

UN CYCLE ANNUEL DU ZOOPLANCTON DANS UN LAGON DE TAHITI

JEAN-PIERRE RENON

Laboratoire de Zoologie-Hydrobiologie, Université d'Orléans, 45017 Orléans-cedex.

RÉSUMÉ

Le plancton de surface d'un lagon de récif-barrière (Tahiti-Faaa) a été étudié d'avril 1969 à mars 1970 ; les biovolumes y sont moins élevés que dans l'océan. Le méroplancton est constamment bien représenté et sans maximum annuel net. L'holoplancton est responsable, de novembre à janvier, d'une période d'abondance maximale : les espèces en cause sont les suivantes : *Acartia fossae* (Copépode), *Oikopleura longicauda* (Appendiculaire) et *Lucifer* sp. (Décapode Sergestidae). Les variations saisonnières et locales sont décrites pour un certain nombre d'espèces ou groupes taxinomiques. Le plancton de nuit, différent et plus abondant, est dominé par un Copépode, *Labidocera pavo*, et par des larves de Décapodes ; il comprend, en outre, un certain nombre de formes qui, de jour, appartiennent à l'épibenthos ; à certaines heures, le tripton est abondant et sa présence paraît cyclique. Des variations locales de plusieurs espèces traduisent une véritable micro-répartition du zooplancton dans ce lagon ; le principal facteur responsable de cette microrépartition semble l'intensité de l'influence océanique. Les échanges entre l'océan et le lagon sont complexes et paraissent régis par l'état de la mer et les conditions météorologiques.

SUMMARY

Monthly samples of the surface plankton were collected in the lagoon of Tahiti barrier-reef (Society Islands, French Polynesia) during an annual period. The lagoon is really a lagoon deep channel, limited on one side by a barrier-reef, and on the other side by a fringing-reef, and both extremities are opened toward the ocean by the pass. Due to the swell action, oceanic water flows over the barrier-reef into the lagoon after breaking on the recifal ridge ; the lagoon water excess flows through the pass ; the replacement time of lagoon equivalent-volume is about one week.

Plankton settling volumes are lower in the lagoon than in the open sea ; the ratio of the mean volumes ocean/lagoon varies from 0.8 to 6. In the lagoon, the highest volumes are observed in november-january (average value: 0.22 ml.m^{-3}) ; in the nearby ocean, they are encountered in may-june (average value: 0.30 ml.m^{-3}), and in november-march (average value: 0.51 ml.m^{-3}).

A plankton calendar is presented for the main species or taxinomic groups of meroplankton and holoplankton. Pratically, all the oceanic species are encountered in the lagoon, but are usually collected in more smaller number than in the nearby ocean. In the lagoon, the meroplankton consists principally of fishes eggs, gastropods larvae and decapods larvae : it is abundant during the whole year, without any appearance of a clear abundance maximum. The holoplankton is composed of oceanic species drifting up to the lagoon (mainly juvenile stades), and several species breeding in the lagoon which are successively, the copepod *Acartia fossae*, the appendicularian *Oikopleura longicauda* and the decapod *Lucifer* sp. (the development of the three species bringing about the maxima volumes in november-january) and after the copepods *Labidocera pavo*, *Coryceidae*, *Onceidae*, *Undinula vulgaris*...

Four main types of local distribution among the 12 stations are distinguished ; the local distributions are either steady during the year, or settle only during the corresponding species development. Moreover, night catches are qualitatively different and more abundant than the diurnal ones (3, 4 times in biomass and 1, 2-4 times in number) ; usually, the copepod *Labidocera pavo*, as well as decapod larvae, dominate among night plankton ; several species belonging to the epibenthos during daylight are also encountered and different types of abundance nocturnal variations are distinguished. The amount of suspended particles is also subject to some diel trend. An attempt is made to distinguish between the different time scales and the different spatial gradients which are responsible for the distribution of plankton organisms in the lagoon and in the nearby ocean. Exchanges between these two areas are discussed with respect to reciprocal influences and meteorological factors.

INTRODUCTION*

Les travaux concernant le zooplancton des milieux tropicaux sont encore peu nombreux ; ils sont souvent très localisés dans le temps, et ont généralement suivi l'expansion des recherches océanographiques : l'étude de l'Océan Pacifique a ainsi débuté récemment. Cet océan présente un paradoxe : d'une part, d'immenses zones pélagiques s'avèrent subdésertiques (0,05 à 0,15 g C/m²/jour, *in* RYTHER, 1963), et d'autre part, les formations récifales et lagunaires qui s'y rencontrent témoignent de la plus haute productivité enregistrée (0,5 à 9 g C/m²/jour, *in* KOHN et HELFRICH, 1957). Dans le domaine zooplanctonique, les biomasses sont 4 à 20 fois plus importantes dans les lagons d'atolls que dans l'océan voisin (MICHEL, 1969 et MICHEL *et coll.*, 1971).

La présente étude concerne ces formations récifales et lagunaires. Dans le Pacifique, elles peuvent se présenter sous deux aspects : des lagons entourés d'une ceinture corallienne (lagons d'atoll), et des lagons limités d'un côté par un récif-barrière, et de l'autre par une île haute — avec ou sans récif frangeant — (lagons d'île haute) ; c'est dans ce dernier milieu qu'un cycle annuel a pu être suivi.

Les variations annuelles du zooplancton tropical océanique ou néritique ont été étudiées dans divers points du globe ; dans l'Atlantique, citons REEVE (1964), HERMAN et BEERS (1969), DEEVEY (1971), WOODMANSEE (1958), BINET (1972) ; dans l'Océan Indien, FRONTIER (1966 à 1972), BINET et DESSIER (1967 et 1968), PETIT (1973), MENON (1945), GANAPATI et RAO (1954), TRANTER et KERR (1969) ; dans l'Océan Pacifique, KING et HIDA (1954 et 1957), KING et DEMOND (1953), BLACKBURN *et coll.* (1970). Les résultats de ces travaux sont souvent affectés par des caractéristiques locales climatiques (régime des moussons...) ou hydrologiques (upwellings saisonniers...) ou par la méthodologie suivie (étendue de la zone explorée...) ; ils ne permettent pas de dégager un modèle théorique de ce cycle annuel tropical bien assuré (SOURNIA, 1969).

Pendant longtemps, les seules études annuelles concernant le plancton lagunaire ou récifal étaient issues de la « Great Barrier Reef Expedition » de 1928-1929, et nous y ferons fréquemment référence au cours de ce travail. Plus récemment, GAUDY (1967) a étudié pendant un an les Copépodes près du Grand Récif de Tuléar (Madagascar), et dernièrement, GLYNN (1973) a suivi pendant deux ans le plancton franchissant un récif corallien de Porto-Rico.

1. GÉNÉRALITÉS

1.1. Données géographiques et climatiques

SITUATION GÉOGRAPHIQUE. Dans le Pacifique-Sud, les lagons d'île haute peuvent prendre plusieurs aspects : ou bien le récif-barrière est éloigné de plusieurs kilomètres de l'île, et délimite ainsi un véritable lagon large et profond de plusieurs dizaines de mètres (ex. : le lagon Sud-Ouest de la Nouvelle-Calédonie) ; ou bien le récif-barrière est proche de l'île (moins de 1 km), et les formations coralliennes croissant sur des fonds peu profonds (= 2 m) occupent tout l'espace ainsi délimité (ex. : lagon de Mooréa, îles de la Société). Le milieu étudié ici (fig. 1) revêt un aspect intermédiaire ; d'une part, le récif-barrière est proche de la côte (150 à 700 m) et d'autre part, il est séparé de l'île par une zone d'eau profonde (= 20 m) ; vu l'étroitesse et la longueur de cette zone (10 km), il s'agit en fait d'un chenal, comme on en observe fréquemment autour des îles de la Société. Nous parlerons cependant de lagon, car le terme « chenal lagunaire » a une acception plutôt géomorphologique qu'hydrobiologique qui limite sa portée.

Ce lagon, situé à l'extrême N-W de l'île de Tahiti (lagon de Faaa), est limité au nord par la passe de Papeete, qui constitue une large ouverture sur l'océan, et au sud par la passe de Taapuna, réduite, peu profonde et encombrée de récifs. Entre ces deux passes, le récif-barrière forme un cordon ininterrompu pouvant atteindre 1.000 m de largeur (600 à 700 m en moyenne). Un récif frangeant peu développé se réduit et disparaît en face de la passe de Taapuna.

Les parois de ce lagon sont parfois très abruptes, parsemées de petites grottes et surplombs coralliens, parfois inclinées à 45° et recouvertes de sables coralliens. Le fond du lagon est constitué de sédiments d'origine détritique provenant soit des édifices récifaux (en grande majorité), soit de l'île volcanique, par l'intermédiaire des eaux de ruissellement. Trois torrents contribuent à ces apports terrigènes ; ils ont un débit très faible sauf pendant la saison des pluies.

DONNÉES CLIMATIQUES. L'île de Tahiti est située dans la zone d'influence des alizés qui soufflent généralement d'E-SE. Vu la situation N-W du lagon de Faaa, le régime des vents se trouve ici modifié par les sommets de l'île. Les données communiquées par l'aéroport de Faaa indiquent ainsi que les vents dominants soufflent en priorité du N-E, puis de l'est et du sud ; les vents du N-E sont les plus

* Ce travail a été réalisé dans le cadre de conventions entre le Service Mixte de Contrôle Biologique de la Dir. C.E.N. et l'Université d'Orléans.

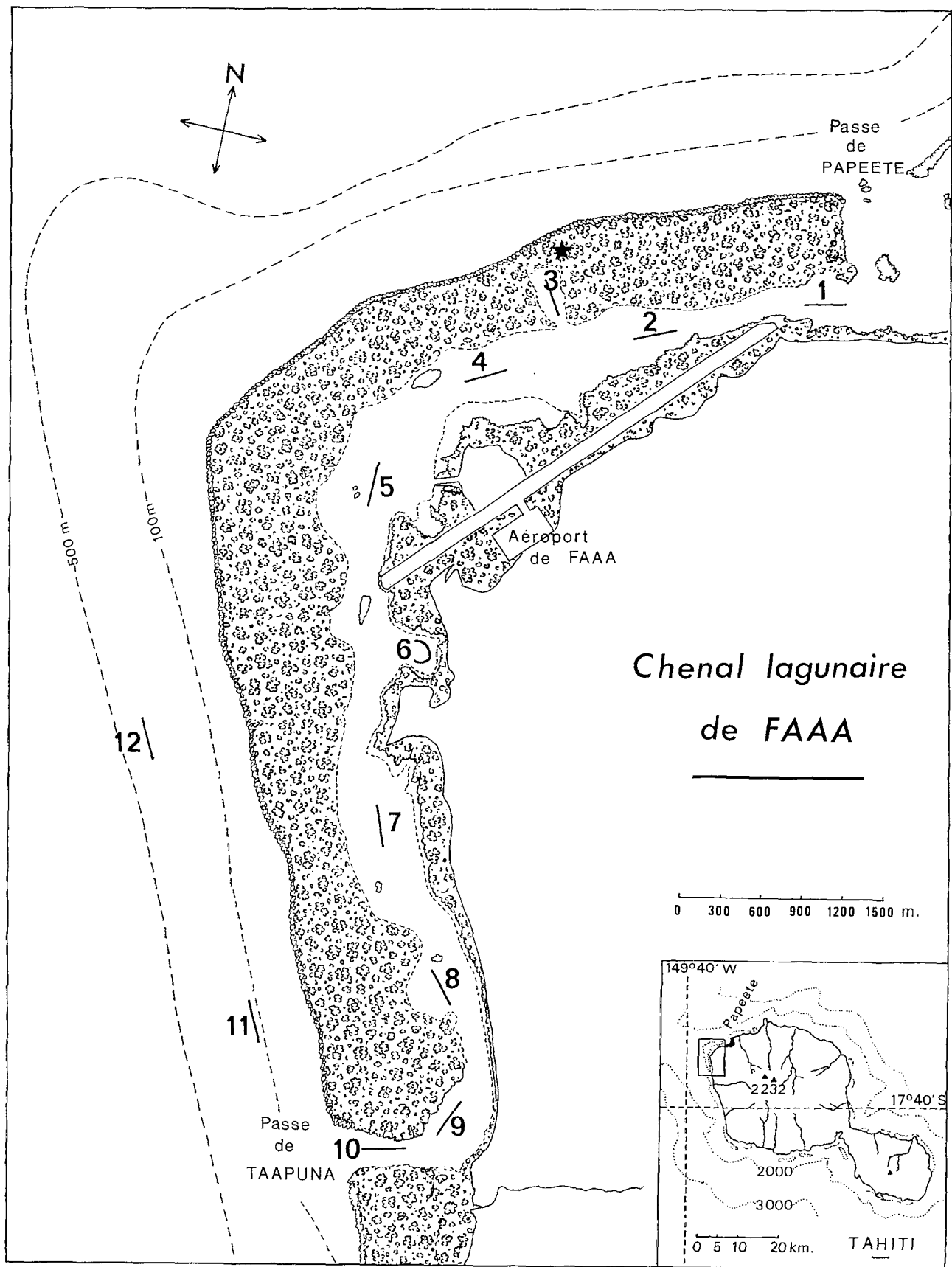


Fig. 1. — Tahiti et le lagon de Faaa ; localisation des stations 1 à 12. L'étoile, près de la st. 3, indique la position d'un prélèvement sur le récif-barrière.

Faaa-Tahiti lagoon and the 12 sampling stations. The location of other sampling over the barrier-reef is indicated by star, near the station 3.

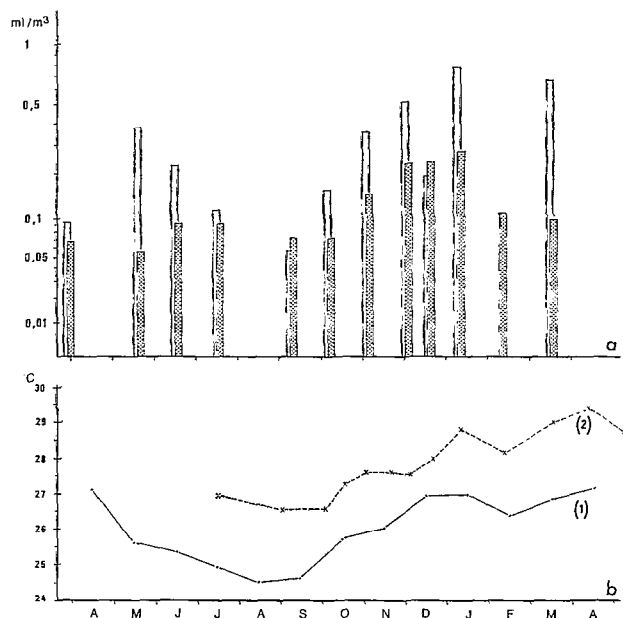


Fig. 2. — a : Volumes de zooplancton au cours de l'année 1969-1970 ; en sombre, moyenne des 10 stations lagunaires ; en clair, moyenne des 2 stations océaniques. b : Températures moyennes de l'air (1), et de l'eau (2) dans la couche de surface (moyenne des 10 stations lagunaires).

a : Settling volumes of plankton during the year 1969-1970 ; dark : average values from the 10 lagoon stations ; light : average values from the 2 ocean stations. b : Temperature of the air (1) and of the water (2) in the surface layer (average values from the 10 lagoon stations).

intenses (6 à 10 m/s en moyenne) et correspondent à l'un des axes d'orientation du lagon.

Si la nébulosité moyenne mensuelle reste généralement faible, elle devient plus importante de novembre à février, où elle atteint son maximum (6/8) ; la durée d'insolation se réduit alors de 4 heures ; en général, elle est de 7 heures. Durant la période d'étude, la pluviométrie a été de 2.014 mm, dont 1.130 mm pendant les mois de janvier et février. L'évaporation est intense et régulière, avec un total pour l'année de 1.116 mm d'eau. Malgré cet excédent d'eau, cette région sous le vent de l'île est connue comme la moins humide, ce que confirme le nombre très réduit de torrents. Signalons en outre que la période précédente (1968-1969) fut particulièrement sèche.

Les températures moyennes de l'air (fig. 2 b) oscillent entre 24 °C et 27 °C ; les maxima culminent à 32 °C et les minima se situent vers 19 °C. Pour la période considérée, le cycle annuel se présente ainsi : en août et septembre, une saison fraîche (hiver austral), avec des températures voisines de 24,5 °C ; de décembre à avril, une longue saison chaude

(été austral), avec des moyennes de 27 °C ; les mois de mai, juin et juillet d'une part, octobre et novembre d'autre part, constituant des mois de transition. Les écarts moyens saisonniers sont donc de l'ordre de 3 °C, alors que les écarts moyens journaliers sont voisins de 7 °C.

1.2. Hydrologie

1.2.1. TEMPÉRATURE

La température de l'eau a été relevée à l'aide de thermomètres à renversement, chaque mois, en surface et à 14 m de profondeur, en dix points du lagon (fig. 2 b). Les températures les plus basses (26,5 °C) sont relevées en août et septembre, et les plus élevées (29,4 °C) de janvier à avril ; on a pu mesurer cependant dans ce lagon des températures supérieures à 30 °C dans la couche de surface. En général, les eaux du lagon sont légèrement plus fraîches en hiver et plus chaudes en été que celles de l'océan (GUILCHER *et coll.*, 1969). Ces différences sont manifestes en été dans certaines zones du lagon et de l'ordre de 1 °C.

À l'échelle de l'année, les variations de température de l'air et de l'eau (fig. 2 b) paraissent bien synchronisées : les écarts annuels, de l'ordre de 3 °C, sont sensiblement équivalents dans les deux domaines, et le rôle de volant thermique des masses d'eau paraît très efficace.

1.2.2. MARÉES. PRESSION BAROMÉTRIQUE

Dans cette région du Pacifique, les marées sont régulières, de type semi-diurne ; leur amplitude dépasse rarement 40 cm, et elle est parfois inférieure à 5 cm. La marée haute se situe de 11 h à 14 h et de 23 h à 02 h, et la marée basse de 05 h à 08 h et de 17 h à 20 h. Généralement, les marées basses n'entraînent qu'un affleurement des formations coralliennes du récif-barrière.

La pression barométrique est généralement stable (1.009 à 1014 mm Hg) ; lorsqu'elle sort de cet intervalle, elle constitue alors un des facteurs probablement décisifs dans les variations du niveau de l'eau : on a pu ainsi observer en décembre 1969 le niveau de certains lagons de la côte S.W. de l'île, baisser considérablement lors du passage d'une haute pression à l'ouest de Tahiti : un lagon très peu profond (quelques mètres) fut presque asséché. Inversement, la Mission Hydrographique en Polynésie relate en 1954, 1956, 1958 des élévations du niveau de certains lagons, parfois supérieures à 1 mètre (avec inondation des quais et de la ville de Papeete), élévations liées essentiellement au passage de dépressions atteignant 990 millibars.

1.2.3. HOULE

Bien que la houle soit généralement plus forte sur les côtes est en raison des alizés, il n'est pas rare que les rouleaux qui assaillent ici le récif-barrière soient supérieurs à 1 mètre. Du 4 au 9 décembre 1969, une grande houle exceptionnelle de N-NW a engendré des rouleaux de plusieurs mètres de hauteur. La hauteur de la houle et l'ampleur des « jets de rive », se déversant continuellement sur le récif-barrière et dans le lagon, semblent régir d'une façon primordiale les apports d'eau océanique et les courants dans le lagon.

1.2.4. COURANTS

Habituellement, on observe un courant portant vers la passe de Papeete dans la moitié nord du lagon, et un courant portant vers la passe de Taapuna, qui concerne le reste du lagon ; la limite de ces deux zones se situe au niveau de l'appendice lagunaire entaillant le récif-barrière (st. 3). Deux mesures de courants ont été effectuées à 5 m de fond dans la passe de Taapuna, à l'aide d'un flow-meter remanié : le courant sortant était de l'ordre de 0,3 nœud, par mer très calme et vent faible.

A l'extérieur du lagon, un courant portant au S-W longe la portion nord du récif-barrière ; un courant portant au N-NW, moins constant, longe la portion ouest. L'existence de ces deux courants est confirmée par la présence très fréquente d'une zone de clapots à l'angle N-W du récif-barrière.

1.2.5. VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES

On sait que, dans la zone tropicale, le nycthémère présente des phases diurnes et nocturnes, sensiblement d'égale durée, tout au cours de l'année. A l'occasion d'une station de 24 h au milieu du lagon, des mesures de température ont été effectuées fréquemment, en surface et à 14 m de profondeur. Au cours de ce cycle, les températures maximales de l'eau de surface se situent vers 14 h, et les minimales entre 04 h et 06 h ; dans l'air, les maxima ont lieu vers 13 h et les minima vers 05 h. Si, à cette échelle, l'écart thermique dans le domaine aérien est en moyenne de 7 °C, par contre, dans le domaine lagunaire, il est voisin de 1 °C dans la couche de surface, et de l'ordre de 0,3 °C en profondeur (fig. 6).

1.2.6. ÉCHANGES OcéAN-LAGON

Les relations océan-lagon sont liées à des facteurs climatiques, hydrologiques et géomorphologiques. Le niveau moyen d'affleurement des formations récifales, et plus précisément de la crête algale, est inférieur de 70 cm au niveau moyen de l'océan, et

de 20 cm au niveau des plus basses mers, selon le Service Hydrographique de la Marine. Même si ces valeurs nous paraissent surestimées (la crête algale est nettement découverte à chaque basse mer), on peut déjà penser que l'influence océanique constitue un facteur essentiel limitant d'éventuelles différenciations dans ce milieu très ouvert. Les relations océan-lagon paraissent ici liées à plusieurs facteurs interdépendants.

— L'influence océanique est tributaire : (a) de la pression barométrique qui peut avoir des effets localisés et momentanés, mais importants sur le niveau de l'eau dans les lagons ; (b) de l'amplitude de la marée, qui provoque périodiquement des variations de niveau de l'océan, répercutées dans le lagon ; (c) de la hauteur de la houle, qui déverse continuellement par le jeu des rouleaux, une quantité d'eau considérable sur le récif-barrière et dans le lagon. On peut considérer, en première approximation, la marée comme secondaire et la houle comme tertiaire ; en temps normal, la pression barométrique est stable et la marée de faible amplitude ; les échanges océan-lagon semblent généralement assurés par les effets de la houle.

— Rôle du récif-barrière : les mesures de courant effectuées à Eniwetok par ODUM et ODUM (1955) montrent que la topographie des formations récifales a un rôle important dans la vitesse d'écoulement des eaux océaniques déversées sur le récif-barrière. Le déversement des rouleaux sur la crête algale provoque un brassage et une saturation en oxygène dissous quasi permanents, mais surtout, la traversée de l'écosystème récifal conduit à des modifications physicochimiques et à des transferts de composants sestoniques au sein de la masse d'eau s'écoulant sur le récif ; de là, la « méthode des flux » utilisée pour effectuer des bilans énergétiques au niveau de l'écosystème récifal (SARGENT et AUSTIN, 1954). Selon la largeur du récif-barrière, cette eau d'origine océanique subit ainsi des remaniements plus ou moins profonds ; il est probable que l'arrivée de ces eaux superficielles, au sein d'eau lagunaire à caractère peut-être différent, joue un rôle dans le comportement et la qualité de ces dernières.

— Rôle des vents : l'orientation du lagon le rend réceptif aux vents dominants ; le vent, sans parler de son influence sur la houle locale, selon sa direction et sa vitesse, va modifier dans la couche de surface la vitesse des courants d'écoulement des eaux lagunaires.

— En résumé, on peut imaginer que ce lagon fonctionne comme un chenal constamment rempli par un bord, et se vidant par ses extrémités ; les vagues déferlantes déversent de l'eau dans le lagon par-dessus le récif : cet excès d'eau est compensé par les courants sortant au niveau des passes.

A partir des relevés bathymétriques du Service Hydrographique de la Marine Nationale, j'ai estimé le volume du lagon à 65.10^6 m³; le débit de la passe de Taapuna, calculé à partir de deux mesures effectuées en période calme, est d'environ 10.000 m³/mn; ainsi, l'équivalent du volume d'eau lagunaire serait remplacé en à peine 10 jours. En effet, on a pu observer, en 1970, lors d'une période de fortes pluies, que les eaux colorées en brun pendant huit jours, par les apports des torrents, reprennent leur couleur habituelle une semaine après la fin des pluies. Le taux de renouvellement de ce lagon s'avère évidemment plus élevé que celui de certains lagons d'atolls, tels Bikini : 40 à 80 jours (VON ARX, 1948) ou Fanning : 11 mois (GALLAGHER *et coll.*, 1971).

1 3 Méthodologie

1.3.1. STATIONS

Dix points de prélèvement (station 1 à station 10) ont été soigneusement repérés dans le lagon, depuis l'entrée du port de Papeete, jusqu'à la passe de Taapuna (fig. 1); deux autres stations (station 11 et station 12) ont été effectuées dans l'océan, à proximité du récif-barrière. Huit des dix stations jalonnent le lagon dans sa longueur; deux stations présentent une situation géographique particulière qui a motivé leur choix : la station 3, dans une échancrure du récif-barrière, la rend *a priori* directement soumise à l'influence océanique; la station 6, un peu isolée dans une petite baie, se trouve en partie dégagée des courants lagunaires.

Cette série de douze points a été suivie à intervalles d'environ un mois, d'avril 1969 à mars 1970. Toutes les séries ont été effectuées le matin entre 7 h et 12 h, toujours dans le même ordre, afin de minimiser les éventuelles variations liées à l'heure et à la marée.

En outre, une station de 24 h a été suivie le 9 avril 1970, à la station 5, au cours de laquelle vingt récoltes inégalement réparties, et en nombre plus important au lever et coucher du soleil, ont été effectuées.

1.3.2. TECHNIQUE DE PÊCHE

Seule la couche superficielle (0-50 cm) a été explorée; le plancton a été échantillonné avec un filet mixte, type Trégouboff (3 sortes de maille : 225 μ m, 150 μ m et 45 μ m), de 50 cm de diamètre, muni d'un collecteur à oreilles. Le filet, raccordé à la proue d'un bateau de 12 mètres, avait son ouverture située sur le côté de l'embarcation, non loin de l'étrave. Cette technique présente l'intérêt

de ne pas perturber les organismes par le sillage du bateau ou le brassage de l'hélice.

Les récoltes, effectuées à une vitesse de 1,5 nœud, étaient de 5 mn. Un flow-meter (TSK), placé dans l'ouverture du filet, a permis de connaître le parcours du filet, et de rapporter les données au volume d'eau supposé filtré. Les travaux de nombreux auteurs (voir SCOR-UNESCO, 1968; BOURDILLON, 1971) imposent des réserves sur la valeur absolue des résultats, et les performances certainement réduites du type de filet utilisé nous indiquent que les résultats rapportés au mètre cube sont probablement sous-estimés pour de nombreux organismes.

1.3.3. TRAITEMENT DES RÉCOLTES

Les récoltes étaient immédiatement fixées par une solution de formol dans l'eau de mer. Les volumes de plancton ont été mesurés au laboratoire après sédimentation dans des éprouvettes de 10 ml, pour la totalité de chaque récolte (plancton + tripton). Le plancton fut ensuite passé sur un tamis de maille 2 (= 330 μ m de vide de maille), afin d'éliminer en grande partie un tripton parfois trop abondant pour permettre un juste dénombrement. Si ce tamisage supplémentaire est critiquable, il présente du moins l'avantage d'uniformiser, par la taille de la maille utilisée, des échantillons difficiles à exploiter, en raison du type de filet employé.

Certains groupes zoologiques, par leur taille, sont ainsi éliminés : Acanthaires, Radiolaires, Tintinnides, nauplii de Copépodes, larves de Gastéropodes...; d'autres groupes, en raison de leurs faibles effectifs, seront négligés ou seulement mentionnés : Méduses, Amphipodes, Euphausides et Mysides, Salpes et Doliolles, Isopodes, Pteropodes, Cladocères, Ostracodes, jeunes Céphalopodes, larves mégaloopes de Brachyours.

Les organismes de taille importante étaient triés à la pince fine, intégralement ou après sous-échantillonnage; les éléments plus fins — et qui se trouvent être les plus nombreux — étaient dénombrés au microscope inversé, à partir de 3 à 5 sous-échantillonnages effectués selon la technique de FRONTIER (1969). Pour rendre compte des résultats obtenus, nous utiliserons l'échelle log²x qui, en accord avec FRONTIER (1969), fait apparaître nettement toute variation qui puisse être considérée comme significative.

2. CYCLE ANNUEL

2.1. Description générale

Une remarque préliminaire : la quantité de tripton (mues de Crustacés, fragments d'algues, détritiques organiques divers) est souvent importante dans

ce type de lagon, et selon divers auteurs (MARSHALL, 1965 ; JOHANNES, 1967 ; GERBER et MARSHALL, 1974) constitue une caractéristique des milieux récifaux et lagunaires. Les mesures de volumes effectuées sur la totalité de chaque récolte concernent donc le seston (= plancton + tripton) ; hormis les volumes les plus faibles où la part du tripton peut être prépondérante, cette dernière paraît ici, en général, assez réduite pour le volume qu'elle représente, précisons-le.

La figure 2 a montré que dans le lagon (moyenne des stations 1 à 10) le volume sédimenté reste très faible pendant la période avril-octobre (0,08 ml/m³) ; de novembre à janvier inclus, c'est-à-dire en saison chaude, de nettes proliférations d'organismes aboutissent à un volume moyen de 0,22 ml/m³ ; puis, en février et mars, on retrouve des valeurs très faibles (0,1 ml/m³). Selon les stations, les valeurs varient de 0,03 ml/m³ à 0,69 ml/m³ au cours de l'année.

Côté océan, les variations sont plus accentuées, mais plus irrégulières ; une première période de maxima (0,30 ml/m³) apparaît en mai et juin, et une seconde période mieux définie semble s'étaler de novembre à mars (0,51 ml/m³). Les valeurs les plus faibles (0,06 ml/m³) se rencontrent en septembre, et les plus fortes en janvier (0,79 ml/m³). La valeur extrême (1,2 ml/m³), enregistrée en mars, est due à un phénomène « d'eau rouge » à Cyanophycées et, le zooplancton seul, ne représente en fait que 0,44 ml/m³.

L'océan est donc généralement plus riche que le lagon, le rapport des volumes moyens océan/lagon variant de 0,8 à 6. Les deux périodes de maxima sont ici incertaines et pourraient en constituer une seule : une longue période d'abondance, suivie d'un court temps de pauvreté (août (?) et septembre) peut être envisagée, correspondant approximativement au modèle de CUSHING (1951).

Les abondances des organismes holo- et méroplanctoniques du lagon ont été comparées (fig. 3) ; dans 65 % des récoltes, l'holoplancton est numériquement plus important (de 1 à 50 fois en moyenne) ; dans 35 %, le méroplancton domine (de 1 à 5 fois en moyenne). Pendant les mois de novembre, décembre et janvier, l'holoplancton est presque toujours majoritaire, alors que l'inverse se produit en juillet, septembre et octobre. Même si ces données ont une valeur très relative, essentiellement liée à la taille des mailles du filet et du tamis, elles traduisent la fréquente prédominance des organismes holoplanctoniques dont la prolifération conduit aux maxima observés.

Si les données numériques fournies par RUSSELL et COLMAN (1934) sur le plancton du lagon de la Grande Barrière traduisent d'importantes proliférations d'organismes de décembre à avril, par contre

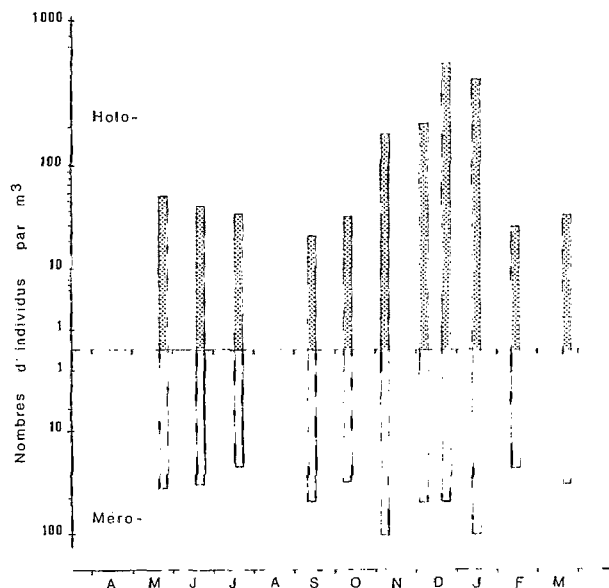


Fig. 3. — Abondance moyenne aux 10 stations lagunaires des organismes holo- et méroplanctoniques retenus par un tamis de maille 2.

Mean abundance of holoplanktonic and meroplanktonic organisms retained by sieve of mesh size 330 µm, from the 10 lagoon stations.

le méroplancton ne représente en moyenne que 10 à 15 % de l'ensemble du plancton ; particulièrement sur ce dernier point, les différences méthodologiques rendent les comparaisons numériques délicates (voir plus loin l'exemple des larves de Gastéropodes).

Nous examinerons maintenant dans le détail chacun des deux groupes d'organismes (holo- et méroplanctoniques) ; ces données ont été condensées sous forme de calendrier planctonique (tabl. II) pour les espèces ou groupes taxinomiques dominants.

2.2. Holoplancton

2.2. SIPHONOPHORES (fig. 4)

La présence de Siphonophores Calycophores est pratiquement constante au cours de l'année. Dans le lagon, leurs représentants sont plus nombreux en mai et juin d'une part, et en janvier et février d'autre part (1 ind/m³). Côté océan, où ils sont 3 à 25 fois plus abondants, des maxima apparaissent en mai, juin et juillet (9 ind/m³), et en novembre et décembre (2,3 ind/m³).

Dans le lagon de la Grande Barrière australienne, ils abondent de décembre à mars (RUSSELL et COLMAN, 1935).

2.2. CHÉTOGNATHES (fig. 4)

Quatre espèces ont été rencontrées : *Sagitta inflata* Grassi, *S. oecania* Gray, *Pterosagitta draco* (Krohn) et *Sagitta* sp. L'identification très difficile des jeunes, qui sont en majorité, n'a pas permis de rapporter chaque individu à l'une de ces espèces, sauf dans le cas de *S. inflata*; nous considérerons donc les trois autres espèces globalement. Néanmoins, les deux premières espèces citées (*S. inflata* et *S. oecania*), vu le nombre d'adultes identifiés, sont les plus fréquentes.

(a) *Sagitta inflata*

Cette espèce est constante dans le lagon, mais en nombre très faible; les individus sont souvent de petite taille (4 à 7 mm) et immatures. Son abondance maximale, située entre avril et juillet, est nette côté océan (2 à 4 ind/m³), mais moins marquée dans le lagon (0,3 ind/m³). Le reste de l'année, de part et d'autre du récif, on rencontre moins de 0,1 ind/m³.

BURFIELD (1950) trouve également dans le lagon de la Grande Barrière une abondance maximale de cette espèce en mai et juin.

(b) Autres espèces

Dans le lagon, ces espèces sont plus abondantes en décembre et janvier (1,3 ind/m³); le reste de l'année, le stock reste faible (0,35 ind/m³). Côté océan, ils sont 2 à 25 fois plus abondants; deux périodes de maxima apparaissent en mai et juin (8,4 ind/m³) et en décembre et janvier (15 ind/m³); les autres mois, l'abondance est de 1,8 ind/m³. Notons cependant que des *Pterosagitta draco* matures se rencontrent dans le lagon en mai et juin.

2.2.3. APPENDICULAIRES (fig. 4)

Deux espèces ont été rencontrées : *Oikopleura longicauda* (Vogt) et *O. rufescens* Fol, cette dernière seulement dans l'océan et en faible nombre.

Deux maxima importants se manifestent : l'un en novembre, plus marqué côté océan (470 ind/m³), l'autre en décembre, plus net côté lagon (430 ind/m³); d'un côté comme de l'autre, certaines récoltes atteignent 1.000 ind/m³. En temps normal, l'abondance dans le lagon est de l'ordre de 4 ind/m³ et 2 à 12 fois plus élevée dans l'océan; en outre, de ce côté, un léger développement de ces organismes est perceptible en avril, mai et juin.

Dans le lagon de la Grande Barrière, un léger maximum se dessine en novembre, mais c'est en janvier et février que les Appendiculaires abondent (RUSSEL et COLMAN, 1935). Sur les côtes sud-ouest

de l'Australie, THOMSON (1947) trouve le plus grand nombre d'*Oikopleura rufescens* en janvier et février.

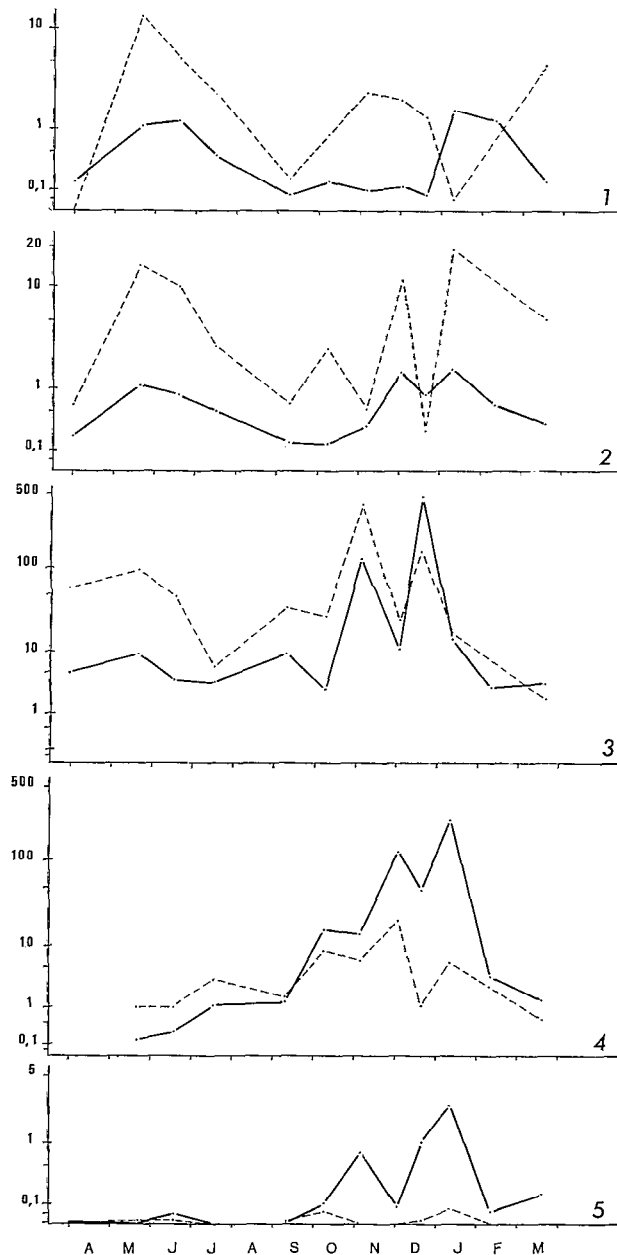


Fig. 4. — Variations d'abondance (ind/m³) de divers groupes au cours de l'année : 1. Siphonophores; 2. Chétognathes totaux; 3. Appendiculaires; 4. *Acartia fossae*; 5. *Lucifer* sp. En trait continu, moyenne dans le lagon (10 stations), et en tirets, moyenne dans l'océan (2 stations).

Abundance variations (No/m³) of different groups during the year: 1. Siphonophores; 2. Chetognaths (total); 3. Appendicularians; 4. *Acartia fossae*; 5. *Lucifer* sp. Continuous line: average values in the lagoon (10 stations); pecked line: average values in the ocean (2 stations).

Par contre, dans le lagon de l'atoll de Rangiroa, MICHEL *et coll.* (1971) signalent des récoltes massives ($> 1.000 \text{ ind/m}^3$) de cette même espèce lors d'une étude ponctuelle en période hivernale.

2.2.4. *Lucifer* sp. (fig. 4)

Ce genre de Sergestidae est commun dans les lagons et les eaux tropicales (BOWMAN, 1967). Rare d'avril à septembre, il est bien représenté en novembre, décembre et janvier ($1 \text{ à } 3 \text{ ind/m}^3$). Des femelles ovigères sont récoltées en décembre, et l'abondance maximale se situe en janvier. Les diverses formes larvaires (zoés, mysis et mastigopus) se rencontrent en novembre, décembre et surtout février; leur abondance moyenne avoisine alors 1 ind/m^3 ; le reste de l'année, elles n'apparaissent pas. Les travaux de PETIT (1973) à Nosy-Bé fournissent un exemple beaucoup mieux documenté sur le cycle des espèces de *Lucifer* en zone tropicale.

2.2.5. COPÉPODES GALANOIDEA

Vingt-quatre espèces au moins de Galanoïdes ont été récoltées (voir tabl. I); la plupart sont mieux représentées dans l'océan, mais toutes ont été rencontrées au moins une fois dans le lagon. Nous étudierons le cycle des trois espèces plus abondantes (ou aussi abondantes) dans le lagon que dans l'océan, et qui représentent l'essentiel de la biomasse dévolue à ce groupe.

(a) *Labidocera pavo* Giesbrecht

Copépodites et adultes ont été dénombrés séparément, les premiers étant beaucoup plus nombreux. Si l'abondance des copépodites dans l'ensemble du lagon est relativement constante au cours de l'année (6 ind/m^3), elle est très variable selon les récoltes, et le maximum rencontré en janvier (40 ind/m^3) paraît isolé.

De leur côté, les adultes abondent début décembre (23 ind/m^3 contre $0,2 \text{ ind/m}^3$ le reste de l'année). Les maxima rencontrés dans l'océan en mai et juin, novembre et décembre, et mars, sont plus douteux. Le comportement très particulier de ce copépode tantôt neustonique, tantôt parabenthique (WADA, 1953) rend la méthode d'échantillonnage inadéquate et limite la portée des résultats.

(b) *Acartia fossae* Gurney (fig. 4)

Nous renvoyons à la mise au point de GRICE (1964) pour la dénomination et la description complète de cette espèce.

De mars à septembre, le stock lagunaire est réduit (1 ind/m^3); puis, l'abondance croît en octobre

et novembre, pour atteindre son maximum en décembre et janvier (150 ind/m^3), et décroître en février; certaines récoltes en décembre et janvier fournissent 750 ind/m^3 . Côté océan, le cycle est identique, avec une abondance toujours plus faible que dans le lagon (compte tenu qu'un grand nombre d'*Acartia negligens* a été pris en compte en mai, juin et juillet). A Tuléar, *A. fossae* est surtout abondant d'octobre à décembre, mais se retrouve pratiquement à toutes les saisons (GAUDY, 1967).

(c) *Undinula vulgaris* Dana

La rencontre de cette espèce, sous ses deux variétés (SEWELL, 1929) est très irrégulière, et son abondance dans le lagon reste généralement faible ($0,1 \text{ ind/m}^3$). Les récoltes de juin surtout, et de novembre et décembre en sont plus riches ($1 \text{ à } 2 \text{ ind/m}^3$); ces deux périodes sont mieux marquées si on limite l'analyse aux stations où cette espèce est bien représentée; néanmoins, les récoltes les plus fructueuses ne dépassent guère une dizaine d'individus par m^3 .

Dans le lagon de la Grande Barrière, FARRAN (1949) observe des maxima en octobre, novembre, décembre et avril. Près du Grand Récif de Tuléar, cette espèce est plus abondante en novembre et en avril (GAUDY, 1967).

(d) Autres Calanoïdes et jeunes

Pontella securifer, *Scolecithrix danae*, *Centropages gracilis*, *Pleuromamma gracilis* f. *piseki*, *Lucicutia flavicornis*, bien représentés dans l'océan, n'ont été rencontrés dans le lagon qu'en mai, juin et juillet.

Des Euchaetidés et des Candacidés, assez abondants dans l'océan, ne sont pas rares de mai à juillet dans le lagon, mais, à la différence des espèces précédentes, ils s'y récoltent toute l'année.

Les autres calanoïdes et surtout les jeunes (prépondérants en nombre) sont plus abondants en janvier dans le lagon (100 ind/m^3), et en avril et mai dans l'océan (300 ind/m^3); le reste de l'année, leur abondance dans le lagon varie de $1 \text{ à } 20 \text{ ind/m}^3$.

2.2.6. COPÉPODES CYCLOPOIDEA

Au moins six espèces du genre *Corycaeus* ont été rencontrées et les représentants de la famille dans son ensemble sont généralement abondants dans le lagon (cf. tabl. I). Des maxima, en décembre et janvier, fournissent 28 ind/m^3 contre 7 ind/m^3 le reste de l'année; côté océan, l'abondance est plus forte en mars, mai, juin et juillet (40 ind/m^3 contre 20 ind/m^3 les autres mois); les minima, de septembre et octobre (2 ind/m^3) s'observent de la même façon de part et d'autre du récif.

Le genre *Copilia* se rencontre pratiquement toute l'année, mais son abondance est généralement très faible. Cependant, de mai à juillet, les *Copilia* deviennent nombreux (8 ind/m³) et les mâles, habituellement rares, sont alors récoltés en abondance dans l'océan.

2.2.7. COPÉPODES HARPACTICOÏDEA

Six espèces au moins ont été récoltées (cf. tabl. I) ; parmi elles, *Macrosetella gracilis* est parfois bien représentée dans le lagon (décembre et janvier) ; elle est cependant plus abondante dans l'océan en mars et avril.

Melis holothuriae (Edwards), généralement rare ou absent, est abondant en novembre et décembre. Les autres espèces, non déterminées, sont épisodiques.

2.2.8. GROUPES PEU ABONDANTS

Les Euphausiacées, les Mysidacées et leurs larves, ainsi que les Doliolés sont récoltés en mai, juin et janvier, surtout dans l'océan. Les Cladocères sont toujours présents dans le lagon, et un peu moins rares en avril, mai et octobre.

2.3. Méroplancton

2.3.1. ŒUFS ET LARVES DE POISSONS

L'abondance et la diversité des poissons des milieux coralliens sont connues ; par contre, leurs œufs sont moins spectaculaires et peu étudiés. Vu leur détermination difficile, nous avons distingué arbitrairement quatre sortes d'œufs sur des critères simples de forme et de taille.

(a) Œufs sphériques

Le stock des œufs de taille inférieure à 1 mm est relativement stable dans le lagon (8 à 20/m³) ; dans l'océan, il est plus important (30 à 50/m³), mais varie d'une façon aléatoire.

Les œufs de taille supérieure à 1 mm sont beaucoup moins nombreux ; ils sont environ 5 fois plus abondants de novembre à janvier dans le lagon (0,3/m³ contre 0,07/m³ le reste du temps).

(b) Œufs fusiformes

Deux sortes d'œufs fusiformes (« 1 » et « 2 », fig. 5) ont été dénombrées. Dans les deux cas, les variations quantitatives traduisent de légers maxima pendant l'été austral. Les œufs fusiformes « 2 » ne se récoltent pratiquement que dans l'océan. Le

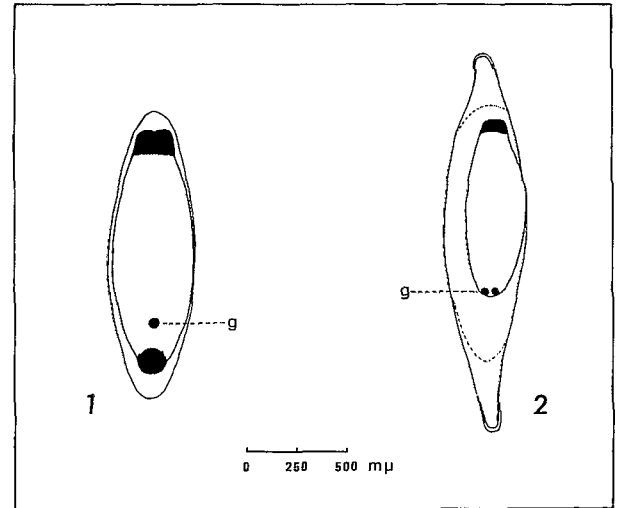


Fig. 5. — Œufs fusiformes « 1 » et « 2 » ; g = gouttelette d'huile.
Elongated eggs "1" and "2" ; g = oil-globule.

stock des œufs fusiformes « 1 » varie en moyenne de 5 à 65/m³ dans le lagon, avec des récoltes parfois massives (470/m³) ; dans l'océan, ils sont moins abondants.

(c) Larves

Très diversifiées, les larves de poissons paraissent plus abondantes de novembre à janvier (1/m³ contre 0,3/m³ le reste du temps).

2.3.2. LARVES DE CRUSTACÉS

Trois groupes seront étudiés : des larves de Décapodes *Natantia*, dont les adultes vivent pour la plupart à proximité des formations coralliennes, surtout des Palaemonidés et des Alphaeidés ; des larves de Décapodes *Reptantia*, surtout des Brachyours, dont les adultes vivent soit près des formations coralliennes, soit sur les plages (crabes terrestres) ; des larves de Stomatopodes, dont les adultes creusent des terriers dans les fonds meubles.

(a) Larves de Décapodes *Natantia*

L'abondance dans chaque récolte est très variable ; en novembre et décembre, elle est plus élevée : 10 ind/m³ contre 3 ind/m³ le reste de l'année ; l'océan en est plus pauvre.

(b) Larves de Brachyours

Les Brachyours ont un développement larvaire caractérisé par la forme mégalope. Cette forme est ici rarement pêchée de jour (nous verrons que dans

les récoltes nocturnes elle abonde); les zoés par contre sont nombreuses : plus abondantes en septembre (15 ind/m³) et en novembre, décembre et janvier (5 ind/m³); elles sont de l'ordre de 2 ind/m³ le reste de l'année ; l'océan est plus pauvre.

(c) Larves de Stomatopodes

Ces larves sont présentées classiquement sous deux formes : *Erichtus* et *Alima*, cette dernière ici très rare. La forme *Erichtus* se rencontre plus abondamment en septembre, novembre et janvier (1 ind/m³) que le reste du temps (0,1 ind/m³).

2.3.3. LARVES DE GASTÉROPODES, LARVES DE POLYCHÈTES ET FORAMINIFÈRES MÉROPLANCTONIQUES

Ces trois groupes d'organismes, vu leur petite taille, d'une part sont récoltés de façon très inégale par les diverses mailles du filet, et d'autre part passent en quasi-totalité au travers du tamis de maille 2. Manifestement très abondants et essentiels dans cette fraction non retenue, riche en détritiques et en petites formes planctoniques la curiosité nous a poussé à les dénombrer. (Les résultats, ici trop incertains, n'ont qu'une valeur relative.)

Dans les trois groupes, la plus grande abondance se rencontre en novembre et décembre ; le nombre des larves véligères de Gastéropodes, nettement majoritaires, peut alors dépasser 3.000 ind/m³, et elles représentent assurément une fraction non négligeable de la biomasse planctonique totale. RUSSEL et COLMAN (1935) rencontrent de grandes quantités de larves véligères en octobre, et très peu en janvier, dans le lagon de la Grande Barrière.

3. VARIATIONS LOCALES ET NYCTHÉMÉRALES

3.1. Variations locales dans le lagon

L'ensemble des dix stations présente fréquemment, au niveau de la plupart des groupes considérés, une grande hétérogénéité. Si cette hétérogénéité peut être mise sur le compte de la distribution contagieuse de divers organismes, la similitude (ou non) entre stations d'une part, et la constance (ou non) de cette similitude d'autre part, peuvent aussi traduire une véritable micro-répartition géographique.

Nous avons adopté empiriquement une méthode simple pour rendre compte de cette hétérogénéité : d'une part, deux stations seront considérées comme différentes, à une date donnée, si l'abondance du groupe étudié varie entre elles d'un facteur supérieur à 2 ; d'autre part, la persistance ne sera déclarée que

dans deux cas : soit les stations voisines présentent une différence de même signe (d'après le critère précédent) dans au moins 6 séries mensuelles ; soit elles sont différentes dans moins de 6 séries, mais ce sont alors des séries successives (correspondant par exemple à une période d'abondance). Une variation locale ne sera retenue que lorsque ces deux conditions (non-similitude et constance de non-similitude) seront remplies. Ce procédé permet de distinguer divers types de répartition, dont les mieux caractérisés sont les suivants :

3.1.1. ABONDANCE AUX STATIONS 7 ET 8

Une grande abondance aux stations 7 et 8 s'observe pour les Siphonophores, *Sagitta enflata*, *Copilia* sp., et les œufs sphériques <1 mm (fig. 6 a).

Pour les Siphonophores, dans sept séries mensuelles, l'abondance est 2 à 7 fois plus élevée à ces stations qu'aux stations 1 à 5. *Sagitta enflata* est 2 à 4 fois plus abondant en mai et juin dans cette zone que dans le reste du lagon, et 4 à 8 fois plus que dans la partie nord du lagon (stations 1 à 5). *Copilia* sp. en mai, juin et juillet, est 2 à 10 fois plus abondant aux stations 7 et 8 qu'aux stations 1 à 5. Pour les œufs sphériques <1 mm, dans 6 séries, les points 7 et 8 sont 2 à 4 fois plus riches que les stations 1 à 5.

Signalons, en outre, que lors d'un phénomène « d'eaux rouges » à Cyanophycées filamenteuses, survenu en mars à l'extérieur du récif-barrière, celles-ci ont été récoltées abondamment aux stations 7 et 8.

Dans tous les cas, ces maxima, dans cette zone lagunaire, peuvent être mis en relation avec une abondance élevée aux stations 11 et 12, et il faut voir là l'influence des apports océaniques par-dessus un récif-barrière moins large.

3.1.2. ABONDANCE AU CENTRE DU LAGON (ST. 4 À 7)

Lucifer sp. (adulte), lors de son développement d'octobre à janvier, est 6 à 20 fois plus abondant aux stations 4 à 7 que dans le reste du lagon (fig. 6b). Les stations 1, 2 et 3 en sont quasi dépourvues, confirmant ainsi les limites des deux courants lagunaires ; un enrichissement relatif et épisodique des stations 8, 9 et 10 semble dû au courant S-SE du lagon.

Les Appendiculaires présentent une répartition analogue (en y incluant cependant la station 8) ; pendant leur période d'abondance, ils sont 3 à 10 fois plus nombreux qu'aux stations 1, 2 et 3. Par contre, le reste de l'année, leur répartition est pratiquement inversée : les stations 5, 6 et 8 sont pauvres, alors que les stations 2, 3 et 4 sont deux à quatre fois plus riches.

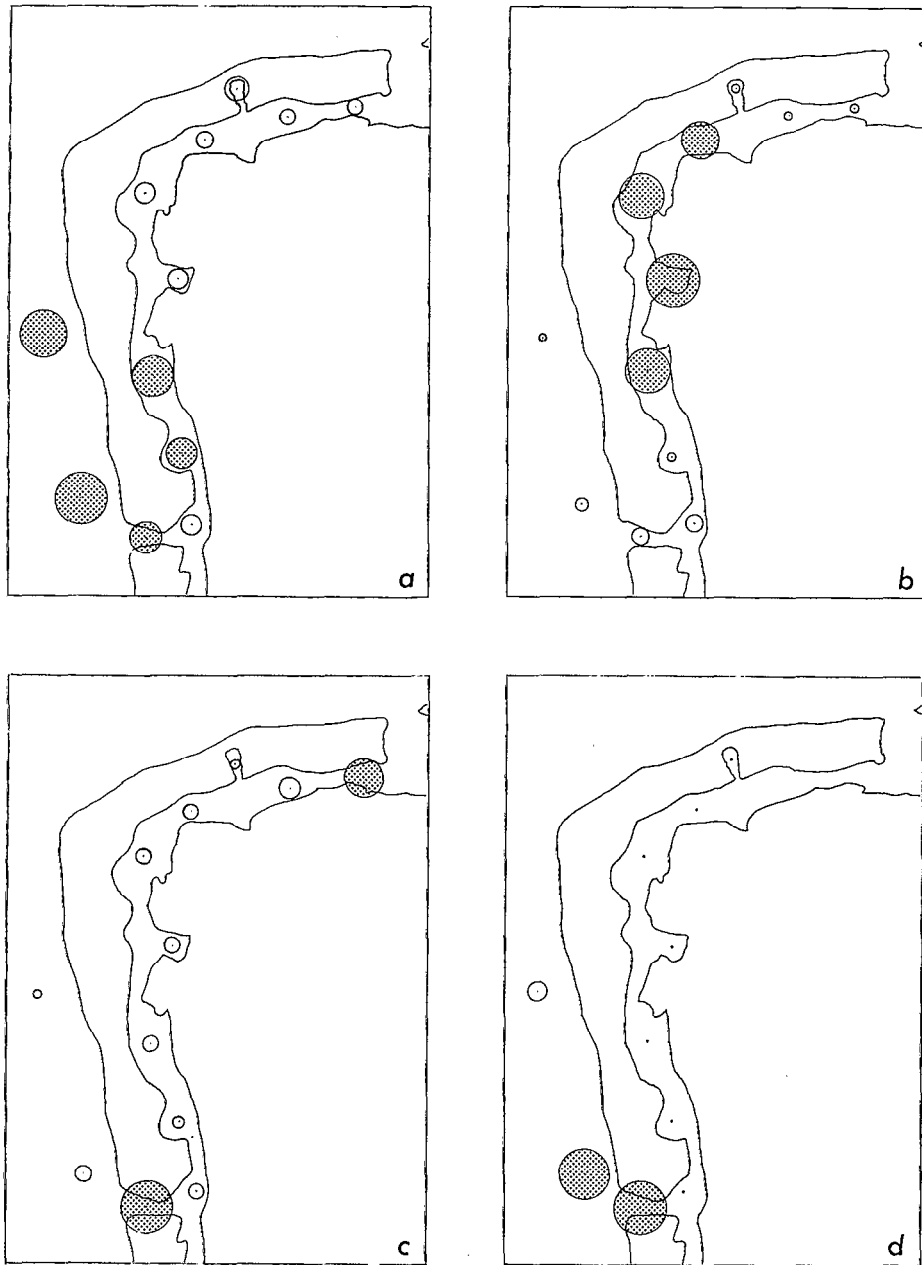


Fig. 6. — Divers types de répartition topographique. a : Répartition de *Sagitta enflata*, des œufs sphériques, etc. b : Répartition de *Lucifer* sp. c : Répartition des larves de Décapodes Natanlia. d : Répartition des œufs fusiformes « 2 ». (La surface des cercles est proportionnelle à l'abondance des organismes).

Different types of local distribution. a: Sagitta enflata, spherical eggs, etc. b: Lucifer sp. c: Decapods natanlia larvae. d: Elongated eggs "2". (The circle surface is proportional to the organisms abundance).

Acartia fossae, d'octobre à janvier, entre aussi dans cette catégorie élargie, puisque la station 2 varie ici comme les stations centrales ; les stations 1, 3 et 10, pauvres, peuvent traduire une influence océanique immédiate et « défavorable ».

3.1.3. ABONDANCE AU NIVEAU DES VOIES D'ÉCHANGE (ST. 1 ET 10)

Les larves de Décapodes Natanlia présentent ce type de répartition (fig. 6c) : dans six séries, la

station 1 est 2 à 11 fois plus riche, et la station 10, 3 à 40 fois plus riche que les stations 2 à 9. Les stations 2 et 9 présentent d'ailleurs fréquemment une abondance intermédiaire. Il faut probablement voir là l'influence des courants sortants, avec constitution d'un front d'accumulation de ces organismes aux lieux de rencontre des eaux lagunaires et des eaux océaniques.

Les œufs fusiformes « 1 » présentent une répartition analogue : leur plus grande abondance s'observe aux stations 1, 3, 9 et 10, et pendant six mois l'abondance y est 3 à 400 fois plus élevée que dans le reste du lagon ; la station 8, selon les mois, se rattache à une zone ou à l'autre.

Les zoés de Brachyours présentent une répartition similaire, mais seulement en partie : curieusement, en effet, les stations 4 et 5 sont parfois aussi riches que les stations 1 et 10.

3.1.4. RÉPARTITION PARTICULIÈRE

Les œufs fusiformes « 2 » présentent une répartition originale (fig. 6d), puisqu'on ne les récolte qu'aux stations 10, 11 et 12. Leur absence est totale dans toutes les séries au sein du lagon ; une seule fois, ils furent rencontrés à la station 9. Cette répartition ne doit pas faire illusion, en particulier sur la localisation des géniteurs : en effet, ces œufs ont été récoltés au centre du lagon lors d'une station de 24 heures, et leur présence exclusive au voisinage de la passe, à l'heure habituelle des récoltes, reste un problème à élucider.

3.2. Variations nycthémerales dans le lagon

L'ascension nocturne de la plupart des organismes planctoniques est un phénomène bien connu en plein océan (voir CUSHING, 1951). Dans le lagon, ce phénomène n'a pas été étudié ; cependant, des phénomènes migratoires pourraient aussi expliquer des variations quantitatives que nous avons interprétées comme des variations de répartition horizontale. La station de 24 h, réalisée au centre du lagon (station 5), a permis d'évaluer l'amplitude des variations, de connaître les espèces concernées, et de révéler l'abondance de certains organismes absents ou rares pendant le jour.

Seule la couche de surface a été explorée au cours du nycthémera. Les récoltes ont été traitées comme précédemment, mais en outre, des mesures de biomasses sur le matériel formolé ont été effectuées selon la technique décrite par GRANDPERRIN et MICHEL (1969).

3.2.1. COMPARAISON DES RÉCOLTES DIURNES ET NOCTURNES

Le tripton, composé en majeure partie de mues de Crustacés, de fragments d'algues et de débris divers provenant des formations récifales, a été séparé à la pince fine et pesé. Nous avons constaté sa disparition au cours de la nuit et sa réapparition dans l'après-midi (fig. 7d) ; GLYNN (1973) signale que les algues benthiques et les débris constituent souvent une grande partie des récoltes en fin de matinée et l'après-midi ; ceci résulterait, d'après cet auteur, de vents forts accompagnés d'une turbulence élevée. Quelle que soit la cause, il est particulièrement intéressant de souligner l'aspect cyclique de l'abondance du tripton. Il peut représenter ici jusqu'à 45 % du poids de certaines récoltes ; en moyenne, il en constitue 15 %.

En éliminant les récoltes effectuées au crépuscule et à l'aurore (moments particuliers du nycthémera), les mesures de biomasses planctoniques fournissent une moyenne diurne de 0,014 g/m³ pour une moyenne nocturne de 0,047 g/m³, soit 3,4 fois plus. La valeur extrême (0,073 g/m³) se situe à la fin du crépuscule. Le Copépode *Labidocera pavo* (fig. 7d) est responsable en moyenne de 19 % de la biomasse nocturne (de 5 % à 34 %).

Exprimé maintenant en nombre d'individus, le rapport nuit/jour est faible (1,2) ; cependant, si l'on fait abstraction des Appendiculaires et d'*Acartia fossae*, dont une récolte massive, le jour, paraît trop isolée pour être retenue, et des œufs de Poissons, qui se comportent comme des flotteurs passifs, ce rapport devient voisin de 4 (tabl. III).

Outre l'aspect quantitatif, les récoltes diurnes et nocturnes diffèrent également par leur composition ; le tableau III rend compte des groupes ou des espèces abondants ; ils sont classés selon un rapport nuit/jour décroissant. Certains groupes sont peu abondants le jour et abondants la nuit, mais plusieurs ne sont pêchés que la nuit (dans cette couche superficielle, rappelons-le) : ce sont les Amphioxus, les Oligochètes, certaines larves d'Annélides Polychètes, certains Amphipodes Gammaridea et des Isopodes Tanaïdés, certains Ostracodes. Ces organismes sont généralement connus comme benthiques ; leur présence dans le plancton au cours de la nuit mérite donc d'être signalée.

3.2.2. DESCRIPTION DE DIVERS TYPES DE VARIATIONS

Le tableau III ne rend pas compte de l'évolution des variations quantitatives ; en considérant par contre la totalité des récoltes, on s'aperçoit que l'abondance de la plupart des organismes, dans la couche superficielle, varie intensément à des moments particuliers.

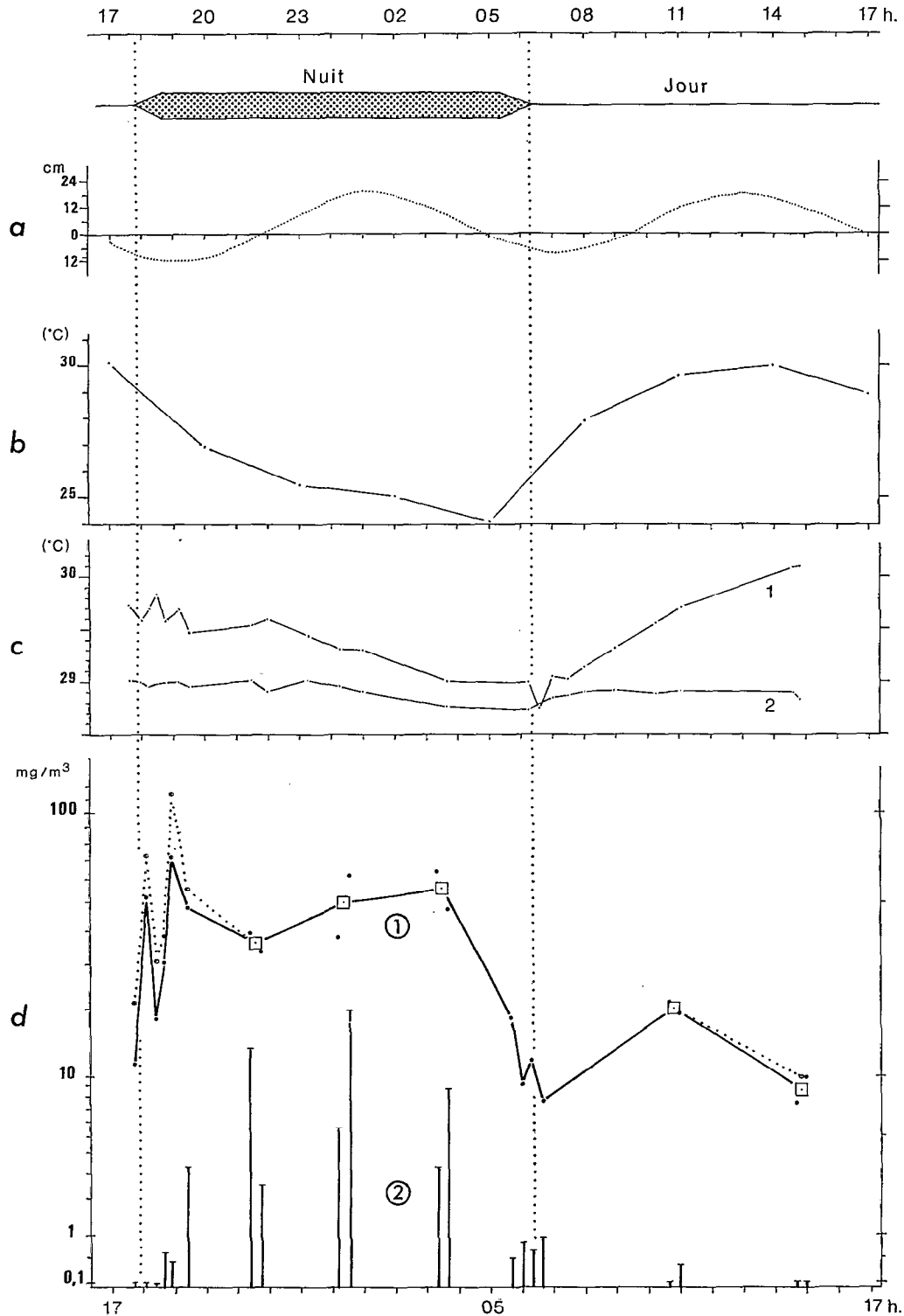


Fig. 7. — Variations nycthémerales : a : Marée. b : Température de l'air sous abri. c : Température de l'eau en surface (1) et à 14 mètres de profondeur (2). d : Biomasses de la fraction retenue par un tamis de maille 2 : (1) en trait continu, plancton seul ; en pointillé, plancton+tripton ; (2) biomasse du copépode *Labidocera pavo*.

Diel variations : a : Tides. b : Air temperatures under cover. c : Water temperature in the surface layer (1) and at 14 meter depth (2). d : Biomass of the part retained by sieve of mesh size 330 μm . : (1) continuous line : isolated zooplankton ; dotted line : plankton+tripton ; (2) biomass indebted to the *Labidocera pavo* copepod.

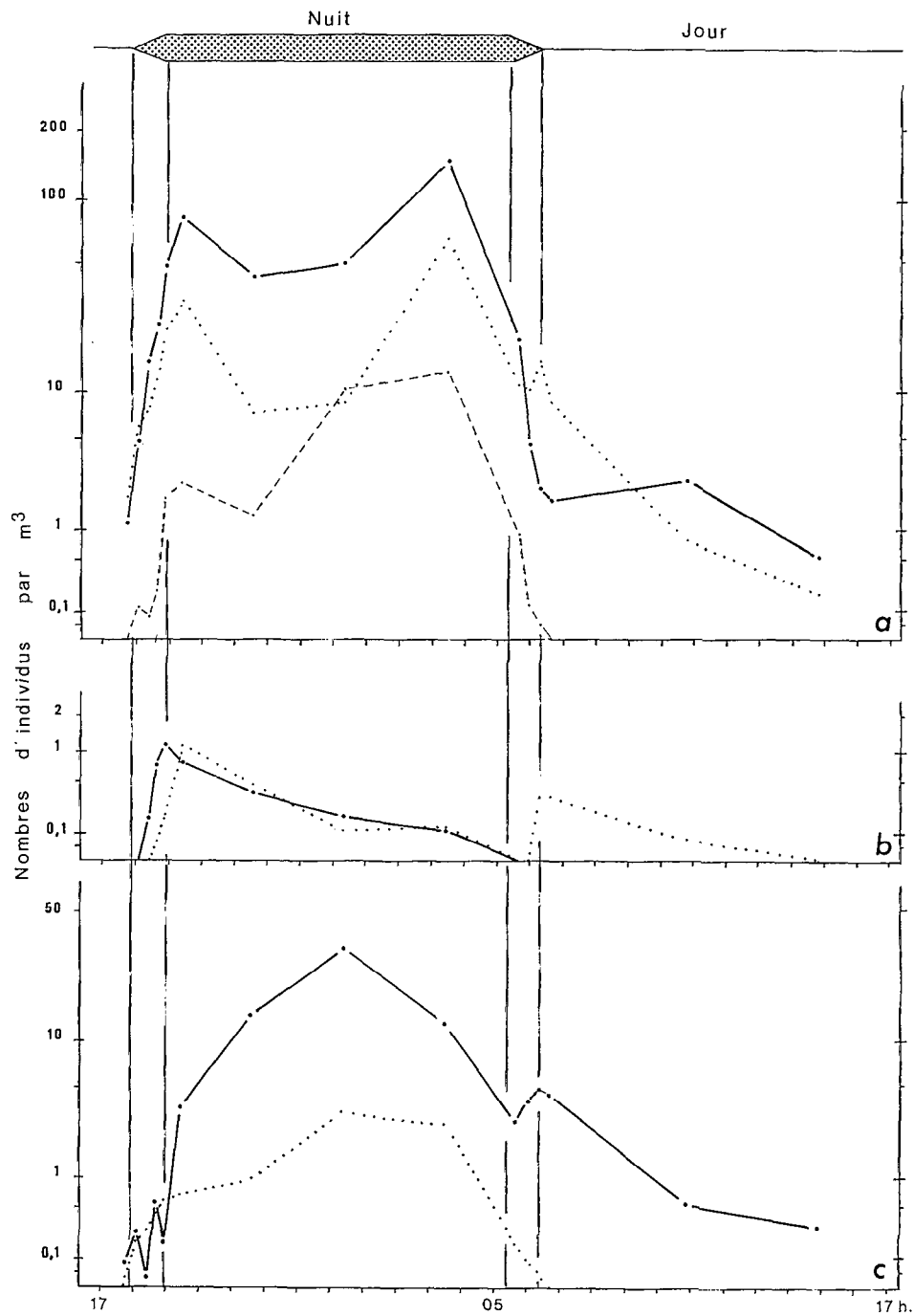


Fig. 8. — Variations nyctémérales (suite) : a : en trait continu : larves de Décapodes *Nalanitia* ; en pointillé : larves zoés de Brachyoures ; en tirets : larves mégalopes de Brachyoures. b : en trait continu : Ostracodes (une seule espèce) ; en pointillé : *Lucifer* sp. c : en trait continu : *Labidocera pavo* ; en pointillé : Mysidacées.

Diel variations (continuation) : a : continuous line : decapods nalanitia larvae ; dotted line : brachyoura zoea ; peckel line : brachyoura megalopa. b : continuous line : ostracods (one species only ; dotted line : Lucifer sp. c : continuous line : Labidocera pavo ; dotted line : mysids.

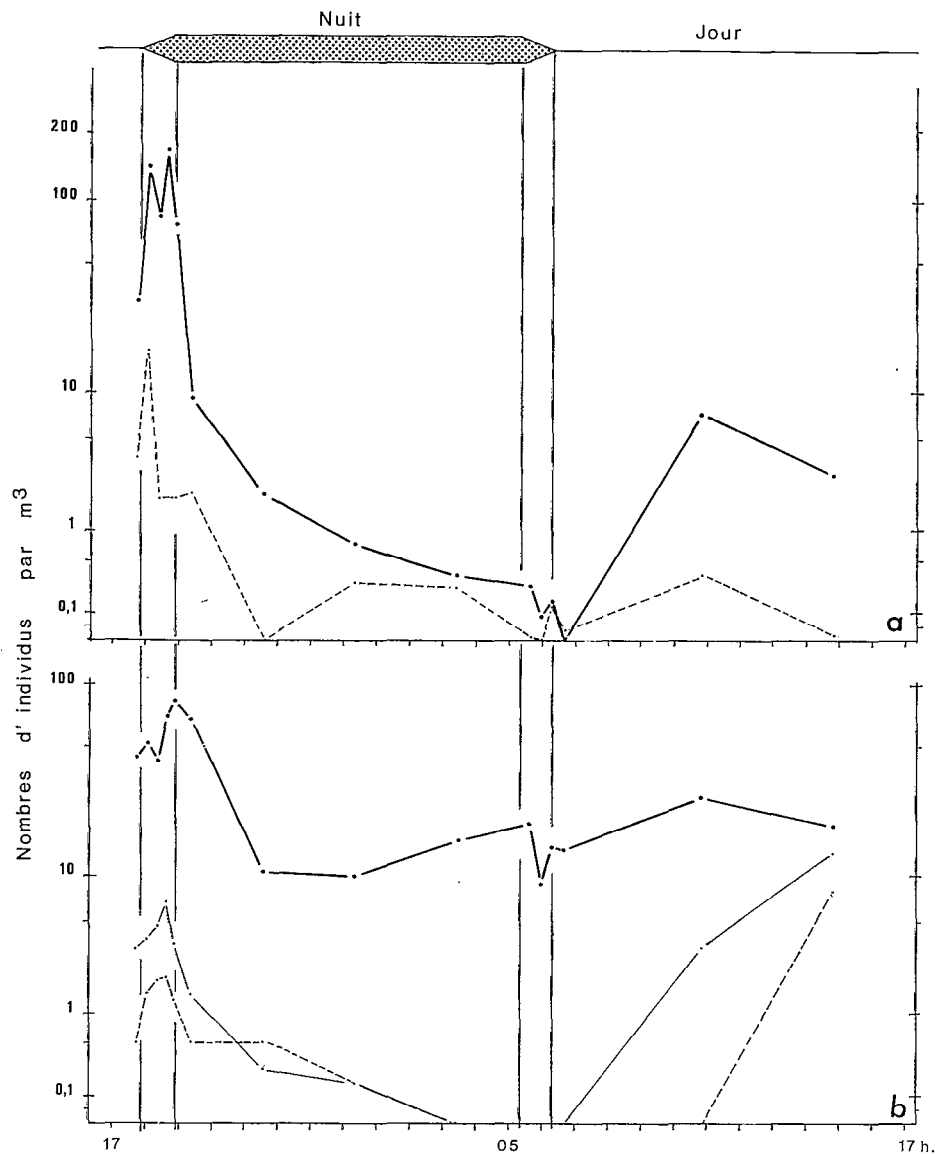


Fig. 9. — Variations nyctémérales (fin) : a : en trait continu : Foraminifères ; en tirets : Méduses d'Hydrires. b : en traits continu : Œufs sphériques ; en trait continu fin : Œufs fusiformes « 1 » ; en tirets : Œufs fusiformes « 2 ».

Diel variations (end) : a : continuous line : foraminifera ; pecked line : hydroids medusae ; b : continuous line : spherical eggs ; continuous fine line : elongated eggs "1" ; pecked line : elongated eggs "2".

(a) Pour beaucoup, le coucher du soleil correspond à un moment très particulier, où survient un enrichissement spécialement rapide et net de la couche de surface (fig. 8) :

— pour certains, cette abondance maximale, une fois atteinte, se maintient à un niveau élevé pendant toute la nuit, et dès l'aube elle diminue (fig. 8a : zoés, mégalopes, larves de Décapodes Natantia) ;

— pour d'autres, cette abondance est très momentanément maximale, puis décroît rapidement au cours de la nuit ; le lever du soleil, dans ce cas, paraît moins influent (fig. 8b : *Lucifer* sp., Isopodes, certains Ostracodes) ;

— pour d'autres enfin, l'enrichissement amorcé au coucher du soleil atteint son maximum au milieu de la nuit, puis l'abondance décroît jusqu'au lever du soleil (fig. 8c : Mysidacées, *Labidocera pavo*).

(b) Pour quelques groupes (fig. 9), une abondance maximale se rencontre en soirée, avant le coucher du soleil; ce sont uniquement des organismes méroplanctoniques : œufs de Poissons, larves de Mollusques, méduses d'Hydriaires, Foraminifères méroplanctoniques (*Tretomphalus* sp.). Il pourrait s'agir ici de phénomènes de pontes, d'éclosion ou de libération massive de stades planctoniques d'organismes sessiles.

Les Appendiculaires et le Copépode *Acartia fossae* présentent des variations synchrones et une grande abondance dans deux récoltes successives à 11 h; la méthodologie suivie ne permet pas de conclure sur ce point, mais nous évoquerons l'éventualité de déplacements horizontaux d'essaims.

3.2.3. REMARQUES

Dans cette couche superficielle, ces variations d'abondance, bien que de forte amplitude, semblent confinées à la phase nocturne; il n'y a donc pas lieu de les considérer dans l'interprétation des séries mensuelles. Bien que cette étude ne concerne qu'un seul cycle nyctéméral, elle fournit des indications sur l'échelle de grandeur et les modalités de ce phénomène.

La richesse nocturne de la couche explorée, en particulier l'abondance ou la présence exclusivement nocturne de certains organismes, contraste avec la pauvreté diurne. Les variations présentent une grande amplitude pour la plupart des organismes et il est possible qu'une ascension verticale soit responsable des phénomènes observés. Cependant, des prélèvements verticaux fond-surface (non exploités ici) ne rendent pas compte de cette richesse, et ces observations posent le problème de la localisation diurne de ces organismes. Selon divers auteurs, le réseau intracavitaire et les surplombs coralliens abriteraient de nombreux organismes (PERES et PICARD, 1969; MICHEL *et coll.*, 1971) qui, le jour, se comportent comme de véritables membres de la communauté récifale (EMERY, 1968) et la nuit, rompent ce lien communautaire pour devenir véritablement planctoniques. Ainsi, dans ces milieux lagunaires et récifaux, le plancton paraît si particulier que, assurément, toute une partie n'est pas prise en compte dans les études classiques au filet, sinon d'une façon aléatoire et incontrôlée.

3.3. Échanges entre lagon et océan

Ces échanges comportent deux aspects : d'une part, des apports océaniques dans le lagon, par-dessus

le récif-barrière, d'autre part des apports lagunaires dans l'océan, par le phénomène de décharge au niveau des passes.

3.3.1. APPORTS OCÉANIQUES DANS LE LAGON

Si certains organismes peuvent être véhiculés de l'océan jusque dans le lagon, les indices les plus nets seront fournis par ceux d'entre eux qui, abondants dans l'océan et habituellement rares dans le lagon, arriveront ici en nombre important. Ensuite, vu la largeur du récif-barrière et son rôle de consommateur en général (GLYNN, 1973), sans oublier les nombreux prédateurs qui s'y abritent, il est probable que les zones où le lagon est plus rapproché de l'océan, enregistreront mieux les apports océaniques. Deux endroits du lagon se trouvent dans cette situation : la zone des stations 7 et 8 et la station 3.

(a) Zone des stations 7 et 8

Dans cette zone, les deux hypothèses précédentes sont vérifiées par de nombreux exemples, et illustrées par les répartitions mises en évidence ci-dessus (fig. 6a). Pour les Siphonophores, *Sagitta enflata*, *Copilia* sp., en mai, juin et juillet, et pour les œufs sphériques <1 mm la plupart du temps, on rencontre dans l'océan une abondance nettement plus élevée que dans le lagon; cette abondance se répercute pourtant ici, puisqu'aux stations 7 et 8 ces organismes sont mieux représentés que dans le reste du lagon. Cette zone d'échange se révèle, en outre, au niveau qualitatif, puisqu'en mai et juin les Copépodes *Scolecithrix danae*, *Centropages gracilis* et *Pontella securifer*, présents à l'extérieur, ne se récoltent qu'à cet endroit du lagon. Enfin, l'intrusion dans cette zone de Cyanophycées, responsables d'un phénomène d'eau rouge survenu à l'extérieur du récif, rend bien compte de l'existence d'apports océaniques plus intenses à ce niveau.

(b) Étude d'un prélèvement sur le récif-barrière (Station 3)

La station 3, vu sa position et la configuration du récif à son niveau, doit enregistrer particulièrement bien les apports océaniques; faute de station à sa hauteur dans l'océan, nous ne pouvons apporter de preuves comparatives. Aussi, pour étudier ces échanges, un prélèvement d'une durée de 3 heures a été effectué à ce niveau, directement sur le récif-barrière, à une cinquantaine de mètres de la crête algale (*).

* A cet endroit, indiqué par une étoile sur la figure 1, une légère dépression morphologique reliée à l'appendice lagunaire (st. 3) par deux petits chenaux, collecte d'eau déversée par-dessus toute une longueur de crête algale et renforce l'intensité des courants; le filet amarré à des pâtés de coraux et maintenu en surface par deux flotteurs, a fonctionné correctement grâce à ces courants issus des surplombs d'eau déversés par les rouleaux.

La récolte a été traitée comme précédemment ; les éléments retenus sur le tamis maille 2 ont été triés à la pince fine et le tripton ainsi séparé ; les volumes après sédimentation ont été mesurés.

— La fraction traversant le tamis maille 2 représente 60 % du volume récolté ; elle est composée des principaux éléments suivants (classés en ordre décroissant, après estimation de leurs volumes respectifs) :

(1) Éléments détritiques finis organiques et minéraux ; (2) Copépodes, Copépodites ; (3) Larves de Gastéropodes ; (4) Foraminifères ; (5) Larves de Polychètes ; (6) Phytoplancton ; (7) Œufs et nauplii, etc.

— La fraction retenue par le tamis maille 2 comporte 33 % de tripton et 7 % de plancton. Ce tripton est composé essentiellement de mues de Crustacés, de fragments d'algues et d'hydrires coloniaux. Cette dernière fraction planctonique a fait l'objet d'un comptage et nous comparons dans le tableau IV les pourcentages des organismes récoltés à cet endroit et aux deux stations effectuées dans le lagon au même instant, lors de l'étude de 24 heures. Trois remarques s'en dégagent :

a - les composants essentiels sur le récif sont les œufs de Poissons et les Copépodes ; les quatre sortes d'œufs distinguées sont présentes et parmi les Copépodes, la première place revient à *Acartia fossae* ; viennent ensuite les Corycéidés et les Oncéidés, puis *Copilia* sp., les Setellidés et les Candacidés ;

b - on y rencontre, en nombre non négligeable, des Siphonophores et des Chétognathes ;

c - les autres composants se présentent en très faible proportion et pratiquement tous les organismes méroplanctoniques se rencontrent moins abondamment sur le récif que dans le lagon, et même, certains paraissent totalement absents sur le récif-barrière.

Ces résultats confirment les observations et l'interprétation apportée à la richesse des stations 7 et 8, puisque les organismes susceptibles d'être véhiculés par-dessus le récif-barrière près de la station 3 sont les mêmes que l'on rencontre en abondance aux stations 7 et 8.

3.3.2. APPORTS LAGUNAIRES DANS L'OCÉAN

La station 11, relativement proche de la passe, représente, *a priori*, la station la plus soumise à l'influence et aux apports lagunaires. Les indices de ces apports seront fournis par des organismes qui, en général abondants dans le lagon et rares dans l'océan, arriveront ici en nombre important.

Dans six séries mensuelles, les larves de Décapodes *Natantia* et les zoés de Brachyourses sont 2 à 30 fois

plus abondantes à la station 11 qu'à la station 12, elle-même 4 à 18 fois plus pauvre que le lagon ; la station 10 est plus riche que la station 11.

De même, la répartition des œufs fusiformes « 2 », au voisinage de la passe de Taapuna (fig. 6d), dans la mesure où la station de 24 heures a permis de les récolter dans le lagon, témoigne certainement de l'influence des courants de décharge lagunaire sur l'extérieur (st. 11). Leur présence occasionnelle et plus discrète à la station 12 est probablement due au courant bordier qui longe le récif à ce niveau ; ceci donne une indication sur la zone d'extension des apports lagunaires dans l'océan.

Bien que le nombre limité et la localisation des stations extérieures restreignent les résultats à ce sujet, l'origine récifale ou lagunaire des organismes mentionnés, et leurs abondances relatives prouvent l'influence du lagon dans l'océan.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

4.1. Caractéristiques du cycle annuel dans le lagon

L'inventaire exhaustif des espèces planctoniques du lagon n'a pas été mené, si bien que l'aspect qualitatif (présence/absence), au cours de l'année ne peut être pleinement abordé. Néanmoins, dans le lagon, pratiquement toutes les espèces dominantes ont été déterminées et, abondantes ou rares, apparaissent comme pérennantes ; seul, le Sergestidé, *Lucifer* sp., n'a pas été rencontré au mois de juillet. Cependant, la répartition verticale de cet animal pouvant subir des variations très faibles, mais suffisantes pour l'éloigner de la couche explorée (WOODMANSEE, 1966), son absence ne concernerait donc que la couche étudiée. Parmi les espèces non dominantes du lagon, la présence de la plupart d'entre elles paraît liée à l'intensité des apports océaniques, et leur rencontre dans le lagon doit d'abord être interprétée dans le cadre des échanges océan-lagon.

Le zooplancton est généralement peu abondant dans ce lagon, et plus pauvre que dans l'océan ; le méroplancton en constitue un élément constant, mais rarement dominant. Le cycle annuel se caractérise par des maxima en novembre, décembre et janvier ; cette abondance est due essentiellement à la prolifération de trois espèces holoplanctoniques au sein du lagon : l'Appendiculaire *Oikopleura longicauda*, le Copépode *Acartia fossae* et le Sergestidé *Lucifer* sp. Le méroplancton, un peu plus abondant à cette période, renforce ces maxima sans en être l'élément dominant. Nous avons donc à faire ici à un cycle unimodal peu marqué, présentant un maximum centré sur décembre et janvier ; ceci rejoint les prédictions de RANSON (*in* ROSE, 1954),

qui estime que « dans les lagons des Tuamotu, les animaux se reproduisent presque tous pendant l'été austral, c'est-à-dire de décembre à mars ».

L'holoplancton présente deux types de constituants : d'une part, plusieurs espèces constituent des populations qui paraissent assurer dans le lagon leur cycle de reproduction, autant qu'on puisse en juger d'après leur abondance, la présence simultanée d'adultes et de jeunes, et l'existence de spermatophores ou d'œufs chez les adultes ; dans cette catégorie, quatre essentielles : le Copépode *Labidocera pavo* et les trois espèces mentionnées ci-dessus ; les Corycéidés et les Oncéidés sont également nombreux ; *Undinula vulgaris* et *Canthocalanus pauper* ne sont abondants que très irrégulièrement ; d'autre part, parmi les autres organismes holoplanctoniques du lagon, ce sont soit des adultes peu nombreux, dont l'abondance paraît liée aux apports océaniques, soit des jeunes, plus nombreux, dont les adultes sont océaniques.

Le méroplancton présente quantitativement un caractère de constance : ceci pourrait indiquer que les groupes d'organismes qui en sont à l'origine se reproduisent pendant toute l'année ; s'il est légèrement plus abondant pendant l'été austral, l'existence d'un cycle annuel ne paraît pas certaine. En fait, l'extrême diversité spécifique de cet ensemble ou la faible fréquence des pêches ne permettent pas de mettre en évidence de cycles éventuels.

Même si l'on peut constater un certain parallélisme entre les variations de la température de l'eau et celles des biomasses planctoniques (fig. 2), des données physicochimiques et phytoplanctoniques font défaut, et le déterminisme de ce cycle annuel reste à étudier.

4.2. Interactions

La complexité des facteurs du milieu et l'intrication de cycles d'échelles ou de périodes différentes rendent la compréhension des phénomènes particulièrement difficile dans ce milieu. Nous illustrerons cette complexité en envisageant l'influence de certaines composantes.

4.2.1. COMPOSANTES TEMPORELLES

Le cycle des marées a certainement une influence à divers titres : d'une part, il est connu que la plupart des organismes benthiques littoraux y sont sensibles, et la libération de leurs formes planctoniques y est fréquemment liée ; d'autre part, certains organismes holoplanctoniques modifient leur répartition verticale en fonction de ce cycle, tels *Lucifer* sp. (WOODMANSEE 1966) et *Labidocera pavo* (WADA, 1953).

Les courants de sortie, fonction de la houle et du vent, mais aussi modulés par le cycle des marées, contribuent, en règle générale, à façonner la répartition de nombreux organismes lagunaires (cf. répartition des larves de Crustacés) ; sous l'action de fortes houles, on peut s'attendre à un « lessivage » non seulement du récif-barrière, mais aussi de nombreux organismes lagunaires emportés par de forts courants jusque dans l'océan (des récoltes effectuées le 18 décembre 1969, après une très forte houle, ne confirment nettement que le premier aspect de ce phénomène par une surabondance de détritiques dans le lagon).

L'abondance nocturne de nombreux organismes traduit une répartition et une composition planctonique très différente entre le jour et la nuit. Les variations nyctémérales n'ont pas suffisamment été étudiées durant le jour, pour envisager des modifications de répartition verticale liées à la hauteur du soleil ou de la nébulosité ; cependant, certains travaux en témoignent (WOODMANSEE, 1966, CHAMPALBERT, 1971).

La complexité des phénomènes est particulièrement nette chez les organismes méroplanctoniques : en effet, ce méroplancton provient aussi bien d'adultes insulaires terrestres ou dulcaquicoles (ex. : *Cardisoma carnifex*, *Palaemon lar*) que d'adultes marins, et dans ce cas, soit d'organismes nectoniques, soit d'organismes benthiques lagunaires et surtout récifaux. La libération des produits sexuels, des œufs ou des larves s'effectue fréquemment à des moments précis du cycle des marées ou du nyctémère ; en outre, les formes planctoniques actives ont souvent tendance à rester groupées en essaims. Leur récolte, en lieu et temps donnés, se trouve ainsi liée à deux sortes de composantes : des composantes cycliques tels le cycle de reproduction des adultes (rythme saisonnier ou lunaire), l'heure d'émission des stades planctoniques (rythme des marées), la répartition verticale des formes actives (rythme nyctéméral) ; des composantes non cycliques ou constantes, telles la répartition géographique des adultes qui fixe les lieux de ponte, les facteurs hydrodynamiques qui dispersent et redistribuent les formes planctoniques, et enfin une microrépartition éventuelle des facteurs écologiques à laquelle s'ajuste une microrépartition des organismes.

4.2.2. COMPOSANTES SPATIALES

Le lagon, figuré généralement comme bras de mer isolé en partie de celle-ci par le récif-barrière, se situe constamment dans le champ d'un flux d'origine océanique. D'une part, ce flux véhicule du matériel typiquement océanique par-dessus le récif-barrière, et d'autre part, il draine du matériel récifal jusque dans le lagon. En outre, lors de sa traversée de

l'écosystème récifal, les caractéristiques physico-chimiques de l'eau se modifient. Ainsi, selon la topographie récifale, et selon les conditions climatiques et l'état de la mer, on pourra considérer ce lagon soit comme un simple lieu de transit d'une eau océanique en excès (cette eau regagnant rapidement l'océan par les passes), soit comme une masse d'eau plus ou moins différenciée, au sein de laquelle l'influence océanique (remaniée par la traversée de l'écosystème récifal) assure un certain taux de renouvellement, et crée des discontinuités entre des zones qu'elle contribue à isoler.

Certaines observations permettent d'envisager l'existence d'une différenciation lagunaire. D'abord, la topographie du lagon se présente selon deux axes en quadrature ; un flux orienté (houle ou vent) n'agira donc pas de la même façon sur chacun des deux axes. Ensuite, l'influence terrigène surtout en saison de pluies est susceptible de modifier les conditions écologiques dans certaines zones : dans le domaine récifal, la localisation des passes face aux embouchures des rivières en est une preuve. Enfin, on a pu observer fréquemment près de la station 6 des eaux turbides, très fortement chargées en débris de toutes sortes, produits manifestes des activités humaines ; sans parler d'une nappe de mazout s'étendant de la station 1 à la station 5, le 2 septembre 1969, il est possible que l'influence humaine perturbe d'une façon acyclique et locale, l'écologie de ce milieu.

Les mesures de températures aux diverses stations ont été analysées ; les moyennes des écarts thermiques en surface, entre les diverses stations ont été comparées en été et en hiver ; pour la profondeur de 14 m, les mêmes moyennes, disponibles seulement pour la saison chaude, ont été établies. La figure 10 montre que, lors de la saison chaude, l'élévation diurne de la température ne s'effectue pas partout de la même façon, et que l'influence océanique ne domine pas uniformément l'ensemble du lagon ; l'hétérogénéité thermique en surface, bien que peu accusée, est nette. Si des données physico-chimiques font défaut, l'existence au sein du lagon de micro-différenciations temporaires et locales, décelables par des microdistributions du type de celles rencontrées par CASSIE (1963), permettraient de rendre compte des microrépartitions observées, en relation avec les exigences écologiques des diverses espèces.

4.3. Comparaison avec les lagons d'atoll

Deux lagons semi-fermés du Pacifique-Sud ont fait l'objet d'études zooplanctoniques quantitatives : Mururoa (MICHEL, 1969 ; RENON, non publié) et Rangiroa (MICHEL *et coll.*, 1971) ; en outre, ROSE (1953) a fourni un certain nombre de renseignements

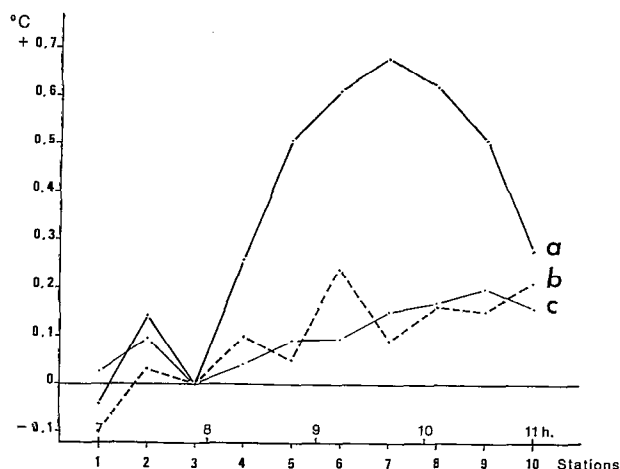


Fig. 10. — Variations thermiques locales pendant l'été et l'hiver austral : la st. 3 est prise comme référence arbitraire. a : Écarts thermiques moyens entre les stations lagunaires dans six séries estivales en surface ; b : idem à 14 mètres de profondeur (sauf à la st. 6, où la profondeur était de 8 mètres). c : idem, dans trois séries hivernales en surface.

Local variations of the water temperature during the austral summer and winter ; the station 3 is held to be an arbitrary reference. a : average values of the temperature difference between each lagoon station and the station 3, for six summer series, in the surface layer ; b : idem, at 14 meter depth (except station 6, where the depth is 8 meters) ; c : idem, for three winter series, in the surface layer.

sur divers lagons des Tuamotu. Toutes ces données concordent — aux divergences méthodologiques près — avec les résultats obtenus dans le Pacifique-Nord lors d'études plus anciennes (GILMARTIN, 1958 ; JOHNSON, 1949, 1954) ou plus spécialisées (GERBER et MARSHALL, 1974).

Parmi les espèces dominantes de ces lagons d'atoll, deux seulement se retrouvent ici en quantité : *Acartia fossae* et *Lucifer* sp. ; si l'on rencontre *Sagitta enflata*, *S. oceania*, *Undinula vulgaris* et *Canthocalanus pauper*, leur nombre est ici beaucoup plus faible. Par contre, deux autres espèces dominent à Tahiti : *Labidocera pavo* et *Oikopleura longicauda* (au lieu de *O. rufescens* à Rangiroa).

Globalement, dans ces lagons d'atolls semi-fermés, les biomasses sont 4 à 20 fois plus élevées que dans l'océan voisin ; par contre, pour le lagon de récif-barrière étudié, les rapports des biovolumes océan/lagon varient de 0,8 à 6.

À Mururoa, nous avons effectué une étude de répartition en août 1969, avec le même type de filet et la même méthode, à tous égards, qu'à Tahiti. Nous avons confirmé les résultats de MICHEL (1969), à savoir, notamment, qu'il existe deux zones différentes dans le lagon : une zone pauvre soumise

directement à l'influence océanique (biomasse : 0,019 g/m³; biovolume : 1,4 ml/m³) et une zone riche plus isolée, éloignée des communications avec l'océan (biomasse : 0,045 g/m³; biovolume : 3,3 ml/m³). A Tahiti-Faaa, les seules mesures de biomasses, en avril, donnent 0,014 g/m³, et les biovolumes, de juillet et septembre 1969, sont respectivement de 0,82 ml/m³ et 0,63 ml/m³. Le stock planctonique de ce lagon d'île haute est donc assez voisin (ou un peu plus faible) que celui de la zone pauvre des lagons semi-fermés. Plusieurs points, en outre, révèlent une grande similitude entre ce lagon de récif-barrière et la zone pauvre des lagons semi-fermés : (a) la quantité de tripton dans les deux cas est importante; (b) on trouve en abondance *Acartia fossae*, *Lucifer* sp. et des Oncécidés; (c) le méroplancton (Larves de Décapodes, de Gastéropodes, Foraminifères et œufs de Poissons) est abondant.

Les études zooplanctoniques citées précédemment ont montré que la différenciation de ces milieux lagunaires à partir d'un milieu océanique pauvre mais spécifiquement très diversifié, s'accompagne de la sélection d'un petit nombre d'espèces qui

trouvent des conditions particulièrement favorables à leur développement. La présente étude et la comparaison avec les lagons d'atolls semi-fermés nous indiquent que la différenciation de ces milieux lagunaires pourrait s'opérer de deux façons : ou bien le milieu offre des zones bien protégées et l'on observe une différenciation géographique probablement permanente; ou bien le milieu est relativement ouvert sur l'océan, et nous devons envisager des différenciations locales et temporaires. Il s'agit d'une hypothèse fondamentale pour des recherches futures, et dans cette optique, l'étude des lagons fermés sera des plus instructives.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Messieurs G. RICHARD et J. LESTAGE ainsi que les matelots et plongeurs du Service Mixte de Contrôle Biologique de Papeete qui, par leur aide efficace sur le lagon, nous ont permis d'effectuer chaque série d'échantillonnage en un minimum de temps.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M.,
le 11 avril 1978.

BIBLIOGRAPHIE

- BINET (D.), 1972. — Variations des biovolumes de zooplancton du plateau continental entre le Cap des Palmes et le Cap des Trois Pointes. *Doc. Scient. Centre Rech. Océan. Abidjan*, 3 (2) : 60-93.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1967. — Contribution à l'étude du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes de la région de Nosy-Bé. Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire, *rapp. multigr.* 362 : 1-52.
- BLACKBURN (M.), LAURS (R. M.), OWEN (R. W.) and ZEITZSCHEL (B.), 1970. — Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.*, 7 : 14-31.
- BOURDILLON (A.), 1971. — L'échantillonnage du zooplancton marin. In : Problèmes d'écologie l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Masson, Paris : 109-184.
- BOWMAN (T. E.), 1967. — The planktonic shrimp, *Lucifer chacei* (sp. nov.) (Sergestidae : Luciferinae), the Pacific twin of the Atlantic *Lucifer faxoni*. *Pacific Sci.*, 21 (2) : 266-271.
- BURFIELD (S. T.). — Chaetognatha. *Scient. Rep. Great Barrier Reef Expedition*, 5 (8) : 459-473.
- CASSIE (R. M.), 1963. — Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1 : 223-252.
- CHAMPALBERT (G.), 1971. — Variations nyctémérales du plancton superficiel. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 6 : 23-33 et 55-70.
- CHEVALIER (J. P.), DENIZOT (A.), MOUGIN (J. L.), PLESSIS (Y.), et SALVAT (B.), 1969. — Étude géomorphologique et biométrique de l'atoll de Mururoa. *Cah. Pacif.*, 12 : 1-144.
- CUSHING (D. H.), 1951. — The vertical migration of planktonic crustacea. *Biol. Rev.*, 26 : 158-192.
- DEEVEY (G. B.), 1971. — The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea off Bermuda. I. — The upper 500 m. *Limnol. Oceanogr.*, 5 (16) : 219-240.
- EMERY (A. R.), 1968. — Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (2) : 293-303.
- FARRAN (G. P.), 1949. — The seasonal and vertical distribution of the Copepoda. *Stient. Rep. Great Barrier Reef Exped.*, 2 (9) : 291-312.

- FRONTIER (S.), 1966. — Zooplankton de la région de Nosy-Bé. I. Programme des récoltes et techniques d'études. II. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, vol. IV, n° 3 : 3-37.
- FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 3 (1) : 18-26.
- GALLAGHER (B. S.), SHIMADA (K. M.), GONZALEZ (F. I.), et STROUP (E. D.), 1971. — Tides and currents in Fanning atoll lagoon. *Pacific Sci.*, 25 (2) : 191-205.
- GANAPATI (P. N.), and RAO (V. S.), 1954. — Studies on planktonic copepods. I. Seasonal fluctuations in the distribution with reference to salinity and temperature. *Mem. Oceanogr. Andhra Univ. Waltair* 40 (1) : 150-162.
- GAUDY (R.), 1967. — Notes préliminaires sur la systématique et la répartition annuelle des Copépodes des eaux superficielles de Tuléar (Madagascar), *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume* (Marseille). 6 : 71-99.
- GERBER (R. P.), and MARSHALL (N.), 1974. — Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok atoll. *Limnol. Oceanogr.* 5 (19) : 815-823.
- GILMARTIN (M.), 1958. — Some observations in the lagoon plankton of Eniwetok atoll. *Pacific Sci.* 12 (4) : 313-316.
- GLYNN (P. W.), 1973. — Ecology of a Caribbean coral reef. The *Porites* reef-flat biotope : part. 2 : plankton community with evidence for depletion. *Mar. Biol.* 22 : 1-21.
- GRANDPERRIN (R.) et MICHEL (A.), 1969. — Évaluation des poids humides de micronecton après centrifugation. *Mar. Biol.* 4 : 139-142.
- GRICE (G. D.), 1964. — Two new species of Calanoid copepods from the Galapagos Islands with remarks on the identity of three other species. *Crustaceana* 6 (4) : 255-264.
- GUILCHER (A.), BERTHOIS (L.), DOUMENGE (L.), MICHEL (A.), SAINTREQUIER (A.) et ARNOLD (R.), 1969. — Les récifs et lagons coralliens de Mopelia et de Bora-Bora (Iles de la Société). *Mém. O.R.S.T.O.M.*, n° 38, 103 p.
- HERMAN (S. S.) and BEERS (J. R.), 1969. — The ecology of inshore plankton populations in Bermuda. Part. 2 : seasonal abundance and composition of the zooplankton. *Bull. mar. sci.* 19 (3) : 483-503.
- JOHANNES (R. E.), 1967. — Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 12 (2) : 189-195.
- JOHNSON (M. W.), 1949. — Zooplankton as an index of water exchange between Bikini lagoon and the open sea. *Trans. Amer. Geophys. Un.* 30 : 238-244.
- JOHNSON (M. W.), 1954. — Plankton of Northern Marshall Islands. Bikini and Nearby atolls part. 2 : oceanography (biologic) U.S. Geol. Surv. Prof. paper 260 F : 301-314.
- KING (J. E.) and DEMOND (J.), 1953. — Zooplankton abundance in the central Pacific. *Fishery Bull. Fish Wild. Serv. U.S.* 54 : 111-144.
- KING (J. E.) and HIDA (T. S.), 1957. — Zooplankton abundance in the central Pacific. *Fish. Bull. U.S.* 57, part II : 365-395.
- KOHN (A. J.) and HELFRICH (P.), 1957. — Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 2 (3) : 241-251.
- MARSHALL (N.), 1965. — Detritus over the reef and its potential contribution to adjacent waters of Eniwetok atoll. *Ecology* 46 (3) : 343-344.
- MENON (M. A. S.), 1945. — Observations on the seasonal distribution of the plankton of the Trivandrum coast. *Proc. Indian Acad. Sci. B*, 22 : 31-62.
- MICHEL (A.), 1969. — Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. *Cah. Pacifique* 13 : 81-132.
- MICHEL (A.), COLIN (C.), DESROSIÈRES (R.) et OUDOT (C.), 1971. — Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords et de la zone des passes de l'atoll de Rangiroa. (Archipel des Tuamotu, Pacifique central). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, vol. IX, n° 3 : 375-402.
- ODUM (H. T.) and ODUM (E. P.), 1955. — Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll. *Ecol. Monogr.* : 291-320.
- PERES (J. M.) et PICARD (T.), 1969. — Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux. *Mar. Biol.* 3 (3) : 227-232.
- PETIT (D.), 1973. — Zooplankton de la région de Nosy-Bé : VIII. Répartition spatio-temporelle du genre *Lucifer* dans la province néritique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 3 : 373-385.
- REEVE (M. R.), 1964. — Studies on the seasonal variation of the zooplankton in a marine subtropical inshore environment. *Bull. mar. Sci.* 14 (1) : 103-122.
- ROSE (M.), 1953. — Quelques renseignements sur le plancton des îles Tuamotu. *Bull. Mus. nat. Hist. Nat., Paris*, 25 (5) : 456-462.
- RUSSELL (F. S.) and COLMAN (J. S.), 1934. — The zooplankton : II. The composition of the zooplankton of the Barrier reef lagoon. *Scient. Rep. Great Barrier Reef Exped.* 2 (6) : 159-176.
- RUSSELL (F. S.) and COLMAN (J. S.), 1935. — The occurrence and seasonal distribution of the Tunicata, Mollusca and Coelenterata (Siphonophora). *Scient. Rep. Great Barrier Reef Exped.* 2 (7) : 203-250.
- RYTHER (J. H.), 1963. — Geographic variations in productivity. *In : The sea*, 2 : 347-380. Ed. by M. N. Hill. New-York : Interscience.

- SARGENT (M. C.) and AUSTIN (T. S.), 1954. — Biologic economy of coral reefs. Bikini and Nearby Atolls, Part. 2. Oceanography (biologic) U.S. Geol. Surv. Prof. Paper. 260. E. : 293-300.
- SCOR-UNESCO, 1968. — Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2. The UNESCO Press.
- SEWELL (R. B. S.), 1929-1932. — The Copepoda of the Indian Seas. Calanoïda. *Mem. Indian Mus.* Calcutta. 10. 407 p.
- SOURNIA (A.), 1969. — Cycle annuel du phytoplancton et de la production primaire dans les mers tropicales. *Mar. Biol.* 3 (4) : 287-303.
- THOMSON (J. M.), 1947. — The Chaetognatha of South-Eastern Australia. *Council Sci. Industr. Res. Rep.*, 14, bull., 222 : 1-43.
- TRANTER (D. J.) and KERR (J. D.), 1969. — Seasonal variations in the Indian ocean along 110° E. V. Zooplankton biomass. *Aust. J. mar. freshwat. Res.* 20 : 77-84.
- VON ARX (W. S.), 1948. — The circulation systems of Bikini and Rongelap lagoons. *Am. Geophys. Union Trans.* 29 (6) : 861-870.
- WADA (S. K.), 1953. — Notes on the ecology on the plankton copepod, *Labidocera pavo* Giesbrecht. *Rec. oceanogr. Wks. Japan I* (1) : 100-102.
- WOODMANSEE (R. A.), 1958. — The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken key in Biscayne bay, Florida. *Ecology* 39 (2) : 247-262.
- WOODMANSEE (R. A.), 1966. — Daily vertical migration of *Lucifer*. planktonic numbers in relation to solar and tidal cycles. *Ecology* 47 (5) : 847-850.

ANNEXE

TABLEAU I

Liste des Copépodes rencontrés dans le lagon
Predominant copepods species encountered in the lagoon

Copépodes Calanoïdeia	Copépodes Cyclopoïdeia
<i>Nannocalanus minor</i>	<i>Oncaea venusta</i>
<i>Canthocalanus pauper</i>	<i>Oncaea</i> spp.
<i>Undinula darwini</i>	<i>Lubbockia squillimana</i>
<i>Undinula vulgaris</i>	<i>Oithona rigida</i>
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	<i>Oithona</i> spp.
<i>Clausocalanus furcatus</i>	<i>Corycaeus latus</i>
<i>Euchaeta marina</i>	<i>Corycaeus speciosus</i>
<i>Euchaeta</i> sp.	<i>Corycaeus</i> spp.
<i>Pleuromamma gracilis</i> f. <i>piseki</i>	<i>Sapphirina</i> spp.
<i>Centropages gracilis</i>	<i>Copilia</i> spp.
<i>Lucicutia flavicornis</i>	
<i>Haloptilus longicornis</i>	
<i>Candacia aethiopica</i>	
<i>Candacia catula</i>	
<i>Candacia simplex</i>	
<i>Candacia truncata</i>	
<i>Calanopia sewelli</i>	
<i>Pontella tenuiremis</i>	
<i>Pontella securifer</i>	
<i>Labidocera pavo</i>	
<i>Pontellina plumata</i>	
<i>Acartia fossae</i>	
<i>Acartia negligens</i>	
<i>Acartia danae</i>	
	Copépodes Harpacticoïdeia
	<i>Clytemnestra scutellata</i>
	<i>Macrosetella gracilis</i>
	<i>Microsetella rosea</i>
	<i>Metis holothuriae</i>
	Indéterminés : plus de deux espèces.

TABLEAU II

Calendrier planctonique dans le lagon
Planktonic calendar in the lagoon

Holoplancton :

- Siphonophores : plus abondants en mai-juin et janvier-février.
- Sapes-Doliolés : pas rares en mai-juin et mars.
- Appendiculaires : très abondants en novembre-décembre, abondants en mai-juin.
- Sagitta enstata* : plus abondants de mai à juillet.
- Autres Chétognathes : plus abondants en décembre-janvier.
- Lucifer* sp. : — adultes : plus abondants d'octobre à janvier.
— larves : surtout en février.
- Ciadicères : légèrement plus abondants en avril-mai et octobre.

Copépodes :

- Labidocera pavo* : toujours présents ; récoltes irrégulières.
- Acartia fossae* : très abondants d'octobre à janvier.
- Undinula vulgaris* : présence irrégulière ; plus abondants en juin et novembre-décembre.
- Copilia* sp. : plus abondants en mai-juin.

Autres Corycéidés : légèrement plus abondants en mai-juin et décembre-janvier.

Oncéidés : légèrement plus abondants en mai et janvier.

Sétellidés : plus abondants en avril et en décembre-janvier.

Jeunes et autres Calanoïdes : plus abondants en janvier.

Méropiancton :

Larves de Décapodes Nalantia : plus abondantes en juillet et de novembre à janvier.

Larves zoés de Brachyours : plus abondantes de juillet à septembre et de novembre à janvier.

Larves de Stomatopodes : plus abondantes en juillet, novembre et janvier.

Larves de Gastéropodes : plus abondantes en novembre-décembre.

Foraminifères méropianctoniques : plus abondants en novembre-décembre.

Œufs sphériques : stock assez constant.

Œufs fusiformes : légèrement moins abondants en juillet et février-mars.

TABLEAU III

Abondances comparées pendant la nuit et le jour (nombre/m³) dans la couche de surface à la station 5
Plankton abundance (No./m³) diurnal compared nocturnal one, in the surface layer of lagoon (station 5)

	Jour	Nuit	Nuit/Jour
Larves de Brachyours (mégaloopes).....	ε	8,3	+∞
Larves d'Euphausidés.....	ε	3,8	+∞
Oligochètes.....	ε	1,9	+∞
Amphioxus.....	ε	0,007	+∞
Amphipodes Gammaridés.....	ε	1,4	+∞
Autres Ostracodes.....	ε	0,21	+∞
<i>Sagitta enflata</i>	ε (?)	0,005	+∞ (?)
Mysidacées.....	0,007	2,4	355
<i>Lucifer</i> sp.....	0,003	0,23	68
Larves de Décapodes Natantia.....	1,47	81	55
<i>Labidocera pavo</i>	0,37	19,3	52
Isopodes.....	0,01	0,43	43
Larves de Brachyours (zoés).....	0,75	27	36
Ostracodes Philoméidinés.....	0,06	0,76	13
* Œufs sphériques > 1 mm.....	0,03	0,23	8,6
<i>U. vulgaris</i> + <i>C. pauper</i>	0,04	0,23	5,8
Larves de Poissons.....	0,3	1,7	5,5
Larves de Stomatopodes.....	0,58	2,9	5,1
Autres Amphipodes.....	0,23	0,21	0,9
Autres Chétognathes.....	0,16	0,18	0,9
Larves de Gastéropodes.....	9	4,6	0,51
Copépodes Corycéidés.....	3,4	1,8	0,5
Larves de Polychètes.....	10,7	4,7	0,44
* Œufs sphériques < 1 mm.....	27,7	12	0,43
Autres Copépodes.....	7,9	3,1	0,39
Siphonophores.....	0,04	0,01	0,25
Cladocères.....	0,39	0,09	0,23
Foraminifères méropianctoniques.....	10,3	1,03	0,1
* Œufs fusiformes « 2 ».....	3,33	0,25	0,075
* Appendiculaires.....	19	0,5	0,05
* <i>Acartia fossae</i>	55,5	2,4	0,037
* Œufs fusiformes « 1 ».....	6	0,17	0,028
Total.....	157,27	182,84	1,16
Total — *.....	45,71	167,29	3,66

* = organismes dont l'abondance ou les variations sont particulières (voir texte paragr. 3.2.).

TABLEAU IV

Organismes planctoniques sur le récif-barrière et dans le lagon en pourcentage du total d'individus de chaque récolte
Planktonic organisms encountered over the barrier-reef and in the surface layer of lagoon (percentage calculated from the total number in each sample)

	Récif	Lagon
Œufs sphériques.....	52,76	36,01
Autres Copépodes et copépodites.....	26,45	20,11
Autres Corycéidés.....	7,49	6,92
Larves de Polychètes.....	3,21	6,59
Larves de Gastéropodes.....	2,14	12,22
Candacidés.....	1,51	0,01
Autres Chétognathes.....	1,31	0,49
Siphonophores.....	0,88	0,03
Œufs fusiformes « 2 ».....	0,76	ε
» » « 1 ».....	0,61	0,43
<i>Sagitta inflata</i>	0,55	ε (?)
Sétellidés.....	0,53	0,77
Cladocères.....	0,30	0,75
Larves de Décapodes Natantia.....	0,29	3,35
Larves de <i>Lucifer</i> sp.....	0,29	ε
<i>Copilia</i> spp.....	0,21	ε
Larves de Brachyours (zoés).....	0,15	0,97
Sapphirinidés.....	0,12	0,77
<i>Metis holothuriae</i>	0,09	0,08
<i>Labidocera pavo</i>	0,09	0,73
Méduses d'Hydrides.....	0,07	0,41
Larves de Poissons.....	0,07	0,77
Ostracodes.....	0,03	0,07
Foraminifères méroplanctoniques.....	ε	9,19
<i>Acartia</i> sp.....	++	+
Appendiculaires.....	ε	+
Amphipodes.....	—	+
Isopodes.....	—	+
<i>Undinula</i> sp.....	—	+
<i>Lucifer</i> sp.....	—	+

Récif : 1 prélèvement de 9 h 25 à 12 h 15.

Lagon : 2 prélèvements de 5 mn à 10 h 30, le même jour.

On n'a pas tenu compte ici des *Acartia* et des Appendiculaires dont la récolte dans le lagon semble d'une richesse inhabituelle ; pris en compte, les *Acartia* représenteraient sur le récif 31,7 % de l'ensemble des Copépodes, et 14,5 % de l'ensemble du plancton. Les organismes sont classés par ordre décroissant d'abondance sur le récif.