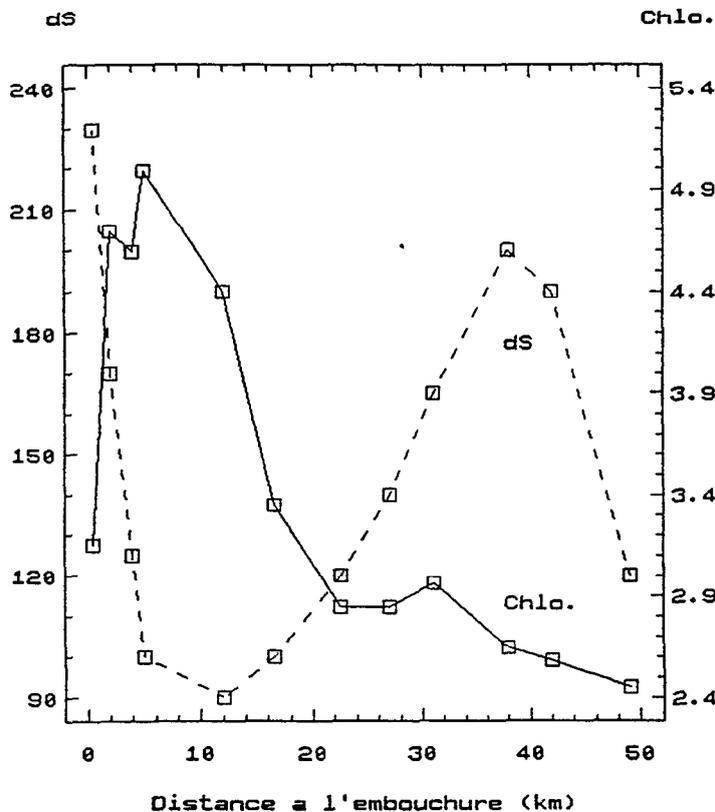


Fig. 4.38: Evolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi (cm) et de la biomasse moyenne ($\mu\text{g.l}^{-1}$) suivant la distance à l'embouchure lors de la campagne de mai 1989.

L'advection des eaux marines claires dans l'estuaire se traduit par une nette diminution de la profondeur de disparition du disque de Secchi, telle que, au centre de la masse d'eau sursalée, dS devienne inférieur à 1 m. Puis, les eaux s'éclaircissent de nouveau au gré de la progression vers l'amont, de sorte qu'au centre de la masse d'eau dessalée, dS est supérieur à 2 m. A l'extrême amont, dS rediminue sous l'effet de turbulences verticales fortes qui sont susceptibles de remanier et de remettre en suspension les sédiments, opacifiant ainsi les eaux.

La succession longitudinale des masses d'eau est de nouveau étayée par ces mesures optiques simples. A l'échelle de l'ensemble de l'estuaire, il n'existe pas de relation linéaire significative liant la profondeur de disparition du disque de Secchi aux teneurs des divers sels nutritifs ou à la chlorophylle. L'observation des caractéristiques optiques (simples) de la colonne d'eau paraît donc contrôlée d'abord par la nature des eaux échantillonnées.

Au sein de chacune des masses d'eau, il est possible de reconnaître des coévolutions fortes entre les divers descripteurs hydroclimatiques : la teneur en phosphore et en nitrate est ainsi finement corrélée à dS entre l'embouchure et Gandiole (non figurée). Cependant, la juxtaposition de masses d'eau d'origines et de qualités très différentes, aux

statuts hydrodynamiques divers, ne permet aucune interprétation à l'échelle de l'estuaire entier.

Conclusions relatives à l'hydrobioclimat.

Les divers descripteurs hydroclimatiques étudiés à l'occasion de cette campagne illustrent de manière convergente la spatialisation de l'estuaire telle que l'examen de la chronique hydrodynamique l'avait suggérée : il existe une organisation longitudinale caractéristique, avec la juxtaposition de masses d'eau différenciées et possédant des particularités physico-chimiques spécifiques.

Dans une logique spatiale, ces descripteurs hydroclimatiques ne permettent toutefois qu'une caractérisation instantanée, macroscopique et localisée, des masses d'eau et de leur statut nutritif. Leur distribution apparaît en effet étroitement déterminée par le statut hydrodynamique des masses d'eau en présence. Et, en ce sens, ces variables hydroclimatiques témoignent essentiellement de l'origine des masses d'eau (N/P à l'aval, par ex.), de leur histoire (silicates dans la masse d'eau sursalée, par ex.), de leur particularité (P-PO₄ dans la la lentille relictuelle, par ex.).

Descripteurs de l'environnement, témoins instantanés de l'origine des masses d'eau et de leur évolution, ces variables de l'environnement sont finement contrôlées par l'histoire complexe des diverses masses d'eau. Et, à l'occasion d'une telle campagne longitudinale, on ne peut que constater la coévolution de ces descripteurs sous l'influence de forçages externes majeures. Selon nous, leur étude ne trouvera une place pertinente que dans une logique temporelle de suivi d'une masse d'eau précise et individualisée.

II.4.3. Du phytoplancton...

Douze échantillons de surface ont été récoltés pour l'analyse des caractéristiques floristiques du peuplement phytoplanctonique (tab. 4.13).

TAXONS	OCCURRENCE												FREQUENCE
	12 0.5	11 2	10 4	9 5	8 12	7 16.5	6 22.5	5 27	4 31	3 38	2 42	1 49	
DINOFLAGELLES													
Triposolenia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Polykrikos	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Ceratium	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Dinophysis	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	33
Peridinium γ	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	33
Peridinium δ	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	58
Gonyaulax	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	67
Proro. scutellum	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	67
Proro. micans	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	83
Dino. sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Diplopsalis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Thèque 15 μ m	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
μ Dino. sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Peridinium α	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Peridinium β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Gymnodinium α	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Gymnodinium β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Gymno. (<10 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Gyrodinium	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
NANOPLANCTON (<10μm)													
Nano. α	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	33
Cyano. α	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
Cyano. β	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
Cyano. γ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	75
flagellés sps	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
PENNEES													
Pleurosigma α	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Naviculale δ	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	50
Naviculale γ	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	58
Pleurosigma β	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	58
Gyrosigma	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	67
Nitzschia (80 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	67
Nitzschia (40 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Synedra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Thalassionema	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Skeletonema	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Navicula (>100 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Naviculale α	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Naviculale β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Pennées (<10 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Pennées sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
CENTRIQUES													
Biddulphia	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Rhizo (>150 μ m)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
Coscinodiscus	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
Chaetoceros α	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
Chaetoceros β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	75
Rhizo. stoelter.	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	83
Rhizo. (60 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Cyclo. α (15 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
Cyclo. β (30 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
SILICOFLAGELLES													
Ebria	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Richesse													
stationnelle	43	42	39	34	34	34	34	34	32	28	29	28	
cumulée	43	45	46	47	47	47	47	49	49	49	49	49	

Tab. 4.13: Liste des taxons rencontrés dans l'estuaire le 25/05/1989.

II.4.3.1. Description des peuplements en présence

L'observation qualitative (présence/absence) des peuplements en présence permet la distinction de trois assemblages distincts présents simultanément dans l'estuaire.

On observe tout d'abord que sur les 49 taxons recensés, 23 de ces taxons (soit près de 50%) sont complètement ubiquistes. Ce chiffre est élevé, mais il est aussi partiellement "tempéré" dans la mesure où les discriminations taxinomiques effectuées considèrent le plus souvent des taxons supra-génériques, chaque genre possédant en général un grand nombre d'espèces. Nous n'avons par exemple "déterminé" qu'un seul Gyrodinium lors de cette campagne, mais rien ne nous autorise fermement à considérer que, tout au long de l'estuaire, il s'agit bien de la même espèce qui est présente. A l'inverse, bien que la nomenclature adoptée reste imprécise (quatre Peridinium indicés α , β , γ et δ , par exemple), les caractéristiques morphologiques étaient parfois suffisamment éloquents pour qu'une distinction taxinomique se justifie.

La structuration d'un peuplement en différentes familles, différents genres, est, "en soi", une réponse adaptative de la communauté phytoplanctonique aux pressions de l'environnement. En ce sens, la discrimination d'assemblages caractérisés par une organisation différente des diverses familles d'algues, nonobstant les imprécisions taxinomiques évoquées ci-dessus, constitue pour nous un critère qualitatif de la zonation des peuplements phytoplanctoniques en présence dans l'estuaire au moment de l'échantillonnage.

Aussi, même si 50% des taxons apparaissant effectivement totalement ubiquistes, les 50% restant serviront de base à la description de l'organisation spatiale du phytoplancton.

Les taxons se répartissent de manière inégale entre les divers groupes systématiques, et l'on observe (tab. 4.14) une très nette dominance des dinoflagellés et des diatomées pennées qui représentent ensemble plus de 70% des taxons recensés.

Les **dinoflagellés** représentent 39% de la richesse taxinomique totale ; 10 de ces taxons ont été recensés à toutes les stations et n'auront donc, pris individuellement, qu'une faible valeur discriminante.

Taxons	N	%
Dinoflagellés	19	39
Pennées	15	31
Centriques	9	18
Nanoplancton	5	10
Silicoflagellés	1	2

Tab. 4.14: Représentation des divers familles d'algues recensées lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989.

On distingue toutefois :

- d'une part, les taxons inféodés aux stations les plus proches de l'embouchure avec Triposolenia, Polykrikos et Ceratium que l'on ne retrouve pas au delà de la station 10 et qui paraissent donc spécifiques des eaux océaniques nouvellement advectées.

- d'autre part, les taxons qui n'ont été recensés que dans la partie amont de l'estuaire. Il s'agit de deux Peridinium (γ et δ) que l'on ne retrouve pas à l'aval de Saint-Louis, et que nous admettrons être représentatifs de la lentille continentale relictuelle. Cette zone amont est également caractérisée par la disparition de Gonyaulax qui était présent uniformément à l'aval.

- Le très esthétique Dinophysis occupe, quant à lui, une situation également caractéristique puisque ce taxon n'a été retrouvé qu'entre les stations 8 et 11, zone à l'aval de l'estuaire mais caractérisée par sa légère sursalure. Ce groupe de stations est également discriminé par la répartition de Prorocentrum type scutellum, qui semble en effet en être exclus, mais reste présent partout ailleurs dans l'estuaire. Nous avons noté lors de la campagne de janvier que ce taxon paraît typique des milieux lagunaires communiquant faiblement avec la mer, par opposition à Prorocentrum type micans dont la présence trahit une forte influence néritique. La répartition de ces deux taxons en mai suggère ainsi :

- l'exclusion du Prorocentrum type scutellum des eaux sursalées (sélection ?), d'une part,

- et, d'autre part, que l'influence néritique (même atténuée) se fait ressentir jusqu'à Diama, puisque scutellum est présent simultanément à proximité de l'embouchure et à l'extrême amont, et que micans est présent plus ou moins régulièrement dans tout l'estuaire.

L'isolement des masses d'eau paraît donc relatif, et, en particulier, il semble exister des échanges entre l'extrême amont et l'extrême aval qui pourraient se faire indépendamment des masses d'eau intermédiaires.

Le groupe des diatomées **centriques** comprend 9 taxons répartis en cinq genres, qui contribuent pour 28% à la richesse totale, et dont trois taxons (les deux Cyclotella et une Rhizosolenia) sont présents tout au long de l'estuaire. On distingue cependant :

- les eaux néritiques nouvellement advectées dans l'estuaire, grâce à la présence de quatre taxons inféodés aux stations 10 à 12 (Biddulphia, une Rhizosolenia de très grande taille, Coscinodiscus et une Chaetoceros à soies épaisses). Cette masse d'eau est également caractérisée par l'absence de Rhizosolenia stolterfoetii (identifiée par B. Dellesalle), présente en plus ou moins grande abondance à toutes les autres stations, et qui paraît donc être typiquement estuarienne.

- les eaux de l'amont dont la spécificité est liée à la disparition du second taxon de Chaetoceros (de petite taille avec des soies longues et finement développées), par ailleurs présent dans tout l'estuaire.

Les diatomées **pennées** représentent le second groupe d'importance avec quinze taxons qui contribuent pour plus de 30% à la richesse taxinomique totale, et dont neuf sont régulièrement présents en chaque station. Nous retiendrons :

- d'une part, l'exclusion de Gyrosigma, des naviculales γ et δ et des Nitzschia de grande taille ($> 80 \mu m$) à l'amont de la station 5,

- et, d'autre part, le confinement des deux Pleurosigma à l'aval de l'estuaire, avec une répartition mutuellement exclusive de ces deux taxons puisque Pleurosigma α paraît strictement inféodé aux eaux nouvellement advectées à l'aval de l'estuaire, alors que Pleurosigma β (de plus grande taille) semble confiné à la masse d'eau sursalée en étant exclus à la fois de l'assemblage néritique et des masses d'eau continentales relictuelles de l'amont.

Les **silicoflagellés** sont représentés par l'unique genre Ebria qui n' a été rencontré qu'à la station la plus avale ; sa présence rend compte de l'influence océanique dominante qui prévaut à cette station.

Enfin, nous avons regroupé dans le **nanoplancton** les diverses formes de très petite taille ($< 10\mu\text{m}$) et de taxinomie souvent incertaine! Les discriminations effectuées permettent toutefois de distinguer :

- un peuplement de flagellés indéterminés (vert clair, 5 à 6 μm) présent uniformément dans l'estuaire,

- un peuplement mixte de petites cellules ($< 5\mu\text{m}$) appartenant à divers taxons (chlorophycées et chrysophycées vraisemblablement), et qui paraît confiné aux stations les plus amont de l'estuaire,

- trois taxons que nous avons attribués aux **cyanophycées** (absence d'organisation intra-cellulaire éloquent et couleur vert-réfringent) avec :

- cyano. α (unicellulaire) et cyano. β (filamenteuse) inféodées strictement à l'aval de l'estuaire,

- cyano. γ (filamenteuse) qui, à l'inverse, est présente partout sauf à l'extrême amont.

La confrontation de ces diverses observations conduit à reconnaître une véritable organisation spatiale des peuplements phytoplanctonique estuariens, diagnostiquée à partir de l'observation qualitative des peuplements de surface, et qui recoupe avec beaucoup de finesse la spatialisation hydroclimatique et hydrodynamique par ailleurs observée.

Soixante quatre jours après la dilution des eaux estuariennes par une crue artificielle brève mais importante, les apports marins et les échanges entre masses d'eau ont été suffisamment intenses pour que, "macroscopiquement", les conditions de milieu apparaissent relativement homogènes et que la moitié des taxons phytoplanctoniques (déterminées au niveau générique) recensés soient présents en chaque station de l'estuaire.

Trois assemblages juxtaposés sont toutefois discriminés (tab. 4.15) :

- **Zone I** (aval de Gandiole) : onze taxons strictement inféodés à cette zone et que l'on ne retrouve pas en amont de la station 10. Ce sont des taxons d'origine océanique qui sont éliminés peu après leur advection dans l'estuaire. On peut remarquer que la fréquence d'occurrence de ces taxons est toujours inférieure à 25%, i.e. on ne les rencontre au maximum que dans trois stations sur douze. Pour les deux autres zones estuariennes, il est possible également de reconnaître des taxons spécifiques, mais qui sont toujours présents dans plus de quatre stations sur douze (fréquence $> 33\%$). Ceci suggère que l'advection

d'organismes dans l'estuaire par les courants de marée leur impose une sévère perturbation, et que la sélection qui en résulte est drastique. Très rapidement, l'influence néritique s'estompe, éliminant les taxons strictement inféodés aux conditions océaniques au profit de taxons plus souples voir estuariens stricts. La répartition de Rhizosolenia stolterfoetii rend compte de la vigueur de la perturbation induite par la confrontation des eaux estuariennes et océaniques puisqu'à l'inverse, la répartition de cette algue est strictement limitée à l'estuaire *senso-stricto*, et qu'elle disparaît dès que l'influence océanique devient trop prononcée.

- **zone II**, sursalée (entre Gandiole et Saint-Louis) : il s'agit bien d'une masse d'eau spécifique, avec un assemblage peu différent de celui observé plus amont dans l'estuaire : eaux estuariennes anciennes et confinées, vraisemblablement sous le jeu de l'évaporation. Deux taxons paraissent strictement inféodés aux conditions prévalentes dans cette région (Dinophysis et Pleurosigma β) ; on observe d'autre part l'exclusion du Prorocentrum type scutellum dont la plasticité paraît être insuffisante pour supporter la légère sursalure observée (ou tout autre facteur lié à cette sursalure). On observe de plus une grande abondance de diatomées pennées et une nette diminution de la richesse taxinomique par rapport à la zone précédente. Cette zone reste toutefois marquée par un peuplement à forte affinité thalassique.

- **zone III**, diluée (amont de Saint-Louis) : Masse d'eau considérée comme la trace "relictuelle" d'une lentille continentale advectée dans l'estuaire 64 jours auparavant. Deux Peridinium et un assemblage nanoplanctonique paraissent spécifiques de cette zone. On constate l'exclusion de sept taxons présents partout ailleurs dans l'estuaire. La reminiscence d'un contact avec les eaux océaniques est suggérée par la présence des deux Prorocentrum. Il y a sélection de microflagellés et de phytoplancton de petite taille de manière générale. Il s'agit d'une masse d'eau confinée, en cours de salinisation, mais qui conserve (acquière?) une réelle spécificité. La quasi-disparition des diatomées centriques et la nette augmentation du plancton traduisent cependant un confinement accru par rapport aux zones avales.

TAXONS	OCCURRENCE											FREQUENCE	GROUPE	
	Station	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3			2
Triposolenia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	I forte affinité thalassique
Polykrikos	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	
Ebria	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	
Biddulphia	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	
Pleurosigma α	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	
Ceratium	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Coscinodiscus	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Chaetoceros α	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Rhizo. (> 150 μ m)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Cyano. α	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Cyano. β	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Rhizo. stoelteri	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	83	
Dinophysis	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	33	
Pleurosigma β	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	58	
Proro.scutellum	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	67	
Nano. α	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	33	III lentille continentale "relictuelle"
Peridinium γ	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	33	
Peridinium δ	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	58	
Naviculale δ	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	50	
Naviculale γ	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	58	
Nitzschia (80 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	67	
Gyrosigma	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	67	
Cyano. γ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	75	
Chaetoceros β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	75	
Gonyaulax	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	67	
Proro. micans	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	83	
Peridinium α	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Peridinium β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Gymnodinium α	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Gymnodinium β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Gymno. (<10 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Gyrodinium	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Dino. sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Diplopsalis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Thèque (15 μ m) flagellés	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
μ Dino. sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Synedra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Thalassionema	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Skeletonema	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Navicula (>100 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Naviculale α	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Naviculale β	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Nitzschia (40 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
μ Pennées (<10 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Pennées sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Cyclo. α (15 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Cyclo. β (30 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	
Rhizo. (60 μ m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	

Tab. 4.15: Discrimination des peuplements phytoplanctoniques estuariens recensés le 25 mai 1989.

II.4.3.2. Approche de la dynamique phytoplanctonique

Les 49 taxons recensés ont été regroupés en divers groupes taxinomiques et par classe de taille (tab. 4.16).

On observe une nette diminution de la richesse stationnelle au fur et à mesure de l'éloignement de l'embouchure avec :

- une très brusque diminution dans les cinq premiers kilomètres qui correspond au changement de régime hydroclimatique : passage d'une influence océanique dominante à un régime paraliqque senso-stricto,

- une stagnation de la richesse taxinomique pour le groupe de stations correspondant à la masse d'eau légèrement sursalée entre Gandiole et Saint-Louis,

- puis, une seconde diminution de la richesse stationnelle à l'amont immédiat de Saint-Louis lors du passage dans la masse d'eau continentale relictuelle.

taxons pK	stations											
	12 0.5	11 2	10 4	9 5	8 12	7 16.5	6 22.5	5 27	4 31	3 38	2 42	1 49
richesse	43	42	39	34	34	34	34	34	32	28	29	28
centriques	18.9	15.3	14.7	13.8	13.4	12.7	11.9	6.7	4.1	5.4	3.7	4.2
pennées (>10µm)	25.4	28.4	30.1	36.1	27.5	23.1	19.4	20.5	21.0	21.3	20.8	20.1
dino. (>15µm)	20.1	21.7	23.9	19.0	19.5	18.4	16.7	11.6	10.9	7.3	5.4	5.7
Σ(>10-15µm)	64.5	65.4	68.7	68.9	60.4	54.2	48.0	38.8	36.0	34.0	29.9	30.0
µpennées	5.7	7.4	5.8	6.2	8.3	9.7	8.4	15.0	21.7	22.4	23.1	21.2
µdino.	11.1	8.5	5.7	5.7	8.7	11.1	18.7	22.4	19.1	18.2	18.8	18.5
nano.	17.9	18.7	19.8	19.2	22.6	25.0	24.9	23.8	23.2	25.4	28.2	30.3
silico.	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Σ(<10-15µm)	34.7	34.6	31.3	31.1	39.6	45.8	52.0	61.2	64.0	66.0	70.1	70.0
N (10 ⁶ cellules/l)	0.73	2.03	2.26	3.91	3.72	1.98	1.83	1.12	1.07	0.94	1.02	0.87
chlo (µg.l ⁻¹)	3.22	4.25	4.25	5.42	4.25	2.49	2.79	3.08	2.64	2.49	3.47	2.79
chlo/N	4.41	2.09	1.88	1.89	1.14	1.26	1.52	2.75	2.47	2.65	2.42	3.21

Tab. 4.16: Fréquence relative des diverses familles (en deux classes de taille) recensées dans l'estuaire le 25 mai 1989.

Les deux masses d'eau estuariennes sont caractérisées par une forte homogénéité : la transition de l'une à l'autre se fait de plus beaucoup plus lentement que la transition

océan-estuaire observée à l'aval de Gandiole. De fait, alors que les stations les plus avales étaient caractérisées par une forte homogénéité verticale et un gradient longitudinal violent, les masses d'eau estuariennes sont marquées par des gradients verticaux sensibles qui rendent compte de leur relative superposition.

L'observation qualitative de la répartition des divers taxons recensés avait conduit à une spatialisation de la communauté phytoplanctonique estuarienne en trois assemblages distincts et juxtaposés. A l'échelle de l'estuaire tout entier, cette organisation spatiale est en outre déterminée par une réduction drastique de la richesse taxinomique suivant un gradient de confinement croissant au fur et à mesure de l'éloignement de l'embouchure. Soixante quatre jours après le dernier lâcher, et bien que la masse d'eau continentale relictuelle soit encore identifiable, ceci suggère que ce sont effectivement les apports océaniques qui contrôlent l'ensemencement en phytoplancton de l'estuaire : bien que certains taxons aient une affinité strictement estuarienne, la diversité spécifique demeure déterminée finement par l'éloignement de l'embouchure.

Nous avons étudié la répartition des divers groupes taxinomiques scindés en deux classes de taille (tab. 4.16) selon la distance à l'embouchure.

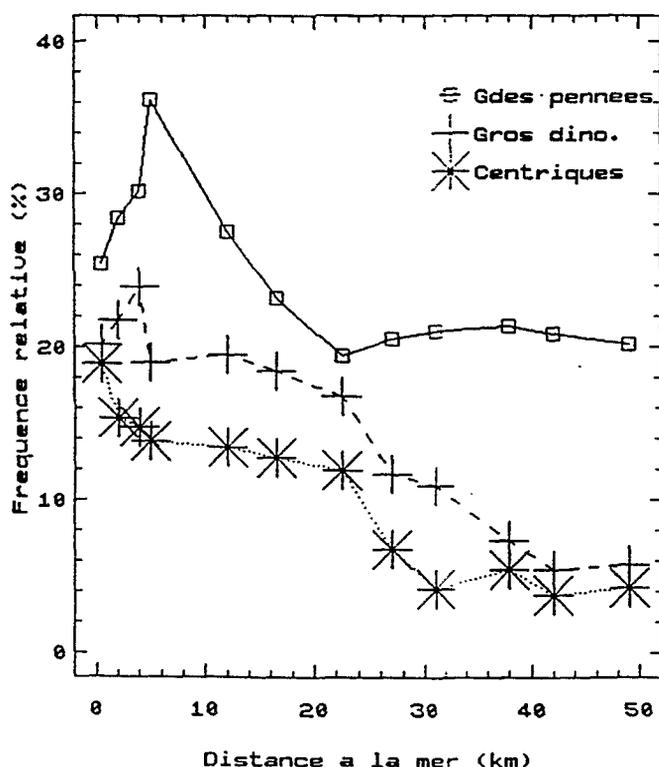


Fig. 4.39A: Evolution de la fréquence relative des taxons de taille $> 15 \mu\text{m}$ recensés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'embouchure.

Concernant les taxons dont la taille moyenne est supérieure à $15 \mu\text{m}$, plusieurs traits émergent (fig. 4.39A) :

- les diatomées centriques se raréfient au gré de la progression vers l'amont ; leur répartition rend bien compte de la succession des assemblages estuariens avec des proportions relativement constantes tant dans la masse d'eau sursalée (de l'ordre de 10-15%) que dans la lentille relictuelle (moins de 10%).

- la représentation des dinoflagellés de "grosse" taille ($> 15 \mu\text{m}$) est sensiblement analogue à celle des diatomées centriques. On note cependant une légère augmentation de leur densité entre l'embouchure et Gandiole qui traduit le confinement particulier de cette masse d'eau, puis une lente et régulière diminution jusqu'au barrage.

- on observe une très nette augmentation de la fréquence d'occurrence des diatomées pennées à l'aval de l'estuaire, avec un maximum à Gandiole ; leur fréquence décroît ensuite jusqu'à Saint-Louis, avant de se stabiliser et de rester approximativement constante dans toute la partie amont de l'estuaire.

La répartition spatiale des algues de petite taille (fig. 4.39B) est de tendance inverse à la répartition des algues de plus de $15 \mu\text{m}$.

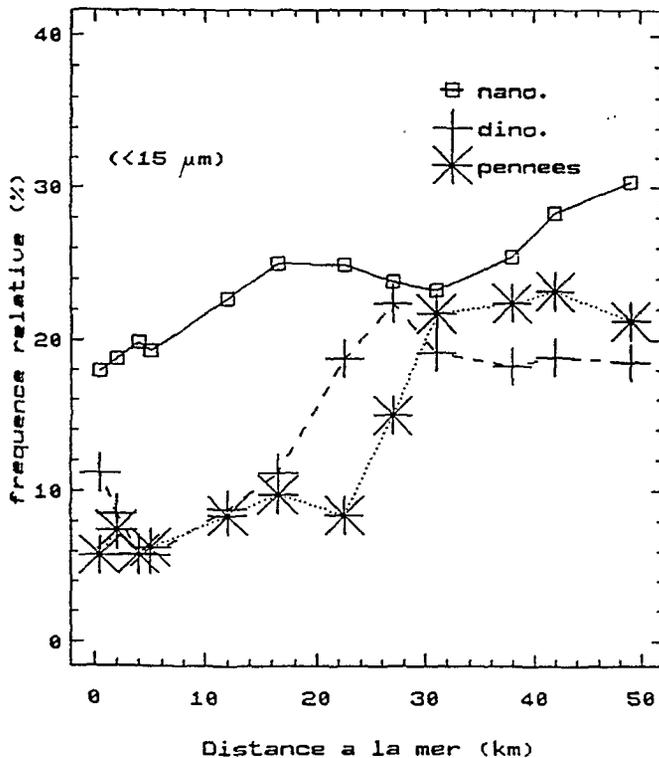


Fig. 4.39B: Evolution de la fréquence relative des taxons de taille $< 15 \mu\text{m}$ recensés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'embouchure.

En particulier, les dinoflagellés et diatomées pennées de faible taille ne représentent qu'une faible fraction des peuplements dans toute la partie avale de l'estuaire. Puis, des

stations 6 à 4, c'est à dire lors de la transition entre les deux masses d'eau estuariennes, on constate une très nette augmentation de leur contribution, au détriment principalement des diatomées pennées et dinoflagellés de plus grosse taille.

La proportion du nanoplancton augmente quant à elle beaucoup plus régulièrement tout au long de l'estuaire, cette augmentation s'accompagnant d'une modification profonde de la nature de ce nanoplancton :

- disparition des trois taxons que nous avons attribués aux cyanophycées (deux strictement inféodés aux eaux nouvelles advectées et le troisième qui n'apparaît plus à l'amont de Saint-Louis),

- et apparition d'un assemblage mixte de très petites cellules ($< 5 \mu\text{m}$) qui reste confiné entre Saint-Louis et le barrage.

A l'échelle de l'estuaire tout entier, la distinction de deux classes de taille se traduit par une nette opposition dans la répartition du phytoplancton, telle que, indépendamment de la taxinomie des algues concernées, on observe un progressif remplacement du phytoplancton de grosse taille par des algues petites, et, de surcroît, peu nombreuses (fig. 4.40).

Une telle modification de la structure de taille des peuplements est à interpréter en tant que réponse adaptative de la communauté phytoplanctonique toute entière à des caractéristiques environnementales particulières mais difficiles à déterminer précisément : processus hydrodynamiques moins actifs, oligotrophie croissante, prédation...

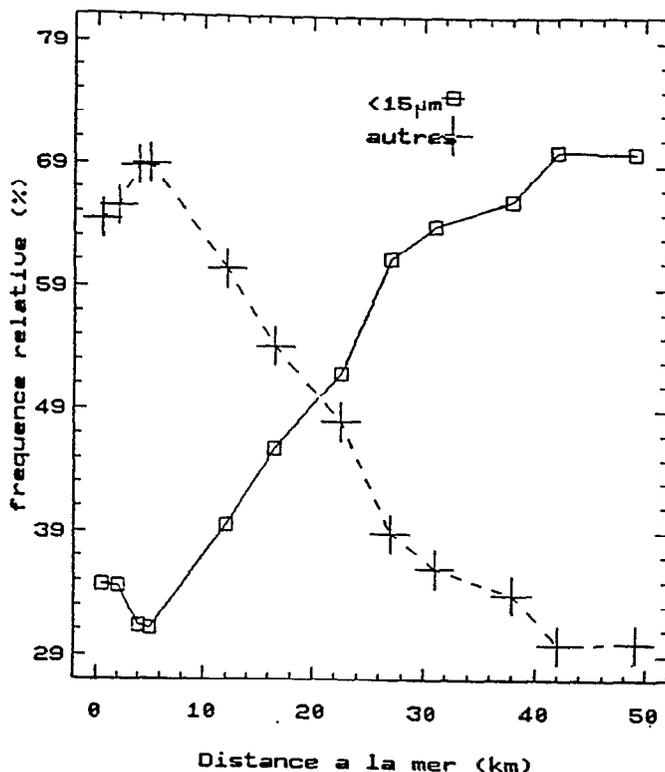


Fig. 4.40: Evolution comparée de la fréquence relative des taxons des deux classes de taille ($>$ et $< 15 \mu\text{m}$) recensés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'océan.

Nous retiendrons toutefois la constance de cette observation puisque lors de chacune des campagnes spatiales, le spectre de taille du phytoplancton se réduisait de la sorte dans les masses d'eau confinées à l'amont de Saint-Louis.

La dynamique phytoplanctonique a par ailleurs été considérée suivant l'évolution comparée de la biomasse chlorophyllienne, de la densité cellulaire, et du rapport pigmentaire (fig. 4.41).

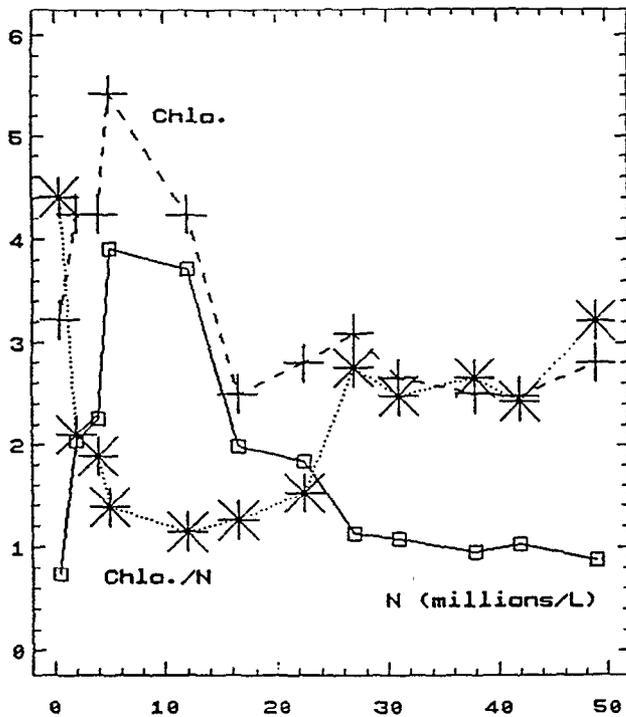


Fig. 4.41: Evolution de la densité cellulaire ($10^6.l^{-1}$), de la teneur en chlorophylle ($\mu g.l^{-1}$), et du rapport pigmentaire ($\mu g.10^{-6}$ cellules) observés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'océan.

La spatialisation déjà appréhendée tant au niveau hydrodynamique, hydroclimatique que de la structure des peuplements se retrouve mise en évidence.

- Aval de Gandiole :

On observe une très nette augmentation de la teneur en chlorophylle et du nombre de cellules sur les cinq premiers kilomètres à l'aval de l'estuaire. Nous l'avons vu précédemment, la transition du régime océanique au régime paralytique s'accompagne d'une profonde modification de la structure du peuplement phytoplanctonique avec, en particulier, l'élimination de onze taxons strictement néritiques, et l'apparition de trois taxons estuariens. Les fréquences relatives des divers groupes taxinomiques ne sont toutefois guère affectées par cette transition.

Le rapport pigmentaire (Chlo/N) est lui aussi très évolutif, avec une très nette diminution liée au fait que le nombre de cellules est quasiment quadruplée entre les stations 12 et 9, alors que dans le même temps, la biomasse chlorophyllienne est à peine doublée. L'évolution de ce rapport, sa diminution, sont à relier tant aux modifications qui affectent la structure du peuplement (modifications génotypiques), qu'à des processus régulateurs d'ordre physiologique (modifications phénotypiques). La transition entre les stations 12 et 9 concerne le passage d'eaux océaniques nouvellement advectées dans l'estuaire (même salinité que l'océan bien que légèrement réchauffée), à une masse d'eau estuarienne, ancienne, sursalée, au sein de laquelle le peuplement phytoplanctonique a évolué en développant des caractéristiques pigmentaires spécifiques.

Cette transition est donc drastique,

- qui, d'une part, perturbe significativement l' "environnement" puisque la teneur en sels nutritifs, la profondeur de disparition du disque de Secchi, le statut hydrodynamique des masses d'eau sont affectés,

- et qui, d'autre part, s'accompagne d'une profonde modification de la structure et de la nature des peuplements en présence puisque la composition de l'assemblage et ses caractéristiques métaboliques sont en effet profondément bouleversées.

Deux des principaux mécanismes adaptatifs de la communauté phytoplanctonique sont ainsi mis en évidence, au niveau des individus (physiologie, rapport pigmentaire) et au niveau du peuplement tout entier (sélection d'assemblages différents), qui concourent tous deux, mais à des niveaux différents, au maintien de peuplements phytoplanctoniques actifs quand les conditions environnementales sont modifiées.

- Gandiole - Saint-Louis :

Jusqu'à la station 6 (moitié de l'estuaire environ), l'échantillonnage des eaux de surface n'a concerné qu'une seule masse d'eau homogène, progressivement affectée par la juxtaposition/superposition avec la masse d'eau relictuelle dessalée confinée à l'extrême amont. On observe une décroissance simultanée de la densité cellulaire et de la biomasse chlorophyllienne qui se traduit par le maintien d'un rapport pigmentaire constant et faible (Chlo/N $\frac{1}{4}$ 1,2 à 1,5 $\mu\text{g}/10^6$ cellules). Au cours des campagnes précédentes, un rapport pigmentaire de cet ordre de grandeur correspondait aux masses d'eau plus ou moins récemment advectées du lac de retenue dans l'estuaire et caractérisées par leur turbidité élevée. En mai, nous observons que le groupe de stations entre Gandiole et Saint-Louis est également caractérisé par une turbidité élevée ($dS < 120$ cm ; minimum $\frac{1}{4}$ 90 cm), et par un statut hydrodynamique instable avec de fortes turbulences verticales. En ce sens, un

rapport chlo/N faible peut être interprété comme une régulation du phytoplancton à un environnement lumineux particulièrement perturbé du fait de la relative opacité des eaux d'une part, et, d'autre part, du fait des transports verticaux dont les algues seront l'objet avec des séjours alternatifs dans les masses d'eaux profondes et sombres, et des passages dans la tranche d'eau superficielle bien éclairée.

- Amont de Saint-Louis :

Alors que la biomasse chlorophyllienne reste comparable aux biomasses observées plus en aval, la nette diminution de la densité cellulaire ($< 10^6$ cellules/L) s'accompagne d'une élévation significative du rapport pigmentaire ($\approx 2,5 \mu\text{g}/10^6$ cellules). De fait, des stations 5 à 3, on observe une nette réduction de la richesse taxinomique (de 34 à 28 taxons), avec, en particulier, la sélection progressive d'algues de faible taille. Cette masse d'eau relictuelle dessalée présente des caractères oligotrophes marqués (évolution du rapport N/P, net éclaircissement des eaux), une nette tendance à la stratification (d'origine thermique), et, conséquemment, une biomasse faible avec une densité cellulaire peu élevée, des algues petites dominées par un assemblage de faible taille moyenne (puisque 70% des algues ont une taille moyenne inférieure à $15 \mu\text{m}$).

II.4.4. Conclusions relatives à la campagne du 25 mai 1989.

Soixante quatre jours après le dernier lâcher d'importance, la spatialisation de l'estuaire qui est suggérée par l'examen de la chronique hydrodynamique est largement étayée par les descripteurs hydroclimatiques et l'observation des peuplements phytoplanctoniques.

On distingue, à l'aval de Gandiole, une masse d'eau unique, à très forte affinité thalassique et qui possèdent des caractéristiques semblables à celles des eaux profondes que les dernières pulsations de l'upwelling côtier advectent devant l'embouchure du fleuve. Cette masse d'eau homogène, froide et dense est advectée dans l'estuaire par le courant de flot de la marée. L'influence néritique se traduit par une richesse taxinomique élevée, qui va ensuite diminuer au fur et à mesure de la progression vers le nord de l'estuaire.

Un gradient de confinement de type lagunaire est décrit de l'aval vers l'amont avec la présence à partir de Gandiole d'une masse d'eau évaporitique caractérisée par sa sursalure, une moindre richesse taxinomique et une nette augmentation de la biomasse chlorophyllienne. Cette zone strictement estuarienne, située entre Gandiole et Saint-Louis,

est caractérisée par la superposition de masses d'eau de qualités très légèrement différentes. Une stratification thermique sensible se met en place dans les horizons les plus superficiels mais son extension vers le bas paraît inhibée par des processus diffusifs verticaux significatifs. Cette zone sursalée est dominée par les diatomées pennées et les dinoflagellés de grosses tailles, taxons très fréquemment rencontrés et en abondance dans les estuaires (Day et al. 1989), qui suggèrent de situer cette région à un stade déjà avancé (zone III) de l'échelle de confinement des milieux paraliques (Guélorget et al. 1983, Frisoni 1984).

A l'amont de Saint-Louis, une lentille d'eau très légèrement dessalée est identifiée, qui est affectée par un régime hydrodynamique contrasté où s'opposent une nette tendance à la stabilisation sous l'effet du réchauffement des eaux de surface, et la diffusion verticale à partir des horizons profonds. A l'extrême amont, les eaux superficielles sont de surcroît sensiblement homogénéisées sous l'effet de turbulences provoquées par le vent. Cette masse d'eau dessalée, considérée comme une lentille "relictuelle" de la dernière crue artificielle survenue dans l'estuaire près de deux mois avant l'échantillonnage, se caractérise principalement par une abondante flore nanoplanctonique.

La spatialisation de l'estuaire est donc déterminée suivant une logique longitudinale, avec la juxtaposition de trois masses d'eau qui possèdent des statuts hydrodynamiques relativement différents. A l'aval de Gandiole domine en effet une logique advective *horizontale* qui se traduit par l'établissement d'un net gradient longitudinal alors que la colonne d'eau demeure verticalement homogène. Dès l'amont de Gandiole, à cette logique advective se superposent les influences antagonistes de la diffusion à partir du bas de la colonne d'eau et de la stratification superficielle sous l'effet du cycle thermique nycthéral. La logique qui détermine le statut hydrodynamique des masses d'eau tend donc à devenir une logique *verticale*. Comme à l'occasion des campagnes de juillet et de janvier, les zones à l'amont et à l'aval de Saint-Louis se distinguent puisque, à l'aval, les processus diffusifs dominent et homogénéisent presque intégralement la colonne d'eau, alors qu'à l'amont, c'est principalement la stabilisation thermique qui déterminent son organisation verticale.

La distribution spatiale des peuplements se superpose fidèlement à cette zonation hydrodynamique de l'estuaire, avec, au fur et à mesure de la progression vers l'amont, la disparition des diatomées et, de manière générale, des taxons de grosse taille, au profit du nanoplancton. Cette répartition des diverses familles morphologiques et l'évolution longitudinale du spectre de taille sont à rapprocher des observations analogues effectuées à l'occasion des campagnes de juillet et janvier.

La spécificité des divers peuplements identifiés, leur richesse taxinomique élevée, rendent compte du relatif isolement des masses d'eau. Au sein de la lentille dessalée, et suivant la logique déjà évoquée à l'occasion des campagnes précédentes, la sélection et l'évolution d'un peuplement spécifique sont désormais le fait de processus d'ordre purement "successionnels". Soixante quatre jours après un lâcher, et sans qu'aucune autre perturbation majeure ne soit venue réinitialiser le processus, la qualité de l'assemblage phytoplanctonique paraît finement contrôlé par le statut "hydrobioclimatique" des masses d'eau. La clarté des eaux et la très maigre ressource nutritive (nitrates notamment) d'une part, les faibles biomasses développées et l'abondance d'un nanoplancton de très faible taille (flagellés indéterminés, $< 5 \mu\text{m}$), d'autre part, militent en faveur d'un statut trophique proche de l'oligotrophie. En ce sens, il est vraisemblable que les capacités métaboliques des divers taxons, leurs caractéristiques physiologiques à s'adapter aux conditions de l'environnement locales, la pression de prédation qu'ils subissent (ou ne subissent pas) vont principalement déterminer la nature et le devenir du peuplement.

Après avoir considéré, en juillet, les processus d'ensemencement de la lentille dessalée à partir des eaux estuariennes suivant une pure et simple logique de dilution (déterminisme "horizontal", séquence phytoplanctonique), après avoir observé l'individualisation de cette masse d'eau et la mise en place d'un peuplement qui commençait à avoir une réelle spécificité (déterminisme "vertical", succession phytoplanctonique), il est probable que désormais ce sont des processus principalement biologiques et physiologiques (compétition, prédation) qui contrôlent l'évolution (la succession) des peuplements.

III. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

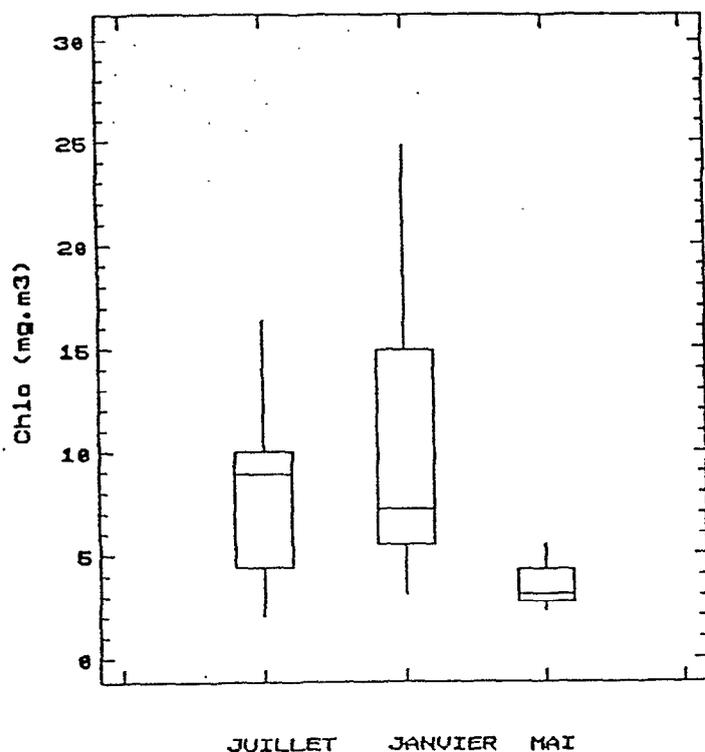
L'étude des mécanismes de l'intrusion saline avait conduit à classer l'estuaire du fleuve Sénégal avant barrage dans le "type d'estuaire à mélange variant de modéré à fort" (Rochette 1964, 1974, Gac et al. 1986a, 1986b). Le régime hydrologique était certes très contraignant, mais régulier et prévisible : une saison de hautes eaux durant laquelle l'estuaire était sous unique influence continentale (hivernage), puis une longue saison sous unique influence marine.

L'une des conséquences majeures de l'édification du barrage de Diama a trait aux apports sporadiques, plus ou moins importants et plus ou moins durables, d'eau douce dans l'estuaire en diverses saisons. La perturbation liée à ces apports va modifier considérablement les mécanismes de salinisation de l'estuaire, avec des dilutions récurrentes prononcées, et, conséquemment, affecter l'ensemble des conditions environnementales et des caractéristiques biologiques de l'écosystème estuarien. Ainsi, à l'occasion de chaque lâcher, l'environnement estuarien retrace désormais à plus haute fréquence l'histoire complète d'un étiage, alors qu'elle était unique avant barrage.

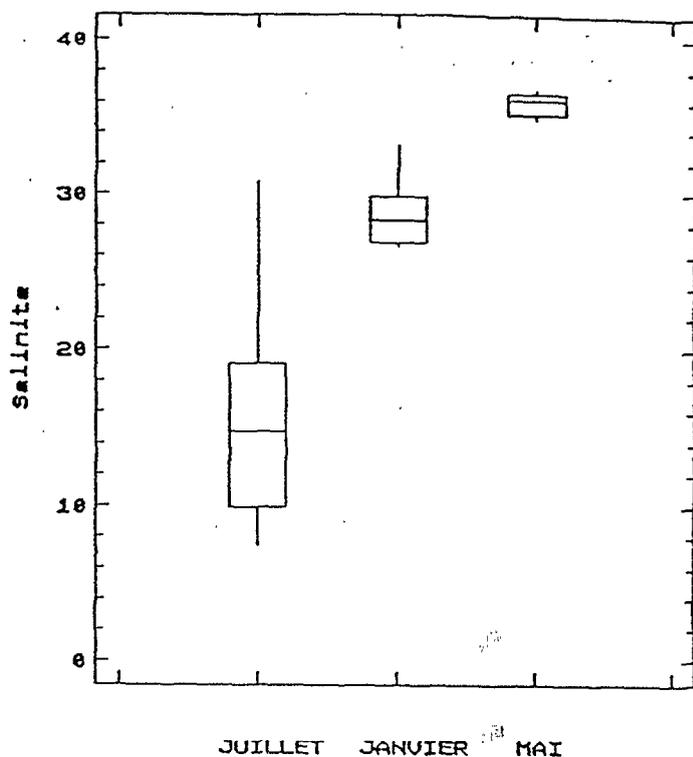
Les trois campagnes spatiales conduites dans l'estuaire que nous avons décrites ont permis d'échantillonner trois situations successives (mais non chronologiques) de ce même phénomène (dessalure imposée par une crue artificielle, puis resalinisation). Et, en ce sens, même si les masses d'eau considérées ne sont pas les mêmes, la comparaison de ces trois campagnes, du fait de la redondance des informations recueillies, permet d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes qui sous-tendent l'organisation de l'écosystème estuarien. Le déterminisme de la spatialisation observée, les caractéristiques fonctionnelles des diverses zones observées, et la nature des interactions entre les divers moteurs hydrodynamiques qui justifient cette spatialisation et l'animent en structurant les peuplements phytoplanctoniques peuvent ainsi être suggérés.

La première des informations qui émerge de ces campagnes est qu'à l'hétérogénéité physique est associée étroitement une forte hétérogénéité biologique. Nous avons représenté, pour les trois campagnes, la distribution des valeurs de salinité, de chlorophylle ainsi que les écarts de salinité observés verticalement en chacune des stations (fig. 4.42a, b et c respectivement). Au rythme de la salinisation de l'estuaire (fig. 4.42a), on observe simultanément à l'augmentation de la valeur médiane de la salinité, une très nette réduction de l'hétérogénéité tant globale que verticale (fig. 4.42c).

B



A



C

Ecart vertical de salinite

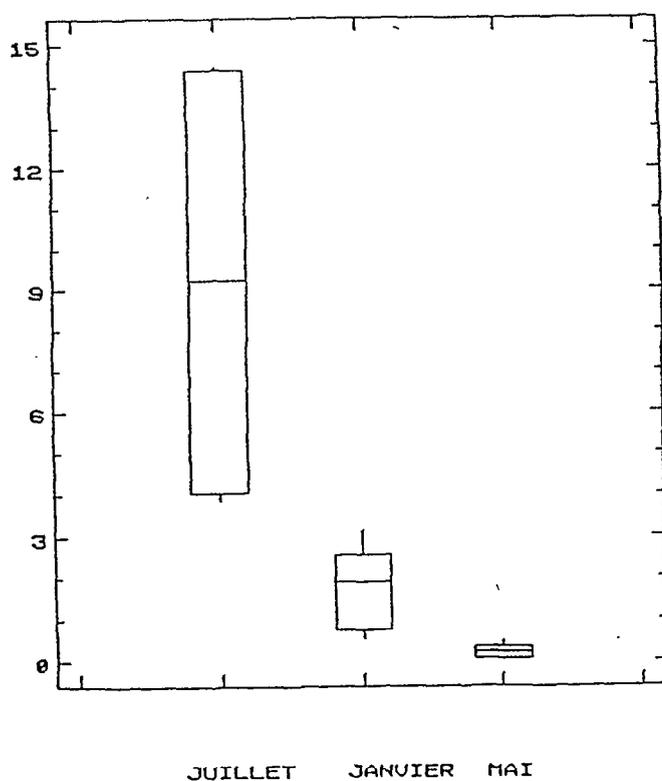


Fig. 4.42: Distribution des valeurs de biomasse (A), de salinité (B), et des écarts verticaux de salinité entre la surface et la fond (C) pour chacune des campagnes spatiales.

Chaque distribution est représentée par la médiane (trait horizontal), les quartiles (limites horizontales du cadre) et les limites de répartition de 90% des valeurs de l'échantillon (5% sup. et 5% inf., limites des traits verticaux).

Il existe un fort gradient longitudinal de la distribution des écarts verticaux de salinité en juillet et janvier (tel que l'amplitude de variation -longitudinale- de l'écart vertical est supérieure à la valeur médiane) qui n'apparaît plus en mai. En ce sens, les échantillonnages de juillet et janvier illustrent typiquement des situations de front si l'on se réfère à la définition de Joyce (1983, in LeFèvre 1986) : *"les fronts sont des zones où les gradients horizontaux sont plus importants que les valeurs moyennes en ce qui concerne les propriétés conservatives de l'eau comme la température, la salinité, la densité, la turbidité ou la couleur"*. La distribution des valeurs de chlorophylle (fig. 4.42b) rend compte de phénomènes analogues. De juillet à mai, la valeur médiane, au rythme de la salinisation et de la réduction des écarts verticaux, diminue de manière très significative. On observe également une forte réduction de l'amplitude de la distribution des valeurs de chlorophylle en mai telle que la valeur médiane est alors du même ordre de grandeur que l'écart maximum observé.

L'homogénéisation du milieu est donc globale, qui concerne aussi bien la salinité (descripteur physique) que la biomasse (résultante biologique). A l'inverse, les situations où l'estuaire est physiquement le plus hétérogène correspondent également aux situations pour lesquelles les teneurs en chlorophylle les plus élevées ont été relevées et pour lesquelles la répartition de la biomasse est la plus contrastée. L'accumulation ou la simulation de la biomasse phytoplanctonique dans les zones frontales est une donnée désormais classique (Bowman et Esaiás 1978, LeFèvre 1986, Wolanski et Hammer 1988, Dustan et Pinckney 1989), bien que les mécanismes qui en sont responsables ne soient pas toujours clairement définis. Les échantillonnages que nous avons effectués (logique événementielle) ne nous permettent pas d'appréhender précisément le déterminisme qui contrôle l'occurrence de ces fortes biomasses. Il apparaît toutefois un certain nombre de résultats, redondants de campagne en campagne, qui autorisent à une approche de la nature des processus impliqués.

III.1. DU PHYTOPLANCTON...

A l'occasion de chacune de ces campagnes, une diminution plus ou moins nette et régulière de la richesse taxinomique est observée de l'embouchure vers l'amont (tab. 4.17).

Station pK(km)	Embouchure 0,5	Gandiole 5	Saint-Louis 22,5	Diama 49
Juillet	--	19	--	14
Janvier	--	22	17	14
Mai	43	34	34	28

Tab. 4.17: Richesses taxinomiques observées en diverses stations de l'estuaire à l'occasion des campagnes spatiales de juillet, janvier et mai 1989.

Cette observation est classique qui trahit, indépendamment des perturbations imposées par les lâchers, la présence rémanente d'un gradient longitudinal de confinement, qui peut s'exprimer en chaque point comme le temps de renouvellement des éléments d'origine marine (Guélorget et Perthuisot 1983). L'analyse de la structure des peuplements de foraminifères (Debenay 1990) dans l'estuaire identifie ce gradient de façon analogue.

L'advection d'eau douce par les crues artificielles ne peut jouer que dans le sens d'un accroissement de ce confinement, du fait des contraintes drastiques qu'imposent aux peuplements de phytoplancton la confrontation des masses d'eau d'origines et de qualités très différentes dans l'estuaire.

Ainsi, à l'occasion de la campagne de juillet conduite le jour même d'un lâcher, les observations microscopiques ont révélé que la faible richesse taxinomique observée à l'aval immédiat du barrage est imputable essentiellement à la disparition des algues d'origine continentale dès leur advection dans l'estuaire. Plus qu'un simple effet de dilution des masses d'eau et de dispersion des assemblages prévalants, il s'agit bien d'une mortalité massive des algues originaires du lac de retenue. Ce phénomène, classique (Cadée 1978, Morris et al. 1978) est attribuable principalement au choc osmotique que subissent les cellules (Filardo et Dunstan 1985). De fait, le peuplement recensé à Diama en juillet était majoritairement constitué de phytoplancton d'origine estuarienne qui, mécaniquement, se trouvait transporté dans la masse d'eau dessalée superficielle nouvellement advectée de l'amont.

Lors de la campagne de mai, alors que macroscopiquement l'estuaire est peu hétérogène, la diminution de la richesse taxinomique se fait en deux temps : d'abord entre l'embouchure et Gandiole, puis entre Saint-Louis et Diama. L'étude des peuplements de foraminifères (Debenay 1990) a décrit une situation identique avec un très net accroissement du confinement dès les premiers kilomètres dans l'estuaire bien que l'influence thalassique reste importante.

Cette influence thalassique dominante à l'extrême aval a été observée à l'occasion de chacune des campagnes, et, de fait, les peuplements échantillonnés à Gandiole illustrent une situation typique de la zone III du gradient de confinement défini pour les milieux paraliques (Frisoni 1984) avec la présence simultanée de taxons marins et lagunaires.

A l'amont de Saint-Louis, la diminution systématique de la représentation des diatomées centriques lors de chacune des campagnes (abondance relative < 10%) trahit, quant à elle, un net accroissement du confinement avec des situations proches de la zone IV (voire VI en juillet) du gradient défini par ce même auteur (Cf. fig. 61 in Frisoni 1984).

La forte influence thalassique qui demeure en toute saison à Gandiole, la nette augmentation du confinement entre Gandiole et Saint-Louis, et l'élimination systématique

des taxons dulçaquicoles sont autant d'observations à rapprocher des profils longitudinaux de répartition de la biomasse chlorophyllienne. Lorsqu'un front se développe, on observe en effet régulièrement une diminution de la teneur en chlorophylle de l'amont vers l'aval et de la surface vers le fond ; ces divers éléments suggèrent donc que le phytoplancton dont la dynamique est effectivement stimulée par la confrontation des masses d'eau, est spécifiquement d'origine marine. Ces trois campagnes ont été conduites en trois saisons différentes, et, au rythme du déplacement saisonnier des masses d'eau océaniques qui alimentent l'estuaire (Rébert 1983), l'ensemencement en phytoplancton s'est fait à partir de communautés différentes (phytoplancton d'upwelling en janvier et mai ; phytoplancton des eaux -oligotrophes- guinéennes en juillet). Les fortes biomasses observées en aval et en profondeur ("coin salé") montrent toutefois que les processus stimulants liés à la présence du front sont actifs en toute saison, et concernent spécifiquement les assemblages phytoplanctoniques qui se développent en aval de la zone de contact entre les masses d'eau.

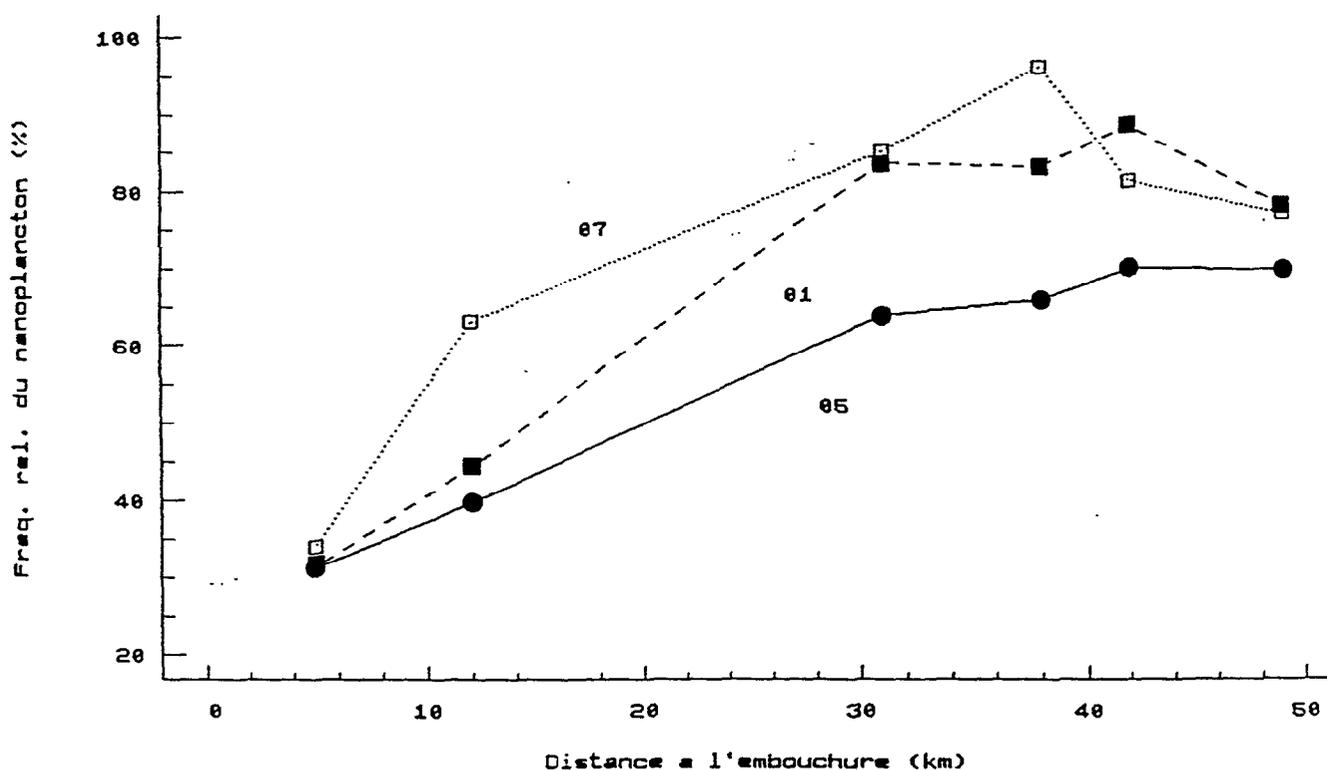


Fig. 4.43: Evolution longitudinale de l'abondance relative du nanoplancton (taille < 15-20 μm , sans considération taxinomique) au cours des trois campagnes longitudinales.

Longitudinalement, l'évolution des peuplements est en outre caractérisée par un trait rémanent de campagne en campagne et qui concerne l'évolution du spectre de taille dans l'estuaire, puisque l'on observe systématiquement de l'aval vers l'amont la sélection, puis la très nette dominance des taxons de petite taille (fig. 4.43). L'abondance relative des petites algues ($< 15-20 \mu\text{m}$) évolue peu au niveau de Gandiole, même si les peuplements concernés diffèrent d'une campagne à l'autre (surtout des μ péridiniens en juillet, des μ diatomées en janvier, des μ flagellés en mai). Elle augmente ensuite fortement entre Gandiole et Saint-Louis (pK 30 sur la figure), puis se stabilise ou reste peu évolutive à l'amont de Saint-Louis où se trouve confinée de manière durable une même masse d'eau individualisée et plus ou moins dessalée.

L'influence continentale est de fait classiquement tracée par la dominance du nanoplancton, notamment des microflagellés, que ce soit en milieu lagunaire (Jarry et al. 1990) ou marin (Videau et Leveau 1990), et la dominance numérique du nanoplancton dans les estuaires est un trait classique (Day et al. 1989). Les profils de salinité établis lors des diverses campagnes révélaient l'existence d'une masse d'eau d'origine continentale en cours de salinisation qui, deux mois après le dernier lâcher, restait piégée dans la partie nord de l'estuaire entre Saint-Louis et Diama. On observe là que la structuration spatiale des peuplements phytoplanctoniques, au travers de l'évolution longitudinale du spectre de taille, identifie précisément *et de manière durable* cette structuration physique des masses d'eau.

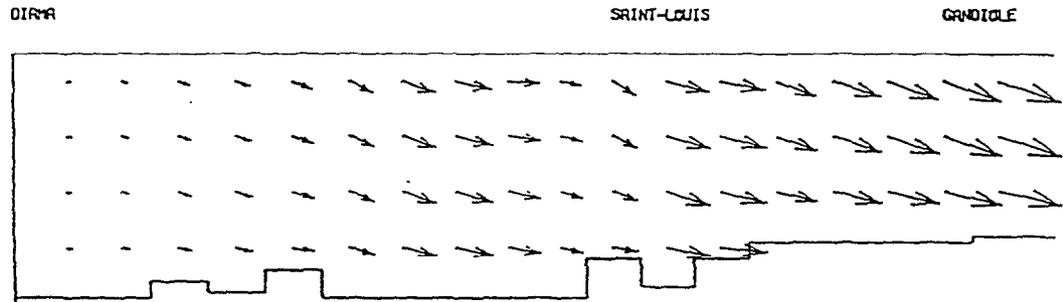
Les trois campagnes longitudinales ont révélé une zonation redondante du statut hydrodynamique des diverses masses d'eau en présence dans l'estuaire, avec notamment le piégeage dans la partie nord de l'estuaire d'une masse d'eau confinée et plus ou moins dessalée. Depuis la situation décrite en juillet (jour d'un lâcher) qui illustre la superposition des masses d'eau à l'amont de Saint-Louis et le développement d'une frontogénèse active en aval, jusqu'à la campagne de mai où le confinement d'une lentille "relictuelle" très légèrement dessalée restait identifiable, cette spatialisation physique de l'estuaire apparaît significative et durable.

De plus, à cette zonation longitudinale se superpose une zonation des caractéristiques verticales de la colonne d'eau. Quelle que soit l'ancienneté du lâcher, on observe une tendance à la stratification des masses d'eau de l'amont (isohalines à tendance horizontales), tandis qu'au fur et à mesure de la progression vers l'aval, on assiste à une homogénéisation de plus en plus prononcée (isohalines à tendance verticales).

Divers facteurs physiographiques font écho à cette zonation :

- le profil bathymétrique rend compte de la présence d'un chenal "profond" ($> 10\text{m}$) dans la partie nord de l'estuaire, tandis qu'à l'aval les transects sont plus réguliers avec une profondeur moyenne plus faible (Millet 1991, voir légende fig. 4.44)

CHAMP DE VITESSE DANS LE FLEUVE SENEGAL
 LACHER AMONT = 00 M3/S
 11 FEVRIER 90 - 04 H / COURANT DE JUSANT
 horizontalement: $1\text{cm} = 13 \text{ cm/s}$
 verticalement: $1\text{cm} = 4 \text{ E-2 cm/s}$



CHAMP DE VITESSE DANS LE FLEUVE SENEGAL
 LACHER AMONT = 00 M3/S
 11 FEVRIER 90 - 00 H / COURANT DE FLOT
 horizontalement: $1\text{cm} = 13 \text{ cm/s}$
 verticalement: $1\text{cm} = 4 \text{ E-2 cm/s}$

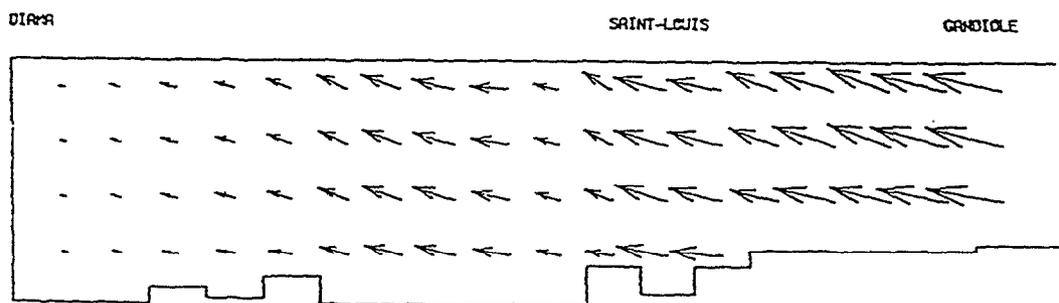


Fig. 4.44: Champs de vitesses obtenus par modélisation numérique bidimensionnelle verticale de la circulation de marée et de la dispersion du sel dans l'estuaire du fleuve Sénégal, en deux phases typiques d'un cycle de marée. (Figures extraites de Millet (1991): *Modélisation numérique de la circulation de marée et de la dispersion du sel dans l'estuaire du fleuve Sénégal*, document de travail, CRODT, Dakar.)

- de l'embouchure à Saint-Louis, le lit du cours d'eau est pratiquement linéaire et s'étend suivant un axe nord-sud qui correspond notamment à la direction des vents dominants (Roy 1989, Cecchi 1991), tandis qu'à l'amont de Saint-Louis, on observe une courbure nette du cours telle qu'à Diama, le lit du fleuve est perpendiculaire à la direction des vents dominants (voir fig. 2.1),

- l'onde de marée est très amortie lors de sa propagation dans la partie avale de l'estuaire, avec une réduction d'amplitude qui est maximale entre Gandiole et Saint-Louis (Rochette 1964, 1974) ; on observe également, au flot comme au jusant, une très forte diminution des vitesses des courants de marée (Millet 1991, voir fig. 4.44).

Dans les systèmes affectés par les marées, la formation de gradients de densité lors d'apports continentaux est un trait classique (Van Leussen et Dronkers 1988, Simpson et al. 1990). L'apport continental d'eau douce dans l'estuaire engendre de fait une succession de régimes physiques particuliers (Drinkwater 1986) dont l'impact sur les systèmes biologiques est très important en générant notamment l'hétérogénéité spatiale et temporelle observée (Smetacek 1986). En particulier, la stimulation de la stabilisation verticale du fait des gradients de densité, et la génération de circulations horizontales résiduelles au travers des courants de densité, vont considérablement influencer sur la dynamique biologique et le devenir des masses d'eau. Simpson et Hunter (1974) avaient en ce sens formulé une relation ($\log_{10} h/u^3 = 2$ en MKS, avec h: profondeur et u: vitesse du courant) pour quantifier les effets réciproques du mélange vertical et de la stratification d'origine thermique de la colonne d'eau. La superposition des caractéristiques optiques de la colonne d'eau aux valeurs de cet indice pour diverses zones (Pingree 1978, Pingree et al. 1978) a permis d'établir une typologie des régions côtières avec les zones bien mélangées où dominent les diatomées, et les zones stratifiées préférentiellement investies par les dinoflagellés (Bowman et al 1981). En milieu estuarien, Dustan et Pinckney (1989) ont quant à eux suggéré l'existence d'une valeur critique de la vitesse du courant au delà de laquelle seulement le phytoplancton peut commencer à s'agréger à proximité des fronts.

Du fait de l'extrême hétérogénéité des champs de vitesse de part et d'autre de la ville de Saint-Louis (fig. 4.44), l'existence d'un tel seuil (tant en milieu côtier qu'en estuaire) suggère que dans l'estuaire du fleuve Sénégal, la vitesse du courant doit effectivement fortement intervenir dans la définition de la zonation spatiale.

La redondance d'informations recueillies lors de chacune des campagnes stigmatisait l'étroite covariation du statut hydrodynamique des diverses masses d'eau et de leurs caractéristiques hydroclimatiques et biologiques. L'examen des peuplements de

phytoplancton lors de chacune de ces campagnes avait permis de suggérer la nature des processus hydrodynamiques qui sous-tendent leur distribution longitudinale, avec, en particulier, l'identification à l'amont de Saint-Louis d'un peuplement d'autant plus spécifique que le lâcher était ancien. Cette approche événementielle, non évolutive, demeurerait toutefois strictement spatiale.

L'observation successive des trois campagnes suivant une logique chronologique (relativement à l'ancienneté du dernier lâcher) permet de plus d'approcher la dynamique temporelle qui sous-tend l'évolution des structures spatiales phytoplanctoniques. L'existence d'un syndrome identique (sélection des taxons de petite taille) en trois situations très contrastées permet en effet de suggérer la rémanence spatiale et temporelle d'une organisation des masses d'eau susceptible de contrôler -directement ou non- cette sélection. Les effets directs de la crue artificielle sur la nature et la dynamique du phytoplancton (Smetacek 1986, Cloern et al. 1983) peuvent en effet être mis en cause pour justifier la dominance du nanoplancton en juillet (jour d'un lâcher). Mais l'observation d'une telle sélection en mai, alors que l'influence continentale est "relictuelle" (64 jours après un lâcher) et qu'un peuplement spécifique s'est mis en place, tend à suggérer que, même à cette saison, à ce stade de l'évolution de la lentille dessalée, d'intenses processus structurant interviennent encore.

Il existe de nombreuses évidences qui montrent que la répartition spatiale du phytoplancton est intimement liée à la zonation *hydrodynamique* des masses d'eau (Owen 1981). L'observation d'une spatialisation durable de la structuration des masses d'eau et de la répartition du phytoplancton, tant au niveau de sa biomasse que de ses caractéristiques taxinomiques, montre qu'il existe de fait un couplage étroit spatialement, et suggère de plus qu'il en va de même temporellement.

III.2. FORMALISATION CONCEPTUELLE DES PROCESSUS OBSERVES...

L'approche des mécanismes structurant les peuplements phytoplanctoniques a été faite, campagne par campagne, en utilisant une méthode statistique (Alternative Conditional Expectation) mise au point par Breiman et Friedman (1985) qui explore sans a priori de linéarité les relations entre diverses variables. La variable à expliquer Y et les variables explicatives X_1, X_2, \dots, X_p sont remplacées par des fonctions $T_1(Y), T_2(X_1), \dots, T_{p+1}(X_p)$ pour optimiser le coefficient de corrélation de la régression $T_1(Y) = T_2(X_1) + \dots + T_{p+1}(X_p)$. L'algorithme est itératif et le principal avantage de cette méthode est qu'elle converge vers une solution unique. Les résultats sont exprimés graphiquement en traçant les graphes représentant la transformée de chacune des variables selon les valeurs originales. Le coefficient de corrélation, la stabilité et l'amplitude de variation des transformées constituent

les critères qui permettent d'identifier les relations significatives. Cette méthode a été utilisée avec succès dans la recherche des discontinuités environnementales dans le recrutement des espèces pélagiques côtières (Mendelsohn et Cury 1987, Cury et Roy 1989) et dans la dynamique temporelle du phytoplancton lagunaire (Millet et Cecchi 1991).

La biomasse chlorophyllienne a été retenue comme variable à expliquer et deux descripteurs physiques, la distance à l'embouchure et la profondeur de chacune des stations échantillonnées, comme variables explicatives. La teneur en chlorophylle, du fait qu'elle caractérise principalement la stimulation de l'activité phytoplanctonique sous l'effet des fluctuations d' "énergie auxiliaire" (Legendre et Demers 1985), a été préférée à la richesse taxinomique (estimateur de la diversité) qui apparaît principalement dépendante des propriétés biologiques locales (Harris 1986).

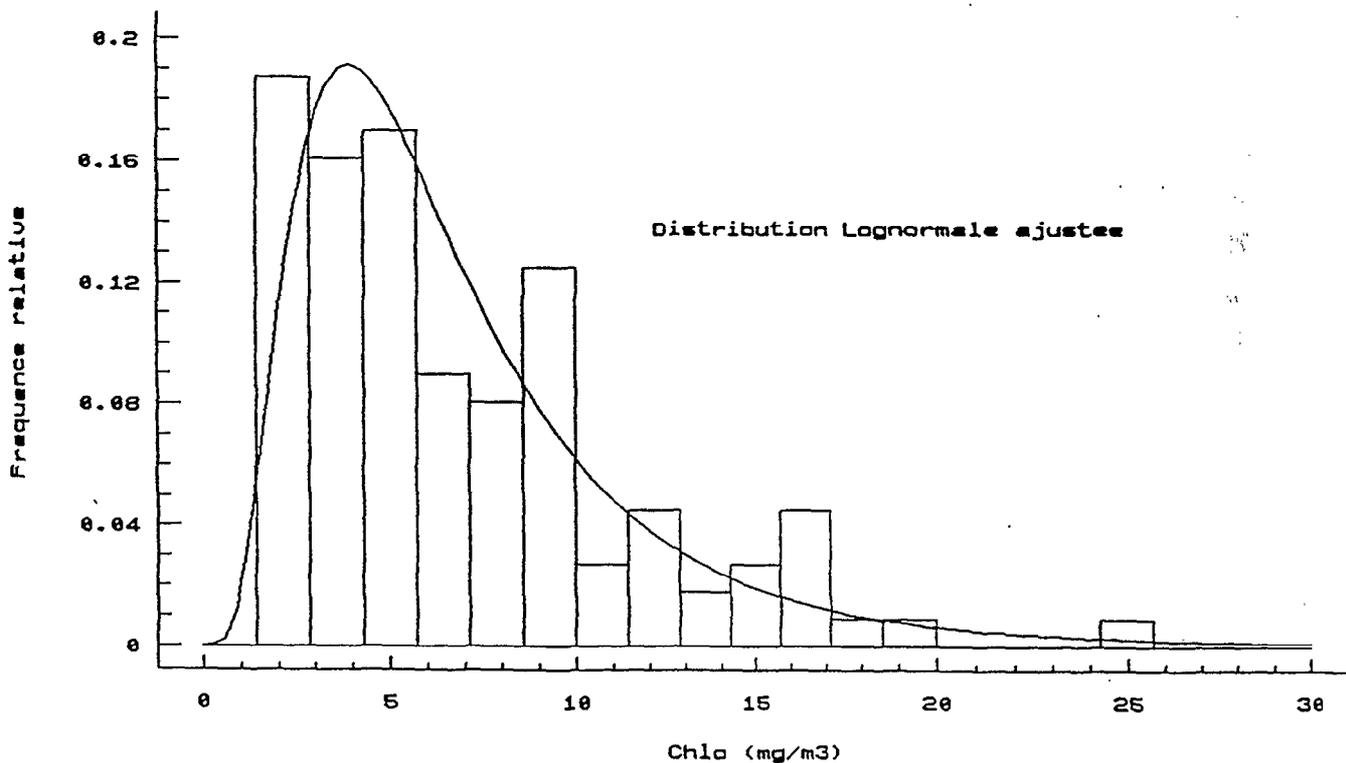


Fig. 4.45: Distribution de l'ensemble des valeurs de chlorophylle échantillonnées dans l'estuaire du fleuve Sénégal durant les campagnes spatiales longitudinales (janvier, juillet et mai 1989). (N=112, m=7,03, σ =4,89)

La distribution de l'ensemble des valeurs de biomasse recueillies lors des trois campagnes d'échantillonnage (fig. 4.45) a été ajustée à une loi Lognormale testée à l'aide d'un κ^2 (9 ddl, $\kappa^2_{\text{obs}}=21,89$, $\alpha < 0,01$).

La lognormalité se justifie selon Harris (1986) par le fait que dans les milieux hétérogènes et changeants, la variabilité de l'environnement favorise la poussée de nombreuses espèces opportunistes ; la biomasse chlorophyllienne est alors constituée de la somme d'un grand nombre de processus de croissance exponentiels, qui, lorsqu'on les considère ensemble, vont déterminer ce type de distribution. Nous considérerons donc pour les traitements exposés ci après la transformée logarithmique des valeurs de la biomasse.

L'algorithme a d'abord été utilisé avec les données collectées lors de la campagne de juillet 1989 (fig. 4.46a et b).

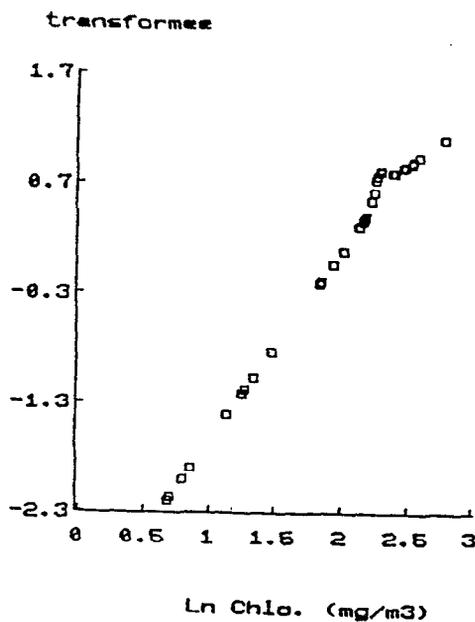


Fig. 4.46A: transformation ACE pour les teneurs en chlorophylle récoltées en juillet 1989 ($n=35$).

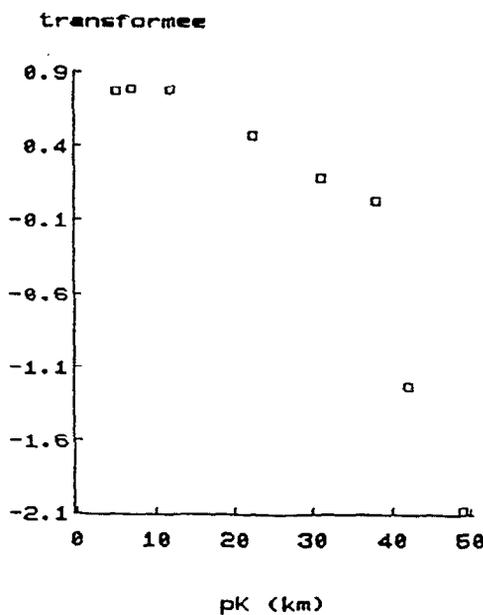


Fig. 4.46B: transformation ACE pour la distance à l'embouchure des diverses stations échantillonnées en juillet 1989.

L'utilisation d'un seul descripteur (la distance à l'embouchure) suffit à expliquer plus de 74% de la variance de la biomasse. La chlorophylle décroît donc de l'aval vers l'amont suivant une loi monotone décroissante. L'intervention de la profondeur (non figurée) accroît le pourcentage de variance expliquée (89%) mais déstabilise la transformée de la chlorophylle. Cette variable n'a donc pas été retenue.

En juillet, le jour d'un lâcher, la teneur en chlorophylle est donc parfaitement expliquée par l'éloignement de la station échantillonnée de l'embouchure. Cette logique horizontale, purement advective, traduit le contrôle strictement "mécanique" (Legendre et Demers 1985) de la biomasse phytoplanctonique en tout point de l'estuaire. La confrontation des masses d'eau se traduit par une simple logique de mélange, et, pour le phytoplancton, la logique prévalante est d'ordre *séquentiel* (sensu Smayda 1980), sous l'unique contrôle de l'hydrologie des masses d'eau.

En janvier, 20 jours après un lâcher, l'utilisation de l'algorithme avec la distance à l'embouchure comme seule variable explicative (non figuré) produit des transformées très instables, de très faible amplitude, et moins de 50% de la variance de la biomasse sont ainsi (mal) expliqués. A l'inverse, la biomasse est expliquée à 75% par l'unique considération de la profondeur d'origine des échantillons (fig. 4.47).

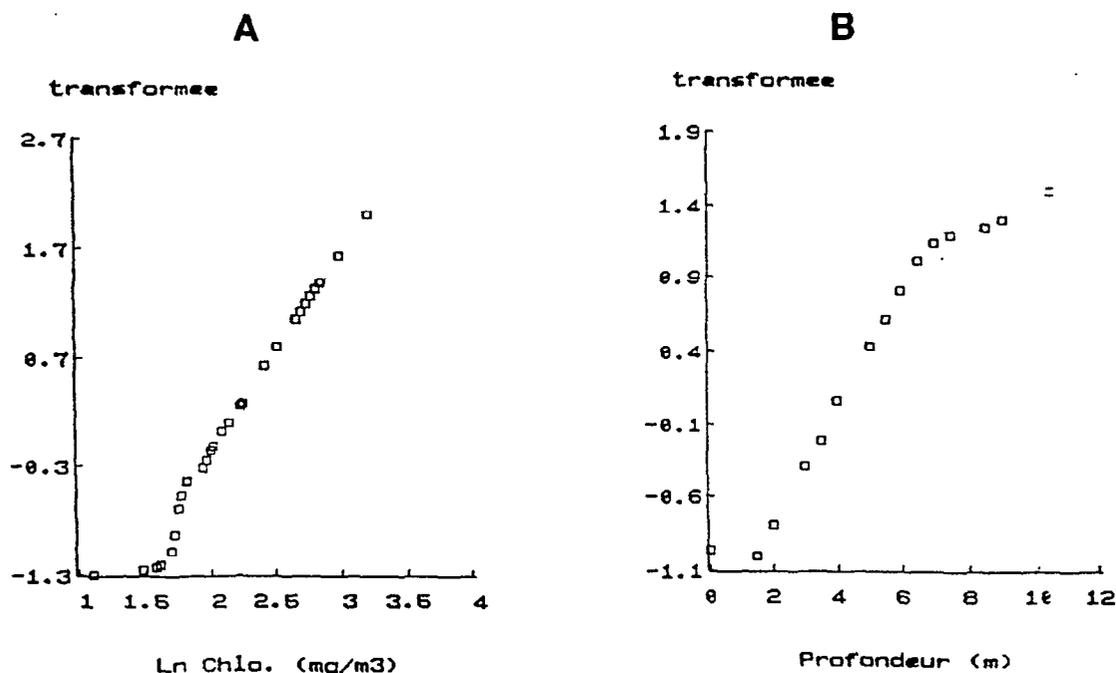


Fig. 4.47: Transformées ACE pour la biomasse (A) et la profondeur d'origine des échantillons (B) collectés en janvier 1989 ($n=39$).

Les transformées sont nettement stabilisées, et la variation de la biomasse phytoplanctonique est alors expliquée par la profondeur selon une relation monotone croissante. Cette régression traduit la dominance d'une logique verticale telle que la teneur en chlorophylle augmente avec la profondeur, indépendamment de la distance à l'embouchure des stations considérées. Vingt jours après le dernier lâcher, une simple logique advective horizontale est insuffisante pour décrire convenablement la répartition de la biomasse chlorophyllienne, et la domination qu'exerce la dimension verticale sur le contrôle de la spatialisation du phytoplancton rend compte de l'importance des processus diffusifs que nous avons décrits lors de l'analyse de la chronique hydrodynamique de cette campagne.

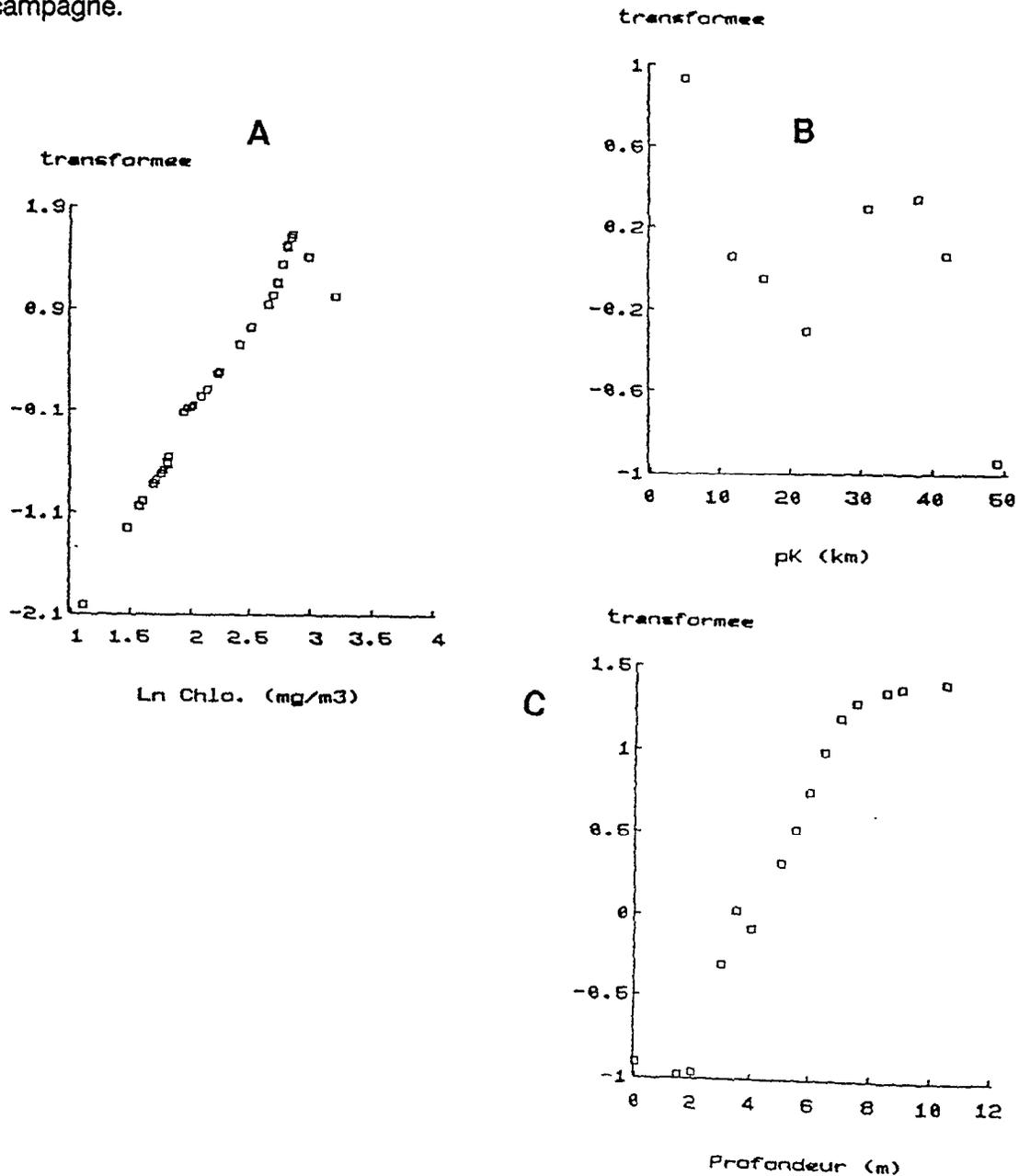


Fig. 4.48: Transformées ACE pour la biomasse (A), la distance à l'embouchure (B) et la profondeur d'origine des échantillons (C) collectés en janvier 1989 ($n=39$).

L'intervention de la dimension longitudinale (fig. 4.48) se traduit par une nette augmentation de la variance expliquée (>95%), mais ne modifie en rien les transformées de la chlorophylle (fig. 4.48a) et de la profondeur (fig. 4.48c) : la logique verticale décrite précédemment reste valide. La transformée de la distance à l'embouchure (fig. 4.48b) rend compte quant à elle d'une part, d'un effet globalement négatif de l'éloignement à l'embouchure ("confinement") et, d'autre part, de la spatialisation des peuplements phytoplanctoniques.

De l'embouchure à Saint-Louis, l'éloignement de l'océan se traduit par une diminution monotone de la biomasse qui traduit le maintien d'une logique horizontale advective. A l'amont de Saint-Louis, la situation est plus contrastée avec une courbe en forme de dôme qui illustre le caractère "spécifique" du peuplement qui investit cette zone (par rapport à ce que l'on observe à l'aval de Saint-Louis). L'algorithme synthétise les informations recueillies ce jour là et illustre la juxtaposition de deux assemblages, affectés différemment par la logique advective horizontale, mais animés tous deux par une même logique verticale (liés principalement à des processus de diffusion verticale turbulente, comme la chronique hydrodynamique établie pour cette campagne le révélait). En particulier, à l'amont de Saint-Louis, vingt jours après le dernier lâcher, la biomasse demeure finement déterminée par les processus verticaux mais échappe au seul contrôle de l'advection horizontale. Le développement de processus endogènes locaux et spécifiques à cette zone sous-tend le déroulement de la *succession* phytoplanctonique (sensu Smayda 1980) qui s'est mise en place au sein de la masse d'eau dessalée.

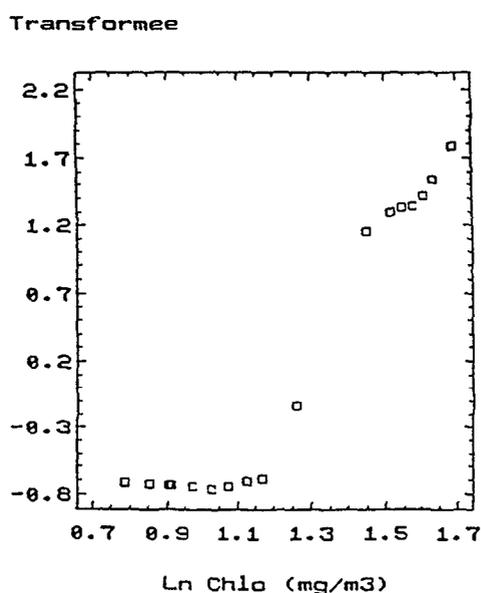


Fig. 4.49: Transformées ACE obtenues pour la biomasse des échantillons collectés en mai 1989 lors de la prise en compte des deux descripteurs physiques ou de la distance à l'embouchure seule ($n=38$).

L'algorithme ACE a ensuite été utilisé avec les données récoltées lors de la campagne de mai 1989. La biomasse est expliquée à plus de 95% lors de la prise en compte des deux descripteurs physiques (non figuré), mais les transformées de la profondeur sont extrêmement faibles (comprises entre 0 et 0,1). De fait, la prise en compte de la distance à l'embouchure seule (non figuré) produit des transformations identiques pour la chlorophylle et l'éloignement à l'océan, la variance expliquée demeurant la même. Dans ces deux cas, les transformées de la biomasse (voir fig. 4.49 pour illustration) demeurent cependant de très faible amplitude pour plus de la moitié des points ($\text{chlo} < 3 \mu\text{g.l}^{-1}$, amont de Saint-Louis), rendant le modèle non significatif et donc inutilisable.

L'intervention de la profondeur comme unique variable explicative produit un modèle stable (fig. 4.50), pour lequel l'amplitude de variation des transformées de la chlorophylle est satisfaisante, mais qui n'explique que faiblement ($R^2 = 0,30$) la variance de la biomasse.

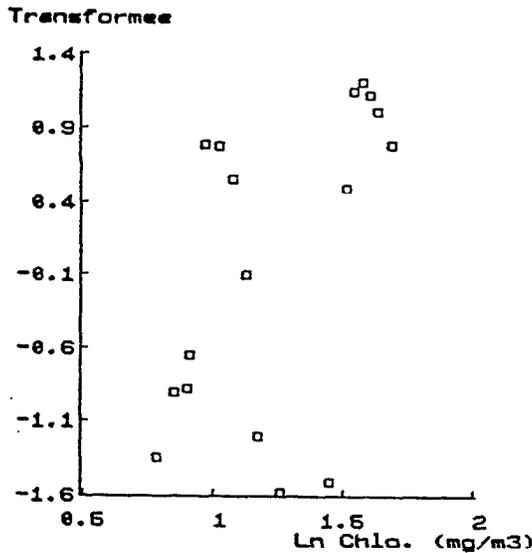


Fig. 4.50A : transformation ACE pour les teneurs en chlorophylle récoltées en mai 1989 ($n=38$).

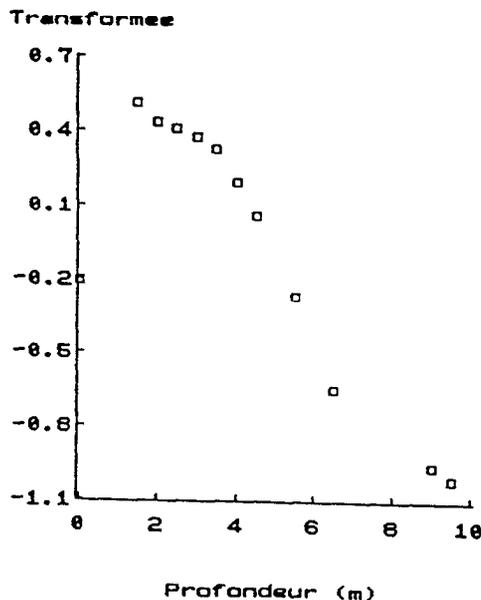


Fig. 4.50B : transformation ACE pour la profondeur des diverses stations échantillonnées en mai 1989.

La profondeur intervient de manière univoque (fig. 4.50b), tandis que les transformées de la biomasse (fig. 4.50a), avec une distribution bi-modale, rendent compte de la spatialisation de l'estuaire telle que nous l'avions décrite à partir de l'observation des peuplements phytoplanctoniques de surface. Nous interprétons cette figure comme l'image de la juxtaposition de deux assemblages ($Chlo < 3 \mu g.l^{-1}$, amont de Saint-Louis, $Chlo > 3 \mu g.l^{-1}$, aval de Saint-Louis, voir fig. 4.32) animés par une même logique verticale, et découplés tous deux de toute logique horizontale advective.

Alors que dans les modèles précédents (fig. 4.46b et fig. 4.48c), la "verticalisation" des processus s'exprimait par une relation monotone croissante, on observe là une relation monotone décroissante qui suggère que les processus verticaux mis en oeuvre diffèrent singulièrement. D'autre part, alors qu'en juillet et janvier, les transformées de la biomasse suggéraient un modèle sensiblement linéaire (fig. 4.46a et fig. 4.48a), on observe là un modèle non-linéaire complexe. L'examen de la chronique hydrodynamique pour cette campagne révélait de fait les interactions complexes qui se mettent en place entre les processus diffusifs liés au gradient de densité (relativement estompés toutefois) et la stratification des eaux sous l'effet du cycle thermique nycthéral.

Le modèle ACE appliqué aux données récoltées en mai illustre donc de manière synthétique, à l'aide d'un unique descripteur physique (la profondeur) les observations effectuées durant cette campagne :

- les transformées de la chlorophylle rendent compte de la spécificité des deux assemblages phytoplanctoniques que les observations microscopiques ont identifiés,

- la distance à l'embouchure ne constitue plus une variable significative (transformée des chlorophylle non évolutive pour les stations à l'amont de Saint-Louis i.e. $Chlo < 3 \mu g.l^{-1}$), traduisant l'isolement des masses d'eau et le découplage de la dynamique phytoplanctonique et des processus advectifs horizontaux tels que les résultats des campagnes précédentes le stigmatisait,

- la non-linéarité des transformées de la chlorophylle, redondante pour les deux assemblages, alors que les transformées de la profondeur produisent une relation monotone décroissante, traduit la complexité des processus verticaux qui animent ces deux masses d'eau.

- enfin, la faible variance expliquée ($R^2=0,30$) montre qu'au sein de ces masses d'eau isolées et anciennes (64 jours après le lâcher), les processus hydrodynamiques ne suffisent plus pour déterminer convenablement les variations spatiales de la teneur en

chlorophylle. La spatialisation de l'estuaire (amont/aval de Saint-Louis) est extrêmement contrastée, et, au sein de chacune des masses d'eau, ce sont désormais des processus biologiques (compétition, prédation,...) qui prévalent et déterminent le devenir des successions phytoplanctoniques qui se sont mises en place.

La succession des situations étudiées permet de dresser un schéma synthétique des processus qui contrôlent la spatialisation et déterminent le devenir des peuplements phytoplanctoniques qui s'y développent.

De J₀ à J₆₄, on observe :

- une phase purement séquentielle en juillet, animée par de stricts processus advectifs horizontaux. La biomasse est sous l'unique contrôle "mécanique" de l'hydrologie des masses d'eau, de leur mélange et de leur ensemencement réciproque. Les biomasses actives sont directement tributaires de taxons estuariens à nette affinité thalassique.

- dès le 20^{ème} jour consécutif à un lâcher, la spatialisation de l'estuaire est en place. Une logique advective sensible reste active à l'aval de Saint-Louis, tandis qu'à l'amont, la biomasse phytoplanctonique n'est plus que sous le strict contrôle des processus verticaux (principalement la diffusion verticale turbulente) qui animent la colonne d'eau. L'isolement des masses d'eau est en cours, et les processus de succession phytoplanctonique se mettent en place. Au sein de la masse d'eau dessalée, la prépondérance de la logique verticale va déterminer, notamment au travers de la sélection d'espèces, la nature taxinomique de l'assemblage spécifique qui s'y développe (Levasseur et al. 1984).

- 64 jours après un lâcher, les masses d'eau sont clairement identifiées et isolées. La logique advective s'est considérablement estompée, sauf à l'extrême aval de l'estuaire, et les processus verticaux complexes qui prévalent (diffusion verticale turbulente et stratification locale sous l'effet du cycle thermique nyctéméral) définissent le cadre hydrodynamique au sein duquel, pour chacune des masses d'eau, des interactions désormais d'ordre essentiellement biologique vont présider au devenir des successions phytoplanctoniques.

Conclusion

L'expérience statistique décrite montre qu'à partir d'un algorithme statistique puissant, un raisonnement se limitant à l'étude d'un descripteur fortement intégrateur comme la chlorophylle ("living transfer function", Harris 1980a), et de caractéristiques physiques élémentaire (distance à l'embouchure et profondeur), paraît suffisant pour formaliser les discontinuités spatiales observées (assemblages phytoplanctoniques différents structurés par des vecteurs hydrodynamiques différents).

La confrontation des résultats observés en trois situations contrastées d'un même phénomène, tend à suggérer une typologie temporelle qui associe la nature des processus hydrodynamiques impliqués et les processus écologiques "évolutifs" mis en oeuvre.

Au sein de la masse d'eau dessalée, la succession des processus hydrodynamiques et écologiques qui prévalent peut ainsi être synthétisée selon (tab. 4.18) :

	J ₀ juillet	J ₂₀ janvier	J ₆₄ mai
logique hydrodynamique processus contrôle	horizontale advection séquentiel mécanique	horizontale + verticale advection + diffusion début successional mécanique + biologique	verticale diffusion + stratification purement successional biologique

Tab. 4.18: Schéma synthétique des divers processus successifs déterminant le statut hydrodynamique et le devenir écologique des masses d'eau continentale advectées depuis la retenue de Diama dans l'estuaire.

La classification classique "séquence/ succession phytoplanctonique" (Smayda 1980) offre ainsi une perspective intéressante pour interpréter, au travers de la dynamique locale du phytoplancton, la nature des principaux processus impliqués dans la structuration des peuplements : l'advection horizontale d'un peuplement allochtone d'une part, et l'évolution locale d'un peuplement autochtone, d'autre part.

Lorsque les conditions environnementales sont défavorables à l'établissement de circulations intenses (comme c'est le cas en mai), les processus biologiques dominant (croissance, prédation) et vont contrôler fortement la dynamique phytoplanctonique. Mais, durant les périodes où la circulation des masses d'eau est activée (présence de forts gradients de densité), les transports advectifs vont être prépondérants (Huzzey et al. 1990),

d'une part en tant que processus purement dispersif comme en juillet, mais aussi du fait des circulations résiduelles qui contrôlent pour partie la diffusion verticale turbulente et qui sont strictement inféodés à la dynamique horizontale des masses d'eau (LeFèvre 1986). La logique unidimensionnelle verticale classique (Legendre 1981, Legendre et Demers 1984, Demers et al. 1986) reste valide, et va fortement influencer la qualité et la nature du phytoplancton qui se développe, en particulier, par la superposition et l'interaction des processus physiques verticaux qui dominent à court terme. Il nous apparaît toutefois que l'interprétation des interactions entre les divers processus hydrodynamiques, et leur hiérarchisation offre des perspectives attirantes déjà soulignées par de nombreux auteurs travaillant aussi bien à la microéchelle des processus turbulents (Okubo 1988) qu'à l'échelle des écosystèmes lacustres ou littoraux (Therriault et Platt 1981, Therriault et al. 1978, Klein et Steele 1985, Padisák et al. 1988, Millet et Cecchi 1991), ou qu'à l'échelle des fronts côtiers (Lefèvre 1986).

Les processus dispersifs ou agrégatifs tributaires de la présence d'un front sont des phénomènes cycliques et prédictifs, qui, du fait des contrôles marégraphiques et thermiques se produisent avec une périodicité circadienne voire même semi-diurne (Pinckney et Dustan 1990, Simpson et al. 1990). De manière générale, en zone côtière, la variabilité de la chlorophylle paraît de fait contrôlée par des processus qui varient à l'échelle de la semaine ou du mois, ce qui suggère un mécanisme diurne cyclique (Yoder et al. 1987). Une étude complémentaire de la dynamique temporelle des processus physiques à court et moyen terme est ainsi nécessaire pour préciser la hiérarchisation de ces processus, et quantifier les seuils (de durée ou d'intensité) autour desquels ils s'articulent pour conditionner dans le temps, la dynamique discontinue du phytoplancton (Owen 1981, Mackas et al. 1985, Harris 1986, Branch et al. 1987, Millet et Cecchi 1991).

A propos de la dimension transversale ...

L'ensemble des résultats évoqués précédemment a trait à la dynamique bidimensionnelle longitudinale et verticale du fonctionnement de l'estuaire. Les tributaires divers (affluents, lagunes), du fait de leurs particularités morphométriques et de leurs spécificités biologiques sont toutefois susceptibles de notablement influencer sur la dynamique globale de l'écosystème estuarien (e.g. Mann 1988).

On a ainsi montré à l'occasion d'un suivi à court terme d'une journée effectué dans la lagune de Dielenbab (située en rive gauche à l'aval de Saint-Louis, voir annexe 4), que, au

moins temporairement, ce système lagunaire est susceptible d'exporter des phosphates vers l'estuaire. On y a d'autre part observé un assemblage phytoplanctonique qui ne différerait pas qualitativement du peuplement présent dans l'estuaire devant l'exutoire de la lagune, mais qui avait développé des caractéristiques physiologiques particulières. L'évolution des capacités photosynthétiques des algues dans la lagune a notamment été interprétée comme une adaptation au régime lumineux fluctuant que les algues subissent du fait des fortes turbulences induites par le vent (transport vertical, remise en suspension des sédiments, opacification du milieu).

L'existence de ce complexe lagunaire dans la partie sud de l'estuaire, le dédoublement du lit principal du cours d'eau à la hauteur de Saint-Louis ("Petit bras", peu profond qui sépare l'île de Saint-Louis de la langue de Barbarie, et qui est soumis à une forte pollution organique), la présence d'un large platier bordé d'une mangrove relictuelle à l'amont immédiat de Saint-Louis (exutoire de l'affluent Djeuss qui est désormais barré), et, dans la partie amont, la présence de petits marigots en rive droite (voir fig. 1.2), confèrent à l'ensemble de l'estuaire une forte hétérogénéité. Des situations analogues ont été explorées dans le Saloum (Anon. 1982, Cecchi -soumis), dans la Casamance (Pagès et al. 1986), et dans l'estuaire du fleuve (Debenay 1990), dont les résultats ont illustré de multiples différences fonctionnelles, tant au niveau des descripteurs hydroclimatiques que des peuplements benthiques ou planctoniques qui s'y développent.

De la même façon, les irrégularités bathymétriques observées transversalement contribuent à générer une forte variabilité qui, elle aussi, peut notablement affecter la dynamique globale du système (voir à ce propos les travaux de Malone et al. 1986 et Huzzey et al. 1990).

La simple observation, au niveau du pont Faidherbe à Saint-Louis, de la fréquentation quasi-permanente de la rupture bathymétrique qui sépare le chenal du platier par des pêcheurs à l'épervier et par une colonie mixte de guifettes noires (*Chlidonias niger*) et de sternes naines (*Sterna albifrons*) suffit à suggérer que cette zone est le siège d'une intense activité biologique.

Dans la suite de notre étude, cette dimension transversale ne sera cependant pas explorée, et notre focalisation demeurera strictement longitudinale et verticale. La grande diversité de situations présentes dans l'estuaire à faible distance les unes des autres, notamment en regard de leur confinement, et l'anthropisation générale du système, justifieraient toutefois qu'une attention toute particulière soit apportée à cette dimension transversale.

CHAPITRE 5

VARIABILITE A COURT TERME

Introduction

I. Facteurs physiques de l'environnement estuarien. Saison sèche décembre 1989-juin 1990.

Préambule

- I.1. Chronique des apports continentaux.
- I.2. Du signal de marée...
 - I.2.1. Avant-barrage
 - I.2.2. Saison sèche décembre 1989 - juin 1990
- I.3. Influences atmosphériques
 - I.3.1. Les apports thermiques
 - I.3.2. Le vent

Conclusions relatives aux facteurs physiques de l'environnement estuarien.

II. Suivi à court terme des processus hydrodynamiques et des réponses phytoplanctoniques.

II.1. Principe

II.2. Campagne *Anderaa 1*, du 22 au 26/01/1990

II.2.1. Observations hydrologiques

II.2.1.a. Température

II.2.1.b. Salinité

II.2.1.c. Densité

II.2.2. Observations courantologiques

II.2.3. Calcul d'un indice de stratification

II.2.4. Observations hydroclimatiques

II.2.4.a. Sels nutritifs

II.2.4.b. Turbidité

II.2.4.c. Biomasse phytoplanctonique

II.2.4.d. Conclusions relatives aux observations hydroclimatiques

II.2.5. Vers une approche hydrodynamique des processus

II.2.5.a Chronique

II.2.5.b De la diffusion turbulente...

II.2.5.c De l'influence atmosphérique...

II.2.5.d Description typologique

II.2.6. Discussion et conclusion relatives à la campagne *Anderaa 1*

II.3. Campagne *Anderaa2*, du 21 au 25/05/1990

II.3.1. Observations des chroniques hydrologiques

II.3.1.a En surface

II.3.1.b Au fond

II.3.1.c A mi-profondeur

II.3.1.d Des courants de marée...

II.3.1.e La densité : confrontation des séries

II.3.1.f Conclusions relatives à l'observation des chroniques hydrologiques

II.3.2. Observations hydroclimatiques

II.3.2.a Sels nutritifs

II.3.2.b Disque de Secchi et MES

II.3.2.c Biomasse phytoplanctonique

II.3.2.d Peuplement phytoplanctonique

II.3.2.e Conclusions relatives au peuplement phytoplanctonique

II.3.3. Discussion et conclusion relatives à la campagne *Anderaa2*

III. Conclusions relatives aux campagnes à court terme

INTRODUCTION

L'étude de la variabilité saisonnière (chap. III) a montré que l'édification du barrage de Diama se traduit par la superposition au cycle hydrologique annuel d'une variabilité à plus haute fréquence liée aux apports d'eau sporadiques, plus ou moins éphémères et intenses, qui affectent l'ensemble de l'estuaire. Les processus de salinisation de l'estuaire sont donc réinitialisés de manière récurrente. En outre, indépendamment de ces dilutions, ces processus apparaissent également affectés dans leur dynamique comme le montre la disparition de la périodicité semi-mensuelle (liée au rythme marégraphique) qui les caractérisaient avant-barrage.

L'étude des campagnes spatiales (chap. IV) a par ailleurs révélé l'existence d'une spatialisation durable de l'estuaire, avec la juxtaposition de deux zones (amont/aval de Saint-Louis), caractérisées par des statuts hydrodynamiques différents, et qui paraissent conditionner fortement la mise en place de peuplements phytoplanctoniques différenciés.

La récurrence des apports d'eau douce dans l'estuaire, perturbation intense, va de fait affecter considérablement la dynamique phytoplanctonique estuarienne, en générant une succession de logiques hydrologiques qui vont déterminer la répartition spatiale et le statut évolutif des divers peuplements.

A l'aval de Saint-Louis, la dynamique phytoplanctonique demeure en toute saison très fortement influencée par les apports marins (logique advective horizontale rémanente), tandis qu'à l'amont, on constate l'isolement et la salinisation progressifs des masses d'eau d'origine continentale. Stimulées d'abord par les processus turbulents associés au front halin (diffusion par cisaillement à l'interface des masses d'eau où se développent notamment les courants de densité), les masses d'eau confinées à l'amont de Saint-Louis paraissent ensuite principalement animées par une logique purement verticale au travers des influences antagonistes de la stabilisation thermique nyctémérale et de la diffusion turbulente associée au gradient de densité.

L'évolution des peuplements phytoplanctoniques, au sein de la lentille dessalée particulièrement, apparaît ainsi directement tributaire du statut hydrodynamique des masses d'eau, avec, lorsque la logique de front domine, des processus d'ordre *séquentiels* qui se mettent en place (contrôle mécanique ; importation et sélection d'un peuplement allochtone), tandis que les processus d'ordre *successionnels* (contrôle biologique ;

évolution d'un peuplement autochtone) ne se développent que lorsque domine une logique hydrodynamique principalement verticale.

Cette spatialisation biologique à long terme, générée par les apports continentaux, est fortement contrôlée par des processus périodiques, réguliers, agissant à très court terme (cycle marégraphique semi-diurne, périodicité thermique nyctémérale) et qui déterminent la spatialisation hydrodynamique. Ainsi, alors que la *circulation estuarienne* est classiquement définie comme le mouvement *résiduel* des masses d'eau calculé en moyennant les courants observés sur un ou plusieurs cycles de marée complets (Day et al. 1989), leur statut hydrodynamique semble répondre davantage aux sollicitations à haute fréquence qu'impose l'environnement physique.

L'objet de ce chapitre est d'aborder dans le détail les divers processus impliqués, à différentes échelles d'espace et de temps, de manière à proposer une conceptualisation typologique du couplage liant la dynamique phytoplanctonique à la variabilité hydrodynamique. Ce chapitre est construit autour des résultats acquis lors de la deuxième phase d'investigations que nous avons menées dans l'estuaire du fleuve Sénégal (voir chap. II).

L'approche développée au travers des résultats du chapitre IV s'inscrivait dans une logique événementielle et déterministe : chacune des campagnes spatiales longitudinales a suggéré des processus ; la redondance des informations recueillies en chaque occasion (chronique hydrodynamique, hydroclimat, phytoplancton) permet de penser que ces processus ont plus de pérennité que l'échantillonnage "instantané" de chacune des campagnes ne permet de le décrire. Ainsi, la confrontation et la superposition des résultats issus des trois campagnes a permis d'émettre diverses hypothèses quant au fonctionnement de l'écosystème estuarien relatives :

- à la spatialisation à long terme du système sous l'effet des apports continentaux,
- au déterminisme de cette spatialisation et au fonctionnement de chacune des zones,
- au rôle majeur joué par les divers moteurs hydrodynamiques, leur superposition, leurs interactions...

Aussi, dans le présent chapitre s'agira-t-il d'abord de décrire les moteurs hydrodynamiques qui, potentiellement, jouent un rôle dans la structuration des diverses zones de l'estuaire. Dans un second temps, nous présenterons les hypothèses fonctionnelles que suggèrent l'observation des données récoltées à l'occasion de deux

suivis à court terme effectués en un point fixe de l'estuaire durant plusieurs cycles de marée consécutifs. Une généralisation des mécanismes sera ensuite esquissée en relation avec la typologie hydrodynamique que propose le modèle bidimensionnel numérique vertical de propagation de l'onde de marée mis au point par B. Millet (1991). En particulier, l'acquisition de séries temporelles (hebdomadaires) physico-chimiques et biologiques, comparables à des simulations transitoires limitées au cadre d'une période de temps précise, doit permettre, en confrontation aux résultats du modèle, de proposer une globalisation dans l'espace et dans le temps des processus hydrodynamiques et des mécanismes écologiques évoqués.

**I. FACTEURS PHYSIQUES DE L'ENVIRONNEMENT ESTUARIEN. Saison sèche
décembre 1989 - juin 1990.**

Préambule

Les résultats présentés dans les chapitres III et IV ont été obtenus à partir des données récoltées lors de la phase d'échantillonnage exploratoire de l'estuaire du fleuve Sénégal (voir chapitre II). L'examen de la variabilité saisonnière à partir de l'échantillonnage tri-hebdomadaire a révélé l'existence d'une variabilité temporelle à moyen terme qui se superpose au signal saisonnier majeur imposé par la crue. La récurrence des apports continentaux lors des ouvertures sporadiques des vannes du barrage de Diama engendre dans l'estuaire une dynamique écologique complexe et évolutive. L'influence continentale est durable ; la spatialisation de l'estuaire et la sélection puis l'évolution des divers peuplements phytoplanctoniques identifiés sont apparemment très fortement contrôlées par l'intervention de contraintes physiques - hydrologiques - diverses s'exprimant à court pas de temps.

L'ensemble de ces résultats nous a amené, dans le cadre des contraintes géopolitiques et des opportunités scientifiques mentionnées au chapitre II, à mettre en place un échantillonnage "intensif" du système estuarien qui s'est développé durant la saison sèche de décembre 1989 à juin 1990.

Nous avons représenté l'évolution de la cote du lac de retenue de Diama (fig. 5.1) et de la salinité de surface à Saint-Louis (fig 5.2) en 1989 et 1990 dans l'objectif de positionner cette période d'échantillonnage (en trait plein sur les figures) dans la chronique hydrologique saisonnière.

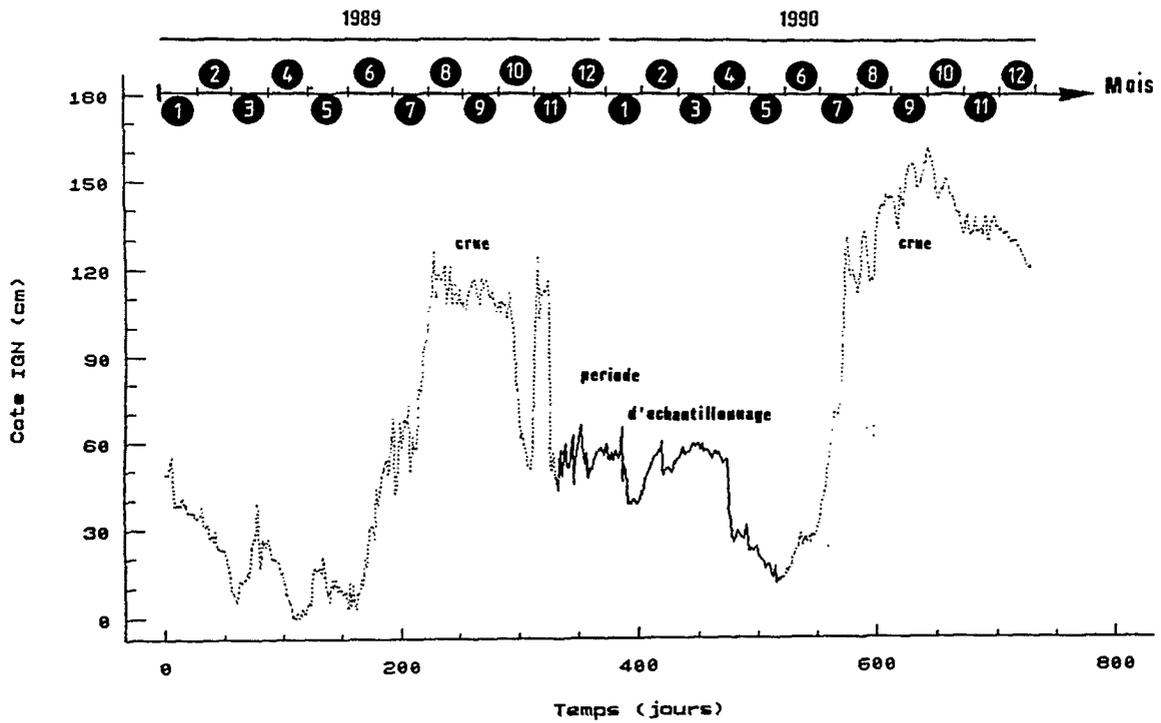


Fig. 5.1 : Evolution de la cote du lac de retenue de Diama en 1989 et 1990 (le trait plein représente la période d'échantillonnage, du 27-11-1989 au 04-06-1990).

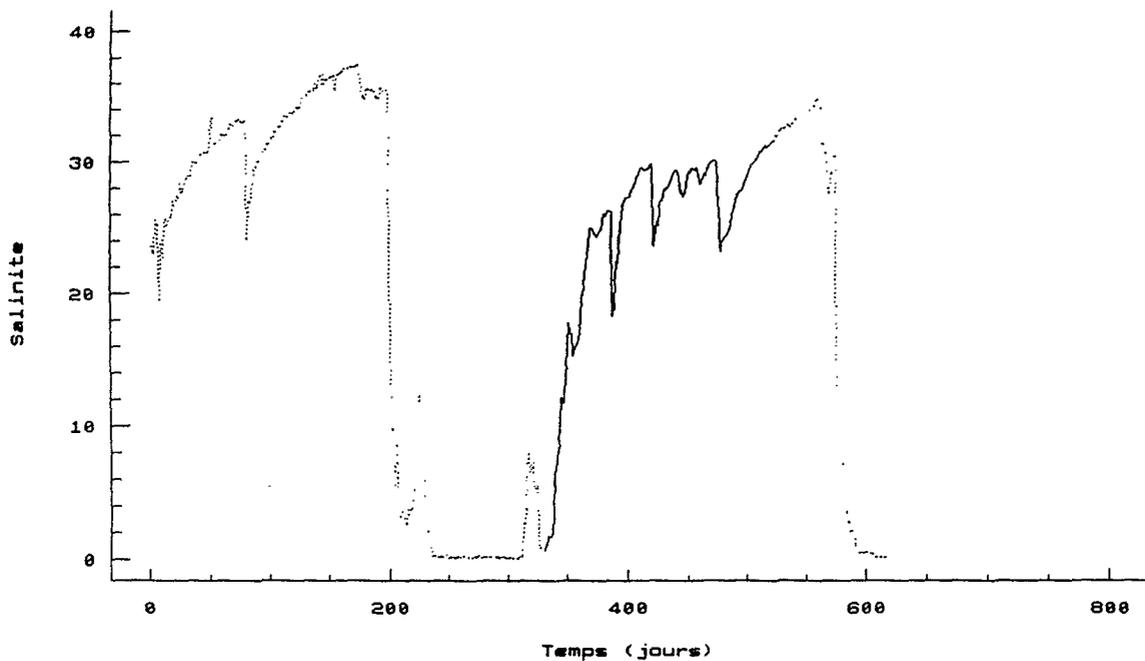


Fig. 5.2 : Evolution de la salinité de surface dans l'estuaire à Saint-Louis en 1989 et 1990 (le trait plein représente la période d'échantillonnage, du 27-11-1989 au 04-06-1990).

L'échantillonnage a débuté peu après l'arrivée d'une onde de crue tardive en novembre (J310-J330) qui a été immédiatement évacuée dans l'estuaire, occasionnant ainsi une réinitialisation totale du processus de salinisation de l'estuaire. Puis, dès la fin du mois de novembre 1989 (début du trait plein sur les figures), la cote du plan d'eau a été maintenue basse au moyen d'un certain nombre d'épisodes hydrologiques qui apparaissent clairement sur la figure 5.2, chaque lâcher important ayant en effet engendré une nette dessalure des eaux estuariennes. Les échantillonnages ont cessé au début du mois de juin 1990 (arrêt du trait plein sur les figures), alors que la cote à Diama est marquée par une croissance monotone (fig. 5.1). Aucune dessalure n'est venue ensuite perturber la dynamique estuarienne jusqu'à l'arrivée de l'onde de crue du cycle hydrologique de 1990.

L'ensemble de l'échantillonnage s'est donc déroulé durant un "inter-crue", le maintien artificiel de la cote du lac par l'évacuation vers l'aval de grosses quantités d'eau douce ayant engendré de nombreuses perturbations dans la dynamique hydrologique - et, conséquemment, écologique - de l'estuaire.

Rappelons que les prospections effectuées se sont déroulées à plusieurs échelles de résolution :

- à l'échelle de l'estuaire dans son ensemble et à long terme, avec l'échantillonnage hebdomadaire des caractéristiques de la colonne d'eau en trois stations caractéristiques : à Diama (extrême amont), où l'influence continentale est très prononcée, à Gandiole (extrême aval), où l'influence marine est dominante, et à Saint-Louis (station intermédiaire) ; 28 campagnes ont été réalisées.

- localement et à court pas de temps avec le suivi en deux situations "typologiques" de l'évolution temporelle des caractéristiques de la colonne d'eau durant plusieurs cycles de marée consécutifs : immédiatement après un lâcher d'eau douce dans l'estuaire, d'une part, et plusieurs semaines après une crue artificielle, d'autre part.

L'objectif des campagnes à court terme, durant lesquelles trois courantomètres enregistreurs Anderaa ont été mouillés simultanément à nos investigations et pendant toute la durée de l'échantillonnage, est de décrire, localement et en deux situations hydrologiques typiques, l'impact des fluctuations environnementales à court terme sur les caractéristiques des masses d'eau. Les processus écologiques et hydrodynamiques identifiés seront ensuite généralisés et globalisés, à l'échelle de l'estuaire entier, au moyen des résultats révélés par l'échantillonnage hebdomadaire.

La problématique sous-jacente concerne l'analyse du couplage entre l'hydrodynamique des masses d'eau et l'écologie phytoplanctonique. Les produits attendus en sont une description des processus qui interviennent et leur globalisation spatio-temporelle, au moyen notamment de la confrontation de nos observations aux résultats du modèle numérique bidimensionnel vertical de propagation de l'onde de marée élaboré par B. Millet.

L'exploitation des données récoltées lors de ces différentes phases d'investigation nous a amené à reconsidérer dans le détail les caractéristiques, i.e. le spectre de variabilité, des diverses fonctions de forçage de l'hydrodynamique estuarienne, notamment quant à leurs fluctuations à court terme. Nous décrivons donc dans la première partie de ce chapitre les particularités des divers signaux physiques (apports continentaux, marée, vent, cycle thermique) susceptibles de notablement influencer sur le régime hydrodynamique des masses d'eau durant la saison sèche de décembre 1989 à juin 1990.

I.1. CHRONIQUE DES APPORTS CONTINENTAUX.

La chronique des apports continentaux dans l'estuaire constitue le "fond" hydrologique - la trame - qui a animé les fluctuations de l'environnement physique estuarien, et l'évolution de la cote du lac de retenue à l'amont du barrage rend compte des multiples événements qui se sont succédés.

Observations

Nous avons représenté sur la figure 5.3 (qui reprend la courbe en trait plein de la figure 5.1) la limnigraphie telle que les techniciens du barrage l'ont relevée tous les matins, ainsi que les principaux mouvements des vannes ayant occasionné des apports d'eau douce dans l'estuaire.

Du fait de l'imprécision des lectures les jours de grand vent (vagues), de l'étalement des eaux lorsque le vent retombe, des écarts constatés entre lecteurs différents, etc..., des variations de cote d'une dizaine de centimètres peuvent apparaître sur le limnigramme sans qu'il y ait eu simultanément de manipulations des vannes du barrage (Albergel, comm. pers.). De la même façon, des exercices de fonctionnement des écluses qui permettent le franchissement du barrage par d'hypothétiques bateaux ont eu lieu tous les vendredis, engendrant une décote de quelques centimètres, sans apport significatif dans l'estuaire (M. Loom, technicien à Diama, comm. pers.).

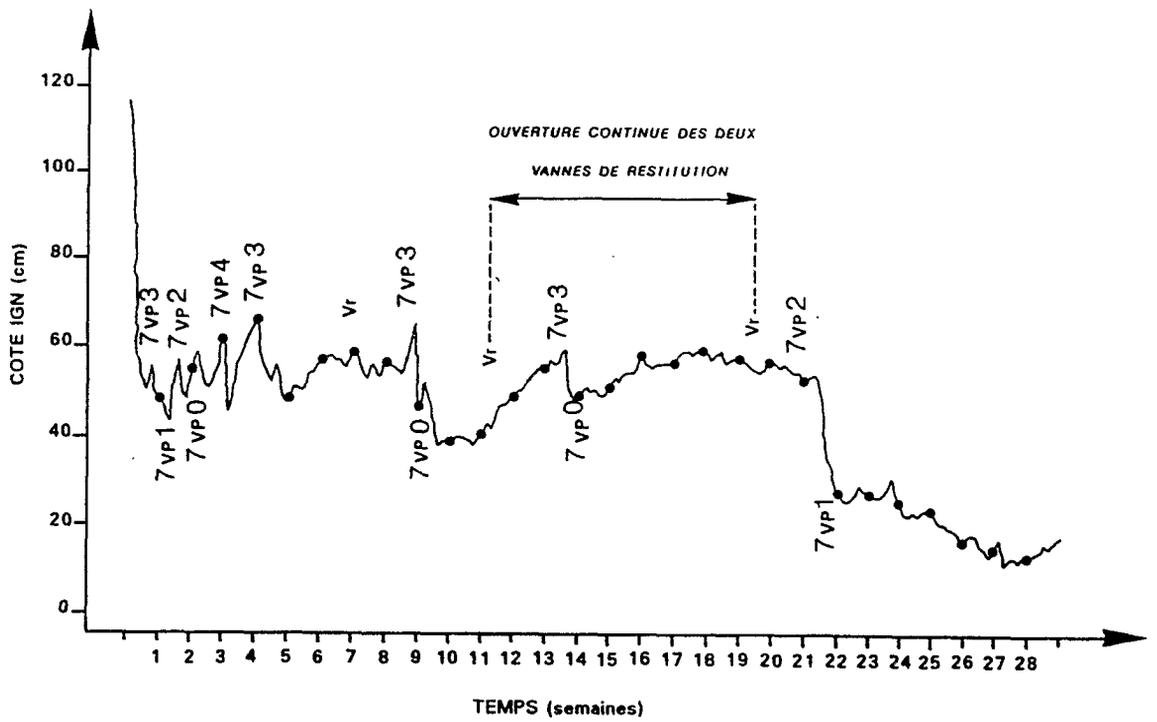


Fig. 5.3 : Evolution de la cote du lac de retenue de Diama durant la période d'échantillonnage, du 27-11-1989 au 04-06-1990 (*"7VPi"* correspond à la manipulation des sept vannes principales, tandis que *"Vr"* correspond à l'ouverture des vannes de restitution de l'ouvrage. Chaque cercle correspond à un lundi, jour de l'échantillonnage hebdomadaire).

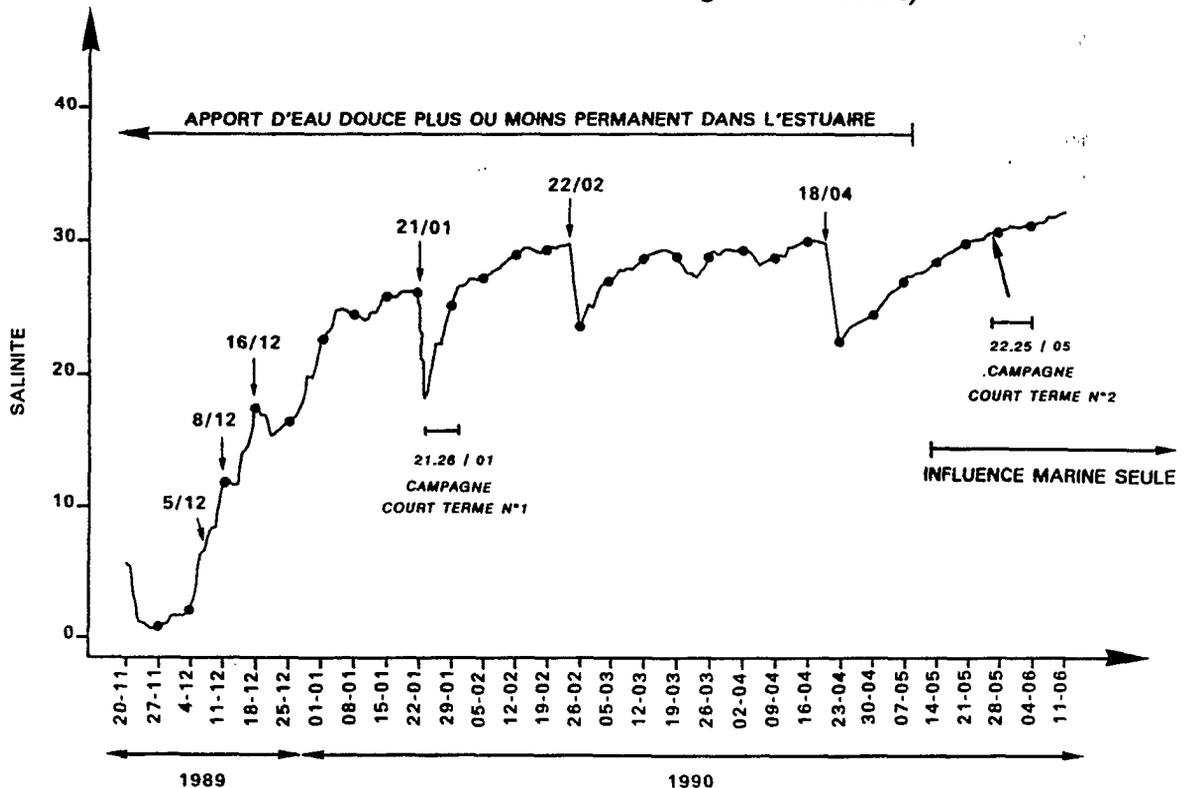


Fig. 5.4 : Evolution de la salinité de surface dans l'estuaire à Saint-Louis durant la période d'échantillonnage, du 27-11-1989 au 04-06-1990 (les dates correspondent aux lâchers les plus significatifs ; nous avons en outre indiqué les deux périodes d'immersion des courantomètres enregistrateurs et de suivi à court terme des caractéristiques locales -à Saint-Louis- de la colonne d'eau).

La chronique est caractérisée par l'existence de deux types de lâchers d'eau lacustre dans l'estuaire :

- d'une part, l'ouverture des vannes principales (notée "7VPI" sur la figure) qui a engendré l'évacuation de gros volumes dans l'estuaire : plusieurs centaines de milliers ou millions de m^3). Les gestionnaires de Diama avaient en effet pour instruction de maintenir la cote du lac inférieure à 50 cm pour éviter l'inondation des terrains situés en rive droite du lac (Mauritanie) où une digue destinée à contenir le plan d'eau était en cours d'édification. Les apports permanents d'eau douce en provenance de l'amont (lâchers de contre-saison de Manantali) justifient les surcotes observées qui ont nécessité l'ouverture sporadique des vannes.

- d'autre part, la manipulation des vannes "de restitution" de l'ouvrage (notées Vr sur la figure) qui sont deux petites ouvertures positionnées sur les bords externes des deux vannes extrêmes (vannes 1 et 7) de la partie mobile du barrage et qui assurent un débit de l'ordre d'une quinzaine de $m^3.s^{-1}$ chacune.

Sur l'ensemble de la série, deux périodes successives sont observées:

1. *du 27-11 au 07-05-1990* : on constate l'alternance d'ouvertures et de fermetures des vannes principales qui ont engendré plusieurs "gros" lâchers du type de ceux dont nous avons documenté les effets dans le chapitre précédent. Les vannes de restitution sont par ailleurs restées ouvertes de manière prolongée, notamment du 12-02 au 16-04. La figure 5.4, qui détaille la série des salinités journalières de surface dans l'estuaire à Saint-Louis durant la période d'échantillonnage (en trait plein sur la figure 5.2) illustre de manière heuristique l'impact de ces lâchers successifs et permet de distinguer les épisodes hydrologiques ayant le plus influencé l'hydroclimat estuarien :

- jusqu'au 16/12 : les vannes du barrage ont été ouvertes a plusieurs reprises sans toutefois empêcher complètement la salinisation de l'estuaire.

- du 16/12 au 18/04 : quatre "gros" lâchers dont l'impact est manifeste avec de brusques et importantes dessalures identifiées à Saint-Louis (fig. 5.4).

Durant cette première période, l'influence continentale aura été majeure en regard des conditions prévalantes dans l'estuaire avant la mise en service du barrage de Diama puisqu'alors, durant toute la saison sèche, les apports continentaux étaient nuls et l'estuaire se concentrait progressivement en sel jusqu'à tendre vers un pôle légèrement évaporitique (voir chapitre III, paragraphe 2).

2. après le 07-05-1990 : Il n'y a plus eu de manipulation des vannes principales et de restitution et, sous réserve de l'influence continentale relictuelle associée au dernier lâcher d'importance (18-04), l'estuaire n'était plus soumis qu'à l'influence marine au travers du jeu périodique des marées (voir fig. 5.4).

Discussion

Sur l'ensemble de la période, l'écart maximum séparant deux lâchers consécutifs à partir des vannes principales est de 55 jours (du 22/02 au 18/04). La campagne spatiale de mai 1989, conduite 64 jours après un lâcher (chap. 4, parag. II.4) nous a montré qu'un tel délai est insuffisant pour que l'influence continentale soit totalement estompée. En particulier, durant toute la saison sèche considérée ici, il est probable que l'on pourra toujours identifier une influence continentale plus ou moins prononcée à l'amont de Saint-Louis.

Jusqu'au 16 décembre, l'occurrence de lâchers à une fréquence quasi-hebdomadaire suggère le maintien d'une logique hydrologique déterminée par la rémanence d'un système de front qu'entretient la confrontation des eaux estuariennes et des eaux fluviales. La logique écologique dominante sera vraisemblablement d'ordre séquentiel, avec le contrôle principalement mécanique de la répartition et du devenir des peuplements planctoniques.

Du 16 décembre au 20 janvier, puis du 20 janvier au 22 février, le délai séparant les lâchers successifs à partir des vannes principales (de l'ordre d'un mois) paraît suffisant pour que se développe une réelle spatialisation de l'estuaire si l'on se réfère aux résultats évoqués au chapitre précédent. Nous avons en effet observé en janvier 1989 que vingt jours après un lâcher, le statut hydrodynamique des masses d'eau différait à l'aval et à l'amont de Saint-Louis, en permettant la mise en place de logiques écologiques sensiblement différentes. Trente jours après un lâcher d'importance, sous réserve de l'influence des écoulements par les vannes de restitution (que nous n'avons pas évoqué au chapitre précédent), le contrôle des dynamiques phytoplanctoniques ne sera vraisemblablement plus strictement mécanique, avec la mise en place de réels processus successionnels.

Enfin, du 22 février au 18 avril, puis du 18 avril au 4 juin, les délais paraissent suffisants pour que les processus successionnels se développent en autorisant la mise en place de peuplements spécifiques et différenciés de part et d'autre de Saint-Louis.

L'échantillonnage hebdomadaire réalisé durant l'ensemble de cette période (voir fig. 5.3 et 5.4) a permis l'acquisition d'informations redondantes sur les phénomènes associés à ces perturbations, phénomènes qui se sont plus ou moins développés suivant le délai séparant deux lâchers consécutifs (voir fig. 5.21).

En outre, les campagnes à court terme conduites en deux occasions (voir fig. 5.4) ont permis d'approcher dans le détail les processus associés à ces perturbations, durant plusieurs jours immédiatement consécutifs à un lâcher (janvier 1990) et environ cinq semaines après (mai 1990).

1.2. DU SIGNAL DE MAREE...

Préambule

La circulation estuarienne peut être définie comme le mouvement résiduel des masses d'eau, ce qui sous-entend que les phénomènes, périodiques ou non, agissant à court terme sont alors moyennés. Du fait du continuum temporel des processus divers qui interviennent, il n'est toutefois pas toujours aisé de sélectionner le pas de temps sur lequel les moyennes sont faites. Le plus souvent, comme le rythme hydrodynamique estuarien est forcé par la périodicité marégraphique, la circulation estuarienne est calculée comme le mouvement résiduel des masses d'eau après que les courants aient été moyennés sur un ou plusieurs cycles de marée complets. La circulation, composante advective de la marée, ne correspond alors pas à une mesure instantanée, mais représente une quantité calculée après des séries de mesures conduites sur des pas de temps généralement longs.

A l'échelle infra-journalière, l'influence de la marée se manifeste au travers des phases périodiques de flot et de jusant et des courants oscillants complexes qui leur sont associés. La marée est ainsi fréquemment la principale source d'énergie pour les mouvements verticaux dans de nombreux systèmes côtiers : la dissipation de l'énergie associée à la propagation de l'onde de marée érode la stabilité de la colonne d'eau résultant de la stratification d'origine thermique ou liée à un écoulement d'eau douce, en provoquant la diffusion verticale turbulente des eaux profondes à travers la pycnocline.

La fréquence de ces changements est dépendante de l'importance relative des diverses harmoniques du régime local de la marée. L'alternance de stabilisation/déstabilisation de la colonne d'eau comme paramètre structurant la dynamique planctonique est un paradigme ancien (Riley 1965), et, concernant les effets de la marée sur les peuplements phytoplanctoniques, la plupart des nombreux travaux réalisés se sont focalisés sur les composantes semi-diurnes et semi-mensuelles du régime des marées (voir Demers et al. 1986).

Tab. 5.1 : Effet de la marée sur le phytoplancton, d'après Demers et al. (1986). Les auteurs précisent que l'ensemble des réponses phytoplanctoniques évoquées est documenté dans la littérature.

TIDAL MIXING	PROXIMAL AGENTS	PHYTOPLANKTON RESPONSES
1. No tidal mixing	Light stable on M_2 and MS_f Nutrients available only through regeneration; nutrients can become limiting	Photoinhibition near the surface Biomass vertically stratified (subsurface or deep chlorophyll maximum) Dominance of large diatoms and dinoflagellates
2. Dissipation of the M_2 tide: alternation of stability and moderate vertical mixing	Alternating periods of stable and varying light intensity on a 12.4-h cycle Pulses of nutrients on a 12.4-h	M_2 cycles in P_{max}^B , μ and chlorophyll/cell ^{pot} M_2 cycles in P_{max}^B and α High new production Selection for small-sized diatoms, with high V_{max}
3. Dissipation of the M_2 tide: continuous intense vertical mixing	Rapidly changing light environment (no M_2 cycles) Nutrients continuously replenished	P_{max} responds to the average light intensity: circadian periodicity only Selection for small-sized diatoms, with low K_s
4. MS_f modulation of (2): MS_f changes in the relative importance (duration and intensity) of stable vs. mixed conditions	Spring tides: light and nutrients as in (3) Neap tides: light and nutrients as in (2)	Spring tides: phytoplankton responses as in (3) Neap tides: phytoplankton responses as in (2)
5. MS_f modulation of (3): MS_f changes in the depth of the mixed layer	MS_f variations of the average light intensity in the mixed layer MS_f variations of nutrient levels in the mixed layer	MS_f variations in P_{max}^B , chlorophyll/cell, and primary production MS_f variations in the amplitude of the circadian cycles MS_f cycles in chlorophyll, number of cells, and new primary production

A la périodicité semi-diurne ont été fréquemment reliées des modulations (endogènes) des capacités physiologiques des algues destinées à adapter les cellules aux fluctuations à court terme de leur environnement (apports de nutriments, temps de résidence dans la zone euphotique,...), tandis que le rythme semi-mensuel a été le plus souvent relié à des phénomènes advectifs, avec l'intervention de peuplements différents - spatialement juxtaposés - qui justifient les fluctuations observées des caractéristiques biologiques du plancton (voir tab. 5.1).

Ces faits, classiques désormais, nous ont conduit, en préalable à l'analyse des relations liant la dynamique hydrologique à la dynamique écologique de l'estuaire, à présenter les traits les plus marquants du signal de marée enregistré dans l'estuaire du fleuve Sénégal durant la saison sèche décembre 1989- mai 1990.

Dans la partie estuarienne du fleuve, l'onde de marée semi-diurne qui se propage devant l'embouchure donne naissance à une onde dérivée qui remonte vers l'amont jusqu'au barrage de Diama. Cette marée fluviale est un phénomène hydraulique plus complexe que la marée océanique car le débit des écoulements d'eau douce, la pente et la forme du lit du cours d'eau interviennent.

I.2.1. Avant-barrage

Lors de la propagation vers l'amont, les caractéristiques du signal de marée évoluent sensiblement avec notamment une augmentation significative de sa vitesse de propagation et un net amortissement de son amplitude. L'amplitude est en effet proportionnelle à la racine carrée de l'énergie que possède l'onde de marée, énergie qui diminue par frottement lors de sa translation vers l'amont.

A l'embouchure, l'amplitude moyenne est de 1,15m pour les marées de vives-eaux et de 0,55m pour les marées de mortes-eaux, et, selon Rochette (1964, 1974), durant l'étiage (écoulements faibles ou nuls), la réduction d'amplitude est maximale entre l'océan et Gandiole (environ 33% pour les marées moyennes de vives-eaux et 20% pour les marées moyennes de mortes-eaux, l'écart se justifiant par les fortes pertes de charges qui se produisent au niveau de la barre). Cette réduction d'amplitude est plus faible entre Gandiole et Saint-Louis, et s'atténue encore à l'amont de Saint-Louis.

La diminution de la section du fleuve (670m² en aval de Saint-Louis, 360m² en amont) est en outre responsable d'une nette augmentation de la vitesse de propagation de l'onde de marée (tab. 5.2).

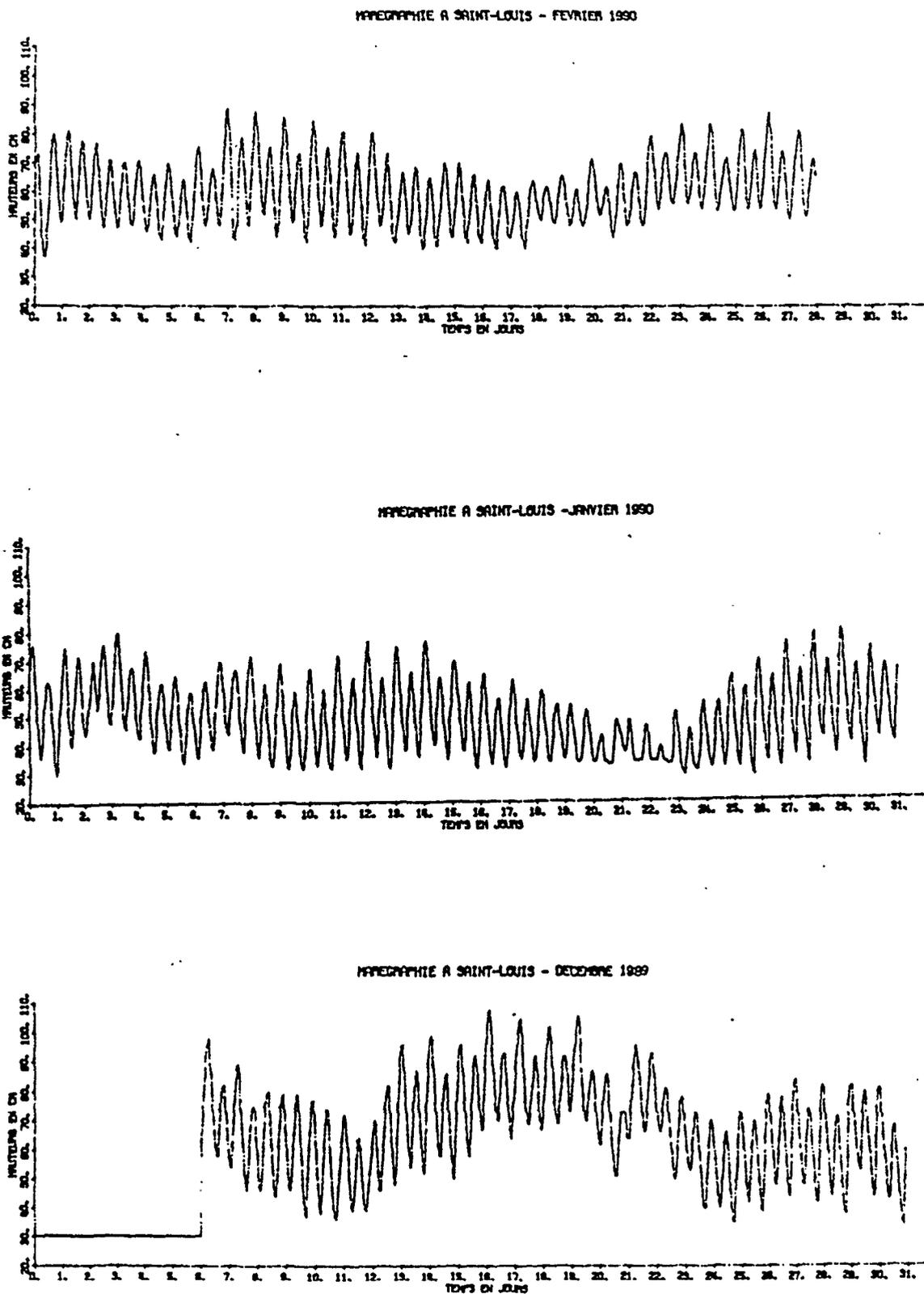
station	pK	temps de propagation		vitesses partielles de propagation(m.s ⁻¹)	
		marée haute	marée basse	marée haute	marée basse
Gandiole	2,5	20'	25'	2,1	1,7
S ^t Louis	18	1 ^h 35	1 ^h 45	3,4	3,2
Diama	51	3 ^h 05	3 ^h 20	6,1	5,8

Tab. 5.2: Temps de propagation de la marée (avant barrage) comptés à partir de l'embouchure (tiré de Rochette 1974).

La vitesse de propagation de l'onde de marée (qui n'est pas la vitesse des courants de marée) est maximale à marée haute et minimale à marée basse. Cette variation du temps de propagation s'explique par le fait que l'onde de marée, en se déformant lors de sa progression vers l'amont, entraîne un accroissement sensible de la durée du jusant par rapport à celle du flot ; ce phénomène est encore plus sensible quand les écoulements d'eau douce sont non-nuls. Avant-barrage, on observait que la prépondérance du jusant sur le flot augmentait avec la diminution de l'amplitude de la marée jusqu'à un point variable en position suivant le débit fluvial, en amont duquel ne subsistaient que des jusants variables suivant l'heure de la marée. Cette dissymétrie du cycle marégraphique est parfois marquée par une nette périodicité semi-mensuelle, avec un écart accentué durant les marées de vives-eaux.

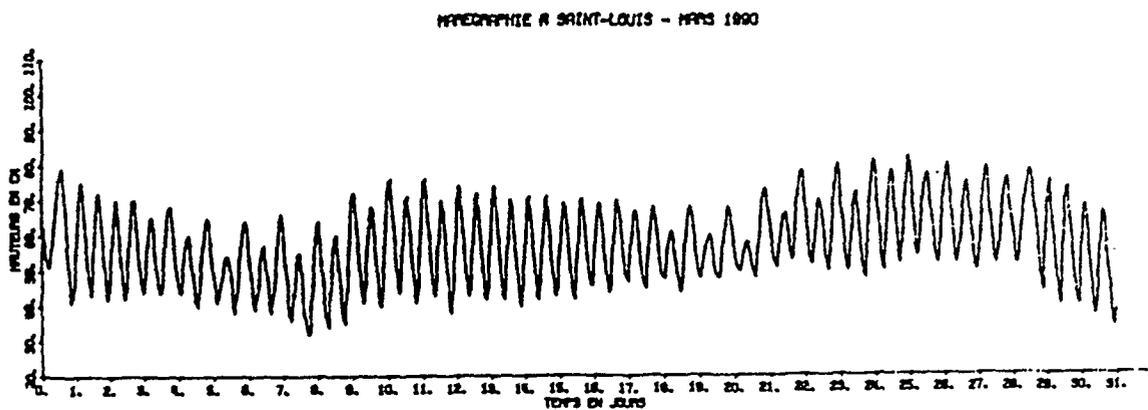
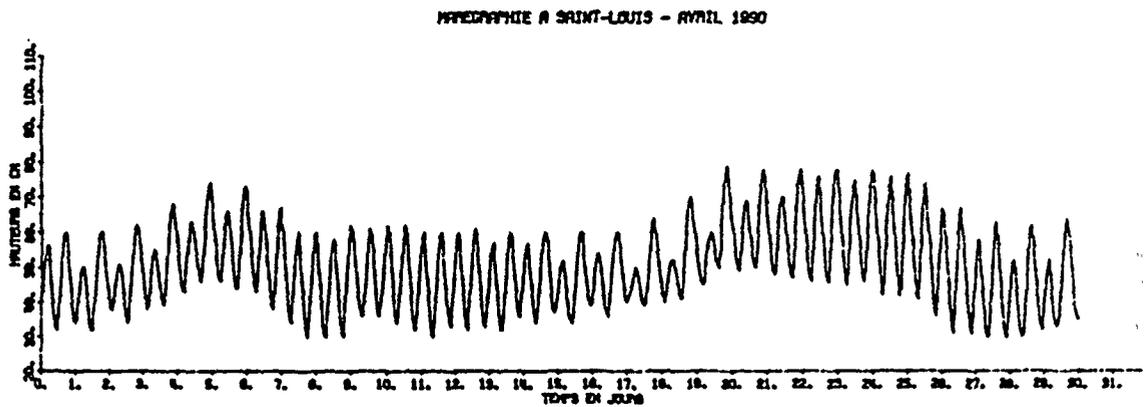
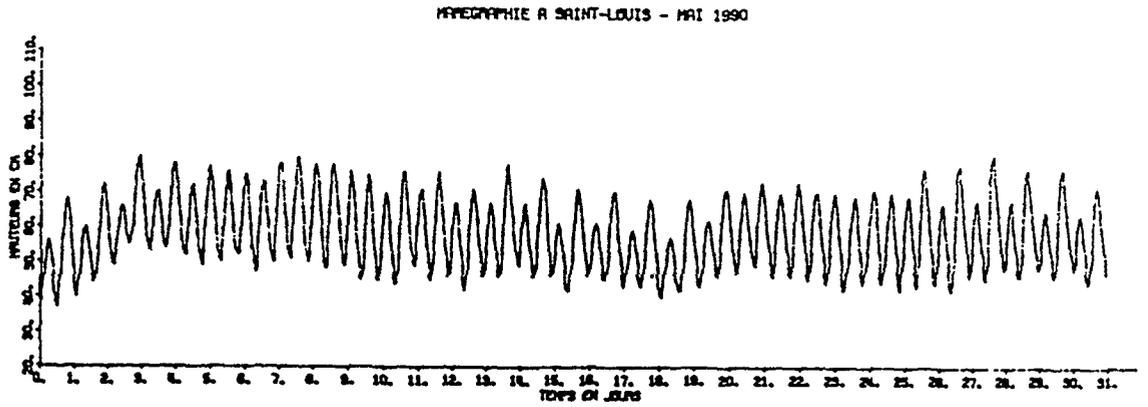
A l'échelle journalière, l'influence de la marée se manifeste au travers de la mobilisation des masses d'eau à haute fréquence, périodicité semi-diurne, qui se traduit par une excursion à courte distance. La marée se manifeste également par la projection à longue distance et à l'échelle de plusieurs jours d'une masse d'eau profonde de façon hétérogène et cisailée. Rochette (1964, 1974) notait déjà l'existence quasi-permanente durant l'étiage d'une progression résiduelle par le fond au travers de courants qui demeuraient dirigés vers l'amont. La progression de ces courants de densité, intégration des oscillations semi-diurnes sur un grand nombre de cycles consécutifs, est liée aux échanges qui se produisent à l'interface du front salé. Il s'agit d'une véritable composante advective, avec la propagation vers l'amont d'eaux d'origines marines qui vont tendre progressivement à réduire l'importance relative de la masse d'eau dessalée. Dans les conditions hydrologiques qui prévalent désormais, ce type de circulation interviendra de façon régulière.

Fig. 5.5 : Marégrammes dans l'estuaire à Saint-Louis en décembre 1989 et de janvier à mai 1990. (Il s'agit en réalité des séries chronologiques horaires des enregistrements initiaux).



variabilité à court terme

Fig. 5.5 : Marégrammes dans l'estuaire à Saint-Louis en décembre 1989 et de janvier à mai 1990. (suite).



variabilité à court terme

I.2.2 Saison sèche décembre 1989- mai 1990

Nous décrivons la marée fluviale au travers des enregistrements effectués dans l'estuaire à Saint-Louis (voir fig. 1.2). Le marégramme des six mois considérés, enregistrement en continu des variations de niveau obtenu par l'intermédiaire d'un marégraphe à plume, a été transformé en série chronologique horaire par saisie manuelle (effectuée par B. Millet).

La superposition des diverses ondes produit le battement que l'on observe sur la figure 5.5. Pour l'analyse de ce signal, divers indices (voir fig. 5.6) ont été calculés sur une base journalière suivant les indications de Hayward et al. (1986):

- niveau moyen : pour chaque jour, le niveau moyen journalier est calculé en sommant les deux hauteurs de marées hautes consécutives et les deux hauteurs de marées basses, puis en divisant par quatre. Lorsque nécessaire, les valeurs provenant du jour immédiatement précédent ou immédiatement suivant ont été utilisées pour couvrir deux cycles complets.

- amplitudes extrêmes : La hauteur maximale observée (la plus élevée des deux hauteurs de marée haute) et la hauteur minimale observée (la plus faible des deux hauteurs de marée basse) sont retenues ; leur différence produit l'amplitude maximale journalière tandis que la différence des deux hauteurs restantes produit l'amplitude minimale journalière. En l'absence d'inégalité diurne, ces deux valeurs sont identiques.

- marnage moyen : la différence entre la moyenne des deux hauteurs de marée hautes consécutives et la moyenne des deux hauteurs de marée basse produit l'écart moyen journalier.

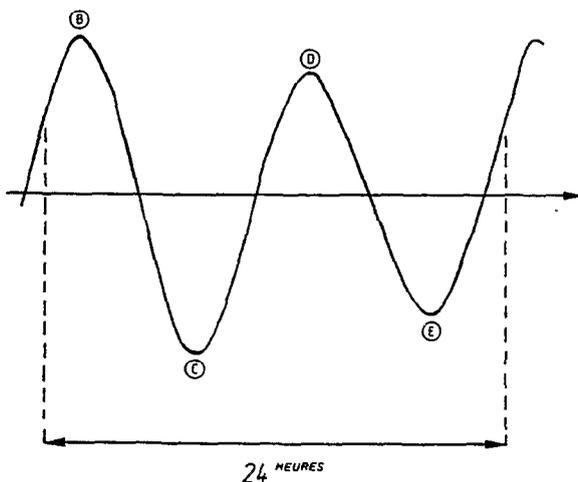


Fig. 5.6 : Calcul des indices marégraphiques journaliers. Cas typologique où les deux cycles successifs sont parfaitement calés sur 24 heures.

Avec :

B : marée haute maximale

C : marée basse minimale

D : marée haute minimale

E : marée basse maximale

On calcule :

$A = (B + C + D + E) / 4$: niveau moyen journalier,

$X = (B - C)$: amplitude maximale,

$Y = (E - D)$: amplitude minimale,

$Z = \{(B + D) - (C + E)\} / 2$: marnage moyen.

Niveau moyen journalier

Nous avons représenté (fig. 5.7) les fluctuations du niveau moyen journalier dans l'estuaire. La figure représente en réalité les variations autour du niveau moyen sur la période après ajustement d'une régression linéaire destinée à éroder la tendance de la série ($\tau_{Kendall} = -0,075, p > 0,05$).

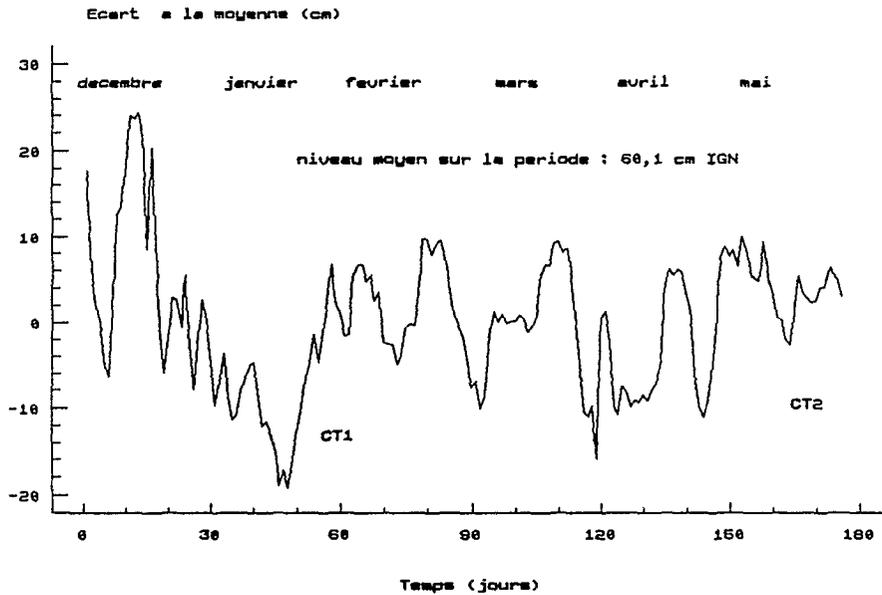


Fig. 5.7 : Fluctuations du niveau moyen journalier dans l'estuaire à Saint-Louis de décembre 1989 à mai 1990. CT1 et CT2 représentent les dates des campagnes de suivi à court terme : CT1, J47 à J51, soit du 22 au 26/01/1990 et CT2, J 166 à J170, soit du 21 au 25/05/1990.

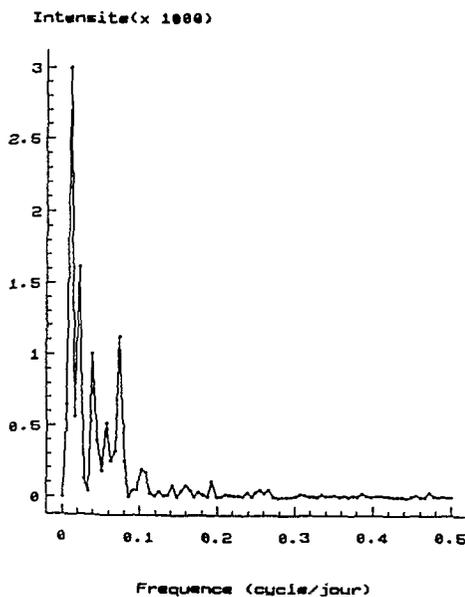


Fig. 5.8 : Périodogramme associé à la série des niveaux moyens journaliers (voir tableau 5.3).

Les variations observées rendent compte des fluctuations de basse fréquence du signal de marée et de l'influence de diverses composantes n'ayant pas de cause astrale directe. Le périodogramme associé à la série (fig. 5.8) est caractérisé par l'émergence de nombreux pics, dont les principaux sont repris dans le tableau 5.3.

La seule valeur évocatrice, $T = 13,54$ j, se rapproche de la période de l'onde de marée lunaire principale ($T = 13,66$ j, dans Picaut 1984). Les autres pics sont à relier, notamment les basses fréquences, à des oscillations à long terme déjà évoquées par Rébert (1974). Le niveau moyen de l'océan, qui influe directement sur le niveau de la ligne d'eau dans le fleuve, est de fait soumis à de multiples interactions qui agissent à court terme comme à l'échelle saisonnière (Childers et al., 1990). Signalons notamment la propagation d'ondes océaniques internes de basse fréquence et l'effet des fluctuations barométriques : les variations de la pression atmosphérique peuvent en effet entraîner des levées d'eau à grande échelle dues au simple effet de la pression atmosphérique (effet de "seiche" pour les limnologues, voir Hutchinson 1957). En milieu océanique, la différence de pression entre zones de hautes et basses pressions s'équilibre de manière hydrostatique, et, selon Lehnardt (1991), une dépression atmosphérique de 1 mbar est susceptible d'engendrer une surélévation de 1 cm du niveau marin. Une dépression d'intensité moyenne pouvant couramment atteindre 10 mbar, la levée d'eau (océanique) correspondante peut-être de l'ordre de 10 cm. On remarque (fig. 5.7) que la plupart des variations supérieures à la moyenne sont de cet ordre de grandeur.

Les variations du niveau moyen à l'embouchure, en se propageant dans l'estuaire, donnent naissance à un écoulement qui se superpose à l'écoulement observé à l'amont (lors des lâchers). Ce débit complémentaire est loin d'être négligeable, puisque, selon Rochette (1974), une baisse de niveau de 1 cm/jour détermine l'écoulement d'environ $22 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à l'embouchure.

Fréquence $F \text{ (j}^{-1}\text{)}$	Période $T \text{ (j)}$
0,0114	88,03
0,0227	44,99
0,0397	25,14
0,0568	17,60
0,0739	13,54

Tab. 5.3 : Périodes des principaux signaux de fortes intensités associés au périodogramme de la série des niveaux moyens journaliers.

Les fluctuations de niveau des eaux côtières constituent classiquement un important contrôle hydrologique des processus qui se développent en milieu estuarien (Childers et al. 1990). Dans le fleuve Sénégal, Rochette (1964, 1974), puis Gac et al. (1986a) ont ainsi mis en exergue le rôle déterminant de ce paramètre sur la dynamique - et la vigueur - de l'intrusion saline. Les fluctuations observées interviennent en effet directement sur les volumes mis en jeu, et donc vraisemblablement sur l'intensité des échanges, d'autant plus désormais que l'estuaire est barré.

Une augmentation du volume estuarien s'accompagne d'une augmentation des surfaces en eau, notamment au niveau des lagunes tributaires du cours principal, avec potentiellement un effet non négligeable sur de nombreux processus (voir par exemple Childers et Day 1990). Pagès (1991) a ainsi montré qu'en Casamance, une élévation du niveau moyen des eaux s'accompagne - paradoxalement - d'une diminution sensible de la profondeur moyenne à l'échelle de l'ensemble du système du fait de la mise en eau de très vastes surfaces recouvertes de fines lames d'eau. Cette nette augmentation des surfaces immergées influe directement sur les pertes par évaporation, et donc directement sur la sursalure des eaux observées dans ce système. Les surfaces concernées dans l'estuaire du fleuve Sénégal sont toutefois beaucoup moins importantes qu'en Casamance - la plupart des communications entre lagunes étant désormais barrées - et il est vraisemblable qu'un tel effet sur la salinisation des eaux sera moins important.

Nous avons en outre positionné sur la série des niveaux moyens les dates des campagnes de suivi à court terme des caractéristiques de la colonne d'eau, campagnes durant lesquelles ont été immergés des courantomètres enregistreurs. On observe en particulier que la première campagne (CT1, fig. 5.7) s'est déroulée au moment d'une forte baisse du niveau moyen journalier, avec une forte incidence sur la propagation de la marée dans l'estuaire (voir parag. II.2 de ce chapitre). La seconde campagne s'est déroulée alors que le niveau moyen journalier était proche de la moyenne saisonnière.

Périodicité semi-mensuelle

La série des indices journaliers calculés à partir de la moyenne des amplitudes de deux cycles consécutifs (Z , voir fig. 5.6) représente les fluctuations du marnage moyen journalier. Après stabilisation (extraction de la tendance ($\tau_{Kendall} = 0,243$, $p > 0,05$) par ajustement d'une régression linéaire simple, $Z = 30,29 - 0,036 \cdot t$), la série (fig. 5.9) rend compte des oscillations à moyenne fréquence régulières qui se superposent aux fluctuations du niveau moyen journalier. Le périodogramme associé (fig. 5.10) met en exergue un pic de très forte amplitude pour une période de 14,67j qui correspond au terme

semi-mensuel de l'onde de marée luni-solaire (Picaut 1984). Cet auteur observe en effet (dans le Golfe de Guinée) que ce sont les interactions non linéaires entre les ondes semi-diurnes lunaires et solaires qui forcent un signal à une telle période. L'alternance des marées de vives-eaux et de mortes-eaux générées par ces oscillations est en phase avec la lune (Lehnhardt 1991).

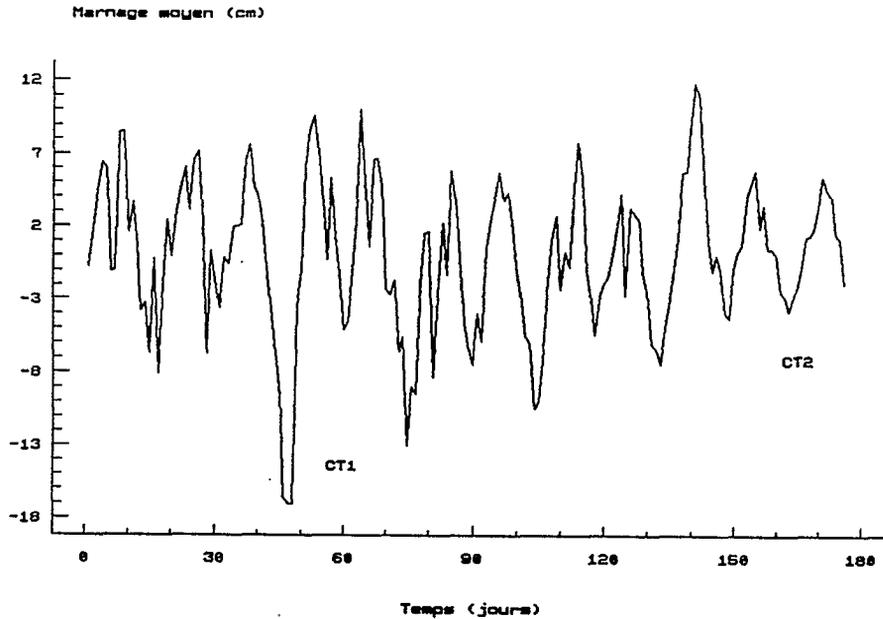


Fig. 5.9 : Fluctuations du marnage moyen journalier dans l'estuaire à Saint-Louis de décembre 1989 à mai 1990.

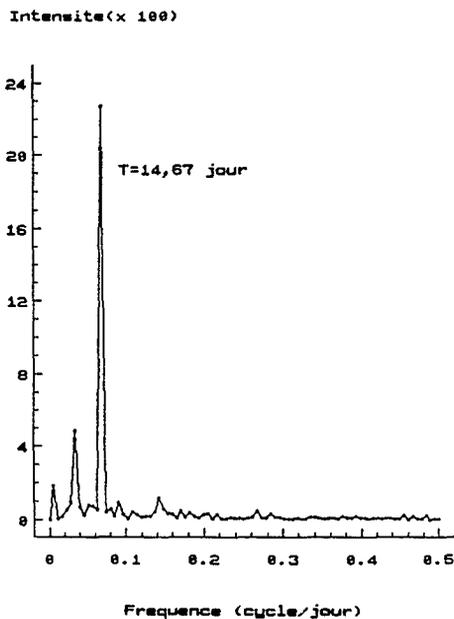


Fig. 5.10 : Périodogramme associé à la série des marnages moyens journaliers.

Fluctuations à court terme : de l'inégalité semi-diurne...

L'étude du marégramme permet particulièrement de caractériser la variabilité liée à la périodicité semi-diurne dont l'une des caractéristiques principales est que deux cycles consécutifs ne sont pas toujours identiques : marée semi-diurne à inégalité diurne. Le régime des marées fluctue entre des moments durant lesquels deux cycles successifs sont équivalents (du 6 au 10 mai et du 21 au 25 mai par exemple, voir fig. 5.5), auquel cas l'on peut supposer, toutes choses étant égales par ailleurs, que les effets hydrodynamiques en seront les mêmes, et des phases où, chaque jour, il y a alternance d'un signal de forte amplitude et d'un signal sensiblement amorti par rapport au précédent (voir du 1 au 5, du 11 au 19 et du 26 au 31 mai par exemple, fig. 5.5).

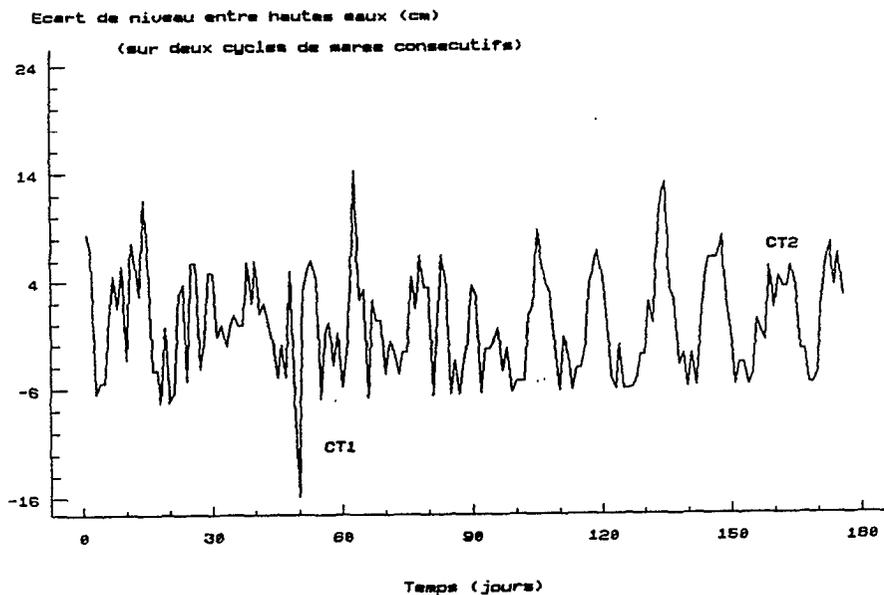


Fig. 5.11 : Fluctuations de l'écart d'amplitudes entre les deux marées hautes consécutives de chaque jour (décembre 1989 à mai 1990).

Nous avons analysé cette inégalité au travers des variations de la série des écarts d'amplitude entre les deux marées hautes successives de chaque jour (B-D, fig. 5.6). La première moitié de la série (fig. 5.11, qui représente en réalité les résidus de ces écarts obtenus après ajustement d'une régression linéaire simple destinée à éliminer la légère tendance qui caractérisait la série brute, $\tau_{Kendall} = 0,151$, $p=0,05$) apparaît relativement chaotique (voir notamment le positionnement de la première campagne de suivi à court

terme, avec un signal de marée extrêmement perturbé), tandis qu'une nette périodicité apparaît dès les premiers jours de mars.

Le périodogramme associé à cette série (fig. 5.12) fait apparaître un seul et très fort pic pour une période de 13,54 j, que nous avons déjà identifiée comme correspondant à la périodicité de l'onde de marée lunaire principale.

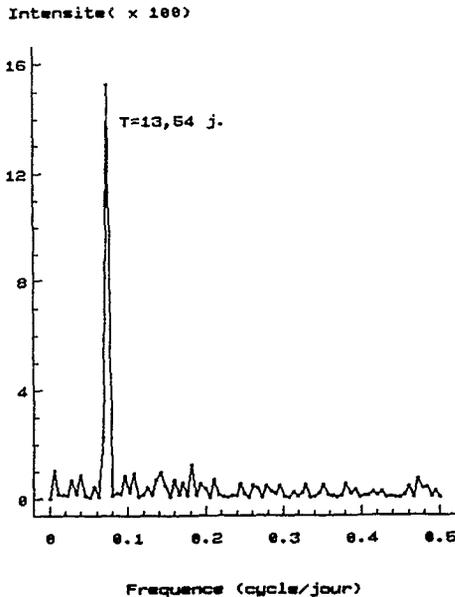


Fig. 5.12 : Périodogramme associé à la série des écarts d'amplitude entre marées hautes de chaque jour.

Il est à noter que cette périodicité semi-mensuelle n'est pas apparente si l'on caractérise l'inégalité diurne par l'écart d'amplitude entre les deux marées basses de chaque jour (E-C, fig. 5.6). Le périodogramme associé à la série stationnarisée (après extraction de la tendance, $T_{Kendall} = -0,211$, $p > = 0,10$) apparaît extrêmement chaotique (fig. 5.13), avec l'émergence d'un seul pic correspondant à une période de 7,65 j, mais de faible intensité comparativement au pic décrit pour la série des écarts d'amplitude entre marées hautes.

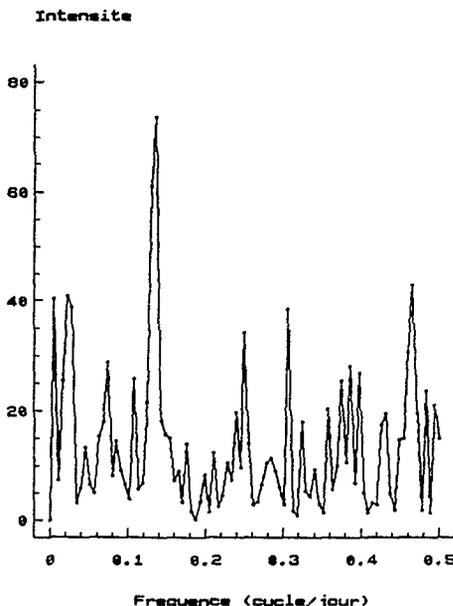


Fig. 5.13 : Périodogramme associé à la série des écarts d'amplitude entre marées basses de chaque jour.

Il apparaît par ailleurs que l'inégalité diurne a tendance à être en opposition de phase avec le cycle semi-mensuel des fluctuations du marnage moyen (fig. 5.14), particulièrement sur la seconde partie de la série. L'inégalité paraît maximale quand le marnage moyen est minimal i.e. durant les marées de mortes-eaux, tandis qu'en vives-eaux, les deux cycles journaliers possèdent une même - et forte - amplitude.

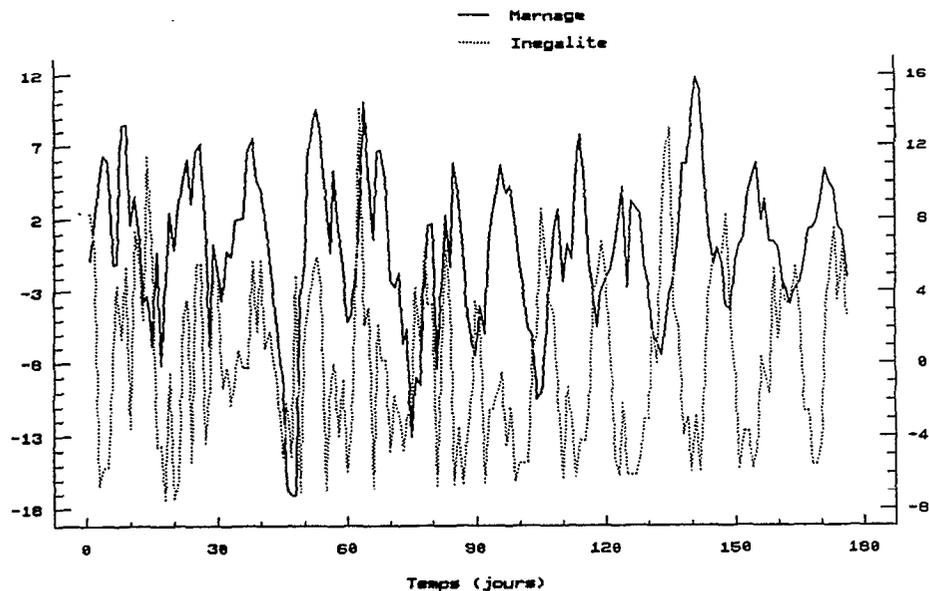


Fig. 5.14: Comparaison des fluctuations du marnage moyen et de l'inégalité diurne d'amplitude entre cycles consécutifs.

L'association des marées de vives-eaux et de phases de déstabilisations périodiques de la colonne d'eau est un fait classique (voir Demers et al. 1986, Hayward et al. 1988 par exemple). A l'échelle semi-mensuelle, on observe une succession d'épisodes durant lesquels les cycles consécutifs sont identiques (écart nul entre les deux hauteurs de marées hautes) et d'épisodes durant lesquels, chaque jour, il y aura un cycle de forte amplitude et un cycle comparativement amorti. Nous verrons ultérieurement (lors de l'analyse des résultats issus des campagnes de suivi à court terme), qu'en un point fixe, la stabilité de la colonne d'eau est fortement dépendante du gradient vertical du champ de courants, gradient qui est lui même fortement conditionné par la nature des masses d'eau en présence. En particulier, l'occurrence simultanée d'eau estuarienne salée et d'eau d'origine continentale influe directement sur l'amplitude du gradient de vitesses. Comme en un point fixe l'importance relative des diverses masses d'eau est directement liée aux volumes déplacés dans l'estuaire au travers de l'amplitude des oscillations du signal marégraphique,

il est vraisemblable que, compte tenu de l'inégalité semi-mensuelle dans l'écart d'amplitude décrite ici, qui se superpose à l'évolution semi-mensuelle du marnage moyen, l'on puisse retrouver la trace d'une telle périodicité dans la fréquence de déstabilisation de la colonne d'eau.

Pour chaque jour de la série, les heures d'occurrence des marées hautes maximales et minimales (B et D respectivement, fig. 5.6) ont été repérées (fig. 5.15). Il en ressort que, statistiquement, les heures de marée haute de forte amplitude se produisent plutôt la nuit (69% des occurrences ayant eut lieu entre 18^h-6^h), tandis que les marées hautes de plus faibles amplitudes se produisent préférentiellement le jour (66,5% des occurrences entre 6^h-18^h). Notons que L'Homme (1978) avait déjà observé que les courants associés aux cycles de marées nocturnes avaient tendance à être plus élevés que les courants de marées diurnes.

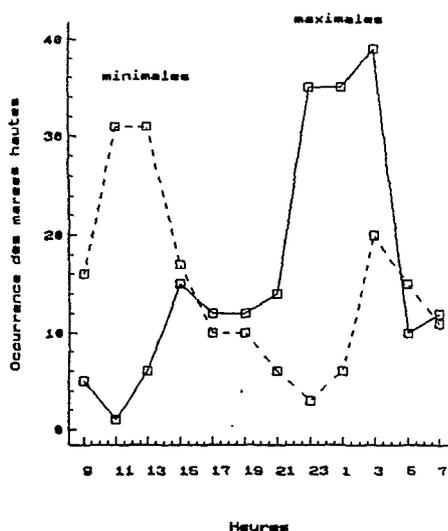


Fig. 5.15 : Rythme circadien moyen de la marée sur l'ensemble de la période.

Durant les marées de vives-eaux, la déstabilisation de la colonne d'eau, potentiellement favorisée par la grande énergie cinétique associée aux fortes amplitudes de ces marées, sera en outre sollicitée chaque jour par deux oscillations mobilisant de gros volumes. En mortes-eaux, le marnage moyen est sensiblement plus faible, et les sollicitations journalières déstabilisatrices réduites du fait de l'amortissement de l'un des cycles de marée. L'impact des marées de faibles amplitudes sera de plus d'autant moins marqué qu'elles se produisent la journée, i.e. que les courants qui leur sont associés se propagent dans l'estuaire alors que la colonne d'eau est en cours de stabilisation sous l'effet des apports thermiques diurnes (voir paragraphe suivant).

I.3. INFLUENCES ATMOSPHERIQUES

On définit l'influence atmosphérique comme l'ensemble des données météorologiques intéressant la physique des masses d'eau. En milieu estuarien, les précipitations, le vent et les apports thermiques constituent les principaux vecteurs énergétiques d'origine atmosphérique susceptibles d'influer sur la circulation et le mélange des masses d'eau.

Les précipitations interviennent dans l'estuaire principalement sous la forme (indirecte) des écoulements continentaux à partir de Diama. Ces apports ont fait l'objet d'un paragraphe distinct (parag. I.1) en raison de la forte anthropisation affectant le régime des écoulements et du rôle majeur qu'ils jouent dans l'estuaire.

L'influence atmosphérique s'exerce également au travers de deux éléments essentiels, le vent et les apports thermiques, que nous allons brièvement présenter ici.

I.3.1. Les apports thermiques

Le régime périodique des marées, les apports continentaux et l'effet mobilisateur du vent sont, au moins potentiellement, les principaux moteurs de l'hydrodynamique estuarienne. Simultanément, les fluctuations des apports thermiques d'origine atmosphérique sont susceptibles d'affecter significativement la stabilité des masses d'eau. L'énergie thermique, convertie en énergie mécanique, peut en effet considérablement freiner les mouvements (verticaux) de l'eau par stratification : échauffement - ou refroidissement - différentiel des lames d'eau superficielles par rapport aux horizons sous-jacents. Quand un gradient vertical de température se développe, le gradient de densité qui en résulte va contrecarrer la turbulence verticale et, dans le même temps, générer des processus de transport horizontal significatifs (Hutchinson 1957), ces processus advectifs étant d'autant plus intenses que la stratification est marquée (Imberger et Patterson 1990).

L'échauffement par le soleil est en outre la cause d'une évaporation sensible, susceptible de sursaler les eaux estuariennes, en limitant ainsi les échanges avec l'océan (Day et al. 1989). Une telle tendance a été documentée au chapitre III lors de l'analyse des chroniques hydrologiques saisonnières et au chapitre IV lors de l'examen des résultats obtenus lors de la campagne spatiale de mai 1989. Cette tendance évaporitique demeure certes limitée en regard des phénomènes de sursalure observés dans les autres estuaires sénégalais (voir en particulier Pagès 1991 pour le cas de la Casamance) ; son existence indique cependant l'impact important de cette variable physique simple, notamment dans la

discrimination hydrodynamique des diverses masses d'eau présentes simultanément dans l'estuaire.

Il nous est donc paru pertinent de présenter brièvement la nature de cette composante physique et d'en décrire les principales caractéristiques. Le rôle potentiellement sélectif de cette variable dans la discrimination des peuplements phytoplanctoniques ainsi que son influence sur le métabolisme des organismes ne sera pas abordé. Nous présenterons simplement ci-dessous les fluctuations thermiques de l'atmosphère et des eaux superficielles durant la saison sèche en discutant de l'effet des secondes sur les caractéristiques hydrodynamiques des eaux estuariennes.

Données utilisées

La distribution des valeurs de la température d'une masse d'eau dépend des effets cumulatifs des flux atmosphériques, de l'advection de masses d'eau de qualités différentes et de l'intensité des brassages, notamment verticaux. Dans l'estuaire, la juxtaposition et/ou la superposition d'eaux d'origines - donc de qualités - différentes va sensiblement compliquer l'interprétation de l'information apportée par l'observation des champs thermiques. Dans le même temps, et du fait même des caractéristiques différentes des masses d'eau, les valeurs de température constitueront un traceur de bonne qualité pour l'identification de ces masses d'eau et l'appréhension des effets de leur confrontation.

L'impact des fluctuations thermiques d'origine strictement atmosphérique a été étudié au travers de données anciennes récoltées à Richard-Toll par la CSS (Compagnie Sucrière Sénégalaise). Ces données ne sont pas fidèlement représentatives du climat et de l'hydroclimat estuariens du fait des effets locaux qui se développent en bordure de l'océan et qui sont peu - ou pas - sensibles en zone plus continentale comme à Richard-Toll. Ainsi, plus que les variations absolues, ce sont les tendances évolutives que nous avons voulu illustrer ici.

Le flux thermique atmosphérique est illustré à partir des moyennes décennales des valeurs maximales, minimales et moyennes, et des écarts journaliers de la température de l'air sur 6 ans (1975-1981). L'évolution à long terme des fluctuations nyctémérales de la température de l'eau est décrite grâce à un ensemble de données collectées par la CSS en 1982, la température de surface était alors mesurée dans le fleuve deux fois par jour (7^h30 et 15^h30) en bordure du quai à Richard-Toll. Les diverses séries d'observation en continu que nous avons réalisées ont montré que le minimum thermique journalier de l'eau se situe entre 6^h30 et 7^h30, tandis que les températures les plus élevées sont rencontrées entre 16^h30 et

17^h30. Les données présentées auront donc tendance à légèrement sous-estimer la variabilité nycthémerale de la température de surface.

Cet ensemble de données, seul suivi journalier à long terme des écarts thermiques nycthémeraux (dans l'eau) à notre disposition, a été collecté avant l'édification du barrage de Diama, i.e. avant que l'intrusion saline ne soit confinée à l'estuaire actuel. Une salinisation progressive des eaux fluviales a de fait été observée l'année où les mesures ont été faites (tab. 5.4), et l'influence strictement atmosphérique sur cette distribution des températures de surface est vraisemblablement affectée par la présence sous-jacente d'un coin salé, notamment vers la fin de la saison sèche.

date	28/01	23/02	24/03	20/04	25/05	24/06
salinité	<0,01	2,4	3,9	6,0	11,2	17,5

Tab. 5.4 : Salinités de surface mesurées à Richard-Toll durant la saison sèche 1982 (d'après Gac et al. 1986a).

En regard des processus hydrodynamiques complexes et intenses qui se développent désormais dans l'estuaire, nous supposons toutefois que la situation observée en 1982 laissait une place privilégiée aux processus thermiques d'origine atmosphérique. Selon divers auteurs (Rochette 1964, Michel 1973, Reizer 1971, Gac et al. 1986a), lorsque le débit naturel du fleuve tombe en dessous d'une "certaine" valeur critique ($20 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à Dagana pour Gac et al. 1986a), la progression vers l'amont du front salé se fait de manière monotone, indépendamment de toute périodicité liée au cycle marégraphique, avec des isohalines à tendance horizontale qui trahissent la faible intensité des mélange verticaux. Les processus advectifs et diffusifs étaient vraisemblablement beaucoup plus faibles que dans l'estuaire barré actuel, et la distribution des températures relativement découplée des contraintes hydrodynamiques.

Température de l'air

Ces données sont présentées pour illustrer la variabilité saisonnière des fluctuations thermiques nycthémerales de l'atmosphère. Nous avons privilégié ces données provenant de Richard-Toll par souci d'homogénéité avec les données de température de l'eau présentées ensuite.

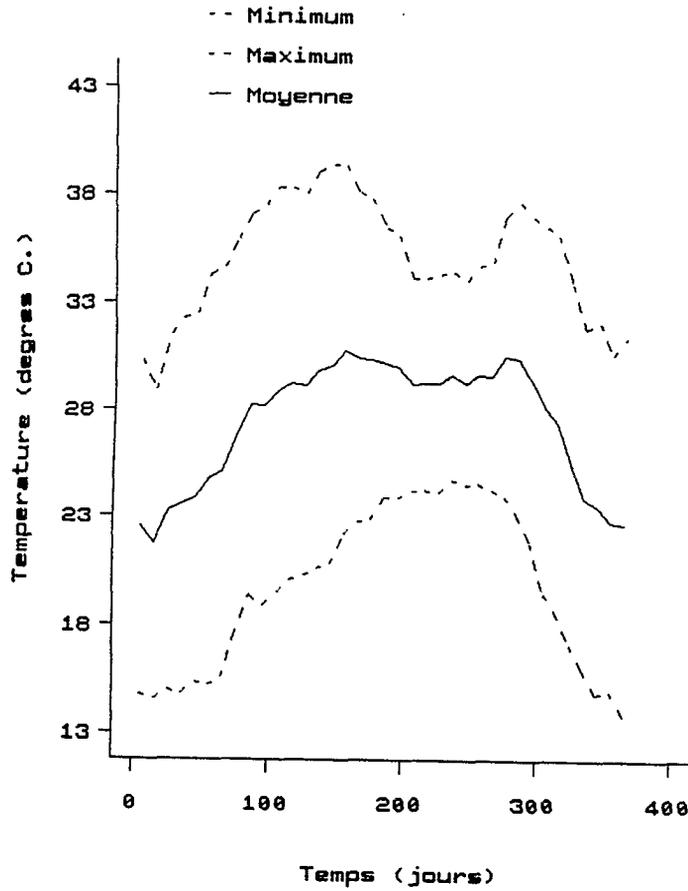


Fig. 5.16 : Moyennes décadaires des valeurs maximales, minimales et moyennes journalières de la température de l'air à Richard-Toll sur la période 1975-1981.

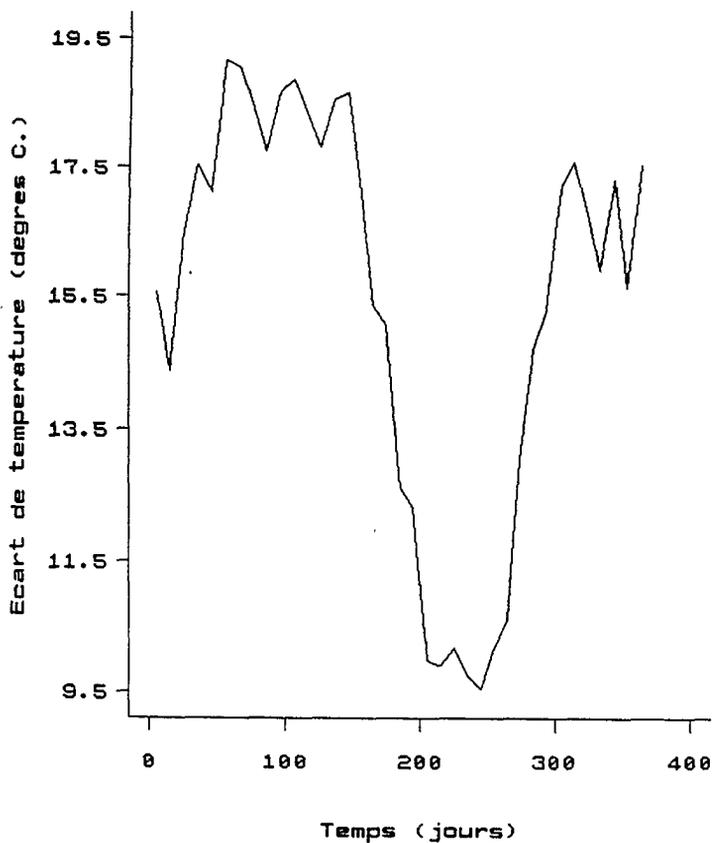


Fig. 5.17 : Moyenne décadaire de l'écart de température journalier de l'air à Richard-Toll sur la période 1975-1981.

On observe (fig. 5.16) un très net accroissement des températures minimales, maximales et moyennes de l'air durant les six premiers mois de l'année. L'influence océanique se traduit au niveau de l'estuaire par des valeurs maximales sensiblement plus faibles tandis que les minimales sont relativement moins affectées (voir Rochette 1974) ; à Saint-Louis, la température descend très rarement en dessous de 10°C au plus froid de l'hiver et ne dépasse qu'exceptionnellement 35°C en fin de saison sèche. Simultanément à cet accroissement monotone de la température, on constate que l'écart moyen diurne (fig. 5.17) atteint son maximum annuel dès le mois de février (17 à 18°C), et demeure très élevé jusqu'au mois de mai (J120).

La température maximale est atteinte en juin (J150 environ, fig. 5.16) et plafonne durant toute la saison des pluies qui correspond au maximum annuel des températures minimales journalières et à un minimum secondaire des températures maximales. On observe de fait que cette saison correspond au minimum annuel de l'écart moyen journalier (fig. 5.17), phénomène lié notamment à la nébulosité qui atténue l'intensité du rayonnement et des pertes radiatives.

Durant les six premiers mois de l'année, on observe un net et progressif réchauffement de l'atmosphère, avec des écarts nyctéméraux très importants (de l'ordre de 15°C en moyenne sur l'ensemble de la période). Sous réserve d'un forçage hydrodynamique intense, ces fluctuations climatiques à court terme vont vraisemblablement fortement affecter l'évolution circadienne de la température des eaux superficielles.

Température de l'eau

Nous avons représenté (fig. 5.18) l'évolution des températures matinales (7^h30) et vespérales (15^h30) des eaux fluviales superficielles prélevées journalièrement durant les six premiers mois de l'année 1982. Comme pour la température de l'air, on observe une nette et progressive élévation de la température superficielle de l'eau, avec des valeurs toutefois moins contrastées : minimales légèrement inférieures à 20°C en janvier et maximales de l'ordre de 30 °C en juin.

Simultanément, l'écart thermique nyctéméral est marqué par des variations sensibles (fig. 5.19), avec une valeur qui demeure relativement faible durant le premier trimestre (de l'ordre de 1°C), puis qui s'accroît dès le mois de mars pour se maintenir entre 2,5 et 3,5°C jusqu'à la fin de la période considérée.

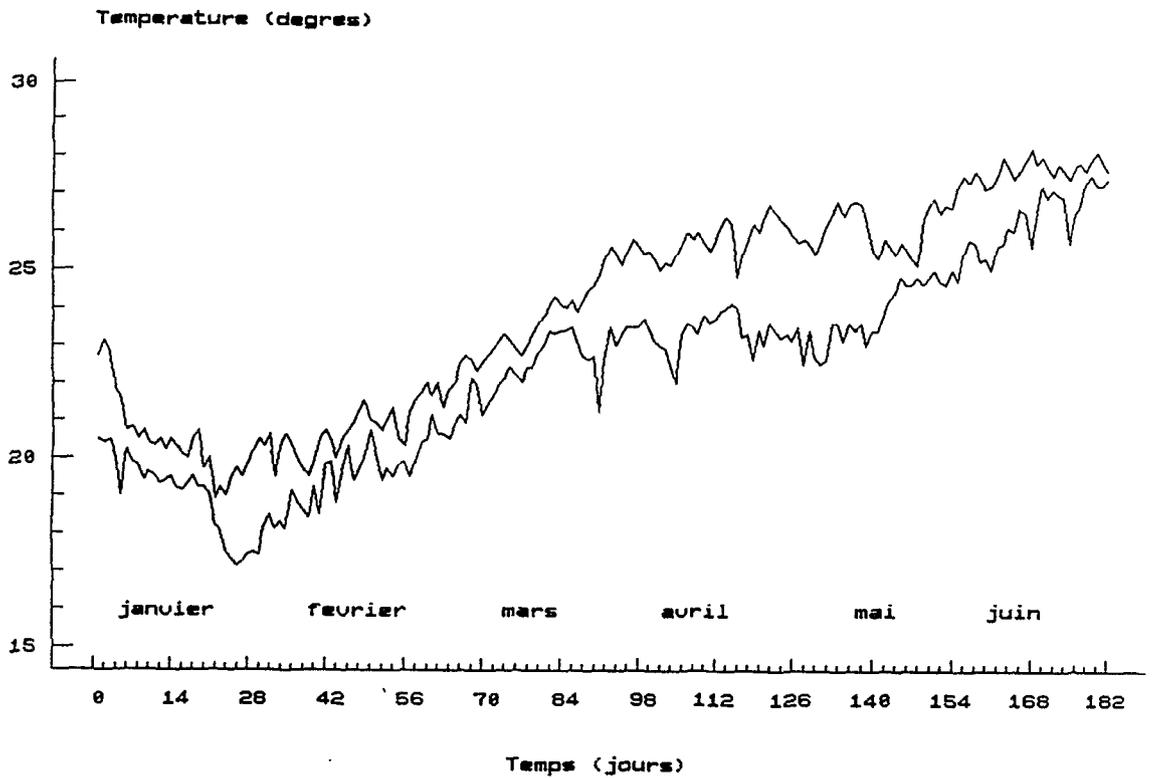


Fig. 5.18 : Evolution de la température superficielle dans le fleuve à Richard-Toll à 7h30 et 15h30 durant le premier semestre 1982 (données journalières collectées par M. MARION de la CSS).

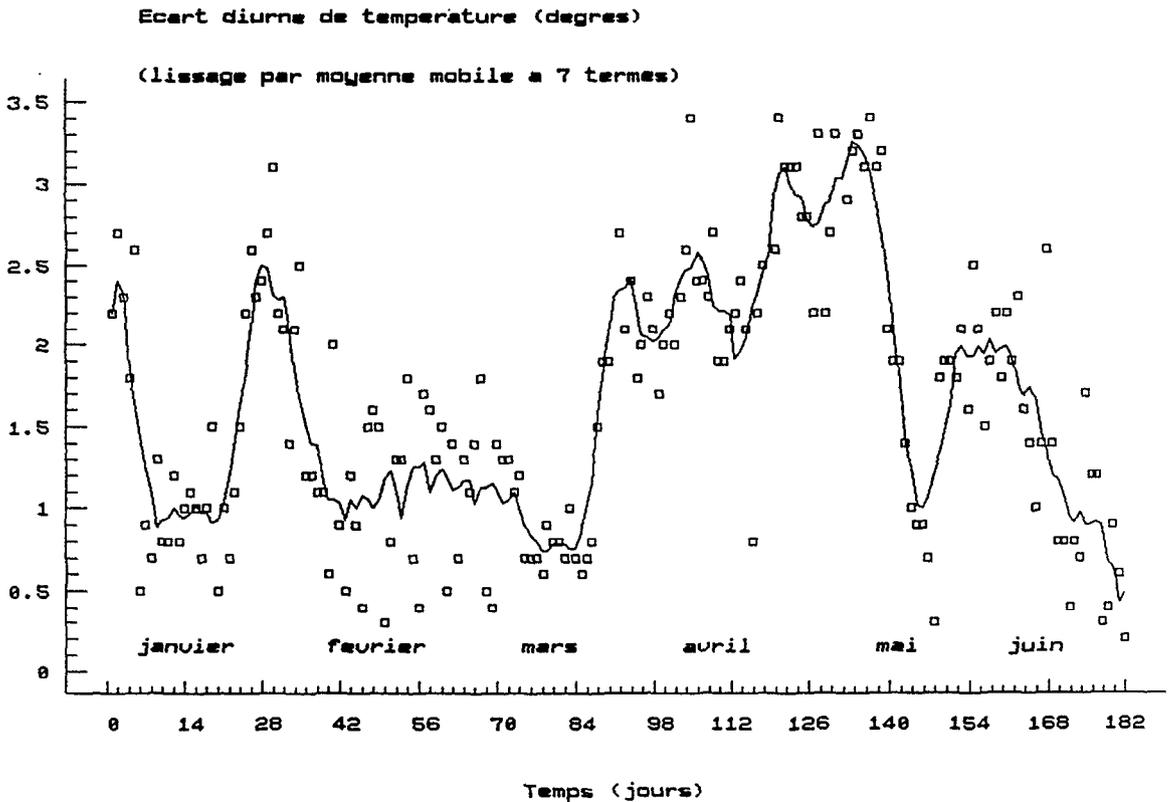


Fig. 5.19 : Evolution de l'écart entre les températures matinales et vespérales mesurées en surface dans le fleuve à Richard-Toll durant le premier semestre 1982.

Discussion

La simple considération de la température de l'air ne permet pas d'expliquer les fluctuations diurnes de la température de l'eau, mais illustre directement la variabilité saisonnière des apports thermiques. L'intensité du rayonnement, la nébulosité, l'évaporation, la pression atmosphérique, l'humidité relative, le vent, etc,... sont en effet autant de facteurs interactifs dont la résultante influera sur la distribution et la variabilité temporelle des températures de l'air et de l'eau.

Le régime thermique aquatique est nettement plus tamponné que le régime thermique atmosphérique, mais avec des variations diurnes périodiques d'une intensité suffisante pour sensiblement affecter la densité des eaux.

Les fluctuations de la température de l'eau engendrent (à salinité constante) des fluctuations de densité au travers desquelles la stabilité des masses d'eau est affectée (de la même façon que ce sont les fluctuations de densité associés aux gradients de salinité qui mobilisent - ou au contraire immobilisent - les masses d'eau).

S \ T	15	17,5	20	22,5	25	27,5	30
9	6,032	5,578	5,067	4,504	3,893	3,237	2,541
10	6,783	6,319	5,799	5,228	4,608	3,943	3,238
14	9,782	9,283	8,728	8,120	7,464	6,764	6,023
15	10,530	10,023	9,459	8,842	8,178	7,469	6,719
19	13,519	12,977	12,378	11,727	11,028	10,285	9,501
20	14,264	13,714	13,107	12,448	11,741	10,989	10,197
24	17,241	16,658	16,018	15,326	14,586	13,801	12,976
25	17,984	17,393	16,745	16,045	15,296	14,504	13,670
29	20,950	20,327	19,647	18,915	18,135	17,311	16,446
30	21,690	21,059	20,372	19,632	18,844	18,012	17,140
34	24,644	23,983	23,265	22,495	21,677	20,815	19,912
35	25,381	24,713	23,987	23,210	22,384	21,515	20,604

Tab. 5.5: Valeurs de la densité calculée à partir de la formule de Fofonoff pour diverses valeurs de salinité, la température variant de 2,5 en 2,5°C.

Nous avons illustré cet effet thermique en supposant que l'écart diurne observé en surface correspond à l'écart vertical (amplitude du gradient) que l'on peut observer en fin d'après-midi entre des eaux superficielles réchauffées par les apports diurnes et des eaux

sous-jacentes qui seraient restées à la même température que le matin. Nous avons vu (fig. 3.9) qu'au cours de la saison sèche (phases de salinisation puis d'évaporation de l'estuaire), la température varie entre 15 et 30°C au maximum ; dans le même temps, au gré des apports continentaux, la salinité peut varier entre 10 et 35 environ.

Nous avons calculé la densité à partir de la formule de Fofonoff pour diverses valeurs de salinité, en faisant varier la température de 2,5°C en 2,5°C dans les limites observées dans l'estuaire à cette saison (tab. 5.5). L'écart de densité observé à salinité constante pour deux valeurs successives de la température est supposé correspondre à l'amplitude du gradient vertical de densité qu'induirait un réchauffement des eaux superficielles de 2,5°C.

A partir de ces valeurs, l'écart de densité associé à une élévation de température de 2,5°C a été calculé pour diverses valeurs de température et de salinité (tab. 5.6).

S \ ΔT	15/17,5	17,5/20	20/22,5	22,5/25	25/27,5	27,5/30
10	-0,463	-0,520	-0,572	-0,620	-0,664	-0,705
15	-0,507	-0,564	-0,617	-0,665	-0,709	-0,750
20	-0,550	-0,607	-0,659	-0,707	-0,752	-0,792
25	-0,591	-0,648	-0,700	-0,748	-0,793	-0,832
30	-0,631	-0,688	-0,740	-0,788	-0,832	-0,873
35	-0,668	-0,725	-0,778	-0,826	-0,870	-0,911

Tab. 5.6 : Ecarts de densité associés à une élévation de la température de 2,5°C à salinité constante.

On observe qu'à salinité constante, la diminution de densité associée à l'élévation de température est d'autant plus importante que la température et la salinité sont élevées. L'ordre de grandeur de l'écart de densité observé est très comparable à celui des écarts de densité qu'occasionnerait une diminution de salinité d'une unité à température constante (tab. 5.7).

$\Delta S \backslash T$	15	20	25	30
9 \ 10	-0,751	-0,733	-0,715	-0,697
14 \ 15	-0,748	-0,731	-0,714	-0,696
19 \ 20	-0,746	-0,729	-0,712	-0,695
24 \ 25	-0,743	-0,717	-0,711	-0,694
29 \ 30	-0,740	-0,725	-0,709	-0,694
34 \ 35	-0,737	-0,722	-0,707	-0,693

Tab. 5.7 : Ecarts de densité associés à une diminution de salinité d'une unité à température constante.

A température constante, l'écart de densité associé à une diminution d'une unité de salinité est faiblement dépendant de la valeur de la salinité ; cet écart diminue pour les fortes températures.

Ainsi, hormis aux plus faibles valeurs de salinité et de température (qui correspondent en réalité dans l'estuaire à la reprise de l'intrusion salée après le passage de la crue "naturelle" du fleuve - phase de salinisation, voir fig. 3.9), l'accroissement de la température des eaux superficielles s'accompagne d'une nette variation de densité.

Si l'on suppose que le réchauffement diurne des eaux superficiels correspond effectivement à l'amplitude du gradient thermique qui se développe verticalement après une journée d'ensoleillement, on observe donc que cet échauffement est susceptible de générer un gradient de densité comparable à celui que générerait la superposition de deux masses d'eau de salinité différentes de "une" unité. L'impact du réchauffement sur la stabilité des eaux sera donc potentiellement significatif.

Cette estimation des écarts de densité susceptibles de se développer verticalement suggère toutefois quelques remarques.

En effet, l'une des conclusions de ces comparaisons est que le gradient vertical de salinité ne doit pas excéder une unité pour que les variations de densité imputables aux effets thermiques d'origine atmosphérique soient réellement significatifs. Day et al. (1989) rappellent en ce sens que les effets thermiques influent d'autant plus sur la dynamique verticale des masses d'eau que les apports en eau douce sont faibles. Lorsque l'écoulement continental est important, les champs de densité sont principalement contrôlés par les gradients de salinité (tant horizontaux que verticaux) et par le cortège de processus hydrodynamiques associés à ces écarts.

Dans l'estuaire, du fait même du contrôle des écoulements par les gestionnaires du barrage de Diama (*discrétisation* des apports, voir parag. 1.1), on peut s'attendre à un impact continu du forçage thermique atmosphérique, mais qui ne deviendra effectivement significatif qu'un "certain temps" après qu'un lâcher soit venu perturber la structuration des masses d'eau. Les zones les plus confinées de l'estuaire (amont de Saint-Louis où sont piégées les lentilles dessalées notamment), pendant les périodes durant lesquelles l'activité hydrologique est faible (étales de marée en particulier) paraissent a priori particulièrement réceptives à ce type de stabilisation. Nous avons vu en effet au chapitre précédent que 20 jours après un lâcher, les masses d'eau continentales relictuelles sont isolées dans la partie nord de l'estuaire, et que le régime périodique des marées ne suffit plus à altérer leur homogénéité et leur cohésion.

On peut donc supposer qu'une fois passée la période hydrodynamiquement active qui survient consécutivement à un lâcher, à l'amont de Saint-Louis, la stabilisation de la colonne d'eau sous l'effet des apports thermiques atmosphériques est susceptible d'être un facteur clé du fonctionnement de cette zone. Sans préjuger de l'effet du cycle des courants de marée et du vent dans cette zone, on peut d'emblée s'attendre à ce que, au moins lorsqu'un étale de marée survient durant les heures les plus chaudes, les processus stabilisateurs jouent un grand rôle.

Du fait du régime périodique de ces fluctuations thermiques (variabilité circadienne), on doit également s'attendre à ce que leur effet sur la stratification de la colonne d'eau soit transitoire et périodique. De telles fluctuations ont été fréquemment mentionnées en système lacustre (voir Imberger et Patterson 1990), tandis qu'en milieu estuarien et côtier, leur effet à court pas de temps n'a été que rarement évoqué. On reconnaît en effet classiquement un effet thermique de cette nature à l'échelle saisonnière (voir par exemple Dyer 1973, Day et al 1989, Simpson et al. 1990), tandis qu'à court pas de temps, l'intensité des courants de marée et/ou l'impact des apports continentaux éliminent pratiquement cette influence atmosphérique des facteurs de contrôle de l'hydrodynamique estuarienne, particulièrement dans les systèmes de faible profondeur.

Sur la base d'une influence atmosphérique engendrant un écart (vertical) de température de l'ordre de 2,5°C, le tableau 5.6 nous montre que l'échauffement engendre un écart de densité d'autant plus important que la température est élevée et que les eaux sont salées. (Notons par ailleurs que plus la salinité superficielle est élevée, moins il est probable que se développent des processus hydrodynamiques générateurs de turbulence (diffusion par cisaillement) associés au gradient de densité.)

Nous avons vu, d'une part, que la température s'accroît régulièrement au fur et à mesure de l'avancée dans la saison sèche (fig. 3.7), et, que, d'autre part, après le 18 avril 1990 (dernier "gros lâcher", fig. 5.3), l'estuaire s'est progressivement trouvé sous la seule influence marine avec un accroissement progressif de la salinité de surface qu'aucune autre crue artificielle n'est venue contrarier. A priori, il semble donc qu'en fin de saison sèche, ces effets thermiques puissent être particulièrement sensibles puisque à l'échelle saisonnière toutes les conditions permettant une influence optimale sont alors réunies.

Ces diverses hypothèses sont partiellement étayées par les observations réalisées durant les campagnes spatiales de l'échantillonnage exploratoire puisque :

- en janvier 1989, 20 jours après un lâcher, l'influence du réchauffement diurne a été mise en exergue à l'amont de Saint-Louis au sein de la lentille dessalée. Les processus turbulents associés au front qui se développaient à l'aval de Saint-Louis dominaient largement en inhibant tout impact du réchauffement diurne dans cette zone.

- en mai 1989, 64 jours après un lâcher, les effets thermiques paraissent fortement développés et actifs dans l'ensemble de l'estuaire en générant la stratification des horizons superficiels : à l'aval où les eaux de surface étaient sensiblement sursalées (effet de l'évaporation), et à l'amont de Saint-Louis où la lentille relictuelle continentale était encore discernable.

I.3.2. Le vent

Nous ne présenterons ici qu'un résumé de l'analyse des caractéristiques du vent, publiée sous forme de document scientifique du CRODT (Cecchi 1991) et qui figure à l'annexe IV.

Nous avons considéré les données relatives à la vitesse et à la direction du vent mesurées à l'aérodrome de Saint-Louis de décembre 1989 à mai 1990. L'analyse statistique des données trihoraires instantanées regroupées suivant différents pas de temps a fait ressortir plusieurs points :

-1. Sur l'ensemble de la saison, les vents sont d'une intensité non négligeable puisque les vitesses moyennes hebdomadaires varient de 4 m.s^{-1} en décembre à plus de 6 m.s^{-1} en mai.

-2. Deux phases successives sont toutefois à distinguer :

- durant les quinze premières semaines (jusqu'à la mi-mars) domine un régime d'alizés perturbés ; les vents soufflent tantôt de secteur nord, tantôt de secteur est, avec des transitions rapides d'une semaine sur l'autre : la vitesse moyenne augmente progressivement avec d'importantes fluctuations.

- après la quinzième semaine, on note une brusque et régulière augmentation de la vitesse moyenne simultanément à une dominance progressive de la fréquence des flux de secteur N-NE ; la vitesse est maximale vers la mi-avril et ne recommence à décroître que vers la mi-mai.

-3. Ces deux périodes sont marquées toutes deux par une forte périodicité circadienne du régime des vents, mais avec des caractéristiques sensiblement différentes :

- durant la première période (jusqu'au quinze mars), la vitesse est minimale au lever du jour (vers six heures) et maximale en milieu d'après-midi (vers quinze heures).

Simultanément, la direction oscille entre une nette dominance du secteur N-NE et une situation où les différents secteurs ont sensiblement la même fréquence d'occurrence.

- après la mi-mars, on observe un décalage du maximum de vitesse jusque vers la fin d'après-midi, sans que la dominance d'un secteur particulier ne soit mise en évidence.

Bien que dans la suite du texte nous ne discutons pas particulièrement du rôle du vent sur l'écosystème estuarien, son influence potentielle doit être gardée en mémoire. Les fluctuations du régime des vents ont en effet été fréquemment reliées aux réponses biologiques des systèmes aquatiques (voire par exemple Lemoalle 1979, Grall et al. 1982, Roy 1989, Millet et Cecchi 1991). Son influence strictement physique peut de plus considérablement affecter les horizons les plus superficiels des masses d'eau et stimuler des mouvements verticaux complexes. Une telle stimulation sera en outre favorisée *chaque jour* du fait de l'existence d'un pic d'intensité cyclique se reproduisant chaque après-midi.

Comme les régimes marégraphique et thermique, le régime des vents est animé par une forte et *durable* périodicité circadienne. Les effets conjugués de ces divers forçages physiques, possédant chacun leur propre dynamique circadienne, seront à même de notoirement influencer sur les caractéristiques écologiques des masses d'eau. Leur superposition conditionne en effet un spectre de perturbations intervenant à l'échelle de la journée, mais dont les effets redondants pourront intervenir significativement sur le statut hydrodynamique, et donc sur les caractéristiques écologiques, à plus long terme des masses d'eau.

CONCLUSIONS relative aux facteurs physiques de l'environnement estuarien

La répartition des organismes planctoniques - à faible capacité de déplacement - est conditionnée par l'importance des mélanges turbulents verticaux et celle des transports advectifs horizontaux, eux mêmes étant sous la dépendance de la quantité d'énergie transmise aux masses d'eau. Du fait des capacités adaptatives des algues, leur devenir est en outre conditionné par la fréquence et l'intensité de ces divers déplacements.

L'énergie qui détermine la circulation estuarienne et les processus de mélange qui lui sont associés est dérivée, d'une part, de l'influence continentale au travers des apports d'eau douce, et, d'autre part, du jeu complexe des marées et des influences atmosphériques. La géométrie et la bathymétrie sont également des éléments essentiels, mais passifs, dans le sens où leur effet (hydrodynamique) n'intervient que dès lors qu'il existe un courant.

On admet que les divers moteurs (écoulement, marée, vent) sont responsables chacun d'un type de circulation particulier, bien que dans les systèmes naturels, il soit courant d'observer la superposition et l'interaction de deux ou trois types de circulation (Day et al. 1989). Il existe de fait fréquemment une forte variabilité temporelle et/ou spatiale du type de circulation dominant au sein d'un système, d'où la difficulté d'interpréter les mesures et observations et de les modéliser.

L'advection sporadique d'eau douce constitue désormais la principale originalité du fonctionnement hydrologique de l'estuaire barré du fleuve Sénégal, en regard des conditions prévalantes avant l'édification du barrage de Diama. Durant la saison sèche étudiée ici, la chronique des lâchers révèle la récurrence des perturbations tandis que l'évolution de la salinité de surface à Saint-Louis en illustre l'impact.

Lors de chaque lâcher, les eaux douces advectées dans l'estuaire ont tendance à rester confinées en surface, superposées aux eaux estuariennes salées et denses. Au travers du jeu des marées - et dans une moindre mesure (en général) du vent - se développent alors d'intenses processus de mélange verticaux de la colonne d'eau, avec des échanges réciproques au niveau du front, qui justifient les gradients longitudinaux et verticaux que l'on observe par exemple en salinité (voir fig. 4.1). Les processus complexes associés aux interactions de la marée et de l'advection d'eau douce ont été formalisés par Dyer (1973) : dans cette configuration de "coin salé", la circulation résiduelle de surface a tendance à être orientée vers l'aval tandis qu'au fond, un flot résiduel se propage vers l'amont au travers des courants de densité. Les quantités d'eau mobilisées sont très supérieures à la quantité d'eau advectée dans l'estuaire (fig. 5.20), puisque c'est quasiment l'ensemble des masses d'eau estuariennes qui est affecté.

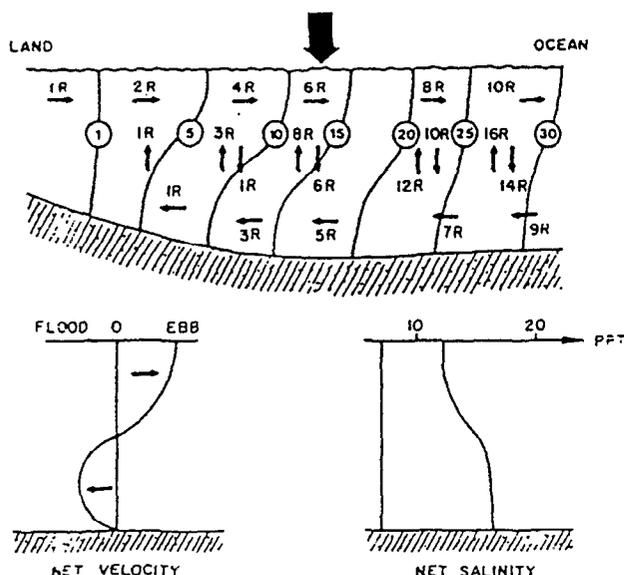


Fig. 5.20 : Représentation schématique de la circulation nette dans la zone de mélange lors d'un lâcher. Les échanges verticaux et horizontaux sont exprimés en référence à l'apport continental, R. Les isohalines sont surimposées à la circulation, indiquant les changements de profils de salinité (et donc la stratification) de l'amont vers l'aval. (Extrait de Day et al. 1989).

L'amplitude des gradients verticaux, déterminée initialement par la quantité d'eau douce advectée dans l'estuaire, est progressivement érodée. Et, au niveau du front, l'énergie dissipée par le cisaillement qu'engendrent les circulations opposées de masses d'eau de densités différentes fluctue selon les variations d'amplitude de la marée fluviale. La variabilité du niveau moyen et les fluctuations d'amplitudes déterminées par l'alternance semi-mensuelle des marées de vives-eaux et de mortes-eaux, d'une part, et, les oscillations journalières, d'autre part, déterminent la vigueur des mélanges verticaux actifs entre masses d'eau. Lors de chaque cycle de marée, au jusant, le gradient vertical de vitesse est en effet augmenté du fait de la rémanence d'un courant résiduel de flot en profondeur, stimulant les effets de cisaillement et donc les mélanges (Gueyer 1988).

Ce type de fonctionnement - à dominante advective (*déterminisme horizontal*) - fut vraisemblablement largement dominant durant toute la première partie de la séquence présentée ici, du fait de la fréquence des écoulements continentaux.

La salinisation régulière des eaux superficielles s'accompagne progressivement de leur isolement, notamment au travers du confinement des eaux dessalées à l'amont de Saint-Louis (voir chap IV). La réduction de l'influence continentale autorise alors la mise en place d'un contrôle hydrologique et météorologique à court pas de temps, avec des fonctions de forçage animées d'une forte périodicité nyctémérale. La réduction des gradients verticaux de densité permet notamment le contrôle de la stabilité d'une partie de la colonne d'eau par les apports thermiques atmosphériques - réchauffement diurne - et ce d'autant plus que les eaux sont homogènes et chaudes.

Aussi, vers la fin de la saison sèche, et sous réserve d'un apport d'eau douce imprévisible qui réinitialise les processus, le contrôle hydrodynamique tend à être remarquablement rythmé avec,

- une influence thermique maximale chaque jour en fin d'après-midi,
- l'occurrence d'un pic d'intensité du vent récurrent chaque jour, stable en direction, en milieu d'après-midi,
- un cycle marégraphique diurne stable et caractérisé (à Saint-Louis) par le retour régulier des marées hautes en milieu de journée et de nuit. Ce rythme nyctéméral est en outre modulé par la périodicité semi-mensuelle de la marée, avec, durant les marées de vives-eaux, les cycles de marée diurnes et nocturnes qui sont équivalents, tandis qu'en mortes-eaux, l'on observe une nette inégalité avec un signal de marée diurne très sensiblement amorti. En mortes-eaux, pendant la journée, les courants de marée sont réduits du fait des faibles amplitudes, et, en particulier, les phases de jusant récurrentes chaque après-midi opposeront un faible antagonisme à la tendance stabilisatrice thermique simultanée comparativement aux marées de vives-eaux.

Le déterminisme hydrodynamique tend alors à une *dominante verticale*, avec l'antagonisme des flux thermiques stabilisateurs et des mélanges turbulents forcés par la marée et/ou le vent.

Temporellement, la succession de ces processus est liée à la durée séparant deux lâchers consécutifs, suggérant une hiérarchisation du déterminisme hydrodynamique. Par ailleurs, du fait de l'amortissement de l'onde de marée lors de sa propagation dans l'estuaire et du confinement rapide des eaux dessalées à l'amont de Saint-Louis, l'importance relative des divers forçages paraît spatialement évolutive. Il faut donc s'attendre à une spatialisation dans la succession de ces processus, l'intensité des divers forçages, la rapidité de leur succession déterminant le statut hydrodynamique des diverses masses d'eau.

L'interaction des perturbations liées aux lâchers (moyenne ou basse fréquence) et des fonctions hydrodynamiques (nycthémérales modulées à l'échelle semi-mensuelle) déterminent le statut hydrodynamique des masses d'eau, statut différentiel dans l'espace mais stable dans le temps (voir chap IV).

La variabilité à court terme des facteurs forçants est une des clefs pour analyser la dynamique des systèmes complexes (Harris 1980), les courtes échelles de temps structurant les réponses en aval du système (Margalef 1978, Legendre et Demers 1984). Les phénomènes qui se développent aux courtes échelles de temps et d'espace sont généralement complexes, car résultants de processus discontinus, non-linéaires, parfois aléatoires ou chaotiques. De tels transferts d'échelle entre la fréquence des forçages et la réponse des systèmes sont toutefois désormais classiques, décrits tant sur le long terme dans des systèmes à forte variabilité (Roy 1990), que sur le court terme dans des systèmes réputés stables (Checkley 1992).

II. SUIVI A COURT TERME DES PROCESSUS HYDRODYNAMIQUES ET DES REPONSES PHYTOPLANCTONIQUES.

La simple observation des caractéristiques physiques de l'environnement estuarien durant la saison sèche 1989-1990 met en exergue l'extrême variabilité temporelle du régime hydrologique. Les sources de variabilité sont multiples, interactives, susceptibles d'engendrer un grand nombre de combinaisons hydrologiques et météorologiques auxquelles la circulation estuarienne est sensible. L'impact de la saisonnalité, l'évolution indépendante des eaux océaniques et lacustres, les modalités de leur confrontation dans l'estuaire consécutivement à un lâcher, la vigueur et la durée de leur mélange, ... il apparaît une complexité environnementale et hydroclimatique qui semble défier toute tentative d'organisation des peuplements estuariens, confrontés à une mosaïque de situations éphémères et évolutives.

Les résultats du chapitre IV nous ont toutefois nettement suggéré l'existence d'une résilience de l'écosystème, avec un schéma, une organisation, tant au niveau du contexte hydrodynamique que des réponses phytoplanctoniques. Aux sollicitations multiples de son environnement, l'estuaire dans son ensemble paraît fournir une réponse reproductible et mesurée. Nos observations discrètes - au sens mathématique - de l'estuaire en trois situations évolutives d'un même processus devenu désormais dominant, nous ont suggéré une progressive tendance temporelle et spatiale dans la réaction du système à une perturbation :

-1 L'advection d'un important volume d'eau douce dans l'estuaire réinitialise les processus divers en cours de développement. L'impact immédiat se traduit par une logique de mélange actif, de transports advectifs, d'échanges réciproques des diverses masses d'eau superposées. Phase de dilution mutuelle, de dispersion, qui brise les structures phytoplanctoniques prévalantes, détériore leur environnement et ensemeince les horizons nouveaux qu'elle détermine. La contrainte hydrologique dominante est horizontale et rythmée par la marée ; de nouvelles séquences phytoplanctoniques riches de scénarios évolutifs nouveaux se mettent en place.

-2 L'intense activité hydrologique va toutefois redonner son identité à l'estuaire, organisant sa spatialisaton, déterminant ses caractéristiques locales. D'autres acteurs hydrodynamiques interviennent, les masses d'eau juxtaposées s'individualisent, s'isolent et évoluent. Les caractéristiques particulières de chacune sélectionnent les organismes et conditionnent leur succès dans un paysage de plus en plus complexe. L'imprévisibilité diminue, les processus se verticalisent au travers des antagonismes hydrodynamiques tandis que des interactions biologiques multiples se développent.

A la spatialisation environnementale se superpose une spatialisation biologique durable, redondante en dépit des perturbations répétées subies et caractérisée par une répartition de la biomasse, une sélection des spectres de taille et un agencement des peuplements reproductibles.

L'objectif des mesures effectuées au cours de la saison sèche 1989-1990 est d'approcher les mécanismes responsables de cette structuration environnementale et biologique. Pour ce faire, des campagnes d'échantillonnage régulières ont été menées, de manière à appréhender dans le temps la logique évolutive que la confrontation des campagnes spatiales a suggérée. La répétition des collectes durant vingt-huit semaines a permis l'observation de l'estuaire à divers stades de sa réponse à la perturbation (fig. 5.21).

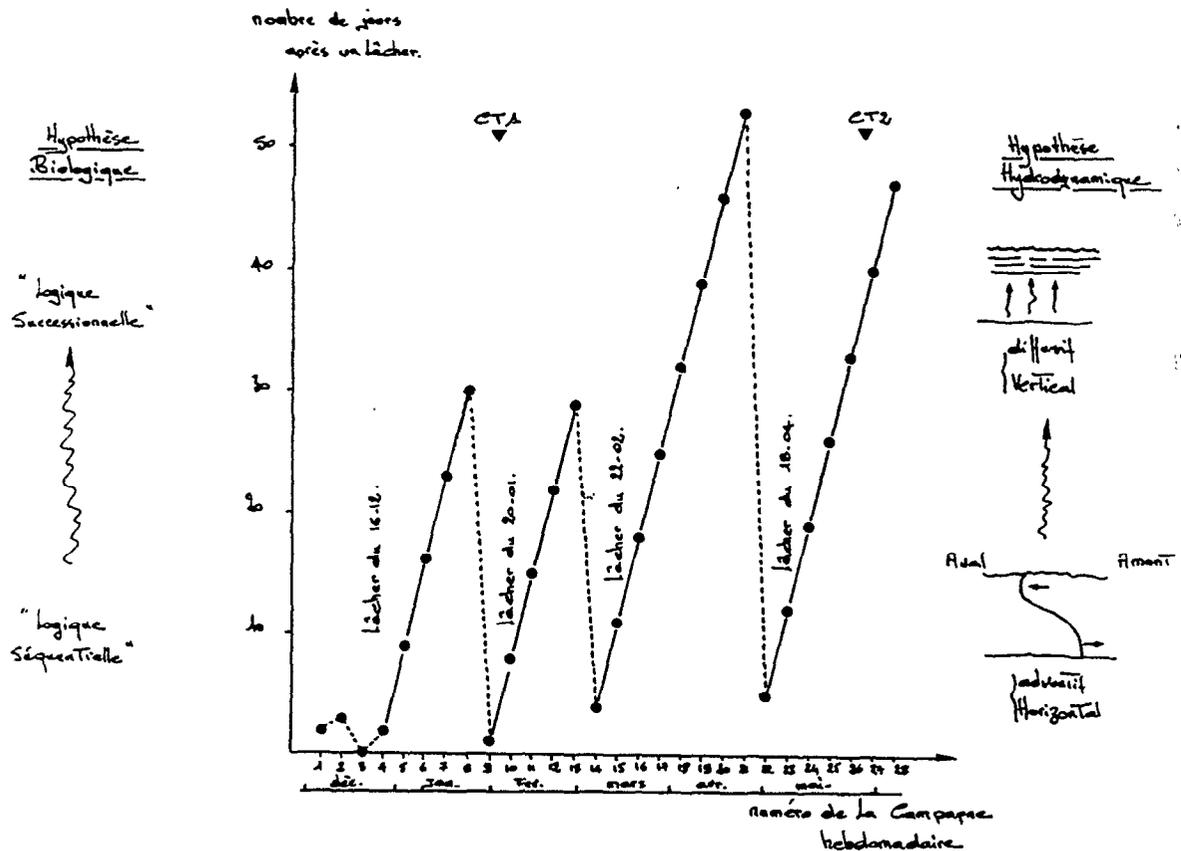


Fig. 5.21 : Logique de l'échantillonnage de l'estuaire effectué durant la saison sèche 1989-1990. Chaque point représente un jour de collecte ; CT1 et CT2 figurent les deux campagnes de suivis à court terme et d'enregistrements courantométriques en continu.

Le développement des processus divers consécutivement à l'advection d'une masse d'eau douce importante dans l'estuaire a été étudié à quatre reprises, avec le suivi à l'échelle hebdomadaire de leur évolution durant 30, 29, 53 et 47 jours.

Superposés aux modulations saisonnières, des processus structurants évolutifs mais redondants se mettent en place en réponse à la perturbation. Du fait de leur contrôle à court terme par les fonctions de forçage météorologiques et hydrologiques, ces processus ont en outre été étudiés dans le détail en deux situations typologiques (fig. 5.21) relativement à l'ancienneté du dernier lâcher. Cette approche des mécanismes à courte échelle de temps fait l'objet de ce chapitre où nous décrirons et analyserons tout d'abord les observations effectuées en janvier 1990, durant cinq jours consécutifs à un lâcher, avant de présenter les résultats de la campagne de mai conduites de 33 à 37 jours après un lâcher.

II.1 PRINCIPE

Deux campagnes de suivi à court terme sur une colonne d'eau des principaux paramètres physiques et biologiques de l'environnement estuarien ont été effectués en janvier et mai 1990 (voir fig. 5.21). Durant cinq jours successifs, des échantillons ont été collectés toutes les quatre heures et en trois profondeurs d'une colonne d'eau (en subsurface, à mi-profondeur et à proximité du fond), simultanément à l'enregistrement en continu des caractéristiques courantologiques. Pour cela, trois courantomètres Anderaa ont été mouillés à l'amont immédiat du pont Faidherbe à Saint-Louis, et répartis aux profondeurs de collecte des échantillons sur trois colonnes d'eau distantes d'une cinquantaine de mètres (fig. 5.22).

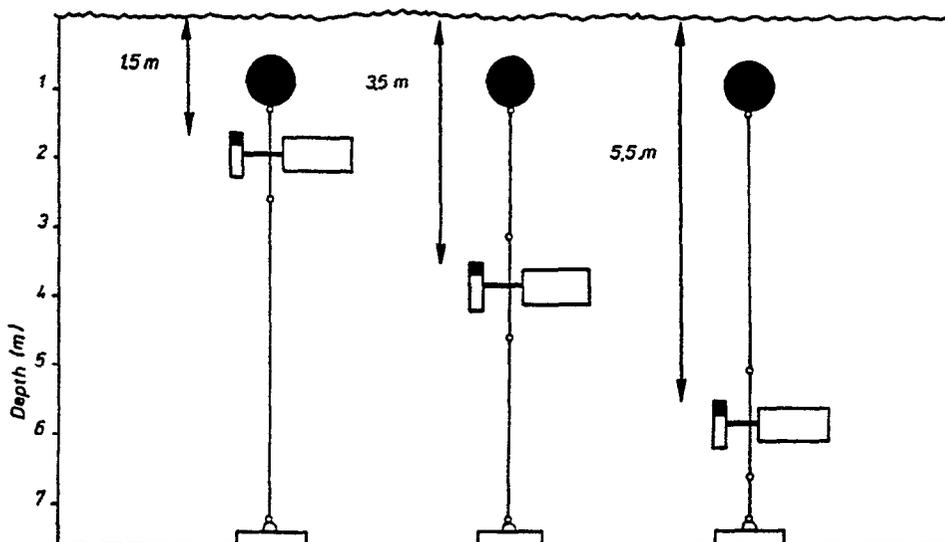


Fig. 5.22 : Mouillage courantographique à Saint-Louis. (Les profondeurs sont mesurées par rapport aux Plus Basses Mers). Deux périodes d'enregistrement :
 Anderaa1, du 22/01/1990- 9^h au 26/01/1990- 13^h,
 Anderaa2, du 21/05/1990- 14^h au 25/05/1990- 13^h.

L'objectif de ces observations est de préciser la nature et l'ampleur des processus physiques impliqués dans le contrôle à petite échelle d'espace (quelques mètres) et de temps (quelques heures) de la dynamique phytoplanctonique. Les produits attendus en sont l'identification de la variabilité à court terme imposée notamment par le cycle de marée, et l'évaluation de la réponse à la perturbation induite par un lâcher en provenance de Diama.

La première campagne (22/01 au 26/01/1990) s'est déroulée durant une période marquée par une exceptionnelle hétérogénéité du système sous l'effet d'une perturbation récente. Un lâcher du barrage de Diama de $500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ayant eut lieu entre le 21/01 à 21^h et le 22/01 à 8^h a provoqué la circulation advective vers l'aval d'une grande lentille d'eau fortement contrastée par rapport à la salinité d'étiage de l'estuaire (voir fig. 5.3 et 5.4). Les résultats observés lors de la campagne spatiale de juillet 1989 (voir chap. IV) nous ont conduit à préjuger du caractère essentiel des échanges actifs et réciproques entre masses d'eau sous l'effet des transports turbulents dans de telles circonstances.

L'objectif des observations réalisées du 22/01 au 26/01/1990 est donc particulièrement d'évaluer la dépendance temporelle des phénomènes dispersifs liés au mélange par cisaillement sous l'effet de la marée et peu de temps après un lâcher.

La deuxième campagne s'est déroulée (du 21/05 au 26/05/1990) durant une période de grande homogénéité du système du fait de l'ancienneté du dernier lâcher d'importance dans l'estuaire, plus d'un mois auparavant (fig. 5.3 et 5.4). L'estuaire retrouve là le type de fonctionnement "lagunaire" qui caractérisait les longues périodes d'étiage avant l'édification du barrage de Diama. Les résultats obtenus dans des situations de même nature lors des campagne spatiales (juillet et mai 1989, chap IV) suggéraient l'influence antagoniste et spatialement différentielle des divers acteurs hydrodynamiques, qui sous-tendent la nette spatialisation de l'estuaire.

L'objectif des observations réalisées du 21/05 au 26/05/1990, un mois après un lâcher, est donc particulièrement d'évaluer la dépendance temporelle des antagonismes hydrodynamiques liés à la stabilisation des eaux par les apports thermiques et à leur déstabilisation sous l'effet des courants de marée et/ou du vent au travers de la diffusion turbulente.

Pour ces deux campagnes, la station de mesures a été implantée à Saint-Louis pour d'évidentes facilités logistiques et techniques :

- accès et surveillance des stations aisés,
- les échantillons collectés étaient immédiatement ramenés au bord, filtrés, empoisonnés et stockés,
- implantation d'un marégraphe à proximité immédiate de la station d'enregistrement des caractéristiques des courants,
- présence d'un chenal profond.

En outre, les observations réalisées lors des campagnes spatiales ont révélé que, de manière durable, la région de Saint-Louis correspond à la zone de transition entre les diverses masses d'eau qui s'individualisent longitudinalement dans l'estuaire. La succession temporelle des événements observés localement, à Saint-louis où les gradients sont fluctuants, doit permettre d'évaluer la juxtaposition dans l'espace des mêmes événements qui s'observent instantanément à l'échelle de l'estuaire tout entier.

Méthodes

La température, la conductivité, la vitesse et la direction du courant ont été enregistrées par chaque courantomètre avec un pas de temps de dix minutes durant toute la durée des prélèvements (voir légende fig. 5.22). Les valeurs horaires instantanées de ces différents paramètres ont été retenues.

La température et la salinité de chaque échantillon recueilli étaient mesurées à l'aide d'un thermomètre à mercure et d'un conductimètre de terrain en janvier. En mai, un profil vertical de température et de salinité a été établi toutes les quatre heures au moyen d'une sonde ; une lecture était faite tous les 0,5 m de la surface au fond du chenal. La profondeur de disparition du disque de Secchi était notée à chaque sortie.

Lors de chaque prise d'eau, deux fois 250 cm³ du prélèvements étaient immédiatement filtrés, puis stockés et analysés suivant les modalités rappelées au Chapitre II (parag. II.2).

II.2. CAMPAGNE ANDERAA1, DU 22 AU 26/01/1990

Dans la nuit du 21 au 22 janvier 1990, les sept vannes du barrage de Diama sont restées largement ouvertes, occasionnant l'écoulement d'environ 20 millions de m³ d'eau douce dans l'estuaire, soit de l'ordre de 5 à 10% du volume du lit mineur estuarien. Le dernier lâcher d'importance datait du 16 décembre, et, depuis cette date, l'influence continentale était limitée au seul écoulement occasionnel par les vannes de restitution du barrage (fig. 5.3), avec un débit insuffisant pour contrecarrer totalement la lente salinisation des eaux.

L'évacuation des eaux a débuté peu avant l'étale de marée haute à Diama, et s'est poursuivie durant un cycle de marée complet. La marée était alors dans une phase de mortes-eaux, jusque vers le 24 janvier, date à partir de laquelle les cycles semi-diurnes ont retrouvé une grande amplitude (fig. 5.5 et 5.23). Par diverses de ces caractéristiques, le signal marégraphique fut fortement perturbé à cette période :

- niveau moyen à sa plus faible cote à l'échelle de l'ensemble de la saison sèche (fig. 5.7),
- marnage moyen extrêmement faible, avec un signal très amorti (fig. 5.14),
- inégalité diurne (entre deux cycles consécutifs) "anormalement" faible (fig. 5.14).

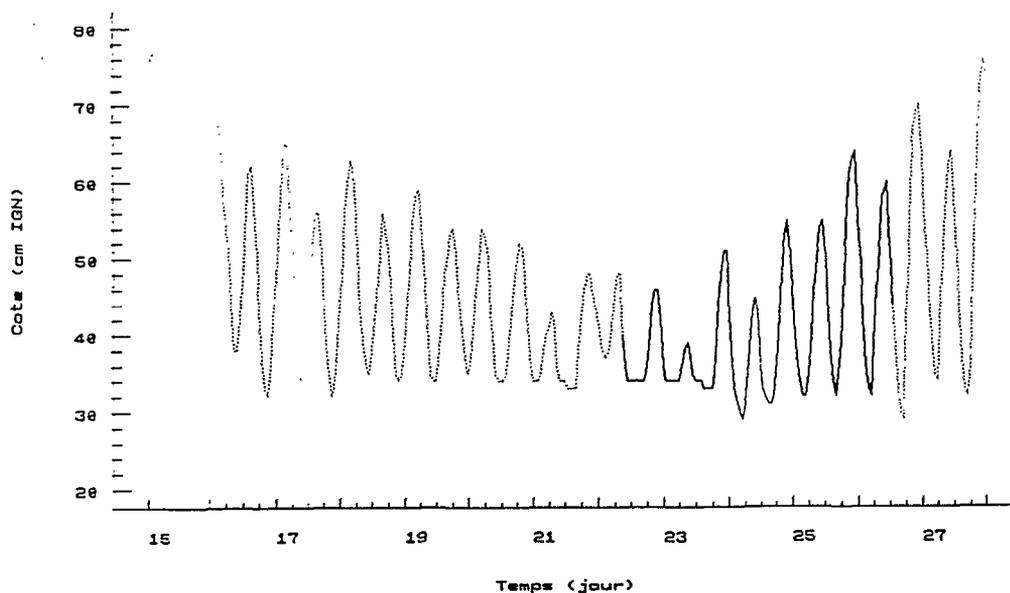


Fig. 5.23 : Signal de marée enregistré à Saint-Louis du 15 au 28 janvier 1990 (saisie horaire du marégramme ; la période d'enregistrement par les courantomètres Anderaa est figurée en trait plein : du 22/01 à 9^h, au 26/01 à 13^h).

Ces discontinuités physiques ont contribué à accentuer les effets de l'apport d'eau douce, effets qui ont affecté la majeure partie de l'estuaire comme en témoigne la dessalure des eaux superficielles observée jusqu'à Gandiole (fig. 5.24).

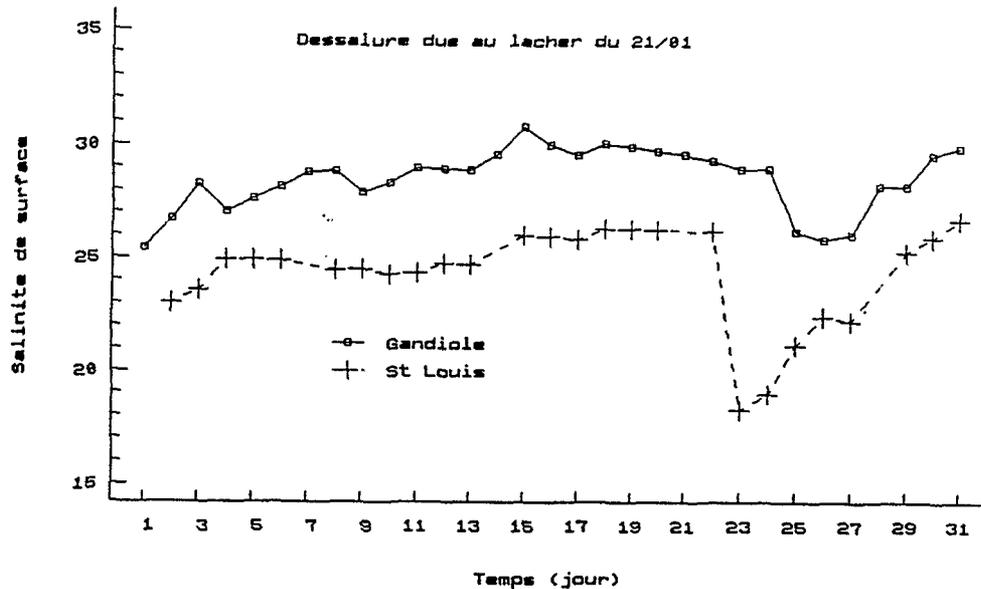


Fig. 5.24 : Salinité des eaux de surface à Gandiole et Saint-Louis durant le mois de janvier 1990.

Durant ces cinq jours d'enregistrement, les caractéristiques atypiques du signal de marée nous ont offert l'opportunité d'observer l'impact immédiat de l'advection d'une lentille dessalée dans l'estuaire : observations "typologiques", dans le sens où l'impact de cette dilution a été artificiellement accru du fait du confinement relatif du milieu (niveau moyen bas) et d'une mobilisation des masses d'eau réduite (amplitudes faibles). Le milieu se trouve donc là dans une situation "estuarienne" typique.

II.2.1. Observations "hydrologiques"

L'interprétation des résultats des campagnes longitudinales (chap IV) a été largement étayée par l'observation des courbes isothermes et isohalines : la confrontation des profils des paramètres hydrologiques simples et peu coûteux que sont la température et la salinité a ainsi permis d'émettre des hypothèses fortes quant à la nature des forcages hydrodynamiques majeurs qui déterminent la circulation et les échanges entre masses d'eau.

- La salinité, par ses propriétés conservatrices et son origine unique, est un très bon indicateur de l'origine des masses d'eau et de l'intensité des échanges. Nous verrons qu'à court terme, la répartition des champs halins est sous le contrôle principal de la dynamique marine telle que l'impose le cycle de marée.

- La température, systématiquement forcée par le nyctémère, est par ailleurs déterminée par les échanges - principalement diffusifs - entre masses d'eau. L'évolution des structures thermiques verticales rendra compte, à court terme, du cycle thermique nyctéméral et des effets dynamiques liés à la confrontation des masses d'eau.

Ainsi, sur une verticale et en un point fixe, la confrontation de ces chroniques et du signal marégraphique simultanément enregistré, doit permettre de mettre en évidence la nature des divers processus impliqués dans les échanges entre masses d'eau, échanges de propriétés, et aussi échanges de particules inertes et de cellules vivantes comme nous le verrons par la suite.

II.2.1.a. LA TEMPERATURE

La comparaison des températures enregistrées aux différentes profondeurs (fig. 5.25) appelle plusieurs remarques.

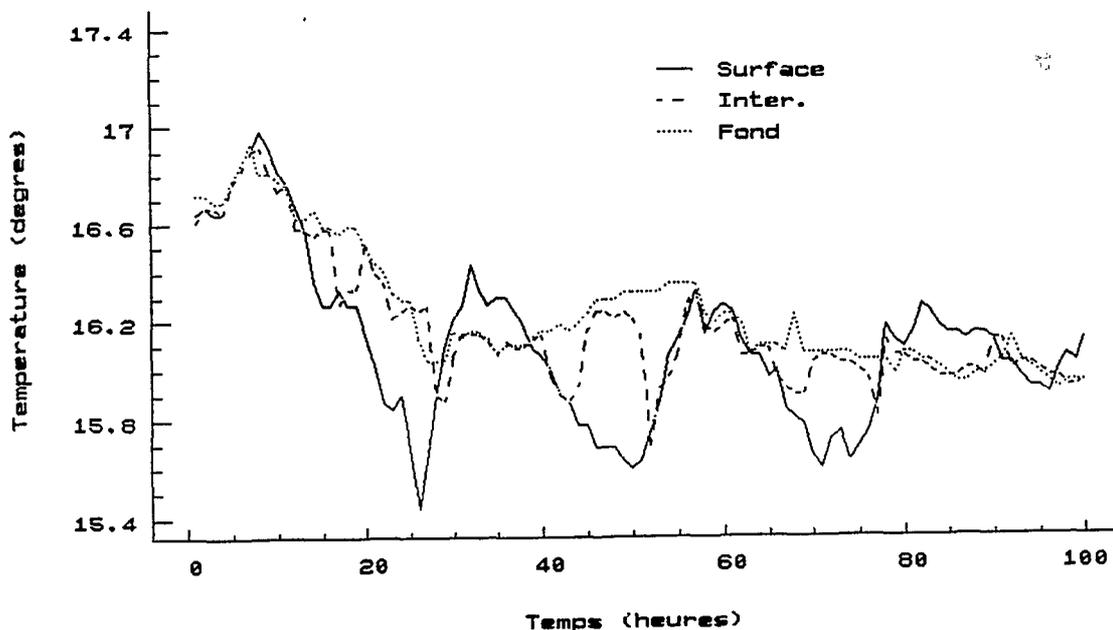


Fig. 5.25 : Températures enregistrées aux différentes profondeurs par les courantomètres Anderaa lors de la campagne Anderaa1.

Les douze premières heures de la série montrent une évolution synchrone de la température aux diverses profondeurs. L'arrivée de l'onde de crue artificielle à Saint-Louis se traduit par une légère diminution de la température qui va affecter toute la colonne d'eau et perturber son homogénéité.

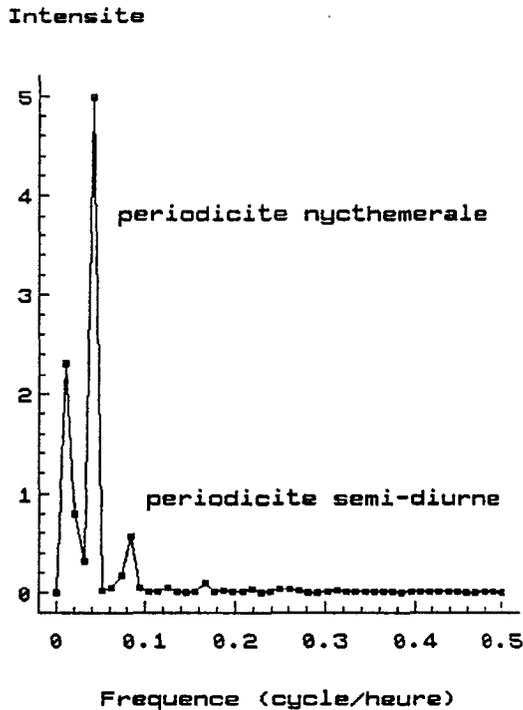


Fig. 5.26 : Périodogramme associé à la série des températures enregistrées en sub-surface ($n=96$; les quatre premières valeurs de la série ont été ôtées pour ramener la longueur de la série à un multiple de 24 ; voir note infra-paginale).

Il existe un cycle remarquable sur la série des températures de sub-surface qui n'apparaît pas sur les deux autres enregistrements. Le périodogramme associé à cette série non stationnarisée et dont on a extrait la moyenne (fig. 5.26) est marqué par l'émergence de plusieurs pics :

- un signal de basse fréquence ($0,01 \text{ cycle}\cdot\text{h}^{-1}$) correspondant à une période virtuelle de 100 heures, soit la longueur de la série. C'est en fait la trace de la variabilité qu'impose l'onde de crue artificielle dont les eaux dessalées sont très légèrement plus fraîches que les eaux estuariennes.

- un pic d'amplitude plus importante et correspondant à une fréquence de $0,04 \text{ cycle}\cdot\text{h}^{-1}$, soit une période de l'ordre de 25 heures attribuée à la variabilité nyctémérale^(*) : la température de surface passe par un minimum journalier au lever du soleil et par un

^(*) La décomposition de la série en harmoniques se fait sur la base de la longueur de la série, et la valeur des fréquences fournies par le périodogramme est liée à cette longueur (N , $N/2$, $N/3$, $N/4$, etc...). C'est pour cette raison notamment qu'il y a grand intérêt à posséder de longues séries (par rapport à la période à appréhender) de manière à approcher au plus près la période réelle recherchée.

maximum en milieu d'après-midi. La variabilité reste néanmoins faible, de l'ordre de 1°C, avec des minimales de 15,4-15,5°C, et des maximales de 16,3-16,4°C.

- on observe un troisième "petit" pic, de faible intensité, mais de grande importance! La période correspondante, de l'ordre de 12,5 heures, trahit une influence semi-diurne, et rend compte de la part de variabilité imputable aux échanges diffusifs - sous le contrôle de la marée - entre les masses d'eau d'origine et de qualité différentes qui se superposent dans l'estuaire. L'apparition de ce pic est remarquable, dans le sens où il est caractéristique d'une logique hydrodynamique complexe (superposition de forçages physiques différents) et évolutive.

Nous verrons qu'au mois de mai, lors de la seconde campagne de suivi à court terme, alors que l'estuaire est durablement isolé de toute influence continentale, l'influence nyctémérale est dominante et que ce pic, associé aux échanges actifs déterminés par la logique frontale prévalante en janvier, n'apparaît plus.

La série des températures enregistrées à proximité du fond ne présente pas de tendance nette et est beaucoup moins variable. On constate l'existence d'un très léger gradient vertical de température avec des valeurs d'autant plus élevées que la masse d'eau échantillonnée est profonde. L'évolution indépendante des températures en sub-surface et au fond décrit l'existence de deux masses d'eau superposées dont l'importance relative au sein de la colonne d'eau évolue dans le temps comme le montre l'oscillation de la série des températures enregistrées à mi-profondeur.

Comparaison des températures enregistrées et mesurées

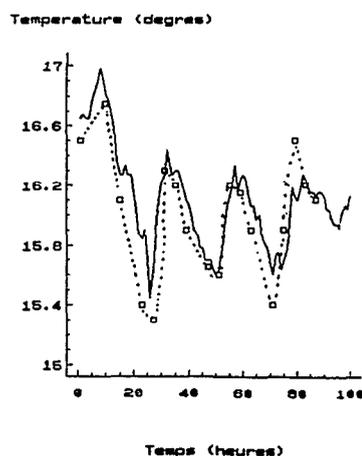


Fig. 5.27 : Températures enregistrées et mesurées en surface (Anderaa1)

La série des valeurs mesurées en sub-surface montre une tendance identique à la série enregistrée (fig. 5.27), mais avec des écarts circadiens légèrement plus importants. Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où les prélèvements étaient faits à proximité immédiate de la surface (50 cm au plus) alors que l'enregistreur était immergé à 1,5 m dans des eaux plus tamponnées thermiquement.

Les deux autres séries de température mesurées possèdent un cycle nycthéral que les enregistrements ne laissent pas apparaître. Ainsi, on observe pour les séries mesurées et enregistrées au fond (fig. 5.28) que les valeurs mesurées sont systématiquement plus faibles le matin (jusqu'à 0,5°C) et systématiquement plus élevées l'après-midi que les valeurs enregistrées, ce que nous attribuerons au refroidissement et au réchauffement de l'échantillon par la bouteille Niskin au moment du prélèvement et sur le bateau au moment des mesures.

L'artefact sur les mesures est réel, qui indique la présence d'une périodicité là où les enregistrements n'en font paraître aucune.

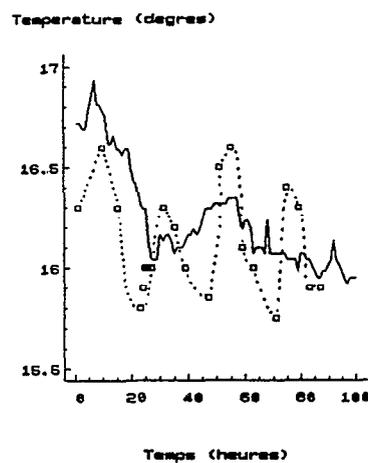


Fig. 5.28 : Températures enregistrées et mesurées au fond (Anderaa1)

II.2.1.b. LA SALINITE

Par ses propriétés conservatives, la salinité est en première approche un bon traceur des masses d'eau en présence et, notamment, de leur origine. En ce sens, l'observation des séries de salinité obtenues à partir des données enregistrées (fig. 5.29) suscite quelques remarques.

Salinité de surface

Le périodogramme (fig. 5.30) associé à la série brute des salinités de sub-surface (après extraction de la moyenne) est caractérisé par la présence de 2 pics distincts :

- un pic de forte intensité pour une fréquence de $0,01 \text{ cycle.h}^{-1}$ (période virtuelle de 100 heures) correspondant à la part de variabilité de la série qu'impose l'arrivée de la masse d'eau dessalée à Saint-Louis,

- un pic de moindre intensité pour une fréquence de $0,08 \text{ cycle.h}^{-1}$ (période de 12,5 heures). Il s'agit là de la fréquence associée à la périodicité semi-diurne de la marée qui va imposer à l'évolution de la salinité de surface son caractère cyclique.

- un épaulement est visible au pied du pic de plus basse fréquence, qui correspond à une période de 25 heures ($0,04 \text{ cycle/heure}$), et qui doit être attribuer à l'inégalité diurne des cycles consécutifs qui module la périodicité semi-diurne.

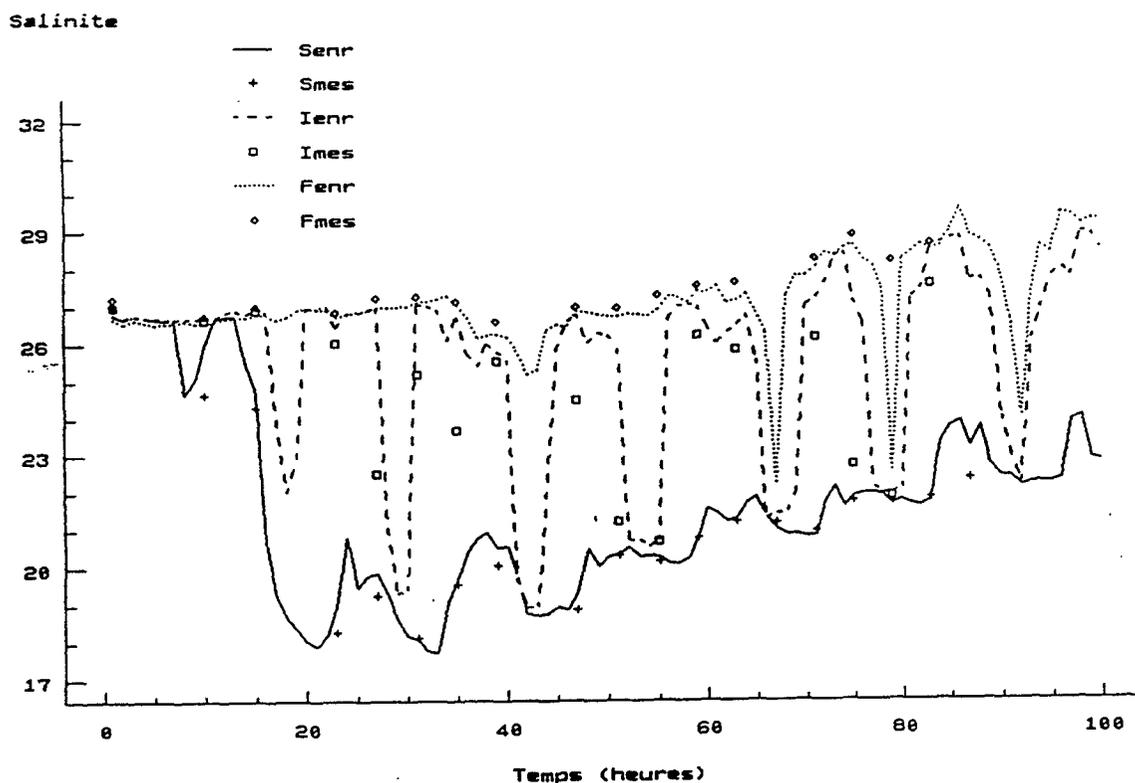


Fig. 5.29 : Salinités enregistrées aux différentes profondeurs par les courantomètres Anderaa lors de la campagne Anderaa1.

salinité au fond

On constate que jusqu'à la quarantième heure environ, la masse d'eau profonde dans laquelle est immergé l'Anderaa au bas de la colonne d'eau n'est pas affectée par l'arrivée de l'onde de crue artificielle. Par la suite, on observe des nettes diminutions de salinité dont nous verrons par la suite qu'elles sont liées à l'évolution des caractéristiques verticales du signal de marée.

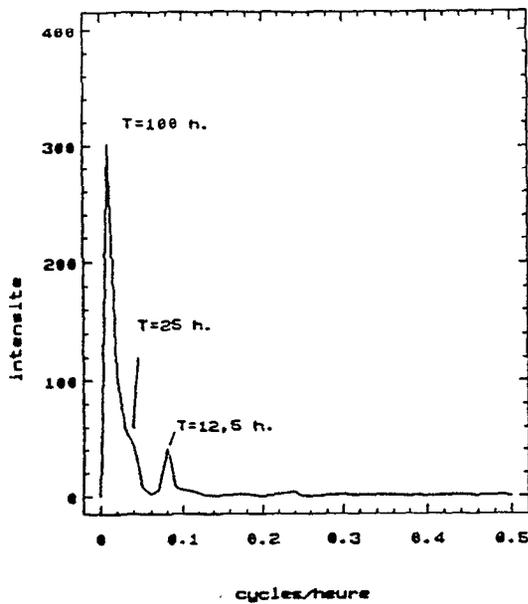


Fig. 5.30 : Périodogramme associé à la série des salinités enregistrées en sub-surface.

salinité intermédiaire

Les salinités calculées à partir des enregistrements effectués au milieu de la colonne d'eau illustrent la présence de deux masses d'eau qui baignent alternativement l'enregistreur. L'écoulement est en fait constitué d'écoulements horizontaux superposés et indépendants qui présentent chacun des caractéristiques différentes.

L'évolution périodique de la salinité à mi-profondeur rend compte des transports advectifs horizontaux liés aux oscillations des diverses masses d'eau en présence dans l'estuaire. Lors des phases de jusant, la lentille dessalée s'étire vers l'aval et occupe une épaisseur plus ou moins importante de la colonne d'eau suivant l'amplitude des oscillations de la marée ; durant le flot, à l'inverse, la lentille est repoussée en amont, et la colonne d'eau est alors principalement investie par les eaux estuariennes salées.

Comparaison des salinités mesurées et enregistrées

La comparaison (fig. 5.29) des séries de salinité mesurées (S_{mes} , I_{mes} , et F_{mes} sur la figure) et calculées à partir des enregistrements (S_{enr} , I_{enr} , et F_{enr}) est utile pour localiser précisément l'origine des échantillons, notamment pour les prélèvements effectués à mi-profondeur.

- En surface : On peut ajuster une régression linéaire du type $S_{\text{mesurée}} = 0,96 * S_{\text{enregistrée}} - 0,62$ ($R^2 = 97,01$). La pente n'est pas significativement différente de 1 ($p = 0,005$), validant ainsi la qualité de l'échantillonnage. Les salinités mesurées sont statistiquement plus faibles que les salinités enregistrées du fait de la profondeur plus faible des prélèvements par rapport à l'immersion de l'Anderaa.

- Au fond : Suivant le même type d'ajustement mais après avoir ôté le couple de valeurs obtenues le 24/01 à 15h30, on obtient la relation $S_{\text{mesurée}} = 0,96 * S_{\text{enregistrée}} + 1,43$ ($R^2 = 96,01$) dont la pente n'est pas significativement différente de 1 ($p = 0,005$). Les salinités mesurées sont statistiquement plus élevées que les salinités calculées du fait de la moindre profondeur d'immersion de l'Anderaa par rapport à celle des prélèvements. La valeur écartée de la régression montre qu'à ce moment, le prélèvement a été fait dans la masse d'eau estuarienne salée du fond, alors que l'Anderaa était baigné par des eaux "mélangées", et donc moins salées. Les deux autres chutes de salinité observées dans la série des salinités calculées à partir des enregistrements n'ont pas de valeur mesurée homologue.

- A mi-profondeur : La simple observation des deux séries montre le synchronisme de leur variabilité temporelle. La salinité mesurée est cependant en moyenne inférieure à la salinité enregistrée et la masse d'eau échantillonnée possède parfois les caractéristiques des eaux superficielles dessalées, et parfois les caractéristiques des eaux estuariennes profondes salées. La salinité des prélèvements sera utilisée ultérieurement pour identifier l'origine de la masse d'eau échantillonnée à cette profondeur.

II.2.1.C. LA DENSITE

L'image de l'évolution temporelle de la densité calculée à partir des enregistrements obtenus aux différentes profondeurs (fig. 5.31) permet de rendre compte de l'alternance des masses d'eau en présence. L'arrivée de l'onde de crue artificielle provoque une **stratification** de la colonne d'eau avec une pycnocline qui va osciller de part et d'autre du courantomètre immergé à mi-profondeur. Le marégramme simultanément enregistré à Saint-Louis (fig. 5.32) montre que l'oscillation de la pycnocline est en phase avec la périodicité du cycle de marée : les valeurs les plus faibles, lorsque la colonne d'eau tend à être homogène, surviennent lors des périodes d'étales de marée basse.

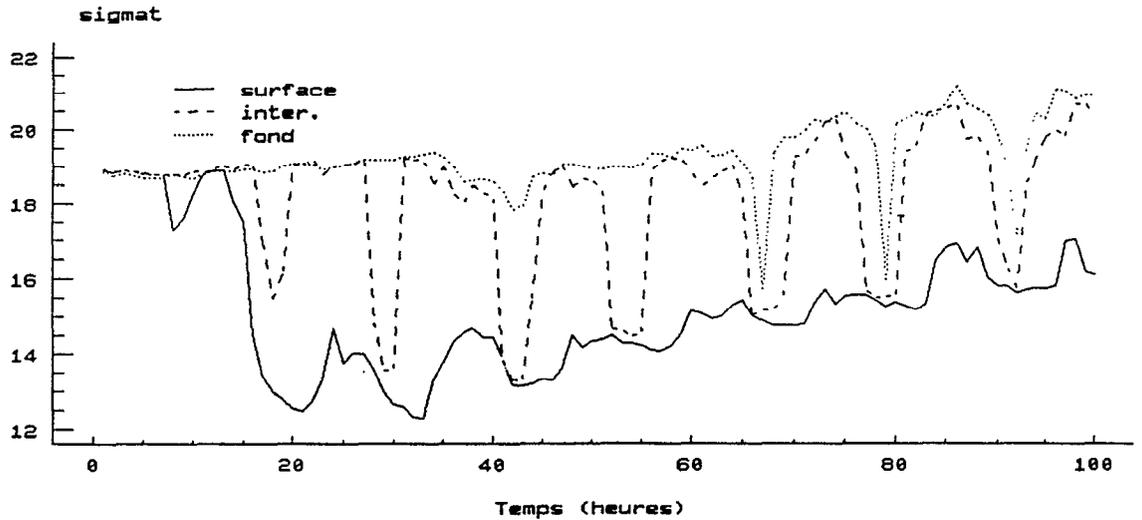


Fig. 5.31 : Densités calculées à partir des enregistrements des courantomètres aux trois profondeurs.

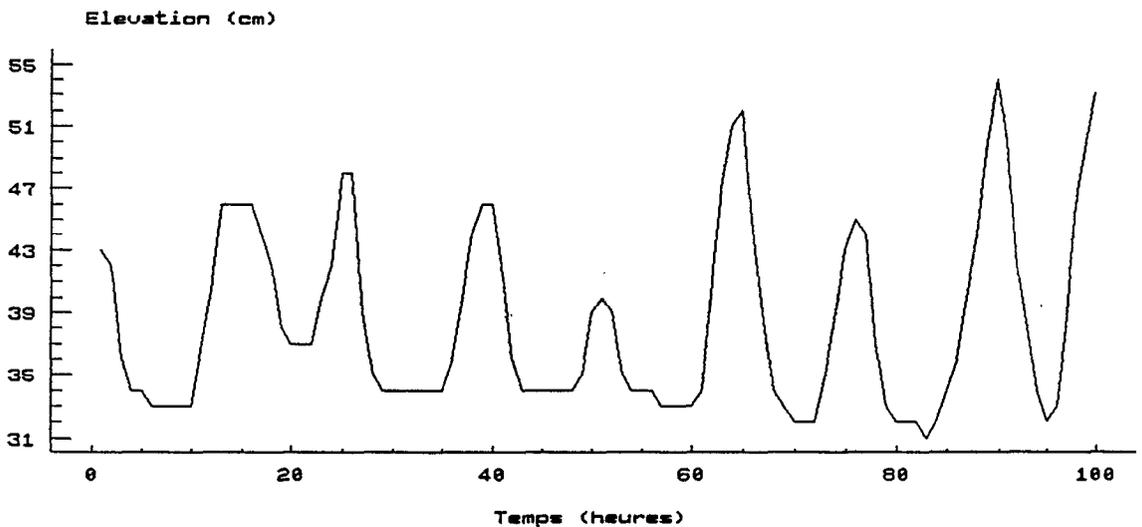


Fig. 5.32 : Marégramme enregistré à Saint-Louis durant la période de suivi en continu des caractéristiques hydrologiques et courantologiques.

Nous avons reproduit (fig. 5.33) les corrélations croisées entre les séries horaires brutes des hauteurs à Saint-Louis et de la densité à mi-profondeur. Les deux séries évoluent identiquement, mais avec un décalage d'une heure environ : la densité est minimale une heure avant l'étales de marée basse.

Les trois derniers cycles (après la 60^{ième} heure) sont caractérisés par de courtes périodes durant lesquelles le gradient vertical de densité passe par des minimums, cette situation ne survenant que lors des périodes d'étales de marée basse lors des marées de vives-eaux.

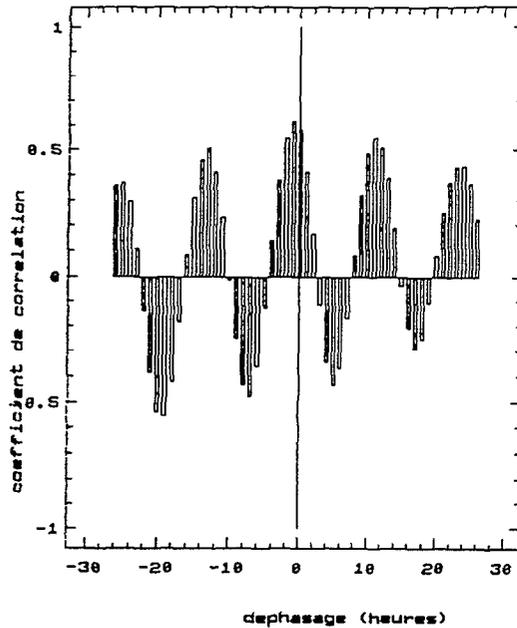


Fig. 5.33 : Corrélation croisée entre la salinité intermédiaire et le marégramme.

Ces observations indiquent que les périodes transitoires durant lesquelles la colonne d'eau tend à être homogène ne sont pas la simple conséquence d'un mélange qui détruirait la stratification. On observe la *succession périodique* de deux masses d'eau indépendantes, juxtaposées longitudinalement et superposées verticalement, et dont l'importance relative le long d'une verticale semble intimement liée à l'amplitude du marnage, soit à l'importance des volumes déplacés dans l'estuaire.

II.2.2. Observations courantologiques

La vitesse du courant pour chaque masse d'eau a été décomposée en deux composantes orthogonales à partir des données enregistrées en surface et au fond :

- une composante Est-Ouest qui rend compte notamment des transports latéraux,
- une composante Nord-Sud qui rend compte des écoulements longitudinaux (dans l'axe principal de l'estuaire).

De la composante transversale ...

Nous avons représenté (fig. 5.34) les histogrammes de fréquence des composantes Est et Ouest des courants de surface et de fond. Les vitesses moyennes sont faibles, légèrement supérieures en surface, généralement orientées vers l'est en surface et vers l'ouest au fond. Aucune tendance ou périodicité n'apparaît pour ces séries et les transports horizontaux qui leur sont associés seront vraisemblablement de faible importance.

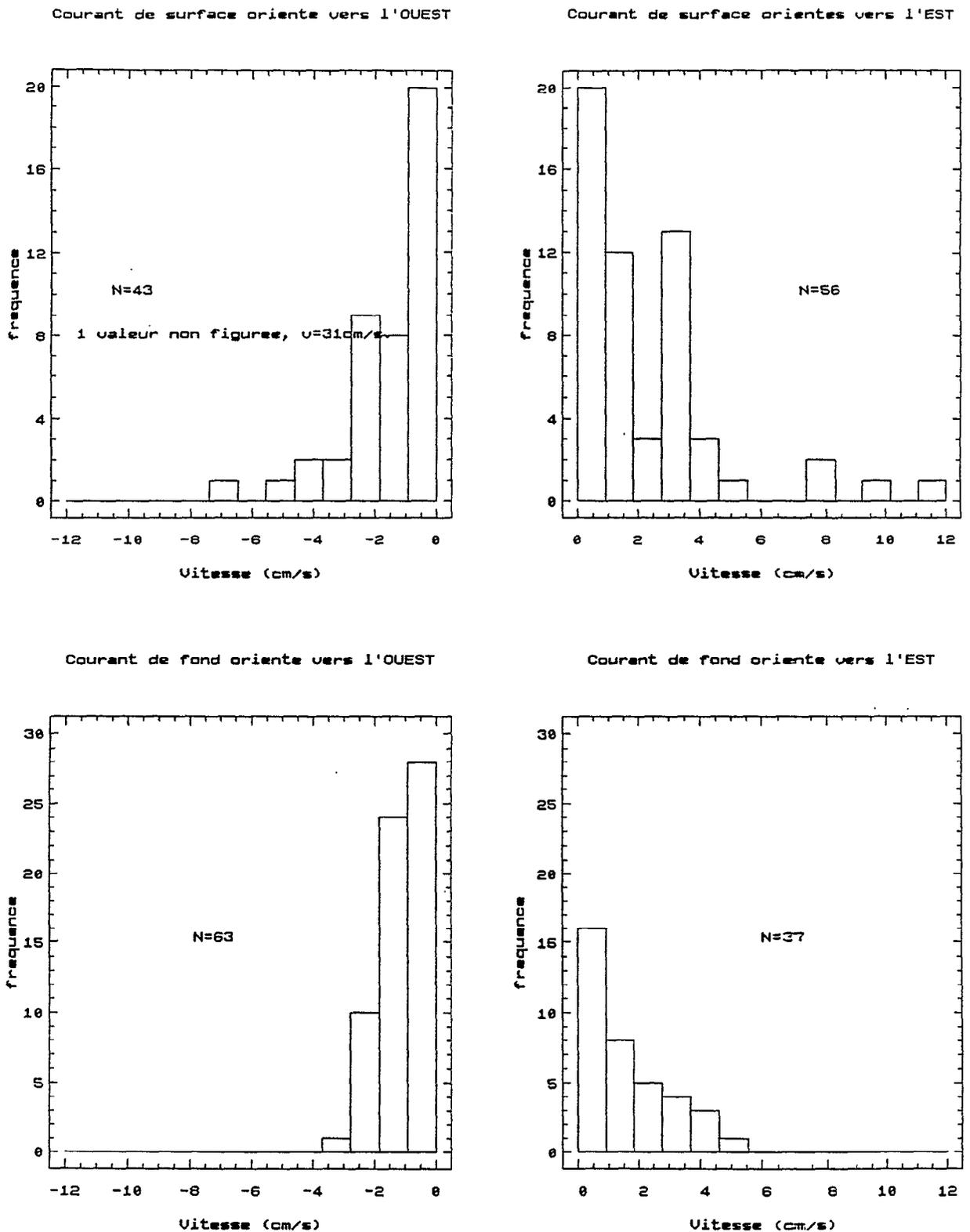


Fig. 5.34 : Histogramme de fréquences des courants latéraux en surface et au fond (les valeurs positives indiquent que le courant est orienté vers l'est).

Il n'apparaît qu'un seul événement remarquable à la 92^{ième} heure (26/01 à 4^h) avec un courant de surface significatif (31 cm/s) orienté vers l'ouest, mais éphémère, et dont on ne retrouve pas la trace dans la série des courants enregistrés au fond.

L'observation de la série des vents tri-horaires instantanés mesurés à Saint-Louis (non figurée) révèle l'occurrence d'un pic de vent inhabituel de secteur sud-sud-est et de forte intensité (8 à 10 m.s⁻¹) le 25/01 de 12^h à 18^h susceptible d'être à l'origine de cette advection transversale superficielle. L'existence d'un tel décalage temporel entre le coup de vent et le déplacement (advectif dans notre cas) qu'il provoque est en effet un résultat classique (voir par exemple Gabrielson et Lukatelich 1985).

De la composante longitudinale ...

Nous avons reproduit (fig. 5.35) l'évolution temporelle des composantes longitudinales de la vitesse des courants de surface et de fond et de l'élévation mesurée simultanément par le marégramme de Saint-Louis (fig. 5.36). Les courants de jusant (orientés vers le sud) sont comptés négativement et les courants de flot (orientés vers le nord) positivement.

La vitesse enregistrée en sub-surface est caractéristique d'un signal de marée semi-diurne à inégalité diurne, avec le deuxième cycle de chaque jour marqué par une amplitude plus faible. Cette série apparaît non stationnaire puisque l'amplitude de ses variations augmente au cours du temps, notamment pour les courants de flot, qui trahit la transition du régime de marée vers une période de vives-eaux. On observe au début de la série un léger déphasage (1 heure environ) entre le cycle de vitesse de la masse d'eau superficielle et le cycle de marée. Après la 50^{ième} heure, la série des vitesses est remarquablement périodique et régulière, et parfaitement en phase avec le marégramme : les vitesses sont minimales, logiquement, lors des étales de marée.

Les courants associés au jusant sont très réguliers, d'intensité peu variable, statistiquement moins forts que les courants de flot (comparaison des moyennes, $p=0,005$) mais de durée plus importante.

Le signal enregistré au fond apparaît très perturbé. La première moitié de la série est caractérisée par un déficit constant des courants de flot et un déphasage de plusieurs heures par rapport au marégramme. A l'inverse, les trois derniers cycles de la série sont beaucoup plus réguliers, mais avec un léger décalage par rapport au marégramme.

Les courants associés au jusant sont statistiquement plus faibles que les courants de flot (comparaison des moyennes, $p=0,0025$) et de durée moins importante. On n'observe pas d'inégalité diurne.

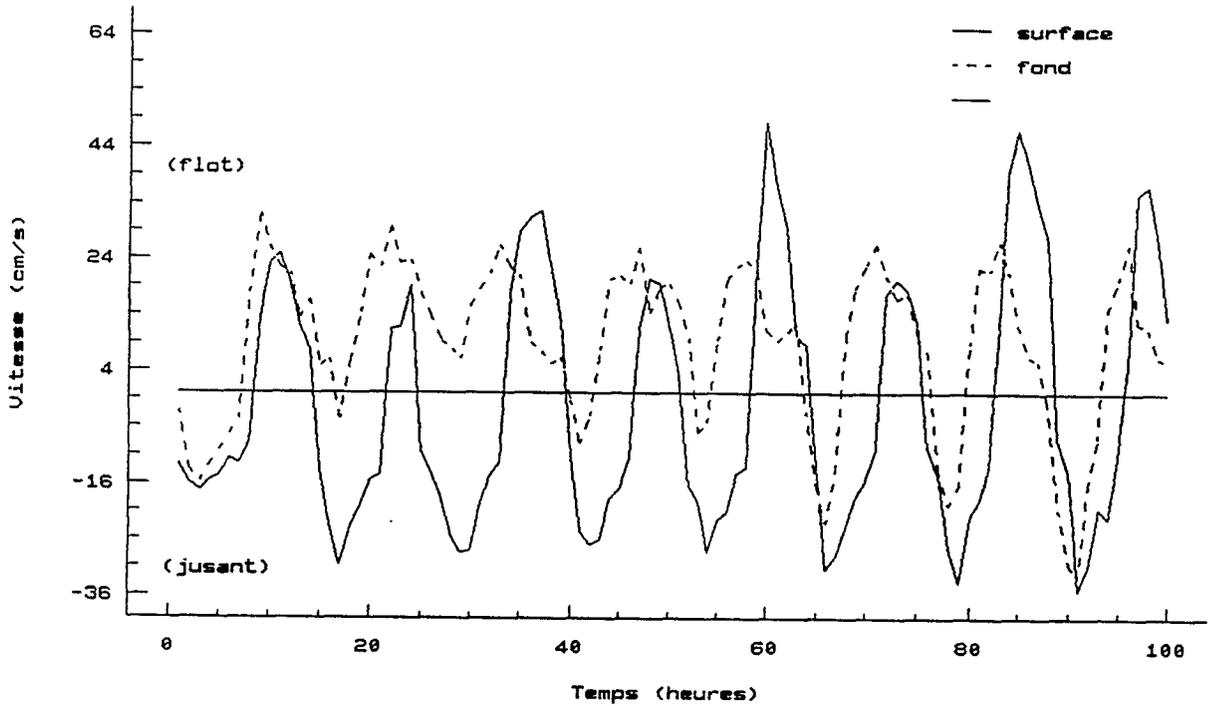


Fig. 5.35 : Evolution temporelle de la composante Nord des courants enregistrés en surface et au fond (Anderaa1).

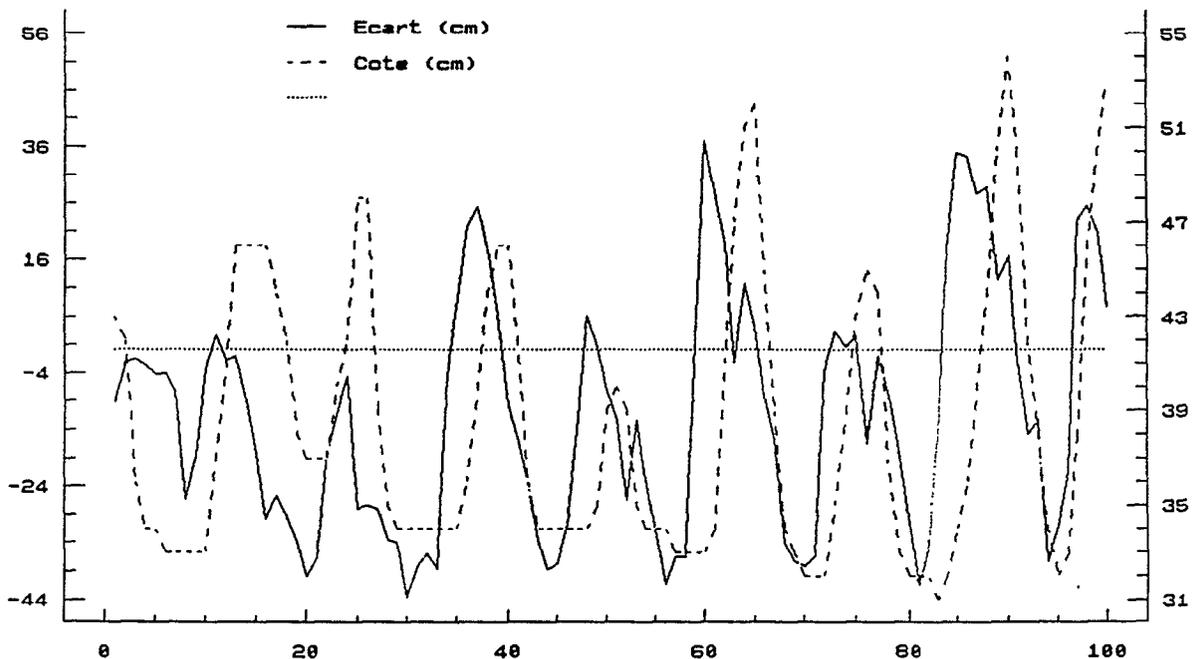


Fig. 5.36 : Marégramme et évolution temporelle de l'écart entre les composantes Nord des courants enregistrés en surface et au fond (Anderaa1).

Les courants de surface sont en moyenne plus forts que les courants de fond, parfois déphasés, voire même opposés. Nous avons reproduit (fig. 5.36) l'évolution temporelle de l'écart des composantes nord des vitesses enregistrées en surface et au fond en regard du marégramme. Ces deux signaux évoluent presque en phase et de façon synchrone, et les écarts de vitesse sont maximaux à proximité des étales de marée haute et de marée basse. On observe toutefois une irrégularité croissante au cours du temps de l'écart entre les vitesses, en particulier lors des phases de flot ($\Delta v > 0$) avec deux pics par maximum décalés de quatre heures environ. Les écoulements de ces masses d'eau superposées et indépendantes apparaissent ainsi tous deux intimement liés au cycle de marée. Leur antagonisme est générateur de courants de cisaillement ("shear flow") violents et périodiques qui vont significativement influencer sur la stabilité de la colonne d'eau.

II.2.3. Calcul d'un indice de stratification

Le niveau de stratification de la colonne d'eau est une donnée cruciale du fait de son importance dans le contrôle de l'intensité des mélanges verticaux, et donc des flux verticaux et des échanges de propriétés entre masses d'eau (chaleur, sel, nutriments, organismes, ...). En bloquant les déplacements verticaux, la stratification influe également sur le degré d'exposition des algues à la lumière (durée et position du séjour dans la couche euphotique).

Dans un fluide stratifié et en mouvement, la mesure directe du mélange vertical doit tenir compte de l'effet stabilisateur des gradients de densité et des turbulences générées mécaniquement par les marées et par le vent. Ce concept, développé en météorologie par Richardson, a été introduit en océanographie estuarienne par Bowden (1963), et sa formulation physique, le nombre de Richardson, utilisée une première fois avec succès par Ganf (1974) pour expliquer les variations journalières de la distribution du phytoplancton dans un lac équatorial peu profond, a été reprise par de nombreux auteurs.

Le nombre de Richardson (Ri) a donc été calculé à partir des données enregistrées en sub-surface et au fond selon :

$$Ri = \frac{g}{\rho} \cdot \frac{\delta \rho}{\delta z}}{\left(\frac{\delta V}{\delta z}\right)^2}$$

avec :

g : accélération de la pesanteur,

ρ : densité de l'eau,

$(\delta \rho / \delta z)$: gradient vertical de densité,

$(\delta V / \delta z)$: gradient vertical de vitesse du courant.

L'expression ci-dessus a été formulée, selon Fortier et Legendre (1979), de manière simplifiée de façon à tenir compte du degré de stratification du fluide imposé par le gradient de densité, et de l'importance de la turbulence générée à l'interface des couches se déplaçant à des vitesses et/ou suivant des orientations différentes. Soit :

$$Ri_C = \frac{\frac{g}{\rho_m} \cdot \frac{\Delta\rho}{\Delta z}}{(\overline{\Delta u})^2 + (\overline{\Delta v})^2}$$

avec :

g : accélération de la pesanteur (981 cm.s^{-2}),
 ρ_m : densité moyenne de la colonne d'eau,
 $\Delta\rho$: différence de densité entre les deux profondeurs,
 Δz : différence de profondeur (500 cm),
 Δu : différence entre les composantes Est-Ouest des vitesses aux deux profondeurs (cm.s^{-1}),
 Δv : différence entre les composantes Nord-Sud des vitesses aux deux profondeurs (cm.s^{-1}).

Une augmentation de Ri_C correspond à une augmentation de la stabilité alors que des valeurs faibles signifient un accroissement potentiel du mélange vertical.

Nous avons reproduit (fig. 5.37) l'évolution temporelle du nombre de Richardson ainsi calculé. Ri_C oscille entre une série de valeurs négatives au début de la campagne qui traduisent une densité supérieure de la lame d'eau superficielle par rapport aux eaux du fond du chenal, et des valeurs supérieures à 100 qui expriment une très forte tendance à la stratification.

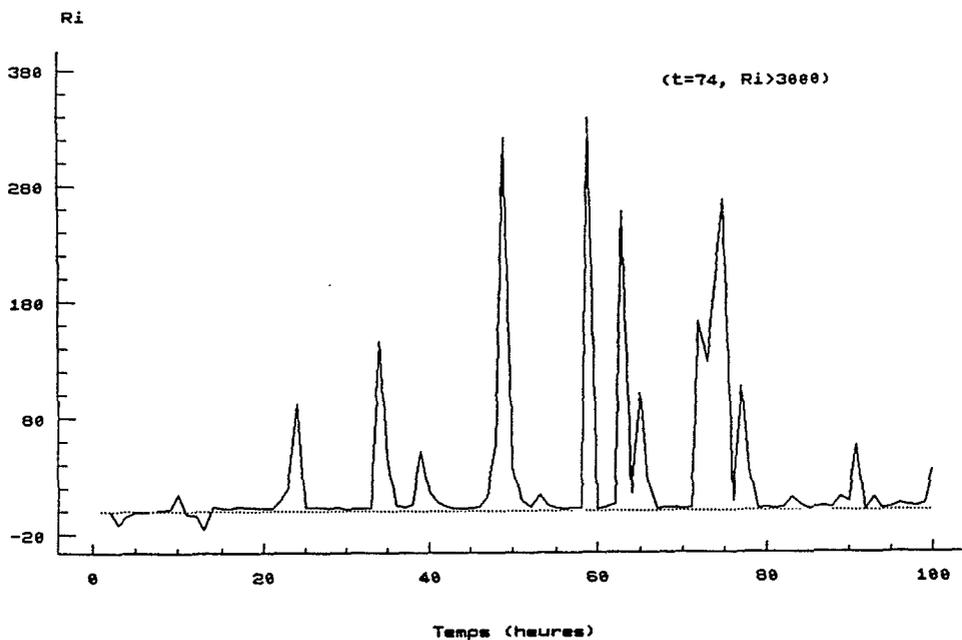


Fig. 5.37 : Evolution temporelle de l'indice de stratification de Richardson calculé à partir des valeurs instantanées horaires enregistrées en surface et au fond (Anderaa1).

L'histogramme de distribution des valeurs prises par Ri_C (fig. 5.38) montre toutefois qu'en moyenne la colonne d'eau est soumise à des conditions de mélange intense, avec l'apparition d'éphémères phases durant lesquelles la colonne d'eau apparaît temporairement stratifiée.

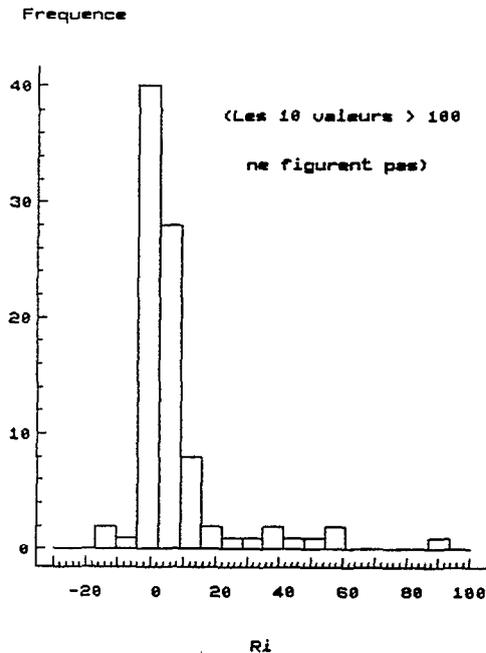


Fig. 5.38 : Histogramme de fréquence de distribution des valeurs prises par l'indice de Richardson.

Tel que nous l'avons calculé, Ri_C représente le rapport entre le travail de flottabilité (fonction du gradient vertical de densité), que tend à réduire le mélange vertical, et le travail de cisaillement ("shear" ; fonction du gradient vertical de vitesse), qui tend au contraire à augmenter le mélange vertical.

Une analyse simple des différents termes qui interviennent dans le calcul de Ri_C montre que :

- 1. $A = g/\rho_m$: ce facteur évolue peu au cours de la campagne (962,5-966,5), et peut être considéré comme constant.

- 2. $B = \Delta\rho/\Delta z$: l'histogramme de distribution de cette variable (fig. 5.39) fait apparaître deux modes distincts :

- un groupe de 18 valeurs pour $B < 6 \cdot 10^{-6}$, soit $\Delta\rho < 0,003$. Ce mode est constitué des 15 premiers points de la série qui ont été enregistrés avant que l'onde de crue artificielle n'atteigne Saint-Louis : la station était alors sous l'unique influence de l'onde de marée. Le maintien de densités supérieures en surface par rapport au fond suggère toutefois la rémanence d'une certaine stabilité de la colonne d'eau. Les 3 autres points de

ce premier mode correspondent aux chutes de salinité observées au fond en fin de série. L'écart de densité est alors minimum du fait de l'occupation de toute la colonne d'eau par la masse d'eau dessalée d'origine continentale lors des phases d'étale de marée basse à la reprise des marées de vive-eau.

Le second mode est constitué de l'ensemble des points enregistrés lors de l'occurrence simultanée des deux masses d'eau à Saint-Louis.

Nous verrons ci-dessous que la distinction de ces deux modes permet l'identification de mécanismes différents dans le contrôle de la stabilité de la colonne d'eau.

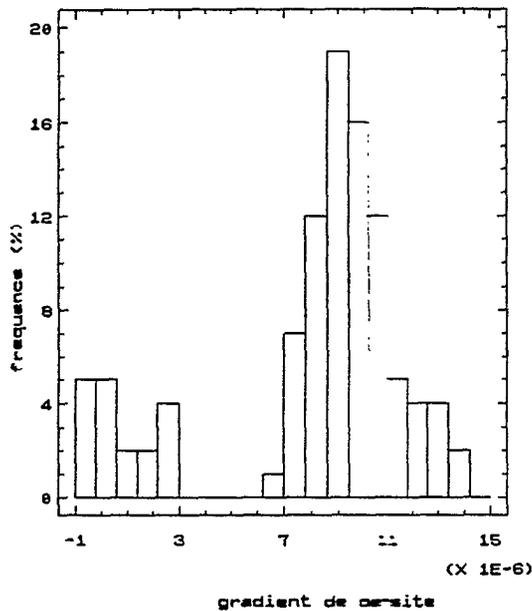


Fig. 5.39 : Histogramme de fréquence de distribution des valeurs de l'écart vertical de densité entre la surface et le fond (Anderaa1).

- 3. $C = (\Delta u)^2 + (\Delta v)^2 / (\Delta z)^2$: cette variable est la véritable variable de forçage du nombre de Richardson, en particulier quand le gradient de densité est fort. L'influence de cette variable a été estimée au moyen de régressions linéaires du type $Ri_c = a + b(1/C)$ en considérant différents regroupements (d'effectifs "n") parmi les points enregistrés.

$n=100$; $R^2=79,42$ (ensemble des valeurs) : forçage de la régression par une valeur très élevée de Ri_c ($Ri_c=3259,6$ à la 74^{ième} heure).

$n=99$; $R^2=8,12$ ($Ri_c < 3000$) : forte dispersion des points avec deux tendances distinctes apparentes sur le graphique (non figuré).

$n=82$; $R^2=99,95$ ($B > 6.10^{-6}$) : on ne considère là que les situations pour lesquelles le gradient de densité est "élevé". L'évolution de la stabilité de la colonne d'eau n'est liée qu'au gradient vertical de vitesse.

$n=72$; $R^2=96,99$ ($B > 6.10^{-6}, Ri_c < 100$) : même résultat que précédemment. Cette régression traduit bien l'influence physique significative qu'exerce le gradient de vitesse, en s'affranchissant des biais que pourraient causer les fortes valeurs de Ri_c .

$n=18$; $R^2=54,28$ ($B \leq 6.10^{-6}$) : quand le gradient de densité est faible, on voit que Ri_c n'est expliqué qu'à environ 50% par le gradient de vitesse, et donc aussi à environ 50% par le gradient de densité.

Cette analyse sommaire permet de souligner les fondements d'une typologie pour la description des caractéristiques physiques de la colonne d'eau. En effet, le front généré par la superposition de masses d'eau de qualité et d'origine différentes perturbe la dynamique estuarienne en jouant principalement sur les caractéristiques de leurs écoulements. Le synchronisme ou le déphasage entre l'onde de marée et l'onde de crue fluviale, en générant des gradients de vitesses de forte intensité, sera ainsi le principal moteur de la déstabilisation verticale. Lorsque le gradient de densité est faible, et quelle que soit l'origine de la masse d'eau en présence, le gradient de vitesse et le gradient de densité interviendront de façon antagoniste, mais simultanée, sur les valeurs de Ri_c .

Dans les conditions de la campagne que nous décrivons ici, l'occurrence simultanée des deux masses d'eau à la station de Saint-Louis est liée à l'importance des volumes déplacés sous l'effet des oscillations de la marée. En particulier, en période de vive-eau, du fait des fortes amplitudes de la marée (en fin de période), la station est investie périodiquement et de manière homogène par des eaux de qualité très différentes. On peut donc s'attendre à retrouver dans la série des valeurs de Ri_c une périodicité compatible avec celle du rythme d'alternance de ces masses d'eau.

Nous avons reproduit (fig. 5.40), l'évolution de Ri_c après lissage de la série à l'aide d'une moyenne mobile à 7 termes (moyenne calculée pour chaque point en faisant intervenir les trois points immédiatement précédents et immédiatement suivants), ce qui permet de masquer la variabilité à très court terme de cette variable.

La périodicité de cet indice de stratification, forcée par le cycle de marée, est ainsi clairement décrite, et l'on constate que ce signal est synchrone avec l'évolution du signal marégraphique.

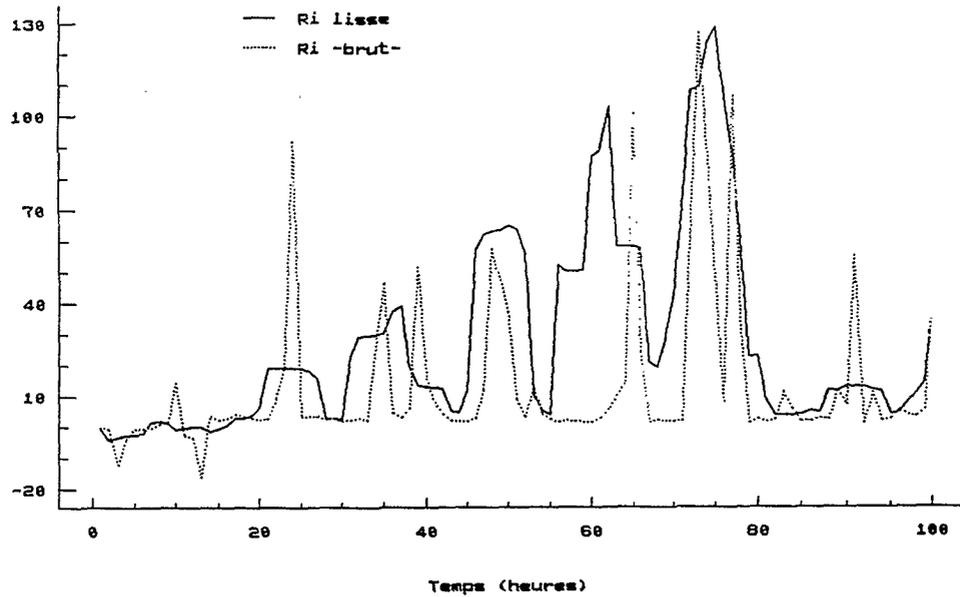


Fig. 5.40 : Evolution temporelle de l'indice de stratification de Richardson après lissage des fluctuations à haute fréquence (moyenne mobile à sept termes).

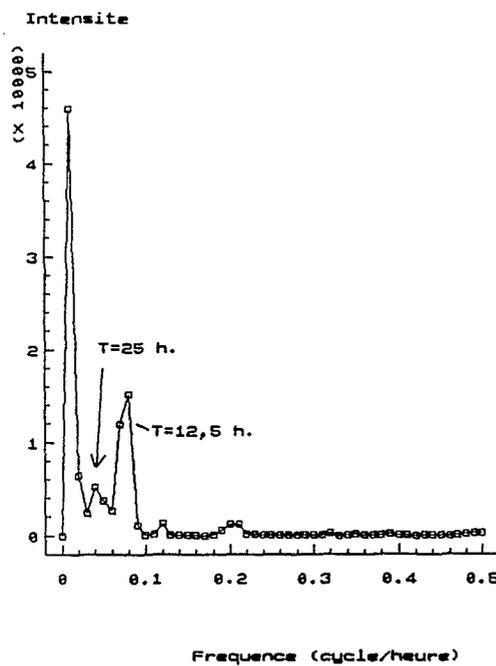


Fig. 5.41 : Périodogramme associé à la série temporelle lissée de l'indice de stratification de Richardson.

Le périodogramme associé à la série lissée (fig. 5.41) est en ce sens révélateur avec :

- un pic de très basse fréquence (0,01 cycle/heure) imposé par la non-stationnarité de la série,

- un pic de forte intensité pour une fréquence de 0,08 cycle/heure (période de 12,5 heure), dont on retrouve un écho sous forme d'un pic moins important à la fréquence 0,04 (période = 25 heures). Il s'agit bien là de la variabilité associée à la périodicité semi-diurne du cycle de marée.

- un pic de faible intensité pour une fréquence de 0,12 cycle/heure, soit une période d'environ 8,3 heure, que nous attribuerons aux irrégularités, notamment lors des phases de flot, observées dans l'évolution de Ri_c et qui ne sont que partiellement masquées par le lissage.

Cette analyse de l'évolution du nombre de Richardson montre que la stabilité de la colonne d'eau est sous l'étroite dépendance du cycle de marée, et principalement forcée par l'antagonisme des écoulements des masses d'eau en présence lors de cette campagne. Le lissage effectué permet en effet de mettre en évidence le synchronisme de la série de Ri_c et du marégramme.

On observe toutefois :

- d'une part, une variabilité à court terme dans l'évolution des valeurs de Ri_c qui se superpose à la périodicité semi-diurne et qui est forcée par le déphasage qui existe entre les écoulements des deux masses d'eau, notamment lors du flot,

- d'autre part, un changement dans la périodicité de Ri_c (fin de la série), qui se produit simultanément à la reprise d'une période de marées de vive-eau, et, notamment, la reprise des courants de jusant au fond. Ceci suggère qu'il faut vraisemblablement s'attendre à retrouver l'émergence d'une variabilité liée à la périodicité semi-mensuelle du signal de marée lors de l'analyse à plus long terme des caractéristiques physiques de la colonne d'eau.

Notons enfin que ces observations, effectuées consécutivement à l'arrivée d'un flux d'origine continental à Saint-Louis, ne permettent aucunement d'appréhender la dynamique temporelle de la stratification de la colonne d'eau lorsque l'estuaire est sous l'unique influence marine.

II.2.4. Observations "hydroclimatiques"

Durant toute la durée du suivi, des échantillons d'eau ont été prélevés aux diverses profondeurs d'enregistrement dans le but de la caractérisation physico-chimique et biologique des masses d'eau. Les divers résultats obtenus font l'objet d'une présentation sommaire dans ce paragraphe.

II.2.4.a. SELS NUTRITIFS

Lors de la collecte de chaque échantillon, des filtrations ont été faites pour le dosage de la chlorophylle et l'estimation de la teneur en matières en suspension. Une partie du filtrat a été recueillie et conservée pour la détermination des teneurs en nutriments : phosphates et silicates réactifs dissous ainsi que nitrates ont fait été dosés pour chaque échantillon.

Phosphates

Aucune des analyses effectuées n'a mis en évidence de concentration significative de cet élément. Les résultats obtenus étaient invariablement inférieurs à la précision analytique de la méthode utilisée. La concentration en phosphates réactifs dissous est ainsi restée durant toute la durée de la campagne, et quelle que soit la profondeur d'origine de l'échantillon analysé, inférieure à $0,2 \mu\text{mole.l}^{-1}$ de P-PO₄.

Silicates

Nous avons représenté l'évolution des silicates dosés (fig. 5.42) et de la salinité mesurée (fig. 5.43) lors de chaque prélèvement aux différentes profondeurs. On observe que la concentration en silicates dans les eaux de surface décroît au rythme de la salinisation de cette masse d'eau, alors que la concentration en silicates reste constante au fond. La concentration de cet élément dans les échantillons provenant du milieu de la colonne d'eau évolue entre les concentrations observées en surface et au fond au rythme de l'évolution de la salinité, traçant ainsi "chimiquement" la succession des masses d'eau à cette station.

Une régression linéaire hautement significative entre la concentration en silicates et la salinité mesurée a été établie telle que : $\text{Si} (\mu\text{mole.l}^{-1} \text{ de Si}) = 178,3 - 5,72 \cdot \text{S}$, $R^2 = 96,67$.

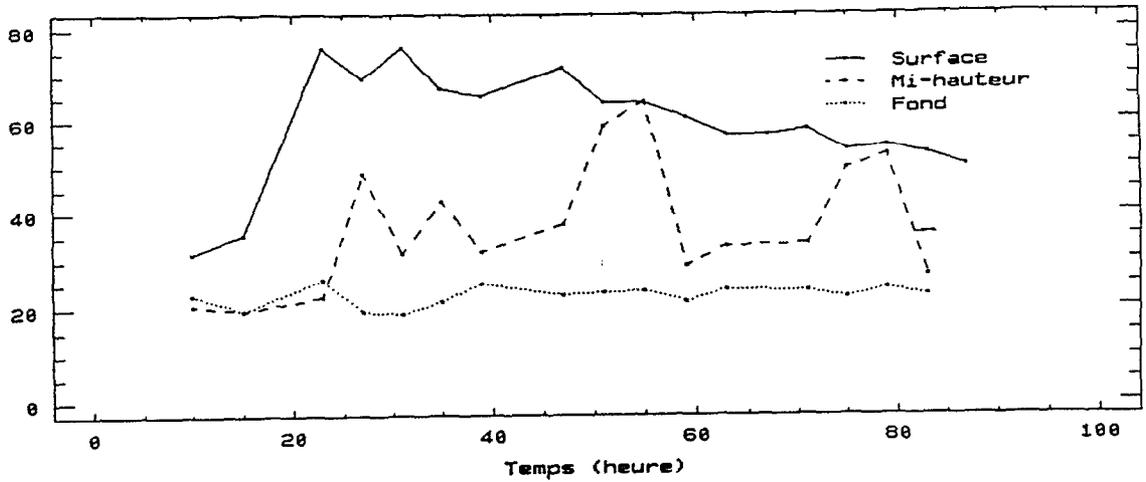


Fig. 5.42 : Evolution temporelle de la teneur en silicates ($\mu\text{mole.l}^{-1}$) aux différentes profondeurs.

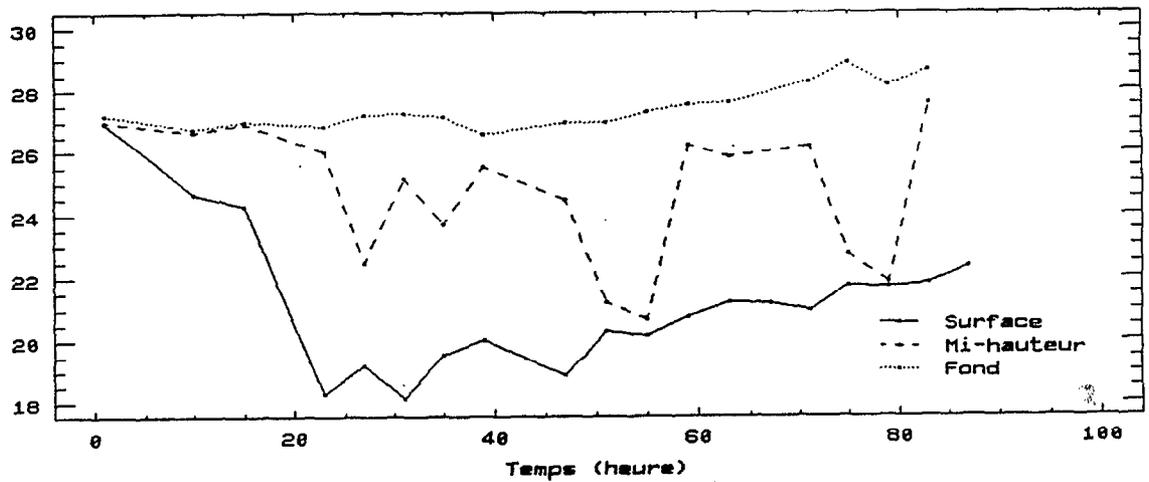


Fig. 5.43 : Evolution temporelle de la salinité mesurée aux différentes profondeurs.

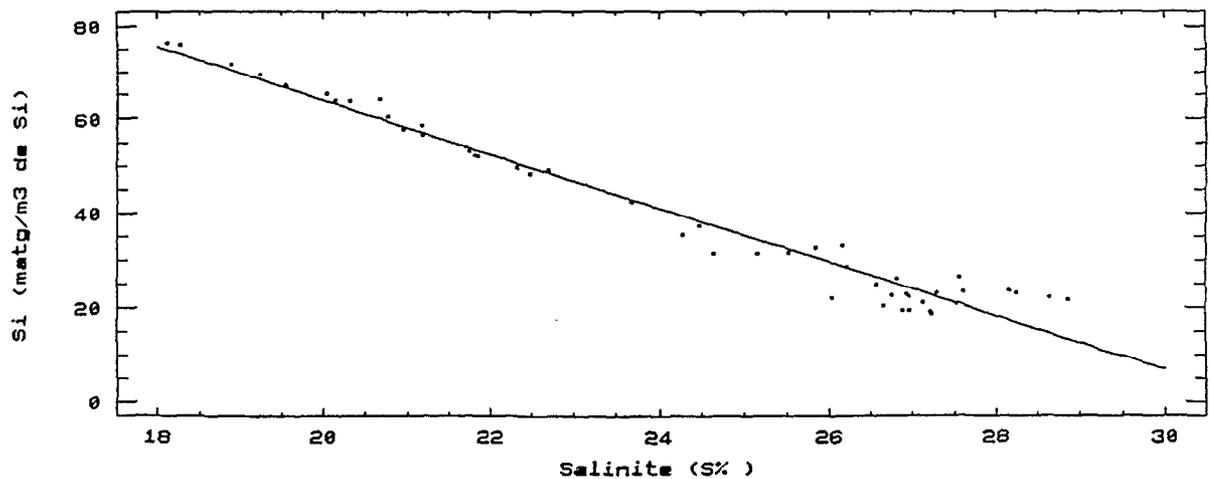


Fig. 5.44 : Evolution de la teneur en silicates selon la salinité des eaux d'origine du prélèvement.

Notons qu'une telle relation entre Si et les salinités enregistrées seraient beaucoup plus confuse, en raison des hiatus observés entre les séries des salinités mesurées et enregistrées aux différentes profondeurs.

Les concentrations en silicates les plus faibles rencontrées sont de l'ordre de $20 \mu\text{mole.l}^{-1}$, ce qui tend à suggérer que cet élément n'était pas limitant pour la croissance du phytoplancton.

Nitrates

Nous avons reproduit (fig. 5.45) l'évolution temporelle de la concentration en nitrates aux différentes profondeurs.

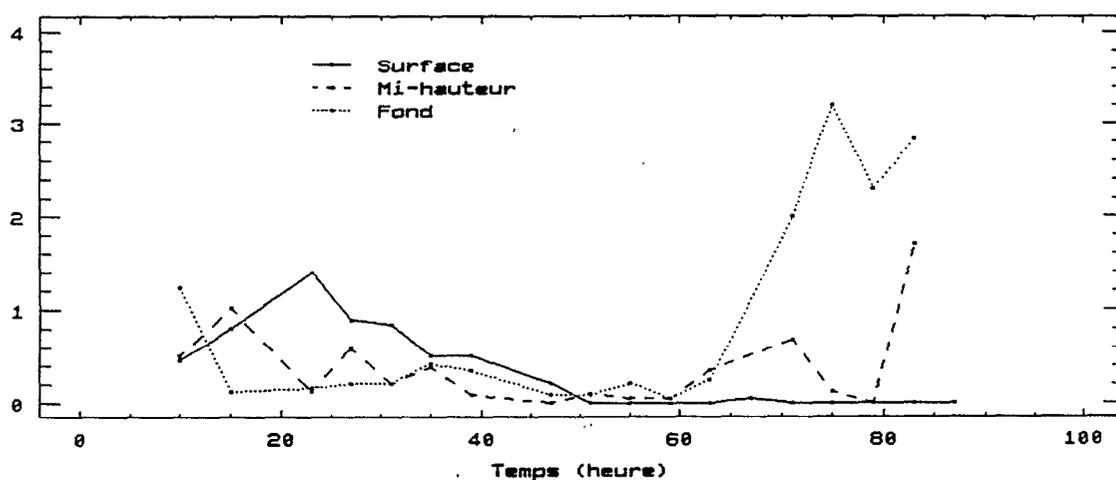


Fig. 5.45 : Evolution temporelle de la teneur en nitrates ($\mu\text{mole.l}^{-1}$) aux différentes profondeurs.

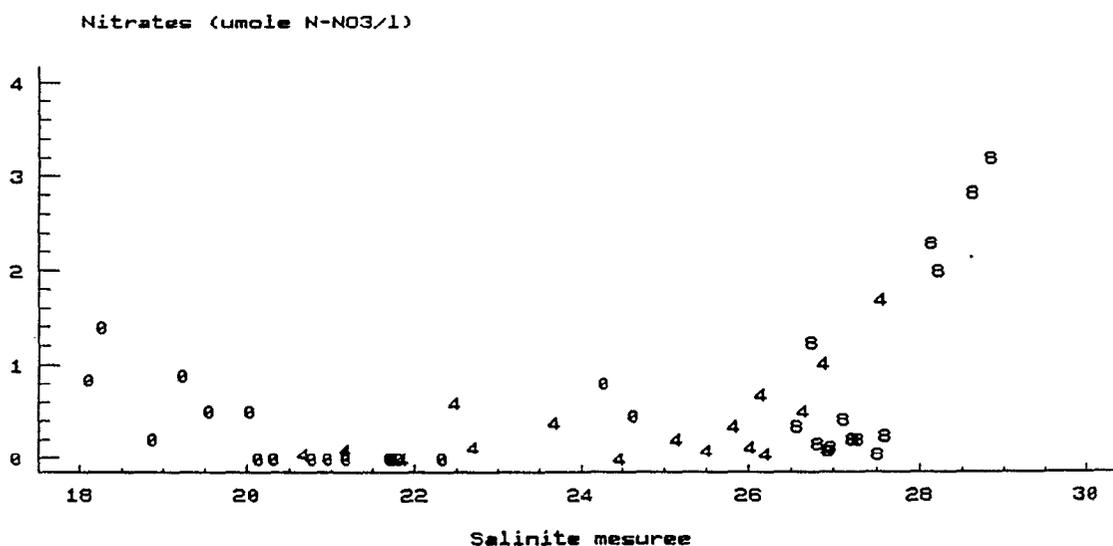


Fig. 5.46 : Evolution de la teneur en nitrates selon la salinité (mesurée) des eaux d'origine du prélèvement (la profondeur d'origine des échantillons est indiquée).

L'effet de l'arrivée de l'onde de crue artificielle à Saint-Louis se traduit par une augmentation de la teneur en nitrates dans les eaux superficielles. Ensuite, cette concentration diminue régulièrement au cours de la salinisation de cette masse d'eau jusqu'à la 50^{ème} heure, à partir de laquelle les résultats des dosages étaient inférieurs à la précision analytique ($<0,1 \mu\text{mole.l}^{-1}$ de N-NO_3).

La situation est plus complexe pour les concentrations mesurées au bas de la colonne d'eau. Après une légère diminution observée au tout début de la campagne, les valeurs demeurent faibles et peu variables durant les deux premiers tiers du suivi, puis l'on observe une brusque et significative augmentation de la teneur en nitrates à partir de la 60^{ème} heure.

Il n'existe de fait pas de relation linéaire simple liant la teneur en nitrates à la salinité des eaux d'origine du prélèvement (fig. 5.46). Les teneurs élevées rencontrées pour les salinités les plus élevées proviennent des masses d'eau profondes et salées échantillonnées durant des périodes de flot à Saint-Louis à la fin de la série de mesure.

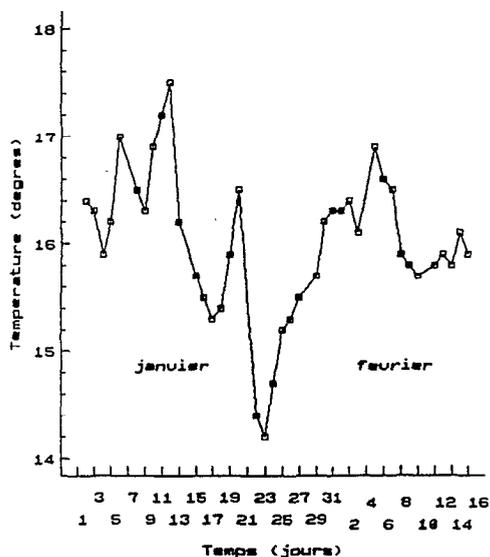


Fig. 5.47 : Températures de surface en mer à Saint-Louis en janvier et février 1990.

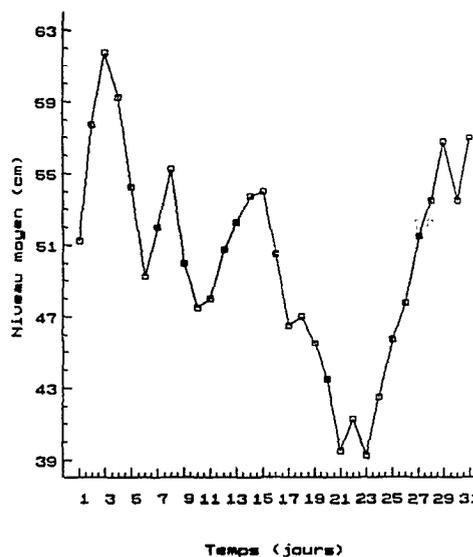


Fig. 5.48 : Niveau moyen de l'estuaire en janvier 1990.

Cette augmentation de la concentration en nitrates au fond et durant des périodes de flot illustre la composante *advective* de la marée au travers du transport horizontal d'eaux marines vers l'amont. Nous avons en effet reporté (fig. 5.47) l'évolution de la température de

surface mesurée en mer à Saint-Louis en janvier et février 1990. On observe une très nette décroissance durant la seconde quinzaine de janvier avec un minimum thermique observé le 23. Cette décroissance, caractéristique d'une pulsation de l'upwelling côtier, s'accompagne d'un accroissement important des teneurs en sels nutritifs des eaux marines (Oudot et Roy 1991). D'autre part, la remontée du niveau moyen des eaux dans l'estuaire dès le 23 janvier s'accompagne d'une reprise des échanges actifs avec l'océan au niveau de l'embouchure, et, lors des périodes de flot, d'une réelle intrusion des eaux marines dans l'estuaire.

La conjonction des échanges significatifs entre l'océan et l'estuaire du fait de la remontée du niveau moyen et d'une pulsation de l'upwelling côtier qui enrichit les eaux marines permet l'advection dans l'estuaire - jusqu'à Saint-Louis - de masses d'eau océaniques riches en nitrates.

Les concentrations mesurées dans les échantillons prélevés au milieu de la colonne d'eau sont intermédiaires entre les concentrations observées en surface et au fond, ce qui traduit l'existence de phénomènes de diffusion des sels azotés entre les masses d'eau en présence. Une analyse de ces échanges s'avère toutefois délicate à partir des données décrites ici du fait de l'imprécision relative à la localisation de la pycnocline et au positionnement du point d'échantillonnage par rapport à cette pycnocline.

II.2.4.b. TURBIDITE

La turbidité a été mesurée au moyen de l'estimation de la charge particulaire en suspension, et de la mesure de la profondeur de disparition d'un disque de Secchi. Nous ne présenterons pas de résultats relatifs à cette dernière mesure du fait du faible nombre de valeurs obtenu qui rend hasardeuse toute interprétation.

Nous retiendrons cependant que cette profondeur de disparition varie entre 1,7 et 2,2 mètres, ce qui correspond à une épaisseur de la couche euphotique de l'ordre de 5.2 à 6.6m (calculs fait à partir de la relation exposée au chap.III, parag. III.2.3.1 ; notons que l'utilisation de la relation proposée par Holmes (1970), $K_d = 1,44/Z_{DS}$, $Z_{eu} = -\ln(0,01)/K_d$, produit des estimations peu différentes, respectivement 5,4 et 7 mètres).

On voit donc que 50 à 70% de la colonne d'eau sont soumis à un éclaircissement potentiellement utilisable par les algues. Cela signifie :

- d'une part, que lorsque la colonne d'eau est fortement stratifiée, les cellules phytoplanctoniques piégées dans la masse d'eau profonde ne sont pas dans des conditions d'éclaircissement leur permettant de se développer convenablement,

- et d'autre part, que lorsque la colonne d'eau est soumise à une forte turbulence susceptible de transporter verticalement le phytoplancton à travers toute la colonne d'eau, les algues sont soumises à un régime lumineux fluctuant. Le temps de séjour relatif des algues respectivement au dessus et au dessous de cette profondeur critique qu'est la limite inférieure de la zone euphotique conditionnera alors leur réussite.

Matières en suspension

Les résultats relatifs à la charge particulaire en suspension sont présentés sur la figure 5.49. L'ajustement des cycles qui y figurent a été fait empiriquement, sous couvert de l'hypothèse que la variabilité de la teneur en MES est contrôlée par une fonction périodique liée au cycle de marée.

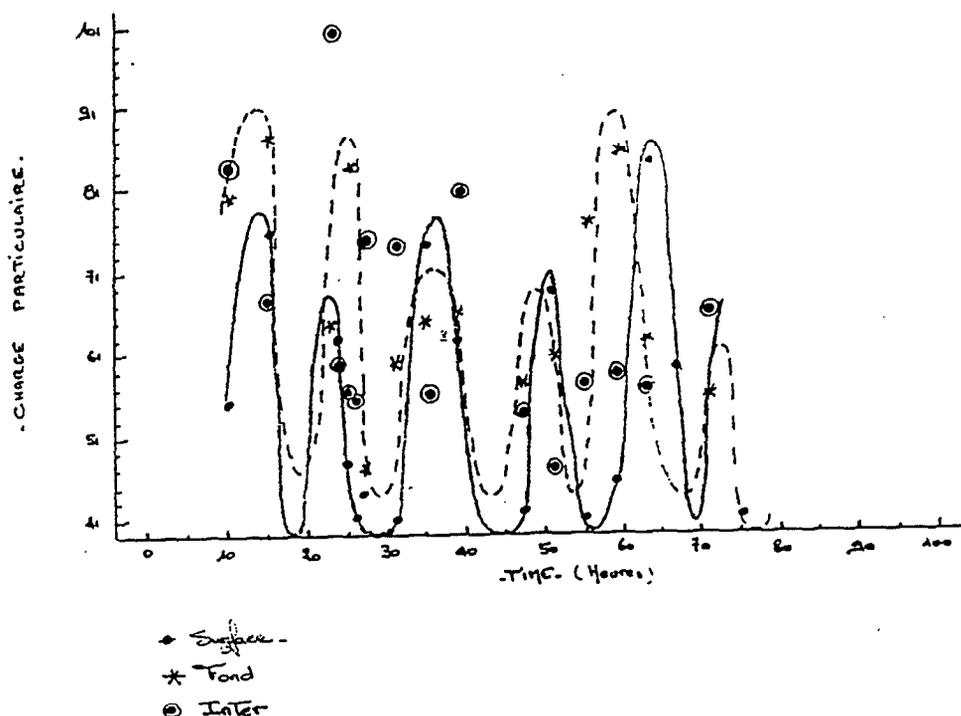


Fig. 5.49 : Evolution temporelle de la teneur en matières en suspension aux trois profondeurs.

Les résultats obtenus en surface montrent que la quantité de matière en suspension augmente lors des phases de flot, de la même façon que nous l'avons déjà observé pour la salinité, avec un maximum pendant ou juste après le maximum de vitesse, soit juste avant l'étalement de marée haute. On observe une inégalité diurne caractéristique qui légitime

l'hypothèse du contrôle de la teneur en MES par des processus hydrodynamiques liés directement à l'amplitude du cycle de marée.

En profondeur, où les concentrations sont sensiblement plus élevées qu'en surface, une périodicité analogue est superposable aux données, mais sans inégalité diurne évidente. Il est important de noter que cette périodicité sur les échantillons provenant du bas de la colonne d'eau est sensible dès le début de la série. Il apparaît en particulier deux oscillations entre les 20 et 30^{èmes} heures, alors qu'au fond un courant de flot se maintient durablement. Cette observation suggère que les oscillations de la teneur en MES perçue sur l'ensemble de la colonne d'eau sont liées principalement à l'amplitude de la marée dont le rôle advectif est là encore mis en évidence. Les fluctuations observées en un point fixe semblent en effet correspondre aux passages successifs d'une masse d'eau où s'accumulent les MES au point d'observation. Les oscillations longitudinales de cette masse d'eau de part et d'autre de Saint-Louis donnent l'illusion d'une évolution locale périodique alors qu'il s'agit d'un simple transport.

Aucune périodicité n'apparaît pour la série des MES mesurées sur les échantillons provenant du milieu de la colonne d'eau. La situation y est confuse ; il est de plus fréquent que la charge particulaire au milieu de la colonne d'eau soit plus élevée qu'en surface et au fond, ce qui tend à suggérer une accumulation de ces MES sur le front généré à l'interface des deux masses d'eau (Halim et Morcos 1966, Lafond 1967). La confrontation des teneurs en MES à divers descripteurs hydroclimatiques (salinité, densité, dS, etc...) ne fait apparaître aucune relation significative.

L'accumulation des MES en zone intermédiaire et les fluctuations périodiques de la charge particulaire sur l'ensemble de la colonne d'eau sont caractéristiques de la présence d'un maximum de turbidité dans l'estuaire. Nous emprunterons à Dyer (1988) les brèves explications formulées ci dessous :

Selon cet auteur, les processus divers associés à la circulation estuarienne suffisent à justifier l'existence d'un maximum de turbidité, sans envisager de phénomènes d'érosion, de remise en suspension et de sédimentation des MES : il s'agit d'un simple mécanisme de transport. En effet, lors de la confrontation des eaux douces et des eaux estuariennes salées, il s'établit une circulation résiduelle vers l'aval en surface, tandis qu'une progression résiduelle vers l'amont s'installe au fond au travers des courants de densité (voir fig. 5.20). Il existe toutefois une zone de convergence où ce courant résiduel profond s'annule, et qui se trouve en général très en amont dans l'estuaire. Les eaux douces qui advectent les MES dans l'estuaire les transportent vers l'aval où elles sédimentent, sont reprises par le courant de densité où elles se mélangent aux MES "estuariennes", puis sont advectées par ce courant résiduel de nouveau vers l'amont. De cette façon, la concentration maximale en MES se trouve à proximité du fond, et se positionne

vers la zone de convergence où le courant de densité s'annule. Le gradient vertical de MES est alors dépendant directement des turbulences verticales associées aux courants de marée. Ainsi, selon Dyer (1988), la circulation résiduelle explique l'association entre le maximum de turbidité et l'intrusion saline, notamment les mouvements de ce maximum en réponse aux fluctuations du débit de l'écoulement continental et de l'amplitude de la marée. Il existe toutefois des changements dans la distribution et la concentration des MES durant un cycle de marée qui montrent que l'érosion et la décantation sont également des processus importants pour justifier de la pérennité de ce phénomène. En chaque point de l'estuaire, la teneur en MES est la somme de ce qui est érodé du stock particulaire déposé au fond et de ce qui est advecté (Fig. 5.50).

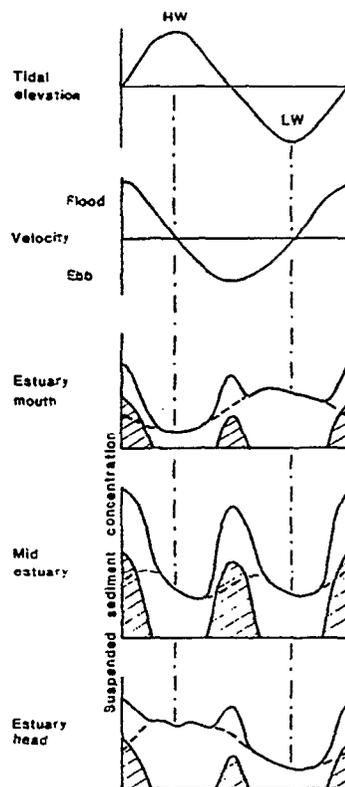


Fig. 5.50 : Evolution théorique de la teneur en MES en diverses stations d'un estuaire partiellement mélangé au cours d'un cycle de marée. La ligne tiretée représente la composante advective tandis que la partie hachurée représente la contribution de l'érosion et de la remise en suspension à la charge particulaire (tiré de Dyer 1988).

En un point fixe, on peut observer durant les périodes de flot, l'augmentation de la concentration en MES qui trahit le transport advectif vers l'amont d'un maximum de turbidité. Au milieu de l'estuaire, la concentration est maximale juste avant l'étalement de marée, après que la vitesse du courant soit passée par son maximum. S'il existe des zones où la remise en suspension est particulièrement active (effet bathymétrique), les pics de concentration successifs associés aux maximums de courant (maximum de cisaillement et donc d'érosion) qui sont advectés longitudinalement provoquent en un point fixe une succession de maxima.

Il nous paraît important d'insister sur ce phénomène, notamment en raison d'une remarque de Dyer qui rappelle que les sédiments restent durablement piégés dans ce maximum, qu'ils sont donc durablement transportés par la circulation résiduelle et déplacés

sur de grandes distances dans l'estuaire. La succession périodique des maximums à Saint-Louis rend compte de l'oscillation des masses d'eau dans l'estuaire (excursion à courtes distances), tandis que l'existence même de ces maximums, déterminée par la formation d'un courant résiduel de densité en profondeur selon Dyer (1988), illustre, au travers du piégeage des particules et de leur accumulation, le rôle advectif à long terme et sur de longues distances de la marée par ces courants de densité. Ecotones aquatiques, ces maximums de turbidité peuvent en outre jouer un grand rôle dans l'ensemencement des masses d'eau et dans la dispersion des organismes planctoniques.

II.2.4.C. BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

L'évolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique échantillonnée aux diverses profondeurs (fig.5.51) illustre les caractéristiques nettement différentes des eaux estuariennes profondes et des eaux dessalées superficielles.

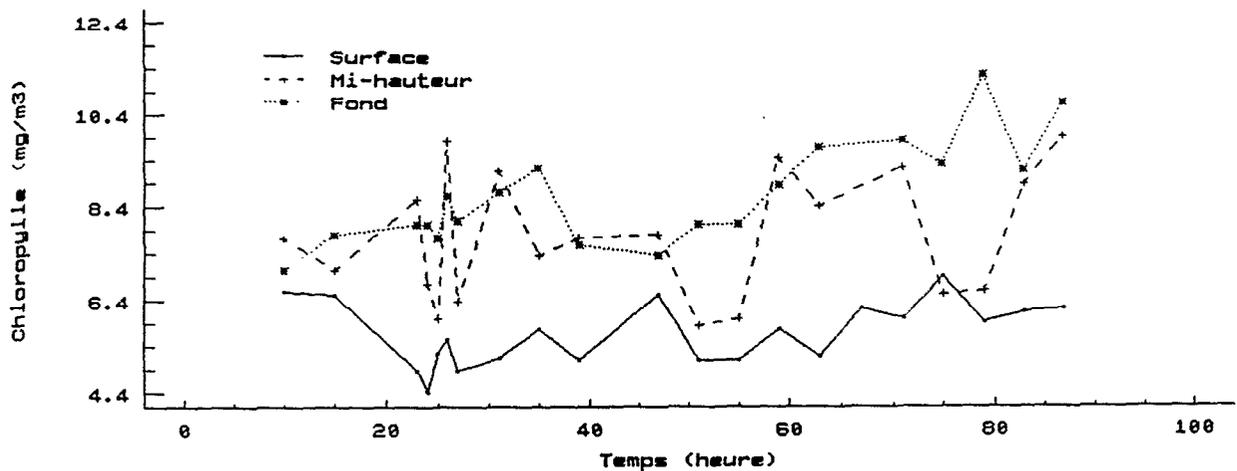


Fig. 5.51 : Evolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique aux diverses profondeurs.

On observe que les valeurs les plus élevées ont été rencontrées au bas de la colonne d'eau, où l'on observe une évolution non monotone mais croissante de la biomasse. En sub-surface, la concentration en chlorophylle demeure faible, bien que variable, sans qu'aucune tendance nette n'apparaisse. Les concentrations obtenues au milieu de la colonne d'eau oscillent, périodiquement semble-t-il, entre les valeurs simultanément obtenues en surface et au fond. De telles situations suggèrent que les algues situées à l'interface des deux masses d'eau peuvent bénéficier d'une part d'un éclaircissement suffisant

puisqu'elles se trouvent toujours dans la zone euphotique, et, d'autre part des flux de sels nutritifs (azotés notamment) qui diffusent du bas de la colonne d'eau.

Il existe une covariation significative entre l'évolution de la biomasse phytoplanctonique et la salinité mesurée (fig. 5.52) ; une régression linéaire simple (non figurée) sur l'ensemble des valeurs prises par ces deux variables permet d'expliquer plus de 75% de la variance de la biomasse.

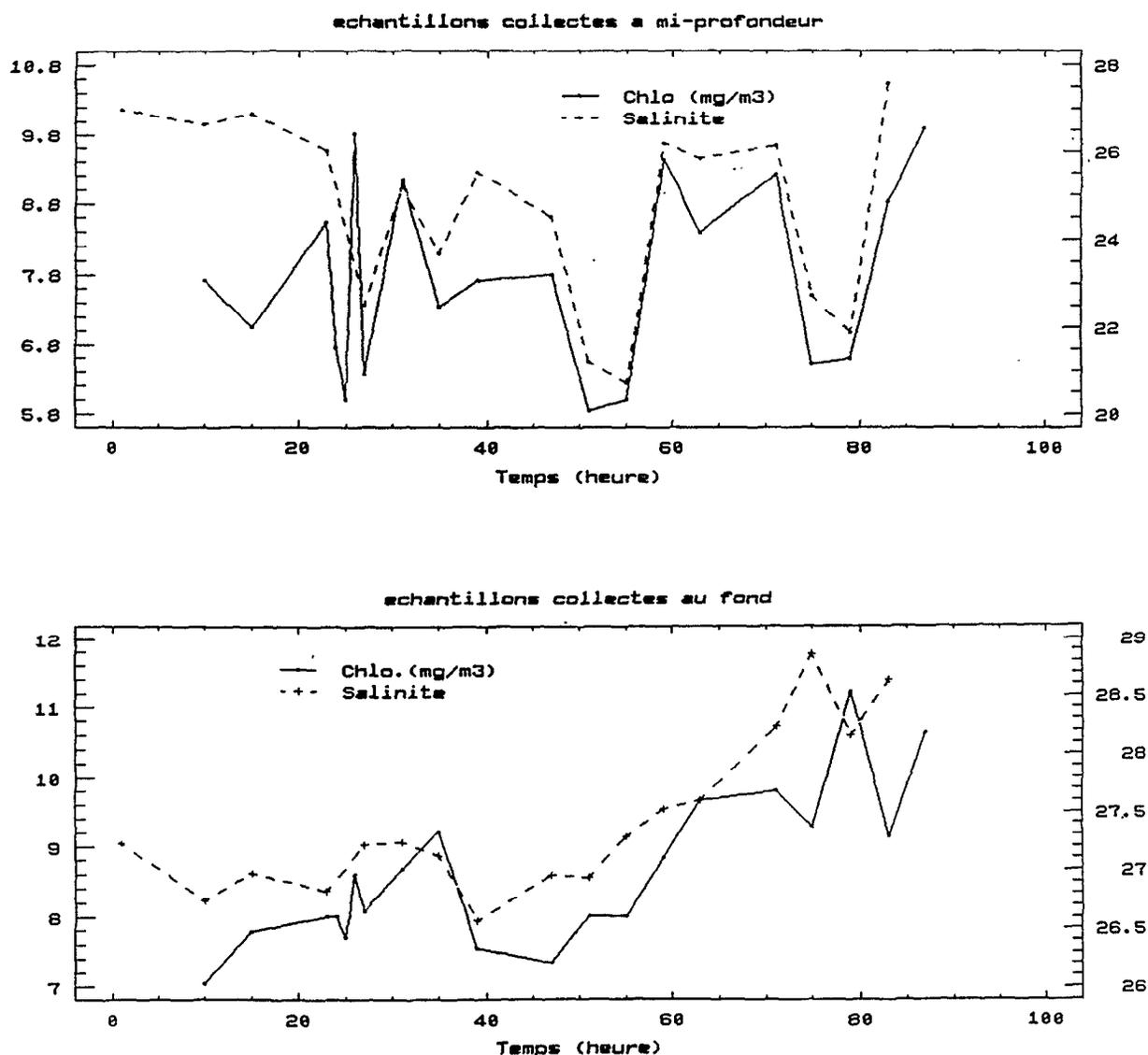


Fig. 5.52 : Evolution comparée de la biomasse phytoplanctonique et de la salinité mesurée à mi-profondeur et au fond.

La covariation est manifeste en particulier pour les échantillons qui proviennent des horizons intermédiaires, ce qui illustre une fois de plus que les variations de salinité

n'expliquent pas les fluctuations de biomasse, mais permettent par contre d'identifier l'origine des masses d'eau échantillonnées. Il ne s'agit pas d'une évolution sensu-stricto, mais du témoignage biologique de la succession des masses d'eau en un point fixe de l'estuaire, les fluctuations de la biomasse à mi-profondeur étant notamment liées à l'importance relative de chacune des masses d'eau dans la colonne d'eau au rythme de leurs oscillations longitudinales.

L'analyse des résultats obtenus à partir des échantillons collectés en sub-surface est plus confuse. Les variations de salinité expliquent moins de 40% de la variance de la teneur en chlorophylle, ce qui est logique puisqu'en surface ce fut toujours la même masse d'eau qui fut échantillonnée.

Nous avons superposé aux variations de la chlorophylle de surface la série lissée (moyenne mobile à sept termes) du nombre de Richardson précédemment décrit (fig. 5.53).

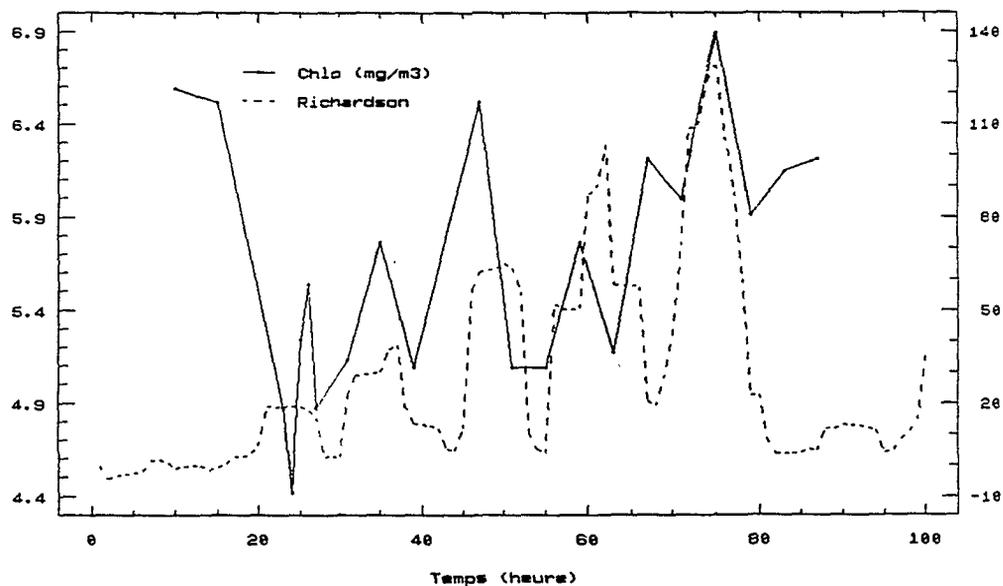


Fig. 5.53 : Evolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique en surface et de l'indice de stratification de Richardson.

Il apparaît une relative analogie dans l'évolution de ces variables, avec des "pics" de chlorophylle plus ou moins simultanés aux amples fluctuations de Ri_c , ce qui suggère un réel couplage entre l'évolution de la biomasse phytoplanctonique de surface et la stabilité de la colonne d'eau. L'augmentation de biomasse peut être la conséquence soit d'un véritable accroissement de la biomasse chlorophyllienne présente sous l'effet d'une stimulation

(provoquée par exemple par l'apport de nutriments originaires du fond lors des périodes de mélange actif), soit d'un transport vertical de cellules phytoplanctoniques normalement piégées au pied de la colonne d'eau.

Nous avons évoqué lors de l'analyse du nombre de Richardson la rapidité des événements hydrodynamiques qui contrôlent son évolution, avec notamment des périodes de relaxation des échanges turbulents liés au cisaillement très brèves, voire fugaces. Par ailleurs, les données de biomasse dont nous disposons ici ont été collectées toutes les quatre heures, laps de temps trop long pour espérer une confrontation pertinente de cet indice aux variations à très court terme de la teneur en chlorophylle (la confrontation des teneurs en chlorophylle et de la série brute des Ric n'est que peu explicative). On observe toutefois que malgré l'aspect transitoire de la variabilité de la stabilité verticale de la colonne d'eau, il existe une réponse du phytoplancton à ce type de stimulation.

II.2.4.d. CONCLUSIONS RELATIVES AUX OBSERVATIONS HYDROCLIMATIQUES

L'observation de l'évolution temporelle des divers descripteurs de l'hydroclimat permet de préjuger du contrôle drastique qu'exercent les conditions hydrodynamiques sur les processus physico-chimiques et biologiques qui se développent au sein des masses d'eau.

L'évolution conservative de la teneur en silicates le long du gradient de salinité illustre la dispersion longitudinale associée aux courants de marée.

Les fluctuations de la concentration en nitrates des horizons intermédiaires entre les teneurs observées simultanément en surface et au fond trahissent l'existence des phénomènes de dispersion verticale. Cette diffusion a été attribuée aux turbulences qui sont générées par cisaillement à l'interface des deux masses d'eau.

L'augmentation significative de la concentration en nitrates des eaux profondes observée durant le dernier tiers du suivi rend compte de l'efficacité des transports advectifs horizontaux par la marée, qui importe dans l'estuaire lors de chacune de ses excursions des eaux marines enrichies par l'upwelling côtier.

La formation d'un maximum de turbidité et ses oscillations longitudinales illustrent de nouveau les capacités advectives de la marée. D'une part, sous la forme d'un transport périodique associé aux oscillations du plan d'eau lors de chaque excursion, d'autre part sous la forme du courant de densité qui assure une projection à long terme et à grande distance des particules piégées dans le maximum de turbidité (Dyer 1988).

L'analyse de l'indice de stratification de Richardson a montré que durant ce suivi, le contrôle de la stabilité de la colonne d'eau s'exerçait principalement au travers des cisaillements engendrés au niveau du front du fait du gradient vertical des vitesses du courant en surface et au fond. La stabilisation de la colonne d'eau sous l'effet des gradients de densité paraît fortement dominée par ces processus de diffusion turbulente, sauf en de très transitoires occasions qui semblent jouer un rôle important dans l'évolution de la biomasse phytoplanctonique en surface.

Sur l'ensemble de la période, la logique prévalante est une logique de front, du type de celle dont nous avons documenté les effets lors de l'étude de la campagne longitudinale de juillet 1989 (voir chap IV). Les processus hydrodynamiques intenses qui se développent déterminent le devenir des phénomènes physico-chimiques et biologiques. La mobilisation longitudinale et les sollicitations verticales des masses d'eau créent un environnement complexe et hautement évolutif à très court terme. Le contrôle général du devenir des masses d'eau par l'hydrodynamique justifie les covariations observées entre les divers descripteurs du milieu.

II.2.5. Vers une approche hydrodynamique des processus...

L'ensemble de ces observations (physico-chimiques, biologiques) nous a amené à reconsidérer les caractéristiques courantologiques et hydrologiques enregistrées durant ce suivi, de manière à mettre en évidence précisément la nature et l'échelle d'intervention des divers processus évoqués.

II.2.5.a CHRONIQUE

L'objet de la chronique est de décrypter la nature des interactions hydrodynamiques qui existent en un point fixe, par un enregistrement dans le temps des propriétés physiques de masses d'eau en constant mouvement advectif sous l'effet du cycle de marée.

La confrontation des séries horaires enregistrées par les courantomètres (température et salinité aux trois profondeurs, composante nord du courant en surface et au fond) permet d'explorer l'histoire récente des masses d'eau échantillonnées : histoire de leur origine, de leur mélange, et donc de leur évolution. Cette confrontation conduit à la description d'une chronique complexe, marquée par la succession d'événements périodiques qui affectent les caractéristiques de la colonne d'eau.

On distingue plusieurs périodes, clairement mises en évidence par le graphe reprenant les salinités enregistrées aux trois profondeurs (fig. 5.31).

Avant l'arrivée de l'onde crue artificielle, ($<t_{17}$) :

La salinité est peu différente en surface et au fond avant l'arrivée de l'onde de crue artificielle à Saint-Louis. On observe l'apparition transitoire en surface et en fin de jusant (t_7) d'une lentille légèrement dessalée, mais qui est repoussée à l'amont dès la reprise des courants de flot en surface. A t_{13} , alors que toute la colonne d'eau est en phase de flot, les eaux dessalées de la crue artificielle apparaissent à Saint-Louis entraînant un minimum de salinité en surface à t_{22} (étales de marée basse du deuxième cycle de marée du suivi). Pendant les brèves périodes durant lesquelles l'intégralité de la colonne d'eau est en jusant, la dessalure est ressentie jusqu'au milieu de la colonne d'eau, mais, dès la reprise des courants de flot au fond, l'épaisseur de la lentille dessalée est réduite et confinée aux horizons les plus superficiels.

Durant cette première période, les enregistrements rendent compte des oscillations d'une masse d'eau mobilisée par la marée. Le haut de la colonne d'eau est sensible à la stratification sous l'effet des apports thermiques, tandis qu'une observation minutieuse montre l'existence d'effets diffusifs qui tendent à contrecarrer la stratification thermique, notamment entre le fond et les strates intermédiaires.

Ces conditions correspondent aux conditions dominantes lors de la seconde campagne de suivi à court terme (Anderaa2) conduite en mai 1990. La redondance des informations collectées à cette occasion (plusieurs cycles successifs) autorise une analyse détaillée des processus que nous limiterons donc ici.

Période de déficit des courants de jusant en profondeur, ($<t_{60}$) :

L'apport d'eau douce provoque une stratification thermique entrecoupée temporairement de courtes périodes d'homogénéisation de la colonne d'eau. Le cycle de cette rapide homogénéisation de la colonne d'eau, qui n'affecte pas encore le fond, se superpose parfaitement avec le cycle des courants de jusant, ce qui traduit un phénomène de déplacement advectif horizontal et oscillant d'un front salé qui se situe à l'amont immédiat de Saint-Louis. Les courtes périodes de décrochement de la salinité intermédiaire par rapport à la salinité au fond se superposent avec les périodes où la direction des courants en surface et au fond sont opposés (à cause du déficit des courants de jusant au fond), et illustrent les transports actifs associés à la diffusion verticale turbulente. Ces courtes périodes sont également caractérisées par un décrochement de la température intermédiaire de la température du fond pour se rapprocher de la température de surface.

En surface, ces processus diffusifs sont perceptibles, par exemple à t_{30} , t_{58} et t_{80} en journée où l'on observe un décrochement de la température maximale, et à t_{45-50} , t_{70-75} , la nuit, où l'on observe des "irrégularités" un peu avant ou pendant le minimum nocturne. Ces phases d'échanges verticaux s'intercalent entre des phases de stratification de la lame d'eau superficielle.

Les enregistrements effectués à mi-profondeur sont soumis à l'influence alternée des deux masses d'eau en présence, au rythme de leurs oscillations longitudinales qui modulent, localement, leur importance relative le long de la colonne d'eau. On observe que le passage de l'une à l'autre de ces masses d'eau, tracée par les amples fluctuations de la salinité, s'opère très rapidement, ce qui illustre bien l'isolement de ces masses d'eau, véritables "blocs" qui se frottent et s'érodent en provoquant une forte dissipation d'énergie sous forme notamment de turbulences verticales. Ce *cisaillement* est accru lorsque les directions des courants de chacune des masses d'eau sont opposés.

Reprise des courants de jusant au fond ($> t_{60}$) :

Lors de la reprise des courants de jusant en profondeur, l'oscillation de la marée ramène temporairement à Saint-Louis les eaux dessalées qui investissent alors de façon à peu près homogène l'intégralité de la colonne d'eau lors des étales de marée basse. L'effet de l'amplitude de marée est direct en jouant sur l'importance des volumes déplacés.

Les décrochements transitoires et périodiques de la salinité intermédiaire vers la salinité de surface lors des phases d'inversion de courant rendent compte là encore des phénomènes diffusifs verticaux. L'antagonisme des effets stabilisateurs liés à la périodicité nyctémérale des apports thermiques et des effets déstabilisateurs liés au déphasage des courants se manifeste par le découplage des salinités enregistrées à mi-profondeur et au fond, avec une diminution de la salinité intermédiaire concomitante aux légères fluctuations observées sur les "pics" de salinité en surface.

II.2.5.b DE LA DIFFUSION VERTICALE TURBULENTE...

Les phénomènes diffusifs, apparents sur l'ensemble de la série après l'arrivée de l'onde de crue à Saint-Louis, sont bien mis en évidence par l'observation de la salinité de surface. Après t_{20} , on observe les oscillations rythmiques de la salinité de surface qui correspondent à l'oscillation semi-diurne des masses d'eau (voir fig. 5.30). On observe cependant que chaque "pic" de salinité est plus ou moins lisse, caractérisé par une "crête" fluctuante associée à des fluctuations d'amplitudes plus réduites mais simultanées de la salinité intermédiaire. Temporellement, l'augmentation de salinité (le "début" d'un pic)

correspond aux échanges antérieurs qui ont affecté la masse d'eau superficielle. Puis, l'accroissement de la salinité (changement de pente) superposé à l'évolution périodique illustre ces échanges actifs, tandis qu'une stagnation, voire une micro-diminution, superposée au cycle semi-diurne trahit une reprise de l'influence dominante des processus stabilisateurs d'origine atmosphérique qui inhibent la diffusion et la confinent en profondeur (la salinité intermédiaire rejoint celle du fond).

Nous avons illustré ces phénomènes diffusifs en considérant la série des salinités superficielles de t_{20} à t_{100} avec une saisie des données toutes les demi-heures ($n=162$). La tendance de la série a été ôtée par ajustement d'une régression linéaire simple ($S=0,03+18,41(t)$; $r^2=78,22\%$), puis le périodogramme calculé sur les résidus de cette série stationnarisée (fig. 5.54). Le périodogramme rend compte de la périodicité semi-diurne au travers d'un pic important (fréquence= $0,04321$, soit une période de $11,6h$), et d'oscillations redondantes à haute fréquence ($f=0,08025$ et $f=0,12346$, soit respectivement des périodes de $6,2$ et $4,1h$). Le périodogramme cumulé (fig. 5.55) révèle ainsi que près de 80% de la variabilité temporelle des résidus est dissipée du fait des fluctuations semi-diurnes, tandis que la fraction restante correspond aux divers processus à haute fréquence associés aux phénomènes diffusifs. Ces périodicités sont à rapprocher de la fréquence des périodes de cisaillement liées à l'inversion des courants deux fois par cycle de marée (voir fig. 5.57).

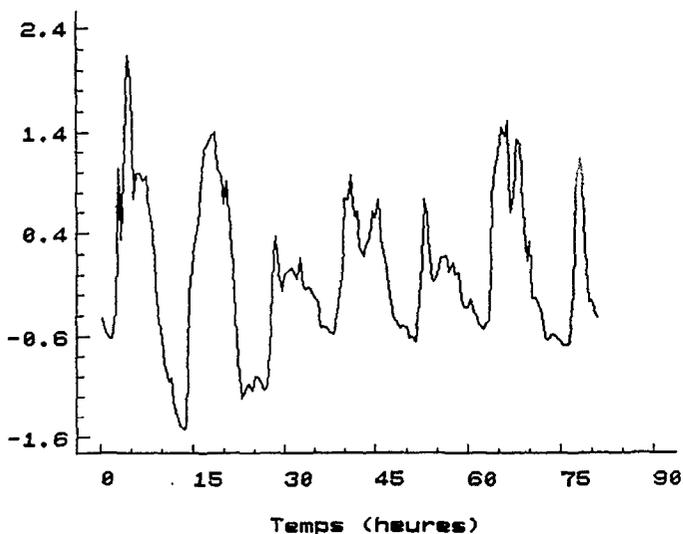


Fig. 5.54 : Série temporelle stationnarisée des salinités de surface saisie toute les demi-heures (Anderaa1).

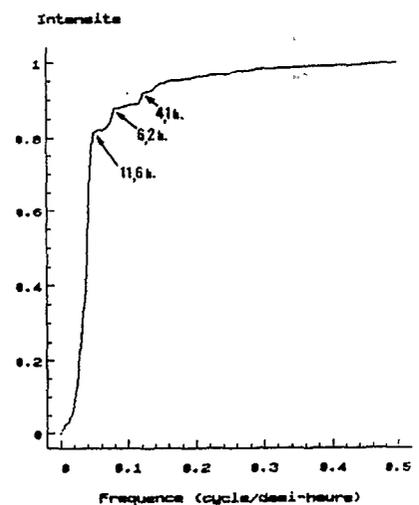


Fig. 5.55 : Périodogramme associé.

II.2.5.c DE L'INFLUENCE ATMOSPHERIQUE..

Il est très net que l'influence atmosphérique a été ressentie durant l'intégralité de la période. Avant l'arrivée de l'onde de crue artificielle à Saint-Louis, on observe la dominance des processus thermiques qui conditionnent la stabilisation de la colonne d'eau avec une stratification sensible lors des étales et, à l'inverse, une homogénéisation plus ou moins forte aux maximums de courant.

L'arrivée de l'onde de crue impose une logique de front où les processus advectifs deviennent très dominants. Le milieu est alors particulièrement confiné (niveau moyen très bas), et les courants extrêmement perturbés avec en profondeur un flot persistant partiellement entretenu par le courant de densité. Le déphasage des courants engendrent de fortes turbulences verticales. L'intensité de cette diffusion, et son extension le long de la colonne d'eau est plus ou moins contrecarrer par les processus thermiques. Il semble que la nuit, ces phénomènes diffusifs soient plus importants que le jour, ce que l'on peut attribuer, d'une part, au fait que les courants nocturnes sont plus intenses que les courants diurnes (voir fig. 5.35), ce qui a tendance à amplifier le gradient vertical de vitesses et donc à stimuler le cisaillement, et, d'autre part, à la stabilisation thermique diurne avec le réchauffement des eaux superficielles qui va tendre à contrecarrer la diffusion. L'influence atmosphérique est d'autant plus nette que les cisaillements sont atténués, et elle semble de ce fait avoir joué un rôle particulièrement déterminant dès la reprise des courants de flot en profondeur.

A ce moment là, l'influence de la stratification due à l'écart de densité entre les masses d'eau superposées (influence continentale), de la diffusion verticale au travers des cisaillements générateurs de turbulences (influence de la marée), et de la stabilisation d'origine thermique (influence atmosphérique) ont été alternativement dominantes.

II.2.5.d DESCRIPTION TYPOLOGIQUE

Les heures des vitesses nulles (étales) et maximales des courants de marée en surface et au fond ont été repérées et leurs positions rapportées au cycle nycthéral (fig. 5.56). Les zones hachurées de la figure représentent les fenêtres temporelles durant lesquelles, du fait de leur déphasage, les courants de surface (trait plein) et de fond (trait hachuré) ont des directions opposées. Ces zones définissent des périodes de CISAILEMENT OBLIGATOIRE durant lesquelles la diffusion verticale turbulente est stimulée, et dont la succession est marquée par une remarquable périodicité.

En particulier, les courants de flot apparaissant systématiquement en avance au fond, notamment en raison du courant de densité dont la progression résiduelle est orienté vers l'amont, il se crée avant que le flot ne commence en surface, une période récurrente à

CHAQUE CYCLE DE MAREE durant laquelle les courants sont inversés ; périodicité semi-diurne responsable notamment du pic observé sur le périodogramme de la température de surface (fig. 5.26).

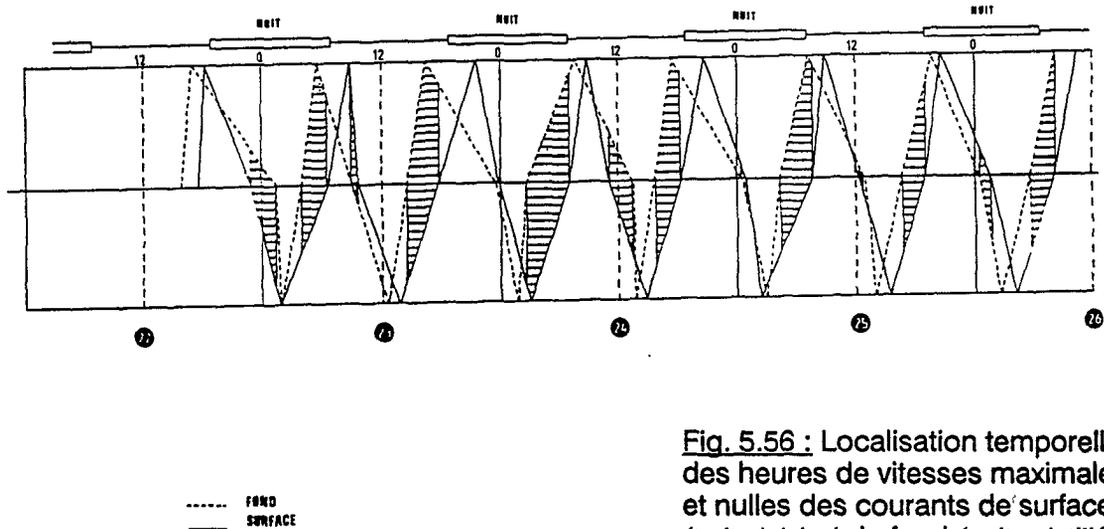


Fig. 5.56 : Localisation temporelle des heures de vitesses maximales et nulles des courants de surface (*trait plein*) et de fond (*trait pointillé*). (Les zones hachurées représentent les périodes durant lesquelles les courants sont orientés dans des directions opposées).

Ce schéma s'est reproduit chaque jour en fin de nuit et en fin d'après-midi mais avec des intensités variables.

Une seconde fenêtre temporelle de cisaillement obligatoire est apparente lors des phases de jusant, de façon toutefois moins systématique, et de durée plus courte en particulier sur les derniers cycles de la série.

La redondance de ces processus nous a amené à proposer un "SCHEMA TYPOLOGIQUE" reprenant sur un cycle nyctéméral "type" la somme de ces observations (fig. 5.57). Les divers cycles de marée ont été superposés, et les enveloppes temporelles des vitesses maximales et nulles des courants de surface (en grisé) et de fond (en hachuré) positionnées. Les fenêtres temporelles "moyennes" de cisaillement obligatoire lié au déphasage des étales sont repérées par les flèches larges orientées vers le haut de la figure, tandis que les petites flèches positionnent les périodes durant lesquelles, les courants étant en phase avec des vitesses peu différentes, l'influence atmosphérique est potentiellement dominante.

Cette organisation est caractérisée par trois fenêtres temporelles de cisaillement obligatoire, diurnes, espacées d'environ 6 et 4 heures ; durées à rapprocher des périodes proposées par le périodogramme associé à la série des salinités de surface (fig. 5.55).

Ce schéma type nous indique donc que la recharge des eaux superficielles par les eaux profondes, recharge en sel mais aussi en nutriments et/ou en particules, se fait de façon moyenne suivant un cycle remarquablement établi. Les fenêtres temporelles "moyennes" de cisaillement obligatoire, sont très localisées (juste avant les étales de marée basse et juste avant l'étales de marée haute diurne), et de durées ("obligatoires") très brèves, de l'ordre d'une heure (de 5h35 à 6h35, de 12h10 à 12h40, et de 16h05 à 16h45).

Les périodes d'influence atmosphérique dominante probable, repérées par les instants où le cisaillement est potentiellement minimum, sont situées préférentiellement aux maximums de flot ou de jusant, de 8 à 9h le matin alors que la température est minimale (max. flot), vers 14 (max. jusant), puis vers 20h le soir (max. flot) alors que la température est maximale, et durant tout le début de la nuit (cycles en phase).

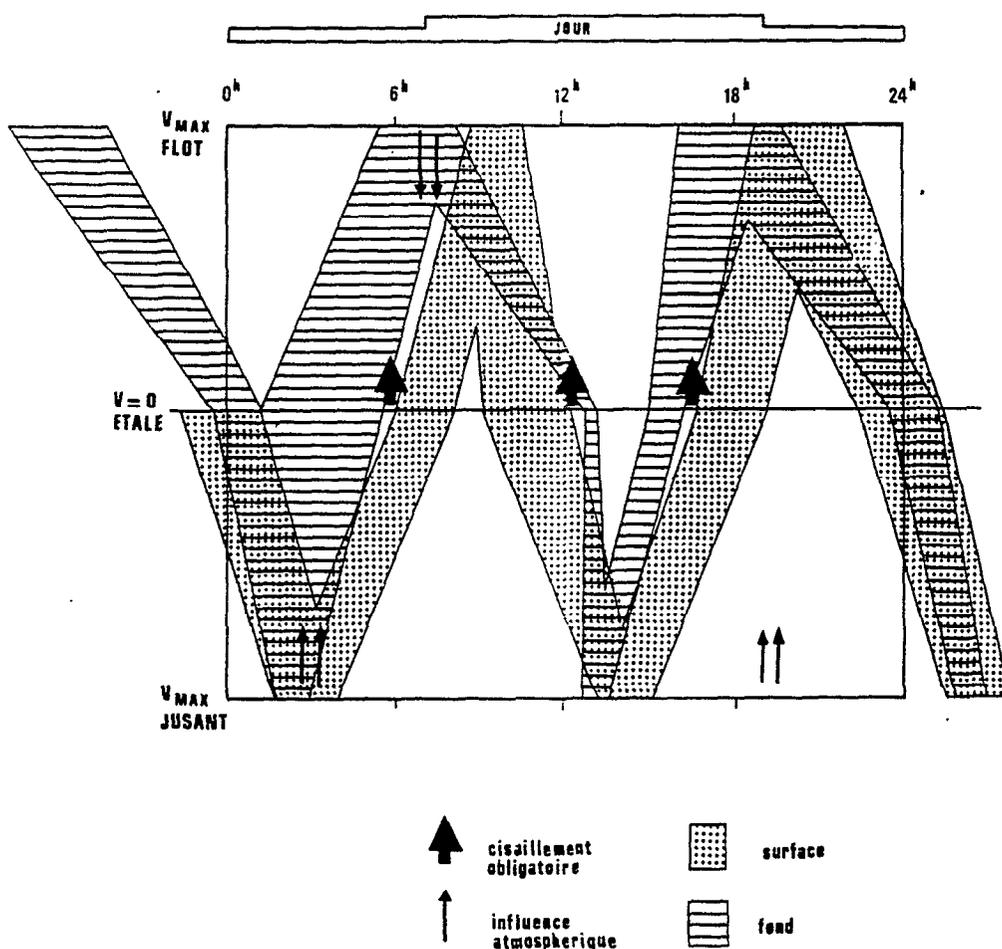


Fig. 5.57 : Représentation typologique des séquences hydrodynamiques infra-journalières qui contrôlent la stabilité verticale de la colonne d'eau en situation de front.

II.2.6. Discussion et conclusions relatives à la campagne Anderaa1

Les résultats relatifs aux estimations de la biomasse chlorophyllienne ont été reconsidérées de manière déterministe à la lueur du diagramme typologique précédent : l'évolution circadienne de la chlorophylle aux trois profondeurs (fig. 5.58) a été observée en regard des processus hydrodynamiques dominants, notamment au travers des fluctuations de la biomasse échantillonnée dans les strates intermédiaires qui rendent compte des échanges actifs qui se développent le long de la colonne d'eau.

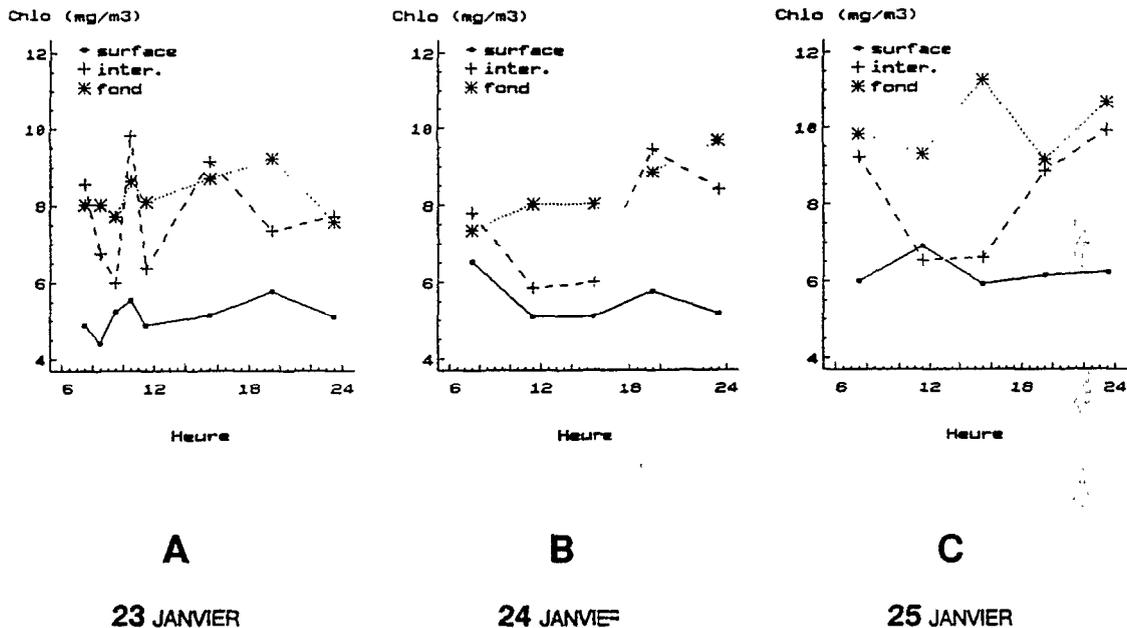


Fig. 5.58 : Evolution circadienne de la chlorophylle aux trois profondeurs.

23 JANVIER (fig. 5.58a) :

- de 9^h30 à 11^h30 : phase d'intense cisaillement liée à un courant de jusant persistant en surface tandis que se maintient durablement au fond un courant de flot. La salinité augmente en surface jusqu'à 11^h30 bien que soient advectées de l'amont les eaux dessalées d'origine continentale. Les processus diffusifs assurent la recharge en sel et en phytoplancton, en justifiant le rapprochement des biomasses recueillies en surface et à mi-profondeur (première fenêtre temporelle du diagramme).

- 15^h30 : Fort jusant en surface et flot au fond mais avec la mise en place d'une légère stratification thermique. Les processus de cisaillement demeurent confinés à la demi-tranche d'eau inférieure, contrecarrés par la stratification thermique et liée au gradient de densité. Ce scénario correspond à la deuxième fenêtre temporelle du diagramme, mais inhibée).

- 19^h30 : Phase de flot sur toute la colonne d'eau, avec des cisaillements peu intenses. L'augmentation de la salinité de surface simultanée à une sensible diminution à mi-profondeur trahit l'existence d'échanges verticaux suffisamment développés pour justifier le rapprochement des biomasses intermédiaires et superficielles.

- 23^h30 : Le refroidissement nocturne impose le refroidissement des eaux superficielles dont la température devient inférieure à celle des eaux intermédiaires et profondes. La stratification se développe, justifiant le découplage des horizons superposés.

24 JANVIER (fig. 5.58b) :

- 7^h30 : la "forte" valeur de la biomasse (par rapport à la veille au soir) se justifie par l'intense cisaillement qui s'est développé précédemment (première fenêtre temporelle). L'érosion de la salinité à mi-profondeur et le brusque pic de salinité en surface justifient le phénomène. La colonne d'eau, en cours de stratification, est déplacée de façon homogène par les courants de flot jusqu'en fin de matinée.

- 11^h30 : faible jusant en surface et flot très fort au fond ; la salinité de surface stagne, avant d'augmenter au cours de l'heure suivante alors que se mettent en place les courants de jusant. On observe simultanément une diminution de la salinité des eaux intermédiaires sous l'effet du mélange avec les eaux superficielles. Deuxième fenêtre temporelle avec la recharge en sel et la diffusion du phytoplancton des strates intermédiaires vers la surface.

- 15^h30 : reprise des courants de flot en profondeur après l'étale tandis que le jusant demeure en surface. La salinité de surface ne diminue pas alors que dans le même temps la salinité intermédiaire diminue un peu. Même type de situation qu'en fin de matinée (troisième fenêtre temporelle).

- 19^h30 : Flot sur toute la colonne d'eau et cisaillement "minimum" (une heure après l'étale de marée basse). Une stratification thermique légère se met en place, et l'on observe l'advection d'une colonne d'eau stratifiée ayant subi une forte diffusion entre le fond et le niveau intermédiaire. La stratification entraîne le découplage des biomasses entre la surface et les horizons sous-jacents.

- 23^h30 : Pas de déphasage des courants juste avant l'étale de marée haute. Les échanges verticaux sont très limités : la stratification s'est établie durant tout le flot, érodant la salinisation des eaux superficielles dont la salinité n'a pas évolué depuis le début du flot (même type de situation que la veille).

25 JANVIER (fig. 5.58c) :

- 7^h30 : Fin d'une phase d'intense diffusion telle que depuis le début du jusant la salinité n'a pas diminué (première fenêtre temporelle). La température de surface diminue et la masse d'eau se stratifie bien qu'au fond les courants de flot perdurent. La diffusion est confinée en profondeur d'où le découplage des biomasses sur la verticale.

- 11^h30 : La salinité de surface ne diminue pas alors que le jusant se met en place, et, simultanément, la salinité intermédiaire diminue tandis que le courant de flot se met en place en profondeur. Forte diffusion dans la demi-tranche d'eau supérieure qui justifie le rapprochement des biomasses (seconde fenêtre temporelle).

- 15^h30 - 23^h30 : mêmes processus que la veille.

La succession redondante de phases durant lesquelles les processus stabilisateurs (de 7^h30 à 11^h30, entre 11^h30 et 15^h30, de 19^h30 à 23^h30 au moins) dominant, et de fenêtres temporelles à cisaillement obligatoire justifie les fluctuations infra-journalière de la biomasse chlorophyllienne. Durant de brefs instants, la diffusion turbulente active qui se développe à partir du fond de la colonne d'eau assure la recharge en sel et en phytoplancton des horizons superficiels.

Dans ce schéma, les algues se comportent comme des particules inertes, véhiculées par les processus de mélange (prévisibles) qui sont associés à la circulation des masses d'eau. Le contrôle est strictement hydrologique, et la biomasse *covarie* au rythme des sollicitations de la stabilité de la colonne d'eau. Cependant, alors que l'on admet traditionnellement une réponse *biologique* des algues à la stabilisation de la colonne d'eau (voir Demers et al. 1986 et Harris 1986 par exemple), dans le cas présent, les variations de biomasse sont d'ordre purement mécanique.

La logique écologique prévalante est d'ordre *séquentiel* avec l'advection récurrente d'organismes d'origine océanique dans la masse d'eau superficielle ; logique de dilution, telle que nous l'avons décrite lors de la campagne longitudinale de juillet 1989 (voir chap IV, parag. II.1).

A l'échelle des trois jours considérés, les tendances évolutives sont peu marquées, avec une légère augmentation de la chlorophylle de surface (<6 $\mu\text{g.l}^{-1}$ le premier jour, >6 le troisième jour), et un accroissement plus important en profondeur (<10 $\mu\text{g.l}^{-1}$ le premier jour, >10 le troisième jour). Cette augmentation ne devient toutefois sensible qu'à partir du début du troisième jour (après la 60^{ème} heure du suivi, voir fig.5.51). De fait, le calcul du

coefficient de rang de Kendall calculé sur les valeurs des deux premiers jours seuls conduit à accepter l'hypothèse nulle d'absence de tendance temporelle tant au fond ($\tau_{\text{Kendall}}=0,24$, $p=0,23$), qu'en surface ($\tau_K=0,31$, $p=0,14$), tandis qu'en considérant les trois jours, l'hypothèse nulle est fortement rejetée ($\tau_K=0,55$, $p=0,01$, et $\tau_K=0,51$, $p=0,002$, en surface et au fond respectivement).

Cet accroissement de la biomasse après la 60^{ième} heure du suivi est à rapprocher de l'augmentation de la teneur en nitrates dans les eaux profondes observée à partir du même moment (fig. 4.45). Nous avons attribué cette augmentation à l'advection par le fond de l'estuaire des eaux océaniques affectées par l'upwelling côtier dès la reprise d'un régime de marée normal (remontée du niveau moyen). Du fait du synchronisme constaté dans l'évolution des teneurs en nitrates et en chlorophylle, cet accroissement de la biomasse phytoplanctonique en profondeur traduit l'advection à Saint-Louis d'un peuplement *allochtone* influencé par l'upwelling côtier : dispersion longitudinale directe et rapide, puisque la remontée du niveau moyen s'est amorcée le 23 janvier, et que l'on en a mesuré les effets dès le 25.

On observe simultanément un net accroissement des teneurs en chlorophylle et en nitrates en surface, ce qui illustre l'intensité des processus diffusifs liés au cisaillement qui assurent une recharge efficace et rapide des eaux superficielles.

La composante advective des courants de marée, sensiblement accrue dans les circonstances décrites ici par la progression résiduelle vers l'amont d'un courant de densité, apparaît là essentielle, en ensemençant les masses d'eau profondes jusque très en amont dans l'estuaire. Du fait des oscillations des masses d'eau concernées, l'observation d'une augmentation sensible et *durable* des teneurs en chlorophylle et en nitrates suggère en effet une forte extension longitudinale du phénomène.

Dans les conditions de front décrites ici, l'influence marine va affecter rapidement la majeure partie de l'estuaire au travers de transports advectifs longitudinaux à longue distance et de la diffusion verticale turbulente sur de courtes distances et à très court terme (voir fig. 5.20). Le déterminisme hydrodynamique est horizontal, mais l'ensemencement des eaux superficielles dessalées se fait sur la verticale.

L'"efficacité" de la diffusion turbulente est particulièrement apparente lors des étales de marée basse des derniers cycles de marée avec l'occurrence à Saint-Louis d'une masse d'eau dessalée homogène. Cette homogénéité verticale (i.e. absence de gradient vertical de salinité) signifie que cette masse d'eau est située en amont du front, et correspond

effectivement à la lentille dessalée que les échanges intenses ont déjà fortement reconcentrée. La salinité moyenne y est de l'ordre de 18, ce qui suggère, comme la salinité des eaux continentales est négligeable, une dilution à plus de 50% en moins de cinq jours des eaux douces de la crue artificielle par les eaux estuariennes. On observe d'autre part que l'arrivée de l'onde de crue artificielle à Saint-Louis n'affecte que la demi-tranche d'eau supérieure, les eaux profondes demeurant à forte affinité thalassique. Puis les oscillations des masses d'eau advectent à la station d'échantillonnage alternativement des eaux totalement dessalées ou marquées par un fort gradient. Le front est déplacé de part et d'autre de la station d'échantillonnage, et, dès les premiers instants consécutifs au lâcher, la spatialisation de l'estuaire "amont/aval de Saint-Louis" paraît en place. Le schéma typologique indique que les mélanges se développent deux fois par jour juste avant l'étales de marée basse, alors que la lentille dessalée est à sa position la plus en aval, et une fois par jour juste après l'étales de marée haute, alors que la lentille dessalée est alors confinée en amont de l'estuaire. A Saint-Louis, les mélanges turbulents observés chaque jour concernent donc à deux reprises les eaux dessalées, et une seule fois les eaux estuariennes. Sous réserve que les deux cycles de marée consécutifs qui se produisent chaque jour soient identiques, ces observations suggèrent une fréquence de déstabilisation semi-diurne pour les eaux de l'amont de Saint-Louis, et une fréquence seulement diurne pour les eaux estuariennes de l'aval. Un tel écart de statut hydrodynamique est à même de justifier bien des aspects de la spatialisation durable de l'estuaire constatée de part et d'autre de Saint-Louis (voir chap. IV).

Le diagramme typologique journalier proposé, avec des fenêtres temporelles de cisaillement obligatoire liées au déphasage des étales de marée, est vraisemblablement transposable dans le temps. Ce déphasage est en effet classique dans les estuaires partiellement mélangé où les apports continentaux sont confinés en surface, et il se justifie par une modification des gradients de pression longitudinaux dans l'estuaire du fait des eaux douces (voir Dyer 1973). Nous avons en outre montré qu'il existe, à l'échelle saisonnière, une forte probabilité pour que les cycles de marée se déroulent comme nous l'avons représenté sur le diagramme (étales de marée hautes vers midi et minuit). Comme par ailleurs le cycle nyctéméral des apports thermiques est peu fluctuant, les fenêtres temporelles durant lesquelles l'antagonisme entre les forces thermiques stabilisatrices et les forces de cisaillement déstabilisatrices est favorable à l'un ou l'autre des facteurs, doivent se maintenir.

La rapidité des phénomènes de diffusion associés à la circulation des masses d'eau en situation de front a déjà été évoquée (Ingram et al. 1985, Paerl 1988). En particulier, Ingram et al. 1985 évoquaient l'inadéquation des pas de temps retenus habituellement pour

la description de ce type de transport vertical, et observaient des fluctuations très rapides des valeurs de l'indice de stratification, à une fréquence singulièrement plus élevée que celle adoptée pour l'échantillonnage des caractéristiques de la colonne d'eau. Ces mêmes raisons nous ont poussé à comparer la série lissée des valeurs de l'indice de stratification aux propriétés biologiques de la colonne d'eau.

L'analyse de Ri a montré l'importance des forces de cisaillement qui domine largement les forces stabilisatrices dues au gradient de densité. A l'occasion de cette campagne, ces forces de déstabilisation ont largement dominé, engendrant le contrôle quasiment mécanique des processus physico-chimiques et biologiques. Nous allons maintenant étudier ce qui se passe quand les gradients de densité dominant, i.e. à l'autre pôle des situations hydrodynamiques qui se développent et se succèdent dans l'estuaire.

II.3. CAMPAGNE ANDERAA2, DU 21 AU 25/05/1990

La seconde campagne de suivi à court terme et d'enregistrement en continu des caractéristiques de la colonne d'eau a été conduite du 21 au 25 mai 1990, alors que l'estuaire était soumis à une influence marine dominante. Le dernier lâcher d'importance avait eu lieu le 18 avril, trente-trois jours avant le début des enregistrements à Saint-Louis (fig. 5.3), et l'estuaire était alors dans une phase de lente re-concentration (fig. 5.59).

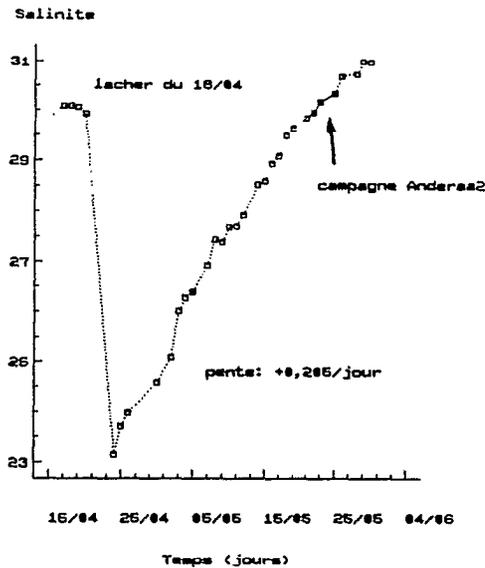


Fig. 5.59 : Evolution de la salinité de surface à Saint-Louis du 15/04 au 04/06/1990. La période du suivi est indiquée en trait plein. La pente ($p=0,205$) correspond à l'accroissement journalier de la salinité de surface calculée par régression linéaire ($R^2=96,64\%$) entre le 20 avril et le 25 mai.

Le signal marégraphique particulièrement régulier (fig. 5.60), avec des amplitudes journalières élevées, une inégalité diurne réduite illustre l'entrée dans une période de marées de vives-eaux, tandis que le niveau moyen de l'estuaire est peu différent du niveau moyen saisonnier.

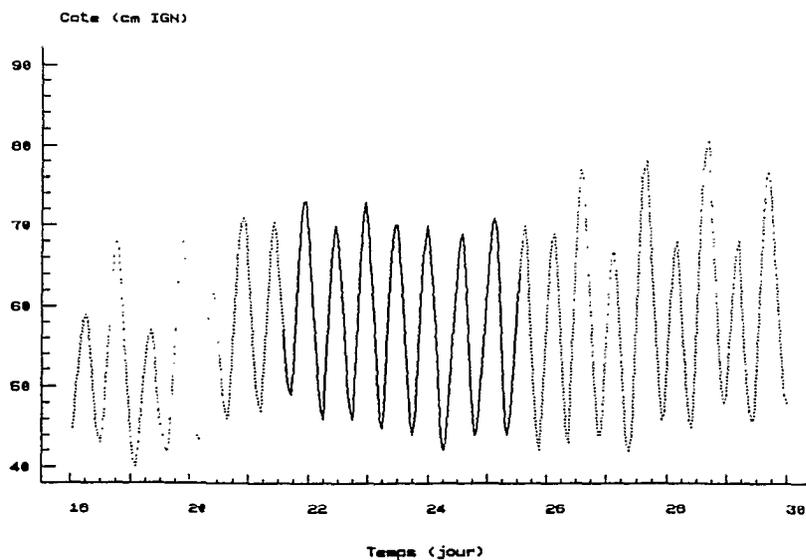


Fig. 5.60 : Signal de marée enregistré à Saint-Louis du 18 au 30 mai 1990 (saisie horaire du marégramme ; la période d'enregistrement par les courantomètres Anderaa est figurée en trait plein : du 21/05 à 14^h, au 25/05 à 13^h).

Les campagnes longitudinales nous ont enseigné que dans de telles circonstances, l'estuaire est distinctement organisé spatialement, avec notamment le confinement en amont de Saint-Louis des lentilles "relictuelles" d'origine continentale, tandis qu'en aval l'influence thalassique demeure dominante (voir chap IV). Les observations réalisées ici nous offrent donc l'opportunité d'évaluer la variabilité à court terme des caractéristiques de la colonne d'eau, à l'interface des diverses masses d'eau et à un stade avancé de la salinisation de la masse d'eau continentale relictuelle.

La chronique des échantillonnages (fig. 5.21) nous montre qu'un tel délai d'une trentaine de jours correspond à la durée minimale séparant deux lâchers consécutifs. Les processus décrits ici pourront donc trouver un écho lors de l'examen de chacune des "périodes hydrologiques" ayant animé l'estuaire durant la saison sèche 1989-1990. En ce sens, ces observations auront un aspect "typologique", car représentatives des caractéristiques hydrodynamiques et écologiques prévalentes dans l'estuaire peu avant l'advection d'une nouvelle onde de crue artificielle.

En outre, durant de telles périodes de fin de salinisation de l'estuaire, le système tend vers le type de fonctionnement "lagunaire" qui caractérisaient les longues périodes d'étiage avant l'édification du barrage de Diama.

II.3.1. Observations des chroniques hydrologiques

Comme lors de la présentation des résultats de la première campagne de mesures à court pas de temps, les enregistrements effectués par les courantomètres aux trois profondeurs seront d'abord examinés, qui définissent le contexte hydrologique prévalant durant cette campagne, et en révèlent les contraintes hydrodynamiques. Une saisie horaire des enregistrements a été effectuée ($n=95$) pour chacune des séries originales.

II.3.1.a : EN SURFACE

La série des températures de surface (fig. 5.61), marquée d'une très légère tendance à la décroissance ($\tau_{Kendall} = -0,123$, $p=0,05$), est animée par d'amples fluctuations nyctémérales, avec les températures minimales survenant entre 4 et 8 heures, et les maximales entre 16 et 20 heures. Les écarts circadiens ne dépassent toutefois pas un degré.

Il existe une bonne adéquation entre les températures *mesurées* lors de la collecte de chaque échantillon et la série enregistrée ($T_{enr}=0,891 \times T_{mes} + 2,71$; pente non $\neq 1$, $p < 0,001$). Les températures minimales mesurées sont cependant systématiquement plus

faibles que les minimales enregistrées, alors qu'un tel écart n'est pas apparent sur les maximales.

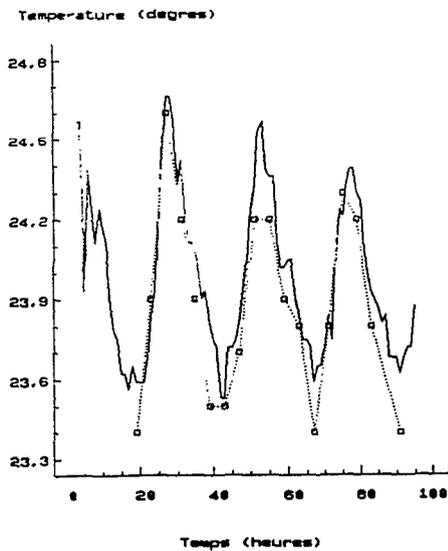


Fig. 5.61 : Températures de surface mesurées et enregistrées lors de la campagne Anderaa2. (Trait plein: enregistrements)

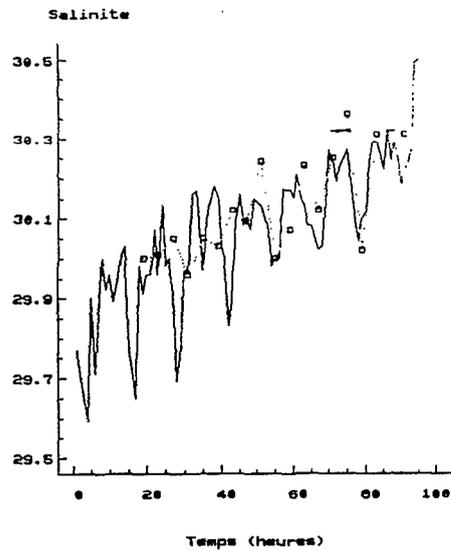


Fig. 5.62 : Salinités de surface mesurées et enregistrées lors de la campagne Anderaa2. (Trait pointillé : mesures)

Du fait de l'écart de profondeur entre les mesures (0,5m) et les enregistrements (1,5m), un tel écart nocturne peut se justifier par une forte stratification (refroidissement) affectant le haut de la colonne d'eau lors des minimums thermiques.

La salinité enregistrée en sub-surface, croissante, est caractérisée par de nettes fluctuations (fig. 5.62), peu apparentes sur la série des salinités mesurées, notamment au début du suivi. Les trois premiers cycles de la série (avant la 40^{ième} heure) sont en outre d'amplitudes sensiblement plus élevées que les suivants.

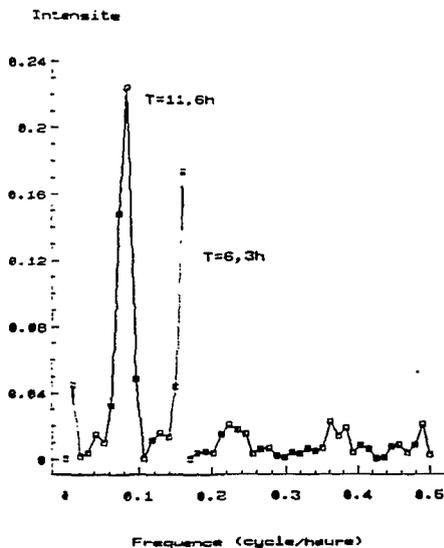


Fig. 5.63 : Périodogramme associé à la série des résidus de la salinité de surface.

Le périodogramme associé à la série des résidus (tendance ôtée par ajustement d'une régression linéaire simple), fait apparaître une succession de pics d'intensités variables (fig. 5.63):

- un petit pic de basse fréquence correspondant à une période de l'ordre de la longueur de la série (93,9 heures). Il s'agit en fait de la trace d'une tendance de la série des résidus (fig. 5.64), dont la variance diminue avec le temps.

- un pic important associé à la périodicité semi-diurne (11,6h) du cycle de marée,

- un pic de moindre intensité, correspondant à une période de 6,3 heures, que l'on associe à la structure bimodale des pics de salinité (voir par ex. le troisième cycle). Ce phénomène se produit plus ou moins intensément lors de chaque cycle, et sa périodicité indique que son occurrence est, au moins partiellement, déterminée par le cycle de marée.

- une succession d'oscillations du périodogramme à hautes fréquences qui correspondent aux fluctuations observées notamment lors des pics de salinité.

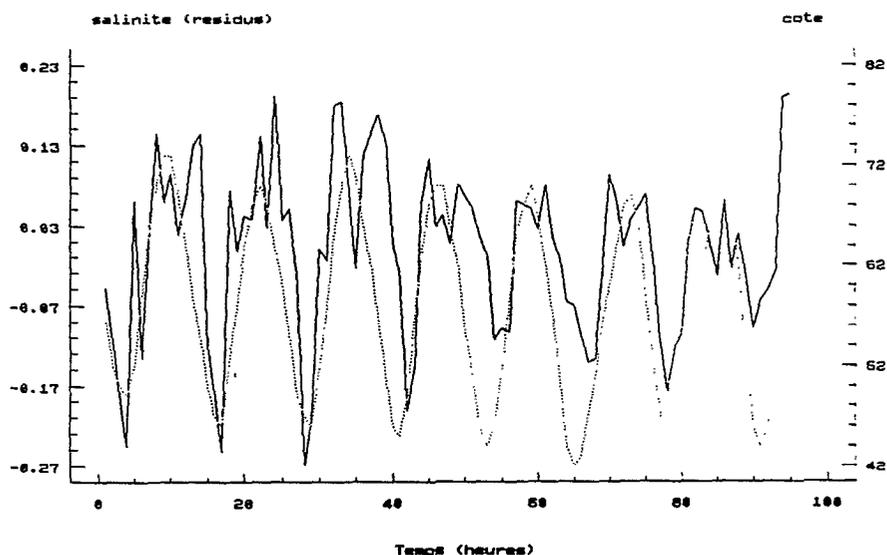


Fig. 5.64 : Evolution temporelle de la salinité enregistrée en surface (trait plein) et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (pointillés).

On observe (fig. 5.64) que le minimum de salinité survient à l'étale de marée basse, mais que ce minimum est très "fugace" : la diminution, tout comme l'augmentation, de la salinité est alors très rapide, particulièrement lors des trois premiers cycles. Un premier mode du maximum de salinité survient un peu avant l'étale de marée haute, et la salinité ne décroît ensuite qu'après la renverse des courants. Un second mode important survient alors que la marée est nettement descendante, qui indique la recharge en sel des masses d'eau superficielles (par le fond ou par l'aval), alors que l'ensemble de la colonne d'eau est en phase de jusant.

Le contrôle exercé par la marée est classique : le synchronisme du marégramme et des fluctuations périodiques de la salinité illustre en début de série l'oscillation de masses d'eau de qualités différentes à la station de mesure.

L'existence d'un second mode, ou pour le moins d'un gommage des minimums de salinité indique toutefois le développement de phénomènes hydrodynamiques intenses, dont l'effet est particulièrement éloquent durant les phases de jusant où la salinisation des eaux de surface se poursuit tandis qu'une simple oscillation longitudinale devrait entraîner une diminution de la salinité avec l'advection à la station de mesure des eaux sensiblement dessalées de l'amont.

Ces phénomènes se développent plus ou moins intensément pendant toute la durée du suivi, se manifestant parfois par un simple pic de salinité au début du jusant, comme lors des deux premiers cycles de marée, ou par un "gommage" du cycle marégraphique comme lors des 4^{ème} et 5^{ème} cycles de marée où la diminution de la salinité de surface ne survient qu'à partir de l'étale de marée basse. Pour ces deux cycles, on observe en outre que la remontée de la salinité en surface ne survient que plusieurs heures après la renverse des courants, alors que le marégramme indique une nette reprise du flot. On observe enfin à l'amorce du dernier cycle (vers la 90^{ème} heure) une reprise de la salinisation en surface avant même que l'étale de marée basse ne soit atteint. Situation complexe, où demeure plus ou moins nettement la trame marégraphique, et à laquelle se superposent des phénomènes hydrauliques complexes qui en perturbent la régularité en engendrant des situations atypiques avec par exemple des décroissances temporaires de la salinité durant le flot (1^{er} cycle), ou à l'inverse, des accroissements de salinité lors du jusant (amorce du dernier cycle).

Les écarts observés entre salinités mesurées et enregistrées se justifient du fait de la différence d'immersion de la sonde de température utilisée et de l'Anderaa. Les processus hydrodynamiques qui se superposent au marégramme, particulièrement actifs durant la fin du suivi et qui affectent différemment les diverses strates, témoignent en outre d'un "découplage" des eaux de surface et des eaux profondes.

II.3.1.b : AU FOND

Il existe en effet en profondeur un cycle nycthéral des variations de température (fig. 5.65) calqué sur celui de la température de surface bien que sensiblement amorti et très déformé, surtout au début de la série. Les températures mesurées identifient cette périodicité mais ne font pas apparaître la structure nettement bimodale du maximum de température ; les minimums mesurés sont d'autre part "sous-estimés" par rapport aux

enregistrements qui ne font pas apparaître nettement de valeurs minimales ("comblement des minimums").

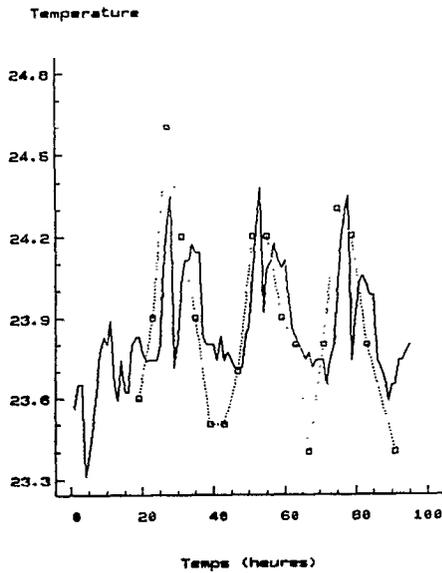


Fig. 5.65 : Températures enregistrées (trait plein) et mesurées en profondeur lors de la campagne Anderaa2.

Il est à noter que les minimums *mesurés*, peu différents d'un cycle à l'autre, sont du même ordre de grandeur que le minimum *enregistré* lors du premier cycle nyctéméral. Ceci suggère qu'au bas de la colonne d'eau, où les mesures ont été effectuées (environ 1,5m plus bas que l'Anderaa), se trouve lors de chaque cycle nyctéméral une masse d'eau froide de même température qu'au début du suivi, mais dont l'extension verticale est très limitée, en n'atteignant pas l'Anderaa le plus profond qui se trouve "déjà" dans une zone intermédiaire ou de mélange.

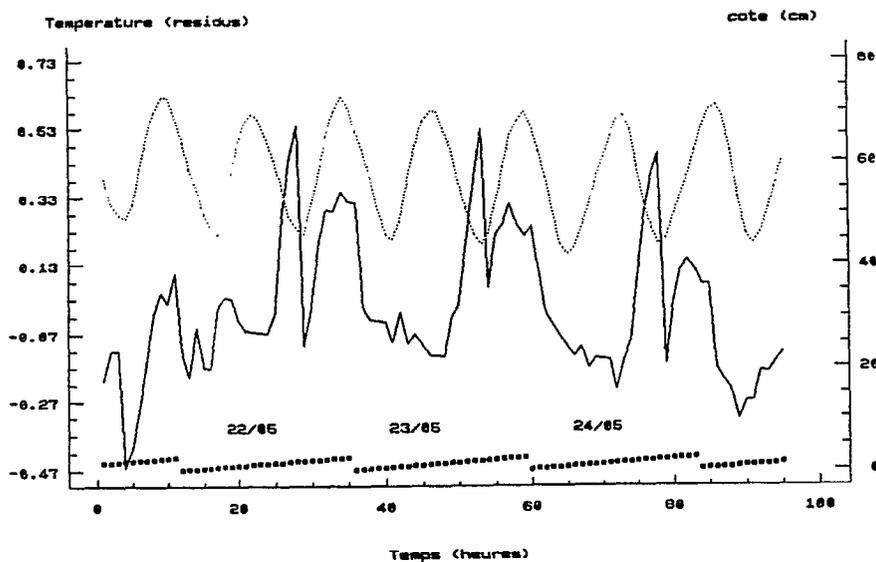


Fig. 5.66 : Evolution temporelle de la température enregistrée en profondeur et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (pointillés). (Les heures sont indiquées en regard de chacune des dates).

La température en profondeur répond à une stimulation circadienne modulée par le rythme des marées, puisque les cycles de marée diurnes diffèrent singulièrement des cycles de marée nocturne. Le premier mode du maximum de température survient entre 17 et 19 heures, et le décrochement se produit dès la reprise des courants de flot après l'étale de marée basse en provoquant un écart de température qui peut être de l'ordre de grandeur de la variabilité nyctémérale (fig. 5.66). La température augmente cependant de nouveau très rapidement, puis reste stable ou légèrement décroissante jusqu'à l'amorce du jusant. Elle décroît ensuite pour tendre vers un minimum journalier (fortement altéré en début de série). Il n'apparaît pas de décroissance de température lors de la reprise des courants de flot du matin, contrairement à ce qui se passe l'après-midi où la température, alors en phase d'augmentation sous strict contrôle nyctéméral, diminue brutalement lors de l'advection des eaux froides en profondeur. On observe toutefois au début du dernier cycle que le minimum survient le matin entre cinq et six heures.

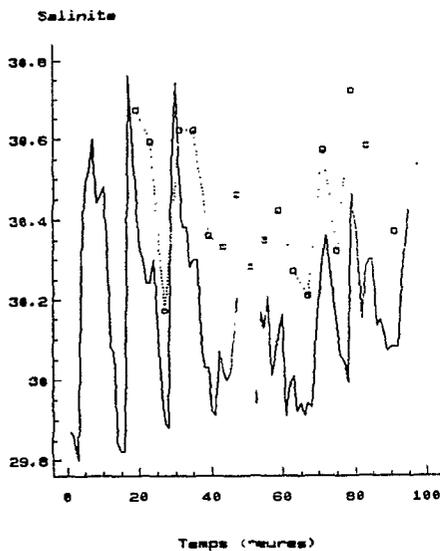


Fig. 5.67 : Salinités mesurées (trait plein) et enregistrées au fond lors de la campagne Andersen.

Les valeurs de salinité mesurées sur les échantillons récoltés en profondeur sont systématiquement sur-estimées par rapport aux salinités enregistrées, tout en reproduisant assez fidèlement leurs fluctuations (fig. 5.67). Les mesures ont été faites de retour au laboratoire simultanément à l'analyse des salinités récoltées en surface pour lesquelles l'adéquation entre valeurs mesurées et enregistrées était raisonnable. Comme pour la température, la profondeur de prélèvement est rendue responsable de ces écarts.

La série des salinités enregistrées en profondeur, très nettement périodique - sous contrôle marégraphique - avec les valeurs minimales survenant aux basses eaux est marquée par une légère augmentation des valeurs minimales (fig. 5.68). Le signal est extrêmement altéré, particulièrement à l'étale de marée haute sur les trois premiers cycles ("érosion du pic de salinité"), et durant l'intégralité du cycle entre la 40^{ème} et la 60^{ème} heure.

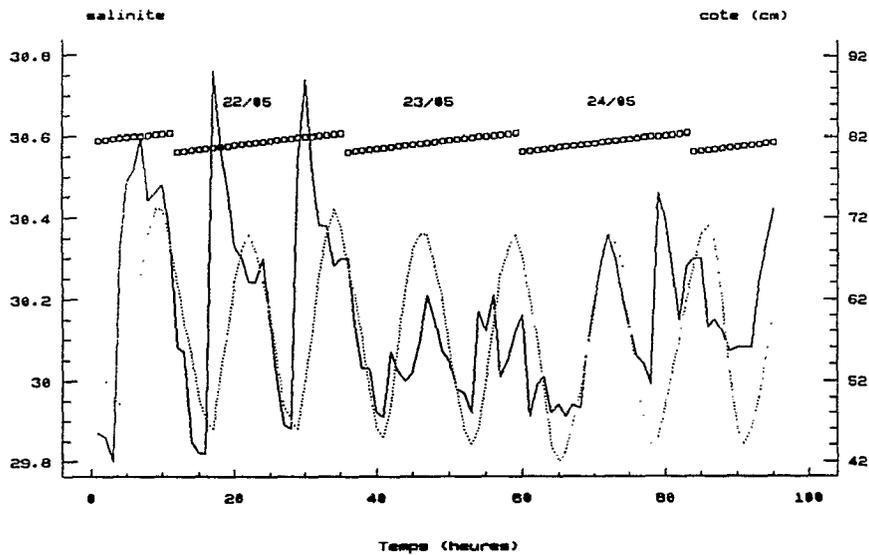


Fig. 5.68 : Evolution temporelle de la salinité enregistrée en profondeur et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (pointillés). (Les heures sont figurées).

La poussée de salinité est - logiquement - relativement synchrone à la reprise des courants de flot, légèrement en avance parfois comme lors des deux cycles de marée du 22 mai, ou à l'inverse légèrement en retard comme lors du premier cycle du 24 mai. Des irrégularités diverses sont cependant observées, avec de brusques diminutions alors que la marée est encore montante (nuits du 23 au 24 et du 24 au 25 mai), tandis que l'on observe parfois un comblement des minimums, comme aux étales de marées basses à la 65^{ième} heure ou à la 90^{ième} heure.

La confrontation des séries de température et de salinité enregistrées en profondeur montre que les "anomalies" observées sur l'une et l'autre des séries sont liées.

Pour les cycles de marée nocturnes, le décrochement de la température est synchrone à la poussée de salinité observée dès la reprise du flot : phénomène d'ordre purement advectif, qui rend compte de l'arrivée à la station de mesures d'eaux (estuariennes) profondes, froides et salées. Le second mode du maximum de température se développe simultanément à l'érosion du pic de salinité ; l'enregistreur est alors immergé dans des eaux plus chaudes et moins salées que les eaux estuariennes profondes, froides et salées normalement advectées par le flot à Saint-Louis. L'hypothèse spontanée de processus de diffusion verticale turbulente, tels que les eaux profondes seraient simultanément dessalées et réchauffées par les échanges actifs se développant avec les horizons superposés, est à écarter. On observe en effet que les salinités - comme les densités - enregistrées simultanément à mi-profondeur et en surface sont fréquemment et

durablement plus élevées qu'au fond (fig. 5.77). D'autres processus hydrodynamiques sont à invoquer, qui paraissent cependant limités spatialement en n'affectant que peu - ou pas - la base de la colonne d'eau, puisque les *mesures* de salinité réalisées en dessous du courantomètre enregistreur ne rendent pas toujours compte de ces variations.

Pour les cycles diurnes, le "comblement des minimums" de température est synchrone à la même érosion, voir à la quasi-disparition, du pic de salinité (le 23/05 notamment), suggérant là encore de vigoureuses stimulations hydrodynamiques.

II.3.1.C : A MI-PROFONDEUR

Le signal de température enregistré à mi-profondeur est clairement influencé par les fluctuations enregistrées par ailleurs sur la colonne d'eau. Le cycle nycthéral est très apparent comme sur les autres séries (fig. 5.69), et l'on observe le même type de décrochements au maximum de température, en phase mais atténués, que sur la série des températures enregistrées en profondeur. A l'inverse, les périodes de minimum thermique montrent plus d'affinité avec leurs homologues enregistrées en surface.

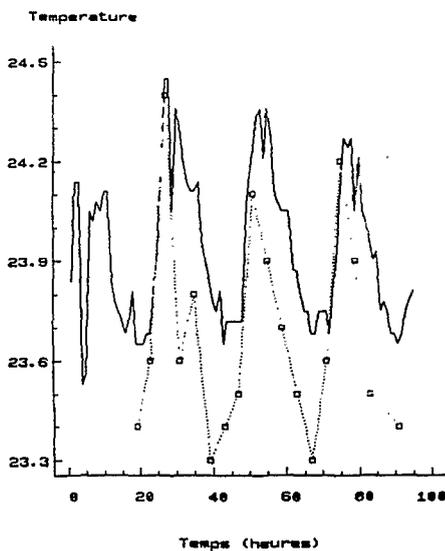


Fig. 5.69 : Températures mesurées (trait plein) et enregistrées à mi-profondeur lors de la campagne Anderaa2.

Les températures mesurées sont systématiquement sous-estimées par rapport aux températures enregistrées, sauf pour les maximums, et l'écart paraît d'autant plus important que la température est faible. La profondeur d'immersion de la sonde ayant servi à faire les mesures étant supposée constante (mesurée à partir du bateau), et l'Anderaa étant fixé au fond, on en déduit que les mesures ont été faites systématiquement au dessous de l'enregistreur, dans des eaux plus froides, sauf au moment des maximums thermiques (aux

étales de marée basse, voir fig. 5.70) où les horizons intermédiaires de la colonne d'eau sont également soumis au réchauffement nyctéméral.

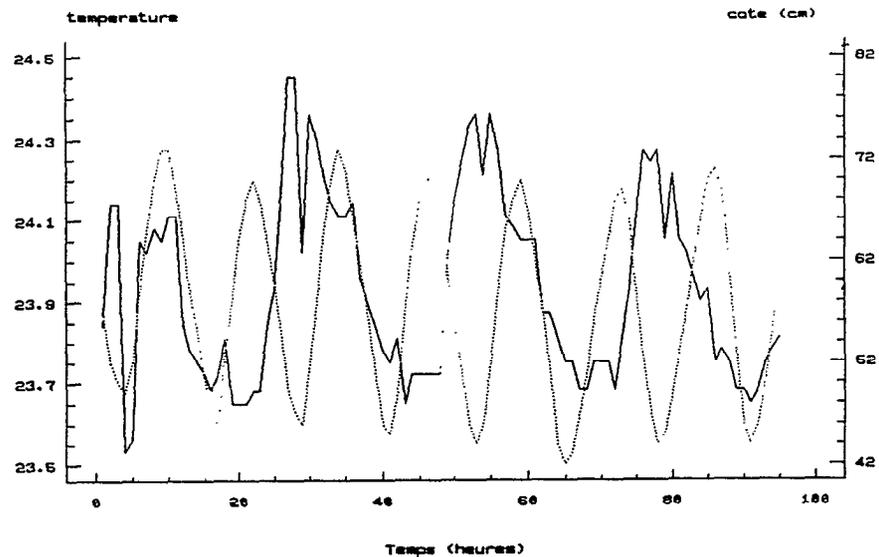


Fig. 5.70 : Evolution temporelle de la température enregistrée à mi-profondeur (trait plein) et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis.

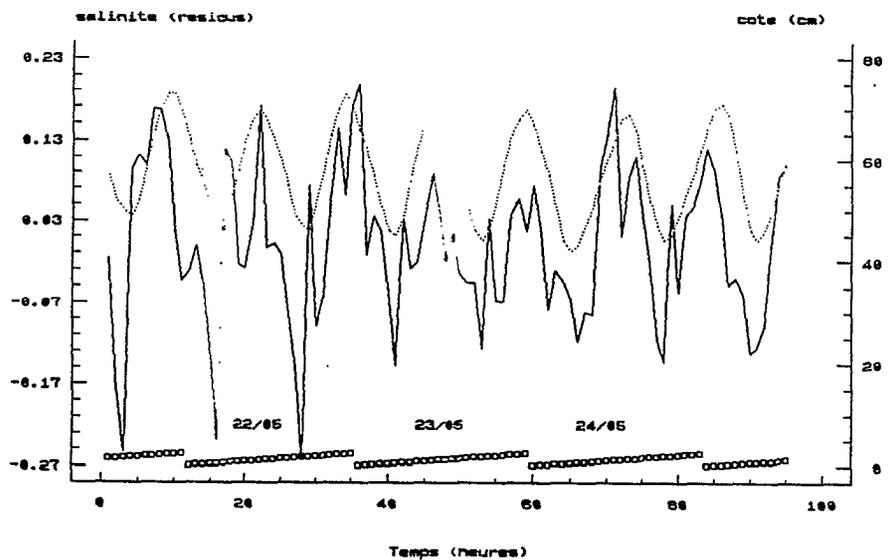


Fig. 5.71 : Evolution temporelle de la salinité enregistrée à mi-profondeur (trait plein) et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis.

La série des salinités enregistrées à mi-profondeur est marquée par une légère tendance, gommée sur la figure 5.71 par l'ajustement d'un polynôme et caractérisée par une périodicité semi-diurne triviale. L'érosion des pics de salinité est toutefois moins accentuée que sur la série de salinité enregistrée en profondeur, mais nettement plus apparente que sur la série de surface. Comme sur l'ensemble de la colonne d'eau, la salinité augmente

brutalement dès la reprise d'un régime de flot ; cette évolution est cependant rapidement bloquée, voir inversée, et l'on observe des fluctuations d'amplitudes plus ou moins marquées qui durent jusqu'à l'étale de marée basse suivant. L'intensité, et la complexité, des processus hydrodynamiques verticaux qui se développent le long de la colonne d'eau sont ici bien illustrées.

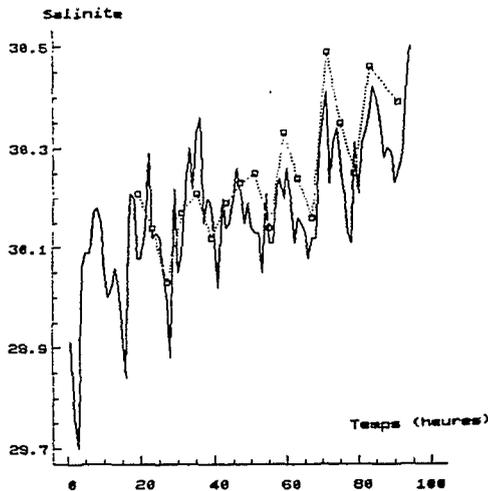


Fig. 5.72 : Salinités mesurées (trait plein) et enregistrées à mi-profondeur lors de la campagne Anderaa2.

La confrontation des valeurs de salinité mesurées et enregistrées (fig. 5.72) montre une bonne adéquation, et les prélèvements rendent en particulier bien compte de l'érosion des pics de salinité : les échantillons collectés proviennent bien de la zone de mélange.

II.3.1.d : DES COURANTS DE MAREE...

Contrairement à la situation échantillonnée en janvier où les gradients verticaux de vitesse étaient les principaux moteurs énergétiques des mélanges se développant le long de la colonne d'eau, de telles stimulations seront ici comparativement réduites. Les courants de marée, représentés par leur composante longitudinale (fig. 5.73), sont peu variables et d'intensités comparables aux différentes profondeurs.

Les courants de flot sont sensiblement plus forts que les courants de jusant, ceux-ci étant le plus souvent à peine dissymétriques. Au maximum de flot, la vitesse est sensiblement plus élevée à mi-profondeur, tandis que l'on observe un lissage de la vitesse du courant de fond après un maximum qui apparaît précoce par rapport au maximum en surface et à mi-profondeur. Les trois vitesses sont ensuite confondues à la fin du flot et pendant la presque totalité du jusant, après que l'irrégularité du fond ait été compensée.

Au maximum du jusant, les vitesses enregistrées à mi-profondeur et en surface sont très homogènes et sensiblement plus élevées qu'au fond. L'inversion des courants se fait le plus souvent légèrement en avance au fond, et il apparaît de légères ruptures de pentes en sub-surface et à mi-profondeur qui peuvent illustrer une relative altération du régime

marégraphique simple. Il existe une alternance entre les courants de surface et intermédiaires qui sont successivement plus forts au jusant : ce phénomène paraît correspondre à une inégalité semi-diurne, telle que la vitesse maximale est plus élevée en surface qu'à mi-profondeur lors des cycles diurnes, tandis que l'inverse se produit lors des cycles nocturnes. L'intensification circadienne des vents dominants orientés vers le sud (voir annexe V) est susceptible de justifier une augmentation des tensions de surface en journée, d'où un tel accroissement relatif de la vitesse d'écoulement par rapport au cycles nocturnes. A l'inverse, les tensions de surface dues au vent sont susceptibles de freiner sensiblement l'écoulement lors des phases de flot, avec la direction des vents dominants opposée à la propagation des eaux dans l'estuaire. Cet effet, lié aux pertes de charge par friction sur le fond, peut contribuer à justifier l'accroissement relatif de la vitesse de flot enregistrée à mi-profondeur.

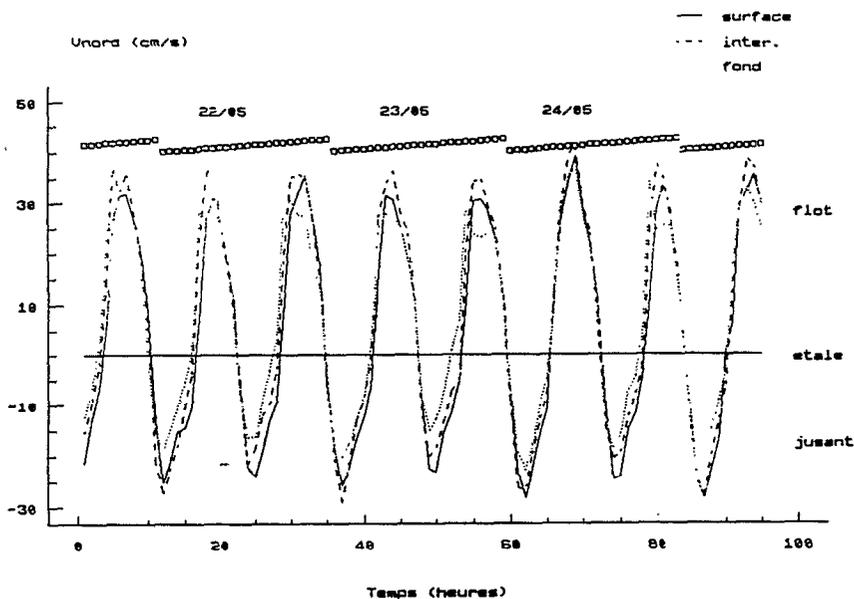


Fig. 5.73 : Composante Nord des courants de marée enregistrés aux trois profondeurs (Anderaa2).

Les "pertes" de vitesse observées après le maximum de flot sur la série enregistrée en profondeur peuvent témoigner du transfert d'une partie de l'énergie cinétique des ondes (au travers de la quantité de mouvement liée à la propagation longitudinale) en énergie turbulente utilisée pour la mobilisation verticale des masses d'eau ; l'érosion de la vitesse correspondant alors à l'entretien de la diffusion. Ces perturbations peuvent aussi être associées à une circulation nette déterminée par la propagation d'ondes (internes) qui se superposeraient à la marée (voir fig. 5.79) ; l'érosion de la vitesse, liée alors à une composante purement advective, correspondant à la circulation nette de la marée associée aux courants résiduels tributaires de la propagation d'une onde interne. On observe que le

gommage des pics de salinité lors des trois premiers cycles de la série (voir fig. 5.67) est concomitant à ces diminutions de la vitesse du courant.

L'observation de la composante transversale des courants de marée aux trois profondeurs rend compte d'un découplage sensible de la circulation des eaux superficielles et profondes.

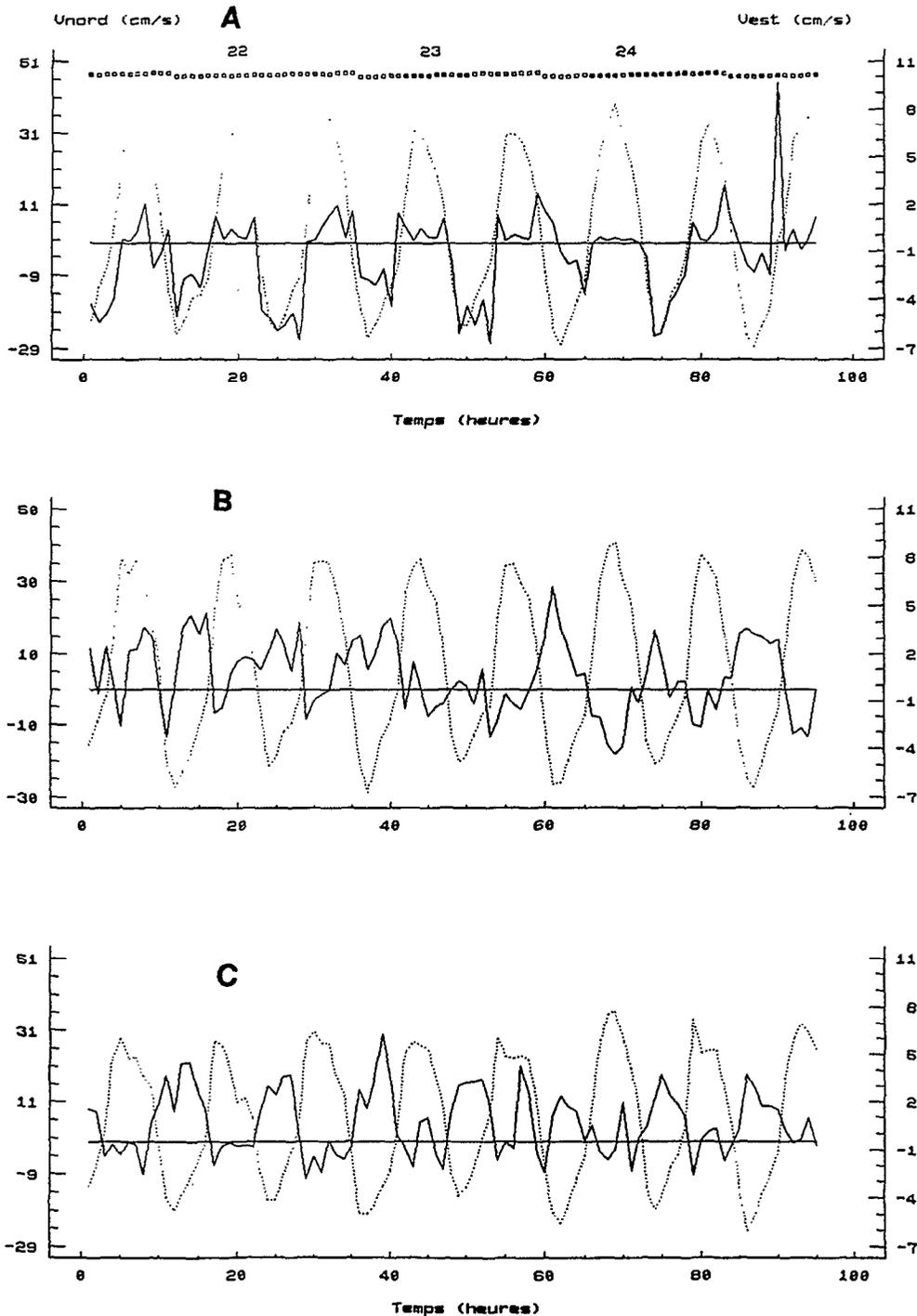


Fig. 5.74 : Composante transversale (trait plein) des courants de marée en surface (A), à mi-profondeur (B) et au fond (C). Les vitesses positives correspondent aux courants de flot (échelle de gauche), et aux courants orientés vers l'est (échelle de droite) ; les heures sont figurées en regard des dates.

En surface (fig. 5.74a), les courants transversaux sont très majoritairement orientés vers l'ouest lors des périodes de jusant, avec des vitesses maximales de l'ordre de 5 à 7 cm.s^{-1} , soit cinq à six fois plus faibles que les vitesses maximales suivant l'axe longitudinal. Lors des périodes de flot, la composante transversale en surface est nulle ou très faible et orientée vers l'est. On observe une nette inégalité semi-diurne avec des courants nocturnes sensiblement atténués. Il apparaît quelques irrégularités dans ce schéma général en fin de suivi, avec notamment une très nette réduction de la composante Ouest lors des jusants nocturnes après la 60^{ième} heure, et, en plusieurs occasions, de légers transports vers l'Est en période de flot.

Au fond (fig. 5.74c), il existe une tendance générale à la mise en phase des composantes Sud et Est lors des phases de jusant, et Nord et Ouest lors des flots, soit une situation inverse à celle observée en surface. Les vitesses transversales maximales observées durant les jusants sont sensiblement plus faibles qu'en surface (maximales de l'ordre de 5 cm.s^{-1}), tandis que les courants transversaux associés au flot sont très faibles. L'allure générale de la série est plus chaotique que la précédente, et l'on distingue deux périodes, la transition s'opérant dans la nuit du 23 au 24 mai :

- pendant la première séquence, les situations courantologiques sont très reproductibles d'un cycle sur l'autre, et conformes au schéma décrit précédemment.

- pendant la seconde séquence, des irrégularités apparaissent peu après ou pendant le maximum de vitesse longitudinale de flot, avec des phases temporaires durant lesquelles le courant en profondeur porte à l'est. Il ne semble pas y avoir d'"écho" particulier à ces fluctuations en surface. Il se produit également une petite anomalie lors du jusant après la 60^{ième} heure avec un léger courant vers l'ouest en début de flot (alors que sur *tous* les autres cycles cette composante ouest s'annule dès la reprise du flot). Cette anomalie est homologue à une poussée vers l'est du courant de surface inhabituelle lors du flot, puisque ce transport vers l'est s'annule "normalement" systématiquement dès la reprise du jusant.

A mi-profondeur (fig. 5.74b), les tendances sont plutôt semblables à ce que l'on observe au fond lors des phases de jusant, avec un transport dominant vers l'est, bien que le signal soit plus altéré. Deux séquences sont là encore à distinguer, la transition se situant dans la nuit du 23 mai : le signal observé à mi-profondeur lors du jusant à la 50^{ième} heure ne présente aucun transport transversal, tandis qu'en surface il y a encore une déviation du courant vers l'ouest, et au fond, un léger transport vers l'est. Lors de la première séquence, les courants à mi-profondeur sont toujours de vitesse intermédiaire à celles observées en surface et au fond, tandis qu'ensuite, il se produit des pics de vitesse qui ne possèdent pas d'homologues (en vitesse) aux autres profondeurs. Ainsi, au début du jusant à t_{60} , on observe un vif transport très temporaire vers l'est, tandis que la composante latérale du courant de fond est fortement érodée, et qu'il apparaît simultanément en surface une légère déviation vers l'est ; situation inhabituelle qui prend fin au maximum de la vitesse

longitudinale de jusant. Puis, lors du flot suivant (centré sur t_{70}), il apparaît une forte composante à mi-profondeur vers l'ouest, tandis que les vitesses latérales sont très faibles en surface et au fond. Ensuite, le signal intermédiaire suit approximativement le signal enregistré en profondeur, avec de légères déviations.

Le maintien de directions "opposées" au jusant au fond et en surface, où de plus le cycle semi-diurne est nettement affecté par le nyctémère, peut indiquer l'existence de mouvements convectifs (spirale d'Ekman) déterminés par le régime des vents. Une telle circulation indiquerait implicitement qu'il existe des zones de plongée des eaux superficielles et d'autres de remontée des eaux profondes ; cette "opposition" dans l'orientation de la propagation peut en outre signifier la mise en place d'une "stratification" et de phénomènes de cisaillement sensibles.

II.3.1.e : LA DENSITE : CONFRONTATION DES SERIES

L'observation des séries de densité calculées à partir des enregistrements effectués aux trois profondeurs permet de décrypter - au travers de σ_t - la nature des diverses interactions hydrodynamiques précédemment évoquées. Des facteurs thermiques (cycle nyctéméral) et marégraphiques (circulation et mélanges liés à l'oscillation des masses d'eau) ont été évoqués pour justifier les fluctuations de salinités et de température observées aux différentes profondeurs. La densité, déterminée principalement par ces deux variables (les effets des variations de pression étant négligeables) va synthétiser l'information que chacune apporte. Il apparaît que l'influence relative de chacune de ces variables pour expliquer les fluctuations de densité évolue suivant la profondeur considérée.

	Température	Salinité
Surface	53,1	72,2
Inter.	45,1	72,9
Fond	23,9	85,4

Tab. 5.8 : Coefficient de détermination (R^2 , %) des relations linéaires liant les fluctuations de densité (σ_t) aux variations de température ou de salinité aux différentes profondeurs.

Le coefficient de détermination a été calculé pour chacune des régressions linéaires du type $\sigma_t = a + (b \cdot \text{salinité})$ et $\sigma_t = a' + (b' \cdot \text{température})$, (tab. 5.8). Dans les gammes de température et de salinité considérées, les relations sont supposées linéaires, et le coefficient rend compte de la part de variabilité des valeurs de σ_t qui peut-être expliquée par l'un ou l'autre des facteurs. Il en ressort que les fluctuations de densité sont beaucoup plus influencées par les variations de température en surface qu'au fond. A l'inverse, le poids des fluctuations de salinité sur les variations de densité est plus élevé en profondeur qu'en surface, tandis que pour les horizons intermédiaires, la situation est peu différente de celle qui prévaut en surface.

L'influence relative des facteurs thermiques et marégraphiques est fortement modulée par un effet bathymétrique : l'antagonisme des divers processus hydrodynamiques sera fortement évolutif le long de la colonne d'eau.

En surface

La covariation de la densité avec la température est manifeste (fig. 5.75). Les variations nycthémerales sont dominantes, et déterminent fortement les variations de la densité en surface lors des minimums de température. En effet, les nettes diminution de la densité chaque fin d'après-midi sont liées à l'échauffement des eaux, mais aussi à l'advection vers l'aval des eaux continentales relictuelles qui s'accompagne d'une nette dessalure (fig. 5.64). Il n'en va pas de même la nuit, où le schéma advectif demeure le même, responsable de la dessalure des eaux, tandis que la densité augmente sous l'effet du refroidissement de la masse d'eau.

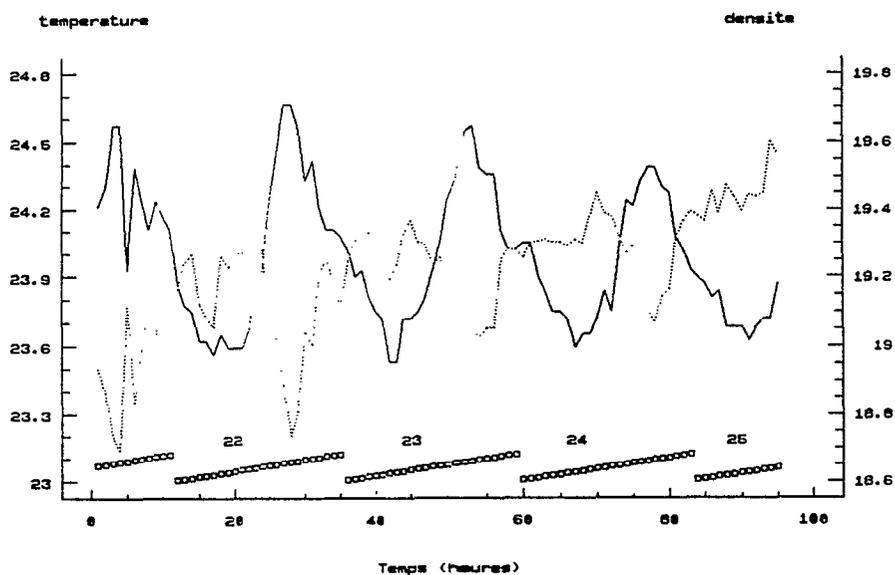


Fig. 5.75 : Evolution temporelle de la température (trait plein) et de la densité (σ_t) de surface (Anderaa2).

Au fond

Les variations de densité sont manifestement sous la dépendance des fluctuations de salinité (fig. 5.76). La confrontation de cette série avec la série des températures enregistrées simultanément indique toutefois que les périodes durant lesquelles les signaux de densité et de salinité sont découplés correspondent, chaque jour, aux périodes de

minimums de température, ce qui suggère le développement récurrent de processus hydrodynamiques d'origine thermique même au bas de la colonne d'eau.

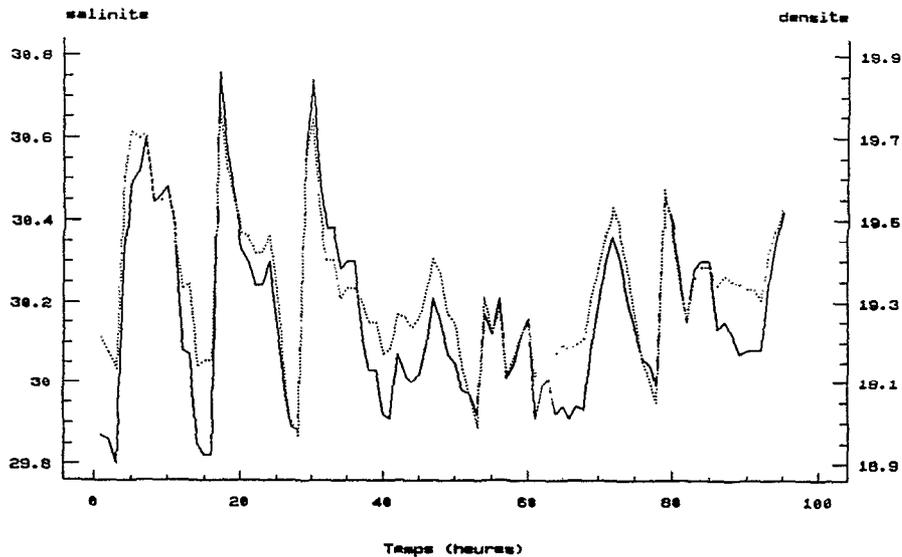


Fig. 5.76 : Evolution temporelle de la salinité (trait plein) et de la densité (σ_t) en profondeur.

Confrontation des séries

La superposition des trois séries des valeurs de σ_t révèle l'occurrence de diverses situations relativement au *gradient vertical* de densité, et donc relativement à la stabilité de la colonne d'eau, qui décrivent deux *séquences successives* dans la série (fig. 5.77).

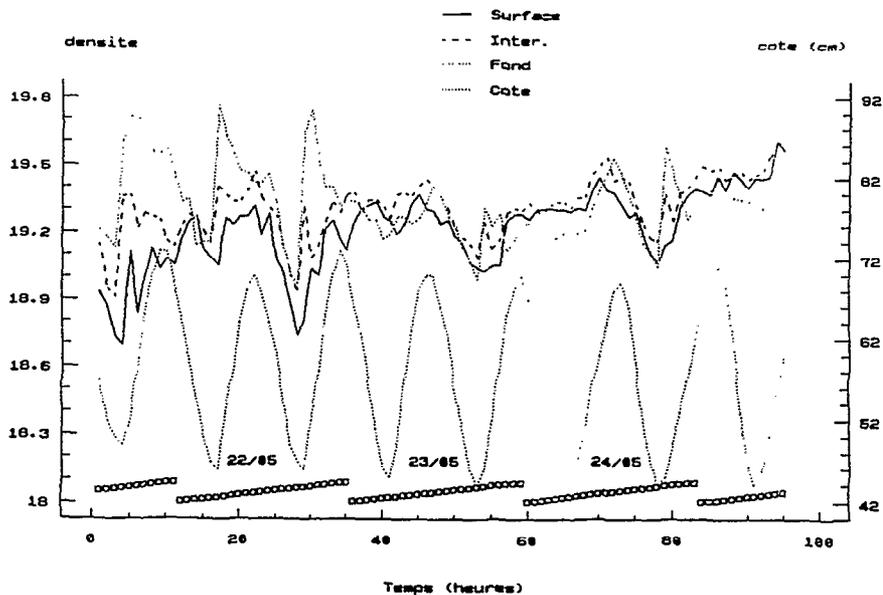


Fig. 5.77 : Evolution temporelle des densités (σ_t) calculées à partir des enregistrements aux trois profondeurs.

On distingue une première période, qui dure jusqu'au 23 mai, et qui est caractérisée par le maintien d'un gradient de densité globalement monotone et stable, tel que $(\sigma_{\tau(\text{fond})} > \sigma_{\tau(\text{inter})} > \sigma_{\tau(\text{surface})})$. La logique hydrodynamique prévalante est liée à l'oscillation d'une colonne d'eau hétérogène, mais stable, sous l'effet de la marée.

Durant cette première période, lors de chaque cycle de marée, la reprise des courants de flot entraîne l'advection d'une masse d'eau froide, salée et plus ou moins stratifiée qui investit fortement toute la colonne d'eau (augmentation de σ_{τ} aux trois profondeurs). Toutefois, avant que le maximum de vitesse des courants de flot ne soit atteint, il se développe d'intenses processus hydrodynamiques, spontanément associés à de la diffusion verticale turbulente, et stigmatisés par l'érosion des pics de salinité en profondeur, qui modulent les variations de densité.

Ces processus se sont maintenus durant toute la phase de jusant, avec une nette tendance à l'homogénéisation de la colonne d'eau. Une observation minutieuse des diverses séries enregistrées révèle cependant l'apparition de courtes séquences de stratification sous l'effet du réchauffement ou du refroidissement des eaux superficielles.

On notera, au jusant du premier cycle de marée, une brève période⁽¹⁾ durant laquelle s'est développé un léger *gradient inverse* de densité durant lequel la salinité fut plus élevée en sub-surface et à mi-profondeur qu'au bas de la colonne d'eau. La recharge en sel ne peut alors se justifier par de la diffusion à partir du fond, et paraît devoir être associée à une véritable composante advective superposée à la marée. La confrontation des séries de salinité et des vitesses longitudinales du courant montre en effet que cet événement - salinisation des horizons superficiels et intermédiaires durant une phase de jusant - est simultanément à une période de découplage des courants durant laquelle la vitesse fut momentanément plus élevée à mi-profondeur qu'en surface. Un phénomène comparable⁽²⁾ apparaît sur le cycle de marée qui couvre la nuit du 22 au 23 mai, avec l'occurrence d'un second pic de salinité en surface durant toute la phase de jusant (35^{ième} à 40^{ième} heure). La salinité en sub-surface a dépassé la salinité du fond dès que les vitesses aux deux profondeurs se sont découplées, et ce gradient atypique s'est maintenu jusqu'à l'inversion des courants à l'étale de marée basse avec une légère poussée saline en profondeur qui a rétabli une situation "normale" (tandis que la salinité en sub-surface continuait à diminuer!). La salinité intermédiaire était par ailleurs plus élevée que la salinité en profondeur dès la fin du flot, alors que les vitesses d'écoulement étaient les mêmes aux deux profondeurs ; la densité - comme la salinité - à mi-profondeur est demeurée ensuite durablement plus élevée que celle du fond, entretenant un gradient instable qui n'a pu se maintenir qu'en raison de processus *dynamiques* forts.

(1) indiquée par une petite flèche sur la figure 5.77.

(2) id.

Lors de cette première séquence, la composante transversale des courants de marée suit une logique reproductible d'un cycle à l'autre. Une observation minutieuse révèle la superposition des altérations du régime courantologique aux diverses profondeurs, longitudinalement mais surtout transversalement, et des intenses processus hydrodynamiques qui se développent en affectant l'intégralité de la colonne d'eau.

La deuxième période correspond à la période de maintien durable de gradients de densités atypiques, tels que la densité des horizons superficiels et intermédiaires est fréquemment plus élevée que la densité en profondeur ($\sigma_{t(\text{inter})} \geq \sigma_{t(\text{surf.})} > \sigma_{t(\text{fond})}$). Ce gradient inverse se développe systématiquement lors des phases de jusant, et ne prend fin qu'à la reprise des courants de flot. Le phénomène est en outre accentué lors des cycles de marée nocturnes.

Cette situation *durable* est entrecoupée de courtes périodes durant lesquelles se développe un gradient de densité stable :

- Au moment de l'étale de hautes eaux des cycles de marée diurnes, durant lesquels la densité est maximale en profondeur en raison de l'advection d'eaux salées, advection qui ne concerne alors que le bas de la colonne d'eau puisque simultanément la salinité, et donc la densité, diminuent en surface et à mi-profondeur.

- Lors de la reprise des courants de flot des cycles de marée nocturnes où l'on observe une nette augmentation de la salinité à mi-profondeur et en profondeur, moins intenses que durant la première période toutefois, qui traduit l'advection au bas de la colonne d'eau d'une masse d'eau froide et salée. Comme précédemment, cette advection ne concerne pas les eaux de sub-surface, dont la salinité demeure peu évolutive, et dont la température, alors à son maximum journalier, ne montre plus le décrochement caractéristique observé lors de la période précédente et qui trahissait l'advection des eaux froides. Cette courte phase de stabilité prend fin vers la fin du flot, avec l'occurrence d'un pic de salinité qui affecte toute la demi-tranche d'eau supérieure tandis que la salinité diminue en profondeur. Cette seconde période a été clairement mise en évidence par l'évolution des caractéristiques transversales des courants de marée, et comme pour la première séquence, les événements les plus marquants observés en température, et surtout en salinité, trouvent un écho dans l'altération du régime courantologique.

Un schéma de circulation complexe, lié aux transports advectifs qui affectent parfois l'ensemble de la colonne d'eau, ou seulement le fond, ou encore la surface et l'intermédiaire seules, est responsable de ces phénomènes. Les phénomènes diffusifs paraissent impropres à justifier la rémanence de ce schéma instable, qui, pour être entretenu, nécessite l'intervention de composantes advectives intenses (oscillations superposées de masses

d'eaux de salinités différentes), agissant de manière différentielle suivant la profondeur et dans le temps.

L'évolution temporelle des isothermes le long de la colonne d'eau (fig. 5.78) illustre bien le régime des mobilisations de la colonne d'eau, indépendamment des moteurs énergétiques qui en sont responsables, et donne une image de l'extension verticale des processus et de leur durée. On observe que l'homogénéisation de la colonne d'eau est très rapide après les phases de stratification inverse, tandis qu'elle se développe beaucoup plus lentement après les phases de stratification liées au réchauffement des eaux superficielles.

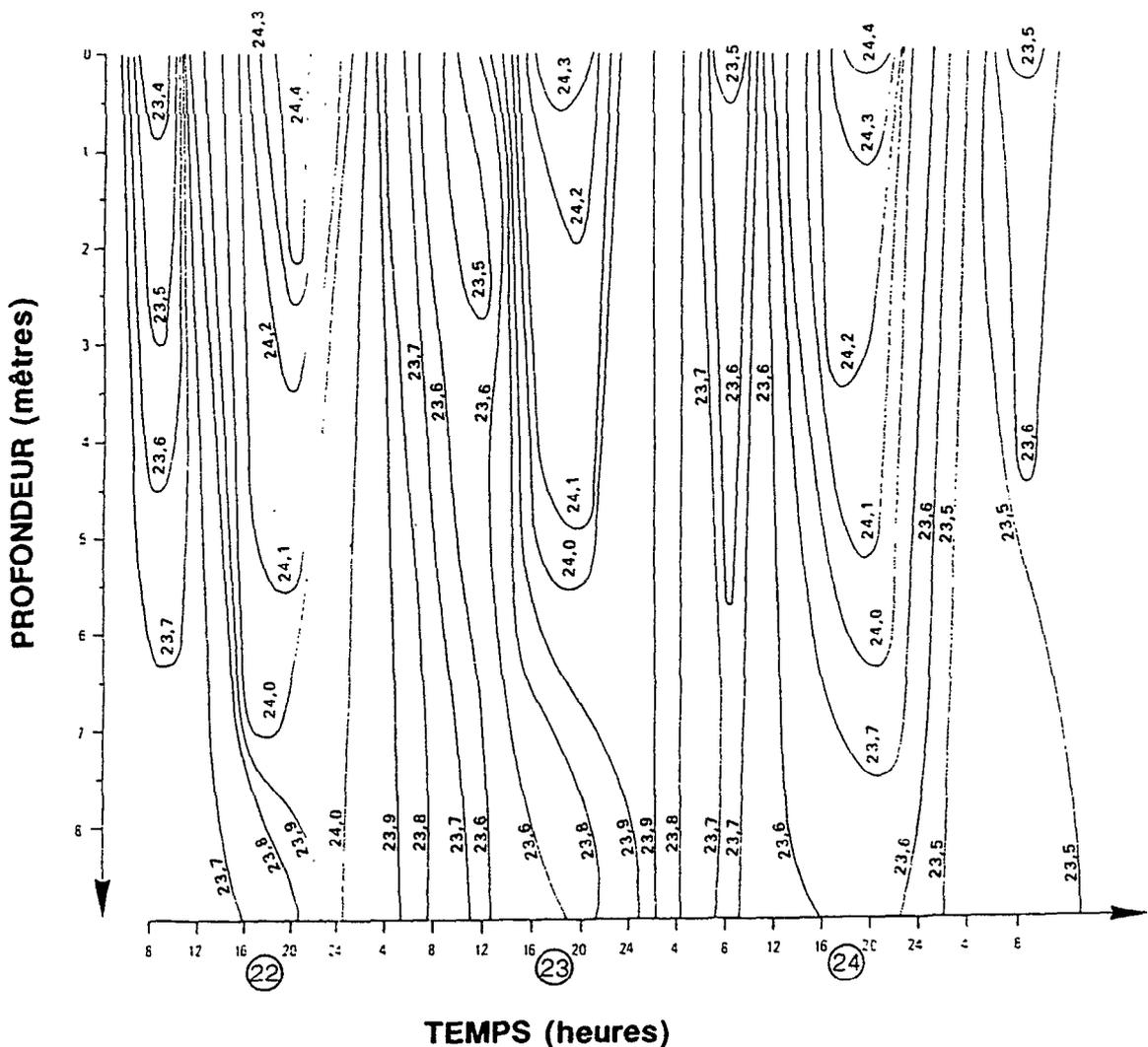


Fig. 5.78 : Evolution temporelle des isothermes durant la période de prélèvement se rapportant aux enregistrements en continu. (*Remarque importante :* cette chronique a été établie à partir de profils verticaux de température réalisés toutes les quatre heures. Du fait de la rapidité des processus en jeu, et des interpolations effectuées pour le tracé, cette figure, à stricte vertu heuristique, ne doit pas être utilisée pour le repérage du statut hydrodynamique exact des masses d'eau, $\pm 2h$; pour un repérage précis, se reporter eux chroniques hydrologiques, $\pm 15mn$).

II.3.1.f : CONCLUSIONS RELATIVES A L'OBSERVATION DES CHRONIQUES HYDROLOGIQUES

Les enregistrements effectués durant cette campagne de suivi à court terme des caractéristiques de la colonne d'eau, plus d'un mois après le dernier lâcher d'importance dans l'estuaire, mettent en relief l'intensité et la complexité des processus hydrodynamiques qui affectent l'intégrité verticale de la colonne d'eau. Le fonctionnement complexe de l'estuaire est lié à la présence simultanée ou successive de plusieurs masses d'eau, et, pendant le suivi, deux périodes sont à distinguer qui s'illustrent par l'amplitude des fluctuations semi-diurnes de la salinité.

Durant la *première période*, l'ensemble de la colonne d'eau est soumis à l'advection horizontale liée aux transports des masses d'eau par les courants de marée. Après le maximum de vitesse de flot, de singuliers effets hydrodynamiques se superposent à cette logique marégraphique, avec notamment l'importation en profondeur d'eaux moins salées que les eaux estuariennes normalement advectées par le flot. On observe cependant un recul de la salinité de surface au jusant, indépendamment des processus hydrodynamiques superposés, car il y a alors oscillation et advection vers l'aval de toute la colonne d'eau. De très brefs instants apparaissent toutefois durant lesquels un gradient de densité inverse s'établit.

Pendant la *seconde période*, les fluctuations de la densité, comme celles de la salinité, sont considérablement lissées en regard de la période précédente ; la trace du cycle de marée est alors peu apparente : il n'y a plus de véritable retrait des eaux superficielles "salées" au profit d'une masse d'eau dessalée advectée lors des phases de jusant. La renverse des courants à l'étape de marée basse s'accompagne encore d'une très légère augmentation de la salinité de surface, puis d'autres phénomènes hydrodynamiques se superposent à la logique strictement marégraphique, suffisamment intenses au jusant pour induire une augmentation, sinon une stagnation, de la salinité de surface. Ce transport de sel, que l'on ne peut associer à de la diffusion puisque les horizons sous-jacents sont moins salés que les eaux superficielles, est tributaire d'une réelle composante advective superposée au cycle de marée. Les impulsions de salinité imposées par l'advection d'eaux profondes, froides et salées lors du flot deviennent très limitées, bien que cette masse d'eau profonde continue à investir temporairement le fond de l'estuaire comme l'illustrent les petits pics de salinité observés (en profondeur) le 24 vers midi et vers 20 heures.

Cette transition se traduit par un recul vers l'amont des eaux continentales relictuelles, avec un maintien durable dans la demi-tranche d'eau supérieure d'eaux estuariennes relativement salées, et un net ralentissement de l'influence de la masse d'eau profonde, salée et froide.

Ce changement de régime hydrodynamique peut se justifier par l'existence d'oscillation de grande amplitude des masses d'eau estuariennes, ou par une modification de l'influence de la marée. L'entrée dans une période de vives-eaux peut en effet s'accompagner, du fait notamment d'une augmentation des volumes déplacés, d'une modification des champs de pression dans l'estuaire tout entier et de la mise en place d'une nouvelle logique de circulation, avec notamment d'importantes répercussions sur le statut hydrodynamique (vertical) de la colonne d'eau (Hayward et al. 1982).

L'hypothèse de la mise en place d'un régime d'onde interne est ainsi vraisemblable, bien que difficile à mettre précisément en évidence.

Quand une onde de marée franchit un seuil topographique (embouchure, banc de sable, fosse,...), des ondes internes *de même fréquence* peuvent être générées dans le haut de la colonne d'eau, entre les couches de densité différentes, pour compenser les perturbations qui affectent alors les champs de vitesse longitudinaux et verticaux. Ce phénomène est classique dans les estuaires stratifiés ou partiellement mélangés (Van Leussen et Dronkers 1988), où l'onde interne prend généralement la forme d'une onde progressive qui se propage dans le milieu (hétérogène) entre les couches de densités différentes. Les mouvements associés à ce type d'ondes font intervenir, en plus des simples oscillations verticales, de forts courants latéraux susceptibles d'engendrer des phénomènes de cisaillement intenses (voir Lafond 1962, cité par Demers et al. 1986). De plus, du fait de la courte longueur d'onde de ces oscillations, des zones de convergences et divergences sont observées entre les crêtes et les creux (fig. 5.79) de l'onde, qui mobilisent intensément la colonne d'eau.

L'onde interne affecte toutes les caractéristiques de la colonne d'eau, depuis les propriétés physiques et chimiques des masses d'eau, jusqu'aux caractéristiques biologiques des peuplements planctoniques qui s'y développent. En particulier, si ce type d'onde interne se trouve à proximité de la surface, elle peut avoir un fort impact sur le phytoplancton, principalement en affectant les conditions d'éclairement et les apports en sels nutritifs (Demers et al. 1986).

Physiquement, la stratification augmente et produit un fort gradient de densité à la crête, avec une réduction de l'épaisseur de la zone de mélange ; les courants horizontaux et latéraux sont alors accrus. Dans les creux, le gradient de densité est moins intense, et les vitesses latérales généralement réduites : la zone de mélange est plus stable, et les échanges verticaux sont alors réduits. Si une population d'organismes planctoniques est confinée à l'état stationnaire près de la surface pendant une période de ce type d'onde, sa densité sera forte au dessus d'une crête, et comparativement faible au dessus d'un creux (Bah et Legendre 1985). Le rôle de ces ondes peut être en outre particulièrement important

pour le devenir des masses d'eau, et des périodes de mélanges intenses ont été observés lors des phases de jusant qui étaient précédés par une intense activité de l'onde interne (Partch et Smith 1978). Ces auteurs notaient ainsi le retour périodique de déstabilisations de la colonne d'eau lors du maximum de vitesse du courant de jusant (alors que le cisaillement était par ailleurs minimum), qui étaient caractérisées par une augmentation de la densité en surface et de l'épaisseur de la couche de mélange, alors que l'influence des eaux profondes devenait simultanément sensiblement réduite.

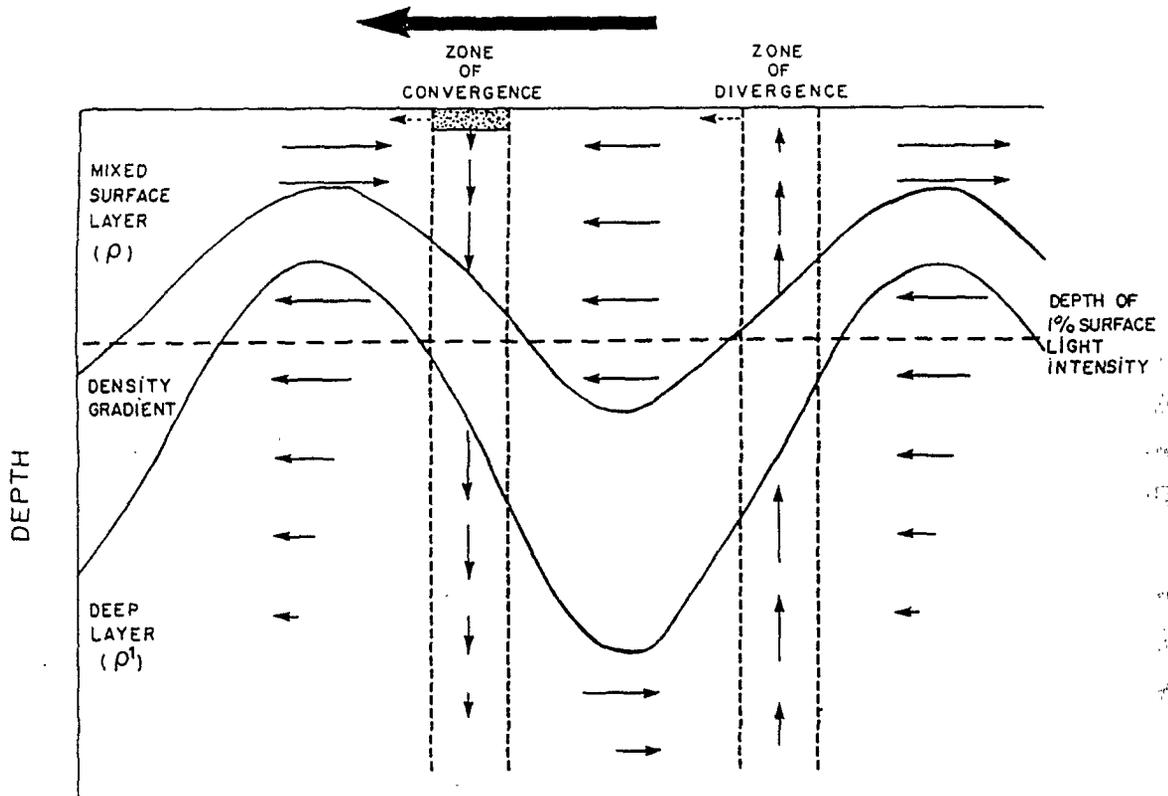


Fig. 5.79 : Mouvement théorique associé à la propagation d'une onde interne entre des masses d'eau de densités différentes. La grosse flèche indique la direction de propagation de l'onde interne, tandis que les petites indiquent la direction et la vitesse relative des courants associés (extrait de Demers et al. 1986).

La mise en place et la propagation de ce type d'onde répond au terme semi-mensuel de la marée avec les plus fortes amplitudes en vives-eaux (Demers et al. 1986). Lors de ce suivi, la transition depuis le régime marégraphique oscillant du début de la série vers une situation moins contrastée verticalement en fin de série, peut correspondre, sous l'effet de l'entrée dans un régime de vives-eaux, à la mise en place à Saint-Louis d'un tel phénomène.

Les diverses séries hydrologiques et courantologiques enregistrées créditent cette hypothèse, tout en nécessitant un réexamen portant sur les séries brutes (avec saisie toutes les dix minutes) pour cerner au mieux les caractéristiques des processus qui se développent à très court terme. La compréhension de la logique de circulation et de mélange ne peut en effet se faire qu'au travers de l'étude fine et à court pas de temps des courants de marée. En deça de l'apparente homogénéité des vitesses longitudinale aux trois profondeurs, les légers déphasages ou changements de pente de l'une ou l'autre des séries de vitesse peuvent être attribués aux courants résiduels qui accompagnent la propagation d'une onde interne, superposée à la marée, et qui en modifient la circulation nette. Un schéma complexe, et très imparfaitement décrit ici, permet ainsi de relier les diverses altérations du cycle de la salinité aux subtiles variations de la dynamique courantologique aux différentes profondeurs.

Dans l'hypothèse d'une onde progressive orientée vers l'amont et qui apporterait à la station de mesure et dans la demi-tranche d'eau superficielle, des eaux estuariennes de l'aval *plus rapidement* que la marée ne suscite les oscillations générales de la colonne d'eau, la faiblesse relative des courants de jusant (par rapport au flot) se trouverait justifiée du fait de la persistance de cette propagation alors à contre-courant. Une observation minutieuse révèle que la totalité des fluctuations du gradient de densité trouve un écho dans la variabilité courantologique. En particulier, l'érosion des pics de salinité, voire leur total lissage durant quelques cycles de la seconde période, est synchrone au tassement de la vitesse du flot en profondeur, après son maximum précoce. Le processus invoqué peut correspondre au maintien à la station de mesure d'une zone de creux d'une telle onde interne, qui provoquerait, non pas un retrait longitudinal des diverses masses d'eau, mais un élargissement vertical du gradient de densité *sans véritable transport de sel*. De fait, les salinités *mesurées* en profondeur étaient systématiquement plus élevées que les valeurs enregistrées, et les températures mesurées systématiquement plus faibles que les valeurs enregistrées, mais peu différentes des valeurs mesurées au début du suivi alors que la circulation paraissait moins altérée. L'aplatissement de la vitesse (notamment maximale) du flot en profondeur correspondrait alors à l'établissement d'un contre-courant en profondeur (fig. 5.79).

A la lueur de nos observations, il paraît clair que l'altération du régime marégraphique est réelle, vraisemblablement guidée par les altérations courantologiques. Les processus toutefois sont complexes, non linéaires, du fait de la superposition probable de deux systèmes oscillants, agissant à très court terme, et cependant de fort impact, comme en témoigne par exemple l'advection en sub-surface à Saint-Louis d'eau estuarienne salée plus rapidement que ne le ferait l'onde de marée seule. D'intenses mobilisations verticales de l'ensemble de la colonne d'eau sont en outre perçues, notamment au jusant, impliquant alors de véritables transports advectifs verticaux.

L'hypothèse de l'onde interne permet d'apporter des éléments spéculatifs pertinents pour la justification des phénomènes hydrodynamiques observés. L'identification précise des processus requiert cependant une analyse détaillée des séries enregistrées qui seule permettra d'infirmer ou de confirmer la réalité des processus évoqués, processus que nous n'avons pas su formaliser ici. L'association des altérations hydrologiques et courantologiques est manifeste, récurrente, durable, mais sans qu'une redondance véritable d'un cycle de marée sur l'autre soit aisément discernable. Les diverses séries enregistrées rendent compte de la succession de deux séquences, distinguées par l'extension temporelle et spatiale des perturbations qui se superposent au régime marégraphique. Cette distinction, heuristique, nous paraît toutefois artificielle ; l'évolution des caractéristiques hydrodynamiques nous paraît plutôt rendre compte d'une situation unique, l'ensemble des processus étant présents pendant toute la durée du suivi, mais avec une extension temporelle évolutive que seule une formalisation physique permettra de justifier. D'autres hypothèses sont en effet à retenir qui pourraient rendre compte des phénomènes observés. En particulier, les interactions des oscillations marégraphiques et des turbulences créées par les structures immergées comme les piles de pont, en provoquant de forts mélanges verticaux à différentes échelles temporelles et en divers localisations de l'espace estuarien, peuvent contribuer significativement au schéma général de circulation des masses d'eau et à la détermination de leur statut hydrodynamique (New et Dyer 1988). La rupture bathymétrique brutale localisée au niveau du pont Faidherbe à Saint-Louis peut en outre être à la source de modifications hydrodynamiques complexes susceptibles de justifier les phénomènes observés (Dunstan, comm. pers.).

L'identification précise des processus hydrodynamiques à partir d'observations temporelles réalisées en un point fixe est toutefois délicate, du fait des interactions de la variabilité liée aux oscillations verticales des divers systèmes périodiques en présence et de la variabilité imposée par leurs propagations horizontales.

Nous conserverons toutefois cette trame (conceptuelle) de la succession de deux séquences hydrodynamiques, leur transition permettant d'étudier, à partir d'observations ponctuelles et répétées dans le temps,

- durant la première période, les tendances évolutives qui se développent de part et d'autre de Saint-Louis, avec la succession des masses d'eau estuariennes et des masses d'eau de type plutôt "continentales relictuelles",

- et, pendant la seconde, les processus qui se développent en aval puisque l'influence des eaux de l'amont paraît réduite sous l'effet de l'investissement massif de la colonne d'eau par des eaux estuariennes. Les masses d'eau "continentales relictuelles" demeureraient alors confinées à l'amont de la station de mesure ou s'évacuaient vers l'aval sans passer par le chenal (qui seul fut échantillonné lors de ce suivi).

II.3.2. Observations "hydroclimatiques"

Des échantillons ont été collectés aux différentes profondeurs d'enregistrements des chroniques hydrologiques et courantologiques dans le but de la caractérisation physico-chimique et biologique de la colonne d'eau. Les collectes ont eut lieu simultanément à l'établissement des profils de température, et les heures de collecte sont repérables sur le profil temporel des isothermes (fig. 5.78).

II.3.2.a : SELS NUTRITIFS

Aucune des analyses effectuées n'a mis en évidence de concentration significative en nitrates ou en phosphore réactif dissous, les résultats obtenus demeurant invariablement inférieurs au seuil analytique (soit $0,2 \mu\text{mole.l}^{-1}$ de P- PO_4 , et $0,1 \mu\text{mole.l}^{-1}$ de N- NO_3).

Silicates

L'évolution temporelle des teneurs en silicates aux différentes profondeurs se conforme à un schéma général directement déduit des observations hydrodynamiques présentées précédemment. Le nombre d'échantillons recueillis (17 à 19) est certes insuffisant pour asseoir avec certitude les processus envisagés ; la redondance des informations d'un cycle de marée sur l'autre permet toutefois de présenter un scénario vraisemblable.

Sur une aussi brève période, a fortiori du fait de l'intense mobilisation des masses d'eau, les processus de consommation par les algues ne seront pas significatifs (Schelske 1985). Les variations des teneurs en silicates sont à relier essentiellement à la physico-chimie des diverses masses d'eau, à l'interface desquelles, notamment, des processus complexes de coprécipitation et de formation de sels sont susceptibles de se développer (Bien et al. 1958). Evolution "endogène", qui se superpose au simple transfert conservatif de cet élément d'une masse d'eau vers l'autre, ce dernier aspect servant de trame à l'interprétation des observations effectuées.

L'évolution temporelle des teneurs en silicates est marquée par une faible tendance à l'accroissement (fig. 5.80) qu'il convient de rapporter à la progressive salinisation des eaux sur la même période. Le tau de Kendall, calculé pour chacune des séries de salinité et de concentrations en silicates, met en relief l'accroissement significatif de la *salinité* dans la

demi-tranche d'eau *supérieure*, et l'accroissement significatif de la concentration en *silicates* dans la demi-tranche d'eau *inférieure* (tab. 5.9).

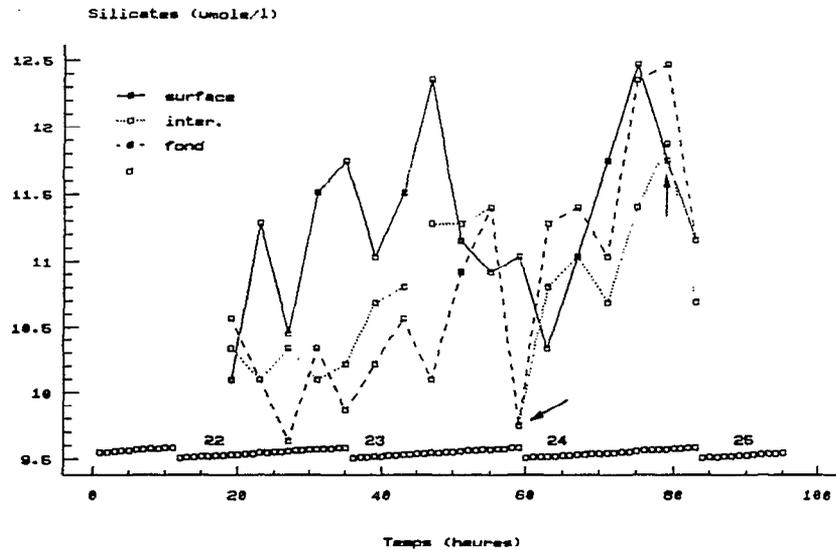


Fig. 5.80 : Evolution temporelle de la teneur en silicates aux trois profondeurs.

		surface	inter.	fond
salinité	τ_k	0,630	0,589	-0,05
	p	<0,001	<0,001	0,44*
Silicates	τ_k	0,249	0,430	0,445
	p	0,15*	<0,05	<0,05

Tab. 5.9 : Coefficients de corrélation de rang (Tau de Kendall) calculés pour les séries de salinité (n=95) et des teneurs en silicates (n=18) aux différentes profondeurs. Les tendances non significatives ($p=0,05$) sont indiquées par un astérisque.

Ceci suggère le transfert d'un stock de silice réactive dissoute depuis des eaux superficielles dessalées vers les horizons profonds et de salinité plus élevée, bien qu'il n'existe aucune relation significative liant la concentration en silicates à la salinité (non figurée). Les gammes de variation à chaque profondeur sont faibles (2,39, 2,13 et 2,85 $\mu\text{mole.l}^{-1}$ de Si-Si(OH)₄ en surface, à mi-profondeur et au fond respectivement), et les moyennes des distributions à chaque profondeur ne sont pas significativement différentes (tab. 5.10).

	surface/inter.	surface/fond	inter./fond
Δ moyenne	0,35	0,32	-0,03
t	1,545	1,178	-0,120
p	>0,13	>0,24	>0,90

Tab. 5.10 : Comparaison des teneurs moyennes en silicates aux diverses profondeurs.

La comparaison des teneurs en silicates aux différentes profondeurs (fig. 5.80) autorise cependant la distinction de deux séquences lors de ce suivi, la transition s'opérant dans la nuit du 23 au 24 mai :

- *première période* : il apparaît une nette variation inverse des teneurs en silicates en surface et en profondeur, les concentrations relevées à mi-profondeur ayant un statut intermédiaire. La superposition de l'évolution des concentrations en surface au marégramme révèle de plus leur synchronisme (fig. 5.81).

Les valeurs maximales en surface proviennent des échantillons collectés lors des périodes de hautes-eaux tandis que, sur cette première période, la concentration diminue lors de chaque phase de jusant. Cette covariation suggère l'importation d'un stock de silicates lors de chaque flot à la surface de la station de mesures, soit lors de l'advection sous l'effet des oscillations de la marée d'une masse d'eau estuarienne salée par rapport aux eaux superficielles de l'amont de Saint-Louis (lentille continentale "relictuelle", voir fig. 5.64).

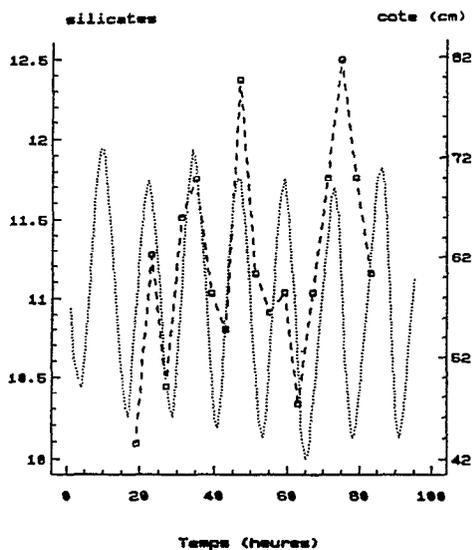


Fig. 5.81 : Evolution temporelle de la concentration en silicates des eaux de surface et du marégramme à Saint-Louis.

Ce comportement est atypique en regard de la quasi-totalité des observations relatives aux fluctuations des teneurs en silicates réalisées lors de cette étude. A large échelle temporelle (saisonnière) ou spatiale (tout l'estuaire), nous avons en effet noté - fort classiquement - une diminution des teneurs en silicates depuis les eaux à affinité continentale vers les eaux à affinité thalassiques. En une occasion, toutefois, lors de la campagne d'échantillonnage spatial réalisée en mai 1989 (parag. II.4.2, Chap. IV), nous avons argumenté une accumulation des silicates sous l'effet de l'évaporation dans une lentille d'eau estuarienne sursalée confinée en surface entre Gandiole et Saint-Louis. Bien que les gammes de salinités diffèrent, une telle accumulation semble s'observer de nouveau ici.

- *deuxième période* : la tendance à l'évolution périodique, sous contrôle marégraphique, des teneurs en silicates en surface n'apparaît plus à partir du 24 mai. On observe notamment une teneur "anormalement" faible le 23 à minuit lors de l'étale de marée haute, et une teneur "anormalement" élevée le 24 à 20 h. lors des plus basses eaux. Parallèlement, on note que les teneurs relevées en profondeur, qui jusqu'alors étaient inférieures aux concentrations de surface, tendent alors à être plus élevées sinon égales aux teneurs mesurées dans les eaux superficielles. En outre, les évolutions des teneurs à mi-profondeur et au fond sont remarquablement parallèles, tandis qu'elles étaient fréquemment découplées lors de la première période.

Cette seconde séquence fut mise en évidence lors de la description de l'environnement hydrologique, en raison notamment de la mise en place durable d'un gradient vertical de densité instable. La densité plus élevée des eaux de la demi-tranche d'eau supérieure par rapport aux eaux sous-jacentes rendait compte de l'altération du régime marégraphique prévalant au début du suivi (voir fig. 5.77), vraisemblablement sous l'effet de l'entrée dans une période de marées de vives-eaux. Les oscillations de la marée n'induisaient plus la succession périodique de masses d'eau différentes en surface à la station de mesures, conséquence analogue à celle d'une progression globale des eaux estuariennes vers l'amont. L'influence des eaux profondes (froides et salées) est alors sensiblement réduite, et la colonne d'eau paraît durablement investie par les eaux estuariennes superficielles de densité élevée. Comme lors de la séquence précédente, le stock de silicate est tributaire (verticalement) des eaux les moins salées, mais qui se trouvent désormais en profondeur

Sur la base de ces observations (comportement conservatif, eaux estuariennes "superficielles" de l'aval de Saint-Louis comme source unique), et en référence aux contraintes hydrodynamiques évoquées (deux séquences successives), l'évolution temporelle de la concentration aux différentes profondeurs trouve un écho dans la chronique hydrodynamique simultanément établie à l'aide des observations des enregistrements des courantomètres Anderaa. La justification "déterministe" des concentrations mesurées simultanément aux trois profondeurs fait intervenir le transport advectif horizontal et les altérations de la répartition verticale le long de la colonne d'eau des diverses masses d'eau en présence tels que les enregistrements hydrologiques les ont suggérés.

Ainsi, lors de la *première séquence* :

- l'advection par le flot des eaux estuariennes superficielles riches en silicates induit les accroissements observés en surface de 8h à 12h le 22, à 20h le 22 et de 8h à 12h le 23,
- tandis que l'érosion du pic de salinité en profondeur, qui trahit un tassement de l'extension verticale des eaux estuariennes salées et profondes simultanément à une

augmentation du volume occupé par les eaux superficielles, justifie les "pics" observés en profondeur simultanément le 22 à 8h et 20h, et le 23 à 8h. Il n'y a pas de transport vertical, simplement une modification de l'extension verticale des masses d'eau.

- Le retrait de ces eaux estuariennes salées lors des phases de jusant justifie les décroissances observées en surface à 16h le 22, et à 4h et 16 h le 23,

- tandis que l'homogénéisation verticale qui se produit simultanément justifie l'équivalence des concentrations en surface et à mi-profondeur le 22 et le 23 à 16h.

- La stratification des masses d'eau, qu'elle soit nocturne ou diurne, justifie le net découplage entre les fortes valeurs observées en surface et les faibles teneurs mesurées en profondeur le 22 à minuit, et le 23 à midi, alors que le niveau de l'eau est proche de son maximum et que les courants de flot sont encore sensibles sur toute la colonne d'eau.

Lors de la *seconde séquence*, le retour à une situation de gradient stable lié à l'advection en profondeur des eaux estuariennes froides et salées, se traduit par une restitution d'un schéma comparable à celui de la première séquence le 24 à minuit et le 25 à midi. Les écarts verticaux sont en outre sensiblement réduits par rapport à la séquence précédente, du fait du maintien durable des eaux riches en silicates à la station de mesures (pas de diminution de salinité en surface), ce qui justifie l'augmentation globale de la teneur moyenne de la colonne d'eau.

Le décryptage de l'évolution des teneurs en silicates, temporellement de quatre en quatre heures et spatialement sur une verticale, est rendu possible du fait d'une bonne adéquation au scénario hydrodynamique évolutif révélé par les enregistrements hydrologiques. Cette adéquation valide par là même ce scénario, et met en exergue le rôle essentiel du contrôle hydrodynamique à court pas de temps sur les substances dissoutes conservatives.

Nous verrons qu'il en va de même pour les matières particulaires, qu'elles soient inertes ou animées.

II.3.2.b : DISQUE DE SECCHI ET MES

La profondeur de disparition du disque de Secchi a été estimée lors des prélèvements diurnes tandis que la charge particulaire (MES) fut mesurée par pesée pour chaque échantillon. Comme pour les silicates, l'évolution temporelle de la charge particulaire (fig. 5.82) révèle d'amples fluctuations et une évolution des liens existant entre les patrons de variation aux différentes profondeurs.

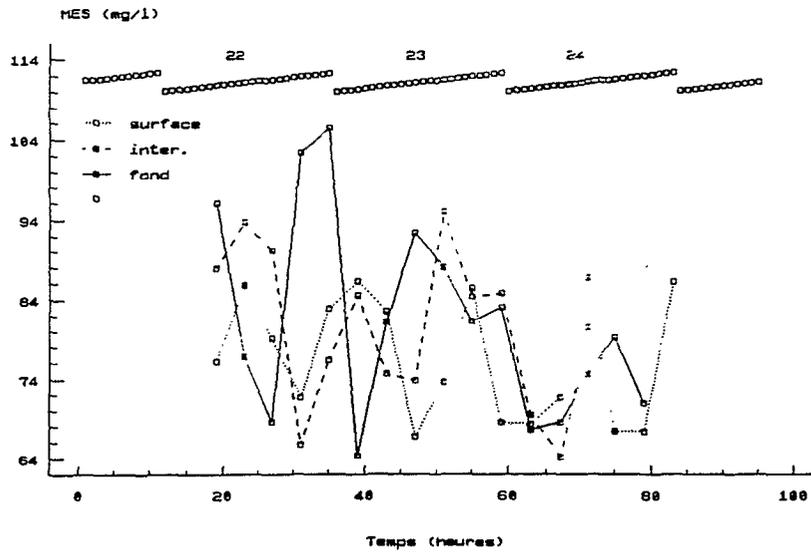


Fig. 5.82 : Evolution temporelle de la charge particulaire aux différentes profondeurs.

Le coefficient de corrélation de rang de Kendall a été calculé qui formalise une diminution significative ($p=0,05$) de la teneur en MES aux différentes profondeurs (tab. 5.10), diminution sensiblement plus prononcée en profondeur qu'en surface sous l'effet du changement de régime au cours du suivi.

	surface	inter.	fond
T_k	-0,170	-0,341	-0,267
$p(\%)$	0,34	0,09	0,14

Tab. 5.11: Coefficients de corrélation de rang (Tau de Kendall) calculés pour les séries des teneurs en MES ($n=18$) aux diverses profondeurs.

L'amplitude de variation à chacune des profondeurs s'amenuise sensiblement au cours du temps, sans que toutefois les valeurs moyennes ne soient affectées ; ces moyennes n'étant d'ailleurs pas significativement différentes ($p=0,05$) deux à deux ($t=-1,215$, $-1,573$ et $-0,264$ pour les comparaisons surface-fond, surface-intermédiaire et intermédiaire-fond, respectivement).

Comme pour les silicates, la distinction de deux séquences temporelles est nette, illustrée ici par l'évolution de la charge particulaire en profondeur, d'une part, et, d'autre part, par la covariation des teneurs relevées à mi-profondeur avec celles de surface d'abord, de fond ensuite ; la transition s'opérant dans la nuit du 23 au 24 mai.

La superposition des teneurs particulaires récoltées en profondeur et du marégramme (fig. 5.83) suggère une évolution périodique en début de série avec une augmentation de la concentration et des teneurs élevées lors des phases de flot, tandis qu'aux basses eaux les teneurs sont minimales. Parallèlement, les teneurs à mi-profondeur et dans le haut de la colonne d'eau suivent un rythme inverse qui se justifie, comme pour les silicates, par le relatif découplage de la dynamique des diverses masses d'eau.

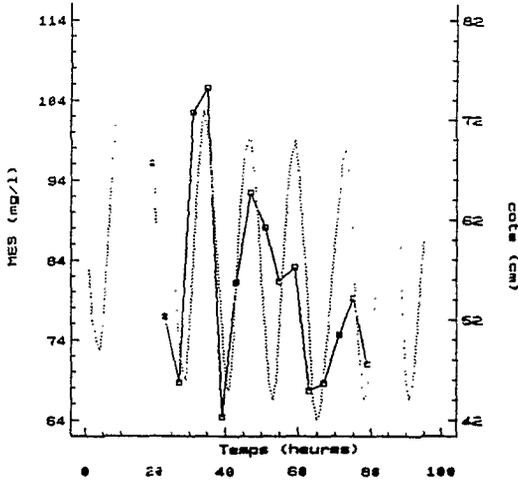


Fig. 5.83 : Evolution temporelle de la charge particulaire en profondeur et du marégramme à Saint-Louis (pointillés).

Durant cette première séquence, les charges particulaires de la demi-tranche supérieure de la colonne d'eau sont intimement couplées, et leur amplitude de variation est faible comparativement à celle des concentrations relevées aux fond. De fait, la profondeur de disparition du disque de Secchi est alors peu évolutive et relativement faible, et la zone euphotique, dont l'épaisseur a été calculée à partir de la relation empirique établie lors du pré-échantillonnage saisonnier (voir parag. III.2.3.1, chap III), concerne au plus les quatre premiers mètres (tab. 5.12).

jour	22			23			24			25
heure	8	12	16	8	12	16	8	12	16	8
dS (cm)	130	130	137	140	127	120	97	100	110	130
Z _{eu} (m)	3,9	3,9	4,1	4,2	3,8	3,6	2,9	3,0	3,3	3,9

Tab. 5.12 : Profondeur de disparition du disque de Secchi (dS) et épaisseur de la zone euphotique (Z_{eu}).

Lors de cette première séquence, la périodicité de l'évolution de la charge particulaire, et notamment sa nette diminution lors des périodes de jusant alors que l'extension verticale de la masse d'eau profonde paraît très fortement limitée, suggère un réel transport advectif plus qu'une remise en suspension locale des vases profondes.

Lors de la seconde période, la variabilité en profondeur est singulièrement lissée et l'on constate un intime couplage entre les teneurs au fond et à mi-profondeur. Les gradients verticaux sont cependant faibles, qui créditent les observations hydrologiques stipulant la présence dominante et durable d'une masse d'eau (estuarienne) "superficielle" sur la majeure partie de la colonne d'eau, tandis que l'influence des eaux estuariennes profondes est réduite. Cette influence réduite, avec un transport advectif limité, justifie la tendance sensible à la diminution de la concentration en MES en profondeur à l'échelle du suivi.

Les teneurs maximales sont désormais relevées dans les eaux de surface, dont la concentration semble désormais sous contrôle marégraphique, avec une nette et régulière augmentation lors du flot, et des valeurs minimales stables aux basses-eaux. Une inversion du même type avait été notée pour les silicates avec la "source" située en surface lors de la première séquence, puis en profondeur lors de la seconde. Dans les deux cas, cette inversion est concomitante à l'établissement durable d'un gradient de salinité - de densité - inversé.

La profondeur de disparition du disque de Secchi est très légèrement plus faible que lors de la séquence précédente (tab. 5.12), et la zone euphotique paraît limitée aux trois premiers mètres. Il est à noter que la profondeur de disparition du disque de Secchi diminue (par rapport à la séquence précédente) sans que ne soit observée simultanément de variation réellement importante de la charge particulaire en sub-surface ; élément supplémentaire qui confirme la spécificité des eaux alors présentes de manière durable à Saint-Louis.

II.3.2.c : BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

L'évolution temporelle de la biomasse chlorophyllienne aux trois profondeurs fait apparaître plusieurs caractères essentiels de la dynamique phytoplanctonique prévalante durant ce suivi. Les fluctuations observées en un point fixe apparaissent principalement déterminées par l'évolution cyclique des caractéristiques physiologiques (endogènes) des algues échantillonnées et par les importations récurrentes à la station de mesure de populations identiques ayant développé des particularités sensiblement différentes. Aussi, l'interprétation de la variabilité observée est-elle intimement liée à l'observation de l'évolution simultanée des caractéristiques hydrodynamiques de la colonne d'eau.

Les teneurs en chlorophylle ont été représentées en regard de l'évolution de la température enregistrée au bas de la colonne d'eau (fig. 5.84), température dont les variations répondent à une stimulation circadienne modulée par le rythme des marées.

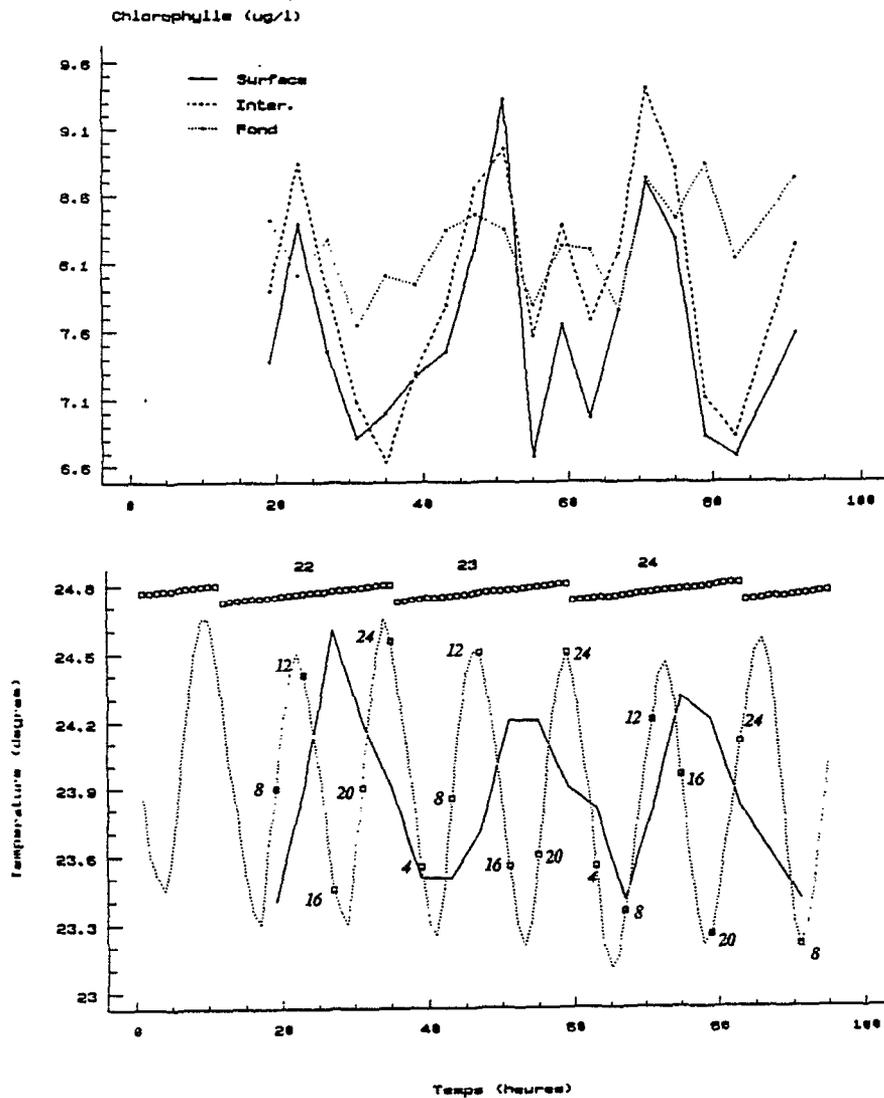


Fig. 5.84 : Evolution temporelle des concentrations en chlorophylle échantillonnées à diverses profondeurs en regard de la série des températures enregistrées au bas de la colonne d'eau. Les heures de prélèvements figurent sur le marégramme (pointillés).

CHRONIQUE...

L'observation conjointe des diverses séries suggère la distinction de plusieurs séquences successives, durant lesquelles les biomasses récoltées à mi-profondeur covariant alternativement avec celles récoltées en sub-surface ou en profondeur.

Première séquence

Les teneurs de la tranche d'eau supérieure covariant intimement jusqu'à la reprise des courants de flot en fin d'après-midi le 23 mai, flot tracé par le décrochement de température consécutif à l'advection des eaux profondes et froides.

Durant cette première séquence, l'influence hydrodynamique n'apparaît pas nettement, et la principale stimulation qui anime les fluctuations de la biomasse phytoplanctonique en sub-surface et à mi-profondeur est d'ordre nycthémeraie : les teneurs les plus élevées sont relevées entre 12 et 16 heures, et les plus faibles entre 20 heures et minuit. L'influence advective, si elle existe, est lissée par les fluctuations nycthémeraies puisqu'il n'apparaît pas de variations notoires de la biomasse lors des cycles de marée nocturnes.

En profondeur, les biomasses sont peu évolutives et ne font pas ressortir de logique significative : la biomasse au bas de la colonne d'eau demeure sensiblement plus élevée que dans les horizons qui lui sont superposés, hormis au moment des maximums diurnes.

Pendant cette première séquence, aucun élément significatif ne permet de corroborer les diverses hypothèses pouvant être émises pour justifier des micro-variations observées, notamment en profondeur. En particulier, le pas de temps adopté pour le rythme des collectes (4 heures) ne permet pas d'évaluer avec pertinence l'influence de l'altération progressive du régime hydrologique.

Les effets de l'advection en sub-surface d'eaux estuariennes salées, superposée au cycle des marées, et de l'évolution temporelle du gradient vertical de salinité paraissent masqués par la dynamique circadienne. On notera toutefois la nette augmentation de la biomasse en surface et à mi-profondeur le 23 de 12 à 16 heures, comparativement à la diminution "précoce" et sensible observée le 22 aux mêmes heures. A ce moment là (le 23), le marégramme rend compte d'une phase de jusant et l'on observe, outre un lissage global de l'influence du cycle de marée sur l'évolution de la salinité aux diverses profondeurs, une sensible et atypique *augmentation* de la salinité (et de la densité, fig. 5.77) en sub-surface et à mi-profondeur. Cette salinisation, sous le contrôle (advectif) de la propagation "à contre-courant" d'eaux estuariennes de l'aval, semble s'accompagner de l'importation d'une biomasse sensiblement plus élevée que celle "normalement" présente à Saint-Louis. Un phénomène identique s'était développé la nuit précédente entre minuit et 4 heures mais sans effet réellement perceptible sur la biomasse phytoplanctonique, alors que la salinisation des eaux de surface était du même ordre de grandeur. Tout au plus peut-on, a posteriori, s'interroger sur la légère et, semble-t-il précoce, élévation de la biomasse de sub-surface observée durant ce laps de temps.

Deuxième séquence

Cette logique apparemment triviale est profondément perturbée dès la reprise des courants de flot le 23 à 20 heures. On observe alors une très nette diminution de la biomasse aux trois profondeurs, particulièrement, en sub-surface et à mi-profondeur,

simultanément à l'advection des eaux estuariennes profondes et froides (tracée par le décrochement de température, fig. 5.84). Le flot affecte identiquement les horizons intermédiaires et profonds, alors de même salinité, et les gradients verticaux sont très fortement atténués, avec une réelle limitation de l'influence des eaux profondes en regard des premiers cycles du suivi (fig. 5.77). De fait, nous avons observé, au travers des descripteurs hydrologiques *mesurés* au bas de la colonne d'eau, que les caractéristiques des eaux profondes évoluent peu au cours du suivi, tandis que leur extension verticale est fortement évolutive.

La biomasse récoltée à mi-profondeur, qui jusqu'alors était intimement liée à la biomasse de sub-surface, va demeurer comparable à la biomasse récoltée au bas de la colonne d'eau durant un cycle de marée complet, i.e. jusqu'à la reprise des courants de flot diurne le 24 à 8 heures. Puis, durant toute la journée du 24 et jusqu'à la reprise des courants de flot nocturnes (vers 20 heures), les biomasses échantillonnées aux trois profondeurs vont demeurer peu différentes et animées par un schéma de variation nyctéméral qui semblent concerner désormais également le bas de la colonne d'eau.

On observe en outre le 23 à minuit une nette augmentation perceptible aux trois profondeurs et qui correspond (comme le 23 à 4 et 16 heures) à la mise en place et au maintien d'un gradient inverse le long de la colonne d'eau (fig. 5.77). Les vitesses longitudinales et le marégramme indiquent alors une phase de fin de flot aux trois profondeurs bien que l'on observe une légère déplétion de la salinité intermédiaire (la plus élevée de la colonne d'eau), une stagnation en surface et une sensible augmentation en profondeur après plusieurs heures de diminution. L'advection en sub-surface d'eaux estuariennes salées depuis l'aval peut seule créditer cette observation, avec le transport simultané d'une biomasse phytoplanktonique relativement élevée.

Durant toute cette séquence, la biomasse récoltée à mi-profondeur s'est maintenue sensiblement plus élevée qu'aux autres profondeurs. Hormis durant une très brève période durant laquelle un gradient de densité "normal" s'est momentanément rétabli (au maximum de salinité en profondeur, fig. 5.77), un gradient *atypique* s'est maintenu durablement, entretenu par l'advection soutenue dans la demi-tranche supérieure de la colonne d'eau d'une masse d'eau estuarienne salée et de biomasse relativement élevée. Le lissage relatif du gradient vertical de densité et la sensibilité des biomasses récoltées en profondeur au rythme nyctéméral suggèrent en outre que cette masse d'eau, importée indépendamment de la logique marégraphique (onde interne?), investit la majeure partie de la colonne d'eau. Cette situation s'est maintenue jusqu'à la reprise des courants de flot nocturnes le 24 à 20 heures où l'on constate alors un retour vers une situation comparable à celles observées lors de la première séquence, bien que l'évolution des densités (et des salinités) aux trois profondeurs rende compte d'une "nouvelle" poussée advective superposée à la marée (fig. 5.77). Comme lors des autres cycles nocturnes, l'effet de l'advection est masqué par la

déplétion nocturne associée au rythme nyctéméral qui paraît donc affecter également le phytoplancton véhiculé par ces masses d'eau estuariennes.

Il est à noter que la biomasse observée en profondeur le 24 à 20 heures est sensiblement plus élevée que les biomasses observées à la reprise des courants de flot nocturnes les 22 et 24, et du même ordre de grandeur que les teneurs rencontrées lors de la reprise des courants de flot diurnes comme le 22 à 8 heures, ou lors des maximums les 22 et 23 à 12 heures. Alors que la poussée de salinité observée à cet instant n'est pas encore altérée par l'intense érosion systématiquement observée au maximum du flot, cette relative élévation de la biomasse en profondeur suggère un réel accroissement de la teneur en chlorophylle des eaux estuariennes profondes. Indépendamment des processus complexes qui se développent dans l'estuaire, cette forte teneur peut être reliée à une poussée concomitante de l'upwelling côtier dont l'effet, comme lors de la campagne de janvier, serait ici perceptible dans l'estuaire.

En janvier, les pulsations de l'upwelling étaient perçues dans l'estuaire au travers de l'augmentation des teneurs en nitrates au bas de la colonne d'eau, simultanément à la déplétion de la température de surface en mer, tandis qu'en mai, aucune des concentrations en sels azotés ne fut supérieure au seuil de détection de notre routine analytique. Les prélèvements effectués à l'occasion de l'échantillonnage hebdomadaire ont toutefois révélé une augmentation sensible des teneurs en nitrates à Gandiole le 28 mai (à l'étale de marée haute), avec des concentrations de 1,85 et 0,2 $\mu\text{mole N-NO}_3\text{-l}^{-1}$ au bas de la colonne d'eau et à mi-profondeur respectivement. Aucun des dosages effectués à l'occasion des collectes hebdomadaires ne fut significatif les 21 mai et le 4 juin, à Saint-Louis comme à Gandiole, indépendamment de la position dans le cycle de marée, et cette augmentation (en profondeur à Gandiole) semble pouvoir être reliée à une pulsation de la résurgence.

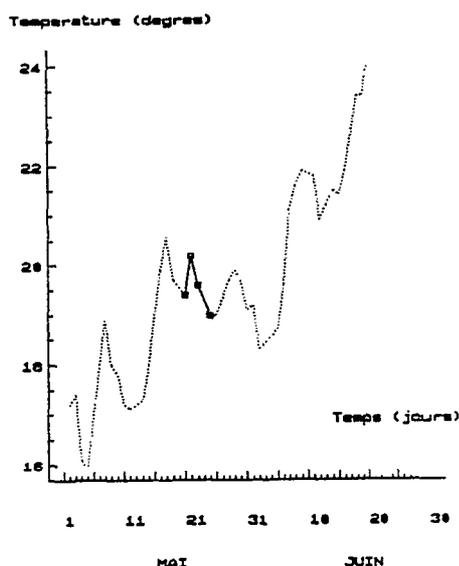


Fig. 5.85 : Evolution de la température de surface en mer à Saint-Louis au cours des mois de mai et juin 1990 ; (la période du suivi à court terme est figurée en trait plein).

De fait, l'évolution de la température de surface en mer illustre l'alternance de périodes de relaxation et d'intensification de l'upwelling côtier au cours des mois de mai et juin 1990 (fig. 5.85).

La période du suivi, indiquée en trait plein sur la figure, est caractérisée par une légère, mais durable, diminution de la température (de l'ordre de 1°C entre le 22 et le 26 mai) qui traduit le maintien d'une activité sensible de la résurgence.

La pulsation, de modeste amplitude en regard de celles observées à la mi-mai et début juin, est à même de justifier l'accroissement sensible de la biomasse chlorophyllienne récoltée en profondeur à Saint-Louis lors des derniers prélèvements de ce suivi, du simple fait de l'apport en sels nutritifs exogènes. Conjointement à cet enrichissement, les échantillonnages hebdomadaires ont par ailleurs révélé un net accroissement de la concentration en chlorophylle en profondeur à Gandiole, avec, le 21 mai (au début du flot), une teneur voisine de 13,0 $\mu\text{g.l}^{-1}$ et le 28 mai (à l'étale de marée haute), une concentration de l'ordre de 17,8 $\mu\text{g.l}^{-1}$.

... ET DISCUSSION.

A l'échelle du suivi à court terme considéré ici, les variations infra-journalières de la teneur en chlorophylle demeurent singulièrement plus élevées que les tendances évolutives à moyen terme. Ces variations sont en outre d'autant plus importantes que la profondeur de collecte des échantillons est faible. La "stationnarité" des séries de chlorophylle aux différentes profondeurs est illustrée sur la figure 5.86 où sont reportées sur un cycle nycthéral l'ensemble des valeurs de la biomasse récoltées durant ce suivi.

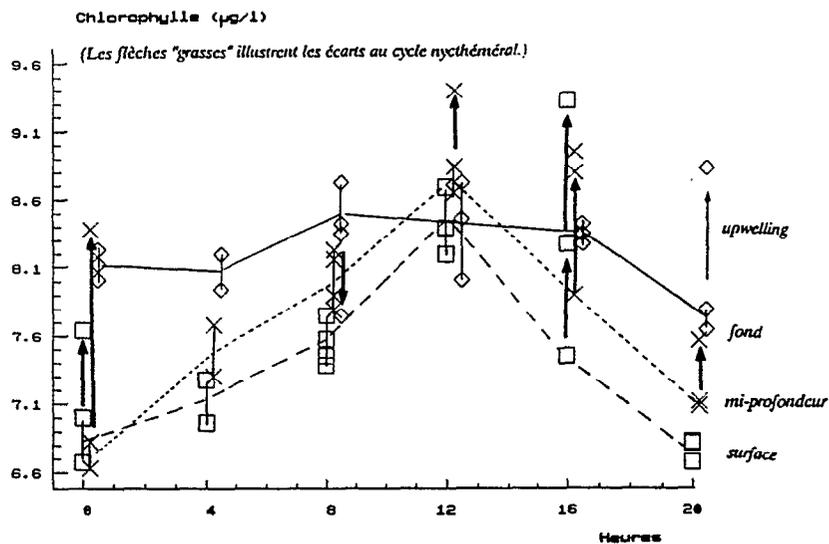


Fig. 5.86 : Représentation synthétique sur un cycle nycthéral de l'ensemble des biomasses chlorophylliennes récoltées aux diverses profondeurs lors du suivi à court terme Anderaa2.

(\square , surface ; \times : mi-profondeur ; \diamond : fond).

La redondance de l'évolution circadienne est clairement mise en évidence : le cycle nycthéral paraît très atténué au bas de la colonne d'eau, avec toutefois des concentrations élevées, tandis que les teneurs récoltées en sub-surface et à mi-profondeur covarient nettement. D'un jour à l'autre, les biomasses sont remarquablement homogènes, avec cependant des altérations de la régularité circadienne observées à minuit et seize heures pour les échantillons de surface et de mi-profondeur, et à huit et vingt heures pour les échantillons récoltés au bas de la colonne d'eau.

On observe en particulier des concentrations sensiblement plus élevées que celles que l'on devrait "normalement" observer sous la seule influence du rythme circadien. Ces teneurs élevées sont en outre régulièrement supérieures à celles recensées simultanément en profondeur, créditant ainsi l'hypothèse d'une advection superposée à la marée lors des phases de jusant (voir fig. 5.84 pour le positionnement horaire des prélèvements sur le marégramme).

Les teneurs aux trois profondeurs sont en outre remarquablement homogènes chaque jour aux différentes profondeurs à huit heures, i.e. juste après ou peu après la reprise des courants de flot diurnes. Il apparaît cependant une valeur légèrement faible provenant d'un échantillon récolté en profondeur, et qui s'apparente aux valeurs simultanément observées dans la demi-tranche d'eau supérieure. La situation est identique à vingt heures, à la reprise des courants de flot nocturnes, à l'exception d'une valeur provenant du bas de la colonne d'eau, et dont l'occurrence peut être justifiée par l'advection d'un peuplement enrichi par une pulsation de l'upwelling côtier⁽¹⁾.

Il ressort ainsi globalement qu'indépendamment des altérations observées notamment en sub-surface et à mi-profondeur, la dynamique nycthérale est rémanente et reproductible. Ceci confirme d'une part le développement à *très court terme* des processus hydrodynamiques qui se superposent à la marée, et d'autre part, le découplage des biomasses chlorophylliennes récoltées au bas de la colonne d'eau qui ne paraissent nullement affectées par les fluctuations constatées dans les horizons qui lui sont superposés. Les altérations du régime hydrologique, en suscitant l'advection à la station de mesure de biomasses "anormalement" élevées lors des phases de jusant, paraissent n'avoir en outre qu'un développement temporel - et donc spatial - limité, eu égard à l'homogénéisation des biomasses observée chaque jour entre minuit et quatre heures.

On observe en effet à quatre heures une forte homogénéité des biomasses aux trois profondeurs, bien qu'un gradient inverse de salinité (de densité), traçant l'altération du régime hydrologique, ait été constaté lors de chacun des prélèvements. A seize heures, par contre, le cycle nycthéral de la biomasse est nettement altéré dans deux cas sur trois

(1) valeur indiquée par une petite flèche notée "upwelling" sur la figure 5.86.

(correspondant aux valeurs les plus fortes observées en surface et à mi-profondeur), tandis qu'un gradient inverse était également mis en évidence par les enregistrements.

Compte tenu de la très faible inégalité diurne du cycle de marée et de la reproductibilité des vitesses des courants - au moins longitudinalement, il n'est pas illégitime de considérer que ce sont les mêmes masses d'eau, et donc les mêmes populations d'algues, qui sont advectées à la station de mesure à quatre heures et à seize heures, lors de deux cycles de marée consécutifs. En ce cas, les fluctuations de biomasse observées en milieu d'après-midi, certes déterminées par la superposition d'une composante advective atypique au cycle de marée, peuvent être attribuées à des mécanismes régulateurs physiologiques strictement endogènes qui illustrent une histoire à court terme différente d'un même peuplement. En effet, si ces fortes teneurs en chlorophylle devaient être attribuées à une réelle spécificité des populations advectées lors de ces perturbations hydrologiques, les teneurs recensées à quatre heures devraient également être affectées, et donc sensiblement plus élevées que celles que nous avons observées ici.

De fait, nous avons vu précédemment que l'altération du régime hydrologique s'accompagne d'une réduction sensible de la profondeur de disparition du disque de Secchi, et simultanément, d'une nette diminution de la profondeur de la zone euphotique. Aussi, les algues récoltées à mi-profondeur (environ quatre mètres), qui se trouvaient à la limite de la zone euphotique avant que ne s'établisse un régime hydrologique perturbé, proviennent ensuite d'horizons très faiblement éclairés. Les modifications des caractéristiques pigmentaires, au travers notamment de l'accroissement de la concentration cellulaire en chlorophylle, constituent une réponse classique du phytoplancton aux éclairagements faibles (voir Harris 1986).

Un tel mécanisme régulateur semble pouvoir être évoqué ici pour justifier des élévations de biomasse constatées pour les échantillons récoltés en journée (à midi et seize heures), tandis qu'un mécanisme hydrologique singulier se superpose alors au cycle de marée. Une telle modification des caractéristiques pigmentaires, qui peut également être indicatrice d'un *statut hydrodynamique* particulier, est susceptible de se développer à court terme (inférieur au temps de génération des organismes, i.e. une journée), sans altérer la structure génotypique du peuplement advecté à la station de mesure. Les capacités régulatrices des algues sont telles, cependant, que de véritables rythmes endogènes sont susceptibles de se développer en réponse à des sollicitations récurrentes qui affecteraient, par exemple, le régime lumineux auquel sont soumis les organismes. En particulier, Demers et al. (1986) rappellent que des fluctuations des concentrations cellulaires en chlorophylle ont été illustrées en réponse aux fluctuations semi-mensuelles du régime lumineux (voir tab. 5.1), notamment du fait de la mise en place périodique de phénomènes d'ondes internes. Certes, ce rappel prend ici un caractère particulièrement spéculatif du fait de la très courte longueur de notre série d'observation ; il n'en reste pas moins qu'à diverses échelles

temporelles, des mécanismes photosynthétiques régulateurs puissants peuvent être développés par les algues, qui le plus souvent suffisent aux organismes pour adhérer aux fluctuations environnementales auxquels ils sont soumis (Bird et Platt 1992). La persistance des sollicitations, dans l'espace et/ou dans le temps peut toutefois induire progressivement une réelle sélection des organismes selon leur capacité à développer plus ou moins efficacement de tels mécanismes régulateurs, et conduire, progressivement, à la détermination de changements génotypiques, et non plus strictement phénotypiques, des peuplements concernés.

II.3.2.d : PEUPEMENT PHYTOPLANCTONIQUE...

Des échantillons ont été récoltés à chacune des profondeurs lors de chaque prélèvement pour une caractérisation taxinomique des assemblages phytoplanctoniques en présence. Durant l'intégralité du suivi, aucune variation *qualitative* significative n'a été observée : la diversité taxinomique était élevée, puisque 76 taxons ont été observés, et l'assemblage constitué d'un grand nombre de taxons en général très faiblement représentés, insuffisamment le plus souvent pour qu'une analyse taxinomique fine soit significative. Aussi, quatre grands groupes seulement ont été retenus, sur lesquels repose la discussion ci-dessous.

Remarque méthodologique

Une approche statistique simple a été conduite au travers de tests non paramétriques pouvant être utilisés sans a priori sur la nature des distributions étudiées (normalité et homoscédasticité notamment).

Le calcul du coefficient de rang de Kendall ou Tau de Kendall (τ_K) permet de mettre en évidence toute relation monotone croissante ou décroissante, linéaire ou non, entre deux variables (Scherrer 1984). En pratique, le Tau de Kendall prend en considération les différences entre le rang de la variable x, après que les différentes valeurs de l'échantillon (X) aient été classées par ordre croissant, et le rang de la variable y associée, après que les différentes valeurs de l'échantillon (Y) aient également été classées par ordre croissant. Selon Scherrer (1984), le coefficient de rang de Kendall converge "rapidement" vers une loi normale, et cette propriété est mise à profit pour bâtir un test de signification qui repose sur le calcul d'une variable associée Z_τ telle que $Z_\tau = \tau_K \times a - b$, avec a et b qui ne dépendent que de l'effectif des échantillons considérés. L'hypothèse nulle (H_0) d'absence de relation entre les deux variables est rejetée lorsque $|Z_\tau| \geq Z_{\alpha/2}$ qui égale 1,96 au seuil $\alpha = 0,05$.

En pratique, dans ce chapitre, l'ensemble des tests effectués sur le Tau de Kendall concerne des distributions de même effectif (n=18), qui correspond au nombre de

prélèvements effectués durant le suivi à une même profondeur. L'hypothèse nulle (H_0) sera donc rejetée, au seuil $\alpha=0,05$, pour $\tau_K \geq 0,344$: dans ce cas, les deux variables ne pourront être considérées indépendantes, et leurs variations liées par une relation significative.

Un second test non paramétrique a été utilisé, le test U ou *test de Wilcoxon-Mann-Whitney*, dans le but de comparer les distributions des diverses séries. Le test consiste à classer les échantillons comparés par ordre croissant sur une même échelle ordinale dans le but de déterminer si les éléments des deux groupes y occupent la même position (Scherrer 1984). Cette approche est comparable à l'application d'un test t de comparaison des moyennes, mais avec les vertus d'un outil non paramétrique.

Le test est fondé sur la variable U de Mann-Whitney qui est calculée en considérant le nombre de fois qu'un élément du deuxième groupe précède lors du classement son homologue du premier groupe, et réciproquement. Pour des échantillons d'effectifs inférieurs à 20, l'hypothèse nulle (H_0) d'égalité des deux distributions d'origine ne peut être rejetée lorsque $U_{obs} \geq U_\alpha$, avec U_{obs} qui égale la plus petite des deux valeurs calculées pour chacun des échantillons considérés. La valeur critique U_α est fournie pour les petits échantillons par Scherrer (1984, tab. XIVb), et U_α égale 109 pour $n=18$, au seuil $\alpha=0,05$.

En pratique, comme pour le Tau de Kendall, l'ensemble des tests effectués dans ce chapitre concerne des distributions de même effectif ($n=18$). Lors de chacune des comparaisons, la valeur U_{obs} retenue sera indiquée, et l'hypothèse nulle (H_0) acceptée lorsque $U_{obs} \geq 109$: dans ce cas, les deux distributions ne pourront être considérées significativement différentes.

L'utilisation conjointe de ces deux tests permettra donc de discriminer les séries à l'aide du test U, et d'approcher les covariations au travers du Tau de Kendall.

DESCRIPTION DES PEUPELEMENTS EN PRESENCE

La caractérisation taxinomique repose sur la description de quatre "taxons" principaux.

Un assemblage de diatomées pennées, très diversifié et dominé par des Nitzschia de grandes tailles (60 à 80 μm). Des algues des genres Thalassionema et Pleurosigma, également de grandes tailles, étaient présentes dans tous les échantillons ainsi que plusieurs espèces de naviculales.

Le patron d'abondance des diatomées pennées aux différentes profondeurs révèle de légères mais nettes fluctuations, sans qu'aucun déterminisme ne soit mis en évidence (fig. 5.87) . Les abondances les plus élevées ont été observées dans les échantillons récoltés à mi-profondeur, tandis que l'on observe fréquemment que les abondances en surface et au fond paraissent animées d'un même patron de variation ($\tau_K=0,49$). Les distributions d'abondance ne sont en outre pas significativement différentes ($U_{obs}=170,5, 153,0$ et $150,5$ pour les comparaisons surface-intermédiaire, surface-fond et intermédiaire-

fond respectivement), et les fluctuations d'abondances non pu être reliées à un quelconque patron de variation cohérent : il n'y a pas de redondance d'un cycle de marée sur l'autre, même en spéculant des scénarios hydrodynamiques complexes, et aucune logique claire n'a été mise en évidence.

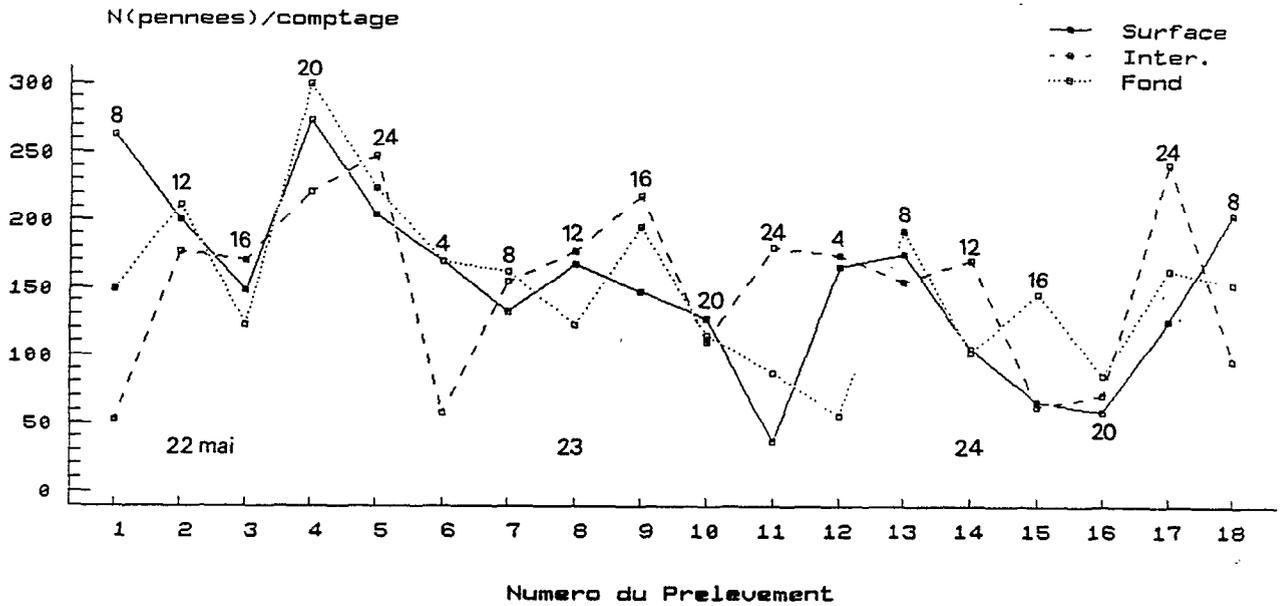


Fig. 5.87 : Fluctuations de l'abondance des diatomées pennées aux différentes profondeurs. (Les numéros des échantillons correspondent aux collectes toutes les quatre heures à partir du 22 mai à 8 heures ; l'effectif total ($N_{cellules.l^{-1}}$) est obtenu en multipliant les valeurs en ordonnées par 1335.)

Les diatomées pennées représentent en moyenne moins de 20% de l'effectif total de chaque échantillon (tab. 5.13), et, comme pour les abondances, les fréquences relatives ne sont pas statistiquement différentes ($\alpha=0,05$) d'une profondeur à l'autre. On observe au mieux que les abondances en diatomées pennées sont très comparables à 12^h, 16^h et 24^h le 22, puis à 8^h et 20^h les jours suivants, soit à la reprise des courants de flot (ou peu après). En outre, passée la 40^{ème} heure (échantillon numéro 7), l'abondance des diatomées pennées est le plus souvent plus élevée à mi-profondeur.

Pennées (%)	Surface	Inter.	Fond
moyenne	16,6	18,0	18,4
médiane	15,3	18,0	18,7
minimum	8	7,2	9,7
Maximum	28,1	39,1	28,9
σ	5,3	7,1	5,6
σ/\sqrt{n}	1,3	1,7	1,3

Tab. 5.13 : Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des diatomées pennées aux trois profondeurs.

Une association de dinoflagellés, également très diversifiée (plus d'une vingtaine de taxons recensés), sans réelle dominance d'un genre particulier. Dans chaque échantillon, des algues des genres Gyrodinium, Gymnodinium, Prorocentrum (micans et scutellum), Peridinium et/ou Protoperidinium furent observées. Sporadiquement, sans aucune préférence de profondeur ou de positionnement par rapport au cycle de marée, de très faibles quantités (moins de 10 individus/diamètre de la cellule de comptage, i.e. 10 cc) d'organismes attribués aux genres Diplopelta et/ou Diplopsalis, et Ceratium furent rencontrés.

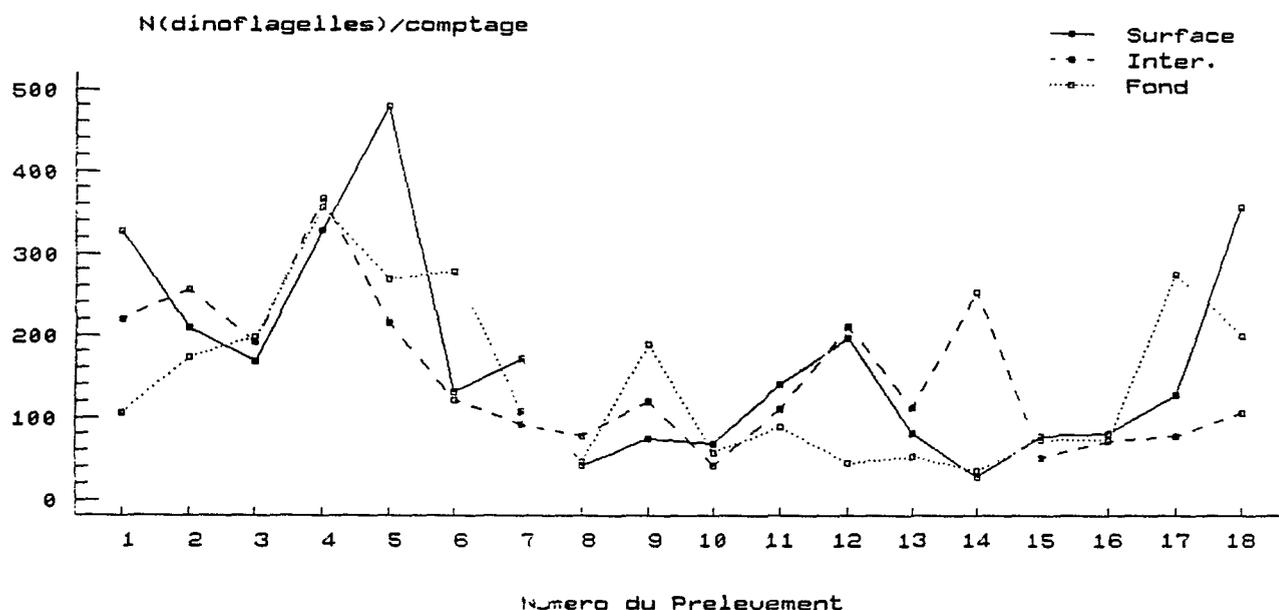


Fig. 5.88 : Fluctuations de l'abondance des dinoflagellés aux différentes profondeurs.

Les distributions d'abondance aux trois profondeurs (fig. 5.88) ne sont pas significativement différentes ($U_{obs}=156,5$, $144,5$ et $145,5$ pour les comparaisons surface-intermédiaire, surface-fond et intermédiaire-fond respectivement). On constate en outre une covariation significative des abondances en surface et à mi-profondeur ($\tau_k=0,40$) et en surface et au fond ($\tau_k=0,46$), alors qu'il apparaît simultanément un découplage "statistique" des abondances à mi-profondeur et au fond ($\tau_k=0,17$).

Les péridiniens constituent en moyenne de 15 à 17% de l'effectif total à chaque profondeur (tab. 5.14), et, comme pour les abondances, les fréquences relatives ne sont pas statistiquement différentes d'une profondeur à l'autre pour ce taxon, par ailleurs fréquemment le moins abondant.

Dino. (%)	Surface	Inter.	Fond
moyenne	16,6	16,6	14,4
médiane	16,4	15,2	14,3
minimum	6,5	7,0	1,6
Maximum	31,3	29,6	28,4
σ	6,9	6,0	6,5
σ/\sqrt{n}	1,6	1,4	1,5

Tab. 5.14 : Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des dinoflagellés aux trois profondeurs.

Une association de diatomées centriques, à forte proportion d'algues du genre Cyclotella, et où l'on note la présence dans tous les échantillons de Biddulphia et de diverses Rhizosolenia, dont Rh. styliformis et Rh. stoltherfothii. Cette seconde espèce, du fait de sa dominance dans tous les échantillons, a été retenue dans les dénombrements pour constituer un "taxon" à part entière (voir ci-dessous). Comme pour les diatomées pennées et les dinoflagellés, les distributions d'abondance aux diverses profondeurs (fig. 5.89) ne sont pas significativement différentes ($U_{obs}=158,5$, $146,5$ et $170,0$ pour les comparaisons surface-intermédiaire, surface-fond et intermédiaire-fond respectivement), tandis qu'il n'existe pas de covariation significative entre les abondances aux trois profondeurs ($\tau_k=0,16$, $0,14$ et $0,14$ respectivement ; même ordre que précédemment).

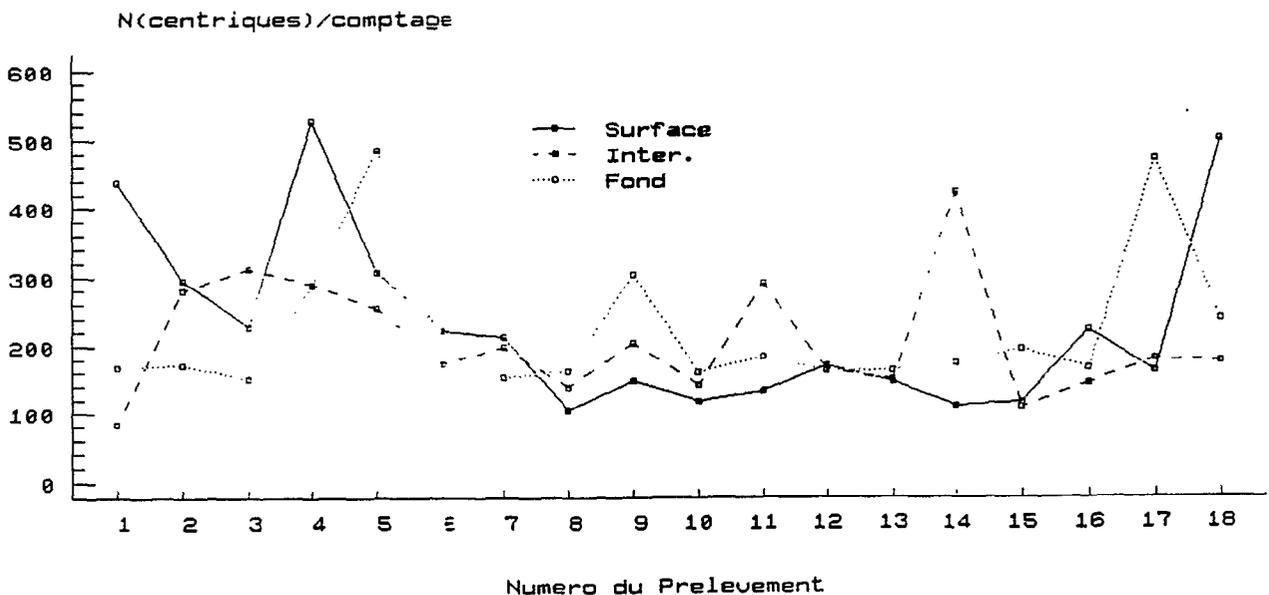


Fig. 5.89 : Fluctuations de l'abondance des diatomées centriques aux différentes profondeurs.

Les fréquences relatives sont sensiblement plus élevées que pour les diatomées pennées et les dinoflagellés. et, comme pour les abondances, ne pas diffèrent significativement d'une profondeur à l'autre (tab. 5.15).

Centriques (%)	Surface	Inter.	Fond
moyenne	23,7	24,4	26,6
médiane	24,0	25,4	27,6
minimum	14,7	11,2	14,6
Maximum	39,1	35,6	44,3
σ	5,9	6,8	8,3
σ/\sqrt{n}	1,4	1,6	1,9

Tab. 5.15 : Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des diatomées centriques aux trois profondeurs.

Les variations d'abondance sont remarquablement faibles en surface, tandis que l'on observe que les abondances sont très comparables lors des phases de flot, avec des fluctuations entre ces instants d' "homogénéité" qui concernent principalement la demi-tranche inférieure de la colonne d'eau.

Le dernier taxon retenu est constitué d'une seule espèce, *Rhizosolenia stoltherfothii*, identifiée par B. Delesalle de l'EPHE de Perpignan. Les distributions d'abondance de ce taxon (fig. 5.90) ne sont pas significativement différentes d'une profondeur à l'autre ($U_{obs}=152,5$, 159,5 et 172,5 pour les comparaisons surface-intermédiaire, surface-fond et intermédiaire-fond respectivement).

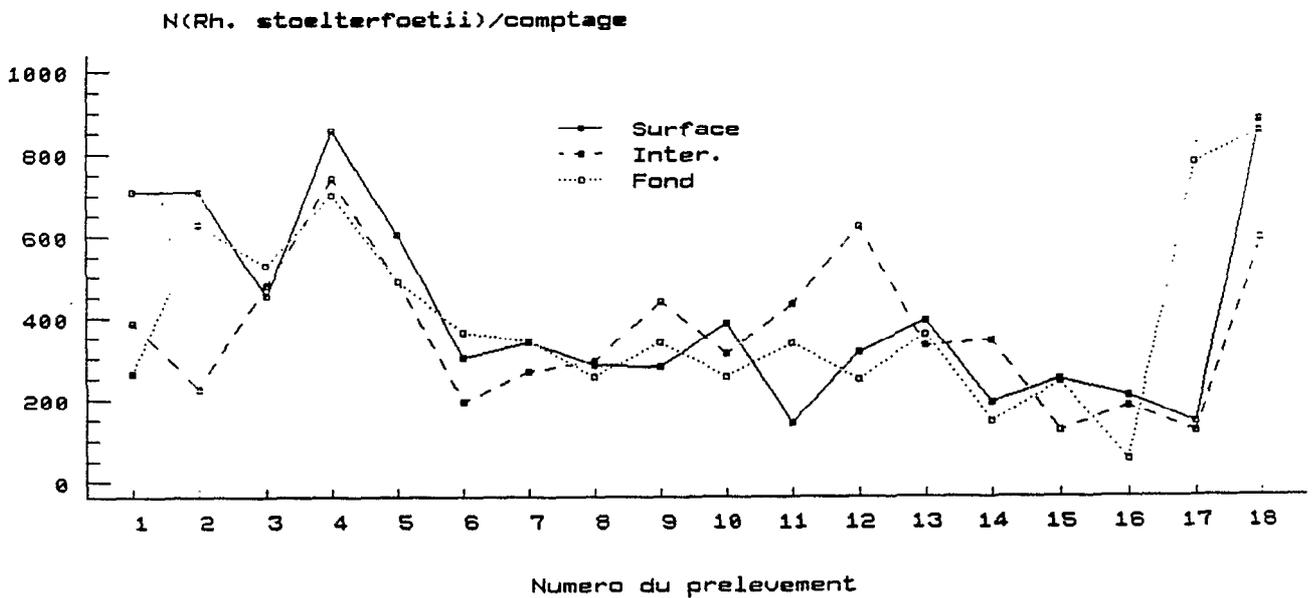


Fig. 5.90 : Fluctuations de l'abondance de *Rhizosolenia stoltherfothii* aux différentes profondeurs.

Comme pour les diatomées centriques, on observe un découplage "statistique" entre les fluctuations d'abondance à mi-profondeur et au bas de la colonne d'eau ($\tau_K=0,19$), tandis

qu'il existe une covariation significative entre ces fluctuations à mi-profondeur et en surface ($\tau_k=0,41$) et en surface et au fond ($\tau_k=0,47$).

Les fréquences relatives de cette *Rhizosolenia* sont sensiblement plus élevées que celles des autres taxons retenus (tab. 5.16), et, comme pour les abondances, les fréquences ne sont pas significativement différentes d'une profondeur à l'autre.

Rhizo. (%)	Surface	Inter.	Fond
moyenne	41,9	41,0	41,6
médiane	43,1	42,0	43,2
minimum	25,0	19,3	13,6
Maximum	55,0	61,1	59,1
σ	7,3	10,4	10,3
σ/\sqrt{n}	1,7	2,4	2,4

Tab. 5.16 : Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des *Rhizosolenia stoltherfothii* aux trois profondeurs.

COMPARAISON DES PATRONS D'ABONDANCE

Les observations minutieuses des fluctuations d'abondance ou de fréquence taxon pas taxon, profondeur par profondeur n'ont pas révélé de logique évolutive cohérente. Que ce soit en regard du marégramme, du cycle nycthéral ou des altérations du régime hydrodynamique telles que peuvent les tracer les variations de densité ou de salinité, nous n'avons pas trouvé de déterminisme pour justifier des patrons de variation observés.

Mais si les comparaisons, même méticuleuses, des diverses séries n'apparaissent guère informatives, il existe cependant quelques éléments redondants qui permettent d'explorer ces patrons de variation. Un tableau à double entrée a ainsi été dressé dans lequel est figuré l'ensemble des comparaisons des distributions de fréquence "taxon par taxon" pour chaque profondeur ; le test U a été appliqué pour évaluer les ressemblances des diverses distributions les unes par rapport aux autres (tab. 5.17).

Il apparaît principalement que quelle que soit la profondeur de collecte des échantillons, les distributions de chacun des taxons ne peuvent être considérées différentes, d'une part, et, d'autre part; que les distributions de fréquence des dinoflagellés ne sont pas différentes de celles des diatomées pennées.

L'image globale est donc celle d'un peuplement sensiblement homogène sur toute la colonne d'eau, alors que nous avons pourtant détaillé une variabilité hydroclimatique verticale non négligeable. Les contributions des péridiniens et les diatomées pennées à l'effectif total ne sont pas significativement différentes, et demeurent dominées par les diatomées centriques, avec notamment un bloom de *Rhizosolenia stoltherfothii* qui constitue de l'ordre de 40% du peuplement. Cette algue, relativement ubiquiste, très fréquemment

recensée en milieu estuarien (Ricard 1987) ou lagunaire (Frisoni 1984), est fréquemment incluse dans les assemblages taxinomiques à forte affinité thalassique ("estuarien-côtier, voire côtier" dans Marshall et Alden 1988 et Delesalle 1988). Sa présence constante et en grande quantité rend donc compte d'une influence marine forte et prolongée, et donc d'une situation de faible confinement.

		SURFACE				INTER.				FOND			
		C	P	D	R	C	P	D	R	C	P	D	R
SURFACE	C	-	53,5	68,5	13,5	183*	71,5	63	29	195*	81	44,5	24
	P	-	-	159*	1	61	144*	157*	7	50	131*	131,5*	13
	D	-	-	-	2,5	65	142,5*	157*	8	62	127*	137,5*	13,5
	R	-	-	-	-	12	7	2	151*	29	2	1	160,5*
INTER.	C	-	-	-	-	-	78	64	31,5	229*	85,5	26,5	22
	P	-	-	-	-	-	-	144,5*	13	70	139,5*	117,5*	21
	D	-	-	-	-	-	-	-	8	53,5	129*	137*	11
	R	-	-	-	-	-	-	-	-	25	11	5	149,5*
FOND	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	73	44,5	38,5
	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	102 ¹	13
	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tab.5.17 : Valeurs du U_{obs} de Mann-Whitney-Wilcoxon calculées sur les fréquences relatives de chacun des taxons. C,P,D et R correspondent respectivement aux diatomées centriques et pennées, aux dinoflagellés et à *Rhizosolenia stoltherfothii*. Les valeurs significatives ($\alpha=0,05$) sont indiquées par un astérisque (*): l'hypothèse nulle est alors acceptée et les deux distributions comparées ne peuvent être considérées significativement différentes; (1): test significatif au seuil $\alpha=0,025$.

Un tableau de corrélation de rang a par ailleurs été établi dans le but d'estimer les covariations des diverses séries d'abondance les unes par rapport aux autres, indépendamment de la profondeur d'origine des échantillons (tab. 5.18 et fig. 5.91).

Plus que les covariations de série à série, le nombre de relations significatives lors de la comparaison des résultats pour chacune des profondeurs nous semble mériter attention :

- *En surface*, les quatre séries sont marquées par un patron de variation unique. Les tendances sont significatives quels que soient les couples de séries considérées : les fluctuations d'abondance, bien que sensibles (notamment pour *Rh. stoltherfothii*) sont statistiquement redondantes quelle que soit le taxon considéré.

- *Au fond*, la situation est analogue à celle observée en surface (à une exception près). L' "allure" des fluctuations d'abondance est en outre semblable à celle des variations observées de surface. En particulier, de la 40^{ème} à la 80^{ème} heure, il apparaît un tassement de l'effectif de chacun des échantillons, en surface comme au fond, par opposition au début

et à la fin de la série. Tout se passe comme si, en un point fixe, était échantillonné un même peuplement mais *plus ou moins dilué* au sein d'une même masse d'eau, ou la succession de deux masses d'eau qualitativement peu différentes. Chacune des lames d'eau paraît ainsi animée d'un patron de variation qui affecte identiquement l'ensemble du peuplement, mais avec une relative analogie puisque la moitié des corrélations de rang croisées "surface/fond" sont significatives.

- A *mi-profondeur*, le patron de variation apparaît nettement plus chaotique, avec notamment des fluctuations de l'abondance des diatomées centriques, et notamment de *Rh. stoltherfothii*, qui n'apparaissent pas aux deux autres profondeurs (fig. 5.91b). Contrairement aux situations prévalantes en surface et au fond, il n'apparaît pas de patron de variation redondant d'une série à l'autre à profondeur constante. En outre, seules quelques corrélations de rang croisées "surface/mi-profondeur" sont significatives, dont principalement celles faisant intervenir l'abondance des dinoflagellés au milieu de la colonne d'eau. Sans vertu explicative affirmée, rappelons que les organismes ressortissants de cette classe d'algues sont les seuls (parmi les quatre retenues) susceptibles de montrer une motilité significative. Il n'émerge de plus qu'une seule relation significative de la confrontation des séries d'abondance "intermédiaire/fond", ce qui suggère encore le découplage de cet horizon intermédiaire par rapport au reste de la colonne d'eau.

		SURFACE				INTER.				FOND			
		C	P	D	R	C	P	D	R	C	P	D	R
SURFACE	C	1	0.459	0.721	0.498	0.398	0.092	0.176	0.333	0.459	0.262	0.157	0.437
	P	-	1	0.532	0.677	0.524	0.059	0.000	0.354	0.256	0.493	0.098	0.432
	D	-	-	1	0.559	0.472	0.006	0.157	0.314	0.453	0.322	0.138	0.498
	R	-	-	-	1	0.380	-0.099	0.026	0.406	0.243	0.348	0.138	0.472
INTER,	C	-	-	-	-	1	0.224	0.411	0.385	0.170	0.288	0.104	0.228
	P	-	-	-	-	-	1	0.409	0.264	0.152	0.218	0.351	0.277
	D	-	-	-	-	-	-	1	0.241	0.183	0.170	0.144	0.268
	R	-	-	-	-	-	-	-	1	0.104	0.039	0.065	0.189
FOND	C	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.546	0.348	0.616
	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.345	0.511
	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.209
	R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Tab.5.18 : Valeurs du Tau de Kendall (τ_K) calculées sur les abondances de chacun des taxons. C,P,D et R correspondent respectivement aux diatomées centriques et pennées, aux dinoflagellés et à *Rhizosolenia stoltherfothii*. Les valeurs significatives ($\alpha=0,05$) sont indiquées en caractère gras : l'hypothèse nulle est alors acceptée et les deux variables ne peuvent être considérées indépendantes i.e. leurs variations sont liées par une relation significative.

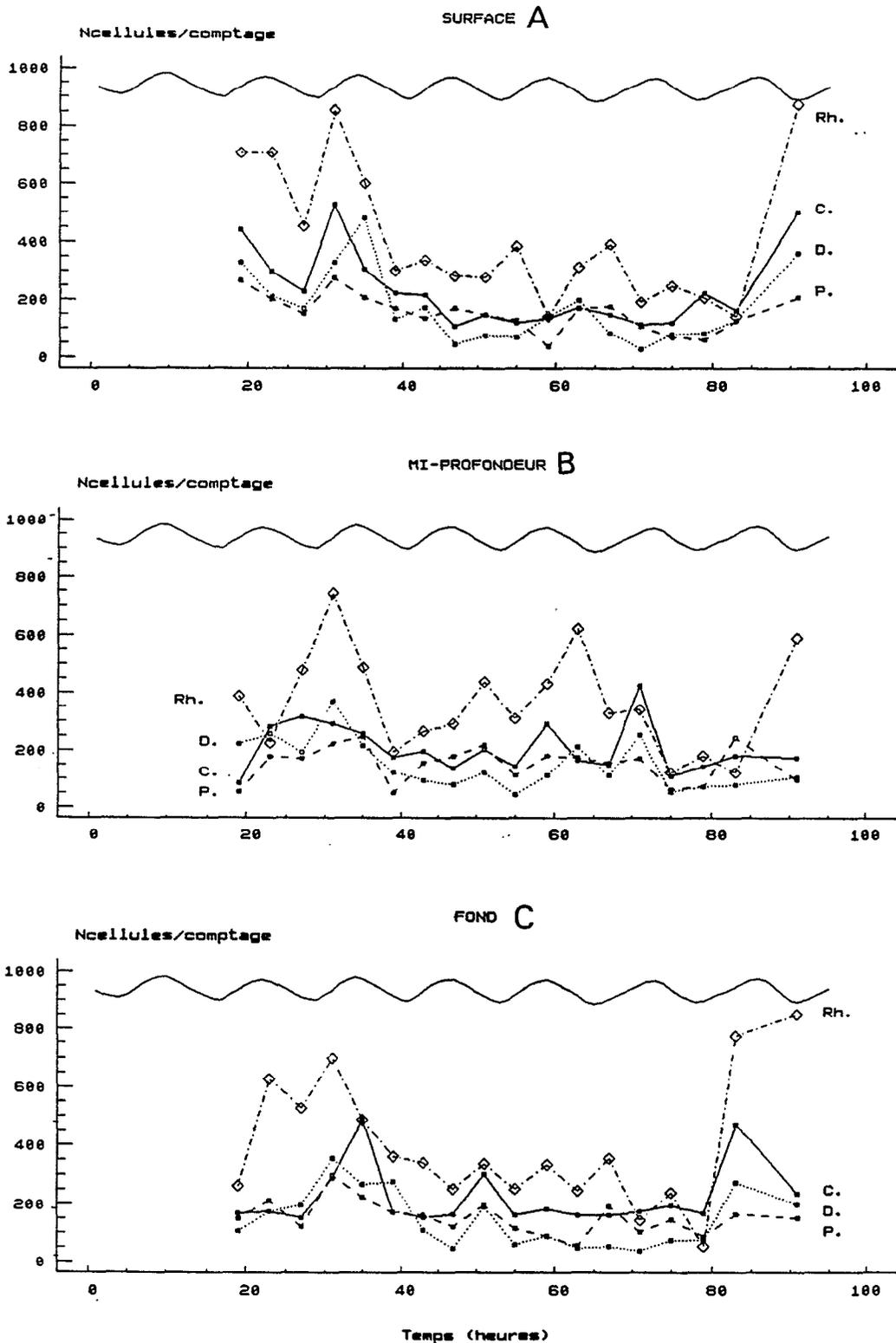


Fig. 5.91 : Fluctuations de l'abondance des différents taxons à chacune des profondeurs. (Le marégramme est figuré ; les effectifs de chacun des taxons sont obtenus en multipliant les valeurs indiquées en ordonnée par 1335).

Tout se passe donc comme si, globalement, les fluctuations d'abondance observées à mi-profondeur s'accomplissaient de manière "chaotique", en affectant de manière différentielle les divers groupes d'algues, et sans écho particulier dans les horizons adjacents. Dans le même temps, en surface comme au fond, les variations d'abondance paraissent organisées, redondantes au sein de chacune des masses d'eau, avec de plus un relatif écho au sommet et à la base de la colonne d'eau, mais sans que les horizons intermédiaires ne soient impliqués (tandis que, statistiquement, les fluctuations d'abondance pour chaque taxon ne sont pas statistiquement différentes sur une même verticale). Ce relatif découplage de la strate intermédiaire apparaît toutefois nettement en considérant l'abondance de *Rh. stoltherfothii*, notamment à partir de la 40^{ème} heure (fig. 5.91b), où l'on constate une nette augmentation de l'effectif sans équivalent en surface et au fond, cette période correspondant à la mise en place d'un régime hydrologique "altéré" dont nous avons longuement décrit les particularités.

Les observations microscopiques nous ont par ailleurs révélé que le frustule siliceux de cette algue était d'autant plus apparent (structure moins "hyaline") que les échantillons provenaient de la fin de la série, mais sans qu'il existe pour autant de relation liant l'abondance (ou la fréquence) de ce taxon et les teneurs en silicates simultanément observées. Cette évolution (très) qualitative des caractéristiques de cette population peut cependant être rapprochée de l'évolution observée des caractéristiques hydrologiques prévalantes avec une influence accrue des eaux de l'aval à la station de mesure au fur et à mesure du suivi, sous l'effet des altérations du régime marégraphique.

La dominance nette de ce taxon, certes de façon plus ou moins prononcée suivant la profondeur et/ou au cours du temps doit en outre susciter quelques remarques qui éclairent quant au statut "écologique" des masses d'eau échantillonnées. En effet, nous avons déjà souligné la forte affinité thalassique de ce taxon qui trahit une influence marine durable et prononcée. La formation de tels blooms, peu fréquente mais observée toutefois en zone côtière aussi bien que dans certains systèmes hauturiers, en zones tempérées et polaires indépendamment de toute saisonnalité semble tributaire de deux types de conditions, qui par ailleurs ne sont pas incompatibles (Sancetta et al. 1991).

- Une première hypothèse pour justifier du déterminisme de la constitution des pulsations de *Rhizosolenia* a trait au découplage des cycles phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Les auteurs précités mentionnent ainsi des travaux antérieurs qui illustraient un tel contrôle "top-down" sur la côte sud des USA où des blooms de grandes diatomées (> 100 μm) ont été décrits, en réponse à des périodes d'enrichissement durable (plusieurs semaines), avec le développement d'un spectre de taille du phytoplancton caractérisé par un maximum d'abondance dans la gamme 30-100 μm . Cette distribution de taille résulte apparemment du développement de copépodes et de nauplii, trop petits pour

consommer les *Rhizosolenia*, mais qui broutent activement les petites fractions de taille. De la même façon, Sancetta et al. rapportent que le maintien de blooms de *Rhizosolenia* dans un mésocosme côtier était stimulé par un broutage sélectif des petites tailles.

- Mais il existe par ailleurs des évidences qui suggèrent que les *Rhizosolenia* sont capables d'ajuster leurs caractéristiques de flottabilité, sans que l'on sache précisément s'il s'agit de caractéristiques spécifiques (taxinomiques) ou d'une propriété commune à toutes les algues de grande taille, ce qui leur confère un réel avantage sélectif dans les milieux faiblement turbulents (contrôle de type "bottom-up" dans ce cas). Les effets des nutriments (notamment des silicates) et du régime lumineux sont en ce sens essentiels, par le contrôle qu'ils exercent directement sur le statut physiologique des organismes, et en particulier sur leur taux de sédimentation.

Dans les deux cas, les hypothèses évoquées se réfèrent à des situations où les masses d'eau sont suffisamment stables pour que se développent *et se maintiennent* des peuplements phyto- et zooplanctoniques spécifiques, dont la nature est directement tributaire des interactions privilégiées qui se mettent en place. Sans polémiquer autour des facteurs primordiaux qui déterminent la sélection des algues de grande taille, nous retiendrons donc que la présence de *Rhizosolenia stoltherfothii*, dominante et abondante indépendamment du positionnement dans le cycle de marée, rend compte de l'advection à la station de mesure de masses d'eau au sein desquelles les peuplements phytoplanctoniques ont été *sélectionnés* : i.e. il ne peut plus s'agir d'un simple contrôle mécanique pour justifier de la présence et des fluctuations d'abondance des taxons recensés. Les interactions diverses qui se sont développées, en mer ou à l'aval de l'estuaire, certes toujours directement tributaires du régime hydrodynamique des masses d'eau, modulent les dynamiques planctoniques, au travers des capacités adaptatives (physiologiques) individuelles des organismes ("bottom-up") et/ou des stratégies communautaires ("top-down").

II.3.2.e : Conclusions relatives au peuplement phytoplanctonique.

Le peuplement phytoplanctonique observé à Saint-Louis durant ce suivi, à forte affinité thalassique, globalement homogène, et caractérisé par la dominance de *Rhizosolenia stoltherfothii* paraît principalement déterminé par le faisceau d'interactions qui ont pu se mettre en place plus d'un mois après le dernier apport d'eau douce important dans l'estuaire. Le suivi à court terme des caractéristiques biologiques de la colonne d'eau illustre ainsi :

- d'une part, l'isolement relatif de la strate la plus profonde au sein de laquelle les algues ne sont que faiblement soumises au nyctémère (voir fig. 5.86). Ce découplage du fond et des horizons superposés, distinctement décrit par les divers descripteurs *mesurés* tout au fond en regard des différentes séries hydrologiques *enregistrées*, montre très clairement que les processus diffusifs verticaux que nous avons longuement détaillés à l'occasion de l'interprétation des résultats de la campagne Anderaa1 sont ici réduits. Dans le même sens, le maintien durable de **gradients de densité** atypiques (voir fig. 5.77) ne paraît logiquement possible que sous réserve d'une "stratification dynamique" de la colonne d'eau, entretenue par un régime de circulation *interne* vigoureux. L'élévation de la biomasse chlorophyllienne observée en fin de suivi et attribuée à une pulsation de l'upwelling côtier paraît créditer ce résultat en n'affectant que le bas de la colonne d'eau. Il est à noter en outre que les augmentations de salinité qui déterminent l'apparition puis le maintien des gradients de densité atypiques que nous avons observés auraient pu être attribuées à un simple effet de l'évaporation : leur occurrence tant le jour que la nuit semble toutefois écarter cette hypothèse, et impose de faire appel à d'autres processus, tel le régime de circulation décrit ici.

- d'autre part, la persistance d'un peuplement qualitativement homogène (au niveau de résolution adopté ici, i.e. quatre taxons retenus), avec toutefois de fortes affinités "*statistiques*" entre les observations de surface et du fond, et un relatif découplage de l'horizon intermédiaire. L'image globale est donc celle d'un peuplement homogène, oscillant au rythme de la marée, et subissant de manière graduelle (verticalement) l'effet du nyctémère : il se superpose à la marée un régime de circulation qui advecte à la station de mesures ET dans la demi-tranche d'eau supérieure des eaux estuariennes de l'aval. Ces eaux sont d'origine plutôt superficielle, puisque stimulées par le nyctémère, et elles investissent préférentiellement l'horizon intermédiaire comme l'illustre le maintien durable d'un maximum de densité à mi-profondeur. En retour, la persistance de ce maximum de densité (de salinité) peut expliquer le découplage observé au niveau des peuplements entre la strate intermédiaire et le reste de la colonne d'eau. L'augmentation de l'abondance de *Rhizosolenia stoltherfothii* observée à mi-profondeur en milieu de suivi (après la 40^{ème} heure), tandis que l'on observait simultanément un tassement de son abondance en surface et au fond, semble s'inscrire dans une telle logique.

Il paraît cependant clair, eu égard à la globale homogénéité des conditions de milieu et du peuplement phytoplanctonique, a fortiori du fait de l'apparent confinement des eaux les plus dessalées à l'amont de Saint-Louis, que les critères taxinomiques retenus sont très insuffisants pour une caractérisation précise du peuplement phytoplanctonique en présence. Il est ainsi fort vraisemblable que des différences taxinomiques nettes

apparaîtraient si l'observation portait réellement sur des déterminations génériques, voire spécifiques, rigoureuses.

Il n'en reste pas moins qu'à l'échelle d'observation retenue, le peuplement identifié demeure homogène, créditant l'hypothèse de "fréquents échanges" entre les masses d'eau superposées. La fréquence de ces échanges paraît avoir échappé à notre échantillonnage, à moins que ceux-ci ne se produisent préférentiellement en d'autres sites que la station de mesure, suffisamment "éloignés" toutefois pour que les "particularités momentanées" des masses d'eau soient mises en évidence. Au demeurant, aux petites échelles (telle celle adoptée lors de ce suivi), la communauté phytoplanctonique demeure "imprévisible" (Bowman et al. 1981) au niveau spécifique, tout en conservant des tendances systématiques dans les patrons d'abondance - de dominance - des niveaux taxinomiques élevés comme le sont les classes (diatomées, dinoflagellés,...) (Harris 1986). Dans la situation décrite ici, le maintien d'une composition floristique peu évolutive à un niveau taxinomique élevé rend compte en ce sens de l'homogénéité du peuplement échantillonné : sa spécificité et son affinité thalassique marquée constituent une caractéristique émergente, symptomatiques d'une situation écologique et hydrodynamique stables et durables, même si la pérennité de ce type de structuration et de fonctionnement n'est pas appréhendable dans le cadre de ce type de suivi.

II.3.3. Discussion et conclusion relatives à la campagne Anderaa2

Le principal enseignement de cette seconde campagne relativement à l'évolution à court terme de suivi des caractéristiques biologiques de la colonne d'eau a trait à l'influence marquée du cycle nyctéméral sur la biomasse phytoplanctonique : il existe un rythme circadien caractéristique et net, sauf en profondeur, auquel se superposent des altérations tributaires d'une logique advective atypique (fig. 5.86). La conséquence en est une très forte variabilité à haute fréquence, déterminée principalement par la superposition de phénomènes hydrodynamiques complexes susceptibles d'engendrer des fluctuations de la biomasse du même ordre de grandeur que la variabilité nyctémérale. Un tel suivi en un point fixe et à intervalle de temps constant pose ainsi le problème :

- d'une part, de l'identification des masses d'eau échantillonnées dont la circulation (i.e. la présence à la station de mesure) peut-être assujettie à des processus hydrodynamiques atypiques, en particulier du fait de la superposition aux flux de la marée d'effets singuliers liés aux interactions des courants et des "irrégularités" géométriques du cours d'eau (Partch et Smith 1978) ;

- d'autre part, de la signification des mesures de biomasse instantanées, puisqu'il existe une variabilité infra-journalière élevée, tandis que l'évolution de la chlorophylle à l'échelle du suivi demeure globalement faible : une mesure localisée dans l'espace et isolée dans le temps n'aura donc qu'une signification limitée au égard à la variabilité locale et à court terme. Dans le même sens, Lafleur et al. (1979) avaient déjà mentionné que l'apparition récurrente d'événements isolés recélait une fraction importante de la variance de l'ensemble de la série temporelle des biomasses qu'ils considéraient dans l'estuaire moyen du fleuve saint-Laurent. Ces événements furent associés, comme ici, à la présence d'une onde interne générée durant les marées de vive-eau, au moment où les masses d'eau en mouvement vers l'aval lors des phases de jusant se heurtaient à divers seuils bathymétriques. Au demeurant, ces auteurs rappelaient la nécessaire prudence à conserver lors de l'interprétation biologique de ce type d'altération hydrodynamique du fait de leur non-linéarité, de leur haute fréquence, et de leur sensibilité à l'alternance des phases de vive-eau et de morte-eau.

L'unique mesure qui rende compte réellement d'une *production* de phytoplancton fut réalisée en profondeur en fin de suivi, et l'augmentation de la biomasse attribuée à une *stimulation* du phytoplancton par l'advection d'azote ($N-NO_3$) dans l'estuaire en écho à une pulsation de l'upwelling côtier. L'importance des *processus advectifs longitudinaux* est à mettre en exergue, qui rendent compte ainsi du rôle *dynamique* des échanges avec l'océan.

Les processus advectifs singuliers qui se superposent à la marée et que l'on observe en sub-surface contribuent à isoler les eaux les plus dessalées à l'amont de la station de mesure, particulièrement lors de la seconde moitié du suivi : les descripteurs hydroclimatiques simples que sont la charge en MES ou la concentration en silicates rendent compte de ce changement de régime. Ces processus sont particulièrement actifs durant les phases de jusant et sont rendus responsables de l'advection à la station de mesure d'algues provenant de l'aval de l'estuaire identifiées par leur teneur pigmentaire élevée qui se distingue en se superposant à l'évolution circadienne de la biomasse. Le fait que l'on n'observe pas d'*irrégularités* de la biomasse phytoplanctonique la nuit, tandis que se mettent en place les mêmes *irrégularités* hydrodynamiques qu'en journée, indique que ces fluctuations sont d'ordre principalement physiologiques et trahissent une histoire à court terme des algues différente. Il s'agit de fait du même peuplement qui fut échantillonné pendant toute la durée du suivi, indépendamment de l'heure de mesure et donc de la phase de la marée, ce qui est à rapprocher des observations réalisées à l'occasion des campagnes longitudinales de janvier et mai 1990 qui illustraient la spécificité du peuplement phytoplanctonique de la zone s'étirant entre Gandiole et Saint-Louis. L'homogénéité de ce peuplement constatée lors de l'observation qualitative des échantillons tandis qu'apparaît un fréquent découplage entre les biomasses mesurées dans la demi-tranche supérieure de la

colonne d'eau et au fond indique en outre l'existence de fréquents échanges nécessaires pour maintenir l'homogénéisation et la cohésion durable (à l'échelle du suivi) du peuplement.

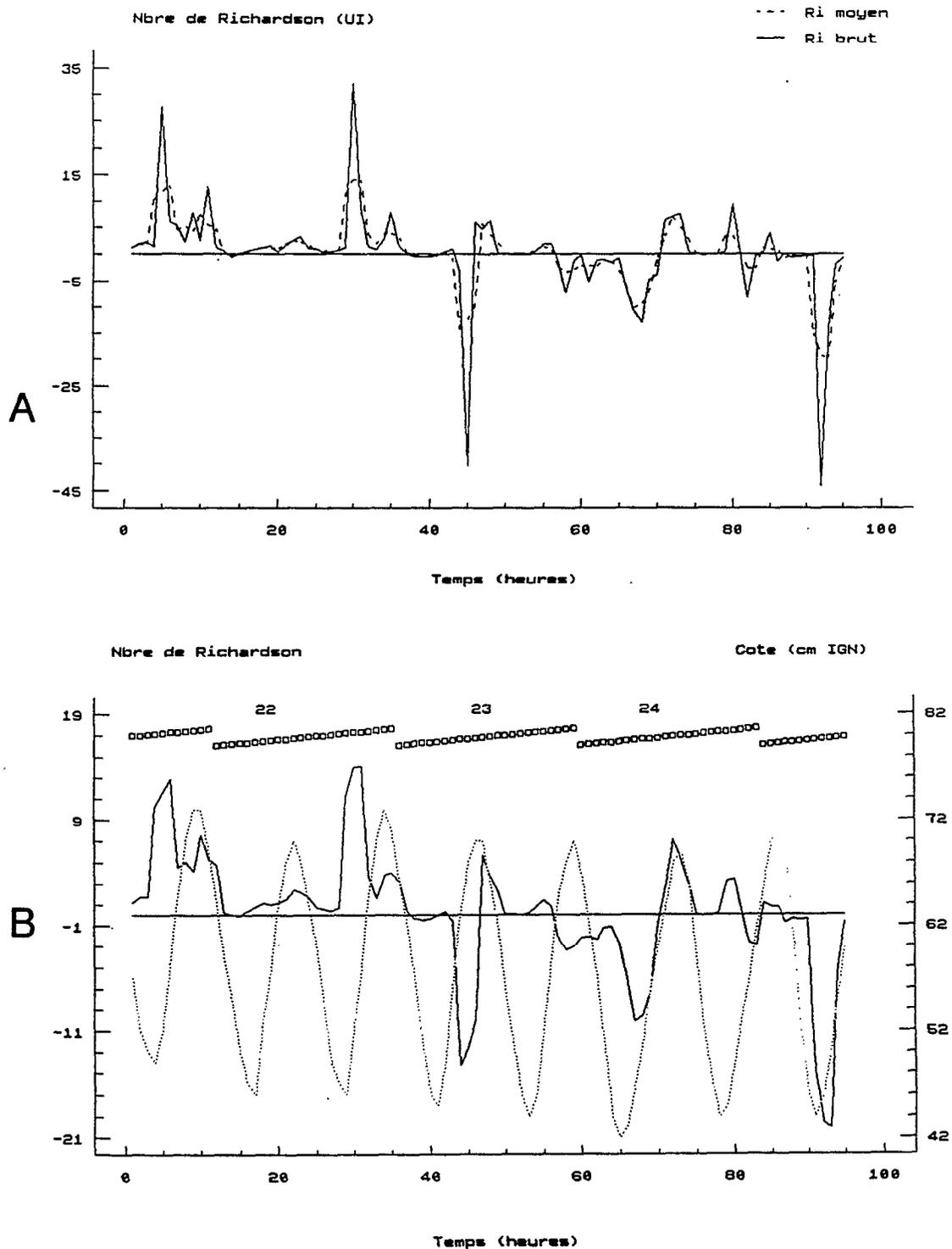


Figure 5.92 : Evolution temporelle de l'indice de Richardson calculé entre la surface et le fond.

A : série brute (trait plein) et lissée par moyenne mobile à un terme (tirets),

B : série lissée (trait plein) représentée en regard du marégramme (en pointillé) ; les heures sont figurées en regard des dates de l'enregistrement en continu des caractéristiques hydrologiques verticales de la colonne d'eau.

Le statut hydrodynamique de la colonne d'eau, fortement contrasté, a été schématiquement formalisé (fig 5.92) par le calcul du nombre de Richardson entre la surface et le fond (voir parag. II.2.3 de ce chapitre) : une augmentation de Ri_c indique une tendance à la stabilisation de la colonne d'eau tandis que des valeurs proches de zéro indiquent à l'inverse une tendance à la mobilisation verticale de la colonne d'eau. Ce calcul demeure ici très imparfait en raison du statut très évolutif du gradient vertical de densité, mais il illustre les situations les plus caractéristiques ; (une formalisation plus rigoureuse prendrait en considération les densités et vitesses de courant enregistrées à mi-profondeur).

La figure 5.92a représente ainsi la série brute de l'indice Ri_c (trait plein) ainsi que cette série lissée (en tirets) par moyenne mobile à un terme (moyenne de trois valeurs successives), de manière à filtrer la variabilité à haute fréquence tout en conservant la trame des variations redondantes les plus significatives. Les valeurs négatives sont liées à la présence en surface d'eau de densité plus élevée qu'au fond, qui vont théoriquement augmenter encore l'instabilité de la colonne d'eau.

La série lissée (fig. 5.92b) rend compte du changement de logique observé en cours de suivi et mis en évidence lors de l'analyse des divers descripteurs hydroclimatiques et hydrologiques.

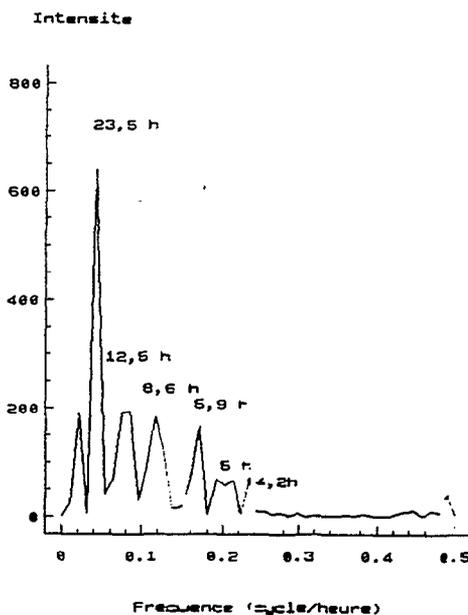


Fig. 5.93 : Périodogramme associé à la série du Nombre de Richardson lissé.

- Pour les trois premiers cycles de marée le nombre de Richardson est caractérisé par une périodicité semi-diurne à inégalité diurne (fig. 5.93), synchrone au marégramme. Ces trois premiers cycles correspondent à une phase de forte intrusion saline en profondeur qui engendre une réelle stratification de la colonne d'eau. L'érosion des pics de salinité (fig. 5.77) lors du flot trahit certes une violente altération, mais qui n'est en rien comparable à la mobilisation totale de la colonne d'eau lors des phases de jusant. Ces mobilisations se

trouvent ici formalisées par les déplétions de Ri_c peu avant l'étale de marée haute des cycles nocturnes, et lors des phases de jusant. La superposition de Ri_c aux séries de vitesse (non figurée) révèle en outre que ces déstabilisations se produisent aux moments où l'on observe des changements de pente qui altèrent le régime parfaitement périodique des vitesses.

L'existence d'une périodicité semi-diurne et le fait que ces déstabilisations ne correspondent pas à des instants où le cisaillement (gradient vertical de vitesse) est maximal et qu'elles se produisent à proximité du maximum de vitesse au jusant constituent un ensemble d'indices qui peuvent être caractéristiques d'un régime d'ondes internes.

- La deuxième période (après la quarantième heure) est dominée par les gradients inverses qui créent paradoxalement une structure atypique apparemment stables dont le maintien s'apparente à une véritable *stratification dynamique*. Cet effet est ici sous-estimé puisque seules les données enregistrées en sub-surface et au fond ont été utilisées, alors que la densité est fréquemment maximale à mi-profondeur. Il apparaît là une nette périodicité nyctémérale, avec ces stratifications inverses qui semblent plus nettement marquées en période nocturne. Le gradient vertical de densité est alors accentué par le refroidissement des eaux superficielles qui va accroître encore la tendance à la stratification, ce qui se traduit par une stabilisation des valeurs de densité bien que l'on observe de légères dessalures en surface. A l'inverse, en journée, lors des phases de jusant (et sans prendre en compte les décalages constatés entre le marégramme et les variations de la salinité), une décroissance de la salinité liée à une augmentation de la température se traduit globalement par une diminution de la densité accentuée dans le haut de la colonne d'eau où le réchauffement est le plus fort tandis que la dessalure est plus limitée qu'au fond, d'où, globalement, du fait du rétablissement de gradients de densité normaux, un Ri_c positif.

L'indice de Richardson ainsi exprimé montre ainsi qu'en réalité l'apparence générale du système est à la *stratification* avec un fonctionnement apparemment *laminaire* lié à la superposition de masses d'eau de densités différentes, et caractérisé par de rapides et violentes homogénéisations comme l'atteste le cortège de fréquences élevées mises en exergue par le périodogramme (fig. 5.93). Les valeurs faibles prises par l'indice à mi-jusant (presque au maximum de vitesse) lors des trois premiers cycles de marée, lors des cycles de marée diurnes ensuite, constituent de fait une observation classique (voir Gueyer, 1988, pour les estuaires stratifiés, Abraham, 1988, pour les estuaires partiellement mélangés). Dans l'hypothèse de l'existence d'un régime d'onde interne, comme lorsque par exemple un courant de jusant transite au dessus d'une dépression bathymétrique, il se forme une dépression de la pycnocline qui apparaît en aval de l'irrégularité bathymétrique. Cette dépression a tendance à progresser vers l'amont de manière à demeurer stationnaire au dessus du creux bathymétrique, et va donc se propager vers l'amont lorsque le courant de

jusant faiblit en engendrant une série d'ondes internes stationnaires ou un faisceau d'ondes internes dispersives (Maxworthy (1979), in New et Dyer 1988). Ce type de phénomènes peut être à l'origine d'intenses phases de mobilisations verticales de la colonne d'eau lorsque la propagation de l'onde interne vers l'amont est contrecarrée par l'augmentation des courants de jusant : les structures hydrauliques s'effondrent en créant alors un intense mélange qui affecte toute la colonne d'eau ("*hydraulic jump*" selon Partch et Smith 1978). Selon New et Dyer (1988) et Kranenburg (1988), de telles ondes internes peuvent se déplacer d'environ 150 à 500 mètres (par rapport à leur source) avant de se briser. Cette distance est de l'ordre de grandeur de la distance séparant notre station de mesures du pont Faidherbe de Saint-Louis, dont l'impact est susceptible de notablement affecté une hydrodynamique déjà complexe au travers des effets hydrauliques dus notamment aux piles du pont et aux ruptures bathymétriques observées dans le chenal (Millet, comm. pers.).

Pour les cycles nocturnes de la seconde période, dans l'hypothèse d'une "marée interne" se propageant dans l'estuaire, le maintien d'une apparente homogénéité tracée par des valeurs négatives élevées de Ri_c , ne signifie pas que les phénomènes de mobilisation de la colonne d'eau qui correspondent aux zones de rupture de l'onde interne ne se produisent pas. Il existe en effet fréquemment selon Dyer (1982) un découplage dans l'espace et dans le temps entre la zone de génération et de propagation de ces faisceaux internes et leur zone de rupture. Des profils longitudinaux très serrés réalisés avec un échosondeur permettraient de décrire ce découplage spatial tel que l'ont illustré New et Dyer (1988). Il est à noter en outre que ces phases de mobilisation, localisées dans l'espace et dans le temps sont susceptibles cependant de concerner de vastes zones estuariennes en raison de leur haute fréquence d'occurrence (tandis que l'ensemble des masses d'eau est en continuelle oscillation), et, par là même, d'affecter sensiblement la dynamique globale du système (Partch et Smith 1978).

Enfin, il paraît utile de mentionner l'existence de phénomènes internes, assimilables par leurs conséquences à des ondes internes *stricto sensu*, et qui furent reliés par Dyer (1982) à l'écrasement des faisceaux d'ondes sur une rive ou un talus latéral. Ce type de déterminisme est difficile à décrire du fait de la non-linéarité des interactions ainsi créées, interactions qui peuvent toutefois contribuer significativement à la mobilisation verticale de la colonne d'eau par la dissipation de l'énergie ainsi occasionnée. Nous avons longuement commenté la variabilité hydrodynamique longitudinale du système en considérant que les mécanismes mis en jeu relèvent de phénomènes assimilables à des ondes internes. Notre description demeure cependant strictement longitudinale, et il paraît important de rappeler ici le rôle essentiel que peuvent jouer les processus *latéraux* dans de telles situations. Au niveau de notre station de mesure à Saint-Louis, le transect bathymétrique est caractérisé par un large platier de faible profondeur en rive gauche, déjà évoqué dans la conclusion du chapitre IV, suivi d'un chenal profond environ deux fois moins large et qui remonte

brutalement le long du quai en rive droite. L'observation rapide des composantes transversales des courants enregistrés aux trois profondeurs (fig. 5.74) a révélé l'opposition de direction des courants de jusant en surface et au fond, avec des irrégularités nombreuses qui peuvent être la signature de la mise en place de phénomènes internes. L'évolution spatiale, longitudinale et transversale des gradients verticaux de la composante latérale des courants pourrait conduire à l'identification de couches de cisaillement obligatoire qui se superposeraient à une circulation globalement convective ("spirale" animée localement de mouvements verticaux sensibles). L'effet du vent sur un tel schéma circulatoire pourrait en outre contribuer à déterminer de manière significative les altérations du régime courantologique, et à justifier les situations hydrologiques singulières que nous avons observées (voir Huzzey et al. 1990)

Un élément essentiel de ce suivi concerne la *spatialisation* de l'estuaire puisqu'il apparaît clairement une sévère perturbation de l'oscillation des masses d'eau avec le développement récurrent lors des phases de jusant (au moins) de processus hydrodynamiques singuliers. Ceci se traduit par une progression nette des eaux estuariennes vers l'amont, et donc par un confinement des eaux les plus dessalées "continentales relictuelles" dans la partie nord de l'estuaire. Tout se passe comme si, du fait de la progression advective de sub-surface orientée vers l'amont lors des jusants, et de la très vraisemblable mobilisation de la colonne d'eau avant la reprise des courants de flot, l'on avait isolement de cette masse d'eau en amont de la station de Saint-Louis, comme l'ont nettement illustré plusieurs des profils longitudinaux. Un tel confinement en amont des eaux les plus dessalées sous l'effet de propagations advectives internes a par exemple été mentionné par Partch et Smith (1978), même si, ultérieurement, New et Dyer (1988) ont estimé que les phénomènes observés devaient être attribués aux altérations courantologiques créées par les piles des divers ponts enjambant l'estuaire qu'ils étudiaient.

Ces mobilisations verticales sont étayées par les transferts de propriétés (silicates, MES) évoqués entre masses d'eau superposées, par la surprenante constance des biomasses phytoplanctoniques lors des phases où la circulation marégraphique est la moins perturbée, et par la globale homogénéité du peuplement phytoplanctonique. Dans cette zone de l'estuaire, la dynamique est en outre étroitement contrôlée par les processus physiques et biologiques qui se développent en mer, puisqu'au travers de l'advection en profondeur, toujours plus ou moins présente, les fluctuations hydroclimatiques marines sont directement - et rapidement - transférées dans l'estuaire. Les phénomènes advectifs sont en ce sens essentiels, qui assurent et entretiennent l'ensemencement de la zone avale de l'estuaire où l'affinité thalassique est la plus marquée. Comme nous l'avons montré lors des campagnes longitudinales de janvier et de mai 1990, cette influence est réduite de façon drastique dans la zone amont de l'estuaire, probablement en partie en raison des processus

évoqués ici. Leur déterminisme n'est pas connu : les ruptures topographiques observées à Saint-Louis (irrégularités bathymétriques et naissance d'un chenal, changement de direction à l'amont immédiat de Saint-Louis (voir fig. 1.2), élargissement du fleuve, présence du pont Faidherbe,...) sont autant d'éléments déterminants pouvant cependant créditer - justifier - sinon expliquer le changement de régime hydrologique et la spatialisation de l'estuaire en deux zones contiguës nanties d'un statut hydrodynamique très différent. Dans ce cas, l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'énergie dissipée lors de la propagation de la marée intervient comme l'un des facteurs structurants majeurs en fractionnant le milieu en écosystèmes d'organisations physiques et biologiques différentes (Frontier 1988).

III. CONCLUSIONS RELATIVES AUX CAMPAGNES A COURT TERME

L'édification d'un barrage est susceptible d'affecter très sensiblement les caractéristiques écologiques d'un (hydro-)système notamment au niveau de la quantité et de la qualité de son peuplement phytoplanctonique, sous l'effet principalement de l'évolution de ses caractéristiques hydrodynamiques (voir par exemple Loehr, 1987).

L'édification du barrage de Diama se traduit ainsi par la fermeture définitive à son amont d'un système naturellement ouvert, en entraînant de probables et sérieuses modifications de son régime hydrologique : la spatialisation écologique redondante observée à l'occasion des diverses campagnes longitudinales fut ainsi interprétée (notamment lors de la campagne de mai 1991 conduite environ deux mois après un lâcher, voir fig. 4.34) en regard de la spatialisation hydrodynamique homologue.

L'objectif des deux campagnes à court terme menées dans l'estuaire en un point fixe, en deux situations typologiques relativement à l'ancienneté du dernier lâcher d'eau douce dans l'estuaire, était précisément d'aborder dans le détail et à très court terme la nature des phénomènes hydrodynamiques les plus marquants, d'une part, et d'estimer, d'autre part, les **caractéristiques écologiques** des peuplements phytoplanctoniques les plus significatives en relation avec cette réalité hydrodynamique. Le rôle majeur du jeu des marées a ainsi été fortement mis en exergue, au travers des processus de mélange divers agissant à haute fréquence et des transports actifs sur de longues distances qui lui sont associés.

De manière générale, et fort classiquement, les processus de mélanges verticaux et d'homogénéisation de la colonne d'eau constituent un élément déterminant du statut écologique des masses d'eau, l'intensité du mélange décroissant habituellement lorsque la distance à la "source" de la turbulence augmente, ce qui justifie en partie le fait que l'intensité du mélange soit le plus souvent très significativement organisée spatialement

(Svendsen 1986). Le point kilométrique, i.e. la **distance à l'embouchure**, constitue de ce point de vue un descripteur environnemental incontournable, a fortiori du fait de l'existence d'une nette polarité entre les zones à l'aval de Saint-Louis où les courants de marée sont forts et celles de l'amont où les courants sont beaucoup moins intenses (voir fig. 4.44).

C'est en raison de cette polarité de l'estuaire révélée par les résultats de chacune des campagnes longitudinales que la station de Saint-Louis, du fait de sa position intermédiaire, a été retenue pour la réalisation des suivis en point fixe.

Le mélange se fait classiquement sous le contrôle des tensions de fond (frictions) ou de surface (vent) d'une part, et des cisaillements internes, d'autre part. La part relative de chacun évolue, les tensions aux interfaces étant dominantes dans les milieux bien mélangés, tandis que les seconds dominent en cas de forte stratification (Abraham 1988). Dans tous les cas, l'intensité des mélanges associés à la turbulence, leur extension verticale, est le plus souvent tributaire de la hauteur de la lame d'eau considérée. L'efficacité du brassage est donc nécessairement proportionnelle à cette **profondeur** et à une fonction des **vitesses de courant** (ou de leur gradient).

La station de Saint-Louis fut également sélectionnée en raison de l'existence d'un chenal, et donc d'une profondeur importante (de l'ordre de 10 m) relativement à la profondeur moyenne de l'estuaire (de l'ordre de 3 à 4 m). Le développement des processus verticaux a été estimé grâce au positionnement de trois courantomètres enregistreurs et d'échantillonnage en profil le long de la colonne d'eau.

Un système qui engendre des turbulences et du mélange au niveau de la pycnocline sera beaucoup plus efficace, en terme d'homogénéisation, qu'un système qui n'est tributaire que des frictions de fond : l'énergie requise pour contrecarrer les effets stabilisateurs d'origine atmosphérique ou liés à de forts gradients de densité (apports continentaux par exemple), est en effet logiquement d'autant plus importante que la "source" des turbulences est éloignée de la surface. De fait, dans les estuaires suffisamment stratifiés, l'intrusion saline et, simultanément, le transfert des propriétés, sont reliés essentiellement aux conditions de courant qui prévalent lors des étales (Abraham 1988). Le mélange est alors principalement un processus interne durant lequel le transport dispersif du sel - et des autres propriétés physiques et biologiques des masses d'eau - est intense. C'est le "*déphasage des étales*" (entre la surface et le fond) observé lors de la campagne Anderaa1, et qui a conduit à reconnaître des périodes de "*cisaillement obligatoire*" durant lesquelles la recharge en sel des horizons superficiels est très nette. La logique écologique prévalante

était alors d'ordre strictement hydrologique, avec la dilution respective des horizons superposés et un transport apparemment passif : processus d'ordre *séquentiel*, tel que nous l'avons décrit au chapitre IV, avec le *réensemencement* des eaux superficielles par le fond.

L'on observait alors de fortes variations à l'échelle infra-journalière, inféodées au cycle marégraphique, tandis que l'évolution globale de la biomasse chlorophyllienne demeurait faible à l'échelle du suivi : durant de brefs instants, la diffusion turbulente active qui se développe à partir du bas de la colonne d'eau assure la recharge en sel et en phytoplancton des horizons superficiels. Dans ces conditions de front, l'influence marine affecte rapidement la majeure partie de l'estuaire au travers des transports advectifs longitudinaux à longue distance (propagation résiduelle liée au courant de densité qui transcende l'oscillation des masses d'eau), et de la diffusion turbulente verticale sur de courtes distances et à très court terme. L'importation d'un peuplement allochtone justifie l'accroissement de la biomasse en profondeur avec une transmission instantanée et locale vers les horizons superficiels au travers des processus verticaux.

Lors de la seconde campagne, alors que la dernière dilution importante des eaux estuariennes par un lâcher de contre-saison remontait à plus d'un mois, d'intenses processus hydrodynamiques se sont développés, dominés par le cycle marégraphique semi-diurne que module le nycthémère et auquel se superpose une logique de circulation singulière, vraisemblablement liée aux interactions du balancement des masses d'eau par la marée et des irrégularités bathymétriques. Les gradients verticaux de densité étaient alors beaucoup plus faibles que dans le cas précédent, et c'est au niveau des horizons intermédiaires que les *irrégularités hydrodynamiques* les plus importantes ont été remarquées, avec des processus subtils intervenant dans une situation de faible hétérogénéité verticale. Le phytoplancton ne se caractérisait plus uniquement par de simples caractéristiques passives, en révélant une réponse nette (et classique) aux sollicitations nycthémérales, mais qui apparaissait toutefois évolutive selon l'origine des algues considérées. Des processus sélectifs divers, non identifiés, ont conduit à la détermination qualitative (génotypique) de l'assemblage unique observé, tandis que l'histoire naturelle à court terme des algues (inféodée à leur origine géographique) paraît conditionner directement leurs caractéristiques pigmentaires (phénotypiques et locales).

L'on observait alors de fortes variations infra-journalières sous contrôle nycthéméral tandis que l'évolution de la biomasse demeurait là encore globalement faible, hormis en fin de suivi sous l'effet d'un enrichissement des eaux estuariennes

profondes consécutivement à une pulsation de l'upwelling côtier. L'influence marine affecte rapidement la majeure partie de l'aval de l'estuaire au travers de transports longitudinaux actifs à longue distance. La mise en place d'une circulation interne, déterminée vraisemblablement par les irrégularités bathymétriques de la région de Saint-Louis provoque un apparent confinement des eaux les plus dessalées dans la partie nord de l'estuaire, tandis que le maintien de caractéristiques taxinomiques et hydroclimatiques relativement homogènes suggère l'existence d'échanges verticaux intenses et fréquents.

Lors de chacune des deux campagnes, il a été constaté un relatif découplage entre les valeurs enregistrées en profondeur par les courantomètres Anderaa (environ 1,5 m du fond), et les valeurs mesurées simultanément à proximité immédiate du fond (moins de 50 cm). En particulier, les valeurs mesurées ont rendu compte dans les deux cas d'une *composante advective forte*, limitée verticalement, avec l'admission à la station de mesure de masses d'eau à forte affinité thalassique. Que ce soit au travers de l'évolution de la teneur en nitrates en janvier, le jour même d'un lâcher important, ou au travers d'une augmentation sensible de la biomasse chlorophyllienne en mai, plus d'un mois après un lâcher, la modification des caractéristiques des eaux profondes fut attribuée à une conséquence directe de *l'enrichissement des eaux marines lors de pulsations de l'upwelling côtier*. Alors que dans le premier cas, le stock de nitrates remis à disposition par la résurgence et importé dans l'estuaire par la marée demeurait peu ou pas consommé, dans le second, l'activité phytoplanctonique à l'aval de l'estuaire paraissait suffisamment intense pour que les sels nutritifs soient rapidement consommés et que l'effet de l'upwelling se traduisent alors par une importation de biomasse vers l'amont de l'estuaire, et non plus par un simple transfert de nutriments.

En deux circonstances très différentes, les masses d'eau estuariennes profondes se sont ainsi vues affectées par une "sollicitation" naturelle, i.e. une poussée d'upwelling, dont l'effet paraît cependant modulé par l'ancienneté d'une "perturbation" anthropique, i.e. un lâcher d'eau douce. Dans les deux cas, les seules observations hydroclimatiques qui échappaient significativement à la tendance ou à la périodicité moyenne des diverses séries considérées apparaissent ainsi tributaires de phénomènes qui se développent à l'"extérieur" du système estuarien⁽¹⁾. Le caractère conventionnel, heuristique et *spécifique* des milieux estuariens en tant que système sis à l'*interface* des milieux continentaux et marins est ici rappelé, avec la mise en exergue des courants résiduels profonds qui assurent en toutes circonstances le renouvellement, voire l'enrichissement, d'une partie des eaux estuariennes (aval).

(1) voir la discussion relative à la définition d'un système estuarien dans la conclusion générale.

Le transfert des propriétés de l'océan vers le milieu estuarien apparaît modulé par la superposition à la variabilité climatique génératrice des poussées d'upwelling d'une variabilité agissant à une fréquence du même ordre de grandeur mais d'origine strictement anthropique. L'effet immédiat de la poussée de la résurgence côtière sur le phytoplancton en mai, ou différé en janvier suggère ainsi une hiérarchisation dans l'impact de ces deux moteurs énergétiques, avec une utilisation "instantanée" du stock de sels nutritifs lorsque la poussée d'upwelling se produit "longtemps" après un lâcher, et une augmentation de la biomasse phytoplanctonique qui paraît concerner alors toute la partie aval de l'estuaire, tandis que le devenir des sels azotés importés dans l'estuaire juste après un lâcher, bien qu'inétudié ici, semble concerner également les régions les plus en amont. L'*adaptabilité* d'un peuplement phytoplanctonique "*durablement*" établi paraît pouvoir justifier sa capacité à utiliser rapidement les sels nutritifs nouveaux importés dans l'estuaire dans le premier cas, tout comme la mise en place de *courants de densité* peut justifier du transfert *rapide* de ces sels nutritifs vers l'amont dans le second. Ces deux hypothèses ne sont naturellement pas incompatibles, la qualité taxinomique et les capacités adaptatives des algues tout comme les caractéristiques hydrologiques des masses d'eau étant directement sensibles à **l'ancienneté du dernier apport d'eau douce** important dans l'estuaire. Ainsi, alors que le rôle majeur de ces *interventions exogènes* (upwelling et lâcher) ne peut évidemment pas être ignoré, les résultats de leur superposition semblent en outre sensibles à la chronologie respective de ces événements, les apports continentaux influant directement sur le devenir des masses d'eau importées dans l'estuaire et, accessoirement, sur l'utilisation des ressources nutritives qu'elles sont susceptibles de transporter. En ce sens, il ne paraît pas exagérément déraisonnable d'imaginer qu'une gestion rationnelle de ces lâchers serait envisageable, avec la définition de périodes plus ou moins propices selon le "rythme" propre imposé à la qualité des eaux côtières par les pulsations de la résurgence.

Enfin, nous avons rappelé que les hypothèses émises par Sancetta et al. (1991) pour justifier du déterminisme d'occurrence des blooms de rhizosoleniacées prévoient, parmi d'autres causes, l'enrichissement *durable* des eaux où ces blooms se forment. En ce sens, il paraît donc utile de mentionner l'aspect potentiellement déterminant de la *durée* des poussées d'upwelling qui par le maintien (évolutif dans le temps) de conditions trophiques plus ou moins favorables semble susceptible d'intervenir également sur la nature taxinomique des peuplements estuariens. Les interactions "upwelling/lâcher" paraissent de ce fait encore singulièrement compliquées, même si dans tous les cas de figure, leur résultante est observée localement au centre géographique de l'estuaire, en mettant en avant le rôle majeur des courants de propagation résiduelle de l'aval vers l'amont du système estuarien.

L'observation typologique et locale de l'évolution à court terme des caractéristiques biologiques de la colonne d'eau *en un point fixe* a montré un net découplage entre les eaux les plus profondes et les horizons superficiels et intermédiaires. Mais alors que les lames d'eau du haut de la colonne d'eau obéissent à une logique d'ordre strictement marégraphique lorsque le dernier lâcher est récent, le système répond à une logique d'ordre plutôt nycthémerale lorsque le lâcher est plus ancien. La succession temporelle (relativement à l'ancienneté du lâcher) d'un contrôle marégraphique puis d'un contrôle nycthémerale traduit ainsi :

- d'une part, l'homogénéisation longitudinale progressive qui tend à amoindrir les différences entre les masses d'eau en oscillation se présentant alternativement à la station de mesure : la variabilité observée est alors sous contrôle *exogène* et déterminée par l'organisation spatiale des peuplements juxtaposés dans l'estuaire,

- et, d'autre part, une tendance progressive à la mise en place d'un contrôle *endogène* de cette variabilité avec le décryptage d'un rythme circadien caractéristique, inexistant ou inapparent du fait des fluctuations liées à l'oscillation de masses d'eau très différentes dans le premier cas. Notons toutefois qu'un suivi du même type en un autre point fixe plus en amont dans l'estuaire aurait peut-être mis en évidence des différences locales entre masses d'eau oscillantes de même ampleur que dans le premier cas traité ici, avec la variabilité nycthémerale alors estompée par la succession périodique de masses d'eau hétérogènes.

Alors qu'en janvier, les variations à court terme de la biomasse rendaient compte de transports actifs entre les masses d'eau, le phytoplancton s'assimilant alors à des particules "passives" circulant du milieu le plus concentré vers le milieu le moins riche (véritable "*diffusion turbulente*"), en mai, les organismes sont clairement "animés" et illustrent - fort classiquement - leurs capacités à s'adapter à un hydroclimat périodique, mais stable.

De manière générale, la superposition des spatialisations écologiques et hydrodynamiques révélée par les campagnes longitudinales, et la mise en exergue des transports résiduels en profondeur vers l'amont lors des campagnes à court terme, nous rappellent que l'étude pertinente des processus de mélange verticaux ne saurait être découplée de l'étude simultanée des processus de transports advectifs longitudinaux (Mackas et al. 1985, Svendsen 1986, LeFèvre 1986, Sournia et al. 1990, Denman 1992).

Comme nous l'avons observé lors de la description des facteurs physiques de l'environnement estuarien durant la saison sèche 1989-1990, l'intervention des divers facteurs physiques se manifeste en particulier par une nette périodicité circadienne, qu'il s'agisse des rythmes atmosphériques (vent ou température) ou marégraphiques. Ces sollicitations, redondantes à courte échelle se traduisent notamment par une variabilité biologique infra-journalière élevée, d'ampleur nettement supérieure à la variabilité globale

décrite à l'occasion des suivis à court terme. Cette dimension temporelle étroite, en proposant une variabilité physique importante (voir Imberger et Patterson 1990, Denman 1992), potentiellement structurante (Paerl 1988) interagit directement avec les caractéristiques géographiques du milieu, en affectant de manière différentielle les diverses régions de l'espace estuarien. Lors de la seconde campagne de suivi à court terme (mai), la mise en place de processus hydrodynamiques complexes et atypiques assimilés à un régime de circulation interne, fut en ce sens reliée aux irrégularités bathymétriques qui se trouvent à proximité de la ville de Saint-Louis. Ces phénomènes ne furent pas évoqués lors de la première campagne (janvier), où la confrontation des eaux continentales et marines engendraient des phénomènes intenses au sein desquels ces processus de circulation interne sont passés inaperçus. Toutefois, si effectivement leur déterminisme est tributaire des interactions courantologiques et physiographiques, il n'est pas de raison pour qu'ils ne se développent pas en permanence, même si leur effet demeure parfois anecdotique. De fait, au même titre que ces "irrégularités" hydrodynamiques sont mises en évidence par l'observation des altérations des pics de salinité (notamment) lors de la campagne Anderaa2 (mai), des altérations de même nature, extrêmement réduites en regard des fluctuations liées à l'alternance des masses d'eau sous l'effet des oscillations de la marée peuvent être décelées également lors d'un réexamen des résultats de la campagne Anderaa1 en janvier (érosion des pics de salinité et de température, notamment), et qui furent interprétées comme tributaires des processus de diffusion turbulente.

L'oscillation des masses d'eau estuarienne, permanente, est entretenue par les marées au travers de la mise en jeu d'une importante énergie. Une partie de celle-ci est toutefois dissipée par frottement sur le fond lors de la propagation de la marée fluviale, ce qui engendre des turbulences plus ou moins intenses, en fonction notamment des caractéristiques bathymétriques du cours d'eau. Ces turbulences perdent leur énergie cinétique en s'opposant aux gradients de densité verticaux, ce qui a pour conséquence d'augmenter la quantité d'énergie potentielle de la colonne d'eau (Dyer 1973). A l'inverse, on peut dire que le degré de stratification de la colonne d'eau est représenté par l'énergie potentielle qui est piégée au sein de la colonne d'eau. L'analyse de l'indice de stratification de Richardson lors de la campagne Anderaa1 a montré que les gradients de densité n'exercent une influence significative sur la stabilité de la colonne d'eau que lorsque les gradients de vitesse verticaux sont atténués. Dans de telles circonstances, sous réserve que les gradients verticaux de salinité soient également faibles, les processus thermiques d'origine atmosphérique pourront jouer un rôle important, susceptible de justifier par exemple l'inégalité semi-diurne observée dans l'évolution périodique de l'indice de Richardson au début de la campagne Anderaa2. Aussi, l'antagonisme entre le pouvoir stabilisateur lié au réchauffement graduel des masses d'eau et le pouvoir déstabilisateur

inféodé à la marée crée-t-il, au gré de la circulation des masses d'eau, des caractéristiques bathymétriques et des fluctuations dans les caractéristiques du signal de marée un *front estuarien* qui sépare les eaux bien mélangées des eaux où le contrôle hydrodynamique est essentiellement atmosphérique. Cas classique, formalisé en milieu côtier par Simpson et Hunter (1974) au travers de l'indice $S = -\log(h/u^3)$, avec h , la profondeur et u , la vitesse du courant. Les auteurs ont défini pour cet indice un seuil au delà duquel les eaux sont plutôt stratifiées, tandis que pour les valeurs les plus faibles, ce sont les processus turbulents qui dominant. Dans l'estuaire barré du fleuve Sénégal, l'existence de courants de marée plus élevés dans les régions de l'aval de Saint-Louis qui sont également les moins profondes⁽¹⁾, s'oppose aux conditions prévalantes en amont où les courants sont sensiblement plus faibles et la profondeur moyenne plus élevée, la zone de transition se situant à l'amont du Pont Faidherbe à Saint-Louis.

L'utilisation d'un indice de ce type, qui intègre spatialement les caractéristiques physiographiques (bathymétrie) et marégraphiques (vitesses du courant) peut conduire à une caractérisation longitudinale des tendances hydrodynamiques (verticales) des masses d'eau. Le rôle structurant du facteur bathymétrique peut-être artificiellement accru par la prise en considération d'un " h^2 ", comme par exemple Millet (1989) l'a fait en définissant des zones contiguës dans l'étang de Thau caractérisées par leurs isovaleurs de (h^2u^2) . Un tel indice met en exergue les potentialités d'échanges entre zones adjacentes, au travers de leur *énergie cinétique* modulée par la profondeur. L'indice de Simpson et Hunter favorisait à l'inverse le terme courantologique, et paraît plus proche d'une *énergie potentielle* que les auteurs définissent en référence à l'énergie nécessaire à déstabiliser la colonne d'eau. Vitesses du courant et bathymétrie se retrouvent encore dans la formulation du nombre de Richardson, où interviennent en outre les gradients verticaux de densité. L'ensemble de ces indices, "homologues" du fait de l'utilisation des mêmes variables d'état, redondants d'une certaine manière en décrivant *localement* et de *manière instantanée* des caractéristiques organisées spatialement (puisque bathymétrie et courantologie sont organisées spatialement dans notre cas relativement à la distance à l'embouchure), sont dotés d'une résilience liée directement à cette organisation spatiale. Millet définissait pour l'étang de Thau des zones où les probabilités d'isovaleurs de (h^2u^2) étaient les mêmes, i.e. des zones où, en moyenne, le statut hydrodynamique de masses d'eau adjacentes (les *mailles* du modèle hydrodynamique utilisé) ne différait pas. De la même manière, dans l'estuaire du fleuve Sénégal, au travers de l'un de ces indices, judicieusement sélectionné, des régions de même probabilité d'occurrence d'isovaleurs sont définissables ; le *choix* de l'indice reposant sur les a priori et/ou les enseignements des divers types de résultats obtenus lors des campagnes spatiales et de suivi local à court terme. Il est ainsi clair que la prise en

(1) En reprenant les profondeurs moyennes équivalentes des mailles déterminées pour la modélisation numérique de la circulation estuarienne (voir Millet 1991 et légende de la figure 4.44), on obtient une profondeur (virtuelle) moyenne de 4,3 m à l'amont de Saint-Louis, et de 3,4 m à l'aval.

compte des gradients verticaux de densité est inévitable lorsque les situations décrites se rapportent à des phases d'intense hétérogénéité tant longitudinale que verticale consécutives à un lâcher récent. A l'inverse, lorsque les champs de densité sont relativement homogènes, la considération d'un indice se référant simplement aux champs de vitesse et à la bathymétrie peut s'avérer suffisant. Le "relativement" impose toutefois implicitement la définition d'un *seuil* de changement d'état : seuil *temporel* dans l'évolution des caractéristiques hydrodynamiques *locales*, mais également seuil *spatial* lorsque l'ensemble de l'estuaire est considéré. A la vue des résultats obtenus lors des campagnes spatiales, il est toutefois très probable que les zonations ainsi obtenues seront redondantes, puisque la spatialisation amont/aval de Saint-Louis paraît dominer l'organisation de l'estuaire, indépendamment de l'ancienneté du lâcher et donc des gradients de densité longitudinaux et verticaux.

De manière générale, la considération de tels indices (de stratification) trouve place de manière déterminante et pertinente dans une description synthétique de l'écosystème estuarien, leur évolution moyenne et leur résilience trahissant les tendances évolutives locales des diverses masses d'eau juxtaposées. La structuration spatiale de l'estuaire barré du fleuve Sénégal, soumise aux fluctuations à plus ou moins haute fréquence qu'imposent les variabilités hydrologiques (lâchers) et climatiques (upwelling), est intimement liée aux caractéristiques physiographiques et courantologiques du système. La structuration spatiale, hydrodynamique et écologique, est organisée en réponse aux multiples combinaisons environnementales que suscite la superposition des divers moteurs énergétiques, structurants et destructurants, qui affecte le système. Le poids relatif de chacun de ces moteurs est évolutif, mais redondant, spatialement, et dépend de la succession temporelle de chacun. L'observation qualitative des six mois d'échantillonnage hebdomadaire, en trois stations caractéristiques (pôle continental, pôle marin, zone de transition), et sur une période où plusieurs de ces combinaisons environnementales se sont succédées et reproduites, permet en ce sens d'approcher la hiérarchisation de ces facteurs physiques et de décrire partiellement leur mode d'intervention sur la structuration du système. L'un des produits attendus est notamment d'approcher la limite des "espaces temporels", en deçà desquels leur pouvoir structurant est intégré indirectement par les caractéristiques des peuplements sélectionnés, dont l'évolution est alors principalement tributaire des interactions ou coactions biologiques, régie par des règles écologiques elles mêmes sélectionnées par le statut hydrodynamique des masses d'eau où les peuplements concernés s'organisent. Une telle approche tend vers une caractérisation de seuils environnementaux au-delà desquels les composantes physiques, toujours globalement structurantes, s'estompent, au profit d'un déterminisme moins mécanique, où les caractéristiques physiologiques individuelles des organismes, dûment sélectionnées, laissent place à des interactions biologiques plus complexes, et, très vraisemblablement

plus diverses. Les diverses combinaisons environnementales organisées spatialement offrent ainsi l'opportunité d'observer in situ le transfert (dans l'espace et/ou dans le temps) de scénarios évolutifs déterminés physiquement d'abord (bottom-up), puis déterminés plus ou moins intensément par les interactions biologiques (top-down), dans l'objectif ultime d'en quantifier la succession.

CONCLUSIONS

Sommaire :

- Description du modèle conceptuel
- De la notion d'estuaire...
- De l'effet du barrage de Diama...
- De l'effet structurant du court terme
- Epilogue

La description des facteurs physiques susceptibles d'influencer notablement le statut hydrodynamique des masses d'eau a révélé leur nette périodicité circadienne. Il se superpose à cette variabilité à haute fréquence redondante à l'échelle de la saison sèche 1989-1990 considérée ici, un spectre de fluctuations à beaucoup plus basse fréquence liées aux lâchers de contre-saison qui perturbent considérablement et de manière récurrente l'environnement estuarien. La succession des phénomènes physiques qui déterminent le devenir des masses d'eau et de leurs hôtes, dans l'espace et dans le temps, répond *ensuite* aux sollicitations régulières du balancement des marées, modulées par l'alternance des phases de vive-eau et de morte-eau, très fortement dépendante du niveau moyen de la mer qui contrôle pour partie la vigueur de l'intrusion marine dans l'estuaire. L'effet du vent dont nous avons décrit la variabilité à court terme (annexe V) contrôle en outre de façon déterminante la dynamique de l'upwelling côtier (voir Roy 1990), dont les effets sont largement perceptibles dans l'estuaire. Enfin, les fluctuations nycthémérales des apports thermiques dont les effets potentiels n'ont été que peu mis en exergue dans l'analyse des campagnes de suivis à court terme, en agissant de manière univoque à l'échelle de l'estuaire tout entier, viennent se superposer aux effets hydrodynamiques locaux, liés à la marée essentiellement, et sont susceptibles en ce sens d'intervenir de façon complémentaire dans la définition - le déterminisme - de la spatialisation hydrodynamique de l'estuaire. Il apparaît cependant clairement que l'ensemble de ces facteurs forçants n'intervient pas de manière identique, en affectant de façon différentielle, dans l'espace comme dans le temps, directement les caractéristiques physiques des masses d'eau (circulation et mélange) ou indirectement les caractéristiques hydroclimatiques et biologiques des masses d'eau (via la salinité des eaux et la qualité et/ou quantité des apports nutritifs sous l'effet des pulsations de la résurgence côtière, par exemple).

Les sources de variabilité physique qui vont influencer (directement ou non) sur la variabilité biologique sont donc multiples et interactives, et elles génèrent un ensemble de *combinaisons* qui confèrent aux conditions hydroclimatiques de l'estuaire un caractère notablement imprévisible : les lâchers sporadiques en déstructurant le milieu et en réinitialisant les processus, les pulsations de l'upwelling en enrichissant les eaux marines qui réensemencent l'estuaire, les phénomènes marégraphiques (et atmosphériques) en organisant dans l'espace et dans le temps la reconquête du milieu estuarien par les organismes planctoniques. Alors que les deux premiers facteurs interviennent directement sur la dynamique temporelle du système, les seconds, du fait de leurs interactions avec les caractéristiques physiographiques du milieu agissent particulièrement au niveau des échelles spatiales : les simulations ACE présentées en conclusion du chapitre IV paraissent de ce point de vue éloquentes.

L'ensemble de ces observations nous a conduit à proposer un schéma conceptuel (fig. C1), certes excessivement simplificateur, partiel mais heuristique, du fonctionnement du

système estuarien. Cette présentation n'a pas de vocation synthétique, qui serait à ce stade prématurée car trop réductrice eu égard aux nombreuses incertitudes ou réelles questions restant en suspens. Elle a toutefois l'avantage de coucher et de superposer sur une même figure les principaux résultats acquis et hypothèses fonctionnelles qui en découlent, notamment au niveau des contraintes structurantes et déstructurantes les plus déterminantes.

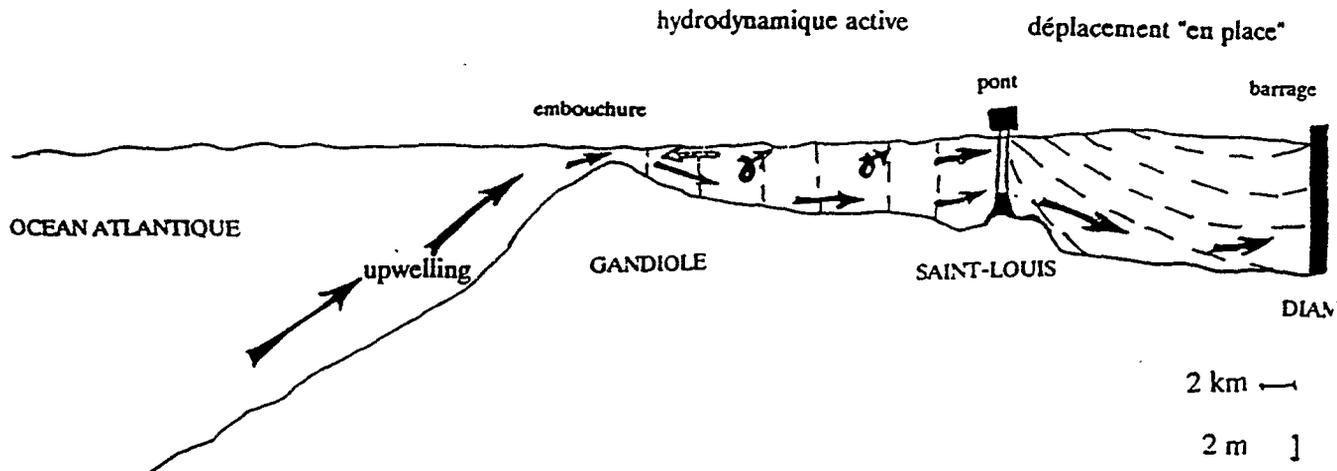


Fig. c1 : Représentation schématique "typique", bidimensionnelle verticale et longitudinale, de l'estuaire du fleuve Sénégal pendant la saison sèche 1989-1990 : l'allure moyenne des isopycnes est figurée (tirets); la circulation "probable" est représentée (flèches).

Ce schéma ne saurait bien entendu être complet : il constitue un "état d'avancement" ou "point des connaissances" qui peut (doit) servir de base aux orientations méthodologiques d'acquisition et/ou de traitement d'informations complémentaires comme celles attendues de l'échantillonnage hebdomadaire. En ce sens, il n'est pour l'heure établi aucun bilan de matière, de sel ou d'eau qui permettrait une quantification du fonctionnement du système. Une inconnue demeure par exemple relativement à la circulation même des masses d'eau puisque nous avons figuré sur ce schéma les importations d'eau marines et continentales dans l'estuaire et la progression résiduelle en profondeur des eaux de l'aval vers l'amont, sans jusqu'à présent avoir mentionné les *exportations* d'eaux estuariennes vers l'océan (flèche en tirets sur le schéma). Lacune de taille, tandis que l'importance (classique) de ces exportations est nettement pressentie, comme le suggèrent Touré et Gningue (1991) lorsqu'ils évoquent la forte productivité des eaux marines côtières proches de l'exutoire du fleuve Sénégal hors de la saison d'activité de l'upwelling. Ces exportations ont en outre été succinctement évoquées pour leur impact sensible sur la salinité des eaux marines côtières durant la crue naturelle du fleuve (Cf. fig. 3.4), à une époque où les artisans-pêcheurs explorent de façon spécifique la frange dessalée peu profonde qui longe le rivage.

Le schéma présenté ici illustre le mode de *circulation positive* le plus couramment rencontré (ou décrit) dans les systèmes estuariens dits *bien mélangés* : exportation d'eaux estuariennes en surface et importation d'eaux marines en profondeur. Il est à noter qu'un tel régime est susceptible en retour de notablement influencer sur la dynamique de l'upwelling côtier, comme l'a mentionné Estrada (1984), en accroissant l'intensité de la résurgence du fait du "pompage" des eaux marines en profondeur au niveau de l'embouchure.

L'estuaire est schématiquement représenté (fig. c1) suivant deux dimensions, longitudinale et verticale, depuis le barrage généralement fermé de Diama jusqu'au milieu marin proche côtier soumis directement à l'influence de la résurgence. Les irrégularités bathymétriques sont exagérément illustrées, et la spatialisation longitudinale de l'estuaire est organisée en référence à la "région de Saint-Louis" représentée ici par le pont Faidherbe et des seuils bathymétriques significatifs. Les isopycnes "moyennes" rendent compte des tendances à la stratification observées durablement dans la partie nord de l'estuaire et du caractère mieux (voire totalement) mélangé des eaux de l'aval (voir fig. 4.1, 4.18 et 4.29). La circulation moyenne ou typique rend compte de la poussée advective d'origine marine qui affecte l'ensemble de la région aval et les eaux stratifiées de l'amont au travers de courants résiduels profonds.

Les pertes par évaporation (non figurées) sont intenses, de l'ordre de 3,4 à 7,3 mm/jour en saison sèche, avec une moyenne annuelle d'environ 2950 mm à l'évaporomètre Piche (Kane 1985), et affectent de façon supposée univoque l'ensemble de l'estuaire. Elles ne sauraient cependant constituer l'unique voie d'exportation des eaux estuariennes : avant barrage, la salinité de surface en fin de saison sèche à Saint-Louis évoluait de manière asymptotique vers une valeur maximale de l'ordre de 40‰, ce qui signifie qu'il existait alors un gradient de salinité longitudinal significatif jusqu'à l'embouchure où, du fait des courants de marée intenses et de la forte énergie qui leur est associée, devait se former un front estuarien susceptible de stimuler une circulation résiduelle nette favorisant l'exportation d'une partie des eaux estuariennes vers l'océan. De telles salinités ne furent plus observées après la mise en eau du barrage de Diama du fait du cortège de crues de contre-saison qui diluent régulièrement les eaux estuariennes en stimulant là encore une logique circulatoire favorable à l'exportation des eaux estuariennes vers l'aval par un courant (net) en surface caractéristique des estuaires où se développent des systèmes frontaux (Cf. fig. 5.20).

On peut toutefois à titre d'exemple rappeler les analyses de Elliott (1976, in Day et al. 1989) qui a quantifié (en terme de fréquence annuelle) les principaux schémas de circulation observés dans le système estuarien du Potomac en Virginie (voir fig. c2) : les cas de figures sont multiples, les généralisations abusives et le plus souvent fortement réductrices.

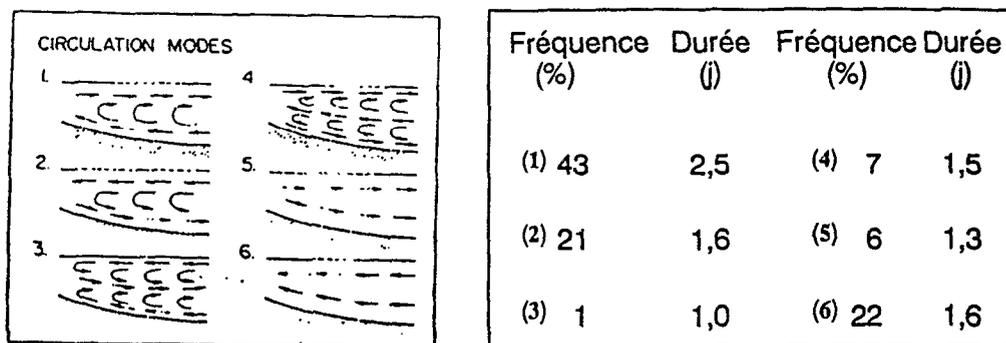


Fig. c2 : Représentation schématique des principaux modes de circulation susceptibles d'être rencontrés dans un estuaire bien mélangé. Le tableau rend compte de la fréquence d'occurrence et de la durée de chacun de ces modes dans l'estuaire du Potomac (tiré de Elliott 1976, in Day et al. 1989).

Dans le cas du devenir de l'estuaire consécutivement à un lâcher, la mise en place d'une logique frontale puis sa progressive érosion constituent la base d'un scénario logique, probable, et vraisemblablement dominant. Les observations réalisées lors de la campagne à court terme Anderaa 2 (mai 1990) nous ont toutefois enseigné que lorsque l'estuaire tend à être homogène (gradients verticaux et longitudinaux de salinité peu marqués), des logiques circulatoires nouvelles et d'une pérennité difficile à estimer se mettent en place : c'est le sens de la flèche grasse positionnée à l'aval du pont, en surface, et orientée vers l'amont. En tout état de cause, sur ce schéma heuristique, c'est plus la verticalité des isopycnes avec une logique de brassage à l'aval, et leur horizontalité avec une propagation résiduelle profonde et un déplacement "en place" des eaux stratifiées à l'amont qui nous paraissent représentatifs des circonstances hydroclimatiques rencontrées dans l'estuaire lors de cette étude : schéma représentatif de la logique redondante qui se met en place plus ou moins durablement en écho à chacun des lâchers de contre-saison.

DESCRIPTION DU "MODELE" CONCEPTUEL

L'espace, organisé autour de trois ECOTONES (le barrage, l'embouchure, et la zone de transition de la région de Saint-Louis) est décrit en référence aux deux dimensions longitudinales et verticales.

Trois principales SOURCES D'IRREGULARITES sont appréhendées, qui déterminent l'organisation et l'évolution des règles hydrodynamiques ET écologiques :

- la *bathymétrie*, dont la structure transcende la durée de la saison sèche étudiée ici : d'origine *géologique*, et considérée non évolutive dans le temps.

- la *marégraphie*, complexe mais *périodique*, évolutive dans l'espace estuarien, caractérisée par son spectre de fluctuations (semi-mensuelle, semi-diurne) et dont les effets

sont soumis aux variations (aléatoires?) du niveau moyen de l'océan ; vecteur d'énergie et ad-vecteur des eaux marines dans l'estuaire (qu'elles aient été enrichies ou non par une pulsation de l'upwelling) ; signal "naturel", fluctuant, mais modélisable (voir Millet 1991). C'est la principale force structurante des processus estuariens identifiés et décrits ici.

- l'*hydrologie*, que nous définissons comme *anthropique* (lâchers de contre-saison) et *stochastique* dans le sens où, pour les organismes estuariens, et souvent aussi pour leurs observateurs, son régime est particulièrement imprévisible. Responsable de la dilution récurrente des eaux estuariennes, destructurante, perturbatrice des processus hydrodynamiques et écologiques successifs (dans l'espace et dans le temps) qui déterminent l'organisation et le fonctionnement de l'estuaire. Suivant l'importance ou l'intensité des lâchers (leur volume), et leur fréquence, les eaux dessalées affecteront plus ou moins durablement une zone plus ou moins vaste de l'estuaire. En terme d'hydrodynamique, c'est cependant l'ensemble de l'estuaire qui sera concerné, au travers des modifications complexes du régime de circulation des masses d'eau.

La superposition de ces diverses sources d'irrégularités dans l'espace estuarien conduit à reconnaître un certain nombre de **VARIABLES** majeures ou **DESCRIPTEURS** de l'environnement : l'interprétation des fluctuations environnementales du système estuarien passera par la prise en compte des plus pertinents, des plus synoptiques, de ces descripteurs... en gardant en mémoire toutefois leur forte dépendance aux caractéristiques physiographiques du système (distance à l'embouchure, profondeur) dont le rôle fut illustré lors de la conclusion du chapitre IV et l'importance rappelée en fin du chapitre V.

- La *salinité*, qui est évidemment l'un des descripteurs du milieu les plus importants car l'un des plus sensible du fait de son origine unique, et dont les variations peuvent avoir trois origines principales : l'apport marin, les apports continentaux et l'évaporation. La salinité peut également varier localement sous l'effet des modifications de la circulation estuarienne qui accompagnent par exemple les fluctuations du niveau moyen en entraînant la vidange de certaines zones latérales ou tributaires dans le lit mineur. Hayward et al. (1982) décrivent une telle situation dans la baie de Chesapeake, avec une nette modification du régime de circulation lors du dépassement d'un seuil de niveau du plan d'eau, qui provoque alors l'advection atypique de masses d'eau plus salée que la normale en certaines zones à l'amont de la baie.

En ne retenant que les trois sources de variations de la salinité évoquées précédemment, il apparaît que les fluctuations observées ne rendent pas compte des mêmes échelles (temporelles) de variabilité suivant la localité considérée. A Gandiole, dans une moindre mesure à Saint-Louis, la chronique journalière d'évolution de la salinité durant la saison sèche 1989-1990 rend compte principalement de la progressive salinisation de

l'estuaire, même si des dessalures récurrentes viennent sporadiquement altérer la régularité du signal (fig. 3.4). En ce sens, la salinité est là un descripteur de la *variabilité saisonnière* des caractéristiques hydroclimatiques durant un inter-crue.

A l'inverse, à Diama, chaque lâcher se mesure d'abord par une salinité de surface nulle au moment de l'advection des eaux continentales douces, suivie ensuite d'une phase de re-concentration plus ou moins rapide suivant la salinité moyenne de l'estuaire avant la crue artificielle. Cette variable, considérée localement à Diama, rend compte alors au jour le jour de l'ancienneté de la dernière perturbation en intégrant le facteur saisonnalité au travers de la vitesse de re-concentration.

Les variations de la salinité de surface à Diama décrivent donc le régime de fluctuations à moyenne fréquence qui se superpose à la variabilité saisonnière telle que la décrit la salinité de surface enregistrée à Gandiole.

Remarques triviales, certes, mais qui conduisent à deux considérations importantes pour l'écologie estuarienne de l'après barrage :

- les effets d'une perturbation sont mesurés en références à son ancienneté,
- il existe une modulation saisonnière qui a trait à l'histoire à plus long terme de l'environnement estuarien.

La nécessaire hiérarchisation des descripteurs du milieu est implicite, sous réserve de définir des variables ou descripteurs de l'environnement pertinents et qui rendent compte avec fidélité de ces divers éléments. En outre, ces remarques illustrent bien le caractère fallacieux de la salinité en tant que variable d'état : localement et instantanément, ses valeurs sont intimement liées aux salinités simultanément observées en d'autres points de l'estuaire (verticalement et horizontalement), et précédemment mesurées à diverses échelles de temps. Variable "dynamique", fluctuante dans l'espace et dans le temps, la salinité n'est utilisable comme descripteur global et synoptique de l'environnement qu'au travers de ses gradients spatio-temporels (Cf. Simpson et al. 1990). Remarque une fois encore classique qui indique que tout autant que l'état d'une masse d'eau, la salinité est représentative également de son histoire récente (Estrada 1984), a fortiori en milieu estuarien ou proche côtier où les confrontations océan-continent sont permanentes.

De ce point de vue, et même si la salinité ne saurait intervenir comme variable explicative des phénomènes écologiques étudiés (liens de covariations plus que de causalité), il est important d'insister sur l'intérêt majeur du suivi durable et à haute fréquence (tous les jours) des paramètres hydrologiques simples que sont la salinité et dans une moindre mesure (du fait des influences multiples qui contrôlent ses variations) de la

température. Variables élémentaires, d'acquisition simple et peu coûteuse, descripteurs fidèles des variations environnementales les plus subtiles au travers de leurs chroniques temporelles, la salinité (et la température) permettent l'observation voire la description de la trame hydrologique qui sert de base à l'interprétation des chroniques historiques de l'estuaire. De manière générale dans les milieux côtiers (complexes, variables, instables), la constitution de chroniques régulières, locales mais longues, compense d'une certaine manière l'absence de regard synoptique sur le milieu (Cf. les remarques de Herbland 1991), que seules des techniques sophistiquées (télédétection) ou lourdes et coûteuses (échantillonnage spatial) permettent d'acquérir.

La constitution routinière de séries hydrologiques, complétées si possible d'un suivi biologique même simple et à plus basse fréquence, nous apparaît comme une impérieuse nécessité pour l'analyse du fonctionnement et de l'évolution des systèmes côtiers. Les enseignements et interprétations subtiles proposées par Oudot et Roy (1991), Roy et Oudot (1991) et Roy (1991) justifient de façon convaincante cette recommandation...

- Les *champs de densité* constituent à l'échelle de l'estuaire considéré dans son ensemble une réponse macroscopique aux sollicitations ou aux contraintes imposées par les diverses sources d'irrégularité précédemment évoquées. L'analyse spatiale en trois situations typologiques relativement à l'ancienneté du dernier lâcher a en outre montré qu'à l'"*hétérogénéité physique est étroitement associée une hétérogénéité biologique*".

La structuration des champs de densité, ainsi que leur évolution, intègrent les interactions physiques diverses et définissent localement le statut hydrodynamique des masses d'eau. Leur caractérisation, longitudinalement dans l'espace estuarien et localement au travers de la *stratification* de la colonne d'eau, est de fait un indicateur essentiel de la zonation physique ET écologique du système. Comme nous l'évoquions dans le chapitre II, l'importance de la stabilité verticale des masses d'eau est reconnue de longue date : paradigme classique pour lequel le statut écologique d'une colonne d'eau est déduit d'une combinaison des apports trophiques par le fond et des apports énergétiques par la surface : le contrôle est strictement physique et lié à l'antagonisme des effets stratificateurs et de la diffusion verticale turbulente (voir une présentation didactique dans Grahame 1987).

Le cas le plus classique en zone côtière, le mieux étudié et surtout le mieux formalisé, considère les effets opposés du réchauffement d'origine atmosphérique (stratifiant) et du mélange par les courants de marée (destratifiant). La formulation est rendue possible et simple car les effets thermiques agissent de façon *uniforme* sur toute la surface du plan d'eau considéré. En milieu estuarien, cependant, le principal vecteur de stratification est lié à l'apport d'eau douce, apport *latéral* avec dans ce cas une répartition

longitudinale liée au système de courant qui est lui même partiellement déterminé par les gradients de densité horizontaux... Il n'est ainsi généralement pas possible de décrire localement et simplement les effets antagonistes divers qui agissent sur la stratification de la colonne d'eau en ne considérant que les apports continentaux globaux. Bowman et Esaias (1981) ont proposé une solution dans une situation où la répartition des champs de densité était relativement uniforme, en considérant que le pouvoir stratificateur local peut être représenté par une grandeur décrite à partir de l'apport global rapporté à la surface de la région stratifiée. Selon Simpson et al. (1990), cette solution n'est toutefois que peu satisfaisante dans le sens où la surface considérée est elle-même fonction de l'apport global (surface d'autant plus importante que l'apport est conséquent) et du mélange, et que cette surface est donc plus un résultat qu'un paramètre d'entrée du modèle. De fait, il n'existe pas de modèle fonctionnel *simple* qui permette de prédire la formation et l'évolution de la stratification dans les zones soumises simultanément à la marée et à des apports continentaux importants (Simpson et al 1990) : selon ces mêmes auteurs, indépendamment des apports thermiques et du vent, le moteur de la stratification (de la destratification) est lié de façon complexe aux gradients verticaux ET longitudinaux qu'impose l'apport d'eau douce.

L'espace est organisé en référence à une zone de *front*, dont la genèse requière un mélange intense, puis dont la position varie chaque jour en raison de l'évolution des gradients de densité longitudinaux et de la répartition horizontale des gradients verticaux, des phénomènes advectifs tributaires du cycle de marée qui tendent à induire sa progression et des migrations semi-mensuelles liées à la périodicité des variations d'amplitude et donc des champs de vitesse. A plus court terme, les pulsations semi-diurnes contrôlent les mobilisations longitudinales du front ainsi que les fenêtres temporelles durant lesquelles des périodes de mélange actifs et intenses se développent (voir Simpson et al. 1990), tandis qu'à plus long terme l'évolution saisonnière des apports thermiques d'une part, des caractéristiques hydrologiques des eaux océaniques d'autre part sont susceptibles d'influer sensiblement sur la migration des zones de front.

Dans l'estuaire du fleuve Sénégal, consécutivement à un apport et sous réserve d'un nouvel apport continental qui relance tout le processus, la dilution progressive des eaux les plus dessalées, confinées plutôt en surface et essentiellement en amont, s'accompagne d'une uniformisation des champs de densité longitudinaux. La logique hydrodynamique tend alors à rejoindre celle formalisée par Simpson et Hunter (1974), avec un gradient longitudinal et vertical de plus en plus dépendant des paramètres courantométriques et de leur spatialisation. Comme nous le suggérons à la fin du chapitre V, il est donc clair que la représentation locale du régime hydrodynamique au travers d'un *indice synthétique* doit nécessairement faire intervenir les deux paramètres clés que sont les gradients de densité

verticaux et les caractéristiques courantologiques locales de la colonne d'eau. Le *nombre de Richardson* intègre ces deux composantes, avec un poids évolutif pour chacun selon l'ancienneté du dernier lâcher comme nous l'avons décrit lors de l'examen des résultats des campagnes à court terme. Cet indice est toutefois extrêmement tributaire des fluctuations périodiques des gradients de vitesse verticaux, et ne saurait donc rendre compte avec pertinence des caractéristiques hydrodynamiques à long terme qui paraissent déterminer la zonation longitudinale redondante de l'estuaire telle que nous l'avons décrite lors de l'examen des campagnes spatiales.

L'organisation des champs de densité est elle même fortement dépendante de l'organisation spatiale des caractéristiques courantologiques, et une analyse statistique des propriétés mécaniques des masses d'eau paraît souhaitable sur la base des résultats du modèle bidimensionnel numérique de propagation la marée (Millet 1991). En diverses situations relativement à l'ancienneté du dernier lâcher, et donc relativement à une configuration typique des champs de densité, une étude combinée des facteurs cinétiques (h^2v^2) et statiques (h/u^3) paraît utile pour détailler, en reserrant l'échelle spatiale retenue pour le maillage du modèle (2 km actuellement), les seuils morphologiques et/ou hydrologiques qui semblent responsables de la zonation durable et nette du système estuarien.

L'organisation longitudinale de l'estuaire du fleuve Sénégal, abondamment décrite lors du chapitre IV, est illustrée ici (fig. c3) par la simulation d'un cas typologique de remontée saline dans l'estuaire du fleuve Sénégal consécutivement à une forte dilution du système.

La zonation longitudinale immédiatement consécutive à un lâcher est nettement mise en évidence. A l'aval de Saint-Louis, la propagation saline rapide, i.e. l'influence marine déterminante, confère au système une homogénéité verticale et longitudinale importante qui illustre l'intensité des mélanges qui s'y sont développés durant les cinq jours de simulation. A l'amont, les isovaleurs de salinité demeurent à l'inverse remarquablement verticales, avec la mise en place d'une zone de front intense marquée par la transition longitudinale entre les salinité 10 et 25, tandis que la position des isohalines inférieures à 10 n'a quasiment pas évolué après 5 jours. Cette simulation illustre donc bien la mobilisation "en place" des masses d'eau de l'amont qui ne se prêtent que faiblement au mélange.

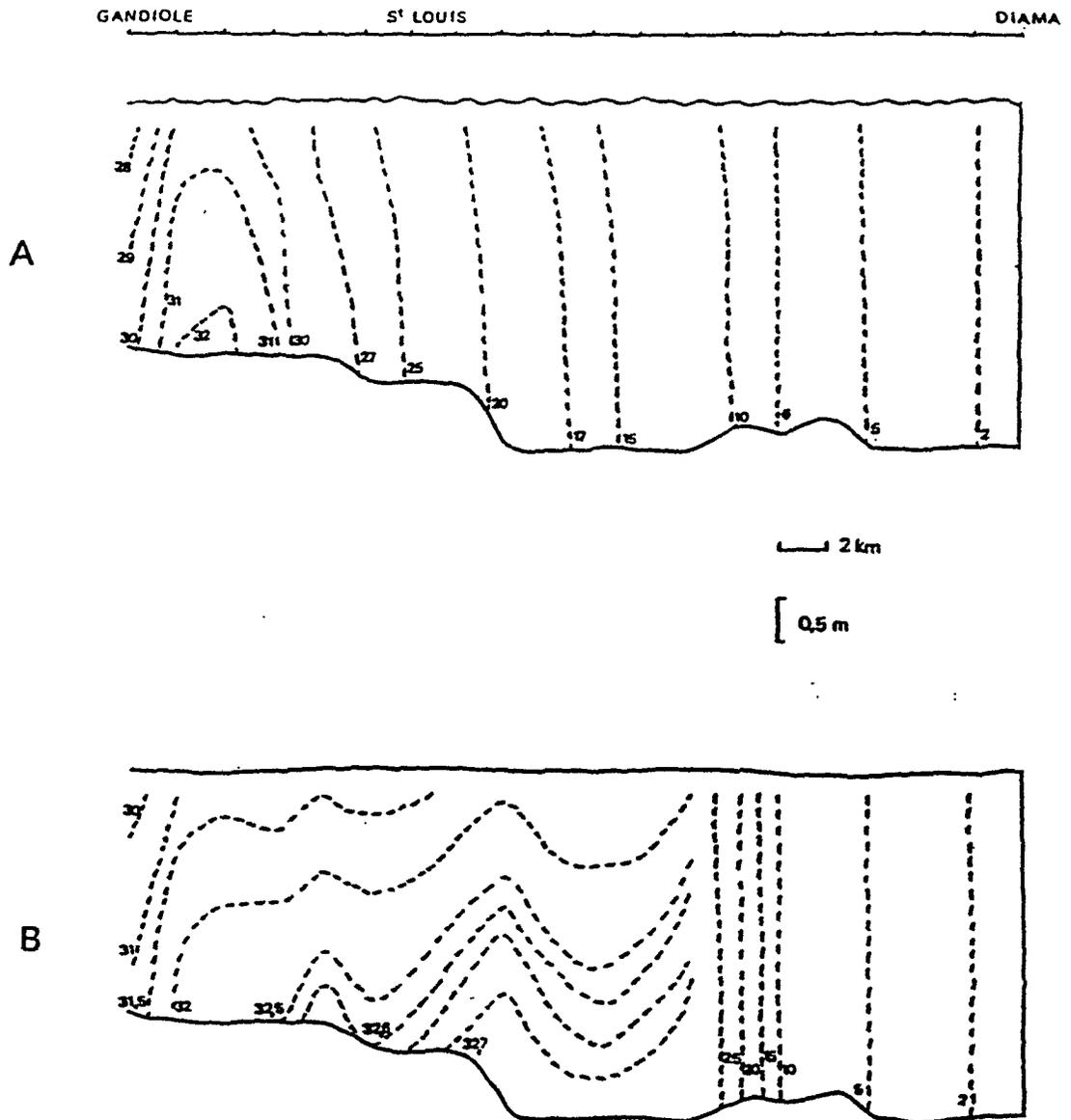


Fig c3 : Cas typologique de remontée saline dans l'estuaire du fleuve Sénégal suivant le modèle numérique bidimensionnel vertical mis au point par B. Millet (1991). Deux situation de jusant sont représentées, en A : 7 heures après le début de la simulation, et en B : 119 heures (5 jours) plus tard. Les graduations horizontales correspondent à chacune des mailles du modèle ; une interpolation linéaire a été pratiquée longitudinalement entre mailles mitoyennes (2 km) et verticalement entre profondeurs successives (1 m) d'une même maille pour la détermination, puis le tracé, des isolignes de salinité. Les conditions initiales correspondent à un lâcher d'eau douce nul et à un vent nul, tandis que le signal d'entrée est celui de la marée observée dans l'estuaire du 8/02/1990 (20^h) au 11/02/1990 (20^h). La répartition initiale des champs de salinité est arbitraire.

Les informations recueillies in situ dans de telles circonstances nous ont toutefois enseigné que la répartition des champs de salinité n'est pas aussi caricaturale que le choix (arbitraire) effectué pour les salinités initiales ne pourrait le laisser supposer (fig. c3a). Les profils longitudinaux (Cf. chap. IV) ont en effet révélé dans la partie nord de l'estuaire une nette et durable *superposition* des masses d'eau dès l'advection des eaux douces (fig. 4.1), ce qui trahit notamment la mise en place des courants de densité. L'existence d'une stratification (observée) pour les eaux confinées en amont impose qu'un travail mécanique sensiblement plus intense qu'en aval soit dissipé pour que les masses d'eau s'homogénéisent, ce dont la simulation ne rend pas compte du fait de la prise en compte de gradients de salinités initiaux arbitraires. Il est très vraisemblable que l'introduction de conditions initiales plus réalistes permettra de décrire et de quantifier ces phénomènes dont l'importance a largement été documentée lors des campagnes à court terme.

La zone de front située à l'amont de Saint-Louis matérialise une *écotone* où se libère l'énergie cinétique accumulée à plus large échelle lors de la confrontation des masses d'eau d'origines différentes (Mackas et al. 1985). La persistance d'une zone de front dans l'estuaire est toutefois (très) supérieure au temps de résidence du front en un point fixe de l'estuaire (Cf. supra). En ce sens, l'observation typologique d'une telle situation en un point fixe (lors des campagnes à court terme) nous a amené à la description et à la compréhension des processus locaux se développant à court terme, mais dont la pérennité est tributaire du maintien durable d'une situation de front, éventuellement en d'autres sites de l'estuaire (c'est ce que nous évoquons lors de la description des résultats de la seconde campagne Anderaa2, durant laquelle nous avons observé une progression nette de l'ensemble des masses d'eau vers l'amont, avec la migration de la zone de contact et le confinement des eaux les plus dessalées dans la partie nord de l'estuaire).

Nous admettons que les processus physiques et phénomènes écologiques observés localement sont transposables dans l'espace estuarien, leur déterminisme étant tributaire des gradients de densité horizontaux. L'hétérogénéité physique horizontale, qui s'accompagne d'une hétérogénéité physique verticale plus ou moins marquée selon que l'on se trouve plus ou moins loin de l'embouchure va conditionner en effet très fortement la logique de circulation prévalante dans l'estuaire : les gradients de densité longitudinaux déterminent en particulier les gradients de pression longitudinaux qui contrôlent activement les dynamiques advectives (voir Hayward et al. 1982, Day et al. 1989, Simpson et al. 1990).

De fait, tandis que les gradients verticaux de densité qui matérialisent la stratification des colonnes d'eau sont responsables de la dynamique (à court terme généralement) de mélange (ou de non-mélange) des masses d'eau, les gradients longitudinaux jouent un rôle essentiel dans la genèse et l'entretien des processus physiques, et, conséquemment, dans

le déterminisme des phénomènes écologiques. Ces gradients longitudinaux constituent de manière plus générale la base d'interprétation de la variabilité biologique spatiale dans de nombreux systèmes frontaux, comme Sournia et al. (1990) le rappelait à propos du front (marin) liguro-provençal où l'hétérogénéité spatiale de la biomasse phytoplanctonique se justifie par une convergence dans le gradient horizontal de densité. Dans le cas de l'estuaire du fleuve Sénégal, l'existence et le devenir de ces gradients longitudinaux, tributaires des lâchers et de leur ancienneté, va contrôler d'une part, la propagation des eaux marines vers l'amont de l'estuaire au travers des courants de densité et d'autre part, les échanges intenses qui se développent au niveau du front lors de périodes de cisaillement actifs (Cf. fig. 5.56 et 5.57). Par cette voie, les gradients longitudinaux sont donc directement responsables du transport de sel et du réensemencement des eaux de l'aval à partir des eaux estuariennes thalassiques.

Leur prise en compte dans une description temporelle synoptique paraît dès lors incontournable : leur évolution dans le temps renseigne sur l'ancienneté du lâcher d'une part, et, d'autre part, sur la vigueur des transports advectifs qui leur sont associés : une typologie de circulation est réalisable sur la base de l'existence ou non d'un front estuarien, et, passée son érosion, sur le schéma de circulation qui se met en place ensuite. Cette analyse doit venir en complément de l'approche statistique des gradients verticaux locaux au travers de l'étude d'indice de stratification synthétiques. La confrontation de la succession des types de gradients longitudinaux (à l'échelle de l'estuaire) et des gradients verticaux locaux doit en outre autoriser une approche globale, dans le temps en divers points de l'estuaire et dans l'espace pour une situation type donnée. En ce sens, l'intérêt du modèle numérique de propagation de la marée et de dispersion du sel réalisé par B. Millet est évident, qui permet au travers de simulations successives suivant des conditions initiales évolutives (relativement aux gradients de salinité initiaux) d'appréhender les schémas circulatoires les plus probables, leur durée et leur succession. La répétition des simulations rend alors possible une approche des interactions entre les profils horizontaux à l'échelle de l'estuaire considéré dans son ensemble et les gradients verticaux locaux, avec, comme produit attendu, l'étude de la sensibilité des gradients verticaux (de la stratification) en divers points juxtaposés dans l'estuaire relativement à l'hétérogénéité du système : la spatialisation des gradients verticaux est-elle systématique et suivant quel lien de dépendance au gradient longitudinal? Existe-t-il un lien entre l'étendue des zones dites bien mélangées versus les zones stratifiées selon l'évolution des gradients longitudinaux? Le confinement des eaux de l'amont est-il tributaire ou non des gradients longitudinaux? Quelle est la durée de l'ensemble des divers phénomènes observés? Et, finalement, quelle est la sensibilité de ces phénomènes à la fréquence (à l'intensité) des lâchers?

Il paraît clair en tout cas que pour une vision synthétique de l'écosystème estuarien, la prise en compte simultanée des gradients longitudinaux (représentatifs des processus advectifs) et des gradients verticaux (représentatifs de la stratification et des processus de diffusion turbulente) est indispensable. L'indice de Richardson ne peut donner que des informations locales ; le gradient longitudinal doit permettre d'envisager l'extension des zones contiguës caractérisées par un statut hydrodynamique voisin : les seuils spatiaux doivent ressortir des stimulations (comme ici, même si le gradient longitudinal initial est fantaisiste - c'est dire la puissance structurante des facteurs physiographiques) ; les seuils temporels également, en mettant en évidence les changements de logique consécutivement à l'évolution du système en réponse à un lâcher.

DE LA NOTION D'ESTUAIRE ..

Les contraintes géopolitiques et les opportunités scientifiques, comme rappelées au chapitre II, nous ont amené à nous focaliser sur la partie désormais estuarienne de la Basse Vallée du fleuve Sénégal. L'adoption d'une problématique scientifique s'est donc faite en corollaire à la définition pragmatique, mais a priori, d'un champ d'investigation aux limites précises. A l'amont de l'estuaire, le barrage anti-sel de Diama formalise physiquement l'une de ces limites (tant que les vannes du barrage restent fermées), à l'aval, l'étranglement du cordon dunaire correspondant à l'embouchure définit spontanément l'autre limite, tandis que nous faisons le choix de focaliser nos observations sur les plans longitudinaux et verticaux. L'étude des interactions qui se développent au sein de cette unité "fonctionnelle" entre les peuplements phytoplanctoniques et l'hydrosystème nous a conduit naturellement à considérer cet ensemble géographique et les processus qui l'animent comme un écosystème : définition pragmatique, localisée spatialement et ciblée conceptuellement.

Classiquement, un estuaire se définit comme "une masse d'eau semi-fermée en connection libre avec l'océan, et au sein de laquelle l'eau de mer est significativement diluée par l'eau douce du bassin versant" (Pritchard 1967). Ainsi, trois caractéristiques distinguent les estuaires des autres systèmes aquatiques, qui correspondent à trois concepts liés à leur fonctionnement : un estuaire est un milieu côtier mais dont l'ouverture est limitée vers la mer, la connection est toutefois suffisante pour que les échanges soient permanents et que prenne place la confrontation des eaux marines et continentales.

Sur la base de cette définition (la plus classique), il est très clair que la morphologie et les relations hydrauliques, qui déterminent la spécificité des systèmes estuariens, constitueront également la clé d'étude de leur fonctionnement. De ce point de vue, des

estuaires positifs et négatifs (inverses) ont été reconnus (voir Schubel et Pritchard 1990) ; récemment, des estuaires neutres (Dyer 1990) et lacustres (Odum 1990) ont de plus été identifiés... Ce sont toujours des zones de mélange, d'accumulation, aux gradients de densité élevés : milieux complexes, souvent instables, multidimensionnels, où les dimensions spatiales s'enchevêtrent... milieux ouverts à leur interface marine et que l'on définit comme des masses d'eau semi-fermées.

Nous rejoindrons cependant Day et al. (1989) qui proposent une extension du domaine estuarien au milieu proche côtier qui est en connection directe avec la zone estuarienne continentale : l'importance cruciale de l'enrichissement des eaux marines par l'upwelling, puis de leur advection jusqu'au pied du barrage de Diama justifiant pleinement cette extension. Il existe clairement un continuum physique et biologique qui décrit le passage plus ou moins net entre les eaux confinées à l'extrême amont (où l'influence continentale demeure durablement) et les eaux typiquement marines qui n'interviennent plus, et, en retour, ne sont pas influencées par les processus estuariens. L'extension proposée rejoint donc directement la définition de Pritchard à ceci près que le système considéré ne doit plus être défini comme un système semi-fermé, mais à l'inverse comme un système semi-ouvert...

De manière plus générale, les classifications morpho-physio-graphiques semblent perdre de leur intérêt dès lors que l'objet d'étude n'est plus le milieu *sensu stricto*, mais la nature des relations complexes qui lient les organismes planctoniques au milieu turbulent qui les transporte. Les critères de classification des estuaires énoncés précédemment font explicitement référence au fonctionnement hydrologique et surtout à la nature des processus hydrodynamiques qui se développent dans ces milieux. Il est pourtant clair qu'au delà des caractéristiques géologiques qui identifient les systèmes estuariens, les phénomènes écologiques et processus physiques que l'on peut identifier sont redondants à ceux observés de manière plus générale dans les systèmes côtiers ; la problématique d'étude des milieux lagunaires ou des upwellings côtiers diffèrent peu de celles adoptées pour l'étude du domaine estuarien. Les processus structurants et destructurants sont les mêmes, certains d'avantage privilégiés que d'autres suivant les milieux considérés.

Dans le même sens, l'étude d'environnement entreprise à l'échelle de l'estuaire considéré dans sa globalité imposait de prendre en compte des grandeurs mesurables (variables à expliquer) réellement représentatives du fonctionnement du système. Nous avons rappelé au chapitre II que, conjonctuellement, notre effort a porté sur les peuplements phytoplanctoniques caractérisés par leur biomasse et la description d'assemblages taxinomiques. Notre approche s'est en outre affinée à l'issue de la phase de pré-échantillonnage qui a révélé la forte hétérogénéité tant spatiale que temporelle du

système, hétérogénéité principalement inféodée aux fréquentes perturbations qu'imposent les crues artificielles. Les variations du principal descripteur retenu, i.e. la biomasse, rendent compte, à cette échelle de résolution, de l'évolution d'une communauté phyto-planctonique en réponse aux influences complexes de l'advection par les courants, de la diffusion par turbulence et des interactions biologiques. Pour une formalisation poussée, elle peut être éventuellement décrite à l'aide d'une équation différentielle partielle, dite "équation de dispersion active" (Nihoul 1975), où les paramètres biologiques varient spatialement (taux de croissance, de mortalité, de prédation...), offrant ainsi une possibilité à l'environnement physique de structurer l'organisation spatiale de ce peuplement. Une telle représentation transcende bien évidemment la nature du milieu étudié, et, dans les milieux instables, il est clair que les variations d'un descripteur global comme la biomasse (propriété émergente du maillon trophique étudié) va effectivement guider l'interprétation des fluctuations de l'écosystème dans son ensemble.

De l'effet du barrage de Diama...

Le titre de ce mémoire fait explicitement référence au barrage anti-sel de Diama : cette étude fut initiée en raison même de son édification, dans l'objectif d'en appréhender les impacts sur le fonctionnement de l'estuaire. Les données relatives aux conditions environnementales prévalantes avant-barrage sont cependant relativement maigres, hormis les chroniques hydrologiques (voir chapitre III), et les effets *sensu stricto* de l'édification du barrage sont d'ordre plutôt spéculatif...

De manière générale toutefois, l'édification d'un barrage dans une vallée estuarienne s'accompagne en premier lieu de la modification des caractéristiques du signal de marée, et notamment de ses variations d'amplitude, entraînant un changement dans la vitesse des courants et donc dans la quantité d'énergie disponible pour les mélanges (Campbell et Wroblewski 1986). Comme cette énergie est proportionnelle au cube de la vitesse moyenne du courant, même une très faible modification sera susceptible d'avoir potentiellement de profondes répercussions sur le système.

Cet impact direct, physique (lié uniquement à l'existence d'un obstacle dans le cours principal du fleuve) suscite quelques remarques importantes :

- d'une part, les modifications hydrodynamiques et leurs impacts sur la productivité des eaux sont fortement modulés par les effets bathymétriques, au travers notamment de l'influence respective des stimulations hydrologiques actives liées à la marée (et au vent le cas échéant) et des effets atmosphériques. Point largement évoqués tout au long de ce mémoire.

- d'autre part, les impacts les plus notoires que l'on est susceptibles d'attendre d'une telle modification physiographique sont du même ordre de grandeur que les impacts liés aux modifications naturelles, et tout aussi imprévisibles, du régime climatique (Campbell et Wroblewski 1986). Dans l'estuaire du fleuve Sénégal, nous l'avons vu, la circulation estuarienne se trouve désormais principalement contrôlée par la marée et modulée par les lâchers à partir de Diama. Il est donc clair que toute modification durable du signal de marée à l'entrée de l'estuaire pourra avoir des effets profonds sur la dynamique active de l'estuaire. En particulier, les mouvements *eustatiques* (liés ou non à l'effet de serre), en jouant directement sur l'amplitude des marées au travers des volumes mis en jeu, sont susceptibles d'altérer l'ensemble des processus estuariens de façon tout aussi importante qu'on le soupçonne à propos de l'édification du barrage de Diama .

L'évolution des caractéristiques dynamiques de la marée peut aussi résulter des modifications possibles de la position de l'embouchure, déjà naturellement évolutive (Gac et al. 1990), et dont les remaniements sont désormais tributaires en outre des apports continentaux piégés à Diama et de la construction du port de Nouakchott au travers de la modification de la circulation des eaux marines côtières et des transports qui leur sont associés (COMARAF 1991).

Par ailleurs, nous avons considéré tout au long de cette étude que la bathymétrie du lit mineur est "d'origine géologique", et qu'elle n'est donc pas sujette à évolution. Les *nouvelles* conditions hydrologiques en modifiant les caractéristiques du transport solide, liés aux aménagements potentiels du lit mineur de l'estuaire destinés à améliorer sa navigabilité (surcreusement et/ou dragage du chenal notamment, M. Loom, comm. pers.) sont susceptibles d'influer très sensiblement sur le régime de propagation de la marée, globalement sur la circulation et le mélange des masses d'eau, et, a fortiori, sur la dynamique écologique de l'estuaire.

De l'effet structurant du court terme...

L'étude du couplage entre le comportement des peuplements phytoplanctoniques et les variations des conditions de l'environnement physique estuarien s'est articulée autour de la confrontation, à diverses échelles temporelles et suivant diverses résolutions spatiales, des fluctuations de la biomasse phytoplanctonique aux variations synchrones de la circulation des eaux estuariennes et des échanges entre les eaux marines et continentales. Du point de vue physique, l'accent est mis sur la reconnaissance (et dans une moindre mesure, la quantification) des différents types de processus physiques : advection

longitudinale, diffusion turbulente et advection verticales, et des phénomènes biologiques (succession autochtone et séquences spécifiques allochtones) impliquées dans le nouveau fonctionnement de l'estuaire.

Les campagnes à court terme nous ont toutefois enseigné que les interactions les plus significatives "physique/biologique" ne se produisent que dans une fraction limitée de l'espace de résolution : certaines dimensions spatiales et temporelles paraissent ainsi privilégiées (cf Herbland 1991), mais avec un impact qui affecte globalement l'ensemble du système.

Ces fenêtres environnementales ont par exemple été illustrées dans des milieux lotiques pérennes ou temporaires en considérant directement (Statzner et al. 1992), ou implicitement (Grimm 1992) l'organisation longitudinale du cours d'eau suivant son statut hydrodynamique vertical. Une telle approche a ainsi conduit à la définition de zones d'accumulation qui se caractérisent par une probabilité de cisaillement faible (i.e. une faible probabilité d'occurrence de gradients de vitesse verticaux élevés), et de zones de recharge où à l'inverse la structure courantologique verticale est extrêmement dynamique. (*Il est à noter qu'une telle interprétation des caractéristiques hydrodynamiques d'une masse d'eau est tout à fait comparable aux formulations proposées par Millet (1989) dans le système saumâtre de l'Etang de Thau...*) Des processus physiques vigoureux mais locaux, agissant à très court terme mais durablement, affectent ainsi à plus vaste échelle, au gré des connexions entre sites d'hydrodynamiques différentes, l'intégralité du cours d'eau, en justifiant son apparente hétérogénéité. *En milieu estuarien, et côtier en général, cette "connectivité" est assurée par les processus de transports advectifs, longitudinaux et transversaux (voir par exemple les doubles cellules de productivité observées dans certains systèmes d'upwelling dans Jacques et Tréguer 1986 et Binet 1991).* Toutefois, la productivité de l'ensemble du système, sa résilience, mais aussi sa spécificité et, peut-être, sa fragilité sont tributaires de la dynamique simultanée de l'ensemble de ces zones, de leur connectivité,... La capacité locale et particulière de chacune de ces régions à réagir ou non aux perturbations majeures qui affectent le système (une crue en l'occurrence) définit en outre la sensibilité globale du système à ces perturbations. La diversité de ces multiples zones contiguës est en quelque sorte le garant de l'intégrité biologique du système. Et, en ce sens, il est clair que toute modification d'apparence mineure et locale de la morphologie du cours d'eau contribue à altérer son "adaptabilité" aux caractéristiques environnementales qui l'ont façonné. La répétition de ces modifications, en tout sens et en tout lieu comme dans le cas de l'estuaire du fleuve Sénégal a contribué ainsi à modeler un paysage aquatique "neuf" sur un calque géographique ancien dont ne subsistent désormais que les traits les plus caricaturaux.

C'est à cette échelle là que notre investigation s'est portée, focalisée sur une dimension longitudinale que limite à son amont un gros bloc de béton, et sur une dimension

verticale que nous n'avons pas voulu évolutive dans le temps. l'image qui en ressort, schéma d'un fonctionnement écologique stéréotypé, mériterait toutefois que soient considérés dans le détail les phénomènes complexes qui se développent sur les marges du système, et notamment au sein du complexe des tributaires qui s'étire en rive gauche, berceau relictuel des splendeurs lagunaires passées, quand la terre et l'eau s'unissaient véritablement, quand la paresseuse mangrove tissait de ses racines les liens subtils et riches où la vie s'organisait...

EPILOGUE...

Dans l'ensemble de la Basse-Vallée du fleuve Sénégal, l'anthropisation extrême des rives (endiguements), des tributaires (barrage, canaux, pompages), des terres adjacentes (viabilisation, parcellement, irrigation, drainage) est un défi permanent à la sérénité des paysages : le delta semble un "vaste chantier", et les bouleversements trop importants (voir chap. I) pour que leurs effets immédiats soient apparents.

Au cours de cette étude, nous nous sommes focalisés sur la nature des processus phytoplanctoniques qui se développent dans l'estuaire en réponse aux sollicitations de son environnement, et, principalement aux apports d'eau douce sporadiques et brutaux à partir du barrage de Diama. Dans l'estuaire du fleuve Sénégal, ces stimulations s'apparentent à de véritables perturbations dans le sens où leur fréquence tout comme leur intensité demeurent imprévisibles.

Nous avons étudiés une *réponse biologique* à la perturbation environnementale, en cherchant les *principes écologiques* qui sous-tendent désormais la dynamique du phytoplancton estuarien, qui déterminent et organisent ses réponses. Notre attention s'est ainsi focalisée en particulier sur le couplage des processus phytoplanctoniques et hydrodynamiques, champ d'investigation qu'il nous est paru utile de "revisiter" suivant de nouveaux axes conceptuels (voir chap. II).

L'effet de la perturbation est cependant autre, car global : il concerne, à grande échelle, le changement de rythme de l'estuaire, l'évolution de sa structure trophique,..., il brise une saisonnalité de longue date établie, et, à laquelle, peut-être, certaines populations estuariennes étaient adaptées... il affecte l'ensemble des processus qui se développent à de multiples échelles de résolution. Notre approche, nos méthodes, notre regard "microscopique" nous ont ainsi paru vains et dérisoires en regard de l'immensité des changements, quand, par essence, c'est l'ensemble des caractéristiques du milieu qui est affectée.

Ces effets ne peuvent être vraiment analysés qu'au travers d'indicateurs des conditions écologiques, de "critères biologiques", dont l'intégrité est mesurable et comparable en référence à une communauté moins perturbée (Karr 1991).

Quelles que soient la diversité et la complexité des modifications du milieu sous l'effet des perturbations, les stratégies d'étude à l'échelle du système entier doivent tendre vers une approche synoptique, simultanément globale et précise. Cela concerne donc la définition même de l'objet d'étude, des moyens et modalités d'investigation mis en oeuvre. Les réponses biologiques peuvent en effet virtuellement être étudiées à tous les niveaux de résolution, de l'individu isolé à la communauté dans son ensemble, et le fonctionnement global du système abordé suivant de multiples directions.

Selon Karr (1991), la description taxinomique rigoureuse des peuplements constitue l'une des sources d'informations les plus pertinentes, comme l'ont montré les analyses détaillées de longues séries temporelles (voir par exemple Venrick pour les eaux centrales du Pacifique Nord, ou Harris 1986 pour les lacs anglais) ou de couvertures spatiales à large échelle des caractéristiques du phytoplancton. La connaissance taxinomique dans le détail des peuplements permet en effet d'établir de véritables outils de diagnose et d'évaluation (voir par exemple les indices diatomiques, Descy et al. 1990), et paraît en cela irremplaçable. Les voies paraissent cependant multiples pour accéder à une observation synoptique d'une partie des processus afférents à une perturbation. L'étude de la dynamique des peuplements, de l'organisation des chaînes trophiques, de la structure des communautés permet ainsi d'évaluer assez directement les effets des stress anthropiques sur les systèmes (Schindler 1987).

Le maillon phytoplanctonique, parmi d'autres (bactéries, Trousselier et al. 1991, zooplancton, Jouffre et al. 1991, par exemple) paraît fournir de nombreux éléments réellement informatifs, redondants, significatifs, qui permettent la formalisation biologique du fonctionnement d'un système aquatique ("phytoplankton as living transfer function", Harris 1980). Les moyens analytiques que nous avons mis en oeuvre ont toutefois été "minimaux" en regard du gain d'information que d'autres analyses eussent apportées. Aussi, il paraît très souhaitable de développer des *routines méthodologiques* qui permettent, au niveau des peuplements, l'approche des caractéristiques métaboliques et démographiques des organismes, et de leur modulation par les fluctuations de l'environnement. Pour le (phyto)plancton, l'analyse des spectres de taille paraît particulièrement prometteuse (voir annexe II et III), indicatrice des voies métaboliques et des chaînes trophiques en place. D'autre part, au niveau des communautés, la recherche de critères qui décrivent la juxtaposition des peuplements et illustrent leur composition et leur structuration, qui révèlent leurs particularités, est tout aussi essentielle. Des voies ataxinomiques existent ou sont à

développer, et l'analyse de la signature spectrale semble de ce point de vue particulièrement adaptée (voir annexe II).

Au demeurant, l'impact de la perturbation, le fonctionnement du système ne peut-être vraiment analysé qu'au travers d'indicateurs des conditions écologiques, de critères biologiques robustes dans le temps et significatifs à large échelle. La complexité biologique des systèmes à forte variabilité, a fortiori quand leur forte productivité est exploitée (upwelling par exemple) nécessite la description minutieuse et synoptique des multiples processus physiques, chimiques et biologiques qui les animent. La modélisation, à des fins de gestion comme à des fins d'investigation, ne peut (et en doit) toutefois pas s'affranchir de l'*observation*, une forme de *naturalisme* que, semble-t-il, les décideurs et parfois même les scientifiques paraissent avoir oubliée...

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

- Abraham G., (1988) - Turbulence and mixing in stratified tidal flows. pp. 149-180. *In* W. Van Leussen et J. Dronkers (Eds). *Physical processes in Estuaries : an introduction*. Springer-Verlag. 550 p.
- Ahlgren G., (1987) - Temperature functions in biology and their application to algal growth constants. *Oikos*, **49**: 177-190.
- Amanieu M., P. Legendre, M. Trousselier, and G.F. Frisoni, (1989) - Le programme Ecothau: théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanol. acta*, **12**(3): 189-199.
- Aminot A., et M. Chaussepied, (1983) - Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO, 395 p.
- Anonyme, (1982) - Atelier d'étude des mangroves et de l'estuaire du Saloum. Rapport final. EPEEC/UNESCO. Division des Sciences de le Mer. Dakar. 175 p.
- Azam F., and S.W. Chisholm, (1976) - Silicic acid uptake and incorporation by natural marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **V-21**(3): 427-435.
- Bah A., and L. Legendre, (1985) - Biomasse phytoplanctonique et mélange de marée dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*, **112**: 39-49.
- Barlow R.G., (1984) - Physiological responses of phytoplankton to turbulent and stable environment in an upwelling region. *J. Plankton Res.*, **6**(3): 385-397.
- Barusseau J.P., and P. Giresse, (1986) - Evolution of the atlantic coastal zone of Africa. pp 1-27. *In* : Quaternary coastal geology of West Africa and South America. *UNESCO Reports in Marine Science*, n°43, UNESCO, Paris.
- Beziukov K.I., (1971) - Atlas nautique du fleuve Sénégal. Tome I. Embouchure-port de Boghé. IGN. Paris.
- Bien G.S., D.E. Contois, and W.H. Thomas, (1958) - The removal of soluble silica entering the sea. *Geochim. Geocosmochim. Acta*, **14**: 35-54.
- Binet D., (1991) - Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines : écosystèmes équilibrés et déséquilibrés. pp. 117-136. *In* P. Cury and C. Roy (Eds). *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM. Paris. 525 p.
- Bird D.F., and T. Platt, (1992) - Intrinsic and extrinsic rhythms in the marine environment. Symposium BES/ASLO on "Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process", Cork, Irlande, 5-8/04/1992. *In press*.
- Blondel J., (1986) - Biogéographie évolutive. *Collection d'écologie*. n°20. Masson. Paris.
- Bonnardel R., (1985) - Vitalité de la petite pêche tropicale, pêcheurs de Saint-Louis du Sénégal. *Mémoires et documents de géographie*. Nouvelle collection. CNRS. Paris. 104 p.
- Bourrelly P., (1968) - Les algues d'eau douce. Tome 2. Les algues jaunes et brunes. Boubée. Paris. 438 p.
- Bourrelly P., (1970) - Les algues d'eau douce. Tome 3. Eugléniens, péridiniens, algues rouges et bleues. Boubée. Paris. 512 p.
- Bourrelly P., (1972) - Les algues d'eau douce. Tome 1. Les algues vertes. Boubée. Paris. 572 p.
- Bowden K.F., (1963) - The mixing processes in a tidal estuary. *Int. J. Air Water Pollut.*, **7**: 343-356.
- Bowman M.J., and W.E. Esaias, (1978) - Proceedings of the workshop. pp. 6-13. *In* M.J. Bowman and W.E. Esaias, *Oceanic fronts in coastal processes*. Springer-Verlag.

- Bowman M.J., and W.E. Esaias, (1981) - Fronts, stratification and mixing in Long Island Sound. *J. Geophys. res.*, **86**: 4260-4264.
- Bowman M.J., W.E. Esaias and M.B. Schnitzer, (1981) - Tidal stirring and the distribution of phytoplankton in Long Island and Block Island Sounds. *J. Mar. Res.*, **39**: 587-603.
- Branch G.M., A. Barkai., P.A.R. Hockey, and L. Hutchings, (1987) - Biological interactions: causes or effects of variability in the Benguela ecosystems? pp. 425-455. *In* A.I.L. Payne, J.A. Gulland, and K.H. Brinks (Eds). *The Benguela and comparable ecosystems. S. Afr. J. Mar. Sci.*, **5**.
- Breiman L., and J.H. Friedman, (1985) - Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Am. Stat. Assoc.*, **80**: 580-619.
- Cadée G.C., (1978) - Primary production and chlorophyll in the Zaïre river, estuary and plume. *Neth. J. Sea Res.*, **12(3/4)**: 368-381.
- Caraco N., A. Tamse, O. Boutros, and I. Valiela, (1987) - Nutrient limitation of phytoplankton in brackish coastal ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**: 473-476.
- Carbonnel J.C., et P. Hubert, (1985) - Sur la sécheresse au Sahel d'Afrique de l'Ouest. Une rupture climatique dans les séries pluviométriques du Burkina Faso. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **301/ 2(13)**: 941-944.
- Cecchi P., (1990) - Note relative aux premières observations sur le phytoplancton d'un paysage lagunaire de l'estuaire du fleuve sénégal. *Rapp. multigr.*, ORSTOM, Dakar, 11 p.
- Cecchi P., (1991) - Analyse de la variabilité du vent à Saint-Louis durant la saison froide décembre 1989 - mai 1990. *Doc. Scient. Centr. Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye*, 24 p.
- Cecchi P., (soumis) - Effet sélectif de l'hypersalinité sur les peuplements de phytoplancton. Exemple des salines de Kaolack (Sénégal, Afrique de l'ouest).
- Chatfield (1984) - *The analysis of time series: an introduction*. Chapman and Hall, London, 286 p.
- Checkley D.M., (1992) - Pelagos response to large scale events : detection, examples and implications. Communication présentée à ASLO 1992, Aquatic Sciences Meeting, Santa Fe, Nouveau Mexique, 9-14/02/1992. *In press*.
- Childers D.L., and J.W. Day Jr, (1990) - Marsh-water column interactions in two Louisiana estuaries. II. Nutrient dynamics. *Estuaries*, **13(4)**: 404-417.
- Childers D.L., J.W. Day, and R.A Muller, (1990) -Relating climatological forcing to coastal water levels in Louisiana estuaries and the potential importance of El Niño Southern oscillation events. *Clim. Res.*, **1**: 31-42.
- Chrétiennot-Dinet M.J., (1990) - Atlas du phytoplancton marin. Vol. III. A. Sournia (Ed), CNRS, Paris, 261 p.
- Citeau J. L. Finaud, J.P. Cammas, and H. Demarcq, (1989) - Questions relative to ITCZ migrations over the tropical Atlantic ocean, sea surface temperature and Senegal river runoff. *Meteorol. Atmos. Phys.*, **41**: 181-190.
- Citeau J., G. Mahé, and H. Demarcq, (1991) - Dynamique de la Zone Intertropicale de Convergence, et climat des régions sahéliennes. pp 141-146. *In* P. Cury and C. Roy (Eds), *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM, Paris, 525 p.

- Cloern J.E., A.E. Alpine, B.E. Cole, R.L.J. Wong, J.F. Arthur, and M.D. Ball, (1983) - River discharge controls phytoplankton dynamics in the northern San Francisco Bay estuary. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **16**: 415-429.
- COMARAF, (1991) - effets édifiation du port de Nouakchott
- Corbin D., et P. Cecchi, (1991) - Hydrobioclimat du fleuve Sénégal dans la zone d'influence du barrage de Diama: compilation des données recueillies d'avril 1988 à juin 1990. *Arch. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, n° **185**, 49 p.
- Cupp E.E., (1977) - Marine plankton diatoms of the west coast of North Africa. Univ. California Press, Berkeley, 237 p.
- Currie D.J., (1984a) - Microscale nutrient patches: do they matter to the phytoplankton? *Limnol. Oceanogr.*, **29**(1): 211-214.
- Currie D.J., (1984b) - Phytoplankton growth and the microscale nutrient patch hypothesis. *J. Plankton Res.*, **6**(4): 591-599.
- Cury P., and C. Roy, (1989) - Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 670-680.
- Cury P., and C. Roy, (1991) - In P. Cury and C. Roy (Eds), Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement. ORSTOM, Paris, 525 p.
- D'Elia C.F., J.C. Sanders, and W.R. Boynton, (1986) - Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: phytoplankton growth in large scale, continuous culture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 397-406.
- Davis C.O., P.J. Harrison, and R.C. Dugdale, (1973) - Continuous culture of marine diatoms under silica limitation. 1. Synchronized life cycle of *Skeletonema costatum*. *J. Phycol.*, **9**: 175-180.
- Day J.W., C.A.S. Hall, W.M. Kemp, et A. Yanez-Arancibia, (1989) - Estuarine Ecology. John Wiley & Sons. New-York. 558 p.
- De Angelis M.A., and L.I. Gordon, (1985) - Upwelling and river runoff as sources of dissolved nitrous oxide to the Alsea estuary, Oregon. *Est. Coastal Shelf Sci.*, **20**: 375-386.
- Debenay J.P., (1990) - Recent foraminiferal assemblages and their distribution relative to environmental stress in the paralic environments of west Africa (Cape Timiris to Ebrie lagoon. *J. Foramin. Res.*, **20**(3): 267-282.
- Delesalle B., (1988) - Etude qualitative et quantitative du phytoplancton du tributaire de Handil (Kalimantan, Indonésie). *Centre de Biologie et d'Ecologie Tropicale et Méditerranéenne, EPHE: rap RL 25*, 52 p.
- Demers S., J.C. Therriault, E. Bourget, and A. Bah, (1987) - Resuspension in the shallow sublittoral zone of a microtidal estuarine environment: wind influence. *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 327-339.
- Demers S., L. Legendre, and J.C. Therriault, (1986) - Phytoplankton responses to vertical tidal mixing. pp. 1-40. In M.J. Bowman, C.M. Yentsch, and W.T. Peterson (Eds). Tidal mixing and plankton dynamics. *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*. n° **17**. Springer-Verlag. 502 p.
- Denman K.L., (1992) - Fine scale physical structuring and distribution of size in oceanic plankton. Symposium BES/ASLO on "Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process", Cork, Irlande, 5-8/04/1992. *In press*.

- Denman K.L., and T. Platt T., (1976) - The variance spectrum of phytoplankton in a turbulent ocean. *J. Mar. Res.*, **34**: 593-601.
- Descy J.P., M. Coste, M. Maiffi-Rassat, et coll., (1990) - Application d'un indice diatomique d'évaluation de la qualité des eaux courantes à des points du réseau national de bassin sur le Rhône et ses affluents. *Rapp. Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse*. 86 p.
- Diop E.S., et M. Sall, (1986) - Estuaires et mangroves en Afrique de l'Ouest : évolution et changements - du quaternaire récent à l'actuel. pp 109-112. *In* : Changements globaux en Afrique durant le quaternaire. Passé-Présent-Futur. Symposium International INQUA-ASEQUA. Dakar 21-28 avril 1986. *Travaux et Documents*, n° 197, ORSTOM, Paris.
- Drinkwater K.F., (1986) - On the role of freshwater outflow on coastal marine ecosystems - a workshop summary. pp. 429-438. *In* S. Skreslet (Ed). The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems. *NATO ASI Series*, vol. G7. Springer-Verlag.
- Dustan P, and J. Pinckney, (1989) - Tidally-induced estuarine phytoplankton patchiness. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 408-417.
- Dyer K.R., (1973) - Estuaries - a physical introduction. John Wiley & Sons, New-York, 1015 p.
- Dyer K.R., (1982) - Mixing caused by lateral internal seiching within a partially mixed estuary.
- Dyer K.R., (1988) - Fine sediment particles transport in estuaries. pp. 295-310. *In* W. Van Leussen and J. Dronkers (Eds). Physical processes in estuaries. Springer-Verlag. 550 p.
- Dyer K.R., (1990) - The rich diversity of estuaries. *Estuaries*, **13**(4): 504-505.
- Estrada M., (1984) - Phytoplankton distribution and composition off the coast of Galicia (northwest of Spain). *J. Plankton Res.*, **6**(3): 417-434.
- Estrada M., and D. Blasco, (1985) - Phytoplankton assemblages in Coastal Upwelling Areas. pp 379-402. *In* C. BAS et al. (Eds), Simposio Internacional sobre las areas de afloramiento mas importantes des oeste africano (Capo Blanco y Benguela). Vol 1. Instituto de investigaciones Pesqueras; Barcelona.
- Feuillet-Girard M., M. Héral, J.M. Sornin, J.M. Deslous-Paoli, J.M. Robert, F. Mornet, and D. Razet, (1988) - Eléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron: influence des cultures d'huître. *Aquat. Living Res.*, **1**: 251-265.
- Filardo M.J., and W.M. Dunstan, (1985) - Hydrodynamic control of phytoplankton in low salinity waters of the James River Estuary, Virginia, USA. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **21**: 653-667.
- Fischer T.R., K.M. Morrissey, P.R. Carlson, L.F. Alves, and J.M. Melack, (1988) - Nitrate and ammonium uptake by plankton in an Amazon river floodplain lake. *J. Plankton Res.*, **10**(1): 7-29.
- Fortier L, and L. Legendre, (1979) - Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton estuarien, stabilité verticale et profondeur critique. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**: 1325-1335.
- Franck T.H., and A.G. Landman, (1988) - Morphology and taxonomy of *Micrococcis* sp. (Choococcales, Cyanophyta) from Lake Verchten, The Netherlands, with a note on its observed movements. *Arch. Hydrobiol. Suppl.- (Algological Studies)*, **78**(4): 397-410.
- Frisoni G.F., (1984) - Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paraliq. *Thèse Docteur-Ingénieur*. USTL. Montpellier. 171 p.

- Frontier S., (1988) - Studying fronts as contact ecosystems. In J.C.J. Nihoul (Ed). *Marine interface eohydrodynamics. Elsevier Oceanogr. ser.*, **42**: 55-66.
- Gabrielson J.O., and R.J. Lukatelich, (1985) - Wind related resuspension of sediments in the Pell-Harvey Estuarine System. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **20**: 135-145.
- Gac J.Y., (1979) - Géochimie du lac Tchad. Bilan de l'altération, de l'érosion et de la sédimentation. *Thèse Univ. Louis Pasteur, Strasbourg. Trav. Doc. n° 123. ORSTOM. Paris. 251 p.*
- Gac J.Y., and A. Kane, (1986) - Le fleuve Sénégal: I. Bilan hydrologique et Flux continentaux de matières particulaires à l'embouchure. *Sci. Géol. Bull.*, **39(1)**: 99-130.
- Gac J.Y., and A. Kane, (1986b) - Le fleuve Sénégal: II. Flux continentaux de matières dissoutes à l'embouchure. *Sci. Géol. Bull.*, **39(2)**: 151-172.
- Gac J.Y., J.L. Appay, et B. Labrousse, (1990) - L'intrusion des eaux océaniques dans la basse vallée du fleuve Sénégal au cours du XX^{ème} siècle. *Rapp. multigr. ORSTOM. Dakar. 52 p.*
- Gac J.Y., M. Carn, et J.L. Saos, (1986a) - L'invasion marine dans la basse vallée du fleuve Sénégal : I. Période 1903-1980. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **19(1)**: 3-17.
- Gac J.Y., M. Carn, et J.L. Saos, (1986b) - L'invasion marine dans la basse vallée du fleuve Sénégal : II. Période 1980-1983, proposition d'un nouveau modèle d'intrusion continentale des eaux océaniques. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **19(2)**: 93-108.
- Ganf G.G., (1974) - Diurnal mixing and the vertical distribution of phytoplankton in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *J. Ecol.*, **62**: 611-629.
- Gaugush R.F., et R.T. Heath, (1984) - A rapid manual method for nitrate determination in small volumes by a modification of the cadmium reduction method. *Water Rev.*, **18/4** : 449-450.
- Germain H., (1981) - Flore des diatomées. Eaux douces et saumâtres. Boubée. 444 p.
- Golterman H.L., R.S. Clymo, et M.A.M. Ohnstad, (1978) - Methods for physical and chemical analysis of fresh waters (Second edition). *IBP Handbook n° 8. Blackwell Scientific Publications. 213 p.*
- Grahame J., (1987) - *Plankton and Fisheries*, Edward Arnold Ltd., Londres, 140 p.
- Grasshoff K., M. Ehrardt, et K. Kremling, (1983) - Methods of seawater analysis (second, revised and extended edition). Verlag Chemie (Weinheim), 419 p.
- Grimm N., (1992) - Disturbance succession and ecosystem processes in stream systems. Symposium BES/ASLO on "Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process", Cork, Irlande, 5-8/04/1992. *In press.*
- Guelorget O., and J.P. Perthuisot, (1983) - Le domaine paraliq. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Travaux du laboratoire de Géologie. Presses de l'École Normale Supérieure, n°16.*
- Guelorget O., G.F. Frisoni, and J.P. Perthuisot (1983) - La zonation biologique des milieux lagunaires : définition d'une échelle de confinement dans le milieu paraliq méditerranéen. *J. Rech. Océanogr.*, **8(1)**: 15-36.
- Gueyer W.R., (1988) - The advance of a salt wedge front : observation and dynamic model. In W. Van Leussen et J. Dronkers (Eds). *Physical processes in Estuaries. Springer-Verlag. 550 p.*

- Halim Y., et S.A. Morcos, (1966) - Le rôle des particules en suspension dans l'eau du Nil en crue dans la répartition des sels nutritifs au large de ses embouchures. *Rapp. Comm. Mer Médit.*, **18** : 259-267.
- Harris G.P., (1978) - Photosynthesis, productivity and growth : the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.*, **10**: 1-171.
- Harris G.P., 1980a - Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**: 877-900.
- Harris G.P., 1980b - The measurement of photosynthesis in natural populations of phytoplankton. pp 129-187. In I. Morris (Ed.). The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*. n°7. Blackwell Scientific Publications. 625 p.
- Harris G.P., and B.B. Piccinin, (1977) - Photosynthesis by natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.*, **80**: 405-457.
- Harris G.P., G.G. Ganf, and D.P. Thomas, (1987) - Productivity, growth rates and cell size distributions of phytoplankton in the SW Tasman sea : implications for carbon metabolism in the photic zone. *J. Plankton Res.*, **9**(5): 1003-1030.
- Harris, G.P., (1986) - Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation. Chapman and Hall. 384 p.
- Hasfaoui M., (1984) - Fertilisation d'un système eutrophe à forte variabilité saisonnière et annuelle (Baie de Brest). Mise en évidence des facteurs limitants la production phytoplanktonique. Assimilation simultanée des différentes formes d'azote inorganique et organique. *Thèse de spécialité*. UBO Brest. 167 p.
- Hastenrath S., (1984) - Interannual variability and annual cycle : mechanisms of circulation and climate in the tropical atlantic sector. *Mon. Wea. Rev.*, **112**: 1097-1107.
- Hayward D., C.S. Welch, and L.W. Haas, (1982) - York-River destratification: an estuary-subestuary interaction. *Science*, **216**: 1413-1414.
- Hayward D., L.W. Haas, J.D. Boon III, K.L. Webb, and K.D. Friedland, (1986) - Empirical models of stratification variation in the York River Estuary, Virginia, USA. pp. 346-367. In M.J. Bowman, C.M. Yentsch, and W.T. Peterson (Eds). Tidal mixing and plankton dynamics. *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*. n° 17. Springer-Verlag. 502 p.
- Hébrard L., (1972) - Un épisode quaternaire en Mauritanie à la fin du Nouakchottien, le Tafolien : 4000 à 2000 ans avant le présent. *Bull. Ass. Sénégal. Et. Quatern. Afr. (Dakar)*, **33-34**: 5-16. .
- Hecky R.E., and P. Kilham, (1974) - Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, **19**: 361-366.
- Hecky R.E., and P. Kilham, (1988) - Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**(4/2): 796-822.
- Herbland A., (1991) - Quelques réflexions sur l'étude de l'environnement en vue d'analyser ses relations avec les ressources. pp. 137-140. In P. Cury and C. Roy (Eds). Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement. ORSTOM. Paris. 525 p.
- Herbland A., R. Le Borgne, A. Le Bouteiller, and B. Voituriez, (1983) - Structure hydrologique et production primaire dans l'Atlantique tropical oriental. *Oceanogr. Trop.*, **18**(2): 249-293.

- Hewes C.D., and O. Holm-Hansen, (1983) - A method for recovering nanoplankton from filters for identification with the microscope: the Filter-Transfer-Freezing technique. *Limnol. Oceanogr.*, **28**: 389-394.
- Hewes C.D., F.M.H. Reid, and O. Holm-Hansen, (1984) - The quantitative analysis of nanoplankton: a study of methods. *J. Plankton Res.*, **6(4)**: 601-613.
- Holm-Hansen O., and B. Riemann, (1978) - Chlorophyll a determination: improvements in methodology. *Oikos*, **30** : 438-447.
- Holmes R.W., (1970) - The Secchi disk in turbid coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **15**: 688-694.
- Hubert P., et J.P. Carbonnel, (1986) - Approches statistiques de l'étude des séries pluviométriques de longues durées de l'Afrique de l'Ouest. pp 199-202. *In* : Changements globaux en Afrique durant le quaternaire. Passé-Présent-Futur. Symposium International INQUA-ASEQUA. Dakar 21-28 avril 1986. *Travaux et Documents*, n° 197, ORSTOM, Paris.
- Hulburt E.M., (1983) - The capacity for change and the unpredictability of the phytoplankton of the East Coast of the United States. *J. Plankton Res.*, **5(1)**: 35-41.
- Hulburt E.M., (1985) - Adaptation and niche breadth of phytoplankton species along a nutrient gradient in the ocean. *J. Plankton Res.*, **7(4)**: 581-594.
- Hulburt E.M., and D. Horton, (1973) - Minimum interference between plankton species and its beneficial effect. *Mar. Biol.*, **23**: 35-38.
- Hutchinson G.E., (1957) - A treatise on limnology. Vol I. Geography, physics and chemistry. John Wiley & Sons, New-York, 1015 p.
- Hutchinson G.E., (1961) - The paradox of Plankton. *Am. Nat.*, **95**: 137-145.
- Hutchinson G.E., (1967) - A treatise on limnology. Vol II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Sons, New York, 1115 p.
- Huzzey L.M., J.E. Cloern, and T.M. Powell, (1990) - Episodic changes in lateral transport and phytoplankton distribution in South San Francisco Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **35(2)**: 472-478.
- Ittis A., (1980) - Les algues. pp. 9-61. *In* J.R. Durand and C. Lévêque (Eds). Flore et faune de l'Afrique Sahelo-soudanienne, Tome I. *Doc. Sci.*, n°44, ORSTOM, Paris, 389 p.
- Imberger J., and J.C. Patterson, (1990) - Physical limnology. *Adv. Appl. Mech.*, **27**: 303-475.
- Ingram R.G., L. Legendre, Y. Simard, and S. Lepage, (1985) - Phytoplankton response to freshwater runoff : the diversion of the Eastmain River, James Bay. *Can. J. Fish.Aquat. Sci.*, **42**: 1216-1221.
- Ivanoff A., (1975) - Introduction à l'océanographie. Tome II. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer. Vuibert. 340 p.
- Jacques G., and P. Tréguer, (1986) - Ecosystèmes pélagiques marins. *Collection d'écologie*. n° 19. Masson. 243 p.
- Jaeger J., (1988) - Developing policies for responding to climate change. *WMO/TD*, n° 225. April 1988. World Meteorological Organization. Genève.
- Jarry V., M. Fiala, G.F. Frisoni, G. Jacques, J. Neveux, and M. Panouse, (1990) - The spatial distribution of phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Etang de Thau). *Oceanol. acta*, **13/4**: 503-512.

- Jay D.A., and J.D. Smith, (1988) - Residual circulation in and classification of shallow, stratified estuaries. pp. 21-41. In W. Van Leussen et J. Dronkers (Eds). *Physical processes in Estuaries*. Springer-Verlag. 550 p.
- Jordan T.E., D.E. Correll, J. Micklas, and D.E. Weller, (1991) - Nutrients and chlorophyll at the interface of a watershed and an estuary. *Limnol. Oceanogr.*, **36**(2): 251-267.
- Jouffre D., T. Lam-Hoai, B. Millet, and M. Amanieu, (1991) - Structuration spatiale des peuplements zooplanctoniques et fonctionnement hydrodynamique en milieu lagunaire. *Oceanol. acta*, **14**(5): 489-504.
- Kalff J., and R. Knoechell, (1978) - Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **9**: 475-495.
- Kane A. (1985) - Le bassin du Sénégal à l'embouchure. Flux continentaux et particuliers. Invasion marine dans la vallée du fleuve. *Thèse de 3^{ème} cycle*. Université de Nancy II. 205 p.
- Kane M.L. (1984) - Le delta du fleuve Sénégal. Etude géographique d'une mise en valeur agricole (culture irriguée). *Mémoire du département de Géographie*. Faculté des Lettres et Sciences humaines. Université de Dakar. 130 p.
- Karr J.R., (1991) - Biological integrity: a long-neglected aspect of water resource management. *Ecol. Appl.*, **1**(1): 66-84.
- Kemp W.M., and W.J. Mitsch, (1979) - Turbulence and phytoplankton diversity : a general model of the "paradox of the plankton". *Ecol. Model.*, **7**: 201-222.
- Kilham P. (1990) - Mechanisms controlling the chemical composition of lakes and rivers: data from Africa. *Limnol. Oceanogr.*, **35**(1): 80-83.
- Kilham P., and R.E. Hecky, (1988) - Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **33**(4/2): 776-795.
- Kilham S., (1988) - Phytoplankton responses to changes in mortality rate. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, **23**: 677-684.
- Kilham S., and P. Kilham, (1984) - The importance of resource supply rates in determining phytoplankton community structure. In *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. *Am. Assoc. Adv. Sci. Symp.*, **85**: 7-27.
- Kirk J.T.O., (1983) - Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, 401 p.
- Klein P., and J.H. Steele; (1985) - Some physical factors affecting ecosystems. *J. Mar. Res.*, **43**: 337-350.
- Klein-Breteler W.C.M., (1985) - Fixation artifacts of phytoplankton in zooplankton grazing experiments. *Hydrobiol. Bull.*, **19**: 13-19.
- L'Homme F., (1978) - Sénégal, Sine Saloum, Gambie, Casamance. Hydrographie et pêche crevette. *Archive CRODT*, n°66, 20 p.
- Lafleur P.E. L. Legendre, and A. Cardinal, (1979) - Dynamique d'une population estuarienne de diatomées planctoniques : effet de l'alternance des marées de morte eau et de vive eau. *Oceanologica acta*, **2**(3): 307-315.
- Lafond L.R., (1967) - Etudes littorales et estuariennes en zone intertropicale humide. Thèse ès Sciences, Paris, 3 tomes.

- Laloé F., and A. Samba, (1989) - La pêche artisanale au Sénégal. Ressources et stratégies de pêche. Thèses Univ. Paris Sud. *Etudes et Thèses*, ORSTOM. Paris. 395 p.
- Lazzaro X., 1991. Planktivorous fishes, plankton dynamics, and water quality: quantifying the effects of foraging mode and fish biomass. *Ph.D.*, Ohio State University, 171 p.
- Le Bouteiller A., and A. Herbland, (1982) - Diel variations of chlorophyll *a* as evidence from a 13 days long station in the equatorial Atlantic ocean. *Oceanol. Acta*, 5: 433-441.
- LeFèvre J., (1986) - Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. Mar. Biol.*, 23: 163-299.
- Legendre L., (1981) - Hydrodynamic control of marine phytoplankton production : the paradox of stability. pp. 191-207. *In* J.C.J. Nihoul (Ed.). *Ecohydrodynamics*. Elsevier. 359 p.
- Legendre L., (1985) - Possible holistic approaches to the study of biological-physical interactions in the oceans. *In* R.E. Ulanowitz and T. Platt (Eds). *Ecosystem theory for biological oceanography*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 213: 248-253.
- Legendre L., and P. Legendre, (1980) - Ecologie numérique. Tomes I et II. *Collection d'écologie*. n° 12-13. Masson. 260 et 335 p.
- Legendre L., and S. Demers, (1984) - Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 2-19.
- Legendre L., and S. Demers, (1985) - Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Nat. Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 112: 5-14.
- Legendre P., M. Troussellier, V. Jarry, and M.J. Fortin, (1989) - Design for simultaneous sampling of ecological variables: from concepts to numerical solutions. *Oikos*, 55: 30-42.
- Lehman J.T., and D. Scavia, (1982) - Microscale patchiness of nutrients in plankton communities. *Science*, 216: 729-730.
- Lehnardt X, (1991) - Hydrodynamique des lagons d'atoll et d'île haute en polynésie française. *Etudes et Thèses*, ORSTOM, Paris, 132 p.
- Lemoalle J., (1979) - Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions de milieu. *Thèse d'état*. Univ. Paris VI et ORSTOM Paris. 312 p.
- Levasseur M., J.C. Therriault, and L. Legendre, (1984) - Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 211-222.
- Leveau M., F. Lochet, M. Goutx, et F. Blanc, (1990) - Effects of a plume front on the distribution of inorganic and organic matter off the Rhône River. *Hydrobiologia*, 207: 87-93.
- Lewis M.R., J.J. Cullen, and T. Platt, (1984) - Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similiary criteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 141-149.
- Lewis R.W., and T. Platt, (1982) - Scales of variability in estuarine ecosystems. pp 3-20. *In* V.S. Kennedy (Ed). *Estuarine comparisons*. Academic press.
- Lochet F., and M. Leveau, (1990) - Transfers between a eutrophic ecosystem, the river Rhône, and an oligotrophic ecosystem, the north-west Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 207: 95-103.
- Loehr J., (1987) - Impact of the hydrodynamic conditions on the primary production in an impounded river. *Ecolog. Model.*, 39: 227-245.

- Longhurst A.R., (1981) - Significance of spatial variability. pp 415-441. *In* A.R. Longhurst (Ed). Analysis of Marine Ecosystems. Academic Press. 741 p.
- Loyer J.Y., B. Mougnot, et P. Zante, (1986) - Changements récents induits par l'intervention humaine sur les sols de la basse vallée du fleuve Sénégal. pp 273-277. *In* Changements globaux en Afrique durant le quaternaire. Passé-Présent-Futur. Symposium International INQUA-ASEQUA. Dakar 21-28 avril 1986. *Travaux et Documents*, n° 197, ORSTOM, Paris.
- Lukatelich R.J., and A.J. McComb, (1981) - The control of phytoplankton populations in the Peel-Harvey estuarine system. *Department of Conservation and Environment*, Western Australia, Bull. n° 93.
- Mackas D.L., K.L. Denman, and M.R. Abbott, (1985) - Plankton patchiness : biology in the vernacular. *Bull. Mar. Sci.*, 37(2): 652-674.
- Mahé G., (1991) - La variabilité des apports fluviaux au Golfe de Guinée utilisée comme indice climatique. pp 147-161. *In* P. Cury and C. Roy (Eds), Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement. ORSTOM, Paris, 525 p.
- Malone T.C., 1980 - Algal size. pp 433-463. *In* I. Morris (Ed). The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*. vol. 7. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 625 p.
- Malone T.C., and others (1986) - Lateral variation in the production and fate of phytoplankton in a partially stratified estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32: 149-160.
- Malone T.C., C. Garside, and P.J. Neale (1980) - Effects of silicate depletion on photosynthesis by diatoms in the plume of the Hudson River. *Mar. Biol.*, 58(3): 197-204.
- Mann K.H., (1988) - Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4/2): 910-930.
- Mantoura R.F.C., (1987) - Organic films at the halocline. *Nature*, 328: 579-580.
- Margalef R., (1967) - Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5: 257-289.
- Margalef R., (1978a) - Phytoplankton communities in upwelling areas. The example of northwest Africa. *Oceanol. Acta*, 3: 97-132.
- Margalef R., (1978b) - Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1(4): 493-509.
- Margalef R., (1989) - Le plancton: survivre et s'organiser dans un milieu fluide. pp. 169-185. *In* M. Denis (Ed). Océanologie: actualité et perspective. Centre d'Océanologie de Marseille. 387 p.
- Marius C., (1985) - Mangroves du Sénégal et de la Gambie. Ecologie, pédologie, géochimie, mise en valeur et aménagement. *Travaux et Documents*, n° 193, ORSTOM, Paris, 357 p.
- Marshall H.G., and R.W. Alden, (1988) - Spatial and temporal diatom assemblages and other phytoplankton within the lower Chesapeake Bay, USA. *10th Diatom Symposium*, pp 311-321.
- Mazumder A., W.D. Taylor, D.J. McQueen, and D.R.S. Lean, (1990) - Effects of fish and plankton on lake temperature and mixing depth. *Science*, 247: 312-315.
- McCarthy J.J., (1980) - Nitrogen. pp.191-233. *In* I. Morris (Ed). The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*. vol. 7. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 625 p.

- Meade R.H., (1972) - The transport and deposition of sediments in estuaries. pp. 91-117. *In* R.W. Nelson (Ed). Environmental framework of coastal plain estuaries. *Geol. Soc. Am., Inc. Memor.:* 133.
- Megard R.O., J.C. Settles, H.A. Boyer, and W.S. Combs, (1980) - Light, Secchi disk and trophic states. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 373-377.
- Mendelssohn R., and J. Mendo, (1987) - Exploratory analysis of anchoveta recruitment off Peru and related environmental series. pp. 294-306. *In* D. Pauly and I. Tsukayama (Eds). The peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of changes. *ICLARM Studies and Reviews*, n°15.
- Mendelssohn R., and P. Cury, (1987) - Fluctuations of a fortnightly abundance index of the ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 408-421.
- Michel P., (1973) - Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. *Mémoires ORSTOM*. n°63. ORSTOM. Paris. 3 Tomes. 743 p.
- Michel P., and M. Sall, (1984) - Dynamique des paysages et aménagement de la vallée fluviale du Sénégal. *Mèm. ORSTOM/DAKAR*. 106: 89-109.
- Millero F.J., (1986) - The pH of estuarine waters. *Limnol. Oceanogr.*, 31(4): 839-847.
- Millet B., (1989) - Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation. *Oceanol. acta*, 12(1): 37-46.
- Millet B., (1991) - Modélisation numérique de la circulation de marée et de la dispersion du sel dans l'estuaire du fleuve Sénégal. *Document de travail, CRODT*, Dakar.
- Millet B., and P. Cecchi, (1992) - Wind-induced hydrodynamic control of the phytoplankton biomass in a lagoon ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 37(1): 140-146.
- Mitchell J.G., A. Okubo, and J.A. Fuhrman, (1990) - Gyrotaxis as a new mechanism for generating spatial heterogeneity and migration in microplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 35(1): 123-130.
- Monteillet J., (1986) - Variations des écoulements fluviaux, des courants et du niveau océanique dans la basse vallée du fleuve Sénégal depuis 100 000 ans. pp 315-318. *In* : Changements globaux en Afrique durant le quaternaire. Passé-Présent-Futur. Symposium International INQUA-ASEQUA. Dakar 21-28 avril 1986. *Travaux et Documents*, n° 197, ORSTOM, Paris.
- Monteillet J., (1988) - Environnements sédimentaires et paléoécologie du delta du Sénégal au quaternaire. *Thèse de doctorat*, Université de Perpignan, 267 p.
- Monteillet J., H. Faure, et J.Y. Gac, (1981) - Variation du niveau de la mer et crues fluviales. *Abstract in the proceedings of the INQUA meeting*. Columbia. 1981. 1 p.
- Morris A.W., R.F.C. Mantoura, A.J. Bale, and R.J.W. Howland, (1978) - Very low salinity regions of estuaries, important sites for chemical and biological reactions. *Nature*, 974(5672): 678-680.
- Morris I., (1980) - Preface. pp. ix-x. *In* I. Morris (Ed). The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*. vol. 7. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 625 p.
- Nalewajko C., and D.R.S. Lean, (1980) - Phosphorus. pp. 235-258. *In* I. Morris (Ed). The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*. vol. 7. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 625 p.

- New A.L., and K.R. Dyer, (1988) - Internal waves and mixing in stratified estuarine flows. pp. 239-254. In W. Van Leussen and J. Dronkers (Eds). *Physical processes in estuaries*. Springer-Verlag. 550 p.
- Nihoul J.C.J., (1975) - Modeling of marine systems. Elsevier, Amsterdam, 272 p.
- Nixon S.W., (1981) - Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems. pp. 111-138. In B.J. Neilson and E. Cronin (Eds). *Estuaries and nutrients*. Humana Press.
- Nixon S.W., (1988) - Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanog.*, **33(4/2)**: 1005-1025.
- Odum W.E., (1990) - The lacustrine estuary might be a useful concept. *Estuaries*, **13(4)**: 506-507.
- Okubo A., (1988) - Biological-physical interactions in the sea : marine ecodynamics. pp. 102-112. In W. Wolff, C.J. Soeder, and F.R. Drepper (Eds). *Ecodynamics contributions to theoretical ecology*. Springer-Verlag.
- Olivry J.C., (1987) - Les conséquences durables de la sécheresse actuelle sur l'écoulement du fleuve Sénégal et l'hypersalinisation de la Casamance. pp 501-512. In "The influence of climate change and climatic variability on the hydrologic regime and water resources" (Proceedings of the Vancouver Symposium, August 1987). *IAHS Publ.* n° 168.
- Olivry J.C., et M. Chastanet, (1986) - Evolution du climat dans le bassin du fleuve Sénégal (Bakel) depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. pp 337-342. In : Changements globaux en Afrique durant le quaternaire. Passé-Présent-Futur. Symposium International INQUA-ASEQUA. Dakar 21-28 avril 1986. *Travaux et Documents*, n° 197, ORSTOM, Paris.
- OMVS, (1989) - Bilan de gestion des eaux du fleuve Sénégal pendant la campagne de saison sèche novembre 1988 - mai 1989. *Rapp. multigr.*, OMVS, Haut Commissariat, Dakar, juin 1989, 32 p.
- Oudot C., and C. Roy, (1991) - Les sels nutritifs au voisinage de Dakar: cycle annuel moyen et variabilité interannuelle. pp. 80-89. In P. Cury and C. Roy (Eds), *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM, Paris, 525 p.
- Oudot C., and Y. Montel, (1988) - A high sensitivity method for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater with a Technicon AutoAnalyser II. *Mar. Chem.*, **24** : 239-252.
- Oviatt C., P. Lane, F. French III, and P. Donaghay, (1989) - Phytoplankton species and abundances in response to eutrophication in coastal marine mesocosms. *J. Plankton Res.*, **11(6)**: 1223-1244.
- Owen R.W., (1981) - Fronts and eddies in the sea : mechanisms, interactions and biological effects. pp. 197-233. In A.R. Longhurst (Ed). *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press. 741 p.
- Owen, R.W., (1989) - Microscale and finescale variations of small plankton in coastal and pelagic environments. *J. Mar. Res.*, **47**: 197-240.
- Owens N.J.P., R.G.C. Mantoura, P.H. Burkill, R.J.M. Howland, A.J. Pomeroy, and E.M.S. Woodward, (1986) - Nutrient cycling studies in Carmathen Bay: phytoplankton production, nitrogen assimilation and regeneration. *Mar. Biol.*, **93**: 329-342.
- Paasche E., (1980) - Silicon. p. 259-284. In I. Morris (Ed). *The physiological ecology of phytoplankton. Studies in Ecology*. vol. 7. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 625 p.
- Padisák, J., L.G. Tóth, and M. Rajczy, (1988) - The role of storms in the summer succession of the phytoplankton community in a shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *J. Plankton Res.*, **10**: 249-265.

- Paerl H.W., (1988) - Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. *Limnol. Oceanogr.*, **33**(4/2): 823-847.
- Pagès J., (1991) - Biomasses et production phytoplanctoniques dans deux systèmes paraliques d'Afrique de l'Ouest. Contrôle par les conditions de milieu. *Thèse de doctorat*. USTL. Montpellier.
- Pagès J., and J. Citeau, (1990) - Rainfall and salinity of a sahelian estuary between 1927 and 1987. *J. Hydrol.*, **113**: 325-341.
- Pagès J., et F. Gadel, (1990) - Dissolved organic matter and UV absorption in a hyperhaline estuary. *Sci. Tot. Environ.*, **99**: 173-204.
- Pagès J., J.P. Debenay, and J.Y. Le Brusq, (1987) - L'environnement estuarien de la Casamance. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **20**(3/4): 191-202.
- Pagès J., S. Badiane, J.P. Debenay, P.S. Diouf, and C. Le Bouteiller, (1986) - Les mécanismes de production dans l'estuaire de la Casamance. pp. 39-69. *In* L. Le Reste, A. Fontana and A. Samba (Eds). L'estuaire de la Casamance. Environnement, pêche et socio-économie. *Actes du séminaire tenu à Ziguinchor du 19 au 24 juin 1986*. CRODT. Dakar. 328 p.
- Partch E.N., and J.D. Smith, (1978) - Time dependent mixing in a salt wedge estuary. *Est. Coast. Mar. Sci.*, **6**: 3-19.
- Pasmanter R.A., (1988) - Deterministic diffusion, effective shear and patchiness in shallow tidal flows. pp. 42-52. *In* W. Van Leussen et J. Dronkers (Eds). *Physical processes in Estuaries*. Springer-Verlag. 550 p.
- Peltier W.R., and A.M. Tushingham, (1989) - Global sea level rise and the greenhouse effect : might they be connected? *Science*, **244**/4906: 806-810.
- Peters R.H., and M. Bergmann, (1985) - The relationship between transparency and reflectance. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **43**: 77-89.
- Petersen R., (1975) - The paradox of plankton : an equilibrium hypothesis. *Am. Nat.*, **109**: 35-49.
- Peterson D.H., J.F. Festa, and T.J. Conomos, (1978) - Numerical simulation of dissolved silica in the San Francisco Bay. *Est. Coastal Shelf Sci.*, **7**: 99-116.
- Phinney D.A., and C.S. Yentsch, (1985) - A novel phytoplankton chlorophyll technique: toward automated analysis. *J. Plankton Res.*, **7**(5): 633-642.
- Picaut J., (1984) - On the dynamics of thermal variations in the Gulf of Guinea. *Oceanogr. trop.*, **19**: 127-153.
- Pinckney J., and P. Dustan, (1990) - Ebb-tidal fronts in Charleston Harbor, South Carolina : physical and biological characteristics. *Estuaries*, **13**(1): 1-7.
- Pingree R.D., (1978) - Mixing and stabilization of phytoplankton distributions on the northwest european continental shelf. pp. 181-200. *In* J.H. Steele (Ed). *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press.
- Pingree R.D., and D.K. Griffith, (1978) - Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. *J. Geophys. Res.*, **83**(C9): 4615-4622.
- Pingree R.D., P.M. Holligan, and B.T. Mardell, (1978) - The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European shelf. *Deep Sea Res.*, **25**: 1011- 1028.

- Platt T., (1972) - Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep Sea Res.*, **19**: 183-187.
- Platt T., and K. Denman, (1975a) - Spectral analysis in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 189-210.
- Platt T., and K. Denman, (1975b) - A general equation for the mesoscale distribution of phytoplankton in the sea. *Mem. Soc. R. Sci. Liège*, **6(7)**:31-42.
- Platt T., L.M. Dickle, and R.W. Trites, (1970) - Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near-shore environment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**: 1453-1473.
- Preisendorfer R.W., (1986) - Secchi disk science: visual optics of natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, **31(5)**: 909-926.
- Pritchard D.W., (1967) - What is an estuary. Physical view-point. pp. 3-5. In G.H. Lauff (Ed), *Estuaries. American Association for the advancement of Science*. n°83, Washington DC.
- Quéguiner B., and P. Tréguer, (1986) - Freshwater outflow effects in a coastal, macrotidal ecosystem as revealed by hydrological, chemical and biological variabilities. pp. 219-230. In S. Skreslet (Ed). *The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems. NATO ASI Series*, vol. **G7**. Springer-Verlag.
- Rébert J.P., (1983) - Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. *Doc. Scient. Centr. Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye*, n°93, 186 p.
- Reid F.M.H., (1983) - Biomass estimation of components of the marine nanoplankton and picoplankton by the Uthermöhl settling technique. *J. Plankton Res.*, **5(2)**: 235-252.
- Reizer C., (1971) - Contribution à l'étude hydrobiologique du Bas Sénégal. Premières recommandations d'aménagement halieutique. CTFT, Nogent/Marne, 142 p.
- Ricard M., (1987) - Atlas du phytoplancton marin. Vol. II. A. Sournia (Ed), CNRS, Paris, 297 p.
- Richardson L.L., C. Aguilar, and K.H. Neelson, (1988) - Mn oxydation in pH and O₂ microenvironnements produced by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 352-363.
- Richerson P.J., R. Armstrong, and C.R. Goldman, (1970) - Contemporaneous disequilibrium: a new hypothesis to explain the "paradox of plankton". *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **67** : 1710-1714.
- Riley G.A., (1965) - A mathematical model of regional variations in plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **10(suppl.)**: R202-R215.
- Rochette C., (1964) - Remontée des eaux marines dans le fleuve Sénégal. *Rapp. multigr. ORSTOM-MAS*. Saint-Louis. Sénégal. 81 p.
- Rochette C., (1974) - Le bassin du fleuve sénégal. *Monogr. Hydrol.*, n°1, ORSTOM, Paris, 391 p.
- Roy C., (1989) - Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal. *Oceanologica Acta*, **12(4)**: 361-369.
- Roy C., (1991) - Relations entre sels nutritifs et chlorophylle: une analyse exploratoire. pp. 390-394. In P. Cury and C. Roy (Eds), *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM, Paris, 525 p.
- Roy C, and C. Oudot, (1991) - La variabilité des relations nitrate-température et nitrate-phosphate dans l'upwelling sénégalais. pp. 173-184. In P. Cury and C. Roy (Eds). *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM. Paris. 525 p.

- Sakshaug E., K. Andresen, S. Myklestad, and Y. Olsen, (1983) - Nutrient status of phytoplankton communities in Norwegian waters (marine, brackish and fresh) as revealed by their chemical composition. *J. Plankton Res.*, **5**(2): 175-196.
- Sall M., (1983) - Dynamique et morphogénèse du Sénégal occidental. *Thèse de doctorat*. ULP Strasbourg. 604 p.
- Sancetta C., T. Villareal, and P. Falkowski, (1991) - Massive fluxes of Rhizosolenid diatoms : a common occurrence? *Limnol. Oceanogr.*, **36**(7): 1452-1457.
- Sandgren C.D., and J.V. Robinson, (1984) - A stratified sampling approach to compensating for non-random sedimentation of phytoplankton in inverted settling chambers. *Br. Phycol. J.*, **19**: 67-72.
- Schelske C.L., (1985) - Silica depletion in Lake Michigan: verification using Lake Superior as an environmental reference standard. *J. Great Lake Res.*, **11**(4): 492-500.
- Schelske C.L., E.F. Stoerner, G.L. Fahnenstiel, and M. Haibach, (1986) - Phosphorus enrichment, silica utilization and biogeochemical silica depletion in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 407-415.
- Scherrer B., (1984) - Biostatistique. Gaëtan-Morin, Québec, 850 p.
- Schindler D.W., (1987) - Detecting ecosystems responses to anthropogenic stress. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44** : 6-25.
- Schubel J.R., and D.W. Pritchard, (1990) - Great lake estuaries-Phooey. *Estuaries*, **13**(4): 508-509.
- Simpson J.H., and D.G. Bowers (1981) - Models of stratification and frontal movements in shelf seas. *Deep Sea Res.*, **28**: 727-738.
- Simpson J.H., and J.R. Hunter, (1974) - Fronts in the Irish Sea. *Nature*, **250**: 404-406.
- Simpson J.H., C.M. Allen, and N.C.G. Mooris, (1978) - Fronts on the continental shelf. *J. Geophys. Res.*, **86**: 4607-4614.
- Simpson J.H., C.S. Welch and L.W. Haas, (1990) - Tidal straining, density currents and stirring in the control of estuarine stratification. *Estuaries*, **13**(2): 125-132.
- Simpson J.H., J. Brown, J. Matthews, and G. Allen, (1990) - Tidal straining, density currents and stirring in the control of estuarine stratification. *Estuaries*, **13**(2): 125-132.
- Sircoulon D., (1985) - La sécheresse en Afrique de l'Ouest. Comparaison des années 1984-85 et 1972-73. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.* **4**:75-86.
- Smayda T.J., (1980) - Phytoplankton species succession. pp 129-187. In I. Morris (Ed). The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*. vol. 7. Blackwell Scientific publications. Oxford. 625 p.
- Smetacek V.S., (1986) - Impact of freshwater discharge on production and transfer of materials in the marine environment. pp. 85-106. In S. Skreslet (Ed). The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems. *NATO ASI Series*, vol. **G7**. Springer-Verlag.
- Smith S.V.,(1984) - Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 1149-1160.
- Sournia A., (1968) - Diatomées planctoniques du canal de Mozambique et de l'île Maurice. ORSTOM, Paris, 120 p.

- Sournia A., (1982) - Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.*, **57**(3): 347-394.
- Sournia A., (1986) - Atlas du phytoplancton marin. Vol. I. A. Sournia (Ed), CNRS, Paris, 219 p.
- Sournia A., J.M. Brylinski, S. Dallot, P. Le Corre, M. Leveau, et C. Froget, (1990) - Fronts hydrologiques au large des côtes françaises : les sites ateliers du programme *FRONTAL*. *Oceanologica acta*, **13**(4): 413-458.
- Statzner B., D. Borchardt, and F. Kohmann, 1992 - Longitudinal patterns and processes along river systems. Symposium BES/ASLO on "Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process", Cork, Irlande, 5-8/04/1992. *In press*.
- Strickland J.D.H., et T.R. Parsons, (1972) - A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **167**, 310 p.
- Suttle C.A, and P.J. Harrison, (1988) - Ammonium and phosphate uptake kinetics of size-fractionated plankton from an oligotrophic freshwater lake. *J. Plankton Res.*, **10**(1): 133-149.
- Svendsen H., (1986) - Mixing and exchange processes in estuaries, fjord and shelf water. pp. 13-45. *In* S. Skreslet (Ed). The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems. *NATO ASI Series*, vol. **G7**. Springer-Verlag.
- Talling J., (1973) - The application of some electrochemicals methods to the measurement of photosynthesis and respiration in fresh waters. *Freshwat. Biol.*, **3**: 335-362.
- Taylor D.I., (1992) - The influence of upwelling and short-term changes in concentrations of nutrients in the water column on fluxes accross the surface of a salt marsh. *Estuaries*, **15**(1): 68-74.
- Therriault J.C., and T. Platt., (1981) - Environmental control of phytoplankton patchiness. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**: 638-641.
- Therriault J.C., D.J. Lawrence, and T. Platt, (1978) - Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.*, **23**: 900-911.
- Thomas W.H., and A.N. Dodson, (1974) - Inhibition of diatom photosynthesis by germanic acid: separation of diatom productivity from total marine primary productivity. *Mar. Biol.*, **27**: 11-19.
- Tilman D., S. Kilham, and P. Kilham, (1982) - Phytoplankton community ecology : the role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. System.*, **13**: 349-372.
- Touré D., et I. Dème-Gningue, (1991) - Variations spatio-temporelles de la biomasse phytoplanctonique sur le plateau continental sénégalais. pp. 90-102. *In* P. Cury and C. Roy (Eds). Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement. ORSTOM. Paris. 525 p.
- Treguboff G., and M. Rose, (1957) - Manuel de planctonologie méditerranéenne, Tomes I et II. CNRS, Paris, 587 p.
- Tréguer P., et P. Le Corre, (1974) - Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur Technicon II). Université de Bretagne Occidentale, 60 p.
- Trimbee A.M., and G.P. Harris, (1983) - Use of time-series analysis to demonstrate advection rates of different variable in a small lake. *J. Plankton Res.*, **5**: 819-834.
- Trimbee A.M., and G.P. Harris, (1984) - Phytoplankton population dynamics in a small reservoir: use of sedimentation traps to study the loss of diatoms and the recruitment of summer bloom-forming blue-greens. *J. Plankton Res.*, **6**: 897-918.

- UNESCO/SCOR, (1974) - A review of methods used for quantitative phytoplankton studies. Final report of SCOR working group 33. *UNESCO Technical Papers in Marine Science*, **18**, 27 p.
- UNESCO/SCOR, (1984) - L'échelle de salinité pratique de 1978 et l'équation internationale d'état de l'eau de mer de 1980. *UNESCO Technical Papers in Marine Science*, **36**: 21 p.
- Valderrama I., (1981) - The simultaneous analysis of total nitrogen and phosphorus in natural waters. *Mar. Chem.*, **10**: 109-122.
- Van Dronk E., and S.S. Kilham, (1990) - Temperature effects on silicon and phosphorus limited growth and competitive interactions among three diatoms. *J. Phycol.*, **26**: 40-50.
- Van Leussen W, and J. Dronkers, (1988) - Physical processes in estuaries : an introduction. pp 1-18. In W. Van Leussen et J. Dronkers (Eds). *Physical processes in Estuaries*. Springer-Verlag. 550 p.
- Venrick E.L., (1986) - Patchiness and the paradox of the plankton. pp. 261-265. In A.C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B.J. Zahunerce, and R.K. Johnson (Eds), *Pelagic biogeography. UNESCO Technical Papers in Marine Science. n°49*. UNESCO. Paris.
- Venrick E.L., (1990) - Phytoplankton in an oligotrophic ocean: species structure and interannual variability. *Ecology*, **71(4)**: 1547-1563.
- Videau C., et M. Leveau, (1990) - Biomasse et production phytoplanctoniques dans le front du panache rhodanien. Situation printanière. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **311(3)**: 219-224.
- Wangersky P.J., (1977) - The role of particulate matter in the productivity of surface waters. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **30**: 546-564.
- Webb K.L., (1988) - Comment on "Nutrient Limitation of phytoplankton growth in brackish coastal ponds. Caraco et al. 1987". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**: 380.
- Wolanski E., and W. Hammer, (1988) - Topographically controled fronts in the ocean and their biological influence. *Science*, **241**: 177-181.
- Wood E.J.F., (1953) - Dinoflagellates in the Australian region. Division of fisheries, CSIRO, Cronulla, NSW, 350 p.
- Yentsch C.S., and A. Phinney, (1984) - Observed changes in spectral signatures of natural phytoplankton populations : the influence of nutrient availability. pp. 129-140. In O. Holm-Hansen, L. Bolis and R. Gilles (Eds). *Marine phytoplankton productivity. Lectures Notes on Coastal and Estuarine Sciences. n°8*. Springer-Verlag. 175 p.
- Yentsch C.S., and D.A. Phinney, (1985) - Spectral fluorescence: an ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations. *J. Plankton Res.*, **7(5)**: 617-632.
- Yoder J.A., C.R. McLain, J.O. Blanton, and L. Oey, (1987) - Scales in CZCS-Chlorophyll imagery of the Southeastern US continental shelf. *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 929-941.
- Zutic V., et T. Legovic, (1987) - A film of organic matter at the fresh-water/sea-water interface. *Nature*, **328** : 612-614.

LISTE DES FIGURES

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

Introduction

1.1	Bassin du fleuve Sénégal.....	2
1.2	Estuaire du fleuve Sénégal.....	3

Chapitre 2

2.1	Echelles spatio-temporelles des processus biologiques développés par le phytoplancton, (tiré de Harris 1986).....	28
2.2	Représentation schématique des diverses opérations d'échantillonnage menées sur l'estuaire du fleuve Sénégal.....	39
2.3	Types de flagelles possédés par les diverses classes du phytoplancton marin (tiré de Sournia 1982).....	48
2.4	Représentation schématique des divers types morphologiques que présentent les dinoflagellés (tiré de Sournia 1986).....	49

Chapitre 3

3.1	Niveau moyen de l'océan à Dakar sur la période 1958-1965 (d'après Rébert 1983).....	72
3.2	Salinités de surface à Saint-Louis avant l'édification du barrage de Diama.....	73
3.3	Salinités de surface à Saint-Louis après l'édification du barrage de Diama.....	73
3.4	Salinité en mer et dans le fleuve à Saint-Louis et Gandiole (1989-1990).....	75
3.5	Périodogramme associé à la série des salinités de surface mesurées à Saint-Louis durant la phase de salinisation en 1983 ($S < 35$).....	77
3.6	Salinité de surface à Saint-Louis durant la phase d'évaporation (avril à juillet) en 1988.....	78
3.7	Températures de surface en mer et dans le fleuve à Saint-Louis en 1989-1990.....	80
3.8	Ecarts de température de surface entre le fleuve et l'océan à Saint-Louis.....	81
3.9	Diagrammes T:S pour les années 1988, 1989 et 1990.....	84
3.10	Diagrammes T:S en phase d'évaporation pour les années 1988 et 1989.....	85
3.11	Saisonnalité des principaux descripteurs de l'hydroclimat estuarien.....	88
3.12	Relation liant le coefficient d'atténuation vertical de l'éclairement descendant à la profondeur de disparition du disque de Secchi.....	90
3.13	Evolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi selon la charge en MES des eaux estuariennes.....	91
3.14	Distribution des MES selon la conductivité.....	92
3.15	Relation liant la profondeur de disparition du disque de Secchi à la conductivité.....	93
3.16	Distribution des teneurs en chlorophylle selon la charge en MES.....	94
3.17	Evolution temporelle de la teneur en phosphore réactif dissous.....	96

3.17 Evolution temporelle de la teneur en phosphore réactif dissous.....	96
3.18 Evolution de la teneur en phosphore réactif dissous suivant la conductivité équivalente à 25°C.....	97
3.19 Evolution de la teneur en silicates suivant la conductivité équivalente à 25°C.....	99
3.20 Evolution de la teneur en nitrates suivant la conductivité équivalente à 25°C.....	99
3.21 Evolution temporelle du rapport N/P.....	100
3.22 Evolution de la biomasse chlorophyllienne mesurée en surface à Diama selon la conductivité ($C_{25} > 0,5 \text{ms.cm}^{-1}$).....	102
3.23 Distribution de la chlorophylle en fonction de la conductivité.....	103

Chapitre 4

4.1 Profil longitudinal de salinité dans l'estuaire le 19-07-1989.....	113
4.2 Répartition de la biomasse phytoplanctonique (07/1989).....	113
4.3 Profils verticaux de température (07/1989).....	115
4.4 Fréquences relatives des différents groupes taxinomiques selon la salinité (07/89).....	120
4.5 Fréquences relatives des différentes familles taxinomiques selon la distance au barrage (07/1989).....	120
4.6 Remplacement des chlorophycées par les diatomées selon la salinisation (07/1989).....	122
4.7 Evolution de la teneur en chlorophylle suivant la distance à Diama (07/1989).....	123
4.8 Evolution du nombre de taxons suivant la distance au barrage (07/1989).....	124
4.9 Evolution du rapport pigmentaire (chlo/N) selon la distance au barrage (07/1989).....	126
4.10 Evolution du rapport pigmentaire (chlo/N) selon la salinité (07/1989).....	126
4.11 Evolution de la teneur en chlorophylle suivant le nombre de cellules (07/1989).....	127
4.12 Evolution du rapport pigmentaire suivant l'abondance du nanoplancton (07/1989).....	128
4.13 Relation liant la biomasse chlorophyllienne à l'abondance en diatomées (07/1989).....	129
4.14 Gradients de nitrate dans l'estuaire le 19-07-1989.....	132
4.15 Gradients de phosphate dans l'estuaire le 19-07-1989.....	132
4.16 Profil de salinité dans l'estuaire le 17-11-1988.....	135
4.17 Chronique limnigraphique à Diama en janvier 1989.....	137
4.18 Profil longitudinal de salinité dans l'estuaire le 26-01-1989.....	138
4.19 Répartition de la biomasse phytoplanctonique (janvier 1989).....	138
4.20 Profils de température (janvier 1989).....	141
4.21 Caractéristiques des peuplements récoltés en surface dans l'estuaire, et principaux descripteurs hydroclimatiques (janvier 1989).....	152
4.22 Evolution de l'abondance des microflagellés selon l'abondance des diatomées (janvier 1989).....	153
4.23 Nombre de taxons recensés suivant la distance à Diama (janvier 1989).....	155
4.24 Nombre de cellules ($10^6.l^{-1}$) suivant la distance à Diama (janvier 1989).....	155
4.25 Evolution du rapport pigmentaire suivant la distance à Diama (janvier 1989).....	157

4.26 Evolution du rapport pigmentaire suivant la salinité (janvier 1989).....	157
4.27 Evolution du rapport pigmentaire selon la profondeur de disparition du disque de Secchi (janvier 1989).....	158
4.28 Limnigramme du lac de retenue à Diama du 10 mars au 25 mai 1989.....	161
4.29 Profils longitudinaux et verticaux de densité dans l'estuaire le 25 mai 1989.....	164
4.30 Profils longitudinaux et verticaux de température (mai 1989).....	166
4.31 Profils longitudinaux et verticaux de salinité (mai 1989).....	167
4.32 Profils longitudinaux et verticaux de biomasse (mai 1989).....	168
4.33 Diagramme T:S pour la campagne de mai 1989.....	176
4.34 Schema du statut hydrodynamique des diverses masses d'eau (25 mai 1989).....	177
4.35 Evolution des teneurs en nitrate ($N-NO_3$, $\mu\text{mole.l}^{-1}$) et phosphore réactif dissous ($P-PO_4$, $\mu\text{mole.l}^{-1}$) suivant la distance à l'embouchure (25 mai 1989).....	180
4.36 Evolution du rapport N/P et de la teneur en silice réactive dissoute (Si, $\mu\text{mole.l}^{-1}$) suivant la distance à l'embouchure (25 mai 1989).....	181
4.37 Evolution de la teneur en silice réactive dissoute (Si, $\mu\text{mole.l}^{-1}$) suivant la salinité (25 mai 1989).....	182
4.38 Evolution de la profondeur de disparition du disque de Secchi (cm) et de la biomasse chlorophyllienne moyenne ($\mu\text{g.l}^{-1}$) selon la distance à l'embouchure (25 mai 1989).....	184
4.39 Evolution de la fréquence relative des taxons de taille $> 15 \mu\text{m}$ (A) et $< 15 \mu\text{m}$ (B) recensés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'embouchure.....	194-5
4.40 Evolution comparée de la fréquence relative des taxons des deux classes de taille ($>$ et $< 15 \mu\text{m}$) recensés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'embouchure.....	196
4.41 Evolution de la densité cellulaire ($10^6.l^{-1}$), de la teneur en chlorophylle ($\mu\text{g.l}^{-1}$), et du rapport pigmentaire ($\mu\text{g}.10^{-6}\text{cellules}$) observés lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989 selon la distance à l'embouchure.....	197
4.42 Distribution des valeurs de biomasse (A), de salinité (B), et des écarts verticaux de salinité entre la surface et la fond (C) pour chacune des campagnes spatiales.....	203
4.43 Evolution longitudinale de l'abondance relative du nanoplancton (taille $< 15-20 \mu\text{m}$, sans considération taxinomique) au cours des trois campagnes longitudinales.....	206
4.44 Champs de vitesses obtenus par modélisation numérique de la circulation de marée et de la dispersion du sel dans l'estuaire du fleuve Sénégal, en deux phases typiques d'un cycle de marée.....	208
4.45 Distribution de l'ensemble des valeurs de chlorophylle échantillonnées dans l'estuaire du fleuve Sénégal durant les campagnes spatiales longitudinales (janvier, juillet et mai 1989).....	211
4.46 Transformations ACE pour la teneur en <i>chlorophylle</i> (A) et la <i>distance à l'embouchure</i> des échantillons (B) collectés en juillet 1989.....	212
4.47 Transformations ACE pour la teneur en <i>chlorophylle</i> (A) et la <i>profondeur d'origine</i> des échantillons (B) collectés en janvier 1989.....	213
4.48 Transformations ACE pour la teneur en <i>chlorophylle</i> (A), la <i>distance à l'embouchure</i> (B) et la <i>profondeur d'origine</i> des échantillons (C) collectés en janvier 1989.....	214
4.49 Transformations ACE obtenues pour la teneur en <i>chlorophylle</i> des échantillons collectés en mai 1989 lors de la prise en compte des deux descripteurs physiques ou de la distance à l'embouchure seule.....	215

4.50 Transformations ACE pour la teneur en <i>chlorophylle</i> (A) et la <i>profondeur</i> d'origine des échantillons (B) collectés en mai 1989.....	216
--	-----

Chapitre 5

5.1 Evolution de la cote du lac de retenue de Diama en 1989 et 1990.....	228
5.2 Evolution de la salinité de surface dans l'estuaire à Saint-Louis en 1989 et 1990.....	228
5.3 Evolution de la cote du lac de retenue de Diama durant la période d'échantillonnage, du 27-11-1989 au 04-06-1990.....	231
5.4 Evolution de la salinité de surface dans l'estuaire à Saint-Louis durant la période d'échantillonnage, du 27-11-1989 au 04-06-1990.....	231
5.5 Marégrammes à Saint-Louis en décembre 1989 et de janvier à mai 1990.....	238-9
5.6 Calcul des indices marégraphiques journaliers.....	240
5.7 Fluctuations du niveau moyen journalier de l'estuaire à Saint-Louis de décembre 1989 à mai 1990.....	241
5.8 Périodogramme associé à la série des niveaux moyens journaliers.....	241
5.9 Fluctuations du marnage moyen journalier dans l'estuaire à Saint-Louis de décembre 1989 à mai 1990.....	244
5.10 Périodogramme associé aux fluctuations du marnage moyen journalier.....	244
5.11 Fluctuations de l'écart d'amplitudes entre les deux marées hautes consécutives de chaque jour (décembre 1989 à mai 1990).....	245
5.12 Périodogramme associé à la série des écarts d'amplitude entre les deux marées hautes de chaque jour.....	246
5.13 Périodogramme associé à la série des écarts d'amplitude entre les deux marées basses de chaque jour.....	246
5.14 Fluctuations du niveau moyen journalier à marée haute et de l'écart moyen journalier entre marées hautes successives.....	247
5.15 Rythme circadien moyen de la marée sur l'ensemble de la période.....	248
5.16 Moyennes décadaires des valeurs maximales, minimales et moyennes journalières de la température de l'air à Richard-Toll sur la période 1975-1981.....	252
5.17 Moyenne décadaire de l'écart de température journalier de l'air à Richard-Toll sur la période 1975-1981.....	252
5.18 Evolution de la température superficielle dans le fleuve à Richard-Toll à 7h30 et 15h30 durant le premier semestre 1982.....	254
5.19 Evolution de l'écart entre les températures matinales et vespérales mesurées en surface dans le fleuve à Richard-Toll durant le premier semestre 1982.....	254
5.20 Représentation schématique de la circulation nette dans la zone de mélange de l'estuaire lors d'un lâcher.....	261
5.21 Logique de l'échantillonnage effectué durant la saison sèche 1989-1990.....	265
5.22 Mouillage courantographique à Saint-Louis.....	266
5.23 Signal de marée enregistré à Saint-Louis du 15 au 28 janvier 1990.....	269
5.24 Salinité en surface à Gandiole et Saint-Louis durant le mois de janvier 1990.....	270
5.25 Séries de température enregistrées aux divers profondeurs lors de Anderaa1.....	271

5.26	Périodogramme associé à la série des températures enregistrées en sub-surface (Anderaa1).....	272
5.27	Températures enregistrées et mesurées en surface (Anderaa1).....	273
5.28	Températures enregistrées et mesurées au fond (Anderaa1).....	274
5.29	Salinités enregistrées et mesurées aux diverses profondeurs (Anderaa1).....	275
5.30	Périodogramme associé à la série des salinités enregistrées en surface (Anderaa1).....	276
5.31	Evolution de la densité aux diverses profondeurs (Anderaa1).....	278
5.32	Marégramme à Saint-Louis durant la période de suivi Anderaa1.....	278
5.33	Corrélation croisée entre le marégramme et la densité intermédiaire (Anderaa1).....	279
5.34	Histogramme de fréquences des courants latéraux enregistrés en surface et au fond (Anderaa1).....	280
5.35	Evolution temporelle de la composante Nord des courants enregistrés en surface et au fond (Anderaa1).....	282
5.36	Marégramme et évolution temporelle de l'écart entre les composantes Nord des courants enregistrés en surface et au fond (Anderaa1).....	282
5.37	Evolution temporelle de l'indice de stratification de Richardson calculé à partir des valeurs instantanées horaires enregistrées en surface et au fond (Anderaa1).....	284
5.38	Histogramme de fréquence de distribution des valeurs prises par l'indice de Richardson (Anderaa1).....	285
5.39	Histogramme de fréquence de distribution des valeurs de l'écart vertical de densité entre la surface et le fond (Anderaa1).....	286
5.40	Evolution temporelle de l'indice de stratification de Richardson après lissage des fluctuations à haute fréquence (Anderaa1).....	288
5.41	Périodogramme associé à la série temporelle lissée des fluctuations de l'indice de stratification de Richardson (Anderaa1).....	288
5.42	Evolution temporelle de la teneur en silice réactive dissoute aux différentes profondeurs (Anderaa1).....	291
5.43	Evolution temporelle de la salinité <i>mesurée</i> aux différentes profondeurs lors de la campagne Anderaa1.....	291
5.44	Evolution de la teneur en silice réactive dissoute selon la salinité des eaux d'origine du prélèvement (Anderaa1).....	291
5.45	Evolution temporelle de la teneur en nitrates aux différentes profondeurs (campagne Anderaa1).....	292
5.46	Evolution de la teneur en nitrates selon la salinité (<i>mesurée</i>) des eaux d'origine du prélèvement (Anderaa1).....	292
5.47	Evolution de la température de surface en mer en janvier et février 1990.....	293
5.48	Evolution du niveau moyen des eaux dans l'estuaire en janvier 1990.....	293
5.49	Evolution temporelle de la charge en matières en suspension aux différentes profondeurs (Anderaa1).....	295
5.50	Evolution théorique de la teneur en MES en diverses stations d'un estuaire partiellement mélangé au cours d'un cycle de marée.....	297
5.51	Evolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique aux diverses profondeurs (Anderaa1).....	298
5.52	Evolution comparée de la biomasse phytoplanctonique et de la salinité <i>mesurée</i> à mi-profondeur et au fond (Anderaa1).....	299

5.53	Evolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique en surface et de l'indice de stratification de Richardson (Anderaa1).....	300
5.54	Série temporelle stationnarisée des salinités de surface saisie toute les demi-heures (Anderaa1).....	305
5.55	Périodogramme associé à la série stationnarisée des salinités de surface saisie toute les demi-heures (Anderaa1).....	305
5.56	Localisation temporelle des heures de vitesses maximales et nulles des courants de surface et de fond (Anderaa1).....	307
5.57	Représentation typologique des séquences hydrodynamiques infra-journalières qui contrôlent la stabilité verticale de la colonne d'eau en situation de front.	308
5.58	Evolution circadienne de la chlorophylle aux trois profondeurs (Anderaa1).....	309
5.59	Evolution de la salinité de surface à Saint-Louis du 15 avril au 04 juin 1990.....	315
5.60	Signal de marée enregistré à Saint-Louis du 18 au 30 mai 1990.	315
5.61	Températures de surface mesurées et enregistrées lors de la campagne Anderaa2.....	317
5.62	Salinités de surface mesurées et enregistrées lors de la campagne Anderaa2.	317
5.63	Périodogramme associé à la série des résidus de la salinité de surface (Anderaa2).	317
5.64	Evolution temporelle de la salinité enregistrée en surface et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (Anderaa2).....	318
5.65	Températures mesurées et enregistrées en profondeur (Anderaa2).	320
5.66	Evolution temporelle de la temperature enregistrée en profondeur et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (Anderaa2).	320
5.67	Evolution temporelle de la salinité enregistrée en profondeur et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis.	321
5.68	Salinités mesurées et enregistrées en profondeur lors de la campagne Anderaa2.	322
5.69	Temperatures mesurées et enregistrées à mi-profondeur (Anderaa2).	323
5.70	Evolution temporelle de la temperature enregistrée à mi-profondeur et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (Anderaa2).	324
5.71	Evolution temporelle de la salinité enregistrée à mi-profondeur et de l'élévation mesurée au marégraphe de Saint-Louis (Anderaa2).....	324
5.72	Salinités mesurées et enregistrées à mi-profondeur lors de la campagne Anderaa2.	325
5.73	Composante Nord des courants de marée enregistrés aux différentes profondeurs (Anderaa2).....	326
5.74	Composante transversale des courants de marée enregistrés aux différentes profondeurs (Anderaa2).	327
5.75	Evolution temporelle de la température et de la densité (σ_t) de surface (Anderaa2).....	330
5.76	Evolution temporelle de la salinité et de la densité (σ_t) en profondeur (Anderaa2).	331
5.77	Evolution comparée des séries de densité (σ_t) aux trois profondeurs (Anderaa2).....	331
5.78	Evolution temporelle des isothermes (Anderaa2).	334
5.79	Mouvement théorique associé à la propagation d'une onde interne entre des masses d'eau de densités différentes (extrait de Demers et al. 1986).....	337
5.80	Evolution temporelle de la teneur en silicates aux trois profondeurs (Anderaa2).	341
5.81	Evolution temporelle de la concentration en silicates des eaux de surface et du marégraphe à Saint-Louis.	342

5.82 Evolution temporelle de la charge particulaire aux différentes profondeurs (campagne Anderaa2).....	345
5.83 Evolution temporelle de la charge particulaire en profondeur et du marégramme de Saint-Louis (Anderaa2).....	346
5.84 Evolution temporelle des concentrations en chlorophylle aux diverses profondeurs et de la température enregistrée au bas de la colonne d'eau (Anderaa2).....	348
5.85 Evolution de la température de surface en mer en mai et juin 1990.....	351
5.86 Représentation synthétique sur un cycle nyctéméral de l'ensemble des biomasses chlorophyllienne récoltées aux diverses profondeurs lors du suivi à court terme Anderaa2.....	352
5.87 Fluctuations de l'abondance des <i>diatomées pennées</i> aux diverses profondeurs.....	357
5.88 Fluctuations de l'abondance des <i>dinoflagellés</i> aux diverses profondeurs.....	358
5.89 Fluctuations de l'abondance des <i>diatomées centriques</i> aux diverses profondeurs.....	359
5.90 Fluctuations de l'abondance de <i>Rhizosolenia stoeltoerfoetii</i> aux trois profondeurs.....	360
5.91 Fluctuations de l'abondance des différents taxons à chacune des profondeurs.....	364
5.92 Evolution temporelle de l'indice de Richardson calculé entre la surface et le fond.....	370
5.93 Périodogramme associé à la série du Nombre de Richardson lissé.....	371

Conclusion

g.1 Représentation schématique "typique", bidimensionnelle verticale et longitudinale, de l'estuaire du fleuve Sénégal pendant la saison sèche 1989-1990.....	388
g.2 Représentation schématique des principaux modes de circulation susceptibles d'être rencontrés dans un estuaire bien mélangé.....	390
g.3 Cas typologique de remontée saline dans l'estuaire du fleuve Sénégal suivant le modèle numérique bidimensionnel vertical mis au point par B. Millet (1991).....	396

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 2

2.1 Dates et numéros des campagnes menées sur l'ensemble de la zone d'influence du barrage de Diama lors de la phase d'échantillonnage exploratoire de mai 1988 à août 1989.	36
2.2 Stations retenues lors de l'échantillonnage exploratoire de mai 1988 à août 1989 : la distance à l'océan, le mode de récolte des échantillons et la possibilité d'y effectuer un profil vertical sont indiqués.	36
2.3 Principaux descripteurs de l'environnement mesurés ou dosés. Symboles et unités utilisés.	41
2.4 Quelques caractéristiques des principaux taxons phytoplanctoniques rencontrés en milieu marin.	48

Chapitre 3

3.1 Caractéristiques optiques de la colonne d'eau dans l'estuaire.	89
3.2 Variabilité transversale et verticale de la charge en MES dans l'estuaire en période de crue.	91

Chapitre 4

4.1 Ecart des descripteurs (de surface) entre les trois principales stations (19 juillet 1989).	114
4.2 Fréquence relative (%) des taxons rencontrés dans l'estuaire le 19/07/1989.	119
4.3 Biomasses et densités cellulaires en trois stations de l'estuaire le 17-11-1988.	136
4.4 Spatialisation schématique de l'estuaire le 26-01-1989.	146
4.5 Liste des taxons rencontrés dans l'estuaire le 26-01-1989.	148
4.6 Fréquence relative (%) des taxons rencontrés dans l'estuaire le 26/01/1989.	151
4.7 Ecart (en jours) séparant les diverses campagnes longitudinales du dernier lâcher d'eau douce dans l'estuaire précédent les campagnes.	162
4.8 Salinités mesurées en mer à Saint-Louis, et dans le fleuve à Saint-Louis et Gandiole les jours suivant le lâcher du 20 mars et le jour de la campagne du 25 mai.	162
4.9 Salinités observées dans le fleuve à Saint-Louis (en surface) les 25 mai 1982, 83, 86, 87, 88 et 89.	163
4.10 Températures de surface dans le fleuve et en mer le 25 mai 1989 à 9h00.	166

4.10	Températures de surface dans le fleuve et en mer le 25 mai 1989 à 9h00.	166
4.11	Résumé synthétique des diverses situations hydrodynamiques recensées dans l'estuaire le 25 mai 1989.....	178
4.12	Descripteurs hydroclimatiques de l'estuaire le 25 mai 1989.	179
4.13	Liste des taxons rencontrés dans l'estuaire le 25/05/1989.....	186
4.14	Représentation des divers familles d'algues recensées lors de la campagne spatiale du 25 mai 1989.	188
4.15	Discrimination des peuplements phytoplanctoniques estuariens recensés le 25 mai 1989.	192
4.16	Fréquence relative des diverses familles (en deux classes de taille) recensées dans l'estuaire le 25 mai 1989.....	193
4.17	Richesses taxinomiques observées en diverses stations de l'estuaire à l'occasion des campagnes spatiales de juillet, janvier et mai 1989.	204
4.18	Schéma synthétique des divers processus successifs déterminant le statut hydrodynamique et le devenir, écologique des masses d'eau continentale advectées depuis la retenue de Diama dans l'estuaire.	219

Chapitre 5

5.1	Effets de la marée sur la phytoplancton (d'après Demers et al. 1986).	235
5.2	Temps de propagation de la marée (avant barrage) comptés à partir de l'embouchure (tiré de Rochette 1974).	237
5.3	Périodes des principaux signaux de fortes intensités associés au périodogramme de la série des niveaux moyens journaliers.	242
5.4	Salinités de surface mesurées à Richard-Toll durant la saison sèche 1982 (d'après Gac et al. 1986a).	251
5.5	Valeurs de la densité calculée à partir de la formule de Fofonoff pour diverses valeurs de salinité, la température variant de 2,5 en 2,5°C.....	255
5.6	Ecarts de densité associés à une élévation de la température de 2,5°C à salinité constante.....	256
5.7	Ecarts de densité associés à une diminution de salinité d'une unité à température constante.....	257
5.8	Coefficient de détermination (R^2 , %) des relations linéaires liant les fluctuations de densité (σ_t) aux variations de température ou de salinité aux différentes profondeurs lors de la campagne Anderaa2.....	329
5.9	Coefficients de corrélation de rang (Tau de Kendall) calculés pour les séries de salinité et des teneurs en silicates aux différentes profondeurs (Anderaa2).....	341

5.10	Comparaison des teneurs moyennes en silice réactive dissoute aux diverses profondeurs (Anderaa2).....	341
5.11	Coefficients de corrélation de rang (Tau de Kendall) calculés pour les séries des teneurs en MES aux diverses profondeurs (Anderaa2).....	345
5.12	Profondeur de disparition du disque de Secchi et épaisseur de la couche euphotique (Anderaa2).....	346
5.13	Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des <i>diatomées pennées</i> aux trois profondeurs.....	357
5.14	Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des <i>dinoflagellés</i> aux trois profondeurs.....	359
5.15	Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative des <i>diatomées centriques</i> aux trois profondeurs.....	360
5.16	Statistiques simples se rapportant à la fréquence relative de la diatomée centrique <i>Rhizosolenia stoeltherfoetii</i> aux trois profondeurs.....	361
5.17	Valeurs du U_{obs} de Mann-Whitney-Wilcoxon calculé pour la comparaison des diverses séries des fréquences relatives "taxon par taxon" à chaque profondeur.....	362
5.18	Valeurs du Tau de Kendall (τ_{λ}) calculées sur les abondances de chacun des taxons.....	363

ANNEXE 1

Détails des méthodologies mises en oeuvre pour l'analyse des sels nutritifs lors de l'étude des conditions de milieu dans l'estuaire du fleuve Sénégal.

Figurent dans cette annexe les protocoles opératoires mis en oeuvre pour le dosage des divers sels nutritifs dissous :

1. analyses par spectrophotométrie,
2. analyses à l'autoanalyseur.

I. DOSAGE MANUEL AU SPECTROPHOTOMETRE.

Durant la phase d'échantillonnage exploratoire, l'intégralité des analyses a été effectuée "manuellement" à l'aide d'un spectrophotomètre Bausch et Lomb, Spectronic 2000.

Les méthodologies décrites ci après ont été adoptées après consultation de divers ouvrages consacrés à la détermination des teneurs en sels nutritifs dissous (voir chapitre II). Elles représentent le plus souvent un compromis entre les exigences analytiques *senso stricto*, et nos propres contingences (nombre d'échantillon, temps d'analyse, précision et/ou sensibilité annoncée et nos propres résultats,...).

I.1. DOSAGE DES NITRATES + NITRITES.

A. PRINCIPE DE LA METHODE.

Les ions nitrates sont réduits en ions nitrites par contact avec des copeaux de cadmium en présence de chlorure d'ammonium. Les ions nitrites ainsi obtenus et les ions nitrites déjà présents dans l'échantillon forment en milieu acide un complexe diazoïque avec le sulfanilamide. Puis ce diazoïque réagit avec le N-naphtyl-éthylènediamine pour former un complexe rouge. Celui-ci absorbe à la longueur d'onde de 543 nm.

B. APPAREILLAGE.

Spectrophotomètre BAUSCH & LOMB 2000 avec une cuve de 1 cm de trajet optique.
Agitateur avec tubes de 10 ml à bouchons vissés.

C. REACTIFS.

C.1. Solution de sulfanilamide (réactif R1).

Dans une fiole de 500 ml, diluer 50 ml d'acide chlorhydrique concentré ($d=1,19$) dans environ 300 ml d'eau distillée. Dissoudre 5 g de sulfanilamide ($C_6H_8N_2O_2S$) dans cette solution, puis compléter à 500 avec de l'eau distillée.

Cette solution est stable plusieurs mois.

C.2. Solution de N-naphtyl (réactif R2).

Dissoudre 0,5 g de N-naphtyl-1-éthylènediamine dichlorhydrate ($C_{10}H_7NHCH_2, 2HCl, CH_3OH$) dans 500 ml d'eau déminéralisée.

Cette solution doit être conservée au frais et à l'obscurité, et doit être renouvelée tous les mois ou dès qu'il y a changement de sa coloration.

C.3. Solution de chlorure d'ammonium ($250 g.l^{-1}$).

Dissoudre 250 g de chlorure d'ammonium (NH_4Cl) dans 1 litre d'eau déminéralisée.

C.4. Solution étalon primaire de nitrate ($10 \mu atg N-NO_3.l^{-1}$).

Dissoudre 1,012 g de nitrate de potassium (KNO_3) dans 1 litre d'eau déminéralisée et ajouter 1 ml de chloroforme. Cette solution, conservée au froid et à l'abri de la lumière est stable plusieurs mois.

C.5. Solution étalon secondaire de nitrate.

Diluer 100 fois la solution primaire. Cette solution ne se conserve pas et doit être préparée extemporanément.

D. PREPARATION DU CADMIUM.

D.1. Réactifs.

Solution de chlorure d'ammonium 0,1M : dissoudre 5,345 g de chlorure d'ammonium (NH_4Cl) dans 1 litre d'eau déminéralisée.

Solution de chlorure mercurique : préparer une solution à 10,10 g de chlorure mercurique (HgCl_2) par litre dans de l'eau déminéralisée.

Solution d'acide chlorhydrique 2N : diluer 32 ml d'acide chlorhydrique concentré ($d=1,19$) dans 200 ml d'eau déminéralisée.

Solution d'acide nitrique 0,3N : diluer 2,6 ml d'acide nitrique ($d=1,50$) dans 200 ml d'eau déminéralisée.

Solution de sulfate de cuivre 0,08M : dissoudre 4 g de sulfate de cuivre ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) dans 200 ml d'eau déminéralisée.

D.2. Préparation du cadmium.

Deux méthodes ont été utilisées.

Méthode 1

- prendre environ 50 g cadmium en grains de 0,5 à 2 mm de diamètre,
- traiter le cadmium par environ 100 ml de solution de chlorure mercurique en agitant 3 mn,
- laver abondamment à l'eau déminéralisée jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de particules fines en suspension,
- conserver le cadmium ainsi traité dans la solution de chlorure d'ammonium 0,1M.

Méthode 2

- prendre environ 50 g cadmium en grains de 0,5 à 2 mm de diamètre,
- laver à l'acide chlorhydrique 2N, puis rincer à l'eau déminéralisée,
- laver à l'acide nitrique 0,3N, puis rincer à l'eau déminéralisée,
- traiter le cadmium par environ 100 ml de solution de sulfate de cuivre en agitant jusqu'au virage de la solution du bleu au noir,
- laver abondamment à l'eau déminéralisée jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de particules fines en suspension,
- conserver le cadmium ainsi traité dans la solution de chlorure d'ammonium 0,1M.

E. MODE OPERATOIRE.

E.1. Processus général.

Dans un tube de 10 ml à bouchon vissé :

- mettre 5 ml d'eau à analyser,
- ajouter environ 1 g de cadmium traité,

- ajouter 0,1 ml de solution de chlorure d'ammonium à 250 g.l⁻¹,
- agiter pendant 30 mn,
- prélever une aliquote de 2,5 ml de cette solution.

Dans cette aliquote :

- ajouter 0,05 ml du réactif R1 et mélanger,
- laisser reposer 5 mn,
- ajouter 0,05 ml du réactif R2 et mélanger,
- attendre au moins 15 mn le développement de la coloration, mais pas plus de 1^h30,
- mesurer l'absorbance en cuve de 1 cm à 543 nm en référence à de l'eau déminéralisée. Soit A la lecture d'absorbance.

E.2. Gamme étalon.

Dans des fioles de 50 ml, introduire 0,5 - 1 - 2 - 3 et 4 ml de la solution étalon secondaire et compléter à 50 ml avec de l'eau déminéralisée afin d'obtenir une gamme de concentration de 1 - 2 - 4 - 6 et 8 $\mu\text{atg N-NO}_3\text{.l}^{-1}$.

Faire l'analyse de chaque étalon suivant le processus général.

Tracer la droite d'étalonnage donnant l'absorbance en fonction de la concentration. Soit P la pente de cette droite.

E.3. Blancs.

Blanc de turbidité: il s'agit de l'absorbance de l'échantillon brut (sans traitement par les réactifs) mesurée par rapport à de l'eau déminéralisée ; soit B_t cette valeur.

Blanc des réactifs: il s'agit de l'absorbance imputable aux réactifs eux-mêmes. Prendre 5 ml d'eau déminéralisée et suivre le processus général. Faire trois déterminations en mesurant l'absorbance par rapport à de l'eau déminéralisée ; soit B_r la moyenne de ces valeurs.

F. CALCUL.

- Soit
- A la lecture d'absorbance de l'échantillon,
 - P la pente de la droite d'étalonnage,
 - B_t le blanc de turbidité,
 - B_r le blanc des réactifs.

L'absorbance nette est $D = A - B_t - B_r$,

La concentration en $\mu\text{atg N-NO}_3\text{.l}^{-1}$ est $c = D/P$.

I.2. DOSAGE DU PHOSPHORE REACTIF DISSOUS.

A. PRINCIPE DE LA METHODE.

Les ions phosphates réagissent avec le molybdate d'ammonium pour former un complexe phospho-molybdique jaune en présence d'antimoine. Celui-ci est réduit par l'acide ascorbique en un composé bleu qui permet un dosage par colorimétrie.

B. APPAREILLAGE.

Spectrophotomètre BAUSCH & LOMB 2000 avec une cuve de 10 cm de trajet optique.

C. REACTIFS.

C.1. Préparation des réactifs.

Molybdate: Dissoudre 15 g de paramolybdate d'ammonium $(\text{NH}_4)_6 \text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ dans 500 ml d'eau déminéralisée. Cette solution peut se conserver en flacon en polyéthylène à l'abri de la lumière.

Solution d'acide sulfurique: Ajouter (avec précaution) 140 ml d'acide sulfurique (densité 1,84) dans 900 ml d'eau déminéralisée.

Solution d'acide ascorbique: Dissoudre 27 g d'acide ascorbique $\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_6$ dans 500 ml d'eau déminéralisée. Cette solution peut se conserver plusieurs mois au congélateur.

Solution de tartrate: Dissoudre 0,34 g d'oxotartrate de potassium et d'antimoine $\text{K}(\text{SbO})\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6$ dans 250 ml d'eau déminéralisée, en chauffant si nécessaire. Cette solution peut se conserver plusieurs mois au réfrigérateur.

C.2. Réactif primaire.

Mélanger les réactifs ci-dessus dans les proportions suivantes:

- 100 ml de Molybdate
- 250 ml de Solution d'acide sulfurique
- 100 ml de Solution d'acide ascorbique.
- 50 ml de Solution de tartrate.

Ce mélange ne se conserve pas plus de 6 heures et doit être préparé extemporanément.

C.3. Solution étalon primaire de phosphate ($5 \mu\text{atg P-PO}_4 \cdot \text{l}^{-1}$).

Après séchage à l'étuve et passage au dessiccateur, peser 0,6085 g de dihydrogénophosphate de potassium (KH_2PO_4). Dissoudre celui-ci dans 1 l d'eau déminéralisée et ajouter 1 ml de chloroforme. Cette solution peut se conserver plusieurs mois au réfrigérateur.

C.4. Solution étalon secondaire de phosphate.

Diluer 100 fois la solution primaire. Cette solution ne se conserve pas et doit être préparée extemporanément.

D. MODE OPERATOIRE.

D.1. Processus général.

Dans 50 ml d'eau à analyser,
- ajouter 5 ml de mélange réactif et homogénéiser,
- attendre 1 heure le développement de la coloration,
- mesurer l'absorbance en cuve de 10 cm à 827 nm en référence de l'eau déminéralisée (*). Soit A la lecture d'absorbance.

D.2. Gamme étalon.

Dans des fioles de 50 ml, introduire 0,5 - 1 - 1,5 - 2 et 3 ml de la solution étalon secondaire et compléter à 50 ml avec de l'eau déminéralisée afin d'obtenir une gamme de concentration de 0,5 - 1 - 1,5 - 2 et 3 $\mu\text{atg P-PO}_4 \cdot \text{l}^{-1}$.

Faire l'analyse de chaque étalon suivant le processus général.

Tracer la droite d'étalonnage donnant l'absorbance en fonction de la concentration. Soit P la pente de cette droite.

D.3. Blancs.

Blanc de turbidité: il s'agit de l'absorbance de l'échantillon brut (sans traitement par les réactifs) mesurée par rapport à de l'eau déminéralisée ; soit B_t cette valeur.

Blanc des réactifs: il s'agit de l'absorbance imputable aux réactifs eux-mêmes. Prendre 50 ml d'eau déminéralisée et suivre le processus général. Faire trois déterminations en mesurant l'absorbance par rapport à de l'eau déminéralisée ; soit B_r la moyenne de ces valeurs.

E. CALCUL.

Soit

- A la lecture d'absorbance de l'échantillon,
- P la pente de la droite d'étalonnage,
- B_t le blanc de turbidité,
- B_r le blanc des réactifs.

L'absorbance nette est $D = A - B_t - B_r$,

La concentration en $\mu\text{atg P-PO}_4 \cdot \text{l}^{-1}$ est $c = D/P$.

I.3. DOSAGE DES SILICATES ("SILICE REACTIVE DISSOUTE").

A. PRINCIPE DE LA METHODE.

Les silicates réagissent avec le molybdate d'ammonium pour former un complexe silico-molybdique jaune. Les phosphates réagissent également, mais les complexes formés sont détruits par l'acide oxalique. Le complexe silico-molybdique est réduit par le métol en un composé bleu qui permet un dosage par colorimétrie.

(*) Le maximum d'absorption est en réalité situé à 885 nm. Le spectrophotomètre utilisé n'autorise pas l'utilisation d'une telle longueur d'onde et la valeur de 827 nm a été retenue après divers essais (voir annexe III).

B. APPAREILLAGE.

Spectrophotomètre BAUSCH & LOMB 2000 avec une cuve de 1 cm de trajet optique.

C. REACTIFS.

C.1. Molybdate (réactif R1).

Dans une fiole de 500 ml:

- dissoudre 4 g de paramolybdate d'ammonium $(\text{NH}_4)_6 \text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ dans 300 ml d'eau distillée,
- ajouter 12 ml d'acide chlorhydrique concentré,
- compléter à 500 avec de l'eau distillée.

Cette solution peut se conserver en flacon en polyéthylène à l'abri de la lumière.

C.2. Réactif réducteur composite (réactif R2).

Solution de métoI-sulfite: dans une fiole de 500 ml,

- dissoudre 6 g de sulfite de sodium anhydre (Na_2SO_3)
- ajouter 10 g de métoI (sulfate de p-méthylaminophénol, $\text{C}_{14}\text{H}_{20}\text{N}_2\text{O}_6\text{S}$),
- compléter à 500 avec de l'eau distillée.

Cette solution se détériore en deux à trois semaines en prenant une couleur sombre.

Solution d'acide oxalique: dissoudre 50 g d'acide oxalique ($\text{C}_2\text{H}_2\text{O}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) dans 500 ml d'eau distillée.

Cette solution peut se conserver plusieurs mois.

Solution d'acide sulfurique à 50%: ajouter 250 ml d'acide sulfurique concentré ($d=1,84$) à 250 ml d'eau distillée.

Préparation du réactif composite:

Pour obtenir 300 ml de ce réactif, mélanger dans l'ordre suivant:

- 100 ml de solution de métoI-sulfite,
- 60 ml de solution d'acide oxalique,
- 60 ml d'acide sulfurique à 50%,
- 80 ml d'eau distillée.

Cette solution est instable, et doit être préparée extemporanément.

C.3. Solution étalon primaire de silicates ($5 \mu\text{atg Si.l}^{-1}$).

Dissoudre 0,960 g d'héxafluorosilicate de sodium (Na_2SiF_6) dans 1 l d'eau distillée, et ajouter 1 ml de chloroforme. (*)

Cette solution peut se conserver plusieurs mois en flacon en plastique et à l'abri de la lumière.

C.4. Solution étalon secondaire de phosphate ($0,5 \mu\text{atg Si.l}^{-1}$).

Diluer 10 fois la solution primaire. Cette solution ne se conserve pas et doit être préparée extemporanément.

(*) Le maximum d'absorption est en réalité situé à 885 nm. Le spectrophotomètre utilisé n'autorise pas l'utilisation d'une telle longueur d'onde et la valeur de 827 nm a été retenue après divers essais (voir annexe III).

D. MODE OPERATOIRE.

D.1. Processus général.

Dans un tube de 10 ml,
- introduire 2 ml du réactif R1,
- laisser agir 10 mn (ce temps de réaction doit rester le même pour les échantillons et les étalons d'une même série d'analyses),
- ajouter 3 ml du réactif R2 et mélanger,
- attendre 2 heure le développement de la coloration,
- mesurer l'absorbance en cuve de 1 cm à 810 nm en référence de l'eau distillée. Soit A la lecture d'absorbance.

D.2. Gamme étalon.

Dans des fioles de 50 ml, introduire 1 - 2 - 3 - 4 et 5 ml de la solution étalon secondaire et compléter à 50 ml avec de l'eau distillée afin d'obtenir une gamme de concentration de 10 - 20 - 30 - 40 et 50 $\mu\text{atg Si.l}^{-1}$.

Faire l'analyse de chaque étalon suivant le processus général.

Tracer la droite d'étalonnage donnant l'absorbance en fonction de la concentration. Soit P la pente de cette droite.

D.3. Blancs.

Blanc de turbidité: il s'agit de l'absorbance de l'échantillon brut (sans traitement par les réactifs) mesurée par rapport à de l'eau distillée ; soit B_t cette valeur.

Blanc des réactifs: il s'agit de l'absorbance imputable aux réactifs eux-mêmes. Prendre 50 ml d'eau distillée et suivre le processus général. Faire trois déterminations en mesurant l'absorbance par rapport à de l'eau distillée ; soit B_r la moyenne de ces valeurs.

E. CALCUL.

Soit

- A la lecture d'absorbance de l'échantillon,
- P la pente de la droite d'étalonnage,
- B_t le blanc de turbidité,
- B_r le blanc des réactifs.

L'absorbance nette est $D = A - B_t - B_r$,

La concentration en $\mu\text{atg P-PO}_4.\text{l}^{-1}$ est $c = D/P$.

II. DOSAGE A L'AUTOANALYSEUR.

Les montages réalisés sont ceux préconisés par C. Oudot(*) (chimiste ORSTOM) ; les modalités présentées ci après ont été adaptées des fiches fournies son laboratoire.

Le calcul des concentrations a été fait à partir de la résolution d'un polynôme (et non d'une régression linéaire) ; la référence utilisée était constituée d'eau de mer synthétique additionnée des réactifs.

(*) Sauf pour le dosage du phosphore réactif dissous ; voir annexe III. Nous n'avons de plus pas tenu compte de l'effet de sel pour le dosage de cet élément.

II.1. MISE EN ROUTE DE L'APPAREIL.

Les colorimètres et enregistreurs doivent avoir un temps de chauffe suffisant (depuis la veille des analyses idéalement).

LE JOUR MEME:

A. Echantillons d'eau de mer

- Mettre la pompe péristaltique en service.
- Vidanger la cuve du sampler (échantillonneur automatique) et l'alimenter en eau de mer (synthétique et dénuée de tout sel nutritif, ou provenant du large et autoclavée après filtration).
- Plonger l'aiguille de prélèvements dans de l'eau fraîchement déminéralisée pendant plusieurs minutes. Mettre la plume de l'enregistreur à zéro (*ZERO DE L'ANALYSE*).
- Mettre l'aiguille dans la cuve d'eau de mer du sampler et noter la valeur obtenue (*CORRECTION D'EFFET DE SEL*).
- Replonger l'aiguille dans l'eau fraîchement déminéralisée et brancher les réactifs ; noter la valeur obtenue (*BLANC DES REACTIFS*).
- Ramener la plume à zéro et repasser l'aiguille dans la cuve du sampler. Noter la valeur (D).
- Démarrer les étalonnages et analyses. En fin d'analyse, noter la valeur de la ligne de base (A).
La différence (D-A) représente la *DERIVE DE L'APPAREIL*.
- Débrancher les tuyaux de prélèvement des réactifs et les plonger dans de l'eau distillée ainsi que l'aiguille du sampler. Mettre la pompe hors service quand le circuit est suffisamment rincé. Eteindre colorimètres et enregistreurs.

B. Echantillons d'eau douce ou saumâtre

Le liquide de rinçage interéchantillons sera dans ce cas de l'eau déminéralisée. Nous ne tiendrons pas compte de l'effet de sel.

Quand la pompe est en service:

- Vidanger la cuve, puis l'alimenter en eau de mer fraîchement déminéralisée. Brancher les réactifs, et ajuster la ligne de base (*ZERO DE LA MESURE*).
- Commencer les étalonnages et analyses, puis terminer comme pour les échantillons d'eau de mer.

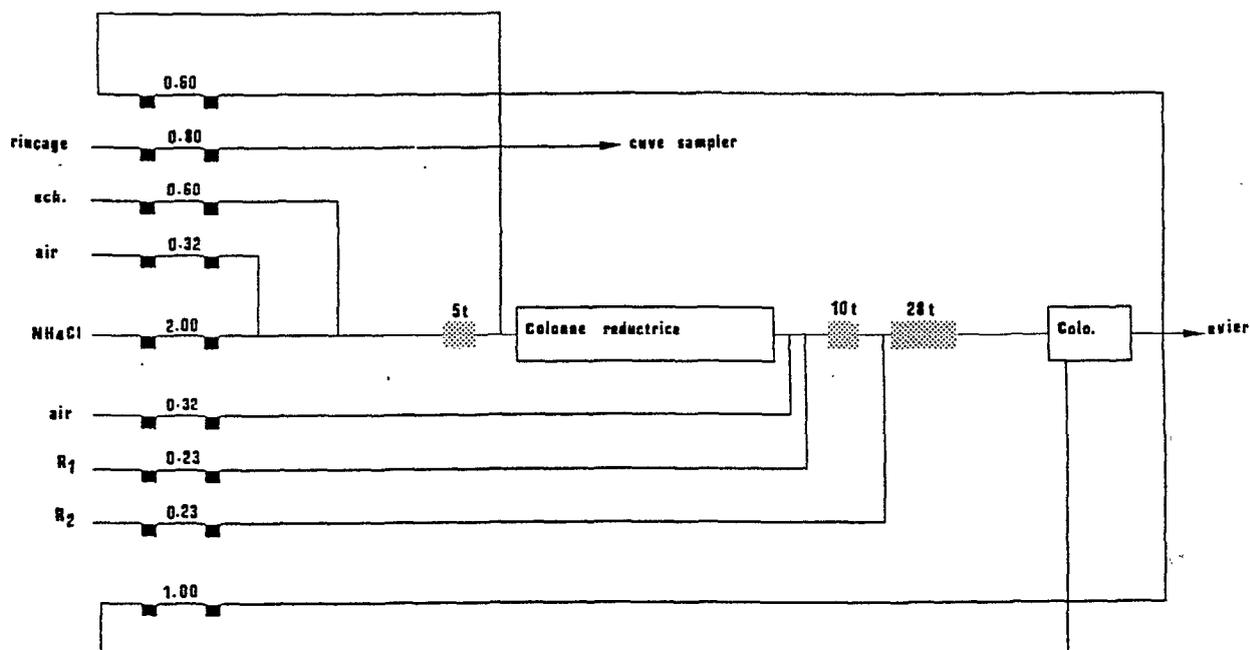
II.2. NITRATES + NITRITES

A. PRINCIPE DE LA METHODE.

Les ions nitrates sont réduits en ions nitrites par passage sur une colonne de cadmium cupérisé en présence de chlorure d'ammonium. Les ions nitrites sont ensuite déterminés par diazotation avec le

sulphanilamide et copulation avec le naphthyl éthylène diamine pour former un composé fortement coloré en rouge dosé au colorimètre. (Les nitrites initialement présents dans l'échantillon réagissent également).

B. SCHEMA ANALYTIQUE.



SCHEMA NITRATES+ NITRITES (Débits en ml/mn)

Sampler	came	30 1/2
	rinçage	eau de mer synthétique
	zéro	eau déminéralisée
Manifold	colonne réductrice (voir plus bas)	
Colorimètre	cuve : L: 50 mm ; d: 1,5 mm	
	filtres interférentiels: 550 nm	
	phototubes: 199 B021 01	
	damp: 1	

C. REACTIFS.

La préparation des réactifs ci-dessus n'est valable que pour les débits utilisés dans le schéma.

Chlorure d'ammonium:

chlorure d'ammonium(NH ₄ Cl)	50 g
eau déminéralisée qsp	5000 ml

Solution de chlorure de sulfanilamide (R1)

sulfanilamide	10 g
acide chlorhydrique concentré ⁽¹⁾	100 ml
eau déminéralisée qsp	1000 ml

Solution de naphtyl (R2)

naphtyl éthylène diamine	1 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml
brij 35	1 ml

Solution étalon 5.10⁻³ mole.l⁻¹

nitrate de potassium (KNO ₃)	0,5056 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml
chloroforme	1 ml

D. PREPARATION DE LA COLONNE REDUCTRICE.

D.1. Préparation du cadmium.

La préparation du cadmium est identique à celle utilisée pour la méthode manuelle décrite par Wood et al. 1967⁽²⁾.

Réactifs

Solution d'acide chlorhydrique 2N

acide chlorhydrique concentré (d = 1,19)	68 ml
eau déminéralisée qsp	400 ml

Solution d'acide nitrique 0,3N

acide nitrique (d = 1,50)	4 ml
eau déminéralisée qsp	200 ml

Solution de sulfate de cuivre 0,08M

sulfate de cuivre (CuSO ₄ , 5H ₂ O)	4 g
eau déminéralisée qsp	200 ml

(1) N'ajouter l'acide qu'après avoir mis le sulfanilamide en suspension dans 500 ml d'eau environ.

(2) Wood E.D, F.A.J. Armstrong, and F.A Richards, (1967) - Determination of nitrate in seawater by cadmium copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 47:23-31.

Opérations

- Éliminer les barres de cadmium et tamiser les grains de 0,5 à 2 mm de diamètre. Promener un aimant à travers la limaille pour éliminer les particules de fer.
- Prendre 50 g de cadmium rapé dans un flacon bouché étanche, et laver avec la solution d'acide chlorhydrique. Rincer à l'eau déminéralisée. Laver avec la solution d'acide nitrique et rincer à l'eau déminéralisée. Relaver avec la solution d'acide chlorhydrique et rincer à l'eau déminéralisée.
- Traiter le cadmium par environ 100 ml d'une solution de sulfate de cuivre en agitant jusqu'au virage du bleu au noir de la solution. Rincer abondamment à l'eau déminéralisée.
- Conserver le cadmium ainsi traité dans une solution de chlorure d'ammonium.

D.2. Préparation de la colonne.

- Prendre un tube de plastique de diamètre interne 2mm et de longueur comprise entre 150 et 250mm. Introduire de la laine de verre de façon à former un filtre à 1 cm d'une des extrémités. Emplir la totalité du tube de chlorure d'ammonium sans laisser de bulles d'air. À l'aide d'une pince de Mohr, obstruer le tube entre le filtre et l'extrémité. Faire pénétrer le cadmium traité jusqu'à environ 2 cm de la seconde extrémité sans laisser d'espace. Former un second filtre avec la laine de verre, puis relier les deux extrémités par un nipple. Orienter le flux en dessinant plusieurs flèches sur la colonne.

- Avant de l'utiliser, brancher la colonne sur le circuit analytique et faire passer une solution de nitrates de $30 \mu\text{mole.l}^{-1}$ comme échantillon pendant une trentaine de minutes.

- Ce type de colonne permet l'analyse d'au moins 500 échantillons.

REMARQUES:

- Avant de brancher la colonne, vérifier que le chlorure d'ammonium circule dans le circuit analytique.
- Lors du branchement de la colonne, éviter la formation de bulles d'air dans celle-ci.
- Retirer la colonne du circuit d'analyse avant de débrancher le chlorure d'ammonium.

- Le schéma de montage utilisé pour la détermination des ions nitrites et nitrates peut servir à la détermination des ions nitrites seuls à condition de ne pas brancher la colonne réductrice. Le tube de prélèvement du chlorure d'ammonium est alors plongé dans de l'eau fraîchement déminéralisée. Un étalonnage est indispensable.

II.2. PHOSPHATES

La méthodologie décrite ici a subi quelques modifications décrites dans l'annexe III. Le principe reste toutefois le même, et la description ci après correspond au schéma analytique le plus efficace pour le dosage en routine de la teneur en phosphore réactif dissous.

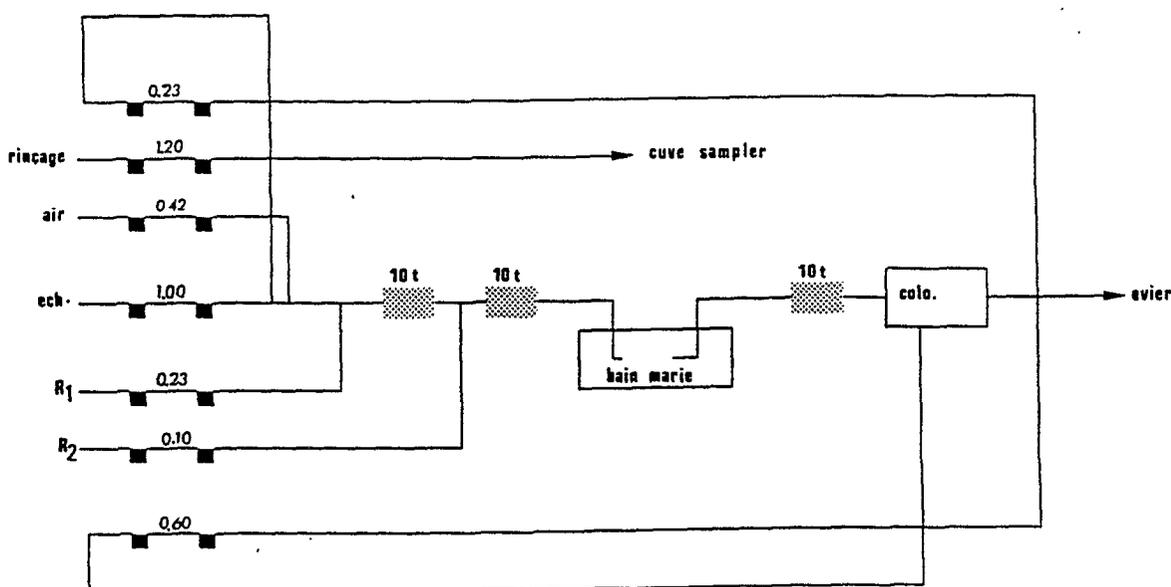
Nous évoquons également dans l'annexe III les divers biais qui peuvent affecter ce dosage, notamment eu égard à la signification à donner aux résultats obtenus. Cette méthode a en effet été initialement développée pour l'analyse des eaux océaniques, au sein desquelles, le plus souvent, le phosphore effectivement disponible pour le phytoplancton se trouve principalement sous forme de phosphore réactif dissous.

Il n'en va pas de même en milieu continental et estuarien, et une méthodologie de dosage des teneurs en phosphore total (voir Crémoux et al. 1985 par exemple^(*)) est extrêmement recommandable.

A. PRINCIPE DE LA METHODE.

Les ions orthophosphates réagissent avec le molybdate et l'antimoine pour former un complexe phosphomolybdique jaune dont les proportions sont bien définies. Les arsénates réagissent également mais l'acide ascorbique réduit spécifiquement le complexe phosphomolybdique pour donner une forme bleue permettant un dosage colorimétrique sensible.

B. SCHEMA ANALYTIQUE.



SCHEMA PHOSPHATE (Débits en ml/mn)

Sampler	came	30 2/1
	rinçage	eau de mer synthétique
	zéro	eau déminéralisée
Manifold	bain marie 37°C.	
Colorimètre	cuve : L: 50 mm ; d: 1,5 mm	
	filtres interférentiels: 880 nm	
	phototubes: 199 B021 04	
	damp: 1	

(*) Crémoux J.L., B. Costa, et S. Bonnet, (1985) - Dosage du phosphore minéral dissous et du phosphore particulaire sur l'autoanalyseur Technicon IIAA. Rapport interne, ORSTOM-Nouméa.

C. REACTIFS.

La préparation des réactifs ci-dessus n'est valable que pour les débits utilisés dans le schéma.

Solution d'acide sulfurique (4,9N)

acide sulfurique concentré (d = 1,84)	136 ml
eau déminéralisée qsp	1000 ml

Solution de molybdate d'ammonium

molybdate d'ammonium $(\text{NH}_4)_6 \text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	40 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml

Solution d'antimoine

tartrate d'antimoine et de potassium	3 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml

R1. Préparation du réactif molybdique

acide sulfurique 4,9N	50 ml
Solution de molybdate d'ammonium	15 ml
Solution d'antimoine	5 ml

R2. Solution d'acide ascorbique

acide ascorbique	18 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml
Levor IV	1 ml

Solution étalon 10-3 Imole.l-1

potassium dihydrogénophosphate (KH_2PO_4)	0,1362 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml
chloroforme	1 ml

REMARQUES

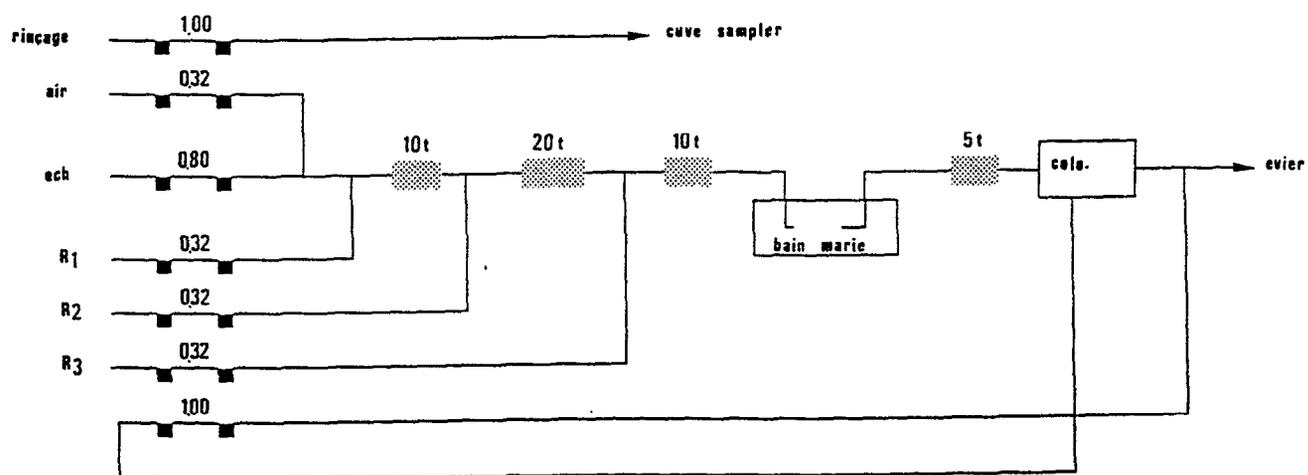
Les solutions de molybdate, antimoine et acide ascorbique sont gardées au réfrigérateur. L'acide ascorbique est sorti en petites quantités.

II.3 SILICATES ("SILICIUM REACTIF DISSOUS")

A. PRINCIPE DE LA METHODE.

Les silicates réagissent avec le molybdate pour former un complexe silicomolybdique jaune. Les phosphates et les arséniate réagissent également mais les complexe formés sont décomposés par l'acide oxalique. Le métol agit sur le complexe silicomolybdique pour donner une forme réduite bleue permettant un dosage colorimétrique sensible.

B. SCHEMA ANALYTIQUE.



SCHEMA SILICATES (Débits en ml/mn)

Sampler	came	30 2/1
	rinçage	eau de mer synthétique
	zéro	eau déminéralisée

Manifold bain marie 37°C.

Colorimètre cuve : L: 50 mm ; d: 1,5 mm
 filtres interférentiels: 880 nm
 phototubes: 199 B021 04
 damp: 1

C. REACTIFS.

La préparation des réactifs ci-dessus n'est valable que pour les débits utilisés dans le schéma.

R1. Réactif molybdique

Molybdate d'ammonium $(\text{NH}_4)_6 \text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	10 g
acide sulfurique 4,9N	41 ml
eau distillée qsp	1000 ml

R2. Solution d'acide oxalique

acide oxalique dihydrate $(\text{COOH})_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	7 g
acide sulfurique à 50%	100 ml
eau déminéralisée qsp	1000 ml

R3. Solution de métol sulfite

sulfite de sodium anhydre (Na_2SO_3)	12 g
métol (Photo-Rex)	10 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml

Solution étalon 5.10-3 Imole.l-1

silicofluorure de sodium $(\text{Na}_2\text{SiF}_6)$	0,960 g
eau déminéralisée qsp	1000 ml
chloroforme	1 ml

(conserver la solution étalon dans un flacon en polyéthylène).

REMARQUES

- Le réactif 1 (molybdate) doit être conservé au réfrigérateur. Dans le cas contraire, le molybdate se dépose sur les parois du récipient, l'équilibre est modifié et la sensibilité de la méthode décroît.

- L'eau servant à faire le zéro est d'abord déminéralisée puis passée sur une colonne spéciale ôtant les silicates.

ANNEXE 2

Méthodologie mise en oeuvre pour l'estimation de la biomasse chlorophyllienne : commentaires et analyse bibliographique.

Ces résultats ont fait l'objet d'une publication sous forme d'un Document Scientifique du Centre de Recherches Oceanographiques de Dakar-Thiaroye (Cecchi 1992).

L'objet de cette annexe est de présenter, en la commentant et en la justifiant par une analyse bibliographique, la méthodologie utilisée pour l'estimation fluorimétrique de la teneur en chlorophylle des échantillons récoltés.

Une introduction à l'analyse de la signature spectrale des échantillons fractionnés par taille est proposée. Le développement de techniques donnant accès à la structure des peuplements étudiés, en l'occurrence au travers des concentrations en pigments accessoires, nous semble en effet souhaitable et nécessaire. La caractérisation "*ataxinomique*" des assemblages permet, dans le cadre d'études à l'échelle des écosystèmes, d'accéder à des propriétés émergentes de la communauté phytoplanctonique en s'affranchissant de l'observation microscopique systématique des algues.

De manière routinière, pour un grand nombre d'échantillons et à grande échelle, la qualification d'un peuplement au travers de son spectre de taille et de ses caractéristiques spectrales apporte en effet des informations essentielles à l'interprétation des propriétés métaboliques et démographiques développées par les algues.

METHODOLOGIE CHLOROPHYLLE

Les processus métaboliques des algues (photosynthèse, respiration, ...) sont suffisamment redondants pour que l'on puisse considérer qu'un assemblage phytoplanctonique, en un site donné et à un instant donné, se comporte comme une super-espèce (Talling 1957, Yentsch et Phinney 1985). En particulier, la chlorophylle a est un intermédiaire obligatoire pour le captage et le transfert de l'énergie lumineuse chez l'ensemble des organismes photosynthétiques qui en possèdent tous une plus ou moins grande quantité. De fait, dans la zone euphotique, la chlorophylle a est généralement le pigment dominant.

En ce sens, le dosage de la teneur en **chlorophylle a** d'un échantillon naturel vise à une **estimation synthétique** de la **biomasse phytoplanctonique** (Vollenweider 1969), et peut être interprétée comme une **propriété émergente** (Harris 1986) de cet assemblage phytoplanctonique, qui intègre les particularités spécifiques des divers éléments le composant.

On considère qu'il y a deux raisons majeures au changement de la signature pigmentaire d'un assemblage phytoplanctonique :

- une réponse cellulaire aux fluctuations de l'environnement qui se traduit par une évolution de la quantité et/ou de la qualité des pigments présents. Il s'agit là d'une régulation physiologique, d'ordre **phénotypique**, qui peut s'exercer à diverses échelles (périodicité semi-diurne, circadienne, semi-mensuelle, saisonnière ...)

- une modification de la structure de la communauté phytoplanctonique sous l'effet de perturbations qui peuvent être de divers ordres. Il s'agit alors d'une réponse d'ordre **génotypique** qui, le plus souvent, s'exerce suivant une échelle de temps plus étendue que les adaptations physiologiques et en réponse à des modifications plus drastiques (en intensité et/ou en fréquence) des caractéristiques de l'environnement.

Dans une logique d'étude d'**écosystème**, dont le fonctionnement est étudié aux travers des propriétés émergentes de la communauté phytoplanctonique, la quantification de la biomasse chlorophyllienne, via l'estimation de la concentration en chlorophylle a, permet une mesure **globale** des divers mécanismes mis en oeuvre par le phytoplancton pour réagir aux fluctuations de son environnement.

Dans le présent chapitre, nous nous attacherons à décrire la méthodologie expérimentale que nous avons utilisée en passant en revue les divers éléments susceptibles de notoirement influencer sur la qualité et la signification des mesures effectuées.

Nous justifierons donc de la sorte la méthodologie retenue, qui ne prétend en aucun cas être la plus performante, mais qui nous est apparue la plus apte à une gestion pertinente des imperfections inévitablement liées à toute méthodologie.

Ce chapitre est organisé suivant le plan suivant :

- I. Filtration
- II. Dosage fluorimétrique
 - II.1. Choix du solvant
 - II.2. Méthodologie fluorimétrique
 - II.2.1. Acidification
 - II.2.2. Mesure des phéopigments
 - II.2.2.1. Phéopigments et broutage
 - II.2.2.2. Des interférences...
 - II.2.2.3. De la chlorophylle b...
 - II.2.2.4. Autres substances
 - II.2.2.5. Equations trichromatiques
 - II.3. Calcul des concentrations
 - II.4. Résultats expérimentaux
- III. Quelques précisions méthodologiques
 - III.1. Stockage des échantillons
 - III.2. Pression de filtration
 - III.3. Utilisation de $MgCO_3$
 - III.4. Temps d'extraction
 - III.5. Broyage du filtre
 - III.6. Calibration du fluorimètre
 - III.7. Reproductibilité des mesures effectuées
- IV. Autres méthodes : signature spectrale et spectre de taille...
- Conclusions

Remarque :

Les annotations qui figurent sous cette forme sont reliées à la méthodologie que nous avons utilisée et aux résultats expérimentaux que nous avons obtenus.

I. FILTRATION

Le dosage en routine de la concentration en chlorophylle par fluorimétrie ou spectrophotométrie nécessite la séparation des organismes de leur environnement liquide. L'emploi des filtres de verre a été adopté de longue date (Yentsch et Menzel 1963, Holm-Hansen et al. 1965) sans toutefois que la porosité des filtres utilisés ne soit réellement connue ; Yentsch et Menzel (1963) avaient simplement constaté après divers tests effectués en laboratoire, que même les plus petites algues (3 à 4 μm) étaient retenues sur les filtres en fibre de verre (Whatman GF/C ; porosité nominale 1,2 μm) qu'ils utilisaient.

Vollenweider (1969) a ultérieurement préconisé un usage généralisé des filtres en fibre de verre en attirant l'attention sur le fait que ce type de filtres semblait plus sélectif que les membranes filtrantes, en ne retenant que les grosses particules,. Sheldon (1972) a minimisé cette objection en comparant à l'aide d'un compteur électronique de particules la capacité de rétention de différents types de matériel. Il a ainsi montré que la taille minimale de rétention est de l'ordre de 0,7 μm pour les filtres Whatman GF/C en précisant que le cheminement tortueux des particules à travers la matrice en fibre de verre permet la rétention de particules encore plus petites. Selon Sheldon (1972), la taille moyenne minimale des particules retenues n'est comparable à la porosité nominale que lorsque de petites quantités d'eau peu chargées sont filtrées. Quand le volume et/ou la charge de l'échantillon augmente, la taille moyenne de rétention diminue et devient inférieure à la porosité. Dufour (1972) a d'autre part discuté de l'importance du volume filtré sur la qualité de l'estimation de la biomasse chlorophyllienne, en montrant que l'augmentation de ce volume entraîne une diminution (perte ou destruction) des pigments au fur et à mesure que le volume augmente.

Ceci nous a conduit à standardiser le protocole de collecte des échantillons lors de la phase d'étude de l'estuaire avec la filtration systématique (en tout lieu et en tout temps) d'un même volume (250 ml) mesuré à l'aide d'une unique bouteille à DBO.

Selon Yentsch (1983), la quantité de particules chlorophylliennes qui passent à travers les filtres Whatman GF/C est variable, et semble être fonction aussi du type d'organismes en suspension. Il apparaît que la plupart des organismes qui sont retenus possèdent comme pigments accessoires des caroténoïdes (fucoxanthine et péridinine essentiellement), alors que les algues qui ne sont pas retenues apparaissent plutôt riches en phycobillines (phycoérythrine et phycocyanine). Il s'agit de fait principalement de diatomées

et de dinoflagellés qui resteront piégées sur le filtre, alors que les microflagellés et cyanophycées unicellulaires ne sont que peu retenus. Cynar et al. (1985) ont de la même façon montré que le nanoplancton n'est pas intégralement retenu par les filtres Whatman GF/F de porosité 0,4-0,6 μm , et donc a fortiori par les filtres type GF/C.

Comme nous l'avons précisé dans le paragraphe consacré à la méthodologie d'étude des peuplements phytoplanctoniques (chapitre II), les diatomées et les dinoflagellés constituent principalement la base des diagnostics établis à partir des numérations. Les informations recueillies au travers des comptages seront donc comparables aux estimations de la biomasse des peuplements via le dosage de la chlorophylle a.

La porosité des filtres utilisés constitue un paramètre important pour la mesure de la biomasse chlorophyllienne d'échantillons naturels, surtout depuis que l'abondance du picoplancton a été mise en évidence (Jonhson et Sieburth 1979, Stockner 1988). Jusqu'alors, la fluorescence du filtrat était en effet connue sous le nom de "fluorescence soluble" (voir par ex. Herbland 1978), et elle ne fut associée que plus tard à des cellules phytoplanctoniques ayant transité à travers le filtre (Yentsch 1983, Keller 1987). La part de "fluorescence soluble" directement imputable à des cellules intactes et viables semble varier de 2 à 78% (moyenne de 17%) selon des essais effectués sur des échantillons provenant de mésocosmes d'eaux estuariennes ou douces (Keller et al. 1990), et les algues qui en sont responsables peuvent constituer jusqu'à 10% de la biomasse chlorophyllienne totale en région côtière (Yentsch 1983).

Taguchi et Laws (1988) ont montré que la fluorescence de filtrats recueillis après passage sur Whatman GF/F (et donc a fortiori sur GF/C) est attribuable à des cyanophycées, des bactéries et au picoplancton. Li (1990) a d'autre part observé un assemblage mixte d'ultraphytoplancton marin viable dans des filtrats obtenus à l'aide de différents types de filtres (dont Whatman). Stockner et al. (1990) ont par ailleurs montré, et illustré à l'aide de photographies prises au microscope électronique à balayage, que même de "grosses" cellules (en l'occurrence des diatomées des genres *Cyclotella*, *Skeletonema*, *Rhizosolenia* et *Coscinodiscus*) sont susceptibles de passer au travers des filtres. Ces auteurs précisent toutefois que pour un même échantillon, la quantité de phytoplancton qui n'est pas retenue reste sensiblement équivalente d'un répliquat à l'autre.

Yentsch et Phinney (1985) ont proposé une voie pour s'affranchir des biais liés à la non-rétention d'une fraction du peuplement, particulièrement dans les zones réputées très

oligotrophes (chlo. $< 1 \mu\text{g.l}^{-1}$; fréquemment dominées par des algues de petite taille), en travaillant directement sur des échantillons naturels de faible volume non filtrés auxquels le solvant extractant est directement rajouté.

Cette non-rétention lors de la filtration d'une fraction du peuplement phytoplanctonique pose divers problèmes :

- quant à la qualité de l'eau de mer "stérile" utilisée dans la préparation des réactifs nécessaires aux dosages physico-chimiques et à la dilution des échantillons à analyser. Un autoclavage systématique de cette eau de mer paraît nécessaire de manière à éviter tout risque (Li 1990).

- quant à l'étude du phytoplancton et de son environnement hydrobioclimatique dans des régions réputées oligotrophes. Les mesures de C, N, P particulaires, MES, chlorophylle, ... sont sous-estimées alors qu'à l'inverse les concentrations en éléments dissous sont sur-estimées du fait de la présence possible dans le filtrat de femto- (0,02-0,2 μm) et de picoplancton (0,2-2 μm) (Li et al. 1983, Stockner et al. 1990). Phinney et Yentsch (1985) ont ainsi fourni des données qui illustrent de manière évidente l'inadéquation des filtres en fibre de verre pour l'estimation de la biomasse chlorophyllienne lorsque les concentrations en chlorophylle sont faibles. Ces auteurs proposent une valeur limite de $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ en deçà de laquelle les filtres en fibre de verre ne doivent plus être utilisés.

- quant à l'étude fractionnée des différentes classes de taille d'un peuplement puisqu'il semble que ni les filtres Whatman, ni la plupart des membranes filtrantes ne donnent de résultats totalement satisfaisants. Li et al. (1983) rapportent cependant qu'une filtration terminale effectuée sur Whatman GF/F (porosité nominale de 0,7 μm) ou sur membrane filtrante Nuclepore 0,2 μm donne des résultats comparables. De fait, il est admis que pour un même échantillon, la quantité de chlorophylle dosée après filtration sur filtre de verre est toujours supérieure ou égale à la quantité dosée après filtration sur membrane filtrante (Long et Cooke 1971; Holm-Hansen et Riemann 1978). Seules plusieurs filtrations consécutives semblent pouvoir conduire à un fractionnement efficace d'échantillons naturels (Taguchi et Laws 1988).

Il est à noter enfin que le **choix du modèle** de filtre en fibre de verre à adopter est tributaire du type de peuplement que l'on s'attend à échantillonner. Prepas et al. (1988) ont en effet montré que les différences observées sur les concentrations en chlorophylle a obtenues à partir d'échantillons filtrés sur Whatman GF/F et GF/C sont le plus souvent insignifiantes. Ces auteurs ont étudié de manière comparative des échantillons provenant de

la zone euphotique de 28 lacs mésotrophes à hypereutrophes (chlorophylle variant de 2 à 175 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$). Leur étude a révélé qu'en l'absence d'un picoplancton abondant, la différence de porosités entre ces deux modèles est trop faible, et les tailles moyennes minimum de rétention trop voisines, pour que les différences observées sur l'estimation de la biomasse chlorophyllienne soient importantes, compte tenu de la capacité de rétention relativement variable (Sheldon 1972) de ce type de matériel.

Nous avons comparé à l'occasion d'une série de prélèvements (16 échantillons, voir tableau A₂.1) la rétention des filtres Whatman GF/C et GF/F. La figure A₂.1 représente la régression de l'estimation de la teneur en chlorophylle (non corrigée des phéopigments) obtenue après filtration sur GF/F en fonction de la teneur obtenue à l'aide des filtres GF/C.

Il en ressort que, systématiquement, la teneur en chlorophylle est sous-estimée quand les filtrations sont effectuées à l'aide de GF/F. Un test de comparaison sur la pente observée ($a_{\text{obs}}=0,817$) montre en effet que l'hypothèse nulle $H_0: a_{\text{obs}}=a_{\text{théo}}=1$ (figurée en tiret) ne peut être acceptée ($p=0,05$; $t=9,429$), ce qui sous-entend que les teneurs évaluées consécutivement aux deux filtrations ne sont pas équivalentes, et donc, que la capacité de rétention diffère pour ces deux types de filtres : les filtres de moindre porosité (GF/C) apparaissant les plus efficaces.

La reproductibilité des estimations de la teneur en chlorophylle a par ailleurs été estimée pour chacune des séries de filtration à l'aide d'une méthode détaillée par Lemoalle (1973). La reproductibilité est évaluée par l'écart type "s" sur les valeurs de chlorophylle calculées pour chaque doublet. On définit l'intervalle de confiance sur chaque estimation à partir des écarts entre x'_i et x''_i , les valeurs d'un même doublet "i", tel que, pour k échantillons :

$$S = \frac{\sum(x'_i - x''_i)^2}{2k}$$

et le résultat vrai s'exprime alors selon :

$$X_i = \frac{(x'_i + x''_i)}{2} \pm \frac{2s}{\sqrt{2}}$$

On obtient (voir tab. A₂.1) :

- pour GF/C : $X_i \pm 0,99$,
- pour GF/F : $X_i \pm 0,78$.

GF/C				GF/F			
x'_i	x''_i	x_{imoy}	$x'_i x''_i$	x'_i	x''_i	x_{imoy}	$x'_i x''_i$
5.60	5.91	5.76	0.31	4.46	4.42	4.44	0.04
2.14	2.27	2.21	0.13	1.68	1.83	1.76	0.15
19.03	19.42	19.23	0.39	15.04	15.80	15.42	0.76
6.97	5.95	6.46	1.02	6.58	3.95	5.27	2.63
2.72	2.19	2.46	0.53	2.08	-	2.08	0
2.85	-	2.85	0	2.91	2.78	2.85	0.13
2.27	2.08	2.18	6.19	1.59	2.08	1.84	0.49
4.31	4.07	4.19	0.24	3.52	3.13	3.33	0.39
3.13	2.97	3.05	0.16	2.31	2.27	2.29	0.04
3.79	3.56	3.68	0.23	2.28	2.24	2.26	0.04
10.13	8.83	9.48	1.30	8.10	7.98	8.04	0.12
6.73	8.60	7.67	1.87	5.54	5.54	5.54	0
6.22	8.32	7.27	2.10	6.28	5.54	5.91	0.74
7.41	6.56	6.99	0.85	5.37	5.60	5.49	0.23
8.71	10.47	9.59	1.76	7.75	8.77	8.26	1.02
14.47	15.23	14.85	0.76	12.56	11.99	12.28	0.57
			$\Sigma = 15.75$ $S = 0.70$				$\Sigma = 9.91$ $S = 0.56$
$x_{imoy} \pm 0.99$				$x_{imoy} \pm 0.78$			

Tab. A_{2.1}: Comparaison de la reproductibilité des estimations fluorimétriques de la biomasse chlorophyllienne (non corrigée) suivant le modèle de filtre (Whatman) utilisé.

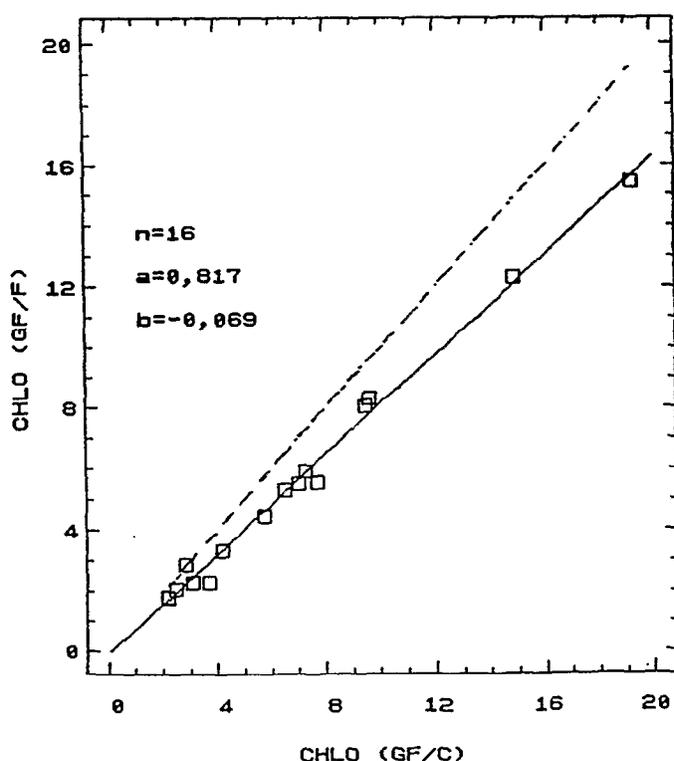


Fig. A_{2.1}: Comparaison des biomasses ($\mu\text{g.l}^{-1}$) estimées après filtrations sur Whatman GF/F et GF/C.

Bien que l'effectif de l'échantillon utilisé pour cette comparaison soit petit, il apparaît :

- d'une part, que la rétention est meilleure lorsque sont utilisés des filtres de type GF/C dont la porosité nominale est pourtant légèrement plus faible que celle des filtres GF/F,

- d'autre part, que la qualité de la filtration est altérée par une moindre reproductibilité des résultats lorsque sont utilisés les filtres GF/C.

Nous interprétons ce double résultat suivant les remarques de Sheldon (1972) qui précise que la capacité de rétention des filtres de ce type est principalement liée à la texture de la matrice en fibre de verre dont les "mailles" sont plus serrées pour GF/F que pour GF/C. Il semble donc paradoxalement que le colmatage de la matrice des filtres GF/C soit plus rapide que celui qui intervient lors de l'utilisation des GF/F, augmentant ainsi la capacité de rétention. Cette augmentation de la rétention semble toutefois se faire au détriment de la reproductibilité de la mesure, ce que l'on peut attribuer au fait que le colmatage ne se fait pas toujours de la même manière.

Le choix des filtres en fibre de verre Whatman GF/C réside donc en une série de compromis tant logistiques que méthodologiques :

1. recommandations bibliographiques :

Ce matériel est en effet recommandé (Golterman et al. 1978, Marker et al. 1980) pour diverses raisons :

- la filtration est rapide,
- ces filtres sont insolubles dans les solvants organiques ce qui élimine les problèmes de turbidité, notamment pour la spectrophotométrie,
- le filtre constitue lui-même un abrasif qui aidera au broyage si besoin.

2. Nécessité d'une porosité unique pour l'étude fractionnée des échantillons recueillis : fraction particulaire (chlorophylle, MES) et fraction dissoute (sels nutritifs, COD).

Sur le terrain, ceci s'est traduit par une "optimisation" de la manipulation de collecte des échantillons avec trois filtrations successives (par prélèvement) en utilisant le même type de filtres (Whatman GF/C) :

<i>filtration</i>	<i>objet</i>	<i>filtrat</i>
1	chlo.	rinçage du matériel de filtration
2	chlo.	rinçage des flacons de stockage
3	MES	stockage de l'eau à analyser

L'utilisation de ce type de filtres a en outre l'avantage de produire des résultats comparables aux résultats obtenus avec du matériel identique lors d'autres études, comme ce fut le cas notamment en Casamance (Pagès 1988).

L'utilisation préférentielle du modèle GF/C peut également se justifier par l'économie substantielle réalisée (voir Prepas et al. 1988) du fait de son moindre coût (le modèle GF/C est environ deux fois moins cher que le modèle GF/F) lorsque les études réalisées nécessitent un grand nombre de filtrations.

Influence de la préfiltration des échantillons

Il est fréquemment fait mention dans la littérature d'une préfiltration des échantillons sur maille fine pour écarter le zooplancton et autres particules de grosses tailles.

Nous avons à l'occasion d'un suivi de l'évolution journalière des principaux facteurs de l'environnement, testé l'effet d'une préfiltration des échantillons à l'aide d'une maille à bluter de 80 μm de porosité. Des duplicats ont donc été filtrés sur Whatman GF/C avec ou sans préfiltration sur 80 μm , (tab. A₂.2).

La figure A₂.2 rend compte des estimations des teneurs en chlorophylle (non corrigée des phéopigments) obtenues après préfiltration en fonction des teneurs obtenues sans préfiltration.

Bien que le nombre de couples de valeurs soit faible ($n=18$), et que cet essai ne concerne qu'un seul site (amont immédiat du barrage de Diama), et une seule date (06-04-1988), les résultats obtenus nous ont amené à abandonner systématiquement la préfiltration des échantillons.

En effet, les résultats obtenus (fig. A₂.2) montrent qu'il existe une relation très hautement significative entre les estimations obtenues avec ou sans préfiltration, telle que

$$\text{Chlo (préfiltrée)} = 0,236 + 0,719 \text{ Chlo (non préfiltrée)}.$$

$$R^2 = 96,6\%, F_{\text{ratio}} = 451,1.$$

Régression forcée par le couple (0,0).

L'ordonnée à l'origine est significativement non différente de la valeur attendue $b=0$ ($p=0,121$), et il apparaît que la préfiltration des échantillons provoque une sous estimation systématique moyenne de 28% sur l'estimation de la biomasse chlorophyllienne retenue sur le filtre GF/C.

Ces résultats, n'obstant les réserves liées à la localisation spatio-temporelle unique et au faible effectif des échantillons considérés, nous ont amené à ne pas effectuer de préfiltration systématique sur maille fine des prélèvements destinés à l'estimation de la biomasse phytoplanctonique.

L'écart sur l'estimation des biomasses n'apparaît lié (résultats non figurés) :

- ni à la biomasse présente estimée sans filtration préalable,
- ni à l'écart entre les volumes filtrés lors de la filtration des dépliés,
- ni à la profondeur d'origine des échantillons.

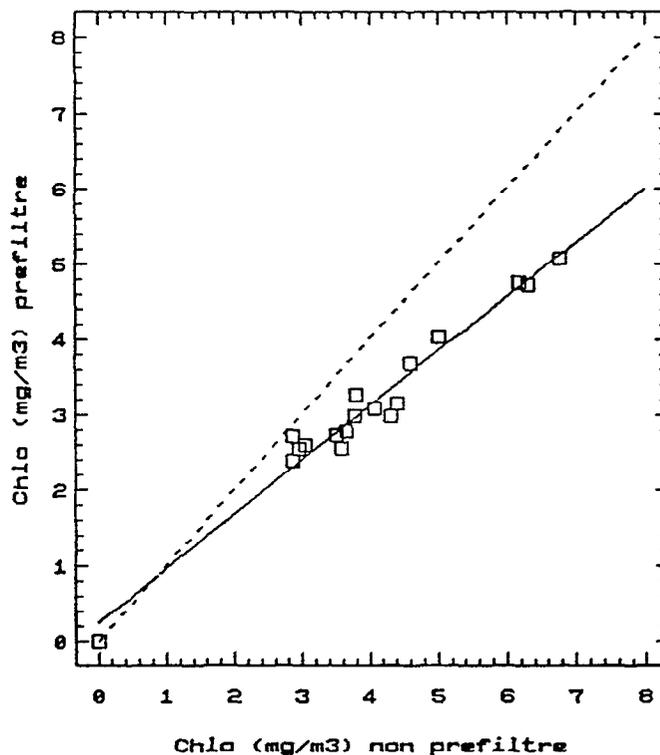
Il est probable que les causes de l'écart observé sont causées par :

- d'une part, un artefact méthodologique qui a trait à la rétention systématique d'une fraction du volume de l'échantillon sur la maille à bluter,

- d'autre part, à la rétention préférentielle par la maille à bluter des cellules de grosses tailles qui, bien que rares, contribuent fortement à la teneur en pigment des échantillons (Harris et al. 1987). Nous n'avons pas collecté d'échantillons pour la caractérisation du peuplement phytoplanctonique lors de ce suivi, mais les

résultats obtenus par ailleurs ont montré que les peuplements du lac de retenue sont constitués principalement de cryptophycées de taille moyenne (environ 30 μm de longueur) et de cyanophycées filamenteuses (*Oscillatoria* sps) libres ou en amas. Ces dernières sont tout à fait susceptibles d'être retenues lors de la préfiltration et d'induire la sous estimation ici décrite.

CHLOROPHYLLE ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	
préfiltrée	non préfiltrée
0,00	0,00
2,54	2,96
2,98	4,33
2,60	3,05
3,26	3,80
2,77	3,66
2,72	3,52
3,14	4,42
3,67	4,61
2,98	3,78
2,54	3,59
4,02	5,02
5,06	6,77
3,08	4,09
2,37	2,86
4,71	6,32
4,75	6,19
2,71	2,86



Tab. A₂.2: Biomasses ($\mu\text{g.l}^{-1}$) avec ou sans préfiltration sur maille à bluter 80 μm .

Fig. A₂.2: comparaison des biomasses obtenues avec ou sans préfiltration.

II. DOSAGE FLUORIMETRIQUE...

La procédure analytique utilisée classiquement pour le dosage in-vitro de la concentration en pigments est basée sur l'extraction de ces pigments par un solvant organique, puis sur la détermination de l'absorption (spectrophotométrie) ou de la fluorescence (fluorimétrie) de l'extrait.

Depuis Yentsch et Menzel (1963) et Holm-Hansen et al. (1965), les techniques axées sur la fluorescence d'extraits naturels sont plus utilisées que la spectrophotométrie du fait de

leur plus grande sensibilité (avec un gain de sensibilité de 50 à 100 fois selon Holm-Hansen et al. 1965). Cette méthode est ainsi particulièrement adaptée lorsque les estimations portent sur de faibles biomasses (Golterman et al. 1978).

II.1. Choix du solvant

L'extraction par l'acétone a longtemps été retenue comme la méthode la plus performante (UNESCO/SCOR 1966, Strickland et Parsons 1968), sur la base notamment de connaissances assez précises des propriétés chimiques des chlorophylles dans ce solvant. L'extraction à l'aide de solvants alcoolisés a cependant aussi été utilisée de longue date, notamment par les physiologistes, du fait d'une plus grande vitesse et de meilleures performances d'extraction des pigments pour la plupart des chlorophycées et cyanophycées (Marker 1972, tab. 1 in Wood 1985). L'utilisation du méthanol est toutefois longtemps demeurée limitée pour plusieurs raisons, notamment :

- suspicion à propos de la stabilité des chlorophylles ainsi extraites,
- augmentation du risque d'apparition de produits altérés (notamment de dérivés de la chlorophylle contenant des groupements -méthyl),
- interférence accrue de la chlorophylle b lors de la détermination de la chlorophylle a : Riemann (1978) a ainsi montré que le pic d'absorption de la chlorophylle b passe de 642 nm dans l'acétone à 652 nm dans le méthanol. Ce déplacement peut donc entraîner une interférence accrue de la chlorophylle b sur l'estimation spectrophotométrique de la concentration en chlorophylle a dont le pic d'absorption se trouve à 665 nm.

Bien que la fluorescence par unité de chlorophylle soit plus faible avec le méthanol qu'avec l'acétone (Holm-Hansen et Riemann 1978), ce qui entraîne une moins bonne sensibilité, le méthanol est particulièrement recommandé (UNESCO 1966, Golterman et al. 1978, Riemann et al. 1980) lorsque les peuplements étudiés sont constitués de chlorophycées et de cyanophycées. Wood (1985) reconnaît toutefois qu'il n'existe aucun solvant universel, et que même les pigments des diatomées ne sont pas complètement extraits par les solvants classiques (acétone à 90%, méthanol).

Bien que d'autres solvants aient été proposés dans l'objectif d'accroître l'efficacité de l'extraction (éthanol (M. Ostrofsky in Bergman et Peters 1980), mélange méthanol-

chloroforme (Wood 1985), mélange acétone-diméthylsulfoxyde (Shoaf et Lium 1976), par exemple), le choix du méthanol se justifie :

- du fait de l'abondante littérature signalant ses mérites, notamment en regard de la forte représentation des chloro- et cyanophycées dans la flore des eaux continentales sahélo-soudaniennes (Ittis 1980),

- du fait d'autre part qu'il existe des valeurs des coefficients d'absorption spécifiques disponibles dans la littérature qui n'existent pas forcément pour d'autres solvants.

Dilution du solvant

L'équipe PIRAL (Herbland et al., comm. pers.) a estimé que, suivant son protocole opératoire (filtres GF/F de 25 mm de diamètre), la quantité d'eau résiduelle présente dans le filtre après la filtration est de l'ordre de 0,15 ml.

Ceci les a conduit à utiliser du méthanol à 97-98% lors du calibrage du fluorimètre alors que les échantillons sont extraits avec de méthanol à 100%.

Riemann (1980) a de plus proposé de maintenir inférieure à 5% la quantité d'eau dans le solvant pour limiter le déplacement du noyau -phytyl de la chlorophylle et de la phéophytine et éviter ainsi la formation de nouveaux dérivés non pris en compte ultérieurement dans la détermination fluorimétrique.

L'ensemble des extractions effectuées sur les échantillons d'origine naturelle que nous avons récoltés à été fait à l'aide de méthanol à 95% (de diverses origines), suivant les recommandations de l'équipe PIRAL (Herbland et al., comm. pers.).

Il semble toutefois d'après une figure de Shertz et Merz (1928) reproduite dans Phinney et Yentsch (1985) que l'efficacité de l'extraction par le méthanol soit considérablement diminuée lorsque ce solvant est dilué, puisque cette figure fait apparaître une réduction de l'ordre de 50% dans l'efficacité de l'extraction de la chlorophylle d'ortie blanche avec du méthanol à 95% par rapport au méthanol absolu.

II.2. Méthodologie fluorimétrique

L'intérêt de la quantification de la biomasse du phytoplancton au moyen de la mesure de la fluorescence d'un extrait naturel dans un solvant organique réside principalement dans son faible coût, sa facilité de mise en oeuvre et son appréciable sensibilité.

La technique fluorimétrique originale a été développée en n'utilisant qu'un seul jeu de filtres optiques, et en supposant que les seules entités extraites sont la chlorophylle a et la phéophytine a. Les déterminations fluorimétriques (Holm-Hansen et al. 1965, Loftus et Carpenter 1971) requièrent ainsi un traitement acide de l'extrait pour la détermination des concentrations en chlorophylle et phéopigments a.

La séparation chromatographique des pigments photosynthétiques montre toutefois qu'il peut exister :

- d'une part, une variété d'autres dérivés plus ou moins connus de la chlorophylle a dont les plus importants sont les chlorophyllides et phaeophorbides a qui possèdent une signature spectrale très proche respectivement de celles de la chlorophylle a et de la phéophytine a dans des extraits bruts. Pour Yentsch et Menzel (1963), le terme "phéophytine" recouvrait l'ensemble de ces produits de dégradation de la chlorophylle a, et dans les équations classiques (Strickland et Parsons, 1968), ces produits sont inclus dans la détermination de la phéophytine a.

- d'autre part, une variété d'autres pigments dont l'abondance dépend de la composition taxinomique de l'échantillon, de la pression de prédation, de l'âge et de l'état physiologique des cellules et de leur capacité physiologique spécifique à modifier la composition de leur structure pigmentaire pour s'adapter aux fluctuations des caractéristiques de leur environnement (ressource en nutriments, régime lumineux, etc).

II.2.1. Acidification

L'acidification s'accompagne de nombreux changements chimiques au sein de l'extrait chlorophyllien qui dépendent :

- de la nature des pigments,
- du solvant,

- de la nature et de la quantité d'acide ajoutée,
- de la durée de la réaction.

Holm-Hansen et al. (1965) notaient que ni la quantité ni la concentration de l'acide ajouté n'apparaissent très critiques. L'acidification s'accompagne cependant de modifications des caractéristiques spectrales de l'extrait dues notamment à la formation de dérivés monocationiques et di-cationiques de la phéophytine. Le contrôle de la concentration de l'extrait acidifié est en ce sens essentiel pour éviter la formation de ces dérivés di-cationiques (Marker et al. 1980).

Ces auteurs ont ainsi préconisé de maintenir la concentration finale de l'extrait $< 3 \cdot 10^{-3}$ M, tout en signalant que même dans ce cas, ces dérivés ne sont pas totalement absents. La conversion de la chlorophylle a vers la phéophytine a doit d'autre part se faire rapidement, et ces auteurs recommandent une lecture après un temps de réaction de l'ordre de 3 minutes, suffisant pour que la lecture soit stable. Les dérives de fluorescence observées après acidification par Herbland (comm. pers.) ont été attribuées à la présence de chlorophylle b dont la transformation en phéophytine b semble se faire suivant une cinétique moins rapide que la transformation de la chlorophylle a en phéophytine a.

Marker et al. (1980) ont d'autre part précisé qu'après acidification, la neutralisation par $MgCO_3$ de l'extrait méthanolique ne se justifie pas.

II.2.2. Mesure des phéopigments

En milieu naturel, la dégradation des chlorophylles en phéopigments résulte principalement du broutage des algues par le zooplancton. A ce titre, la teneur en phéopigments a fréquemment été corrélée à la pression de prédation qu'exerce le zooplancton sur le phytoplancton.

II.2.2.1. Phéopigments et broutage

En marge des problèmes méthodologiques relatifs à la détermination de la chlorophylle et des phéopigments par fluorimétrie, se pose le problème de la signification du dosage des phéopigments.

La dégradation des pigments chlorophylliens en matières non fluorescentes après leur passage dans le tractus digestif des prédateurs est un fait classique (Mourelatos 1989). Conover et al. (1986) et Lopez et al. (1988) ont ainsi clairement montré que les pigments chlorophylliens peuvent être convertis, après leur ingestion, en molécules qui ne sont pas détectables par fluorimétrie.

Penry et Frost (1991) ont par ailleurs montré que la dégradation de la chlorophylle a par le broutage et la digestion varie quantitativement en fonction de conditions expérimentales (biomasse de phytoplancton) et physiologiques (adaptation de la stratégie digestive des prédateurs à l'abondance de leurs proies). Pour ces auteurs, la comparaison de la teneur en chlorophylle a et en produits dégradés (phéopigments a) ne peut être utilisée qu'au titre d'indicateur qualitatif de l'ingestion du phytoplancton par le zooplancton.

II.2.2.2. Des interférences dans la détermination des phéopigments ...

Outre les problèmes liés à la représentativité des phéopigments en relation avec le broutage, leur détermination est inféodée aux interférences que peut entraîner la présence au moment de la mesure d'autres pigments dans l'extrait étudié.

Hurley et Watras (1991) ont ainsi montré en comparant les résultats obtenus classiquement par spectrophotométrie (méthode de Lorenzen 1967) avant et après acidification et par extraction différentielle des divers pigments par chromatographie qu'il peut exister de sérieuses interférences entre les phéopigments ainsi mesurés et la bactériochlorophylle d qui peut se trouver en abondance dans les couches anoxiques de certains lacs stratifiés. En ré-interprétant d'anciennes données obtenues par spectrophotométrie, ils ont montré que les couches profondes de sédimentation du phytoplancton ou d'accumulation de produits d'excrétion du zooplancton sont en fait constituées de bactéries phototrophes.

Ces observations montrent - dans ce cas très particulier (lac profond stratifié) que nous n'avons pas rencontré lors de notre étude - que l'approche traditionnelle dans des **systèmes naturels** peut tendre à des interprétations erronées tant dans la répartition du phytoplancton que dans les processus impliqués dans le contrôle de cette répartition.

II.2.2.3. De la Chlorophylle b ...

De manière beaucoup plus courante, il est admis désormais que la détermination de la chlorophylle a et des phéopigments a peut être fortement perturbée par la présence de chlorophylle b. Selon Holm-Hansen et Riemann (1978), quand la concentration en chlorophylle b est très inférieure à la concentration en chlorophylle a, les interférences sont mineures et peuvent être négligées. Toutefois, quand le rapport chl.b/chl.a devient $> 0,4$ la quantité de phéopigments est alors sur-estimée. Selon l'UNESCO (1980) et Lorenzen (1981), la concentration en chlorophylle b peut effectivement fausser l'estimation fluorimétrique de la teneur en phéopigments car elle est partiellement prise en compte dans le calcul de leur concentration.

Seules des teneurs particulièrement élevées en chlorophylle b semblent influencer la détermination de la concentration en chlorophylle a, avec une surestimation pouvant atteindre 30% (Lorenzen 1981). Riemann (1978) estime quant à lui que lorsque la chlorophylle b intervient pour 10 à 20% de la chlorophylle totale, la surestimation sur la concentration en chlorophylle a ne varie qu'entre 4 et 9%. Aussi, Marker et al. (1980) ont-ils proposer d'ignorer l'interférence liée à la présence de chlorophylle b dans le cas de l'étude de la plupart des populations naturelles.

Les biais méthodologiques liés à la présence de chlorophylle b dans les populations phytoplanctoniques naturelles affectent principalement la détermination de la teneur en phéopigments. Neveux et De Billy (1986) ont comparé les résultats obtenus par fluorimétrie et par spectrofluorométrie sur des profils verticaux effectués dans l'Océan indien. Ils ont montré que le maximum profond de phéopigments obtenu par l'analyse fluorimétrique classique n'est pas retrouvé lorsque les échantillons sont étudiés en spectrofluorimétrie, et, en particulier, que ce pic correspond en réalité à un maximum de chlorophylle b. Ces auteurs estiment que La surestimation sur la concentration des phéopigments peut alors atteindre 300%.

Vernet et Lorenzen (1987) ont comparé les résultats du dosage des chlorophylles a, b et c et de leurs produits de dégradation par fluorimétrie et HPLC. Ils citent plusieurs références qui évoquent la surestimation des teneurs en phéopigments avec un ordre de grandeur qui varie de 1,0 à 2,5 fois la concentration en chlorophylle b. Selon ces auteurs, la surestimation est liée à une diminution du rapport de fluorescence avant et après acidification de l'extrait qui est proportionnelle à la concentration en chlorophylle b quand la somme (chlo a + chlo b) reste constante. Cet effet peut être particulièrement important pour

le phytoplancton tropical et équatorial pour lequel, selon ces auteurs, le rapport (chlo b/chlo a) peut atteindre 0,55. Ces auteurs insistent toutefois sur la variabilité de l'interférence causée par la chlorophylle b. En particulier, ils montrent que la surestimation de la teneur en phéopigments n'est pas constante, ce qui implique la nécessité d'estimer en chaque situation la concentration en chlorophylle b (par HPLC par exemple) et d'appliquer les corrections ad-hoc si l'on veut calculer la concentration en phéopigments.

Ce type d'interférences peut devenir particulièrement important lors de l'étude des peuplements continentaux tropicaux, du fait de la fréquente forte représentation des chlorophycées, euglénophycées et prasinophycées (riches en chlorophylle b) dans ces milieux (Iltis 1980). De la même façon, l'existence d'un picoplancton phototrophe inféodé aux horizons profonds de la zone euphotique de l'océan tropical et équatorial (Herbland et al. 1985) rend obsolète la technique fluorimétrique classique. En effet, après acidification, la bande d'émission de la fluorescence des phéopigments b se superpose à celle des phéopigments a et conduit à une forte surestimation (Marker et al. 1980). Dans de telles circonstances, ces auteurs préconisent l'usage de techniques spectrophotométriques. Si de plus l'estimation précise des diverses fractions pigmentaires est souhaitée, seule la chromatographie (HPLC) permet une approche détaillée des proportions relatives des divers constituants en présence (UNESCO 1980, Hurley et Watras 1991).

Selon Neveux et De Billy (1986), le ratio (chlo b/chlo a) varie dans les populations naturelles suivant différents facteurs liés :

- au nombre de cellules qui appartiennent à des taxons riches en chlorophylle b (chloro-, eugléno- et prasinophycées),
- à l'évolution de ce rapport au sein de chacune des cellules phytoplanctoniques qui constituent le peuplement sous l'effet d'une adaptation à un régime lumineux peu intense et/ou aux caractéristiques spectrales particulières (eaux profondes ou particulièrement turbides),
- à l'augmentation du nombre de cellules physiologiquement faibles et/ou à l'abondance des détritiques (tripton enrichi en chlorophylle) dans les échantillons.

II.2.2.4. Autres substances que la chlorophylle b...

Outre la chlorophylle b, d'autres matières sont susceptibles d'influer la détermination fluorimétrique des teneurs en chlorophylle et phéopigment a.

Holm-Hansen et al. (1965) et Loftus et Carpenter (1971) ont ainsi discuté la présence de chlorophylle c dans les échantillons et montré que son influence est négligeable, eu égard à la faible représentation de ce pigment dans des échantillons d'origine naturelle. Marker et al. (1980), puis Vernet et Lorenzen (1987) ont confirmé ces observations en recommandant d'ignorer l'existence de ce pigment lors du calcul des concentrations.

Par ailleurs, l'UNESCO (1980) reconnaît que les caroténoïdes n'ont pas d'effet sur la fluorescence des extraits et n'interfèrent donc pas sur la détermination des teneurs en chlorophylle et phéopigments a.

Carlson et Shapiro (1981) ont quant à eux discuté l'influence des substances humiques dissoutes sur les lectures fluorimétriques d'estimation de la biomasse. Ils ont ainsi constaté l'existence de biais significatifs lors de l'estimation des phaeopigments, et ont préconisé l'usage pour les estimations de biomasse du phytoplancton de la chlorophylle totale i.e. non corrigée des phéopigments et des autres pigments. En effet, les comparaisons faites par ces auteurs (fluorimétrie classique versus fluorimétrie in-vivo) ont montré que la chlorophylle totale est nettement mieux corrélée que la chlorophylle corrigée aux estimations in-vivo de la biomasse phytoplanctonique. Phinney et Yentsch (1985) ont aussi évoqué l'existence de substances dissoutes diverses qui peuvent affecter la fluorescence d'extraits bruts, particulièrement dans les eaux douces, et affecter de la sorte la qualité de l'estimation de la biomasse.

II.2.2.5. Equations trichromatiques

L'utilisation d'équations "empiriques" dites trichromatiques a été développée en fluorimétrie par Loftus et Carpenter (1971) pour répondre aux problèmes des interférences. Les résultats obtenus paraissent satisfaisants tant que le phytoplancton est en bonne santé i.e. tant que les concentrations en pigments annexes et produits de dégradation de la chlorophylle a demeurent en faible quantité (Sakshaug 1980).

Nous nous sommes toutefois rangés à l'avis de Marker et al. (1980) qui ne préconisent pas l'utilisation de ces équations du fait que, naturellement, il est rare que les concentrations en chlorophylle b et c soient suffisamment élevées pour significativement affecter la détermination de la concentration en chlorophylle a.

Lorsque la concentration en chlorophylle totale (sans correction) est peu différente de la concentration en chlorophylle a estimée à partir des équations trichromatiques, ces auteurs en déduisent que les interférences générées par la présence des chlorophylles b et

\underline{c} deviennent négligeables, et que les corrections ne sont pas nécessaires. Ces auteurs en déduisent que dans la majorité des situations, l'utilisation d'équations monochromatiques est suffisante.

II.3. Calcul des concentrations en fluorimétrie

Dans les équations classiques, le terme "phéophytine" recouvre en fait l'ensemble des produits de décomposition de la chlorophylle \underline{a} i.e. les phaeophorbides et une variété d'autres composés plus ou moins connus (Yentsch et Menzel 1963). Selon Holm-Hansen et al. (1965), une grande fraction de la phéophytine ainsi définie est attribuable au broutage par le zooplancton, ce qui se justifie par la conversion stoechiométrique des molécules de chlorophylle en phaeophorbides avec une efficacité voisine de 100% (Shuman et Lorenzen 1975). De fait, de très nombreux auteurs ont considéré sur ces bases que les phéopigments (les phaeophorbides) sont quantitativement représentatifs de la pression de prédation qu'exerce le zooplancton (voir par ex. Welschmeyer et al. 1984, Welschmeyer et Lorenzen 1985, Carpenter et al. 1986, Leavitt et al. 1989, Leavitt et Carpenter 1990).

En fait, Conover et al. (1986) ont montré que les formulations mathématiques utilisées classiquement à partir des lectures de fluorescence (Strickland et Parsons 1968, Golterman et al. 1978) doivent être corrigées d'un facteur faisant intervenir le rapport des poids moléculaires des phéopigments et de la chlorophylle \underline{a} . Conover et al. (1986) ont en effet montré que l'expression classique fournit pour les phéopigments un résultat exprimé en "équivalent chlorophylle", mais que cette équivalence n'est valide que si l'on considère les poids moléculaires des composés et non leurs concentrations.

La correction que ces auteurs préconise ne concerne pas le calcul de la concentration en chlorophylle \underline{a} pour lequel les équations classiques restent valides. En revanche, selon le produit de dégradation considéré, la correction préconisée pour l'estimation de la teneur en phéopigments sera plus ou moins importante :

- si la chlorophylle \underline{a} est transformée en phéophytine \underline{a} , le rapport moléculaire est voisin de 0,97 (Lorenzen et Jeffrey 1980, in Conover et al. 1986), et le résultat corrigé de la concentration en phéopigments ne diffère que de façon négligeable du résultat non corrigé.

- si par contre le produit final est constitué de phaeophorbide, ce qui est apparemment le cas quand la chlorophylle est digérée par du zooplancton (Hurley et

Armstrong 1990), alors le ratio moléculaire devient 0,66 et la surestimation systématique de la teneur en phéopigments induites par l'équation classique non corrigée avoisine les 30%.

Comme la méthode fluorimétrique ne donne pas d'information sur la nature des produits dérivés et sur leurs identités respectives, on ne peut pas obtenir par cette méthode d'information précise (et quantifiée) sur la concentration en produit de dégradation dans l'eau.

Ces réserves, rarement évoquées, mais suspectées ou constatées de longue date avaient notamment conduit Talling et al. (1973) à ne pas distinguer les produits de dégradation de la chlorophylle a dans les estimations spectrophotométriques de la biomasse.

II.4. Résultats expérimentaux

Je présente ci-dessous quelques observations relatives aux écarts observés entre les estimations des teneurs en chlorophylle avec ou sans correction des phéopigments.

Il est à noter que la simple observation des graphiques proposés (obtenus lors de la phase de pré-échantillonnage de notre programme d'étude), nous a amenés à abandonner la correction des phéopigments.

En effet, alors que nous avons argumenté la perte de précision qu'implique la correction consécutive à l'acidification, les résultats présentés ici illustrent le caractère "évolutif" de cette correction ; caractère évolutif qui tend à masquer la variabilité temporelle des observations de chlorophylle effectuées.

Nous avons considéré ici l'ensemble des estimations de la biomasse effectuées lors des quinze premières campagnes d'échantillonnage de la phase exploratoire de notre étude (n = 714). Nous avons représenté sur la figure A₂-3, les teneurs en chlorophylle non corrigées des phéopigments (une seule lecture de fluorescence) en fonction des teneurs obtenues après correction (même échantillon mais avec une seconde lecture de fluorescence après acidification de l'extrait).

Outre la grande dispersion des points, on observe (fig. A₂-3) :
- d'une part, l'individualisation de plusieurs unités dans le nuage de points ;
par exemple l'ensemble des points provenant des échantillons récoltés lors de la

campagne 15 et dont la pente ($b = 2,353$) s'écarte significativement de la diagonale ($b = 1$).

- d'autre part, la position sous la diagonale d'un grand nombre de points pour lesquels, la teneur en chlorophylle non corrigée est donc inférieure à la teneur obtenue après correction.

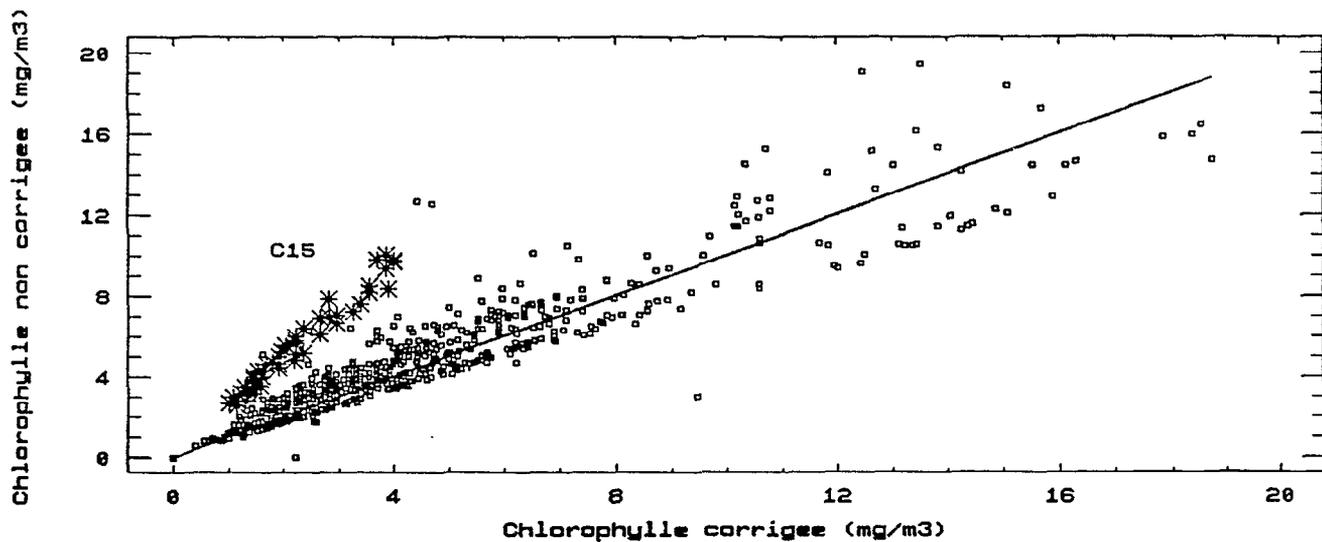


Fig. A_{2.3}: Comparaison des teneurs en chlorophylle obtenues avec ou sans correction des phéopigments (C15 : campagne n° 15).

Nous avons considéré d'autre part l'évolution de la différence de teneur en chlorophylle ($Chlo$ non corrigée - $Chlo$ corrigée) suivant l'évolution du rapport de fluorescence F_0/F_a , avec F_0 : fluorescence avant acidification, et F_a : fluorescence après acidification. On constate (fig. A_{2.4}) que ce rapport est très fluctuant, et que, selon sa valeur, les teneurs en chlorophylle non corrigée seront supérieures ($F_0/F_a > 2,15$) ou inférieures ($F_0/F_a < 2,15$) aux teneurs en chlorophylle obtenues après correction.

Rappelons que ces observations se rapportent à des échantillons naturels collectés dans l'estuaire, dans le lit principal ou dans les tributaires du fleuve Sénégal (une douzaine de stations), à différentes profondeurs, et en une quinzaine d'occasions couvrant une année hydrologique. Les peuplements considérés sont donc très divers, ce qui nous a amené à supposer que le rapport F_0/F_a pouvait être forcé par des paramètres indépendants de la nature -structure- des peuplements et/ou de l'état physiologique des algues considérées.

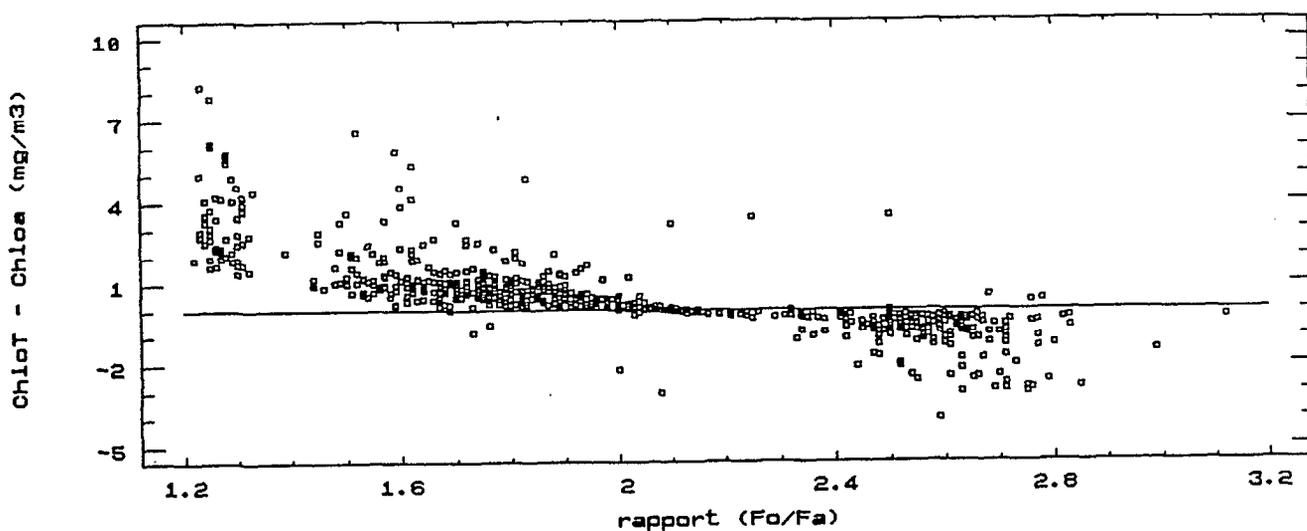


Fig. A_{2.4}: Evolution de l'écart entre les teneurs en chlorophylle estimées avec ($Chlo_a$) ou sans correction ($Chlo_T$) des phéopigments selon le rapport de fluorescence.

L'observation de la figure A_{2.5} montre l'évolution de la médiane de l'écart entre les estimations de la chlorophylle et de la médiane du rapport de fluorescence pour chaque campagne. Il n'apparaît aucune tendance ou saisonnalité qui pourrait être reliée à une tendance ou saisonnalité de même nature dans les peuplements. L'évolution observée rend compte simplement d'une

modification progressive de la valeur de ce rapport au fur et à mesure des campagnes, évolution qui entraîne une progression dans l'écart entre les teneurs en chlorophylle corrigées et non corrigées.

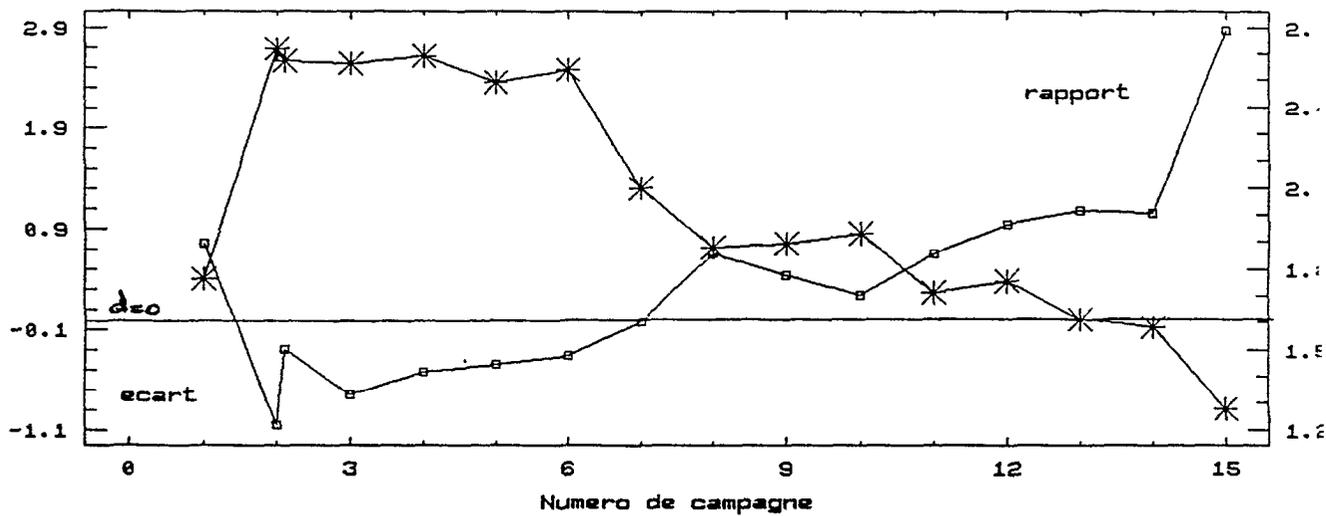


Fig. A2.5: Evolution comparée des médianes (par campagne) du rapport de fluorescence (ordonnée droite) et de l'écart entre les teneurs en chlorophylle estimées avec ou sans correction des phéopigments ($chl_{T} - chl_{a}$, ordonnée gauche).

Il apparaît ainsi que :

- campagnes 2 à 7 : $Chl_{T} < Chl_{a}$,
- campagnes 1 et 8 à 15 : $Chl_{T} \hat{=} Chl_{a}$,

Cet écart systématique, évolutif, de la teneur en chlorophylle corrigée par rapport à la teneur en chlorophylle non corrigée est pour nous le signe d'un biais systématique sans rapport avec la structure ou l'état physiologique des peuplements considérés. L'évolution du rapport de fluorescence n'apparaît de plus liée à aucune des caractéristiques globales de l'hydroclimat.

Il nous paraît plutôt nécessaire d'incriminer :

- d'une part, un effet de la qualité du solvant utilisé (méthanol de diverses origines, non tamponné par $MgCO_3$),*
- d'autre part, un effet de l'acidification (qualité et quantité d'acide utilisé).*

III. QUELQUES PRECISIONS METHODOLOGIQUES ...

III.1. Stockage des échantillons

La conservation des échantillons non filtrés durant quelques heures au froid et à l'obscurité (Strickland et Parsons 1968) est possible sans que la qualité de l'estimation ultérieure de la biomasse par la mesure de la fluorescence des extraits ne soit excessivement altérée. Holm-Hansen et Riemann (1978) ont de plus montré que la congélation des filtres ne provoque aucune perte, même lorsque le solvant utilisé est l'acétone. Golterman et al. (1978) préconise toutefois de conserver les filtres congelés sur dessiccateur.

Wood (1985) cite par ailleurs une communication personnelle de F.P Headley qui a montré que la congélation n'affecte pas le pouvoir d'extraction du méthanol lors de l'étude de populations d'*Anabaena* et de *Scenedesmus*. Ce même auteur a par ailleurs montré lors de l'essai comparatif de divers solvants que la congélation diminue beaucoup la capacité d'extraction de l'acétone et du mélange méthanol-diméthyl sulfoxyde mais pas du mélange méthanol-chloroforme, et peu du méthanol. Des filtres (ultérieurement extrait à l'acétone) ont par ailleurs été conservés congelés sur gel de silice durant dix mois de manière satisfaisante (Dufour 1972).

III.2. Pression de filtration

La capacité de rétention d'un filtre en fibre de verre évolue suivant la pression de filtration. Elle apparaît toutefois dépendante d'un grand nombre d'autres facteurs (taille des cellules, densité, flexibilité et diamètre des pores) ce qui conduit à des résultats extrêmement variables lorsque l'on essaye d'estimer l'évolution de cette capacité de rétention en fonction de la pression de filtration imposée (Li 1986).

Sheldon (1972) suggérait que lorsque l'on veut retenir et non fractionner, la pression de filtration n'a que peu d'importance. De manière générale, les pressions élevées sont déconseillées pour éviter de briser les cellules du phytoplancton (Li et al. 1983, Platt et al. 1983, Smith et al. 1985), ce qui a conduit l'équipe PIRAL (Herbland et al., comm. pers.) à préconiser une pression exercée inférieure à 75 mm Hg.

III.3. Utilisation du $MgCO_3$

Le carbonate de magnésium a été fréquemment utilisé pour accroître la rétention des filtres en fibres de verre (Golterman et al. 1978), et neutraliser l'extrait de manière à éviter la dégradation des pigments qui s'y trouvent. L'utilisation du méthanol comme solvant s'accompagne en effet de changements des caractéristiques spectrales de la phéophytine après acidification, ce qui avait conduit Marker (1972) à préconiser l'ajout d'un tampon (i.e. $MgCO_3$) pour en limiter les effets.

Daley et al. (1973), Holm-Hansen et Riemann (1978), Daley et Nusch (1980) n'ont toutefois pas trouvé de différences significatives entre les concentrations en chlorophylle obtenues avec ou sans ajout de $MgCO_3$, ce qui a conduit Marker et al. (1980) à ne plus en recommander l'utilisation lorsque le méthanol est utilisé comme solvant.

Il apparaît cependant, selon Golterman et al. (1978) que les solvants alcooliques (dont le méthanol) de qualité commerciale tendent fréquemment à être légèrement acides. Aussi recommandent-ils le stockage du méthanol sur $MgCO_3$ pour neutraliser et tamponner le solvant.

III.4. Temps d'extraction

Holm-Hansen et Riemann (1978) ont montré que sur des peuplements dominés soit par des diatomées, soit par des cyanophycées, l'extraction par le méthanol est complète au bout d'une heure. Les recommandations de l'équipe PIRAL (Herbland et al., comm. pers.) font cependant état d'extractions complètes après seulement 15 minutes de contact entre le filtre et le solvant.

III.5. Broyage du filtre

Les méthodes classiques (UNESCO 1966, Strickland et Parsons 1968) préconisaient le broyage du filtre après extraction lorsque l'acétone était utilisée comme solvant. Herbland et al. (1985) ont cependant montré que l'on n'observe pas de différence significative sur les estimations de chlorophylle a extraite au méthanol avec ou sans broyage, confirmant ainsi la suggestion de Holm-Hansen et Riemann (1978) selon laquelle le broyage est inutile lorsque ce solvant est utilisé.

Après chaque prélèvement, les échantillons ont été immédiatement filtrés sur Whatman GF/C (sans ajout de $MgCO_3$) à l'aide d'une pompe à vide manuelle, sans que la pression de filtration n'excède 1/2 atm. Les filtres, préalablement essorés, ont été placés sur silicagel, et conservés dans une glacière jusqu'à leur congélation quelques heures plus tard.

L'extraction (à froid, au réfrigérateur et à l'abri de la lumière) a été faite à l'aide de méthanol à 95% de qualité commerciale non saturé en $MgCO_3$, et a systématiquement duré une heure. Aucun broyage n'a été opéré. Le temps séparant la collecte des échantillons de leur analyse a varié entre 2-3 jours et un mois au maximum.

III.6. Calibration du fluorimètre

La calibration du fluorimètre est obtenue par rapport à une mesure d'absorption photométrique à 665 nm corrigée de la lecture effectuée à 750 nm pour tenir compte de l'absorption résiduelle (turbidité, autres composés dissous, ...) (Holm-Hansen et Riemann 1978). Nous avons utilisé les coefficients d'absorption spécifiques proposés par Marker et al. (1980), que ces auteurs ont obtenu en moyennant les diverses valeurs recensées dans la littérature, soit un SAC de 77,0 pour la chlorophylle a dans le méthanol absolu (alors que l'ensemble des extractions que nous avons effectuées a été fait avec du méthanol à 95%).

Le méthanol utilisé pour la calibration et dans lequel la chlorophylle a de pureté analytique (commercialisée par Sigma Chimie) est diluée doit être légèrement plus aqueux (92-93%) que celui utilisé pour l'extraction des échantillons (95%) pour tenir compte de la petite quantité d'eau résiduelle qui est piégée dans le filtre lors de la filtration (équipe PIRAL, Herbland et al., comm. pers.).

La relation exacte entre l'absorption et la fluorescence des extraits de chlorophylle pure doit être régulièrement déterminée pour chaque appareil (en l'occurrence TURNER 111) et pour chacun des couples (fente-filtre) disponibles.

Selon Neveux (1976), pour des concentrations en chlorophylle $a > 750 \mu\text{g.l}^{-1}$, la relation linéaire entre la fluorescence de l'extrait et la concentration en chlorophylle a calculée par spectrophotométrie disparaît, ce qui interdit alors l'utilisation des équations définies pour les concentrations inférieures à cette valeur. En milieu naturel, de telles concentrations ne sont cependant que rarement rencontrées.

III.7. Reproductibilité des mesures effectuées

L'estimation de la reproductibilité des mesures de la biomasse phytoplanctonique a porté sur 253 prélèvements répliqués récoltés lors des diverses campagnes de la phase d'échantillonnage exploratoire.

Lors de chaque réplification d'échantillons, nous n'avons retenu que les deux valeurs les plus extrêmes (C_{min} et C_{max}), de sorte que la reproductibilité estimée suivant la méthode décrite par Lemoalle (1973) soit maximisée.

Nous avons comparé dans un premier temps les distributions des deux séries C_{min} et C_{max} (Tab. A₂.3) :

	C_{min}	C_{max}	Total
effectif	253	253	506
moyenne	5,69	5,11	5,40
variance	49,23	36,93	43,08
écart-type	7,02	6,08	6,57
médiane	4,34	3,91	4,12

Tab. A₂.3: Statistiques simples des séries des minima et maxima considérées pour l'estimation de la reproductibilité des mesures de chlorophylle (non corrigée des phéopigments).

La différence des moyennes des deux séries est $D_m=0,584$, et le rapport des variances vaut $R_v=1,333$. Un test sur les moyennes des deux séries montre

($t_{cal} = 1,00$) que les deux séries ne sont pas statistiquement différentes ($p < 0,05$). Un test sur le tau de Kendall ($\tau = 0,894$), montre de plus que les deux séries sont très fortement ($p < 0,001$) marquées par une même tendance.

Pour chaque doublet "i", on calcule (Lemoalle 1973) :

$$s^2 = \frac{\sum(x'_i - x''_i)^2}{2k} \quad (\text{variance intra-classe}).$$

$$X_i = \frac{(x'_i + x''_i)}{2} \pm \frac{2s}{\sqrt{2}} \quad \text{soit } X_i = X_{moy} \pm r \text{ (réplicabilité)}.$$

Sur l'ensemble des couples considérés (chlorophylle non corrigée des phéopigments), on obtient ($n = 253$) :

- moyenne des écarts = 1,54 ; médiane des écarts = 0,12

$$r = \pm \frac{2s}{\sqrt{2}}; \quad r = \pm 1,24 \mu\text{g} \cdot \Gamma^{-1}$$

Cette valeur - mauvaise de la répliquabilité paraît fortement tributaire d'un certain nombre de valeurs pour lesquelles l'écart entre duplicats est élevé, et qui justifie pour partie l'écart observé entre la moyenne et la médiane des écarts entre répliquats.

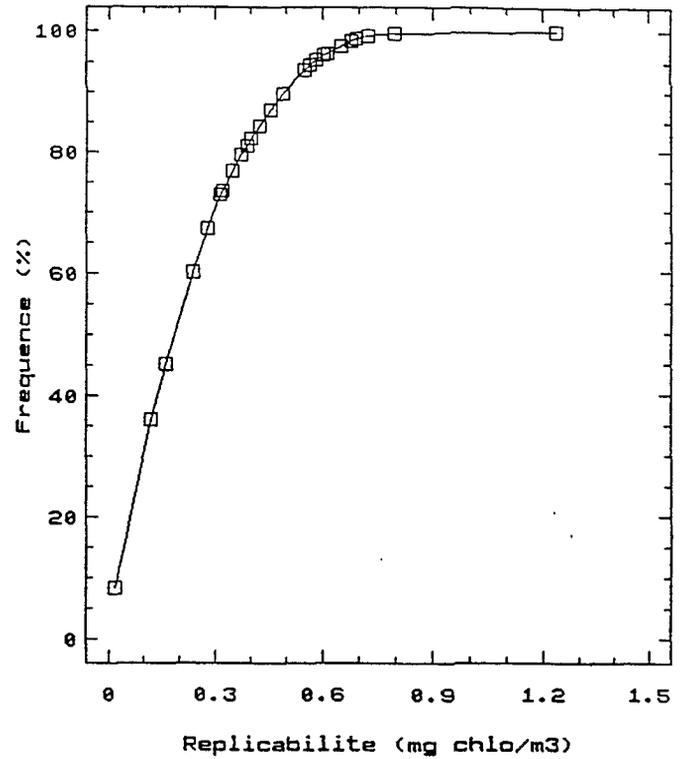
Cette observation nous a amené à recalculer sélectivement la valeur de la répliquabilité en considérant différentes classes pour la valeur de l'écart entre duplicats (tab. A2.4) :

Il en ressort (fig. A2.6) :

- qu'une seule valeur (sur les 253 considérées) suffit à faire varier r de $\pm 0,80$ à $\pm 1,24 \mu\text{g} \cdot \Gamma^{-1}$,
- que dans 50% des cas, $r < 0,20 \mu\text{g} \cdot \Gamma^{-1}$,
- que dans 90% des cas, $r < 0,50 \mu\text{g} \cdot \Gamma^{-1}$.

Ceci suggère qu'il existe un "biais" systématique dans l'estimation de la reproductibilité, qui a trait à l'influence de la teneur en chlorophylle (moyenne des duplicats) des échantillons considérés sur la précision de la mesure (écart entre duplicats).

n	%(n)	DC ²	s	r
21	8,30	<0,01	0,013	0,02
91	35,97	<0,05	0,084	0,12
114	45,06	<0,10	0,114	0,16
152	60,08	<0,20	0,168	0,24
170	67,19	<0,3	0,197	0,28
184	72,73	<0,4	0,221	0,31
186	73,52	<0,5	0,226	0,32
194	76,68	<0,6	0,246	0,35
201	79,45	<0,7	0,263	0,37
205	81,03	<0,8	0,274	0,39
208	82,21	<0,9	0,283	0,40
213	84,19	<1,0	0,299	0,42
220	86,96	<1,1	0,321	0,45
227	89,72	<1,5	0,346	0,49
237	93,68	<2,0	0,389	0,55
239	94,47	<2,5	0,400	0,57
241	95,26	<3,0	0,412	0,58
243	96,05	<3,5	0,427	0,60
244	96,44	<4,0	0,435	0,62
247	97,63	<4,5	0,462	0,65
249	98,42	<5,0	0,481	0,68
250	98,81	<7,0	0,491	0,69
251	99,21	<15,0	0,511	0,72
252	99,60	<30,0	0,562	0,80
253	100	Σdata	0,877	1,24



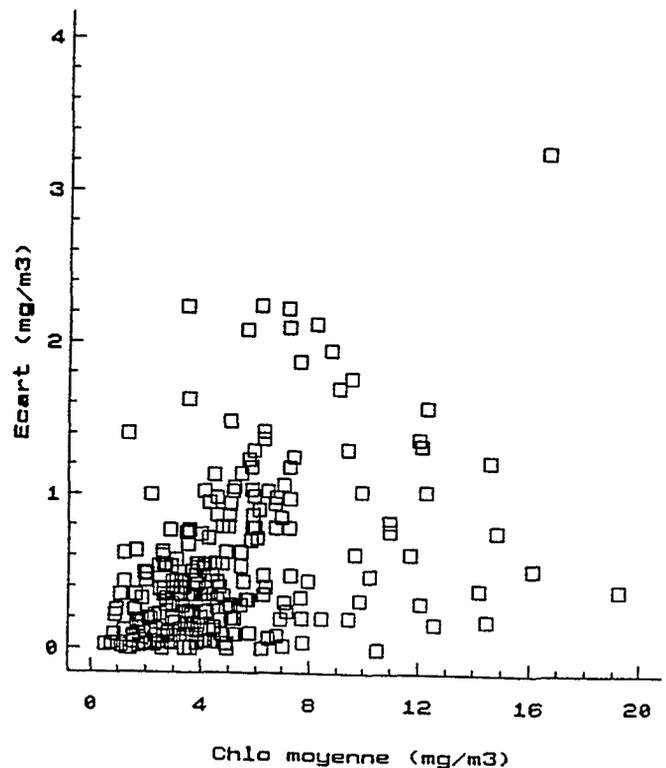
Tab. A2.4: Evolution de la réplabilité suivant l'écart entre répliquats.

avec :

- n : effectif de la classe,
- DC² : carré de l'écart entre duplicats,
- s : variance intra-classe,
- r : réplabilité.

Fig. A2.6: Evolution de la réplabilité selon la fréquence des diverses classes décrites dans le tableau A2.4.

Fig. A2.7: évolution de l'écart entre duplicats selon la moyenne entre duplicats.



L'existence d'une telle relation (fig. A₂.7) a été testée sur l'ensemble des couples dont la moyenne est < 20 µg.l⁻¹ à l'aide du coefficient de rang de Kendall. Il apparaît que (tau) = 0,3138 ; (n = 250), et la variable associée (Scherrer 1984) Z_(tau) = 7,391.

On constate qu'il existe une relation très hautement significative (p < 0,001) liant la moyenne et l'écart entre duplicats, ce qui suggère que la répliquabilité est affectée par des facteurs méthodologiques qui varient en fonction de la biomasse mesurée.

Il nous est donc apparu peu pertinent de fournir une valeur unique de la répliquabilité, ce qui nous a amené à recalculer cette répliquabilité pour différentes classes de biomasse moyenne.

Pour cela, "r" a été calculé pour chaque classe de chlorophylle moyenne d'unité en unité, puis les classes ont été regroupées de manière à considérer des proportions comparables de l'effectif total des duplicats (tab. A₂.5).

Il en ressort ainsi que quelle que soit la classe considérée, la répliquabilité est en moyenne de l'ordre de ± 15% de la valeur de la biomasse estimée.

Chlo _{moy} µg.l ⁻¹	n	r µg.l ⁻¹	r/Chlo _{moy} %
< 1	5	± 0,15	> 15
[1,3[68	± 0,37	12,3 - 37,0
[3,5[86	± 0,52	10,4 - 17,3
[5,8[63	± 0,95	11,9 - 19,0
> 8	28	± 1,19	< 14,9

Tab. A₂.5: Evolution de la répliquabilité (r) suivant la teneur moyenne en chlorophylle (Chlo_{moy}) des duplicats considérés. (n : effectif des classes).

L'intensité de la fluorescence des extraits analysés est fonction de la quantité de lumière utilisée pour l'excitation de la chlorophylle extraite (contrôlée par un diaphragme à 3 positions), et de la quantité de fluorescence mesurée par l'appareil (contrôlée par un jeu de filtres neutres). L'ensemble des biais méthodologiques liés à la filtration et à l'extraction de la chlorophylle par le solvant sont vraisemblablement peu tributaires de la biomasse chlorophyllienne extraite ; à l'inverse, la précision des mesures est directement inféodée au couple (fente, filtre) utilisé, qui est lui-même sélectionné en fonction de la quantité de chlorophylle

mesurée. L'efficacité des filtres neutres et le positionnement attentif du diaphragme d'émission apparaissent en ce sens tout à fait déterminants dans le contrôle de la précision - et donc de la reproductibilité - des extraits mesurés.

Chlorophylle corrigée des phéopigments

Lors de l'analyse précédente, nous n'avons considéré que les chlorophylles non corrigées des phéopigments. Cela signifie que la seule lecture de fluorescence avant acidification des extraits a été prise en compte pour le calcul de la biomasse chlorophyllienne.

La même approche a été conduite sur ces échantillons répliqués, mais dont la biomasse en chlorophylle a été calculée en tenant compte aussi de la teneur en phéopigments dans les extraits.

Sur l'ensemble des couples considérés, on obtient :

- moyenne des écarts = $1,75 \mu\text{g}.\Gamma^{-1}$ ($n = 253$),
- et la reproductibilité vaut : $r = \pm 1,52 \mu\text{g}.\Gamma^{-1}$.

On observe que cette valeur est sensiblement plus élevée que celle obtenue en considérant la teneur en chlorophylle non corrigée des phéopigments ($r = \pm 1,24 \mu\text{g}.\Gamma^{-1}$).

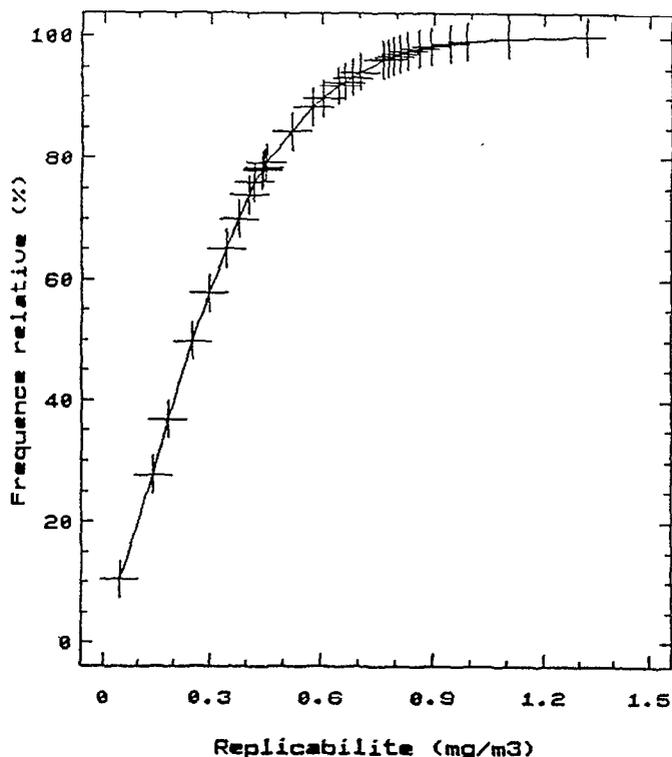
Les échantillons considérés sont les mêmes et l'écart observé entre les deux valeurs de "r" n'est imputable qu'à la procédure d'acidification de l'extrait pour l'estimation de la teneur en phéopigments (quantité et qualité de l'acide, nature des produits de dégradation, interférences avec d'autres pigments, mode de calcul, etc ...).

Nous avons calculé sélectivement la reproductibilité pour différentes classes de la valeur de l'écart entre duplicats (tab. A₂.6).

Il en ressort (fig. A₂.8) :

- que dans 50% des cas, $r < 0,25 \mu\text{g}.\Gamma^{-1}$,
- que dans 90% des cas, $r < 0,60 \mu\text{g}.\Gamma^{-1}$,
- que ces valeurs sont sensiblement plus élevées que celles obtenues sur les observations non corrigées (respectivement $0,20$ et $0,50 \mu\text{g}.\Gamma^{-1}$).

n	%(n)	DC ²	s	r
26	10.28	<0,01	0.034	0.05
70	27.67	<0.05	0.100	0.14
93	36.76	<0,10	0.128	0.18
126	49.80	<0,20	0.178	0.25
146	57.71	<0,3	0.210	0.30
164	64.82	<0,4	0.244	0.34
177	69.96	<0,5	0.268	0.38
187	73.91	<0,6	0.287	0.41
192	75.89	<0,7	0.298	0.42
197	77.87	<0,8	0.310	0.44
198	78.26	<0,9	0.313	0.44
200	79.05	<1,0	0.319	0.45
213	84.19	<1,5	0.367	0.52
223	88.14	<2,0	0.408	0.58
227	89.72	<2,5	0.427	0.60
232	91.70	<3,0	0.455	0.64
234	92.49	<3,5	0.468	0.66
236	93.28	<4,0	0.483	0.68
238	94.07	<4,5	0.499	0.71
243	96.05	<5,0	0.541	0.77
244	96.44	<6,0	0.550	0.78
245	96.84	<7,0	0.560	0.79
246	97.23	<9,0	0.574	0.81
247	97.63	<10,0	0.589	0.83
248	98.02	<14,0	0.610	0.86
249	98.42	<15,0	0.633	0.90
250	98.81	<23,5	0.667	0.94
251	99.21	<30,0	0.701	0.99
252	99.60	<100	0.78	1.10
253	100	Σdata	0.935	1.32

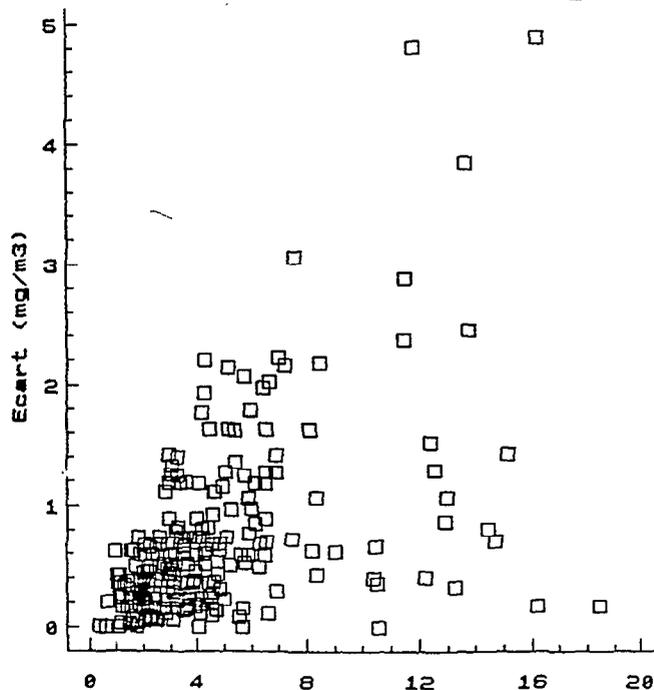


Tab. A_{2.6}: évolution de la réplicabilité suivant l'écart entre répliquats

- (Chlo. corrigée), avec :
- n : effectif de la classe,
 - DC² : carré de l'écart entre duplicat,
 - s : variance intra-classe,
 - r : réplicabilité.

Fig. A_{2.8}: évolution de la réplicabilité selon la fréquence des diverses classes décrites dans le tableau A_{2.6}.

Fig. A_{2.9}: évolution de l'écart entre duplicats selon la moyenne entre duplicats (chlo. corrigée).



Là encore, l'écart entre duplicats est très significativement lié à la teneur moyenne en chlorophylle des duplicats (fig. A₂.9) ; pour les 250 couples pour lesquels la moyenne est < 20 µg.l⁻¹, le tau de Kendall vaut 0,376, d'où la variable associée $Z_{(\tau)} = 8,86 >>> 1,96$ ($p = 0,001$).

Aussi, la reproductibilité a-t-elle été recalculée sur différentes classes de chlorophylle moyenne (tab. A₂.7). Les valeurs obtenues sont sensiblement supérieures à celles obtenues lorsque la chlorophylle non corrigée était considérée, notamment pour des biomasses > 3 µg.l⁻¹.

Chlo _{moy} µg.l ⁻¹	n	r µg.l ⁻¹	r/Chlo _{moy} %	r(non corr.) µg.l ⁻¹
< 1	3	± 0,12	> 12	± 0,15
[1,3[94	± 0,43	14,3 - 43,0	± 0,37
[3,5[85	± 0,73	14,6 - 24,3	± 0,52
[5,8[40	± 1,32	16,5 - 26,4	± 0,95
> 8	28	± 1,91	< 24,0	± 1,19

Tab. A₂.7: Evolution de la réplabilité suivant la teneur moyenne en chlorophylle (Chlo_{moy}) des duplicats (n : effectif des classes, r_(non corr.) : chlo. non corrigée et r : chlo. corrigée des phéopigments).

On constate que la procédure de correction de la teneur en phéopigments s'accompagne d'une diminution de la reproductibilité des analyses, diminution dont les causes sont vraisemblablement complexes. On peut toutefois observer que les essais de réplication ont été effectués, pour chaque couple, à la même date, avec le même solvant et le même acide, sans que la calibration du fluorimètre n'ait évolué.

La comparaison des valeurs de la reproductibilité nous renseigne donc directement sur l'incertitude méthodologique liée à l'acidification (qualité et quantité d'acide ajouté, temps de réaction, processus chimiques induits dans l'extrait et interférences, lecture de la fluorescence...). Ces résultats illustrent la perte de sensibilité qu'induit l'acidification des extraits, indépendamment des fluctuations à long terme (de dosage en dosage, voir paragraphe II.4) liées à l'évolution du rapport de fluorescence.

IV. AUTRES METHODES : signature spectrale et spectre de taille ...

Des techniques diverses ont été développées qui visent à une augmentation de la précision du dosage des divers pigments en présence simultanément dans un extrait naturel.

Les techniques chromatographiques (HPLC en phase inverse notamment) sont les seules qui permettent une connaissance précise de l'ensemble du pool pigmentaire en présence dans l'extrait (voir par exemple Knowlton et Jones 1989, Hurley et Watras 1991).

Par ailleurs, des méthodes spectrofluorimétriques ont été élaborées qui permettent de distinguer sans acidification les chlorophylles a, b et c et leurs produits de dégradations (Neveux et Panouse 1987). L'étude de la "signature spectrale" (Yentsch et Yentsch 1979) d'un assemblage phytoplanctonique (i.e. la quantification de la concentration en pigments accessoires) vise ainsi à la recherche de propriétés émergentes "ataxinomiques" du peuplement étudié qui permettent d'en approcher de manière globale la composition.

Selon Yentsch et Phinney (1984), la signature spectrale est en effet le reflet de l'assemblage phytoplanctonique, et son évolution illustre les changements de diversité spécifique des populations naturelles et peut être associé aux changements du statut nutritif des masses d'eau. Ces auteurs ont montré par ailleurs qu'il existe une étroite relation entre l'évolution des rapports de fluorescence à diverses longueurs d'onde (E_{530}/E_{450} notamment, voir tab. A_{2.8}) et la taille moyenne des cellules phytoplanctoniques concernées (Yentsch et Phinney 1985). Selon ces auteurs, une réduction de la taille moyenne, associée à une évolution de la signature spectrale, correspond à une nécessité pour la survie du phytoplancton dans les régions (océaniques) oligotrophes.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par Harris et al. (1987) qui ont montré que le spectre de taille du phytoplancton dans les eaux de surface est corrélé à de nombreux paramètres liés à la biomasse, au métabolisme des algues, et de manière synthétique, à leurs propriétés démographiques. En particulier, ce spectre de taille paraît intimement tributaire de la ressource en nutriments et des capacités qu'ont les algues à les exploiter plus ou moins efficacement. En ce sens, pour Harris et al. (1987), l'identification du spectre de taille est un bon indicateur de la voie d'utilisation du carbone en région pélagique, puisque les zones de production "nouvelle" active sont caractérisées par des biomasses élevées déterminées principalement par de fortes densités de diatomées de grande taille et des flagellés, alors que les zones de production "régénérées" apparaissent dominées par des peuplements constitués de cellules de petite taille, développant de faibles biomasses et dotées de fort taux de minéralisation du carbone à l'obscurité. Ces auteurs

notent d'autre part que cette typologie métabolique d'utilisation du carbone a de fortes incidences sur la nature du couplage phyto-zooplancton du fait notamment du turn-over démographique du phytoplancton qui est intimement lié au spectre de taille des cellules concernées.

organismes	pigments accessoires	F(E ₅₃₀ /E ₄₅₀)
Dinoflagellés	caroténoïdes chlo c	0,8 - 0,9
Diatomées	caroténoïdes chlo c	0,7 - 0,8
Coccolithophores	caroténoïdes chlo c	0,3 - 0,4
Flagellés "verts"	chlo b	0,1 - 0,2
Cryptophycées	phycobillines chlo c	0,7 - 0,8
Cyanobactéries	phycobillines	-

Tab. A₂-8: Principaux pigments accessoires et "signature spectrale" pour les taxons phytoplanctoniques les plus communs (d'après Yentsch et Phinney 1985).

Plus récemment, Jarry et al. (1990) ont discuté de la répartition spatiale du phytoplancton dans l'étang de Thau à partir des rapports pigmentaires, et ils ont proposé une image biochimique de la composition taxinomique des assemblages qui se juxtaposent dans la lagune en soulignant l'hétérogénéité.

Cette spatialisation, basée essentiellement sur l'analyse de l'évolution du rapport chlo b/chlo a met en exergue l'opposition :

- entre les zones peu profondes et à faible énergie de l'étang (Sud Ouest) d'une part, où se rencontrent de faibles biomasses caractérisées par un rapport élevé (chlo b/chlo a > 0,15) : zones oligotrophes caractérisées par un recyclage rapide des nutriments et peuplées préférentiellement de nanoflagellés de petite taille,

- et les zones à forte énergie et plus influencées par l'advection marine (Nord Ouest) d'autre part, qui sont caractérisées par des biomasses plus élevées, un rapport chlo b/chlo a faible et une forte représentation des diatomées.

Ces brefs exemples illustrent tout l'intérêt que peuvent présenter des techniques plus sophistiquées que le simple dosage routinier de la chlorophylle totale non corrigée

d'échantillons naturels. Une part essentielle de l'information relative à la structure pigmentaire du peuplement étudié est en effet perdue, qui pourtant est riche d'enseignements à tirer quand à la diversité taxinomique du peuplement concerné. Il apparaît un couplage étroit entre structure pigmentaire et structure de taille d'une part, et un couplage tout aussi étroit entre la structure de taille et les potentialités métaboliques des algues d'autre part. L'évolution d'un assemblage phytoplanctonique au fur et à mesure que se développe une situation de succession typique est ainsi fortement corrélée à l'évolution du spectre de taille de cet assemblage (Margalef 1978, Malone 1980).

Une solution élégante pourrait être de coupler certaines de ces techniques de manière à appréhender de diverses façons plusieurs éléments redondants et émergents qui permettent de caractériser non seulement la biomasse de l'assemblage phytoplanctonique considéré, mais aussi sa structuration.

On pourrait ainsi imaginer :

- d'une part une fluorimétrie *in-vivo* exploratoire et descriptive, d'accès immédiat et qui peut fournir d'excellentes indications quant à la biomasse phytoplanctonique en présence (quantification et répartition), (voir Falkowski et Kiefer 1985),

- d'autre part une analyse spectrofluorimétrique sur des échantillons fractionnés par filtration différentielle et recueillis en connaissances de cause.

- enfin un effort taxinomique ciblé, qui permette le paramétrage de la signature spectrale et l'identification des changements de composition floristique qui en sont responsables.

CONCLUSION

Les résultats expérimentaux que nous avons décrits :

- 1: existence d'un biais systématique (et évolutif) lors de chaque série de mesures de fluorescence au laboratoire lié à l'évolution du rapport de fluorescence,

- 2: moindre reproductibilité (au sein d'une série) lorsqu'est appliquée une correction pour tenir compte de la teneur en phéopigments,

et l'ensemble des réserves liées à l'acidification, aux interférences diverses, à la signification et à l'estimation des phéopigments..., nous ont conduits à retenir la chlorophylle non corrigée des phéopigments comme estimateur de la biomasse

phytoplanctonique, rejoignant en cela H. Bührer (1991) qui illustre l'inutilité de la prise en compte des phéopigments et conclut :

"Forget about calculated pheophytine !".

Les équations classiques monochromatiques ont été utilisées ; l'intégralité des échantillons a été filtrée sur filtre en fibre de verre Whatman GF/C, sans préfiltration sur maille fine.

Dans une optique d'étude d'environnement (i.e. fonctionnement d'un écosystème), l'utilisation de techniques plus sophistiquées semble toutefois souhaitable. En particulier, il nous semble utile de développer des méthodes rationnelles et efficaces qui autorisent l'appréhension de **propriétés fonctionnelles globales** du phytoplancton. Il semble en ce sens se dégager un intérêt croissant pour l'étude des spectres de taille du (phyto)plancton (traceur physiologique et métabolique), d'une part, et des signatures spectrales (traceur taxinomique) d'autre part ; la promotion du couplage de ces techniques nous paraît répondre de manière pertinente aux attentes et besoins des environmentalistes qui utilisent le phytoplancton comme révélateur du fonctionnement des systèmes qu'ils étudient.

- Bergmann M., and R.H. Peters, (1980) - A simple reflectance method for the measurement of particulate pigment in lake water and its application to Phosphorus-Chlorophyll-Seston relationships. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37(1)**: 111-114.
- Bührer H., (1991) - Problems in estimation of pheophytine. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **24(2)**: 1259.
- Carlson R.E., and J. Shapiro, (1981) - Dissolved humic substances : a major source of error in fluorometric analysis involving lake waters. *Limnol. Oceanogr.*, **26(4)**: 785-790.
- Carpenter S.R., M.M. Elser, and J.J. Elser, (1986) - Chlorophyll budgets : zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific gyres. *Limnol. Oceanogr.*, **31**: 112-124.
- Conover R.J., R. Durvasula, S.. Roy, and R. Wang, (1986) Probable loss of chlorophyll-derived pigments during passage through the gut of zooplankton, and some of the consequences. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 597-609.
- Cynar F.I., K.W. Ester, and J. McN Siburth, (1985) - The detection and characterization of bacteria-sized protist in "protist-free" filtrates and their potential impact on experimental marine ecology. *Microb. Ecol.*, **11**: 281-288.
- Daley D.J., C.B.J. Gray, and S.R. Brown, (1973) - A quantitative semi-routine method for determining algal and sedimentary chlorophyll derivatives. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**: 345-356.
- Daley D.J., and E.A. Nush, (1980) - Comparison of different methods for chlorophyll and pheopigments determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergbn. Limnol.*, **14**: 14-36.
- Dufour P., (1972) - Contribution à la connaissance des possibilités et limites de la méthode de dosage des pigments de phytoplancton. *ORSTOM, Doc. Scient., Centre de Pointe Noire*, **24**: 1-25.
- Falkowski P.G., and D.A. Kiefer, (1985) - Chlorophyll a fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass. *J. Plankton Res.*, **7(5)**: 715-731.
- Golterman H.L., R.S. Clymo, and M.A.M. Ohnstag, (1978) - Methods for chemical analysis of fresh waters. *IBP Handbook*, **8**, Blackwell, Oxford, 3nd edition, 213 p.

- Harris G.P., (1986) - Phytoplankton ecology : structure, function and fluctuation. Chapman and Hall, 384 p.
- Harris G.P., G.G. Ganf, and D.P. Thomas, (1987) - Productivity, growth rates and cell size distributions of phytoplankton in the S. W. Tasman sea : implications for carbon metabolism in the photic zone. *J. Plankton Res.*, **9(5)**: 1003-1030.
- Herbland A., (1978) - The soluble fluorescence in the open sea : distribution and ecological significance in the Equatorial Atlantic Ocean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **86**: 47-58.
- Herbland A., A. Le Bouteiller and P. Raimbault, (1985) - Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea Research*, **32(7)**: 819-836.
- Holm-Hansen O., C.J. Lorenzen, R.W. Holmes, and J.D.H. Strickland, (1965) - Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **30**:3-15.
- Holm-Hansen O., and B. Riemann, (1978) - Chlorophyll a determination : improvements in methodology. *Oikos*, **30**: 438-447.
- Hurley J.P., and D.E. Armstrong (1990) - Fluxes and transformations of aquatic pigments in lake Mendota, Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.*, **35(2)**: 384-398.
- Hurley J.P., and C.J. Watras, (1991) - Identification of bacteriochlorophylls in lake via reverse phase HPLC. *Limnol. Oceanogr.*, **36(2)**: 307-315.
- Ilitis A., (1980) - Les algues. pp. 9-61. In J.R. Durand et C. Lévêque (Eds). Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne, *IDT n° 44(1)*, ORSTOM, Paris, 389 p.
- Jarry V., M. Fiala, G.F. Frisoni, G. Jacques, J. Neveux, and M. Panouse, (1990) - The spatial distribution of phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Etang de Thau). *Oceanol. acta*, **13/4**: 503-512.
- Jonhson P.W., and J. McN. Sieburth, (1979) - Chroococcoid cyanobacteria in the sea : a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.*, **24**: 928-935.
- Keller A.A., (1987), - Mesocosms studies of DCMU-enhanced fluorescence as a measure of phytoplankton photosynthesis. *Mar. Biol.*, **96**: 107-114.

- Keller A.A., L.L. Beatty, L.E. Weber, and C.A. Heil, (1990) Soluble fluorescence : effects on chlorophyll determination at different salinities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47(9)**: 1700-1709.
- Knowlton M.F., and J.R. Jones, (1989) - Comparison of surface and depth-integrated composite samples for estimating algal biomass and phosphorus values and notes on the vertical distribution of algae and photosynthetic bacteria in mid-western lakes. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **83**: 175-196.
- Leavitt P.R., S.R. Carpenter, and J.F. Kitchell, (1989) - Whole-lake experiments : the annual record of fossil pigments and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 700-717.
- Leavitt P.R., and S.R. Carpenter, (1990) - Regulation of pigments sedimentation by photo-oxidation and herbivore grazing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 1166-1176.
- Lemoalle J., (1973) - L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **7(2)**: 95-116.
- Li W.K.W., (1986) - Experimental approaches to field measurements : methods and interpretation. pp. 251-256. In T. Platt and W.K.W. Li (Eds), *Photosynthetic picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **214**.
- Li W.K.W., (1990) - Particles in "particle-free" sea-water : growth of ultraphytoplankton and implications for dilution experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47(7)**:1258-1268.
- Li W.K.W., D.V. Subba Rao, W.G. Harrison, J.C. Smith, J.J. Cullen, B. Irwin, and T. Platt, (1983) - Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science*, **219**: 292-295.
- Loftus M.E., and J.H. Carpenter, (1971) - A fluorometric method for determining chlorophylls a, b and c. *J. Mar. Res.*, **29**: 319-338.
- Long E.B., and Cooke G.D., (1971) - A quantitative comparison of pigment extraction by membranes and glass-fiber filters. *Limnol. Oceanogr.*, **16**: 990-992.
- Lopez M.D.G., M.E. Huntley, and P.F. Sykes, (1988) - Pigment destruction by *Calanus pacificus* : impact on the estimation. *J. Plankton Res.*, **10**: 715-734.

- Lorenzen C.J., (1967) - Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, **12**: 342-346.
- Lorenzen C.J., (1981) - Chlorophyll b in the eastern North Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, **28**: 1049-1056.
- Lorenzen C.J., and J. Newton Downs, (1986) - The specific absorption coefficients of chlorophyllide a and pheophorbide a in 90% acetone, and comments on the fluorometric determination of chlorophyll and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.*, **31(2)**: 449-452.
- Malone T.C., (1980) - Algal size. pp. 433-464. In I. Morris (Ed), The physiological ecology of phytoplankton. *Studies in Ecology*, **7**. Blackwell, 625 p.
- Margalef R., (1978) - Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta*, **1**: 493-509.
- Marker A.F.H., (1972) - The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytine. *Freshwat. Biol.*, **2**: 361-385.
- Marker A.F.H., E.A. Nush, H. Rai, and B. Riemann, (1980) - The measurement of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods : conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **14**: 91-106.
- Mourelatos S., (1989) - Broutage du zooplancton in-situ : revue critique des méthodes courantes. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **10(3)**: 257-271.
- Neveux J., (1976) - Dosage de la chlorophylle a et de la phéophytine a par fluorimétrie. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, **52**: 165-174.
- Neveux J., and G. De Billy, (1986) - Spectrofluorometric determination of chlorophylls and pheophytins. Their distribution in the western part of the Indian Ocean (July to August 1979). *Deep Sea Research*, **33(1)**: 1-14.
- Neveux J., and M. Panouse, (1987) - Spectrofluorometric determination of chlorophylls and pheophytins. *Arch. Hydrobiol.*, **109(4)**: 567-581.

- Pagès J., (1988) - Techniques d'étude de l'hydrobioclimat de la Casamance et compilation des données de février 1984 à juillet 1987. *Archive CRODT*, **169**, 30 p.
- Penry D.L., and B.W. Frost, (1991) - Chlorophyll a degradation by *Calanus pacificus* : dependence on ingestion rate and digestive acclimation to food resources. *Limnol. Oceanogr.*, **36(1)**: 147-159.
- Phinney D.A., and C.S. Yentsch, (1985) - A novel phytoplankton chlorophyll technique: toward automated analysis. *J. Plankton Res.*, **7(5)**: 633-642.
- Platt T., D.V. Subba Rao, and B. Irwin, (1983) - Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature*, **301**: 702-704.
- Prepas E.E., M.E. Dunnigan, and A.M. Trimbee, (1988) - Comparison of in-situ estimates of chlorophyll a obtained with Whatman GF/F and GF/C glass-fiber filters in mesotrophic to eutrophic lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**: 910-914.
- Riemann B., (1978) - Absorption coefficients for chlorophylls a and b in methanol and a comment on interference of chlorophyll b in determinations of chlorophyll a. *Vatten*, **3**: 187-194.
- Riemann B., (1980) - A note on the use of methanol as an extraction solvent for chlorophyll a determination : improvements in methodology. *Arch. Hydrobiol. Beih. (Ergebn. Limnol.)*, **14**: 70-78.
- Sakshaug E., (1980) - Problems in the methodology of studying phytoplankton. pp. 57-91. In I. Morris (Ed), *The physiological ecology of phytoplankton. Studies in Ecology*, **7**, Blackwell, Oxford, 625 p.
- Sheldon R.W., (1972) - Size separation of marine seston by membrane and glass fiber filters. *Limnol. Oceanogr.*, **17**: 494-498.
- Shoaf W.T., and B.W. Lium, (1976) - Improved extraction of chlorophyll a and b using dimethyl sulfoxide. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 926-928.
- Shuman F.R., and C.J. Lorenzen, (1975) - Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.*, **20**:580-586.

- Smith J.C., T. Platt, W.K.W. Li, E.P.W. Horne, W.G. Harrison, D.V. Subba Rao, and B.D. Irwin, (1985) - Arctic marine photoautotrophic picoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **20**: 207-220.
- Stockner J.G., (1988) - Phototrophic picoplankton : an overview from marine and freshwater ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **33**(4/2): 765-775.
- Stockner J.G., M.E. Klut, and W.P. Cochlan, (1990) - Leaky filters : a warning to aquatic ecologists. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**(1): 16-23.
- Strickland J.D.H., and T.R. Parsons, (1968) - A practical handbook on sea-water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **167**, 310 p.
- Taguchi S., and E.A. Laws, (1988) - On the microparticles which pass through glass-fiber filter type GF/F in coastal and open ocean. *J. Plankton Res.*, **10**(5): 999-1008.
- Talling J.F., (1957) - The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, **56**: 133-149.
- Talling J.F., R.B. Wood, M.V. Prosser, and R.M. Baxter, (1973) - The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda Lakes. *Freshwat. Biol.*, **3**: 53-76.
- UNESCO/SCOR, (1966) - Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Report SCOR/UNESCO working group 17, UNESCO, Paris, *Monographs on Oceanographic Methodology*, **1**.
- UNESCO, (1980) - Determination of chlorophyll in sea water. *UNESCO technical papers in marine science*, **35**.
- Vernet M., and C.J. Lorenzen, (1987) - The presence of chlorophyll b and the estimation of phaeopigments in marine phytoplankton. *J. Plankton Res.*, **9**(2): 255-265.
- Vollenweider R.A., (1969) - A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. *IBP Handbook*, **12**, Blackwell.

- Welschmeyer N.A., A.E. Copping, M. Vernet, and C.J. Lorenzen, (1984) - Diel fluctuation in zooplankton grazing rate as determined from the downward flux of phaeopigments. *Mar. Biol.* 83:263-270.
- Welschmeyer N.A., and C.J. Lorenzen, (1985) - Chlorophyll budgets : zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific gyres. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 1-21.
- Wood L.W., (1985) - Chloroform-methanol extraction of chlorophyll a. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42:38-48.
- Yentsch C.S., (1983) - A note on the fluorescence characteristics of particles that pass through glass-fiber filters. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 597-599.
- Yentsch C.S., and D.W. Menzel, (1963) - A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Research*, 10: 221-231.
- Yentsch C.S., and C.M. Yentsch, (1979) - Fluorescence spectral signatures : the characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and emission spectra. *J. Mar. Res.*, 37: 471-483.
- Yentsch C.S., and D.A. Phinney, (1984) - Observed changes in spectral signatures of natural phytoplankton populations : the influence of nutrient availability. pp. 129-140. In O. Holm-Hansen, L. Bolis and R. Gilles (Eds), Marine phytoplankton productivity. *Lectures Notes on Coastal and Estuarine Sciences*, 8, Springer-Verlag, 175 p.
- Yentsch C.S., and D.A. Phinney, (1985) - Spectral fluorescence : an ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations. *J. Plankton Res.*, 7(5): 617-632.

ANNEXE 3

Dosage de la ressource en phosphore en milieu aquatique : analyse bibliographique et recommandations.

Dans cette annexe, une brève revue de la littérature relative à l'analyse de la ressource en phosphore des milieux aquatiques est proposée.

L'estimation des teneurs en sels dissous s'accompagne, de manière générale, d'une sous-estimation de la ressource nutritive effectivement (i.e. immédiatement ou potentiellement) disponible pour les algues. Elle n'est de plus que peu informative quant à la dynamique des systèmes étudiés. Une introduction à la caractérisation des flux entre les diverses unités de l'écosystème est proposée aux travers du dosage du phosphore total par fraction de taille.

METHODOLOGIE PHOSPHATES

INTRODUCTION

Ce chapitre a pour objectif de présenter - et surtout de discuter - la méthodologie adoptée pour le dosage de la ressource en phosphore.

La motivation de cette présentation est liée au fait qu'à de rares exceptions près (voir Cecchi 1990), aucune des mesures relatives à ce nutriment effectuées durant cette étude n'a pu être reliée à la dynamique du phytoplancton, ou même à une quelconque autre caractéristique de l'hydroclimat.

A cela, nous voyons deux raisons :

- tout d'abord une raison d'ordre purement méthodologique liée à la sensibilité et à la précision des mesures effectuées,

- ensuite une raison d'ordre "bio-chimique", qui a trait à l'existence dans le milieu aquatique de multiples fractions (dissoutes, colloïdales et particulaires, organiques et inorganiques) entre lesquelles le phosphore se répartit, et qui sont liées entre elles par un cycle complexe. Les dosages que nous avons effectués ne permettent de fait d'appréhender qu'une seule de ces fractions (phosphore réactif dissous : "SRP"), fraction qui n'est pas forcément la plus abondante, ni même la plus représentative du phosphore réellement disponible.

Nous nous attacherons principalement à présenter une brève revue de la littérature traitant de ce second point dans l'objectif de situer, dans ce contexte, notre propre approche, d'en relever les faiblesses, pour finalement émettre quelques recommandations simples. L'estimation de la ressource en nutriments, et particulièrement en phosphore, revêt en effet une grande importance dans l'étude des écosystèmes aquatiques, sous réserve toutefois de l'utilisation d'une méthodologie pertinente, qui permette une estimation simple, globale (quantitativement et qualitativement) et significative de la ressource en phosphore immédiatement ou potentiellement disponible.

PLAN

Introduction

I. Méthodologies utilisées.

- I.1. But théorique de ce dosage
- I.2. Stockage et conservation
- I.3. Dosage manuel
- I.4. Utilisation du Technicon II

II. Recommandations bibliographiques

- II.1. Stockage
- II.2. Conservation
- II.3. Méthodologie

III. Discussion

III.1. Phosphore et sédiments

- III.1.1. Phosphore et sédiments benthiques
- III.1.2. Phosphore et MES

III.2. Voies de régénération du phosphore

III.2.1. Activité de la phosphatase alcaline

- III.2.1.a. Phosphatase libre en solution
- III.2.1.b. Phosphatase particulaire

III.2.2. Régénération trophique du phosphore

- III.2.2.a. Régénération par le zooplancton
- III.2.2.b. Régénération microbienne
- III.2.2.c. Régénération par l'ichtyofaune

Conclusions

I. METHODOLOGIES UTILISEES.

Les protocoles et méthodologies mis en oeuvre sont décrits dans Corbin et Cecchi (1991) ; rappelons simplement que les dosages ont été effectués :

- "manuellement" durant toute la campagne de pré-échantillonnage à l'aide d'un spectrophotomètre Bausch et Lomb 2000 équipé d'une cuve de 10 cm. Les techniques d'analyse utilisées ont été tirées des travaux de Strickland et Parsons (1972), Grasshoff et al. (1983), Aminot et Chaussepied (1983) et Golterman et al. (1978).

- à l'aide d'un autoanalyseur Technicon II lors de la phase d'étude de l'estuaire. Les manifolds utilisés ont été réalisés suivant les recommandations de Treguer et Le Corre (1974) et de Oudot (comm. pers.).

I.1. BUT THEORIQUE DE CE DOSAGE

Il s'agit idéalement d'identifier la quantité de phosphore disponible et utilisable par les algues, dans le but notamment de déceler d'éventuelles carences susceptibles de limiter la croissance et le développement du phytoplancton.

Pour ce faire, le principe de la méthode de dosage utilisée (manuellement ou à l'aide de l'autoanalyseur) repose sur la mesure de la coloration développée par le complexe phospho-molybdique en présence d'acide ascorbique ; le terme "phosphore réactif dissous" (SRP) est utilisé pour désigner cette fraction réactive.

Par le passé, de nombreux auteurs ont assimilé la concentration en phosphore obtenue par cette technique à la concentration en orthophosphates ($P-PO_4$), fraction la plus directement disponible pour le phytoplancton (Lean 1973a,b).

Cette assimilation paraît désormais largement abusive :

- l'utilisation d'autres formes de phosphore est très répandue et documentée (Nalewajko et Lean 1980). Il semble de plus qu'une grande fraction du phosphore disponible se trouve sous forme colloïdale, dont une partie est retenue lors de la filtration des

échantillons (donc intégrée à la fraction particulaire) alors qu'une autre partie passe dans le filtrat et intervient donc dans la fraction soluble.

- la réactivité au molybdate ne permet pas de distinguer systématiquement les formes disponibles pour le phytoplancton de celles qui ne le sont pas (Chamberlain et Shapiro 1973).

- il existe en phase dissoute une fraction soluble non réactive, mais qui peut être potentiellement disponible pour le plancton après attaque enzymatique ou oxydation par le rayonnement ultra-violet. Les essais de bio-disponibilité de diverses fractions phosphorées effectués par Bradford et Peters (1987) montrent ainsi que le SRP surestime la fraction disponible quand la concentration en phosphore total est élevée. Ces résultats confirment d'autre part qu'à l'inverse, le SRP sous-estime la quantité de phosphore disponible quand la concentration en phosphore total est faible (Peters 1977, 1978, Nürnberg et Peters 1984a) :

- du fait de la destruction des complexes phosphatés labiles par le réactif acide contenant le molybdate,

- du fait d'interférences liées à la présence de divers composés de poids moléculaires voisin de celui de l'orthophosphate et, notamment, de phosphore organique dissous et d'arséniates (Peters 1977).

- il peut subsister dans le filtrat une fraction planctonique de très petite taille, femto- (0,02-0,2 μm , virus et ultramicrobactéries), ou pico- et nanoplancton phototrophe (0,2-2,0 μm), telle que la fraction réputée dissoute soit constituée également de phosphore particulaire (Stockner et al. 1990).

- Hecky et Kilham (1988) rappellent enfin que la plupart des méthodes analytiques courantes ne permettent pas de mesurer avec suffisamment de précision les concentrations très faibles de nutriments pour lesquelles, effectivement, on a pu observer des limitations de la croissance.

I.2. STOCKAGE ET CONSERVATION

Après filtration sur Whatman GF/C; les échantillons ont été fixés au chloroforme (1/100 final) suivant les recommandations de Golterman et al. (1978), et conservés à l'obscurité dans des flacons en polyéthylène préalablement lavés à

HCl (0,1 N) et convenablement rincés. Durant la campagne d'échantillonnage de l'estuaire, les flacons ont de plus été conservés au réfrigérateur.

Nous avons comparé à l'occasion d'un suivi des fluctuations circadiennes de l'hydroclimat effectué à Richard-Toll le 20 décembre 1988 (tab. A₃.1), l'estimation des teneurs en phosphate d'échantillons stockés et conservés à l'aide de chloroforme, ou de chlorure mercurique (1/1000 final, Pagès 1988).

Heure	P(CHCl ₃) ₁	P(CHCl ₃) ₂	P(HgCl ₂) ₁	P(HgCl ₂) ₂
07h15	0.997	0.916	1.564	2.036
08h15	0.933	0.961	2.144	1.887
09h45	1.051	0.930	2.015	1.786
11h15	1.004	0.896	1.287	2.359
12h45	0.964	1.125	2.097	2.171
14h15	1.200	1.092	2.993	2.191
15h45	1.065	1.233	2.494	2.663
17h15	1.206	1.092	2.845	2.420
18h45	1.152	1.004	2.764	1.874

Tab. A₃.1: Comparaison de l'estimation de la teneur en SRP ($\mu\text{mole.l}^{-1}$) après conservation des échantillons avec du chloroforme (CHCl₃) ou avec du chlorure mercurique (HgCl₂).

Il existe une régression linéaire très hautement significative telle que :

$$P(\text{HgCl}_2)_{\text{moyen}} = 3,74 \cdot P(\text{CHCl}_3)_{\text{moyen}} - 1,72 ; (n=9)$$

$$R^2 = 94,11\%$$

Dans la gamme considérée, les teneurs estimées après empoisonnement des échantillons au chlorure mercurique apparaissent donc environ deux fois plus élevées que celles estimées après conservation au chloroforme.

Ce résultat, peu généralisable du fait du faible effectif considéré, apparaît surprenant : le chloroforme, après destruction des cellules diverses qui ont pu transiter à travers le filtre, ne bloque pas l'activité enzymatique éventuelle qui peut se développer dans l'échantillon, activité qui peut se traduire par un relargage d'orthophosphates sous l'action notamment des phosphatases dissoutes (Berman 1970). A l'inverse, le chlorure mercurique, en bloquant toute activité métabolique (y compris enzymatique), est censé bloquer tout

relargage de P-PO₄ dans l'échantillon, et donc, conduire à des estimations inférieures ou égales aux estimations produites après conservation au chloroforme.

Les résultats inverses que nous avons obtenus sont à attribuer :

- à la diversité des formes du phosphore dissous dans l'eau d'une part, ces diverses fractions pouvant faire preuve de sensibilités très différentes à l'action des conservateurs.

- et, d'autre part, à la sensibilité extrême de cette analyse aux interférences et pollutions diverses, notamment lors de l'ajout du chlorure mercurique.

La principale conclusion de cet essai très simple réside dans l'observation que les valeurs absolues des teneurs en SRP que nous avons estimées n'auront qu'un intérêt très limité. Tout au plus pourrons nous considérer les variations relatives de la concentration en phosphore réactif dissous mesurée systématiquement suivant un même protocole (notamment conservation avec du chlorog forme des échantillons filtrés sur Whatman GF/C).

I.3. DOSAGE MANUEL

Le maximum d'absorbance du complexe développé se situe à 885 nm. Le spectrophotomètre utilisé au CRODT ne permet pas l'utilisation d'une telle longueur d'onde, aussi les lectures ont-elles été effectuées à 827 nm (M. Ba, comm. pers.) ou 850 nm (limite de l'appareil), ce qui ne saurait cependant constituer au plus qu'un "pis-aller" (Pagès 1988).

L'établissement de spectres d'absorbance sur des échantillons de divers origines (diverses salinités) a montré que, quelle que soit la référence (eau douce ou eau de mer), les maxima d'absorbance se situent :

- vers 830 nm pour les échantillons d' eau douce,
- vers 850 nm " " " d' eau salée.

Nous avons testé en deux occasions la réplicabilité des mesures de phosphate effectuées manuellement suivant la méthode décrite par Lemoalle (1973). La réplicabilité prend en compte l'ensemble de la variabilité liée au protocole opératoire (volume de l'échantillon et des réactifs, ajout du conservateur, évolution chimique i.e. développement du complexe et sa réduction par l'acide ascorbique, mesure et lecture de l'absorbance).

A partir des 20 doublets considérés (9 en provenance du Lac de retenue et 11 récoltés dans l'estuaire), la concentration en SRP s'exprime selon :

P-SRP \pm 0,28 ($\mu\text{atg.l}^{-1}$) dans la gamme (0,0-2,0 $\mu\text{atg.l}^{-1}$).

Cette valeur est légèrement plus élevée que celle annoncée par Golterman et al. (1978), pour lesquels ce dosage est précis à 5-10%, et de l'ordre de grandeur de celle proposée par Strickland et Parsons (1972).

Notons que l'estimation de la reproductibilité à partir des échantillons conservés avec du chlorure mercurique conduit au résultat suivant : P-SRP(HgCl_2) \pm 0,59 ($\mu\text{atg.l}^{-1}$).

Il semble donc que l'ajout de chlorure mercurique se traduise par une surestimation de la teneur en P-SRP d'une part, et par une moindre reproductibilité des résultats obtenus d'autre part. Cette dernière observation tend à suggérer que ce conservateur est lui-même vecteur d'une faible concentration en SRP qui vient polluer les échantillons, diminuant ainsi la qualité des mesures effectuées. Ces résultats nous ont conforté dans le respect des recommandations de Golterman (1978) qui préconise l'utilisation du chloroforme pour la conservation des échantillons.

I.4. UTILISATION DU TECHNICON II

date des manip.	cuve	damp	came	chauffage 85°C	débit	Levor	L nm	seuil $\mu\text{atg.l}^{-1}$
11-01	15	2	302/1	oui	x2	non	700	0,4
07-02	15	2	302/1	oui	x2	non	700	0,4
04-04	50	2	201/2	oui	x2	oui	700	0,2
06-07	50	2	201/2	non	normal	oui	880	0,2
13-06	50	2	201/2	non	normal	oui	880	0,2

Tab. A₃₋₂: Evolution de la méthodologie mise en oeuvre sur l'autoanalyseur Technicon II.

débit normal : comme Oudot le préconise,

débit x2 : échantillon : 160,

réactif 1 : 0,42,

réactif 2 : 0,23,

repompage : 1,60.

700 nm : mesure avec phototube 199 B021 01,

880 nm : " " " 199 B021 04.

La méthodologie mise en oeuvre sur l'autoanalyseur a subi de nombreux changements (tab. A_{3.2}) du fait principalement de l'arrivée différée des divers constituants (cuve de 50, agent mouillant (Levor), filtres et phototubes) qui permettent la réalisation du manifold tel que Oudot (comm. pers.) nous l'a conseillée. L'eau de mer a été reconstituée suivant Strickland et Parsons (1972). Il n' a pas été appliqué de correction pour l'effet de sel, et le calcul des concentrations a été fait à partir de la résolution d'un polynôme calé sur la gamme étalon.

Suivant divers auteurs, la limite de détection de cette méthode est de l'ordre de 0,2-0,3 $\mu\text{atg.l}^{-1}$.

II. RECOMMANDATIONS BIBLIOGRAPHIQUES

II.1. STOCKAGE

L'analyse des échantillons étant le plus souvent différée dans le temps, il est nécessaire de stocker et de conserver les échantillons. L'analyse des diverses fractions du phosphore apparaît cependant extrêmement sensible aux contaminations, aussi, Bradford et Peters (1987) recommandent-ils que tous les récipients soient préalablement :

- lavés avec un détergent qui ne contient pas de phosphate,
- mis à tremper une nuit dans HCl (2N),
- puis rincés convenablement (5 fois) à l'eau déionisée et distillée qui est utilisée aussi pour la préparation des réactifs.

II.2. CONSERVATION

Peters (1988, comm. pers.) conseille la congélation des échantillons en référence à Bradford et Peters (1987) qui ont observé que ce traitement n'a pas d'effet sur la quantité de phosphore présente. Ces mêmes auteurs précisent toutefois que l'on ne connaît pas précisément les effets de la congélation sur la fraction bio-disponible du P.

L'ajout de chloroforme se traduit, selon Berman (1970), par une libération d'orthophosphate à partir des fractions particulaires consécutivement à la lyse des cellules,

puis à une attaque enzymatique. Observation confirmée, notamment par Bradford et Peters (1987) qui notaient une augmentation du SRP dans 90% des cas étudiés.

De manière générale, l'ajout du conservateur se fait en tenant compte des exigences méthodologiques ultérieurement mises en oeuvre pour l'extraction et le dosage fractionnés des diverses formes phosphorées : extraction avec NaOH, NH₄Cl, HCl, H₂SO₄, ... (voir Psenner et al. 1988).

II.3. METHODOLOGIE

Les réactifs sont très peu stables et doivent donc être renouvelés au maximum tous les 15 jours ; ils sont d'autre part extrêmement sensibles à la lumière et à la température et doivent donc être stockés dans des flacons ambrés et au réfrigérateur (Cremoux et al. 1985).

Il est à noter aussi que la turbidité peut affecter la lecture de l'absorbance des échantillons. Aussi, une correction est-elle préconisée (Nürnberg 1984) qui consiste à la mise en contact de l'échantillon et d'un réactif modifié dans lequel l'acide ascorbique est remplacé par de l'eau distillée.

III. DISCUSSION BIBLIOGRAPHIQUE

Le dosage du phosphore est relativement complexe du fait notamment que cet élément est extrêmement réactif vis à vis des particules solides sédimentées et/ou en suspension (Froelich 1988). Il apparaît (Peters 1977, 1978) que la quantité totale de phosphore présente dans un échantillon n'est pas intégralement et immédiatement disponible pour le phytoplancton. Selon Rigler (1964), environ 40% du phosphore soluble n'est pas utilisable, car intervenant très (ou trop) lentement dans le cycle de cet élément. Cette fraction soluble intervient elle-même pour 30 à 50% du P total (Peters 1981).

Les orthophosphates (PO₄) sont cependant reconnus pour être la fraction la plus directement disponible pour le phytoplancton (Lean 1973a,b). Aussi, comme la plupart des fractions phosphorées sont interdépendantes, on peut admettre que toute forme de P qui interagit activement avec les orthophosphates sera potentiellement disponible pour le phytoplancton (Peters 1981).

C'est précisément l'existence d'équilibres chimiques entre les diverses fractions phosphorées (Peters 1978, 1979) et d'équilibre dynamique entre ces fractions et le plancton (Lean 1973a,b) qui rend délicate l'évaluation de la disponibilité en phosphore en tant que ressource nutritive. De fait, la fraction du phosphore total qui est disponible est très variable dans l'espace et dans le temps, et dépend de multiples facteurs :

- physico-chimiques : pH, température, salinité, oxygène, potentiel redox, MES, concentration en P total, poids moléculaire des diverses formes phosphorées en présence, turbulence des masses d'eau,...

- et biologiques (quantité et activité des phosphatases présentes, ratio bactéries/plancton, taille et état physiologique du plancton,...).

A titre d'exemple, j'ai repris sur la figure A₃.1 l'ensemble des fractions phosphorées que Bradford et Peters (1987) ont testé dans l'objectif d'évaluer leur bio-disponibilité. Il est à noter cependant que le fractionnement (chimique ou physique) des diverses formes phosphorées intervient en réponse à la nécessaire caractérisation des composés phosphorés suivant leurs propriétés stoechiométriques et structurales, et au besoin de distinguer ces diverses fractions en fonction de leur comportement et de leur signification écologique. Aussi, selon Psenner et al. (1988), la définition (méthodologique) des diverses fractions apparaît-elle plus opérationnelle et heuristique que rendant compte d'une réelle et immuable diversité biochimique.

Je discuterai çï-dessous, sans rentrer dans les détails, deux points essentiels relatifs aux échanges entre ces diverses fractions :

- phosphore et sédiment,
- régénération du phosphore (action enzymatique notamment).

Pour conclure, j'aborderai succinctement les hypothèses prometteuses que l'analyse des fractions de taille du phosphore particulaire permet d'émettre ; hypothèses qui ont le double avantage de redonner un sens à l'analyse de cet élément et, surtout, d'en faire un descripteur global et synthétique des flux métaboliques qui contrôlent (animent) l'écosystème étudié.

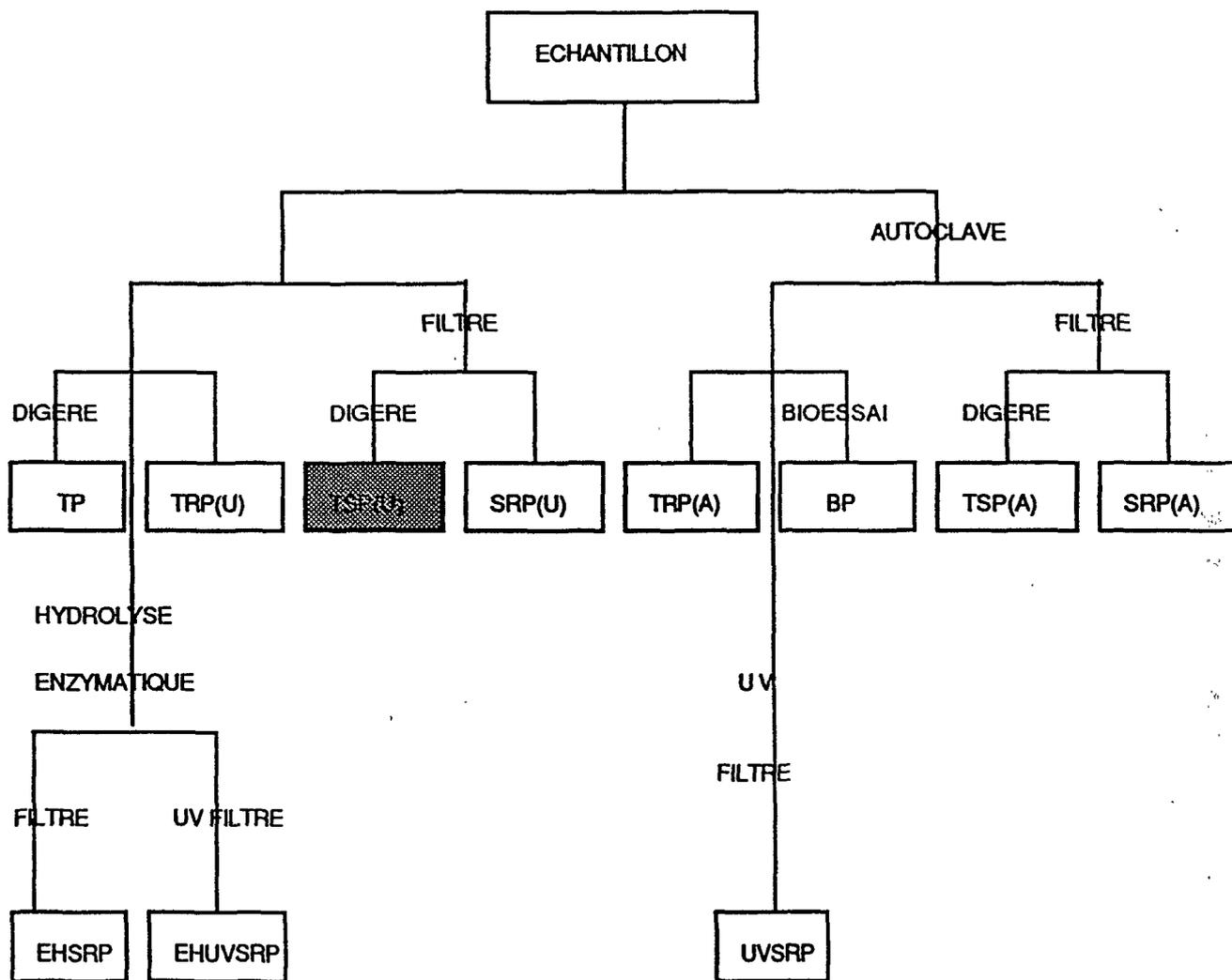


Fig. A3.1: Illustration des diverses fractions phosphorées dosables dans un échantillon (d'après Bradford et Peters 1987), avec :

- digéré : action du persulfate
- (A) : autoclavé (U) : non autoclavé
- T : total S : soluble (R) : réactif au molybdate
- UV : soumis au rayonnement UV
- EH : soumis à hydrolyse enzymatique (phosphatase)
- B : Bioessai P : Phosphore

III.1. PHOSPHORE ET PARTICULES

Les sédiments constituent l'un des compartiments majeurs du cycle du phosphore du fait d'une importante accumulation (Bostrom et al. 1982) ; leur teneur en P est de fait généralement très supérieure à celle de la colonne d'eau sus-jacente (voir par ex. Jansson et al. 1988). Le phosphore indisponible qui est piégé dans les sédiments peut cependant devenir disponible par le biais de processus couplés physico-chimiques de relargage des sédiments (diffusion, bioturbation), et/ou de remise en suspension des sédiments et de relargage à partir des MES. Le phosphore est en effet un élément extrêmement réactif vis à vis des particules, et, en solution, il réagit très rapidement avec une grande diversité de matériaux, étant successivement piégé ou relargué suivant une série complexe de réaction de "sorption" (Froelich 1988). Le temps de résidence des particules est d'importance cruciale dans le contrôle des divers processus de transformations susceptibles de se développer (Bloesch et al. 1988). En milieux lagunaires, en particulier, du fait d'une activité biologique benthique intense et des turbulences importantes liées aux faibles profondeurs, le cycle du phosphore est caractérisé par de fortes fluctuations d'une part, des phases d'intense production et donc d'exportation d'autre part (Lemasson et al. 1982).

III.1.1. Phosphore et sédiments

Les sédiments peuvent échanger des orthophosphates avec les eaux sus-jacentes (Twinch et Peters 1984). Le mécanisme le plus documenté d'échange de PO_4 à l'interface eau-sédiment fait intervenir la formation de complexes Fe-PO_4 en conditions aérobies, puis sa dissolution lors des phases d'anoxie du sédiment (Voir Nürnberg 1984, 1985). Sur cette base, les sédiments aérobies ont longtemps été considérés comme des puits de phosphore.

De nombreuses auteurs ont toutefois illustré l'existence de relargages de phosphore à partir des sédiments aérobies, tant dans des eaux oligotrophes que dans des eaux eutrophes. Les échanges d'orthophosphates entre les sédiments et les eaux superficielles dépendent de multiples facteurs liés principalement aux processus d'adsorption-désorption du phosphore sur les particules, à l'activité biologique benthique et aux mouvements des masses d'eau (Bostrom et al. 1982).

Selon Bonzongo et al. (1991), le transfert du phosphore à partir des sédiments se fait d'abord des particules vers l'eau interstitielle, puis plusieurs mécanismes sont mis en jeu pour son transport ascensionnel dont le flux global constitue le relargage (diffusion moléculaire, bioturbation, dégagement gazeux, turbulences de la masse d'eau, ...). La solubilisation du P des sédiments dépend en outre de phénomènes biotiques directs (mis en jeu lors de la minéralisation du phosphore organique par les microorganismes) et indirects car favorisant la mise en place de conditions critiques (pH, potentiel redox,...).

Le développement d'algues ayant les sédiments comme seule source de phosphore en excluant toute possibilité de relargage due à l'anaérobiose, est cependant directement tributaire du contact algues-sédiments (Bonzongo et al. 1991). Les particules les plus fines peuvent être utilisées par le phytoplancton directement dans l'eau comme source de P, certaines formes adsorbées restant assimilables par les algues (Golterman 1969, 1977). Deux mécanismes peuvent être mis en jeu :

- soit une intervention enzymatique active (voir § III.2). L'action de la phosphatase alcaline paraît toutefois insuffisante pour soutenir une croissance durable des algues en culture,
- soit la libération par les algues de substances biochimiques à propriétés de chélateurs (équivalent à l'EDTA) aptes à solubiliser le P particulaire des sédiments.

La résultante globale (Twinch et Peters 1984) semble être que les sédiments (lacustres) aérobies sont approximativement en équilibre dynamique avec le PO_4 dissous, avec alternativement des processus de piégeage en cas d'enrichissement en phosphore de la masse d'eau (Bostrom et al. 1982), et de relargage en cas de consommation par les algues (Golterman 1973). Le taux d'échange de ces constituants solubles dépend principalement de la diffusion dans des conditions non turbulentes. Toutefois, ce flux augmente significativement avec la turbulence des eaux sus-jacentes (Bostrom et al. 1982).

III.1.2. Phosphore et MES

La remise en suspension des sédiments peut s'accompagner d'une augmentation éphémère de la concentration en phosphore total, mais cette augmentation paraît n'avoir le plus souvent que peu d'effet sur la concentration en P soluble du fait que la remise en suspension est le plus souvent transitoire et que les mécanismes de désorption du phosphore particulaire sont très dépendants du temps (Peters et Cattaneo 1984).

Il peut toutefois exister un équilibre dynamique entre la fraction en P dissoute et une fraction adsorbée (voir par ex. Lemoalle 1979), cette dernière agissant comme "tampon" (De Jonge and Villerius 1989). Un tel effet tampon a été argumenté en estuaire où les deux processus d'adsorption et de désorption jouent un rôle. De Jonge et Villerius (1989) ont ainsi évalué la capacité des MES à relarguer des phosphates sous différentes conditions de pH et de salinité qui surviennent naturellement dans l'estuaire qu'ils ont étudiés.

Il en ressort que la quantité de phosphate relargable dépend principalement de la concentration en MES elle-même, et que la relation entre le phosphate relargable et les MES apparaît peu affectée par la salinité. Ces auteurs mettent en exergue l'influence dominante que peuvent avoir les carbonates (d'origine marine ou estuarienne) qui forment un substrat idéal pour l'adsorption du P. Ils illustrent ainsi une situation où, en mer et à l'aval de l'estuaire, il y a adsorption du phosphore sur la calcite, puis, lors du transport vers l'amont, le pH diminuant stimule une désorption du P et, conséquemment, une augmentation de la concentration en orthophosphates.

Ainsi, si ce mécanisme est effectivement valide (hypothèse à vérifier), les processus de transport et d'adsorption et de désorption des phosphates vont favoriser l'accumulation de phosphates d'origine marine et la rétention des phosphates fluviaux dans l'estuaire.

Un tel effet tampon (équilibre dynamique) avait déjà été évoqué par Peters (1978) qui constatait une "considérable homéostasie" entre les diverses fractions de phosphore en présence. Peters avait en effet observé que la sédimentation de la fraction particulaire résulte en une redistribution du P de sorte que les changements d'abondance relative des diverses fractions sont relativement minimes par rapport aux fluctuations de la quantité globale de phosphore en présence.

Cet auteur notait toutefois qu'il existe en milieu lacustre (lac Memphremagog) une tendance significative à la réduction de la concentration en orthophosphates et à l'augmentation de la fraction de phosphore dissous non-disponible (SUP) au fur et à mesure de l'augmentation de l'oligotrophie ; la production de cette fraction SUP n'influe cependant que faiblement sur la relation liant la chlorophylle au P.

Il existe désormais une littérature abondante qui démontre que l'existence de cet équilibre dynamique ("Phosphate buffer mechanism") est une composante essentielle de la dynamique du phosphore : "the Phosphate buffer mechanism has come to mean the influence of sediments (suspended or benthic) in controlling SRP" (Froelich 1988). Ce mécanisme suggère en effet que les échanges entre fractions particulaires et solubles sont

suffisamment intenses pour que les concentrations en phosphate dissous soient maintenues à des taux quasiment constants, constituant ainsi un réservoir important de phosphore potentiellement utilisable en large excès par rapport à la seule fraction dissoute.

Sur cette base, De Pinto et al. (1986b) ont estimé que l'évaluation pertinente des diverses fractions disponibles ou potentiellement disponibles du phosphore passe nécessairement par l'appréciation des quantités piégées dans les sédiments, qu'ils soient en suspension ou benthiques. Ces auteurs ont conclu, après avoir comparé les résultats de diverses méthodes d'analyse des **sédiments** en suspension, que la mesure la plus appropriée d'estimation du phosphore biologiquement disponible pour le phytoplancton consiste en l'évaluation de la fraction phosphorée extractible par la soude ("R-NaOH-P fraction"). Leurs résultats donnent de bonnes raisons de penser que "R-NaOH-P" est un bon estimateur du phosphore piégé mais potentiellement disponible pour le plancton.

III.2. VOIES DE REGENERATION DU PHOSPHORE

Le cycle du phosphore "épilimnétique" est caractérisé par le transfert du phosphore entre les diverses formes biologiquement actives : assimilation d'orthophosphates ($P-PO_4$) par les bactéries et le plancton, relargage planctonique de composés riches en phosphore dans l'eau, broutage et excrétion par le zooplancton ou les poissons, etc...

Le plus souvent, les concentrations ambiantes en orthophosphates sont insuffisantes ($<0,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$) pour que soit satisfaite la demande planctonique, ce qui a conduit notamment à des travaux soutenus pour appréhender les mécanismes de relargage d'ortho-P à partir de complexes colloïdaux ou d'esters de phosphates.

Les divers mécanismes les plus importants de recyclage de l'orthophosphate font intervenir :

- le broutage du phyto-bacterioplancton et du seston par le zooplancton ou les poissons, puis l'**excrétion** de formes phosphatées plus ou moins directement (instantanément) disponibles,

- le déplacement ou le relargage d'ortho-P à partir d'une fraction colloïdale phosphatée de fort poids moléculaire qui se produit lors de la **polycondensation** d'esters phosphatés (Lean 1973a,b),

- le relargage abiotique de P-PO₄ à partir de complexes humiques de haut poids moléculaire consécutivement à une irradiation UV qui entraîne simultanément une réduction des ions ferriques associés à ces composés (Koenings et Hooper 1976, Francko et Heath 1979, 1982). On admet toutefois que les quantités ainsi mises en jeu sont insuffisantes pour soutenir un développement significatif et durable du phytoplancton (Francko 1986).

- l'hydrolyse d'esters (phosphomonoesters) ou de colloïdes phosphatés (phosphore organique dissous : DOP) par activité de **phosphatases** alcalines cellulaires (Berman 1970). Le relargage dépend alors de l'intensité de l'activité enzymatique et des paramètres (physico-chimiques notamment) qui contrôlent cette activité. Le phosphore organique dissous ne peut cependant être une source de P-PO₄ pour le phytoplancton que si le relargage se fait à un rythme comparable au rythme d'assimilation de l'ortho-P par les algues. Selon Heath (1986), il apparaît que le DOP ne relargue des phosphates qu'à un taux insuffisant pour satisfaire ne serait-ce que 1% de la demande du phytoplancton au moment de son pic d'abondance annuel.

Il est clair cependant que tant l'assimilation planctonique de l'orthophosphate que la régénération par l'une ou l'autre des voies présentées ci-dessus est sous le contrôle strict de la physico-chimie des masses d'eau. Stewart et Wetzel (1982) ont montré par exemple que les substances humiques dissoutes affectent aussi l'activité de la phosphatase alcaline. Il semble donc que ces substances humiques et le Fer (via les complexes fer/substances humiques) sont les principaux régulateurs des processus biotiques (via la phosphatase alcaline) et abiotique (via UV) de régénération du phosphore.

Il a d'autre part été montré (Hino 1988) que le DOP de la colonne d'eau est aisément hydrolysable, notamment par rapport au DOP piégé dans les sédiments qui semble plus résistant à l'action des phosphatases, et requière donc une intervention drastique, chimique ou bactérienne, avant sa remise à disposition pour le plancton.

III.2.1. Action enzymatique : activité de la phosphatase alcaline

Hutchinson (1957) avait noté qu'aux blooms de phytoplancton sont fréquemment associées des concentrations relativement importantes de composés phosphorés organiques dissous. Pour Hutchinson, cette observation impliquait deux hypothèses contradictoires :

- soit le DOP constitue une source importante de nutriments phosphorés pour le phytoplancton,
- soit au contraire, ces composés se rencontrent en abondance parce que le phytoplancton n'est pas capable de les consommer.

Selon Currie et al. (1986), une partie au moins du DOP semble disponible pour le phytoplancton et susceptible de supporter sa croissance. Il existe de fait une variété d'enzymes susceptibles d'hydrolyser les composés phosphorés organiques, sans que toutefois il y ait de véritables évidences qui indiquent comment, et dans quelle mesure, le DOP est utilisé efficacement par les peuplements phytoplanctoniques naturels.

Le moyen le plus souvent cité est l'activité de phosphatases alcalines qui sont capables d'hydrolyser une grande diversité de phosphomonoesters ; leur activité semblant principalement tributaire de la sévérité du déficit en phosphore.

La localisation et l'activité de ces enzymes est relativement controversée. Elles peuvent se trouver inféodées au phytoplancton (Berman 1970), aux bactéries ou à des assemblages mixtes de bacterio-phytoplancton (Currie et Kalff 1984a), ou encore libres en solution (Stewart et Wetzel 1982).

III.2.1.a. Phosphatase libre en solution

Currie et al. (1986) ont constaté qu'une fraction importante des phosphatases se trouve libre en solution dans les systèmes lacustres. Il s'agit d'un mélange de phosphatase digestive zooplanctonique et d'enzyme phytoplanctonique ou bactérienne relarguée passivement dans le milieu ou lors du broutage des cellules par le zooplancton.

L'action de cette phosphatase libre en solution se traduit directement par la libération d'orthophosphate dissous, immédiatement disponible pour le plancton. Il apparaît toutefois selon ces auteurs que l'ortho-P ainsi libéré dans le milieu n'est que peu disponible pour le phytoplancton du fait que les bactéries sont de meilleurs compétiteurs pour cette ressource. Des mesures sur des échantillons fractionnés en taille ($>$ ou $<$ $3 \mu\text{m}$) ont en effet montré que la consommation du PO_4 est largement fonction de l'activité bactérienne, la part consommée par le phytoplancton étant essentiellement associée au picoplancton. De la même façon, Francko (1986) avait montré que la consommation du P- PO_4 par les petites particules ($<$ $3 \mu\text{m}$) correspond à une fraction importante de l'assimilation du P total.

III.2.2. Phosphatase particulaire

Bien que la plus grande fraction de la phosphatase se trouve libre en solution, il apparaît que les algues sont responsables de la plus grande part de l'activité enzymatique particulaire dans les lacs.

Le moyen le plus souvent cité mis en oeuvre par les algues pour capter le DOP est l'utilisation active de la phosphatase alcaline cellulaire : enzyme localisée sur la paroi des cellules (Currie et Kalff 1984a). L'activité de cette enzyme, très répandue en eau douce (Currie et al. 1986) semble liée directement à une limitation en phosphore (Currie et Kalff 1984a) et à une déplétion de la concentration cellulaire en P.

La libération d'orthophosphates consécutivement à une intervention de la phosphatase alcaline cellulaire semble suffisante pour que le phytoplancton conserve un taux métabolique actif (Heath 1986). Cet auteur suggère toutefois que les composés DOP peuvent jouer un rôle important pour le phytoplancton mais pas selon une voie nutritive. Ces composés pourraient en effet jouer un rôle important comme vecteur d'information ("informational messengers") en contrôlant le métabolisme du plancton.

Selon Currie et al. (1986), les résultats obtenus ne permettent pas de rejeter l'hypothèse suivant laquelle l'intervention de la phosphatase alcaline particulaire agit effectivement comme source d'orthophosphate. Les évidences convaincantes restent cependant rares. En effet, même si l'origine phytoplanctonique de cette enzyme ne fait aucun doute, l'utilisation des composés phosphorés hydrolysés ne semble pas se faire préférentiellement par le phytoplancton. La compétition entre les algues et les bactéries semble en particulier dépendre du statut trophique des masses d'eau d'une part, et de l'intensité du déficit en phosphore d'autre part (Currie et Kalff 1984b).

Les algues ne semblent être de bons compétiteurs que lorsque la concentration en P est élevée, et le partage de la ressource est très dépendant de la sévérité de la déficience en phosphore.

Il apparaît clairement que le plus souvent, le P-PO₄ ainsi capté par les algues est insuffisant pour assurer le maintien d'une croissance durable. Suivant Currie et al. (1986), l'utilisation des composés phosphorés préférentiellement par les bactéries pose deux problèmes relatifs :

- d'une part à l'origine du P que les algues utilisent : Où les algues prennent-elles le P dont elles ont besoin?

- d'autre part à l'interprétation que l'on peut donner à l'incorporation privilégiée par les bactéries du phosphore hydrolysé : puits, ou source de phosphore pour le phytoplancton...

III.2.3. Régénération trophique du phosphore

Le recyclage du phosphore se fait suivant un continuum de processus qui fait intervenir des mécanismes abiotiques de complexation et de relargage de l'orthophosphate, et un grand nombre de mécanismes biotiques, chacun de ces mécanismes étant extrêmement plastique dans les environnements naturels.

III.2.3.a. Régénération par le zooplancton

La régénération du phosphore par le zooplancton est fonction du taux de prédation qui est lui-même fonction d'un grand nombre de caractéristiques (notamment physiques : température, stabilité des masses d'eau,...) de l'hydroclimat. La régénération du phosphore par cette voie semble aboutir à deux types de composés suivant le statut physiologique des prédateurs (Bowers 1986) :

- prédateurs à jeun : excrétion principalement de SRP, directement utilisable par le plancton,

- prédateurs à satiété : augmentation de la fraction particulaire (TSP), du fait d'une dégradation incomplète lors du transit digestif, et/ou de l'influence des fèces et pseudo-fèces. L'intervention de médiateurs chimiques ou biologiques est alors nécessaire pour rendre cette fraction excrétée accessible au plancton.

III.2.3.b. Régénération microbienne

Une des voies possibles de recyclage consiste en la reminéralisation du phosphore lié au phytoplancton après sa mort et sa décomposition par action bactérienne. Le taux de régénération semble toutefois dépendre de la teneur en phosphore des cellules lysées et de la composition et de l'activité de la communauté bactérienne des décomposeurs. Selon De

Pinto et al. (1986a), le phosphore cellulaire qui ne fait pas partie de la structure cellulaire de base des algues semble assez rapidement libéré sous une forme assimilable par le plancton, après la mort et la lyse des cellules par les bactéries.

De manière générale, il semble toutefois que les bactéries, dont la concentration cellulaire en phosphore est nettement plus élevée que la concentration ambiante (Thingstad 1987), puissent stocker du phosphore en quantité qui excède leur besoin nutritionnel. Selon Güde (1985), leur consommation excède largement leur excrétion du fait de ce stockage. Ainsi, l'ortho-P paraît plutôt immobilisé par les bactéries, et la reminéralisation ne semble se faire qu'après l'intervention de bactériophages qui excréteront du phosphore dissous de nouveau disponible pour le phytoplancton (Bloem et al. 1989). Findlay et al. (1991) ont toutefois illustré une situation inverse dans l'estuaire de l'Hudson, où seules les très fortes concentrations de bactéries pélagiques peuvent justifier la productivité de ce milieu à partir de la reminéralisation des produits organiques dérivés des tributaires.

III.2.3.c. Régénération par l'ichtyofaune

Selon Braband et al. (1990), le phosphore excrété par les poissons est essentiellement constitué de SRP (85-95% sur les poissons étudiés). La nature des produits excrétés dépend toutefois beaucoup de l'alimentation des poissons :

- sédiments littoraux : essentiellement du SRP,
- animaux ou végétaux : l'intervention d'une attaque microbienne sera indispensable pour dégrader les fèces excrétés préalablement à leur mise à disposition pour le plancton.

L'augmentation de l'apport en phosphore consécutivement à une augmentation de la biomasse de l'ichtyofaune peut se traduire en particulier par une évolution de la dominance de certaines classes d'algues (notamment les cyanophycées), ce que Reinertsen et al. (1986) ont attribué au fait que le relargage de l'orthophosphate par les poissons se fait de manière beaucoup moins homogène ("more patchy release") que par le zooplancton.

CONCLUSIONS

Le SRP n'est pas le plus mauvais des estimateurs de la ressource en phosphore, mais peu s'en faut, du fait de l'existence de multiples fractions phosphorées, non réactives

au molybdate ou particulaires, immédiatement ou potentiellement disponibles pour le phytoplancton.

La relation liant le phosphore total à la concentration en pigment en suspension apparaît relativement constante en eau douce. De ce fait, l'estimation de la teneur en phosphore total (sur échantillon non filtré) semble être la meilleure voie d'estimation de la concentration en P disponible dans la plupart des systèmes (Peters et Bergmann 1982, Peters -comm. pers.-, 1988).

Aussi, après comparaison des diverses méthodologies possibles pour le dosage du phosphore bio-disponible, et en considérant notamment des critères de facilité de mise en oeuvre (voir fig. A₃.1), Bradford et Peters (1987) préconisent-ils l'estimation des fractions :

- TRP(U) (non filtré, non digéré, non autoclavé) lorsque les concentrations restent inférieures à 30 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Les auteurs estiment qu'en moyenne plus de 70% de la fraction réellement disponible est ainsi expliquée.

- TSP(U) (filtré, digéré, non autoclavé) pour les eaux "plus eutrophes" avec 95-98% de la fraction réellement disponible ainsi expliquée (méthodologie dans Nürnberg 1984).

L'estimation de la fraction TRP (phosphore réactif total) ne sous-estimera le phosphore bio-disponible actif que dans les systèmes contenant de considérables concentrations en apatite ou autres composés phosphorés hautement réfractaires à l'action du molybdate.

De la limitation...

Si l'on fait des dosages de sels nutritifs dans l'objectif de caractériser les éventuelles déficiences en une ressource particulière qui soient susceptibles de notablement influencer sur la dynamique du phytoplancton (sa croissance, son métabolisme...), il est nécessaire selon Hecky et Kilham (1988) de s'intéresser aussi à la composition en sels nutritifs au sein de la matière particulaire (i.e. les algues).

Il existe de fait une relation entre la quantité de phosphore effectivement consommé par les algues ("phosphorus supply") et la quantité de phosphore intracellulaire, telle que les fluctuations de disponibilité en P (en azote identiquement) vont s'accompagner de fluctuations du ratio C:N:P intracellulaire. Ainsi, selon Nalewajko et Lean (1980), l'impact de

la carence en phosphore se mesurera avec pertinence en considérant les deux changements physiologiques majeurs qui accompagnent spécifiquement la déplétion en phosphates :

- d'une part, le développement de l'activité de l'enzyme phosphatase alcaline cellulaire,
- d'autre part, les modifications dans la cinétique d'assimilation du phosphate lors de l'exposition des algues à un apport en phosphate (bioessais).

Par ailleurs, Hecky et Kilham (1988) considèrent que, plus qu'au delà d'une valeur absolue de la concentration en phosphore (difficile à atteindre compte tenu de la faiblesse des teneurs mises en jeu), la limitation par cet élément ne devient effective que lorsque le rapport molaire N:P devient inférieur à 10:1.

De manière générale, il y aura grand intérêt à essayer de mesurer des flux plutôt que des valeurs globales instantanées. Cela implique :

- de pouvoir mesurer les diverses fractions de l'élément considéré. Mesures problématiques, notamment pour toutes les fractions colloïdales, ne serait-ce que du fait des changements susceptibles de se produire lors du stockage et de la filtration des échantillons (voir Kramer 1986).

- et de pouvoir appréhender les flux (la dynamique des échanges entre fractions et avec le phyto/bactéries) à une échelle de temps qui soit compatible avec celle des processus réellement mis en oeuvre par les micro-organismes...

Phosphore particulaire et spectres de taille...

Les travaux récents de Mazumder et al. (1988, 1989, 1990) sont basés sur l'étude des spectres de taille du phosphore réactif particulaire (TRP). Du fait que cet élément est doté d'un turn-over rapide, on espère avoir une idée de sa répartition dans diverses fractions actives, et donc avoir une idée (ou émettre des hypothèses) sur les relations pouvant exister entre ces diverses fractions...

Mazumder et al. travaillent sur les proportions relatives du TRP fractionné en taille (0,2 à > 400 μm), suivant l'axiome que le fractionnement physique du phosphore particulaire rend compte de manière heuristique de la distribution des fractions de taille du

plancton. "In (freshwater) communities where P is expected to be the most limiting nutrient, its measurement may have heuristic value even when its relationship to biomass is variable." (Mazumder et al. 1988). En effet, leur réflexion s'articule autour de travaux antérieurs qui ont montré que :

- d'une part, il existe des relations empiriques qui permettent de lier la teneur en phosphore total à l'importance relative des diverses fractions de taille du phytoplancton,
- d'autre part, les manipulations des peuplements de poissons sont susceptibles de modifier la teneur en phosphore total.

Leurs travaux expérimentaux ont ainsi montré :

- que l'augmentation de la biomasse de l'ichtyofaune se traduit par une évolution de la taille médiane du plancton du microplancton vers le nanoplancton,
- et que le turn-over de l'ortho-phosphate augmente lorsque l'on fertilise (apport de nutriment) le milieu mais qu'il diminue beaucoup lorsque l'on rajoute des poissons. Ces évolutions dans le temps de régénération du P ont été reliés à des changements de la demande en phosphates, puisque la teneur en SRP reste toujours quasiment indétectable ($<0,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$).

Ces changements sont liés en particulier à l'évolution du spectre de taille du zooplancton qui se traduit par une évolution des taux de prédation et donc de régénération des nutriments :

- le zooplancton de grande taille est caractérisé par des taux métaboliques faibles et donc l'immobilisation (le stockage) d'une grande fraction du phosphore total.
- à l'inverse, le petit zooplancton, dont les taux métaboliques sont beaucoup plus élevés, sera un médiateur efficace du phosphore (pas ou peu d'immobilisation - stockage) et les taux de régénération seront alors beaucoup plus élevés.

Considérer le phosphore en ces termes (phosphore total fractionné en taille) ne revient plus à considérer cet élément uniquement comme une ressource, mais plutôt sous la forme d'une propriété émergente du système, qui permet d'en appréhender la structure trophique :

- le phosphore stocké dans le zooplancton de grosse taille va être transféré vers les échelons trophiques supérieurs (ou dans l'hypolimnion dans les lacs stratifiés) et va donc être perdu (à court terme) pour l'écosystème,
- à l'inverse, le phosphore utilisé par les petites classes de taille va avoir un turn-over élevé (via les processus microbiens et l'intervention des hétérotrophes notamment), et donc il y aura un flux permanent entre les divers compartiments ...

Cette approche s'intègre dans les hypothèses des "cascade trophiques " qui conduisent à une typologie du fonctionnement des systèmes lacustres, suivant la nature des paramètres qui en contrôlent les flux :

- "Top-down" effects : c'est à dire un contrôle qui vient "du dessus" de la pyramide trophique via la **prédation**, et qui se traduit principalement par une modification de la structure de la communauté planctonique.

- "Bottom up" effects : c'est à dire un contrôle de la structure trophique qui vient de l'amont de la pyramide trophique, i.e. limitation par la richesse en ressource nutritive. De tels effets seront plus à même de contrôler la biomasse que la structure de l'écosystème. Les changements de spectre de taille contribuent notamment aux changements de clarté de l'eau indépendamment des changements de la biomasse ou de la concentration en pigments, et sont donc corrélés au degré de limitation par les nutriments.

L'approche par les spectres de taille est alors particulièrement indiquée car elle permet d'examiner d'une part la quantité totale de phosphore qui existe en suspension, et d'autre part la quantité qui est séquestrée par les différentes fractions de taille du plancton. De plus, les changements de spectre de taille sont tout à fait représentatifs des taux métaboliques, démographiques, et des capacités physiologiques des algues (voir Harris 1986). Au spectre de taille du phytoplancton, notamment, se superpose un ensemble de caractéristiques synthétiques de l'environnement qui sont ainsi accessibles.

- Aminot A., et M. Chaussepied, (1983) - Manuel des analyse chimiques en milieu marin. CNEXO/IFREMER, 395 p.
- Berman T., (1970) - Alkaline phosphatases and phosphorus availability in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.*, **15**: 663-674.
- Bloem J., C. Albert, M.J.B. Bär-Gillissen, T. Berman, and T.E. Cappenberg, (1989) - Nutrient cycling through phytoplankton, bacteria and protozoa, in selectively filtered Lake Vechten water. *J. Plankton Res.*, **11**(1): 119-131.
- Bloesch J., J. Armengol, F. Giovanoli, and H.H. Stabel, (1988) - Phosphorus in suspended and settling particulate matter of lakes. In "Sediment phosphorus group: working group summaries and proposals for future research". *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **30**: 83-112.
- Bonzongo J.C., G. Martin, et G. Bertru, (1991) - Mécanismes de désorption du phosphore particulaire des sédiments. SIL 89. (à paraître).
- Bostrom B., M. Bansson, and C. Forsberg, (1982) - Phosphorus release from lake sediments. *Arch. Hydrobiol.*, **18**: 5-59.
- Bowers J.A., (1986) - Phosphorus regeneration by the predatory Copepod *Diacyclops thomasi*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**(2): 361-365.
- Brabrand A., B.A. Faafeng, and J.P.M. Nilssen, (1990) - Relative importance of phosphorus supply to phytoplankton production: fish excretion vs external loading. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 364-372.
- Bradford M.E., and R.H. Peters, (1987) - The relationship between chemically analyzed phosphorus fractions and bioavailable phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, **32**(5): 1124-1137.
- Cecchi P., (1990) - Note relative aux premières observations sur le phytoplancton d'un paysage lagunaire de l'estuaire du fleuve sénégal (lagune de Leybar). *Rapp. multigr. ORSTOM DAKAR*, 11 p.
- Chamberlain W, and J. Shapiro, (1973) - Phosphate measurements in natural waters - a critique. pp 355- 366. In E.J. Griffith, A. Beeton, J. Spencer, and D. Mitchell (Eds), *Environment phosphorus Handbook*. John Wiley & Sons, New-York.
- Chröst R.J., and H.J. Krambeck, (1986) - Fluorescence correction for measurements of enzyme activity in natural waters using methylumbelliferyl-substrates. *Arch. Hydrobiol.*, **106**(1): 79-90.

- Corbin D., et P. Cecchi, (1991) - Hydrobioclimat du fleuve Sénégal dans la zone d'influence du barrage de Diama: compilation des données recueillies d'avril 1988 à juin 1990. *Archive Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye n°185*, 49 p.
- Cremoux J.L., B. Costa, et S. Bonnet, (1985) - Dosage du phosphore minéral dissous et du phosphore particulaire sur l'autoanalyseur Technicon IIAA. Rapport interne, ORSTOM-Nouméa.
- Currie D.J., and J. Kalff, (1984a) - A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 298-310.
- Currie D.J., and J. Kalff, (1984b) - The relative importance of bacterioplankton and phytoplankton in phosphorus uptake in fresh water. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 311-321.
- Currie D.J., E. Bentzen, and J. Kalff, (1986) - Does algal-bacterial phosphorus partitioning vary among lakes? A comparison study of orthophosphate uptake and alkaline phosphatase activity in freshwater. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 311-318.
- De Jonge V.N., and L.A. Villerius, (1989) - Possible role of carbonate dissolution in estuarine phosphate dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, **34(2)**: 332-340.
- De Pinto J.V., T.C. Young, J.S. Bonner, and P.W. Rodgers, (1986a) - Microbial recycling of phytoplankton phosphorus. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43(2)**: 336-342.
- De Pinto J.V., T.C. Young, D.K. Salisbury, (1986b) - Impact of phosphorus availability on modelling phytoplankton dynamics. *Hydrobiol. Bull.*, **20(1/2)**: 225-243.
- Francko D.A., (1986) - Epilimnetic phosphorus cycling: influence of humic materials and iron on coexisting major mechanisms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43(2)**: 302-310.
- Francko D.A., and R.T. Heath, (1979) - Functionally distinct classes of complex phosphorus compounds in lake water. *Limnol. Oceanogr.*, **24**: 463-473.
- Francko D.A., and R.T. Heath, (1982) - UV-sensitive complex phosphorus associated with dissolved humic materials and iron in a bog lake. *Limnol. Oceanogr.*, **27**: 564-569.
- Froelich P.N., (1988) - Kinetic control of dissolved phosphate in natural rivers and estuaries: a primer on the phosphate buffer mechanism. *Limnol. Océanogr.*, **33(4/2)**: 649-668.

- Golterman H.L., (1973) - Vertical movement of phosphate in freshwater. pp. 509-538. *In* E.J. Griffith, A. Beeton, J. Spencer, and D. Mitchell (Eds), Environment phosphorus Handbook. John Wiley & Sons, New-York.
- Golterman H.L., P.S. Clymo, and M.A.M. Ohnstad, (1978) - Methods for physical and chemical analysis of fresh waters. IBP Handbook n° 8, second edition. Blackwell Scientific Publications, 215 p.
- Grasshoff K., M. Ehrardt, and K. Kremling, (1983) - Methods of seawater analysis (second, revised and extended edition). Verlag Chemie (Weinheim), 419 p.
- Güde H., (1985) - Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous culture systems. *Microb. Ecol.*, **11**: 193-204.
- Harris G.P., (1986) - Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation. Chapman and Hall, 384 p.
- Heath R.T., (1986) - Dissolved organic phosphorus compounds: do they satisfy planktonic phosphate demand in summer. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 343-350.
- Hecky R.E., and P. Kilham, (1988) - Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **33(4/2)**: 796-822.
- Hino S., (1988) - Fluctuation of algal alkaline phosphatase activity and the possible mechanism of hydrolysis of dissolved organic phosphorus in Lake Barato. *Hydrobiol.*, **157**: 77-84.
- Hutchinson R.J., (1957) : A treatise on limnology. Vol. 1. Geography, physics and chemistry. John Wiley & Sons. 1015 p.
- Jansson M., M. Enell, S. Fleischer, R. Gächter, P. Keldermann, S. Löfgren, G. Nürnberg, A. Provini and A. Sinke, (1988) - Phosphorus release from lake sediments. In "Sediment phosphorus group: working group summaries and proposals for future research". *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **30**: 83-112.
- Koenings J.P., and F. Hooper, (1976) - The influence of colloidal organic matter on iron-phosphorus cycling in an acid bog lake. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 684-696.
- Kramer C.J.M., (1986) - Approaches in chemical speciation studies in marine waters. pp 3-36. *In* P. Lasserre and J.M. Martin (Eds), Biogeochemical processes at the land-sea boundary. Elsevier Oceanography Series, n°43.

- Lean D.R.S., (1973a) - Movements of phosphorus between its biologically important forms in lake water. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**: 1525-1536.
- Lean D.R.S., (1973b) - Phosphorus dynamics in lake water. *Science*, **179**: 678-680.
- Lemasson L., J. Pagès, et J.L. Cremoux, (1982) - Echanges d'éléments nutritifs dissous entre l'eau et le sédiment dans une lagune tropicale saumâtre. *Océanogr. Trop.*, **17(1)**: 45-58.
- Lemoalle J., (1973) - L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **7(2)**: 95-116.
- Mazumder A., W.D. Taylor, D.J. McQueen, and D.R.S. Lean, (1988) - Effects of nutrients and grazers on periphyton phosphorus in lake enclosures. *Freshwat. Biol.*, **22**: 405-415.
- Mazumder A., D.J. McQueen, W.D. Taylor, and D.R.S. Lean, (1988) - Effects of fertilization and planktivorous fish (Yellow perch) predation on size distribution of particulate phosphorus and assimilated phosphate: large enclosure experiments. *Limnol. Oceanogr.*, **33(3)**: 421-430.
- Mazumder A., D.J. McQueen, W.D. Taylor, and D.R.S. Lean, (1989) - Effects of fertilization and planktivorous fish on epilimnetic phosphorus and phosphorus sedimentation in large enclosures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**: 1735-1742.
- Mazumder A., D.J. McQueen, W.D. Taylor, D.R.S. Lean, and N.R. Lafontaine, (1990) - A comparison of lakes and lakes enclosures with contrasting abundances of planktivorous fish. *J. Plankton Res.*, **12(1)**: 109-124.
- Menzel D.W., and N. Corwin, (1965) - The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.*, **10**: 280-282.
- Murphy T.P., K.J. Hall, and I. Yesaki, (1983) - Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, **10**:280-282. ????
- Nalewajko C., and D.R.S. Lean, (1980) - Phosphorus. pp 235-258. In I. Morris (Ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*. Univ. of California Press, Berkeley, 625 p.
- Nürnberg G.K., (1984) - The prediction of internal phosphorus load in lakes with anoxic hypolimnia. *Limnol. Oceanogr.*, **29**: 111-124.

- Nürnberg G.K., (1985) - Availability of phosphorus upwelling from iron-rich anoxic hypolimnia. *Arch. Hydrobiol.*, **104(4)**: 459-476.
- Nürnberg G.K., and R.H. Peters, (1984a) - The importance of internal phosphorus load to the eutrophication of lakes with anoxic hypolimnia. *Int. Verh. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, **22**: 190-194.
- Nürnberg G.K., and R.H. Peters, (1984b) - *Can. J. Fish. Res. Board Can.*, **41**: 757-765.T
- Pagès J., (1988) - Techniques d'étude de l'hydrobioclimat de la Casamance et compilation des données de février 1984 à juillet 1987. *Archive CRODT*, **169**, 30 p.
- Peters R.H., (1977) - Availability of atmospheric orthophosphate. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34(7)**: 918-924.
- Peters R.H., (1978) - Concentrations and kinetics of phosphorus fractions in water from streams entering Lake Memphremagog. *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**: 315-328.
- Peters R.H., (1979) - Concentrations and kinetics of phosphorus fractions along the trophic gradient of Lake Memphremagog. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36(8)**: 970-979.
- Peters R.H., (1981) - Phosphorus availability in Lake Memphremagog and its tributaries. *Limnol. Oceanogr.*, **26(6)**: 1150-1161.
- Peters R.H., and M. Bergmann, (1982) - A comparison of different phosphorus fractions as predictors of particulate pigment levels in Lake Memphremagog and its tributaries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39(5)**: 785-790.
- Peters R.H., and A. Cattaneo, (1984) - The effects of turbulence on phosphorus supply in a shallow bay of Lake Memphremagog. *Verh. Inter. Verein. Limnol.*, **22**: 185-189.
- Psenner R., B. Boström, M. Dinka, K. Pettersson, R. Pucsko, and M. Sager, (1988) - Fractionation of phosphorus in suspended matter and sediment. In "Sediment phosphorus group: working group summaries and proposals for future research". *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **30**: 83-112.
- Reinertsen H., A. Jensen, A. Langeland, and Y. Olsen, (1986) - Algal competition for phosphorus: the influence of zooplankton and fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 1135-1141.
- Rigler F.H., (1964) - The phosphorus fractions and turnover time of inorganic phosphorus in different types of lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **9**: 511-518.

- Stewart A.J., and R.G. Wetzel, (1982) - Influences of dissolved humic materials on carbon assimilation and alkaline phosphatase in natural algal-bacterial assemblages. *Freshwat. Biol.*, **12**: 369-380.
- Stockner J.G., M.E. Klut, and W.P. Cochlan, (1990) - Leaky filters: a warning to aquatic ecologists. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 16-23.
- Strickland J.D.H., and T.R. Parsons, (1972) - A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **167**. 310 p.
- Thingstad T.F., (1987) - Utilization of N, P and organic C by heterotrophic bacteria. 1. Outline of a chemostat theory with a consistent concept of "maintenance" metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **35**: 99-109.
- Treguer P., and P. Le Corre, (1974) - Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur Technicon II). Univ. de Bretagne Occidentale, 60 p.
- Twinch A.J., and R.H. Peters, (1984) - Phosphate exchange between littoral sediments and overlying water in an oligotrophic north-temperate lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**: 1609-1617.

ANNEXE 4

Note relative aux premières observations sur le phytoplancton d'un paysage lagunaire de l'estuaire du fleuve Sénégal.

Ces résultats ont été publiés sous forme d'un rapport multigraphié de l'ORSTOM-Dakar (Cecchi 1990).

Résumé

Les observations effectuées lors d'un suivi d'une journée sur le phytoplancton d'une lagune tributaire du fleuve Sénégal en aval de Saint-Louis sont ici présentées. Il en ressort que la lagune exporte vers le fleuve des phosphates et un peuplement de phytoplancton relativement productif et qui développe des capacités physiologiques en liaison avec les conditions de milieu particulières de la lagune. Les turbulences de haute fréquence associées aux vagues et au vent semblent en effet stimuler une adaptation des capacités photosynthétiques des algues au régime lumineux fluctuant qui prévaut dans la lagune.

Note relative aux premières observations sur le phytoplancton d'un paysage lagunaire de l'estuaire du fleuve Sénégal.

La lagune de Dielenbab (Leybar) est située en rive gauche du fleuve Sénégal à quelques kilomètres en aval de Saint-Louis. Elle fait partie d'un complexe lagunaire disposé longitudinalement et parallèlement au fleuve et constitué principalement d'une série de dépressions en première ligne communiquant entre elles par des passes bordées de palétuviers et par des chenaux navigables à marée haute (fig. A₄.1). Lors de la crue ou d'intrusions marines importantes, un deuxième voire un troisième cordon de lagunes situées en retrait peuvent être mises en eau. Ces différentes dépressions furent formées au cours des remaniements du delta postérieurs à la dernière transgression marine. L'alignement des cordons littoraux successifs a isolé de petites cuvettes allongées, comblées pour la plupart désormais mais dont les lagunes actuelles constituent un témoignage (Michel, 1973).

La lagune de Dielenbab, située en première ligne et donc toujours en eau, est l'un des principaux éléments de ce complexe lagunaire. La pêche y est développée, bien que tributaire de cycles saisonniers liés à l'hydrologie du fleuve.

L'intensité probable des échanges eau-sédiments liée aux faibles profondeurs et à un régime de turbulences fluctuant, tend à suggérer que ces lagunes seront le siège de remaniements des nutriments importants et de cycles de productivité différents de ceux rencontrés dans l'estuaire.

I. PROBLEMATIQUE

Un suivi en un point fixe proche de l'exutoire de la lagune a été entrepris sur une journée soit environ un demi cycle de marée. Il s'agissait pour nous de se faire une idée, en terme de bilan instantané à l'échelle de la journée, des échanges estuaire-lagune tant au niveau des caractéristiques physico-chimiques que biologiques (biomasses et peuplements phytoplanctoniques). Nous avons pour cela échantillonné au rythme d'une collecte par heure prélevée une trentaine de centimètres sous la surface de manière à intégrer en une mesure supposée significative les caractéristiques des masses d'eau en mouvement.

II. RESULTATS

Seules les variations notoires des différents paramètres mesurés sont représentées (fig. A₄.2).

II.1. Hydrodynamisme

Les mouvements des masses d'eau sont le fait essentiellement du vent et des courants de marée. Le vent de secteur nord-nord-ouest forçant progressivement au cours de la journée a été remplacé vers 14h par une brise marine d'ouest, douce et régulière. Nous ne disposons pas d'enregistrement marégraphique pour ce jour là. Il est apparu cependant clairement que la lagune s'est chargée en eaux estuariennes jusque vers 11h (courant rentrant) et au contraire vidangée dès 15h30 (courant sortant). Entre temps, notre appréciation qualitative ne nous a pas permis de déceler de sens de circulation dominant. Pour la suite, nous parlerons de flot, d'étale et de jusant en terme de circulation résiduelle observée.

II.2 Hydroclimat

La succession des masses d'eau s'accompagne de modifications parfois importantes des divers paramètres mesurés.

a. T:S.

La salinité diminue avec le flot, puis reste relativement stable avant de réaugmenter légèrement dès que la vidange devient forte. Les valeurs observées (de l'ordre de 36 à 37 ‰) tendent à suggérer que l'estuaire était ce jour là intégralement investi par les eaux océaniques puisque simultanément on enregistrait à Diama une salinité de 36.4‰.

La température augmente régulièrement au cours de la journée, indépendamment du cycle de marée, avec une légère anomalie en fin de journée lors de la vidange d'eaux lagunaires plus chaudes et salées.

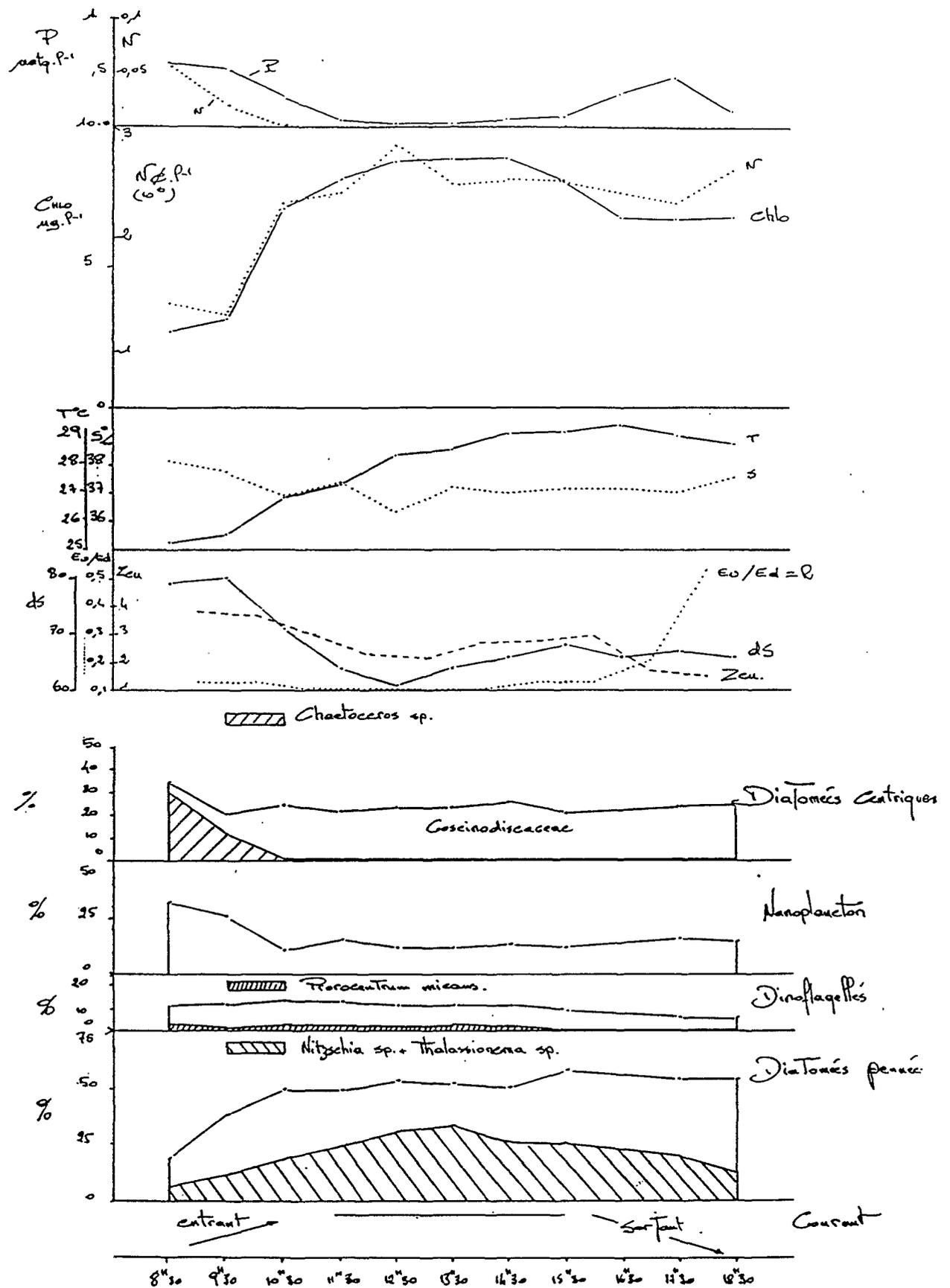


Fig. A₄.2: Evolution journalière (22/06/1989) des principaux descripteurs de l'hydroclimat et des caractéristiques du phytoplancton à l'exutoire de la lagune de Leybar.

b. Sels nutritifs.

Les silicates n'ont pas été mesurés.

Les nitrites (non figurés) ne présentent aucune variation décelable durant l'échantillonnage.

Les nitrites, présents en faible quantité, ne sont plus décelables dès la fin du flot. Ce moment correspondant à un brusque développement du phytoplancton, il est vraisemblable que la faible quantité d'azote (N-NO₃) disponible ait été rapidement assimilée.

La quantité de phosphates disponible (Phosphore réactif dissous) évolue significativement : les valeurs sont minimales à l'étale (circulation résiduelle quasi-nulle) et maximales en phase d'échange lagune-estuaire. Cependant, alors que durant le flot, la quantité de Phosphates est élevée et la biomasse phytoplanctonique faible, on constate que durant le jusant, alors que la densité cellulaire reste relativement constante et forte, la quantité de Phosphates redevient non négligeable.

Les milieux lagunaires jouent classiquement un rôle de transformateur des éléments minéraux terrigènes ou d'origine marine par l'intermédiaire d'une activité biologique intense avant leur exportation. A l'échelle saisonnière, du fait de la variabilité des facteurs environnementaux (apports continentaux, échanges avec l'estuaire, synthèse organique et reminéralisation, sortions et désertion sédimentaire, ...), du fait également du rôle majeur des phénomènes à l'interface eau-sédiment (faibles profondeurs, turbulences importantes), le cycle du phosphate lagunaire sera caractérisé par de fortes fluctuations d'une part, des phases d'intense production et donc d'exportation d'autre part (Lemasson *et al.*, 1982).

En phase d'exportation, l'influence des phosphates lagunaires sur la partie fluviale sera non négligeable eu égard aux faibles taux régulièrement observés dans l'estuaire.

c. Environnement lumineux.

La profondeur de disparition du disque de Secchi (dS) ainsi que des profils d'éclairement verticaux ont été mesurés toutes les heures. Il en ressort que:

- dS est élevée durant le flot, évolue inversement au développement phytoplanctonique ensuite pour finalement rester relativement stable indépendamment de l'hydrodynamique.

- la profondeur de la couche euphotique ($Z_{eu} = 1\%$ de l'éclairement incident de surface) est toujours supérieure à la profondeur du milieu. Elle diminue lors du flot, reste ensuite relativement constante pour diminuer significativement lors du jusant.

- Les eaux exportées ont des caractéristiques optiques différentes des eaux estuariennes : l'évolution du rapport $R = E_u/E_d$, qui est une mesure de la structure angulaire du champ lumineux (Kirk, 1983) en est un bon traceur. E_d , éclairement descendant, est affecté principalement par l'absorption des couches supérieures au point de mesure. E_u , éclairement montant, est au contraire une mesure de la diffusion des couches inférieures. Cette brusque élévation du rapport d'éclairement s'est observée lors de la phase de vidange du bassin. Parallèlement, la couleur de l'eau passant du vert clair au jaune floconneux traçait ce basculement. La vidange de la lagune s'accompagne de l'exportation d'une forte charge sédimentaire mise en suspension sous l'effet de conditions hydrodynamiques favorables à leur remaniement.

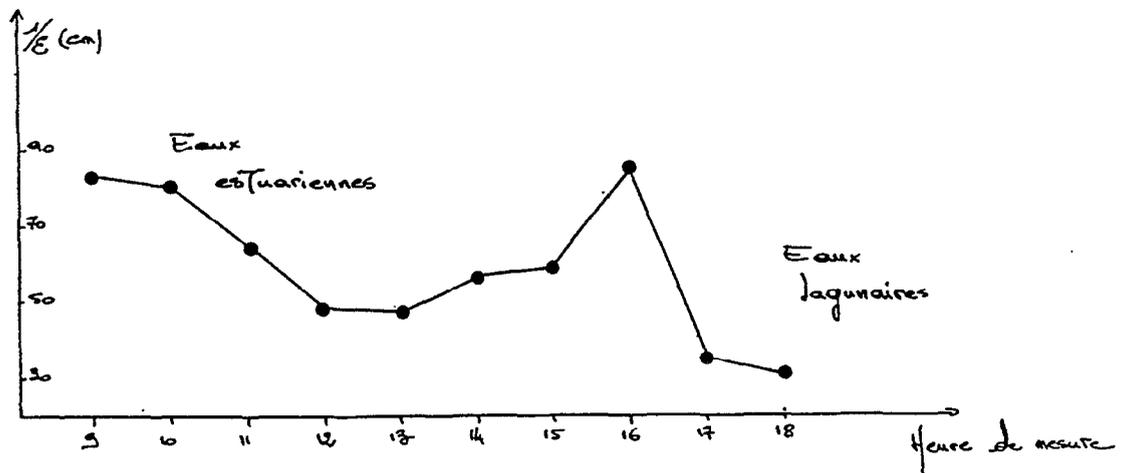


Fig. A₁-3: Variation du coefficient d'atténuation verticale au cours de la journée.

On en a une autre image sur la figure A_{4.3} où il apparaît nettement que les eaux lagunaires ont un pouvoir de rétention de l'énergie lumineuse très supérieur aux eaux estuariennes. Ainsi, alors que la simple mesure de dS ne signalait pas de variation significative en fin de journée, l'observation du coefficient d'atténuation vertical ou du rapport d'éclairement permet de cerner l'origine et la qualité des masses d'eau en mouvement :

- R de l'ordre de 0.1 : eaux estuariennes ou assimilées,
- R supérieur à 0.2 : eaux lagunaires.

II.3: Biomasses et peuplements.

Il existe une similitude dans l'évolution de la biomasse mesurée par les pigments et la densité cellulaire. La biomasse augmente significativement dès la fin du flot en consommant les ressources nutritives disponibles. Par la suite, alors que la densité cellulaire reste relativement constante, les pigments semblent évoluer corrélativement à l'énergie incidente, pour finalement se stabiliser vers 6.7 g/l indépendamment de l'énergie lumineuse qui continue à décroître.

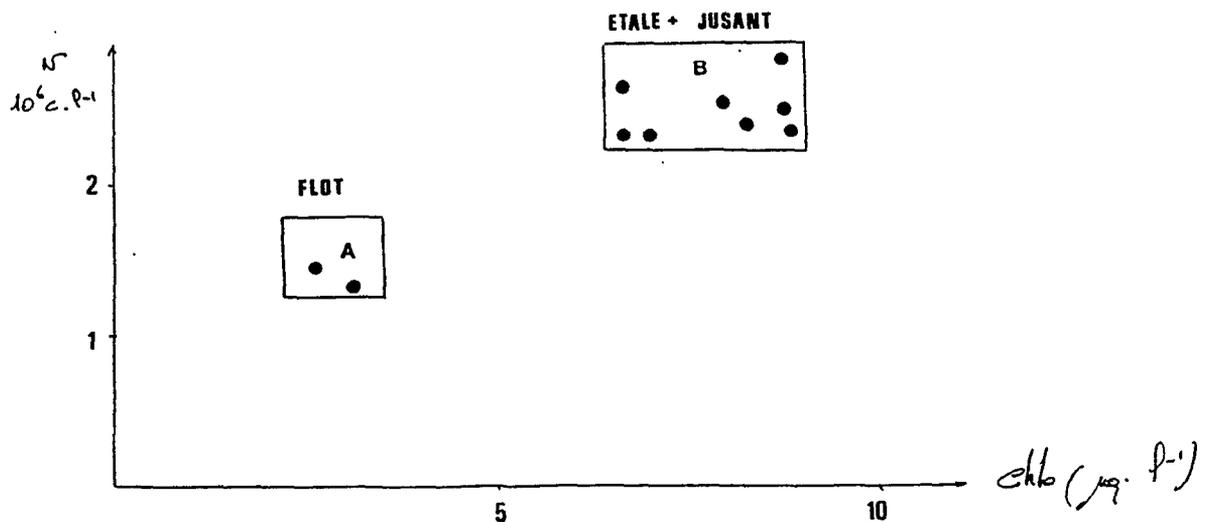


Fig. A_{4.4}: Relation liant le nombre de cellules phytoplanctoniques à la biomasse chlorophyllienne.

La figure A4.4 nous suggère l'existence de deux séquences phytoplanctoniques différentes : une séquence A caractérisée par une faible biomasse, tant pigmentaire que cellulaire, et correspondant aux échantillons prélevés durant le flot, puis une séquence B, relativement homogène en densité cellulaire mais présentant des variations non négligeables en chlorophylle et apparemment non inféodée à la circulation hydrodynamique : les échantillons du jusant n'apparaissent pas clairement.

L'observation microscopique des peuplements vient étayer cette hypothèse. On observe ainsi que les échantillons de la séquence A diffèrent des suivants sur plusieurs points :

- 1- existence d'une population de *Chaetoceros* qui disparaît dès la fin du flot.
- 2- relative pauvreté en Diatomées pennées, et
- 3- pourcentage en nanoplancton légèrement supérieur par rapport aux échantillons suivants.

Les déterminations effectuées n'ont pas permis de distinguer avec suffisamment de précision les différentes espèces en présence. Ainsi le taxon *Chaetoceros* recouvre-t-il environ 180 espèces exclusivement marines à l'exception de deux espèces d'eau douce (Ricard, 1987). Nous suivons donc Frisoni (1984) qui attribue à ce taxon un rôle d'indicateur biologique comme représentant des Diatomées centriques thalassiques, et dont la disparition des peuplements marque la limite de la zone III de l'échelle de confinement définie par l'auteur.

Ce peuplement A, à affinité thalassique marquée, est le traceur de l'intrusion estuarienne dans la lagune lors du flot. Dominé par des Diatomées centriques et du nanoplancton, il trahit une influence marine certaine mais également déjà un certain avancement dans l'échelle de confinement : diatomées pennées et Dinoflagellés abondants, diversité relativement faible.

Dès la fin du flot, on n'observe plus de variation significative dans la composition floristique des échantillons. L'information est synthétisée par le regroupement des taxons en groupes majeurs : Diatomées centriques et Pennées, Dinoflagellés, Nanoplancton. L'abondance relative de chacun de ces groupes reste sensiblement la même, indépendamment du sens de circulation des masses d'eau.

Les Diatomées centriques sont constituées de trois taxons dominants, appartenant tous à la famille des Coscinodiscaceae à laquelle appartiennent des genres presque exclusivement marins.

Concernant les Diatomées pennées, on observe un léger accroissement vers le milieu de la période de deux taxons : Thalassionema et Nitzschia, tous deux très cosmopolites, et qui constitueront jusqu'au tiers du peuplement. Les Diatomées pennées, fréquemment benthiques, constituent dans leur ensemble environ 50% du peuplement.

Le nanoplancton montre une légère diminution dès la fin du flot ce qui traduirait son origine marine, puis reste stable tout au cours du reste de la journée.

Les Dinoflagellés ne représentent jamais plus de 10 à 12% du peuplement et accusent une légère diminution au jusant. Les divers taxons rencontrés sont tous assez cosmopolites. Nous ne retiendrons que la présence constante jusqu'au jusant de *Prorocentrum micans*, indicateur selon Frisoni (1984) d'une influence marine forte.

Le groupe B, globalement homogène, se caractérise finalement par son abondance en diatomées pennées. La disparition du *Prorocentrum* pouvant indiquer un nouveau changement séquentiel avec le passage en notre station d'eaux lagunaires légèrement plus confinées. Dans le contexte de l'échelle de confinement définie pour les milieux paraliques, la diagnose nous conduirait à reconnaître dans ce peuplement B une organisation proche de la lisière entre les zones III et IV.

Il apparaît néanmoins que même si taxinomiquement le groupe B montre une certaine homogénéité, les caractéristiques pigmentaires des algues qui le constituent évoluent légèrement. En effet, le nombre de cellules reste sensiblement identique mais la biomasse chlorophyllienne associée fluctue significativement. Nous avons représenté les variations du rapport chlo/N en fonction de l'éclairement descendant de sub-surface (fig. A_{4.5}) et de l'heure de mesure (fig. A_{4.6}). Il apparaît que la distinction entre les peuplements A et B se justifie également au niveau de leurs capacités photosynthétiques. Pour un même éclairement, le peuplement B développera une biomasse chlorophyllienne plus élevée.

Ce peuplement B qui se met en place dès la fin du flot semble acquérir très rapidement des caractéristiques photosynthétiques intimement liées aux caractéristiques optiques des masses d'eau qui le transportent. Aux heures d'éclairement maximum, le ratio Chlo/N est le plus élevé (B1) puis il diminue régulièrement au rythme de décroissance de la lumière disponible.

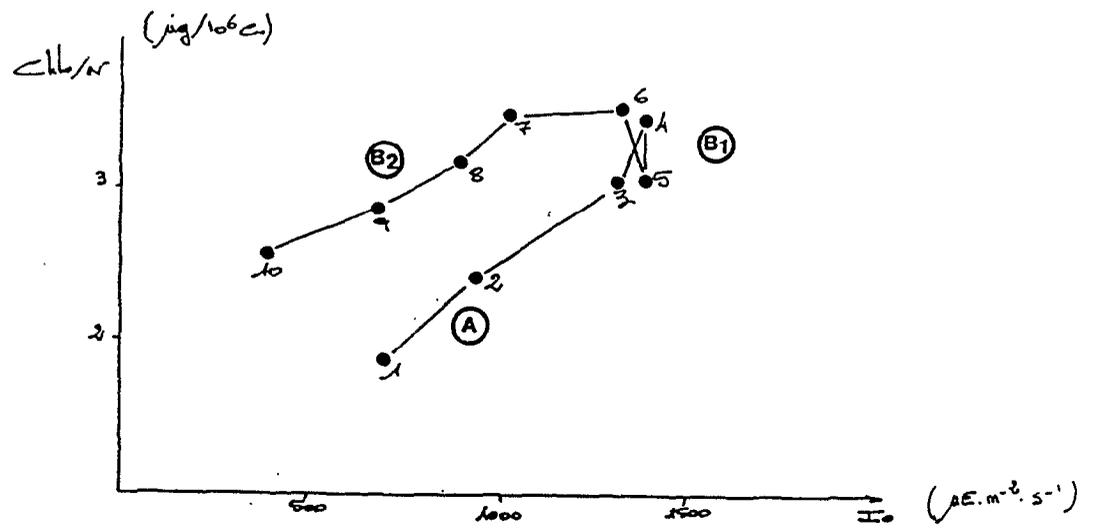


Fig. A_{1.5}: Evolution du rapport pigmentaire selon l'éclairement descendant de sub-surface.

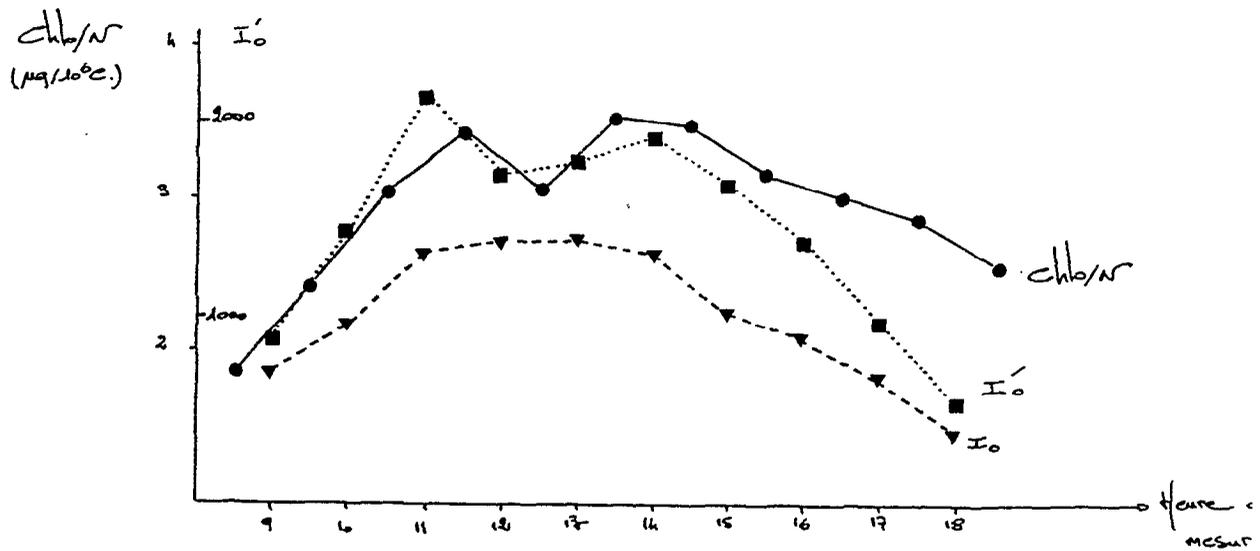


Fig. A_{1.6}: Evolution journalière du rapport pigmentaire et de l'énergie lumineuse incidente.

La figure A_{4.6} nous indique cependant que ce ratio est mieux corrélé à l'énergie réellement disponible (sub-surface : I₀) qu'à l'éclairement incident (surface : I₀). Ceci tend à suggérer que les variations de ce ratio ne sont pas l'expression d'un cycle nyctéméral endogène mais plutôt l'expression de l'adaptabilité à court terme (d'heure en heure) du phytoplancton aux variations (exogènes) du climat lumineux ambiant. De tels ajustements, ainsi que les mécanismes physiologiques mis en cause ont été largement documentés (voir par exemple Harris, 1986) et indiquent que l'état physiologique d'un peuplement à un instant donné dépend singulièrement de son histoire "naturelle" aux instants précédents. Auclair *et al.* (1982) ont par ailleurs montré que l'ajustement du ratio chlo/N pour des populations naturelles était intimement lié au cycle de stabilisation et de déstabilisation de la colonne d'eau sous l'effet des courants de marée, un rapport élevé suggérant une adaptation du phytoplancton à un climat lumineux moins prévisible. Les algues sont ainsi capables d'une part de mettre en place un système de régulation périodique de manière à adapter leurs capacités photosynthétiques à la périodicité d'une perturbation exogène, d'autre part d'ajuster leur potentialités en fonction de leur passé à court terme.

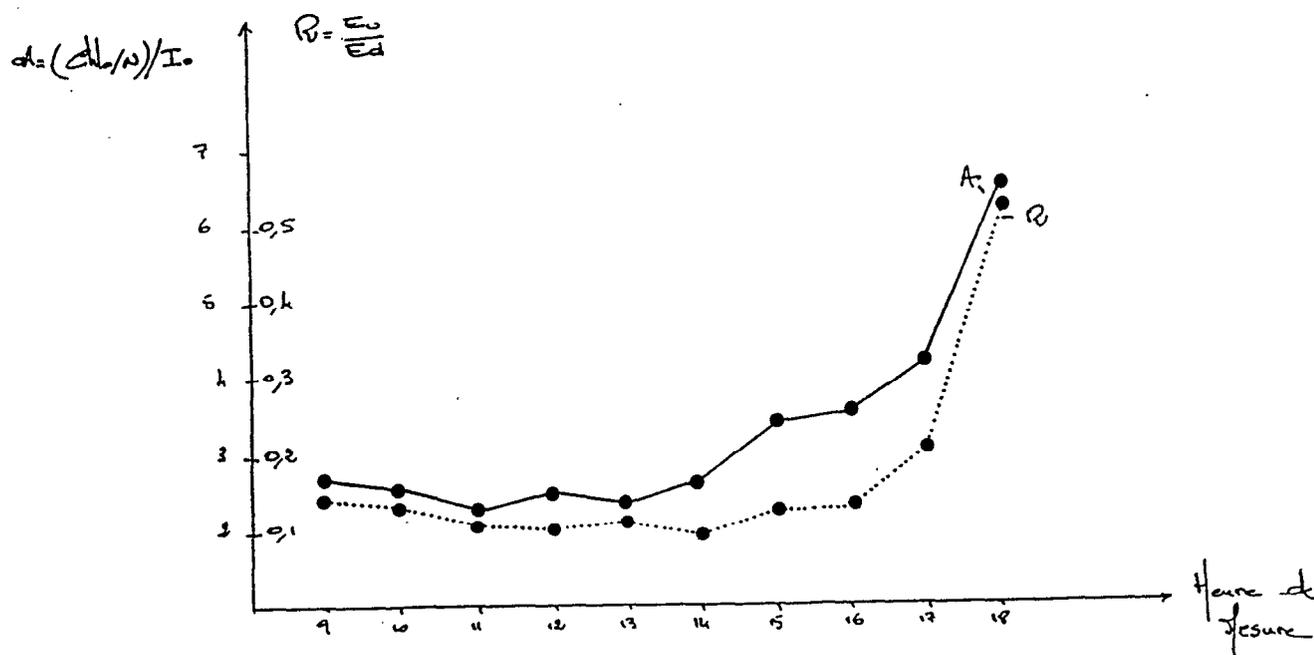


Fig. A_{4.7}: Comparaison de l'efficacité photosynthétique et du rapport d'éclairement au cours de la journée.

Dans le cas présent, les observations nous suggèrent un mécanisme adaptatif à court terme. Il apparaît ainsi sur la figure A_{4.7} un lien significatif (87.5 % de la variance expliquée) entre la potentialité photosynthétique ((chlo/N)/I₀) et les caractéristiques du champ lumineux exprimées par le rapport d'éclairement $R = E_u/E_d$. Le peuplement échantillonné durant le jusant, pourtant taxinomiquement non différents des précédents, présente une meilleure aptitude à utiliser des éclaircements faibles. Ceci n'est pas surprenant dans la mesure où nous avons déjà constaté que les masses d'eau associées à ce peuplement ont une capacité de "rétention" de l'énergie lumineuse plus élevée que les eaux estuariennes. Tout se passe donc comme si ce peuplement s'était développé "ailleurs" dans la lagune, environné d'un champ lumineux particulier. Il apparaît en outre que la variabilité du champ lumineux dans la lagune était insuffisante pour induire des modifications notoires de la structure floristique du peuplement mais suffisante néanmoins pour provoquer un ajustement de ses capacités photosynthétiques. Notons que la simple observation de dS ne permet pas de déceler ces modifications fines du climat lumineux.

CONCLUSION

Ce suivi à l'échelle d'un demi-cycle de marée nous permet de tirer quelque enseignement sur les échanges estuaire-lagune et sur le fonctionnement de celle-ci. Cependant, les contraintes hydrodynamiques qui régissent la circulation, le temps de résidence et donc, globalement, les échanges et mécanismes de productions dans la lagune sont soumis à des fluctuations importantes. Qu'il s'agisse du vent, de l'intensité de l'intrusion marine, du régime des apports continentaux, de la "qualité" des eaux estuariennes, l'ensemble de ces facteurs subit des fluctuations saisonnières et à court terme qui ne seront pas sans conséquences sur les mécanismes de production lagunaire et sur la dynamique des échanges avec l'estuaire. L'image décrite, unique et ponctuelle, n'autorise donc en rien une quelconque généralisation. Tout au plus y trouvera-t-on un exemple d'une situation supposée caractéristique de la saison considérée.

Il en ressort globalement :

- une stimulation du phytoplancton dès la fin du flot qui s'accompagne du passage d'un peuplement à affinité thalassique à un peuplement que nous situerons entre les groupes III et IV de l'échelle de confinement définie pour les milieux paraliques. La biomasse chlorophyllienne et la densité cellulaire augmentent significativement, les réserves nutritives dissoutes sont immédiatement consommées. De telles stimulations durant le cycle de

marée sont interprétées par Legendre et Demers (1985) en terme de saut énergétique ou "ergocline".

- une phase de production forte de ce peuplement durant laquelle la biomasse se développe corrélativement aux variations de l'énergie lumineuse disponible.

- une phase d'exportation marquée par une biomasse relativement élevée mais des caractéristiques photosynthétiques traduisant une meilleure efficacité du phytoplancton, sans pour autant déceler de modification majeure dans la structure floristique du peuplement concerné. La qualité optique des masses d'eaux exportées, caractérisée par un rapport d'éclairement élevé ainsi que la présence de phosphates en quantité non négligeable nous suggère que ces masses d'eau -en transit à notre station- proviennent de sites dans la lagune où l'agitation était importante : remise en suspension de sédiments qui ont induit un changement de couleur de l'eau observable (du vert au jaune sale floconneux) et corrélativement désorption des phosphates liés à ces particules et adaptation du phytoplancton à cet environnement lumineux légèrement limitant.

Enfin, les eaux lagunaires exportées se caractérisent par :

- une production de phosphates exportables non négligeables,
- un taux de nitrates non décelable, ce qui ne signifie cependant pas que la ressource azotée n'existe pas dans la lagune,
- une biomasse chlorophyllienne relativement forte,
- des caractéristiques optiques marquées par un rapport E_u/E_d élevé,
- un peuplement dominé par des diatomées pennées et relativement diversifié que nous situerons à la lisière des zones III et IV de l'échelle de confinement des milieux paraliques.

Les eaux exportées contribueront vraisemblablement à augmenter les potentialités productives de l'estuaire à proximité de l'exutoire de la lagune.

AUCLAIR J.C., DEMERS S., FRECHETTE M., LEGENDRE L. & TRUMP C.L.(1982).- High frequency endogenous periodicities of chlorophyll synthesis in estuarine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **27(2)**: 348 - 352.

FRISONI G.F. (1984).- Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paraliq. *Thèse U.S.T.L.*, Montpellier, 171 p.

HARRIS G.P. (1986).- Phytoplankton ecology : structure, fonction and fluctuation. Chapman Hall, London, New-York, 384 p.

KIRK J.T.O. (1983).- Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, 401 p.

LEGENDRE L. & DEMERS S. (1985).- Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Nat. Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, **112**: 5 - 14.

LEMASSON L., PAGES J. & CREMOUX J.L. (1982).- Echanges d'éléments nutritifs dissous entre l'eau et le sédiment dans une lagune tropicale saumâtre. *Océanogr. Trop.*, **17(1)**: 45 - 58.

MICHEL P. (1973).- Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. *Mémoire ORSTOM*, Paris, n° 63, 753 p.

RICARD M. (1987).- Atlas du phytoplancton marin. Vol. II : Diatomophycées. Editions du CNRS, Paris, 297 p..

ANNEXE 5

**ANALYSE DE LA VARIABILITE DU VENT A SAINT-LOUIS
DURANT LA SAISON FROIDE DECEMBRE 1989 - MAI 1990.**

Cette étude a été publiée sous forme d'un Document Scientifique du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (Cecchi 1991).

**ANALYSE DE LA VARIABILITE DU VENT A SAINT-LOUIS
DURANT LA SAISON FROIDE DECEMBRE 1989 - MAI 1990.**

D'un point de vue strictement physique, les moteurs de l'hydrodynamique estuarienne susceptibles d'infléchir les tendances à la stratification d'origines thermique ou pycnoclinique sont de trois ordres : le vent, la marée et les apports continentaux. Le poids respectif de ces différents forçages, leur intensité, leur spectre de variabilité, imposeront aux masses d'eaux et à leurs hôtes leurs dynamiques particulières. Aussi, dans le cadre de notre description des mécanismes et processus régissant le fonctionnement des peuplements phytoplanctoniques de l'estuaire du fleuve Sénégal, nous est-il apparu nécessaire de caractériser simultanément, et finement, la nature de ces variables majeures.

Dans le présent document, nous nous focaliserons particulièrement sur la variabilité des vents mesurés à Saint-Louis durant la saison sèche 1989-1990.

Cadre général

La présence de trois anticyclones subtropicaux constitue l'élément le plus significatif de la variabilité du climat de l'Afrique Occidentale :

- l'anticyclone des Açores, caractérisé par une forte variabilité de cote et de position et par des écarts importants dans ses variations saisonnières, occupe sa position la plus méridionale en janvier-février. Il dirige alors sur l'Ouest un flux de secteur Nord à Nord-Est.

- l'anticyclone continental saharien, qui n'est pas un anticyclone permanent, dirige de novembre à mai sur l'Afrique sahélienne un flux de secteur Est : alizé sec ou harmattan. Lorsque la situation météorologique est peu perturbée sur le nord de l'Afrique, les anticyclones lybien et des Açores sont soudés et un flux unique de secteur Est intéresse alors toute la zone sahélienne.

- l'anticyclone de Sainte Hélène, doté d'une variabilité moindre que celui des Açores, occupe lui aussi sa position la plus méridionale en janvier. Sa migration vers le nord, maximale en août, entraîne la mise en place d'un flux de mousson du Sud-Ouest.

Spectre de variabilité

Aux latitudes sénégalaises, le balancement saisonnier des anticyclones des Açores et de Sainte Hélène, perturbé par l'influence temporaire de l'anticyclone continental saharien, se traduit par l'alternance de deux saisons marquées liées au déplacement moyen de la ZITC : Zone Inter-Tropicale de Convergence (Leroux 1983). Le contraste océan-continent impose toutefois aux conditions météorologiques de l'Afrique Occidentale toute entière une complexité certaine, du fait, en particulier, de la migration différente des centres d'action sur l'océan et sur le continent (Leroux 1972). On peut cependant dire avec Dhonneur (1973) que le régime des alizés prédomine lorsque la ZITC est rejetée au sud du 10° de latitude Nord.

A l'échelle annuelle, on distinguera suivant Rébert (1983) trois périodes :

- de novembre à février : les vents de secteur N-NE sont dominants ; c'est l'alizé continental ou harmattan.
- de mars à mai : dominance du secteur N avec progressive rotation vers l'W ; ce sont les alizés maritimes.
- de juillet à septembre : grande variabilité avec néanmoins dominance du secteur W ; c'est la saison humide ou hivernage.
- octobre et juin apparaissent comme étant des mois de transition rapide.

A partir des données instantanées trihoraires enregistrées à Dakar sur la période 1963-1986, Roy (1989) a montré que la vitesse moyenne par quinzaine du vent croît régulièrement d'octobre à décembre jusqu'à 5 m.s⁻¹, reste stable à cette valeur jusqu'à la première quinzaine de février, puis s'accroît de nouveau pour atteindre son maximum, supérieur à 6 m.s⁻¹, en avril. A partir de mai, la vitesse moyenne diminue de nouveau régulièrement pour se stabiliser durant l'hivernage au voisinage de 3 m.s⁻¹. Ces observations confirment la remarque de Rébert (1983) qui signalait que l'intensité des vents est plus forte en fin de période d'alizés qu'au début.

L'importance des facteurs climatiques sur l'écosystème marin de l' Atlantique Est a été abondamment illustrée (voir par ex. Huntsman & Barber 1977, Mittelstaed 1983, Speth & Kôhne 1983, Jacques et Tréguer 1986). Au Sénégal, du fait du rôle essentiel joué par la dynamique de l'upwelling côtier sur les pêcheries sénégalaises (Fréon 1984, Binet 1988, Cury et Roy 1988,), un intérêt particulier a été porté aux réponses de l'océan aux fluctuations climatiques (Teisson 1982, Portolano 1986) dans le cadre de l'identification du spectre de variabilité du forçage physique imposé par le vent.

Roy (1989) s'est ainsi intéressé aux fluctuations d'intensité et de direction du vent durant la saison sèche (période d'activité de l'upwelling côtier sénégalais). Il en ressort que, suivant les années, les pourcentages des fréquences associées aux secteurs N-NE et NW-W dominant. Les vents de secteur N-NE étant en moyenne plus fort de 0.5 m.s^{-1} que les vents de NW-N, leur dominance entraîne donc une augmentation de la vitesse moyenne saisonnière. Suivant Roy, il apparaît que c'est le rythme, d'une période de l'ordre de 16 ans, observé dans la direction dominante qui induit l'alternance simultanée de périodes d'intensification et de relaxation des alizés déjà signalée par Teisson (1982).

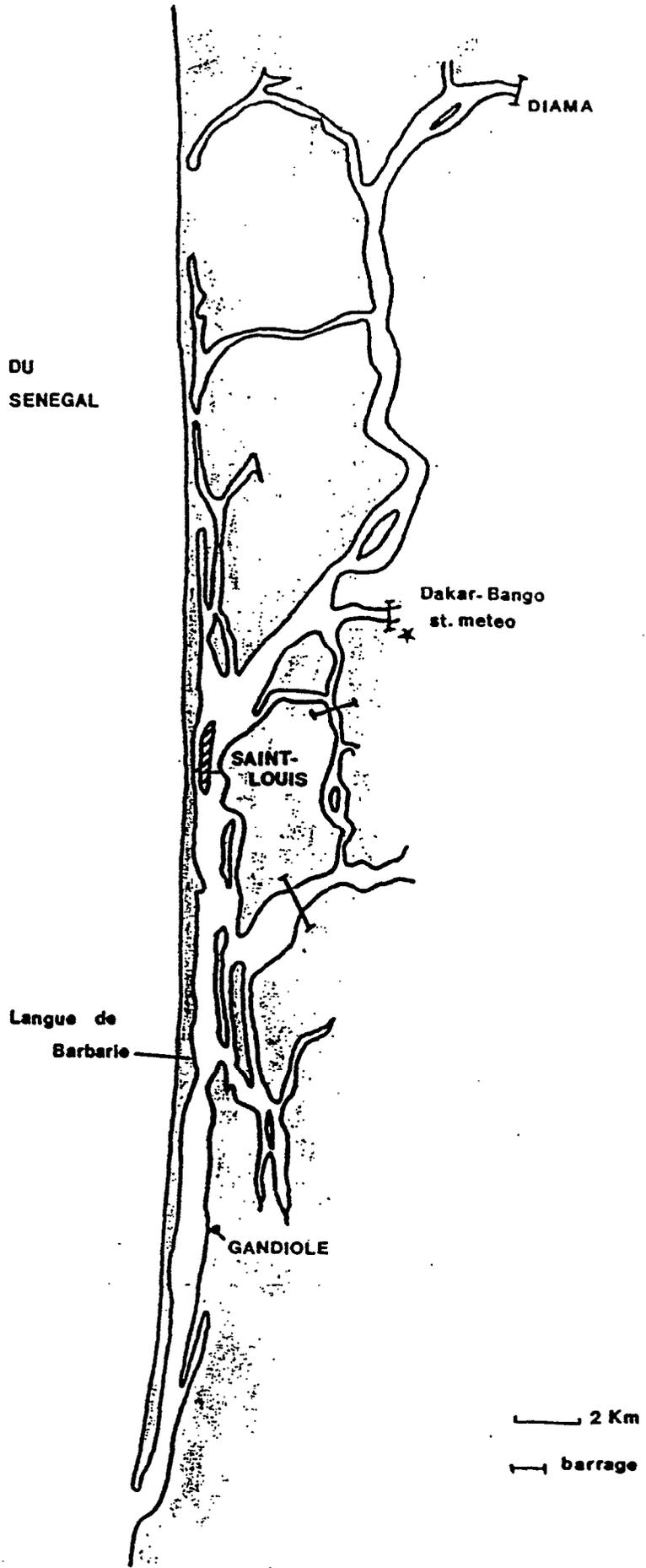
Ce schéma général, brossé à partir de statistiques trihoraires moyennées sur un ou plusieurs jours traduit donc :

- une variabilité à long terme (périodicité 16 ans) associée à des fluctuations dans la direction dominante des alizés,
- une variabilité saisonnière à grande échelle, largement décrite et liée au balancement de la ZITC.

Cependant, sur la frange côtière sénégalaise, et notamment en saison sèche, ce schéma se complique singulièrement en raison de l'importance des écarts thermiques entre l'océan et le continent qui ajoute une forte composante diurne aux alizés (Halpern 1977). Ce phénomène apparaît nettement sur les hodographes proposés par Rébert (1983) où l'on voit que l'axe principal tend à être orienté Nord-Sud au niveau du Cap-Vert, et Est-Ouest à Saint-Louis du fait de la position plus continentale de cette station.

La présence de forts gradients zonaux locaux suggère ainsi l'existence probable d'une forte variabilité à très court terme ("composante diurne") liée aux écarts thermiques mer-continent. Pour l'hydroclimat et, par conséquent, pour le phytoplancton, de telles variations du forçage physique à très court pas de temps peuvent être de conséquence majeure. En particulier, les turbulences dues à l'effet du

Fig. 1 ESTUAIRE DU FLEUVE SENEGAL



vent sont susceptibles de concerner une fraction importante de la colonne d'eau ; il s'agira alors d'une agitation de l'eau à court pas de temps et non de la turbulence à plus long terme induite par les courants. Nous nous intéresserons donc particulièrement à la description de cette composante à haute fréquence de la variabilité du régime de vent dans l'estuaire du fleuve Sénégal durant la saison sèche 1989-1990.

SAISON SECHE 1989-1990

La station météorologique de l'aérodrome de Saint Louis est située à proximité du fleuve Sénégal, à environ 3 kilomètres du littoral (fig. 1). Les données recueillies à cette station sont supposées représentatives du régime de vent auquel est soumis l'ensemble de la partie estuarienne du fleuve, bien que sa limite amont (barrage de Diama) soit située à plusieurs kilomètres de la côte.

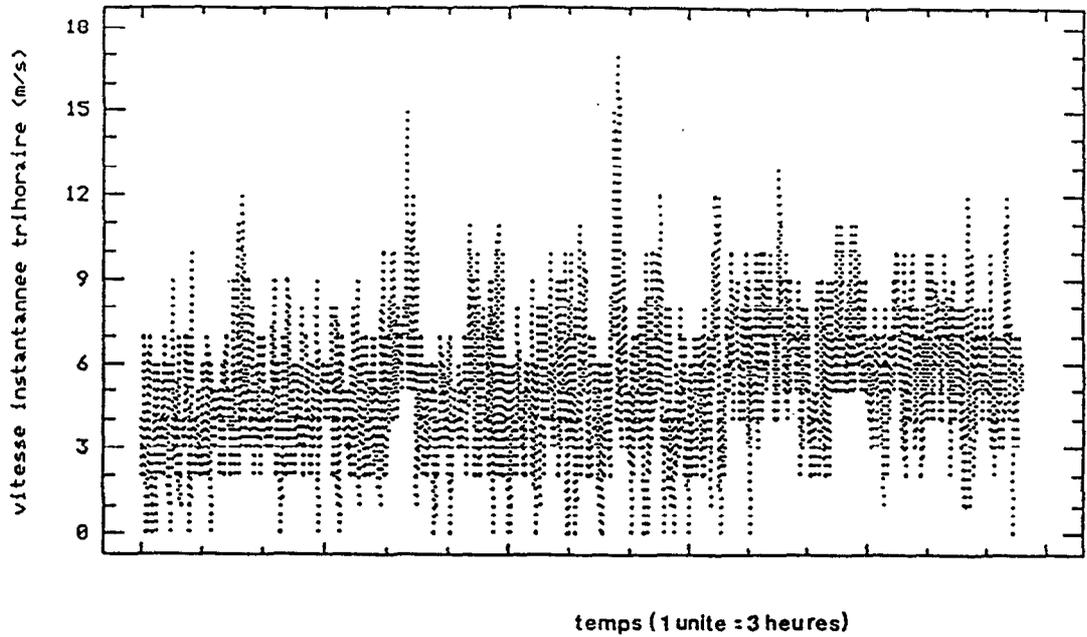
Nous nous limiterons aux données de vent (vitesse et direction instantanées) enregistrées à 10 mètres toutes les trois heures de décembre 1989 à mai 1990. Huit secteurs de 45° chacun numérotés de 1 à 8 ont été définis (N-NE, NE-E, ..., NW-N), le "secteur" numéroté 0 correspond au "calme" (vitesse nulle, pas de direction dominante), et différents groupements (hebdomadaire, journalier, etc) ont été effectués pour lesquels la vitesse moyenne du vent et les fréquences moyennes par secteur ont été calculées.

Durant cette période, des prélèvements hebdomadaires ont été effectués dans le fleuve en trois stations (Gandiole, Saint-Louis et Diama) et à trois profondeurs (surface, intermédiaire, fond), dans le but d'appréhender la dynamique spatio-temporelle des peuplements phytoplanctoniques estuariens.

Ensemble de la période

A partir des données tri-horaires enregistrées au cours des six mois considérés (1456 valeurs, fig. 2), les résultats suivants sont obtenus par secteur (Tab.1) :

Figure 2. - Vitesses tri-horaires des vents (m/s)



S	0	1	2	3	4	5	6	7	8
		N-NE	NE-E	E-SE	SE-S	S-SW	SW-W	W-NW	NW-N
n	42	886	309	69	34	0	4	12	99
%	2.9	60.9	21.2	4.7	2.3	-	0.3	0.8	6.8
v	0	5.3	4.7	6.6	7.2	-	2.8	2.6	5.6
s	-	2.41	2.05	2.50	2.37	-	2.17	1.60	1.86
m	-	1	1	1	2	-	1	1	2
M	-	17	15	12	12	-	6	7	10

tableau 1

avec S : numéro du secteur,

n : nombre d'observations par secteur,

% : fréquence d'occurrence " " ,

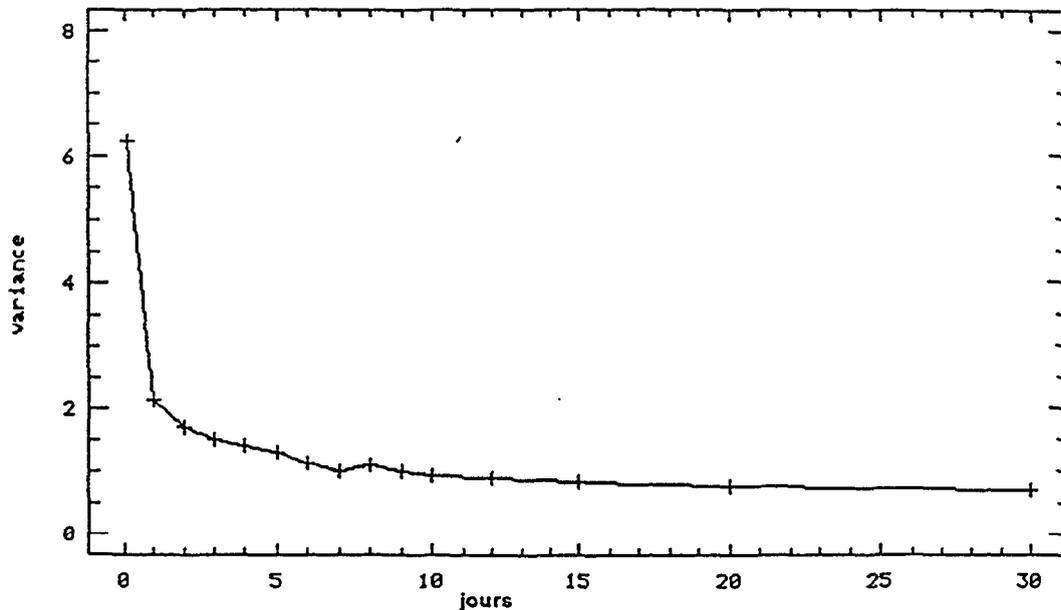
v : vitesse moyenne (m.s⁻¹)" " ,

s : écart type sur la vitesse " " ,

m : vitesse minimale observée " " ,

M : vitesse maximale " " " .

Figure 3. - Evolution de la variance



Sur l'ensemble de la série, la vitesse moyenne est de 5.2 m.s^{-1} . On observe que la fréquence cumulée des secteurs NW-N, N-NE et NE-E est voisine de 90% avec plus de 60% des enregistrements pour le seul secteur N-NE. Les fréquences des vents de secteur SE-E à W-WN ainsi que les "calmes" apparaissent négligeables. On notera aussi la très faible contribution des vents du secteur NW-N (< 7%), peut-être liée à Saint-Louis à un effet local de "continentalité" de la station. On remarquera par ailleurs la vigueur des vents des secteurs 3 et 4, qui, bien que rares, pourront significativement influencer sur la dynamique à court terme du régime dominant.

Ces résultats (vitesse moyenne élevée et dominance nette des vents de secteur N-NE) tendent à suggérer que l'on se situe dans une phase "intensive" (sensu Roy 1989) du régime d'alizés.

Spectre de variabilité

Différents groupements des données ont été effectués à partir de la série originale des vents tri-horaires en moyennant les vitesses instantanées consécutives

sur différents pas de temps. Pour chaque série ainsi constituée, les descripteurs statistiques simples ont été calculés (tab. 2).

p	n	v	p	n	v
T	1456	6.22	8	23	1.11
1	182	2.14	9	21	0.99
2	91	1.72	10	19	0.92
3	61	1.51	12	16	0.91
4	46	1.49	15	13	0.83
5	37	1.29	20	10	0.78
6	31	1.13	M	6	0.71
7	26	1.01			

tableau 2

avec p: pas en jour sur lequel le groupement a été effectué,

T: série des instantanés trihoraires ($p=0.125$ jour),

M: série des moyennes mensuelles ($p=28, 30$ ou 31 jours),

n: effectif de la série,

v: variance " " " .

Nous avons représenté sur la figure 3 l'évolution de la variance en fonction du pas de temps choisi pour regrouper les données.

Il apparaît, comme l'on pouvait s'y attendre, une nette diminution de la variance depuis $v=6.22$ pour les valeurs instantanées jusqu'à $v=0.71$ pour la série des moyennes mensuelles.

On observera toutefois que :

- la variance de la série des moyennes mensuelles, bien que très faible par rapport à celle des valeurs instantanées, n'est pas négligeable. Un tel regroupement mensuel des données, sans grand intérêt pratique, nous permet cependant d'identifier la part de variabilité de la série liée à une composante à long terme : c'est la trace du cycle annuel que l'on prend en compte en ne considérant que la saison sèche.

- la part de variabilité infra-journalière (qui disparaît lorsque l'on moyenne les données sur 24 heures) est très importante. Cette chute de variance indique qu'un fort pourcentage de la variance totale de la série est imputable à une forte hétérogénéité infra-circadienne dans le rythme du vent. Notons en outre que si les divers enregistrements d'une même journée étaient totalement indépendants, la variance attendue pour la série des vents considérée journalièrement serait $1/8 * (6.22) = 0.78$, valeur beaucoup plus faible que celle que l'on observe. Ceci indique l'existence d'une forte autocorrélation entre les enregistrements successifs d'un même jour. Nous y reviendrons ultérieurement en détaillant la rémanence d'une périodicité nyctémérale caractéristique sur l'ensemble de la période considérée.

- une grande fraction de la variabilité, filtrée des fluctuations à très court terme, est dissipée dans la fenêtre 1-30 jours : domaine des processus physique à court et moyen terme. On quitte là l'échelle de la tendance climatique pour rentrer dans celle des événements météorologiques qui pourront être de deux ordres :

- soit rémanents et périodiques : autant que leur amplitude ou leur intensité, la fréquence de tels événement pourra alors constituer une véritable variable de forçage.

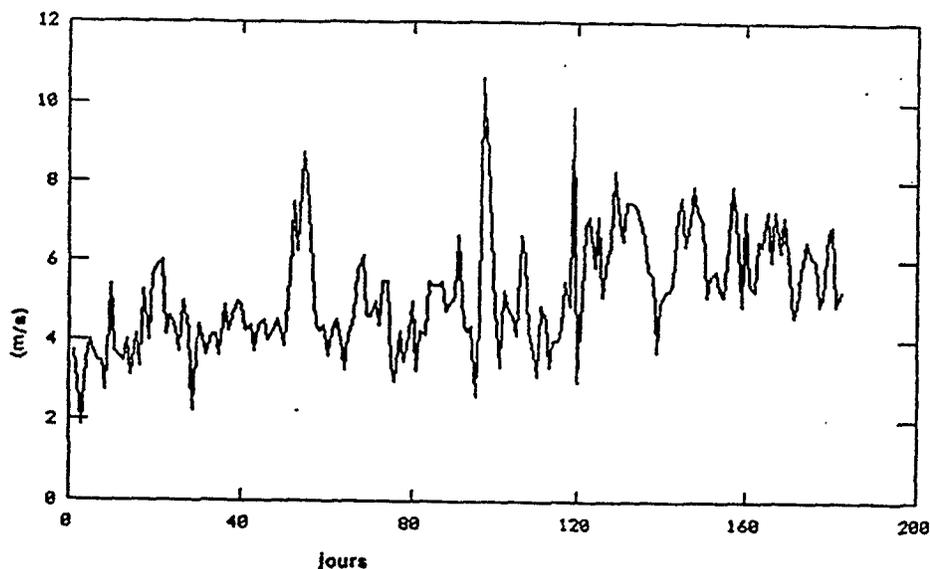
- soit aléatoires et imprévisibles : à l'échelle du phytoplancton de telles perturbations seront alors susceptibles de sévèrement remanier les caractéristiques des peuplements qui les subissent.

Pour le phytoplancton, cette fenêtre temporelle est de première importance. En effet, bien que les algues aient la possibilité - dans la limite de leurs capacités métaboliques (physiologiques) - de filtrer la variabilité à haute fréquence (Harris 1986) imposée par le milieu, il apparaît que les processus microscopiques engendrés aux courtes échelles de temps seront susceptibles de guider, voir de structurer, les réponses du système et ses propriétés émergentes observables. Nous nous attacherons donc dans les paragraphes suivants à en saisir les caractéristiques les plus marquantes.

Variabilité inter-journalière

L'analyse de la série des vents moyens journaliers permet de s'affranchir de la périodicité nyctémérale évoquée précédemment et détaillée au paragraphe suivant.

Fig.4 - Evolution de la vitesse moyenne journalière des vents



Nous avons représenté sur la figure 4 l'évolution de la vitesse moyenne journalière sur les six mois considérés.

Il apparaît que :

- L'évolution à long terme de la série n'est pas négligeable : de 4m.s^{-1} environ en début de période à 6 m.s^{-1} en fin de période. Le maintien dans le temps d'un régime de vents forts constitue une caractéristique importante de la saison considérée. Que ce soit en termes d'"hydroclimat" (remise en suspension des sédiments avec remise en solution de sels nutritifs et/ou modifications des caractéristiques optiques de la colonne d'eau, mixage de masses d'eaux de qualités différentes) ou en termes de transport actif des particules phytoplanctoniques (déplacement des algues par diffusion verticale turbulente et/ou dilution des structures par advection horizontale), un tel forçage physique ainsi imposé à long terme sera en effet susceptible de notablement affecter la structure même des peuplements phytoplanctoniques.

- la série est marquée par une forte irrégularité de la vitesse du vent avec une succession de fluctuations de faible amplitude et l'irruption d'événements violents, d'une durée de quelques jours et dont l'amplitude peut largement excéder l'amplitude de la variabilité saisonnière.

Fig.5a - Evolution de la vitesse moyenne hebdomadaire des vents

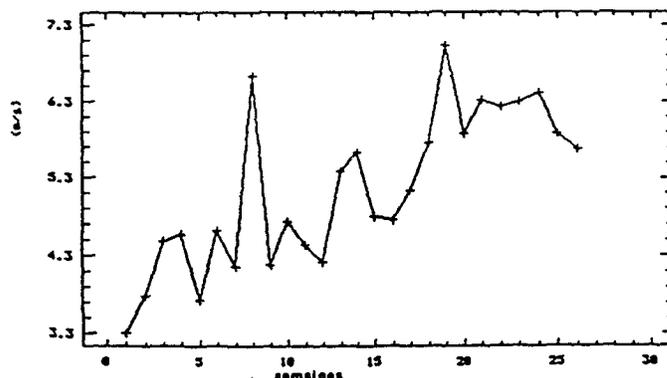
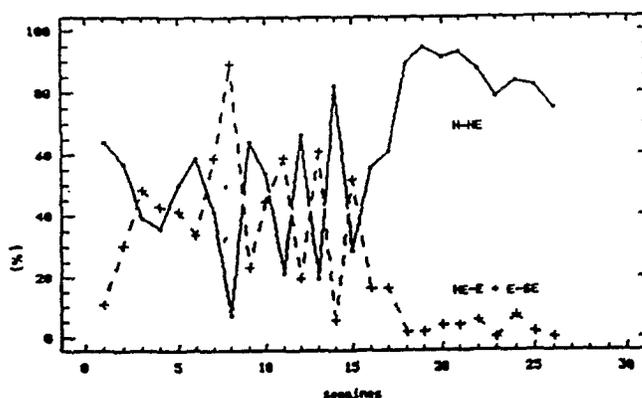


Figure 5b.- Direction dominante des vents hebdomadaires (en %)



L'autocorrélogramme relatif à la série des vents journaliers (non figuré) n'a pas fait ressortir de caractéristique particulièrement remarquable sinon l'absence de corrélation significative au delà de deux jours entre valeurs successives. Les données tri-horaires ont donc été regroupées hebdomadairement, les objectifs d'un tel lissage étant de filtrer la variabilité à court et très court terme de manière, d'une part, à révéler les tendances à moyen terme et, d'autre part, à mettre en exergue les événements majeurs susceptibles de s'y superposer.

Variabilité hebdomadaire

Nous avons représenté sur les figures 5a et 5b l'évolution hebdomadaire des caractéristiques du vent enregistré à Saint-Louis au cours de la saison sèche 1989-1990, (moyennes sur 7 jours : tableau 2).

n°	V	%(1)	%(2)	%(3)	%(4)	%(5)	%(6)	%(7)	%(8)	%(0)
1	3.32	64.3	10.7	0	5.4	0	0	1.8	3.6	14.3
2	3.79	57.1	25.0	5.4	1.8	0	0	0	8.9	1.8
3	4.49	39.3	35.7	12.5	5.4	0	0	0	5.4	1.8
4	4.57	35.7	37.5	5.4	0	0	0	1.8	19.6	0
5	3.74	50.0	32.1	8.9	0	0	0	0	3.6	5.4
6	4.61	58.9	32.1	1.8	1.8	0	0	0	1.8	3.6
7	4.22	41.1	53.6	5.4	0	0	0	0	0	0
8	6.64	7.1	62.5	26.8	3.6	0	0	0	0	0
9	4.20	64.3	19.6	3.6	0	0	0	0	8.9	3.6
10	4.74	53.6	37.5	7.1	0	0	0	0	1.8	0
11	4.43	21.4	48.2	10.7	12.5	0	0	0	1.8	5.4
12	4.22	66.1	12.5	7.1	0	0	0	1.8	8.9	3.6
13	5.40	19.6	39.3	21.4	5.4	0	0	1.8	5.6	7.1
14	5.63	82.1	5.4	0	0	0	0	0	7.1	5.4
15	4.81	38.6	48.2	3.6	5.4	0	0	1.8	1.8	10.7
16	4.75	55.4	12.5	3.6	12.5	0	1.8	1.8	7.1	5.4
17	5.15	60.7	16.1	0	7.1	0	3.6	0	10.7	1.8
18	5.75	89.3	1.8	0	0	0	0	0	5.4	3.6
19	7.04	94.6	1.8	0	0	0	0	0	3.6	0
20	5.90	91.1	1.8	1.8	1.8	0	0	0	3.6	0
21	6.32	92.6	3.6	0	0	0	0	0	3.6	0
22	6.27	87.5	5.4	0	0	0	0	0	7.1	0
23	6.31	78.6	0	0	0	0	0	0	21.4	0
24	6.41	83.9	7.1	0	0	0	0	0	8.9	0
25	5.90	82.1	0	1.8	0	0	0	1.8	8.9	5.4
26	5.68	75.0	0	0	0	0	0	1.8	21.4	1.8

tableau 3

avec V : vitesse moyenne hebdomadaire ($m.s^{-1}$),

%(i) : fréquence relative par secteur.

L'observation simultanée des figures 5a et 5b autorise quelques remarques :

- Il apparaît nettement une opposition de phase significative entre le secteur N-NE et le secteur mixte NE-SE : la fréquence d'occurrence du vent dans le secteur N-NE est maximale quand elle est minimale dans le secteur NE-SE, et inversement.

- La contribution de secteur N-NE est très largement dominante en fin de saison (> 80%), période durant laquelle la vitesse moyenne fluctue peu. C'est également l'époque durant laquelle la contribution du secteur NW-N (non figurée, voir tableau) atteint son maximum saisonnier.

- Avant la seizième semaine (mi-mars), la vitesse moyenne évolue peu mais est caractérisée par des fluctuations d'amplitudes parfois importantes (par exemple semaine 8 : 2^{ième} quinzaine de février). A cette époque, les contributions respectives des secteurs N-NE et NE-SE sont peu différentes, déphasées et très fluctuantes.

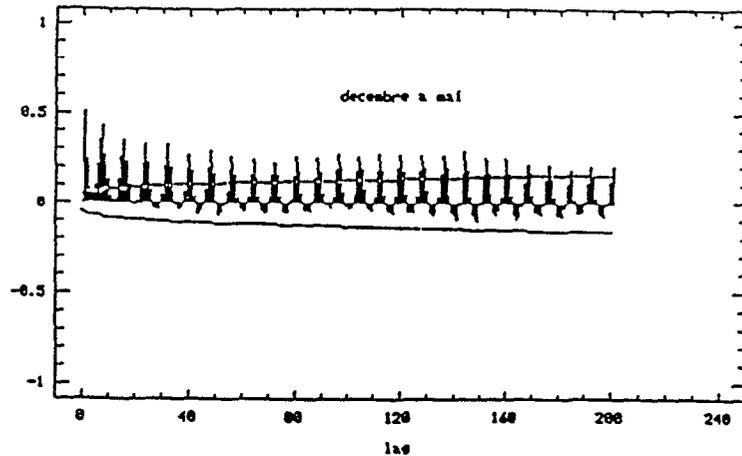
Il semble donc se dégager un schéma composé de deux phases successives :

- durant les quinze premières semaines : régime d'alizés perturbé. Les vents soufflent tantôt de secteur Nord, tantôt de secteur Est, avec des transitions rapides d'une semaine sur l'autre. La vitesse moyenne hebdomadaire augmente progressivement et est marquée par d'importantes fluctuations. Il est à noter que les pics de vitesse des semaines 8 et 13 sont tous deux simultanés à une augmentation significative de la contribution des vents du secteur E-SE (respectivement 26.8% et 21.4% : maxima saisonniers).

- après la 15^{ième} semaine : brusque et régulière augmentation de la vitesse moyenne simultanée à une dominance progressive des vents de secteur N-NE et à un tarissement rapide des flux de secteur Est. La vitesse moyenne atteint alors son maximum saisonnier vers la mi-avril puis reste stationnaire un mois avant de commencer à diminuer à partir de la mi-mai. Les vents de secteur Nord dominant ; faible variabilité tant en vitesse qu'en direction.

Ce schéma général, est conforme à celui proposé par Roy (1989) ; il met en relief l'influence de la variabilité de la direction du vent sur la dynamique du régime des alizés. En terme de perturbation ("stochastic disturbance"), il apparaît deux situations très contrastées : une première période de vents relativement faibles mais soumise à de violentes et transitoires perturbations dues à de brusques changements de la direction des vents dominants, puis une période marquée par un régime de vents beaucoup plus "prévisible" (évolution monotone ou stationnarité de la vitesse) liée à des flux d'alizés de secteur nord très peu fluctuant. C. Roy avait déjà souligné le rôle majeur de la direction du vent sur la variabilité saisonnière et interannuelle de l'intensité du régime des alizés. Il semble qu'à court terme et durant la saison étudiée,

Figure 6.- Auto-corrélogramme des vents tri-horaires instantanés



un tel contrôle de la vitesse moyenne par la direction dominante soit encore identifiable.

Variabilité infra-journalière

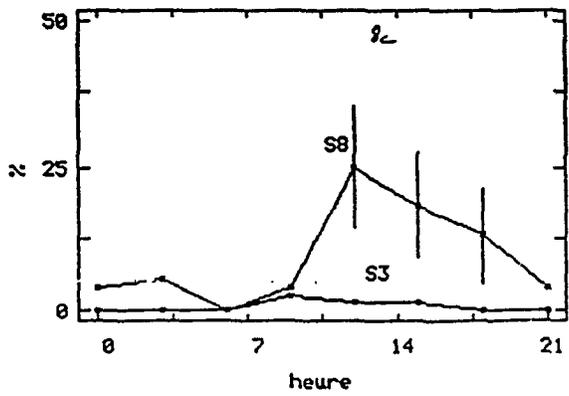
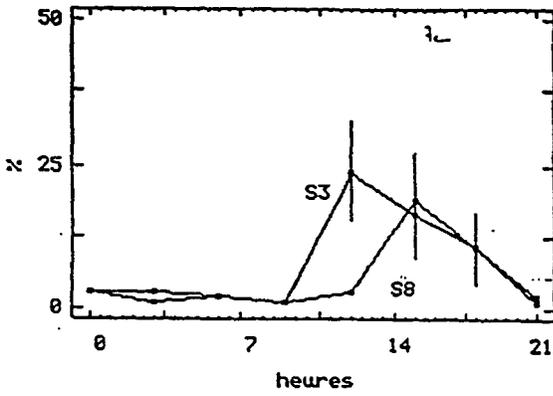
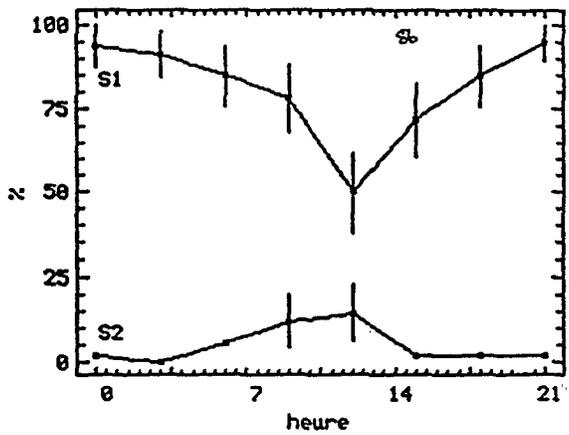
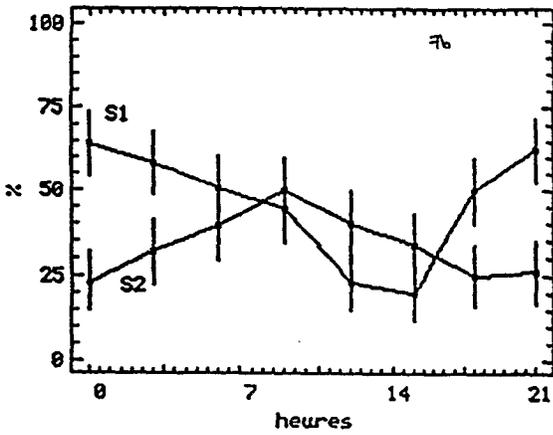
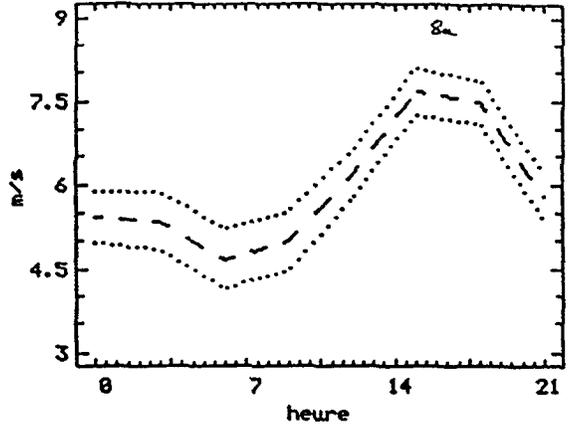
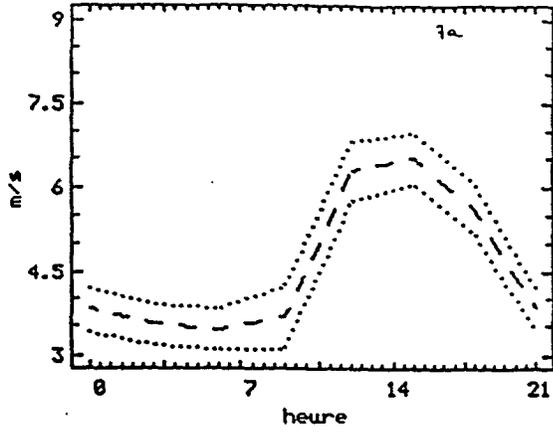
Nous avons représenté sur la figure 6 l'auto-corrélogramme relatif à la série brute des vents trihoraires instantanés. Ce graphe fait ressortir l'existence d'une très nette périodicité infra-circadienne (lag 8 = 24 h.), rémanente à l'échelle des six mois considérés, et qui est vraisemblablement à relier à l'existence d'une forte composante diurne due aux écarts thermiques océan-continent qui tendront localement à perturber la dynamique à grande échelle du régime des alizés.

L'existence de deux périodes successives dans la saison nous a conduit à analyser séparément la nature de cette variabilité à haute fréquence au cours de ces deux périodes : du 1^{er} décembre au 15 mars, du 15 mars au 31 mai. Pour cela, nous avons représenté d'une part l'évolution de la vitesse moyenne et, d'autre part, l'évolution de la fréquence relative moyenne d'occurrence du vent dans les quatre principaux secteurs toutes les trois heures (fig. 7a,b,c et 8a,b,c). Il apparaît que la variabilité décrite par l'auto-corrélogramme correspond à un rythme caractéristique de fluctuations nycthémérales de la vitesse du vent.

Durant la première période, la vitesse passe par un minimum vers 6 heures et par un maximum vers 15 heures alors que simultanément, la direction du vent oscille entre une nette dominance du secteur N-NE (secteur 3), et une situation moins contrastée où les quatre secteurs ont approximativement la même fréquence d'apparition. Au cours de la seconde période, les fluctuations nycthémérales de la vitesse sont de même nature, mais d'amplitude légèrement plus faible et avec un

Figure 7.- Evolution de la vitesse moyenne des vents

Figure 8.- Evolution de la fréquence relative d'occurrence



décalage du maximum vers la fin de l'après-midi. On ne décèle alors pas de lien évident entre la variabilité dans la vitesse et une modification du secteur dominant : les rythmes observés ne semblent pas synchrones.

De telles fluctuations à très court terme ont déjà été documentées. Grall et al. (1982) ont ainsi mis en évidence l'influence de la pulsation journalière des alizés sur la production primaire au large du Maroc. Par ailleurs, il apparaît selon Lemoalle (1979) que sur le Lac Tchad, les vents forts ont une nette probabilité de souffler le matin alors qu'à l'inverse, sur le Lac George, le maximum journalier en vitesse est observé en fin de journée vers 18 Heures. De telles différences sont rendues responsables par l'auteur des écarts observés dans la productivité des deux milieux : le lac Tchad est proportionnellement moins productif que le lac Georges du fait d'une opacification drastique de ses eaux liée à la remise en suspension des sédiments par un fetch important et durable.

A l'échelle de l'ensemble de la saison, on observe toutefois une certaine constance dans l'évolution journalière des caractéristiques du vent. En particulier, les vents de secteur NW-N (alizés maritimes) ne soufflent en moyenne que l'après-midi, alors que la vitesse du vent est maximale, entraînant une diminution de la représentation des vents de secteur N-NE. Michel (1973), d'après des observations quotidiennes (à 6 heures, 12 heures et 18 heures) effectuées à Saint-Louis de 1951 à 1955 avait constaté l'occurrence journalière dans le delta du Fleuve Sénégal d'une telle brise de mer diurne, dont l'intensité s'intensifie en fin d'après-midi. Roy (1989) avait par ailleurs montré une opposition de phase de même nature à l'échelle pluriannuelle. Il semble apparaître là que ce phénomène est également décelable à très court pas de temps puisque systématiquement, une augmentation de la représentation des vents d'alizé d'origine maritime s'accompagne d'une diminution de la représentation des vents d'alizés d'origine continentale.

Le tarissement périodique du flux d'alizé continental est imputable à une cinétique météorologique directement liée aux caractéristiques des centres d'action océaniques et continentaux. L'oscillation périodique de l'intensité et de la direction du vent est attribuable en partie à la variation diurne de la convection thermique due à l'échauffement des surfaces parcourues par le vent qui se fera différemment sur les surfaces continentales et sur les surfaces océaniques. Il semble donc que ce phénomène observable à très court terme soit lié à des événements climatiques à large échelle ce qui justifie la rémanence de ce phénomène sur différents pas de temps.

CONCLUSION

L'analyse à divers pas de temps de la dynamique des vents en saison sèche à Saint-Louis fait apparaître plusieurs caractéristiques importantes :

- sur toute la saison, les vents sont d'une intensité non négligeable puisque leur vitesse moyenne hebdomadaire varie de 4 m.s^{-1} environ au mois de décembre à plus de 6 m.s^{-1} au mois de mai.

- on observe la succession de deux périodes marquées par une baisse remarquable dans la variabilité de la direction des vents dominants. Le secteur des alizés continentaux (N-NE) devient majoritaire après le 15 mars. Avant cette date, la vitesse du vent montre des fluctuations de grande amplitude attribuables à des changements transitoires dans la direction dominante : les vents des secteurs continentaux (NE à SE), bien que peu fréquents, sont notoirement plus intenses. Ce sont eux qui imposeront pour une grande part la variabilité observée à moyen terme.

- à très court terme apparaît une périodicité nycthémérale caractéristique : le vent est statistiquement plus fort l'après-midi que la nuit et le matin avec un maximum vers 15 heures. On observe par ailleurs une périodicité asynchrone dans la direction.

- quelle que soit l'échelle de temps considérée, une augmentation de la fréquence des alizés maritimes (NW-N) s'accompagne simultanément d'un tarissement des flux d'alizés d'origine continentale (N-NE).

La saison sèche 1989-1990 se révèle être une saison d'alizés intenses : vitesse moyenne élevée et faible occurrence des vents de secteur NW-N. Il apparaît que statistiquement, ces vents ne soufflent que périodiquement et exclusivement l'après-midi ; le contrôle de ce rythme diurne est vraisemblablement à rechercher parmi les caractéristiques climatiques régionales qui s'expriment à grande échelle : convection thermique et déplacements de centres d'action météorologiques principalement.

Les estuaires sont des milieux sensibles, d'une extrême variabilité spatio-temporelle, tant longitudinale que transversale et verticale (Malone 1986). L'impact d'une telle périodicité nycthémérale sur les caractéristiques hydro-bio-climatiques des masses d'eau estuariennes et sur leurs hôtes sera vraisemblablement notoire. Une intensification rapide et périodique de la vitesse du vent liée à un changement significatif de sa direction sera en effet susceptible :

- d'une part d'initier à court terme des processus accrus de diffusion verticale turbulente avec modification des propriétés de la colonne d'eau (Spigel et al. 1986),

remise en suspension des sédiments et redistribution des sels nutritifs (Demers et al. 1987, Carper & Bachman 1984, Gabrielson & Lukatelich 1985),

-et d'autre part de générer des transports advectifs horizontaux susceptibles de favoriser les échanges de propriétés entre masses d'eaux (Le Fèvre 1986) et de redistribuer latéralement les organismes phytoplanctoniques (Huzzey et al. 1990).

BIBLIOGRAPHIE

- BINET D. (1988). Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest-africaine. *Aquat. Liv. Resour.*, 1: 115-132.
- CARPER G.L., & R.W. BACHMAN (1984). Wind resuspension of sediments in a Prairie Lake. *Can. J. Fish. Aquat.Sci.*, 41: 1763-1767.
- CURY P., & C. ROY (1988). Migration saisonnière et abondance apparente du Thiof au Sénégal : influence de la disparité régionale et des effets locaux de l'upwelling sénégal-mauritanien. *Oceanologica Acta*, 11(1): 25-36.
- DEMERS S., J.C. THERRIAULT, E. BOURGET & A. BAH (1987). Resuspension in a shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment : wind influence. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 327-339.
- DHONNEUR G.(1973). Agroclimatology in the Semi-arid areas south of the Sahara. *Proceedings of the Regional Technical Conference, Dakar, 08/02/1971. W.M.O. n°340* : 5-24.
- FREON P. (1984). Des modèles de production appliqués à des fractions de stock dépendants des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal). *Océanogr. trop.*, ORSTOM, 19(1): 67-94.
- GABRIELSON J.O., & R.J. LUKATELICH (1985). Wind related resuspension of sediments in the Peel-Harvey Estuarine System. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 20: 135-145.
- GRALL J.R., P. LE CORRE & P. TREGUER (1982). Short-term variability of primary production in coastal upwelling off Morocco. *Rapp. P.v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180: 221-227.

- HALPERN D. (1977). Description of wind and upper ocean current and temperature variations on the continental shelf off Northwest Africa during march and april 1974. *J. Phy.Oceanogr.*, 7: 422-430.
- HARRIS G.P. (1986). Phytoplankton ecology : structure, function and fluctuation. Chapman and Hall, London, 384 p.
- HUNTSMAN S.A., & R.T. BARBER (1977). Primary production off northwest Africa : the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Research*, 24: 25-33.
- HUZZEY L.M., J.E. CLOERN & T.M. POWELL (1990). Episodic changes in lateral transport and phytoplankton distribution in South San Francisco Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 35(2): 472-478.
- JACQUES G., & P. TREGUER (1986). Ecosystèmes pélagiques marins. *Collection d'Ecologie*, n°.19, Masson , Paris, 243 p.
- LE FEVRE J. (1986). Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. Mar. Biol.*, 23: 163-299.
- LEMOALLE J. (1979). Biomasse et production phytoplanktoniques du lac Tchad 1968-1976. Relations avec les conditions de milieu. *Thèse Doctorat d'Etat*, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 287 p.
- LEROUX M. (1972). La dynamique des précipitations en Afrique Occidentale. *Publications de la direction de l'exploitation météorologique*, n° 23. ASECNA. DAKAR.
- LEROUX M. (1983). *Le climat de l'Afrique Tropicale. Vol. 1 et 2.* Champion Ed., Paris.
- MALONE T.C. (1986). Lateral variation in the production and fate of phytoplankton in a partially mixed estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32: 149-160.
- MICHEL P. (1973). Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. Mémoire ORSTOM, n° 63, Paris.

- MITTELSTAED E. (1983). The upwelling area off Northwest Africa . A description of phenomena related to coastal upwelling. *Prog. Oceanogr.*, **12**: 307-331.
- PORTOLANO P. (1986). Analyse des séries vent-température de la mer en surface le long des côtes sénégalaises. *Océanogr. trop.*, *ORSTOM*, **21**(2): 205-227.
- REBERT J.P. (1983). Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. *Doc. scient. Cent. Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye*, n° 93.
- ROY C. (1989). Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal. *Oceanologica Acta*, **12**(4): 361-369.
- SPETH P., & A. KÖHNE (1983). The relationship between sea surface temperatures and winds off Northwest Africa and Portugal. *Océanogr. trop.*, *ORSTOM*, **18**(1): 69-80.
- SPIGEL R.H., J. IMBERGER & K.N. RAYNER. (1986). Modeling the diurnal mixed layer. *Limnol. Oceanogr.*, **31**(3):533-556.
- TEISSON C. (1982). Application de la théorie d'Ekman à l'étude des courants et des remontées d'eaux profondes le long des côtes sénégalaises. *Doc. scient. Cent. Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye*, n° 106.

ANALYSE DE LA VARIABILITE DU VENT A SAINT-LOUIS
DURANT LA SAISON FROIDE DECEMBRE 1989 - MAI 1990.

Mots clés : Alizés, variabilité à court et moyen terme, estuaire du fleuve Sénégal.

Résumé :

Les données météorologiques relatives à la vitesse et à la direction du vent mesurées à l'aérodrome de Saint-Louis (Sénégal) durant la saison sèche (décembre 1989 - mai 1990) sont ici considérées. Il apparaît que cette saison est caractéristique d'une phase intensive (sensu Roy 1989) du régime des alizés : sur l'ensemble de la période, la vitesse moyenne est élevée (5,2 m/s) et les vents de secteur N-NE dominant. L'analyse statistique des données tri-horaires regroupées suivant différents pas de temps fait ressortir divers points :

- les fréquences des vents d'origine maritime et continentale varient toujours en opposition de phase,

- le début de la saison sèche est caractérisé par un régime d'alizés perturbé avec de fréquentes et violentes fluctuations dans la direction des flux dominants et une vitesse moyenne relativement faible ; à l'inverse, la fin de la saison sèche est remarquable par la constance et la vigueur des flux d'alizés continentaux,

- il existe une périodicité nyctémérale rémanente sur l'ensemble de la période considérée, la vitesse du vent étant minimale au lever du jour et maximale en milieu d'après-midi ; une périodicité asynchrone dans la direction dominante du vent y semble associée, surtout pour la deuxième période.

ANALYSIS OF THE WIND VARIABILITY IN THE SENEGAL ESTUARY DURING
THE COLD SEASON DECEMBER 1989-MAY 1990.

Key words : trade-winds, middle- and short-term variability, Senegal estuary.

Abstract :

Wind data collected during the cold season, between December 1989 and May 1990, at the meteorological station of Saint-Louis airport (Senegal) are considered. This season appears representative of an intensive phase (sensu Roy 1989) of the trade-winds activity : the mean wind speed over the entire period is high (5.2 m/s), and associated with a N-NE dominance in the trade-winds direction. Statistical analysis of the tri-hourly wind data averaged over different time intervals shows that :

- landward and seaward wind frequencies vary in opposition,

- winter is characterized by a disturbed trade-winds flow with high and frequent fluctuations in wind direction and a relatively weak mean wind speed. During spring, on the opposite, the wind regime appears regular with a high and persistent landward flux.

- throughout the period studied, trade-winds velocity shows a remanent nycthemeral periodicity. Wind speed is minimal in the early morning and maximal in mid-afternoon, and wind direction shows a similar, but asynchronous periodicity, particularly during spring.



OERSCI

BP 3
34001 St GELY du FESC Cedex
Tél. 07 04 06 20

ISBN : 2-7099-1128-0
Éditions de l'ORSTOM
72, route d'Aulnay
93143 BONDY Cedex