

# PRODUCTIONS PRIMAIRE ET SECONDAIRE DES LAGONS

## LE PHYTOPLANCTON ET LE ZOOPLANCTON DES LAGONS

Les peuplements planctoniques des lagons regroupent deux grandes catégories d'organismes: le plancton végétal ou phytoplancton, le plancton animal ou zooplancton. Généralement de petite taille, ces organismes ont en commun de posséder des capacités de déplacement faibles, voire nulles pour de nombreuses espèces du phytoplancton, et d'être ainsi soumis aux mouvements des masses d'eau. Cependant, ils diffèrent par de nombreux aspects et les méthodologies de leur étude ne sont pas semblables.

### LES PEUPELEMENTS PHYTOPLANCTONIQUES

Le phytoplancton est formé d'organismes planctoniques autotrophes, c'est-à-dire possédant la capacité de synthétiser la matière organique par le processus de la photosynthèse. Seul producteur primaire dans les eaux océaniques, le phytoplancton partage, en milieu côtier, cette fonction avec les algues benthiques (macrophytes, microphytes ou symbiotes) et quelques plantes supérieures aquatiques. Dans l'écosystème corallien, sa contribution à la production primaire globale est particulièrement modeste.

Il est composé essentiellement d'êtres unicellulaires, parfois réunis en colonies. La diversité des organismes présents dans les lagons est très importante: les groupes les plus riches en espèces sont les **diatomées**, algues brunes à enveloppe siliceuse, et les **dinoflagellés**, algues brunes à enveloppe calcaire. Mais tous les embranchements reconnus dans les algues à l'exception des algues rouges sont présents et leur inventaire est loin d'être terminé à ce jour. L'échelle des tailles s'étend du millième de millimètre (micron) à près d'un demi-centimètre et on reconnaît usuellement quatre classes de taille dans le phytoplancton: le **picoplancton**, inférieur à 2 microns, composé essentiellement de cyanophycées et de chlorophycées, le **nanoplancton** (2 à 20 microns) où se retrouvent la majorité des petits flagellés, le **microplancton** (20 à 200 microns) comprenant la plupart des diatomées et des dinoflagellés, et enfin le **macroplancton** (plus de 200 microns). Les méthodes d'étude du phytoplancton sont doubles: analyse qualitative par l'examen des récoltes en microscopie optique et électronique, estimation de la biomasse par le dosage des pigments chlorophylliens (chlorophylle principalement) ou le dénombrement des cellules en microscopie inversée.

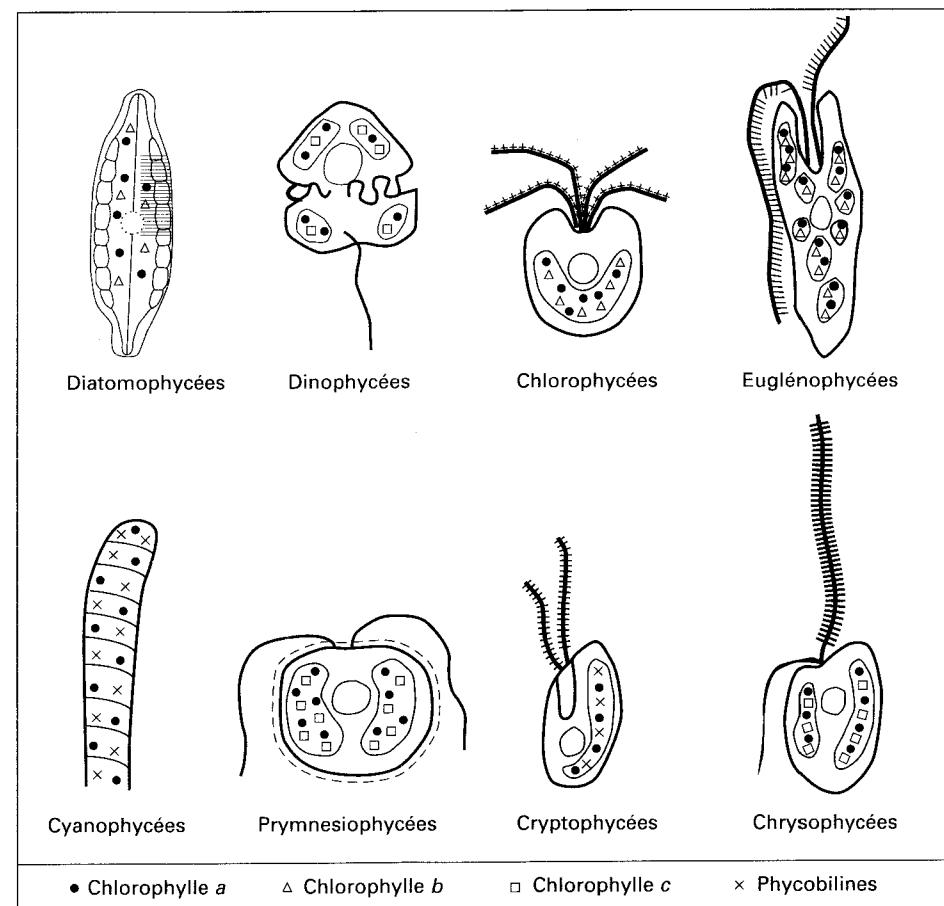


Fig. 1: Les huit classes d'algues du phytoplancton des lagons polynésiens et leur caractéristique pigmentaire (d'après Chrétiennot-Dinet, 1990)

Le phytoplancton des lagons comprend 8 classes d'algues représentées schématiquement sur la Figure 1. Il faut remarquer que 6 de ces classes concernent des organismes flagellés appartenant pour la plupart au nanoplancton.

La composition et la répartition des peuplements phytoplanctoniques vont dépendre étroitement des facteurs abiotiques et, en particulier, de la morphologie des lagons et des conditions hydrologiques qui y règnent. Nous l'illustrerons par quelques exemples pris dans l'île haute de Moorea et dans l'atoll de Mataiva.

### LES PEUPELEMENTS PHYTOPLANCTONIQUES DES LAGONS D'ÎLE HAUTE

Dans le cas d'une île haute, la morphologie du lagon peut être assez variée selon que celui-ci présente ou non un récif frangeant bien individualisé, un chenal plus ou moins profond, selon l'importance et la disposition des colonies coralliennes, selon l'existence d'une passe à proximité, etc.

Le lagon de Tiahura, à la pointe nord-ouest de l'île de Moorea, présente un schéma hydrologique classique. Les eaux océaniques passent par-dessus le front récifal, parcourent le récif, sont collectées par le chenal avant de retourner à l'océan par la passe; sur le récif frangeant, la situation est plus complexe et fait intervenir les courants induits par les alizés d'est qui vont à contre-sens de cette circulation générale. Le temps de résidence des eaux dans le lagon a été estimé à 6 heures 30 en moyenne pour l'ensemble du lagon (24 heures pour le récif frangeant).

Le peuplement phytoplanctonique de la frange océanique se caractérise principalement (Fig. 2) par la présence et l'abondance des coccolithophoridés (petites algues brunes dont l'enveloppe est recouverte de plaques calcaires ornementées, les coccolithes), mais également de diatomées et de dinoflagellés de grande taille appartenant à des genres typiquement planctoniques tels que les diatomées centriques (à symétrie radiaire) appartenant aux genres *Chaetoceros* ou *Rhizosolenia* ou les dinoflagellés *Ceratium*, *Ornithocercus* ou *Amphisolenia*. Ce plancton océanique se signale également par une dominance quantitative du picoplancton qui peut atteindre 90 % de la biomasse phytoplanctonique. Celle-ci reste cependant globalement faible (de l'ordre de 0,05 mg chl a / m<sup>3</sup>).

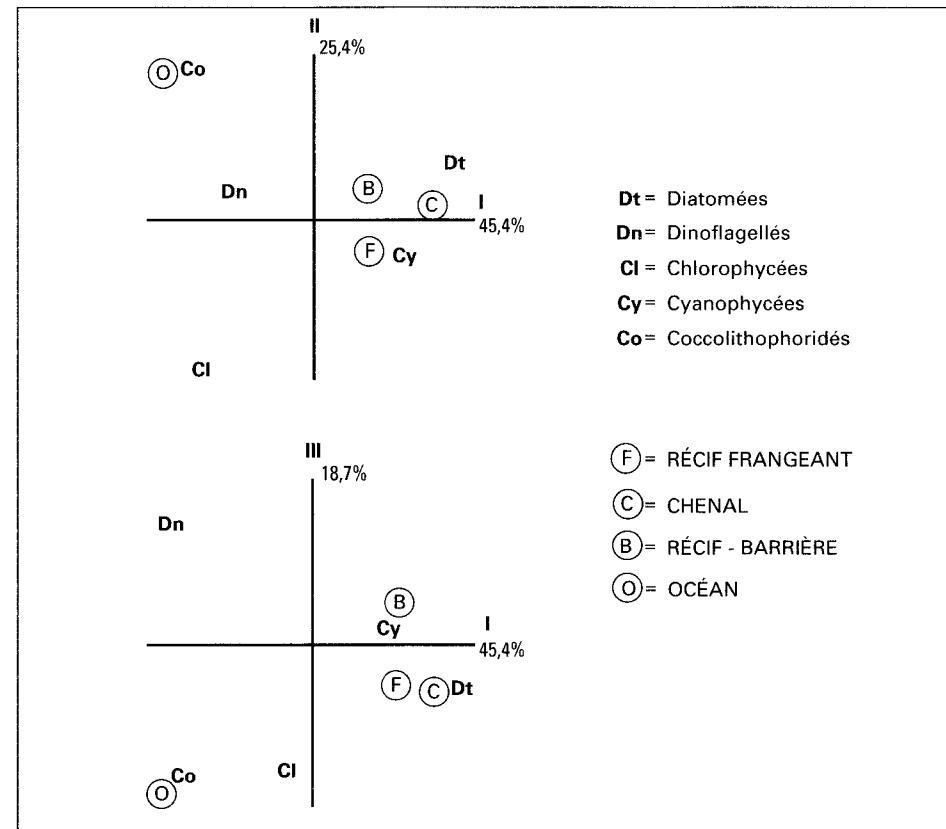


Fig. 2: Analyse factorielle des correspondances montrant la séparation entre le lagon et l'océan par les coccolithophoridés

Dans le lagon, le peuplement phytoplanctonique est qualitativement dominé par les diatomées et en particulier les diatomées pennées (à symétrie bilatérale) des genres *Nitzschia*, *Navicula*, *Lycmophora* et *Mastogloia* pour la plupart d'origine benthique et qui, détachées de leur substrat, constituent le tychoplancton. Si l'on considère les aspects quantitatifs, ce sont cependant les petits dinoflagellés (*Gymnodinium* sp.) qui constituent la base du peuplement du lagon. Par ces deux aspects, le phytoplancton du lagon est clairement individualisé par rapport au phytoplancton océanique.

De plus, le phytoplancton présente une répartition spatiale hétérogène dans le lagon. Une étude menée sur 18 mois de prélèvements hebdomadaires montre que le phytoplancton du récif frangeant se différencie de celui du reste du lagon. Quantitativement, sa biomasse est en moyenne plus élevée (0,10 - 0,15 mg chl a / m<sup>3</sup>) que dans le reste du lagon; qualitativement, les diatomées tychoplanctoniques et les cyanophycées y sont relativement plus importantes. Au contraire, dans le chenal et sur le récif-barrière, la biomasse moyenne ne diffère pas sensiblement de celle du proche océan (0,05 - 0,08 mg chl a / m<sup>3</sup>); mais la composition du phytoplancton varie selon les conditions de courant. On peut déceler une influence océanique plus ou moins importante révélée par l'abondance des coccolithophoridés. Il peut s'y produire ponctuellement des développements importants de petits dinoflagellés (*Gymnodinium*), ou de chlorophycées (*Pyramimonas*). Cependant, le temps de résidence très faible des eaux dans ces deux zones limite la durée de tels développements.

Les mécanismes démontrés à Tiahura se retrouvent autour de l'île: faible

biomasse dans les zones où les influences océaniques sont marquées, augmentation de la biomasse dans les zones où il existe un récif frangeant individualisé. Lorsque le chenal est large et profond, un plancton où dominent les diatomées et les dinoflagellés se développe.

### LES PEUPELEMENTS PHYTOPLANCTONIQUES DES LAGONS D'ATOLLS

Dans les lagons d'atolls, les caractéristiques physico-chimiques des eaux dépendent de leur temps de renouvellement. Elles sont en relation avec la fréquence et le volume des échanges avec l'océan, eux-mêmes tributaires de la présence ou non d'une passe et de l'importance des *hoa*. Le temps de renouvellement des eaux du lagon se compte ici, à la différence des îles hautes, en semaines ou en mois.

D'une manière générale, la biomasse phytoplanctonique dans ces lagons est plusieurs fois supérieure à celle de l'océan environnant; elle est de l'ordre de 0,10 à 0,30 mg chl a / m<sup>3</sup> dans les lagons ouverts tels que Rangiroa ou Tikehau, et peut atteindre 2 mg chl a / m<sup>3</sup> dans les lagons fermés.

De plus, à l'intérieur de chaque lagon, se manifeste une hétérogénéité spatiale, tant quantitative que qualitative. La biomasse phytoplanctonique est plus faible dans les zones soumises à des influences océaniques, plus forte au contraire dans les zones plus confinées ou à proximité des substrats. Dans les lagons ouverts, le phytoplancton est constitué principalement par des diatomées et dinoflagellés planctoniques de grande taille tels que *Thalassiosira*, *Protoperdinium* et *Ceratium*. Lorsque les lagons sont vastes et profonds, on retrouvera dans le plancton lagonaire nombre d'espèces présentes dans le plancton océanique. Ce n'est qu'à proximité des bordures de l'atoll ou près du fond que la biomasse augmente légèrement et qu'apparaissent des espèces détachées du substrat, des diatomées ou des cyanophycées.

Dans les lagons fermés, l'hétérogénéité spatiale est beaucoup plus marquée. Dans le cas de Mataiva, les plus fortes concentrations de phytoplancton peuvent être observées dans les parties est et sud-ouest de l'atoll, là où la couronne corallienne est continue ou n'est interrompue que par des *hoa* non fonctionnels; les plus faibles se trouvent face au grand *hoa* de la côte sud, mais seulement lorsque celui-ci fonctionne pleinement, par houle du sud. D'ailleurs, cet apport océanique se remarque par la qualité du phytoplancton qui présente plusieurs espèces de diatomées et de dinoflagellés d'origine océanique, alors que dans le lagon se développe au contraire un plancton composé principalement de diatomées d'origine benthique et de cyanophycées où peuvent apparaître ponctuellement des développements importants de chlorophycées ou de petits dinoflagellés.

Dans les lagons fermés, la multiplication d'une espèce peut parfois être telle qu'elle entraîne une coloration des eaux. On observe alors un phénomène d'eaux rouges qui ne se produit que dans certaines conditions météorologiques. Il concerne généralement des dinoflagellés qui sont des algues toxiques provoquant la mort des poissons. Un tel événement semble être assez fréquent dans l'atoll de Tupai lorsque souffle le *mara'amu* (vent de sud-est); en juin 1984, un petit dinoflagellé, *Cochlodinium*, totalisait environ 35 millions de cellules par litre, pour une biomasse chlorophyllienne atteignant 4 mg chl a / m<sup>3</sup>.

Il apparaît ainsi que la composition et la répartition des peuplements phytoplanctoniques des lagons polynésiens dépendent principalement de deux facteurs, la morphologie du lagon et son hydrologie. Les connaissances actuelles de ce phytoplancton permettent d'en faire un outil pour la typologie des eaux lagonaires, bien que beaucoup de questions restent en suspens quant au rôle précis qu'il joue dans l'écosystème corallien.

### LES PEUPELEMENTS ZOOPLANCTONIQUES

Le zooplancton, ou plancton animal, comporte deux catégories d'organismes. Les organismes dont tout le cycle biologique (phases larvaires et stade adulte) se déroule en pleine eau constituent l'**holoplancton**; ceux dont seulement une partie du cycle est planctonique, le reste étant benthique ou nectonique, composent le **méoplancton**.

Une troisième catégorie, le **plancton démersal**, comprenant des organismes alternativement benthiques le jour et planctoniques la nuit, a été créée récemment à la suite d'études en milieu corallien; nous l'incluons par commodité dans le méoplancton.

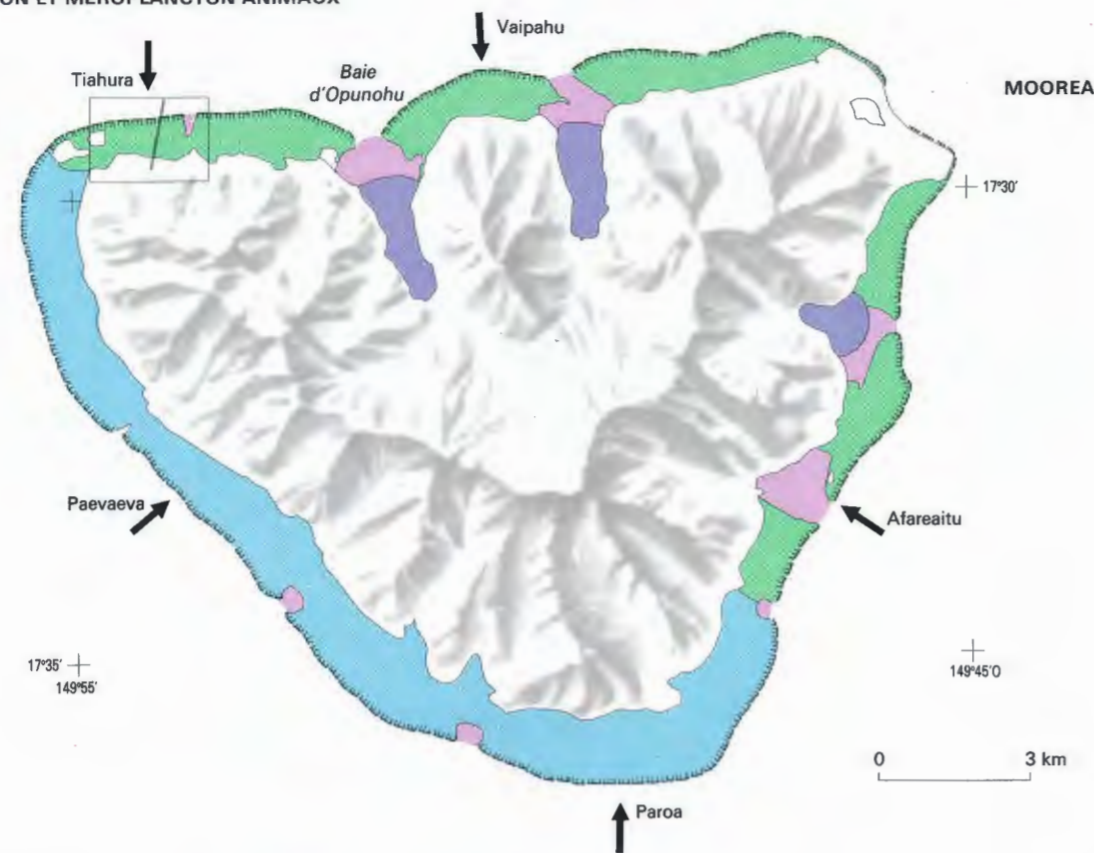
Alors que le plancton océanique compte plusieurs centaines d'espèces, l'holoplancton récifo-lagunaire est très peu diversifié: au mieux une douzaine d'espèces, dont six crustacés copépodes, deux chétognathes, un crustacé décapode, un cténaire et un ou deux appendiculaires. En revanche, le méoplancton offre une richesse spécifique énorme, puisque potentiellement toutes les espèces benthiques et nectoniques en font partie à un stade de leur vie.

En raison de leurs faibles dimensions (500 à 2 000 µm en moyenne) et de capacités natatoires réduites, ces organismes sont le jouet des déplacements d'eau. Cependant, l'hydrodynamisme n'explique pas à lui seul la répartition des diverses espèces; les exigences écologiques des organismes à l'égard de divers facteurs biotiques ou abiotiques conduisent à une hétérogénéité spatiale que nous allons illustrer par la présentation des résultats obtenus dans trois îles polynésiennes: Moorea, Mataiva et Takapoto.

Les données acquises proviennent pour la plupart de récoltes effectuées au filet à plancton; cependant, certaines récoltes ont été obtenues à l'aide de pièges à émergence; cette méthode consiste à profiter de l'ampleur des variations liées à l'alternance des jours et des nuits (variations nyctémérales), qui affectent la majorité du plancton de ces milieux, pour capturer les organismes lors de leurs déplacements ascendants.



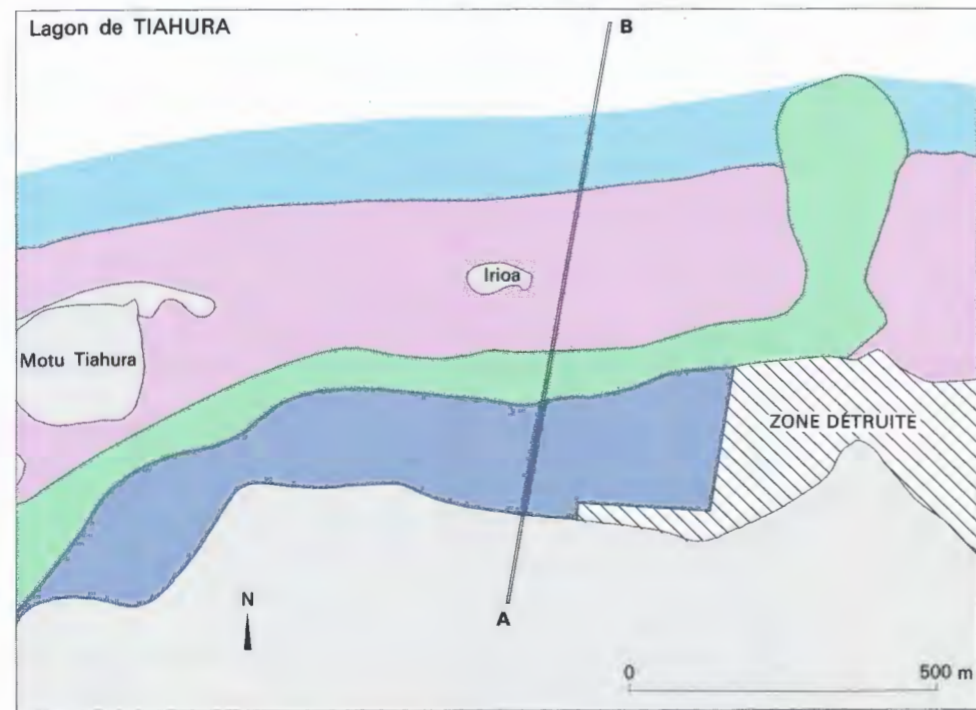
HOLOPLANCTON ET MÉROPLANCTON ANIMAUX



- Peuplement de mode abrité profond : H/M = 20
- Peuplement de mode battu profond : H/M = 4
- Peuplement de mode battu peu profond : H/M = 1
- Peuplement de mode abrité peu profond : H/M = 0,1
- Houle dominante

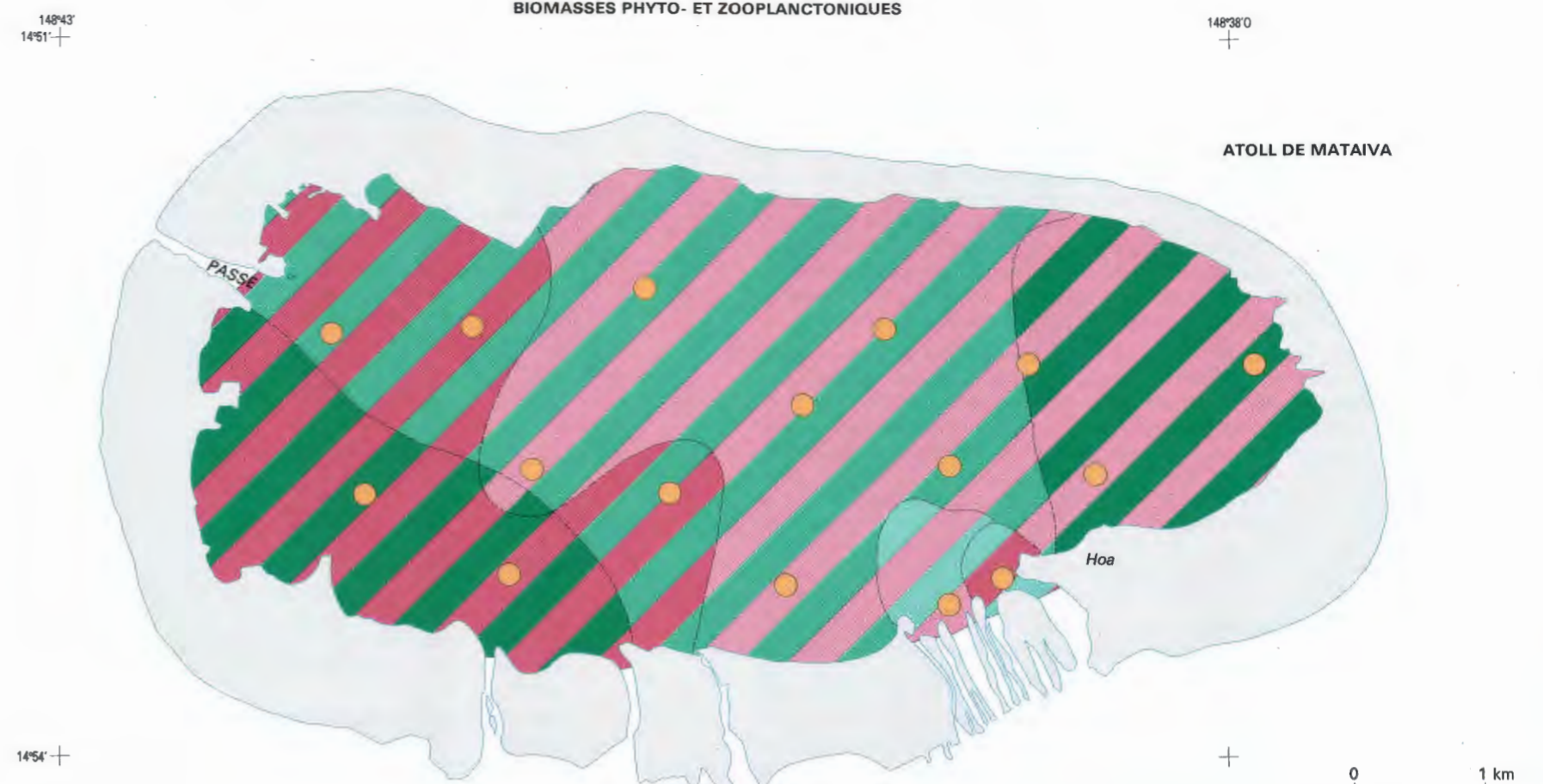
$$H/M = \text{rapport} \frac{\text{Holoplancton}}{\text{Méroplancton}}$$

LE PHYTOPLANCTON



- Frange océanique : coccolithophoridés, grandes diatomées centriques, grands dinoflagellés
- Récif-barrière : petits dinoflagellés et chlorophycées
- Chenal : petits dinoflagellés et chlorophycées
- Récif frangeant : cyanophycées, diatomées pennées tychoplanctoniques
- Terres émergées

BIOMASSES PHYTO- ET ZOOPLANCTONIQUES

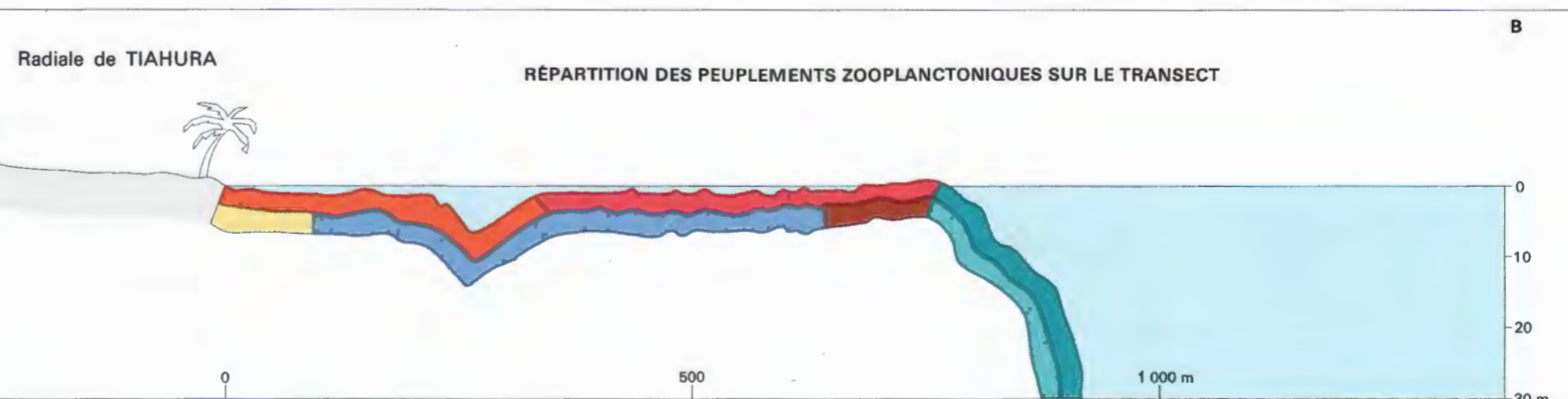


- Phytoplancton**
  - Zone lagonaire : 0,30 à 0,70 mg chl a / m<sup>3</sup>
  - Zone confinée : 0,50 à 1,20 mg chl a / m<sup>3</sup>
  - Influence océanique : 0,17 à 0,40 mg chl a / m<sup>3</sup>
- Zooplancton**
  - 135 ± 15 mg/m<sup>3</sup>
  - 48 ± 17 mg/m<sup>3</sup>

- Lieu d'échantillonnage
- Terres émergées

ZOOPLANCTON : TAXONS CARACTÉRISTIQUES

- Labidocera bataviae, Paracalanus parvus, Oikopleura longicauda, Sagitta enflata, larves de mollusques
- Sagitta oceania, larves de brachyours, de Natantia, de poissons
- Undinula vulgaris, Tretomphalus sp., œufs de poissons, larves de Lucifer sp.
- Terres émergées



- Peuplements diurnes**
  - de la frange océanique
  - du récif-barrière
  - du récif frangeant et du chenal
- Peuplements nocturnes**
  - de la pente externe
  - de l'arrière crête récifale
  - des récifs barrière et frangeant
  - de la zone sableuse de l'arrière récif frangeant
- Terres émergées



### LES PEUPELEMENTS DU TRANSECT DE TIAHURA À MOOREA

L'afflux constant de l'eau de l'océan par-dessus la crête récifale soumet la plus grande partie du lagon à un régime hydrique de type fluvial ou proche-estuarien. Les peuplements planctoniques rencontrés sont désignés par des caractéristiques topographiques.

**Le peuplement du proche océan** est dominé à 80 % par de l'holoplancton typiquement océanique; les copépodes calanidés, corycéidés, oithonidés et oncéidés en constituent la très grande majorité. Sa biomasse diurne est d'environ 40 mg / m<sup>3</sup> (poids frais). Même si sa richesse spécifique est plus faible qu'au large, elle reste nettement plus élevée que dans le lagon. De nuit, émerge un méroplancton caractérisé par l'abondance des postlarves de crustacés décapodes, des œufs et larves de poissons, des larves d'isopodes et de copépodes parasites de poissons et par des éléments démersaux typiquement récifaux comme le copépode *Labidocera bataviae* et des mysides. Ces peuplements nocturnes émergent à raison de 1 300 mg / m<sup>2</sup> / j et ils fournissent en surface une biomasse environ deux fois plus élevée (90 mg / m<sup>3</sup>) que durant le jour.

**Le peuplement du lagon** est, au contraire, dominé à 60-90 % par le méroplancton dont la biomasse diurne reste faible (25 mg / m<sup>3</sup>). On peut distinguer un peuplement du récif-barrière et un peuplement commun au récif frangeant et au chenal. Le premier, très pauvre de jour, comporte localement quelques éléments holoplanctoniques typiques des zones récifo-lagonaires, comme les copépodes *Acartia fossae* et *Undinula vulgaris*, des reliquats du plancton océanique et du méroplancton dominé par des larves de mollusques gastéropodes, des larves de décapodes et des foraminifères. Le second, plus riche, recèle un holoplancton tout aussi sporadique et un méroplancton de composition voisine de celle rencontrée sur les récifs-barrière; cependant, l'abondance des larves de gastéropodes et des œufs et larves de poissons y est nettement plus élevée.

De nuit, l'hétérogénéité des peuplements se présente un peu différemment. On distingue: **un peuplement d'arrière-crête récifale** dominé par des postlarves de décapodes et des larves d'isopodes et de copépodes parasites (éléments communs avec le méroplancton nocturne émergent de la pente externe), **un peuplement des zones barrière et frangeante** à pâtés coralliens dispersés caractérisé par l'abondance des larves et postlarves de décapodes et des larves de gastéropodes et **un peuplement de la zone sédimentaire de l'arrière-récif frangeant**, marqué par des pullulations de copépodes benthiques harpacticoides et de larves de crabes littoraux ou terrestres (comme les célèbres *tupa*). Ajoutons à ces trois peuplements celui d'une zone remaniée par l'homme où abondent les annélides polychètes. L'émergence de ces peuplements se traduit par un flux de biomasse de 370 mg / m<sup>2</sup> / j sur l'ensemble du lagon, ce qui entraîne une biomasse nocturne moyenne en surface de 100 mg / m<sup>3</sup>.

En résumé, le peuplement de la frange océanique diffère nettement de ceux du lagon par une véritable composante holoplanctonique constante; ceux du lagon, si l'on excepte quelques espèces holoplanctoniques à affinités récifales et, à ce titre, plutôt démersales, sont dominés par du méroplancton tributaire de la (re)production nocturne des organismes benthiques et nectoniques. On perçoit ici l'importance des variations nyctémérales.

### LES PEUPELEMENTS DANS LES LAGONS ENTOURANT MOOREA

Les peuplements des lagons ceinturant l'île de Moorea ont été étudiés dans six secteurs offrant des conditions d'hydrodynamisme et de profondeur variées. Les peuplements les moins denses (biomasse = 3 à 10 mg / m<sup>3</sup>) sont observés dans les secteurs exposés directement à la houle dominante (côte ouest) ou situés à proximité de passes largement ouvertes sur l'océan (côtes est et nord-est). À l'inverse, les peuplements les plus denses (biomasse = 153 mg / m<sup>3</sup>) prennent place dans la zone abritée de la baie d'Opunohu.

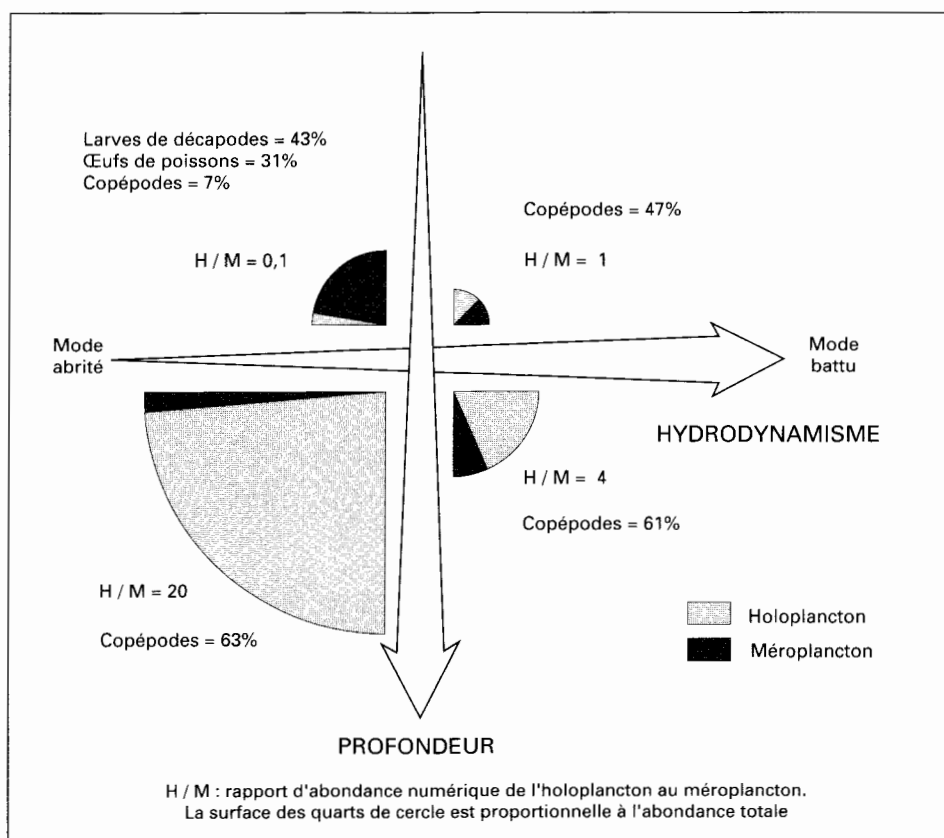


Fig. 3: Influence de l'hydrodynamisme et de la profondeur sur les peuplements planctoniques des lagons entourant l'île de Moorea (d'après Lefèvre, 1986)

L'influence respective des deux facteurs que constituent l'hydrodynamisme et la profondeur a pu être mise en évidence et l'hétérogénéité des peuplements qui en résulte est présentée dans la Figure 3. Il apparaît ainsi une double opposition dans laquelle on relèvera:

- que l'holoplancton représenté par les copépodes domine partout, sauf dans les zones abritées peu profondes (en particulier dans le secteur de Tiahura où le méroplancton le supplante largement)
- que cet holoplancton est composé pour l'essentiel d'espèces océaniques importées (surtout *Clausocalanus* spp.) et/ou d'espèces à affinités récifales (*Acartia fossae*), sauf en milieu abrité et profond où s'établit un peuplement différent dominé par le copépode *Calanopia minor* et comportant plusieurs espèces véritablement pélagiques propres à ces milieux.

La zone des passes est un lieu d'affrontement des eaux lagonaires et des eaux océaniques; selon les conditions du moment, l'abondance et la composition des peuplements y sont fort variables. Néanmoins, on remarque parfois, côté lagon, de fortes concentrations de larves de décapodes, d'œufs de poissons (probablement de scaridés) et du copépode *Undinula vulgaris*, et côté océan, une abondance inhabituelle de copépodes corycéidés et saphirinidés.

### LES PEUPELEMENTS DES LAGONS D'ATOLLS

Deux types de lagon doivent être distingués: les lagons ouverts qui sont en relation permanente avec l'océan par une passe, et les lagons fermés qui sont isolés de l'océan par une couronne récifale émergée continue.

**Dans les lagons ouverts**, les zones soumises à une influence océanique directe comportent un peuplement planctonique pauvre (biomasse de 20 à 50 mg / m<sup>3</sup>) et semblable à celui que l'on a rencontré dans certains lagons de récif-barrière; il est composé d'espèces méroplanctoniques, d'espèces holoplanctoniques à affinités récifales comme *Acartia fossae* et de reliquats holoplanctoniques importés de l'océan.

**Dans les lagons fermés et les zones abritées des lagons ouverts**, se développe au contraire un peuplement holoplanctonique caractéristique des milieux lagonaires; sa biomasse, bien que fort variable en raison d'importantes efflorescences à caractère saisonnier se situe le plus souvent entre 50 et 100 mg / m<sup>3</sup>. Dans ces zones, plusieurs espèces parmi les douze mentionnées précédemment constituent des populations pouvant atteindre momentanément des densités considérables (plus de 1 000 individus par mètre cube). C'est dans les couches profondes du lagon que ces densités sont les plus fortes avec des biomasses deux fois plus élevées qu'en surface. Le méroplancton n'est pas pour autant absent, mais, en dehors des périodes de reproduction massive des géniteurs, il reste discret et dominé par les larves de mollusques, de polychètes et de décapodes.

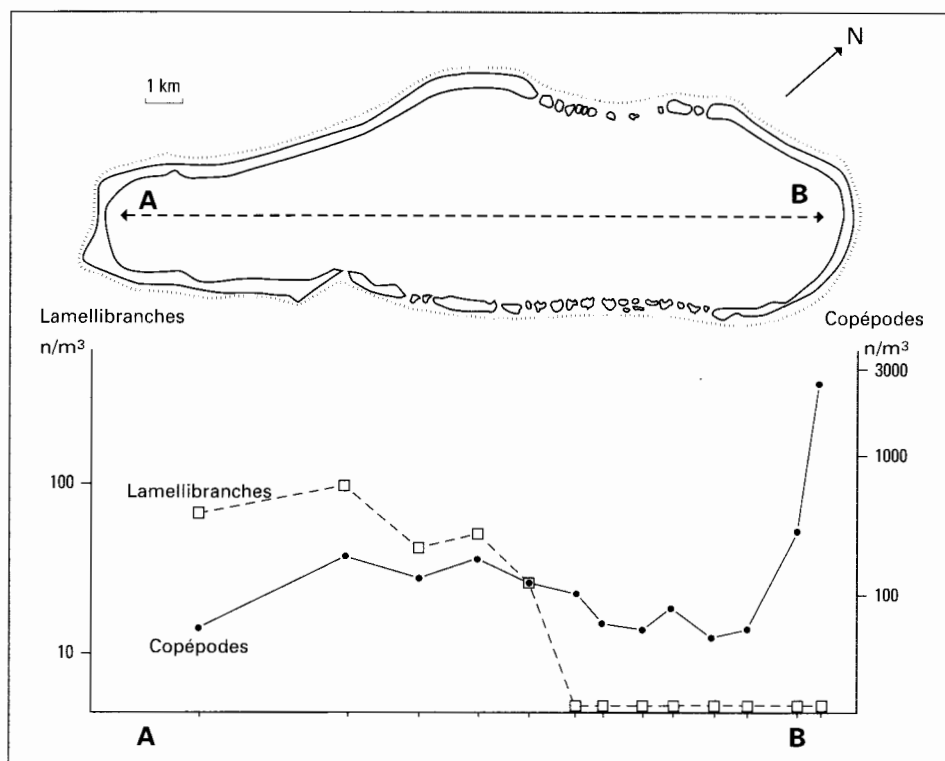


Fig. 4: Répartition en surface, selon la coupe A-B, de l'abondance des copépodes et des larves de lamellibranches dans le lagon de l'atoll de Takapoto

Dans les zones lagonaires fermées ou dégagées de l'influence océanique, la répartition des peuplements dépend principalement de l'influence des vents dominants de secteur est. En effet, ces vents provoquent une dérive des eaux de surface vers l'ouest, dérive compensée par un lent déplacement des couches sous-jacentes en direction opposée et par des contre-courants le long des rivages. Il en résulte une circulation générale de type limnique, éventuellement modifiée par une relation océanique dans le cas de lagons ouverts. L'influence des composantes verticales de ce schéma de circulation fait encore l'objet d'hypothèses; par exemple (Fig. 4), l'abondance des petites formes de copépodes dans l'extrême nord-est du lagon de Takapoto semble relever de telles composantes ascendantes. En revanche, l'influence des composantes horizontales, en particulier de la dérive superficielle, paraît mieux établie; ainsi, l'abondance des larves de lamellibranches, des appendiculaires et des petites formes de copépodes dans l'ouest de ce même lagon semble résulter d'accumulations sous l'effet d'une telle dérive.

Les entrées d'eau océanique au travers de *hoa* compliquent encore ces schémas de répartition, en introduisant du méroplancton issu des formations récifales

extérieures, plus rarement de l'holoplancton océanique, mais aussi des éléments nutritifs; ces derniers semblent jouer un rôle décisif dans la répartition du copépode *Undinula vulgaris*, qui abonde justement dans les zones bordières affectées par des *hoa*, comme à Mataiva.

La comparaison entre les peuplements et leur répartition dans divers types de lagons polynésiens montre que trois principaux facteurs déterminent la répartition des organismes planctoniques: la lumière qui conduit de nombreuses espèces à occuper de préférence les couches profondes du lagon ou à s'abriter dans le réseau intracavitaire récifal; la profondeur qui permet ou non cette localisation profonde et ainsi l'existence de certaines espèces; l'hydrodynamisme qui, au moins en surface, entraîne nombre d'organismes dans des zones où ils s'accumulent.

Il apparaît que les zones calmes et profondes des lagons sont les seules à offrir un peuplement planctonique de type pélagique dominé par un holoplancton, certes peu diversifié mais abondant et caractéristique de ces milieux. Les zones agitées, peu profondes et soumises à l'influence océanique, entretiennent au contraire un peuplement méroplanctonique et démersal, qui n'accède à une vie véritablement planctonique que la nuit. Le benthos, en étant à l'origine de ce peuplement planctonique et en lui fournissant une protection diurne, affirme ainsi sa prééminence dans des zones où le pélagos ne parvient pas à s'installer.

B. DELESALLE et J-P. RENON

## UN MODÈLE DE FONCTIONNEMENT DU LAGON DE TIKEHAU

Les lagons d'atolls peuvent être considérés comme des écosystèmes bien limités par le récif externe, la surface du lagon même et une surface imaginaire qui passerait sous le fond, dans les sédiments, à une trentaine de centimètres de profondeur.

Les échanges d'énergie, de gaz et de matière organique et minérale, particulière ou dissoute, s'effectuent à travers ces limites selon des processus physiques et biologiques.

Les échanges lagon/océan dépendent de la configuration de l'atoll (présence de passes et de chenaux de communication), des conditions de l'hydrodynamisme, (une grande partie des eaux océaniques pénétrant dans le lagon sous l'action de la houle), et de la marée.

Le contenu de l'écosystème est fait d'eau de mer, de sable d'origine corallienne et des structures bioconstruites des pinacles coralliens. L'eau peut être libre ou contenue dans les interstices des sédiments ou du corail.

La photosynthèse, production primaire, permet aux végétaux de créer de la matière organique à partir des éléments minéraux dissous, en utilisant l'énergie du soleil. Les organismes qui contribuent à cette production sont en suspension dans les eaux (phytoplancton), posés sur les sédiments et les substrats durs (phytobenthos) ou fixés à l'intérieur de tissus animaux (symbiotes).

Les producteurs primaires sont consommés par les herbivores, constitués essentiellement par le microplancton et le mésoplancton, par des organismes vivant à la surface des sédiments et par des filtreurs fixés sur les substrats durs. Ces organismes seront à leur tour la proie des carnivores dont la taille va de 1 mm pour un chaetognathe à 1 m pour une carangue, par exemple.

La compréhension du fonctionnement d'un tel écosystème permet l'établissement d'un modèle, représentation simplifiée de la structure et des processus qui s'y déroulent. C'est à partir de l'étude suivie d'éléments biogéochimiques dans une série de stations tenant compte de l'hétérogénéité du milieu, et avec une fréquence permettant d'en appréhender les variations temporelles, que peut être proposé un tel modèle.

Le programme "ATOLL", mis en œuvre par l'ORSTOM en Polynésie française à partir de 1982, s'est attaché à préciser les caractéristiques physiques et chimiques du lagon et des eaux avoisinantes et à quantifier les échanges entre l'océan et le lagon. En même temps, on a cherché à estimer la quantité de matière organique particulière (MOP), à chiffrer les productions phytoplanctonique et phytobenthique, à évaluer la production, l'excrétion et l'ingestion du zooplancton, à donner la valeur de la reminéralisation au sein des sédiments et celle des échanges entre des eaux interstitielles et les eaux lagonaires.

Les résultats des campagnes de mesures sont rassemblés dans le schéma de fonctionnement (Tableau 1).

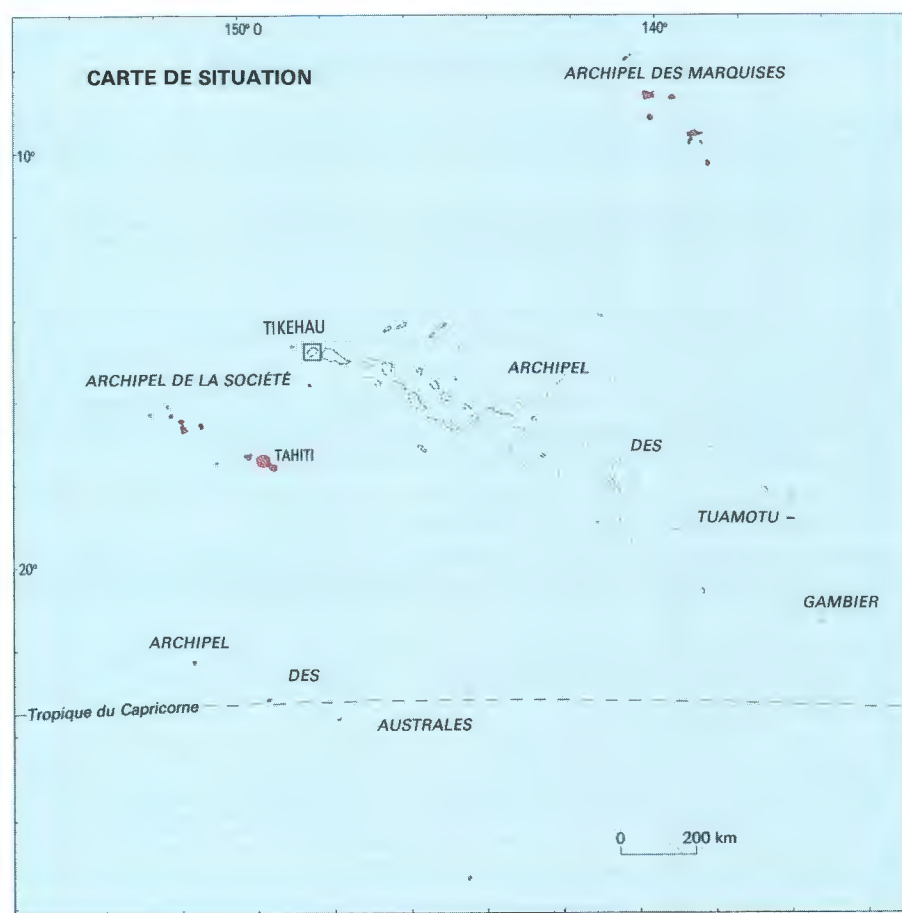
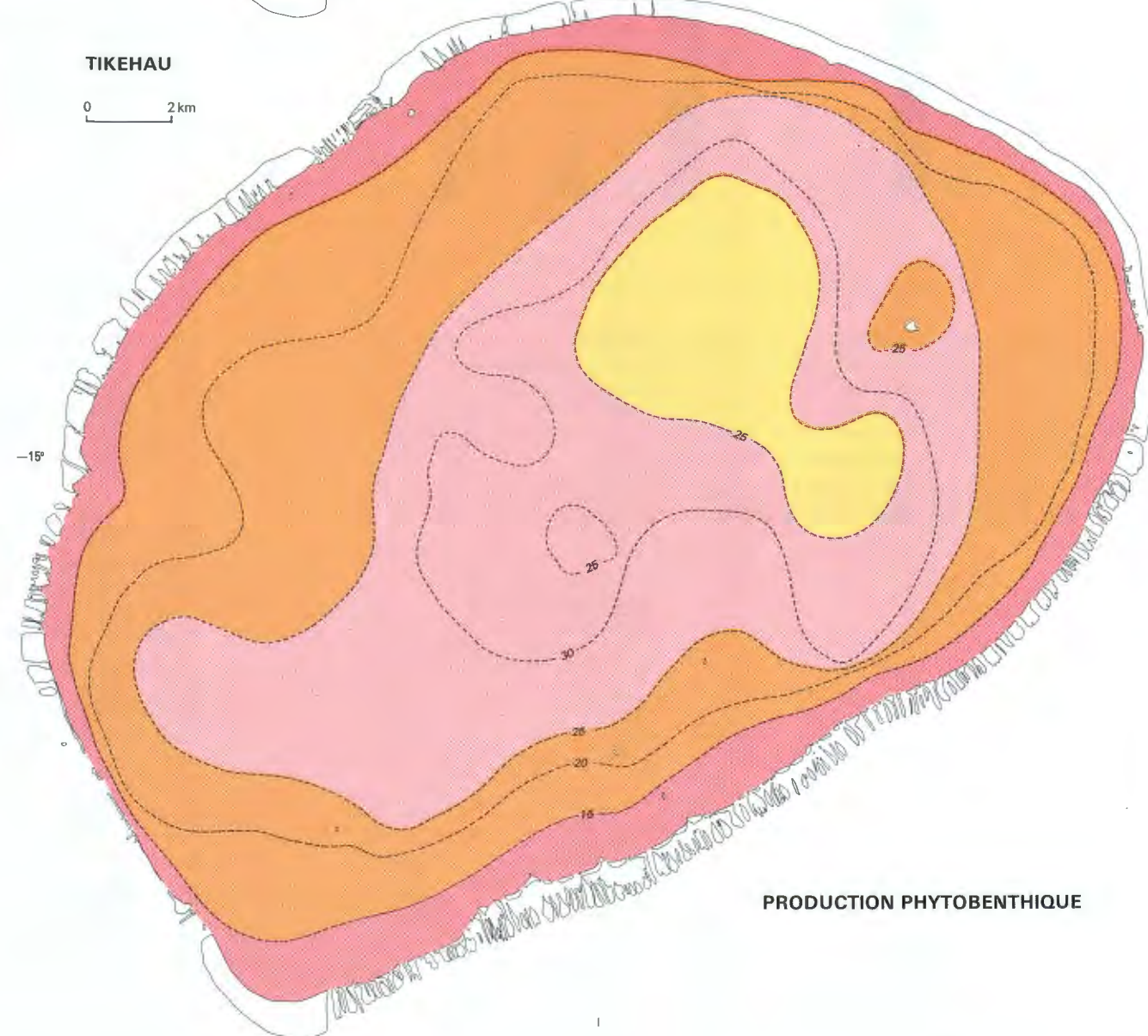
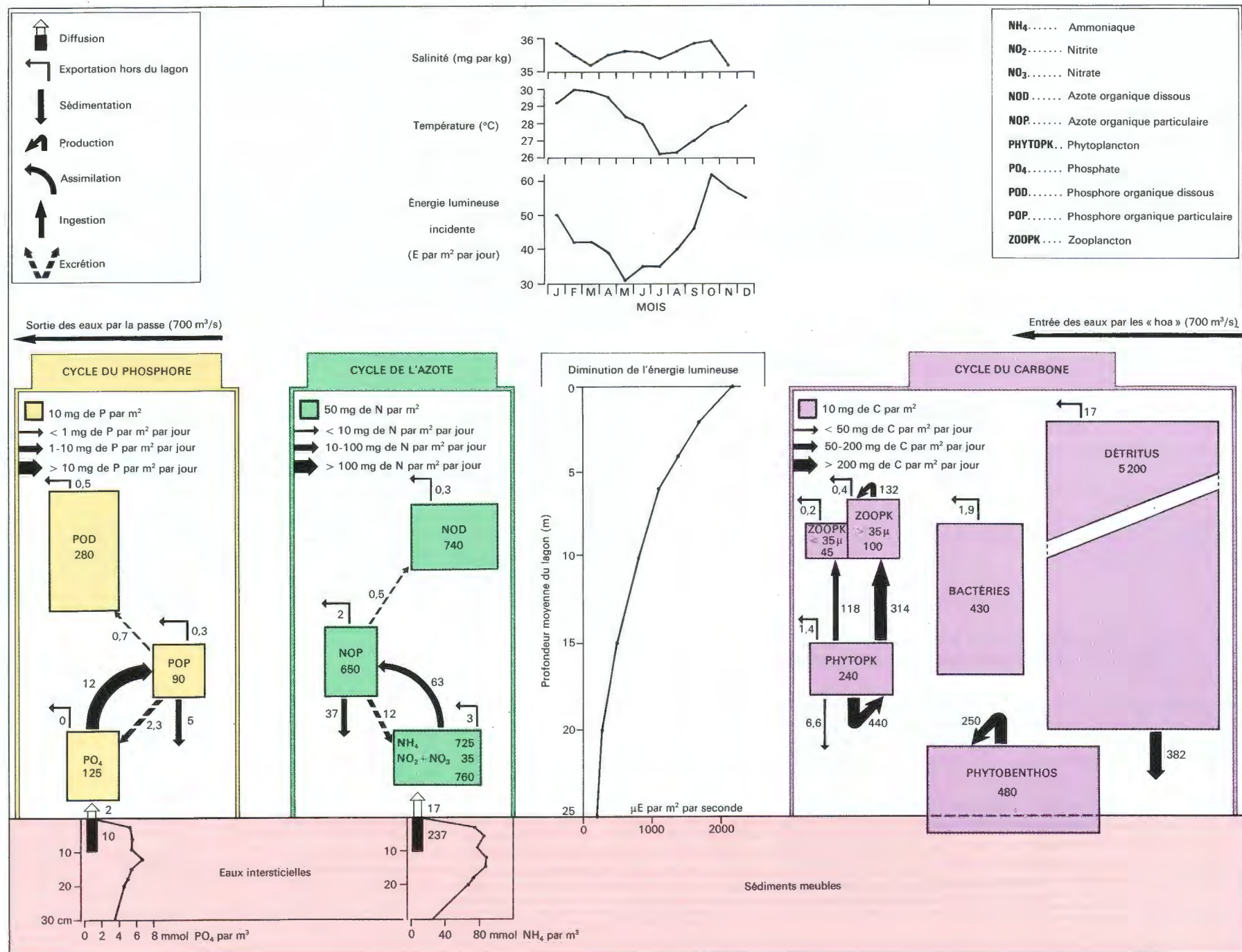
Tableau 1: Moyenne des concentrations en azote et phosphore (mg/m<sup>3</sup>) du lagon et des eaux océaniques superficielles

Milieu	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	NH <sub>4</sub>	PO <sub>4</sub>	POD	NOD	COP	NOP	POP
Océan proche	1.0 ± 0,6	11 ± 3	12 ± 1	8 ± 3	15 ± 8	104 ± 10	12 ± 2	1,4 ± 0,3
Lagon	1.5 ± 0,6	27 ± 6	5 ± 1	12 ± 3	25 ± 5	192 ± 10	21 ± 1	2,7 ± 0,2

**La salinité**, suivie chaque semaine pendant deux ans sur une radiale de cinq stations, varie peu au cours de l'année (35-36 ‰). Le léger fléchissement de la courbe dans les premiers mois de l'année peut être expliqué par la plus grande abondance des précipitations de décembre à mars.



SCHÉMA DE FONCTIONNEMENT DU LAGON DE TIKEHAU



- Production phytoplanctonique**
- 0,3 mg C par m<sup>2</sup> par jour
  - 0,4 mg C par m<sup>2</sup> par jour
  - 0,5 mg C par m<sup>2</sup> par jour
- Production phyto-benthique**
- 0,1 g C par m<sup>2</sup> par jour
  - 0,2 g C par m<sup>2</sup> par jour
  - 0,3 g C par m<sup>2</sup> par jour
  - 0,4 g C par m<sup>2</sup> par jour



**La température** des eaux, mesurée avec la même fréquence que la salinité, est assez fidèlement dépendante de l'énergie lumineuse incidente; on note cependant que la baisse thermique de l'hiver austral est plus tardive que celle de l'énergie lumineuse. Celle-ci diminue avec la profondeur pour ne représenter à 25 m (profondeur moyenne du lagon) que 10 % de la valeur de surface.

Une comparaison des concentrations en azote, carbone et phosphore des eaux du lagon avec celles des eaux océaniques superficielles proches de l'atoll (Tableau 1) montre que les eaux lagunaires sont 2 à 3 fois plus riches en carbone, azote et phosphore organiques particuliers (COP, NOP, POP) et ammoniacale (NH<sub>4</sub>) que les eaux océaniques, et présentent une richesse peu différente en azote minéral dissous (NO<sub>2</sub> - N + NO<sub>3</sub> - N), en azote organique dissous (NOD), en phosphate minéral dissous (PO<sub>4</sub> - P) et en phosphore organique dissous (POD).

**Les échanges hydriques** qui existent entre le lagon et l'océan se font au rythme de 700 m<sup>3</sup>/seconde, ce qui, compte tenu du volume lagunaire, entraîne un temps de résidence moyen des eaux dans le lagon de 175 jours. La sortie d'eau par la passe est compensée par une entrée équivalente par les chenaux situés à l'est et au sud de l'atoll.

## LE CYCLE DU CARBONE

Le carbone du lagon est représenté par la **matière organique particulaire** et le **benthos**.

Les débris (plancton mort, excréments de zooplancton, matière organique arrachée aux substrats coralliens) forment 90 % du carbone de la matière organique particulaire alors que la biomasse des bactéries est plus élevée que celle du phytoplancton et du zooplancton. Examens microscopiques et analyses chimiques permettent de déterminer la taille et la composition des particules (Fig. 5). Les particules organiques d'une taille inférieure à 3 µm constituent la majorité du carbone organique (76 %). C'est dans cette classe de taille (0,2 µm à 3 µm) que l'on trouve les bactéries, 90 % du phytoplancton, dont 76 % de cyanobactéries, et 80 % des débris.

La biomasse du phytobenthos, estimée à partir des teneurs en chlorophylle des cinq premiers millimètres de sédiment, est deux fois plus importante que celle du phytoplancton. La faune, les bactéries et les débris benthiques n'ont pas été quantifiés.

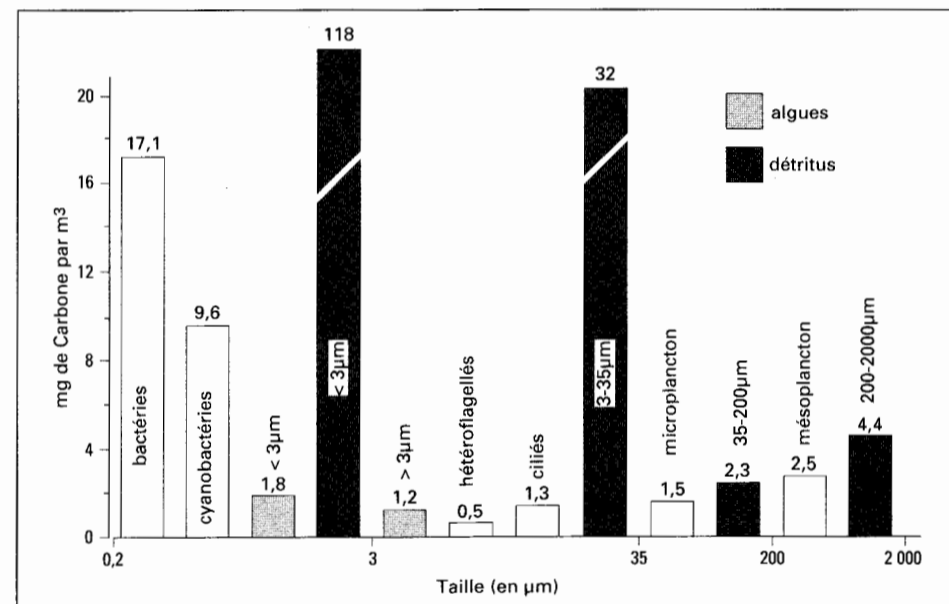


Fig. 5: Composition de la MOP, en avril 1985

La mesure in situ de l'assimilation de carbone minéral radioactif par le phytoplancton à différentes profondeurs permet d'évaluer la **production** de celui-ci. Cette production est pour 64 % dans la production totale de carbone du lagon avec 440 mg C/m<sup>2</sup>/j. Mais, malgré une telle production, la biomasse phytoplanctonique, mesurée à partir de la chlorophylle *a*, reste faible car elle est en grande partie ingérée par le zooplancton (314 mg C/m<sup>2</sup>/j).

Notons que le zooplancton (35 à 2 000 µm) produit 132 mg C/m<sup>2</sup>/j. La production des bactéries et du zooplancton de taille inférieure à 35 µm est inconnue.

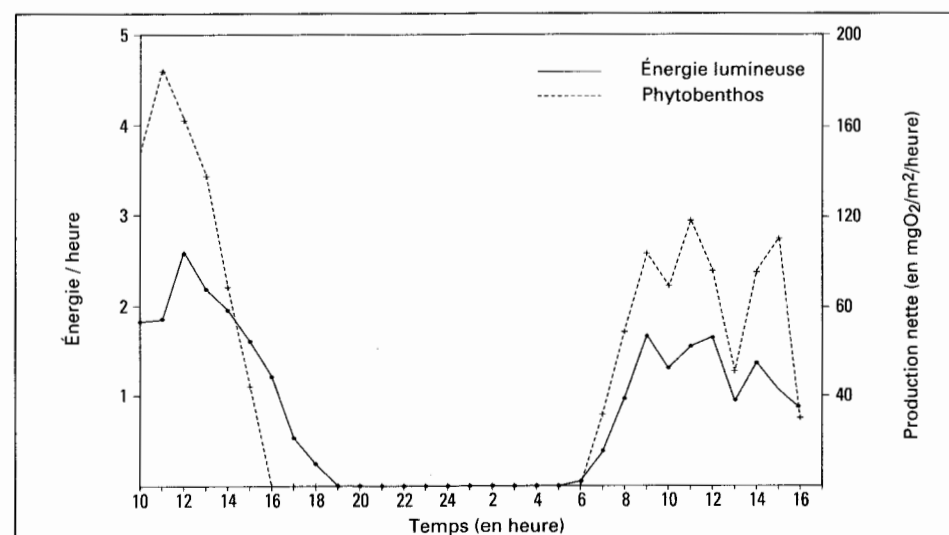


Fig. 6: Évolution de la production du phytobenthos en fonction de l'énergie lumineuse incidente

La comparaison plancton/benthos montre que la production phytobenthique représente 57 % de la production phytoplanctonique, ce qui va à l'encontre de bon nombre de travaux sur le milieu corallien qui concluent à la prééminence de la production primaire benthique sur la production primaire phytoplanctonique. Mais ces travaux, notamment ceux qui ont été effectués sur la Grande Barrière d'Australie, ont été réalisés dans des zones de faible profondeur, alors que l'on sait que la production du phytobenthos est fortement dépendante de l'énergie lumineuse incidente, donc de la profondeur (Fig. 6).

Cela permet d'établir une relation entre production: (en µg O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/j) et profondeur (m):

$$\text{Production} = 25,5 \cdot \text{profondeur} + 1\,005$$

et de construire alors une carte de la production phytobenthique journalière après avoir transformé la production d'oxygène en production de carbone par la relation:

$$\text{Production brute C} = (\text{Prod. nette O}_2 \times 0,375 \times \text{PQ}) + (\text{Respiration O}_2 \times 0,375 \times \text{RQ}),$$

avec PQ et RQ (coefficients photosynthétique et respiratoire) = 1.

En multipliant les productions horaires du Tableau 2 par 10 (nombre d'heures d'éclairement) et en les intégrant jusqu'au fond du lagon, on peut également construire la carte de la production phytoplanctonique journalière.

Tableau 2: Production phytoplanctonique horaire en fonction de la profondeur

Profondeur (en m)	Production (en mg C/m <sup>2</sup> /h)
0 à 2	3,92 ± 1,02
2 à 5	2,27 ± 0,67
5 à 10	2,68 ± 1,33
10 à 15	2,00 ± 0,72
15 à 20	1,17 ± 1,15
20 à 24	0,54

La production benthique est supérieure à la production planctonique dans les 10 premiers mètres, à la périphérie du lagon. Cette zone de faible profondeur ne représente cependant que 2 % de la surface.

## LE CYCLE DE L'AZOTE

La majeure partie de l'azote du lagon se présente sous forme organique (62 %): 34 % sous forme **dissoute** et 28 % sous forme **particulaire**. L'azote minéral dissous est essentiellement de l'ammoniacale (95 %).

**L'azote organique dissous** (NOD) est produit par l'excrétion du zooplancton (0,5 mg N/m<sup>2</sup>/j) et d'autres organismes et par la dégradation bactérienne de la Matière Organique Particulaire, non quantifiées. Les eaux lagunaires sont à peine plus riches en NOD que l'océan et exportent 0,3 mg N/m<sup>2</sup>/j vers les eaux extérieures.

La forme d'**azote minéral dissous** la plus abondante du lagon est l'ammoniacale (NH<sub>4</sub>). L'origine de NH<sub>4</sub> est attribuée à l'excrétion du zooplancton (12 mg NH<sub>4</sub> - N/m<sup>2</sup>/j) et à la diffusion à partir des sédiments, estimée à 234 mg NH<sub>4</sub> - N/m<sup>2</sup>/j (mesurée dans une chambre anoxique). Mais l'assimilation au contact eau-sédiment par les organismes aérobies n'utilisant pas l'énergie lumineuse pour la synthèse organique (organismes non photo-autotrophes) ne permettrait qu'à 7 mg/m<sup>2</sup>/j de NH<sub>4</sub> - N (valeur mesurée dans une chambre oxygénée) de diffuser dans la masse d'eau.

La somme de l'excrétion et de la diffusion représente 46 % de l'assimilation par le phytoplancton d'azote dissous, le reliquat de 54 % pouvant être fourni par l'azote moléculaire dissous (N<sub>2</sub>) assimilable par les cyanobactéries du phytoplancton et par la reminéralisation bactérienne au sein de la colonne d'eau.

**La concentration en azote organique particulaire est pratiquement constante** au cours de l'année, ce qui laisse supposer l'existence d'un équilibre entre sa production et son élimination. Celle-ci est la somme de la sédimentation (36 mg/m<sup>2</sup>/j), de l'ingestion par les organismes détritivores (poissons et filtreurs), de l'exportation hors du lagon (2 mg/m<sup>2</sup>/j) et de l'excrétion (12 mg/m<sup>2</sup>/j). La production est la somme de celles du phytoplancton (63 mg/m<sup>2</sup>/j), des bactéries utilisant NOD comme substrat et de la quantité d'azote organique particulaire (NOP) détritique.

## LE CYCLE DU PHOSPHORE

**Le phosphore organique** dissous (POD) représente 61 % du phosphore total du lagon. Il est alimenté par l'excrétion du zooplancton (0,7 mg/m<sup>2</sup>/j), par d'autres excréments non quantifiés et par la dégradation bactérienne de la matière organique particulaire. Il est éliminé par son exportation (0,5 mg/m<sup>2</sup>/j).

**Le phosphore minéral** (PO<sub>4</sub> - P) forme 25 % du phosphore total. Il est assimilé par le phytoplancton (12 mg/m<sup>2</sup>/j) et alimenté par l'excrétion du zooplancton (2,3 mg/m<sup>2</sup>/j) et la diffusion à partir des sédiments (1,2 mg/m<sup>2</sup>/j). Mais, comme pour l'azote minéral, une bonne partie du phosphore diffusé par les sédiments est assimilée sur le fond du lagon: 14,9 mg/m<sup>2</sup>/j, soit 92,5 % des apports par diffusion (16,1/mg/m<sup>2</sup>/j) mesurés dans la chambre anoxique.

La somme de l'excrétion et de la diffusion représente 29 % de l'assimilation, le reste pouvant provenir de la reminéralisation bactérienne dans la colonne d'eau (8,5 mg/m<sup>2</sup>/j).

**Le phosphore organique particulaire**, 14% du phosphore total, est alimenté par la production phytoplanctonique (12 mg/m<sup>2</sup>/j), les débris exogènes et la production des bactéries utilisant le phosphore organique dissous (POD). Il est éliminé de l'eau par l'exportation hors du lagon (0,3 mg/m<sup>2</sup>/j), par la sédimentation (3,2 mg/m<sup>2</sup>/j) et par l'ingestion du zooplancton (6,4 mg/m<sup>2</sup>/j pour le micro- et le mésoplancton).

Les concentrations en phosphore total dissous sont du même ordre dans le lagon et dans l'océan proche.

## CONCLUSION

En définitive, cette tentative de modélisation du lagon de Tikehau, encore incomplète en raison de la méconnaissance de quelques flux, permet déjà de dégager plusieurs conclusions aidant à la compréhension du fonctionnement des atolls.

- **La taille des particules organiques est très petite.** Ce fait n'avait jamais été mis en évidence dans les lagons d'atolls et peut avoir une importance considérable sur les peuplements d'organismes filtreurs qui doivent, pour s'alimenter, posséder des dispositifs permettant de retenir les particules de taille inférieure à 3 µm.
- **La matière organique est composée de débris pour 90 %.** La production phytoplanctonique domine de façon importante celle du phytobenthos.
- **Le zooplancton consomme toute la production phytoplanctonique journalière**, si bien qu'il y a peu ou pas d'exportation hors des limites de l'atoll.
- **L'azote et le phosphore se rencontrent essentiellement sous forme organique.**
- **Une minéralisation de la matière organique a lieu dans les sédiments.** Ses produits diffusent ensuite dans le lagon et couvrent environ 10 % des besoins en phosphore et 11 % des besoins en azote de la production du phytoplancton alors que l'excrétion par le zooplancton fournit 19 % de ces mêmes besoins.
- **Le lagon est incontestablement exportateur de matière organique.** Mais, pour expliquer ce phénomène, il faut qu'il y ait un apport d'azote et de phosphore qui provient de débris fournis par la couronne récifale de l'atoll, les bactéries présentes dans les sédiments et dans l'eau assurant la reminéralisation. Durant leur passage sur la couronne récifale et leur transit dans le lagon, les eaux océaniques superficielles, qui sont nettement plus riches en azote et phosphore que les eaux du large, sont appauvries en phosphate et nitrate et enrichies en phosphore organique et en azote organique et ammoniacal.

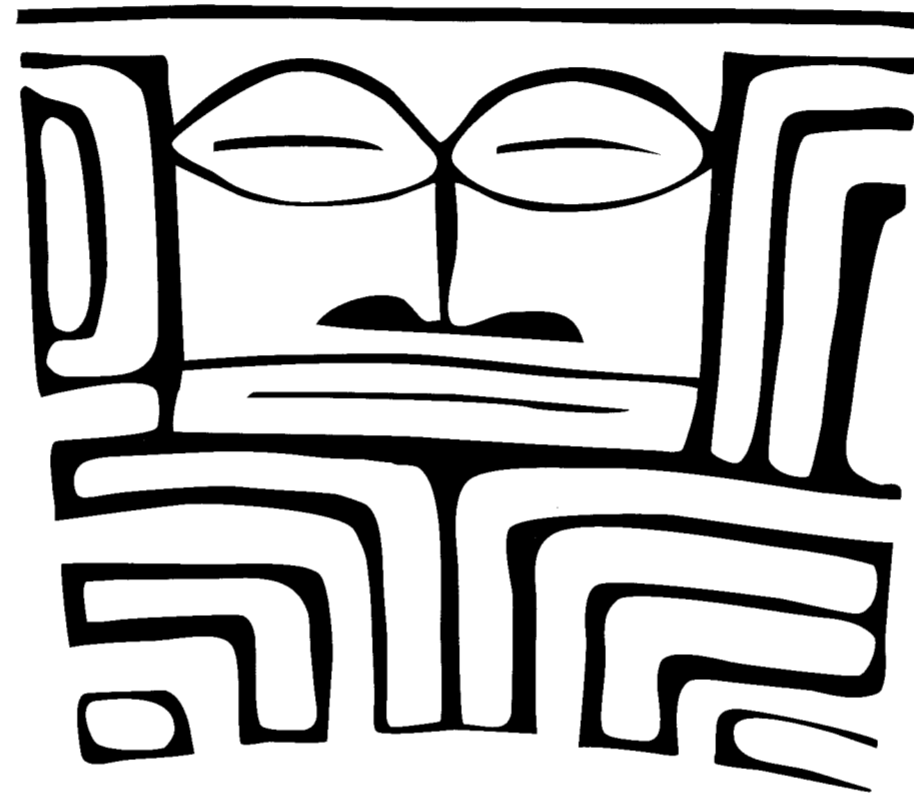
L'origine de l'enrichissement des eaux océaniques au voisinage de l'atoll reste à élucider. Les hypothèses actuellement avancées et en cours d'étude sont des mélanges turbulents verticaux des eaux de la couche où les concentrations en sels nutritifs augmentent fortement avec celles de la couche homogène ou des remontées d'eaux profondes à l'intérieur du socle corallien (hypothèse de l'endowpelling).

C. et L. CHARPY

## Orientation bibliographique

- BLANCHOT (J.), CHARPY (L.) et LE BORGNE (R.). -1989- Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago). *Mar. Biol.*, 102: 329-339.
- CHARPY (L.) -1985- Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Proc. First Intern. Coral Reef Symp.*, 3: 353-357.
- CHARPY (L.) -1990- Bilan de l'azote et du phosphore dans un atoll ouvert du Pacifique Central (Tikehau, Tuamotu, Polynésie Française). *C.R. Acad. Sci.*, 310 (III): 163-167.
- CHARPY-ROUBAUD (C.J.), CHARPY (L.) et LE MASSON (L.) -1988- Benthic and planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). 6th. Intern. Coral Reef Symp., Townsville: 551-556.
- DELESALLE (B.) et al. -1985- Environmental survey of Mataiva atoll, Tuamotu archipelago, French Polynesia. *Atoll Res. Bull.*, 286, 39 p.
- LE BORGNE (R.), BLANCHOT (J.) et CHARPY (L.). -1989- Zooplancton of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago) and its relationship to particulate matter. *Mar. Biol.* 102: 341-353.
- LEFÈVRE (M.) -1986- Variations spatio-temporelles du peuplement zooplanctonique du lagon de l'île de Moorea (Archipel de la Société, Polynésie Française). Thèse de doctorat, Paris VI, 127 p.
- LEGENDE (L.), DEMERS (S.), DELESALLE (B.) et HARNOIS (C.) -1988- Biomass and photosynthetic activity of phototrophic picoplankton in coral reef waters (Moorea Island, French Polynesia). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 47: 153-160.
- RENON (J.P.) -1977- Zooplancton du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie Française). *Ann. Inst. Océanogr.*; 53 (2): 217-236.
- RICARD (M.) -1977- Les peuplements de diatomées de l'archipel de la Société (Polynésie Française). *Rev. algologique*, 12: 143-336.

# ATLAS



## DE LA POLYNÉSIE FRANÇAISE

ÉDITIONS DE L'ORSTOM

Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération

*Cet ouvrage a bénéficié du soutien du ministère des Départements et Territoires d'Outre-Mer  
et du Gouvernement de la Polynésie française*

Paris 1993

**ORSTOM**  
Éditions

© ORSTOM 1993  
ISBN 2-7099-1147-7

Editions de l'ORSTOM  
213 rue La Fayette  
75480 Paris cedex 10

Nous adressons nos remerciements à l'Institut Géographique National et au Service Hydrographique et Océanographique de la Marine  
pour leur collaboration et leur aide précieuses.