

ISSN 0755 3412

Océanographie

Notes et Documents N° 35
1987

**Contribution à l'étude de
L'ATOLL DE TIKEHAU : IV**
(Archipel des Tuamotu — Polynésie Française)

CHARPY-ROUBAUD (C.) — *Comparaison et représentativité des méthodes d'étude de la production primaire benthique.* p. 1

LENHARDT (X.) — *Étude bathymétrique du lagon.* p. 53

INTES (A.) ARNAUDIN (H.) — *Esquisse sédimentologique du lagon.* p. 71

MORIZE (E.) CAILLARD (B.) — *Modélisation de la croissance de *Eurysphellus microdon* (BLEECKER) obtenue à partir de marquage.* p. 101

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE

POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

ORSTOM

Notes et Documents

N° 35

OCEANOGRAPHIE

O R S T O M
TAHITI
- 1987 -

P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

O R S T O M

COMPARAISON ET REPRESENTATIVITE DES METHODES D'ETUDE
DE LA PRODUCTION PRIMAIRE BENTHIQUE

Par

CHARPY-ROUBAUD C.J.

Centre ORSTOM de TAHITI - B.P. 529 - PAPEETE-TAHITI
Polynésie Française

RESUME

Le présent travail traite de l'importance des végétaux benthiques et des méthodes d'étude de leur production. Une étude critique des méthodologies employées, de leur représentativité et de la fiabilité des résultats auxquels elles conduisent est faite. Essentiellement sont traitées la méthode des bilans d' O_2 (flux et incubation) et celle du ^{14}C : aspects et comparaison. L'importance des paramètres ambiants est abordée.

Ce travail est essentiellement bibliographique.

Remerciements :

A M.R. PLANTE-CUNY pour ses encouragements et ses envois de bibliographie.

ABSTRACT

Importance of benthic plants and methods for benthic primary productivity measurements are presented. Used methods are critically discussed in terms of representativity and reliability with a special accent on the O_2 method (open-flow system and incubation system) and ^{14}C method. We conclude that no "standard" procedure exists yet but that the O_2 method appears the more reliable. The factors influence benthic primary productivity are discussed.

INTRODUCTION

La distribution des végétaux benthiques confère une grande importance à la production dont est responsable ce compartiment écologique. Après avoir été longtemps négligée, pourtant, la production benthique fait l'objet, depuis quelques années, de recherches amplifiées et diversifiées.

Il n'en reste pas moins que les méthodes d'étude des communautés ou populations végétales benthiques ne sont pas standardisées. Leur validité et leur représentativité ne sont pas encore clairement définies et il en est de même pour les résultats auxquels elles conduisent. De même, il s'avère que les valeurs utilisées pour les quotients métaboliques ne doivent refléter que rarement les phénomènes qui se produisent in situ. Par ailleurs, comme pour le domaine pélagique, la production des végétaux benthiques est soumise à l'influence plus ou moins grande de facteurs biotiques et abiotiques ; l'importance d'étude englobant un maximum d'aspects écologiques apparaît de plus en plus clairement.

Le présent travail, sans pouvoir être aussi exhaustif que le sujet le mériterait, a pour but de regrouper les principales observations et critiques apparues dans une bibliographie qui reste très dispersée. Il fait parfois appel à des observations effectuées sur le phytoplancton : les données sont encore insuffisantes pour les algues benthiques et la fertilité de ces deux compartiments relève des mêmes principes de base. Ce document, élaboré presque entièrement à partir d'articles et d'ouvrages bibliographiques traite :

- 1/ de l'hétérogénéité de la représentativité et de la validité des méthodes d'étude de la production primaire benthique et des résultats ;
- 2/ des quotients métaboliques ;
- 3/ de l'importance des facteurs ambiants.

Il apparaît alors clairement que l'étude de la production primaire benthique demande à être approfondie dans ses méthodologies, ses concepts et l'étendue de sa portée scientifique.

IMPORTANCE ET ETENDUE DE LA DISTRIBUTION DES ORGANISMES

La production primaire est le résultat dynamique de la richesse végétale d'un écosystème. Il faut différencier deux domaines, le pélagique et le benthique. Ils sont représentés par des espèces qui, bien qu'appartenant aux mêmes groupes (cyanophycées, phytoflagellés, diatomées) n'en sont pas moins bien souvent différentes.

Le domaine pélagique regroupe des algues qui sont microscopiques, à l'exception des sargasses, et se développent dans la colonne d'eau ; elles constituent le phytoplancton, très étudié depuis longtemps tant sur le plan de sa systématique que sur ceux de sa biologie, sa physiologie, son écologie.

Le domaine benthique est beaucoup plus diversifié, quand à la taille de ses organismes et leur écologie ; suivant la taille on distingue :

- les macrophytes : ce sont les herbiers de phanérogames, les alpes pluricellulaires, filamenteuses, les algues calcifiées des substrats durs ;
- les microphytes* : ce sont les organismes unicellulaires dont la taille est de l'ordre de quelques μm - mais qui peuvent arriver à former de grandes surfaces, tels les voiles de cyanophycées ou les gazons algaux. RIAUX (1980) introduit le terme de nannophytes pour désigner les organismes dont la taille n'excède pas 30 μm .

* PLANTE-CUNY (1978) mentionne les appellations données aux populations microscopiques. Certaines de ces terminologies apparaissent dans la bibliographie et n'étant pas toujours explicitées, il paraît opportun de les regrouper (Annexe 1).

De par leur taille, les macrophytes seront ponctuellement responsables d'une production supérieure à celle des microphytes ; mais ces dernières, bien souvent invisibles à l'oeil nu, compensent leur petite taille par l'étendue et la diversité des substrats que leurs populations colonisent.

Les végétaux benthiques colonisent en effet toutes sortes de substrat sur toute la frange côtière des océans, jusqu'aux profondeurs où parvient un pourcentage de pénétration lumineuse suffisant pour que le processus de photosynthèse se fasse*. BUNT (1975) a estimé la surface pouvant être colonisée par les végétaux benthiques. Cependant les limites qu'il donne (0.45 à $4.5 \cdot 10^6$ km²) ne tiennent pas compte de tous les substrats inertes non stabilisés ou désolidarisés de la côte (flots, corps flottants ...) ou vivants (macrophytes, animaux), avec lesquels ils créent des associations (Annexe 2). Les végétaux benthiques sont tributaires d'un substrat auquel ils sont fermement fixés (cas des macroalgues, des diatomées anraphides et monoraphides) ou au sein duquel ils se déplacent librement (diatomées pennates biraphides). Ils peuvent intervenir dans la consolidation des sédiments ou même contribuer à la formation des substrats, (rôles des Halimeda, algues calcifiées, ou des algues encroûtantes des récifs).

Il est évident ainsi que les estimations de productions primaire des régions côtières ou néritiques ne tenant pas compte des végétaux benthiques ne pourraient être qu'irréalistes (RYTHER, 1963 ; PLANTE-CUNY, 1978) vue l'abondance et la distribution de ces organismes - qu'ils soient des macrophytes ou des microphytes. Cependant l'importance des

* Mentionnons que certains organismes sont capables d'hétérotrophie mais ce processus physiologique est, à ma connaissance, peu étudiée chez les végétaux benthiques. Par ailleurs, des cellules vivantes ont été trouvées à de grandes profondeurs (6 000 m) ou enfouies jusqu'à plus de 2 m dans le sédiment.

compartiments végétaux benthiques a été longtemps sous estimée et son étude négligée, jusqu'à ces dernières décennies. Actuellement les recherches se multiplient et de nouvelles voies de recherches se développent, qui vont même au-delà de l'étude stricto sensu de la production primaire benthique, en tenant compte des interactions du milieu. Ces démarches sont judicieuses. Ainsi, PLANTE-CUNY (1984) souligne le rôle que peuvent avoir certaines populations microphytobenthiques dans la biogénèse des sédiments, dans les processus biogéochimiques, dans la renaissance d'un écosystème ayant subi une forte pollution, et leur rôle d'interface. Déjà la participation de populations à l'élaboration des récifs coralliens n'est plus à démontrer, ni celle de consolidation des substrats par les grandes algues.

MESURE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

L'estimation de la production primaire peut se faire à partir de mesures :

- 1/ de la biomasse algale ;
- 2/ d'éléments intervenant dans les processus physiologiques de la production.

1 - A partir de la biomasse

La biomasse est le premier facteur contrôlant la production primaire (GRUENDLING, 1971 ; CADEE et HEGEMAN, 1974 ; COLIJN et JONGE, 1984 ; DAVIS et McINTIRE, 1983). Les paramètres étudiés pour estimer la biomasse dépendent des organismes et de leur association avec le substrat. Les méthodes utilisées sont essentiellement basées sur les augmentations de surface couverte ou de poids des communautés de macroalgues. Elles sont peu précises. Les extrapolations à de grandes surfaces et la comparaison de résultats (alors que les méthodologies d'échantillonnage et les traitements ultérieurs ne sont pas standardisés) ne peuvent être considérées qu'en tant "qu'informations donnant un ordre de grandeur".

2 - Par l'étude de processus physiologiques

Les principaux éléments constitutifs de la matière organique sont C, N et P. La production primaire est le résultat de l'activité photosynthétique des végétaux : l'incorporation d'un ou plusieurs de ces éléments s'accompagne de libération d'oxygène. Elle pourra donc être estimée à partir de mesures d'oxygène ou du taux d'incorporation d'un de ces éléments marqués (^{14}C , ^{15}N , ^{32}P), ou non. Cependant le carbone est le plus abondant et, excepté dans des cas particuliers tels les études de bilans de N et P, c'est la disparition du CO_2 dans l'eau ou l'incorporation de ^{14}C dans les végétaux qui sont employées. Ces méthodes et celle des bilans d' O_2 sont les plus couramment utilisées. Cependant, les méthodes ne sont pas standardisées, leur validité et leur représentativité sont discutées.

ETUDE DES METHODES

1 - LA METHODE DES FLUX : MESURES DANS L'EAU

Les concentrations en O_2 et CO_2 varient tout au long de la journée ou lors de conditions particulières et peuvent être mesurées en continu (pour l' O_2) ou à intervalles de temps régulier. Les résultats permettent d'estimer, tant par le CO_2 que par l' O_2 , la production et la respiration.

Cette méthode a l'avantage d'être "naturelle" et les contraintes et les manipulations sont peu nombreuses : mesures de l'alcalinité et du pH (pour le CO_2) et de l' O_2 . Elle a été décrite par ODUM (1956), SMITH et KINSEY (1978) et SOURNIA et al., (1981) et reprise par KINSEY (1985). Elle est essentiellement utilisée pour les écosystèmes coralliens, sans doute à cause de leur haute productivité.

La technique des flux peut être employée sur les eaux courantes (MARSH et SMITH, 1978). Ainsi les eaux océaniques qui franchissent un récif pour alimenter le lagon vont s'enrichir en O_2 si le récif a une production nette positive. La difficulté est d'estimer le volume d'eau transportée. MARAGOS (1978) décrit une façon d'y parvenir :

- la longueur traversée est estimée à partir de mesures de courant(s) de l'intervalle de temps choisi pour les unités de production ($t = 1$ heure) ;

- la largeur (l) est prise arbitrairement égale à 1, pour avoir des m^2 ;

- la hauteur (h) doit être mesurée (en m) en choisissant une portion de récif où h soit représentative de la profondeur moyenne d'eau.

D'où $V = s \times h$

Des mesures d' O_2 sont prises en aval et en amont du passage de l' O_2 . Les résultats sont exprimés en $mg.O_2.l^{-1}$; $\Delta O_2 \times V$ est l'enrichissement en O_2 du volume transporté, soit l' O_2 produit par la surface traversée. (Toutefois, cette surface des coraux est différente de la surface de fond). Les mesures d' O_2 doivent être corrigées de la diffusion. La même technique est employée pour mesurer le flux de CO_2 .

Inconvénients et avantages respectifs des deux méthodes :

- O_2 - plus simple et peut être mesuré en continu
 - les échanges eau-atmosphère sont relativement importants et les flux entre ces deux écosystèmes seront accentués en fonction du degré de désaturation en sursaturation de l'eau en O_2 .
- CO_2 - plus compliqué à mesurer et impossible d'obtenir des valeurs en continu
 - le CO_2 est plus conservatif (échanges moins importants).

2 - METHODES D'INCUBATION : MESURES SUR DES SOUS POPULATIONS

La méthode du ^{14}C et celle de l'oxygène sont les plus employées pour mesurer la production de différentes populations d'algues (Annexe 3) ; ces dernières seront incubées in situ avec perturbation minimale des populations ou prélevées avec ou sans leur substrat et placées dans des incubateurs. Sur ces sous populations seront mesurés le taux d'incorporation de ^{14}C ou les variations d'oxygène. Cependant, si ces méthodes sont standardisées lorsqu'elles sont appliquées aux populations phytoplanctoniques, il n'en est pas de même pour l'étude des végétaux

benthiques, notamment en ce qui concerne la méthode du ^{14}C pour laquelle le nombre de manipulations permet de multiplier les protocoles et leur variantes.

L'observation des grandes différences dans les résultats obtenus fait que la représentativité et la validité de chacune d'elle et leur comparaison sont abordées par différents auteurs, (HUNDIG et HARGRAVE 1973, PLANTE-CUNY, 1978, 1984 ; CHARPY-ROUBAUD, 1986, COLIJN et al., 1983). La non comparabilité des résultats obtenus par ces deux méthodes et également de ceux obtenus en appliquant des protocoles différents (PLANTE-CUNY, 1984) est presque toujours observée.

2.1. Protocoles méthodologiques : modalités

La METHODE du ^{14}C a été introduite par STEEMANN NIELSEN (1951, 1952) et adaptée aux sédiments par GRONTVED (1960). Elle consiste à mesurer le taux de carbone incorporé par les populations incubées. En 1973 PLANTE-CUNY la qualifiait de "méthode la plus employée et semblant la plus adéquate".

La diversité des modalités d'application du principe de la méthode du ^{14}C se retrouve à toutes les phases du protocole sous-échantillonnage (récolte ou non), incubation, comptage de la radioactivité (Annexe 4).

1 - Sous-échantillonnage . Sans perturber le sédiment : aucun prélèvement n'est effectué avant l'incubation. Des enceintes sont retournées sur les populations à étudier (populations de sédiments meubles) la partie inférieure des incubateurs étant fermée en début ou en fin d'incubation pour récolter le sédiment. Difficilement réalisable, cette méthodologie a été très peu utilisée.

. Prélèvement des populations, avant incubation : les échantillons sont recueillis à la main (raclage, carottage, prélèvement de tout ou partie d'une plante, d'un morceau de corail) ou mécaniquement (bennes de différents types).

2 - Incubation : elle se fait, après ajout de ^{14}C , soit in situ, soit in situ simulé (laboratoire) était encore in vitro. Les organismes mis à incuber peuvent être séparés pour différencier les individus d'écologie

différentes (lavage pour incuber sélectivement les algues epiphytiques par exemple). Leur environnement peut être "respecté" : sous-échantillonnage d'une section de carotte placée dans un incubateur de même diamètre. Ou, au contraire, il peut y avoir étalement du sédiment afin de mesurer une "production potentielle", tous les organismes bénéficiant alors de lumière.

3 - Traitement des échantillons après incubation, comptage : les échantillons sont filtrés et un sous échantillon est séparé, destiné au comptage, fait généralement en scintillation liquide. Les variantes des modalités de prétraitement du comptage sont nombreuses, de même celle des corrections à apporter aux résultats ainsi qu'il apparaît dans les tableaux Annexes 4 et 5.

La METHODE de ^{14}C a été adaptée aux sédiments par POMEROY (1959). Elle consiste à mesurer les variations d'oxygène lors d'incubations menées en parallèle à l'obscurité (consommation d' O_2) et en lumière du jour (production d' O_2). D'après la bibliographie consultée il semble y avoir une tendance à l'utiliser aujourd'hui, préférentiellement à celle du ^{14}C .

La méthodologie de la méthode de ^{14}C est plus uniformisée. Les incubations se font généralement in situ, et le dosage de l'oxygène est fait suivant la méthode de WINKLER ou à l'aide d'une sonde. Parfois les populations sont prélevées et mises à incuber dans des récipients (Bouteille BOD). Le plus souvent, les incubateurs sont retournés et partiellement enfoncés dans les sédiments ou sur les algues à étudier.

2.2. Etude critique et représentativité des méthodes

La seule observation que la consommation d' O_2 est trois fois plus élevée que la production estimée par le ^{14}C (LINDEBOOM, 1983, BUNT et LEE, 1972 ; BUNT et al., 1972) met en doute la fiabilité des méthodes. Que la production estimée par la méthode du ^{14}C soit inférieure à celle obtenue par les bilans d' O_2 , ces dernières séries sous-estimant la production réelle, est une notion qui se retrouve dans tous les résultats des auteurs ayant basé leur estimation sur les deux méthodes expérimentées en parallèle. Cependant, chacune présente des avantages et comporte des inconvénients qui vont être maintenant décrits et analysés, libre alors l'expérimentateur d'opter pour l'une ou l'autre de ces méthodes.

2.2.1. Méthode du 14C

Les principales sources d'erreur de la méthode du 14C découlent de la quasi impossibilité de se plier aux contraintes inhérentes à cette méthode :

- 1/ impossibilité d'incuber les substrats sans les perturber ;
- 2/ les profils de diffusion du 14C ne sont pas connus dans les sédiments ;
- 3/ de même pour les profils de 12C ;
- 4/ l'estimation de la respiration est difficile.

Certains de ces points sont en accord avec les conclusions de divers auteurs. Ainsi PLANTE-CUNY n'a pu réussir à prélever le substrat incubé sans le perturber (comm. pers.) et a dû se résoudre à des échantillonnages avant incubation (1973). HUNDING et HARGRAVE (1973) estiment que les mesures d'assimilation de 14C doivent être majorées de 11 % pour corriger la respiration et la discrimination isotopique. REVSBECH et al., (1981) soulignent la nécessité de mesurer le gradient de fixation dans les sédiments. L'absorption de 14C augmentant avec la taille des grains de sable, le comptage de la radioactivité peut en être affectée (HUNDING et HARGRAVE, 1973). En ce qui concerne plus spécifiquement les macrophytes, la plante entière doit être incubée (LINDEBOOM et DE BREE, 1982) et il est nécessaire de connaître les sites de fixation du 14C. Par ailleurs, l'incorporation autotrophe de 14C ne peut être distinguée de celle due à l'hétérotrophie, et les rapports d'incorporation dans les différents compartiments ne sont sans doute pas linéaires.

Les erreurs et les variations dues aux différences de protocoles, s'ajoutent à la difficulté de tenir compte des problèmes dus au principe lui-même et font que les estimations de production, faites par la méthode du 14C, ne "représentent pas vraiment" la production réelle.

2.2.2. Méthode de l'O2

La méthode de l'oxygène est d'utilisation plus simple et est plus naturelle. Les sources d'erreurs seront moindres, donc, à condition de prendre certaines précautions qui, non respectées, nuiront aux résultats.

La principale source d'erreur est la difficulté d'estimer la respiration, problème déjà mentionné pour la méthode du ^{14}C .

$$PB_M = PN_M + R_M$$

$$PB_V = PN_V + R_V$$

Les indices M et V signifient respectivement "mesurée" et "vraie", PB est la production brute, PN la production nette et R la respiration.

R_M est mesurée dans les incubateurs obscurs. Or la respiration des algues placées en obscurité est inférieure à celle des algues bénéficiant de la lumière du jour (REVSBECH et al., 1980, 1981 ; SANDEE et LINDEBOOM, 1982). Bien que PAMATMAT (1968) observe le contraire.

D'où $R_M < R_V$ et donc $PB_M < PB_V$

Les précautions à prendre sont :

- 1) Manipuler délicatement ;
- 2) Assurer une agitation dans les enceintes ;
- 3) Pour les macrophytes, incuber la plante entière ;
- 4) Déterminer le moment et la durée pour lesquelles les incubations conduiront aux estimations les plus représentatives de la production journalière, pour ne pas perdre d'information, en tenant compte de la courbe d'évolution de $l'O_2$. La majorité des auteurs effectuent des incubations entre 10h et 14h, mais cette intervalle peut être déterminé avec précision par des mesures en continu de l'évolution journalière d' O_2 dans les enceintes (CHARPY-ROUBAUD, 1986 ; LITTER et MURRAY 1974) ou par des expériences comparatives.
- 5) La saturation du milieu en O_2 entraîne la formation de bulles de gaz. SOURNIA (1976) conduit ses expériences avec une durée variant de 2h à 5h pour éviter toute formation de bulle. Toutefois ces bulles ne contiendraient que 22 % d'oxygène (SHAFFER et ONUF, 1983). Personnellement, et même au cours d'incubations de longue durée et en lumière intense, je n'ai jamais observé ce phénomène de formation de bulles. En ce qui concerne le dosage, certains auteurs (PHILIPPS, 1973 ; GOLTERMAN, 1969) soulignent l'intérêt de vérifier la présence de substances qui pourront interférer dans les dosages de $l'O_2$ par la méthode de WINKLER. Cet inconvénient est supprimé par l'utilisation, qui tend à se généraliser, des sondes à oxygène.
- 6) La soustraction de la production planctonique est une manipulation supplémentaire qui peut souvent être supprimée

(CHARPY-ROUBAUD, 1986, PAMATMAT, 1968 ; PLANTE-CUNY et BODOY, 1987) à condition de vérifier auparavant que cette production est négligeable. Certains auteurs préfèrent ou doivent en tenir compte (SHAFFER et ONUF, 1983 ; PLANTE-CUNY, 1984). 7) Il est très important d'assurer une agitation dans les incubateurs (PAMATMAT, 1968 ; LITTLER, 1979 ; BUESA, 1977) afin d'éviter une stratification qui diminuerait la photosynthèse.

Ces problèmes ne revêtent pas la même importance, selon les auteurs. Pour POMEROY (1959), le temps d'incubation est primordial et des incubations entre 12h et 24h conduisent à sous-estimer de 50 % la production obtenue durant 1h. Pour CAREY (1962) l'agitation serait le facteur qui entraînerait le plus de différences dans les résultats (le degré d'agitation se répercuterait sur les résultats).

Les incertitudes dues au protocole sont peu nombreuses pour la méthode de l'O₂. Les incubateurs utilisés ont généralement un diamètre voisin de 20 cm (SHAFFER et ONUF, 1983). A ma connaissance aucune étude n'a été publiée sur ce point précis. Cependant, les expériences conduites avec des incubateurs de diamètres 20 cm et 13 cm ont donné des résultats similaires ; par ailleurs, des expériences préliminaires semblaient indiquer qu'il n'y a pas "d'effet de confinement" susceptible de fausser l'ordre de grandeur des estimations (CHARPY-ROUBAUD, 1986).

CONCLUSION SUR L'UTILISATION DES METHODES ET LEURS REPRESENTATIVITE

La bibliographie consultée permet de conclure que :

La méthode du 14C

1) Est plus sensible que celle de l'O₂ et doit donc être utilisée préférentiellement dans les milieux peu productifs ou bénéficiant d'une faible intensité lumineuse ; 2) Est compliquée à utiliser, tant par les manipulations qu'elle nécessite que par le calcul de paramètres qu'elle doit prendre en compte ; 3) Perturbe le sédiment ou détruit les populations ; 4) Permet seulement une estimation de la production brute ; 5) Sous-estime la production ; 6) Permet de dissocier la production propre de la plante, de celle de ses épiphytes.

La méthode de l'O₂

1) Est d'utilisation simple ; 2) Ne perturbe pas le sédiment et permet d'étudier des populations algales étendues ; 3) Donne une estimation plus exacte de la production ; 4) Permet de différencier la production brute et la production nette.

Les deux méthodes peuvent donc être utilisées tant pour estimer la production des macrophytes que celles des microphytes. Cependant, selon les substrats (récifs, fonds meubles), les conditions ambiantales (lumière, température ...) le choix se portera sur l'une ou l'autre méthode. (SOURNIA, (1976) conseille d'utiliser la méthode de l'O₂ pour les zones tropicales).

L'objectif à atteindre est en fait le premier facteur à considérer avant d'opter pour une de ces méthodes :

- pour des estimations de routine visant à donner un ordre de grandeur de la production, la méthode de l'O₂ sera utilisée préférentiellement à celle du ¹⁴C. Elle permet de plus les estimations respectives des procédés phototrophiques et hétérotrophiques dans les conditions in situ. Elle est rapide ;

- pour étudier les voies métaboliques cellulaires, l'utilisation de la méthode du ¹⁴C est plus indiquée. En corollaire, elle est plus appropriée, utilisée en parallèle à l'étude de la distribution des pigments, pour reconnaître les sites d'activité de photosynthèse des plantes. Mais ceci concerne (presque) exclusivement les phonérogames et les herbiers (Thalassia, Poridonia, Vallisneria, les Porphyres). En ce qui concerne le choix du protocole méthodologique, il dépendra du sédiment à étudier (PLANTE-CUNY, 1978).

Il n'en reste pas moins que les estimations de productions ne peuvent être qu'imparfaites, aucune des deux méthodes ne permet d'estimer réellement la production. Des facteurs de corrections ont été estimés. D'après le regroupement fait par LINDEBOOM, 1983 sur des expériences faites en parallèle avec les deux méthodes par différents auteurs, il s'avère que :

$$PB_V = 4,5 PB_{M(14C)}$$

$$PB_{M(O_2)} = 4,3 \text{ à } 8,8 PB_{M(14C)} \quad : \text{ cas du microphytobenthos}$$

$$PB_{M(O_2)} = 1,2 \text{ à } 2 PB_{M(14C)} \quad : \text{ cas de morceaux de macrophytes}$$

$$PB_V = 2 PB_{M(O_2)}$$

La question reste posée de savoir si ces facteurs de corrections sont suffisamment fiables pour être appliqués à nos résultats.

PRODUCTIONS ET QUOTIENTS METABOLIQUES

1 - PRODUCTION BRUTE PRODUCTION NETTE ET PRODUCTION POTENTIELLE OU OPTIMALE

La production brute (PB) est la production mesurée par la méthode du ^{14}C et non corrigée par la respiration. La production nette (PN) est la production brute corrigée de la respiration. C'est celle qui est mesurée par les bilans d' O_2 dans les incubateurs clairs. La respiration est la consommation d'oxygène ; elle est mesurée par les bilans d' O_2 dans les incubateurs noirs.

Sans tenir compte des erreurs dues à la méthodologie :

- la PB est la production réellement imputable aux végétaux (mesurée par la méthode de l' O_2 et restriction faite pour la production hétérotrophe prise en compte par la mesure de ^{14}C) ;

- la PN est la production algale réellement utilisable par l'écosystème ;

- la production potentielle (ou optimale) est celle qui pourrait être obtenue, sous de meilleures conditions ambiantales (les facteurs influençant la production seront traités plus loin) ; généralement seul le facteur lumière est considéré et c'est par exemple, la production du sédiment échantillonné et étalé, de manière à ce que toutes les cellules

puissent participer à la photosynthèse (expériences de ROMAGNOLUX, 1980 ; VARELA, 1985).

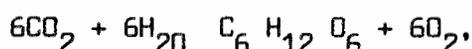
2 - COEFFICIENTS PHOTOSYNTHETIQUE (PQ) ET RESPIRATOIRE (RQ)

2.1. PQ

Si l'on utilise la méthode de l'O₂ pour estimer une production, il est plus parlant et souvent opportun d'exprimer ensuite cette dernière en terme de carbone organique produit. La correspondance entre oxygène et carbone organique produits est possible en utilisant le PQ.

$$PQ = \frac{\text{nombre de molécules d'O}_2 \text{ produites}}{\text{nombre de molécules de C. orga. produites}}$$

Selon l'équation de la photosynthèse :



PQ est - théoriquement donc - égal à 1

Cependant, cette équation est trop simpliste. Le PQ peut être déterminé expérimentalement (PARK et al., 1958 ; ODUM et al., 1963 ; PAMATMAT (1968) ; SOURNIA et al., 1981) en utilisant simultanément les méthodes du ¹⁴C et de l'O₂ pour estimer la production. Les valeurs trouvées par les auteurs (Annexe 6) varient suivant les conditions d'expérience et dépendent de la photorespiration, de la disponibilité des sels nutritifs (WILLIAMS et al., 1979), de la concentration en O₂ (BURRIS, 1981), de l'énergie lumineuse (FALKOWSKI et OWENS, 1978) et également de la molécule dans laquelle sera incorporé le carbone. Selon qu'il s'agit de la synthèse d'un composé réduit (tels les lipides) ou oxydé (tels les acides organiques) le PQ sera >1 ou <1. Les populations étant différentes quand à leur composition biochimique, le PQ dépend donc aussi des populations considérées et, en outre, est un indicateur de leur état.

2.2. QR

Si l'on veut estimer la production brute carbonée à partir de la production nette carbonée, il est nécessaire de connaître la respiration carbonée. La correspondance entre oxygène consommée et carbone brûlé - puis libéré sous forme de CO_2 - est possible en utilisant le QR, coefficient respiratoire.

$$\text{QR} = \frac{\text{nombre de m\u00f4les d'O}_2 \text{ consomm\u00e9es par la respiration}}{\text{nombre de m\u00f4les de C br\u00fbl\u00e9s par la respiration}}$$

G\u00e9n\u00e9ralement QR est consid\u00e9r\u00e9 \u00e9gal \u00e0 1. Toutefois, calcul\u00e9, il varie notablement (Annexe 6). Cela peut s'expliquer :

1) La respiration n'est pas imputable uniquement aux v\u00e9g\u00e9taux mais \u00e9galement aux bact\u00e9ries et aux organismes de la microfaune et de la macrofaune.

2) Les raisons biochimiques \u00e9voqu\u00e9es \u00e0 propos du QR expliquent en partie ces variations. En effet, la consommation d' O_2 n'est pas exclusivement biologique (PAMATMAT, 1968) : le QR prendra des valeurs proches de 0.7 lors de l'oxydation des longues cha\u00eenes lipidiques, entre 0.7 et 1 lors de la synth\u00e8se proteique, la valeur 1 refl\u00e9tant celle des carbohydrates. Des valeurs moindres sembleraient indiquer que l' O_2 a \u00e9t\u00e9 consomm\u00e9 lors de l'oxydation chimique des m\u00e9taux ou d'autres substances, sans qu'elle soit accompagn\u00e9e par une production compensatrice de CO_2 (TEAL et KANWISHER, 1961).

2.3. P/R et P/B

Deux autres quotients m\u00e9taboliques apportent des renseignements sur un \u00e9cosyst\u00e8me.

- Le P/R (Production/Respiration) renseigne sur la productivit\u00e9 finale d'un \u00e9cosyst\u00e8me (augmentation ou non de la production, tous ph\u00e9nom\u00e8nes pris en compte). Si le P/R est < 1 , la respiration l'emporte sur la production qui,

au total, sera "négative" pour l'écosystème. C'est le cas de certains récifs coralliens. La PB est, en moyenne, de l'ordre de $10 \text{ g.C.m}^{-2}\text{j}^{-1}$; or la PN est parfois nulle ou négative.

- le P/B (Production/Biomasse) renseigne sur l'efficacité d'un écosystème, quand à sa production. Plus le P/B est élevé, plus le système photosynthétiseur est actif. Les limites de la représentativité des résultats de biomasse ont été abordés précédemment. Toutefois afin d'utiliser un P/B dans des unités d'un même élément, la biomasse sera exprimée en terme de carbone. Une autre expression possible du P/B est de tenir compte de l'énergie lumineuse, dont dépend si étroitement la production. On calculera alors $P/B \cdot E_i$ en $\text{mgC} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mgChl.}^{-1} \cdot E_i^{-1}$.

PARAMETRES AMBIANTAUX INFLUENCANT LA PRODUCTION

Les paramètres biotiques et abiotiques d'un environnement influent sur les distributions, successions, migrations, et donc la biomasse et la physiologie, des végétaux. Ils peuvent être caractérisés par des changements rapides. Leurs actions peuvent être isolées mais, le plus souvent, sont conjuguées. Les études qui ont été faites (voir in : ADMIRAAL, 1984 ; RASMUSSEN et al., 1983 ; HOLMES et MAHALL, 1982 ; RIAUX, 1983) en démontrent l'importance. Par ailleurs, il est notable que les végétaux benthiques sont capables de s'adapter aux variations de la plupart de ces facteurs.

La LUMIERE est le premier facteur qui conditionne la photosynthèse. L'intensité lumineuse, incidente et par suite celle reçue, et ses variations dépendent des régions, des saisons, des moments de la journée considérés et, également, du degré de turbidité de l'eau. En ce qui concerne les sédiments meubles, la pénétration de la lumière n'excède pas 3 mm.

L'effet de la lumière a été étudié sur des populations naturelles ou des cultures d'algues (ADMIRAAL et PELETIER, 1980). ADMIRAAL (1977) observe que lorsque l'intensité lumineuse est minimale le développement de diatomées benthiques associées aux sédiments meubles peut être moitié moindre que lorsque la lumière est maximale. Les observations

de COLIJN et BUURT (1975), WHITNEY et DARLEY (1983) montrent qu'une photoinhibition peut se produire mais dépend souvent de facteurs autres que la seule intensité lumineuse par exemple perturbation des populations ou saisons. Lorsque les populations bénéficient de conditions stables (cas du microphytobenthos des fonds meubles en zone tropicale) leur production peut être parfaitement corrélée avec la lumière (Fig. 1) même lorsque cette dernière atteint de hautes valeurs.

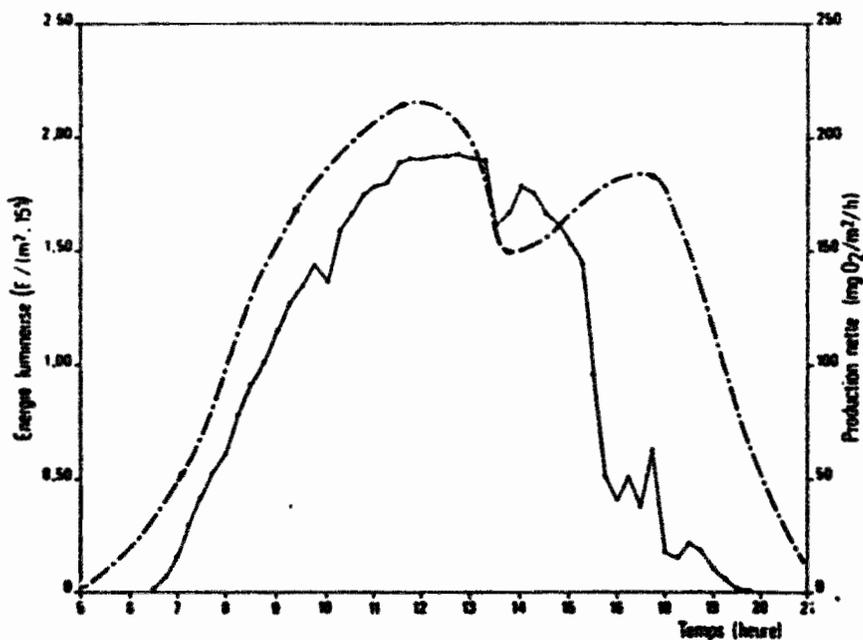


Fig. 1 : Evolutions de la production nette horaire d'O₂ et de l'énergie lumineuse. in (CHARPY-ROUBAUD, 1986).

En ce qui concerne les populations des récifs coralliens, McCLOSKEY et al., (1978) déduisent de leur étude et d'une étude bibliographique que les coraux ont une alimentation variée : ils seront hétérotrophes ou autotrophes dépendamment des conditions de lumière.

La TEMPERATURE présente des variations plus ou moins marquées selon les régions. Son influence dépend de l'amplitude de ses variations : relativement faible dans les régions tropicales, l'impact de la température sera beaucoup plus marquée dans les régions tempérées ou froides, où l'action de ce facteur est souvent étroitement lié à celle de la lumière ainsi que le démontrent les travaux de KANWISMER (1966). LITTLER et al., (1979) et LITTLER et ARNOLD (1980).

La SALINITE intervient dans la stratification des facteurs chimiques et physiques. Elle présente de faibles variations, en général, pour une aire étudiée, excepté s'il s'agit d'un estuaire ; ce facteur devient alors prépondérant.

L'O₂ : son importance découle du fait que l'O₂ est impliqué dans la synthèse des ortho-phosphates, des nitrates, des nitrites, de l'ammoniaque, du silicate soluble. En outre les organismes subissent l'épuisement ou la sursaturation du milieu en O₂. Ainsi, dans l'eau baignant les récifs coralliens, une sursaturation trop importante peut se produire et créer une inhibition de la photosynthèse (LARKUM, 1983). Toutefois, en règle générale, la concentration en O₂ n'est pas limitante, sauf sous conditions extrêmes (perturbation du milieu telles pollution, post - floraison, etc ...). Les sédiments fins, au contraire, sont anoxiques dès les premiers centimètres et parfois même les 1ers millimètres (KANWISHER, 1962 ; CHARPY-ROUBAUD et al., résultats publiés ultérieurement).

La POLLUTION. Toute pollution même organique, va apporter un déséquilibre dans les écosystèmes et donc affecter les organismes qui s'y développent. Par ailleurs, la turbidité va être modifiée et, en conséquence, la pénétration lumineuse aussi. Les pollutions peuvent avoir de multiples origines et il n'est pas dans le propos du présent travail de les détailler. Il est cependant important de noter que, en réponse à ce phénomène il y a adaptation des populations de l'écosystème (RIAUX, 1983 ; LACAZE, 1980 ; ADMIRAAL et PELETIER, 1980).

Les SELS NUTRITIFS. L'importance de la limitation de la production benthique par les sels nutritifs semble dépendre des régions, des écosystèmes et des groupes considérés. Ainsi les composés azotés et phosphorés sont présents en quantités suffisantes dans les estuaires. Si l'azote et le phosphore peuvent limiter la production des macroalgues, telles Macrocystis, Fucus (MANN, 1982), et encore sous certaines conditions (SHAFFER et ONUF, 1983), ce phénomène de limitation est moins notable pour les herbiers ou les systèmes récifaux. En ce qui concerne les microphytes, les expériences conduites par VAN RAALTE et al., (1976) et DARLEY et al., (1981) montrent qu'un ajout de composés azotés et phosphorés ne stimule que faiblement les populations des marais salants.

Les impacts des respectifs nutrilités sur les populations benthiques sont difficiles à dissocier et quantifier, notamment pour les organismes des sédiments meubles. ADMIRAAL (1984) donne trois raisons à cela. 1) Les sels nutritifs peuvent être absorbés sur les particules de sédiment et leur disponibilité est donc inconnue. 2) La mobilité des diatomées peut jouer un rôle compensateur important à des concentrations insuffisantes. 3) Certaines espèces sont capables d'adaptation physiologiques. Mais en définitive l'influence des sels nutritifs sur les végétaux benthiques a été peu étudiée. Des recherches devraient être entreprises pour combler cette lacune. Des notions unanimement acceptées sont aujourd'hui contestées sur le domaine planctonique pourtant bien étudié : "l'idée que la production primaire des eaux oligotrophes est limitée par les nutrilités doit être clairement reconsidérée (GIESKES et KRAAY, 1984).

SEDIMENTOLOGIE : GRANULOMETRIE ET STABILITE DES SEDIMENTS : La granulométrie et la stabilité des sédiments influent sur la distribution, la densité et la composition des populations (AMSPÖCKER (M.C.) et McINTIRE 1978 ; PLANTE-CUNY, 1978). Ainsi, en mode agité, l'épisammon domine et les organismes sont répartis d'une manière homogène sur 20 cm de sédiment alors qu'ils se concentrent près de l'I.E.S. en mode calme (ADMIRAAL, 1984). La taille des grains est corrélée avec la production (PLANTE-CUNY, 1978) et la taille des organismes (SHAFFER et ONUF, 1983). La finesse des grains influent sur la distribution des organismes car sur la migration des cellules à travers le sédiment. Par ailleurs les organismes s'adaptent à la granulométrie des sédiments. (McINTIRE, 1978 ; COLIJN et DIJKEMA, 1981). Le degré

de stabilité des sédiments est souvent négligé dans les études. Les plantes dont les racines sont longues croîtront sur les sédiments stables alors que celles implantés peu profondément pourront se développer sur des sédiments instables. La bioturbation, phénomène souvent observé mais peu étudié, doit jouer un rôle très important dans la dispersion des cellules.

Le BROUTAGE : Constituants l'échelon primaire de la chaîne alimentaire, il est évident que les végétaux sont une source d'alimentation pour les échelons supérieurs. Le compartiment benthique n'échappe pas à ce phénomène dont l'importance, sans pouvoir être vraiment quantifiée, a été soulignée (FENCHEL, 1968, 1978 ; MANN, 1982). Les diatomées sont la proie des protozoaires, des nématodes, des oligochites ; soit d'organismes appartenant à la microfaune. Les communautés algales sont une nourriture pour les gasteropodes, les amphipodes ou autres organismes constituant la macrofaune (NICOTRI, 1977). L'importance du prélèvement résultant de l'activité des animaux va être un des facteurs déterminant de la biomasse algale et de la structure des populations. Cependant il semblerait que le broutage n'affecte pas la structure des herbiers.

CONCLUSION

Les végétaux benthiques sont d'une importance capitale tant par l'étendue de leur distribution que par les différents rôles qu'ils sont susceptibles de jouer dans les écosystèmes. La production primaire benthique ne doit plus être négligée. Cependant, les difficultés d'étude sont grandes et nombreuses et les résultats obtenus difficilement comparables. Il est suggéré d'employer la méthode des bilans d' O_2 plutôt que celle du taux d'incorporation de ^{14}C . En effet, l'utilisation d'un PQ, même arbitraire, permet d'obtenir, à partir d'une production d' O_2 , une production carbonée dont la valeur est sujette à moins d'erreurs que celle estimée à partir de la méthode du ^{14}C . D'autre part, il est opportun d'exprimer les résultats de production par unité de biomasse et unité d'énergie lumineuse.

L'importance des facteurs et paramètres ambiants sur la production primaire est grande mais dépend des sites étudiés.

Les recherches tant celles pluridisciplinaires, celles spécifiques d'un paramètre que celles ayant pour but la compréhension des méthodologies employées et leur représentativité doivent être encouragées, multipliées. Ainsi pourra-t-on mieux cerner l'important rôle que, de toute évidence, la production primaire benthique joue dans les écosystèmes côtiers.

REFERENCES

- ADMIRAAL (W.), 1977.- Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture Mar. Biol., 39 : 1-9.
- ADMIRAAL (W.), 1984.- The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms, Progr. Phycol. Res. 3 (Round and Chapman eds. Biopress Ltd.) : 269-322.
- ADMIRAAL (W.), PELETIER (H.), 1980.- Distribution of diatom species on an estuarine mud flat and experimental analysis of the selective effect of stress J. exp. Mar. Biol. Ecol., 46 : 157-175.
- AMSPOKER (M.C.), McINTIRE (C.D.), 1978.- Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yaquina estuary, Oregon. J. Phycol. 14 : 387-395.
- BUESA (R.J.), 1977.- Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. Aquat. Bot. 3 : 203-216.
- BUNT (J.S.), 1975.- Primary Productivity of Marine Ecosystems, pp. 169-189, in : Primary Productivity of the Biosphere. LIETH (H.), WITTAKER (R.M.), ed. Springer Verlag Publ.
- BUNT (J.S.), LEE (C.C.), 1972.- An exploratory study of benthic primary production Perry Foundation : 7-10.
- BUNT (J.S.), LEE (C.C.), LEE (E.), 1972.- Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. Mar. Biol., 16 (1) : 28-36.
- BURRIS (J.E.), 1981.- Effects of oxygen and inorganic carbon concentrations on the photosynthetic quotients of marine algae, Mar. Biol., 65 : 215.
- CADEE (G.C.) and HEGEMAN (J.), 1974.- Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden sea. Neth. J. Sea Res., 8 : 260-291.
- CAREY (A.G. Jr.), 1962.- An ecologic study of two benthic animal populations in Long Island Sound. PhD thesis Yale Univ. : 61 pp.
- CHARPY-ROUBAUD (C.J.), 1986.- Le microphytobenthos. II Production primaire (premiers résultats). ORSTOM Tahiti Notes et Doc. Oceanogr., 28 : 51-80.
- COLIJN (F.), DIJKEMA (S.), 1981.- Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll-a on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea. Mar. Ecol. Progr. Ser., 4 : 9-21.
- COLIJN (F.), GIESKES (W.W.), ZEVENBOOM (W.), 1983.- The measurement of primary production : problems and recommendations. Hydrobiol. Bull., 17(1) : 29-51.

- COLIJN (F.), BUURT (G.van), 1975.- Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. Mar. Biol., 31 : 209-214.
- COLIJN (F.) and JONGE (V.N.), 1984.- Primary production of microphyto-benthos in the Ems-Dollard Estuary, Mar. Ecol. Progr. Ser., 14 : 185-196.
- DAVIS (M.W.) and McINTIRE (C.D.), 1983.- Effects of physical gradients on the production dynamics of sediments-associated algae. Mar. Ecol. Progr., Ser., 13 : 103-114.
- DARLEY (W.M.), MONTAGUE (C.L.), PLUMLEY (F.G.), SAGE (W.W.), PSALIDAS (A.T.), 1981.- Factors limiting edaphic algal biomass and productivity in a Georgia salt marsh. J. Phycol., 17 : 122-128.
- FALKOWSKI (P.G.), OWENS (T.G.), 1978.- Effects of light intensity on photosynthesis and dark respiration in six species of marine phytoplankton. Mar. Biol., 45 : 289-295.
- FENCHEL (T.), 1968.- The ecology of marine microbenthos II. The food of marine benthic ciliates. Ophelia, 5 : 73-121.
- FENCHEL (T.), 1978.- The ecology of micro and meiobenthos. Ann. Rev. Ecol. Syst., 9 : 99-121.
- GIESKES (W.W.), KRAAY (G.W.), 1984.- State-of-the-art in the measurement or primary production (in : Flows of energy Fasham) : 171-190.
- GOLTERMANN (H.L.), 1969.- Methods for chemical analysis of freshwaters. I.B.P.. Handbook, Blackwell n° 8 : 166 pp.
- GRONTVED (J.), 1960.- On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some phytoplankton in the danish Wadden Sea. Medd. Danm. Fiskeri Havunders. N.S. 3(12) : 347-378.
- GRUENDLING (G.K.), 1971.- Ecology of the epipellic algal communities in Marion lake, British Columbia. J. Phycol., 7 : 239-249.
- HOLMES (R.W.), MAHALL (B.E.), 1982.- Preliminary observations on the effects of flooding and dissiccation upon the net photo-synthetic rates of high intertidal estuarine sediments. Limnol. Oceanogr., 27 : 954-958.
- HUNDING (C.), HARGRAVE (B.), 1973.- A comparison of benthic microalgal production measured by C14 oxygen methods. J. Fish. Res. Board Can., 30 : 309-312.
- KANWISHER (J.W.), 1962.- Gas exchange of shallow marine sediments. In : Proceedings symposium on the environmental chemistry of marine sediments. Occas. Pub. 1 (gad. Sch. Oceanogr., Univ. Rhodes Island) : 12-29.

- KANWISHER (J.W.), 1966.- Photosynthesis and respiration in some seaweeds, in : H. Barnes ed. Some contemporary studies in marine science George Allen and Unwin Ltd., London : 407-420.
- KINSEY (D.W.), 1985.- Open-flow systems in : Handbook of phycological methods. Ecological field methods : macroalgal. LITTLER (M.M.) and LITTLER (D.S.) Ed. Cambridge Univ. Press. : 427-460.
- LACAZE (J.C.), 1980.- La pollution pétrolière en milieu marin. De la toxicologie à l'écologie, Masson Ed. : 118 pp.
- LARKUM (A.W.D.), 1983.- The primary productivity of plant communities on coral reefs. In : BARNES (D.J.) Ed. perspectives on coral reefs. Australian Institute of Marine Science, Australia : 221-230.
- LINDEBOOM (H.J.), DE BREE (B.H.H.), 1982.- Daily production and consumption in an eelgrass (*Zostera marina*) community in saline lake grevelingen : discrepancies between the O₂ and ¹⁴C method. Neth. J. Sea Res., 16 : 362-379.
- LINDEBOOM (H.J.), 1983.- Eelgrass (*Zostera marina*) and microphytobenthos production : 32-33 in COLIJN (F.), GIESKES (W.W.C.) and ZEVENBOOM (W.). The measurement of primary production : problems and recommendations. Hydrobiol. Bull., 17(1) : 29-51.
- LITTLER (M.M.), MURAY (S.N.), 1974.- The primary productivity of marine macrophytes from a rocky intertidal community. Mar. Biol., 27 : 131-135.
- LITTLER (M.M.), 1979.- The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels, and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae. Aquat. Bot., 7 : 21-34.
- LITTLER (M.M.), MURAY (S.N.), ARNOLD (K.E.), 1979.- Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. Aquat. Bot., 7 : 35-46.
- LITTLER (M.M.), ARNOLD (K.E.), 1980.- Sources of variability in macroalgal primary productivity : sampling and interpretative problems. Aquat. Bot., 8 : 141-156.
- MANN (K.H.), 1982.- Ecology of coastal waters. A system approach. Studies in ecology. 8 Univ. Cal. press. Berkeley and Los Angeles : 322 pp.
- MARAGOS (J.E.), 1978.- Measurement of water volume transport for flow studies : 353-361 in coral reefs : research methods. STODDART (D.R.) and JOHANNES (R.E.), Ed. UNESCO.
- MARSH (J.A.), SMITH (S.V.), 1978.- Productivity measurements of coral reefs in flowing water : 361-377 in coral reefs : research methods. STODDART (D.R.) and JOHANNES (R.E.), Ed. UNESCO.

- McCLOSKEY (L.R.), WETHEY (D.S.), PORTER (J.W.), 1978.- Measurement and interpretation of photosynthesis and respiration : 379-396. in coral reefs : research methods. Ed. STODDART (D.R.) and JOHANNES (J.E.), UNESCO.
- McINTIRE (C.D.), 1978.- The distribution of estuarine diatoms along environmental gradients : a cononical correlation. Estuarine coastal Mar. Sci., 6 : 447-457.
- NICOTRI (M.E.), 1977.- Grazing effects on four marine intertidal herbivores on the microflora Ecology, 58 : 1020-1032.
- ODUM (H.T.), 1956.- Primary production in flowing waters. Limnol. oceanogr., 1(2) : 102-117.
- ODUM (H.T.), CUZON DU REST (R.P.), BEYERS (R.J.), ALBAUGH (C.), 1963.- Diurnal metabolism, total phosphorus, ohle anomaly and zooplankton diversity of abnormal marine ecosystems of Texas. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 9 : 404-453.
- PAMATMAT (M.M.), 1968.- Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat. Int. Rev. Gas. Hydro., 53(2) : 211-298.
- PARK (K.), HOOD (D.W.), ODUM (H.T.), 1958.- Diurnal pH variation in Texas bays and its application to primary production estimation. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 5 : 47-64.
- PHILIPPS (J.), 1973.- The Winkler method and primary production studies under special conditions : 48-54 in : A guide to the measurement of marine production under some special conditions. Monographs on oceanographic methodology, 3 UNESCO.
- PANTE-CUNY (M.R.), 1973.- Recherches sur la production primaire en milieu marin tropical. 1. Variation de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeurs des résultats obtenus par la méthode du 14C. Cah. ORSTOM Sér. Oceanogr., 11(3) : 317-348.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1978.- Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles névés d'une région tropicale (Nosy-Bé - Madagascar). Trav. et Doc. ORSTOM. Thèse Doc. : 359 pp.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1984.- Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin. Oceanis, 10(4) : 417-427.
- PLANTE-CUNY (M.R.), BODOY (A.), 1987.- Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de For, France) Oceanologica Acta, sous presse.
- POMEROY (L.R.), 1959.- Algal productivity in salt Marshes of Georgia. Limnol. Oceanogr., 4(4) : 386-397.

- RASMUSSEN (M.B.), HENRIKSEN (K.), JENSEN (A.), 1983.- Possible causes of temporal fluctuations in primary production of the microphyto-benthos in the Danish Wadden Sea. Mar. Biol., 73 : 109-114.
- REVSBECH (N.P.), SORENSEN (J.), BLACKBURN (T.H.), PLOMHOLT (J.), 1980.- Distribution of oxygen in marine sediments measured with micro-electrodes. Limnol. Oceanogr., 25 : 403-411.
- REVSBECH (N.P.), JRGENSEN (B.B.), BRIX (O.), 1981.- Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofile, H₁₄CO₃ fixation and oxygen exchange methods. Limnol. Oceanogr., 26 : 717-730.
- RIAUX (C.), 1980.- Peuplement de diatomées épipéliques d'une slikke de Bretagne Nord. Importance relative du genre cocconeis Ehr-Cryptogamie : Algologie, 1(4) : 265-279.
- RIAUX (C.), 1983.- Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéliques du Nord-Finistère. Oceano. Acta, 6(2) : 173-183.
- ROMAG/OUX (J.C.), 1980.- Caractéristiques du microphytobenthos d'un lac volcanique méromictique (Lac Paern, France). II - Productivité et corrélation. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 65(6) : 849-869.
- RYTHER (J.H.), 1963.- Geographic variations in productivity. pp. 347-380, in : HILL (J.), Ed. The sea 2.
- SANDEE (A.J.J.), LINDEBOOM (H.J.), 1982.- Micro-oxygen profiles in Lake Grevelingen sediment In : DUURSMA (E.K.), Ed. Progress report 1981, Delta Institute for hydrobiological research.
- SHAFFER (G.P.), ONUF (C.P.), 1983.- An analysis of factors influencing the primary production of the benthic microflora in a southern california lagoon, Neth. J. Sea Res., 17(1) : 126-144.
- SMITH (S.V.), KINSEY (D.N.), 1978.- Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide, in : coral reefs : research methods, STODDART (D.R.), and JOHANNES (R.E.) Ed. UNESCO Monogr. Oceanogr. Methodolo., 5 UNESCO, Paris : 469-484.
- SOURNIA (A.), 1976.- Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. Mar. Biol., 37 : 29-32.
- SOURNIA (A.), DELESALLE (B.), RICARD (M.), 1981.- Premiers bilans de production organique et de calcification d'un récif barrière de la Polynésie Française. Oceanol. Acta., 4(4) : 423-431.
- STEEMANN-NIELSEN, 1951.- Measurement of production of organic matter in the sea by means of carbon 14. Nature, London, 167 (4252) : 684-685.

- STEEMANN-NIELSEN, 1952.- The use of radioactive carbon (C14) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Perm. Int. Explr. Mer., 18 (2) : 117-140.
- TEAL (J.M.), KANWISHER (J.), 1961.- Gas exchange in a Georgia salt marsh. Limnol. Oceanogr., 6 : 388-399.
- VAN RAALTE (C.D.), VALIELA (I.), TEAL (J.M.), 1976.- The effect of fertilization on the species composition of salt marsh diatoms water research, 10 : 1-4.
- VARELA (M.), 1985.- Medida de la produccion primaria de la microflora bentonica. Revision metodologica, 2(2) : 53-68.
- WHITNEY (D.E.), DARLEY (W.M.), 1983.- Effect of light intensity upon salt marsh benthic microalgal photosynthesis Mar. Biol., 75 : 249-252.
- WILLIAMS (P.J.), LE RAINE (R.C.T.), RYAN (J.R.), 1979.- Agreement between the 14C and oxygen methods of measuring phytoplankton production : reassessment of the photosynthetic quotient. Oceanol. Acta, 2 : 411-416.

ANNEXE 1 : Terminologie employée pour désigner les végétaux, suivant leur écologie. (Résumé de l'étude faite par PLANTE-CUNY, 1978)*.

- 1) Periphyton : vocable crée en 1942 par BEHRING pour désigner le matériel végétal se développant sur les substrats artificiels, étendu ensuite pour définir l'ensemble des organismes se développant sur une quelconque surface libre, avec une restriction aux microphytes pour WETZEL (1964).
- 2) Epipelon : populations de microphytes se développant sur les vases (HICKMAN, 1971).
- 3) Phytosammon : populations de microphytes se développant sur les sables (RIZNYK et PHINNEY, 1972).
- 4) Microphytobenthos : adapté par PLANTE-CUNY pour désigner l'ensemble des végétaux microscopiques. Cet auteur souligne que bien souvent ce terme sous entend pour substrat les sédiments meubles, contre toute logique étymologique.

ANNEXE 2 : Différents types d'association entre végétaux benthiques et substrats.

- 1) Rhizobenthique : macroalgues enracinées dans les sédiments ;
- 2) Episammique : microorganismes - formant l'episammon - fermentés attachés aux grains de sédiments meubles ;
- 3) Epipelique : microorganismes - formant l'épipelon - et cyanophycées filamenteuses ;
- 4) Epiphytique : le substrat est la surface d'un végétal ;
- 5) Endophytique : lorsque les végétaux se développent à l'intérieur d'autres algues ;
- 6) Epizoïques : le substrat est la surface d'un animal ;
- 7) Endozoïque : lorsque les végétaux se développent à l'intérieur d'animaux.

ANNEXE 3 : Méthodes d'études de la production primaire benthique appliquées à différents substrats.

1) Bilans d'O₂

AUTEURS	SUBSTRAT-ZONE	METHODE
ODUM H.T., ODUM E.P., 1955	Atoll Eniwetok récif corallien	02
POMEROY, 1959	Vases, marais	02
BAKUS G.J., 1967	Atoll Iles Marshallles fond à cyanophycées	02
PAMATMAT, 1968	Sables-milieu tempéré	02
BUNT <u>et al.</u> , 1972	Fonds meubles, zone tropicale et subtropicale	02
WELLS, 1974	Communautés tropicales	02
SOURNIA A., 1976a SOURNIA A., 1976b	Sables à <u>Oscillatona</u> lagon d'atoll sables coralliens	02
SOURNIA A., RICARD M., 1976	Atoll des Tuamotu fonds meubles	02
WELLS, 1977	Fonds meubles, coraux zone tropicale	02
PLANTE-CUNY, 1977	Lagune tropicale fonds meubles	02
BODOY, PLANTE-CUNY, 1980	Milieu côtier mer med. fonds meubles	02
REVSBECH <u>et al.</u> , 1981	Sédiment à microalgues	02 - 14C
HARGRAVE, 1982	Sables coralliens	02
LINDEBOOM, DE BREE, 1982	Fonds à <u>Zostera</u>	02 - 14C
VAN ES, 1982	Estuaire, sables	02
ASMUS, 1982	Sables, région côtière mer Wadden	02
SHAFFER, ONUF, 1983	Fonds meubles lagune californie	02

ANNEXE 3 : Méthodes d'études de la production primaire benthique appliquées à différents substrats.

HARGRAVE <u>et al.</u> , 1983	Baie - sédiments à microalgues	02
DAVIS, McINTIRE, 1983	Baie - fonds meubles	02
SHAFFER, ONUF, 1985	Fonds meubles lagune californie	02
MORISSEY J., 1985	Macroalgues récif corallien	02
CHARPY-ROUBAUD C.J., 1986	Atoll Polynésie fonds meubles	02
PATCHING <u>et al.</u> , 1986	Sédiments abyssaux	02
PLANTE-CUNY, BODOY, 1987	Golfe fonds meubles	02

2) 14C (en complément des références mentionnées dans l'annexe 4).

AUTEURS	SEDIMENT	METHODE
COLIJN, DEJONGE, 1984	Sables, vases estuaire tempéré-froid (Hollande)	14C
JOINT, 1978	Vase, estuaire tempéré (Bretagne)	14C
LIBES, 1984	Herbier de Posidonie	14C
ROMAG/OUX, 1980	Vase - Lac Pavin	14C
SOURNIA <u>et al.</u> , 1981	Ile haute Polynésie	14C
TOYLE, PEARSE, 1973	Macrocystis	14C
VARELA, PENAS, 1985	Ria - sables à <u>Cerastoderma</u> (cockles)	14C

BIBLIOGRAPHIE DE L'ANNEXE 3 (1)

- ASMUS (R.), 1982.- Field measurements on seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the northern Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 16 : 389-402.
- BAKUS (G.J.), 1967.- The feeding habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. Micronesica, 3 : 135-149.
- BODOY (A.), PLANTE-CUNY (M.R.), 1980.- Evaluation simultanée des biomasses et productions primaires phytoplanctoniques et microphytobenthiques en milieu côtier. C.R. Acad. Sc. Paris, 290 : 667-670.
- BUNT (J.S.), LEE (C.C.), LEE (E.), 1972.- Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. Mar. Biol., 16(1) : 28-36.
- CHARPY-ROUBAUD (C.J.), 1986.- Le microphytobenthos du lagon de Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie Française). II - Production primaire (premiers résultats) ORSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Oceanogr., 28 : 49-78.
- DAVIS (M.W.), McINTIRE (C.D.), 1983.- Effects of physical gradients on the production dynamics of sediment-associated algae. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13 : 103-114.
- HARGRAVE (P.E.), 1982.- Production of some benthic communities at Carrie Bow Cay, Belize. Atoll Res. Bull., : 109-114.
- HARGRAVE (P.E.), PROUSE (N.J.), PHILIPPS (G.A.), NEAME (P.A.), 1983.- Primary production and respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the upper bay of Fundy. Can. J. Fish. Aquat. Ser., 40 (Suppl. 1) : 229-243.
- LINDEBOOM (H.J.), DE BREE (B.H.H.), 1982.- Daily production and consumption in an eelgrass (zostera marine) community in saline lake Grevelingen : discrepancies between the O₂ and ¹⁴C method. Neth. J. Sea Res., 16 : 362-379.
- MORISSEY (J.), 1985.- Primary productivity of coral reef benthic macroalgae Proc. 5 Int. Coral Reef Congress, Tahiti, 5 : 77-82.
- ODUM (H.T.), ODUM (E.P.), 1955.- Trophic structure and productivity at a windward coral reef community on Eniwetok Atoll Ecol. Monogr., 25(3) : 291-320.
- PAMATMAT (M.M.), 1968.- Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat. Int. Rev. Gas Hydrobiol., 53(2) : 211-298.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1977.- Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). Cah. ORSTOM sér. Océanogr., 15(1) : 3-25.

- PLANTE-CUNY (M.R.), BODOY (A.), 1987.- Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de For, France), Oceanologica Acta, sous presse.
- POMEROY (L.R.), 1959.- Algal productivity in salt marshes of Georgia. Limnol. Oceanogr., 4(4) : 386-397.
- REVSBECH (N.P.), JRGENSEN (B.B.), BRIX (O.), 1981.- Primary production of microalgae in sediments measure by oxygen microprofile H14 CO₂-fixation, and oxygen exchange methods. Limnol. Oceanogr., 26 : 717-730.
- SHAFFER (G.P.), ONUF (C.), 1985.- Reducing the error in estimating annual production of benthic microflora : hourly to monthly rates, patchiness in space and time. Mar. Ecol. Prog. Ser., 26 : 221-231.
- SHAFFER (G.P.), ONUF (C.), 1983.- An analysis of factors influencing the primary production of the benthic microflora in a southern california lagoon, Neth. Jour. Sea Res., 17(1) : 126-144.
- SOURNIA (A.), RICARD (M.), 1976.- Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). Vie milieu, XXVI, 2(B) : 243-279.
- SOURNIA (A.), 1976a.- Ecologie et productivité d'une cyanophycée en milieu corallien : Oscillatoria limosa Agardh. Phycologia, 15 (314) : 363-366.
- SOURNIA (A.), 1976b.- Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. Mar. Biol., 37(1) : 29-32.
- VAN ES (F.B.), 1982.- Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. Mar. Biol., 66 : 95-108.
- WELLS (J.M.), 1974.- The metabolism of tropical benthic communities : In situ determinations and their implications. Journ. Mar. Techn. Soc., 8(8) : 9-11.
- WELLS (J.M.), 1977.- A comparative study of the metabolism of tropical benthic communities. Proceedings, Third International Coral Reef Symposium : 545-550.

BIBLIOGRAPHIE DE L'ANNEXE 3 (2)

- COLIJN (F.), DEJONGE (V.N.), 1984.- Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary Mar. Ecol. Progr. Ser., 14(2/3) : 185-196.
- JOINT (I.R.), 1978.- Microbial production of an estuarine mudflat. Estuar. Coast. Mar. Sci., 7 : 185-195.
- LIBES (M.), 1984.- Production primaire d'un herbier à Posidonia oceanica mesurée in situ par la méthode du carbone 14.th. : Ecologie Aix-Marseille II : 199 p.
- ROMAGNOLUX (J.C.), 1980.- Caractéristiques du microphytobenthos d'un lac volcanique méromictique (Lac Pavin, France) II. Productivité et corrélations. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 65(6) : 849-869.
- SOURNIA (A.), DELESALLE (B.), RICARD (M.), 1981.- Premiers bilans de production organique et de calcification d'un récif barrière de la Polynésie Française. Oceanologica Acta, 4(4) : 423-431.
- VARELA (M.), PENAS (E.), 1985.- Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the ria de Arosa, NW Spain. Mar. Ecol. Progr. Ser., 25 : 111-119.

ANNEXE 4 : Travaux traitant des modalités d'application et des divers protocoles de la méthode du ^{14}C utilisée pour estimer la production des microphytes des sédiments meubles. (Colonnes extraites de l'Annexe : pp. 290-321 in : PLANTE-CUNY, 1978*).

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
ORSTOM, J.	1960	- fjords danais (Jutland) 2 sondages (55 - 57°N) - 7 stations accessibles à pied, sables et sables vaseux 2 agités par les vagues. - productivité planctonique et microbenthique.	<i>méthode originale</i> carottages : Ø 1,5 cm (1 cm de sédiment et 3 cm d'eau) mélange de 2 carottes (3,5 cm ³ de sédiment + 10,5 cm ³ d'eau)	inoculation du ^{14}C dans 3 flacons dans le but affirmé de séparer : 1- eau surchargée diluée 2- suspension de microphytes obtenus par lavages de sé- diment ("pseudobenthos") 3- 1/50 ^e de sédiment + 125 ml d'eau de mer filtrée (<i>peu naphylo microvegetation</i>).	non in situ - bain à température comparable à celle du fond - lumière du jour - 2 heures au milieu du jour - flacons agités à la main tous les 1/4 h.	- fractionnement des sous-échantillons - rinçage à l'eau sur filtres - séchage des filtres	G.M. fractions 1 et 2 : comptage des filtres comme pour du phyto- plancton fraction 3 : grattage répartition des grains sur une seule couche	corrections pour auto-absorption multiplication du nombre de coups par 2 : face cachée des grains.	"productivité" "taux potentiel de photosynthèse" "production poten- tielle brute" par unité de surface de fond sur 1 cm d'é- paisseur après sé- traction de la pro- duction de l'eau surchargée. "taux réel estimé", "taux potentiel"/2
	1962	- Mer de Vadden (Lister Dyb) (55° N) - sables exposés et sables protégés. - productivité planctonique et microbenthique	id.	id.	id.	id.	id.	id.	
	1966	mêmes stations étude de taux potentiel de production dans l'épaisseur du sédiment.	id.	incubation de plusieurs tranches de carottes.	id.	id.	id.	id.	"taux potentiel de photosynthèse"

* PLANTE-CUNY (M.R.), 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (NOSY-BE - Madagascar). Travaux et Doc. de l'ORSTOM, n° 98 : 359 pp.

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DE ^{14}C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
WEITZEL, E.G.	1963 1964	note préliminaire - Grand Lac Berax (N Californie) lacs salés (40° N) - petits galets et vase - productivité des macrophytes du periphyton et du phytoplancton du lac	<i>méthode originale</i> pas de prélèvement avant incu- bation - sédiment non perturbé - chambres cylindriques en Plexi- glas, transparentes ou opa- ques, enfoncées dans le sédi- ment - une ouverture supérieure faci- litant l'enfoncement - une ouverture latérale à bouchon de caoutchouc pour inoculation - Ø et hauteur variables	10 à 20 $\mu\text{Cl.l}^{-1}$ de ^{14}C ($\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$) inoculé par seringue in situ	in situ - 4 à 6 heures - enlèvement des chambres à l'aide d'une lame d'acier. - enlèvement par seringue de l'eau suraganté.	- prélèvement et congé- lation du premier cm superficiel - desséché sous vide - exposé 10 à 15 mm à des fumées de HCl	- combustion humide de Van Slyke - $^{14}\text{CO}_2$ libéré éva- cué dans une cham- bre d'ionisation - radianalyse en phase gazeuse (electromètre Dyna- con 6000 Nuclear Chicago).	6.2 effet isotopi- que Cl - H	"productivité primaire"
WEITZEL, E.G.	1965	Methodologie macrophytes et periphyton	id.						
WEITZEL, E.G. & WESTLAKE, D.F.	1969	methodologie de Vollemaider, E.A. IMP Handbook n° 12	id.						
GOLDMAN, C.R. MASON, D.T. WOOD, B.J.B.	1963	2 petites lacs antarctiques (Ross Island, Cap Evans) (77° S) vase étude sur l'inhibition de la photo- synthèse par la lumière (phyto- plancton et microphytobenthos)	référence à la méthode phyto- planctonique (GOLDMAN 1963) <i>dilution</i> carottes de 2,4 cm^2 diluées ensuite dans des fioles	1 ml de solution de carbona- te de sodium ^{14}C pour 125 ml bouteilles noires et claires	in situ 4 heures au milieu du jour	- filtrations - rinçages - fumées de HCl si nécessaire	C.M. à courant de gaz	étalonnage par com- bustion \rightarrow $^{14}\text{CO}_2$ et comptage en phase gazeuse.	"assimilation ph- tosynthétique de ^{14}C "
TAYLOR, W.R. et PALMER, J.D.	1963	Barnstable Harbor (Mass.) (41°43' N) sables exposés à basse mer expérimentation in vitro sur 2 espèces de diatomées benthiques	<i>méthode originale</i> références phytoplancton, filet de nylon maille 200 μm posé sur le sable migration des diatomées (1/2h) rinçage du filet	cellules dispersées en fle- cons de 30 ml + carbonate de sodium ^{14}C fioles noires et claires	in vitro incubateurs à dif- férents filtres	arrêt de la photosyn- thèse par addition de IK filtration (Millipore)	C.M. "comme filtres phy- toplanctoniques"	Cl - H	photosynthèse
TAYLOR, W.R.	1964	récoltées in situ (1963) relations entre lumière et photosynthèse	3 à 7.10 ⁶ cellules.ml ⁻¹						

ADRESSES	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INCUBATION DU ^{14}C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
BURKHOLDER, P.R. BRPAK, A. et SINKE, J.	1965	Long Island Sound (N.-Y.) (41°) sables et vaseux étude totale de communautés de microorganismes animaux et végétaux	références phytoplancton, dilution, carottages (3 à 4 cm), recyclages 10 g de sable humide sont dilués dans l'eau de mer et lavés pour obtenir : "clear suspension of organisms resembling in appearance a rich phytoplankton bloom"	5 à 10 μCi de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ dans 200 ml de suspension flacons noirs et clairs	en vitro incubateur à lumière fluorescente 20° C 5 heures	filtration (Millipore) aliquotes de 10 ml par filtre	1- G.M. à courant de gaz 2- si trop épais : combustion en flacons d'oxygène comptage en scintillation liquide	contrôle de la perméabilité mesurée par la seconde correction pour le "quenching" de couleur Cl - W	"productivité primaire" $\text{mgC}\cdot\text{kg}^{-1}$ de sédiment humide $\cdot\text{h}^{-1}$
STUEBE, J.H. STUEBE, J.H. et BAIRD, I.E.	1965 1968	- résumé préliminaire Loch Ewe (N. Ecosse) (57°50'N) - sables quartziques fins bien calibrés, agités par les vagues - production primaire d'une plage de sable	méthode originale - carottages de 2,2 cm de ϕ , 20 cm de long - au delà de 1 m par benne ou en plongée - prélèvement d'eau de mer du fond	15 g de sable égrutté placé en flacons de 120 ml + eau de mer filtrée + 5 μCi de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ flacons fermés retournés sur le couvercle (2 noirs, 2 clairs)	in situ immersion d'un plateau à encoches portant les flacons renversés - une demi-journée - quelques fois en incubateur in situ simulé (6 heures)	filtration (Whatman CF/C fibres de verre) rinçages sable marqué réparti dans des coupelles d'aluminium séché (silicagel)	G.M. comptage sur coupelles de sable ϕ 23 mm, 2 mm d'épaisseur scintillation liquide de 20 ml de PPO, POFOP + 2 éthoxythanol toluène	calcul d'un facteur γ de correction (activité à l'épaisseur 0) par incorporation d'une culture de diatomées marquées à des quantités croissantes de sable séché $\gamma = 20$ à 32 suivant la taille des grains Cl - W	"production primaire" ou production primaire par unité chlorophylle
BAIRD, I.E. et WITZEL, A.G.	1968	méthode seule (calcul des facteurs de correction)							
ARONOW (UNESCO)	1973	méthode seule + notes additionnelles de BAIRD, I.E. et STEPHENS, W.				pesées d'aliquotes de 1 g de sable humide	scintillation liquide de 20 ml de PPO, POFOP + 2 éthoxythanol toluène	effet isotopique 1,05	
SEKI, H. et SCHILL, G.E.	1967	vases de la fosse du Japon (3300 m assimilation de CO_2)	méthode de référence			- filtration (Millipore 0,45 μm) - lavage par solutions 3 X NaCl, 1 X HCl dans 3 X NaCl, puis 3 X NaCl	G.M. à gaz	facteur de correction tenant compte de radioactivité réelle	
SEKI, H.	1968	vases de Aburatsubo (Japon) (35°N) vases relation entre production et minéralisation de la matière organique (phytoplancton et phytobenthos)	références phytoplancton : dilution carottier Phleger qui collecte la surface de la vase	1 g de vase humide de surface en flacons de 100 ml + 2 μCi de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ flacons noirs, clairs + 1 cm ³ de H_2SO_4 (10 N) avant incubation	in situ de 11h30 au crépuscule	- séchage des filtres 10 jours (choux séchés) - pesées		- radioactivité apparente - épaisseur d'échantillon - radioactivité réelle par unité d'épaisseur - coefficient d'absorption de masse - effet isotopique 1,06	assimilation de bome par gramme sédiment humide par m^2

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUIVET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DE ^{14}C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSEMBLÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE PRODUCTION PRIM
NICKMAN, M. NICKMAN, M. et ROUND, F.E.	1969 1970	exposé des méthodes Shear Water-Wiltshire (G.B.) petit lac (51° N) sables de la zone littorale plus ou moins vaseux	plusieurs méthodes combinées : - carottages : 60,7 cm ² - aspiration de 5 mm d'épaisseur - lavage du sable sur filtre en fibres de verre - séparation en : sable : suspension d'algues	but affirmé de séparer : - algues attachées (épipsam- miques) - algues libres (épépéliques) - 2 ml de sable levé en flac- con de 100 ml (2 mm d'épais- seur) - suspension d'algues en flac- con + cellulose en flacon + NaH ¹⁴ CO ₃ - flacons clairs et noirs	in vitro 3 heures 18° C	- séparation du sable pour détacher les algues - filtrations (Milli- pore) - rinçages - fumées HCl 10 min. - séchage	G.M. courant de gaz fenêtre mica	compte en Na ¹⁴ CO ₃ (cf. plancton Strickland & Parsons 1968) Cl - N	"production prim potentielle"
NICKMAN, M.	1971	- Abbots Pond North Somerset (G.B.) (51°15' N) étangs vases	- pour la vait : migration de cellules au travers d'un papier						
ROUND, F.E. et NICKMAN, M.	1971	article méthodologique dans manuel IEP du benthos marin n° 16							
LEACH, J.W.	1970	Ythan Estuaire (Ecosse N) (57° N) vase intertidale production de la vaseuse	<i>Mélange méthode de Wetzel</i> chambres d'incubation en Flexiglas 100 ml enfoncées dans la vase	5µCi de Na ₂ ¹⁴ CO ₃ inoculés in situ par seringues 2 chambres claires, 1 noire	in situ 5 heures (de 10 à 15 h)	- succion de l'eau suragante - congélation du lar en - fumées HCl 10 min. - vase en coupelles aluminium	G.M. fenêtre mica (réf. Baird & Wetzel 1968)	calcul d'un facteur F = 50 à 54 Cl - N	production ann de la microflore benthique
MARSHALL, W.	1970	(production primaire microbenthique traitée dans un article général sur les chaînes trophiques)	<i>méthode originale</i> - prélèvement de très petites carottes avec seringues 12 cm ³ ø 1,1 cm, épaisseur 0,75 cm - placées dans des bouchons en plastique - bouchons placés dans des flacons (carottages manuels)	10 flacons de 250 ml (6 clairs + 4 noirs) conte- nant les carottes lentement remplies d'eau de mer filtrée - 3 ml, 8µCi de NaH ¹⁴ CO ₃	in situ flacons sur portoirs lestés 3 heures 1/2	- 1ml de formol pur ajouté dans les flac- cons agités - filtration (Gelman) (type A fibre de verre) - rinçages - séchage - pulvérisation au mortier	3 méthodes en <i>scin- tillation liquide</i> : 1- oxydation humide par bichromate de potassium + H ₂ SO ₄ . piégeage du ¹⁴ CO ₂ dans KOH ou NaOH solution de Brey 2- combustion infra- rouge 3- poudre en suspen- sion directement : Cob-c-sil gel à 4 dans toluène	standard externe ou rapport des canaux Cl - N	"productivité de la microflore benthique"
MARSHALL, W. OVLATT, C.A. et SKAUGH, D.M.	1971	Sud Nouvelle Angleterre (41° N) sables mélangés et vases d'estuaire productivité de la microflore benthique							

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DU ¹⁴ C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ¹⁴ C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
SKAEN, D.H. MARSHALL, W. FRAGALA, R.J.	1971	méthode seule					+ fleur (parties aliquotées) - procédé préféré à deux autres également exposés		
MARSHALL, W. SKAEN, D.H. LANSE, H.C. OVIATT, C.A.	1973	méthode seule dans le fascicule UNESCO Monographs n° 3							
GARDAS, E.	1970	Kivå Bay Ground (Danemark) (55° 36' N) sable grossier de plus en plus vaseux production primaire des algues microbenthiques	Algéance méthode Grøntved 1960 - carottages en plongée - 2 mm d'épaisseur	3 fractions en flacons différents 1 ml de 4 µCi NaH ¹⁴ CO ₃ dans 100 ml 1 clair et 1 noir	en mouvement rotatoire dans un aquarium 2 heures tubes fluorescents de 18 000 lux	filtration (cf. Grøntved)	G.M. fenêtre mica	courbe de correction à l'épaisseur néro (Steemann Nielsen 1963)	"production brute réelle" obtenue par correction de l'effet d'incubation sous lumière constante
	1971	expérimentation sur l'adaptation des algues microbenthiques aux faibles éclaircissements						Cl - N	
	1972	diverses baies (Danemark) (55° N) sables et vaseux	- 3 mm d'épaisseur	id.		id.	id.	id.	id.
HUNNING, C.	1971	Lac eutrophique Furesø (DK) (55° 30' N) zone littorale, sable	Algéance méthode Grøntved 1960 - carottes de 1,6 Ø 3 mm d'épaisseur	cf. Grøntved 3 fractions	in vitro 21 000 lux 2 heures	- filtration (0,2 µm) - séchage air	références Grøntved		"production potentielle"

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
PLANTE-CURY, M.R.	1971 1973	Note préliminaire côte NW Madagascar (13° S) sables marins variations journalières de la production primaire sur les fonds sableux.	<i>Référence méthode Steele & Baird, 1968</i> raclages et carottages en plongée, 0,5 cm d'épaisseur eau de mer du lieu	sable égoutté pesé en fioles de 250 ml (surface $28,10^{-4} \text{ m}^2$, épaisseur 0,5 cm + eau filtrée du lieu + 1 ml $4\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ (4 claire, 2 noire)	<i>in situ</i> plateaux lestés 6 heures le matin	- filtration (Whatman GF/C fibre de verre) - rinçages - vapeurs HCl - chaux sodée - silicagel - coupelles aluminium	G.M. courant de gaz sans fenêtre	(Steele & Baird) facteur F de 17 à 33 Cl - N	production primaire de microphytes
	1978 présent travail	sables, sables vaseux, vase	id.	id.	id.	id.	id.	facteur F de 16 à 48 Cl	
BENT, J.S. et LEE, C.C.	1972	article méthodologique côte Floride (HydroLab) (26-27° N) chenaux de sable entre coraux	<i>méthode originale</i> chambres cylindriques en polybutyrate transparent enfoncées à la main (acaphandre autonome) ϕ 3,5 cm, 2,5 cm d'épaisseur partie inférieure bouchée au départ ouverture latérale bouchon à aérage et aiguille hypodermique	inoculation <i>in situ</i> par seringue de 2 ml de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 1 clair, 1 noir	<i>in situ</i> 4 heures (10-14 h) ramassage en boîtes noires	- eau surrégénérée recueillie à part et traitée comme du phytoplancton - sédiment en sac t [°] léthale ou congélation - séchage infra-rouge 70°C - pesée - pulvérisation - parties aliquotes traitées à HCl - neutralité (NaOH)	<i>scintillation liquide</i> de parties aliquotes: 0,1 ml transférées dans le mélange, 2 parties de toluène 1 partie de détergent (Triton X.100) + 7 g PPO et 0,35 g POPOP.l ⁻¹	Cl - N déconseillé	production primaire benthique
BENT, J.S. LEE, C.C. et LEE, E.	1972	Sud Floride (26° N) W mer des Caraïbes (15-20° N) sédiments divers productivité primaire de sédiments marins tropicaux et subtropicaux et données connexes							
COLOCOLOFF, M.	1972	côte Méditerranée (France) (43° N) sables soumis à hydrodynamisme biomasse et production d'un fond sableux	<i>Référence Steele & Baird, Marshall</i> + expérimentations carottages en plongée ϕ 2,6 cm 1- 1 cm complètement étalé 2- 1 cm non perturbé transféré dans un anneau opaque (cf. Marshall)	- récipients de 400 ml - surface d'incubation 1-70 cm ² épaisseur: 1 grain de sable 2-6,28 cm ² (carotte transférée) épaisseur 1 cm 2 ml $4\mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$, injection dans l'eau ou à la surface du sable 1 clair, 1 noir	<i>in situ</i> sur plateaux lestés 6 heures	- enlèvement de l'eau surrégénérée - formol - filtration, lavage (GF/C fibre de verre) - mise en coupelles aluminium - séchage	G.M. courant de gaz sans fenêtre	facteur F (Steele & Baird) 19 et 40 Cl - N	1: "assimilation totale optique" 2: "production r"
COLOCOLOFF, M. et COLOCOLOFF, C.	1973	article méthodologique							

(Suite ANNEXE 4)

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
BOUCHER, D.	1972 1975	note préliminaire baie de Concarneau (France) (47° 50' N) sables fins envasés production primaire de microphyte- benthos	<i>Référence Seki (dilution)</i> <i>Steele & Baird</i> carottage en plongée, Ø 2,1 cm 1 cm d'épaisseur	1 g de sédiment mis en sus- pension dans 40 ml d'eau 1 ml $4\mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$, flacons 50 ml 1 clair, 1 noir, 1 clair fin formol	<i>in situ</i> de 13 h au coucher du soleil	- + 1 ml de formol - filtration (Whatman GF/C) - rinçage réf. Seki - séchage - pesée - broyage	<i>scintillation liquide</i> de toluène PPO, POPOP + Cob-e-sil (gel)	standard interne Cl - N fixé au formol	production primar mesurée en $\mu\text{g Cg}^{-1}$ séd mont.h ⁻¹
VAN BAALIE, C. STEWART, W.C. VALIELA, I.	1974	note méthodologique	<i>Référence Marshall</i> carottes Ø 2,5 cm, épaisseur 5 mm intactes placées en flac- cons de 50 ml, légèrement re- couvertes d'eau	+ 10 ml d'eau filtrée + 3 à $4\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ 1 clair, 1 noir	<i>in situ</i> 3 à 6 heures	+ formol 3 I lavage par 50 ml de HCl 2 I filtration (Millipore 0,45 µm)	<i>scintillation liquide</i> "digestion" de la vase à t° ambiante par 10 ml d'acide nitri- que - centrifugation pour séparer la partie de ^{14}C solubilisée - 1 ml de surnageant supposé contenir le ^{14}C est dilué avec 9 ml de 0,75M tris ba- sic (tampon) - 1 ml ajouté à 100ml gel (AquaSol)	correction de "quench- ing" pour la cou- leur - standard externe - calibration avec une culture de Diatomées Cl - N	"production primaire"
VAN BAALIE, C. et VALIELA, I.	1976	Falmouth (Mass.) (41° 30' N) vase de marais salants production des algues épibenthiques d'un marais salant							
MATHEW, G.E.M. et HOBNER, R.	1974	Chechki-See Alaska (U.S.A.) (71° 20' N) vases fins et sables fins productivité primaire des algues microbenthiques	<i>Référence Wetzel, Leach</i> chambres Plexiglas Ø 3,4 cm plongées sous la glace	inoculation <i>in situ</i> $5\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ par seringue 3 clairs, 1 noir	<i>in situ</i> 5 heures (9 à 14h)	- 1 goutte H_3PO_4 - ler cm prélevé, lavé par centrifugation avec 0,005 N HCl	<i>scintillation liquide</i> - combustion humide (H_2SO_4 bouillant + dichromate de K) - $^{14}\text{CO}_2$ piégé dans un mélange scintillant au phénéthylamine	standard externe Cl - N	"production primaire"
CARNE, G.C. et REEDMAN, J.	1974 1977	mer de Wadden (Hollande) (53° N) "bancs intertidaux" id.	<i>Référence Grøntved, Marshall</i> 1 cm ² , 1 cm d'épaisseur	flacons de 50 ml + $5\mu\text{Ci}$ $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 171 cm ³ stéré sur 4 cm ² 27 carottes intactes	<i>in situ</i>	- 1 goutte de I-KI	G.M.	correction pour auto- absorption (sable d'épaisseur infime) réf. Seki, Zobell	"production potentielle production corri
CARNE, G.	1974	lagunes Méditerranée (France) (43° N) vase dans une étude géochimique très générale	<i>Référence Seki, Zobell</i> <i>dilution</i>			élimination totale de sédiment : traitement acide (HCl) 3N au bain-marie)	<i>scintillation liquide</i> - combustion (pyrolyse) $^{14}\text{CO}_2$ dans éthanolami- ne/déthylène glycol mono- éthylether		

(Suite ANNEXE 4)

AUTEURS	DATE	RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	CONDITIONS D'INOCULATION DU ¹⁴ C	CONDITIONS D'INCUBATION	ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ¹⁴ C NON ASSIMILÉ	TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ	CORRECTIONS	EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE
COLIJN, F. et VAN BOUNT, G.	1975	mer de Wadden (Hollande) (53° N) vase expériences sur l'influence de la t° et de la lumière sur des diato- mées benthiques	Référence Marshall, Nickman carottes de 7,7 cm de Ø et de 1 cm d'épaisseur		in vitro, expériences	- filtration (GF/C)	scintillation liquide - sédiments brûlés (Packard-Tri-Carb Sample Oxidizer 306) - ¹⁴ CO ₂ absorbé par une base (carbosorb) - mélange scintillant (Permafluor):toluène méthanol, Permablend	- courbe de "quench- ing" par combus- tion de filtres marqués au sucrose ¹⁴ C - standard externe	mgC.ugChl.h ⁻¹
BOMAGOUX, J.C.	1976	lac Fevin (France) (45° 30' N) -vase étude générale des populations mi- crophytobenthiques	Référence Marshall, Steele et Baird carottier Mortimer Ø 2,7 cm 1,5 cm d'épaisseur carottes intactes transférées dans un récepteur	1- 5,8 cm ² dans 200 ml 2- carotte étalée (cf. Colocoloff) 2 claire, 1 noir	in situ plateau lesté 6 heures autour de midi	- filtration (GF/C) - coupelles aluminium - séchage	G.M.	facteur F Steele et Baird 32	"production optimale" "production réelle"
DARLEY, W.M. et al.	1976	article méthodologique	Référence Marshall carottes intactes	inoculation de ¹⁴ CO ₂	in vitro incubateur à bras- seur d'air		scintillation liquide - combustion humide (H ₂ SO ₄) - ¹⁴ CO ₂ piégé dans de l'éthanolamine - PPO toluène + Triton X-100		
LACAZE, J.C. LE FEMP, Y. VILLEDON de HAIDE, O.	1976	estuaire de la Rance (France) (48° 30' N) sédiments divers étude des pollutions pétrolières (écotoxicologie)	Référence Steele et Baird, Marshall, Colocoloff marée basse : grattage ou carot- tage ; benne "Orange Peel" épaisseur 3 mm	- flacons retournés - carottes intactes dans des récepteurs - carottes étalées	in vitro 4 heures 10 000 lux ou in situ simulé	- filtration (Milli- pore)	scintillation liquide - combustion en présen- ce d'O ₂ à haute t° (four) - ¹⁴ CO ₂ piégé dans le mélange : toluène, phénéthylamine, mé- thanol, butyl PBD	effet isotopique 1,05	"production primaire" que parfois en µg sédiment ⁻¹ .h ⁻¹
LACAZE, J.C. et VILLEDON de HAIDE, O.	1977	méthodologie							

BIBLIOGRAPHIE DE L'ANNEXE 4

- ANONYME, 1973.- A guide to the measurement of marine primary production under some special conditions. Monogr. oceanogr. Methodology, UNESCO, Paris, 3 : 73 pp.
- BAIRD (I.E.) et WETZEL (R.G.), 1968.- A method for the determination of zero thickness activity of ¹⁴C labeled benthic diatoms in sand. Limnol. Oceanogr., 13 (2) : 379-382.
- BOUCHER (D.), 1972.- Evaluation de la production primaire benthique en Baie de Concarneau. C.R. Acad. Sc. Paris, 275 (D) : 1911-1914.
- BOUCHER (D.), 1975.- Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en Baie de Concarneau. Thèse spécialité. Brest, 113 pp.
- BUNT (J.S.) and LEE (C.C.), 1972.- An exploratory study of benthic primary production. Perry Foundation : 7-10.
- BUNT (J.S.), LEE (C.C.) and LEE (E.), 1972.- Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. Mar. Biol., 16 (1) : 28-36.
- BURKHOLDER (P.R.), REPAK (A.) et SIBERT (J.), 1965.- Studies on some Long Island Sound littoral communities of microorganisms and their primary productivity. Bull. Torrey bot. Club, 92 (5) : 378-402.
- CADEE (G.C.) et HEGEMAN (J.), 1974.- Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 8 (2-3) : 260-291.
- CADEE (G.C.) et HEGEMAN (J.), 1977.- Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 11 (1) : 24-41.
- CAHET (G.), 1974.- Evolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de milieux margino-littoraux méditerranéens. (Golfe du Lion). Thèse de Doctorat. Paris VI : 148 pp.
- COLIJN (V.F.) et VAN BUURT (G.), 1975.- Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. Mar. Biol., 31 (3) : 209-214.
- COLOCOLOFF (C.), 1972.- Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 1. Ecologie qualitative des diatomées Téthys, 4 (3) : 559-582.
- COLOCOLOFF (M.) et COLOCOLOFF (C.), 1973.- Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2- Méthodes. Téthys, 4 (4) : 779-800.

- DARLEY (W.M.), DUNN (E.L.), HOLMES (K.S.) et LAREW (H.G.), 1976.- A 14C method for measuring epibenthic microalgal productivity in air. J. exp. mar. Biol. Ecol., 25 (3) : 207-217.
- GARGAS (E.), 1970.- Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Oresund. Ophelia, 8 : 231-253.
- GARGAS (E.), 1971.- "Sun-shade" adaptation in microbenthic algae from the Oresund. Ophelia, 9 : 107-112.
- GARGAS (E.), 1972.- Measurements of microalgal primary production (phytoplankton and microbenthos) in the Smalandshavet (Denmark). Ophelia, 10 (1) : 75-89.
- GOLDMAN (C.R.), MASON (D.T.) et WOOD (B.J.B.), 1963.- Light injury and inhibition in Antarctic freshwater phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 8 (3) : 313-322.
- GRONTVED (J.), 1960.- On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some danish fjords. Medd. Danm. Fiskeri Havunders N.S. 3 (3) : 55-92.
- GRONTVED (J.), 1962.- Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the danish Wadden Sea. Medd. Danm. Fiskeri. Havunders. N.S. 3 (12) : 347-378.
- GRONTVED (J.), 1966.- Productivity of the microbenthic vegetation in the danish Wadden Sea (Abstract). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 2 : 275-276.
- HICKMAN (M.), 1969.- Methods for determining the primary productivity of epipelagic and epipsammic algal associations. Limnol. Oceanogr., 14 (6) : 936-941.
- HICKMAN (M.), 1971.- Standing crops and primary productivity of the epipelagic of two small ponds in North Somerset, U.K. Oecologia, 6 : 238-253.
- HICKMAN (M.) et ROUND (F.E.), 1970.- Primary production and standing crops of epipsammic and epipelagic algae. Br. Phycol. J., 5 (2) : 247-255.
- HUNDING (C.), 1971.- Production of benthic microalgae in the littoral zone of a eutrophic lake. Oikos, 22 (3) : 389-397.
- LACAZE (J.C.), LE PEMP (X.) et VILLEDON DE NAIDE (O.), 1976.- Recherches hydrobiologiques liées à la réalisation de pollutions expérimentales à une grande échelle dans l'estuaire de la Rance. Production primaire en relation avec certains paramètres physico-chimiques. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 386 (32) : 71-105.
- LEACH (J.H.), 1970.- Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. Limnol. Oceanogr., 15 (4) : 514-521.

- MARSHALL (N.), 1970.- Food transfer through the lower trophic levels of the benthic environment, pp. 52-66, in : STEELE (J.H.), Ed. Marine food chains. Oliver et Boyd, Edinburgh.
- MARSHALL (N.), OVIATT (A.) and SKAUEN (D.M.), 1971.- Productivity of the benthic microflora of shoal estuarine environments in southern New England. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 56 (6) : 947-956.
- MARSHALL (N.), SKAUEN (D.M.), LAMPE (H.C.) and OVLATT (C.A.), 1973.- Primary production of benthic microflora, pp. 37-44, in : A guide to the measurement of marine production under some special conditions. Monographs on Oceanographic Methodology, 3, UNESCO.
- MATHEKE (G.E.M.) and HORNER (R.), 1974.- Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi Sea near Barrow, Alaska. J. Fish. Res. Bd. Canada, 31 (11) : 1779-1786.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1971.- Utilisation du ¹⁴C pour l'évaluation de la production primaire dans les sédiments marins, pp. 269-283, in : "L'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar". Colloque Tananarive. Terre malg. N. spéc. 12.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1973.- Recherches sur la production primaire benthique en milieu marin tropical. 1. Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeur des résultats obtenus par la méthode du ¹⁴C. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr., 11 (3) : 317-348.
- ROMAGNOLUX (J.C.), 1976.- Contribution à l'étude des populations microphyto-benthiques du lac Pavin (Puy de Dôme). Thèse spécialité. Clermont-Ferrand, 90 pp.
- ROUND (F.E.) and HICKMAN (M.), 1971.- Phytobenthos sampling and estimation of primary production, pp. 169-196, in : HOLME (N.A.) et McINTIRE (A.D.), Ed. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 16 : Oxford and Edinburgh.
- SEKI (H.), 1968.- Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo Inlet, Japan. J. Fish. Res. Bd. Canada, 25 (4) : 625-637.
- SEKI (H.) and ZOBELL (C.E.), 1967.- Microbial assimilation of carbone dioxide in the Japan Trench. J. Oceanogr. Soc. Japan, 23 (4) : 182-188.
- SKAUEN (D.M.), MARSHALL (N.) and FRAGALA (R.J.), 1971.- A liquid scintillation method for assaying ¹⁴C labelled benthic microflora. J. Fish. Res. Bd. Canada, 28 (5) : 769-770.
- STEELE (J.H.), 1965.- Sublittoral benthic production on a sandy beach (Abstract), p. 227, in : GOLDMAN (C.R.), Ed. Primary productivity in Aquatic Environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 Suppl. University of California Press. Berkeley.

- STEELE (J.H.) and BAIRD (I.E.), 1968.- Production ecology of a sandy beach. Limnol. Oceanogr., 13 (1) : 14-25.
- TAYLOR (W.R.), 1964.- Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. Helgol. Wiss. Meeresunters., 10 (1-4) : 29-37.
- TAYLOR (W.R.) and PALMER (J.D.), 1963.- The relationship between light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. Biol. Bull., 125 : 395.
- VAN RAALTE (C.D.), STEWART (W.C.), VALIELA (I.) and CARPENTER (E.J.), 1974.- A ¹⁴C technic for measuring algal productivity in salt marsh muds. (short comm.). Bot. Mar., 17 (3) : 186-188.
- VAN RAALTE (C.D.), VALIELA (I.) and TEAL (J.M.), 1976.- Production of epibenthic salt marsh algae : Light and nutrient limitation. Limnol. Oceanogr., 21 (6) : 862-872.
- WETZEL (R.G.), 1963.- Primary productivity of periphyton. Nature, 197 : 1026-1027.
- WETZEL (R.G.), 1964.- A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 49 (1) : 1-61.
- WETZEL (R.G.), 1965.- Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. pp. 249-267, in : GOLDMAN (C.R.), Ed. Primary productivity in Aquatic Environments. Mem. Ist. Idrobiol., 18 Sppl. University of California Press, Berkeley.
- WETZEL (R.G.) and WESTLAKE (D.F.), 1969.- Periphyton. pp. 33-40, in : VOLLEN-WEIDER (R.A.), Ed. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 12 : Oxford and Edinburgh.

ANNEXE 5 : Avantages et inconvénients des techniques utilisées pour déterminer la production de la microflore benthique. Méthode du 14C, comptage en scintillation liquide. in : VARELA, 1985*.

Techniques	Auteurs	Avantages	Limitations
-Suspension de sédiment broyé finement	SKAUEN <u>et al.</u> , 1971	Rapidité, simplicité	Poids sec et poids maximum de l'échantillon
-Dissolution dans un solvant adéquat	VAN RAALTE <u>et al.</u> , 1974	Rapidité, simplicité	Diminution de la radioactivité, à cause de l'acide
-Combustion à gas	STANLEY, 1971	Pas de diminution de la radioactivité	Temps - Appareillage spécial

* VARELA (E.), 1985.- Medida de la producción primaria de la microflora bentónica. Revisión metodológica. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 2 (2) : 53-68.

ANNEXE 6 : Quelques exemples de valeurs de PQ et RQ utilisés et différents des valeurs habituellement choisies.

Auteurs	Régions sédiment populations	PQ		RQ	
		Calculé	Choisi	Calculé	Choisi
ASMUS, 1982	Sable, microphytes		1.2		0.85
HARRISSON, 198?	Sédiments de l'atoll d'Eniwetok, île Marshall	0,8		1,5	
SOURNIA <u>et al.</u> , 1981	Sédiments de l'île de Moorea Polynésie Française	0,57-0,36		1,2-2,67	
PARK <u>et al.</u> , 1958	Baie et lagune du Texas	0,3-1			
PAMATMAT, 1968				0,5-1,35	

BIBLIOGRAPHIE DE L'ANNEXE 6

- ASMUS (R.), 1982.- Field measurements on seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the northern Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 16 : 389-402.
- HARRISSON (J.T.), 1987.- Metabolism of interreef sediment communities : 145-149 (Publ. ?).
- PAMATMAT (M.M.), 1968.- Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat. Int. Rev. Ges. Hydro., 53(2) : 211-298.
- PARK (K.), HOOD (D.W.), ODUM (H.T.), 1958.- Diurnal pH variation in Texas bays, and its application to primary production estimation. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas 5 : 47-64.
- SOURNIA (A.), DELESALLE (B.), RICARD (M.), 1981.- Premiers bilans de production organique et de calcification d'un récif barrière de la Polynésie Française. Oceanol. Act. 4(4) : 423-431.

P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

O R S T O M

ETUDE BATHYMETRIQUE DU LAGON DE L'ATOLL DE TIKEHAU

Par

X. LENHARDT

Centre ORSTOM de TAHITI - B.P. 529 - PAPEETE-TAHITI
Polynésie Française

RESUME

La carte bathymétrique de l'atoll de Tikehau (archipel des Tuamotu) a été réalisée à la suite de mesures sur le terrain. Le lagon se présente comme une cuvette aux bords "escarpés", où la profondeur atteint 38 m. Les données géométriques de base du lagon ont été calculées : Surface : 400.10^6 m², Profondeur moyenne : 25 m.

ZUSAMMENFASSUNG

Infolge Feldmessen in der Lagune von Tikehau Atoll (Tuamotu Inseln) wurden eine Tiefenkarte und Tiefenhistogramme gezeichnet. Die Lagune gleicht einem Becken mit "steilen" seiten und mit maximum Tiefe 38 m. Es wurden auch die geometrischen Grunddaten für Lagune geschätzt : Flächeninhalt : 400.10^6 m², Durchschnitt Tiefe : 25 m.

Der Durchlass wurde auch beschreibt (Durchschnitt, Länge und Rauhe) für weitere studien.

ABSTRACT

A bathymetric map of Tikehau lagoon (Tuamotu archipelago) was compiled using field measurements. The lagoon takes the form of a basin with "steep" sides and a maximum depth of 38 m. Basic geometrical data of the lagoon were also calculated : Surface area : 400.10^6 m², average depth : 25 m. We also calculated some topographic characters of the pass. This calculation of section, length, roughness is a basis for future hydro-dynamics studies.

INTRODUCTION

La bathymétrie constitue une donnée de base pour tous les domaines de recherche travaillant dans le cadre du programme ATOLL. La profondeur limite en particulier l'énergie lumineuse qui commande la photosynthèse. Elle est aussi un paramètre déterminant de la circulation des eaux. Cette étude a pour but de dresser une carte bathymétrique de l'atoll et calculer la surface, le volume, la profondeur moyenne et l'histogramme des profondeurs. La passe présentant un grand intérêt dans l'hydrodynamique du lagon, on s'est également attaché à la décrire dans ses formes et la rugosité de son fond.

I - MATERIEL ET METHODES

Une première série de 8 radiales bathymétriques fut réalisée en Juin-Juillet 86 à l'aide d'un sondeur acoustique SIMRAD EY-M (70 KHz Echelle 0/60 m) embarqué sur un bateau de type hors-bord.*

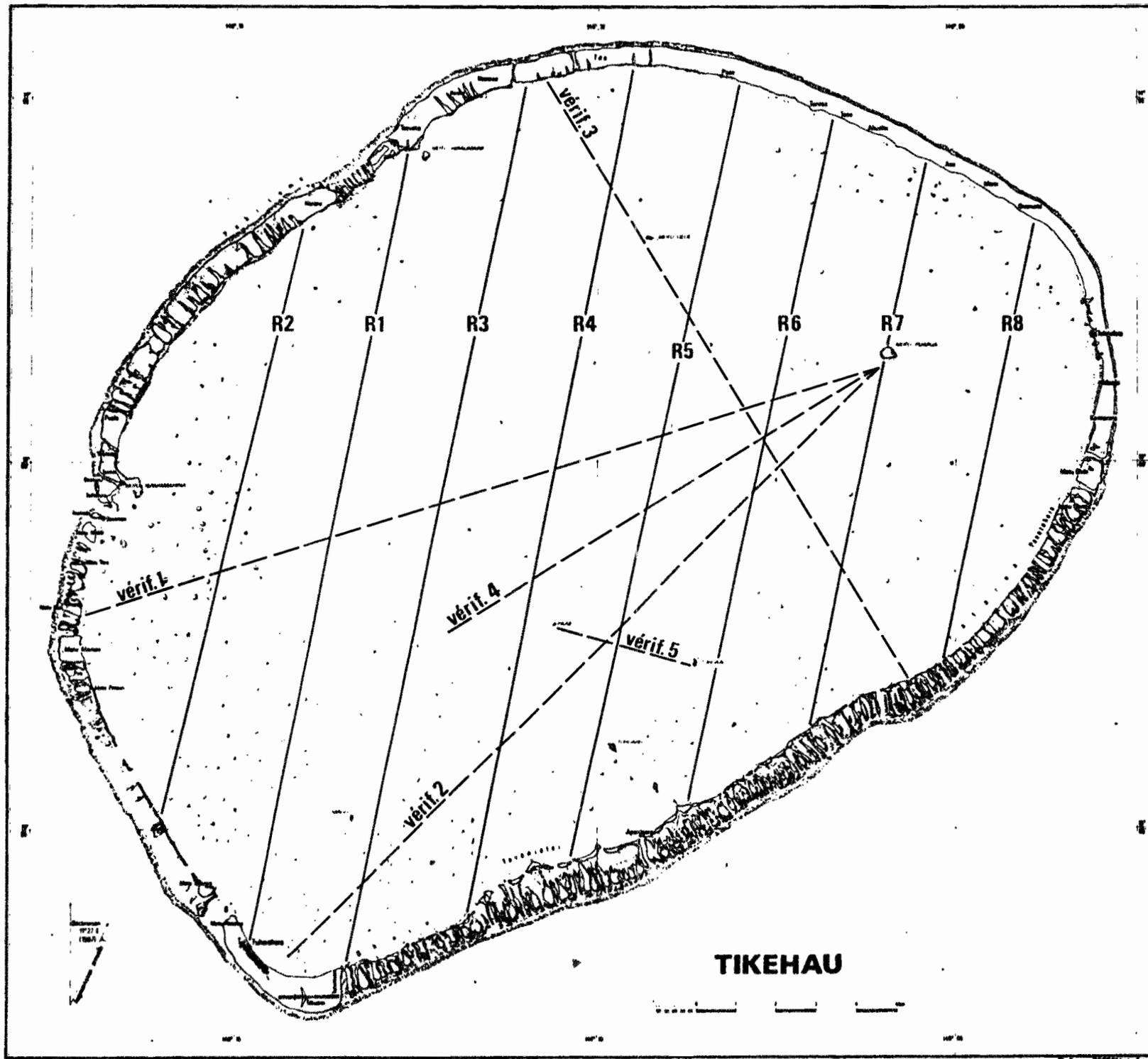
Le bateau naviguait à une vitesse estimée constante voisine de 6 km/h. Le cap était maintenu manuellement sur le Nord ou le Sud magnétique (Déclinaison = 13°) lu au compas. On remarquera qu'étant donné les dimensions du lagon (25 km sur le grand axe) il est aisé de tenir un cap précis. Aucun autre relèvement n'a été réalisé sur ces radiales.

Les conditions d'environnement étant favorables (lagon peu agité, marnage faible = 0,03 m, pas d'ensachage notable) aucune correction n'a été effectuée pour prendre en compte ces phénomènes dont l'amplitude est négligeable devant l'incertitude afférant à la mesure elle même.

Les radiales présentées dans ce rapport ont servi de base à l'établissement de la carte bathymétrique, au tracé des histogrammes et au calcul du volume du lagon. Elles apparaissent sur la fig. 1 sous le nom de Rad 1, ... Rad 8.

* Ces mesures furent réalisées par MM. ARNAUDIN H. et OREMPULLER J.

Fig. 1 - Disposition des radiales bathymétriques



On a ensuite pu recouper ces traits de sonde par d'autres radiales et d'autres relèvements réalisés en Mai 87 suivant le même mode opératoire, et par deux radiales plus anciennes effectuées par le N.O. TAINUI en 1983 (fig. 1).

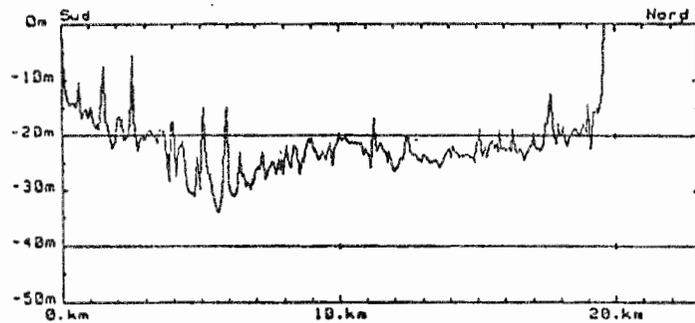
Dans la passe, les dimensions réduites et les conditions de navigation difficiles ont conduit à naviguer à vue, au plus près d'amers repérables sur photographie aérienne.

Les enregistrements ainsi obtenus ont été discrétisés (1 mesure tous les 80 m, environ) puis saisis sur ordinateur. Le rapport d'échelle a été calculé entre les isobathes - 5 m représentés sur la carte IGN. Les 8 radiales bathymétriques ont été lissées selon un procédé de moyennes glissantes calculées sur 19 valeurs successives affectées respectivement des coefficients 1, 2, 3, 3, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 5, 4, 4, 4, 3, 3, 2, 1. Aux extrémités des radiales, seuls les niveaux submergés ont été pris en compte, et ils ont été affectés de coefficients répartis sur une séquence plus étroite : 1, 2, 3, 2, 1. On a ainsi pu faire disparaître les accidents très nombreux, et très "pointus", rencontrés tout au long des radiales, tout en conservant la forme de la pente interne. Ce lissage calculé sur 19 valeurs écrase les accidents de fond sur un intervalle glissant de 1500 m parfaitement compatible avec les 3000 m séparant deux radiales consécutives (fig. 2, 3, 4, 5).

Si les photographies aériennes permettent de repérer précisément les hauts fonds et les "motu", l'image LANDSAT du lagon de TIKEHAU ne nous est d'aucune utilité quant à la bathymétrie. En effet, le canal MSS4 du CCT de LANDSAT mesure la luminance d'un pixel. Pour une qualité d'eau homogène, la luminance est proportionnelle à la profondeur d'eau, si le satellite peut "voir" le fond du lagon. (PIRAZZOLI, 1984). Mais dans le cas de TIKEHAU, comme dans le cas de RANGIROA étudié par PIRAZOLLI, la turbidité de l'eau ne permet pas de "voir" profond, et surtout, le gradient de turbidité entre l'ouest et l'est du lagon ne permet en aucune manière de corrélérer luminance et profondeur. Aussi la carte établie à partir de l'image LANDSAT du 13/03/79 par P.A. PIRAZZOLI ne recouvre donc que très grossièrement les observations de terrain. (PIRAZZOLI, 1985).

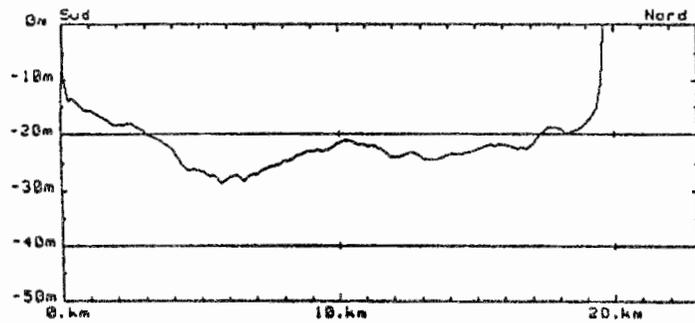
RADIALE N°1 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 21.89 m.
Longueur de la radiale : 19.50 km.



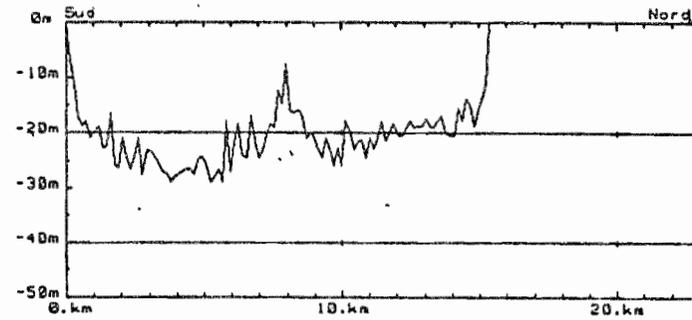
RADIALE N°1 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 21.96 m.
Longueur de la radiale : 19.50 km.



RADIALE N°2 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 20.95 m.
Longueur de la radiale : 15.10 km.



RADIALE N°2 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 20.97 m.
Longueur de la radiale : 15.10 km.

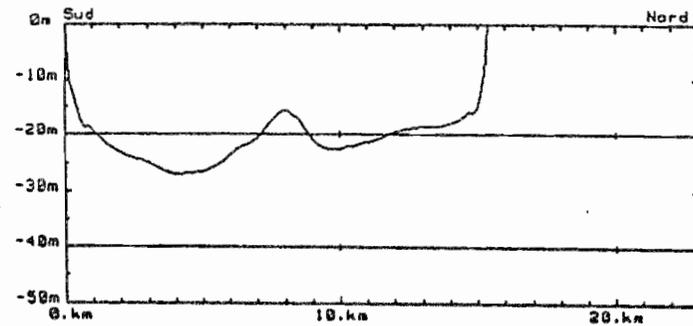
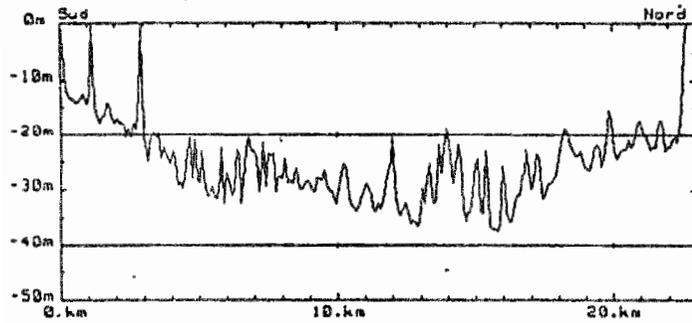


Fig. 2

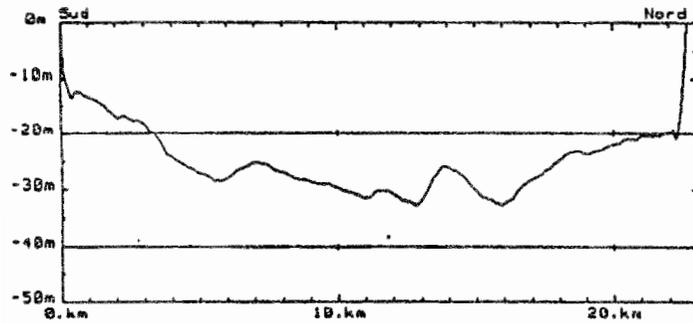
RADIALE N°3 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 25.19 m.
Longueur de la radiale : 22.50 km.



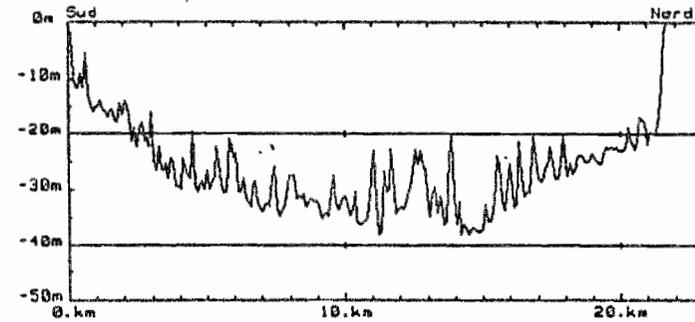
RADIALE N°3 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 25.09 m.
Longueur de la radiale : 22.50 km.



RADIALE N°4 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 26.52 m.
Longueur de la radiale : 21.50 km.



RADIALE N°4 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 26.47 m.
Longueur de la radiale : 21.50 km.

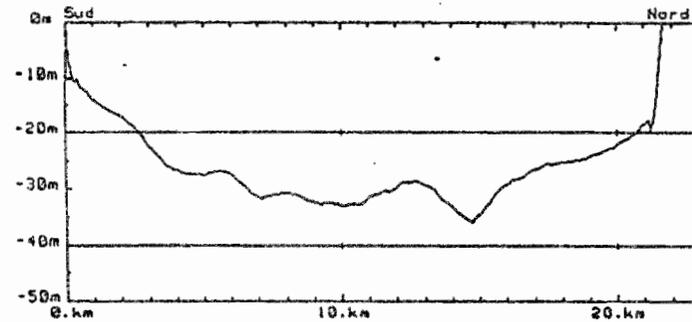
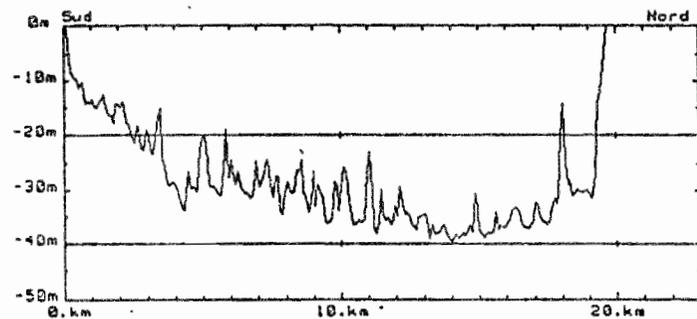


Fig. 3

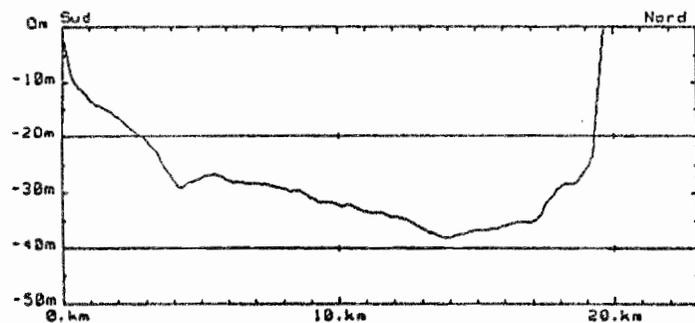
RADIALE N°5 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 28.70 m.
Longueur de la radiale : 19.50 km.



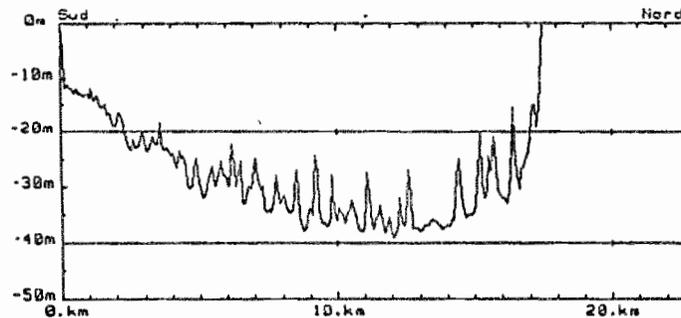
RADIALE N°5 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 28.57 m.
Longueur de la radiale : 19.50 km.



RADIALE N°6 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 28.14 m.
Longueur de la radiale : 17.35 km.



RADIALE N°6 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 28.06 m.
Longueur de la radiale : 17.35 km.

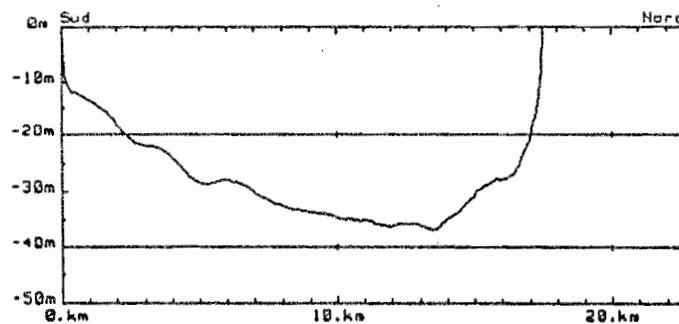
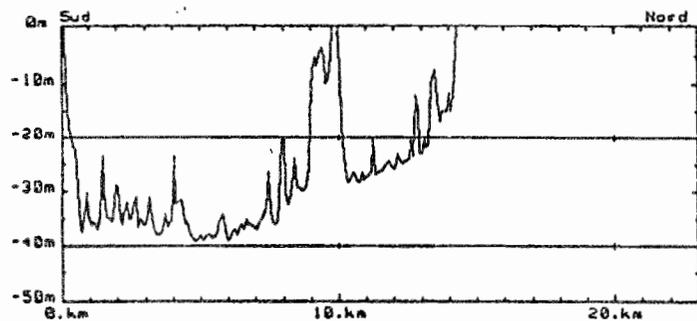


Fig. 4

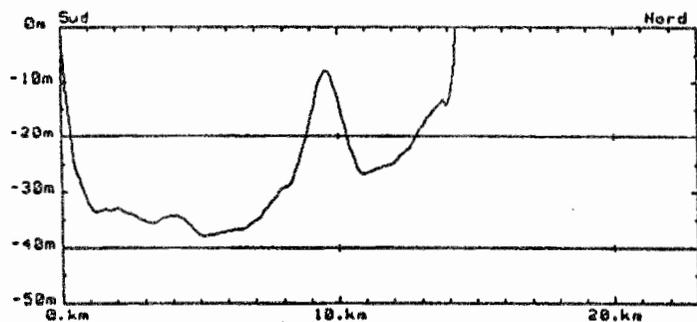
RADIALE N°7 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 27.49 m.
Longueur de la radiale : 14.15 km.



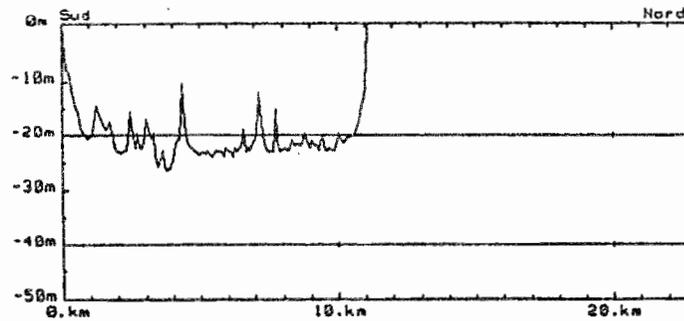
RADIALE N°7 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 27.23 m.
Longueur de la radiale : 14.15 km.



RADIALE N°8 PROFONDEURS REELLES

Profondeur moyenne : 20.33 m.
Longueur de la radiale : 11.00 km.



RADIALE N°8 PROFONDEURS LISSEES.

Profondeur moyenne : 20.16 m.
Longueur de la radiale : 11.00 km.

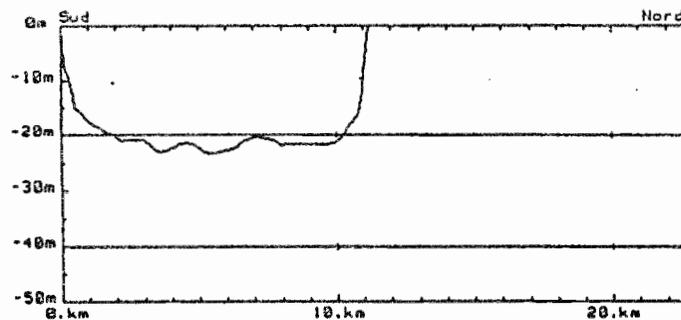


Fig. 5

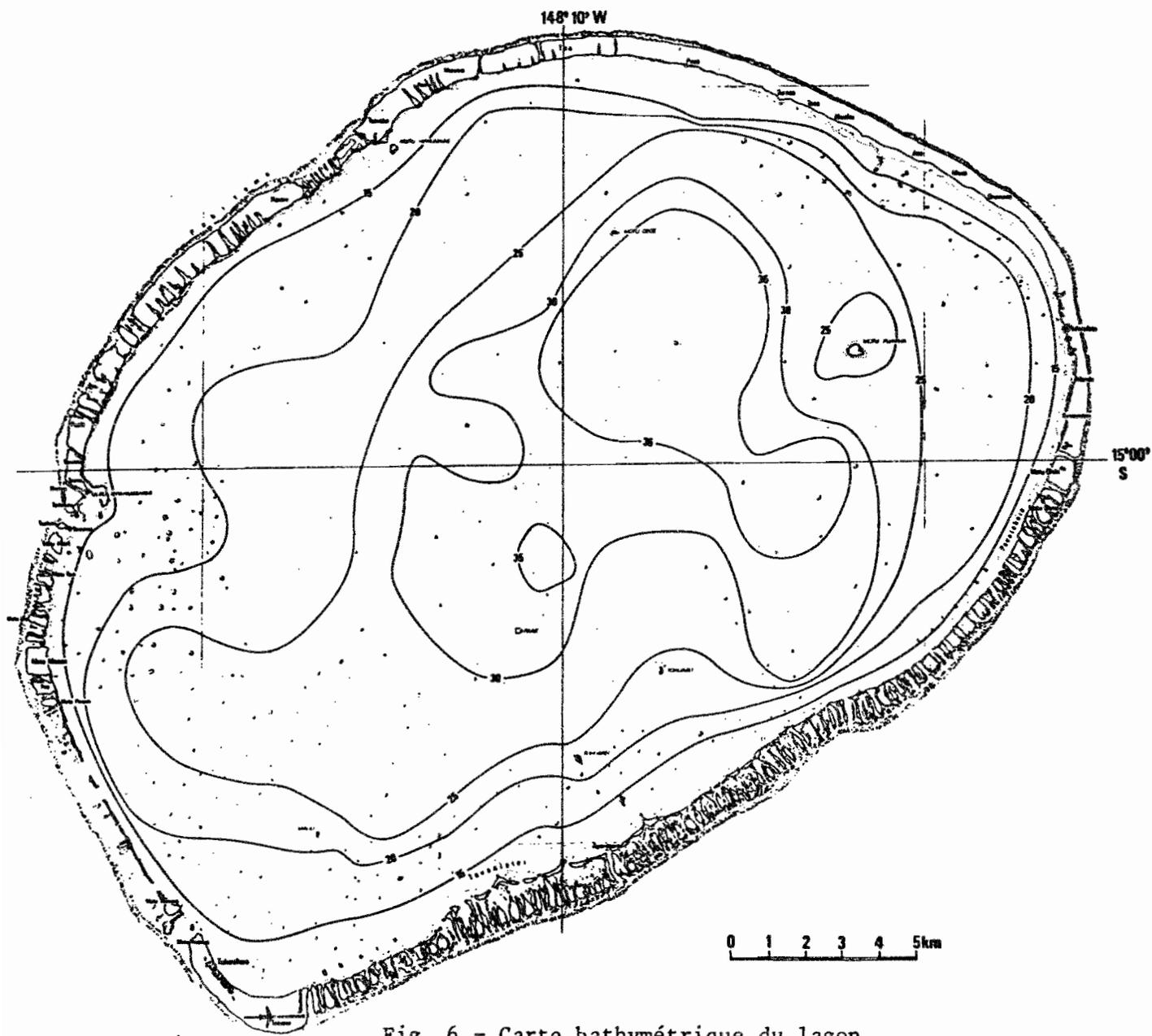


Fig. 6 - Carte bathymétrique du lagon de Tikehau.

II - RESULTATS

1 - Carte bathymétrique

Les radiales, lissées suivant la méthode exposée, ont permis de tracer la carte bathymétrique des fonds moyens (fig. 6). La profondeur maximale rencontrée est de 38 m.

2 - Histogramme des profondeurs

On note sur le tracé des histogrammes (fig. 7) que la pente interne du lagon est très raide ; les profondeurs comprises entre 0 et 20 m ne représentent que 23 % de la surface du lagon.

On pourrait objecter que la méthode de dépouillement des coupes bathymétriques décrite plus haut occulte en partie la classe des profondeurs comprises entre 0 et 5 m puisque sur la pente interne les mesures commencent au-delà de 5 m de profondeur ; la classe des 0 à 5 m ne contient donc que les pinnacles. Cependant, la ligne des 5 m étant très proche de la côte (en général moins de 80 m), les pourcentages portés sur les histogrammes restent tout à fait représentatifs de la réalité du terrain.

3 - Données géométriques du lagon

Profondeur moyenne (P), surface (S) et volume du lagon (V) sont des données de base pour les études ultérieures : hydrodynamique, biologie, biochimie.

Notons :

P : Profondeur moyenne du lagon

V : Volume du lagon

S : Surface du lagon

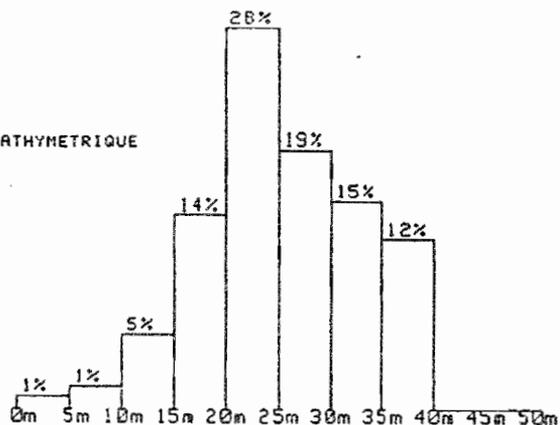
L_1 : Longueur de la bande de lagon représentée

l_1 : Largeur de la bande de lagon représentée par la radiale n° i.

HISTOGRAMME DES PROFONDEURS REELLES

POURCENTAGE DE SURFACE PAR TRANCHE BATHYMETRIQUE

0-5 m	1.04 %
5-10 m	1.77 %
10-15 m	5.70 %
15-20 m	14.66 %
20-25 m	28.74 %
25-30 m	19.53 %
30-35 m	15.68 %
35-40 m	12.87 %
40-45 m	0.00 %



HISTOGRAMME DES PROFONDEURS LISSEES

POURCENTAGE DE SURFACE PAR TRANCHE BATHYMETRIQUE

0-5 m	0.23 %
5-10 m	1.92 %
10-15 m	5.40 %
15-20 m	14.32 %
20-25 m	26.86 %
25-30 m	25.18 %
30-35 m	18.00 %
35-40 m	8.07 %
40-45 m	0.00 %

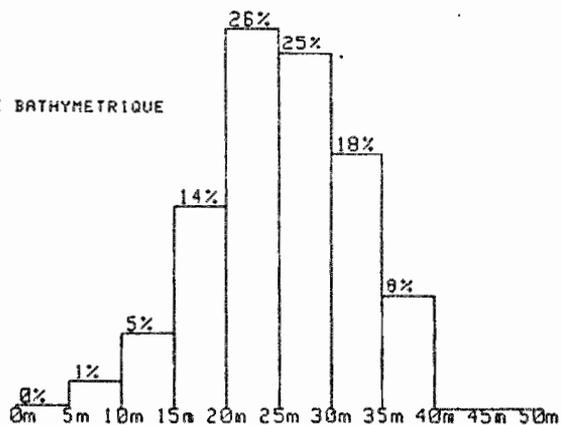


Fig. 7

$$\begin{aligned} \text{Par définition } P &= \frac{V}{S} \\ &= \frac{\sum_{i=1}^8 P_i L_i l_i}{\sum_{i=1}^8 L_i l_i} \end{aligned}$$

De par le tracé des radiales de sondeur :

$$l_i = l \text{ pour tout } i \in \{1, \dots, 8\} .$$

$$\begin{aligned} P &= \frac{l_i \sum_{i=1}^8 P_i L_i}{l_i \sum_{i=1}^8 L_i} \\ &= \frac{\sum_{i=1}^8 P_i L_i}{\sum_{i=1}^8 L_i} \end{aligned}$$

soit $P = 25,2 \text{ m}$.

On peut affiner le calcul de P en mesurant, sur la carte, les surfaces S_i représentées par les radiales respectives Rad_i . Pour ce faire, on découpe le lagon en bandes centrées sur les radiales, sans recouvrement. Pour les radiales extrêmes, la bande ne s'étend pas jusqu'au bord qui, peut être considéré comme une radiale bathymétrique de profondeur nulle.

On peut alors calculer les largeurs de bande l_i , suivant $l_i = \frac{S_i}{L_i}$

$$\text{d'où } l_1 = 10 \text{ km}$$

$$l_2 = 10,8 \text{ km}$$

$$l_3 = 10 \text{ km}$$

$$l_4 = 10 \text{ km}$$

$$l_5 = 10 \text{ km}$$

$$l_6 = 10 \text{ km}$$

$$l_7 = 10 \text{ km}$$

$$l_8 = 9,4 \text{ km}$$

$$\text{On calcule alors } P = \frac{\sum_{i=1}^8 P_i L_i l_i}{\sum_{i=1}^8 L_i l_i}$$

$$\text{soit } P = 25,26 \text{ m}$$

La **profondeur moyenne** du lagon retenue, étant données les incertitudes tenant aux mesures, au mode opératoire et à la nature elle-même, est : $P = 25 \text{ m}$.

La **surface** du lagon lue sur la carte IGN à l'aide d'un planimètre électronique est $S = 390.10^6 \text{ m}^2$
 $\approx 400.10^6 \text{ m}^2$

Le **volume** du lagon est donc $V = 10.10^9 \text{ m}^3$

La méthodologie employée constitue en l'état actuel des techniques, une approche rationnelle et raisonnable. L'incertitude sur les résultats peut être grossièrement évaluée à 5 %. Elle est tout à fait compatible avec les nécessités.

4 - Bathymétrie de la passe

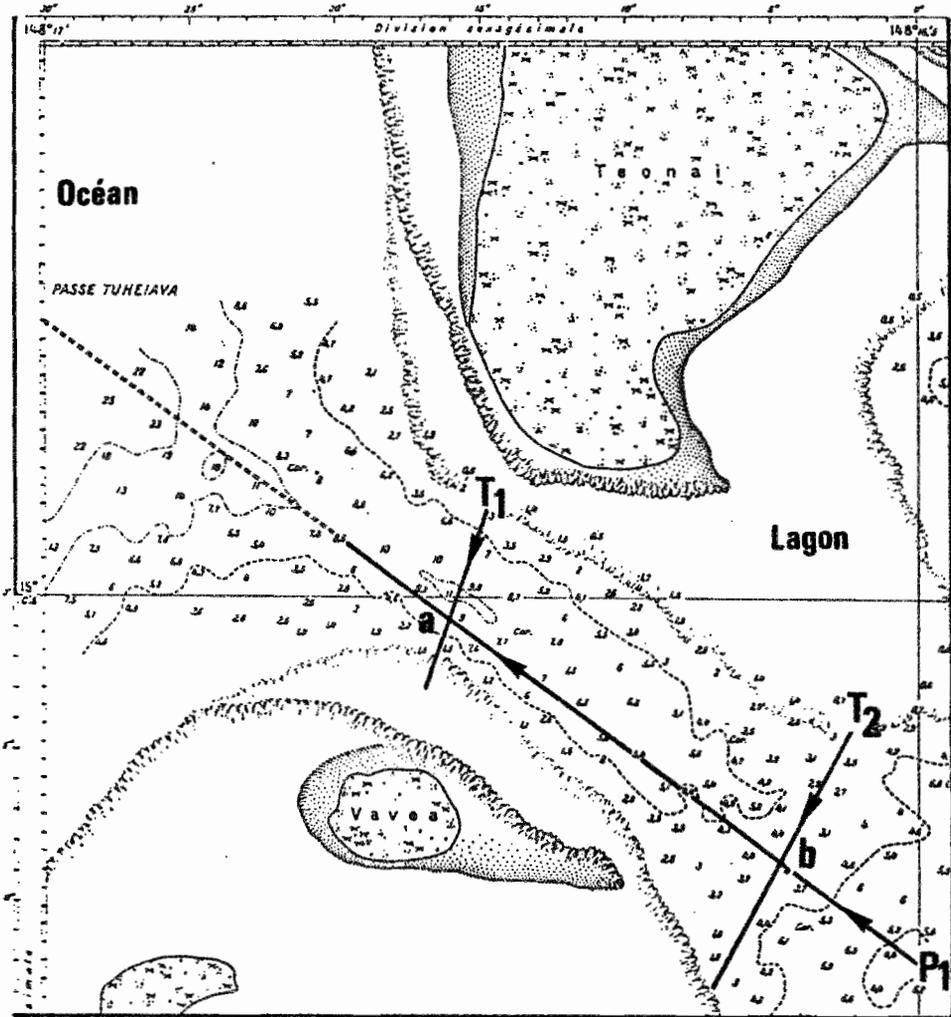
On ne retiendra de la passe que le profil longitudinal, la section au niveau du seuil et la section la plus étroite, qui est aussi la section à travers laquelle l'écoulement est le plus rapide (fig. 9).

Il apparaît que la passe présente un seuil à 4 m et que la section au niveau du seuil est sensiblement égale à la section la plus étroite.

section au seuil : $s_1 = 1080 \text{ m}^2$

section étroite : $s_2 = 1040 \text{ m}^2$

On adoptera comme valeur de la **section-passe** $s = 1000 \text{ m}^2$. La longueur de la passe est estimée à $l = 600 \text{ m}$.



RÉL: Carte SHOM n° 6363

Fig. 8 - Bathymétrie de la passe

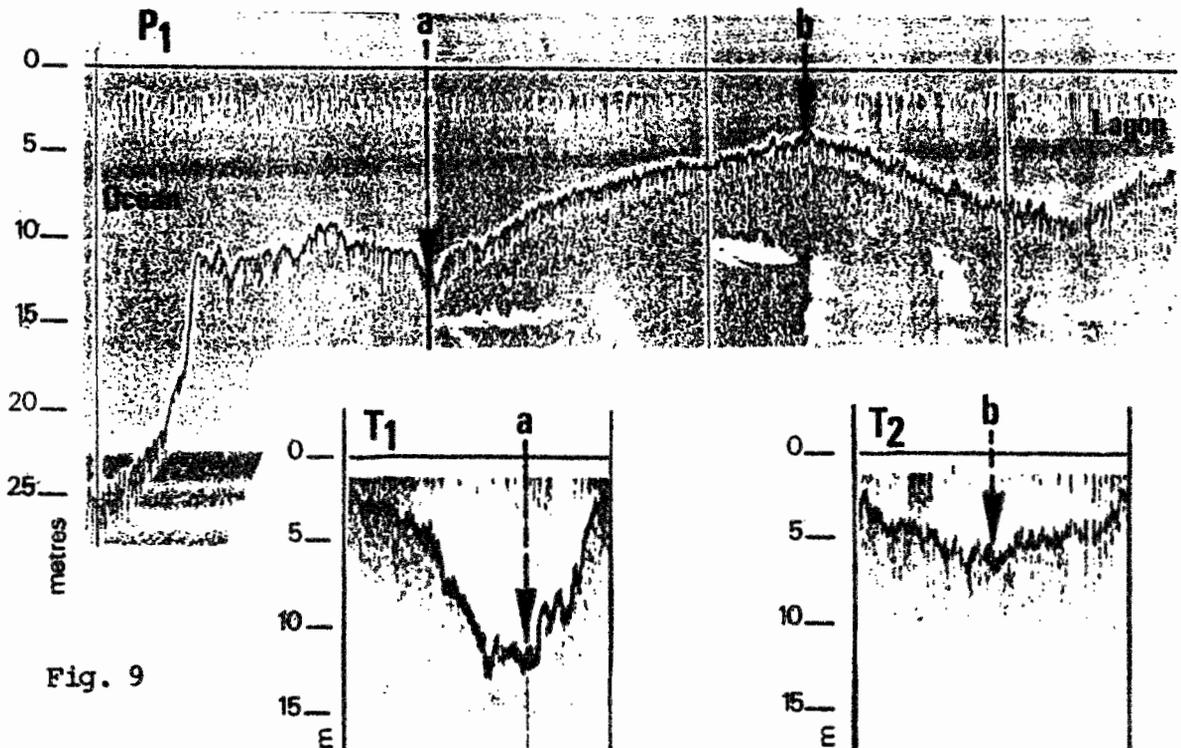


Fig. 9

Le périmètre mouillé, calculé sur les 2 sections retenues (fig. 8), est en moyenne 250 m. D'où la valeur du **rayon hydraulique** $R_H = 4$ m. (Par définition : $R_H = \text{section}/\text{périmètre mouillé}$).

La passe présentant un grand intérêt pour l'hydrodynamisme du lagon, on notera également que son lit et ses parois sont de corail arasé, ce qui laisse imaginer un coefficient de CHEZY $C = 50 \text{ m}^{\frac{1}{2}}.\text{s}^{-1}$. (LENCASTRE, 1982). Un modèle numérique décrivant les échanges entre le lagon et l'océan (X. LENHARDT - Thèse à paraître) conduit à proposer un coefficient de CHEZY $C = 40 \text{ m}^{\frac{1}{2}}.\text{s}^{-1}$.

(Le coefficient de CHEZY caractérise la rugosité d'un lit d'écoulement. Il est utilisé pour le calcul de F_r , force de frottement par unité de masse du fluide :

$$F_r = \frac{g}{C^2 \cdot R_H} \cdot V^2$$

où g = accélération de la pesanteur

V = vitesse moyenne du fluide dans la section

R_H = rayon hydraulique de la section).

CONCLUSION

Le lagon de Tikehau a la forme d'une cuvette aux bords escarpés et dont la profondeur maximale observée est 38 m. Les paramètres géométriques de base sont :

Profondeur moyenne	$P = 25$ m
Surface du lagon	$S = 400.10^6$ m ²
Volume moyen	$V = 10.10^9$ m ³
Section de la passe	$s = 1000$ m ²
Longueur de la passe	$l = 600$ m
Rayon hydraulique	$R_H = 4$ m
Coefficient de CHEZY	$C = 40 \text{ m}^{\frac{1}{2}}.\text{s}^{-1}$

La précision de ces valeurs est limitée par la densité spatiale des mesures effectuées et par la qualité moyenne du procédé de localisation.

Pour étudier la bathymétrie des lagons, d'atoll, il est à regretter que l'outil satellitaire ne puisse être plus efficace. Ceci tient exclusivement à la turbidité permanente des eaux, ce qui restera un facteur limitant quelle que soit la taille de pixel ou la longueur d'onde utilisée.

BIBLIOGRAPHIE

LENCASTRE (A.), 1982.- Manuel d'hydraulique générale. Collection de la Direction des Etudes et Recherches d'EDF. EYROLLES-Paris.

PIRAZZOLI (P.A.), 1984.- Cartographie des hauts fonds par télédétection dans l'archipel des GAMBIER.
L'espace géographique n° 3, 277-284, 304.

PIRAZZOLI (P.A.), 1985.- Cartographie bathymétrique de récifs coralliens et d'atolls par satellite. Proceeding of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, vol. 6.

P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

O R S T O M

ESQUISSE SEDIMENTOLOGIQUE DU LAGON

Par

A. INTES *
H. ARNAUDIN *

* Centre ORSTOM de TAHITI - B.P. 529 - Papeete-Tahiti

INTES (A.), ARNAUDIN (H.), 1987 - Esquisse sédimentologique du lagon - in :
"Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau : IV", ORSTOM TAHITI, Notes
et Doc. Océanogr., n° , pages 71-100.

RESUME

L'étude des sédiments du lagon de Tikehau est abordée dans le cadre d'un programme de recherche visant à mieux appréhender les processus de fonctionnement des lagons d'atolls, car les caractéristiques sédimentaires représentent un facteur déterminant de la définition, de la répartition et de la production des peuplements phyto ou zoobenthiques.

Les méthodes de prélèvement et d'analyse sont décrites ainsi que le calcul des indices sédimentologiques utilisés.

Les sédiments organogènes du lagon sont essentiellement composés soit d'articles d'*Halimeda* soit de foraminifères dans leur fraction grossière. La majorité des sédiments sont des sables fins bien triés et bien classés. On rencontre cependant des plages de sables moyens évoluant vers les sables très fins au débouché des hoas et aux abords de la passe qui sont des régions d'hydrodynamisme actif ainsi que sur une grande plage au centre du lagon.

INTRODUCTION

Le lagon de Tikehau (archipel des Tuamotu) est caractérisé par la présence d'une passe située à l'ouest de la couronne émergée et par de très nombreux hoa répartis essentiellement sur la côte sud-est. Ces échancrures de la couronne permettent des échanges très actifs avec l'océan périphérique et l'hydrodynamisme induit influe sur la distribution des sédiments du lagon.

Les fonds sédimentaires représentent l'essentiel de la cuvette lagonaire, bien que de nombreux pinacles et pâtés coralliens accidentent le relief sous-marin, notamment dans la partie occidentale. Seulement 5 filots émergents crèvent la surface et un seul, le motu PUARUA, situé à l'est, est recouvert d'une cocoteraie, mal entretenue, et d'un résidu de forêt primaire.

La profondeur moyenne du lagon est estimée à 25 mètres, les fonds les plus importants étant de l'ordre de 40 mètres.

L'étude réalisée ici est effectuée dans le cadre d'une recherche visant à appréhender les processus de fonctionnement des lagons d'atolls et l'approche sédimentologique est considérée comme un des éléments indispensables à l'étude des peuplements phyto et zoo benthiques que ce soit pour leur caractérisation, leur répartition ou leur production.

MATERIEL ET METHODES

1 - PRELEVEMENTS

Les prélèvements ont été effectués en plongée sous-marine, au mois d'août 1986 pour la plupart (n° 1 à 39). Les autres ont été réalisés à l'occasion d'études spécifiques sur la production microphytobenthique en décembre 86. Le sédiment est récolté à l'aide d'un godet enfoncé d'une dizaine de centimètres (lorsque l'épaisseur sédimentaire le permet) et son contenu est placé dans un sac en plastique. Le transvasement est opéré à l'intérieur du sac pour éviter que les particules fines qui pourraient être

ABSTRACT

The study of the Tikehau lagoon sediments represents a part on a research program which aim is to contribute to the better knowledge of atolls lagoons functioning because the sediment characteristics are a determinant factor for the definition, the distribution and the production of the bottom phyto or zoo-communities.

The sampling method and the analysis procedure is described as well as the used indices computing.

The lagoon sediments are mainly composed either of Halimeda articles or foraminifera for the coarse fraction. Most of the deposits are fine sand, well sorted and graded. Nevertheless, some patches of middle sized sand surrounded by fine or very fine sand may be encountered near the mouth of the hoa or close to the pass which are areas of active currents. In the middle deep lagoon, a large zone of middle sized sand is apparent but cannot be explained.

mises en suspension dans le milieu échappent à l'échantillonnage. Chaque point de prélèvement est positionné par des relèvements effectués au compas. De retour à terre, le prélèvement est légèrement fixé avec une solution de formol neutralisé pour empêcher la putréfaction des matières organiques.

L'échantillonnage a porté sur 54 stations réparties dans l'ensemble du lagon, de l'intérieur des hoa aux profondeurs les plus importantes. La position et la profondeur de ces stations sont données dans l'annexe 1 et leur répartition dans le lagon apparaît sur la figure 1.

2 - ANALYSE GRANULOMETRIQUE

Au laboratoire, chaque prélèvement est placé dans un cristallisoir où il est dessalé par agitation manuelle dans l'eau douce. Après 24 heures de décantation, l'eau claire surnageante est pompée et un nouveau rinçage est effectué. Le sédiment est ensuite mis à sécher dans une étuve à 70° pendant 36 heures. Pendant le séchage, la masse du sédiment est remuée trois ou quatre fois, doucement mais totalement, pour éviter une prise en bloc due notamment à la cimentation des particules fines. A la sortie de l'étuve, le prélèvement est homogénéisé par brassage manuel et 500 grammes sont isolés pour analyse.

Le tamisage est effectué à sec, sur un jeu de 22 tamis, répartis en 3 colonnes placées sur une table vibrante. Les 16 tamis les plus grossiers subissent un vibrage de 30 minutes alors que les 6 tamis les plus fins subissent une heure de traitement. Les caractéristiques des tamis employés sont données dans l'annexe 2.

Les refus récoltés sur chaque tamis sont pesés sur une balance dont la précision est de 1 mg.

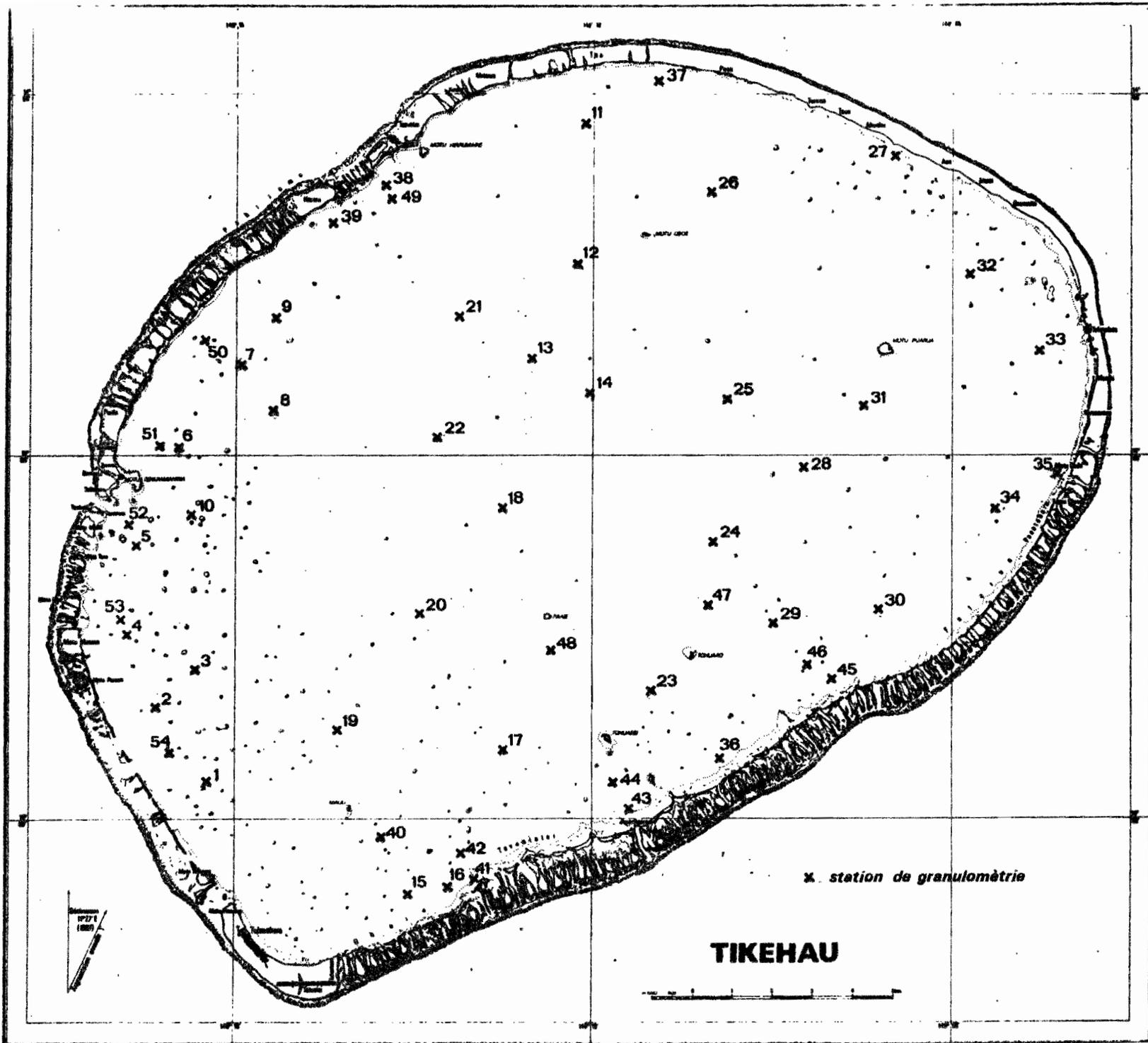
ANNEXE 2 - Caractéristiques des tamis utilisés.

N° tamis	Maille (mm)	Maille (Ø)	N° tamis	Maille (mm)	Maille (Ø)
1	5	-2,32	12	0,4	1,32
2	4	-2,00	13	0,315	1,66
3	3,15	-1,65	14	0,25	2,00
4	2,9	-1,32	15	0,20	2,32
5	2	-1,00	16	0,16	2,64
6	1,6	-0,68	17	0,125	3,00
7	1,25	-0,32	18	0,1	3,32
8	1	0	19	0,08	3,64
9	0,8	0,32	20	0,063	3,98
10	0,63	0,66	21	0,050	4,32
11	0,5	1	22	0,040	4,64

ANNEXE 1 - Positions et profondeurs des stations.

Station	Lat. S	Long. W	Prof.
1	15 04 4	148 15 4	18
2	15 03 4	148 16 1	20
3	15 02 9	148 15 6	19
4	15 02 5	148 16 5	18
5	15 01 2	148 16 4	14
6	14 59 9	148 15 8	20
7	14 58 7	148 15	16
8	14 59 4	148 14 5	17
9	14 58 1	148 14 5	15
10	15 00 8	148 15 6	24
11	14 55 4	148 10 2	14
12	14 57 4	148 10 3	30
13	14 58 6	148 10 9	28
14	14 59 1	148 10 1	26
15	15 06	148 12 6	10
16	15 05 9	148 12	10
17	15 04 1	148 11 3	26
18	15 00 7	148 11 3	29
19	15 03 8	148 13 6	22
20	15 02 2	148 12 5	26
21	14 58 1	148 11 9	25
22	14 59 7	148 12 2	28
23	15 03 2	148 09 2	29
24	15 01 2	148 08 4	36
25	14 59 2	148 08 2	34
26	14 56 4	148 08 5	20
27	14 55 8	148 05 9	8
28	15 00 2	148 07 2	36
29	15 02 3	148 07 6	33
30	15 02 1	148 06 1	26
31	14 59 3	148 06 3	33
32	14 57 4	148 04 8	30
33	14 58 5	148 03 9	20
34	15 00 7	148 04 5	19
35	15 00 4	148 03 5	6
36	15 04 1	148 08 2	8
37	14 54 7	148 09 3	3
38	14 56 2	148 13	11
39	14 56 7	148 13 7	12
40	15 05 4	148 13 1	19
41	15 06	148 11 8	4,5
42	15 05 8	148 11 8	9,2
43	15 05	148 09 4	2,7
44	15 04 5	148 09 7	9,1
45	15 03 2	148 06 5	2,1
46	15 03	148 06 8	11,3
47	15 01 8	148 08 4	32,9
48	15 02 8	148 10 6	28
49	14 56 4	148 13 2	11,4
50	14 58 5	148 15 5	13,2
51	15 00	148 16 2	15
52	15 00 9	148 16 4	12,5
53	15 02 3	148 16 5	14
54	15 04 3	148 15 9	10,6

Figure 1 : Répartition des prélèvements.



ANNEXE 4 - Lectures des valeurs de fractiles à partir des courbes cumulatives.

St	Ø0	Ø5	Ø16	Ø25	Ø50	Ø75	Ø84	Ø95	Ø100
1	-2	-0,68	-0,08	0,50	1,32	2,28	2,60	3,82	4,70
2	-2	-0,71	0,11	0,52	1,42	2,48	2,81	3,59	4,38
3	-2,32	-0,90	-0,06	0,34	1,22	2,22	2,68	3,60	4,70
4	-2	-0,82	-0,08	0,36	1,22	2,18	2,56	3,34	4,70
5	-2	-0,85	-0,02	0,50	1,48	2,51	2,92	3,94	4,70
6	-1,65	-0,58	0,26	0,66	1,46	2,32	2,72	3,70	4,70
7	-1,32	-0,20	0,44	0,80	1,48	2,15	2,39	3,18	4,70
8	-2	-1,38	-0,60	0,04	1,18	2,06	2,48	3,32	4,70
9	-1,65	-0,32	0,42	0,32	1,60	2,40	2,80	3,86	4,70
10	-2	-0,70	0,16	0,59	1,41	2,26	2,60	3,52	4,70
11	-1	0	0,79	1,20	2,06	2,80	3,12	3,89	4,70
12	-1,32	-0,26	0,62	1,10	2,12	2,90	3,39	4	4,70
13	-1,32	-0,24	0,46	0,89	1,90	2,80	3,18	3,99	4,70
14	-1	0,30	1,12	1,52	2,41	3,10	3,60	4,10	4,70
15	-0,68	0,50	0,92	1,12	1,59	2,08	2,28	2,60	3,70
16	0	0,51	0,91	1,09	1,40	1,72	2,02	2,31	3
17	-2	-0,46	0,29	0,68	1,40	2,28	2,61	3,52	4
18	-2,32	-0,72	0,28	0,71	1,52	2,51	2,80	3,51	4
19	-2,8	-1,62	-0,28	0,38	1,38	2,28	2,60	3,36	4,70
20	-2	-0,22	0,78	1,19	2,04	2,66	2,92	3,68	4,70
21	-0,32	1,20	1,62	1,88	2,30	2,66	2,82	3,20	4,02
22	-2	-0,90	0,72	1,12	2,02	2,62	2,90	3,61	4,70
23	-2,70	-1,79	-0,70	-0,02	0,98	1,80	2,20	2,90	4,70
24	-2	-1,20	-0,40	0,12	1,30	2,68	3,10	3,90	4,70
25	-3	-1,26	-0,29	0,08	0,46	0,70	0,90	1,24	2,04
26	-2,60	-1,60	-0,51	0,12	1,08	1,42	2,31	2,98	4,70
27	-3	-1,30	-0,30	0,08	0,48	0,71	0,91	1,29	2,36
28	-2,32	-1,70	-0,96	-0,42	1,12	2,64	3,40	4,12	4,70
29	-3	-1,78	-0,69	0,01	1,10	2,04	2,42	3	4,70
30	-2,70	-1,48	-0,31	0,29	1,20	2,08	2,40	3	4,70
31	-2	-0,09	0,72	1,10	2	2,61	2,88	3,52	4,70
32	-2	0	0,90	1,30	2,21	2,98	3,41	4,12	4,70
33	-2	0,12	1	1,39	2,30	3	3,50	4,16	4,70
34	-2	-1,22	-0,31	0,29	1,58	2,82	3,26	4	4,70
35	-2,80	-0,82	0,04	0,29	0,58	0,96	1,18	1,62	2,70
36	-2,80	-0,72	0,01	0,28	0,54	0,80	1,10	1,52	3,04
37	-1,65	-0,91	-0,04	0,60	2,10	3,44	3,82	4,30	4,70
38	-2,32	-0,32	0,50	0,92	1,80	2,54	2,84	3,61	4,70
39	-2	-0,16	0,70	1,08	1,90	2,58	2,82	3,50	4,70
40	-2,50	-1	0,05	0,56	1,55	2,40	2,60	3,30	4,50
41	-2	-0,17	0,37	0,57	1,13	1,78	2,10	2,80	4,32
42	-2,30	-0,20	0,60	1	1,92	2,62	2,95	3,83	4,70
43	-1,30	0,12	0,46	0,62	1,20	1,75	2	2,53	4
44	-2,30	-0,69	0,55	1,17	2,45	3,48	3,79	4,17	4,70
45	-1,30	0,30	0,78	1,08	1,66	2,19	2,40	2,92	4,70
46	-1	0,73	2	2,54	3,52	3,90	4,08	4,33	4,70
47	-3	-1,65	-0,62	0,11	1,62	3,12	3,66	4,05	4,61
48	-3	-1,70	-1,40	-0,76	0,80	2,26	2,90	3,91	4,70
49	-3,50	-1,88	-0,80	0,05	1,19	2,16	2,50	3,22	4,52
50	-2,30	-0,18	0,62	1,02	1,77	2,48	2,72	3,48	4,53
51	-2	0,42	1,20	1,50	2,3	2,85	3,21	3,90	4,63
52	-2	-1,59	-0,96	-0,61	0,35	1,30	1,69	2,40	3,28
53	-2	0,17	1,10	1,57	2,43	2,93	3,27	3,86	4,63
54	-2	0,28	1,07	1,38	2,02	2,48	2,62	3,10	4,28

3 - TRAITEMENT DES DONNEES

A : Courbes cumulatives et valeurs des paramètres dimensionnels

Les données pondérales obtenues permettent d'établir pour chaque prélèvement, la courbe des pourcentages cumulés des refus de tamis, qui apparaissent dans le chapitre suivant.

Les courbes sont utilisées pour lire les valeurs des paramètres dimensionnels nécessaires au calcul des différents indices sédimentologiques. Les lectures faites sur l'axe des abscisses représentent les valeurs des fractiles pour des valeurs définies du pourcentage de refus ou fractions (WEYDERT, 1976). Les valeurs de fractiles sont exprimées soit en millimètres, (M0, M5, M16, M25, M50, M84, M95 et M100) soit en Phi (ϕ 0, ϕ 5, ϕ 16, ϕ 25, ϕ 50, ϕ 84, ϕ 95 et ϕ 100).

B : Calcul des indices

Différents indices sont calculés pour définir les caractéristiques intrinsèques des échantillons, selon les formules classiques dont on trouvera un récapitulatif dans WEYDERT, 1976. Ce sont :

Taille moyenne :
$$T_{mm} = \frac{M16 + M50 + M84}{3}$$

(dérivée de FOLK et WARD, 1957 ; WEYDERT, 1971)

Etalement dimensionnel :
$$GT = \frac{\text{Log } M0}{M100}$$

(RIVIERE, 1952)

Classement :
$$D = \frac{\phi75 - \phi25}{2}$$

(KRUMBEIN, 1936)

Normalité des distributions (KURTOSIS)
$$Kg = \frac{\phi95 - \phi5}{2,44(\phi75 - \phi25)}$$

(FOLK et WARD, 1957)

Facteur hydrodynamique :
$$FH = Kg - D$$

(WEYDERT, 1973)

Triage :
$$G I = \frac{084 - 016}{4} + \frac{095 - 05}{6,6}$$

(FOLK et WARD, 1957)

Symétrie (SKEWNESS)
$$S K I = \frac{(016+084)-2050}{2(084-016)} + \frac{(05+095)-2050}{2(095-05)}$$

(FOLK et WARD, 1957)

4 - COMPOSITION DU SEDIMENT

Outre cette analyse dimensionnelle complétée par le calcul des indices chaque prélèvement a fait l'objet d'un examen morphologique qualitatif permettant de déterminer les composants essentiels du sédiment autant qu'ils sont reconnaissables. Cet examen a porté en général sur les refus de tamis compris entre 5 et 0,4 millimètres.

RESULTATS

L'annexe 3 montre les courbes des pourcentages cumulés des refus du tamis pour les différentes stations. On notera que les valeurs standard des fractions pour lesquelles sont lues les valeurs de fractiles sont tracées sur chaque courbe ; ces dernières valeurs apparaissent dans l'annexe 4 et permettent de calculer les différents indices sédimentologiques dont les valeurs apparaissent dans le tableau 1. La gamme des valeurs de chaque indice est décomposée en plages par des valeurs limites standard permettant de qualifier les caractéristiques du sédiment. Les bases de ce codage sont données dans l'annexe 5, et les résultats obtenus sont donnés dans le tableau 2.

L'évaluation des composants du sédiment apparaît dans le tableau 3 où quatre rubriques essentielles ont été prises en compte : les articles des algues calcaires du genre *Halimeda*, les foraminifères de la famille des *Miliolidae*, les débris coquilliers et les débris divers.

TABLEAU 1 - Valeurs des indices sédimentométriques

TM = taille moyenne GT = étalement dimensionnel
 D = classement KG = normalité des distributions
 FH = facteur hydrodynamique TRI = triage
 SKI = symétrie

STATION	TM_MM	GT	D	KG	FH	TRI	SKI
1	0.40	2.02	0.89	1.04	0.15	1.31	0.063
2	0.37	1.92	0.98	0.90	-0.08	1.33	0.019
3	0.41	2.11	0.94	0.98	0.04	1.37	0.061
4	0.43	2.02	0.91	0.94	0.03	1.29	0.017
5	0.37	2.02	1.01	0.98	-0.03	1.46	0.003
6	0.36	1.91	0.83	1.06	0.23	1.26	0.035
7	0.37	1.81	0.68	1.03	0.35	1.00	-0.003
8	0.49	2.02	1.01	0.95	-0.06	1.48	-0.122
9	0.33	1.91	0.79	1.08	0.29	1.23	-0.044
10	0.38	2.02	0.84	1.04	0.20	1.25	-0.012
11	0.25	1.72	0.80	1.00	0.20	1.17	-0.074
12	0.24	1.81	0.90	0.97	0.07	1.34	-0.100
13	0.28	1.81	0.96	0.88	-0.07	1.30	-0.035
14	0.19	1.72	0.79	0.99	0.20	1.20	-0.075
15	0.33	1.32	0.48	0.90	0.42	0.66	-0.011
16	0.37	0.90	0.32	1.17	0.86	0.55	-0.064
17	0.37	1.81	0.80	1.02	0.22	1.18	-0.054
18	0.35	1.90	0.90	0.96	0.06	1.27	-0.029
19	0.43	2.26	0.95	1.07	0.12	1.47	-0.178
20	0.27	2.02	0.74	1.09	0.35	1.10	-0.197
21	0.21	1.31	0.39	1.05	0.66	0.60	-0.116
22	0.27	2.02	0.75	1.01	0.26	1.11	-0.167
23	0.56	2.23	0.91	1.06	0.15	1.44	-0.169
24	0.40	2.02	1.28	0.82	-0.46	1.65	-0.024
25	0.78	1.52	0.31	1.65	1.34	0.68	-0.318
26	0.51	2.20	0.90	1.04	0.14	1.40	-0.148
27	0.78	1.61	0.32	1.68	1.37	0.69	-0.331
28	0.44	2.11	1.53	0.78	-0.75	1.97	-0.038
29	0.52	2.32	1.02	0.97	-0.05	1.50	-0.178
30	0.47	2.23	0.90	1.03	0.13	1.36	-0.155
31	0.27	2.02	0.76	0.98	0.22	1.09	-0.171
32	0.23	2.02	0.84	1.01	0.17	1.28	-0.058
33	0.19	2.02	0.81	1.03	0.22	1.31	-0.059
34	0.35	2.02	1.27	0.85	-0.42	1.68	-0.065
35	0.66	1.66	0.29	1.75	1.47	0.65	-0.047
36	0.68	1.76	0.26	1.77	1.51	0.61	-0.048
37	0.26	1.91	1.42	0.75	-0.67	1.75	-0.132
38	0.30	2.11	0.81	0.99	0.18	1.18	-0.094
39	0.29	2.02	0.75	1.00	0.25	1.08	-0.128
40	0.38	2.11	0.92	0.96	0.04	1.29	-0.190
41	0.44	1.90	0.61	1.01	0.04	0.88	0.120
42	0.28	2.09	0.81	1.02	0.21	1.20	-0.080
43	0.43	1.60	0.57	0.87	0.31	0.75	0.070
44	0.21	2.09	1.16	0.86	-0.29	1.55	-0.240
45	0.33	1.79	0.56	0.97	0.41	0.80	-0.050
46	0.11	1.70	0.68	1.08	0.40	1.07	-0.410
47	0.34	2.29	1.51	0.78	-0.73	1.93	-0.110
48	0.59	2.31	1.51	0.76	-0.75	1.93	0.050
49	0.51	2.41	1.06	0.99	-0.06	1.60	-0.240
50	0.31	2.06	0.73	1.03	0.30	1.08	-0.080
51	0.21	2.00	0.68	1.06	0.38	1.03	-0.070
52	0.78	1.59	0.96	0.86	-0.10	1.27	0.020
53	0.21	2.00	0.68	1.11	0.43	1.10	-0.200
54	0.27	1.89	0.55	1.05	0.50	0.81	-0.200

TABLEAU 2 - Caractérisation des prélèvements selon les valeurs des différents indices sédimentométriques.

TM = Taille Moyenne - D = Classement - TRI = Triage -
 GT = Etalement Dimensionel - KG = Normalité des
 Distributions - SKI = Symétrie - FH = Facteur hydro-
 dynamique.

Station	TM	D	TRI	GT	KG	SKI	FH
1	SF	BC	BT	EG	MA	S	P
2	SF	BC	BT	TG	PA	S	FN
3	SF	BC	BT	EG	MA	S	FP
4	SF	BC	BT	EG	MA	S	FP
5	SF	MC	BT	EG	MA	S	FN
6	SF	BC	BT	TG	MA	S	P
7	SF	BC	TBT	TG	MA	S	P
8	SF	MC	BT	EG	MA	A-	FN
9	SF	BC	BT	TG	PA	S	P
10	SF	BC	BT	EG	MA	S	P
11	STF	BC	BT	TG	MA	S	P
12	STF	BC	BT	TG	MA	S	FP
13	SF	BC	BT	TG	PA	S	FN
14	STF	BC	BT	TG	MA	S	P
15	SF	TBC	TBT	G	MA	S	P
16	SF	TBC	TBT	M	A	S	TP
17	SF	BC	BT	TG	MA	S	P
18	SF	BC	BT	EG	MA	S	FP
19	SF	BC	BT	EG	MA	A-	P
20	SF	BC	BT	EG	MA	A-	P
21	STF	TBC	TBT	G	MA	A-	TP
22	SF	BC	BT	EG	MA	A-	P
23	SM	BC	BT	EG	MA	A-	P
24	SF	MC	MT	G	PA	S	N
25	SM	TBC	TBT	TG	TA	AT-	EP
26	SM	BC	BT	EG	MA	A-	P
27	SM	TBC	TBT	TG	TA	AT-	EP
28	SF	FC	MT	EG	PA	S	TN
29	SM	BC	BT	EG	MA	A-	FN
30	SF	BC	BT	EG	MA	A-	P
31	SF	BC	TBT	EG	MA	A-	P
32	STF	BC	BT	EG	MA	S	P
33	STF	BC	BT	EG	MA	S	P
34	SF	MC	MT	EG	PA	S	N
35	SM	TBC	TBT	TG	TA	S	EP
36	SM	TBC	TBT	TG	TA	S	EP
37	SF	MC	MT	TG	PA	A-	TN
38	SF	BC	BT	EG	MA	S	P
39	SF	BC	TBT	EG	MA	A-	P
40	SF	BC	BT	EG	MA	A-	FP
41	SF	BC	TBT	TG	MA	A+	FP
42	SF	BC	BT	EG	MA	S	P
43	SF	BC	TBT	TG	PA	S	P
44	STF	MC	MT	EG	PA	A-	N
45	SF	BC	TBT	TG	MA	S	P
46	STF	BC	TBT	TG	MA	AT-	P
47	SF	FC	MT	EG	PA	A-	TN
48	SM	FC	MT	EG	PA	S	TN
49	SM	MC	MT	EG	MA	A-	FN
50	SF	BC	BT	EG	MA	S	P
51	STF	BC	TBT	EG	MA	S	P
52	SM	BC	BT	TG	PA	S	FN
53	STF	BC	TBT	TG	MA	A-	P
54	SF	BC	TBT	TG	MA	A-	P

TABLEAU 3 - Evaluation des composants des sédiments lagunaires.

St	Halimeda	Foramif	Coquilles	Divers
1	+++		++	+
2	++++		+	+
3	++++		++	+
4	++++		++	+
5	+++		++	+
6	++		+	+
7	+++		+	+
8	++++		++	+
9	+++		+	+
10	+++		+	+
11	++	++		+
12	++	+++		++
13		+++	+	++
14	+	+++	+	++
15		+++	+	++
16		++++	+	++
17	++		+	++
18	++		+	+
19	++		++	+
20	++		+	+
21	++		+	+
22	+++		++	+
23	++		+	++
24	++		+	+
25		+++	++	++
26	++		+	+
27		+++	++	++
28	++			+
29	++		+	+
30	++		++	++
31	++		++	+
32	+		+	+
33	+		+	+
34	+++		+	+
35		++	+++	+
36		++	+++	++
37	++			+
38	+++		+	+
39	+++		+	+

1/ Critères dimensionnels et indices

A : Taille moyenne

Les sédiments du lagon sont principalement des sables fins répartis dans toute la gamme bathymétrique prospectée entre 2 et 36 mètres. Cependant, on rencontre quelques sables très fins dans une tache centre-nord étalée entre 15 et 30 mètres ainsi que sur une bande discontinue longeant la bordure est et sud est entre 9 et 30 mètres. Cette dernière bande est abritée des vents dominants en arrière du motu principal entre 20 et 30 mètres et elle se retrouve à la limite des cones d'épandage liés à l'activité hydrodynamique des hoa à des profondeurs de l'ordre de 10 mètres.

On rencontre également des sables moyens très dispersés le long des bords du lagon à des profondeurs inférieures à 10 mètres au sud-est, à l'est, et au nord-est et entre 10 et 15 mètres sur le bord occidental. Ces taches dans le secteur de la passe sont vraisemblablement liées aux perturbations de l'hydrodynamisme engendrées par la présence de nombreux pinacles coralliens. Hormis ces taches dispersées, des sables moyens forment une étendue importante empiétant sur le bord de la cuvette profonde et se répartissant de 20 à 36 mètres.

Les caractéristiques de la taille moyenne des sédiments sont données sur la figure 2.

B : Étalement dimensionnel - classement

Ces deux indices traduisent le degré d'hétérogénéité du sédiment. L'étalement dimensionnel est le seul indice qui tienne compte des dimensions de la particule la plus grande et de la plus petite. Les sables dunaires par exemple auront un indice faible ou très faible alors que l'indice sera d'autant plus grand que le sédiment sera composé de particules de tailles très différentes.

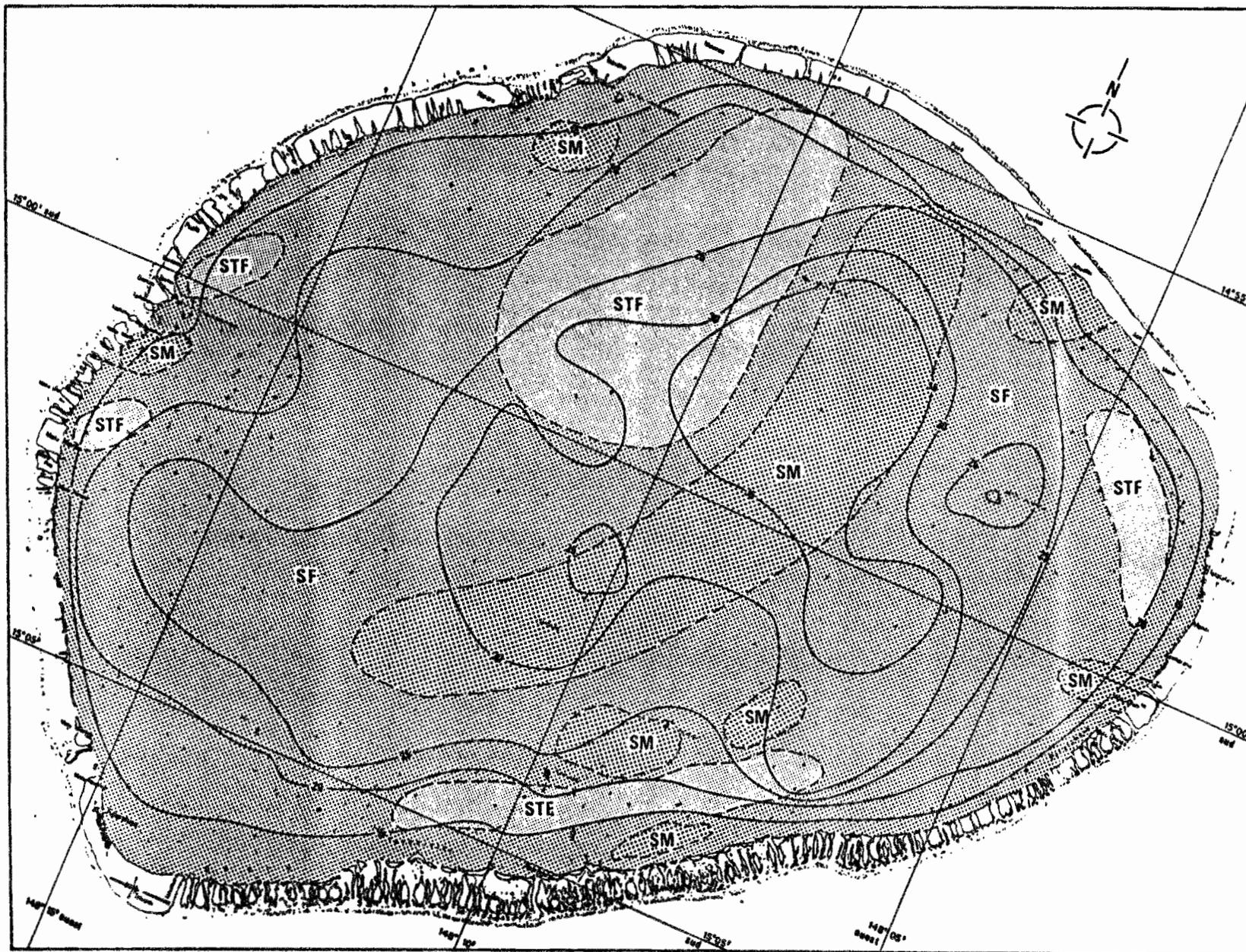


fig. 2 — Représentation de la taille moyenne des échantillons.

Le classement permet d'ajouter une notion de tri sélectif des particules, l'hydrodynamisme entraînant selon son intensité et sa direction des éléments de forme ou de taille précises.

La normalité des distributions ou Kurtosis (KG) a un sens similaire au classement car plus les valeurs sont fortes, plus l'histogramme de fréquence est étroit et donc mieux le sédiment est classé.

La majorité des prélèvements étudiés sont bien classés, à étalement dimensionnel extrêmement grand ou très grand. Le sédiment lagonaire est donc le plus souvent hétérogène, mais une partie très importante se situe dans une gamme dimensionnelle relativement restreinte. Cette remarque affecte les différents types de sables précédemment cités : sables moyens, sables fins et sables très fins.

Un certain nombre de stations ne présentent pas ces caractéristiques : ce sont des sables moyens qui sont très bien classés et dont le GT est très grand. La fraction dimensionnelle dominante correspond aux foraminifères **Miliolidae**. Ces stations se trouvent soit dans la cuvette profonde (station 25) soit sur les bords du lagon (stations 27, 35 et 36). Ou encore, ce sont des sables moyens qui, au contraire, sont mal ou faiblement classés, donc très hétérogènes, sans qu'on puisse en interpréter la cause (stations 48 et 49).

Ce sont aussi des sables fins qui sont très bien classés à GT simplement grand ou moyen, et qui représentent les sédiments les plus homogènes de cet échantillonnage (stations 15, 16 et 21) ou, au contraire, des sables fins mal ou faiblement classés, dont l'étalement dimensionnel va de grand à extrêmement grand, ce qui traduit des sédiments à forte tendance hétérogène (stations 5, 8, 24, 28, 34, 37 et 47).

Une seule station de sable très fin s'avère mal classée avec un étalement dimensionnel extrêmement grand (station 44).

C : Tri et symétrie

Le tri possède un sens très proche de celui du classement, car plus les valeurs en sont faibles, mieux le sédiment est trié. Cependant, calculé à partir des valeurs 5 et 95 %, il permet d'apprécier le rôle et l'importance de la fraction grossière ou de la fraction fine, notamment si les résultats sont exploités en même temps que ceux fournis par la symétrie. La symétrie est positive s'il y a prépondérance des éléments grossiers et négative lorsque les particules fines dominent. Dans le cas où il y a symétrie, la distribution se rapproche de celle de Gauss. Les deux tiers des prélèvements sont symétriques et parmi ceux-ci sont représentées les trois classes de sables : moyen, fin et très fin. Cependant, plus de la moitié des sédiments très bien triés s'avèrent également symétriques et correspondent à des fonds inférieurs à 15 mètres. Les autres sédiments très bien triés montrent des symétries "négatives" à "très négatives" et se répartissent dans toutes les profondeurs de 4 à 33 mètres sauf ceux de la station 54 où la symétrie est positive.

Parmi les sédiments symétriques, on note une majorité d'échantillons bien triés correspondant encore aux trois classes de sables. Quelques stations se distinguent cependant en étant mal triées ; elles se situent notamment dans les fonds les plus importants (stations 24 et 28). Les autres stations sont le plus souvent bien triées avec une symétrie négative (stations 8, 19, 20, 22, 23, 26, 29, 30, 40 et 53) mais quelques unes présentent la particularité d'être simultanément mal triées et à symétrie négative (stations 37, 44, 47 et 49).

De façon générale, on observe une forte dominance des prélèvements symétriques dans lesquels les fractions fines et grossières sont sensiblement également représentées. Les autres stations présentent une symétrie négative à très négative indiquant une dominance nette des particules fines. Dans une seule station les éléments grossiers sont prépondérants.

D : Facteur hydrodynamique

Le facteur hydrodynamique caractérise l'aptitude au transport du sédiment considéré (WEYDERT, 1973). Il synthétise les valeurs de la normalité des distributions et le classement. Les valeurs positives concernent des sédiments en cours de transport par le facteur hydrodynamique alors que les valeurs négatives affectent des sédiments peu mobiles, stables. Des valeurs très négatives ou négatives s'observent en quelques stations de sable fin réparties parallèlement à la côte sud-est du lagon sur des fonds compris entre 20 et 36 mètres (stations 48, 47, 24, 28 et 34) ainsi que par petits fonds sur la côte sud et la côte nord (stations 37 et 44).

La plupart des autres stations montrent un indice de facteur hydrodynamique positif ou même très positif. Les valeurs très positives s'observent au débouché des hoa dans le lagon à moins de 10 mètres de profondeur (stations 27, 35 et 36) et de manière plus surprenante par 34 mètres au milieu du lagon (station 25). Les valeurs positives se rencontrent également au débouché des hoa ou dans les hoa eux-mêmes entre 2 et 12 mètres (stations 15, 16, 41, 42, 43, 44, 45, 46) ainsi que de part et d'autre de la passe (stations 5, 6, 7, 9, 10, 50 et 51) ou encore assez dispersées dans le lagon (14, 20, 21, 22, 26, 31).

2/ Composition du sédiment

La plupart des prélèvements comportent une fraction importante constituée essentiellement d'articles d'**Halimeda** et seulement 6 stations n'en renferment pas du tout. Les sables à articles d'**Halimeda** dominants dans les fractions grossières (supérieures à 1,25 mm) se répartissent principalement dans le quart occidental du lagon, entre 15 et 28 mètres. Ailleurs, la teneur en articles diminue sensiblement et un gradient décroissant de l'ouest vers l'est semble se dégager. Cependant, si les sables à **Halimeda** forment l'essentiel des sédiments lagonaires, il faut noter qu'ils ne se rencontrent pas sur le bord sud-est, est et nord-est et qu'ils n'intéressent qu'une partie de la cuvette profonde puisqu'ils se répartissent d'une quinzaine de mètres de fond (exceptionnellement moins)

jusqu'à plus de 30 mètres. Outre le gradient ouest-est, l'abondance des articles semble également diminuer au-delà d'une vingtaine de mètres.

Les foraminifères de la famille des **Miliolidae** constituent une fraction très importante, voire dominante de certaines stations. Ces organismes se rencontrent dans une gamme dimensionnelle comprise entre 0,8 et 0,2 mm et leur abondance relative est déterminante pour caractériser quelques stations dont le classement en sable moyen est dû à la présence de ces foraminifères (station 25).

Les sables à foraminifères se rencontrent en particulier dans les fonds inférieurs à 10 mètres de la bordure méridionale et orientale du lagon mais aussi dans la partie centrale nord, au bord de la cuvette profonde, à des profondeurs atteignant 36 mètres.

Les débris coquilliers sont relativement peu abondants dans toutes les stations où ils ne constituent jamais une fraction dominante. Ceci laisse supposer l'absence de biocénose à mollusques, et notamment de bivalves. La représentation de ces résultats est donnée figure 3.

CONCLUSION

Les sédiments du lagon de Tikehau sont constitués de débris organogènes calcaires parmi lesquels on rencontre notamment :

- des articles d'algues calcaires **Halimeda** dont l'abondance décroît de l'ouest vers l'est ;

- des foraminifères de la famille des **Miliolidae** répandus le long des côtes nord-est, est et sud-est en particulier au niveau des débouchés de hoa, à faible profondeur, ainsi que dans une grande plage centrale atteignant plus de 30 mètres de fond ;

- des débris coquilliers peu abondants mais omniprésents.

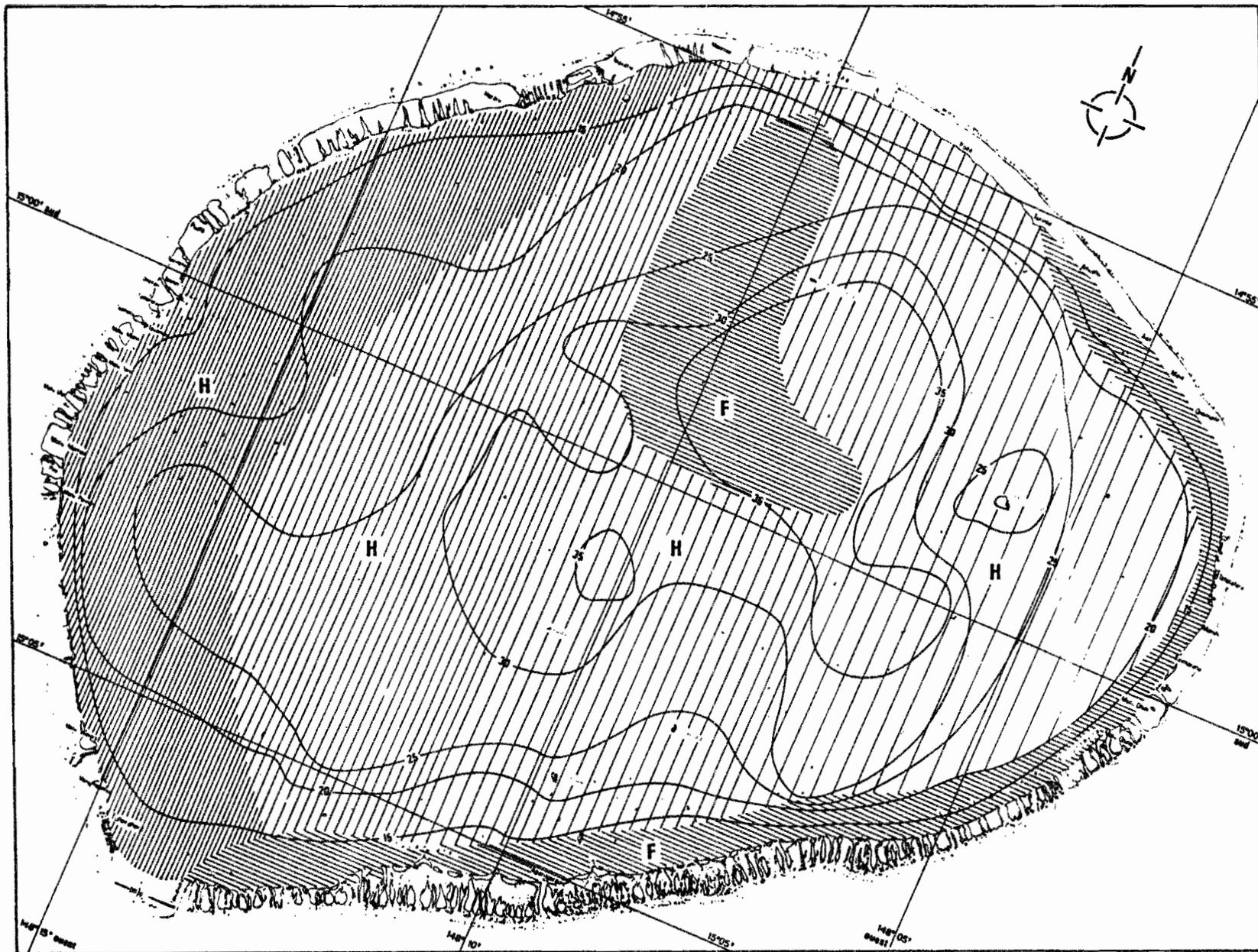


fig. 3 — Éléments constitutifs principaux du sédiment.

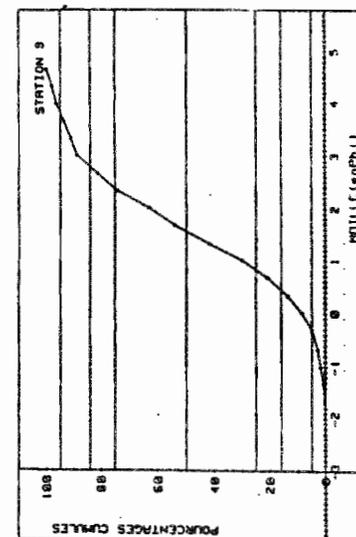
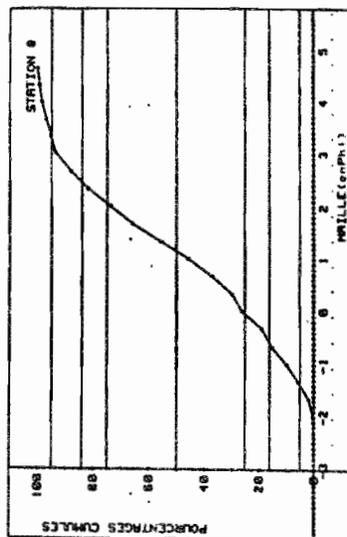
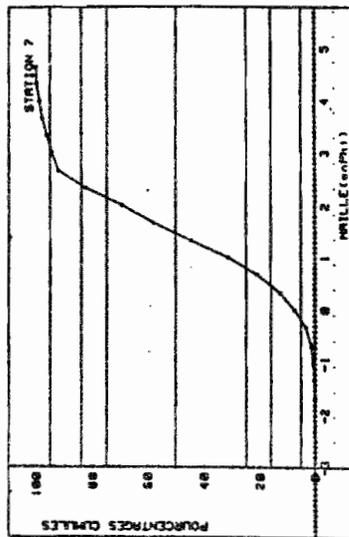
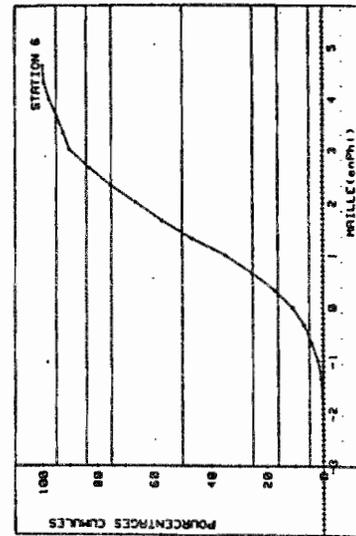
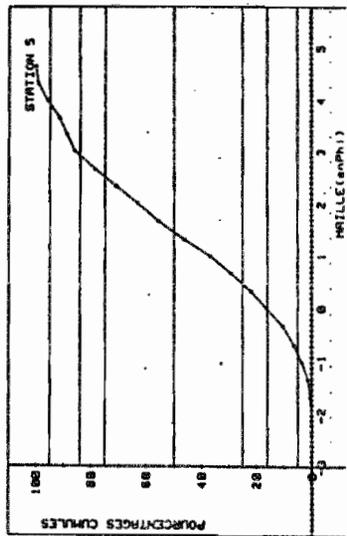
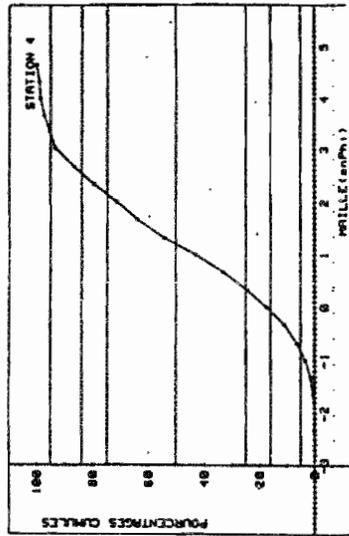
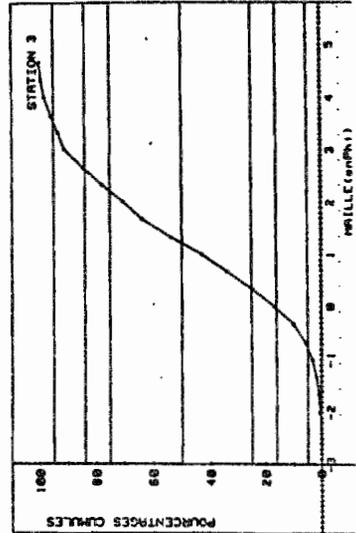
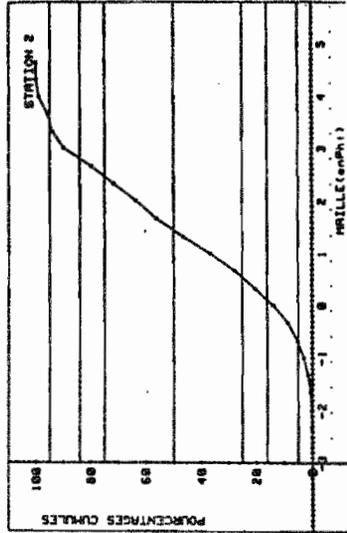
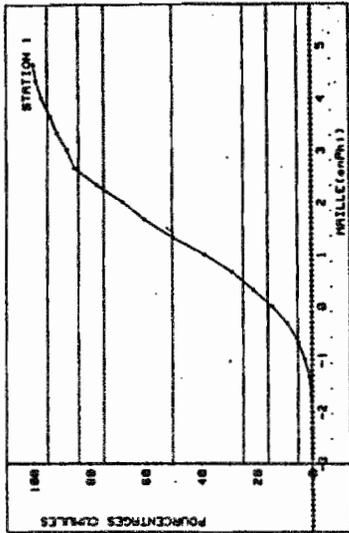
Ces sédiments sont tous des sables, mais les sables fins dominant, généralement bien classés, bien triés, où les proportions de particules fines et grossières sont le plus souvent équivalentes et ces sables fins peuvent être assez facilement remaniés par les courants. Les sables moyens se confondent assez bien avec les sables à foraminifères. Ils sont également bien triés, bien classés, avec ou sans dominance des particules fines, mais aussi relativement instables vis-à-vis de l'hydrodynamisme.

Les sables très fins sont peu représentés, avec les mêmes caractéristiques de tri et de classement, sans dominance d'une classe de particules, et le plus souvent relativement stables.

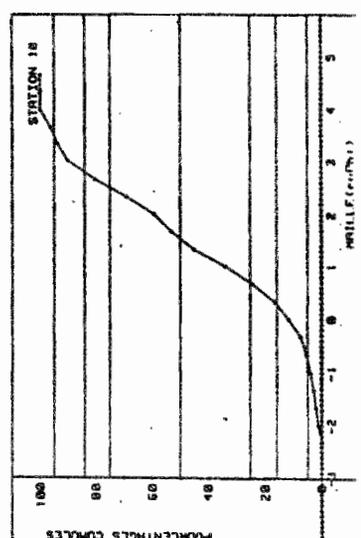
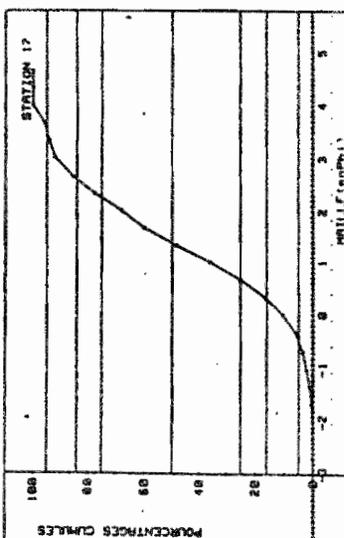
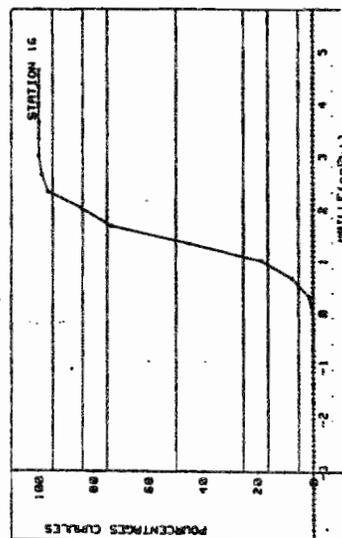
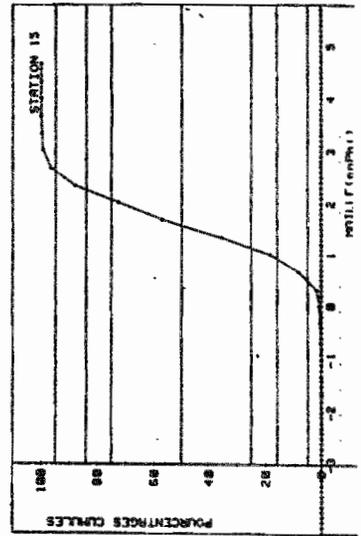
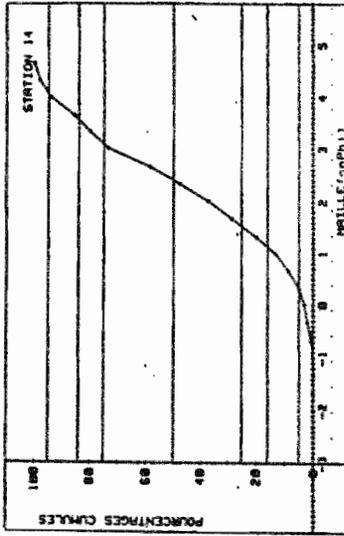
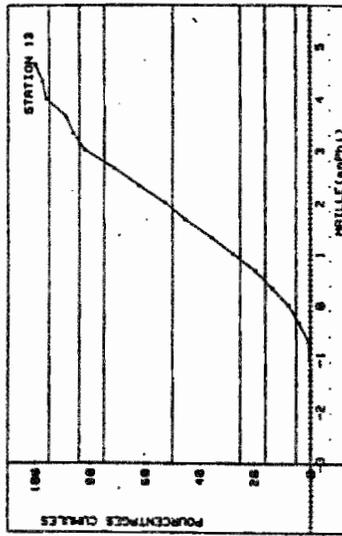
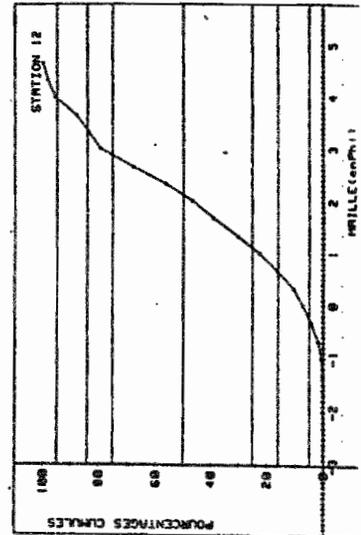
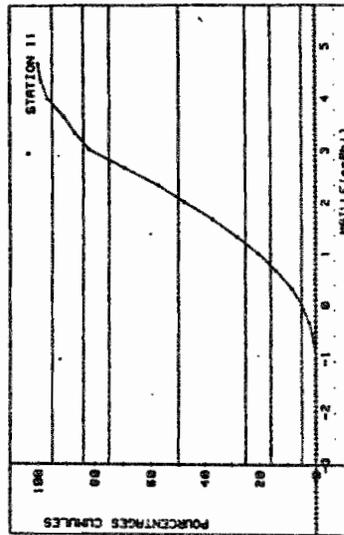
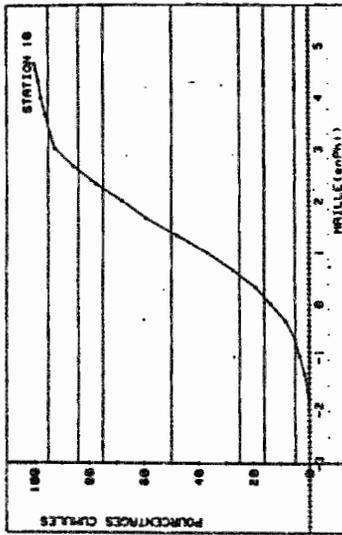
Les hoa et leurs débouchés sont le siège d'un hydrodynamisme actif induisant des dépôts lagunaires en auréoles concentriques ou en bandes parallèles à la côte évoluant des sables moyens vers les sables très fins.

Les abords de la passe présentent le même phénomène, mais avec des plages sédimentaires plus restreintes et dispersées, vraisemblablement fortement influencées par la présence des nombreux pâtés coralliens qui parsèment le fond de cette région. De manière surprenante, on observe une grande plage au centre du lagon, en bordure de la cuvette profonde, où les sédiments semblent témoigner d'un hydrodynamisme relativement actif qui n'a cependant pas pu être mis en évidence dans l'état actuel des travaux effectués.

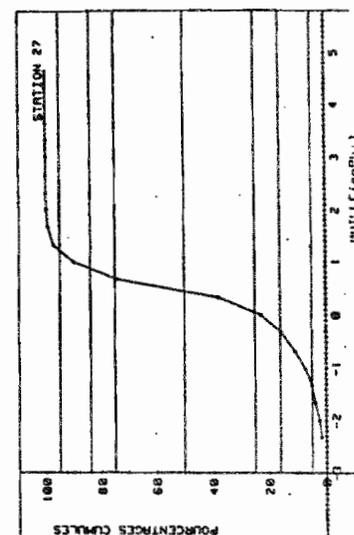
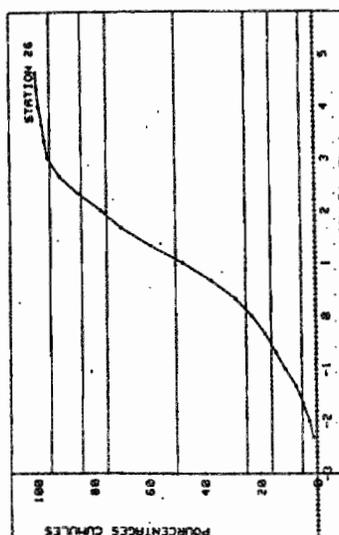
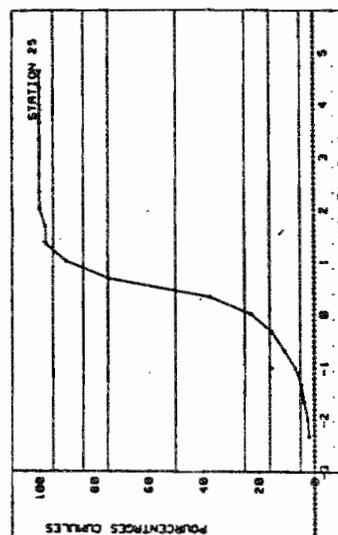
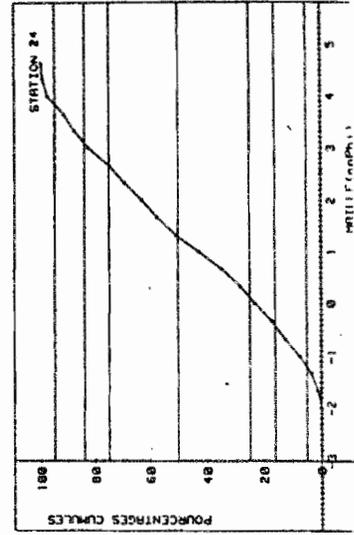
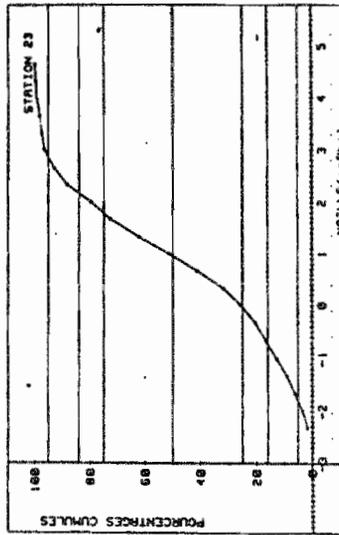
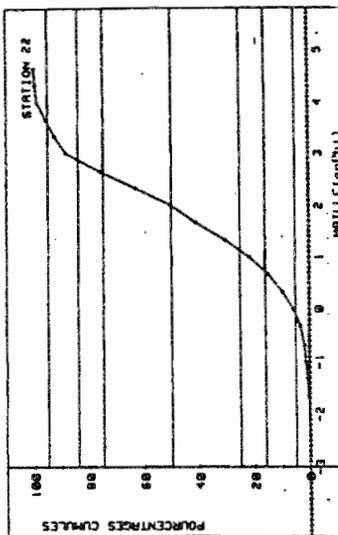
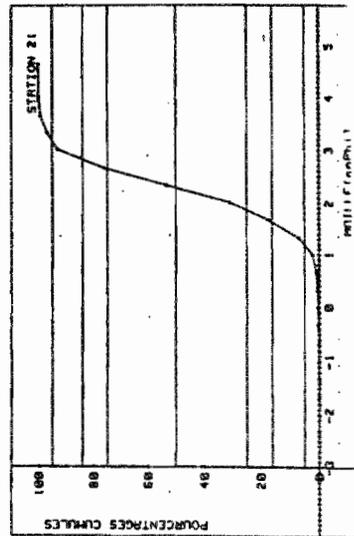
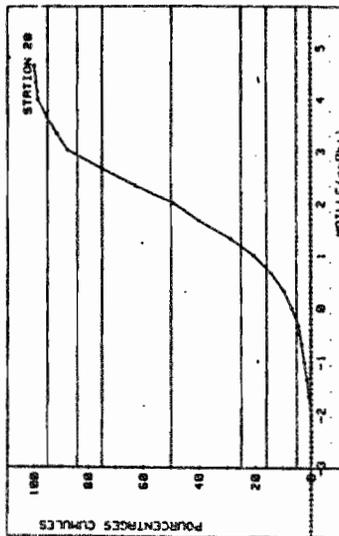
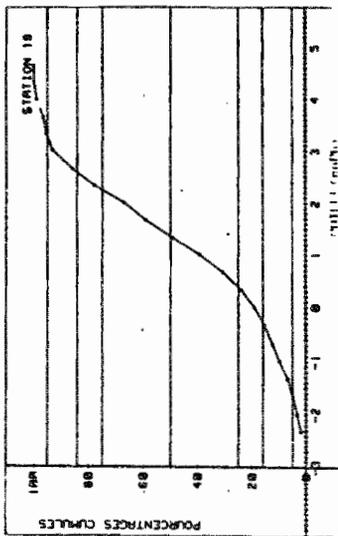
ANNEXE III - Courbes cumulatives en pourcentages pondéraux.



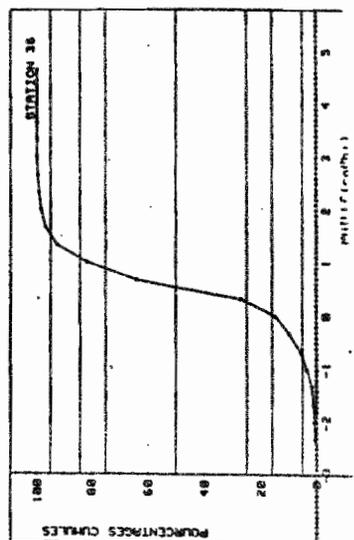
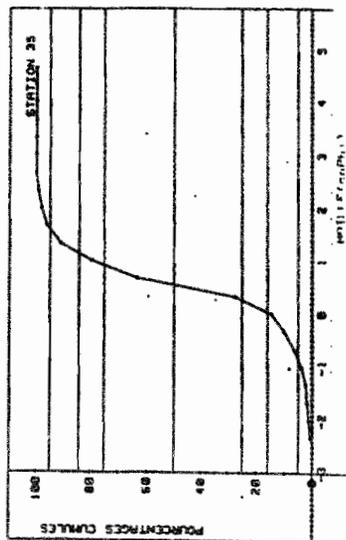
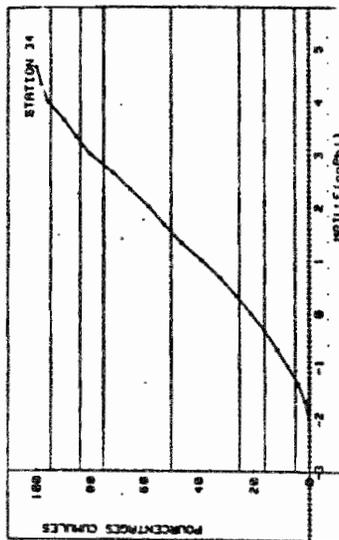
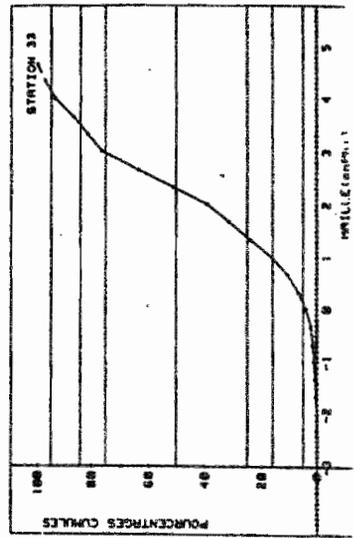
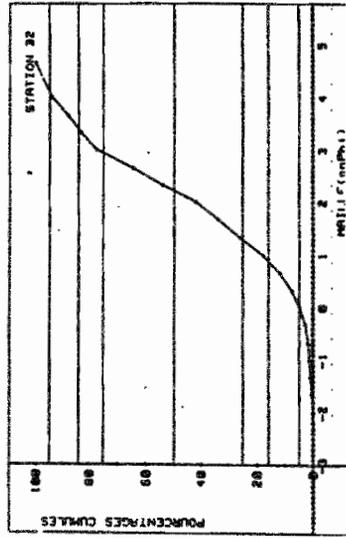
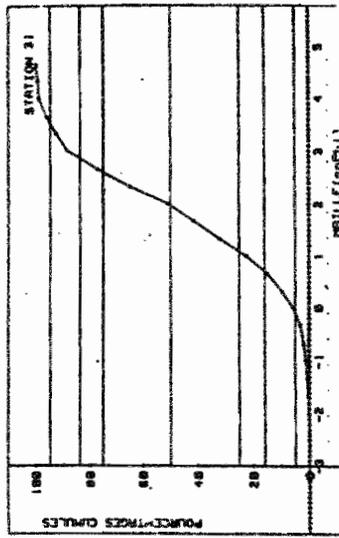
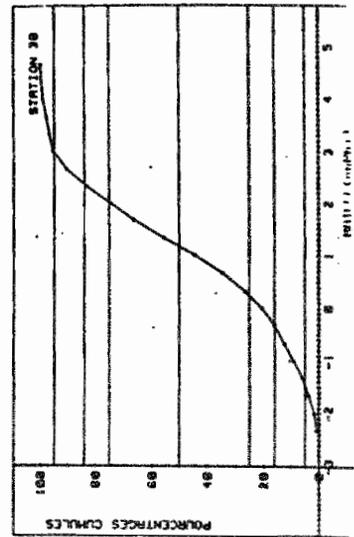
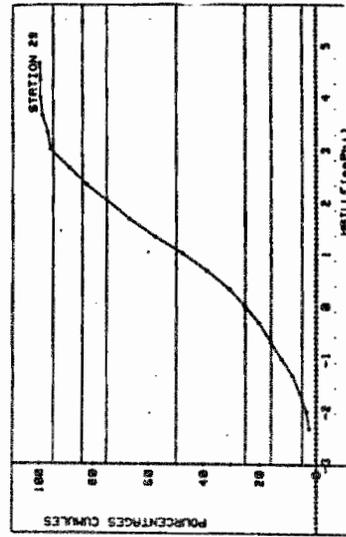
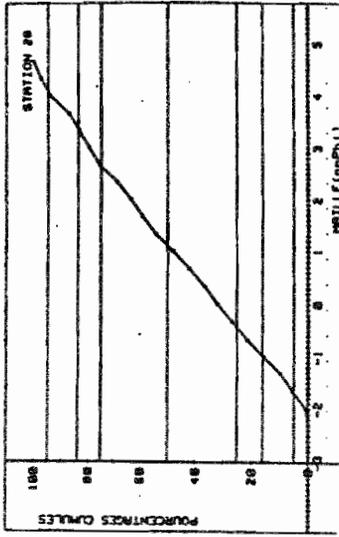
ANNEXE III - Courbes cumulatives en pourcentages pondéraux.



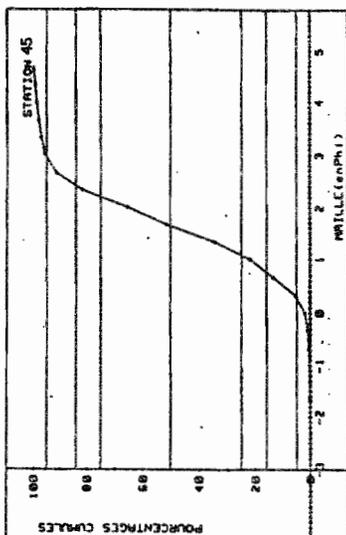
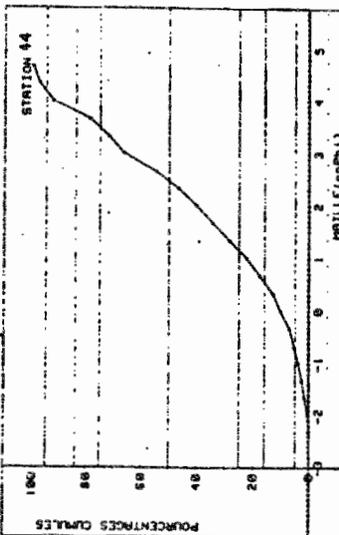
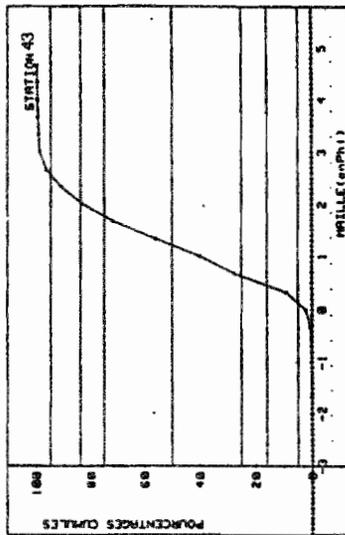
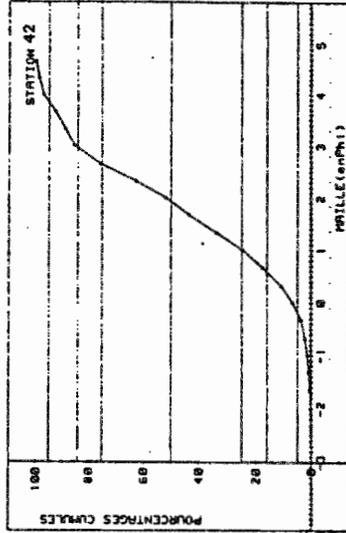
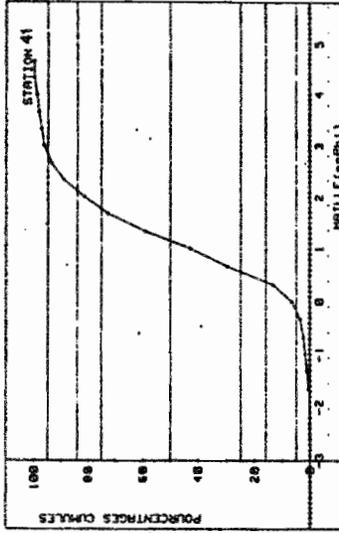
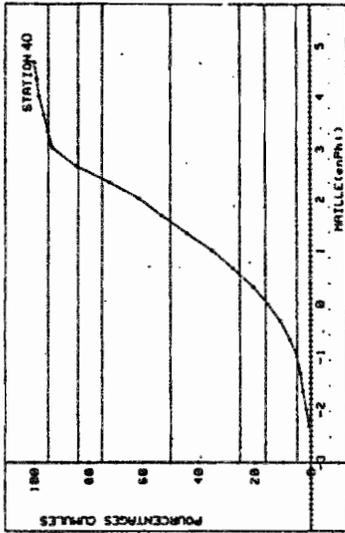
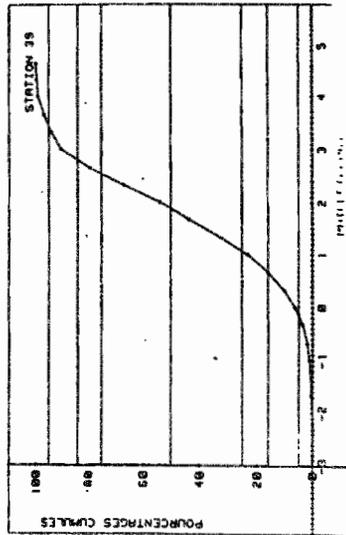
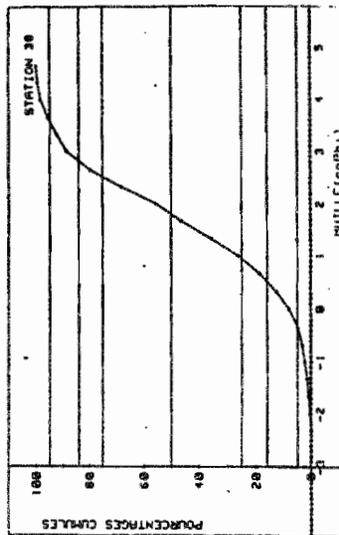
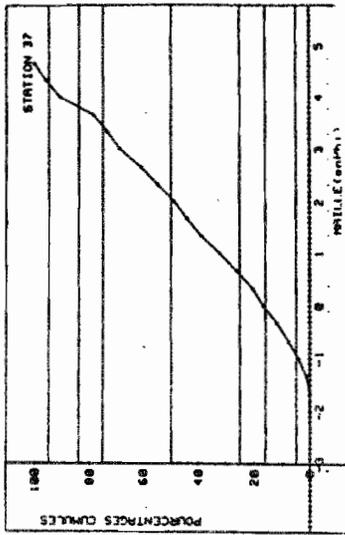
ANNEXE III - Courbes cumulatives en pourcentages pondéraux.



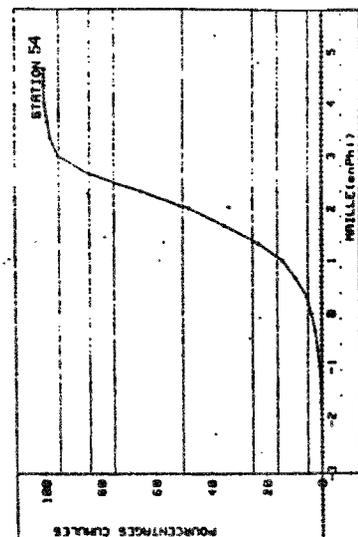
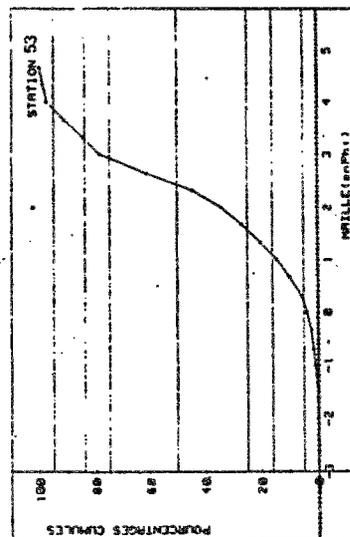
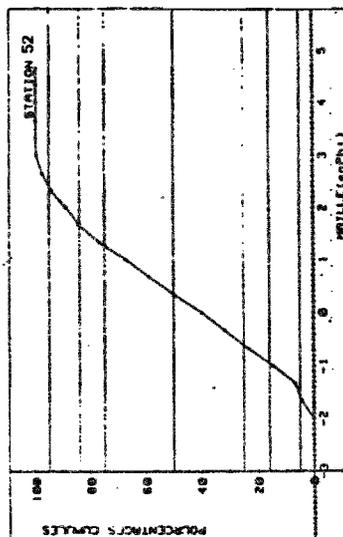
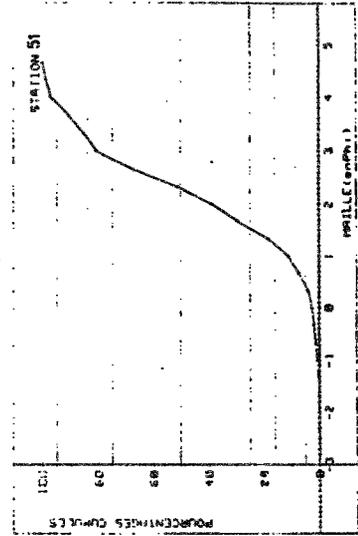
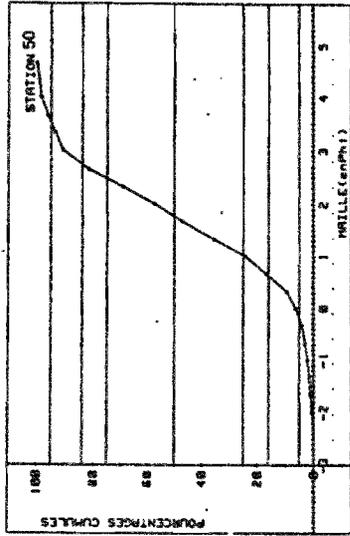
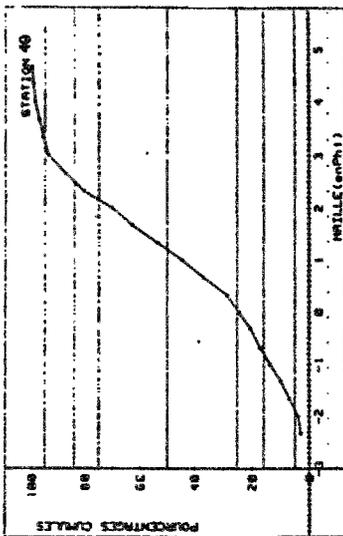
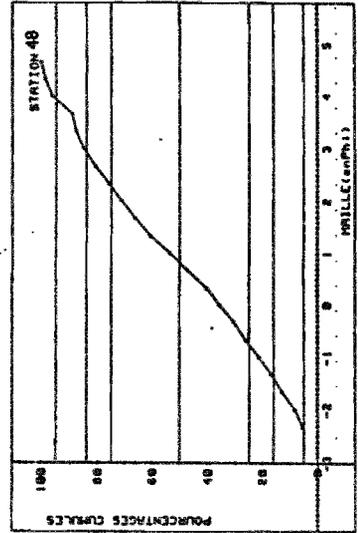
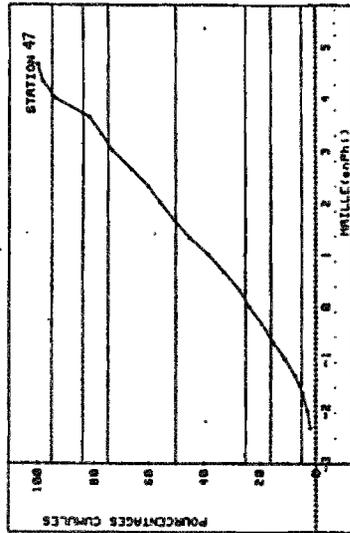
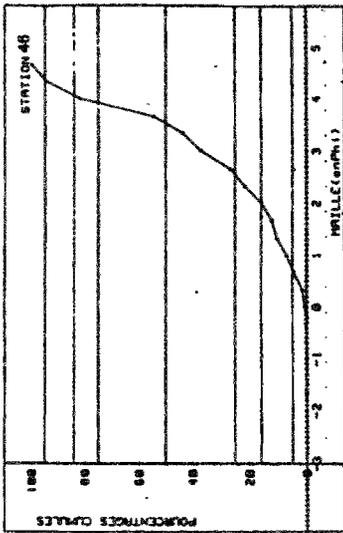
ANNEXE III - Courbes cumulatives en pourcentages pondéraux,



ANNEXE III - Courbes cumulatives en pourcentages pondéraux.



ANNEXE III - Courbes cumulatives en pourcentages pondéraux,



ANNEXE 5 — Caractéristiques sédimentaires selon les valeurs des indices.

Taille moyenne (mm)					
	1	0,5	0,25	0,063	
		<i>Sable Moyen</i>	<i>Sable Fin</i>	<i>Sable Très Fin</i>	
		SM	SF	STF	

Étalement dimensionnel						
	2	1,5	1	0,5	0,25	
	<i>Extrêmement Grand</i>	<i>Très Grand</i>	<i>Grand</i>	<i>Moyen</i>	<i>Faible</i>	<i>Extrêmement Faible</i>
	EG	TG	G	M	F	EF

Classement						
	2	1,5	1	0,5	0,25	
	<i>Nom Classé</i>	<i>Faiblement Classé</i>	<i>Moyennement Classé</i>	<i>Bien Classé</i>	<i>Très Bien Classé</i>	<i>Extrêmement Bien Classé</i>
	NC	FC	MC	BC	TBC	EBC

Normalité des distributions						
	3	1,50	1,11	0,90	0,67	
	<i>Extrêmement Accusé</i>	<i>Très Accusé</i>	<i>Accusé</i>	<i>Moyennement Accusé</i>	<i>Peu Accusé</i>	<i>Très Peu Accusé</i>
	EA	TA	A	MA	PA	TPA

Triage					
	2	1,5	1,1	0,5	
	<i>Très Mal Trié</i>	<i>Mal Trié</i>	<i>Bien Trié</i>	<i>Très Bien Trié</i>	<i>Extrêmement Bien Trié</i>
	TMT	MT	BT	TBT	EBT

Facteur hydrodynamique								
	-1	-0,5	-0,1	0	0,1	0,5	1	
	<i>Extrêmement Négatif</i>	<i>Très Négatif</i>	<i>Négatif</i>	<i>Peu Négatif</i>	<i>Peu Positif</i>	<i>Positif</i>	<i>Très Positif</i>	<i>Extrêmement Positif</i>
	EN	TN	N	PN	PP	P	TP	EP

Symétrie						
	-1	-0,30	-0,10	0,10	0,30	1
	<i>Très Négative</i>	<i>Négative</i>	<i>Symétrique</i>	<i>Positive</i>	<i>Très Positive</i>	
	AT-	A-	S	A+	AT+	

BIBLIOGRAPHIE

- FOLK (R.L.) et WARD (W.C.), 1957 - Brazos river bar : a study of significance of grain size parameters. J. Sedim. Petrol., 27 : 3-26.
- KRUMBEIN (W.C.), 1936 - Application of logarithmic moments to size frequency distribution of sediments. J. Seim. petrol., 6 : 35-47.
- RIVIERE (A.), 1952 - Expression analytique générale de la granulométrie des sédiments meubles. Bull. Soc. Geol. France, 2 (13) : 155-167.
- WEYDERT (P.), 1971 - Etude sédimentologique et hydrodynamique d'une coupe de la partie médiane du grand récif de Tuléar (SW Madagascar). Tethys, 1 : 237-280.
- WEYDERT (P.), 1973 - Morphologie et sédimentologie de la partie méridionale du grand récif de Tuléar (SW Madagascar) : les ensembles sédimentaires de la pente interne. Tethys, supp. 5 : 133- 156.
- WEYDERT (P.), 1976 - Manuel de sédimentométrie et d'arénologie. Principe, définition, méthodes d'interprétation et critique du protocole d'analyse des sédiments par tamisages. Marseille - Luminy : 1-61.

P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

ORSTOM

MODELISATION DE LA CROISSANCE DE EPINEPHELLUS MICRODON
(BLEECKER) OBTENUE A PARTIR DE DONNEES DE MARQUAGE.

Par

E. MORIZE *

B. CAILLART *

* Centre ORSTOM de Tahiti, B.P. 529 - PAPEETE - TAHITI
Polynésie Française

RESUME

Quarante sept jeux de données de marquage - recapture récoltés à Tikehau au cours des années 1985 et 1986 ont été ajustés à la courbe de Von Bertalanffy. Les paramètres calculés sont $L_{\infty} = 550$ mm et $K = 0,38$ année⁻¹.

La comparaison de ces paramètres avec ceux d'autres serranidae montre que cet Epinephelus a une croissance rapide par rapport aux autres. L'indice Pauly (1982), calculé sur de nombreux Epinephelus donne le même résultat. Tikehau serait donc un atoll favorable à la croissance de cette espèce. Ce résultat confirme ceux déjà trouvés pour Lethrinus miniatus (Forster) et Lutjanus fulvus (Bloch et Schneider).

ABSTRACT

Data about marked fishes from Tikehau during 1985 and 1986 have been fitted to the Von Bertalanffy curve. The calculated parameters are $L_{\infty} = 550$ mm and $K = 0,38$ year⁻¹.

When we compare these parameters with those obtained from others serranidae, we find that the growth is generally faster at Tikehau. The Pauly's index (1982), calculated from many Epinephelus in the world, gives the same result. Tikehau would be a very good place for the Epinephelus microdon's growth. Already we found the same conclusions about Lethrinus miniatus (Forster) and Lutjanus fulvus (Bloch and Schneider).

INTRODUCTION

La connaissance des lois de croissance des poissons d'un stock donné est essentielle pour la plupart des estimations de stock, sous les tropiques comme ailleurs, étant donné que c'est la croissance individuelle des poissons qui régit, d'année en année, les captures effectuées par une pêcherie. Pour des raisons pratiques, l'information disponible sur cette croissance est exprimée au moyen d'une équation.

Notre propos, ici, intéresse une espèce de poissons bien représentée dans la production halieutique de l'atoll de Tikehau ; il s'agit de Epinephelus microdon.

Le modèle mathématique choisi pour la courbe de croissance est celui de VON BERTALANFFY (1938). Les données utilisées pour établir les paramètres de cette équation ont été obtenues à partir de marquage - recapture.

A - MATERIEL ET METHODE

Tous les animaux étudiés proviennent de l'atoll de Tikehau.

Le marquage a eu lieu sur des animaux capturés à la ligne dans différents endroits répartis essentiellement dans la partie ouest et sud-ouest de l'atoll. Les zones de pêche étaient choisies en fonction de leur faible profondeur, (0-10 m), de façon à ne pas provoquer de dilatation de la vessie natatoire des poissons au cours de leur remontée à bord. Une fois dans le bateau, les individus sont décrochés de la ligne le plus rapidement possible et plongés dans une grande bassine pleine d'une solution d'eau de mer et de quinaldine. Ce produit a pour effet d'endormir l'animal sans risque et de permettre de le mesurer et de le marquer dans de bonnes conditions. La longueur mesurée est la longueur totale, prise au demi centimètre inférieur grâce à une règle à butée.

Tableau 1 - Données marquage-recapture pour *Epinephelus microdon*

Lt 0 (mm)	Lt 1 (mm)	T1-T0 (jours)
310	315	51
310	315	51
370	380	56
385	380	56
370	375	57
450	455	61
270	280	63
310	305	65
385	380	65
405	420	71
450	450	71
320	340	79
250	270	83
335	365	85
400	405	85
385	390	87
420	430	89
305	330	90
355	370	90
400	410	90
340	370	98
300	320	112
350	360	112
355	380	118
375	420	121
345	365	138
360	390	142
345	370	144
330	370	149
370	400	149
365	375	152
400	410	153
500	510	153
400	420	155
475	490	158
265	335	159
310	325	177
310	325	177
500	510	177
210	260	181
370	435	192
270	370	218
315	370	267
490	510	278
310	370	327
315	400	337
310	385	450

Une fois mesurée, le poisson est marqué avec une marque de type "floy tag" fixée dans le muscle dorsal grâce à un pistolet "mark II". La marque doit être bien enfoncée dans la chair de l'animal de façon à ce que seule la partie la plus volumineuse, portant les références, dépasse. Aucune précaution particulière n'est prise quant à l'aseptie de l'opération. Marqué, le poisson est remis dans une deuxième bassine d'eau de mer pure. Il y restera jusqu'à ce que l'effet de la quinaldine soit passé. Il est alors rejeté à l'eau. D'après les contrôles que nous avons pu réaliser il ne semble pas que l'animal soit très perturbé par cette opération. Très souvent d'ailleurs les individus marqués remordaient à l'hameçon quelques minutes après leur remise en liberté.

La récupération des poissons s'est faite soit lors de pêche par des professionnels, soit au cours de pêche expérimentale par notre équipe de l'ORSTOM. Beaucoup d'animaux ont été récupérés mais seules les mesures faites par nous-mêmes sont utilisées pour les calculs, les autres étant souvent complètement erronées.

B - LES DONNEES

Les données brutes sont consignées dans le tableau n° 1. Elles comprennent les longueurs initiales (à la première capture), finales (à la recapture) et l'intervalle de temps écoulé en nombre de jours entre les deux. Les données recueillies sur le terrain sont plus nombreuses mais nous n'avons conservé que celles pour lesquelles l'intervalle de temps écoulé était supérieur à 50 jours, ce qui représente 47 jeux de données.

Les tableaux 2 et 3 donnent la ventilation des données en fonction de la longueur initiale. Vingt et un poissons ont passé entre 50 et 100 jours dans l'eau avant d'être recapturés, vingt entre 100 et 200 jours, trois entre 200 et 300 jours, deux entre 300 et 400 et un au-dessus de 400. Quant aux longueurs initiales elles sont réparties entre 200 mm et 500 mm, à raison de cinq entre 200 et 300 mm, trente entre 300 et 400 mm, dix entre 400 et 500 mm et enfin une au-dessus de 500 mm.

TABLEAU 2 - Répartition des données en fonction de l'interval de temps entre deux mesures.

Interval de temps (jours)	Nombre de données
50-60	5
60-70	4
70-80	3
80-90	5
90-100	4
100-110	0
110-120	3
120-130	1
130-140	1
140-150	4
150-160	6
160-170	0
170-180	3
180-190	1
190-200	1
200-210	0
210-220	1
260-270	1
270-280	1
320-330	1
330-340	1
450-460	1

TABLEAU 3 - Répartition des données en fonction des classes de taille des animaux à la première capture.

Classe de taille (mm)	Nombre de données
210-220	1
250-260	1
260-270	1
270-280	2
300-310	2
310-320	9
320-330	1
330-340	2
340-350	3
350-360	3
360-370	2
370-380	5
380-390	3
400-410	5
420-430	1
450-460	2
470-480	1
490-500	1
500-510	2

Tableau 4 - Correspondance - Age relatif - Longueur de la figure 1

Age (année)	Courbe longueur (mm)
.50	95.17
1.00	173.88
1.50	238.96
2.00	292.78
2.50	337.29
3.00	374.10
3.50	404.54
4.00	429.71
4.50	450.52
5.00	467.74
5.50	481.97
6.00	493.74

LE TRAITEMENT DES DONNEES

Les données du marquage sont ajustées à la courbe de VON BERTALANFFY, à savoir :

$$L_t = L_{\infty} \left(1 - e^{-K(t-t_0)} \right) \text{ ou}$$

L_t = longueur à l'âge T (mm)

L_{∞} = longueur à l'âge infini (mm)

K = constante de croissance (année⁻¹)

t_0 = âge théorique auquel $L_t = 0$ (année).

Ne disposant que de couples de longueurs mesurées et de l'intervalle de temps entre les deux mesures, il n'est possible de calculer que des accroissements, t_0 restant inconnu. L'équation nous permettant de calculer les paramètres L_{∞} et K sera :

$$L_{t + \Delta t} = L_t R^{\Delta t} + A (1 - R^{\Delta t}) \quad \text{où } 0 < R < 1$$

avec :

A = L_{∞}

K = $-\text{Log } R$

L_t = longueur initiale

$L_{t + \Delta t}$ = longueur finale

Δt = temps écoulé entre les deux mesures

Pour n triplets donnés (L_t , $L_{t + \Delta t}$, Δt) le programme BGC4 minimisera la fonction :

$$Q = \sum_1^n \left[L_{t + \Delta t} - L_t R^{\Delta t} - A (1 - R^{\Delta t}) \right]^2$$

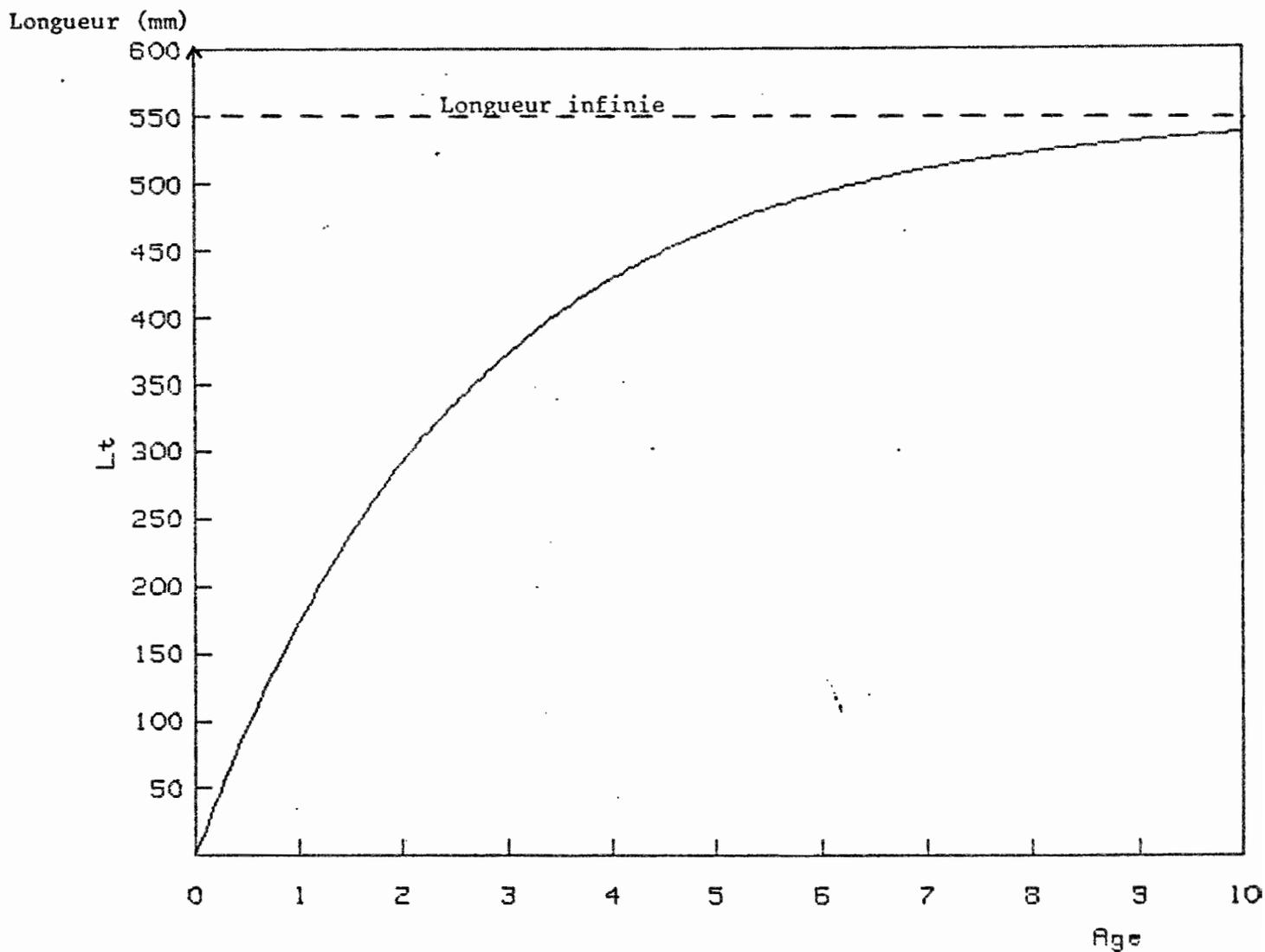


Figure 1 = Courbe de croissance de Epinephelus microdon (en fixant $t_0 = 0$ dans l'équation de Von Bertalanffy) obtenue à partir des données de marquage - recapture.

Tableau 5 : Quelques résultats de croissance de Serranidae

Espèces	L_{∞} (mm)	K (année) ⁻¹	Lieu	Données	Source
Cephalopholis fulva	340	0,63	Jamaïque		24
Epinephelus guttatus	520	0,24	"		24
Epinephelus striatus	900	0,09	"		24
Mycteroperca venenosa	860	0,18	"		24
Epinephelus fuscoguttatus	905	0,20	Kavieng	Petersen	25
Epinephelus fuscoguttatus	991	0,16	"	Elefan I	25
Epinephelus megachir	650	0,26	"	Petersen	25
Epinephelus megachir	660	0,33	"	Elefan I	25
Variola louti	640	0,18	"	Petersen	25
Epinephelus summana	526	0,33	"	Petersen	25
Epinephelus merra	410	0,40	"	Petersen	25
Epinephelus hoedti	581	0,28	Nouvelle-Calédonie	Otolithes	9
Plectropomus leopardus	500	0,16	"	Otolithes	9
Epinephelus maculatus	402	0,28	"	Otolithes	9
Epinephelus tauvina	307	0,29	"	Otolithes	9
Epinephelus rhyncolepis	279	0,49	"	Otolithes	9
Epinephelus aerolatus	276	0,33	"	Otolithes	9
Epinephelus fasciatus	230	0,16	"	Otolithes	9
Epinephelus merra	179	0,27	"	Otolithes	9
Mycteroperca venenosa	86	0,17	Jamaïque	Otolithes	23
Epinephelus guttatus	520	0,24	"	Progression modale	23
Epinephelus guttatus	545	0,22	"	Elefan I	23
Cephalopholis fulva	340	0,63	"	Progression modale	23
Cephalopholis fulva	355	0,56	"	Elefan I	23
Epinephelus cruentatus	340	0,34	"	Progression modale	23
Epinephelus riveatus	135	0,063	S. Atl. Bight	Otolithes	12
Mycteroperca microlepis	129	0,112	"	Otolithes	10
Epinephelus drummondhayi	110,5	0,088	"	Otolithes	12
Mycteroperca phenax	109,0	0,067	"	Otolithes	11
Mycteroperca venenosa	89,5	0,085	St John	Marquage	22
Mycteroperca striatus	802	0,085	"	Marquage	22
Epinephelus guttatus	568	0,119	"	Marquage	22
Epinephelus adscensionis	499	0,110	"	Marquage	22
Cephalopholis fulva	311	0,143	"	Marquage	22
Epinephelus striatus	974	0,185	Iles vierges	Analyse des Probits	16
Epinephelus cruentatus	415	0,13	Curaçao	Otolithes	15
Epinephelus riveatus	1320	0,087	Florida Keys	Otolithes	13
Epinephelus sex fasciatus	309	0,51	Philippines	Elefan I	20
Plectropomus leopardus	647	0,25	Grande barrière récifale	Elefan I	20

en utilisant les dérivées partielles évaluées près de zéro. LE GUEN (1971) et PEREIRO (1977), entre autres, développent bien cette méthode de calcul.

d) Les résultats

La figure 1 représente le tracé de la courbe de croissance, obtenue à partir des données de marquage, en prenant $t_0 = 0$. La longueur infinie est de 550 mm pour un coefficient K de 0,38.

Le tableau n° 4 suivant récapitule pour les âges de 0 à 6 (en prenant $t_0 = 0$) les différentes longueurs obtenues à partir de l'équation trouvée.

e) Discussions

Aucune étude similaire n'a été réalisée sur Epinephelus microdon. Par contre la croissance de nombreux autres serranidae a déjà été étudiée dans le monde. Le tableau n° 5 récapitule quelques résultats obtenus dans la zone intertropicale. Sur trente neuf coefficients de croissance K, six sont supérieurs à 0,38, trente deux inférieurs à 0,34 et un est égal à 0,34. Quant aux L_{∞} treize sur trente neuf sont plus grands que 550 mm.

En ne prenant en compte que le genre Epinephelus nous avons vingt six espèces étudiées. L'indice de PAULY (1982), défini comme suit :

$$I_p = \log_{10} K + 2 \log_{10} \frac{L^3}{3}$$

avec : K = coefficient de croissance en année⁻¹

L_{∞} = longueur pour un âge théorique infini (en cm).

Présente l'avantage d'être relativement constant pour des espèces proches d'un point de vue taxonomique et écologique. Le tableau n° 6 donne les indices I_p calculés pour les différentes espèces étudiées.

Tableau 6 : Indice de Pauly pour quelques *Epinephelus* étudiés dans la zone intertropicale

Espèce	Origine	Ip
<i>Epinephelus guttatus</i>	Récif de Jamaïque	4.8
<i>Epinephelus striatus</i>	" "	4.9
<i>Epinephelus fuscoguttatus</i>	Kavieng	5.2
<i>Epinephelus fuscoguttatus</i>	"	5.2
<i>Epinephelus megachir</i>	"	5.0
<i>Epinephelus megachir</i>	"	5.2
<i>Epinephelus summana</i>	"	5.0
<i>Epinephelus merra</i>	"	4.8
<i>Epinephelus hoedti</i>	Nouvelle-Calédonie	5.0
<i>Epinephelus maculatus</i>	"	5.5
<i>Epinephelus tauvina</i>	"	4.4
<i>Epinephelus rhyncolepis</i>	"	4.6
<i>Epinephelus aerolatus</i>	"	4.4
<i>Epinephelus fasciatus</i>	"	3.9
<i>Epinephelus merra</i>	"	3.9
<i>Epinephelus guttatus</i>	Jamaïque	4.8
<i>Epinephelus guttatus</i>	"	4.8
<i>Epinephelus cruentatus</i>	"	4.6
<i>Epinephelus riveatus</i>	S. Atl. Bight	3.1
<i>Epinephelus drummondhayi</i>	"	3.0
<i>Epinephelus guttatus</i>	St John	4.6
<i>Epinephelus adscensionis</i>	St John	4.4
<i>Epinephelus striatus</i>	Iles vierges	5.2
<i>Epinephelus cruentatus</i>	Curaçao	4.4
<i>Epinephelus riveatus</i>	Florida Keys	5.2
<i>Epinephelus sex fasciatus</i>	Philippines	4.7
<i>Epinephelus microdon</i>	Tikehau	5.1
<i>Epinephelus microdon</i>	Tikehau	5.1

L'indice calculé pour Epinephelus microdon fait partie des plus élevés. Cela signifie que ce poisson aurait une croissance parmi les plus rapides par rapport aux autres Epinephelidae étudiés. Un résultat identique est obtenu pour deux autres espèces du lagon de Tikehau : Lethrinus miniatus et Lutjanus fulvus (CAILLART et al., 1986) : ces deux poissons, comparés à d'autres espèces voisines de l'Indo-Pacifique présentaient des croissances plus soutenues. Les lagons d'atolls seraient donc des milieux privilégiés d'un point de vue "écologique", présentant des facteurs extrinsèques favorisant la croissance. Parmi ces paramètres, on peut retenir une température moyenne du milieu élevée (KINNE, 1960) : 28° C avec peu de variations saisonnières (+ 1,5° C) et une bonne abondance en nourriture pour ces espèces carnivores (mollusques, crustacés, poissons). On remarquera également que pour des espèces identiques, les poissons lagunaires de Polynésie présentent des L plus petits et des coefficients de croissance K plus élevés qu'en d'autres localités. PAULY (1982) rapproche ce fait à la température de l'environnement.

CONCLUSION

Epinephelus microdon (BLEECKER) est une espèce qui se prête bien au marquage puisqu'elle est résistante et à la recapture puisqu'elle est sédentaire sauf en période de ponte. La courbe de croissance obtenue à partir des données d'accroissement dans le milieu naturel, à Tikehau, ajustées à la courbe de VON BERTALANFFY, a pour paramètres $L = 550$ mm et $K = 0,38$ année⁻¹. La comparaison de cette croissance avec celles d'autres serranidae ou Epinephelidae étudiés ailleurs, montre qu'elle est en général plus soutenue. Par ses caractéristiques environnementales Tikehau serait donc favorable à la croissance de cette espèce. Nous avons déjà trouvé le même résultat pour deux autres espèces et l'étude doit se poursuivre sur d'autres espèces commerciales.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAMSON (N.J.), 1971.- Computer programs for fish stock assessments
FAO Fish. Tech. Paper 101, 158 p.
- BERTALANFFY (L.VON), 1938.- A quantitative theory of organic growth.
Hum. Biol., 10 : 181-213.
- CAILLART (B.), FRANC DE FERRIERE (M.) et MORIZE (E.), 1986.- Croissance
de deux espèces de poissons du lagon de Tikehau, Lethrinus
miniatus (SCHNEIDER) et Lutjanus fulvus (SCHNEIDER),
évaluée par la lecture des otolithes.
- DO-CHI (T.), 1977.- Détermination statistique de l'âge : quelques
méthodes de décomposition d'un échantillon en composantes
gaussiennes. Océanis, 3 (10) : 503-530.
- EDDY (S.) and CARLANDER (K.O.), 1940.- The effect of environmental
factors upon the growth rates of Minnesota fishes. Proc.
Minn. Acad. Sci. 8, 14-19.
- HOLDEN (M.J.) et WILLIAMS (T.), 1974.- The biology and population
structure of bass, Dicentrarchus labrax, in english waters.
J. mar. biol. Ass. U.K., 54 : 91-107.
- KINNE (O.), 1960.- Growth, food intake, and food conversion in a
enryplastic fish exposed to different temperatures and
salinities. Physiol. Zool. 33 (4), 288-317.
- LAURENT (M.), 1977.- Séparation d'un mélange : méthode de Bhattacharya
ou des différences logarithmiques. Océanis, 3 (10) : 531-536.
- LE GUEN (J.C.), 1971.- Dynamique des populations de Pseudotolithus
(Fonticulus) elongatus (Bowd. 1825). Poissons. Sciaenidae.
Cah. DRSTOM, Sér. Océanogr., 9 (1) : 3-84.
- LOUBENS (G.), 1980b.- Biologie de quelques espèces de poissons du lagon
néo-calédonien. III. Croissance. Cahiers de l'indopacifique,
2 : 101-153.
- MANOOCH (C.S.) III et HAIMOVICI (M.), 1978.- Age and growth of the gag,
Mycteroperca microlepis, and size - age composition of the
recreational catch off the southeastern United States. Trans.
Ann. Fish. Soc. 107 : 234-240.
- MATHESON (R.H.) III, MANOOCH (C.S.) III et HUNTSMAN (G.R.), 1983.-
Growth, mortality and yield per recruit models for scamp,
Mycteroperca phenax. Unpull. Ms., 14 pp. SEFC, Beaufort lab.
NMFS, NOAA.
- MATHESON (R.H.) III et HUNTSMAN (G.R.), 1984.- Growth, mortality and
yield per recruit models for speckled hind and snowy grouper
from the United States South Atlantic Bight. Trans. Am. Fish.
Soc. 113 : 607-616.

- MOORE (C.M.) et LABISKY (R.F.), 1984.- Population parameters of a relatively unexploited stock of snowy grouper in the lower Florida Keys. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113 : 322-329.
- MUNRO (J.L.) and WILLIAMS (David MCB), 1985.- Assessment and management of coral reef fisheries : Biological, environmental and Socio-economics aspects. Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti.
- NAGELKERKEN (W.P.), 1979.- Biology of the graysby. *Epinephelus cruentatus* of the coral reef of Curacao. *Studies Fauna Curacao* 60, 118 pp.
- OLSEN (D.A.) et LAPLACE (J.A.), 1979.- A study of a Virgin Islands grouper fishery based on a breeding aggregation. *Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst.* 31 : 130-144.
- PAULY (D.), 1978.- A preliminary compilation of fish length growth parameters. *Berichte Inst. F. Meereskunde (KIEL)*, 55, 200 p.
- PAULY (D.), 1980.- A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks : Growth, mortality, and stock recruitment relationships. In SAILA (S.B.) and REEDEL (P.M.) (ed.). *Proceeding of the international workshop on stock assessment for tropical small scale fisheries.* Int. Cent. Mar. Res. Div., Univ. Rhode Island, Sept. 1979, Kingston : 154-172.
- PAULY (D.), 1982.- Une sélection de méthodes simples pour l'estimation des stocks de poissons tropicaux. *FAO. Circulaire sur les pêches n° 729.*
- PAULY (D.) et INGLES (J.), 1982.- Aspects of the growth and natural mortality of exploited coral reef fishes. *Proc. Fourth Int. Coral reef symp.* 1 : 89-98.
- PEREIRO (J.A.), 1977.- Estimation of growth. *Rec. Doc. Scient.. Cicta* : 62-86.
- RANDALL (J.E.), 1962.- Tagging reef fishes in the Virgin Islands. *Proc. Gulf. Carribean Fish. Inst.* 14 : 201-241.
- THOMPSON (R.) et MUNRO (J.L.), 1974a.- The biology, ecology and bionomics of the kinds and groupers, serranidae. pp. 59-81 in Munro, 1983a.
- THOMPSON (R.) et MUNRO (J.L.), 1977.- Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes : Serranidae (hinds and groupers). *J. Fish. Biol.*, 12 : 115-46.
- WRIGHT (A.), DALZELL (P.) et RICHARDS (A.) - Date non publiée. Kavieng Fisheries laboratory.