

Environnement océanique des Marquises

Elodie Martinez¹

Martine Rodier¹

Keitapu Maamaatuaiahutapu²



Photo C. Terzia

RÉSUMÉ

Les Marquises sont le lieu d'une intense activité biologique par rapport aux eaux océaniques environnantes, observable par satellite. Cet effet d'île est remarquable à plusieurs titres. Tout d'abord, cette richesse océanique n'apparaît nulle part ailleurs en Polynésie française. La biomasse phytoplanctonique y est élevée toute l'année avec un cycle saisonnier marqué. Celui-ci est ponctué par des événements d'appauvrissement pendant *El Niño* et d'enrichissement pendant *La Niña*. Pendant *La Niña*, un sillage riche en phytoplancton apparaît en aval de l'archipel sur des distances très importantes (plusieurs centaines de km) au regard de la petite taille des îles. La disponibilité en nitrate et phosphate est élevée en surface dans tout l'archipel et ne semble pas être un facteur limitant au développement du phytoplancton, contrairement au fer dissous. Les communautés phytoplanctoniques sont dominées par des organismes de petite taille (pico- et nanoplancton), ce qui est inhabituel car d'ordinaire caractéristique d'eaux plus pauvres. À l'inverse, les fortes densités de petits dinoflagellés rapportées aux Marquises sont comparables à celles trouvées dans des milieux beaucoup plus riches tels que l'*upwelling* du Chili. Des différences apparaissent entre le nord (Nuku Hiva) et le sud (Fatu Iva) de l'archipel sur les structures verticales de température, salinité et de nutriments. Celles-ci se répercutent sur celle de la biomasse phytoplanctonique, plus élevée au nord qu'au sud. Bien que remarquable, cet oasis de production autour des Marquises a été très peu étudié et les mécanismes permettant d'expliquer cette particularité océanique sont largement débattus. Des études et des mesures sont encore nécessaires pour comprendre ce phénomène d'enrichissement propre aux Marquises.

ABSTRACT

An outstanding biological activity takes place in the waters of Marquesas Islands regarding the surrounding oceanic waters. This island mass effect, which is clearly observable from satellites, is remarkable in many ways. First of all, this oceanic productivity occurs nowhere else in French Polynesia.

¹ EIO UMR 241, IRD, BP 529, 98713 Papeete, Tahiti, Polynésie française

² Université de la Polynésie française, BP 6570, 98702 Faa'a, Tahiti, Polynésie française

High phytoplankton biomass is observed throughout the year with a clear seasonal cycle. This seasonal variability is modulated by ENSO events with less phytoplankton during El Niño and more during La Niña. As a consequence, during La Niña, the phytoplanktonic plume in the wake of the islands is quite extended (up to 800 km downstream the archipelago) compared to the size of the islands. The whole archipelago appears to be a micronutrient-poor (iron depleted) but macronutrient-rich (nitrate and phosphate) environment. Phytoplankton are dominated by small-sized communities (pico-and nanoplankton), characteristics of poor waters. On the contrary, high densities of small dinoflagellates reported in the Marquesas Islands are comparable to those found in much richer areas such as the Chile upwelling. Different patterns in the physical, chemical and biological vertical distributions were reported in the northern (Nuku Hiva) vs. southern (Fatu Iva) part of the archipelago, resulting in higher phytoplankton biomass in the north. Finally, a key point is that coupled physical-chemical-biological observations are almost non-existent. As such the characterization of the physical and biogeochemical/biological environment is weak, as is the understanding of the processes underpinning the Marquesas island mass effect.

CONTEXTE GÉNÉRAL

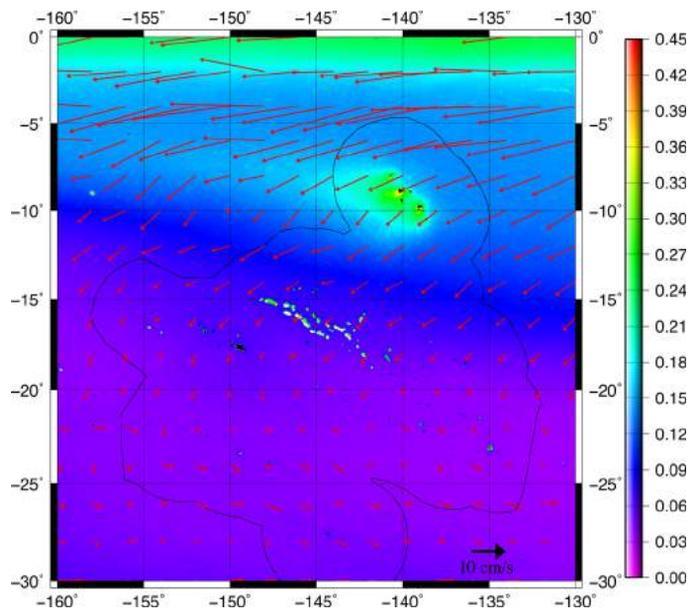
La Polynésie française

La Polynésie française se situe au centre du gyre subtropical du Pacifique Sud. Au nord, sous l'influence des alizés, le courant équatorial sud (SEC pour *South Equatorial Current*) s'écoule vers l'ouest-sud-ouest (Fig. 1). Au sud, le contre courant tropical sud et le courant du Pacifique Sud s'écoulent vers l'est. En Polynésie, les courants de surface sont en moyenne faibles (voisins de 5 cm/s, Fig. 1), mais s'intensifient au nord

en se rapprochant de l'équateur. Situées dans la zone tropicale voire proche équatoriale, les îles Marquises sont sous l'influence du SEC avec une vitesse moyenne de 8 cm/s et une vitesse annuelle maximale de 12 cm/s en 1998 pendant *La Niña*.

Du point de vue biogéochimique, la majeure partie des eaux polynésiennes située dans le gyre subtropical se caractérise par des eaux **oligotrophes***. Cette région est dite LNLC *Low-Nutrient Low-Chlorophyll* avec des concentrations en chlorophylle-a (Chl-a, proxy de la biomasse phytoplanctonique) inférieures à 0,1 mg/m³

Figure 1 – Chl-a (mg/m³) moyennée sur la période 1997-2007 et issue du produit combiné Globcolour (ESA). Le pourtour en trait noir représente la ZEE de la Polynésie française. Les courants de surface issus de la base de données OSCAR et moyennés sur la période 1993-2014 sont indiqués par les vecteurs rouges. *Annual mean of Chl-a (mg/m³) calculated over 1997-2007, issued from the Globcolour dataset (ESA). The black line delineates the Economic Exclusive Zone of French Polynesia. Mean surface currents calculated over 1993-2014 (OSCAR dataset) are superimposed as red vectors.*



(Fig. 1). Le nord de la Polynésie, au niveau des Marquises, se situe quant à elle dans la zone sub-équatoriale caractérisée par des eaux mésotrophes (Etrié *et al.*, 1993). Ces eaux sont plus riches en sels nutritifs mais présentent des Chl-*a* relativement peu élevées (Chl-*a* ~ 0,1 mg/m³, Fig. 1); elles sont dites HNLC « High Nutrient Low Chlorophyll ». Elles constituent la frontière sud des eaux sous influence de l'*upwelling** équatorial.

Effet d'île

Le **phytoplancton*** constitue le premier maillon de la chaîne alimentaire marine et conditionne ainsi la richesse des eaux et la ressource. La croissance du phytoplancton repose sur la disponibilité en nutriments et l'intensité du rayonnement solaire. Les eaux riches en sels nutritifs sont en général dans les couches profondes de l'océan, sous la **nutricline***. L'apport des sels nutritifs vers la surface, et donc la croissance du phytoplancton, est contrôlé par les processus physiques tels la circulation océanique, le mélange vertical ou les *upwelling* (Lewis *et al.*, 1986).

Dans un milieu oligotrophe ou mésotrophe comme en Polynésie française, les îles perturbent les courants océaniques et atmosphériques. Ces perturbations dans le sillage des îles peuvent engendrer soit un approfondissement de la couche de mélange (couche superficielle homogène), soit une remontée de la **pycnocline*** à travers différents processus physiques (e.g., *upwelling* – côtier, tourbillons). Selon l'intensité de ces processus, les eaux des couches plus profondes peuvent remonter vers la surface et apporter les nutriments nécessaires à la production primaire, base de la chaîne alimentaire océanique. Le drainage des terres lors d'épisodes de pluie pourrait également expliquer une fertilisation des eaux côtières et une croissance du phytoplancton.

Ces différentes sources de sels nutritifs vers les eaux de surface permettraient donc une augmentation de l'activité biologique autour des îles, appelée « effet d'île » (Doty

& Oguri, 1956). Les îles sont ainsi souvent des zones riches en terme de ressources et de biodiversité marine (Hernandez-Leon *et al.*, 2001).

Les Marquises : une oasis au milieu du désert

Situées sous l'influence océanique du SEC, les îles Marquises sont dispersées sur une surface de 100 000 km² et s'élèvent rapidement sur la plaine abyssale située à 4 000 m de profondeur. La géométrie et la localisation de ce chapelet d'îles représentent des obstacles de 10 à 40 km de large qui vont perturber les courants atmosphériques et océaniques, et donc renforcer (ou non) la productivité biologique par effet d'île. Les Chl-*a* élevées (> 0,2 mg/m³, Fig. 1) observées par télédétection spatiale sont de toute évidence la conséquence de cet effet d'île, qui transforme la zone océanique des Marquises en une oasis où la vie marine est très active.

Cet effet d'île aux Marquises est exceptionnel pour plusieurs raisons :

- Les fortes concentrations en Chl-*a* (> 0,2 mg/m³) au voisinage des îles sont observées tout au long de l'année, excepté en période *El Niño* (Martinez et Maamaatuaiahutapu, 2004).

- Le panache de Chl-*a* en aval de l'archipel est fortement étendu au regard de la taille des îles (jusqu'à 800 km en novembre 1998 pendant *La Niña* ; Plate 4 de Signorini *et al.*, 1999).

- La biomasse phytoplanctonique élevée observée ne peut être due à l'eutrophisation, compte tenu du faible nombre d'habitants, huit mille, répartis sur les cinq îles principales.

- La zone présente un très fort niveau d'endémisme des espèces océaniques, proche de 20 % comme observé à Hawaii ou en mer Rouge (AAMP, 2012).

Bien que remarquable, cette oasis de production autour des Marquises a été très peu étudiée et les mécanismes physiques et biogéochimiques permettant d'expliquer cette particularité océanique sont encore

largement débattus. Les phénomènes d'enrichissement ont surtout été décrits grâce à la couverture synoptique fournie par la télédétection spatiale (Signorini *et al.*, 1999 ; Legeckis *et al.*, 2004 ; Martinez & Maamaatuaiahutapu, 2004). Les observations *in situ*, quant à elles, sont peu nombreuses et proviennent essentiellement de deux campagnes en mer : Biosope menée en 2004 (*Biogeosciences*, special issue on cruise ; Claustre *et al.*, 2008) et Pakaihi i te Moana en 2012, référencée comme « PM-12 » dans la suite du chapitre, et qui signifie « respect de l'océan » en polynésien (Rodier & Martinez, 2012). Notons également le passage du *Tara* aux Marquises en 2011 (oceans.taraexpeditions.org).

LES ÎLES MARQUISES : ENVIRONNEMENT OCÉANIQUE

Variabilité temporelle de l'effet d'île : observations satellites de couleur de l'océan

Les observations satellites radiométriques de couleur de l'océan apportent une vision synoptique de la répartition spatiale et de la variabilité temporelle de la biomasse phytoplanctonique dans les océans. Ces observations satellites permettent de quantifier la Chl-*a* pour la couche de surface jusqu'à quelques dizaines de mètres de profondeur selon la clarté des eaux. Ces observations à l'échelle de la planète sont disponibles toutes les semaines depuis la fin des années 90 avec une résolution spatiale pouvant atteindre 4 km selon les missions satellites et les capteurs déployés.

Cycle saisonnier

Les valeurs de Chl-*a* moyennées spatialement sur la région des Marquises (11°S-8°S et 142°W-138°W) de septembre 1997 à décembre 2013 illustrent la variabilité temporelle de l'activité phytoplanctonique dans la zone (Fig. 2A). En moyenne, la biomasse phytoplanctonique est $> 0,2 \text{ mg/m}^3$ toute l'année, c'est-à-dire deux fois plus forte que celle des eaux environnantes oligotrophes

($< 0,1 \text{ mg/m}^3$). Cette biomasse varie saisonnièrement avec une intensification de l'activité phytoplanctonique marquée entre les mois d'août et novembre et un maximum de Chl-*a* de $0,25 \text{ mg/m}^3$ en octobre. Ce cycle saisonnier, mis en évidence par Martinez & Maamaatuaiahutapu (2004) sur une période plus courte entre 1997 et 2001, apparaît nettement sur la période plus longue couvrant 1997 à 2013 (Fig. 2A, ligne noire fine).

La saison d'intensification de la Chl-*a* correspond à la fin de l'hiver austral. À cette saison, la température de surface de la mer (SST) est plus fraîche (Fig. 2C, ligne noire fine) et les vents plus intenses (Laurent *et al.*, 2004). Ces deux phénomènes saisonniers sont associés à un approfondissement de la couche de mélange (MLD pour *Mixed Layer Depth*) qui augmenterait l'apport vers la surface des sels nutritifs et expliquerait en partie la saisonnalité de la production primaire. L'intensification hivernale des vents pourrait aussi augmenter des processus d'*upwelling* côtier et la remontée de sels nutritifs vers la surface.

Variabilité interannuelle et phénomène ENSO

À la variabilité saisonnière s'ajoute une variabilité à plus long terme (> 2 ans), comme le cycle interannuel ENSO (*El Niño Southern Oscillation*). La phase chaude d'ENSO, connue sous le nom d'*El Niño*, apparaît sous deux formes. Pendant le « Eastern Pacific (EP) *El Niño* », comme celui de 1997-1998, des eaux anormalement chaudes apparaissent au centre et à l'est du Pacifique équatorial. Pendant le « Central Pacific (CP) *El Niño* » ou « *El Niño Modoki* », comme observé au cours de la dernière décennie, les eaux anormalement chaudes restent confinées dans le Pacifique central (Ashok *et al.*, 2007 ; Kao & Yu, 2009).

Pendant le EP-*El Niño* de 1997-1998 (l'un des plus forts du xx^e siècle), on observe une chute de Chl-*a* au 1^{er} semestre 1998 avec une concentration moyenne pour la

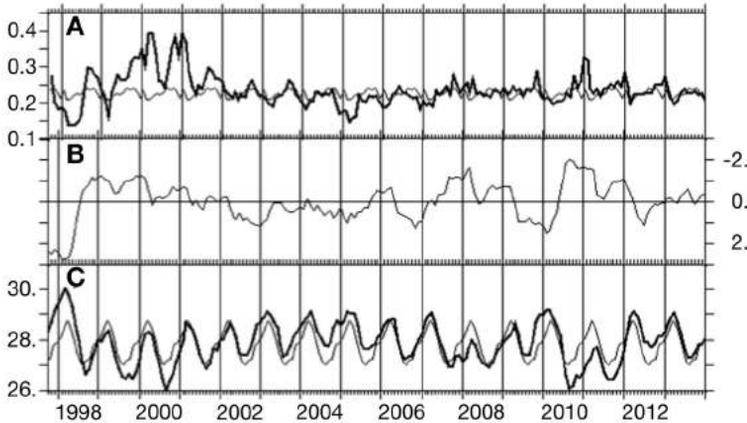


Figure 2 – A : Séries temporelles de septembre 1997 à décembre 2013 pour la zone des Marquises (moyenne spatiale sur 11°S-8°S et 142°W-138°W) de Chl-*a* (mg/m) de surface issue des capteurs radiométriques SeaWiFS et MODIS (Nasa). Les séries temporelles sont reportées en gras, et la moyenne saisonnière calculée sur les 14 ans de données est superposée en trait fin noir. B : Multivariate ENSO Index (MEI). Les valeurs négatives (positives) du MEI correspondent aux phases *El Niño* (*La Niña*). NB : l'axe des ordonnées est inversé. C : Séries temporelles de température de surface de la mer (°C) issue des capteurs AVHRR. A: Time series from September 1997 to December 2013 of surface Chl-*a* (mg/m³) from SeaWiFS and MODIS sensors and provided by Nasa. Data are spatially averaged over the Marquesas area (11°S-8°S & 142°W-138°W). Times series are indicated as bold black lines and monthly climatologies are superimposed as thin black lines. B: Multivariate ENSO index (MEI). Negative (positive) values indicate *El Niño* (*La Niña*) events. NB: please note that the y-axis on the right side is inverted. C: As in (A) for sea surface temperature (°C) from AVHRR.

région de 0,07 mg/m³ (Martinez & Maa-
maatuaiahutapu, 2004) (Fig. 2A, ligne noi-
re épaisse). Cet événement fut suivi par le
fort *La Niña* de 1998-2000 pendant lequel,
à l'inverse, la Chl-*a* atteignit des concentra-
tions moyennes sur la période août-décem-
bre 1998 supérieures à 0,3 mg/m³ (Signo-
rini *et al.*, 1999). De manière consistante, il
apparaît que la Chl-*a* autour des Marquises
est plus élevée que la moyenne saisonnière
en situation *La Niña* (2000-2001, 2007-
2008, 2010-2011), et plus faible pendant
El Niño (1997-1998, 2004-2005, 2006
et 2012) avec une tendance plus marquée
pendant les EP vs. CP *El Niño* (Radenac *et*
al., 2012) (Fig. 2A, B).

Comment donc expliquer les fluctuations
interannuelles du phytoplancton autour
des Marquises ? Au niveau de l'archipel,
l'affaiblissement et/ou l'inversion des vents
et du SEC pendant *El Niño* réduiraient les
phénomènes locaux de remontées des sels
nutritifs et donc la production primaire.
Au niveau régional l'affaiblissement du
SEC permet l'advection et l'incursion vers

l'est des eaux de la *warm pool*, chaudes
(Fig. 2C, ligne noire épaisse) et pauvres en
nutriments. Ces incursions d'eaux chaudes
peuvent atteindre jusqu'à 130°W pendant
le EP-*El Niño* de 1997-1998 (Radenac *et*
al., 2001). De plus, l'affaiblissement et/ou
l'inversion des vents au niveau du Pacifique
équatorial entraînent un affaiblissement de
l'intensité de l'*upwelling* équatorial et de
la remontée des eaux riches vers la surface
(Wilson & Adamec, 2001). Un possible ap-
port de sels nutritifs depuis la zone équato-
riale vers les Marquises en serait ainsi
diminué. La combinaison de ces processus
pourrait expliquer la diminution de la Chl-
a aux Marquises pendant les événements
El Niño.

À l'inverse, pendant les phénomènes *La*
Niña (1998-2001, 2007-2008 et 2010-
2011), les alizés et le SEC s'intensifient et la
Chl-*a* augmente (Fig. 2A, B). En 1998-1999,
l'augmentation de Chl-*a* dans l'archipel est
fortement corrélée à une augmentation de
l'intensité du SEC qui atteint des vitesses
de surface supérieures à 50 cm/s (Signorini

et al., 1999). C'est à cette époque que l'on observe d'ailleurs la plus forte étendue du panache de Chl-*a* sur près de 800 km sous le vent des îles dans le sillage du SEC (*voir Plate 4 de Signorini et al.*, 1999), étendue qui ramenée à la taille des îles (quelques dizaines de km) est exceptionnelle. Cependant, toute intensification du courant n'est pas liée à un accroissement phytoplanctonique (Martinez & Maamaatuaiahutapu, 2004), ce qui sous entend d'autres mécanismes associés. Ainsi, toujours pour le phénomène *La Niña* en 1998, Legeckis *et al.* (2004) propose que l'eau riche en fer issue du sous courant équatorial, et remontée vers la surface le long de l'équateur, soit advectée vers le sud jusqu'aux Marquises par le passage d'ondes d'instabilités tropicales, fertilisant ainsi les eaux de l'archipel.

Notons, enfin, que des pics épisodiques de Chl-*a*, non rattachés au cycle saisonnier ou à ENSO, ont été rapportés mais les processus sous-jacents n'ont pas été élucidés (Martinez & Maamaatuaiahutapu, 2004).

Les images satellites permettent d'obtenir une vision synoptique de la variabilité spatio-temporelle de la Chl-*a* à la surface de l'océan avec une résolution sans équivalent. Ces observations sont cependant limitées à la couche de surface. Pour comprendre l'origine des variations observées par satellite, il est donc nécessaire de pouvoir les compléter par des observations sur la colonne d'eau portant à la fois sur l'envi-

ronnement physique, chimique et les différents niveaux trophiques.

Structures verticales

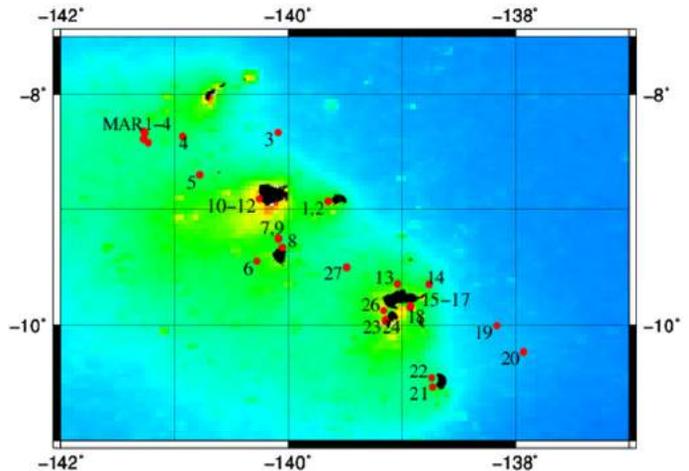
Il n'existe que très peu d'observations *in situ* sur l'environnement physique et biogéochimique autour des Marquises. Celles-ci proviennent principalement des deux campagnes de mesures suivantes : la mission BIOSOPE nov.-déc. 2004, quatre stations au nord-ouest de Nuku Hiva (*Biogeosciences special issue on BIOSOPE cruise*, 2008), et l'expédition Pakaihi i te Moana, fév. 2012, 27 stations dans tout l'archipel (*Fig. 3*).

L'environnement physique et biogéochimique diffère entre le nord et le sud de l'archipel. Trois stations illustratives de ces différences sont présentées sur la figure 4. La station 10, au large de Ua Pou, est représentative des stations situées au nord de l'archipel. La station 21, à l'ouest de Fatu Iva, est quant à elle représentative de l'environnement des îles situées au sud. Enfin la station 3, plus éloignée des îles et en amont de l'archipel par rapport au SEC, est représentative d'un environnement océanique dans la zone nord, non influencé par les effets d'îles.

Structure thermohaline

Concernant la structure thermohaline, pendant l'été austral 2012 les eaux de sur-

Figure 3 – Position et numérotation des stations de la campagne PM-12 et Biosope (stations MAR 1 à 4). La Chl-*a* moyenne sur la période 1997-2007 de la figure 1 est reportée en couleur d'arrière plan. *Location and station numbers from the PM-12 and Biosope (station MAR 1 to 4) cruises are reported. Mean Chl-*a* calculated over 1997-2007 as on Fig. 1 is reported.*



face sont plus froides et moins salées au nord ($\sim 27^{\circ}\text{C}$ et $\sim 35,5$ psu) qu'au sud de l'archipel ($\sim 28^{\circ}\text{C}$ et $>35,6$ psu). Elles sont aussi davantage mélangées avec une MLD de 60-80 m, tandis qu'au sud, l'océan est plus stratifié avec une MLD plus superficielle d'environ 30 m. Les températures plus froides au nord pourraient suggérer l'existence d'un phénomène d'*upwelling* côtier plus prononcé. Or, dans cette configuration, les thermo-halines seraient moins profondes comparativement au sud, ce qui n'est pas le cas. De plus, ces structures thermiques et halines se retrouvent également loin de la côte (Fig. 4, stations 10 vs. 3), ce qui laisse plutôt penser à une homogénéisation par la surface via le mélange vertical. Les eaux plus salées du sud de l'archipel pourraient provenir d'une intrusion plus

marquée de l'eau tropicale sud venant de l'est/sud-est.

Macro- et micronutriments

Les eaux marquisiennes sont riches en nitrate (NO_3^-) et phosphate (PO_4^-) quelle que soit la zone considérée et ne sont donc pas limitées en N et P. Dans les eaux superficielles, les concentrations en nitrate et phosphate sont supérieures à $1 \mu\text{M}$ et $0,3 \mu\text{M}$ respectivement (Raimbault *et al.*, 2008 ; Rodier & Martinez, 2012). C'est 100 fois plus que les concentrations mesurées dans le gyre subtropical adjacent. Pendant PM-12, les concentrations en nitrate dans le nord de l'archipel sont entre 3 et $5 \mu\text{M}$ en surface et la nitracine se situe au-delà de 60 m (Fig. 4). Au sud

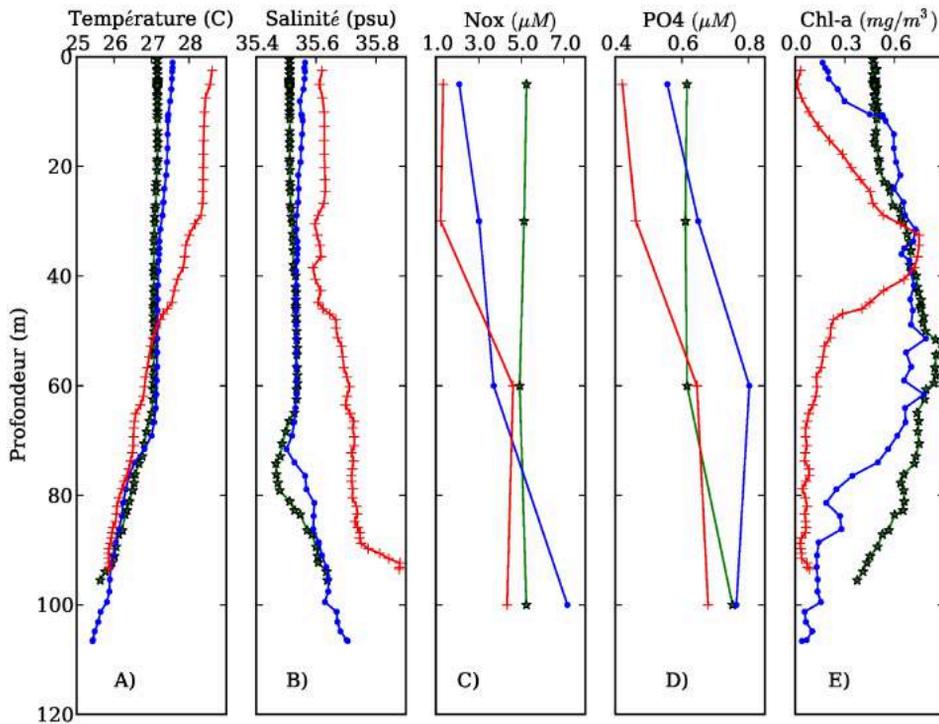


Figure 4 – Profils verticaux de température, salinité et Chl-a issus de la CTD déployée pendant PM-12, ainsi que les profils de NO_3^- et PO_4^- issus des prélèvements *in situ*. La station 10 est située au nord de l'archipel (Nuku Hiva, ligne et points bleus), la station 3 se situe au nord-est dans une zone plus océanique (ligne et étoiles vertes), la station 21 se situe au sud (Fatu Iva, ligne et traits horizontaux rouges). Vertical profiles of temperature, salinity and Chl-a from CTD, as well as NO_3^- and PO_4^- from *in situ* sampling during PM-12. Station 10 is located north of the archipelago (Nuku Hiva, blue line with dots). Station 3 is located more leeward, north-east of the archipelago (green line with stars). Station 21 is located in the southern part of the archipelago (Fatu Iva, red line with horizontal dashes).

de l'archipel, les valeurs de nitrate en surface sont plus faibles, entre 1 et 2 μM , et la nitracline moins profonde aux alentours de -30 m. Ces différences de profondeur de la nitracline entre le nord et le sud de l'archipel sont consistantes avec celles des thermoclines et haloclines. Les profils de phosphate suivent la même tendance avec des concentrations de surface comprises entre 0,4 et 0,72 μM au nord, et entre 0,32 et 0,56 μM au sud. Notons aussi que les concentrations d'ammonium (NH_4^+) sont relativement élevées en surface entre 0,1 à 0,3 μM avec un maximum ($> 0,5 \mu\text{M}$) en subsurface entre 60 et 100 m (Raimbault *et al.*, 2008 ; Rodier & Martinez, 2012). Il existe donc des différences trophiques entre le nord et le sud de l'archipel avec des eaux plus riches au nord.

Les concentrations en silicates (Si(OH)_4) varient entre 2 et 3 μM à la surface. Les silicates sont essentiels pour les organismes siliceux tels que les diatomées : un rapport élémentaire Nitrate/Silicate > 1 peut impliquer une limitation de la croissance des organismes par la silice. Autour des Marquises ce rapport varie entre 0,5 et 1,5 en surface, les plus faibles valeurs étant observées au sud, indiquant une possible limitation par la silice dans certaines zones des Marquises ou une adaptation des organismes (*cf section « Le Phytoplancton »*).

Un facteur limitant de la production et de la croissance du phytoplancton est la disponibilité en fer dissous (DFe). Des mesures ont été effectuées à l'est, à l'ouest et au centre de l'archipel des Marquises pendant Biosope. Les distributions verticales de DFe sont très similaires aux trois stations étudiées (Blain *et al.*, 2008). La concentration moyenne sur la couche 0-80 m est de $0,16 \pm 0,02 \text{ nM}$, avec une augmentation à partir de -200 m et des valeurs atteignant 0,4 nM à -350 m. Les valeurs de surface aux Marquises sont peu différentes de celles mesurées au centre du gyre subtropical ($0,13 \pm 0,03 \text{ nM}$). Ces faibles valeurs de DFe dans la couche de surface autour de l'archipel ainsi que l'homogénéité des valeurs sur

l'ensemble de la zone ne soutiennent donc ni l'hypothèse d'un apport local de fer par le drainage des terres, ni par une remontée par endo-*upwelling* au niveau des plateaux ennoyés autour des îles. Cette théorie d'endo-*upwelling* (Rougerie & Wauthy, 1986), régulièrement avancée pour expliquer l'enrichissement biologique aux Marquises, supposait que les eaux profondes, riches en fer, puissent pénétrer le substrat poreux de la pente externe des îles et remonter ensuite par géothermie jusqu'au plateau ennoyé (à environ -90 m) enrichissant ainsi les eaux de surface.

Chlorophylle

La distribution de la Chl-*a* montre un contraste nord/sud de la richesse phytoplanctonique dans l'archipel pendant PM-12. La Chl-*a* intégrée sur 0-100 m est en moyenne de $64 \pm 14 \text{ mg/m}^2$ autour des îles du nord, soit plus de deux fois supérieures qu'au sud ($25 \pm 9 \text{ mg/m}^2$). Pendant Biosope, des valeurs plus faibles ($30,2 \pm 2,8 \text{ mg/m}^2$) ont été mesurées au nord (Fig. 3, stations MAR1 à 4; Ras *et al.*, 2008), différences que l'on peut attribuer à une profondeur d'intégration de la Chl-*a* plus faible (0-65 m), et à une période d'échantillonnage différente. Les eaux marquisiennes présentent un maximum de chlorophylle (DCM en anglais pour *Deep Chlorophyll Maximum*) situé à la base de la couche euphotique (Ze), i.e. au niveau du 1 % de lumière, ce qui les différencie des eaux tropicales oligotrophes environnantes définies par leur DCM profond (190 m à 114°W au centre du gyre ; Ras *et al.*, 2008), situé bien en dessous de Ze. La distribution verticale de la Chl-*a* (Fig. 4) montre aussi des différences nord/sud au sein de l'archipel. Ainsi, au sud, le DCM est bien marqué et situé vers -25-40 m avec des valeurs de Chl-*a* comprises entre 0,5 et 1 mg/m^3 (station 21). Au nord, le DCM est étendu entre -10-30 m et -60-100 m avec des Chl-*a* $> 1 \text{ mg/m}^3$ (station 10). Finalement, il apparaît que la profondeur du DCM est corrélée à celle de la MLD, c'est-à-dire ~30 m au sud et plus

profonde et plus épaisse au nord (Fig. 4). Les fortes valeurs de Chl-*a* au nord correspondent aussi à un enrichissement plus fort en sels nutritifs de la couche de surface.

Ces résultats sur la richesse des eaux ainsi que leur disparité spatiale sont confirmés en terme d'abondance phytoplanctonique mais également au niveau trophique supérieur en terme d'abondance de zooplancton, comme nous allons le voir maintenant.

LES MARQUISES : STRUCTURE ET DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES

Le phytoplancton

Structure de taille

Les communautés phytoplanctoniques sont en général structurées en classe de taille, liée au type de filtre utilisé pour les recueillir ; 3 classes de taille sont ainsi définies : le picoplancton (< 2 µm), le nanoplancton (entre 2 et 20 µm) et le microplancton (> 20 µm). Dans le cas des Marquises, les communautés phytoplanctoniques sont dominées par le pico- et nanoplancton, la fraction microplanctonique restant nettement minoritaire, particulièrement en dessous de -80 m (< 10 % campagne PM-12 et Ras *et al.*, 2008 ; 30 % Dolan *et al.*, 2007). Cette structuration des communautés dominée par des organismes de petite taille est inhabituelle en milieu mésotrophe car elle est d'ordinaire caractéristique d'eau plus oligotrophe.

La prédominance du picoplancton par rapport au nanoplancton diffère spatialement mais aussi selon les auteurs à cause du mode d'estimation. Ainsi, les résultats de la campagne PM-12, basés sur le fractionnement de taille de la Chl-*a* utilisant des filtres de porosité différentes (GF/F~0.7 µm, 3 µm et 10 µm) montrent une prédominance du picoplancton représentant en moyenne 75 % de la biomasse chlorophyllienne totale, sauf à la station 1 (30 %). À l'inverse, les données de Dolan *et al.* (2007) et de Ras *et al.* (2008), basées sur la structure pigmentaire des assemblages analysées par HPLC, montrent une prédominance

du **nanoplancton*** (50 à 60 %). Devant ces incertitudes et le manque de données, ces résultats préliminaires restent donc à confirmer afin d'établir la structure exacte des communautés phytoplanctoniques, essentielle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes pélagiques.

Abondance et composition taxonomique

Dans le picoplancton, le **bactérioplancton*** hétérotrophe est majoritaire en abondance (> 83 % des cellules). Le **picophytoplancton*** est quant à lui dominé par *Prochlorococcus* spp. (~ 50 x 10⁶ cell/l) bien que l'importance de *Synechococcus* spp. soit loin d'être négligeable avec des valeurs ~20 x 10⁶ cell/l (Grob *et al.*, 2007). Les abondances de *Prochlorococcus* spp. observées aux Marquises restent toutefois relativement faibles par rapport aux valeurs trouvées dans les zones oligotrophes du Pacifique Sud. Cette structure des communautés picoplanctoniques est en liaison avec le caractère mésotrophe des eaux marquisiennes, l'importance de *Prochlorococcus* par rapport aux *Synechococcus* étant liée au statut trophique et diminuant des milieux oligotrophes aux milieux méso- et eutrophes. Les eaux marquisiennes se caractérisent aussi par la présence en grand nombre de petites cyanobactéries de forme coloniale (20 à 100 cellules par colonie) possédant de la phycoerythrine (Masquelier & Vaulot, 2008). D'après ces auteurs, ces formes coloniales de petite taille pourraient être une adaptation proies-prédateurs pour échapper au broutage par les dinoflagellés hétérotrophes prédominants par rapport aux ciliés (*cf. ci-dessous*). En effet, la formation de colonies permettrait aux cyanobactéries d'augmenter leur taille sans dépenses métaboliques supplémentaires et de subir ainsi une pression de broutage plus faible. La **diazotrophie*** de ces petites cyanobactéries à fixer l'azote moléculaire N₂ n'a pu être démontrée. À l'inverse de ces cyanobactéries de petites tailles, les *Trichodesmium* spp., cyanobactéries coloniales de grande taille (> 20 µm) et diazotrophes,

sont quasi absentes des eaux marquisiennes (< 1 cell/l, max à la station 5, min à la station 11), limitées probablement par un micronutriment tel le fer.

Les communautés **nanophytoplanctoniques*** sont constituées des principales classes de phytoplancton avec deux genres dominants *Phaeocystis* et *Emiliana*, deux prymnesiophycées connues pour être ubiquistes. On note aussi la présence de nombreux petits dinoflagellés < 15 µm (~105 × 10³ cell/l) représentant plus de 99 % des dinoflagellés et pour la plupart hétérotrophes (Masquelier et Vaultot, 2008). Ces fortes densités de petits dinoflagellés sont comparables à celles trouvées dans les zones eutrophes de l'*upwelling* du Chili et donc liées à des milieux relativement riches.

Les communautés **microphytoplanctoniques*** ou « microalgues » sont limitées en nombre de taxons, avec une prédominance des diatomées (Bacillariophyceae) suivie par les dinoflagellés (Dinophyceae), ce qui est confirmé à la fois par les mesures pigmentaires (Ras *et al.*, 2008) et les observa-

tions microscopiques (Gomez *et al.*, 2007 et données de la campagne PM-12, Fig. 5). Sur les quatre stations échantillonnées lors de PM-12, la station la plus riche en termes d'abondance d'organismes > 20 µm est la station 12 au nord de Nuku Hiva avec des densités de 7000 cell/l sur les 0-100 premiers mètres et la plus faible à la station 23 au sud avec 320 cell/l. Des concentrations > 30 × 10³ cell/l ont toutefois été trouvées sur 0-60 m aux stations MAR lors de BIOSOPE par Gomes *et al.* (2007).

Parmi les diatomées, une espèce domine largement quels que soient le site et la période (oct.-déc. 2004, Gomez *et al.*, 2007 ; fév. 2012, campagne PM-12). Il s'agit de *Pseudonitzschia delicatissima* (30-80 µm de long et 2-3 µm de large) qui peut représenter plus de 85 % des diatomées. On peut citer aussi en grande abondance *Thalassionema nitzchioides* (Ph. 1) et *Rhizosolenia bergonii* (>500 µm de longueur) et, dans une moindre mesure, *Cylindrotheca closterium*. Ces diatomées sont distribuées de façon homogène sur les 60 premiers mètres.

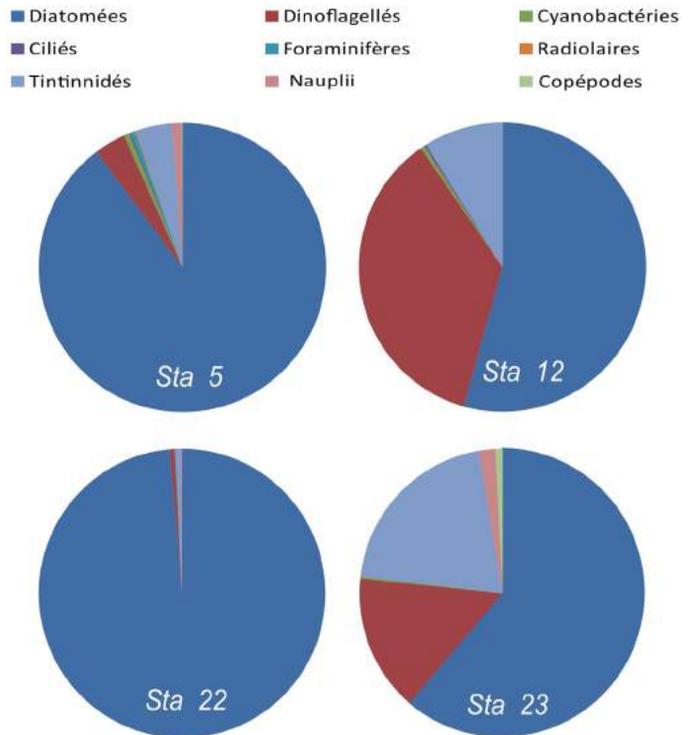


Figure 5 – Abondances relatives des principaux taxons du microplankton (> 20 µm) aux stations 5a (Banc Lawson), 12 (nord de Nuku Hiva), 22 (ouest de Futu Iva), 23 (ouest de Tahuata), campagne PM-12. *Relative abundance of the main taxons found in microplankton (> 20 µm) at stations 5a (Lawson bank), 12 (north of Nuku Hiva), 22 (west of Futu Iva), 23 (west of Tahuata) during the PM-12 cruise.*

Les diatomées échantillonnées aux stations MAR lors de la mission Biosope, et en particulier *Pseudo-nitzschia delicatissima*, possèdent une paroi fine faiblement silicifiée ce qui s'expliquerait par un rapport N/Si > 1 dans le milieu, indicatif d'une limitation par la silice (Gomez *et al.*, 2007). Cette particularité des diatomées n'est probablement pas applicable à l'ensemble des eaux marquisiennes compte tenu des différences observées au niveau du rapport N/Si variant entre 0,5 et 1,5 en surface (*cf. section « Structures verticales »*).

Les dinoflagellés sont minoritaires parmi les microalgues (1 à 40 %) mais semblent augmenter au niveau des stations les plus riches, atteignant des valeurs de 36 cell/l (*Fig. 5, station 12*). D'une manière générale, l'abondance des dinoflagellés augmentent des milieux oligotrophes vers les milieux plus riches. Les dinoflagellés de grande taille (> 15-20 µm) représentent moins de 1 % du nombre total de dinoflagellés ; comme indiqué ci-dessus, les dinoflagellés dans les eaux marquisiennes seraient plutôt de petite taille (fraction nanoplanctonique)

et ne se retrouveraient donc pas dans la fraction microplanctonique. Concernant le mode de nutrition considéré, les dinoflagellés sont majoritairement autotrophes (environ 60 %) près des Marquises, et situés au niveau du DCM à la différence des zones ultra-oligotrophes du gyre subtropical. Ces caractéristiques se retrouvent préférentiellement dans des zones relativement riches, ce qui confirme là encore le caractère mésotrophe à eutrophe des Marquises.

Les quelques observations microscopiques (Gomez *et al.*, 2007; campagne PM-12) montrent que les assemblages de dinoflagellés de grande taille sont particulièrement riches en espèces du genre *Neoceratium*, principalement *furca* et *tripos* (*Ph. 1*).

Enfin, une étude sur les coccolithophoridés (Coccolithophoridae) réalisée lors de Biosope (Beaufort *et al.*, 2008) a montré que le stock de coccolithophoridés était particulièrement faible dans la zone des Marquises, avec des organismes fortement calcifiés appartenant en majorité à l'ordre des Isochrysidales. Cela expliquerait



Photo 1 – Le dinoflagellé *Neoceratium tripos* et la diatomée *Thalassionema nitzschoides*, deux espèces abondantes dans les eaux Marquisiennes. Photo Véronique Cornet-Barthaux. *Neoceratium tripos* (Dinoflagellate) and *Thalassionema nitzschoides* (Diatoms), two abundant species in the Marquesas waters.

d'ailleurs la prédominance de *Gephyrocapsa oceanica*, espèce hautement calcifiée. Cette caractéristique dépendante de la température et de la chimie des carbonates peut être également reliée à la richesse des eaux marquisiennes.

Le zooplancton

Les données sur le zooplancton des eaux marquisiennes sont encore plus parcellaires que celles du phytoplancton. La biomasse de **mésozooplancton*** ($> 200 \mu\text{m}$) varie entre 33 à 206 ml volume sédimenté/m² ce qui équivaut à des biomasses exprimées en poids sec de 457 à 4820 mg/m² sur les 300 premiers mètres (Hunt, comm. pers.). Ces valeurs sont relativement fortes, sachant que les valeurs dans l'*upwelling* équatorial varient entre 1 178 et 1 718 mg/m² sur 0-400 m à 150°W (Le Borgne *et al.*, 2002). Les valeurs les plus fortes se situent près des îles du nord (Nuku Hiva, stations 10 à 12, *Pb.* 2) et les plus faibles au sud (stations 21, 23, 26, 27) ainsi que dans la région plus océanique du nord de l'archipel (stations 3 à 5), ce qui suit la distribution de la Chl-*a* et de l'abondance du phytoplancton.

D'un point de vue taxonomique, une caractéristique de la zone est la faible proportion de ciliés $< 1,5 \times 10^3$ cell/l, à l'avantage des dinoflagellés hétérotrophes comparativement beaucoup plus nombreux ($> 40 \times 10^3$ cell/l ; Masquelier & Vaultot, 2008). La prédation du picoplancton par les dinoflagellés hétérotrophes pourrait donc être un processus important dans cette zone. Les tintinnidés, quant à eux, bien que numériquement plus faibles que les dino- et nanoflagellés (11-27 cell/l) sont toutefois relativement abondants comparé aux zones oligotrophes du Pacifique tropical, ce qui est directement lié à la richesse des eaux marquisiennes (Dolan *et al.*, 2007).

CONCLUSION, PERSPECTIVES

Le phénomène d'effet d'île aux Marquises est tout à fait exceptionnel en terme d'abondance phytoplanctonique et de son



Photo 2 – Zooplancton récolté entre 150 m et la surface au large de Nuku Hiva, station 11 (tube de gauche,) et plus au nord, station 4 (tube de droite). Photo Claude Rives. *Zooplankton collected between 0 and 150 m at station 11 close to Nuki Hiva (left tube) and at station 4 north of the Marquesas archipelago (right tube).*

étendue spatiale ; cette richesse est fondamentale puisqu'elle se répercute sur les réseaux trophiques supérieurs, et donc sur la chaîne alimentaire, ainsi que sur la biodiversité. Malgré cela, il n'existe que très peu d'observations *in situ* et d'études portant sur l'environnement océanique physique, chimique et biologique dans l'archipel. À l'heure actuelle, bien qu'ayant amélioré les connaissances du milieu, les travaux issus des différentes campagnes en mer et de la télédétection spatiale, présentés ici, se sont avérés insuffisants pour caractériser et comprendre l'origine de cet effet d'île. Par exemple, le rôle potentiel d'*upwelling* côtier ou de formation de tourbillons en aval des îles dans l'enrichissement des eaux de surface n'a pas été éclairci. La mise en place de modèles numériques couplés hydrodynamique-biogéochimique permettrait de tester les différents mécanismes à l'origine

de l'enrichissement biologique des Marquises. Comprendre les processus physiques et biogéochimiques à l'origine de l'effet d'île aux Marquises est un pré-requis indispensable pour comprendre les cycles temporels du plancton et évaluer dans le futur l'impact des changements climatiques, non seulement sur le phytoplancton, mais également sur les niveaux trophiques supérieurs qui sont une ressource importante pour les populations îliennes (Bell *et al.*, 2009 ; Lehodey *et al.*, 2011). De plus, compte tenu du peu de données disponibles, des campagnes océanographiques sont nécessaires pour étudier le plancton de manière plus complète avec une fréquence d'échantillon-

nage plus importante. Cela permettrait de préciser la structure des communautés planctoniques (taille, forme), essentielle pour appréhender le fonctionnement de l'écosystème mais aussi d'estimer la productivité des eaux ainsi que l'efficacité de la pompe biologique qui séquestre le CO₂ dans l'océan via la sédimentation des cellules et les migrations du zooplancton. Ces connaissances permettraient aussi d'observer et d'anticiper si possible toute modification (d'origine anthropique ou naturelle) des structure des communautés planctoniques pouvant potentiellement entraîner des risques sanitaires et/ou avoir un impact sur les pêcheries.

GLOSSAIRE

Bactérioplancton : plancton constitué par des bactéries.

Diazotrophie : capacité des organismes à fixer l'azote moléculaire (N₂).

Eaux oligotrophes : eaux pauvres en nutriments et en phytoplancton.

Plancton : ensemble des organismes flottant passivement dans les milieux aquatiques.

Mésozooplancton : plancton animal de taille comprise entre 200 µm et 2 mm.

Microphytoplancton : plancton végétal dont la taille est comprise entre 20 et 200 µm.

Nanophytoplancton : plancton végétal dont la taille est comprise entre 2 et 20 µm. Il se compose majoritairement de micro-organismes unicellulaires.

Nutricline : zone de fort gradient vertical des nutriments séparant les eaux pauvres de surface des eaux riches en profondeur.

Phytoplancton : plancton végétal constitué d'algues microscopiques qui sont présentes dans le milieu.

Picophytoplancton : plancton végétal, donc autotrophe, de taille comprise entre 0,2 et 2 µm.

Pynocline : zone de fort gradient vertical de densité.

Upwelling : remontée d'eau profonde.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AAMP (Agence des aires marines protégées), 2012. *Base d'un argumentaire technique pour l'intégration d'un volet marin au projet d'inscription des Marquises au patrimoine mondial de l'Unesco*.

Ashok K., Behera S.K., Rao S.A., Weng H., Yamagata T., 2007. El Niño Modoki and its teleconnection. *J. Geophys. Res.*, 112: C11007.

Beaufort L., Couapel M., Buchet N., Claustre H., Goyet C., 2008. Calcite production by coccolithophores in the south east Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 5: 1101-1117.

Bell J.D., Kronen M., Vunisea A., Nash W.J., Keeble G., Demmke A., Pontifex S., Andréfouët S., 2009. Planning the use of fish for food security in the Pacific. *Mar. Policy*, 33(1): 64-76.

Blain S., Bonnet S., Guieu C., 2008. Dissolved iron distribution in the tropical and sub tropical South Eastern Pacific. *Biogeosciences*, 5: 269-280.

Claustre H., Sciandra A., Vaulot D., 2008. Introduction to the special section bio-optical and biogeochemical conditions in the South East Pacific in late 2004: the BIOSOPE program. *Biogeosciences*, 5: 679-691.

Dolan J.R., Ritchie M.E., Ras J., 2007. The "neutral" community structure of planktonic

- herbivores, tintinnid ciliates of the microzooplankton, across the SE Tropical Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 4: 297-310.
- Doty M.S., Oguri M., 1956. The island mass effect. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 22: 33-37.
- Etrié C., Bouloubassi I., Cornu H., Fichez R., Pierre C., Rougerie F., 1993. Chemical tracer studies in coral reef interstitial waters French Polynesia, Implications for endo-upwelling circulation. In: Richmond R.H. (ed), *Proc. of the 7th Coral Reef Int. Symp.*, pp. 1165-1173. Univ of Guam Press.
- Gómez F., Claustre H., Raimbault P., Souissi S., 2007. Two High-Nutrient Low-Chlorophyll phytoplankton assemblages: the tropical central Pacific and the offshore Peru-Chile Current. *Biogeosciences*, 4: 1101-1113.
- Grob C., Ulloa O., Claustre H., Huot Y., Alarcón G., Marie D., 2007. Contribution of picoplankton to the total particulate organic carbon concentration in the eastern South Pacific. *Biogeosciences*, 4: 837-852.
- Hernández-León S., Gómez M., Pagazaurtundua M., Portillo Hahnefeld A., Montero I., Almeida C., 2001. Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep Sea Res. I*, 48: 1071-1092.
- Kao H.-Y., Yu J.-Y., 2009. Contrasting eastern-Pacific and central-Pacific types of ENSO. *J. Clim.*, 22: 615-632.
- Laurent V., Maamaatuaiahutapu K., Maiiau J., Varney P., 2004. *Atlas climatologique de la Polynésie française*. Éd. Météo France, 201 p.
- Le Borgne R., Barber R. T., Delcroix T., Inoue H., Mackey D., Rodier M., 2002. Pacific warm pool and divergence: temporal and zonal variations on the equator and their effects on the biological Pump. *Deep Sea Res. II*, 49: 2471-2512.
- Legeckis R., Brown C.W., Bonjean F., Johnson E.S., 2004. The influence of tropical instability waves on phytoplankton blooms in the wake of the Marquesas Islands during 1998 and on the currents observed during the drift of the Kon-Tiki in 1947. *Geophys. Res. Lett.*, 31: L23307.
- Lehodey P., Hampton J., Brill R.W., Nicol S., Senina I., Calmettes B., Sibert J., 2011. *Vulnerability of oceanic fisheries in the tropical Pacific to climate change. Vulnerability of tropical pacific fisheries and aquaculture to climate change*. Secretariat of the Pacific Community, Noumea, pp. 447-506.
- Lewis M.R., Harrison W.G., Oakley N.S., Herbert D., Platt T., 1986. Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. *Science*, 234: 870-873.
- Martinez E., Maamaatuaiahutapu K., 2004. Island mass effect in the Marquesas Islands: Time variation. *Geophys. Res. Lett.*, 31:L18307.
- Masquelier S., Vulot D., 2008. Distribution of micro-organisms along a transect in the South-East Pacific Ocean (BIOSCOPE cruise) using epifluorescence microscopy. *Biogeosciences*, 5: 311-321.
- Radenac M.-H., Léger F., Singh A., Delcroix T., 2012. Sea surface chlorophyll signature in the tropical Pacific during eastern and central Pacific ENSO events. *J. Geophys. Res.*, 117: C04007.
- Radenac M.-H., Menkes C., Vialard J., Moulin C., Dandonneau Y., Delcroix T., Dupouy C., Stoens A., Deschamps P.-Y., 2001. Modeled and observed impacts of the 1997-1998 El Niño on nitrate and new production in the equatorial Pacific. *J. Geophys. Res.*, 106(26): 879-898.
- Raimbault P., Garcia N., Cerutti F., 2008. Distribution of inorganic and organic nutrients in the South Pacific Ocean – evidence for long-term accumulation of organic matter in nitrogen-depleted waters. *Biogeosciences*, 5: 281-298.
- Ras J., Claustre H., Uitz J., 2008. Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the subtropical South Pacific Ocean: comparison between *in situ* and predicted data. *Biogeosciences*, 5: 353-369.
- Rodier M., Martinez E., 2012. *Rapport de Campagne "Pakaihi i te moana", Partie "biodiversité hauturière" du 2 au 22 février 2012*.
- Rougerie F., Wauthy B., 1986. Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanol. Acta*, 9(2): 133-148.
- Signorini S.R., McClain C.R., Dandonneau Y., 1999. Mixing and phytoplankton bloom in the wake of the Marquesas Islands. *Geophys. Res. Lett.*, 26(20): 3121-3124.
- Wilson C., Adamec D., 2001. Correlations between surface chlorophyll and sea surface height in the tropical Pacific during the 1997-1999 El Niño-Southern Oscillation event. *J. Geophys. Res.*, 106(31): 175-188.

L'archipel des Marquises au sein de la Polynésie française, composé d'une douzaine d'îles océaniques, est l'un des plus isolés au monde. Il possède des écosystèmes et une biodiversité terrestre et marine exceptionnels, avec des paysages spectaculaires et de nombreuses espèces végétales et animales endémiques, parfois gravement menacées de disparition. Ces originalités écologiques, associées à une forte authenticité culturelle, soulèvent des enjeux de gestion et de conservation très importants et justifient pleinement l'inscription de cet archipel sur la liste des biens mixtes (naturels et culturels) du Patrimoine mondial de l'Unesco.

Cet ouvrage, comprenant 22 chapitres écrits par 74 scientifiques et experts locaux, nationaux et internationaux, est la première synthèse générale des connaissances acquises sur les flores et faunes terrestres, marines et d'eau douce des Marquises et sur leurs habitats naturels. Il constitue une référence pour tous les biologistes, naturalistes, gestionnaires des ressources naturelles, visiteurs attachés à cet archipel et avant tout pour les Marquisiens eux mêmes.

The Marquesas, an archipelago of French Polynesia comprising a dozen oceanic islands, is one of the most isolated in the world. Its terrestrial and marine ecosystems and biodiversity are unique, with spectacular landscapes and many endemic plant and animal species, some of them are highly threatened. These particular ecological features, associated with a strong cultural authenticity, raise crucial management and conservation challenges and fully support inclusion of the archipelago on the mixed (natural and cultural) sites of the Unesco World Heritage List.

This book, comprising 22 chapters written by 74 local, national and international scientists and experts, provides the first comprehensive account of the terrestrial, freshwater and marine flora and fauna of the Marquesas, and their natural habitats. It will be invaluable to all biologists, naturalists, natural resource managers, visitors fond of this archipelago and above all the Marquesans themselves.



Polynésie française



ISBN 2-9514628-9

Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française



Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française



Galzin R., Duron S.-D. & Meyer J.-Y. (eds)



2016



Toute représentation ou reproduction, intégrale ou partielle, faite sans le consentement des éditeurs, ou de ses ayants-droit, ou ayant cause, est illicite (loi du 11 mars 1957, alinéa 1^{er} de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal. La loi du 11 mars 1957 n'autorise, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, d'une part et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration.

Ce livre est distribué gratuitement, il ne peut être vendu.

Ce livre peut être téléchargé en format PDF sur les sites suivants :

<http://www.aires-marines.fr>

<http://www.culture-patrimoine.pf>

<http://www.ircp.pf>

Cet ouvrage doit être référencé comme suit : Galzin R., Duron S.-D. & Meyer J.-Y. (eds), 2016. *Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française*. Paris: Société française d'Ichtyologie. 526 pages.

Tout chapitre doit être référencé comme pour cet exemple : Tarrats M. & Jost C., 2016. Isolement et enclavement géographiques des îles Marquises, sources de contraintes et d'originalités. *In* Galzin R., Duron S.-D. & Meyer J.-Y. (eds), *Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française*. Société française d'Ichtyologie, Paris: 13-40.

Les éditeurs soulignent que les articles de cet ouvrage ont été revus et acceptés par le comité de relecture en 2015. Ils ne font donc pas référence à des publications scientifiques ou des modifications réglementaires qui seraient survenues ultérieurement à cette date.

Partenaires financiers

Agence des aires marines protégées

Délégation à la recherche de la Polynésie française

École Pratique des Hautes Études

Service de la culture et du patrimoine de la Polynésie française

Avec la collaboration de l'Institut des récifs coralliens du Pacifique

Partenaires scientifiques et institutionnels

Les 74 auteurs sont cités par ordre alphabétique dans les dernières pages de l'ouvrage. Ils appartiennent aux institutions et pays ou territoires suivants : Agence des aires marines protégées (France), Bernice P. Bishop Museum, Honolulu (Hawaii, USA), Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (Polynésie française), Centre Européen de Recherches et d'Enseignement en Géosciences (France), Centre national de la recherche scientifique (France), Commissariat à l'énergie atomique (France), Délégation à la recherche (Polynésie française), Direction des ressources minières et marines (Polynésie française), École Pratique des Hautes Études (France), Essig Museum of Entomology, University of California, Berkeley (USA), EURL Jardins & Volcans (France), Florida Museum of Natural History (USA), Institut de recherche pour le développement (France), Institut de Recherche de l'École navale (France), James Cook University, Townsville (Australie), Maison de la Géologie (France), Météo France (France), Ministère de l'Écologie du Développement Durable et de l'Énergie (France), Muséum d'histoire naturelle de Genève (Suisse), Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (France), National Museum of Natural History, Washington (USA), National Tropical Botanical Garden of Lanai (Hawaii, USA), Smithsonian Institution, Washington (USA), Société d'Ornithologie de Polynésie (Polynésie française), The University of the South Pacific, Suva (Fidji), Université de Bretagne Occidentale, Université Grenoble Alpes (France), University of Milano-Bicocca (Italie), Université de Paris Sud (France), Université de la Polynésie française (Polynésie française), Université de Rennes 1 (France), Université de la Rochelle (France).

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement les cinq relecteurs qui ont bénévolement relu, corrigé et commenté les 22 chapitres de cet ouvrage : les Professeurs Raymond Bagnis, Robert Maurin, Pierre Méry et François Ramade (anciens Délégués régional à la recherche et à la technologie en Polynésie française pour les trois premiers) et le Dr. François Gauthiez (Agence des aires marines protégées).

Nous remercions également pour leur collaboration à un moment donné de la réalisation de cet ouvrage : Philippe Bacchet, Antoinette Duchek (Académie marquisienne), Pascal Ehrel-Hatuuku (Fédération Motu Haka), Priscille Tea Frogier (Délégation à la recherche), Teddy Tehei (Service de la culture et du patrimoine), Georges Toti Teikiehuupoko (Fédération Motu Haka & Académie marquisienne), Olivier Laroussinie, Marine Preuvost et Leilanie Chen (Agence des aires marines protégées), Morgan Antoine, Cécile Berthe, Peter Estève et Serge Planes (CRIOBE), Valérie Gaudant et Jean-Yves Sire (Société Française d'Ichtyologie).

Copyrights

Toutes les photographies à l'intérieur de l'ouvrage ont été attribuées à des auteurs. Merci de respecter la paternité de ces images.

Les 4 bandeaux en couverture sont de (du haut en bas) : Philippe Bacchet, Pascal Ehrel-Hatuuku, Philippe Bacchet et Yann Hubert.

Les motifs de tatouage disséminés au fil des pages sont inspirés des travaux de Karl von den Steinen.¹

Les figures et les tableaux sont la propriété des différents auteurs.

¹ K. von den Steinen, 1925. *Die Marquesaner und ihre Kunst. Studien über die Entwicklung primitiver Südseeornamentik nach eigenen Reiseergebnissen und dem Material der Museen*. D. Reimer, Berlin, 2 vol. + Atlas de pl. Réédition (1969) Hacker Art Books, New York, 199 p., 154 figs.