

ISSN 0755 3412

Océanographie

Notes et Documents n° 28

1986

Contribution à l'étude de L'ATOLL DE TIKEHAU: II

(Archipel des Tuamotu — Polynésie Française)

- CHARPY ROUBAUD (C-J) — *Le microphytobenthos I. Biomasse*
(premiers résultats). p. 1
- CHARPY ROUBAUD (C-J) — *Le microphytobenthos II. Production*
primaire (premiers résultats). p. 51
- CHARPY (J), BONNET (S), LEBORGNE (R) — *Environnement*
matière organique particulaire et
production phyto-planctonique. p. 81
- LEBORGNE (R), BONNET (S), CHARPY (J) — *Le zooplancton. Biomasse,*
composition élémentaire, respiration,
excrétion et production. p. 115
- LEBORGNE (R), MOLL (P) — *Le zooplancton. Note sur la production*
de Thala democratica (Thalacell,
Siphites). p. 153
- BLANCHOT (L), MOLL (P) — *Le zooplancton. Composition biochimique*
de la fraction 35-2000µm. p. 169

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE

POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

ORSTOM

Notes et Documents

N° 28

OCEANOGRAPHIE

ORSTOM
TAHITI
- 1985 -

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

ORSTOM

LE MICROPHYTOBENTHOS : I. BIOMASSE
(PREMIERS RESULTATS)

Par

C.J. CHARPY-ROUBAUD*

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



F23209

RESUME

L'étude de la production primaire benthique des sédiments de Tikehau a été entreprise dans le cadre du programme ATOLL. Les résultats présentés sont ceux obtenus au cours de trois missions réparties sur quatre mois (décembre 85 - mars 86) et ayant trait aux pigments photosynthétiques et à l'A.T.P. dans la couche superficielle et dans l'épaisseur de sédiment. Les variations au sein d'une même station sont très importantes. Dans l'ensemble, les valeurs observées sur les 5 premiers millimètres, avec une moyenne de 10 mg de chlorophylle a par m² et 0,224 µg d'A.T.P. par g de sédiment sec, sont plus faibles que celles données dans la littérature. Les pigments chlorophylliens sont rencontrés jusqu'à 12 cm d'enfouissement mais leur diminution est très nette à partir de la tranche 0,5 cm, exceptée la chlorophylle b qui augmente. La distribution verticale de l'A.T.P. est très hétérogène, mais le nombre d'échantillons exploités est sans doute insuffisant. La contribution du microphytobenthos dans le carbone vivant total est estimée à 76 % si l'on considère la couche superficielle et apparaît plus faible pour les couches sous-jacentes. La biomasse microphytobenthique, dans les 5 premiers millimètres, est 2,5 fois plus élevée que la biomasse phytoplanctonique dans la colonne d'eau. En ce qui concerne l'A.T.P. ce facteur est égal à 1 ou à 8,6 selon que l'on considère les cinq premiers millimètres ou les douze premiers centimètres.

ABSTRACT

Microphytobenthos biomass was studied from december 85 to march 86 in the TIKEHAU lagoon (French Polynesia) using pigments analysis of surface sediment layer (0.5 cm) and deep sediment layer (down to 12 cm). Active chlorophyll values present an average of 10 mg.m^{-2} (0.5 cm integration). At 12 cm, active chlorophyll represents 14 % of the sediment surface value. Therefore chlorophyll b increases with depth in sediment.

Live organic matter is estimated by A.T.P. which averages in surface layer $0.2 \mu\text{g}$ per g. of dry sediment. Vertical distribution of A.T.P. is heterogeneous. Microphytobenthic carbon represents 76 % of the live carbon in surface layer but this value decreases with depth in the sediment. With an average station depth of 20 m, microphytobenthos in 0.5 cm surface layer represents 2.5 times the microphytoplankton, but live carbon is about equal in sediment and in water column ; if we consider 12 cm sediment layer live carbon is 8.6 times the column water live carbon.

INTRODUCTION

Les présentes recherches ont été effectuées dans le cadre de l'opération PROBAT dont les objectifs sont :

1) l'étude quantitative et qualitative de la matière organique vivante et détritique des sédiments ;

2) l'étude de la production microphytobenthique ;

3) l'étude des flux des sels nutritifs dans le sédiment.

Commencée en octobre 1982, cette opération s'insère dans le programme ATOLL. Les résultats obtenus par L. CHARPY (1985) depuis 1982 dans le cadre de ce programme montrent que la teneur élevée en Matière Organique Particulaire (MOP) des eaux lagunaires ne peut s'expliquer par la production phytoplanctonique. Dans l'optique d'une modélisation du fonctionnement du système "lagono-récifal" étudié, il était donc impératif de rechercher et de quantifier d'autres sources de production de MOP. L'importance du compartiment microphytobenthique, maintenant reconnue, a longtemps été sous estimée et les données sont encore peu nombreuses, notamment pour les lagons. Le terme microphytobenthos englobe tous les végétaux microscopiques unicellulaires existant sur et dans les sédiments. (Ces organismes se développent à leur surface où y sont enfouis, se déplacent librement entre les grains des substrats meubles ou restent collés à eux). Le microphytobenthos représente donc, pour le sédiment, le pendant du phytoplancton du pelagos ; les mêmes groupes sont trouvés dans les deux communautés (cyanophycées, phytoflagellés, diatomées), mais les espèces sont bien souvent différentes. La contribution de ces micro-organismes benthiques à l'écosystème lagunaire est abordée ici par l'étude de la teneur des sédiments en pigments photosynthétiques et en Adénosine Triphosphate (A.T.P.).

L'étude des pigments photosynthétiques permet d'estimer indirectement la biomasse du microphytobenthos : 1) La chlorophylle a "active" intervient directement dans la photosynthèse et est donc "le premier indice" à considérer. 2) Les plastes des cellules microphytobenthiques sont particulièrement riches en pigments dits "accessoires", tels les chlorophylles b et c et les caroténoïdes ; ces pigments ont la capacité d'absorber l'énergie lumineuse à différentes longueur d'onde et de trans-

férer cette énergie sur la chlorophylle a. Ils peuvent donc jouer un rôle primordial dans la photosynthèse de ces organismes benthiques, qui se développent à la surface de sédiments parfois profonds et sont aussi, de toutes façons, enfouis dans le sédiment. 3) les phéopigments sont les produits de dégradation des chlorophylles. 4) la chlorophylle a "totale" est la somme "chlorophylle a + phéophytine a". Les analyses ont donc porté sur les points 1) 2) 3) et 4).

L'A.T.P. est reconnu comme un paramètre très important pour estimer la biomasse : les molécules d'A.T.P. se dégradent instantanément à la mort des organismes mais sont présentes dans tous les organismes vivants. Cependant, le seul dosage de l'A.T.P. ne permet pas d'estimer les contributions respectives des micro-organismes appartenant aux différents compartiments : végétal (microphytobenthos), bactérien et animal (meio-faune, représentée par des organismes de taille < 1 mm).

La comparaison entre les quantités de carbone organique, estimées respectivement à partir de la chlorophylle et de l'A.T.P., permet de faire une estimation plus juste de la biomasse microphytobenthique présente dans les sédiments de l'atoll, de décembre 1985 à mars 1986. L'étude de la production primaire benthique et celle des teneurs en C, N et P particulières seront publiées, respectivement, dans ce volume et ultérieurement.

Ces études préliminaires montrent des résultats intéressants. Et, surtout, ce travail a permis de mettre au point une méthodologie dans un domaine d'études pour lequel les méthodes ne sont pas encore unanimement reconnues.

STATIONS ETUDIEES

Au cours de 3 missions, réalisées en décembre 1985 et janvier et février-mars 1986, 9 secteurs, différant par leur localisation ou leurs caractéristiques hydrologiques, ont été prospectés, totalisant 26 stations (Fig. 1 et 1 bis, Tableau 1). Des études de stratification ont été réalisées sur un certain nombre d'entre elles.

Tableau 1 : Position des stations prospectées au cours des mois de décembre 85 et janvier, février et mars 1986 dans le lagon de Iikehau.

Secteur	Localisation	Profondeur de la station (m)	Station
A	Motu-Mauu - sous le vent - sous le vent - au vent	11 18 17	A1 A2 A3
B	Hoa	3 11	B1 B2
C	Passe	8 12	C1 C2
D	Radiale Village - Motu Mauu	19 20 18	D1 D2 D3
E	Plage devant la zone habitée, quai, balise	0.6 2 6 10 15 16 0.5 0.8	E1 E2 E3 E4 E5 E6 E7 E8
F	Radiale Motu manu-cuvette centrale	18 29 35 40	F1 F2 F3 F4
G	Faofaa	19	G1
I	Hoa	8	I2
J	Secteur	12	J1

Fig. 1 : Position des secteurs étudiés de décembre 1985 à mars 1986

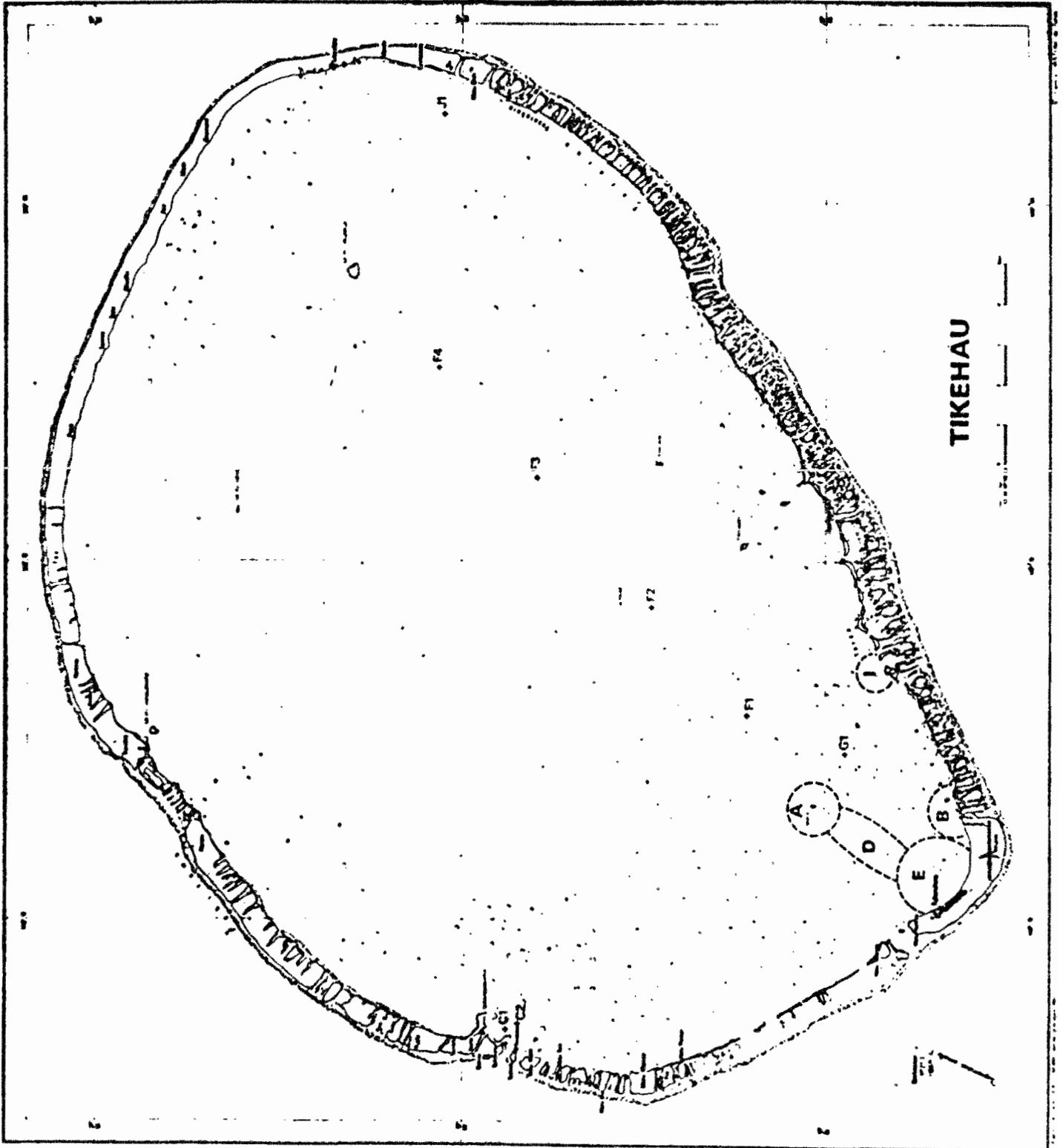
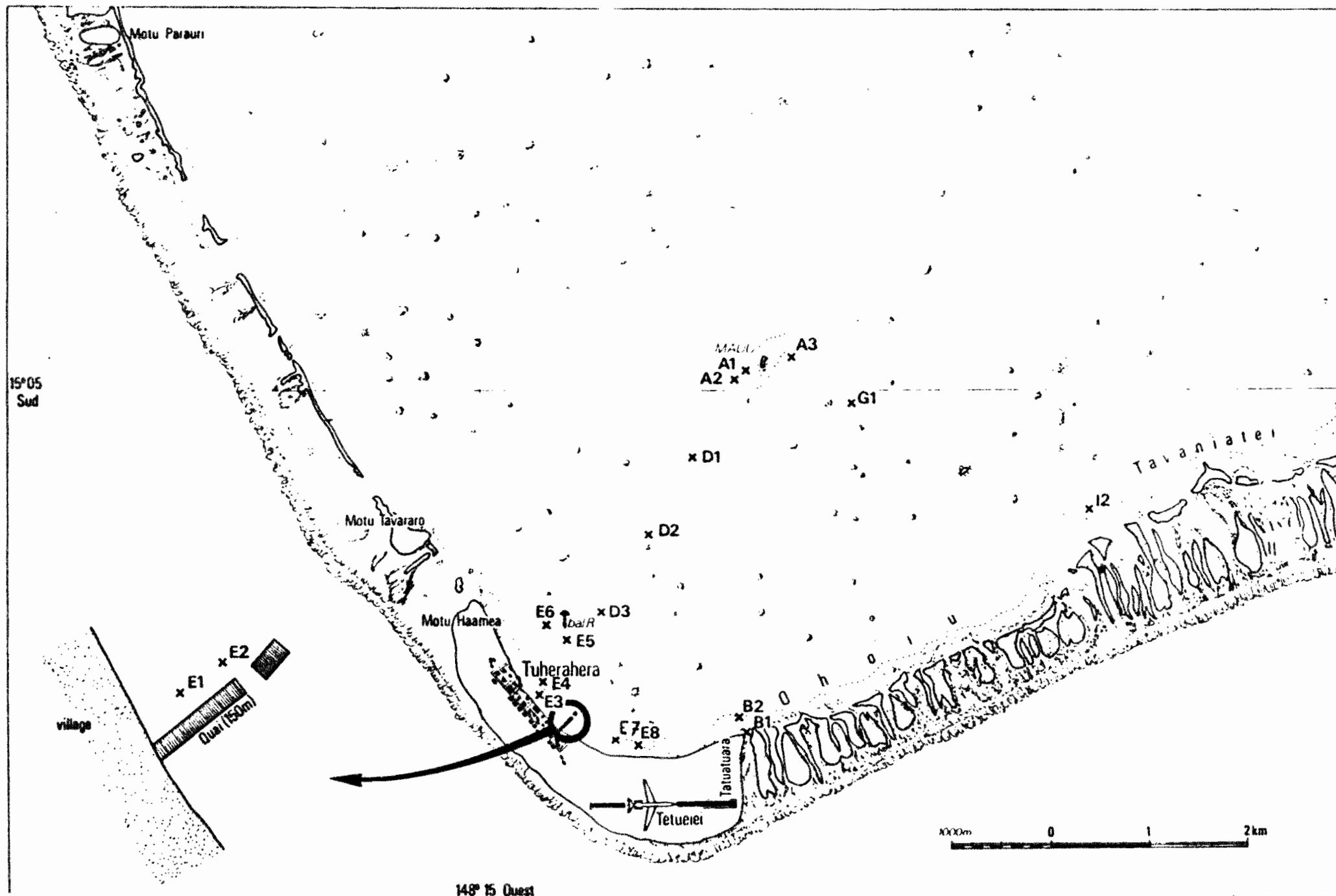


Fig. 1bis : Position des stations prospectées de décembre 1985 à mars 1986



1. Récolte du sédiment : prélèvements et échantillonnage

Les prélèvements ont été effectués en scaphandre autonome ou à pied, selon la profondeur des sédiments étudiés, à l'aide de carottiers. Cette méthode, pratique et rapide, présente trois avantages :

- 1) La couche superficielle du substrat n'est pas perturbée, si les carottiers sont manipulés délicatement ;
- 2) Les prélèvements respectent la stratification in situ des sédiments ;
- 3) les résultats peuvent être rapportés à l'unité de surface avec une bonne précision. Des tubes de plexiglass de deux diamètres différents (2,1 cm et 2,7 cm) et d'une longueur de 25 cm ont été utilisés, suivant le protocole décrit par PLANTE CUNY (1984). Sitôt le prélèvement terminé, le carottier est placé dans un porte carottiers où il est maintenu verticalement jusqu'à sa remontée à bord.

L'échantillonnage a été effectué, pour chaque station, dès la remontée à bord des carottiers et suivant le protocole décrit par PLANTE CUNY (1984) : un piston permet de faire remonter la carotte de sédiment jusqu'à la faire affleurer au bord d'un anneau gabarit ; l'échantillon est obtenu en déplaçant latéralement cet anneau. Deux hauteurs de gabarit ont été utilisées : 0,5 cm et 1 cm. Les échantillons sont transférés directement des carottiers dans des piluliers ou des tubes prépesés qui sont alors placés dans une glacière. Dans le cas de l'étude des sédiments sur une profondeur de plusieurs centimètres, les tranches successives sont obtenues et traitées de la même façon.

2. Extraction et dosage

2.1. Pigments photosynthétiques

L'extraction a été pratiquée en pièce climatisée sur la totalité de l'échantillon et dès le retour au laboratoire de Tikehau. La nécessité de l'élimination totale de l'eau du sédiment ne fait pas l'unanimité et les divergences méthodologiques sont nombreuses (VALLENTINE, 1955, 1960,

COLOCOLOFF, 1972, OLAH, 72, BUNT et al. 72, DALEY et al., 1973). L'idée ralliée ici est celle de PLANTE-CUNY (1978) qui, après de nombreuses expériences sur différents types de sédiments, a décidé de ne plus effectuer de séchage. L'extraction a donc été pratiquée sur le sédiment frais, méthode dont de nombreux auteurs font ressortir les avantages (ODUM ODUM., 1955, HOLDEN, 1965, MORETH et YENTSCH, 1970 et PLANTE CUNY, 1974). De même, la nécessité de broyer ou non le sédiment reste un point litigieux. Cependant, si cette manipulation était recommandée (FENCHEL et STRAARUP, 1971, PLANTE CUNY, 1974, SAUTRIOT, 1977), elle semble aujourd'hui être abandonnée : PLANTE CUNY (1978) passe cette phase sous silence dans l'étude des méthodes d'extraction employées par différents auteurs et elle-même ne pratique plus cette manipulation supplémentaire (comm. pers.). Les expériences préliminaires effectuées sur les sédiments marins de Tikehau, en broyant les échantillons avec un broyeur de Potter tendent à montrer que le broyage n'est pas nécessaire et cette manipulation a été abandonnée. Les échantillons ont été seulement agités fortement, après addition du solvant et au moins 1 fois en cours d'extraction. Le solvant utilisé est de l'acétone à 90 %, ajouté en quantité connue, généralement 15 ml. L'extraction dure entre 18 h et 24 h. Il n'a pas été possible, pour des raisons matérielles (absence de balance dans le laboratoire de Tikehau), d'estimer la teneur préalable du sédiment en eau. L'absence de cette donnée peut biaiser les résultats obtenus (WESTLAKE, 1969, PLANTE CUNY, 1974). Des dispositions ont été prises pour pallier cette lacune à brève échéance. A priori, tenant compte d'une part de la granulométrie des sédiments sur lesquels ont été effectués les présentes recherches et d'autre part de l'important volume d'acétone utilisé pour l'extraction, la dilution de l'acétone ne descend pas au-dessous de 80 %, seuil donné comme critique par HOLDEN (1965) et PLANTE CUNY (1974).

Le surnageant des échantillons sédimentés est ensuite filtré sur filtre GFC. On peut penser que le culot de sédiment n'a retenu, au pire, que des concentrations négligeables de pigments, ainsi que l'a observé PLANTE CUNY (1974) sur du sédiment centrifugé. Les piluliers sont placés à l'étuve, à 70°C, jusqu'au séchage complet du sédiment qu'ils contiennent. Le poids de sédiment sur lequel l'extraction a été faite est obtenu avec une précision de l'ordre de 0,5 milligramme.

Le dosage des pigments a été effectué, parallèlement, suivant deux méthodes.

1. Par mesures spectrophotométriques

Deux spectrophotomètres ont été utilisés successivement : un CONSTANT 320 et un JOBIN et YVON. Les mesures ont été faites avec, respectivement, des cuves de 5 cm et 4 cm de trajet optique. Les densités optiques retenues étaient : 750 - 665 - 645 - 630 et 480 nm, pour estimer la turbidité et doser la chlorophylle a totale, les chlorophylles b et c et les caroténoïdes. Les formules employées sont dérivées de celles de PARSONS et al (1984).

2. Par mesures fluorométriques

Un fluoromètre TURNER 111 a été utilisé pour mesurer les teneurs des sédiments en chlorophylle a active et, après acidification par HCl 0,10 N, en phéopigments.

Les formules employées sont dérivées de celles de YENTSCH et MENZEL (1963).

2.2. A.T.P.

L'extraction a été pratiquée sur la totalité de l'échantillon et dès le retour au laboratoire de Tikehau, ce qui peut être considéré comme "immédiatement" après leur prélèvement comme cela est recommandé par tous les auteurs (LABORDE, 1972, BULLEID, 1977, YINGST, 1978). VAUGELAS (de) (1980) estime à 80 à 95 % la sous-estimation de ses dosages, pour n'avoir pu respecter cette condition.

Il existe plusieurs méthodes pour extraire l'A.T.P. des sédiments et des études comparatives de leur rendement ont été faites (LEE et al., 1971, AUSMUS, 1973, LUNDIN et THORE, 1975, BANCROFT et al., 1976, KARL et LAROCK, 1975. La technique de KARL et LAROCK (1975), qui utilise l' H_2SO_4 comme solvant, permet un taux d'extraction minimum de 63 % (LEE

et al. 1971) et jusqu'à 81-94 % (KARL et LAROCK, 1975) ; cependant, c'est une méthode longue, il est de plus préférable que l'extraction soit précédée par un traitement du sédiment sur une résine échangeuse d'ions et les résultats ne sont pas reproductibles (LEE et al., 1971, BANCROFT et al., 1976). Après avoir tenté de l'utiliser en raison de son rendement maximal d'extraction, je l'ai abandonné à cause de la complexité de son application et, surtout, pour avoir vérifié, ainsi que l'avaient observé KARL et LAROCK (1975) et BANCROFT et al. (1976) qu'elle est difficilement utilisable dans les sédiments calcaires. La méthode utilisée a été celle de BANCROFT et al. (1976) pour sa simplicité d'application. Elle s'adapte en outre à tous les types de sédiments et les résultats sont reproductibles. Toutefois, le rendement d'extraction est variable selon les auteurs : 40 % (KARL et LAROCK, 1975) 100 % (BANCROFT et al., 1976). L'extraction maximale serait obtenue au bout de 30 s - mais aucune dégradation ne se produit au delà de cette durée.

Le protocole utilisé est le suivant :

- 10 ml de NaHCO_3 (0,1 M - pH = 7,5) bouillant sont ajoutés à l'échantillon. L'extraction se poursuit à 100°C pendant 1 mn, agitation intermittente au vortex incluse. Le tube est ensuite bouché et congelé jusqu'à son traitement, par centrifugation au laboratoire de Tahiti.

- 5 ml d'extrait décongelé sont centrifugés pendant 10 mn à 8000 rpm.

- 2 ml de surnageant sont mélangés avec 3 ml de Tris (0,1 M - pH 7,8), le rapport 2/3 étant donné comme condition essentielle pour obtenir un rendement maximal de la méthode (BANCROFT et al., 1976, BULLEID, 1977).

- Le dosage est alors immédiatement effectué : "200 μl de ce mélange + 50 μl de Tris (0,02 M - pH = 7,85)" sont mis en présence de 250 μl de luciférine - luciférase (SIGMA FLE 50) dans un luminomètre LKB équipé d'un injecteur automatique. L'émission lumineuse est intégrée pendant 10 s. à partir de l'injection de FLE 50. Le même processus est

répété en remplaçant les 50 µl de Tris par 50 µl d'une solution contenant 2 ng d'ATP (SIGMA) dans du Tris. Un blanc de réactif est effectué afin de pouvoir tenir compte de la quantité d'ATP contenue dans la solution de FLE 50.

La formule permettant de calculer la concentration en A.T.P. contenue dans l'extrait est :

$$\text{A.T.P. (ng/ml)} = \frac{B}{IS - I} \times (I - B)$$

où I = intégration "échantillon + 50 µl TRIS"

Is = intégration "échantillon + 2 ng A.T.P."

B = intégration "250 µl (TRIS + Na HCO₃)".

La quantité d'A.T.P. (en ng) présente dans le sédiment échantillonné est obtenue par :

$$\text{A.T.P. (ng)} = \frac{B}{IS - I} (I - B) \times \frac{V1 + V2}{V2} \times V3$$

où V1 : volume de TRIS 0,1 M ajouté (ml)

V2 : volume d'extrait de NaHCO₃ mélangé à V1 de TRIS (ml)

V3 : volume de NaHCO₃ utilisé par l'extraction (ml)

Appliqués à la présente étude où les volumes utilisés sont respectivement égaux à 3, 2 et 10, on a :

$$\text{A.T.P. (ng)} = 200 \times \frac{(I - B)}{(IS - I)}$$

Les teneurs du sédiment en A.T.P. sont alors exprimées soit en µg/g soit en µg/cm³.

Cette méthode de dosage, dite "avec standard interne" est préférable à celle utilisant une courbe d'étalonnage, en raison de la présence d'ions inhibant la réaction lumineuse.

3. Expression des résultats

3.1. Pigments photosynthétiques

Il n'existe pas de réelle standardisation d'unités pour exprimer les résultats : $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec (STEELE et BAIRD, 1968, OLAH, 1972, SAUTRIOT, 1977, CADEE, 1983, SHAFFER et ONUF, 1983 et PLANTE CUNY, 1978), $\mu\text{g.cm}^{-3}$ (PAMATMAT, 1968, RIZNYK et PHINNEY, 1972), mg.m^{-2} (MOSS, 1967, SOURNIA, 1977, PLANTE CUNY, 1978, 1984, ADMIRAAL, 1984). Les concentrations exprimées en référence au poids de sédiment permettent des comparaisons entre sédiments de granulométrie différente et entre données de différents travaux. Parallèlement, l'avantage de se référer à une unité de surface permet de relier biomasse et production et, également, d'établir des comparaisons entre les domaines benthique et pélagique.

Pour obtenir des teneurs de sédiment en pigments dans cette unité (mg.m^{-2}), la répartition des pigments est considérée au sein d'une tranche étudiée (0.5 cm ou 1 cm), et ce pour chaque niveau. Une épaisseur de sédiment dite de référence (H_0 (cm)) est définie et les résultats seront donc en mg de pigments par m^2 et pour une épaisseur H_0 :

$$\text{Pigments (mg/m}^2\text{)} = \frac{y \times 10^{-3}}{s \times 10^{-4}} = \frac{y}{s} \times 10$$

où y = μg de pigment dans l'extrait acétonique

s = surface de l'ouverture du carottier (cm^2)

Si le gabarit utilisé à une hauteur H différente de H_0 , un facteur correctif (H_0/H) doit être appliqué.

$$\text{Finalement : Pigment (mg/m}^2\text{)} = \frac{y}{s} \times 10 \times \frac{H_0}{H}$$

La concentration en phéopigments est obtenue par une équation similaire :

$$\text{Phéopigment (mg/m}^2\text{)} = \frac{y'}{s} \times 10 \times \frac{H_0}{H}$$

avec y' = μg de phéopigment dans l'extrait acétonique.

J'appliquerai aux données obtenues, une standardisation de H_0 égale à 0,5 cm.

3.2. A.T.P.

Bien que les résultats d'A.T.P. soient parfois donnés en mg/ml (KARL et LAROCK, 1975, YINGST, 1978), je les exprimerai présentement en $\mu\text{g/g}$ de sédiment sec, unité plus généralement utilisée, ou en mg/m^2 , afin d'établir des comparaisons avec les résultats donnés pour la colonne d'eau.

RESULTATS ET DISCUSSION

I - PIGMENTS PHOTOSYNTHETIQUES (Annexe 1)

1. Ordre de grandeur, valeurs extrêmes

Les moyennes générales de 53 mesures de chaque catégorie de pigments photosynthétiques, faites sur la couche superficielle (0-1 cm) des sédiments, de même que les valeurs extrêmes, toutes stations et prélèvements confondus sont :

Chlorophylle a totale	: 16,7 mg/m ² \pm 2,3 5 mg/m ² - 44 mg/m ²
Chlorophylle b	: 4,2 mg/m ² \pm 0,7 0,5 mg/m ² - 13,2 mg/m ²
Chlorophylle c	: 11,3 mg/m ² \pm 1,9 1,4 mg/m ² - 45,8 mg/m ²
Caroténoïdes	: 16,2 mg/m ² \pm 2,1 2,2 mg/m ² - 36,3 mg/m ²
Chlorophylle active	: 9,6 mg/m ² \pm 1,5 2,3 mg/m ² - 35,7 mg/m ²
Phéophytine	: 7,2 mg/m ² \pm 1,1 2,2 mg/m ² - 22,9 mg/m ²

Le lagon présente donc une certaine hétérogénéité quand aux teneurs en pigments chlorophylliens de son sédiment.

La bathymétrie est un des facteurs influençant le taux moyen des pigments (SAUTRIOT, 1977). De même, PLANTE-CUNY (1978) peut associer les plus fortes moyennes de la chlorophylle a à des profondeurs comprises entre 10 et 20 m. Dans le cas du lagon de Tikehau, nous verrons plus loin que la

variabilité des concentrations en pigments photosynthétiques n'apparaît pas liée, en priorité, à la profondeur des stations prospectées (0,60 m à 40 m) et ceci pour tous les pigments considérés.

L'énergie lumineuse est le principal facteur limitant la photosynthèse, par défaut ou par excès. La photo-oxydation est la voie principale de dégradation de la chlorophylle (SAUTRIOT, 1977) ; au vu des résultats obtenus, les cellules des populations ne semblent pas notablement inhibées par l'éclairement, maximal à ces latitudes.

La granulométrie des sédiments, actuellement en cours d'étude, fournira sans doute de précieux renseignements quand à la répartition des pigments, l'abondance de ces derniers étant corrélée à la nature des fonds par la majorité des auteurs.

2. Distribution spatiale

Pour cette étude, on utilisera les résultats obtenus sur la couche superficielle (0 - 0,5 cm) d'épaisseur et exprimés en mg de pigments par m². Il n'a pas été possible, pour des raisons matérielles, d'effectuer en parallèle un grand nombre de prélèvements sur chaque station et de prospecter un nombre de stations suffisamment grand pour être représentatif de l'ensemble du lagon. Toutefois, la variabilité à petite échelle a pu être étudiée sur deux stations.

2.1. Variabilité au sein d'une même station

Aux stations G1 (station 6 de l'étude planctonique, CHARPY 1986, considérée comme représentative du lagon) et A1, les prélèvements ont été effectués 14 et 6 fois, respectivement. Pour les différents pigments étudiés, les coefficients de variation de leur distribution sont calculés dans le Tableau 2.

Tableau 2 : Coefficients (%) de variations des distributions des concentrations en pigments, en G1 et A1.

Station	Nb. prélèvements	Chl. totale	Chl. b	Chl. c	Carot.	Chl. a	Phéc.
G1	14	30	25	30	18	50	46
A1	6	36	32	21	40	34	48

Ces coefficients varient suivant le pigment considéré mais sont toujours élevés. Les intervalles de confiance des moyennes des teneurs en pigments des sédiments seront donc également élevés au sein d'une même station. Cette observation concorde avec celles de la majorité des auteurs qui ont étudié les micro-variabilités.

2.2. Comparaison des stations

Les résultats des comparaisons des stations entre elles diffèrent selon le pigment considéré (Tableau 3).

Tableau 3 : Intervalles de confiance des moyennes des pigments photosynthétiques (mg/m²) et du pourcentage de chlorophylle active, dans la tranche 0-0,5 cm aux différentes stations.

Station	nb Observ.	Chlo. totale	Chlo. b	Chlo. c	Carot.	Chlo. act.	Phéoph.	% Chlo. act.
A1	6	13,8 + 5,15	1,8 + 0,6	10,0 + 2,2	12,8 + 5,4	10,9 + 3,9	5,6 + 2,8	67 + 45
A2	3	14,0 + 14,2	4,4 + 4,1	10,9 + 11,9	12,9 + 24,5	10,7 + 1,7	6,3 + 6,9	65 + 94
A3	1	19,2	2,1	11,8	14,7	16,5	7,8	68
B1	1	6,6	5,0	3,2	6,3	6,9	3,1	69
B2	1	9,5	2,3	7,7	10,8	6,9	4,9	59
C1	1	12,2	1,6	5,3	11,4	11,3	4,1	73
C2	1	14,5	3,1	8,3	13,5	9,5	8,9	52
D1	1	21,5	6,9	16,6	26,5	11,3	11,1	50
D2	2	19,3	5,8	13,3	20,2	8,9	8,4	50
D3	1	37,9	6,8	29,0	35,8	23,5	17,4	57
E1	1	44,4	10,6	45,8	36,3	35,7	6,2	85
E2	1	16,2	3,1	13,7	13,5	12,2	5,5	69
E3	3	18,8 + 6,9	2,8 + 1,4	11,1 + 8,5	14,5 + 2,9	12,1 + 6,4	6,2 + 5,4	67 + 51
E4	2	12,9	3,4	6,4	1,3	3,4	5,2	55
E5	4	12,9 + 12,9	3,6 + 2,4	5,0 + 3,8	11,9 + 11,8	6,3 + 5,9	6,3 + 4,7	48 + 61
E6	1	43,0	5,8	13,6	27,9	9,5	16,6	51
F1	1	11,4	9,5	18,9	40,2	19,1	5,7	76
F2	3	20,9 + 10,7	9,4 + 8,8	18,5 + 11,0	21,1 + 3,5	10,3 + 2,9	11,8 + 7,6	47 + 117
F3	2	23,0	8,5	21,0	30,8	11,0	14,0	44
F4	1	35,9	6,3	8,9	28,5	12,2	22,9	35
I2	1	5,0	1,0	1,4	6,8	2,6	4,4	37
G1	14	14,2 + 2,5	3,5 + 0,5	8,8 + 1,5	14,4 + 1,5	6,6 + 1,9	6,0 + 1,6	51 + 23
J1	1	18,9	7,0	10,0	16,5	7,1	6,3	53

Cependant, deux stations apparaissent nettement plus riches (D3 et E1) et trois nettement plus pauvres (B1, B2, I2) et ce pour l'ensemble des pigments.

Si l'on considère la chlorophylle active, qui est le meilleur indice de la biomasse des microphotoautotrophes, les stations peuvent être classées en trois groupes (Tableau 4).

Tableau 4 : Répartition des stations en fonction de leur richesse en chlorophylle a active (mg/m²) dans la couche de sédiment (0 - 0,5 cm). Les profondeurs en mètres sont indiquées entre parenthèses.

< 8 mg/m ²	8 - 18 mg/m ²	> 18 mg/m ²
B1 (3)	A1 (11)	D3 (18)
B2 (11)	A2 (18)	E1 (0.6)
E4 (10)	A3 (17)	F1 (18)
E5 (15)	C1 (8)	
I2 (8)	C2 (12)	
G1 (19)	D1 (19)	
J1 (12)	D2 (20)	
	E2 (2)	
	E3 (6)	
	E6 (16)	
	F2 (29)	
	F3 (35)	
	F4 (40)	

Il apparaît que la richesse en pigment d'une station ne peut être corrélée à la profondeur, les stations présentant les pourcentages les plus faibles de chlorophylle active sont F4 (40 m) profonde et I2 (8 m). Du point de vue spatial, les stations les plus pauvres (B1, B2) sont celles

situées au débouché d'un "hoa" (chenal de communication entre les eaux lagunaires et océaniques).

3. Distribution et variabilité verticales

Les profils verticaux des teneurs des sédiments en différents pigments apparaissent dans les annexes 2 à 8. Les perturbations parfois observées dans ces profils peuvent être attribuées à la bioturbation, dont les traces sont visibles dans le sédiment (et sans doute dues aux callianacés, INTES, comm. pers.). Une étude de la macrofaune a donc été commencée, en avril 1986.

Les moyennes des teneurs en pigments des différentes couches de sédiment, toutes les observations étant prises en compte, sont consignées dans le Tableau 5.

Tableau 5 - Intervalles de confiance des moyennes des teneurs en pigments de différentes couches de sédiment du lagon de Tikehau.

Prof. dans sédiment (cm)	Chlorophylle-a totale µg/g	Chlorophylle-b µg/g	Chlorophylle-c µg/g	Caroténoïdes µg/g	Chlorophylle-a active µg/g	Pheophytine-a µg/g	Σ Chloro. active
0-0,5	2,16±0,51	0,56±0,15	1,37±0,28	2,04±0,40	1,11±0,20	0,97±0,27	53,8± 3,9
0,5-1	1,53±0,38	0,39±0,08	0,94±0,25	1,43±0,24	0,73±0,21	0,61±0,07	51,2± 4,9
1-1,5	1,59±0,66	0,50±0,15	0,85±0,27	1,53±0,27	0,51±0,17	0,52±0,16	48,6± 9,6
1,5-2	1,72±1,39	0,47±0,29	0,88±0,37	1,49±0,85	0,50±0,34	0,66±0,27	41,4±13,3
2-2,5	1,09±0,37	0,46±0,13	0,58±0,11	1,21±0,23	0,36±0,12	0,43±0,08	43,2±13,9
2,5-3	1,28±0,60	0,48±0,24	0,62±0,21	1,23±0,37	0,41±0,24	0,50±0,18	43,4±14,2
3-3,5	1,34±0,68	0,53±0,17	0,54±0,20	1,27±0,41	0,36±0,23	0,43±0,08	43,2±13,9
3,5-4	1,13±0,61	0,48±0,24	0,60±0,21	1,18±0,41	0,34±0,19	0,44±0,09	41,8±11,5
4-4,5	1,03±0,41	0,39±0,16	0,66±0,32	1,20±0,23	0,40±0,13	0,38±0,22	52,5±19,7
4,5-5	0,99±0,30	0,60±0,33	0,63±0,39	1,17±0,38	0,24±0,14	0,44±0,14	34,2±12,6
5-5,5	0,95±0,21	0,61±0,21	0,62±0,24	1,21±0,24	0,25±0,10	0,34±0,15	43,0±14,7
5,5-6,5	0,77±0,24	0,36±0,05	0,49±0,17	1,15±0,20	0,32±0,25	0,27±0,09	52,0±21,9
6,5-7,5	0,89±0,22	0,56±0,28	0,54±0,25	1,11±0,20	0,24±0,10	0,37±0,07	38,4±11,9
7,5-12	0,83±0,32	0,74±0,44	0,75±0,39	1,01±0,14	0,16±0,12	0,34±0,06	30,2±15,6

Excepté la chlorophylle b qui augmente nettement, tous les autres pigments diminuent avec l'enfouissement à partir du premier 0.5 cm. Les profils moyens des principaux pigments apparaissent dans la Figure 3.

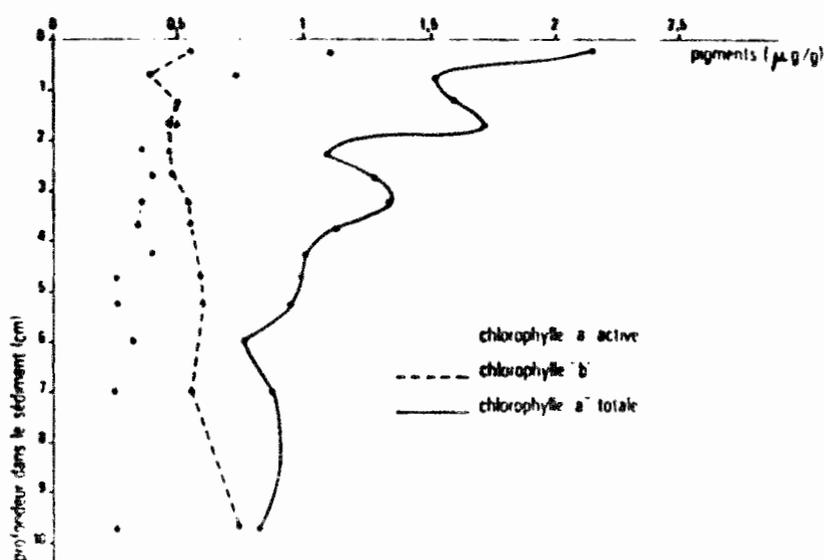


Fig. 3 : Distribution verticale des principaux pigments chlorophylliens.

Le substrat "dur" sous jacent n'a pas permis d'enfoncer, par la méthode manuelle utilisée, les carottiers au-delà de 12 cm, aux stations prospectées ; à - 10 cm, valeur moyenne des épaisseurs [7 - 12 cm] échantillonnées, la chlorophylle active représente encore 17,5 % de la chlorophylle active de la couche superficielle. L'existence de pigments dans l'épaisseur des sédiments a déjà été observée (STEELE et al 1970, RIZNIK et PHINNEY, 1972, PLANTE-CUNY, 1978) et apparaît être étroitement liée à l'hydrodynamisme des stations (FENCHEL et STRAARUP, 1971, PLANTE-CUNY, 1978) les pigments se rencontrant dans la profondeur des sédiments dès que ceux-ci sont de mode agité. Ces profondeurs varient selon les auteurs: SOURNIA (1976) observe des concentrations élevées sur la totalité des 3 cm qu'il échantillonne, STEELE et al (1970) les trouve jusqu'à - 24 cm et VAUGELAS (de) (1980) jusqu'à - 65 cm ; PLANTE-CUNY (1978) note des teneurs importantes jusqu'à 10 cm d'épaisseur des sédiments des stations

peu profondes (< 5 m) ou dans les sables remaniés plus profonds. Dans les sédiments lagunaires de Tikehau, la présence de chlorophylle a été observée pour toutes les stations, sans discrimination de leur profondeur ; la cause est peut-être à rechercher dans l'hydrodynamisme du lagon ou dans une possible migration volontaire ou non (bioturbation) des organismes dans le substrat.

Evolution temporelle

Les moyennes des teneurs en pigments des sédiments superficiels (0 - 0,5 cm) sont regroupées pour chaque mission effectuée, dans le Tableau 6. Les concentrations ($\mu\text{g}/\text{m}^2$) apparaissent nettement plus élevées en décembre, essentiellement pour la chlorophylle active et la chlorophylle c. Les mois de janvier et février ne diffèrent significativement que pour la chlorophylle totale.

Tableau 6 : Intervalles de confiance des moyennes des pigments photosynthétiques (mg/m^2) et du pourcentage de chlorophylle active, dans la tranche 0-0,5 cm à différents mois.

Mois	Nombre Observations	Chlorophylle-a totale	Chlorophylle b	Chlorophylle c	Caroténoïdes	Chlorophylle-a active	Pheophytine a	% Chloro.-a active
Décembre 85	19	19,4 \pm 4,5	5,2 \pm 1,5	15,7 \pm 4,6	20,3 \pm 4,4	14,0 \pm 3,2	8,6 \pm 1,7	61,5 \pm 5,3
Janvier 86	23	12,3 \pm 1,0	3,1 \pm 0,5	9,8 \pm 1,0	12,9 \pm 1,2	7,7 \pm 1,2	5,4 \pm 0,8	58,0 \pm 3,5
Février/Mars 86	14	20,1 \pm 5,0	4,6 \pm 1,6	7,6 \pm 2,7	16,1 \pm 4,3	6,8 \pm 2,0	8,2 \pm 3,2	48,3 \pm 5,1

4. Comparaison avec le phytoplancton

La valeur moyenne de toutes les observations faites sur la couche superficielle des sédiments est égale, pour la chlorophylle active, à $10 \text{ mg}/\text{m}^2$; ce même pigment, pour les populations phytoplanctoniques, est distribué de façon homogène dans toute la colonne d'eau et sa valeur moyenne est de l'ordre de $0,2 \text{ mg}/\text{m}^3$ (CHARPY, 1985). Les biomasses microalgales benthique et planctonique seraient donc égales à partir d'une profondeur d'intégration de 50 m. Cependant, si au lieu des 0,5 cm considéré on intègre la chlorophylle active sur 12 cm, on obtient une biomasse égale à $73,3 \text{ mg}/\text{m}^2$.

De cette biomasse, 86 % ne participent pas à la production primaire benthique, alors que tout le phytoplancton distribué dans la colonne d'eau participe à la production primaire pélagique. Par ailleurs, la profondeur moyenne du lagon étant estimée actuellement à 20 m (valeur à affiner, une étude bathymétrique étant en cours), la biomasse microphyto-benthique apparaît plus élevée que la biomasse microphytoplanctonique, avec un facteur 2,5 ou 18, selon que la considère la couche superficielle des sédiments ou toute l'épaisseur étudiée.

5. Comparaison avec d'autres milieux marins

Les principales valeurs de chlorophylle active obtenues sur fonds meubles marins (cas de Tikehau) et publiées, à ma connaissance, dans la littérature sont regroupées dans le tableau 7 ; afin de comparer les valeurs entre elles, elles ont toutes été ramenées à une épaisseur standard de 0.5 cm (cf. § matériel et méthodes).

La moyenne observée à Tikehau est, d'une manière générale, du même ordre que celle mentionnée par VAUGELAS (de) (1980) pour les atolls et les îles hautes de Polynésie, mais est bien inférieure à celle donnée par SOURNIA (1976) pour ces mêmes lieux. Elle est, par ailleurs, 4 fois plus faible que celle des sédiments de Nosy-Bé (Madagascar) estimée par PLANTECUNY (1978).

Tableau 7 : Comparaison des teneurs en chlorophylle active des sédiments marins superficiels de différentes zones ; H₀ = épaisseur de référence (voir texte).

Lieu	Prof. (m)	Chloro. active mg/m ² (H ₀ = 0,5 cm)	H ₀ de l'autour	Référence
Baie de Concarneau (Atlantique)	5 - 15	13 - 450	1	BOLDHER (1972, 1975)
Golfe de Marseille (Méditerranée)	2,5 - 12	12 - 32	1	COLODLOFF (1972)
Floride (Atlantique tropical)	Intertidal	1,8 - 11,2	1	BUNT <u>et al.</u> (1972)
Takapoto (Polynésie Française)	0,5 - 1	79 - 302	3	SOURNIA (1976)
Takapoto (" ")	10 - 17	19 - 47	3	SOURNIA (1976)
Moorea (Polynésie Française)	1	295	3	SOURNIA (1976)
Madagascar (Océan Indien)	3 - 60	38,8 <u>±</u> 5	0,5	PLANTE-CUNY (1978)
Moorea (Polynésie Française)	0,5 - 2	7 - 32	2	VAUGELAS (1980)
Vaïreau (Tahiti)	10 - 30	3,3 - 10,5	2	" "
Takapoto (Polynésie Française)	5 - 15	15 - 29	2	" "
Takapoto (" ")	20 - 40	2,3 - 11,8	2	" "
Tikehau (Polynésie Française)	0,6 - 40	10 <u>±</u> 1,5	0,5	CHARPY-ROUBAUD (ce travail)

II - A.T.P. (Annexes 9 et 10)

1. Dans les sédiments superficiels

La moyenne générale de la teneur en A.T.P. des sédiments de la couche superficielle (0 - 0,5 cm) est égale à $1,84 \pm 0,38 \mu\text{g}/\text{m}^2$, toutes les observations prises en compte ; les valeurs extrêmes sont $0,05 \mu\text{g}/\text{m}^2$ et $4,10 \mu\text{g}/\text{m}^2$. Le coefficient de variation de la distribution est de 48 %, ce qui traduit l'hétérogénéité de la répartition spatiale. Les teneurs des sédiments en A.T.P. n'apparaissent pas liées à la profondeur des stations.

Ainsi, les stations les plus pauvres (B1 et B2) sont situées à 3 m et 11 m de profondeur, respectivement, et la station la plus riche (E6), à 16 m. Les sédiments situés à proximité d'un hoa (stations B1 et B2) sont les plus pauvres en A.T.P..

L'A.T.P. a été relativement peu étudié dans les sédiments. Cependant, a priori, les remarques faites au cours de l'énoncé et de la discussion des résultats des pigments photosynthétiques restent certainement valables quant à la microdistribution, la bathymétrie, la granulométrie. Il faut souligner que les résultats d'A.T.P. tiennent compte des bactéries, micro-organismes dont le métabolisme est particulièrement corrélé à l'hydrodynamique des substrats et à la finesse des sédiments.

2. Dans l'épaisseur des sédiments

Les trois profils d'A.T.P. (Fig. 4), réalisés aux stations E6, G1 et J1 montrent un pic d'A.T.P. situé entre 1 et 2 cm en E6, entre 3 et 4 cm en J1 et, au contraire, une distribution homogène en G1.

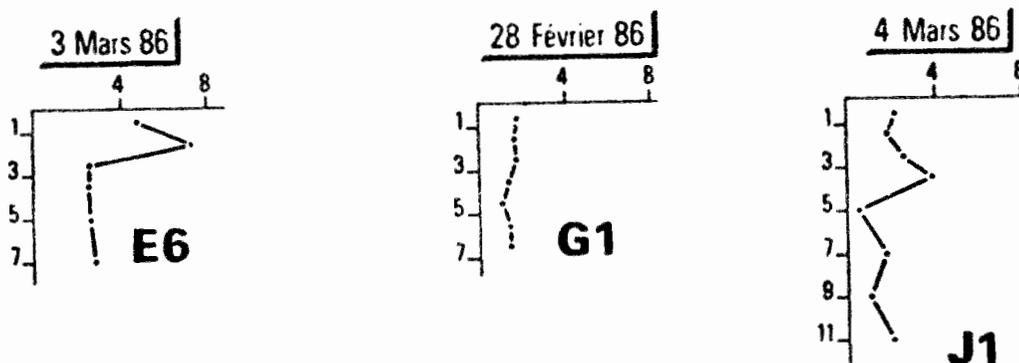


Fig. 4 : Distribution verticale de l'A.T.P. en E6, G1 et J1.

Ces pics sont vraisemblablement dus à des concentrations de micro-organismes hétérotrophes, aucune corrélation n'étant observée avec les teneurs de chlorophylle.

3. Comparaison avec la teneur en A.T.P. d'autres sédiments marins

L'A.T.P. est, à ma connaissance, un paramètre encore peu étudié dans les sédiments, bien que les articles soient plus nombreux en ce qui concerne la méthodologie d'extraction. De plus, les seuls travaux consultés mentionnent un nombre de prélèvements restreint. De façon globale, la teneur moyenne de la couche superficielle des sédiments de Tikehau, égale à $0,224 \pm 0,04 \mu\text{g/g}$ de sédiment sec, est plus faible que celle mentionnée par CHRISTIAN et al. (1975) pour des sédiments de Georgie (U.S.A.) et des sables coralliens, par CADEE et HEGEMAN (1977) pour des sables intertidaux, par SIKORA et al. (1977) pour la zone marécageuse des Carolines du Sud, par VAUGELAS (de) (1980) pour les sables coralliens de Takapoto (avec une valeur de $0,4 \mu\text{g/g}$) et Moorea, Polynésie, et beaucoup plus faible que celle ($4,2 \mu\text{g/g}$) observée par YINGST (1978) sur les sédiments de la côte N-E des U.S.A..

4. Comparaison avec l'A.T.P. de la matière organique particulaire des eaux du lagon.

La valeur moyenne de toutes les observations faites sur la couche superficielle des sédiments est de $1,8 \text{ mg d'A.T.P./m}^2$; cette molécule, dans la colonne d'eau, présentait une moyenne, pour les mois étudiés, de $0,1 \text{ mg d'A.T.P./m}^3$ (CHARPY, 1986). La matière organique vivante des sédiments et la matière organique vivante planctonique seraient égales pour une profondeur d'intégration de 18 m. Cependant, au lieu des 0.5 cm considérés, on peut intégrer l'A.T.P. sur 12 cm (épaisseur étudiée) ; cela se justifie d'autant plus que dans les sédiments une grande partie de l'A.T.P. provient d'organismes non photosynthétiques et dont l'activité peut s'exercer jusqu'à une profondeur importante. On obtient alors $17,2 \text{ mg d'A.T.P./m}^2$, valeur qui égale l'A.T.P. planctonique pour une profondeur d'intégration de 172 m.

Pour la profondeur moyenne du lagon, estimée à 20 m, la biomasse microbenthique apparaît sensiblement égale à la biomasse planctonique et en intégrant l'A.T.P. sur 12 cm elle apparaît 8,6 fois plus élevée.

5. Estimation du carbone microphytoplanctonique et du carbone vivant

Il est possible d'estimer des valeurs de carbone microphyto-benthique à partir des résultats de chlorophylle active, exprimés en mg/m² de sédiment, en leur appliquant le rapport : C/Chlorophylle a = 30 (1), recommandé par STRICKLAND (1960) pour une estimation globale moyenne. Pour obtenir des estimations de carbone vivant total, le rapport utilisé est C/ATP = 200 (2), donné par GERLACH (1978), KARL et LAROCK (1975) et VAUGELAS (de) (1980).

1. Dans la couche superficielle

Dans la couche superficielle des sédiments, les estimations des carbones microphytobenthique (CphB) et total vivant (Cviv) de la couche (0-0,5 cm) sont calculés, à partir des rapports (1) et (2) dans le tableau 8, de même que la contribution, en pourcentage, des organismes photosynthétiques.

On observe que les pourcentages de CphB sont élevés, leur moyenne atteignant 76,1 %. Les pourcentages de CphB supérieurs à 100 % peuvent provenir de l'incertitude des rapports appliqués (et les résultats de CphB seraient surestimés, ou ceux de Cviv sous-estimés) mais tout autant de l'hétérogénéité des distributions à petite échelle, les échantillons destinés aux dosages des pigments photosynthétiques et de l'A.T.P. provenant de carottes différentes.

Les pourcentages de CphB semblent plus élevés en décembre 1985, mois où ont été observées les moyennes les plus hautes de la chlorophylle active. Le pourcentage de CphB est beaucoup plus élevé que le pourcentage de carbone phytoplanctonique, estimé, d'après CHARPY (1985) à 14 %.

Tableau 8 : Carbone phytobenthique (CphB, g/m²), carbone vivant (Cviv, g/m²) et pourcentage de Cph par rapport à Cviv dans les sédiments de la couche 0-0,5 cm de TIKEHAU.

Date	Station	CphB	Cviv	% CphB
17/12/85	A1	0,55	0,49	100
"	A2	0,31	0,45	70
"	A3	0,50	0,48	100
"	B1	0,21	0,01	-
"	B2	0,21	0,16	100
18/12/85	C1	0,34	0,32	100
"	C2	0,29	0,21	100
19/12/85	F2	0,37	0,66	56
"	F3	0,33	0,17	100
"	E3	0,47	0,51	92
11/01/86	G1	0,11	0,46	25
"	G1	0,24	0,37	64
26/02/86	E4	0,16	0,22	72
"	G1	0,22	0,25	87
"	E3	0,29	0,43	67
"	E5	0,34	0,28	100
28/02/86	G1	0,07	0,30	23
3/03/86	E6	0,29	0,82	35
4/03/86	J1	0,21	0,38	56
"	F2	0,25	0,21	100
"	F4	0,36	0,48	75
Moyenne		0,29 (s = 0,12)	0,36 (s = 0,18)	76,1 (s = 26)

2. Dans l'épaisseur de sédiment

Les estimations de CphB et Cviv, faites à partir des rapports C/Chl et C/ATP, de même que les pourcentages de CphB sont regroupés, pour les différentes tranches de sédiment étudiées, dans le tableau 9.

Tableau 9 : Teneur en carbone phytobenthique (CphB en µg/g), et carbone vivant (Cviv, µg/g) (estimation discutée dans le texte) et % de carbone phytobenthique dans le carbone vivant (% CphB).

Station Profondeur	E6 (3/3/86)			G1 (28/2/86)			J1 (4/3/86)		
	CphB	Cviv	%CphB	CphB	Cviv	%CphB	CphB	Cviv	%CphB
0 - 1	24,9	96,0	26 %	9,0	34,0	26 %	23,4	44,0	53 %
1 - 2	22,8	146,0	16 %	8,1	32,0	25 %	6,9	36,0	19 %
2 - 3	11,7	52,0	23 %	8,4	34,0	25 %	4,8	50,0	10 %
3 - 4	15,3	50,0	31 %	7,5	26,0	29 %	5,7	78,0	7 %
4 - 6	11,1	54,4	21 %	8,0	26,0	31 %	3,6	10,0	36 %
6 - 8	10,5	58,0	18 %	8,1	28,0	29 %	4,2	36,0	12 %
8 - 10	-	-	-	-	-	-	3,6	18,0	20 %
10 - 12	-	-	-	-	-	-	2,4	40,0	6 %

On observe une nette diminution du pourcentage de Cph, avec l'enfouissement de 53 % à 6 %, à la station J1 ; au contraire, ce pourcentage reste relativement constant aux stations E6 et G1, avec des moyennes respectivement égale à 23 % et 28 %.

CONCLUSION

Les pigments photosynthétiques et l'A.T.P. présentent des concentrations hétérogènes pour l'ensemble du lagon. De plus, les variations au sein d'une même station sont très importantes. Ce fait peut-être attribué à la bioturbation, dont les traces sont visibles, mais, de toutes façons les populations algales présentent des microdistributions importantes.

En règle générale les sédiments marins de Tikehau apparaissent relativement pauvres en pigments chlorophylliens, comparés à ceux donnés dans la littérature, avec une moyenne de 10 mg de chlorophylle active par m² de sédiment.

Toutefois, le "potentiel photosynthétique" n'est pas négligeable car, bien qu'accusant une importante diminution dès le deuxième demi-centimètre d'enfouissement, la chlorophylle active est présente jusqu'à 12 cm, profondeur maximale qu'il a été possible d'étudier par la méthode de prélèvement utilisée. L'A.T.P., avec une moyenne de 4,1 mg/m² dans les sédiments de surface, est également faible. Quand à sa distribution verticale, elle est hétérogène ; cette molécule est présente sur toute la hauteur de sédiment étudiée et les pics observés peuvent être attribués à l'existence de microorganismes hétérotrophes (bactéries, meiofaune) ; mais les résultats sont trop peu nombreux pour déboucher sur des informations concluantes.

Le carbone phytobenthique représente, dans la couche superficielle des sédiments, 76 % du carbone vivant total. Pour ce même niveau, et en attribuant au lagon une profondeur moyenne de 20 m, la biomasse microphytobenthique est 2,5 fois plus élevée que la biomasse phytoplanctonique, facteur qui devient égal à 18 si l'on considère toute l'épaisseur de sédiment étudiée. En ce qui concerne le carbone vivant, il est aussi abondant dans la couche superficielle de sédiment que dans la colonne d'eau de 20 m et 8,6 fois plus élevé si l'on considère les 12 cm de sédiment. Dans la colonne d'eau, le carbone phytoplanctonique ne représente que 40 % du carbone vivant.

Enfin, aucune corrélation n'a été mise en évidence entre les paramètres étudiés et la profondeur des stations prospectées ; en corrolaire, l'importance du facteur pénétration lumineuse n'apparaît pas.

En ce qui concerne la granulométrie des sédiments marins de Tikehau, rien ne peut encore être avancé : son étude, programmée par ailleurs, a été retardée dans sa réalisation. Elle apportera sans doute de précieuses informations quand à la distribution des pigments photosynthétiques, le "rôle" de la nature des fonds n'étant, en règle générale, plus à démontrer ; et, tout aussi évidemment, bien que moins étudié, dans celle de l'A.T.P., biomasse bactérienne et finesse du sédiment étant étroitement corrélées.

A l'avenir, il sera sans doute opportun d'étendre les surfaces prospectées à chaque station en multipliant le nombre des prélèvements, un sous échantillonnage étant effectué sur les échantillons mélangés et homogénéisés lorsque l'objectif ne sera pas d'étudier les microrépartitions.

Par ailleurs, il est prévu d'étudier du point de vue de la production, les couches non superficielles des sédiments qui présentent des concentrations non négligeables en chlorophylle active afin de savoir si ce pigment est représentatif d'organismes vivants, à ces niveaux plus profonds.

Enfin, les relations entre les organismes microphytobenthiques et les sels nutritifs de l'eau interstitielle devront être mieux appréhendées, une étude des flux des nutrilites à travers les sédiments ayant été entreprise.

BIBLIOGRAPHIE

- ADMIRAAL, 1984.- "The Ecology of estuarine sediment - inhabiting diatoms", Progress in Phycol. Res., 3, 270-322.
- AUSMUS, 1973.- The use of the A.T.P. assay in terrestrial decomposition studies. Bull. Ecol. Res. Comm. (Stockolm), 17 : 223-234.
- BANCROFT K., PAULE E.A. et WIEBE W.J., 1976.- The extraction and measurements of adenosine triphosphate. Limnol. Oceanogr., 21 (3) : 473-480.
- 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.
- BULLEID N.C., 1977.- A.T.P. analysis in mar. ecology : a review and manual. C.S.I.R.O. Div. Fish. Ocean., 75 : 18 p.
- 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.
- CADEE G.C., 1983.- Has input of organic matter into the western part of the Dutch Wadden Sea increased during the last decades ? Neth. Inst. Sea Res. - Pub. Ser. 10 - 1984 : 71-82.
- 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, Deutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 11 : 24-41.
- CHARPY L., 1985.- Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). Proceedings of the Fith International Coral Reef Congress, Tahiti, vol. 3 : 353-358.
- CHARPY L., BONNET S., LEBORGNE R., 1986.- Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique de l'atoll de Tikehau en avril 1985. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 81-113.
- CHRISTIAN R.R., BANCROFT K. et WIEBE W.J., 1975.- Distribution of microbial adenosine triphosphate in salt marsh sediments at Sapelo island, Georgia. Soil. Sci., 119 : 89-97.
- COLOCLOFF M., 1972.- Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production. Thèse de spécialité. Aix-Marseille. 98 pp.

- DALEY R.J., GRAY C.B.J., BROWN S.R., 1973.- Reversed-phase thin-layer chromatography of chlorophyll derivatives. J. Chromatogr., 76 : 175-183.
- FENCHEL T. et STRAARUP B.J., 1971.- Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. Oikos, 22 (2) : 172-182.
- GERLACH S.A., 1978.- Food chain relationships in subtidal silty sand Marine Sediments and the role of meiofauna in stimulating Bacterial productivity Decologia, 3 : 55-69.
- HOLDEN M., 1965.- Analytical methods for chlorophylls. In : GOODWIN T.W., ed., Chemistry and Biochemistry of plant pigments. London, New-York, Academic Press, 462-488.
- KARL D.M. et LAROCK P.A., 1975.- Adenosine Triphosphate Measurements in Soil and Marine Sediments.
- LABORDE P., 1972.- L'A.T.P. des microorganismes marins planctoniques. Rapports avec la biomasse et la productivité primaire. Thèse de 3ème cycle. ENDOUME, Marseille : 108 p.
- LEE C.C., HARRIS, WILLIAMS J.D.H., SYERS J.R. et ARMSTRONG D.E., 1971.- A.T.P. in lake sediments : I. Determination II. Origin and significance Soil Sci. Soc. Am. Proc., 35 : 82-91.
- LUNDIN A. et THORE A., 1975.- Comparison of methods of extraction of bacterial adenine nucleotides determined by firefly assay Appl. Microbiol., 30, 713-721.
- MORETH C.M. et C.S. YENTSCH, 1970.- The role of chlorophyllase and light in the decomposition of chlorophyll from marine phytoplankton. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 4 : 238-249.
- MOSS B., 1967.- A spectrophotometric method for the estimation of percentage degradation of chlorophylls to pheopigments in extracts of algae. Limnol. Oceanogr., 12 : 335-340.
- MOSS B., 1968.- The chlorophyll-a content of some benthic algal communities. Arch. Hydrobiol., 65 : 51-62.
- ODUM H.T. et ODUM E.P., 1955.- Trophic structure and productivity at a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. Ecol. Monogr., 25 (3) : 291-320.
- OLAH J., 1972.- Studies on the photosynthetic pigments and their decomposition in the sediment of lake Balaton and lake Belsö. Annal. Biol. Tihany, 39 : 115-121.
- PAMATMAT M.M., 1968.- Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal Sandflat. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 53 (2) : 211-298.

- PARSONS T.R., YOSHIKI et LALLI C.M., 1984.- A Manual of chemical and biological methods for sea water analysis. Pergamon Press : 101-111.
- PLANTE-CUNY M.R., 1974.- Evaluation par spectrophotométrie des teneurs en chlorophylle a fonctionnelle et en phéopigments des substrats meubles marins. Doc. Sci. Mission ORSTOM Nosy-Bé, n° 45 : 1-76.
- PLANTE-CUNY M.R., 1978.- Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé, Madagascar). Thèse. Doc. Sc. Travaux et Doc. de l'ORSTOM, 96 : 353 pp.
- PLANTE-CUNY M.R., 1984.- Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin. Océanis, 10 (4) : 417-427.
- RIZNYK R.Z. et PHINNEY H.K., 1972.- The distribution of intertidal phyto-sammon in an Oregon estuary. Mar. Biol., 13 (4) : 318-324.
- SAUTRIOT D., 1977.- Recherches sur les produits dérivés de la chlorophylle dans l'eau et les sédiments marins. Thèse de spé., ENDOUME, Marseille : 105 p.
- SHAFFER G.P. et ONUF C.P., 1983.- "An analysis of factors influencing the primary production of the benthic microflora in a southern California microflora in a southern California lagoon. Neth. J. Sea Res., 17 (1) : 126-144.
- SIKORA J.P., ERKENBRECHER C.W. et COULL B.C., 1977.- Significance of A.T.P., carbon and caloric content of meiobenthic nematodes in partitioning benthic biomass. Mar. Biol., 44 (1) : 7-14.
- SOURNIA A., 1976.- Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. Mar. Biol., 37 (1) : 29-32.
- SOURNIA A., 1977.- Analyse et bilan de la production primaire dans les récifs coralliens. Ann. Inst. Oceanogr. Paris, 53 (1) : 47-74.
- STEELE J.H. et BAIRD I.E., 1968.- Production ecology of a sandy beach. Limnol. Oceanogr., 13 (1) : 14-25.
- STEELE J.H., MUNRO A.L.S. et GIESE G.S., 1970. Environmental factors controlling the epipsammic flora on beach and sublittoral sands. J. mar. biol. Ass. U.K., 50 : 907-918.
- STRICKLAND J.D.H., 1960.- Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fisch. Res. Bd. Can., 122 : 172 p.
- VALLENTYNE J.R., 1955.- Sedimentary chlorophyll determination as a paleobotanical method. Can. J. Botany., 33 : 304-313.
- VALLENTYNE J.R., 1960.- Fossil pigments. In : ALLEN M.B. (ed.) Comparative biochemistry of photoreactive systems. Academic Press : 83-105.

- VAUGELAS (de) J., 1980.- Etude qualitative et quantitative de la matière organique vivante et détritique de sédiments coralliens dans les îles polynésiennes de Tahiti, Moorea et Takapoto. Thèse de 3ème cycle. Paris VI : 103 p.
- WESTLAKE D.F., 1969.- Macrophytes. In Vollenweiser, R.A. ed. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments I.B.P. Handbook n° 12, Blackwell, Oxford et Edinburgh : 25-32.
- YENTSCH C.S. et MENZEL D.W., 1963.- A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence Deep Sea Res., 10 (3) : 221-231.
- YINGST J.Y., 1978.- Patterns of Micro and Meiofaunal Abundance in Marine Sediments, Measured with the Adenosine Triphosphate Assay, Mar. Biol., 47 : 41-54.

Annexe 1 : Pigments photosynthétiques ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$ et mg/g ($\%/\text{g}$)) des sédiments de TIKEHAU
 prof(cm); Chl=Chlorophylle; tot=totale; act=active; Pheo=Pheophytine-a; Carot.=Carotenoides

date	stat.	prof.	No carot	Chla tot	Chla act	Pheo	%Chloa	Chlb	Chlc	Carot.	Chla tot($\%/\text{g}$)	Chla act($\%/\text{g}$)
16/12/85	A2	0.0- .5	1	4.39	2.34	2.04	54	1.23	3.54	5.20	-	-
16/12/85	A2	0.0- .5	2	1.75	2.03	.91	69	.95	1.44	.44	-	-
16/12/85	D1	0.0- .5	3	4.29	2.26	2.22	50	1.38	3.32	5.30	-	-
16/12/85	D2	0.0- .5	4	5.38	2.78	2.40	53	1.04	2.87	5.54	-	-
16/12/85	D3	0.0- .5	5	7.58	4.69	3.40	57	1.36	5.00	7.15	-	-
16/12/85	E1	0.0- .5	6	8.80	7.13	1.24	85	2.12	9.15	7.26	-	-
17/12/85	A1	0.0- .5	7	4.40	3.65	1.41	72	.45	2.21	4.40	-	-
17/12/85	A2	0.0- .5	8	2.23	2.09	.83	71	.43	1.50	2.11	-	-
17/12/85	A3	0.0- .5	9	3.84	3.30	1.56	60	.41	2.36	2.94	-	-
17/12/85	B1	0.0- .5	10	1.32	1.38	.61	69	.10	.64	1.25	-	-
17/12/85	B2	0.0- .5	11	1.90	1.38	.97	59	.46	1.53	2.15	-	-
18/12/85	C1	0.0- .5	12	2.44	2.26	.82	73	.32	1.06	2.27	-	-
18/12/85	C2	0.0- .5	13	2.89	1.90	1.77	52	.61	1.66	2.69	-	-
19/12/85	F1	0.0- .5	14	2.28	3.82	1.14	76	1.89	3.78	4.47	1.09	1.83
19/12/85	F2	0.0- .5	15	4.11	2.43	2.04	54	2.07	4.87	4.50	2.25	1.33
19/12/85	F2	0.0- .5	16	3.16	2.09	1.81	54	.94	2.72	3.83	2.10	1.39
19/12/85	F3	0.0- .5	17	5.35	2.78	3.06	48	1.79	4.80	6.66	4.45	2.31
19/12/85	F3	0.0- .5	18	3.82	1.64	2.47	40	1.64	3.56	5.59	2.33	1.00
19/12/85	E3	0.0- .5	19	3.79	3.13	1.74	64	.69	3.00	3.29	1.49	1.23
7/ 1/86	G1	0.0- .5	20	2.35	1.51	1.16	57	.54	1.72	2.40	2.29	1.47
7/ 1/86	G1	.5- 1.0	20	2.55	1.35	1.18	53	.77	2.10	2.00	1.49	.79
7/ 1/86	G1	2.0- 2.5	20	2.32	1.07	1.24	46	.79	2.00	3.07	-	-
7/ 1/86	G1	2.5- 3.0	20	2.30	.69	.98	41	.80	1.77	3.04	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 4.5	20	1.96	.83	.94	47	.81	2.02	3.20	-	-

Annexe .1 : Pigments photosynthetiques ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$ et mg/g (/g)) des sediments de TIKEHAU (Suite)
 prof(cm); Chl=Chlorophylle; tot=totale; act=active; Pheo=Pheophytine-a; Carot.=Carotenoides

date	stat.	prof.	No carot	Chla tot	Chla act	Pheo	%Chloa	Chlb	Chlc	Carot.	Chla tot(/g)	Chla act(/g)
7/ 1/86	G1	4.5- 5.0	20	1.61	.51	.63	45	.67	1.52	2.51	-	-
7/ 1/86	G1	3.0- 3.0	21	.81	.24	.39	38	.41	.61	1.51	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 5.0	21	1.30	.45	.52	47	.52	1.27	1.89	-	-
7/ 1/86	G1	0.0- 1.0	22	2.57	1.56	1.36	54	.77	2.26	3.20	1.26	.77
7/ 1/86	G1	2.0- 3.0	22	1.98	.89	1.06	45	.77	1.53	2.81	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 5.0	22	1.89	.70	.50	58	.76	1.53	2.75	-	-
7/ 1/86	G1	0.0- 1.0	23	2.24	.56	.43	56	.68	2.00	2.66	-	-
7/ 1/86	G1	2.0- 3.0	23	1.92	.66	1.25	34	.70	1.68	2.88	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 5.0	23	1.88	.70	.65	52	.78	1.78	2.94	-	-
7/ 1/86	G1	0.0- 1.0	24	2.12	.73	.85	46	.85	1.91	2.74	1.14	.39
7/ 1/86	G1	2.0- 3.0	24	1.70	.66	.57	54	.67	1.47	2.49	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 5.0	24	1.67	.72	.75	49	.72	1.32	2.73	-	-
7/ 1/86	G1	2.0- 3.0	25	1.23	.50	.79	38	.47	.98	1.85	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 5.0	25	4.10	1.32	2.35	36	2.18	3.84	7.17	-	-
7/ 1/86	G1	0.0- .5	26	1.34	.67	.75	47	.45	1.12	1.81	-	-
7/ 1/86	G1	.5- 1.0	26	2.46	1.05	.82	56	.81	1.65	2.97	-	-
7/ 1/86	G1	2.0- 2.5	26	2.30	.88	.79	53	.85	1.91	3.35	-	-
7/ 1/86	G1	2.5- 3.0	26	2.31	.83	.79	51	.97	2.08	3.33	-	-
7/ 1/86	G1	4.0- 4.5	26	2.00	.83	.64	57	.80	1.82	2.95	-	-
7/ 1/86	G1	4.5- 5.0	26	2.10	.83	.59	58	.77	1.67	3.19	-	-
7/ 1/86	G1	0.0- 1.0	27	3.22	1.86	1.38	58	.85	2.63	3.55	1.82	1.05
7/ 1/86	G1	1.0- 1.5	27	2.79	1.38	.65	68	1.12	2.82	3.49	1.52	.75
5/ 1/86	R1	0.0- .5	28	1.95	1.84	.51	78	.35	1.85	1.74	1.38	1.38
5/ 1/86	R1	0.0- .5	29	3.67	2.61	2.06	56	.55	2.73	3.48	2.14	1.52

Annexe 1 : Pigments photosynthétiques ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$ et mg/g ($/\text{g}$)) des sédiments de TIKEHAU (Suite)
 prof(cm); Chl=Chlorophylle; tot=totale; act=active; Pheo=Pheophytine-a; Carot.=Carotenoides

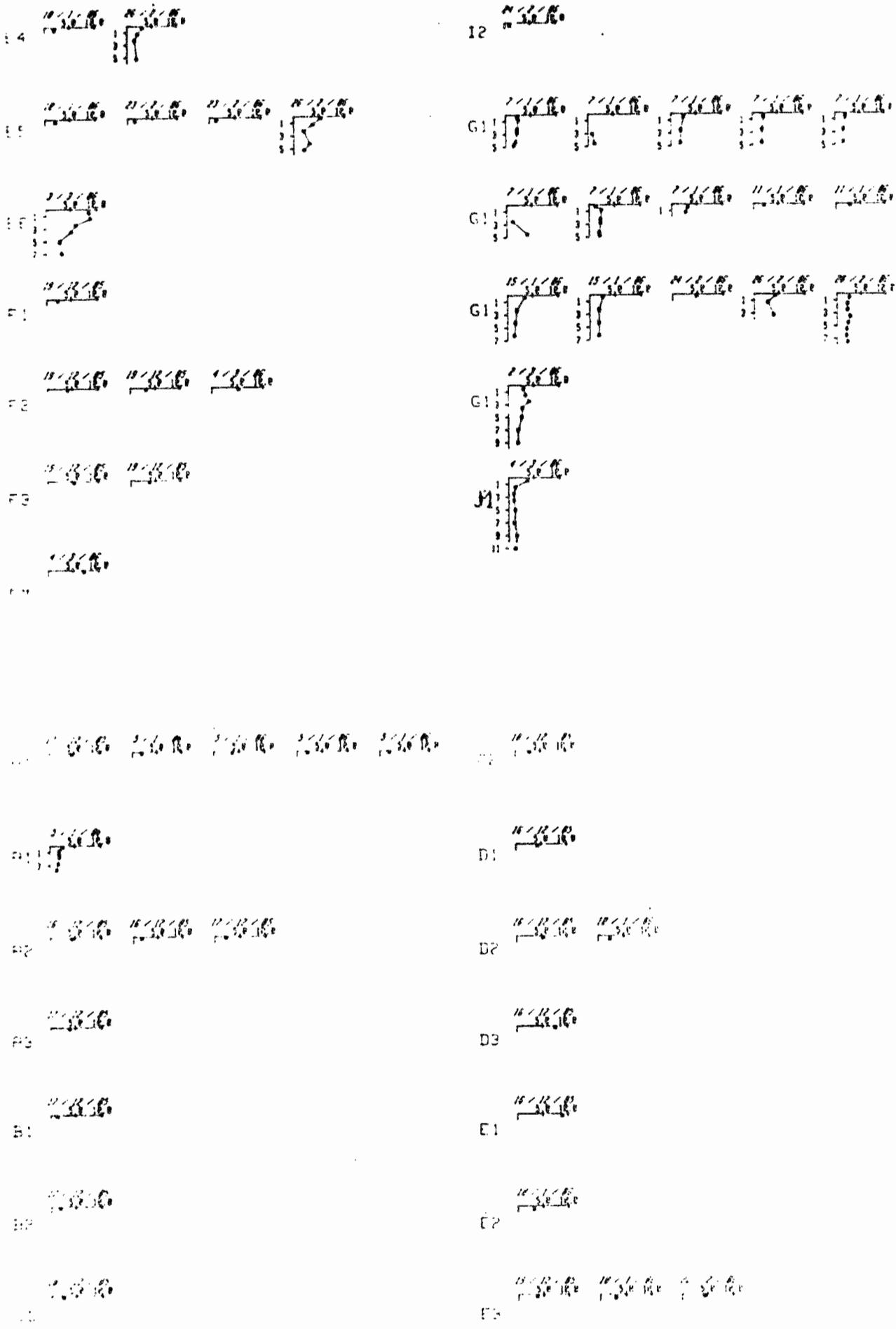
date	stat.	prof.	No carot	Chla tot	Chla act	Pheo	%Chloa	Chlb	Chlc	Carot.	Chla tot(/g)	Chla act(/g)
5/ 1/86	R1	0.0- .5	30	2.06	1.70	.72	70	.18	1.71	1.67	2.10	1.73
5/ 1/86	R1	0.0- .5	31	1.88	1.57	.70	67	.31	1.40	1.73	1.43	1.20
5/ 1/86	R1	0.0- .5	32	2.55	1.77	1.31	57	.34	2.12	2.35	2.05	1.42
5/ 1/86	R1	.5- 1.0	32	1.79	1.18	.73	62	.20	1.40	1.77	1.49	.98
5/ 1/86	R1	1.0- 1.5	32	1.87	1.18	.80	57	.22	1.20	1.68	1.40	.88
5/ 1/86	R1	1.5- 2.0	32	1.90	1.25	1.03	55	.30	1.39	1.82	1.35	.89
5/ 1/86	R1	2.5- 3.0	32	1.66	1.05	1.01	51	.34	1.09	1.69	1.14	.72
5/ 1/86	R1	3.5- 4.0	32	1.34	.85	.76	53	.33	1.16	1.55	.85	.54
10/ 1/86	E2	0.0- 1.0	33	3.24	2.43	1.10	69	.61	2.74	2.69	2.49	1.87
10/ 1/86	E5	0.0- 1.0	34	2.11	1.67	1.04	62	.66	1.31	2.22	1.22	.96
10/ 1/86	E4	0.0- 1.0	35	2.00	1.54	1.27	55	.63	1.32	2.40	1.09	.84
10/ 1/86	E3	0.0- 1.0	36	3.07	2.16	1.29	63	.42	2.13	2.73	1.65	1.16
10/ 1/86	D2	0.0- 1.0	37	2.35	.79	.88	47	1.26	2.44	2.54	1.19	.40
11/ 1/86	G1	0.0- .5	38	2.17	.79	.83	49	.81	1.60	2.92	.91	.33
11/ 1/86	G1	0.0- .5	39	2.92	1.57	1.73	48	.89	2.41	3.15	1.37	.74
15/ 1/86	G1	0.0- .5	40	3.46	2.82	1.22	70	.50	2.12	2.82	2.39	1.95
15/ 1/86	G1	2.0- 2.5	40	1.87	1.10	1.10	52	.57	1.47	2.25	.81	.51
15/ 1/86	G1	4.0- 4.5	40	1.57	.72	.89	45	.66	1.35	2.39	.71	.33
15/ 1/86	G1	6.0- 6.5	40	1.30	.52	.94	36	.82	1.55	3.45	.52	.20
15/ 1/86	G1	0.0- .5	41	2.61	1.71	1.30	55	.65	2.10	2.99	1.35	.88
15/ 1/86	G1	2.0- 2.5	41	1.85	.98	1.07	48	.63	1.17	2.37	1.07	.57
15/ 1/86	G1	4.0- 4.5	41	1.80	.92	1.07	46	.54	1.37	2.43	.94	.40
15/ 1/86	G1	6.0- 6.5	41	1.83	1.25	.44	74	.72	1.37	2.64	.86	.59
23/ 2/86	E5	0.0- 1.0	42	1.44	.48	.60	45	.53	.52	1.28	.73	.24

Annexe 1 : Pigments photosynthétiques ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$ et mg/g ($/\text{g}$)) des sédiments de TIKEHAU (Suite)
 prof (cm); Chl=Chlorophylle; tot=totale; act=active; Pheo=Pheophytine-a; Carot.=Carotenoides

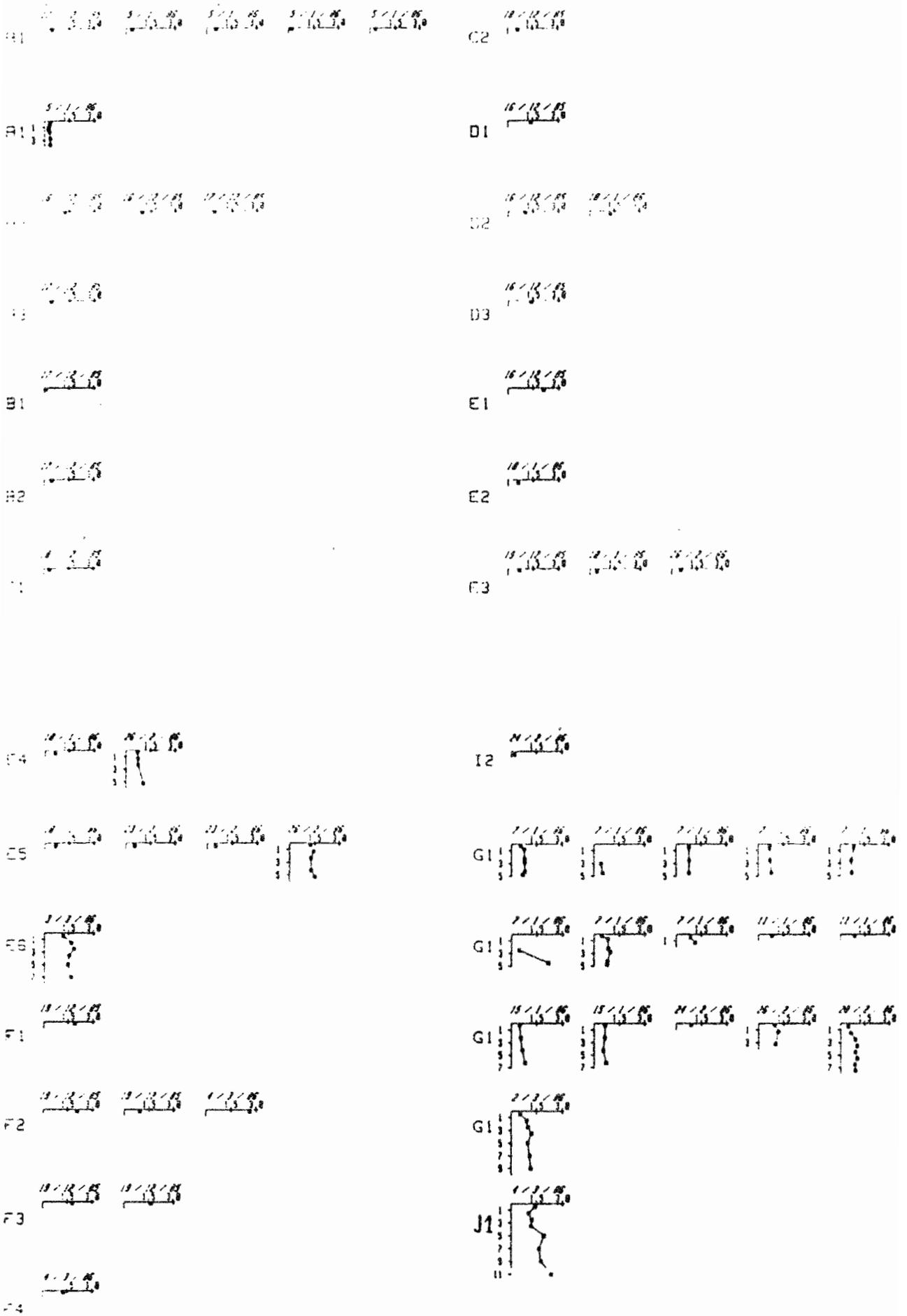
date	stat.	prof.	No carot	Chla tot	Chla act	Pheo	%Chloa	Chlb	Chlc	Carot.	Chla tot(/g)	Chla act(/g)
23/ 2/86	E5	0.0- 1.0	43	1.39	.62	1.13	35	.50	.36	1.21	.72	.32
24/ 2/86	I2	0.0- 1.0	44	1.00	.51	.87	37	.19	.28	1.36	.64	.33
24/ 2/86	G1	0.0- .5	45	4.82	2.10	2.75	43	.88	1.09	4.65	1.93	.84
26/ 2/86	E4	0.0- .5	46	3.14	1.05	.82	56	.71	1.24	2.84	1.63	.55
26/ 2/86	E4	1.0- 1.5	46	2.12	.66	.77	46	.74	.74	2.69	1.19	.37
26/ 2/86	E4	2.0- 2.5	46	1.51	.44	.59	43	.75	.97	2.49	.83	.24
26/ 2/86	E4	5.0- 5.5	46	1.92	.62	.32	66	1.06	.87	2.53	1.10	.35
26/ 2/86	E3	0.0- .5	47	4.42	1.93	.68	74	.55	1.42	2.69	2.03	.89
26/ 2/86	G1	0.0- .5	48	4.30	1.45	1.21	55	.96	1.64	3.20	8.00	2.70
26/ 2/86	G1	1.0- 1.5	48	2.82	1.01	.66	60	1.17	1.67	3.26	1.16	.41
26/ 2/86	G1	3.0- 3.5	48	3.98	1.36	.90	60	1.00	.95	3.00	1.89	.65
26/ 2/86	E5	0.0- .5	49	5.34	2.26	2.22	50	1.23	1.77	4.86	2.62	1.11
26/ 2/86	E5	1.0- 1.5	49	3.77	1.23	1.03	54	1.42	1.45	3.35	1.78	.58
26/ 2/86	E5	2.0- 2.5	49	1.97	.57	.56	50	1.27	1.11	2.45	.79	.23
26/ 2/86	E5	4.0- 4.5	49	3.15	1.05	.37	74	1.27	2.14	3.11	1.43	.48
26/ 2/86	E5	5.0- 5.5	49	2.06	.57	.56	50	1.50	1.53	2.79	.89	.25
28/ 2/86	G1	0.0- 1.0	50	2.64	.46	.68	40	.48	1.01	1.78	1.72	.30
28/ 2/86	G1	1.0- 2.0	50	2.23	.62	.79	44	.63	3.07	2.17	.96	.27
28/ 2/86	G1	2.0- 3.0	50	2.23	.68	.62	52	.91	.89	2.36	.92	.28
28/ 2/86	G1	3.0- 4.0	50	2.78	.68	.92	43	1.02	.93	2.82	1.04	.25
28/ 2/86	G1	4.0- 5.0	50	2.36	.68	.84	45	.90	.75	2.35	1.05	.30
28/ 2/86	G1	5.0- 6.0	50	2.09	.59	.59	50	1.02	1.00	2.63	.88	.23
28/ 2/86	G1	6.0- 7.0	50	2.00	.59	.64	48	.87	.78	2.31	.89	.26
28/ 2/86	G1	7.0- 8.0	50	2.21	.62	.74	45	.90	.92	2.39	1.01	.28

Annexe 1 : Pigments photosynthétiques ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$ et mg/g ($/\text{g}$)) des sédiments de TIKEHAU (Suite)
 prof(cm); Chl=Chlorophylle; tot=totale; act=active; Pheo=Pheophytine-a; Carot.=Carotenoides

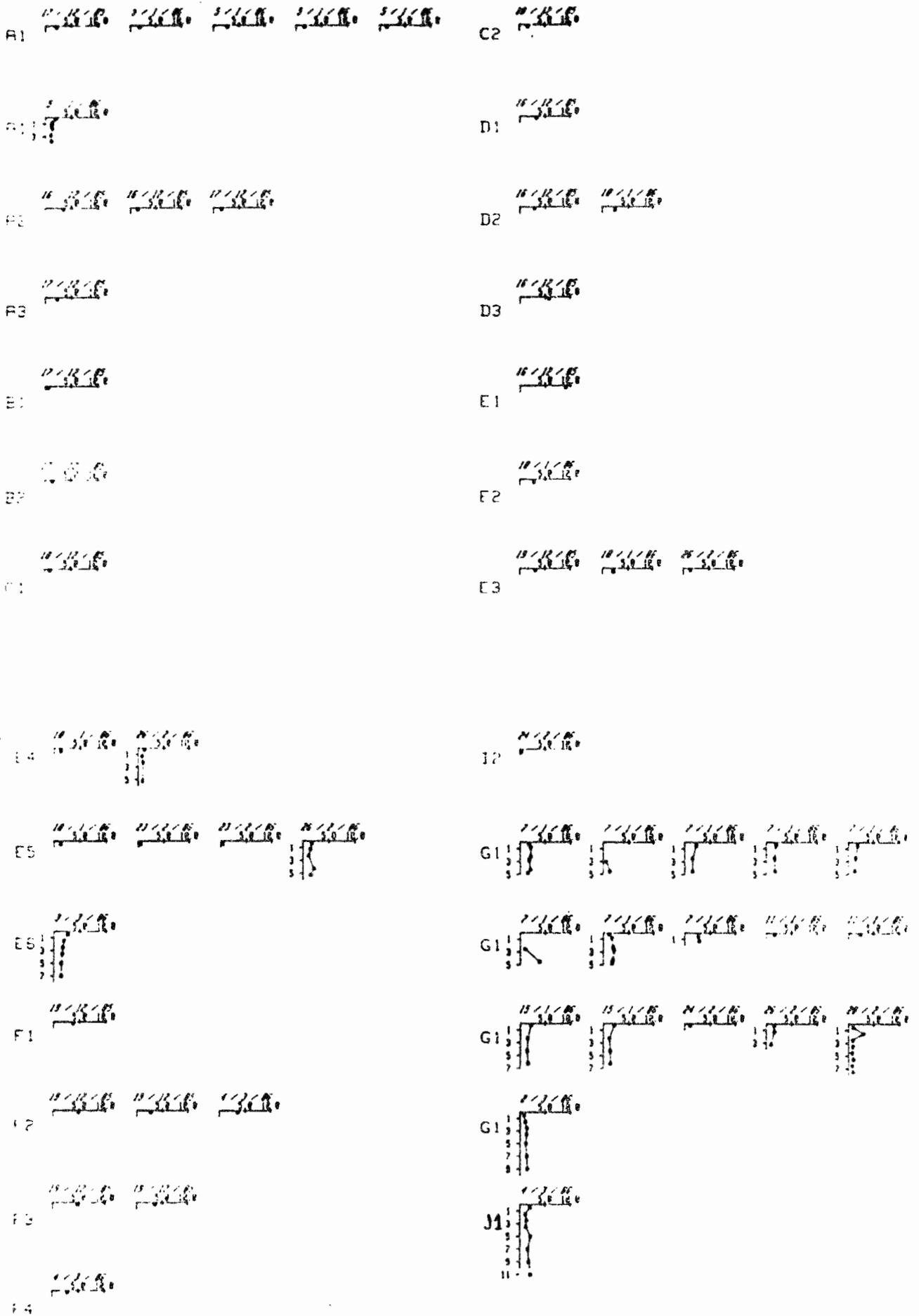
date	stat.	prof.	No carot	Chla tot	Chla act	Pheo	%Chloa	Chlb	Chlc	Carot.	Chla tot(/g)	Chla act(/g)
20/ 2/86	G1	7.0- 8.0	50	2.21	.62	.74	45	.90	.92	2.39	1.01	.28
2/ 3/86	G1	0.0- 1.0	51	3.00	.72	1.09	40	.53	.77	2.25	1.50	.36
2/ 3/86	G1	1.0- 2.0	51	3.45	.85	1.21	41	.94	1.03	2.99	1.36	.34
2/ 3/86	G1	2.0- 3.0	51	4.16	1.21	1.15	51	.99	1.37	3.16	1.65	.40
2/ 3/86	G1	3.0- 4.0	51	2.81	.58	1.07	35	1.20	1.30	2.96	.90	.20
2/ 3/86	G1	4.0- 6.0	51	2.66	.45	1.06	30	.97	1.13	2.64	.99	.17
2/ 3/86	G1	6.0- 8.0	51	1.95	.40	.95	30	1.09	1.33	2.56	.72	.15
2/ 3/86	G1	8.0-10.0	51	1.90	.40	.80	33	1.15	1.45	2.39	.70	.15
3/ 3/86	E6	0.0- 1.0	52	8.59	1.90	1.84	51	1.16	2.72	5.57	3.76	.83
3/ 3/86	E6	1.0- 2.0	52	8.83	1.71	2.11	45	1.65	1.90	6.39	3.93	.76
3/ 3/86	E6	2.0- 3.0	52	5.90	1.18	1.68	41	1.02	1.72	5.35	1.99	.39
3/ 3/86	E6	3.0- 4.0	52	5.00	1.25	1.25	50	1.53	1.64	4.40	2.00	.51
3/ 3/86	E6	4.0- 6.0	52	2.73	.79	1.20	30	1.45	1.40	3.40	1.27	.37
3/ 3/86	E6	6.0- 8.0	52	3.17	.97	1.20	45	1.65	1.44	3.09	1.16	.35
4/ 3/86	F4	0.0- .5	53	7.17	2.43	4.57	35	1.26	2.95	5.69	7.21	2.44
4/ 3/86	F2	0.0- .5	54	5.27	1.64	3.21	34	2.63	3.51	4.31	4.38	1.36
4/ 3/86	J1	0.0- 1.0	55	3.78	1.41	1.25	53	1.39	2.00	3.29	2.00	.70
4/ 3/86	J1	1.0- 2.0	55	1.32	.31	1.07	22	1.04	1.07	1.64	.90	.23
4/ 3/86	J1	2.0- 3.0	55	1.05	.24	.85	22	1.22	1.30	1.52	.60	.16
4/ 3/86	J1	3.0- 4.0	55	1.09	.30	.70	20	1.10	1.21	1.52	.70	.19
4/ 3/86	J1	4.0- 6.0	55	1.31	.24	.77	24	1.91	2.10	2.09	.66	.12
4/ 3/86	J1	6.0- 8.0	55	1.13	.23	.71	24	1.64	1.56	1.79	.60	.14
4/ 3/86	J1	8.0-10.0	55	1.64	.19	.63	23	1.74	1.77	1.72	1.04	.12
4/ 3/86	J1	10.0-12.0	55	1.32	.19	.70	20	2.32	2.11	2.22	.57	.00



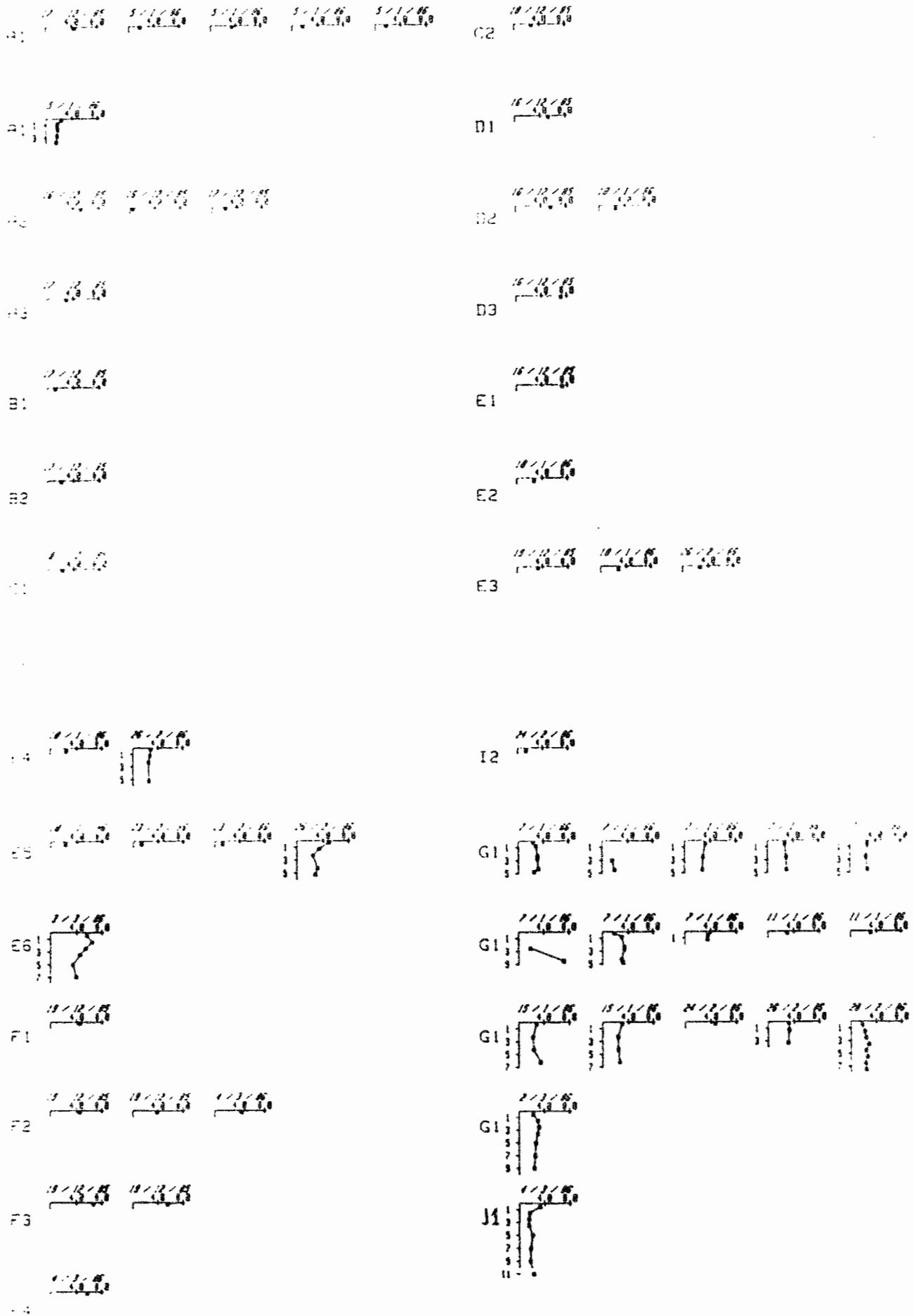
Annexe 2 : Chlorophylle-a [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$] des sédiments de l'atoll de Tikehau



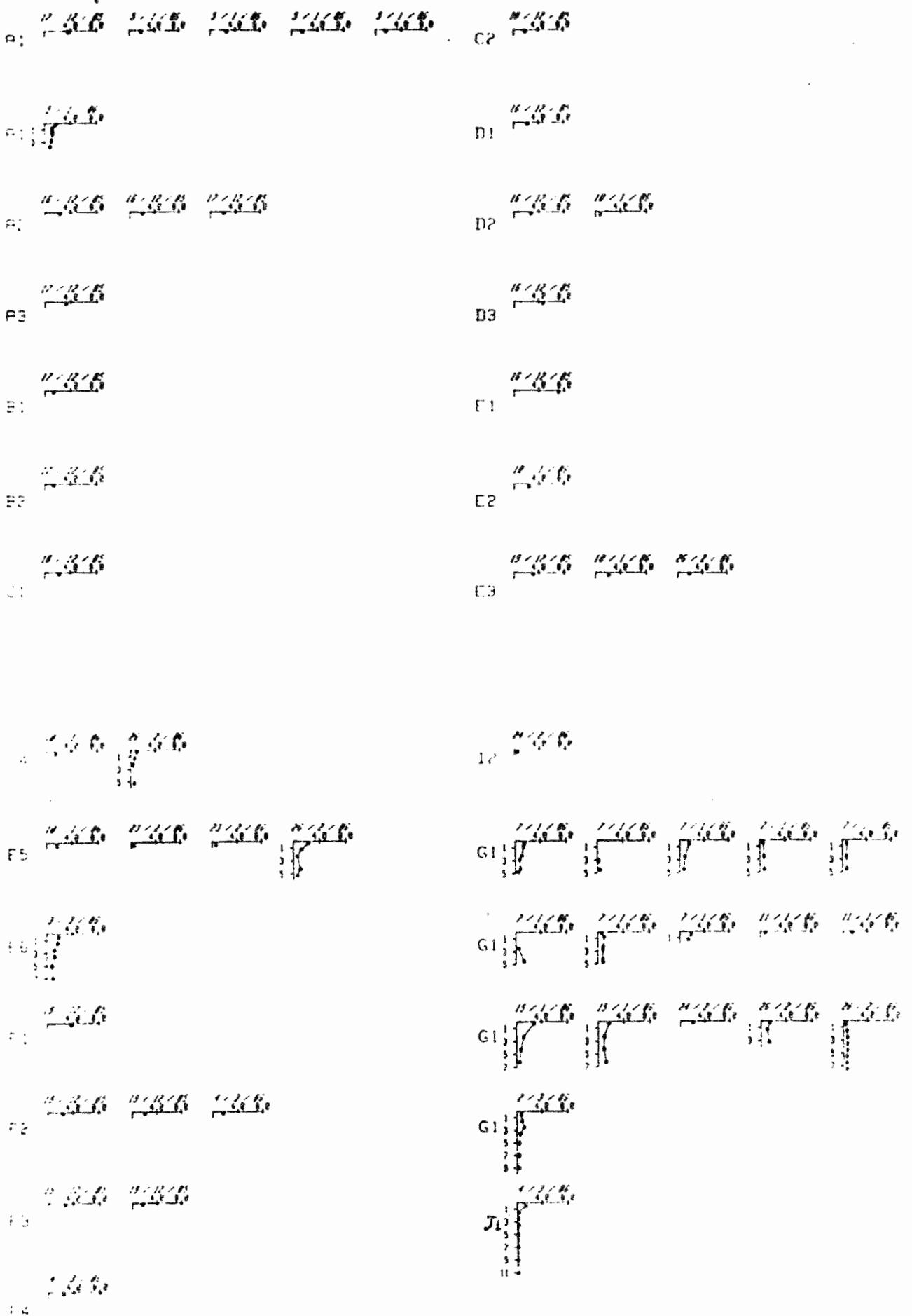
Annexe 3 : Chlorophylle-b [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$] des sédiments de l'atoll de Tikehau 7



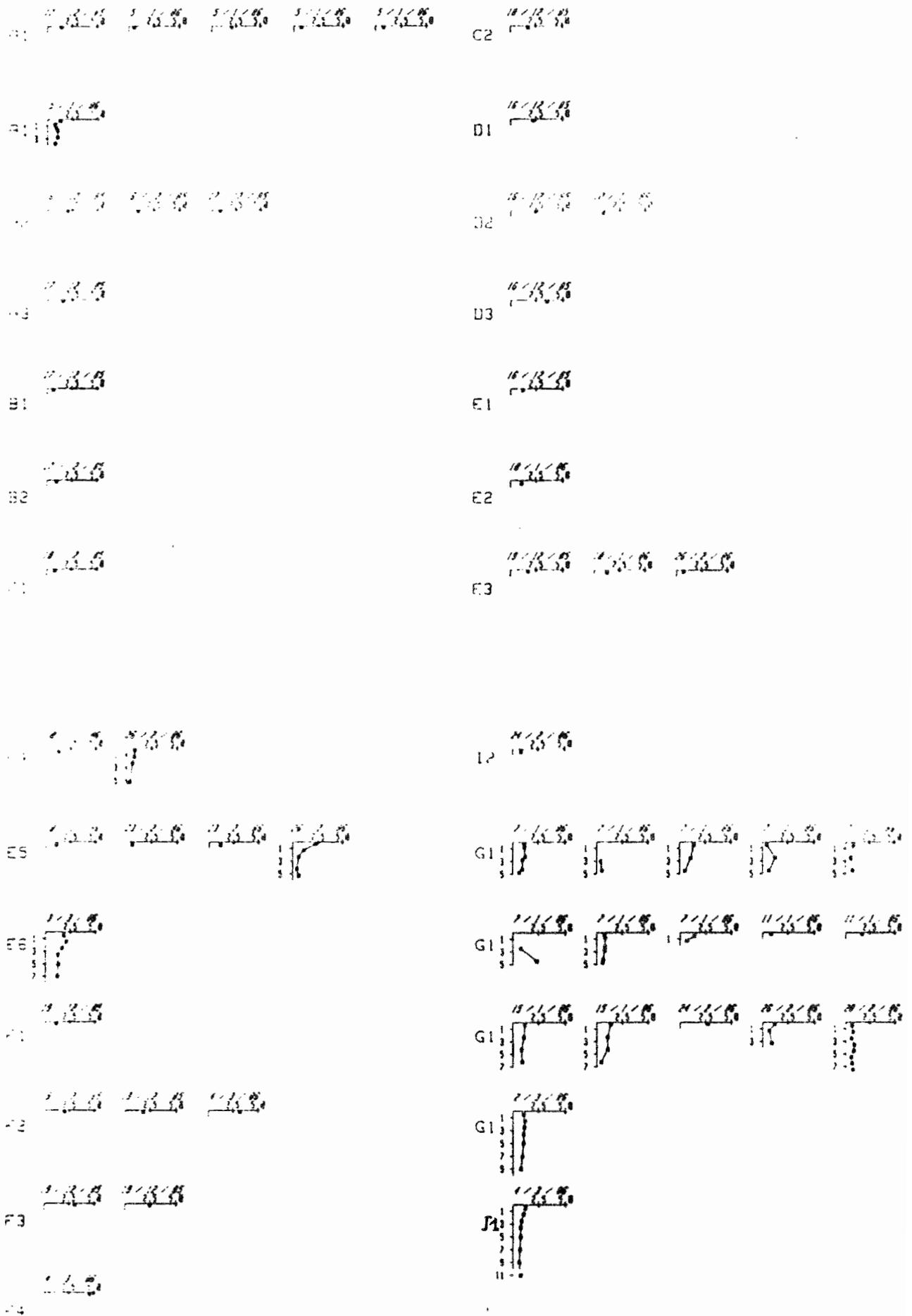
Annexe 4 : Chlorophylle-c $\bar{}$ ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$) des sédiments de l'atoll de Tikehau $\bar{}$



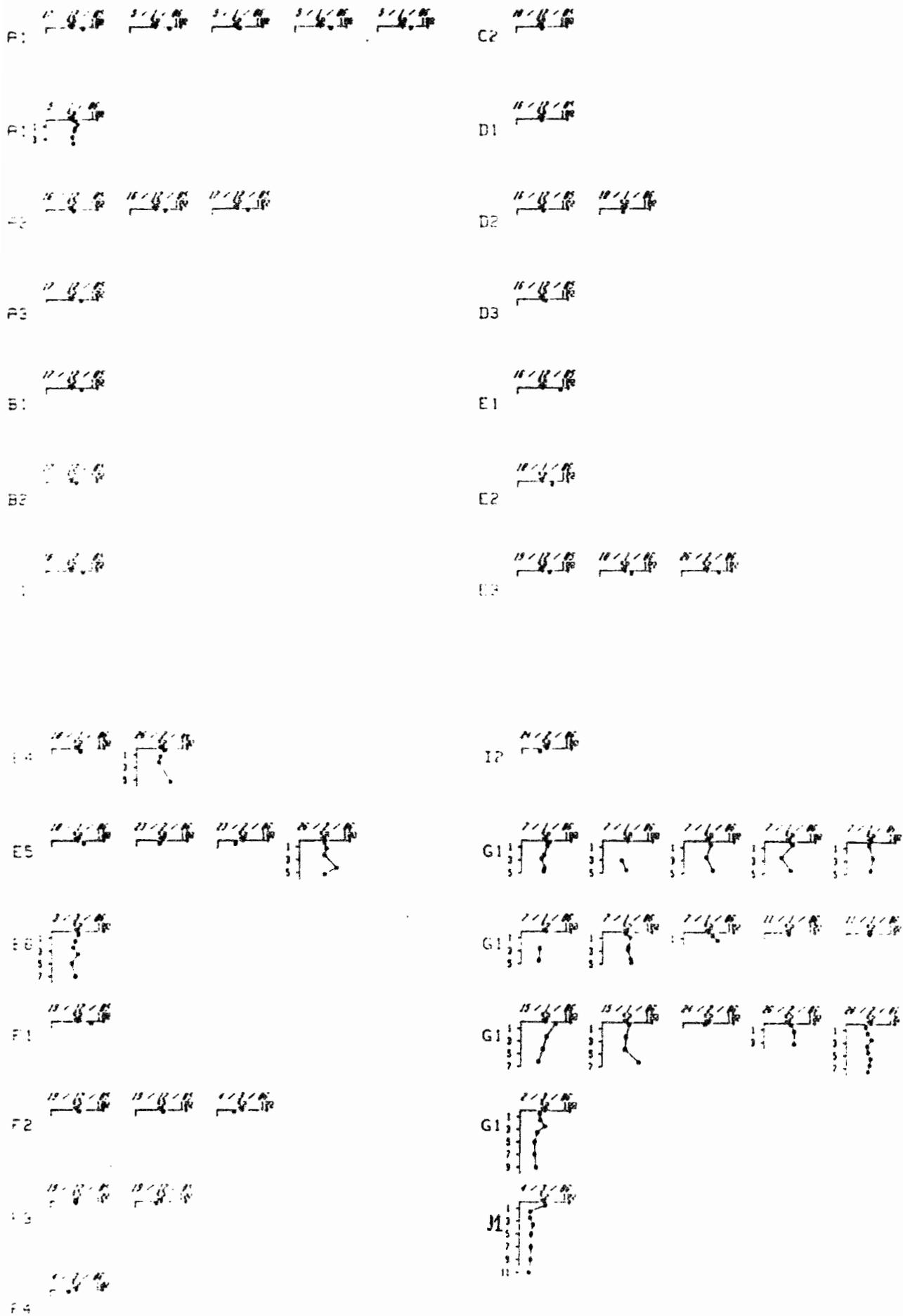
Annexe 5 : Caroténoïdes [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$] des sédiments de l'atoll de Tikehau]



Annexe 6 : Chlorophylle active [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$] des sédiments de l'atoll de Tikehau_7



Annexe 7 . Pheophytine-a [$\mu\text{g}/\text{cm}^3$] des sédiments de l'atoll de Tikehau]

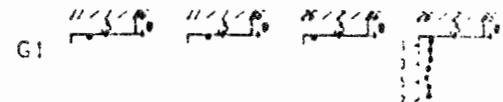
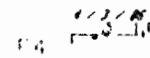
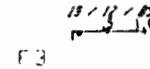
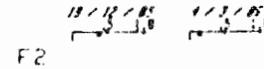
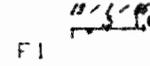
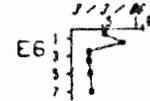
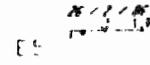
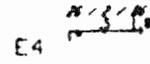
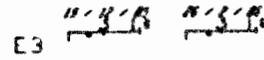
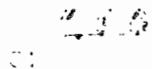
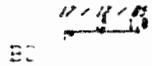
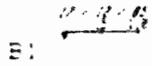
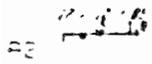
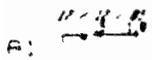


Annexe 8 : Pourcentage de chlorophylle active des sédiments de l'atoll de Tikehau.

Annexe 9

:ATP des sediments de TIKEHAU ;Prof=Profondeur(cm

date	stat.	prof.	No carot	ATP(ug/cm3)	ATP(ug/g)
17/12/85	A1	0.0- 0.5	1	.49	.28
17/12/85	A2	0.0- 0.5	2	.45	.26
17/12/85	A3	0.0- 0.5	3	.48	.28
17/12/85	B1	0.0- 0.5	4	.01	.00
17/12/85	B2	0.0- 0.5	5	.16	.09
18/12/85	C1	0.0- 0.5	6	.32	.19
18/12/85	C2	0.0- 0.5	7	.21	.12
19/12/85	F2	0.0- 0.5	8	.66	.38
19/12/85	F3	0.0- 0.5	9	.17	.10
19/12/85	E3	0.0- 0.5	10	.51	.29
11/ 1/86	G1	0.0- 0.5	11	.46	.27
11/ 1/86	G1	0.0- 0.5	12	.37	.29
19/ 1/86	F1	0.0- 0.5	13	.44	.25
26/ 2/86	E4	0.0- 0.5	14	.22	.13
26/ 2/86	G1	0.0- 0.5	15	.25	.15
26/ 2/86	E3	0.0- 0.5	16	.43	.33
26/ 2/86	E5	0.0- 0.5	17	.28	.18
28/ 2/86	G1	0.0- 1.0	18	.30	.17
28/ 2/86	G1	1.0- 2.0	18	.28	.16
28/ 2/86	G1	2.0- 3.0	18	.29	.17
28/ 2/86	G1	3.0- 4.0	18	.23	.13
28/ 2/86	G1	4.0- 5.0	18	.20	.11
28/ 2/86	G1	5.0- 6.0	18	.26	.15
28/ 2/86	G1	6.0- 7.0	18	.25	.14
3/ 3/86	E6	0.0- 1.0	19	.02	.48
3/ 3/86	E6	1.0- 2.0	19	1.27	.73
3/ 3/86	E6	2.0- 3.0	19	.45	.26
3/ 3/86	E6	3.0- 4.0	19	.44	.25
3/ 3/86	E6	4.0- 6.0	19	.47	.27
3/ 3/86	E6	6.0- 8.0	19	.50	.29
4/ 3/86	J1	0.0- 1.0	20	.38	.22
4/ 3/86	J1	1.0- 2.0	20	.31	.18
4/ 3/86	J1	2.0- 3.0	20	.44	.25
4/ 3/86	J1	3.0- 4.0	20	.68	.39
4/ 3/86	J1	4.0- 6.0	20	.09	.05
4/ 3/86	J1	6.0- 8.0	20	.31	.18
4/ 3/86	J1	8.0-10.0	20	.16	.09
4/ 3/86	J1	10.0-12.0	20	.35	.20
4/ 3/86	F2	0.0- 0.5	21	.21	.14
4/ 3/86	F4	0.0- 0.5	22	.48	.33



Annexe 10 : A.T.P. \square ($\mu\text{g}/\text{cm}^3$) des sédiments de l'atoll de Tikehau 7

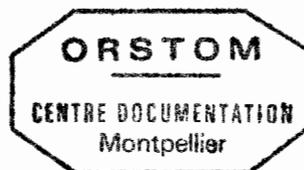
P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

ORSTOM

LE MICROPHYTOBENTHOS : II. PRODUCTION PRIMAIRE
(PREMIERS RESULTATS)

Par

C.J. CHARPY-ROUBAUD*



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

RESUME

La production primaire benthique des sédiments de l'atoll de Tikehau a été étudiée au cours de trois missions réparties sur quatre mois (décembre 85 - mars 86) : des bilans d' O_2 ont été établis à partir de différentes méthodes de mesures d' O_2 dans des bouteilles BOD dans et des cloches. La validité et la représentativité des résultats obtenus sont discutées à partir d'expériences de "cinétique de production" conduites sur 24, 36 ou 48 heures. La présence de phanérogames du genre Halophila peut représenter une contribution prépondérante dans la production primaire benthique du lagon. Aucune photoinhibition n'est observée, même aux stations de très faible profondeur. La corrélation est très élevée entre la production nette horaire et l'énergie horaire correspondante ; une équation est établie entre ces deux paramètres. La production nette journalière moyenne benthique est de $0,8 \pm 0,2$ g $O_2/m^2/j$. Pour l'ensemble du lagon elle est 2 à 3 fois plus faible que la production phytoplanctonique mais elle peut devenir 35 fois plus élevée que cette dernière aux stations de faible profondeur. Le temps de doublement de la biomasse phytobenthique estimé à 6,1 heures.

ABSTRACT

The phytobenthic production of TIKEHAU lagoon (French Polynesia) was studied from december 85 to march 86 by measuring production and respiration rates in terms of oxygen in B.O.D. and bell jars. Validity and representativity of results were discussed from "production cinetic" experiments lasting 24 or 36 or 48 hours. Sea grass Halophila represents preponderant contribution to the benthic primary production of the lagoon. No photoinhibition was observed, even at shallow stations. Correlation is very high between net hourly production and light energy. The average of net daily benthic production is $0,8 \pm 0,2 \text{ mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. The turn over time is estimated at 6.1 hours. For the whole lagoon, this production is 2 to 3 times lower than phytoplanktonic production but becomes 35 times high at the shallow stations.

INTRODUCTION

L'environnement et la matière organique particulière planctonique lagonaire sont étudiés dans l'archipel des Tuamotu depuis 1982 par le centre ORSTOM de Tahiti, dans le cadre du programme ATOLL. L'objectif final de ce programme est la modélisation de la production lagonaire et de sa dynamique. Dans cette optique, afin de compléter les connaissances déjà acquises dans le fonctionnement de ces écosystèmes, une étude du compartiment végétal benthique a été entreprise ; dans ces lagons qui ont une faible profondeur et bénéficient d'un éclaircissement maximal, les producteurs primaires benthiques devraient jouer un rôle capital. Les différentes phases de l'opération PROBAT (production primaire benthique) ont été mentionnées dans un précédent travail exploitant les données obtenues à Tikehau sur la biomasse phytobenthique par le biais de l'étude des pigments chlorophylliens et de l'ATP des sédiments (CHARPY-ROUBAUD, 1986). Le présent travail traite de la production primaire, dans son concept dynamique.

Les méthodes les plus répandues employées pour étudier la production primaire sont les bilans d' O_2 et le taux d'incorporation de ^{14}C . Mais que ce soit pour l'une ou l'autre méthode, les protocoles méthodologiques ne sont pas standardisés. Dans la présente étude, seuls les résultats obtenus par les bilans d' O_2 seront présentés. Aussi a-t-on réalisé une étude de la validité et de la représentativité des résultats obtenus.

MATERIEL ET METHODES

Les méthodes les plus couramment employées pour estimer la production primaire sont respectivement dites "de l'oxygène" (mesures des bilans d' O_2) et du " ^{14}C " (mesure du taux d'incorporation du ^{14}C). La production primaire microphytobenthique a été étudiée, de décembre 1985 à mars 1986, par la "méthode de l'oxygène". Déjà employée par POMEROY (1959), HARGRAVE (1969), PLANTE CUNY et BODOY (comm. pers.), elle consiste à retourner des cloches claires et des noires sur les sédiments et à mesurer la teneur en O_2 de l'eau incubée à l'aide d'une sonde.

Les manipulations ont été faites en scaphandre autonome ou à pied, selon la profondeur des stations. Ces dernières, ainsi que leur situation, apparaissent dans le tableau 1 et les figures 1 et 1 bis. Les secteurs étudiés ont été prospectés au cours d'une étude parallèle de la biomasse microphytobenthique (CHARPY-ROUBAUD, 1986). Les incubateurs étaient soit des bouteilles B.O.D. soit des cloches, suivant des étapes méthodologiques qui seront décrites plus loin.

Les incubations ont duré 4 - 5 h en moyenne. De plus, des études que l'on peut appeler "cinétiques de production" ont été faites à des stations de faible profondeur (0.30 m à 2 m) du secteur E : les cloches ont été laissées à poste durant 24, 36 ou 48 h, et des mesures d' O_2 ont été faites toutes les 2 h en moyenne durant les heures d'éclairement (6h30 - 18 h). En parallèle, pour une de ces expériences, des incubateurs (clair et noir) ont, après les mesures d' O_2 , été enlevés et remis juste à côté de leur ancien emplacement.

Etapas méthodologiques

1) Au cours de la mission TATU effectuée en novembre 1985 dans les lagons de plusieurs atolls toutes les incubations ont été faites dans des bouteilles BOD de 295 ml, remplies in situ et sur une hauteur de 0,5 cm environ avec du sédiment superficiel prélevé avec une pelle. Les résultats (qui seront publiés ultérieurement) sont apparus fiables.

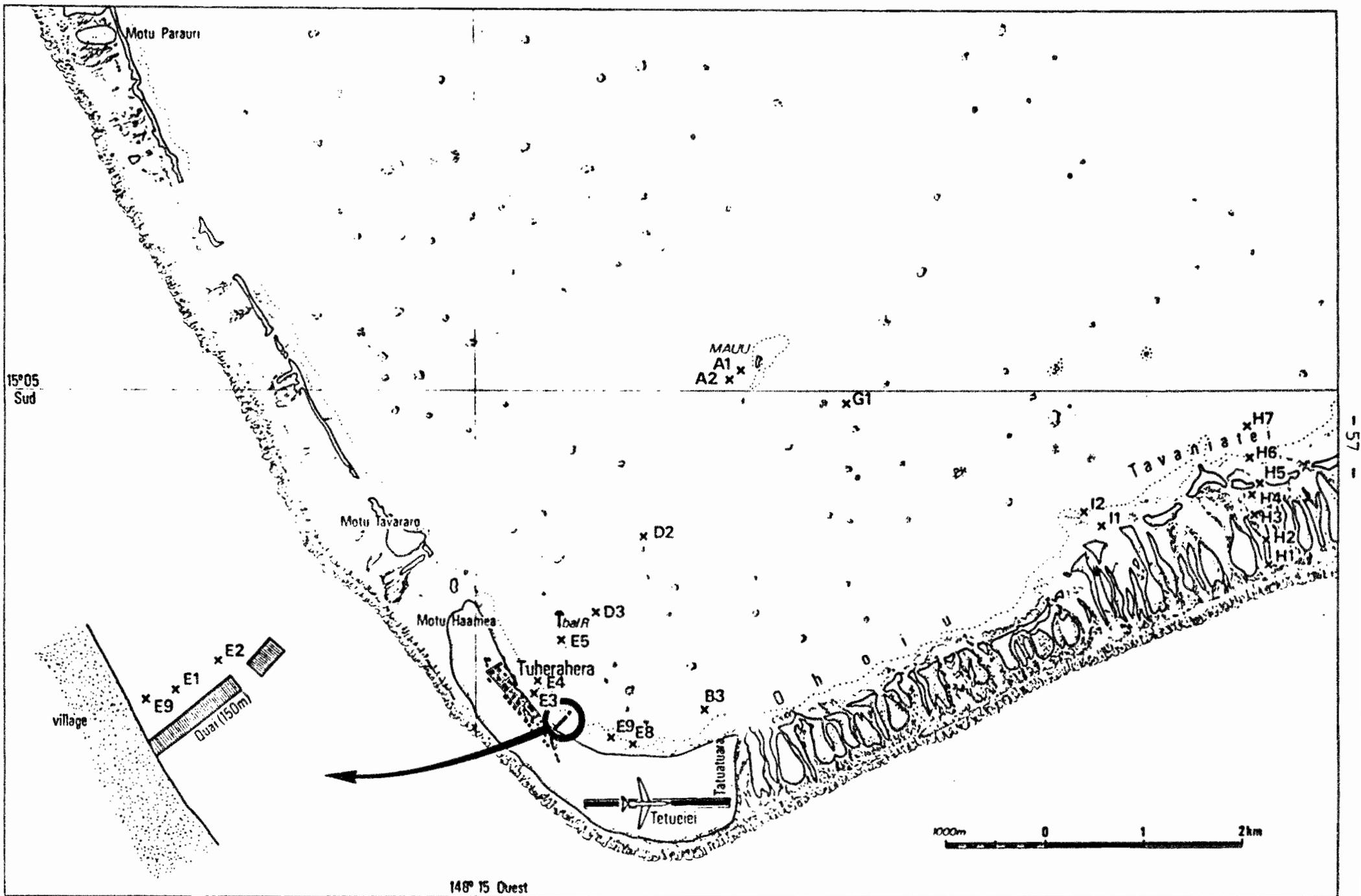
2) En décembre 1985, 4 cloches étaient confectionnées. Une expérience a montré (Tableau 2) que les résultats obtenus en utilisant comme incubateurs les cloches et les B.O.D. sont du même ordre de grandeur.

Les bilans d' O_2 ont alors été calculés à partir des incubations faites dans les cloches pour toutes les stations de profondeur < 12 m, le cable de la sonde mesurant 15 m, et dans des bouteilles B.O.D. pour les autres stations.

Tableau 1 : Position des stations prospectées au cours des mois de décembre 85 et janvier, février et mars 1986 dans le lagon de Tikehau.

Secteur	Localisation	Profondeur de la station (m)	Station
A	Motu Mauu - sous le vent - sous le vent	11 18	A1 A2
B	Hoa	12	B3
C	Passe	8	C1
D	Radiale "Village Motu Mauu"	20 18	D2 D3
E	Plage devant la zone habitée, quai, balise	0.60 2. 6. 10. 15. 0.50 2 0.30	E1 E2 E3 E4 E5 E7 E8 E9
G	Faofaa	19	G1
I	Hoa	8	I1 I2

Fig. 1bis : Position des stations prospectées de décembre 1985 à mars 1986



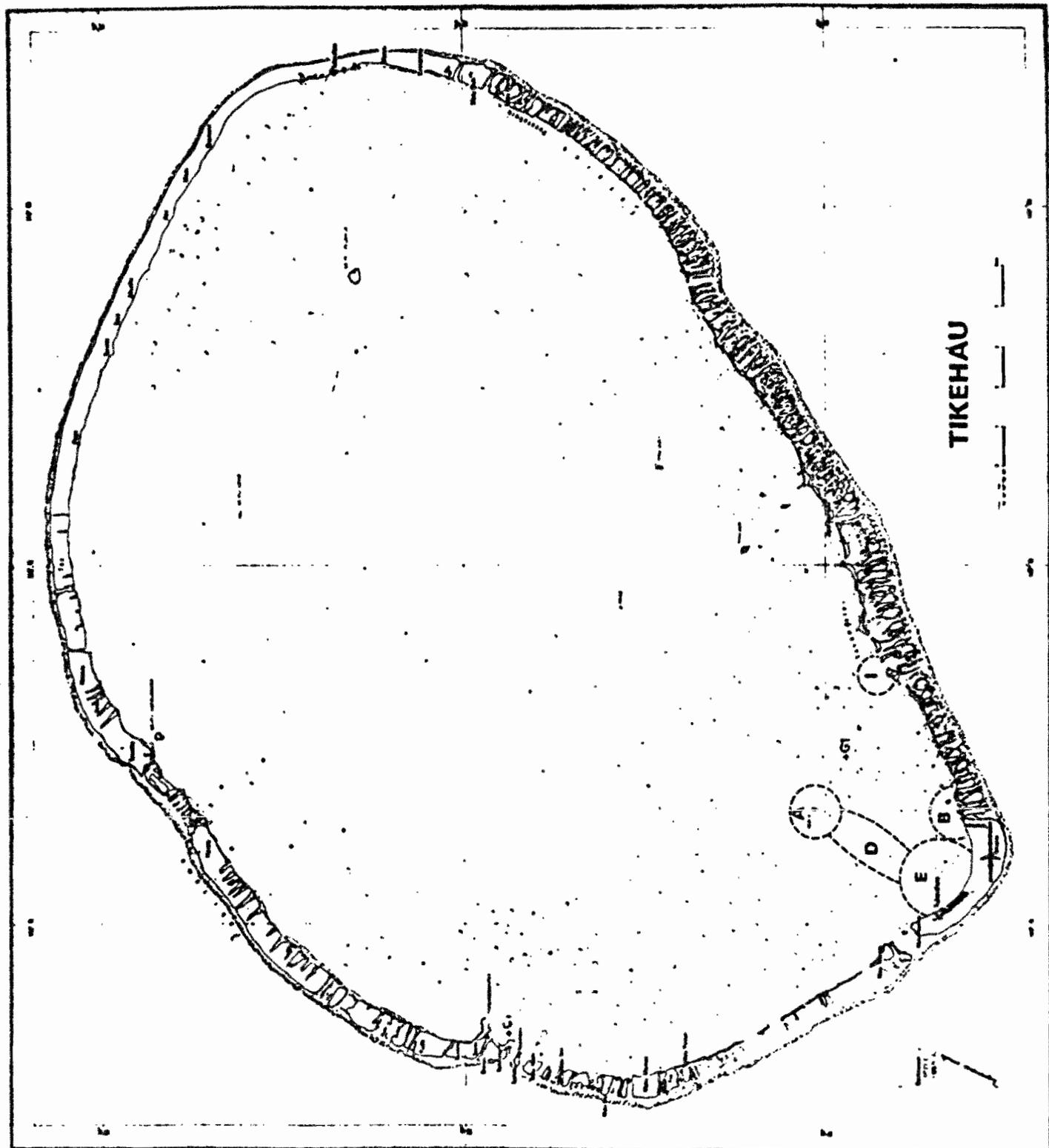


Fig. 1 : Position des secteurs étudiés de décembre 1985 à mars 1986

Tableau 2 : Production microphytobentique estimée à partir des teneurs en oxygène mesurées dans des cloches et dans des bouteilles B.O.D. Comparaison.

Cloches claires	B.O.D. claires	
459.8	593.3 408.7	m = 501,5
146.9	216.6 173.3 216.6 219.8 157.1	m = 196,68
528.7	603.5 509.7	m = 556,6
463.9	438.5 480.3 399.8	m = 439,5

3) En janvier 1986 la fabrication d'une série de cloches était terminée. Leur caractéristiques sont regroupées dans le tableau 3. Les cloches ont été graduées afin de mesurer le volume d'eau incubé au-dessus du sédiment.

Tableau 3 : Caractéristiques des incubateurs (cloches cylindriques) utilisées.
Volume Sed + = volume d'eau le plus couramment noté au-dessus du sédiment et enfermé dans les cloches.

Cloches	Matériau	Diamètre () (cm)	Surface () (cm ²)	Hauteur (cm)	Volume Sed + (l)	Objectif des mesures
Claire	plexiglass	19,1	285	25 et 30	4,2 - 5	Production d'O ₂
Claire	plexiglass	11,5	104	23	0,5 - 0,8	
Noire	P.V.C.	15,0	177	25	2,4	Consommation d'O ₂
Noire	P.V.C.	11,5	104	23	0,5 - 0,8	

La "méthode des cloches" est d'utilisation plus simple et permet en outre de ne pas perturber le sédiment étudié. L'impossibilité de l'appliquer aux stations de profondeur > 12 m (liée à celle d'utilisation de la sonde) pouvait être contournée en dosant l'O₂ de l'eau incubée dans les cloches selon la méthode de WINKLER.

Une expérience préliminaire a montré que les résultats de dosage d'O₂ faits par la méthode de WINKLER sur 120 ml d'eau prélevés in situ dans les cloches, avec une seringue, sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus par mesure directe avec la sonde (Tableau 4).

Tableau 4 : Résultats d'O₂ (mg/l) obtenus en parallèle suivant la méthode de WINKLER et par des mesures directes avec la sonde ; les deux méthodes ont été appliquées en parallèle sur une même cloche pour chaque essai.

Cloche	O ₂ (mg/l)	
	WINKLER	Sonde
Claires	11.51	11.40
	12.20	12.20
	9.94	10.02
	9.86	10.00
	10.99	10.89
	7.11	7.0
	13.12	13.08
	12.30	12.18
Noires	4.85	4.55
	4.78	4.73
	5.10	5.07
	4.70	4.68

Toutes les incubations ont donc été faites en utilisant les cloches. Un joint conique, en caoutchouc, adapté à la cellule de la sonde réduit au maximum les échanges eau incubée - eau extérieure lors des manipulations pour effectuer la mesure d'O₂ (Fig. 2).

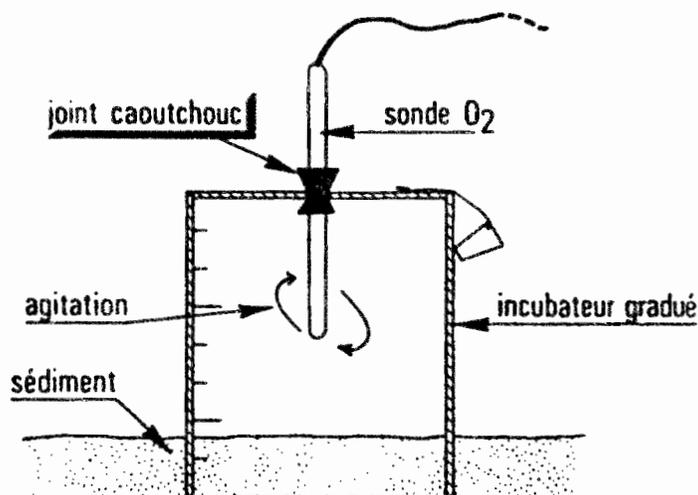


Fig. 2 : Schéma d'un incubateur "cloche" et du système de mesure d'O₂ à l'aide de la sonde YSI.

Les résultats d'expériences d'incubation d'eau prélevée juste au-dessus des sédiments montrent que, à ce niveau, la production primaire planctonique peut être considérée comme négligeable ; elle n'a pas été déduite des productions observées dans les cloches et cette manipulation supplémentaire a été supprimée dans les expériences suivantes.

1.2. Energie lumineuse

L'énergie lumineuse incidente a été mesurée à l'aide d'un solarimètre LICOR dont la période d'intégration était de 15 mn. Le pourcentage d'énergie arrivant au niveau des incubations a été obtenu à l'aide d'un quantummètre LICOR équipé d'une cellule sphérique. Les deux cellules sont sensibles aux radiations utilisables pour la chlorophylle.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Validité des résultats

L'objectif général de la présente étude est l'estimation de la production primaire benthique de l'ensemble du lagon et ce par le biais d'incubations faites à différentes profondeurs et pendant des durées

suffisamment courtes pour que les manipulations soient matériellement possibles. Afin de juger si l'estimation de la production primaire faite à partir des variations d' O_2 mesurées dans les incubateurs après une durée de quelques heures est valable et en outre pour savoir à quel moment de la journée doivent avoir lieu les incubations, des "cinétiques" de production (cf. § matériel et méthodes) ont été réalisées. Par ailleurs, le problème de la variabilité au sein d'une station sera abordé de même que celui de l'importance du taux de production des Halophila ; ces phanérogame sont parfois présentes en grande quantité sur les sédiments de Tikehau alors que, elles exceptées, le peuplement végétal benthique de ce lagon est constitué uniquement de microphytes, tout au moins aux stations prospectées.

1.1. Evolution de l' O_2 dissous dans les cloches claires et les cloches sombres

Les courbes de l'évolution de la concentration en oxygène apparaissent dans l'annexe 2. Dans toutes les cloches claires la concentration en O_2 dissous augmente jusqu'à 16H30, puis, sans que l'on observe ensuite un plateau, diminue ; ceci traduit le fait que les processus de photosynthèse l'emportent sur la respiration. Dans les cloches noires, la concentration en oxygène diminue d'une façon pratiquement linéaire, ce qui traduit une respiration à peu près constante.

1.2. Evolution journalière de la production et de la respiration d'oxygène

1. production nette horaire

Les productions nettes horaires apparaissent sur le Tableau 5. On constate qu'elles sont maximales à midi, d'une façon générale, et peuvent atteindre $232,4 \text{ mg}/O_2/m^2/h$. Deux groupes de stations apparaissent : (E1, E7, E9) dont la production est $> 200 \text{ mg}O_2/m^2/h$ et (E8, E2) dont la production est $< 150 \text{ mg}O_2/m^2/h$.

Tableau 5 : Productions nettes horaires observées :
 FNh (mg O₂/m²/h), Rapports Production / Energie :
 FN/E (mg O₂/E), Energie horaire : Eh (E/m²/h),
 Production journalière estimée à partir des éner-
 gies reçues : FNJ (mg O₂/m²/j) : FN = somme des
 productions nettes observées pendant la journée.

Date station profondeur	Heure de incubation	Eh	FNh	FN/E	FNJ [FN
02/03/86 E1 0,6 m	07h08	0,75	63,1	84,1	2571
	09h10	4,23	173,4	41,4	1856
	11h25	6,13	214,0	35,3	1583
	13h38	6,31	136,4	22,6	1023 1498
	15h25	3,12	105,0	33,7	1419
	17h18	0,52	3,4	6,5	188
02/03/86 E1 0,6 m	07h08	0,75	47,3	63,1	1928
	09h10	4,23	141,3	33,7	1510
	11h25	6,13	190,3	30,6	1370 1324
	13h38	6,31	127,0	21,3	952
	15h25	3,12	91,7	29,4	1239
	17h18	0,52	27,9	53,5	1549
04/03/86 E8 2 m	07h45	0,90	53,2	59,0	1428
	09h58	4,37	90,3	19,8	815
	11h26	7,50	132,4	19,1	785 745
	13h05	5,23	64,8	12,2	504
	15h09	4,26	71,4	16,5	638
	17h09	0,43	7,3	17,1	414
04/03/86 E7 0,5 m	10h30	5,35	156,6	37,4	1413
	11h35	5,85	219,3	37,1	1400 1065
	13h05	5,85	128,7	22,3	843
	15h13	3,20	113,2	34,3	1243
	17h08	0,50	0	-	-
04/03/86 E7 0,5 m	07h38	1,16	75,5	89,8	2364
	10h30	4,01	192,0	45,9	1734
	11h35	5,84	225,6	38,2	1441 1427
	13h05	5,85	138,0	23,0	970
	15h13	3,20	137,3	41,7	1512
	17h08	0,5	0	-	-
05/03/86 E2 2 m	10h05	4,81	70,1	14,9	475
	12h03	3,58	104,8	30,4	972 775
	14h03	4,25	124,9	28,2	902
	16h25	0,66	12,4	19,1	350
06/03/86 E2 2 m	08h28	1,18	79,9	64,6	1188
	10h29	3,12	34,9	11,3	363
	12h51	5,28	109,6	20,9	674 759
	15h20	2,77	78,5	28,7	926
	17h45	0,47	41,1	89,5	1630
05/03/86 E2 2 m	08h05	1,09	73,9	67,3	1231
	10h05	4,81	130,6	27,7	885
	12h03	3,59	148,7	43,1	1380 1108
	14h03	4,25	152,5	34,4	1101
06/03/86 E2 2 m	16h25	1,62	37,3	21,8	398
	08h28	1,19	66,1	53,4	983
	10h29	3,12	69,0	22,3	717 1030
	12h51	5,28	179,2	34,4	1107
	15h20	2,65	122,2	44,8	1442
06/03/86 E2 2 m	17h15	0,5	0	-	-
	08h28	1,18	48,7	39,3	724
	10h29	3,12	52,4	16,9	545 722
	12h51	5,28	106,3	20,4	657
	15h20	2,65	101,9	37,3	1201
05/03/86 E9 0,3 m	10h30	5,61	126,9	22,8	939,2
	14h15	5,37	205,1	38,2	1570,7
	16h30	0,6	0	-	-
	08h33	1,88	252	129,5	3575
	10h31	4,11	187,1	46,6	1930
05/03/86 E9 0,3 m	12h39	6,24	232,4	36,8	1524 1580
	15h10	3,39	150,8	43,3	1594
	17h15	0,50	0,8	1,6	454

Sur l'ensemble des concentrations, observées pendant ces études de cinétiques, on observe une corrélation très élevée ($r = 0,74^{***}$) entre la production nette horaire et l'énergie lumineuse horaire correspondante. Des "indices" des relations entre ces deux paramètres sont calculés dans le Tableau 6 ; pour les cinétiques, toutes les corrélations sont élevées et les pentes des droites ont des valeurs respectives proches de 24, exceptée celle de l'incubation faite à la station E₉, où le rendement Production/Energie est plus faible (Annexe 1). L'expérience conduite en E2, parallèlement à la cinétique faite à cette même station donne des résultats différents.

Tableau 6 : Coefficient de corrélation (r), pente de la droite de régression (a) et ordonnée à l'origine (b, mg O₂/m²/h) des régressions (Production nette d'O₂/h) / Energie lumineuse (E/m²/h).

Date	Station	r	a	b
2/3/86	E3 (5 m)	0,88*	26,4	23,3
2/3/86	E1 (1,6 m)	0,93*	21,8	24,3
4/3/86	E8 (1,6 m)	0,89*	13,8	17,9
4/3/86	E7 (0,5 m)	0,91*	31,3	- 6,5
4/3/86	E7 (0,5 m)	0,86*	30,6	23,3
5/3/86	E9 (0,3 m)	0,87*	34,2	6,8
5/3/86	E2 (2 m)	0,88**	30,2	13,0
5/2/86	E2 (2 m) cloches déplacées	0,42	8,5	36,0

D'une façon générale, au cours des expériences de cinétique, les productions nettes horaires présentent une évolution journalière identique à celle de l'énergie lumineuse (Fig. 3). Aucune photoinhibition n'a été observée, même aux très faibles profondeurs (0.30 m, 0.50 m), et on peut établir la relation suivante :

$$\text{Prod. nette O}_2 \text{ (mgO}_2\text{/m}^2\text{/h)} = 23,5 \times \text{Energie (E/m}^2\text{/h)} + 24$$

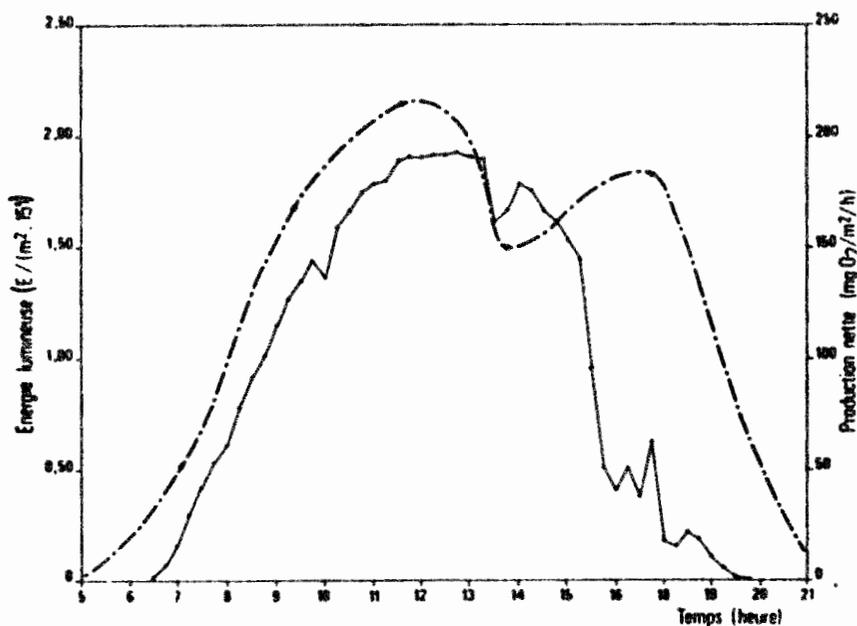


Fig. 3 : Evolution de la production nette horaire de l'O₂ et de l'énergie lumineuse.

2. Respiration horaire

Les moyennes des respirations horaires, dans les expériences de cinétique, sont consignées dans le Tableau 7. La moyenne de l'ensemble des stations considérées est ainsi estimée à $30,6 \pm 7,3$ mg.O₂/m²/h.

Tableau 7 : Moyenne et écarts types des distributions des respirations horaires (mg O₂/m²/h) mesurées à différentes heures de la journée.

Date	Station	Moyenne	Ecart type
1 et 2/3/86	E1	19,9	18,4
3 et 4/3/86	E8	24,3	11,9
3 et 4/3/86	E7	28,4	22,8
3 et 4/3/86	E7	29,2	13,4
5 et 6/3/86	E9	59,7	36,5
Toutes dates et stations (n = 39)		30,6	22,7

1.3. Estimation de la production journalière

Compte tenu de la corrélation très élevée entre la production nette horaire et l'énergie lumineuse horaire, on peut, connaissant l'énergie incidente journalière (EI/j) et l'énergie incidente reçue pendant l'incubation (EI/i), estimer la production nette journalière (mg.O₂/m²/j) à partir de l'équation :

$$\text{Prod. nette/j} = (\text{Prod. nette/i}) \times \frac{(\text{E.I./j})}{(\text{E.I./i})} \quad (1)$$

où

$$\text{Prod. nette/i} = \text{mg.O}_2/\text{m}^2/\text{t. incubation.}$$

Ces productions journalières observées (Tableau 5, colonne PN) sont représentées par la somme des productions estimées à partir des mesures d'O₂ des cinétiques par l'équation (1) (Tableau 2, colonne PNJ). De la comparaison entre PNJ et ΣPN, il ressort que les incubations effectuées durant 2 heures en milieu de journée donnent une très bonne estimation de la production journalière.

1.4. Comparaison des productions nettes estimées à partir des variations d'O₂ observées dans les cloches et dans les eaux libres du fond

A partir des augmentations de la teneur en O₂ dissous des eaux situées juste au-dessus des sédiments meubles de Takapoto, SOURNIA (1976) estime la production nette horaire phytobenthique. A Tikehau, la teneur des eaux en O₂ a été mesurée toutes les 2 heures, à côté des incubateurs laissés à poste ; en appliquant la méthode de SOURNIA, on peut estimer la production nette horaire, par m³. Pour la ramener au m², il est important de choisir convenablement la hauteur d'eau qui devra être intégrée, c'est-à-dire celle sur laquelle la concentration en O₂ est constante (multiplier par 2, par exemple, la production par m³ observée à une station située à 2 m de profondeur serait certainement une erreur pour les eaux considérées) ; cette hauteur est considérée égale à 50 cm. La production nette

horaire peut alors être estimée à partir des variations d'O₂ dans les eaux libres du fond en appliquant l'équation :

$$\text{Prod. nette/h} = \Delta O_2 \text{ (mg/l)} / t \times 10^3 / F$$

où

t = temps d'incubation, en heure

F = profondeur (Z) de la station, si Z < 50 cm et F = 1 si Z > 50 cm

Les productions nettes horaires estimées à partir des variations en O₂ dans les incubateurs (PNHi) et dans les eaux libres du fond (PNHe) sont regroupées dans le Tableau 8.

Tableau 8 : Production horaire estimée par Δ O₂ dans la masse d'eau (PNHe) et dans les incubateurs (PNHi)

Station	Profondeur (m)	Date	Heure	PNHe mgO ₂ .m ⁻² .h ⁻¹	PNHi
E7	0,3	4/3/86	7H38	90	76
			10H30	217	192
			11H35	423	226
			13H05	140	138
			15H13	61	137
E8	2	4/3/86	7H45	40	53
			9H58	488	90
			11H26	360	132
			15H09	375	71
E2	2	5/3/86	9H10	180	-
			12H	73	105
			14H	<0	125
			18H10	<0	12
		6/3/86	8H28	194	80
			10H29	105	35
			12H51	161	110
			15H20	<0	79
			17H15	<0	41

Les valeurs nulles observées après 14 h ainsi que celles des 5 et 6 Mars peuvent être expliquées par le fait que les estimations de P_{NH_4} ne tiennent pas compte de la diffusion.

1.5. Existe t'il un effet important de confinement ?

Les courbes de production d' O_2 , réalisées à partir des mesures faites, en parallèle, dans un incubateur laissé à poste et dans un incubateur remplacé toutes les deux heures (Annexe 2) présentent le même genre de profil (Fig. 5). Les différences d'amplitude, observées soit au profit de l'incubateur immobile soit à celui de l'incubateur déplacé, peuvent être attribuées à la microrépartition des organismes se développant à la surface des sédiments. A priori, l'effet de confinement, s'il existe, ne peut être considéré comme important.

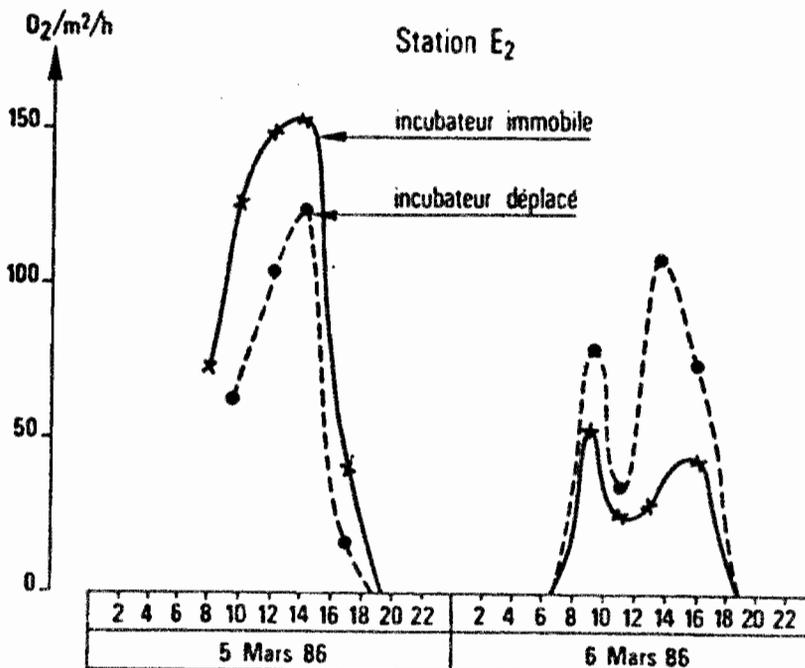


Fig. 5 : Variations d' O_2 dans un incubateur immobile et dans un incubateur déplacé.

1.6. Variabilité des résultats au sein d'une même station

Plusieurs incubateurs ont été placés à une même station, afin d'étudier la variabilité de sa production microphytobenthique. Les résultats sont regroupés dans le Tableau 9.

Tableau 9 : Etude de la variabilité des mesures de production et respiration d'O₂ à l'intérieur d'une même station (mg O₂/m²/h¹).

Station	Date	Incubateur	Production ou respiration	Moyenne	Coef. variation
A2	16/12/85	BOD clair	20,0	18,2	14,6 %
"	"	"	16,3		
"	"	"	20,0		
"	"	"	20,3		
"	"	"	14,5		
A2	16/12/85	BOD clair	- 13,0	13,5	5 %
"	"	"	- 14,0		
A1	05/01/86	Cloche clair	49,9	123,9	35 %
"	"	"	176,3		
"	"	"	169,2		
"	"	"	118,2		
"	"	"	151,0		
"	"	"	97,5		
"	"	"	140,6		
"	"	"	88,7		
A1	05/01/86	Cloche sombre	- 14,7	- 27,6	40 %
"	"	"	- 39,3		
"	"	"	- 23,0		
"	"	"	- 33,4		
B3	08/01/86	Cloche clair	149,9	138,1	46 %
"	"	"	95,6		
"	"	"	94,6		
"	"	"	119,8		
"	"	"	230,6		
B3	08/01/86	Cloche sombre	- 32,1	- 30,6	21 %
			- 36,1		

Les coefficients de variation de la production horaire varient entre 14,6 % et 46 % et ceux de la respiration entre 5 % et 40 %. La variabilité est plus faible dans les bouteilles BOD que dans les cloches.

1.7. Importance de la présence de phanérogames du genre Halophila sur le sédiment incubé

A certaines stations, on note la présence d'Halophila sur les sédiments du lagon. L'abondance est parfois telle qu'il est impossible de pouvoir poser deux incubateurs sans qu'ils recouvrent les feuilles de ces plantes marines. Deux expériences ont été faites, afin d'estimer l'importance de la contribution des Halophila à la production phytobenthique du lagon.

Le 5/1/86, 8 incubations ont été réalisées à la station A1, dont 7 en présence d'Halophila en nombre variable. La production horaire d'O₂ d'une feuille est calculée par l'équation :

$$(\text{Prod. d'O}_2/\text{h})_{1H} = \left[(\Delta O_{2H} \times V_H/t) - (\Delta O_{2SH} \times V_{SH}/t) \right] - N_H \times 10^3$$

où Prod. d'O₂/h_{1H}) est en µg O₂/h

ΔO_2 = ΔO_2 (mg/l) dans un incubateur avec Halophila

V_H = Volume de l'eau incubée au-dessus de ce sédiment

t = Temps d'incubation

ΔO_2 = ΔO_2 (mg/l) dans un incubateur sans Halophila

V_{SH} = Volume de l'eau incubée au-dessus de ce sédiment

N_H = Nombre de feuilles d'Halophila présents sous l'incubateur.

Les résultats découlant de l'application de cette équation et ceux de production horaire estimés à partir des mesures d'O₂ dans les eaux incubées sont consignées dans le Tableau 10.

Tableau 10: Production nette d'O₂ dans des incubateurs recouvrant des Halophilas le 5/1/86 station A1 et production horaire d'une feuille d'Halophila

Nombre de feuilles d' <u>Halophila</u>	Production horaire mgO ₂ .m ⁻² .h ⁻¹	Prod. O ₂ par <u>Halophila</u> µgO ₂ .h ⁻¹
0	88,7	
15	118,2	[55]
32	49,9	25
33	97,5	[7]
40	140,6	[60]
71	151,0	25
90	176,3	25
110	169,2	21

Une expérience similaire a été effectuée le 11/1/86 à la station G1, conduisant à des résultats de 95 mgO₂/m²/h pour 75 feuilles et 46 mg.O₂/m²/h sans Halophila ; la production d'oxygène est de 18 µg O₂/feuille d'Halophila/h. Les résultats des deux expériences sont donc comparables, valeurs extrêmes exceptées.

La densité de ces plantes marines peut atteindre 3500 feuilles/m², ce qui représente, en utilisant la valeur moyenne de 23 µg O₂/h par feuille, une production nette importante, de 78 mg.O₂/m²/h. En cas de densité élevée (3500 feuilles/m²), la présence d'Halophila peut doubler la production due au microphytobenthos. L'importance du rôle joué par les macrophytes a déjà été soulignée par PLANTE-CUNY (1984) dans une "synthèse" sur la production primaire benthique.

La station G1 est considérée comme caractéristique, pour les études planctoniques (CHARPY, 1985). Elle est prise également comme station de référence pour le phytothenthos, sa profondeur étant voisine de la profondeur estimée comme moyenne pour le lagon. Pour l'ensemble du lagon,

la production journalière phytobenthique est alors 2 à 3 fois plus faible que la production phytoplanctonique. Mais si l'on considère seulement les stations dont la profondeur est 5 m, elle apparaît au contraire beaucoup plus élevée, jusqu'à 35 fois par exemple à la station E₉ (0,30 m) où la production brute est de 0,70 gC/m²/j. Cette tendance concorde avec celle observée par PLANTE-CUNY (1978) qui observe des productions planctoniques supérieures aux productions benthiques à partir de profondeurs supérieures à 5 ou 10 m.

2. Production journalière phytobenthique du lagon

Les 30 estimations de la production nette journalière réalisées en 18 stations du lagon (Tableau 11) varient entre 0,08 g O₂/m²/j et 1,87 g O₂/m²/j ; leur moyenne est égale à 0,82 ± 0,17 g O₂/m²/j.

Tableau 11 : Estimation de la production nette journalière, en gO₂/m²/j (PO₂J) en différentes stations.
Prof : Profondeur - EJFD = Energie journalière reçue au fond (E/m²/j).

Station	date	Prof.	EJFD	PO ₂ J	Chloro.-a
A1	15/12/85	11.0	21.7	488.0	18.3
A1	16/12/85	11.0	21.7	147.0	18.3
A2	"	18.0	18.1	198.0	11.9
C1	18/12/85	8.0	25.1	194.0	11.3
E3	19/12/85	6.0	28.6	359.2	16.7
A1	05/01/86	11.0	11.3	1285.0	13.1
B3	08/01/86	12.0	12.8	1070.0	10.0
E2	10/01/86	2.0	21.2	1012.0	12.2
E3	"	5.0	21.2	1873.0	11.8
E4	"	10.0	21.2	842.0	8.7
E5	"	15.0	21.2	1067.0	8.4
D2	"	20.0	21.2	320.0	4.9
G1	"	19.0	9.5	780.0	6.9
D3	13/01/86	18.0	9.8	366.0	5.0
G1	15/01/86	19.0	9.6	554.0	6.3
E5	23/02/86	16.0	24.0	83.8	3.8
G1	24/02/86	19.0	16.9	744.3	11.5
I1	"	1.2	16.9	814.0	5.0
I2	"	8.0	16.9	797.0	3.6
G1	"	19.0	10.3	383.0	6.7
E5	"	15.0	11.9	1080.0	11.3
F4	"	10.0	17.9	696.0	4.2
E3	"	5.0	27.2	571.0	10.7
E1	03/03/86	1.6	45.8	1336.0	15.0
E8	04/03/86	1.6	41.1	645.0	16.7
E7	"	2.0	38.8	1400.0	12.2
E2	05/03/86	2.0	36.6	1180.0	10.0
E2	06/03/86	2.0	28.8	1200.0	10.0
F9	07/03/86	0.3	41.1	1571.0	16.0
F9	08/03/86	0.3	41.4	1524.0	16.0

Les stations prospectées présentent une profondeur variant entre 0,3 et 20 m, avec une moyenne de 10 m ; la profondeur est corrélée de façon hautement significative avec la production journalière d'oxygène ($r = -0,56^{**}$). La moyenne des énergies journalières reçues au niveau du fond est de 22,5 E/m², ce qui représente 47 % de l'énergie incidente de surface (dont la moyenne est de 45,5 E/m²) ; en corrolaire de la corrélation "Production-profondeur", la production journalière d'oxygène est corrélée avec l'énergie lumineuse arrivant au fond ($r = 0,37^*$). Au contraire, aucune corrélation n'apparaît, aux stations prospectées, avec la chlorophylle active, dont la moyenne est égale à 10,2 mg chlorophylle a/m² + 1,6.

3. Comparaison avec la production primaire planctonique du lagon

Des estimations de la production phytoplanctonique du lagon de Tikehau ont été faites par CHARPY depuis 1982 (CHARPY, 1985, CHARPY et al., 1986) par des mesures du taux d'incorporation de ¹⁴C. Pour les mois de décembre 1985 et janvier et février 1986, cet auteur donne une moyenne de 1 g C/m²/j de production, intégrée sur 15 m à la station G1. La production estimée par la méthode du ¹⁴C se rapproche de la production brute (COLIJN et al., 1983) ; la moyenne des respirations horaires mesurées sur les sédiments de Tikehau étant égale à 30,6 (mg O₂/m²/h) x 10 (nombre d'heures d'éclairement), la production brute est donnée par l'équation :

$$\text{Prod. brute/j} = (\text{Prod. nette/j}) + 306$$

Pour obtenir des productions en g de Carbone, on applique l'équation :

$$\begin{aligned} \text{P.gC} &= \text{P.mgO}_2 \times \frac{\text{C}}{\text{CO}_2} \times \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} \times \text{PQ} \times 10^{-3} \\ &= \text{mgO}_2 \times 0,375 \times 10^{-3} \times \text{PQ} \end{aligned}$$

où PQ est le coefficient photosynthétique ; il est choisi égal à 1 comme le conseillent RAVEN (1976) et CLOSKEY et al. (1978).

D'où Prod. brute/j = ((Prod. nette/j) + 306) x 0,375 x 10⁻³. A la station G1, la Prod. nette journalière moyenne est de 636 mgO₂/m²/h ; la production brute journalière est donc égale à 0,35 g.C/m²/j.

4. Rapports "Production/Biomasse"

La production étant corrélée à la profondeur, la production observée à la station G1 est considérée comme représentative de la production moyenne du lagon ; soit 350 mgC/m²/j, ou 35 mg C/m²/h. La moyenne des teneurs en chlorophylle active des sédiments du lagon est égale à 10 mg/m² et le carbone microphytobenthique est estimé à 290 mg/m² (CHARPY-ROUBAUD, 1986). Ce qui donne un rapport P/B (Assimilation Number) égal à 3,5 mg C/mg chlorophylle-a/h. Le temps de doublement de la biomasse peut-être estimé à partir de l'équation :

$$td = \text{Log } 2 \cdot t / \text{Log} ((Cpb + \Delta Cpb) / Cpb), \text{ avec :}$$

Cpb = carbone microphytobenthique (mgC/m²)

ΔCpb = production pendant t (mgC/m²/h)

t = temps (heure)

$$\text{soit : } td = \text{Log } 2 \cdot 1 / \text{Log} ((290 + 35) / 290)$$

$$td = 6,1 \text{ heures}$$

Notons que CHARPY (1986) estime être égal à 5 heures le temps de doublement du carbone phytoplanctonique dans les eaux lagunaires du mois d'avril 1985.

5. Comparaison avec d'autres résultats milieux marins tropicaux

Les productions nettes journalières des sédiments de Tikehau varient entre 0,03 gC/m²/j et 0,7 gC/m²/j. Les productions brutes journalières varient entre 0,15 g C/m²/j et 0,82 g C/m²/j, avec une moyenne de 0,42 g C/m²/j.

Il est difficile d'établir des comparaisons entre les résultats obtenus par différents auteurs, les méthodologies employées étant différentes. Cependant, en reprenant parmi les données regroupées par PLANTECUNY (1983) celles relatives aux zones tropicales (Tableau 12) les productions estimées pour les sédiments de Tikehau (données rajoutées) sont parmi les plus faibles.

Tableau 12 : Production primaire du microphytobenthos des substrats meubles marins. Résultats moyens rapportés au m² de sédiment : Régions tropicales (d'après PLANTE-CUNY, 1983)
 * : Résultats obtenus au cours de la présente étude.

Région étudiée type de sédiment	Latitude	Référence	Zone ou profondeur	Méthode	Production primaire	
					g C.m ⁻² .jour ⁻¹	g C.m ⁻² .an ⁻¹
Moorea (Polynésie) sables à <i>Oscillatoria limosa</i>	17°30' S	SOURNIA 1976 a	0,2 à 0,8 m	O ₂	1,13	
Takapoto Sables coralliens	14°45' S	SOURNIA 1976 b	0,5 à 1 m	O ₂	0,95	
N.W. Madagascar sables coralliens sables vaseux	13° 13°40' S	PLANTE-CUNY 1971 1973 1978	5 m 5 à 60 m	14 _C 14 _C	0,35 0,18	150 66 moyenne
Iles Marshall sables coralliens	7° N	SOROKIN 1973	peu profond	O ₂	0,78	(300)
Eniwetok (iles Marshall) fonds à cyanophycées	11°30' N	BAKUS 1967	intertidale	O ₂	0,65 à 2,15	
Hawaii bassins à poissons	22° N	HICKLING 1970	intertidale	O ₂	1,22	
W mer Caraïbes S Floride	15-20° N 26°	BUNT et al. 1972 BUNT et LEE 1972	3-60 m 15-25 m	14 _C 14 _C	0,02 à 0,22	11 à 60
Atoll de Tikehau (Polynésie)		CHARPY-ROUBAUD ce manuscrit	0,3 - 20 m	O ₂	0,42	

CONCLUSION

La méthode des cloches utilisée pour effectuer les bilans d'O₂ apparaît fiable et les résultats sont reproductibles. Des études de cinétique de production ont, en outre, permis de mettre en évidence, pour les faibles profondeurs tout au moins, les points suivants : 1) les évolutions des productions nettes horaires et de l'énergie lumineuse sont identiques. Cependant, pour étendre l'équation qui a été établie, soit $\text{Prod. nette O}_2 \text{ (mgO}_2\text{/m}^2\text{/h)} = 23,5 \times \text{Energie (E/m}^2\text{/h)} + 24$, à l'ensemble du lagon et ce dans l'optique d'une modélisation, il serait bon de faire des expériences de cinétique de production à des profondeurs différentes et plus représentatives du lagon quant aux paramètres physiques, telle la profondeur. 2) Aucune photoinhibition n'apparaît. La production augmente jusqu'à 16H30. La production journalière peut être estimée à partir d'incubation de courte durée (2 heures) et l'intervalle midi - 14 h est très représentatif de la production journalière. 3) la respiration horaire est constante.

En ce qui concerne la production journalière du lagon, elle est liée à l'énergie lumineuse et donc à la profondeur. La variabilité au sein d'une station n'est pas négligeable. Toutefois, elle peut être imputée, outre aux microdistributions des microphytes, à la présence de phanérogames du genre Halophila : ces dernières, selon leur abondance, peuvent aller jusqu'à doubler la production due au microphytobenthos. Dans l'ensemble, la production nette journalière varie entre 0,08 g/m²/j et 1,87 g O₂/m²/j, avec une moyenne de 0,82 ± 0,17 g O₂/m²/j. A la station G1, station représentative du lagon pour ce qui concerne la masse d'eau, elle est de 0,35 gC/m²/j ; elle est ainsi 2 à 3 fois plus faible que la production phytoplanctonique. Au contraire, lorsque la profondeur est 5 m, la production microphytobenthique dépasse la production planctonique et à la station E9 (0,30 m) elle est même 35 fois plus élevée que la production phytoplanctonique. Le temps de doublement de la biomasse phyto-benthique estimé à 6,1 heures est un peu supérieur à celui de la biomasse phytoplanctonique.

La production phyto-benthique de Tikehau est relativement faible, comparée à celle d'autres milieux marins tropicaux, mais les résultats obtenus demandent à être confirmés et étendus, temporellement et spatialement.

BIBLIOGRAPHIE

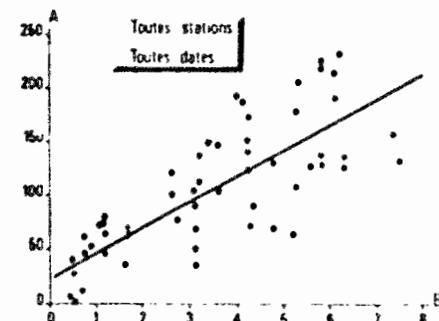
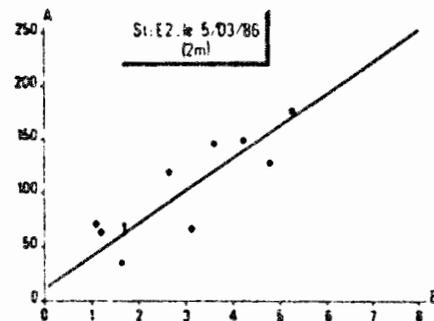
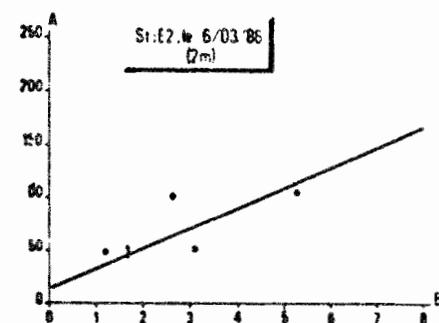
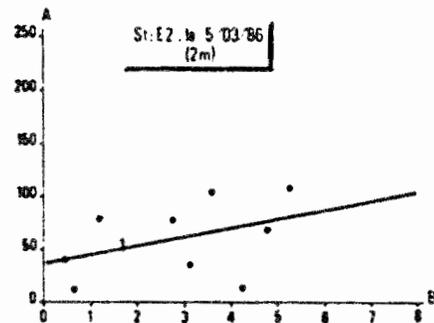
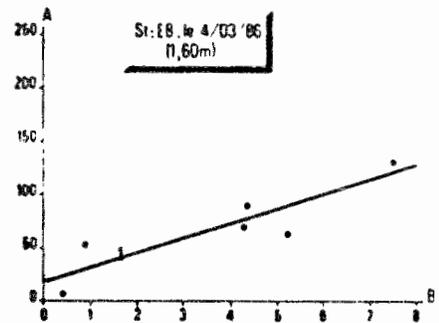
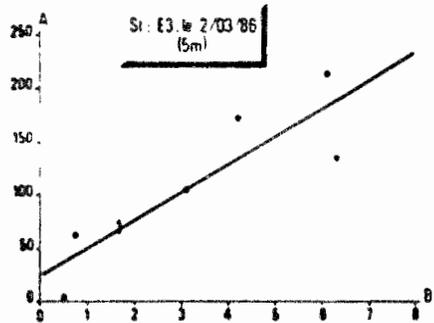
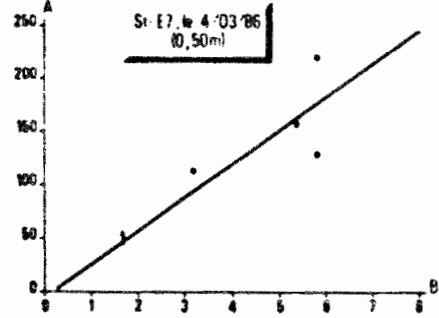
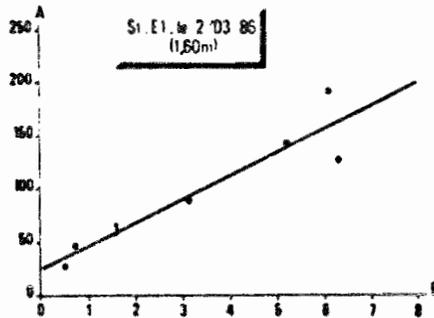
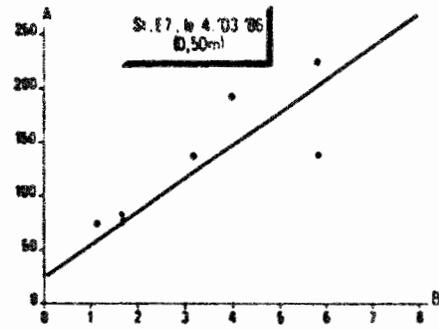
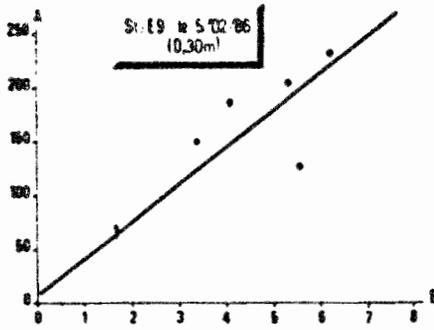
- CHARPY (L.), 1985.- Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). Proceeding of the fifth International Coral Reef Congress, Tahiti. Vol. 3 : 353-358.
- CHARPY (L.), BONNET (S.), LEBORGNE (R.), 1986.- Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique de l'atoll de Tikehau en avril 1985.
ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Oceanogr., 28 : 81-113.
- CHARPY-ROUBAUD (C.J.), 1986.- "Le microphytobenthos du lagon de Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie Française).
I. Biomasse (premiers résultats) ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Oceanogr., 28 : 1-49
- COLIJN (F.), GIESKES (W.W.C.), ZEVENBOOM (W.), 1983.- The measurement of primary production : problems and recommendations. Hydrobiological Bull. 17 (1) : 29-51.
- HARGRAVE (B.T.), 1969.- Epibenthic algal production and community respiration in the sediments of Marion Lake. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26 (8) : 2003-2026.
- Mc. CLOSKEY (L.R.), WETHEY (D.S.), PORTER (J.W.), 1978.- In Coral reefs : research methods, UNESCO, p. 379-396.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1978.- Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé, Madagascar). Thèse Doc. Sc. Travaux et Doc. de l'ORSTOM, 96 : 353 pp.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1984.- Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin Oceanis, 10 (4) 417-427.

POMEROY (L.R.), 1959.- Algal Productivity in Salt Marshes of Georgia
Limnol. Oceanogr., 4 (4) : 386-397.

RAVEN (J.A.), 1976.- The quantitative role of "dark" respiratory processes
in heterotrophic and photolithotropic plant growth. Ann. Bot.
40 : 587-602.

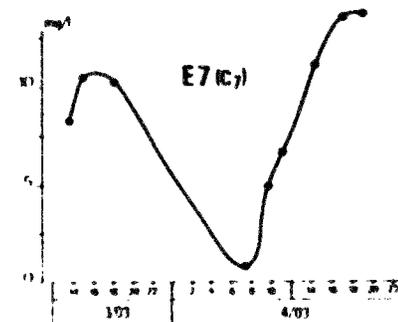
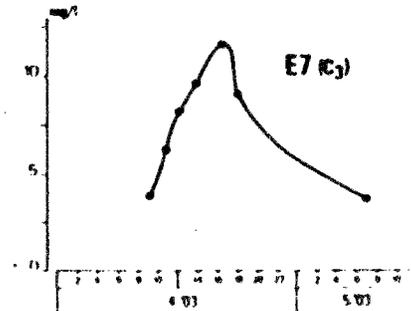
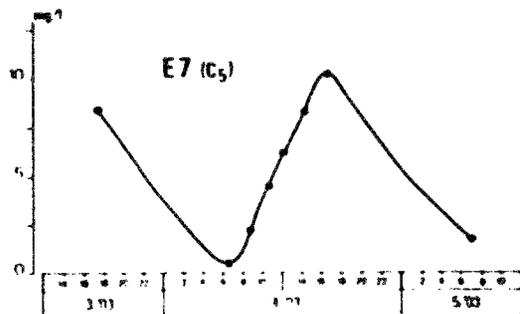
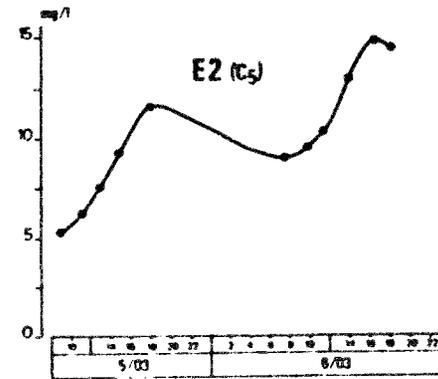
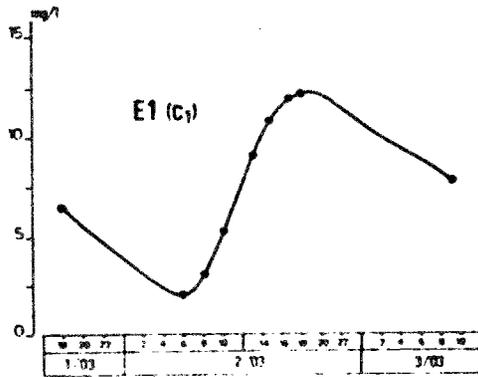
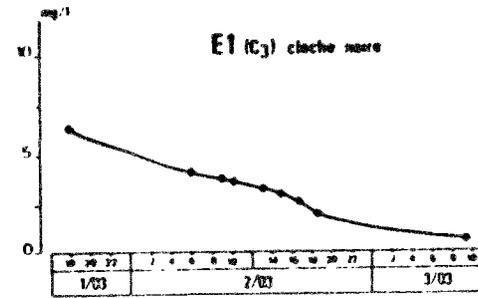
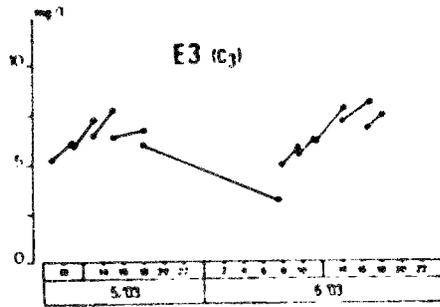
SOURNIA (A.), 1976.- Primary production of sands in the lagoon of an atoll
and the rôle of foraminiferan symbionts. Mar. Biol., 37 (1) :
29-32.

Annexe 1



A = $mg O_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$
B = $E \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$

Droites de régression : production nette horaire d'oxygène/Energie lumineuse par heure.



Evolution des teneurs en oxygène (mg/l) dans différents incubateurs. Expériences de cinétiques de production. (En E₃ l'incubateur est déplacé toutes les 2 heures.

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

ORSTOM

ENVIRONNEMENT, MATIERE ORGANIQUE PARTICULAIRE
ET PRODUCTION PHYTOPLANCTONIQUE

Par

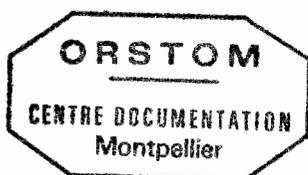
L. CHARPY (1)

S. BONNET (2)

R. LE BORGNE (2)

(1) Centre ORSTOM de Tahiti - B.P. 529 - PAPEETE - TAHITI

(2) Centre ORSTOM de Nouméa - B.P. A5 - NOUMEA-CEDEX - NOUVELLE-CALEDONIE



F 23 211

RESUME

Les caractéristiques chimiques et la matière organique particulaire (MOP), considérée comme un bon indicateur de la production primaire d'un écosystème lagunaire, sont décrites pour l'ensemble du lagon.

Les sels nutritifs présentent des concentrations aussi faibles que celles rencontrées lors des missions antérieures ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2 < 0,1 \text{ mmol/m}^3$ et $\text{P-PO}_4 < 0,2 \text{ mmol/m}^3$) ; au contraire, la MOP est nettement moins abondante bien que sa composition chimique élémentaire ait peu varié. Cette diminution de la MOP serait due à une consommation de détritrus par les salpes très abondants à cette époque et dont l'ingestion est suffisamment élevée pour provoquer une diminution des stocks de particules. Trente six % du phytoplancton présentent une taille inférieure à $5 \mu\text{m}$. Le nombre d'assimilation est élevé (5 à 32 $\text{mgC/mg chlorophylle/h}$) et le temps de doublement du phytoplancton est estimé à 5 heures.

ABSTRACT

Chemical properties and particulate organic matter (POM) composition and abundance of Tikehau lagoon water in April 1985 are presented and discussed. Nutrients are exhausted ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3 < 0,1 \text{ mmol/m}^3$, $\text{PO}_4 < 0,2 \text{ mmol/m}^3$) and POM is lower than in 1982, 1983, 1984, and early 1985, but its chemical composition is still the same.

The decrease of POM may be due to a consumption of detritus (which represents 83 % of the total POC) by the exceptional salp bloom of Thalia democratica. 36 % of phytoplankton present a size $5 \mu\text{m}$ and its assimilation number is very high (5 to 32 mg C/mg chlorophyll/h). The turn over time of phytoplankton is estimated at 5 hours.

RESUME

Les caractéristiques chimiques et la matière organique particulaire (MOP), considérée comme un bon indicateur de la production primaire d'un écosystème lagunaire, sont décrites pour l'ensemble du lagon.

Les sels nutritifs présentent des concentrations aussi faibles que celles rencontrées lors des missions antérieures ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2 < 0,1 \text{ mmol/m}^3$ et $\text{P-PO}_4 < 0,2 \text{ mmol/m}^3$) ; au contraire, la MOP est nettement moins abondante bien que sa composition chimique élémentaire ait peu varié. Cette diminution de la MOP serait due à une consommation de détritrus par les salpes très abondants à cette époque et dont l'ingestion est suffisamment élevée pour provoquer une diminution des stocks de particules. Trente six % du phytoplancton présentent une taille inférieure à $5 \mu\text{m}$. Le nombre d'assimilation est élevé (5 à 32 $\text{mgC/mg chlorophylle/h}$) et le temps de doublement du phytoplancton est estimé à 5 heures.

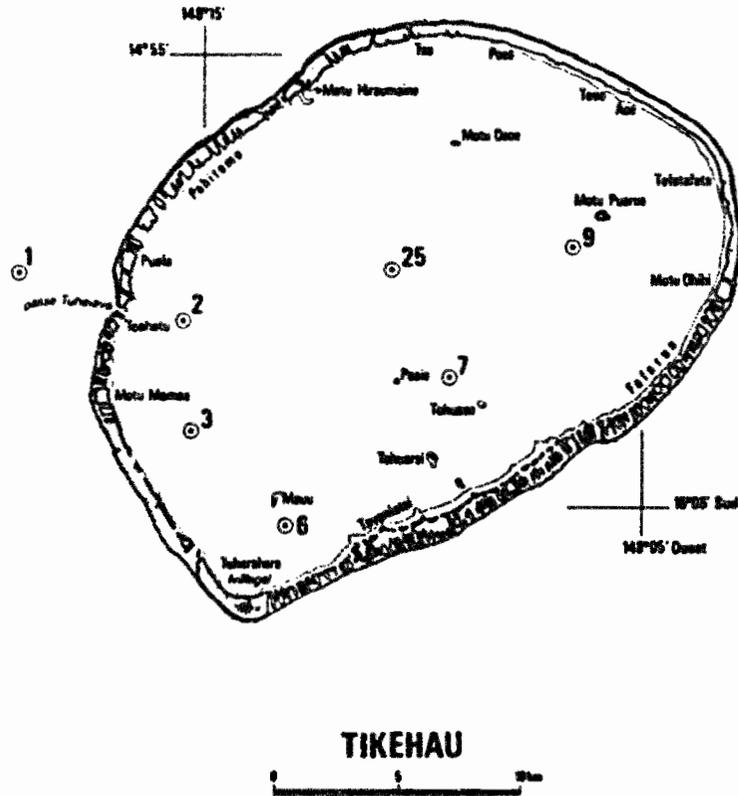
I - INTRODUCTION

La matière organique particulaire (MOP) constitue un bon indicateur de la production primaire d'un écosystème lagunaire, qu'elle soit d'origine planctonique ou benthique. C'est dans cet esprit que son étude a débuté en octobre 1982 dans l'atoll de Tikehau, avec un suivi régulier depuis lors, qui a permis de montrer qu'elle était très abondante (CHARPY, 1985). Le devenir de cette MOP est un problème important à considérer, car il conditionne la richesse d'un milieu en consommateurs de particules, qu'elles soient vivantes (phytoplancton, nanozooplancton, bactéries) ou inertes (détritiques et cadavres). Le zooplancton représente une catégorie de ces consommateurs et a fait l'objet d'une étude de deux semaines réalisée en avril 1985, au cours de laquelle ont été mesurés simultanément les principaux paramètres de la biomasse et de la production des particules et ceux du zooplancton. Le présent article traite de la biomasse de MOP présente dans le lagon et de sa composition élémentaire, celui de LE BORGNE et al., (1986) étant consacré plus particulièrement au zooplancton et à ses relations trophiques avec la MOP.

II - MATERIEL ET METHODES

Six stations ont été prospectées dans le lagon ainsi qu'une à l'extérieur, lors de deux "surveys" effectués les 30/3/85 et 10/4/85 (Fig. 1). La station 6 est considérée par CHARPY et al., (1985) comme représentative de l'ensemble du lagon et est suivie d'une façon plus régulière et plus approfondie ; elle a donc fait l'objet de mesures plus nombreuses et plus complètes, notamment en ce qui concerne les vitesses d'incorporation de carbone minéral et la structure dimensionnelle de la MOP.

Les prélèvements ont été effectués avec une bouteille NISKIN de 5 litres ; l'eau destinée aux différentes analyses et filtrations était préfiltrée sur 50 μm .



a) Paramètres chimiques

Les analyses ont été faites dès le retour au laboratoire de l'antenne ORSTOM à TIKEHAU, à l'aide d'un spectrophotomètre CONSTANT équipé de cuves de 5 cm de trajet optique selon les méthodes suivantes :

Phosphate minéral dissous : méthode de KOROLEFF (1976)

Nitrate : méthode de STRICKLAND et PARSONS (1972)

Nitrite : méthode de STRICKLAND et PARSONS (1972)

Silicates : méthodes de MULLIN et RILEY (1955)

Azote et phosphore total dissous : STRICKLAND et PARSONS (1972)

b) Matière organique particulaire (MOP)

- La chlorophylle-a et la pheophytine-a ont été dosées après filtration de 100 à 300 ml d'eau sur filtre WHATMAN GF/F de 25 mm de diamètres, selon la méthode de YENTSCH et MENZEL (1963).

- L'ATP a été dosée après filtration de 250 à 500 ml d'eau sur filtre MILLIPORE 0,45 μm ($\emptyset = 47 \text{ mm}$), l'extraction était faite immédiatement dans le TRIS bouillant, suivant la méthode de HOLM-HANSEN et BOOTH (1966).

- Le phosphore particulaire a été dosé après filtration de 500 ml d'eau de mer sur GF/F brûlés au préalable pendant 4 heures à 500° C, rincés avec Hcl 0,1 N selon MENZEL et CORWIN (1965). Les échantillons destinés à l'analyse du carbone et de l'azote particulaires ont fait l'objet du même protocole opératoire avant leur passage dans un analyseur "CHN" 185-B Hewlett-Packard à 720° C (GORDON et SUTCLIFFE, 1973), au laboratoire de Nouméa (Nouvelle-Calédonie).

c) Mesure des taux d'incorporation du ^{14}C

Le ^{14}C minéral est obtenu à partir d'ampoules stériles de 1 ml de carbonate de calcium ou solution aqueuse d'activité totale 4 μCi (C.E.A.). Il est ajouté aux flacons à incubation de 295 ml de capacité, à raison de 500 μl , soit une activité présente de 2 μCi .

Les comptages ont été effectués en scintillation liquide (AQUASOL 2) au laboratoire de l'hôpital Jean-Prince à Papeete.

Les flacons d'incubation étaient des bouteilles BOD en borosilicates de 295 ml de capacité moyenne, lavées à Hcl 0,1 N et suspendues in situ au niveau choisi. Le contenu total des bouteilles est filtré sur GF/F rincés avec quelques ml d'Hcl 0,1 N.

III - RESULTATS

Les intervalles de confiance des moyennes des différents paramètres ($m + t_{0,05} \cdot \frac{S}{\sqrt{n}}$) étudiés le 30/3 et le 10/4 sont consignés dans les tableaux 1 et 2 ; les valeurs prises par les différents paramètres ainsi que les profils verticaux des concentrations en éléments et molécules apparaissent dans les annexes 1 à 15.

Tableau 1 : Intervalles de confiance de la moyenne des différents paramètres (coefficient de sécurité : 95 %) étudiés dans le lagon de TIKEHAU le 30/03/85.

Paramètre	Nombre d'observations	Intervalle de confiance
N-NO ₂ (mmol/m ³)	25	0,05 ± 0,01
N-NO ₃ (mmol/m ³)	25	0,02 ± 0,01
SiO ₂ (mmol/m ³)	25	1,03 ± 0,13
P-PO ₄ (mmol/m ³)	25	0,20 ± 0,06
NOD (mmol/m ³)	25	1,72 ± 0,08
POD (mmol/m ³)	25	0,32 ± 0,06
Chlorophylle-a (mg/m ³)	25	0,18 ± 0,04
Pheophytine-a (mg/m ³)	25	0,08 ± 0,01
% Chlorophylle active	25	80 ± 2
COP (mg/m ³)	24	149,6 ± 20,2
NOP (mg/m ³)	24	18,5 ± 2,7
POP (mg/m ³)	24	2,3 ± 0,4
COP/NOP (poids)	24	8,2 ± 0,6
COP/POP (poids)	24	67 ± 36
COP/Chlorophylle (poids)	24	963 ± 160
NOP/Chlorophylle (poids)	24	118 ± 17
POP/Chlorophylle (poids)	25	15 ± 3

Tableau 2 : Intervalles de confiance de la moyenne des différents paramètres (coefficient de sécurité : 95 %) étudiés dans le lagon de TIKEHAU le 10/04/85.

Paramètre	Nombre d'observations	Intervalle de confiance
N-NO ₂ (mmol/m ³)	24	0,02 ± 0,01
N-NO ₃ (mmol/m ³)	24	0,01 ± 0,01
SiO ₂ (mmol/m ³)	-	-
P-PO ₄ (mmol/m ³)	24	0,20 ± 0,02
NOD (mmol/m ³)	24	2,61 ± 0,32
POD (mmol/m ³)	24	0,34 ± 0,06
Chlorophylle-a (mg/m ³)	24	0,14 ± 0,02
Pheophytine-a (mg/m ³)	24	0,04 ± 0,01
% Chlorophylle active	24	75 ± 3
COP (mg/m ³)	24	110,5 ± 17,0
NOP (mg/m ³)	24	12,5 ± 1,6
POP (mg/m ³)	21	2,1 ± 0,4
COP/NOP (poids)	24	8,8 ± 0,6
COP/POP (poids)	21	55 ± 12
COP/Chlorophylle (poids)	24	824 ± 90
NOP/Chlorophylle (poids)	24	96 ± 6
POP/Chlorophylle (poids)	21	21 ± 9

a) L'azote

Pour les 2 réseaux de stations, l'azote minéral présente des concentrations très faibles ($0,07$ et $0,03$ mmol/m^3 pour $\text{N-NO}_3 + \text{N-NO}_2$) ; celles en azote organique sont beaucoup plus élevées ($1,72$ et $2,61$ mmol/m^3) avec un rapport, donc, de 25 à 90, et sont représentées essentiellement par les formes particulières ($1,3$ et $0,9$ mmol/m^3). Si l'on considère l'ensemble du lagon, les concentrations relatives aux différentes formes de l'azote sont homogènes et 3 fois plus élevées qu'à la station située à l'extérieur du lagon.

b) Le phosphore

Le phosphore est un peu plus abondant sous sa forme organique ($0,25$ à $0,27$ mmol/m^3 de phosphore organique dissous et $0,07$ mmol/m^3 de phosphore particulaire, POD) que sous sa forme minérale ($0,20$ mmol/m^3 de P-PO_4) dont les valeurs les plus élevées se rencontrent à l'extérieur du lagon.

c) La silice

Les concentrations en SiO_2 oscillent en général autour de 1 mmol/m^3 ; cependant, on observe au voisinage du fond des stations 9, 25, 24 et 3, une nette augmentation, avec des valeurs atteignant $1,7$ mmol/m^3 (Annexe 6). La station située à l'extérieur du lagon présente les valeurs les plus faibles ($0,8$ mmol/m^3).

d) Composition de la matière organique (MDP)

- chlorophylle et pheophytine

Les concentrations en chlorophylle-a et pheophytine-a du lagon sont homogènes, ($0,16 + 0,02$ mg/m^3 et $0,06 \pm 0,01$ mg/m^3) le long de la colonne d'eau et sont 3 fois plus élevées qu'à l'extérieur ($0,06 \pm 0,01$ mg/m^3 et $0,02 \pm 0,005$ mg/m^3). Les pourcentages de chlorophylle-a active sont également homogènes, et de l'ordre de 80 %.

- ATP

Les concentrations en ATP à la station 6 (seule station où ce paramètre a été étudié) sont homogènes dans toute la colonne d'eau et sont en moyenne de $0,11 \pm 0,01 \text{ mg/m}^3$. D'après les résultats du tableau 3 on estime que 68 % des particules contenant de l'ATP ont une taille inférieure à 5 μm .

Tableau 3 : Structure des tailles de particules, pour la chlorophylle, pheophytine, phosphore, carbone, azote et ATP : les valeurs indiquent le pourcentage de particules passant à travers un filtre de 5 μm par rapport à l'ensemble (< 50 μm) pour la station 6.

Date	Profondeur	Chlorophylle-a	Pheophytine-a	Carbone	Azote	Phosphore	ATP
2/4/85	0	98	> 100	50	87	35	-
	5	55	20	66	36	21	-
	10	-	-	31	35	35	-
	15	41	20	38	38	26	-
	20	33	18	28	79	18	-
9/4/85	0	23	26	31	77	61	52
	5	34	28	52	55	81	72
	10	28	16	25	41	49	66
	15	37	15	36	37	41	63
	20	40	62	22	33	23	85
Moyenne		36	26	38	38	52	68

- Composition élémentaire

* dans l'ensemble du lagon

Les concentrations en carbone, azote et phosphore particulaires (COP, NOP et POP) étaient significativement plus élevées le 30/3 que le 10/4 (Tableau 1). On observait pour ces 2 dates, les rapports atomiques C : N : P de 169 : 18 : 1 et 135 : 13 : 1. Les concentrations de ces éléments sont 2 à 3 fois plus élevées dans le lagon qu'à l'extérieur.

* à la station 6

La composition élémentaire de la MOP a été plus particulièrement étudiée à la station 6, et ceci pour les 2 classes de tailles de particules suivantes : (5 μm - 50 μm) et (0,7 μm - 5 μm). Les pourcentages des différents constituants des particules passant à travers un filtre de 5 μm (Tableau 3) sont variables et apparemment indépendants de la profondeur échantillonnée. D'après CHARPY *et al.*, (1985), on peut estimer que la moitié du CDP, NDP et POP passant à travers un filtre 5 μm correspond à des particules de tailles inférieures à 1,2 μm . Si l'on compare les rapports C/N, N/P et C/P des deux classes de particules de tailles inférieures à 50 μm , d'une part et à 5 μm d'autre part (Tableau 4), on observe que le rapport C/N de la classe de taille la plus petite est plus faible dans 7 cas sur 9.

Tableau 4 : Composition élémentaire et concentrations en pigments chlorophylliens des particules le 2/4/85 (partie A pre) et le 9/4/85 (partie infre).

Profond (m)	Taille (μm)	Chl "a" ug/l	Pheo "a" ug/l	Carbone ug/l	Azote ug/l	Phosph ug/l	C/N atom	N/P atom	C/P atom	ATP ug/l
0	< 50	.041	.026	123.6	11.0	2.43	13.2	10.0	131	-
	< 5	.040	.040	62.2	9.6	.84	7.5	25.3	191	-
5	< 50	.040	.040	200.8	24.0	5.67	9.8	9.4	92	-
	< 5	.022	.008	133.1	8.7	1.17	17.9	16.4	294	-
10	< 50	-	-	120.4	14.6	1.44	9.6	22.5	216	-
	< 5	.020	.004	37.5	5.1	.60	8.6	18.8	161	-
15	< 50	.056	.049	182.0	18.1	2.17	11.8	18.4	217	-
	< 5	.023	.010	69.6	6.8	.57	12.0	26.3	316	-
19	< 50	.096	.067	220.2	18.5	2.39	13.9	17.2	238	-
	< 5	.032	.012	61.8	14.7	.43	4.9	75.8	371	-
0	< 50	.156	.035	136.4	12.7	1.49	12.5	18.9	236	0.113
	< 5	.036	.009	41.9	9.8	0.82	5.0	26.5	132	0.059
5	< 50	.143	.047	128.7	13.7	1.6	10.9	19.0	208	0.106
	< 5	.048	.013	67.1	7.5	1.3	10.4	12.8	133	0.076
10	< 50	.153	.056	126.0	15.0	3.0	9.8	11.1	109	0.122
	< 5	.043	.009	31.7	6.2	1.2	5.9	11.4	68	0.081
15	< 50	.156	.046	134.9	16.0	3.2	9.9	11.1	109	0.101
	< 5	.058	.007	48.3	5.9	1.3	9.6	10.0	96	0.064
19	< 50	.421	.079	250.6	22.2	3.5	13.1	14.0	185	0.109
	< 5	.168	.049	54.2	7.3	0.8	8.7	20.2	175	0.093

Les teneurs du poids sec en C, N, P (Tableau 5), très faibles dans le cas de particules $< 50 \mu\text{m}$ le sont encore davantage pour celles $< 5 \mu\text{m}$. Outre l'incertitude que l'on a sur ce genre de mesures où la détermination du poids est nécessaire (problèmes posés par le sel retenu sur le filtre et la faible quantité de particules), il est probable que ces teneurs faibles traduisent l'existence d'une proportion importante de matière minérale.

Tableau 5 : Teneurs en C, N et P des particules de taille inférieure à 50 et 5 μm , prélevées à 0 et 10 m de profondeur - Expression en pourcentage du poids sec. La partie supérieure du tableau concerne des prélèvements du 2 Avril, l'inférieure, ceux du 9 Avril 1985.

Profondeur	Taille μm	% C	% N	% P
0 m	50	2.32	0.21	0.154
	5	0.73	0.11	(20.7)
10 m	50	3.48	0.42	0.046
	5	0.58	0.08	0.015

0 m	50	1.28	0.12	0.043
	5	0.65	0.15	0.021
10 m	5	0.70	0.14	0.021

Moyenne	50	2.36	0.25	0.081
	5	0.67	0.12	0.019

f) Production phytoplanctonique

Les résultats des mesures du taux d'assimilation du carbone sont consignés dans le tableau 6. Durant la matinée, l'incorporation de carbone est plus rapide dans les 2 premiers mètres alors qu'après 11h30 elle devient plus importante à 15 m. Ce fait peut-être dû à une photoinhibition, phénomène que nous n'observons pas habituellement dans le lagon où les maxima de production sont observés généralement en surface. On peut estimer la production journalière à 205 mg C/m², la concentration en chlorophylle-a étant par ailleurs de 2,7 mg/m². Les rapports entre le taux d'incorporation du carbone et la chlorophylle-a dépassent tous 5 mgC/mg chlorophylle-a/h et sont particulièrement élevés le matin, atteignant 32 mgC/mg chlorophylle-a/h.

Tableau 6 : Mesures des taux d'incorporation du carbone minéral (IC) à différentes heures le 3/4/85
(Chla : Chlorophylle-a, Pheo a = Pheophytine a)

Période d'incubation	Prof. (m)	Cp ₋₁ µg.l ⁻¹	Np ₋₁ µg.l ⁻¹	C/N	Pp ₋₁ µg.l ⁻¹	ATP µg.l ⁻¹	Chla µg.l ⁻¹	Pheo a ₁ µg.l ⁻¹	% Chla	IC µgC.l ⁻¹	IC/Chla µgC.µgchla. ⁻¹ .h ⁻¹
08H30 - 11H00	0	122	12	10,2	0,63	0,031	0,178	0,054	77	11,50	21,50
	2	130	16	8,1	1,37	0,025	0,183	0,057	76	17,48	31,8
	6	145	19	7,6	3,80	0,083	0,181	0,052	78	6,33	11,7
	10	126	12	10,5	2,34	0,050	0,188	0,044	81	6,90	12,2
	15	146	17	8,6	4,17	0,020	0,262	0,067	80	4,14	5,3
11H35 - 16H	0	138	16	8,6	1,20	0,011	0,173	0,036	83	3,68	6,1
	2	148	19	7,8	1,20	0,020	0,235	0,042	85	4,60	5,6
	6	138	19	7,3	2,17	0,031	0,176	0,034	84	5,18	8,4
	10	120	20,5	5,9	1,48	0,053	0,069	0,013	84	1,61	7,8
	15	229	-	-	1,40	0,010	0,188	0,044	81	10,58	18,8
16H05 - 6H30	0	143	15	9,5	2,39	-	0,188	0,022	90	4,14	-
	2	120	14	8,6	1,11	-	0,168	0,045	79	7,82	-
	6	145	16	9,1	1,46	-	0,198	0,042	82	2,76	-
	10	117	17	6,9	1,31	-	0,181	0,048	79	4,83	-
	15	121	15	8,1	1,40	-	0,183	0,049	79	2,07	-

IV - DISCUSSION

a) Représentativité des résultats par rapport à la variabilité annuelle

Les résultats de la présente étude ont été obtenus en parallèle avec d'autres sur le zooplancton. Il est intéressant, donc, de les comparer avec les observations faites au cours des missions précédentes, afin de juger si la période considérée est représentative des composants chimiques et biologiques des eaux du lagon observées habituellement.

Ainsi il apparaît que les caractéristiques chimiques de l'eau du lagon, en avril 1985, sont peu différentes de celles observées à d'autres époques. L'azote et le phosphore minéral dissous sont présents en faibles quantités, N et P étant essentiellement rencontrés dans des molécules organiques. Au contraire, les augmentations des concentrations en SiO_2 observées au voisinage du fond revêtent un caractère particulier et pourraient être dues à un flux de silicates à travers le sédiment, la teneur des eaux interstitielles des sédiments de TIKEHAU en SiO_2 dépassant plusieurs mmol/m^3 (CHARPY-ROUBAUD, comm. pers.).

La MDP est, en avril 85 (166 mg COP/m^3 , 15 mg NOP/m^3 , 2 mg PDP/m^3) nettement moins abondante qu'aux autres époques : les valeurs de COP, NOP, PDP étaient comprises respectivement entre 200 et 500 mg/m^3 , 33 et 76 mg/m^3 , 4 et 9 mg/m^3 (CHARPY, 1985), moyennes calculées sur 5 missions antérieures. Cependant les rapports C : N : P sont peu différents de ceux rencontrés habituellement dans le lagon, ce qui laisse penser que la composition du matériel particulaire était sensiblement la même que lors des études précédentes. La production primaire, comparée aux mesures antérieures, (Tableau 7) s'avère être égale à celle de janvier 85, mois où était observée sa valeur minimale ; au contraire, le rapport P/B ("Assimilation Number" des anglo-saxons) est alors 2 fois plus élevé mais reste, de façon générale, un peu au-dessous de la moyenne de toutes les observations. Ces rapports sont nettement plus élevés que ceux donnés dans la littérature (par exemple 1 à 6 mg C/mg chlorophylle/h de RYTHER et YENTSCH, 1957). Ce fait peut-être dû à une faible teneur en chlorophylle des cellules phytoplanctoniques ou à un métabolisme très élevé.

Tableau 7 : Productions phytoplanctoniques à la station 6 intégrés sur 15 m et rapports P/B (Nombre d'Assimilation).

Mois	Production	P/B
Année	gC/m ² /j	gC/gChlorophylle/h
12/83	0,7	31
2/84	1,5	50
11/84	0,4	11
11/84	0,9	30
11/84	1,2	40
1/85	0,2	9
2/85	1,5	59
4/85	0,2	20

b) Importance du phytoplancton dans la MOP

Les valeurs des concentrations en COP, NOP, POP sont corrélées de façon significative avec celles de la chlorophylle-a observées lors des "surveys" effectués le 30/3 et le 10/4 (Tableaux 8 et 9).

Les ordonnées à l'origine des droites de régression du COP en chlorophylle-a représentent le carbone organique non associé à la chlorophylle (BANSE, 1977), soit 72 % le 30/3 et 16 % le 10/4.

Tableau 8 : Paramètres des droites de régressions entre les différentes variables étudiées à Tikehau le 30/3/85, présentant des corrélations significatives.
 * = significatif, ** = hautement significatif, *** = très hautement significatif

Régression	Nombre d'observations	Coefficient de corrélation	Pente de la droite	Ordonnée à l'origine	Erreur moyenne de l'estimation
P-PO ₄ /SiO ₂	25	- 0,52***	- 0,24	0,44 mmol/m ³	0,13 mmol/m ³
NOD/POD	25	0,52***	2,46	0,95 mmol/m ³	0,61 mmol/m ³
Chlorophylle/Pheophytine	25	0,94***	4,53	- 0,01 mg/m ³	0,04 mg/m ³
COP/NOP	24	0,89***	7,3	14,9 mg/m ³	25,7 mg/m ³
COP/POD	24	0,33*	18,1	107,5 mg/m ³	53,8 mg/m ³
COP/Chlorophylle	24	0,57**	316	93 mg/m ³	47 mg/m ³
NOP/Chlorophylle	24	0,58**	39,7	11,3 mg/m ³	5,7 mg/m ³
POD/Chlorophylle	25	0,41**	4,1	1,6 mg/m ³	0,9 mg/m ³

Tableau 9 : Paramètres des droites de régressions entre les différentes variables étudiées à Tikehau le 10/4/85, présentant des corrélations significatives.
 * = significatif, ** = hautement significatif, *** = très hautement significatif

Régression	Nombre d'observations	Coefficient de corrélation	Pente de la droite	Ordonnée à l'origine	Erreur moyenne de l'estimation
NOD/POD	24	0,67***	3,8	1,3 mmol/m ³	0,6 mmol/m ³
Chlorophylle/Pheophytine	24	0,64***	2,82	0,02 mg/m ³	0,04 mg/m ³
COP/NOP	24	0,81***	8,9	- 1,1 mg/m ³	25,9 mg/m ³
COP/Chlorophylle	24	0,81***	659	18 mg/m ³	26 mg/m ³
NOP/Chlorophylle	24	0,68***	49,9	5,5 mg/m ³	3,0 mg/m ³

Cependant, les rapports COP/ chlorophylle-a estimés à partir du rapport de leurs moyennes (963 et 824) ou des pentes des droites de régression de COP en chlorophylle-a (316 et 659) sont trop différents des valeurs données dans la littérature pour le phytoplancton, telle la valeur moyenne de 50 de RYTHER et YENTSCH, (1965), pour que l'on considère que tout le carbone associé à la chlorophylle soit d'origine phytoplanctonique. Il y aurait donc une association phytoplancton-particules organiques non chlorophylliennes ; ce fait a déjà été suggéré par CHARPY (1985) pour le lagon de TIKEHAU. La nature de l'association n'a pu être précisée mais le fait

que 40 % du COP passe à travers un filtre de 5 μm indique que cette association est fragile et ne résiste pas à la préfiltration.

Si l'on compare alors les rapports COP/chlorophylle-a à la valeur 50 précitée, la participation du phytoplancton au seston est estimée à 5,6 % soit, si on utilise le pourcentage du poids sec en carbone du tableau 5 et la moyenne des concentrations en COP observées pendant la mission (166 mgC/m^3) : $9,3 \text{ mg/m}^3$ de carbone phytoplanctonique et $0,39 \text{ mg}$ de poids sec de phytoplancton par litre d'eau de mer ; 36 % de ce carbone appartient à des particules de tailles inférieures à 5 μm .

c) Estimation du temps de doublement du carbone phytoplanctonique (td)

On peut estimer td par l'équation :

$$td = \text{Log } 2 \cdot t / \text{Log}((C_{ph} + \Delta C_{ph}) / C_{ph})$$

t = temps (heure)

C_{ph} = carbone phytoplanctonique (mgC/m^2)

ΔC_{ph} = production pendant t ($\text{mgC/m}^2/\text{h}$)

En intégrant la valeur $9,3 \text{ mg C phyto./m}^3$ sur 15 mètres et en prenant t = 1 heure et $\Delta C_{ph} = 20 \text{ mgC/m}^2/\text{h}$ on obtient :

$$td = \text{Log } 2 \cdot 1 / \text{Log}((140 + 20) / 140)$$

$$td = 5,2 \text{ heures.}$$

d) Estimation du carbone vivant

En utilisant les valeurs d'ATP obtenues le 2/4 et le 9/4 et le rapport carbone vivant /ATP = 250, la quantité moyenne de carbone vivant est de $27,6 \text{ mg /m}^3$ ce qui représente 17 % du COP soit $1,9 \text{ mg}$ en poids sec d'organisme vivant par litre d'eau de mer ; 68 % de ce carbone vivant appartient à des particules de taille inférieure à 5 μm .

e) Relations seston - zooplancton

Nous avons assisté à une diminution importante de la MDP dans l'ensemble du lagon entre le 30/3 et le 10/4 ($\Delta C = 40 \text{ mgC/m}^3$), probablement due à une ingestion inhabituelle. Un tel phénomène n'avait jamais été observé dans le lagon mais il peut être expliqué par la présence occasionnelle des Salpes Thalia democratica dont l'ingestion a été estimée par LE BORGNE et al., (1986) à $9 \text{ mgC/m}^3/\text{jour}$ soit 99 mgC/m^3 pendant la période considérée. Le fait que cette valeur soit supérieure aux 40 mgC/m^3 cités précédemment peut faire penser que le "grazing" a concerné à la fois les stocks de particules (biomasse) et leur production.

CONCLUSION

Les caractéristiques chimiques du lagon de TIKEHAU en avril 1985 sont peu différentes de celles observées habituellement : les eaux du lagon sont pauvres en azote et phosphore minéral. Les teneurs en silicates, qui apparaissent plus élevées au voisinage du fond montrent que le sédiment joue un rôle important en tant que réservoir de sels nutritifs. Une étude des caractéristiques des eaux interstitielles et des flux à travers le sédiment a été entreprise depuis lors (CHARPY-ROUBAUD en préparation).

La MDP observée en avril 85 est sensiblement moins importante que celle notée lors des missions réalisées au cours des années 1982, 1983, 1984 et 1985, mais les rapports C : N : P sont peu différents de ceux calculés jusqu'alors. Le suivi hebdomadaire des concentrations en MDP entrepris à la suite de la mission d'avril 1985 à la station 6, représentative du lagon, permettra d'appréhender d'éventuelles variations dans l'abondance de la MDP et de sa composition chimique élémentaire.

Une nette augmentation du pourcentage de carbone phytoplanctonique a été observée dans la MDP parallèlement à une diminution du COP ; ce fait est attribué à la présence de Salpes : Thalia democratica, grands consommateurs de détritiques. Par ailleurs, la différence entre les

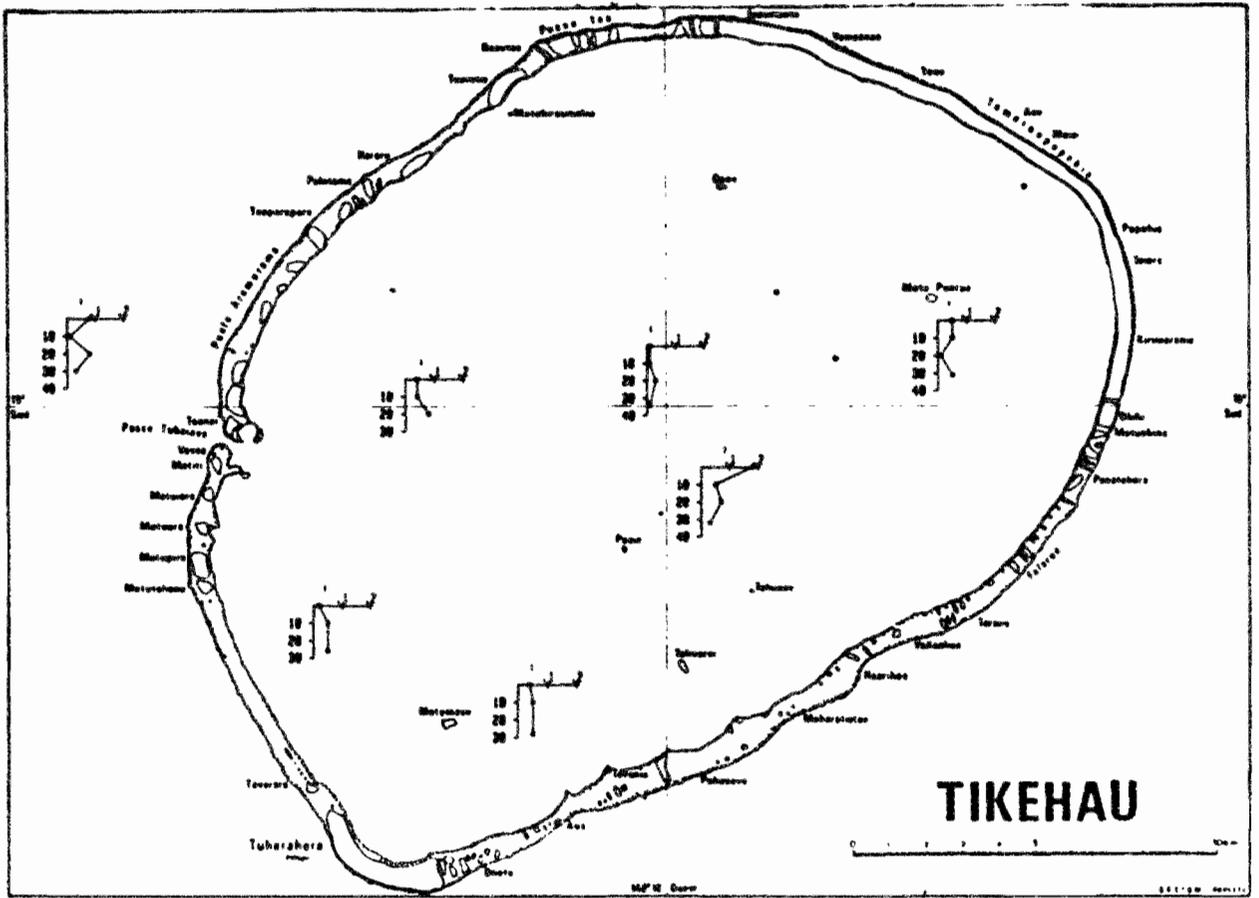
pourcentages des carbones vivant et phytoplanctonique . indique que 12 % des organismes sont non chlorophylliens, la taille de 68 % d'entre eux étant inférieure à 5 μm . Le temps de doublement de la biomasse phytoplanctonique est estimé à 7 heures.

BIBLIOGRAPHIE

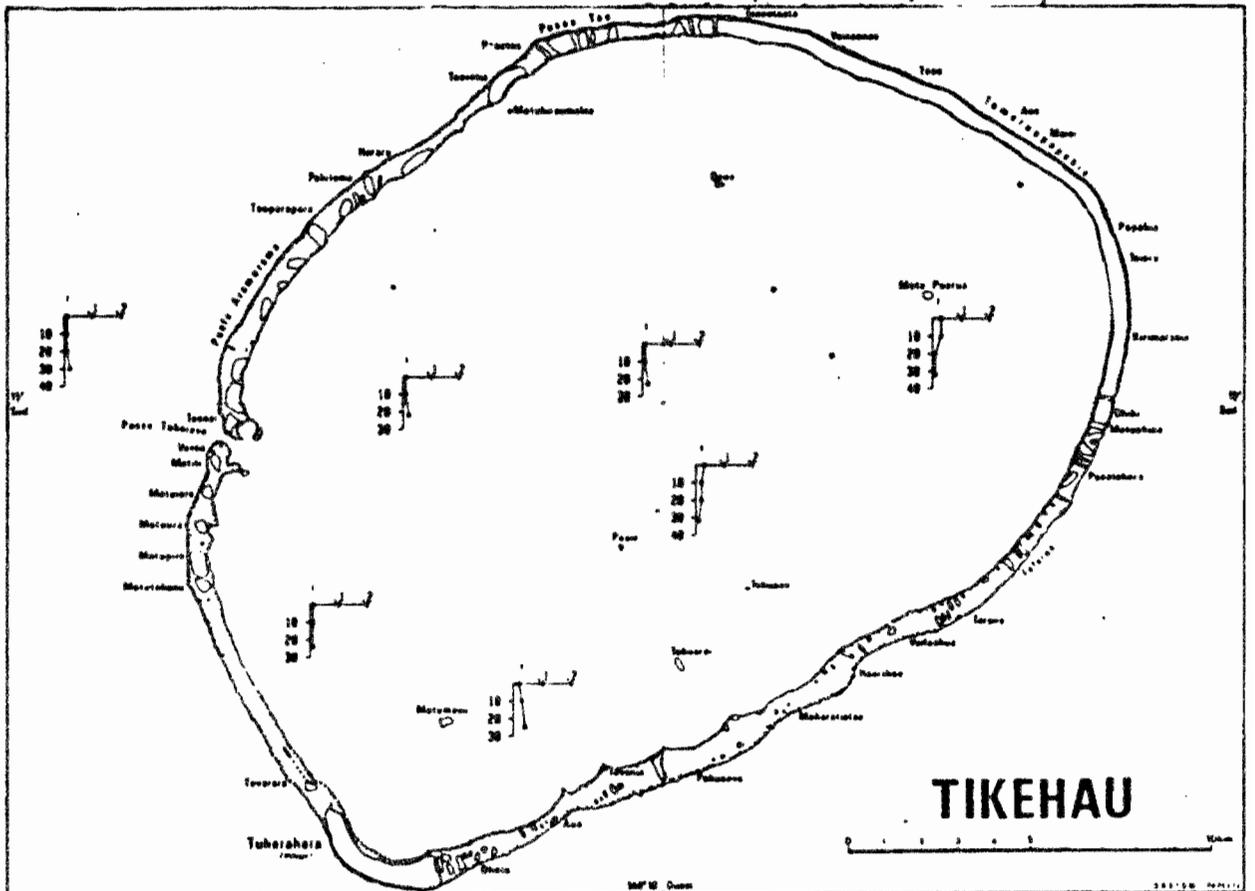
- BANSE (K.), 1977 - Determining the carbon to chlorophyll Ratio of Natural Phytoplankton. Mar. Biol., 41 : 199-212.
- CHARPY (L.), 1985 - Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). Proceedings of the 5th Intern. Coral Reef Congr., Tahiti, vol., 3 : 353-358.
- CHARPY (L.), CREMOUX (J.L.), LEMASSON (L.), TEURI (J.), 1985 - Résultats de la mission TIK 009. Environnement, matière organique particulaire, production phytoplanktonique et hétérotrophique. Centre DRSTOM de TAHITI, Arch. d'Océanogr., n° 85-14 ; 17 p.
- GORDON (D.C.) Jr. et SUTCLIFFE (W.H.) Jr., 1973 - A new dry combustion method of the simultaneous determination of total organic carbon and nitrogen in sea water. Mar. Chem., 1 : 231-244.
- HOM-HANSEN (O.) et BOOTH (C.R.), 1966 - The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. Limnol. Oceanogr. 11 : 510-519.
- KOROLEFF (F.), 1976 - Determination of phosphorus, p. 117-126, in Methods of Sea Water Analysis, K. GRASSHOFF (ed.). Verlag Chemie, Weinheim, RFA.
- LE BORGNE (R.), BONNET (S.), CHARPY (L.), 1986 - Le zooplancton de l'atoll de Tikehau en avril 1985. Biomasse, composition élémentaire, respiration, excrétion et production. Notes et Doc. de l'DRSTOM TAHITI, sér., Océanographie. 28 : 115-152.
- MENZEL (D.) et CORWIN (J.), 1965 - The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fraction by persulfate oxydation. Limnol. Oceanogr., 10, 2 : 280-282.
- MULLIN (J.B.) et RILEY (J.P.), 1955 - The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. Anal. Chim. Acta 12, 162-170.
- RYTHER (J.H.) et YENTSCH (C.S.), 1957 - The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data Limnol. Oceanogr., 2 : 281-286.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1972 - A practical handbook of sea water analysis. Fish. Res. Board of Canada, 167 : 310 p.
- YENTSCH (C.S.) et MENZEL (D.W.), 1963 - A method for determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin fluorescence. Deep-Sea Res., 10 : 221-231.

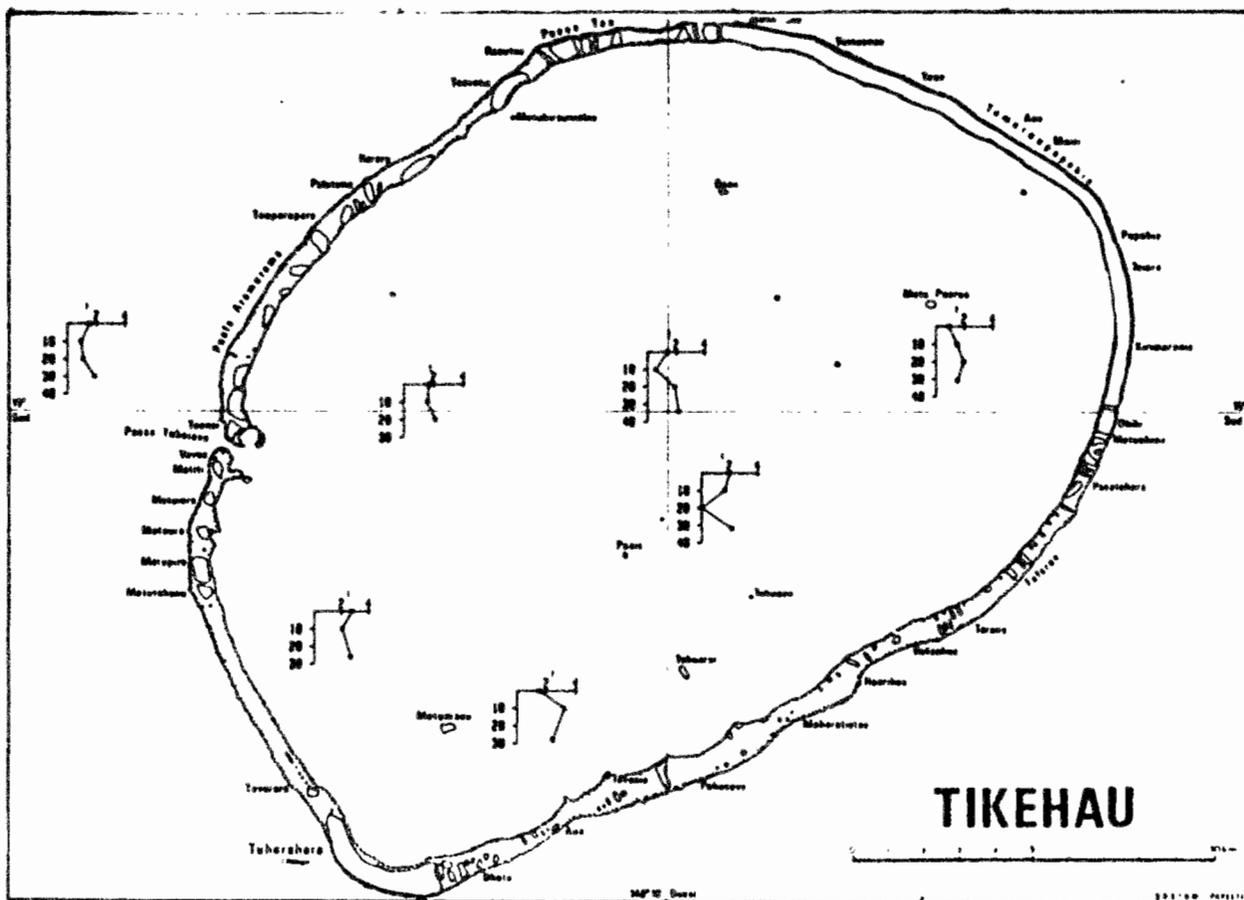
ANNEXE 1 : Caractéristiques chimiques et biologiques du lagon de TIKHPU les 30/3/85 et 18/4/85
 prof=;N, P et Si dissous (mmol/m³); Pigments et N et P particulaire (µg/m³)

date	stat	prof	NO2	NO3	PO4	SiO2	NOD	POD	Chla	Phae	XChl	COP	NOP	POP	
30/3	3	6	0	.04	.01	.10	1.49	1.56	.37	.33	.07	82	204	37	1.9
30/3	3	6	10	.05	.01	.04	1.64	3.24	.53	.14	.03	81	188	24	2.2
30/3	3	6	20	.05	.01	.00	.96	2.43	.47	.33	.00	80	250	34	3.5
30/3	3	7	0	.10	.01	.00	1.10	2.00	.26	.15	.03	82	132	10	2.5
30/3	3	7	10	.05	.01	.07	1.02	1.65	.25	.12	.03	80	122	14	2.0
30/3	3	7	20	.07	.01	.00	.96	.04	.37	.12	.04	76	134	15	3.2
30/3	3	7	32	.03	.02	.14	1.09	2.10	.33	.22	.05	83	148	17	5.1
30/3	3	9	0	.05	.01	.03	1.04	.92	.34	.14	.03	82	99	13	2.3
30/3	3	9	10	.05	.03	.13	.95	1.48	.30	.14	.04	78	105	13	1.5
30/3	3	9	20	.01	.02	.14	1.13	1.04	.27	.13	.03	83	112	16	1.3
30/3	3	9	31	.05	.01	.14	1.10	1.50	.23	.25	.04	87	110	17	2.2
30/3	3	25	0	.01	.01	.14	.76	1.30	.11	.12	.03	80	87	13	2.2
30/3	3	25	10	.01	.01	.00	.07	.57	.24	.12	.03	80	112	14	2.7
30/3	3	25	20	.03	.01	.14	1.66	1.00	.56	.20	.04	82	221	16	4.1
30/3	3	25	34	.01	.06	.10	1.34	2.16	.24	.25	.06	81	135	19	2.0
30/3	3	24	0	.04	.01	.29	.62	1.65	.20	.14	.03	81	101	14	2.5
30/3	3	24	10	.04	.01	.34	.40	1.57	.01	.10	.04	81	170	20	2.1
30/3	3	24	20	.09	.01	.24	1.22	2.00	.30	.24	.04	87	266	29	2.2
30/3	3	1	0	.00	.01	.33	1.09	1.54	.21	.07	.03	74	99	12	.2
30/3	3	1	10	.01	.03	.25	.76	.93	.22	.06	.02	75	117	13	1.4
30/3	3	1	20	.00	.01	.72	.60	1.07	.04	.06	.03	70	125	12	.9
30/3	3	1	30	.03	.02	.43	.67	1.03	.33	.07	.03	73	0	0	2.9
30/3	3	3	0	.02	.09	.24	.71	2.79	.50	.17	.04	80	120	19	1.7
30/3	3	3	10	.05	.01	.33	.96	2.06	.34	.14	.05	74	175	26	2.6
30/3	3	3	26	.05	.01	.10	1.97	2.67	.62	.50	.11	82	162	19	3.3
18/4	4	6	0	.02	.01	.16	0.00	1.69	.23	.14	.04	77	80	12	2.0
18/4	4	6	10	.03	.01	.14	0.00	3.34	.27	.10	.05	80	126	16	2.3
18/4	4	6	25	.04	.01	.16	0.00	3.70	.29	.16	.05	77	195	24	2.0
18/4	4	7	0	.03	.01	.16	0.00	2.15	.25	.13	.04	75	87	11	1.9
18/4	4	7	10	.02	.01	.13	0.00	1.95	.20	.15	.03	83	129	14	1.0
18/4	4	7	20	.02	.01	.10	0.00	2.12	.31	.14	.05	74	94	11	1.7
18/4	4	7	32	.01	.02	.10	0.00	2.76	.27	.17	.05	70	90	14	1.6
18/4	4	9	0	.03	.01	.16	0.00	3.10	.34	.15	.06	72	130	15	.9
18/4	4	9	10	.03	.01	.16	0.00	2.77	.37	.14	.05	74	106	14	2.2
18/4	4	9	20	.01	.01	.20	0.00	1.01	.27	.12	.06	68	135	12	2.5
18/4	4	9	32	.01	.01	.17	0.00	2.45	.29	.18	.06	76	125	12	1.7
18/4	4	25	0	.01	.01	.20	0.00	2.30	.31	.13	.04	76	82	13	2.0
18/4	4	25	10	.01	.01	.14	0.00	2.04	.20	.16	.04	80	109	13	1.0
18/4	4	25	23	.02	.01	.16	0.00	3.31	.31	.19	.06	77	112	16	1.0
18/4	4	24	0	.01	.01	.20	0.00	2.35	.26	.12	.02	84	91	10	2.0
18/4	4	24	10	.01	.01	.16	0.00	2.20	.35	.11	.05	71	85	10	2.5
18/4	4	24	22	.02	.01	.20	0.00	5.03	.97	.15	.04	80	155	14	3.1
18/4	4	1	0	.01	.01	.33	0.00	1.76	.30	.00	.03	71	60	6	2.4
18/4	4	1	10	.01	.00	.29	0.00	2.49	.30	.06	.02	73	53	7	1.5
18/4	4	1	20	.01	.01	.30	0.00	3.06	.40	.05	.02	67	64	7	5.6
18/4	4	1	30	.02	.01	.33	0.00	2.70	.26	.04	.05	46	59	0	1.4
18/4	4	3	0	.01	.01	.21	0.00	3.37	.30	.16	.05	77	86	9	0.0
18/4	4	3	10	.01	.01	.20	0.00	2.45	.35	.14	.04	77	130	15	0.0
18/4	4	3	24	.01	.01	.22	0.00	2.30	.39	.30	.07	82	242	17	0.0

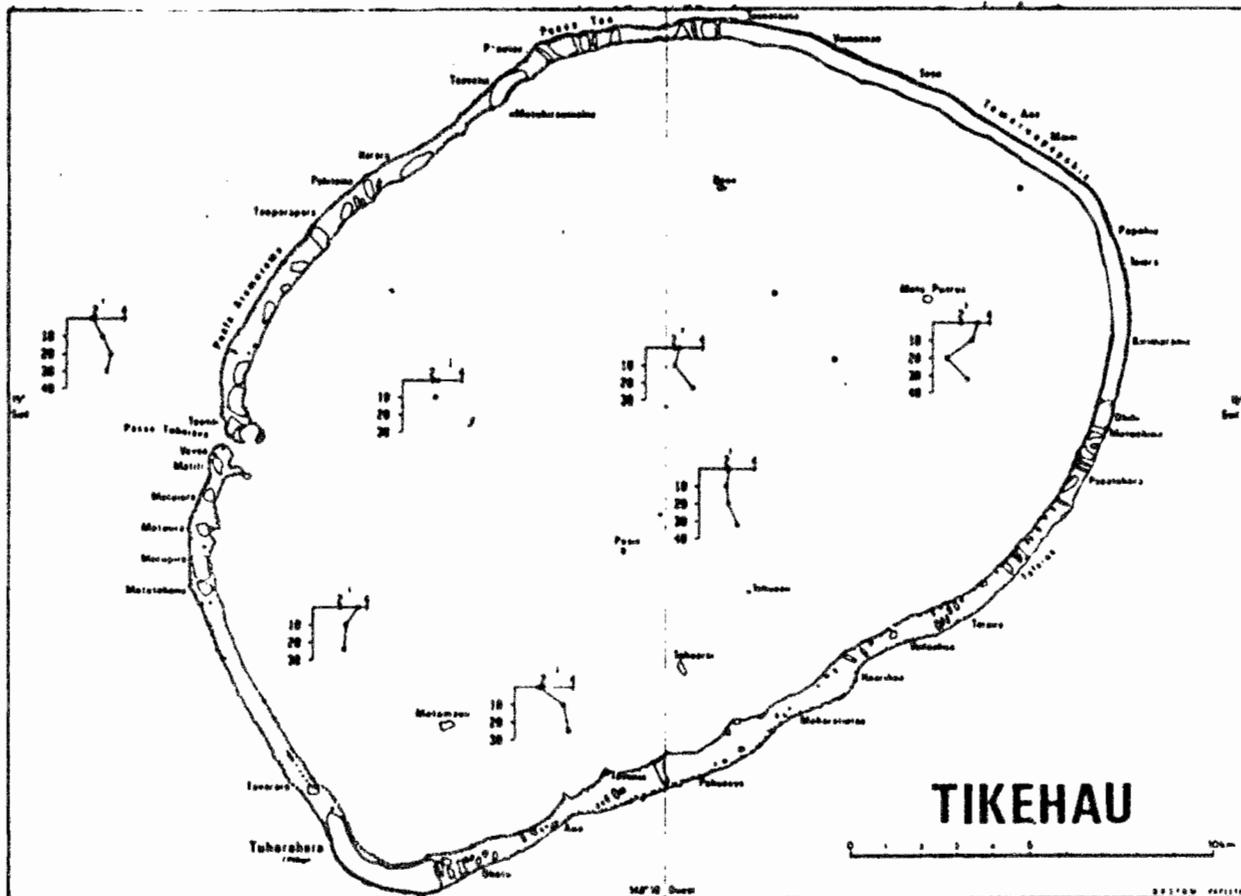


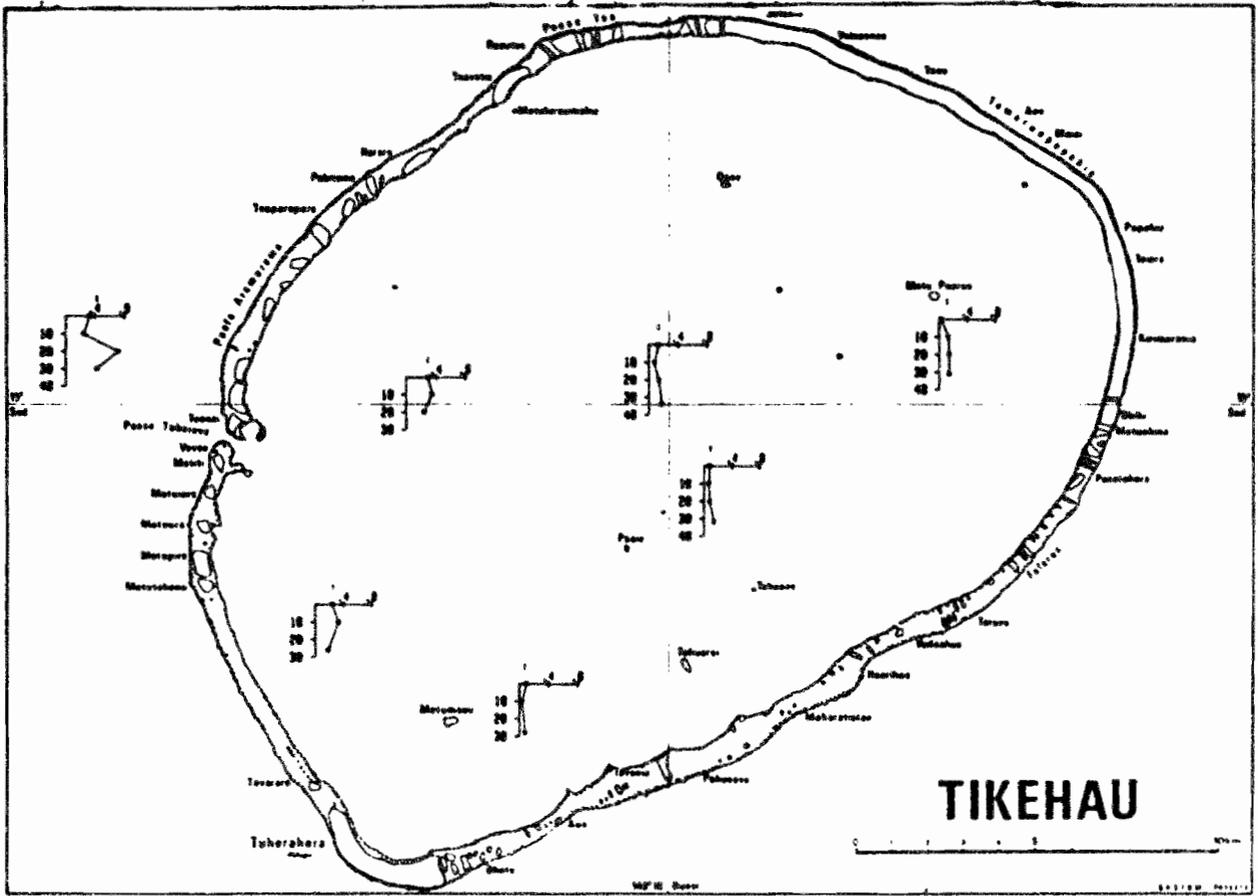
10/4/85



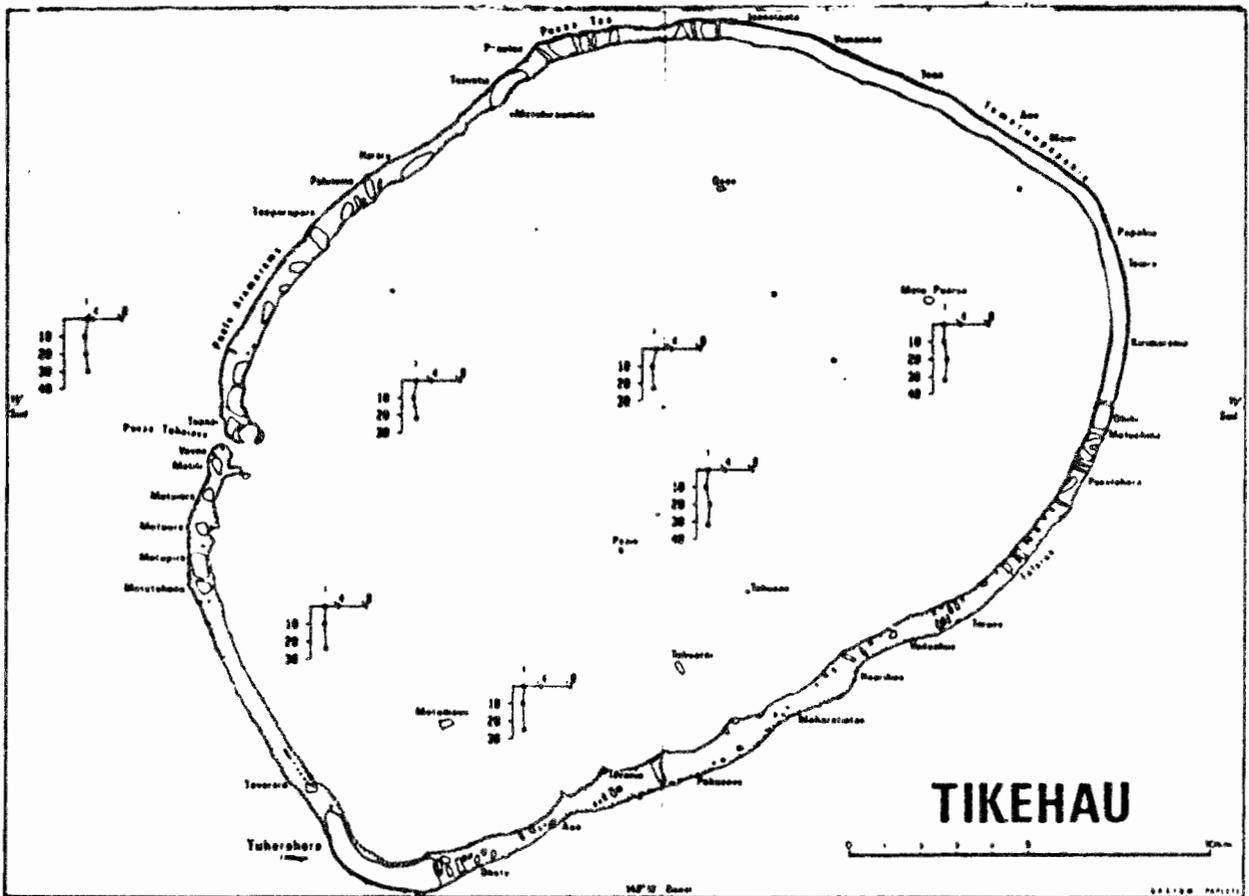


10/04/85

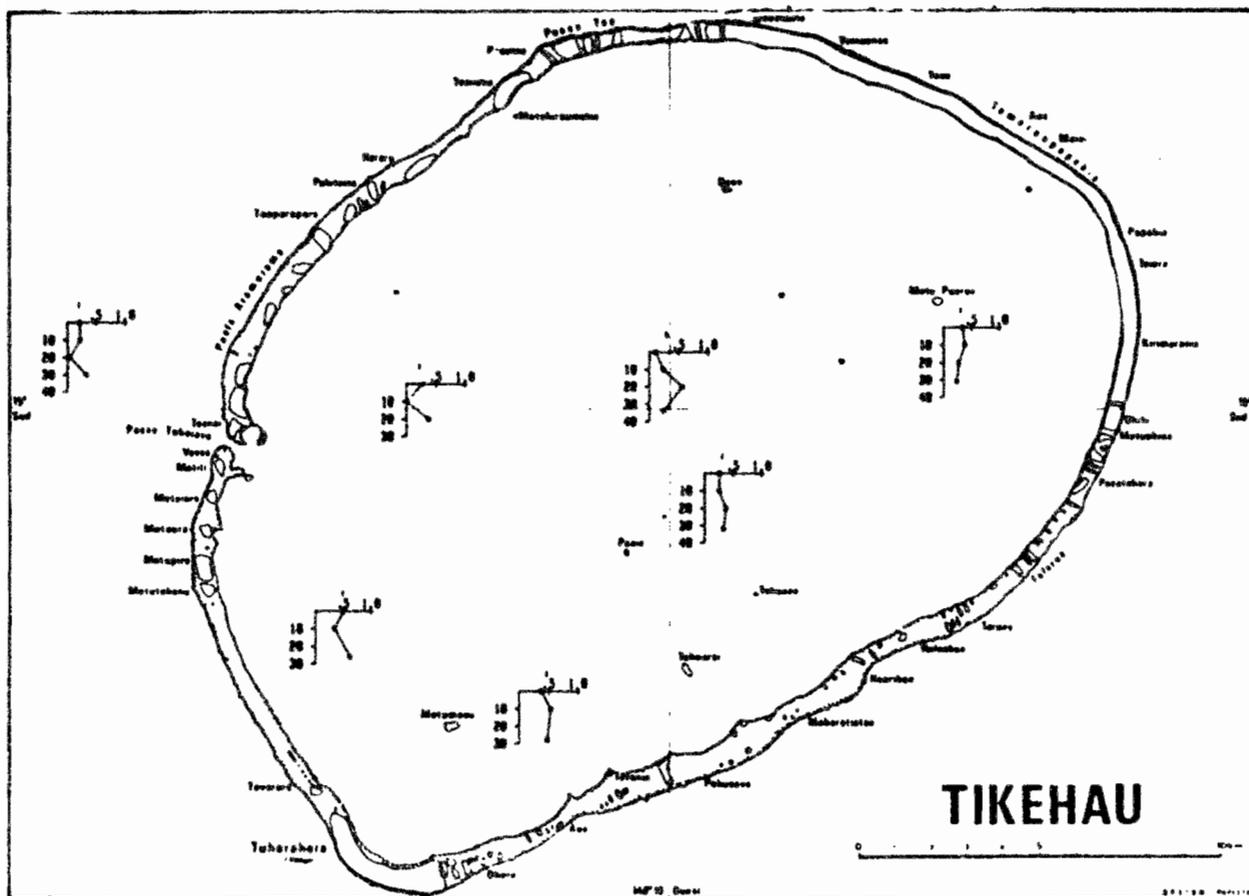




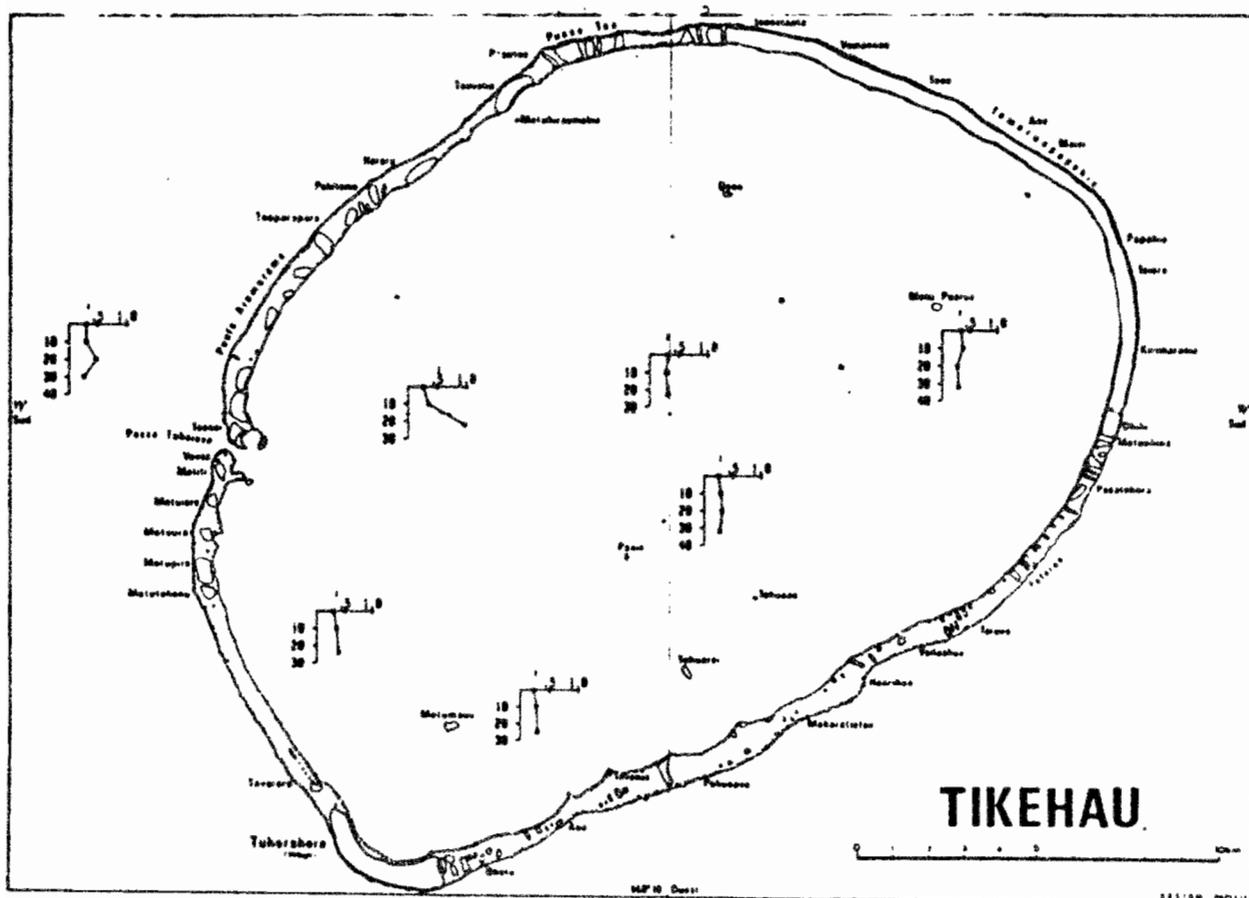
10/04/85

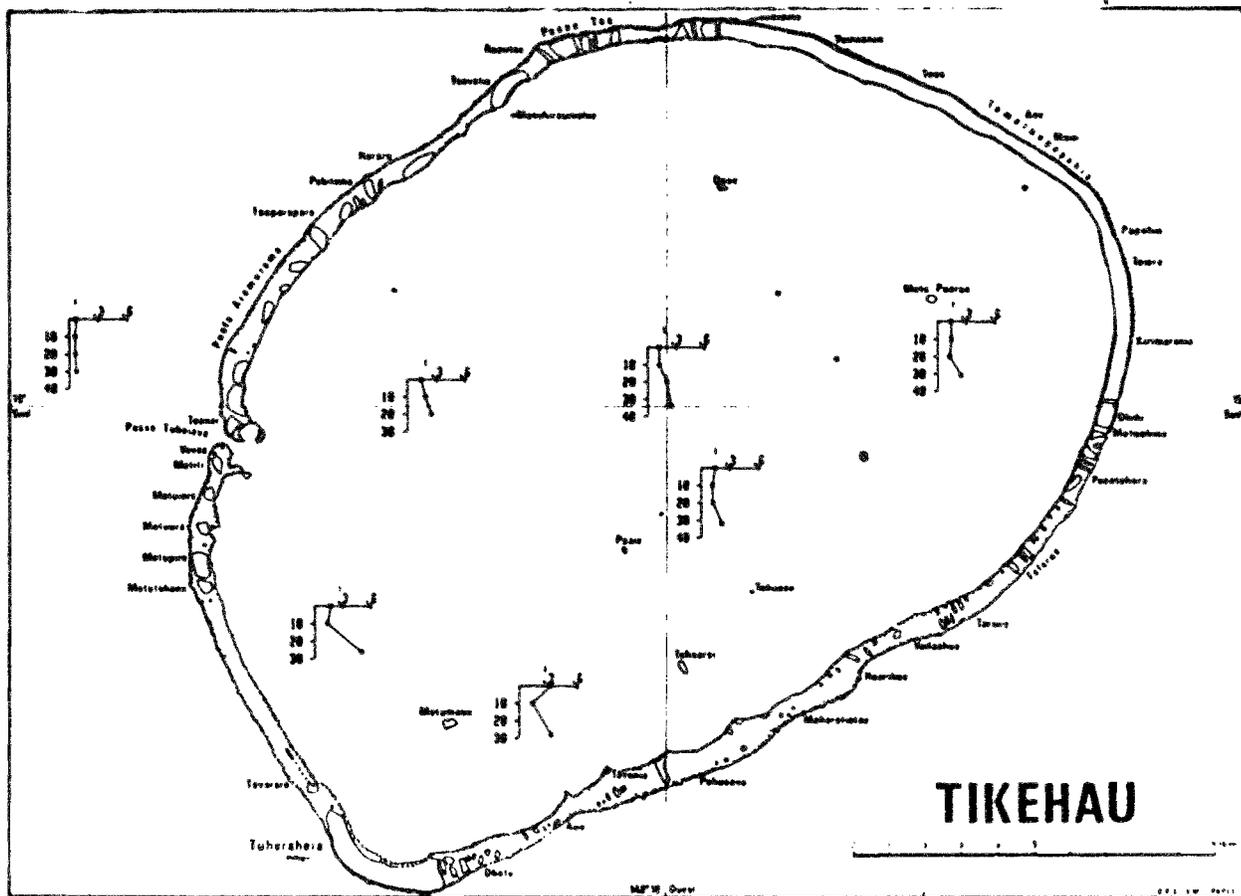


30/03/85

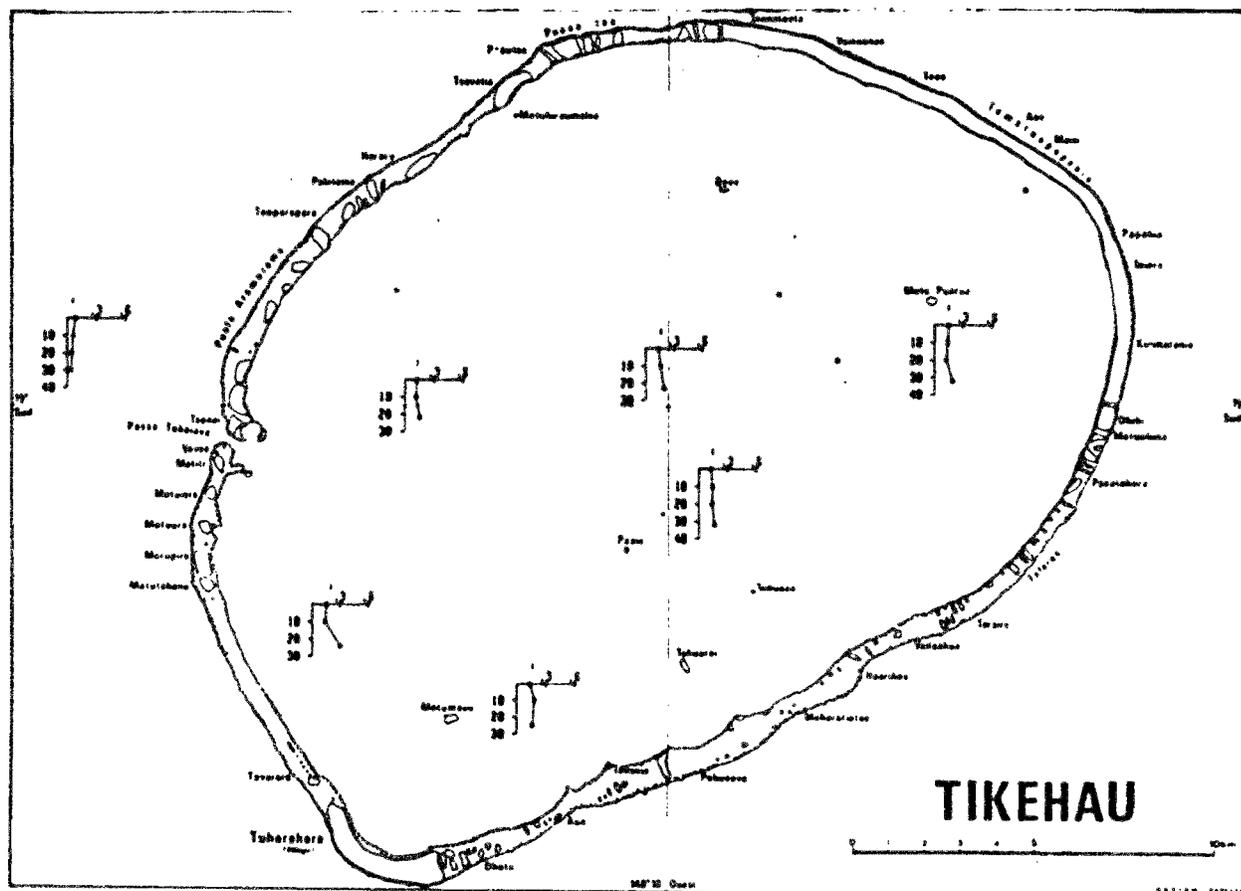


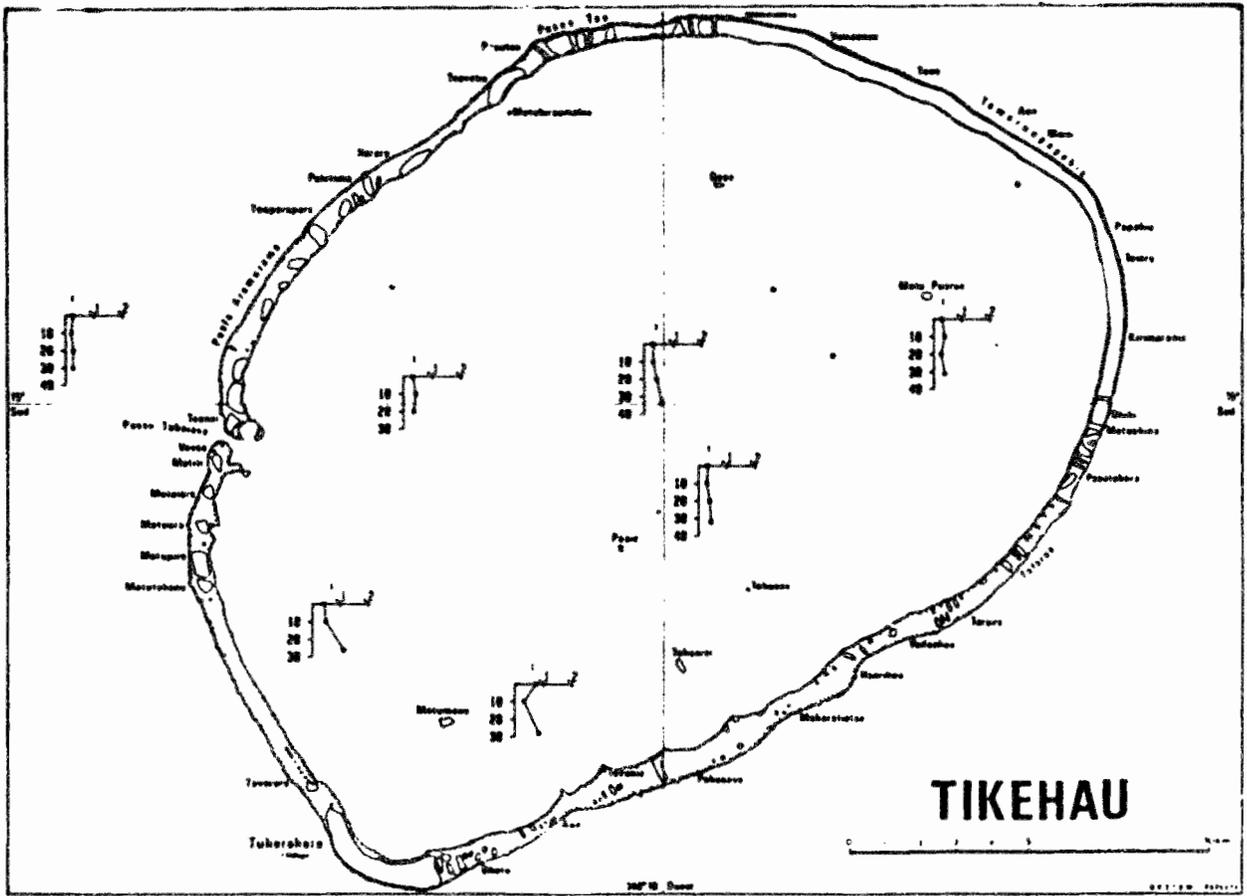
10/04/85



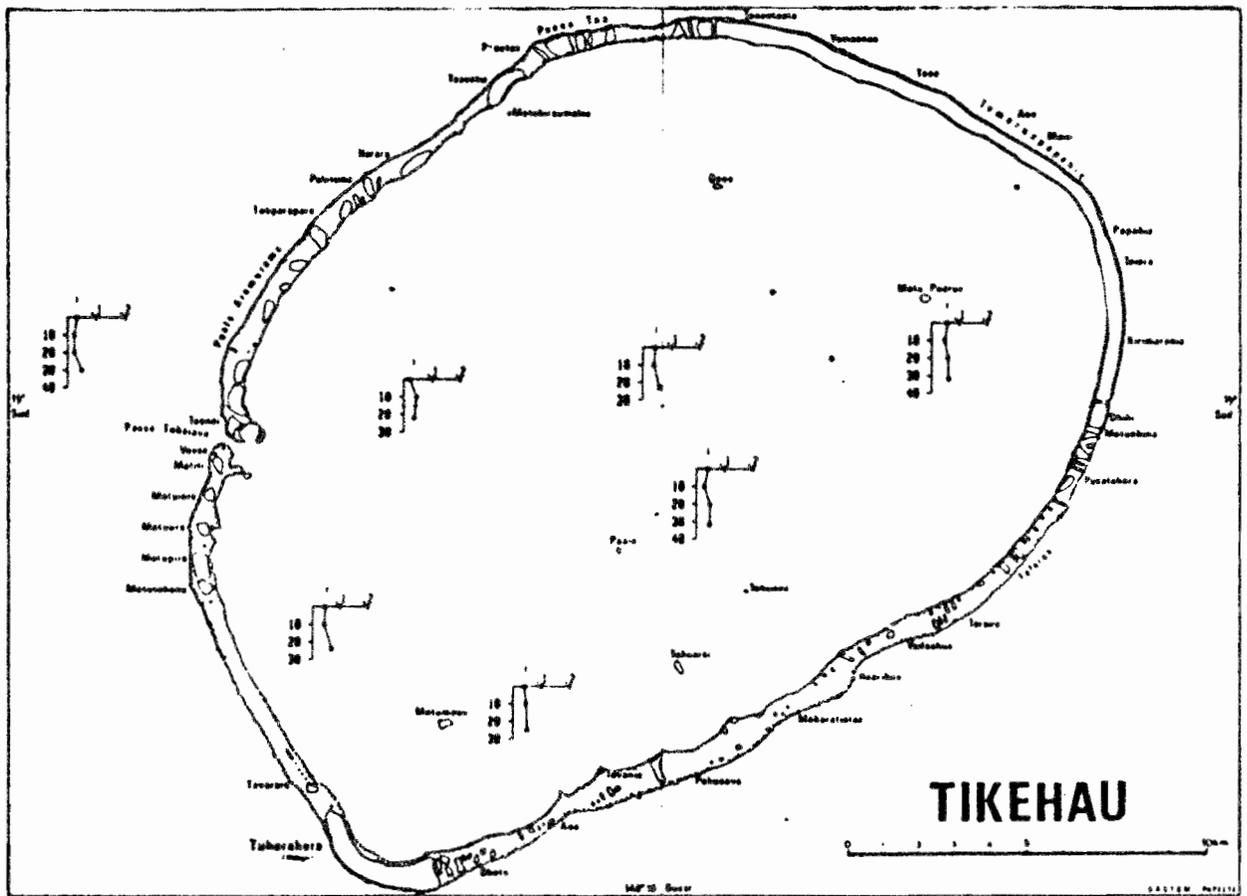


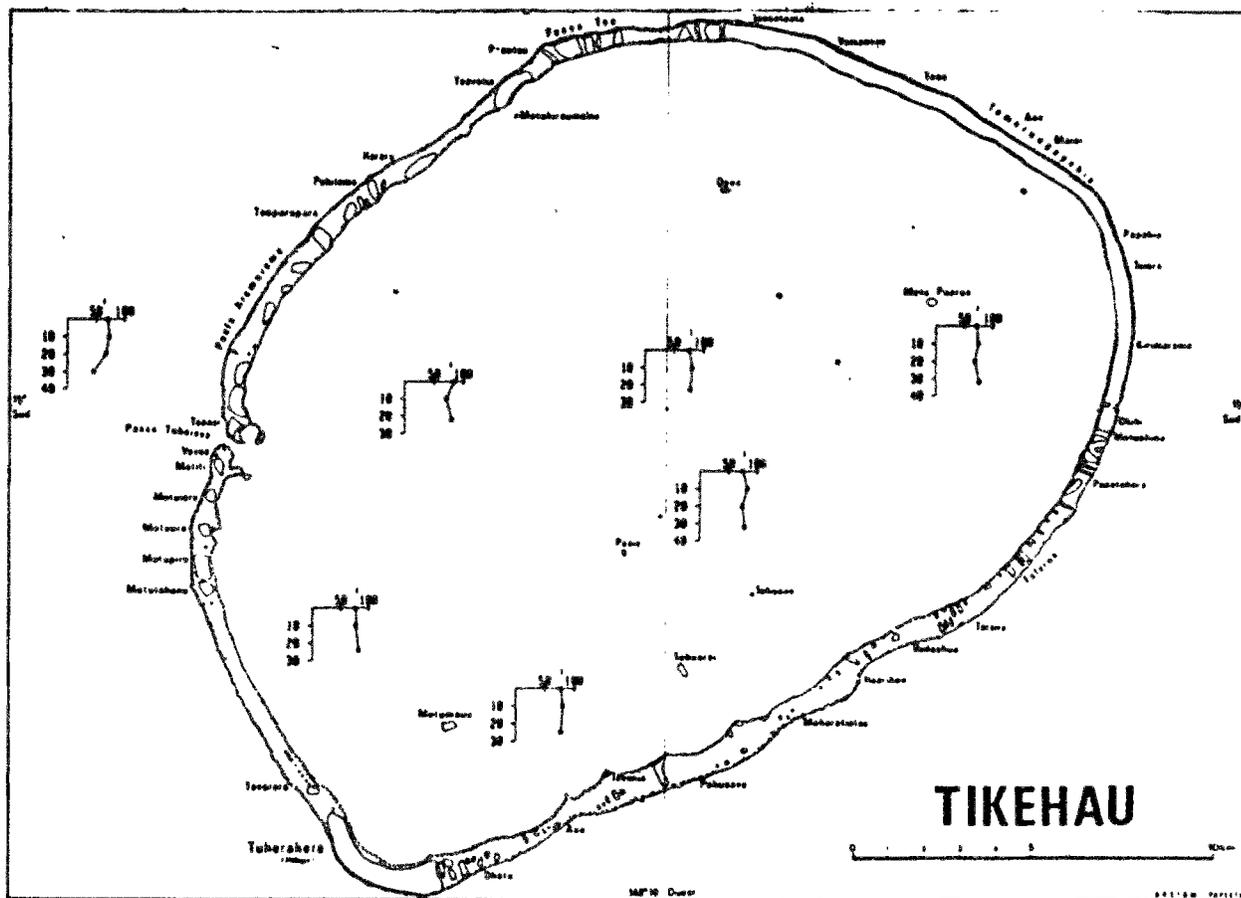
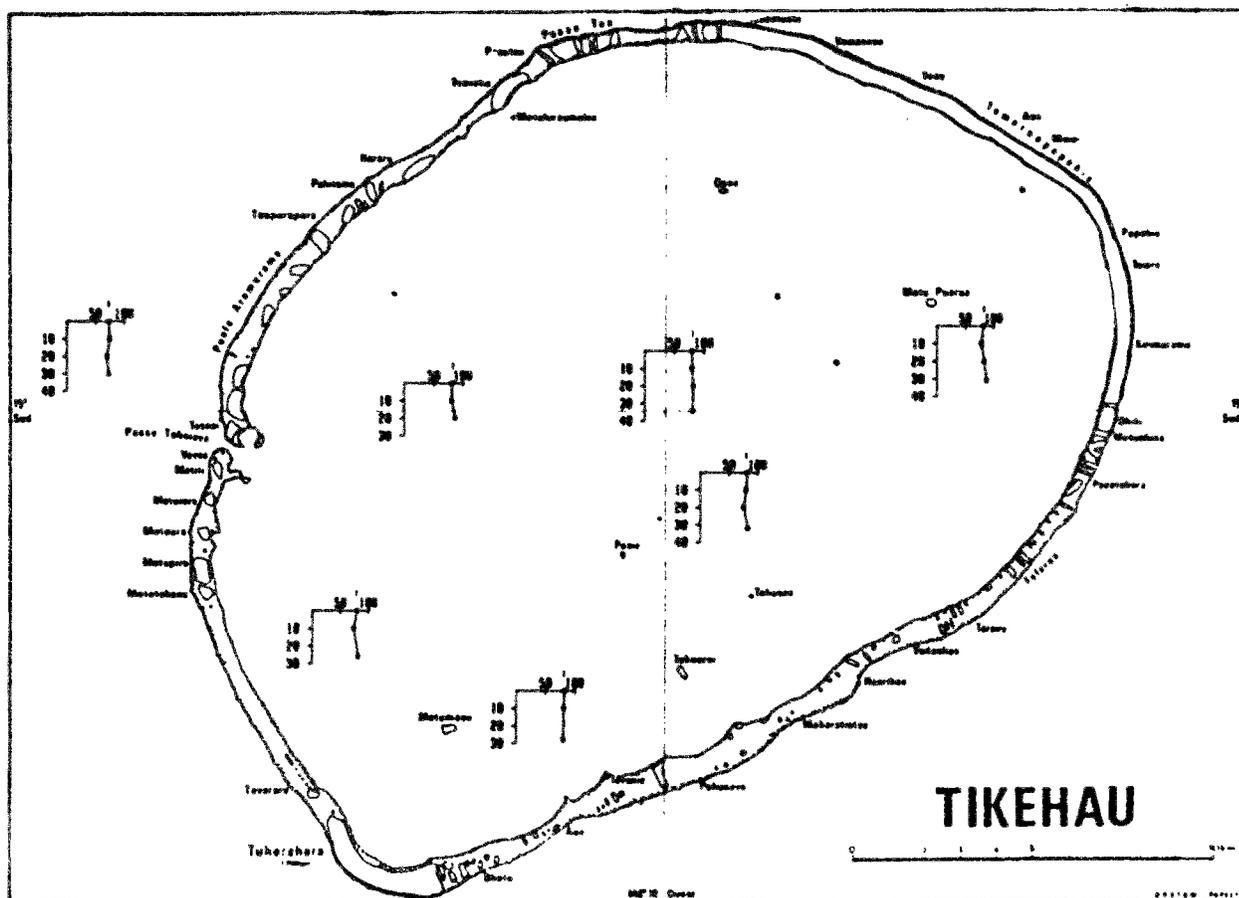
10/04/85

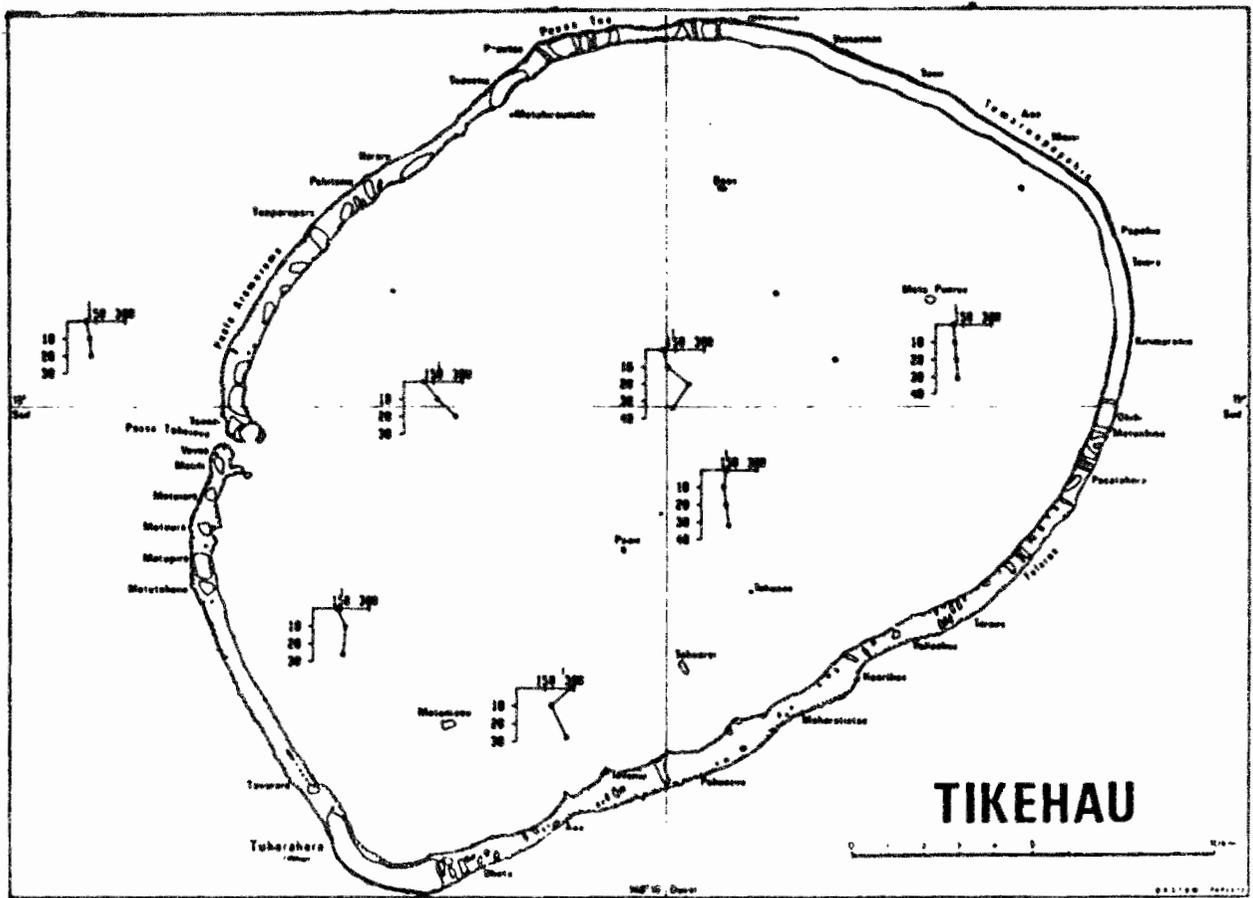




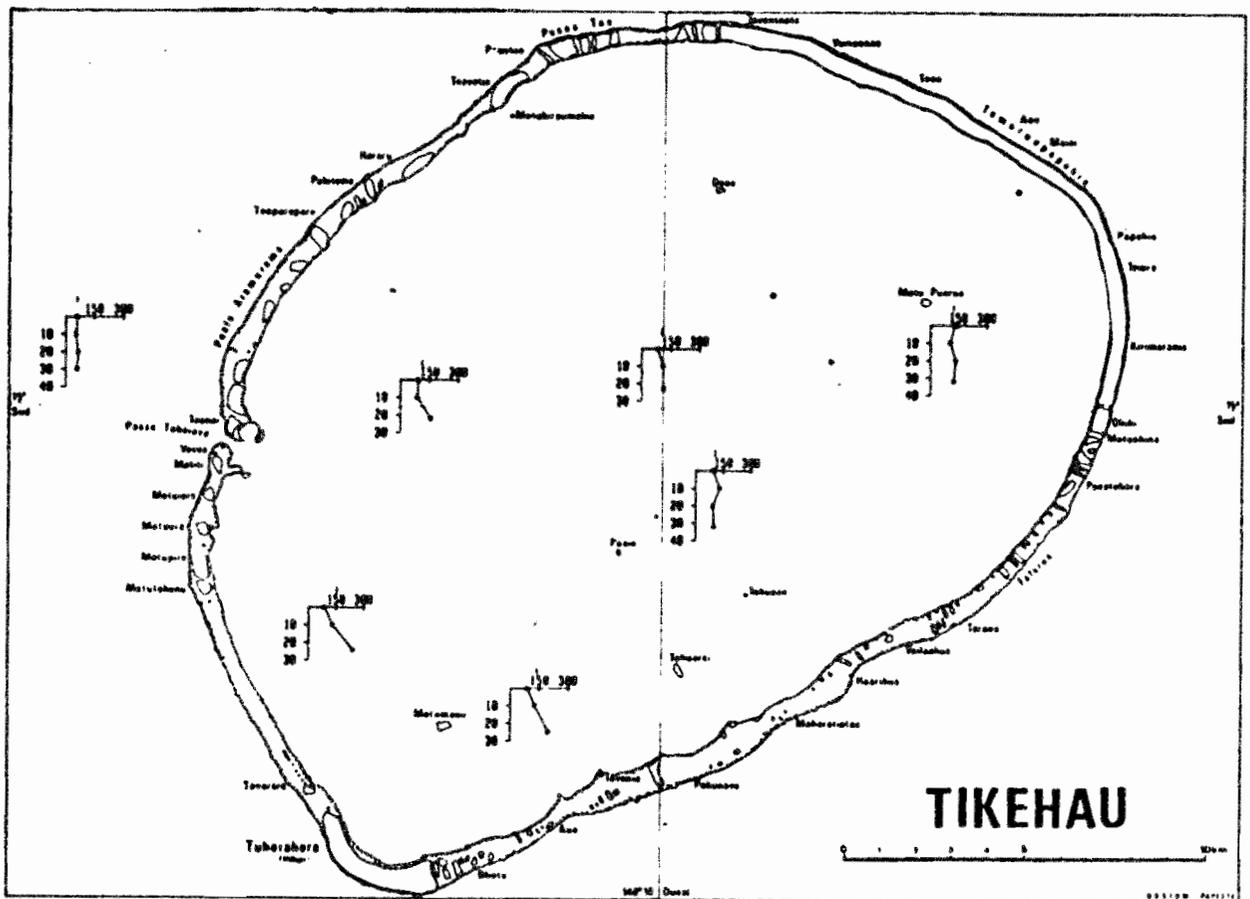
10/04/85

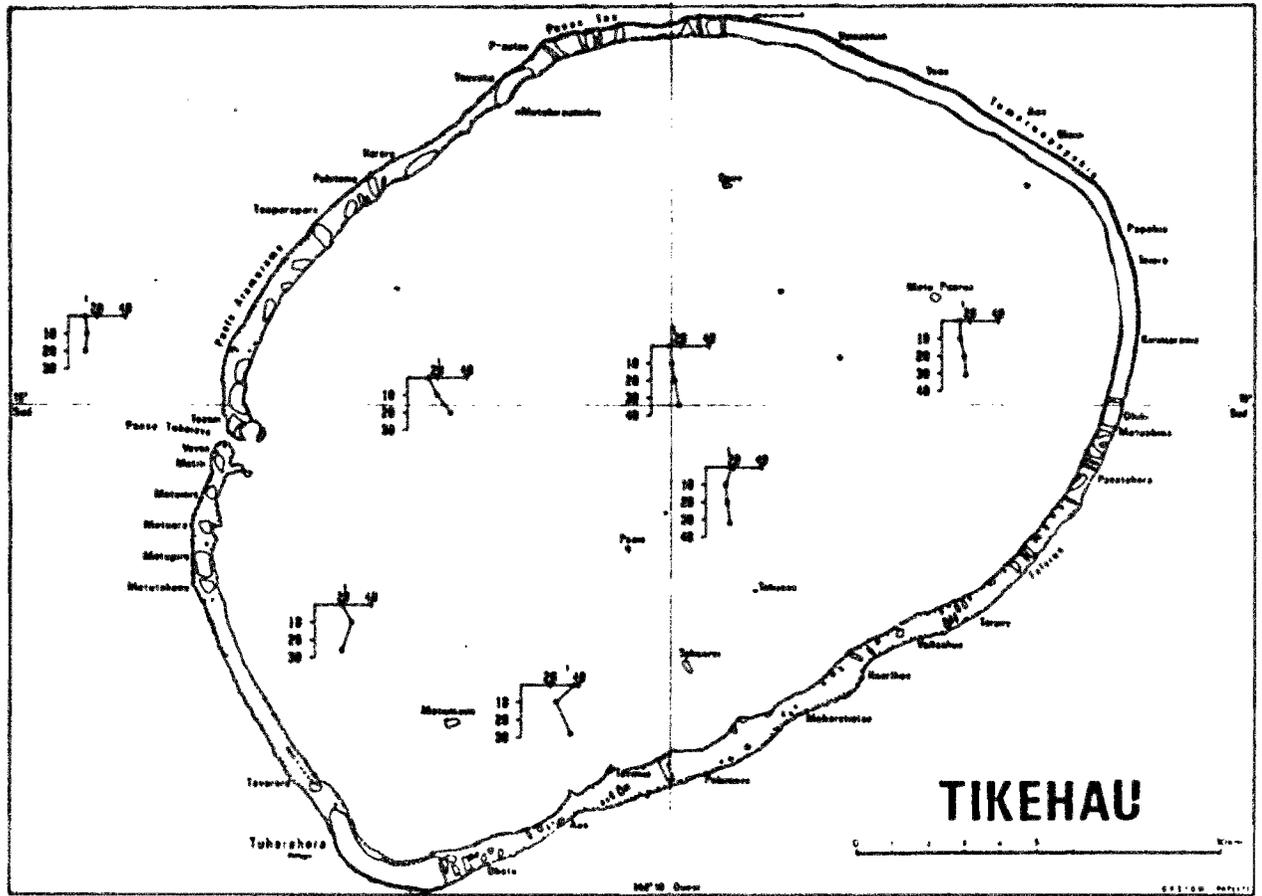




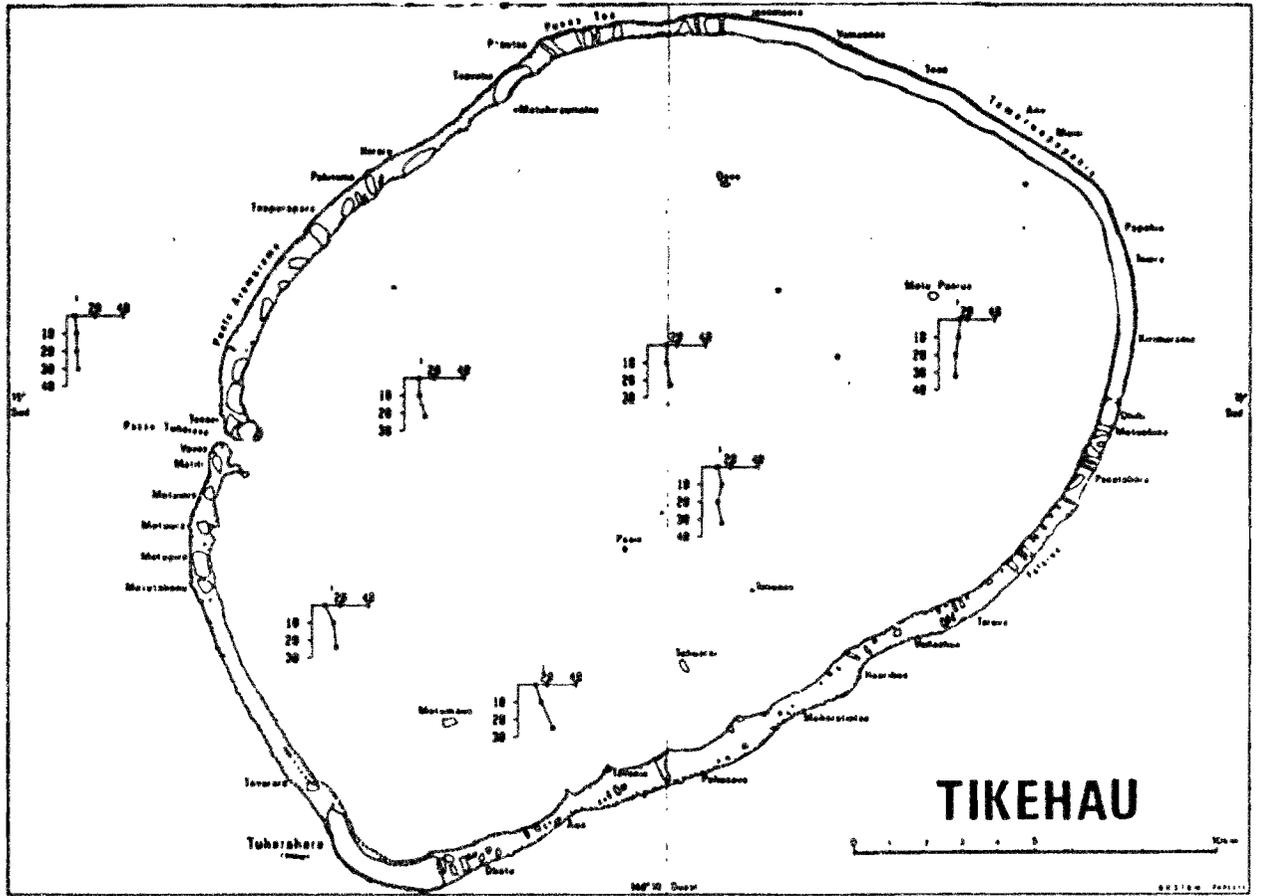


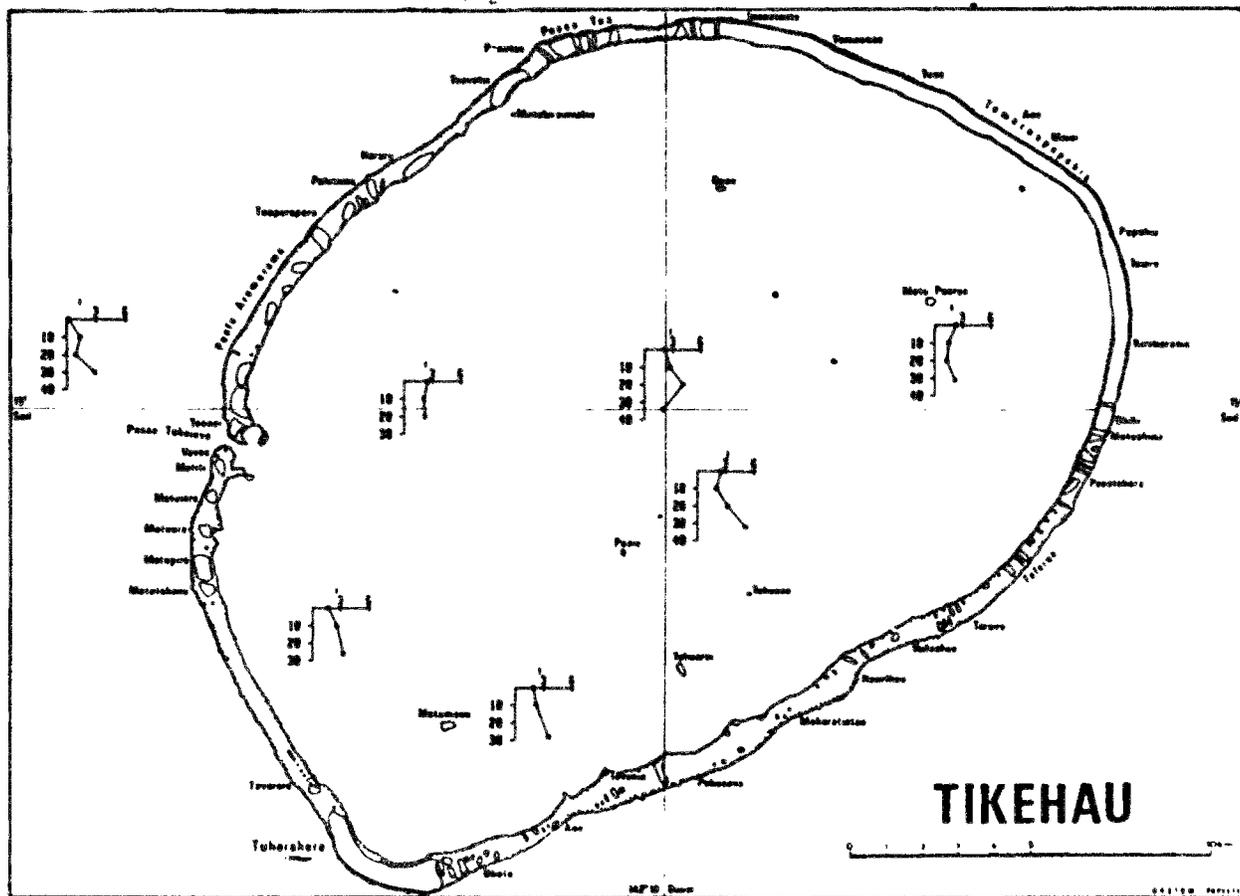
10/04/85



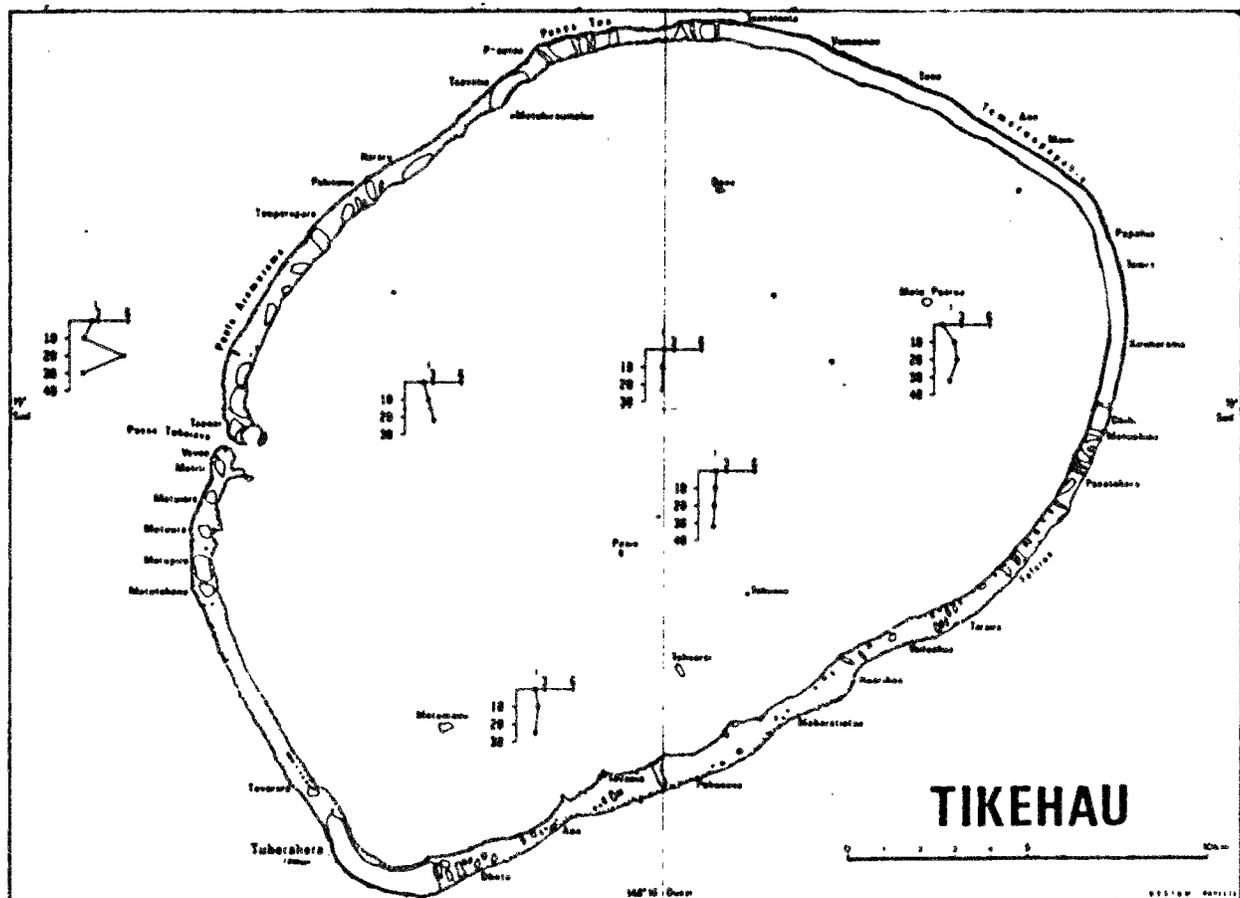


10/04/85





10/04/85



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

ORSTOM

LE ZOOPLANCTON : BIOMASSE, COMPOSITION ELEMENTAIRE,
RESPIRATION, EXCRETION ET PRODUCTION

Par

R. LE BORGNE (1)

S. BONNET (1)

L. CHARPY (2)



(1) Centre ORSTOM de Nouméa - B.P. A5 - NOUMEA-CEDEX - NOUVELLE-CALÉDONIE

(2) Centre ORSTOM de Tahiti - B.P. 529 - PAPEETE - TAHITI

RESUME

La biomasse de zooplancton, exprimée en poids sec, carbone, azote et phosphore, est décrite pour l'ensemble du lagon de l'atoll et ne présente pas de répartition spatiale particulière lors des deux réseaux de stations effectués à dix jours d'intervalle. En moyenne, pour le mésozooplancton de taille comprise entre 200 μm et 2 mm, le poids sec est de 21,3 mg par mètre carré dans le lagon et 4,5 fois plus faible à un mille au large de la passe, à l'extérieur de l'atoll. En une même station, le poids sec de l'ensemble de la colonne d'eau peut varier dans un rapport de 1 à 4, indépendamment du moment du prélèvement, ce qui tend à montrer que la variabilité spatiale est prépondérante. En revanche, le zooplancton du premier mètre de la colonne d'eau est plus abondant la nuit que le jour.

L'un des traits remarquables de la période étudiée est l'existence d'une pullulation de *Thalia democratica* (Salpidés), qui perturbe le schéma habituel des biomasses et des flux de matière au sein du réseau trophique pélagique. Ainsi, la fraction 2000 μm , le macrozooplancton, où les Salpes dominant, représente-t-elle 31 % du poids sec total de zooplancton alors que le microzooplancton (35-200 μm) ne contribue que pour 11 % de la biomasse. Pour les flux, quantités de carbone, azote, phosphore ingérées, excrétées ou produites, le rapport entre le mésozooplancton et le macrozooplancton n'est que de deux. Ces flux, calculés à partir des mesures d'excrétion, d'assimilation et de constitution du zooplancton, sont particulièrement rapides en raison de la température (29°5 C), de la richesse en particules et de la nature du zooplancton. Ainsi, les turn-overs de la biomasse sont-ils de l'ordre de la journée (24h), pour le méso- et le macrozooplancton. La production primaire planctonique dépasse sa consommation par le zooplancton, ce qui permet de penser qu'elle peut être utilisée par d'autres consommateurs : le zooplancton ingère ainsi 22 % de la biomasse d'azote particulaire et 46 % de la production par photosynthèse de ces mêmes particules et son excrétion ne représente que 11 % des besoins en azote de la production primaire planctonique. Des bilans analogues ont été faits également pour le carbone et le phosphore. Enfin, on peut estimer que la production du zooplancton du lagon de l'atoll peut déboucher sur une production de planctonophages de 3,7 grammes de poids frais par mètre-cube et par an.

ABSTRACT

The zooplankton of Tikehau atoll in April 1985 : standing stocks, elemental composition, respiration, excretion and production. Zooplankton biomass, as dry weight, carbon, nitrogen and phosphorus, is described for the whole atoll lagoon and does not display any particular geographical distribution from two station networks with a 10 d. interval. The average dry weight of the mesozooplankton (i.e. 200 μm to 2 mm) is 21.3 mg.m^{-3} inside the lagoon and 4.5 times lower outside, one mile off the pass. Variability of biomasses could be measured at the same station for 10 days : at anyone station, dry weight per square-meter can vary from one to four, independently of the time, an observation which shows the main variability is a spatial one. However, in the upper meter of the watercolumn, zooplankton is richer at night.

One of the main features of the period considered is a Salps bloom of *Thalia democratica*, that changes the usual scheme of biomasses and flows of energy amidst the pelagic trophic network. Thus, the macrozooplankton fraction (2000 μm) in which Salps prevail, makes 31 % of the overall zooplankton dry weight, whereas microzooplankton (35-200 μm) makes only 11 % of it. This is true also for the flows, as amounts of carbon, nitrogen and phosphorus, ingested, excreted or built up, since their values for the mesozooplankton are only twice those of the macrozooplankton. Such flows were calculated from zooplankton excretion, assimilation and constitution and were found to be quick because of high sea temperature (29° C) and particulate biomass and of zooplankton composition. For instance, turn-over time of the biomass is around one day, for meso- and macrozooplankton as well. Planktonic primary production is greater than zooplankton ingestion, so that it should be filtered also by other feeders to keep the system steady. Thus, zooplankton ingestion is equal to 22 % of the nitrogen particulate biomass and 46 % of the autotrophic planktonic production and its excretion stands for 11 % of primary production nitrogen requirements. Similar calculations were made also for carbon and phosphorus. Finally, zooplankton production in Tikehau atoll could sustain 3.7 g of wet weight per cubic-meter per year of zooplanktivores.

I - INTRODUCTION

Quand on le compare au milieu océanique environnant, le milieu pélagique de l'atoll présente trois caractéristiques intéressantes : sa richesse en matière organique particulaire, l'importance des détritiques au sein de cette biomasse et le rôle mineur du phytoplancton (CHARPY, 1984). Le devenir de cette biomasse et le rendement de son utilisation par ses consommateurs sont deux questions que se pose l'écologiste qui décrit le fonctionnement du pélagos de l'atoll. En d'autres termes, les particules en suspension sont-elles surtout consommées par des animaux pélagiques ou par des animaux benthiques après qu'elles aient sédimenté ? Donnent-elles, d'autre part, naissance à une biomasse importante de consommateurs ou bien le rendement du transfert est-il faible ? Pour apporter des éléments de réponse à ces questions, le rôle de l'un des consommateurs possibles, le zooplancton, a été considéré. A cet effet, les aspects suivants ont été étudiés : la biomasse zooplanctonique et ses caractéristiques faunistiques (BLANCHOT et MOLL, 1986) et chimiques ; l'intensité de la prédation exercée par le zooplancton sur les particules organiques ; les flux d'azote et de phosphore régénérés par le jeu de l'excrétion de ces animaux et qui contribueront à l'édification d'une partie de la production primaire ; la production zooplanctonique, enfin, élément qui renseigne sur la production potentielle de zooplanctonophages et sur le rendement du transfert des particules au zooplancton.

Les différents paramètres permettant de chiffrer les biomasses et les flux ont été mesurés pendant deux semaines, du 29 mars au 12 avril 1985. En raison de l'existence d'une variabilité temporelle prévisible des biomasses et de la composition des populations, les valeurs ici présentées ne sont donc qu'une indication sur le rôle joué par le zooplancton dans le lagon de l'atoll de Tikehau.

II - PRESENTATION DES PARAMETRES MESURES

Il n'est peut-être pas inutile de présenter ici les différents paramètres mesurés, car, malgré leur diversité, ils contribuent tous à la

connaissance de la biomasse zooplanctonique et de ses excrétion, production et ingestion.

1. Les paramètres de la biomasse

On a distingué les classes de tailles 35-200 μm , 200-500 μm , 500-2000 μm et > 2000 μm car leurs compositions faunistique et chimique sont différentes, leurs taux métaboliques d'autant plus faibles en général que la taille des individus augmente et leur position est également différente d'un point de vue trophique. Les biomasses sont rapportées au mètre-cube ou au mètre-carré, selon que l'on désire une valeur moyenne ou une valeur totale dans la colonne d'eau. Elles sont exprimées en poids sec, poids sec sans cendre (assimilable à la matière organique), carbone, azote et phosphore pour les quatre classes de tailles. Enfin, il a été tenu compte des variations temporelles de deux ordres : celles nycthémerales -par des prélèvements effectués toutes les quatre heures en une même station- et celles à moyen terme -par des prélèvements quotidiens du début à la fin de l'étude (deux semaines). La distribution verticale du zooplancton n'a pas été étudiée à l'exception de la couche de surface dont on a comparé la biomasse à celle de la totalité de la colonne d'eau. Ce faisant, on admet donc implicitement dans la suite des calculs qu'il existe une seule population dans la masse d'eau.

La composition élémentaire en carbone, azote et phosphore est essentiellement sous la dépendance de la composition faunistique, traitée séparément par BLANCHOT et MOLL (1986).

2. Les paramètres de l'excrétion et de la respiration

Ces flux sont le résultat du produit des biomasses correspondant à chaque classe de taille par leur taux d'excrétion d'azote (ammonium, azote organique), de phosphore (phosphate, phosphore organique) et de respiration. Ces différents taux peuvent être comparés entre eux en calculant les rapports O:N, O:P et N:P qui renseignent alors sur la nature des substrats oxydés par le zooplancton et le rendement de leur utilisation.

3. Les paramètres de la production et de l'ingestion

On peut estimer la production zooplanctonique à partir de l'excrétion, par l'intermédiaire du rendement net en croissance, K_2 (LE BORGNE, 1978). Ce rendement peut, à son tour, être calculé à partir des rapports N/P (azote : phosphore) des proies, de l'excrétion et de la constitution du zooplancton. Enfin, l'ingestion est la somme des quantités produites et excrétées (et respirées, dans le cas du cycle du carbone), affectées du coefficient d'assimilation, qui est le rapport assimilation/ingestion.

MATERIEL ET METHODES

1. Prélèvements

Le mésozooplancton, constitué d'animaux capturés par un filet de 200 μm , WP-2 (ANONYME, 1968), a été prélevé en traits verticaux fond-surface. Le volume d'eau filtré par le filet a été mesuré avec un débitmètre T.S.K.. Le microzooplancton, composé d'organismes retenus par une maille de 35 μm , a été échantillonné avec un filet de 30 cm de diamètre, pêchant à la descente et à la remontée. Le volume filtré admis est le volume théorique non corrigé du coefficient de filtration, indéterminé pour ce filet. Il est égal au produit de la surface d'ouverture par la longueur parcourue (double de la longueur de câble filé).

2. Traitement des échantillons de biomasse et de composition élémentaire

Le mésozooplancton a été tamisé sur un tamis métallique de 2 mm avant d'être recueilli sur une soie prépesée de 100 μm , rincé à l'eau douce et séché à l'étuve (60° C, 24h). Les échantillons secs sont conservés au congélateur jusqu'au retour à Papeete, puis de nouveau séchés et pesés au 1/10^e mg. Le protocole opératoire est sensiblement le même pour le microzooplancton, à l'exception du tamis métallique, qui est de 200 μm . Pour l'étude de la structure dimensionnelle du zooplancton, on a considéré le microzooplancton (35-200 μm), le mésozooplancton, séparé en deux clas-

ses par tamisage sur 500 μm (200-500 et 500-2000 μm) et le refus de tamis de 2 mm (donc, la classe $> 2000 \mu\text{m}$). Dans ce dernier cas, on peut admettre que l'échantillonnage par le filet WP-2 vertical était satisfaisant car il s'agissait principalement de petites Salpes de l'espèce *Thalia democratica*, animaux trop peu vagiles pour pouvoir éviter le filet WP-2.

La composition élémentaire est déterminée sur des broyats de plancton ou sur des individus triés, déposés chacun dans 2 nacelles, récipients en aluminium destinés aux analyses au "CHN" 1858, Hewlett Packard. Ces nacelles sont prépesées avec une électrobalance Cahn et la précision de lecture est du microgramme. La détermination du phosphore organique se fait par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965).

La matière organique totale est la différence entre le poids sec et le poids des cendres obtenus après passage au four à 550° C pendant 1h1/2.

3. Mesures de respiration et d'excrétion

Le plancton prélevé était immédiatement ramené à terre au laboratoire, pour être mis dans des flacons de 1 L contenant de l'eau non filtrée provenant du lieu de prélèvement. Trois séries d'expériences ont eu pour but de tester l'influence de la durée d'incubation des animaux sur les résultats de respiration et d'excrétion (c.f. 6.1.), à la suite de quoi une durée d'une dizaine d'heures a été retenue. A la fin de l'incubation, qui avait lieu dans le milieu, l'eau des flacons était analysée pour l'oxygène (méthode de Winkler), l'ammonium, le phosphate (STRICKLAND et PARSONS, 1968), l'azote et le phosphore total (méthode d'ARMSTRONG et TIBBITTS, 1968). Les animaux étaient dénombrés et recueillis sur un filtre en fibres de verre prépesé, en vue de la mesure de leur poids sec.

Les mesures concernent soit des associations d'espèces soit des espèces triées.

4. Mesures de constitution élémentaire des pelotes fécales

Des Copépodes de l'espèce *Undinula vulgaris*, ont séjourné 1h1/2 environ dans un cristalliseur afin de recueillir leurs pelotes fécales. Celles-ci ont été prélevées avec une pipette Eppendorff et introduites dans des nacelles en vue d'analyses de C, N et P. En comparant les teneurs en C, N et P des particules et des pelotes fécales, il est possible de calculer le coefficient d'assimilation, rapport entre la quantité de nourriture assimilée et celle ingérée (méthode de CONOVER, 1966).

IV - RESULTATS

1. Distribution géographique des biomasses de mésozooplancton

Un réseau de six stations a été couvert en début et en fin de mission (Fig. 1) et il n'apparaît ni de différence entre les deux parcours (en moyenne, la concentration était de 20,2 mg/m³ au cours du premier et de 22,3 au second), ni de gradient E-W ou N-S. La seule observation remarquable est que la concentration est plus élevée au point 6, où ont eu lieu la majorité des observations de cette étude : 42.1 mg/m³ contre une moyenne de 21,3 pour les deux réseaux de 6 stations. Cette différence ne se retrouve pas, cependant, pour la moyenne calculée sur 10 jours au Point 6. Elle est en effet de 26,8 mg/m³ et donc voisine de celle du réseau de stations (21,3).

La station 1, située à un mille environ à l'extérieur de la passe, a une biomasse 4,5 fois plus faible que celle du lagon : 4,8 mg/m³ contre 21,3, pour une même épaisseur de couche d'eau échantillonnée (voir Annexe 1). Compte tenu du fait que cette station se trouve sous le vent et à la sortie des eaux du lagon, il est vraisemblable que la valeur calculée pour ses eaux ne représente pas correctement celle des eaux oligotrophes entourant l'atoll, de sorte que le rapport de 4,5 est sans doute sous-estimé.

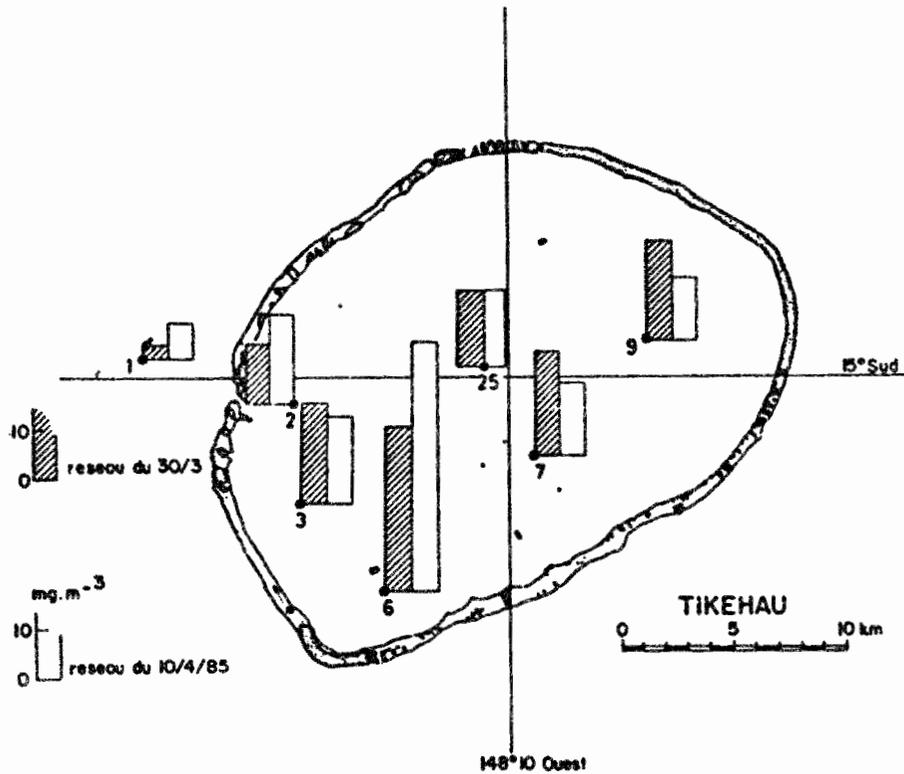


Figure 1 : Concentrations de mésozooplancton (200-2000 μ m), exprimées en mg de poids sec par mètre-cube, observées dans le lagon et hors du lagon (st. 1) de l'atoll de Tikehau, le 30 mars et le 10 avril 1985.

2. Etude des variations temporelles au Point 6 (ou Faufaa)

On considèrera les variations observées sur les prélèvements quotidiens réalisés à la même heure (7.00 environ) et, par ailleurs, celles d'un cycle de 24h comportant 1 trait vertical toutes les 4h, dont le but était de mettre d'éventuelles variations nycthémérales en évidence (Fig. 2).

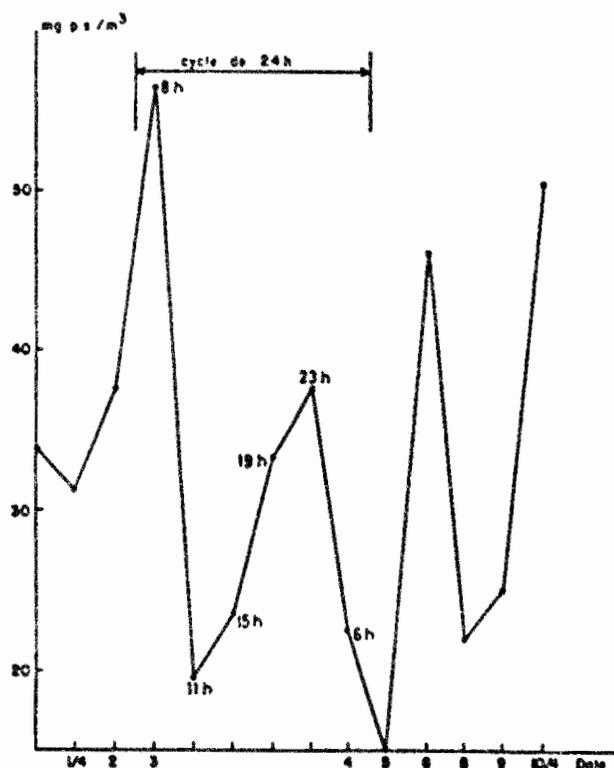


Figure 2 : Biomasses de mésozooplancton (200-2000 μm), exprimées en mg de poids sec par mètre-cube, à la station 6 (Faufaa) entre le 30 mars et le 10 avril 1985. Les prélèvements ont eu lieu à 7h du matin, à l'exception ceux du cycle de 24h, dont les heures sont indiquées sur la figure.

Il n'apparaît pas, au cours des 10 jours d'observation, de tendance dans les valeurs de biomasse, mais la variabilité est élevée : le rapport variance/moyenne est de 3,95, donc significativement supérieur à 1, ce qui indique une tendance agrégative. La variabilité peut provenir, en plus de la répartition du plancton en essaims, de la méthodologie (volume filtré, animaux plus ou moins retenus sur le tamis de 2 mm) et de la présence, en quantité variable, de détritits dans les prélèvements.

Par ailleurs, l'étude des variations nycthémerales, sur un cycle de 24h, ne permet pas de mettre en évidence d'enrichissement nocturne, pour les traits verticaux. La couche superficielle, en revanche, semble plus

riche la nuit (Annexe 1 : traits wph). Ces résultats sont en nombre insuffisant pour étudier la variabilité temporelle des biomasses et l'on admettra donc qu'il n'est pas faux de considérer les seules valeurs des prélèvements quotidiens du matin pour estimer la biomasse moyenne à la station 6.

3. Structure dimensionnelle de la biomasse et distribution verticale

Les valeurs qui viennent d'être considérées concernent la fraction de taille 200-2000 μm . Deux prélèvements ont permis de définir son importance par rapport au total (35- \rightarrow 2000 μm) (Tableau 1).

Tableau 1 : Importance, en pourcentage, des principales classes de tailles dans le poids sec total des échantillons du 2 et du 9 avril 1985, à la station 6.

Fraction	2/4/85	9/4/85	Moyenne
35-200	8,5	13,4	11,0
200-500	19,6	11,9	15,8
500-2000	43,0	41,6	42,3
> 2000	29,6	33,1	31,4

En moyenne, la fraction 200-2000 μm représente 58.1 %, et le microzooplancton (<200 μm), 11 % (ou 18.9 % quand on le compare à la fraction 200-2000 μm).

La concentration de la couche superficielle, exprimée en mg de poids sec par m³ représente en moyenne 62.5 % de la valeur moyenne de la colonne d'eau. Cette couche est constituée essentiellement de salpes de l'espèce *Thalia democratica*.

4. Composition du zooplancton en éléments C,N,P et en matière organique

Le tableau 2 présente les moyennes des teneurs en C,N,P des poids secs pour les différentes fractions de taille (calculées à partir des Annexes 2 et 3) ainsi que les concentrations par mètre-cube, produits des poids secs par les teneurs en C,N,P. On observera que ces dernières croissent de la fraction la plus fine au mésozooplancton (200-2000 μm). L'explication que l'on peut fournir est la diminution de l'importance des détritiques au fur et à mesure que l'on s'adresse à des particules de plus en plus grandes. Si leur pourcentage pondéral n'est pas connu pour la fraction la plus fine (0-50 μm), BLANCHOT et MDLL (1986) citent une valeur de 68 % du poids sec en détritiques pour le microzooplancton (35-200 μm), où l'on a surtout des soies de *Chaetoceros*, et une valeur de 14 % de détritiques dans le poids sec de la fraction 500-2000 μm . On n'a malheureusement pas de valeurs pour la fraction 200-500 μm où les détritiques représentent, selon nos observations microscopiques, d'avantage que dans la classe de taille 500-2000 μm . Or, les détritiques du lagon de Tikehau semblent plus pauvres en matière organique que le mésozooplancton, si l'on se réfère à deux mesures de pourcentages du poids sec en C,N et P pour un échantillon où l'on avait séparé le gros des détritiques des animaux. On a alors : 22.6 % de carbone pour la partie sans détritiques et 13.7 % pour les détritiques, 4.24 % et 1.90 % pour l'azote, 1.68 % et 0.20 % pour le phosphore. On remarquera au passage que l'écart est plus grand pour le phosphore que pour l'azote ou le carbone, le phosphore étant libéré plus rapidement des cellules en voie de décomposition que le carbone ou l'azote.

Tableau 2 : Concentrations moyennes de carbone, azote, phosphore des différentes classes de tailles de particules dans la colonne d'eau à la station 6. Teneurs moyennes du poids sec en C, N et P.

	C	N	P	Teneurs		
	mg/m ³	mg/m ³	mg/m ³	% C	% N	% P
0-50 µm	166	16,7	2,860	2,36	0,25	0,081
35-200 µm	0,67	0,09	0,063	13,2	1,81	1,24
200-2000 µm	5,55	1,10	0,099	20,7	4,12	0,37
2000 µm	2,13	0,51	0,055	14,7	3,50	0,38
Total	8,35	1,70	0,217	-	-	-
Zooplancton						

La fraction supérieure à 2 mm ne comporte aucun détritit mais est fortement dominée par les Salpes, animaux riches en eau et en matière minérale (e.g. MADIN *et al.*, 1981). Enfin, les teneurs totales en matière organique (poids sec sans cendre) s'échelonnent de 37.1 à 70.1 % pour le mésozooplancton (Annexe 2), valeurs faibles qui traduisent probablement, elles aussi, la présence de détritit dans les prélèvements.

5. Importance de la biomasse du zooplancton par rapport à celle des particules

Elle est déduite des valeurs du Tableau 2 où l'on a utilisé les données de CHARPY *et al.*, (1986) pour les concentrations en C, N et P particulières. Pour le mésozooplancton, on a considéré un poids moyen de 26.8 mg/m³ ; la fraction 35-200 µm, nous l'avons vu, ne représente que 19 % de cette valeur, soit 5.07 mg/m³ et la fraction supérieure à 2 mm, 54 %, soit 14.30 mg/m³. Ces données ont été multipliées par les teneurs moyennes en C, N et P pour les différentes classes de tailles du Tableau 2:

Il apparaît alors que la biomasse des particules (50 μm) est 20 fois, 10 fois ou 13 fois plus élevée que celle du zooplancton, selon qu'elle est exprimée en carbone, en azote ou en phosphore. Ces différences s'expliquent par une composition différente de la matière organique particulaire et du zooplancton, résultant en partie de l'existence d'une fraction détritique d'importance variable.

6. Les taux de respiration et d'excrétion d'azote et de phosphore

6.1. Influence de la durée d'incubation (Annexe 4, fig. 3 et 4)

Trois expériences ont été menées sur des individus de l'espèce *Undinula vulgaris* (Copépodes) pour étudier l'effet de la durée d'incubation sur les valeurs des taux métaboliques (respiration et excrétion) et des rapports O:N, O:P, N:P et du pourcentage d'excrétion minérale. Dans le cas des taux, seule la troisième série sera considérée (Fig. 3), car les poids des animaux mis en incubation dans les deux autres n'ont pu être déterminés.

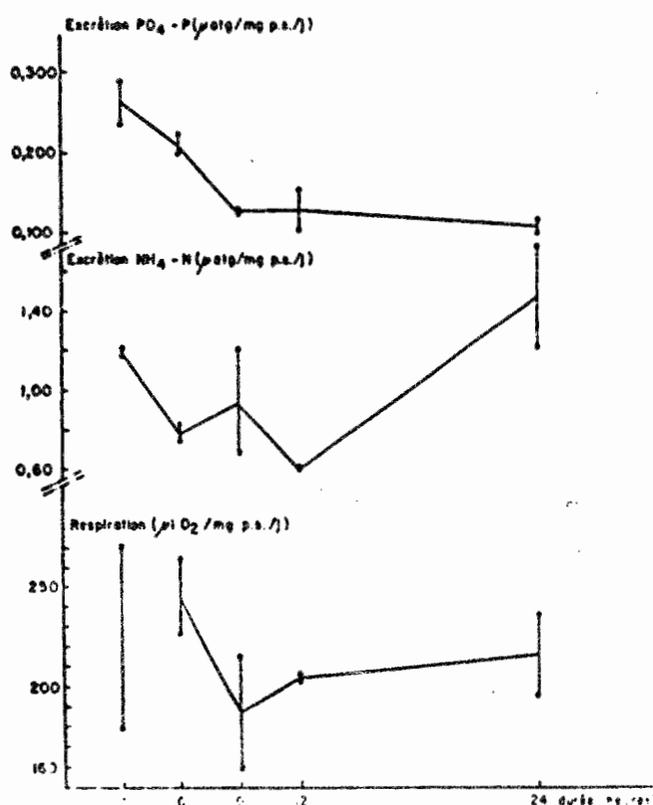


Figure 3 : Influence de la durée d'incubation sur les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium et de phosphate du Copépode *Undinula vulgaris*, au cours de la 3ème série.

Le taux d'excrétion de phosphate, (PO_4-P), diminue pendant les 9 premières heures, pour se stabiliser ensuite entre 9 et 24h (Fig. 3). En ce qui concerne les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium (NH_4-N), la variabilité importante des résultats (Fig. 3) ne permet pas de conclure à une augmentation ou à une diminution. Ces observations sont identiques à celle de LE BORGNE (1979) sur du plancton mélangé de l'upwelling équatorial de l'Atlantique, pour des températures s'échelonnant de 20 à 23° C (au lieu de 29°5 dans le cas présent).

L'étude de l'évolution des rapports respiration : excrétion permet de comparer entre elles les cinétiques des taux (Fig. 4). Ainsi, par exemple, l'augmentation des rapports $O:PO_4$, $O:PT$, $NH_4:PO_4$ (dans une série sur deux) indique-t-elle une diminution plus rapide de l'excrétion de phosphore que celle de l'ammonium ou de la respiration. Au contraire, le pourcentage d'excrétion minérale de phosphore diminue au cours du temps. Le rapport N_{Total}/P_{Total} , qui intervient dans le calcul du rendement K_2 est constant dans un cas sur deux, entre 3h et 24h (Fig. 4). Enfin le rapport $O:NH_4$ est trop variable pour que l'on puisse conclure à un schéma simple (Fig. 4).

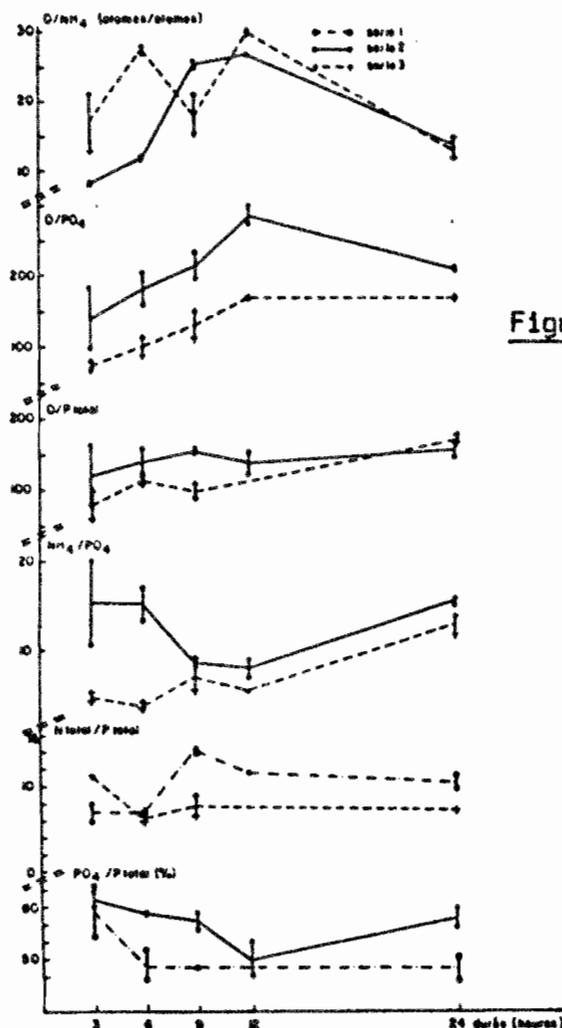


Figure 4 : Influence de la durée d'incubation sur les rapports liant la consommation d'oxygène (O), l'excrétion d'ammonium (NH_4), de phosphate (PO_4) et de phosphore total (P_{Total}) du Copépode Undinula vulgaris.

L'interprétation de ces variations fait l'objet de discussions portant sur l'influence du jeûne, du stress lié aux manipulations des animaux et de l'activité bactérienne sur les taux métaboliques (LE BORGNE, 1979) ; elle ne sera pas abordée ici. Simplement, il apparaît que des incubations d'une dizaine d'heures permettent d'avoir des taux et des rapports qui, plus stables que ceux obtenus avec des incubations plus courtes, sont en outre, dans la plupart des cas, équivalents à ceux que l'on aurait avec des incubations plus longues. C'est cette durée qui a donc été adoptée pour les mesures.

Tableau 3 : Valeurs moyennes des taux de respiration et d'excrétion, exprimées en $\mu\text{l O}_2$ ou $\mu\text{atg N}$ ou P par mg de poids sec et par jour.

Nature des organismes		N° Sér.	Resp.	NH ₄	NTotal	PO ₄	PTotal
Microzooplancton (35-200 μm)	Moyenne	-	153	1,892	2,215	0,116	0,156
Mésozooplancton (200-2000 μm)	Moyenne	6	245	1,948	1,930	0,177	0,226
<u>Undinula vulgaris</u>	Moyenne	4	238	0,950	1,300	0,127	0,166
<u>Thalia democratica</u>		3	92	-	-	0,055	-
		5	155	0,798	1,380	0,150	0,245
		6	83	0,614	0,544	0,081	0,104
	Moyenne	-	110	0,706	0,962	0,095	0,175

6.2. Valeurs des taux et des rapports pour les différentes classes de tailles d'animaux

Le Tableau 3 présente les moyennes des taux de respiration et d'excrétion calculées à partir des valeurs de l'Annexe 4. Les valeurs sont très dispersées dans le cas du microzooplancton et les moyennes sont donc à considérer avec prudence. Elles sont inférieures à celles du mésozooplancton, de taille supérieure, sauf dans le cas de l'excrétion d'azote. Ceci est paradoxal, car on observe en général des taux de plus en plus élevés au fur et à mesure que la taille des organismes diminue. Outre l'incertitude sur les moyennes, il est possible que ces valeurs relativement faibles soient dues à la présence de détritux (soies de *Chaetoceros*) introduits avec les organismes vivants dans les flacons d'incubation, et à la nature de ces derniers, composés essentiellement de nauplii de Copépodes et de larves de Lamellibranches dont les taux métaboliques sont faibles. Pour sa part, l'espèce *Undinula vulgaris* a des taux inférieurs à ceux du mésozooplancton (sauf pour le taux de respiration), ce qui est logique puisqu'il s'agit d'un grand Copépode, d'une part et que l'on a probablement isolé les individus les plus grands pour l'incubation, d'autre part. Enfin, les taux métaboliques des Salpes sont plus faibles que ceux des autres groupes. Ils sont toutefois supérieurs à ceux d'une Salpe de plus grande taille, *Salpa fusiformis* (LE BORGNE, 1982).

Les rapports entre respiration et excrétion ou entre les différents composés excrétés ont été calculés, non pas sur les moyennes des taux du Tableau 3, mais sur les rapports de l'Annexe 5. Ceci permet d'éliminer des erreurs provenant de la détermination du poids sec, élément entrant dans le calcul du taux. Les rapports ainsi calculés figurent sur le Tableau 4.

Tableau 4 : Moyennes des rapports atomiques et des pourcentages d'excrétion minérale par rapport au total (NH₄:NT et PO₄:PT) pour les mêmes séries que le Tableau 3. (Entre parenthèses : valeur unique n'entrant pas dans le calcul de la moyenne générale).

Nature des organismes	NH ₄ :NT		PO ₄ :PT		NH ₄ :PO ₄	NT:PT	NH ₄ :NT	PO ₄ :PT
	O:NH ₄	O:PO ₄	O:NT	O:PT				
Microzooplancton	-	144	6,9	104	-	11,1	60,1	75,7
Mésozooplancton	10,8	119	10,8	92	11,4	8,6	100	76,5
<u>U. vulgaris</u>	18,4	132	13,2	100	7,3	7,9	48,2	43,1
<u>Thalia democratica</u>	-	152	-	(134)	-	8,3	-	(84,2)
	17,3	91	8,1	56	5,3	7,1	47,1	61,6
	13,6	102	14,3	79	7,9	5,2	92,4	77,7
Moyenne	15,5	115	11,2	68	6,6	6,9	69,8	69,7

7. Estimation des quantités totales d'azote et de phosphore excrétées

Les quantités totales excrétées par le zooplancton sont le produit du poids sec par les taux d'excrétion d'azote et de phosphore. Poids secs et taux d'excrétion ayant été mesurés pour les classes de tailles (35-200), (200-2000) et (>2000), le produit a été calculé pour chacune d'elle et l'excrétion totale des organismes de taille supérieure à 35 µm est donc la somme de ces produits (Tableau 5). Le calcul a été fait pour le Point 6, en utilisant la biomasse moyenne du mésozooplancton (200-2000 µm) au cours des 10 jours d'observation (26.8 mg/m³) et les pourcentages pondéraux des fractions (35-200 µm) et (>2000 µm) du Tableau 1. Enfin, ces valeurs de biomasse ont été corrigées afin d'éliminer le poids de détritus, de 68 % pour le microzooplancton et 14 % pour le mésozooplancton (cf. 4.), aucune correction n'étant faite pour le zooplancton > 2 mm. On a vu que la biomasse moyenne du point A était voisine de celle du réseau de stations (IV-1) et l'on admet implicitement, avec le mode de calcul utilisé, que les taux sont également

représentatifs de l'ensemble du lagon, ce qui est vraisemblable car la composition faunistique est sensiblement la même partout (BLANCHOT et MOLL, 1986).

Tableau 5 : Calcul des quantités d'azote et de phosphore excrétées par le zooplancton $> 35 \mu\text{m}$ au point 6. Valeurs en $\mu\text{g}/\text{m}^3/\text{j}$ (l'azote et le phosphore organiques sont le résultats de la différence entre l'excrétion totale et l'excrétion de NH_4 ou PO_4). Les valeurs de poids secs sont corrigées du poids de détritius.

Fraction	Poids sec (mg/m^3)	Exc. NH_4	Exc. Norga	Exc. PO_4	Exc. Porga
35-200 μm	1,63	43,2	28,8	5,85	1,88
200-2000 μm	23,1	628,61	0,0	126,4	38,8
$> 2000 \mu\text{m}$	14,5	143,3	61,4	42,8	18,3
Total zooplancton	39,2	815,1	90,2	175,1	59,0
----- Valeurs rapportées au mètre-carré ($Z \approx 20 \text{ m}$)					
Total/ m^2	784	16302	1804	3502	1180

8. Estimation des taux de production, d'assimilation et d'ingestion du zooplancton

Comme dans le cas des taux d'excrétion, ceux qui vont être considérés à présent sont des quantités de C, N ou P assimilées, produites ou ingérées par le zooplancton, rapportées à l'unité de biomasse (le poids

sec) et de temps (le jour). Les modes de calculs utilisés ici sont présentés par LE BORGNE (1978) et il n'a pas semblé utile de les redécrire.

8.1. Le taux de production

Il est estimé à partir du taux d'excrétion totale d'azote ou de phosphore par l'intermédiaire du rendement net en croissance K_2 :

$$\text{Production} = \text{Excrétion} \cdot K_2 \cdot (1 - K_2)^{-1} \quad (1)$$

A son tour, $K_{2,N}$ pour l'azote et $K_{2,P}$ pour le phosphore sont calculés à partir des rapports N:P (azote:phosphore) des particules (a_1), de l'excrétion (a_2) et de la constitution (a_3) du zooplancton, et du rapport des coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore, a_4 :

$$K_{2,P} = (a_1 a_4 - a_2) \cdot (a_3 - a_2)^{-1} \quad (2)$$

$$K_{2,N} = a_3 \cdot K_{2,P} \cdot (a_1 a_4)^{-1} \quad (3)$$

Le rapport atomique N:P des particules (a_1). Sa moyenne, calculée sur la totalité des 65 valeurs de CHARPY et al., (1986), est censée représenter celle des proies du zooplancton. On note cependant que a_1 est plus élevé pour la période du 30 mars au 3 avril 1985, que pour celle du 9-10 avril, au cours de laquelle les autres rapports (a_2 , a_3 , a_4) ont été mesurés. La méthode étant basée sur la simultanéité des mesures, il a paru préférable de considérer le rapport moyen des 9-10 avril, de 13,9 (n = 25 valeurs) plutôt que la moyenne générale. Par ailleurs, a_1 est calculé pour la totalité des particules de 0.7 à 50 μm , puisque les résultats de CHARPY et al., (1986) ne font pas apparaître de différence dans les rapports N:P des particules filtrées sur 50 μm et celles filtrées sur 5 μm .

Enfin, on a considéré les particules des différentes profondeurs échantillonnées, en raison d'une part de l'absence de l'influence de la profondeur sur a_1 , d'autre part de la prise en considération de la production de l'ensemble de la colonne d'eau.

a_2 est le rapport NT:PT du Tableau 4 pour le microzooplancton, le mésozooplancton, le Copépode *Undinula vulgaris* et la Salpe *Thalia*

democratica. Il varie de 6.9 à 11.1, ce qui est dans la gamme de variation habituelle de ce rapport.

.a₃, le rapport de constitution, a été calculé sur des échantillons de plancton mélangé, dans le cas du micro et du mésozooplancton (Annexes 2 et 3) et sur les deux espèces planctoniques précitées (Annexe 3). Il est anormalement faible dans le cas du microzooplancton (N:P de 1,9, 3,3 et 4,7 pour l'Annexe 2), en raison peut-être de l'importance des détritiques. Il est à peine supérieur au rapport a₁ (13,9) dans le cas du mésozooplancton : 15.0 pour la fraction 200-500 µm et 14.3 pour celle de 500-2000 µm. Enfin, il est de 13,0 et 13,3 (Annexe 3) pour **T. democratica**, valeur inférieure à a₁.

Le rapport est plus élevé pour **U. vulgaris** et pour la fraction > 2000 µm (Annexe 3), de 25,7 et 20,4, respectivement.

.a₄, le rapport des coefficients d'assimilation, est souvent pris égal à 1 car il est difficile à déterminer. Cela suppose que l'assimilation soit identique pour l'azote et le phosphore. Pour le démontrer, on peut comparer N:P des particules (a₁) à N:P des fèces. Dans le cas d'**U. vulgaris**, dont on a mesuré la constitution élémentaire des pelotes fécales, N:P = 5,3 et 3,5 (Annexe 3), valeurs très inférieures à a₁ (13,9). On peut donc en conclure que nos mesures (au nombre de deux seulement) montrent que le coefficient d'assimilation pourrait être plus élevé pour l'azote que pour le phosphore chez **U. vulgaris**. Un autre mode de calcul, basé sur les teneurs en C, N, et P du poids sec de particules de CHARPY **et al.**, (1986) et sur celles des fèces d'**U. vulgaris** (Annexe 3), permet d'estimer les coefficients d'assimilation par la méthode de CONOVER (1966) et en admettant que C, N et P ne concernent que la matière organique, hypothèse justifiée compte tenu des méthodes d'analyses utilisées (LE BORGNE, 1975). Les résultats sont présentés sur le Tableau 6.

Tableau 6 : Calcul du coefficient d'assimilation d'*U. vulgaris* pour le carbone (D_C), l'azote (D_N) et le phosphore (D_P) :
 $D = (f' - e') \cdot f' - e' f')^{-1}$.

	Teneurs du poids sec en :		
	% C	% N	% P
Particules < 50 μm (f')	2,360	0,25	0,081
fèces (e')	0,395	0,10	0,05
coefficient assimil. (D)	83,6 %	60,1 %	38,3 %

On note une différence importante dans les coefficients d'assimilation, au demeurant réalistes compte tenu de la diversité des données de la littérature (LE BORGNE, 1982). D_C et D_N sont inférieurs à ceux de GERBER et GERBER (1979), calculés pour *U. vulgaris* dans l'atoll d'Enewetak (Iles Marshall), D_C étant de 86 % et D_N , de 89 %.

Le rapport a_4 , entre D_N et D_P du Tableau 6, est de 1,6, donc supérieur à 1 comme la plupart des observations de LE BORGNE (id.), mais contrairement à celles de BUTLER et al., (1970) de 0,81 et CORNER et al., (1972) de 0,84.

Cependant, obtenus à partir de trois mesures de C, N, et P particulières et de deux sur les fèces seulement, les coefficients d'assimilation du Tableau 6 n'ont qu'une valeur indicative.

.Calcul de K_2

Ce rendement doit être inférieur à 1, ce qui suppose que dans l'équation (2), $(a_3 - a_2)$ soit supérieur à $(a_1 \cdot a_4 - a_2)$. En utilisant les valeurs du Tableau 7 et un rapport $a_4 = 1,6$, cette condition n'est réunie

que pour *U. vulgaris*, tandis que lorsque $a_4 = 1$, le calcul est possible dans la quasi-totalité des cas (à l'exception de *T. democratica*), car $a_3 > a_1 > a_2$.

Tableau 7 : Calcul du rendement net en croissance (K_2) à partir des rapports N:P.

Espèce/taille	a1	a2	a3	a4	K ₂ ,P	K ₂ ,N
35-200 μm	13,9	11,1	-	-	-	-
200-500 μm	"	8,6	15,0	1	0,828	0,894
500-2000 μm	"	8,6	14,3	1	0,930	0,957
>2000 μm	"	-	20,4	1	0,519(1)	0,761
<i>U. vulgaris</i>	"	7,9	25,7	1,6	0,803	0,930
				1	0,337	0,623
<i>T. democratica</i>	"	6,9	13,2	1	>1	>1

(1) Calcul avec a_2 de *T. democratica*.

Certaines valeurs de K_2 sont anormalement élevées et correspondent à des rapports N:P de constitution du zooplancton faibles : 15,0 et 14,3 pour les fractions 200-500 et 500-2000 μm (Tableau 7). Etant donné le faible nombre de mesures de K_2 , on prendra $K_{2,P} = 0,337$ et $K_{2,N} = 0,623$ d'*U. vulgaris* pour le calcul de la production du mésozooplancton, et $K_{2,P} = 0,519$, $K_{2,N} = 0,761$ pour la fraction >2000 μm, valeurs qui nous semblent les plus réalistes.

.Calcul du taux de production

En combinant les valeurs de K_2 et celles des taux d'excrétion totale d'azote et de phosphore du Tableau 3 avec l'équation (1), on obtient

les valeurs de production d'azote et de phosphore du Tableau 8, celles de carbone étant déduites de l'azote par les rapports C/N de l'Annexe 3.

Tableau 8 : Valeurs de taux de production, d'ingestion et d'assimilation du zooplancton, exprimées en μg C, N ou P/mg p.s./jour.

Espèce/ taille	Production			Ingestion			Assimilation		
	C	N	P	C	N	P	N	P	
200-2000 μm	181,068	44,651	3,565	785,292	102,396	15,097	71,666	10,571	
<i>U. vulgaris</i>	92,796	29,974	2,604	616,056	80,318	20,243	48,272	7,750	
<i>T. democratica</i>	163,512	42,882	5,899	617,448	80,500	16,120	56,350	11,284	

8.2. Calcul des taux d'ingestion et d'assimilation

L'ingestion doit couvrir les besoins de l'assimilation (respiration, excrétion et production), en prenant en compte le fait qu'une partie du carbone, de l'azote et du phosphore n'est pas assimilée et se retrouve libérée sous forme de fèces. On a donc :

$$A = M + P \quad (4)$$

$$I = A / D \quad (5)$$

Avec : A = taux d'assimilation ; I = taux d'ingestion ; M = taux d'excrétion et de respiration ; P = taux de production ; D = coefficient d'assimilation.

On connaît l'excrétion et la production pour les entités du Tableau 8, ce qui permet de calculer le taux d'assimilation pour N et P. Le coefficient d'assimilation n'étant déterminé que pour *U. vulgaris*, le taux d'ingestion de cette espèce sera calculé avec la relation (5) en prenant les valeurs de D du Tableau 6. Pour les autres entités (200-2000 μm et *T. democratica*), on utilisera une valeur unique de 70 % pour les composés N et

P, valeur la plus couramment utilisée. On déduira le taux d'ingestion de carbone de celui d'azote par l'intermédiaire du rapport C:N particulaire des 9 et 10 avril. La moyenne de ce rapport calculée sur les données de CHARPY *et al.*, (1986) est de 10,44 (en atomes / atomes). Les valeurs de taux d'assimilation et d'ingestion ainsi calculées apparaissent sur le Tableau 8.

V - DISCUSSION

Associés aux données de CHARPY *et al.*, (1986), les résultats sur le zooplancton peuvent servir à élaborer un schéma de l'écosystème pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau. L'intérêt d'un tel schéma est triple : (1) résumer de façon plus parlante que sur un Tableau les valeurs de biomasses et de flux ; (2) dégager la part respective des différentes classes de taille de particules dans les biomasses et les flux ; (3) rendre compte des rendements de transfert d'un élément à l'autre du réseau trophique.

1/ Etablissement des schémas des figures 5 à 7

On a séparé les trois éléments C, N et P car leurs importances respectives dans les formes dissoutes et particulaires ne sont pas les mêmes. A titre d'exemple, les détritiques contiennent moins de phosphore que les particules vivantes et une quantité à peu près équivalente de carbone, de sorte que leur importance dans la biomasse particulaire ne sera pas la même selon que l'on considère le carbone ou le phosphore. Un autre exemple est celui de l'excrétion, et de son rôle dans l'édification de la production primaire. Lorsqu'on considère le carbone, il s'agit uniquement de molécules organiques (telles l'urée, les acides aminés) qui peuvent devoir subir une minéralisation bactérienne avant de pouvoir être assimilées par le phytoplancton, alors que dans le cas de l'azote et du phosphore, il s'agit essentiellement de molécules minérales directement assimilables. Enfin, dernier exemple, les rendements d'utilisation de la nourriture assimilée par le zooplancton (coefficient K_2) sont, nous l'avons vu, différents pour l'azote et le phosphore.

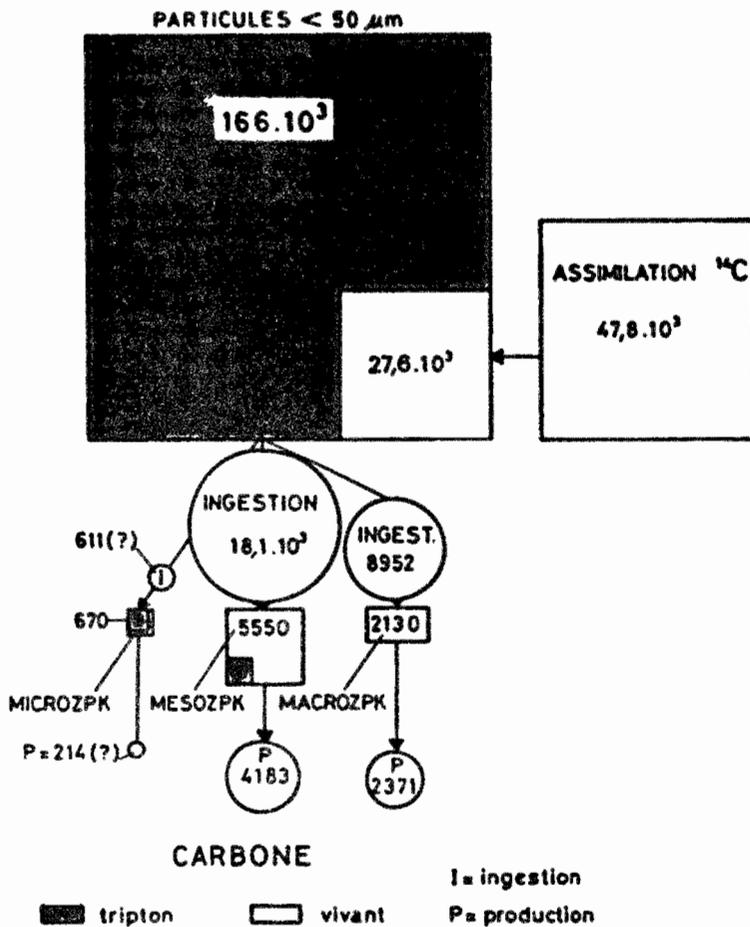


Figure 5 : Schéma du réseau trophique pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau pour la période du 30 mars au 10 avril 1985. Les valeurs indiquées sur le schéma sont des microgrammes de carbone par mètre-cube (et par jour pour les flux).

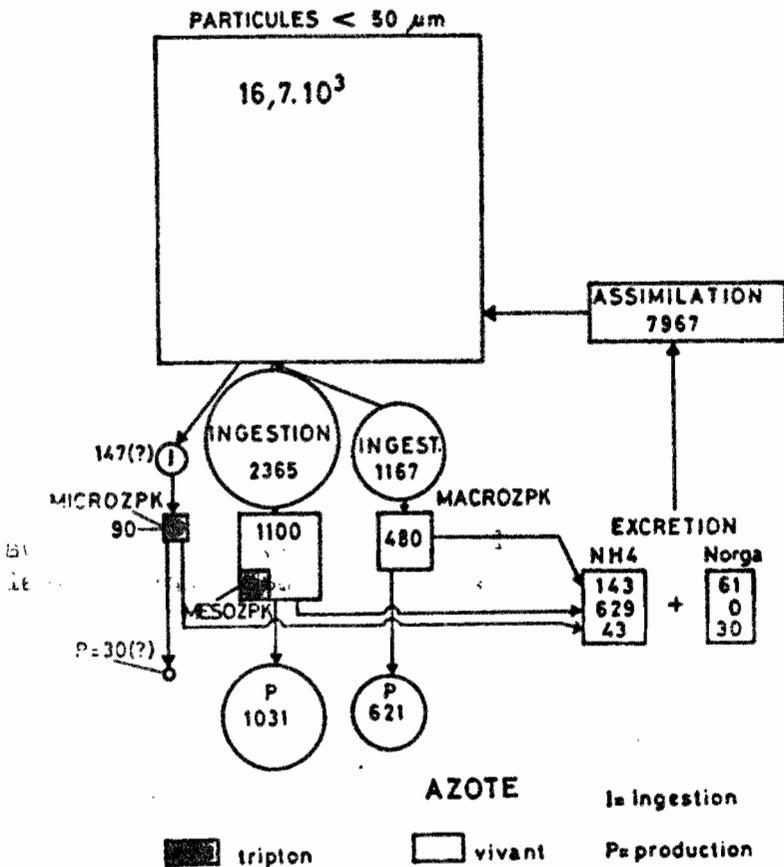


Figure 6 : Schéma du réseau trophique pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau pour la période du 30 mars au 10 avril 1985. Les valeurs indiquées sur le schéma sont des microgrammes d'azote par mètre-cube (et par jour pour les flux).

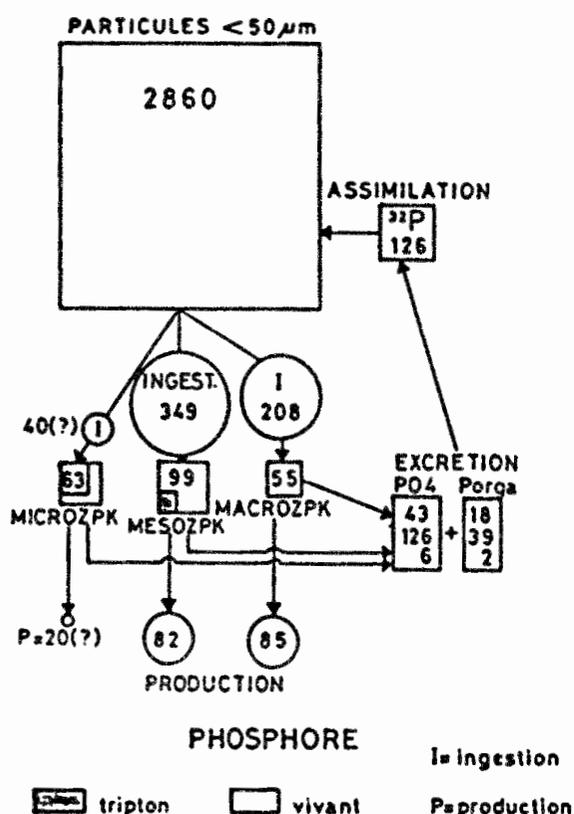


Figure 7 : Schéma du réseau trophique pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau pour la période du 30 mars au 10 avril 1985. Les valeurs indiquées sur le schéma sont des microgrammes de phosphore par mètre-cube (et par jour pour les flux).

Les schémas des figures 5 à 7 considèrent les particules passant au travers d'un tamis de 50 μm, d'une part et le zooplancton des trois classes de tailles 35-200 μm (microzooplancton), 200-2000 μm (mésozooplancton) et >2000 μm (macrozooplancton), d'autre part. On a supposé que ces trois fractions ingéraient des particules < 50 μm, hypothèse raisonnable si on se réfère aux données de BLANCHOT et MOLL (1986) : le microzooplancton est constitué à 95 % (en poids) de Copépodes et de larves de Lamellibranches, organismes filtreurs, le mésozooplancton, de 94 % de filtreurs et le macrozooplancton, de 86 % de filtreurs, les prédateurs étant représentés dans ce dernier cas par les Chaetognathes.

- Les biomasses des différentes fractions sont celles du Tableau 2. Celles des détritiques sont, dans le cas du zooplancton, le produit des biomasses totales par les pourcentages de détritiques (68 % pour le microzooplancton et 14 % pour le mésozooplancton, cités précédemment). Pour les particules, on a retranché aux valeurs totales de carbone celles de carbone vivant de CHARPY **et al.**, (1986) pour la station 6. Le carbone vivant représente 16,6 % du carbone organique particulaire en avril 1985.

- Les valeurs d'assimilation de carbone et de phosphore sont le produit des biomasses de C et P par les rapports IC/C = 0,228 et IP/P = 0,0441, calculés à partir des résultats de CHARPY **et al.**, (1985) pour la station 6 en novembre 1984, IC étant l'assimilation du carbone et IP celle du phosphore. La valeur ainsi obtenue pour le carbone (47,8) est très voisine de celle mesurée le 3 avril 1985 par CHARPY et al., (1986). L'assimilation de l'azote n'ayant pas été mesurée, on l'a déduite de celle du carbone en prenant un rapport d'assimilation C:N de 6,0 (en masses).

- Les valeurs d'ingestion et de production du zooplancton sont les produits des taux du Tableau 8 par les biomasses, corrigées des détritiques, du Tableau 5. Dans le cas du microzooplancton, pour lequel la production n'a pu être calculée faute de valeurs de K_2 , on a pris arbitrairement une valeur de P:B journalier de 1, proche de celle des fractions de taille supérieure. L'ingestion a été déduite de la production ainsi calculée et de l'excrétion totale en utilisant un coefficient d'assimilation de 0,7. Les taux se rapportant au macrozooplancton sont ceux de *Thalia democratica*, dont la biomasse représente 63 % du total selon BLANCHOT et MOLL (1986).

Enfin, les valeurs d'excrétion sont celles du Tableau 5.

2. Interprétation du schéma

L'essentiel de la biomasse zooplanctonique est représentée par la fraction 200-2000 μm ; mais il est remarquable de constater que le macrozooplancton représente de 38 à 56 % du mésozooplancton selon l'élément que l'on considère, pourcentages inhabituels pour cette classe de taille. Ceci s'explique par la pullulation des Salpes lors de cette étude, phéno-

mène vraisemblablement passager. En revanche, le microzooplancton (35-200 μm) a un rôle mineur, en raison de la présence de nombreux détritiques au sein des prélèvements et de celle de larves de Lamellibranches à taux métaboliques faibles lorsqu'ils sont rapportés au poids sec.

L'ingestion du zooplancton représente 17 % de la biomasse de carbone particulaire total, 100 % du carbone vivant et 58 % de l'assimilation de ^{14}C . En admettant que les valeurs du schéma soient exactes, cela signifie que la production primaire, telle qu'elle est mesurée par la méthode au ^{14}C , peut couvrir largement les besoins du zooplancton et qu'elle est même supérieure au carbone vivant, traduisant ainsi un turn-over de la biomasse inférieure à un jour. Exprimée en azote, l'ingestion du zooplancton représente 22 % de la biomasse totale d'azote particulaire, valeur à rapprocher des 21 % pour le phosphore. Enfin, l'ingestion représente 46 % de l'assimilation d'azote et 473 % de celle du phosphore.

L'excrétion zooplanctonique contribue pour 11 % des besoins en azote de la production primaire et pour 185 % de ceux en phosphore. Cela suppose, d'une part, une autre source d'azote pour assurer les besoins de la production primaire et, d'autre part, un surplus en phosphore qui pourrait être utilisé par le phytobenthos. Mais il est possible que le rapport C:N d'incorporation de 6,0 ait été sous-estimé, et donc que l'assimilation de N déduite de C soit trop forte.

On peut calculer des valeurs de productivité, rapport P:B (production : biomasse), pour le méso- et le macrozooplancton, à partir des données figurant sur les schémas des figures 5 à 7 (la biomasse étant corrigée des détritiques). On obtient alors des valeurs légèrement différentes selon l'élément que l'on considère, bien qu'en théorie les temps de renouvellement (ou "turn-over") de la biomasse doivent être identiques pour C, N ou P. Ceci provient des valeurs arrondies présentées sur les schémas. Ces rapports P:B sont de 1,00 pour le mésozooplancton et 1,30 pour le macrozooplancton, ce qui signifie qu'il faut une journée (24h) pour que la biomasse double dans le premier cas et 0,76 jour (18h), dans le second. Ces temps de renouvellement de la biomasse sont très rapides, mais possibles.

En particulier, dans le cas du macrozooplancton où les Salpes dominant, LE BORGNE et MOLL (1986) obtiennent des turn-overs encore plus rapides pour *Thalia democratica*. Les particules $< 50 \mu\text{m}$ présentent, un temps de renouvellement de 7 heures (CHARPY et al., 1986). Ces temps très courts peuvent être attribués à l'influence de la température (29°5 C), à la nature des organismes impliqués dans la production (e.g. *Thalia democratica*) et à la richesse du milieu en particules.

Enfin, selon le schéma présenté ici, la production totale du zooplancton représente 14 % de la production autotrophe mesurée au ^{14}C , 21 % de celle de l'azote et 148 % de celle de phosphore, ce dernier résultat jetant un doute sur la valeur d'assimilation de ^{32}P qui a été présentée et qui est vraisemblablement sous-estimée. Les pourcentages précédents de 14 et 21 % sont parfois appelés coefficients de transfert et se situent dans la moyenne des valeurs habituellement utilisées, ce qui permet de penser que, dans le cas du carbone et de l'azote, les nombres présentés sur le schéma montrent que le zooplancton du lagon peut subsister à partir de la seule production primaire planctonique. En utilisant un coefficient de transfert voisin pour le flux allant du zooplancton aux planctonophages, soit 15 %, on peut estimer la production de ces derniers à : $1015 \times 365 = 370 \text{ mgC/m}^3/\text{an}$, soit environ 3,7 g de poids frais/m³/an si l'on admet que le carbone représente 50 % du poids sec et ce dernier 20 % du poids frais.

3 - CONCLUSION

Les valeurs qui viennent d'être présentées sont cohérentes, à l'exception de l'assimilation de phosphore par les autotrophes, largement sous-estimée. Elles montrent que la production primaire planctonique couvre le double des besoins nutritifs du zooplancton, le surplus pouvant soit être utilisé par du nanozooplancton dont la biomasse n'a pas été évaluée, soit sédimenter pour être utilisé ultérieurement par le benthos. Inversement, l'excrétion du zooplancton ne couvrirait que 10 % des besoins en azote de la production primaire, le reste pouvant provenir de l'excrétion d'autres animaux (nanozooplancton, necton) ou de la minéralisation bactérienne ou d'apports de nitrate et phosphate (production

nouvelle). Un tel schéma, cependant, doit être considéré avec prudence car il n'est basé que sur une dizaine de jours d'observations. On peut se demander, par exemple, si l'importance du macrozooplancton est toujours aussi élevée ou si la pullulation de *Thalia democratica* n'a pas été accidentelle. C'est pour cette raison que des prélèvements hebdomadaires de zooplancton sont faits depuis juin 1985. Ils devraient fournir, à la station 6, une meilleure estimation de la moyenne des biomasses et des indications sur les successions de populations.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968 - Zooplankton sampling. Monographs Oceanogr. Methodol., 2 : 174 p.
- ARMSTRONG (F.A.) et TIBBITTS (S.) - 1968 - Photochemical combustion of organic matter in seawater for nitrogen, phosphorus and carbon determination. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 48 : 143-152.
- BLANCHOT (J.) et MDLL (P.) - 1986 - Le zooplancton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : composition faunistique de la fraction 35-200 μ m. DRSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr.,
- BUTLER (E.I.), CORNER (E.D.S.) et MARSHALL (S.M.), 1970 - On the nutrition and metabolism of zooplankton. 7. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by Calanus in the Clyde sea-area. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 50 : 525-560.
- CHARPY (L.), 1984 - Quelques caractéristiques de la matière organique particulaire du lagon. DRSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr., 22 : 13-24.
- CHARPY (L.), LEMASSON (L.) et TEURI (J.), 1985 - Résultats de la Mission TIK 009. Environnement, matière organique particulaire, production phytoplanctonique et hétérotrophique. DRSTOM/TAHITI, Arch. Océanogr., 85-14 : 36 p.
- CHARPY (L.), BONNET (S.), LE BORGNE (R.) et TEURI (J.), 1986 - Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique de l'atoll de Tikehau en avril 1985. DRSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 81-113.
- CONOVER (R.J.), 1966 - Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. Océanogr., 11 : 338-345.
- CORNER (E.D.S.), HEAD (R.N.) et KILVINGTON (C.C.), 1972 - On the nutrition and metabolism of zooplankton : the grazing of Biddulphia cells by Calanus helgolandicus. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 52 : 847-861.
- GERBER (R.P.) et GERBER (M.B.), 1979 - Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. Mar. Biol., 52 : 33-43.
- LE BORGNE (R.), 1975 - Méthodes de mesures des biovolumes, poids sec, sans cendre et des éléments C, N, P du mésozooplancton utilisées au C.R.D. d'Abidjan. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 6 : 165-176.

- LE BORGNE (R.), 1978 - Evaluation de la production secondaire plantonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanol. Acta, 1 : 107-118.
- LE BORGNE (R.), 1979 - Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37 : 127-137.
- LE BORGNE (R.), 1982 - Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean : Net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen, and phosphorus. Limnol. Oceanogr., 27 : 681-698.
- LE BORGNE (R.) et MDLL (P.), 1986 - Le zooplankton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : note sur la production de Thalia democretica (Thaliacés, Salpides). ORSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 153-167.
- MADIN (L.P.), CETTA (C.M.) et Mc ALISTER (V.L.), 1981 - Elemental and biochemical composition of salps (Tunicate, Thaliacea). Mar. Biol., 63 : 217-226.
- MENZEL (D.W.) et CORWIN (N.), 1965 - The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. Limnol. Océanogr., 10 : 280-283.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1968 - A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Board Canada, 167 : 310 p.

Annexe 1: Valeurs de poids sec (PS) de zooplancton.

MPv: MP2 vertical MPh: MP2 horizontal de surface Ph: filet de 35µm

Station	N° trait	Date	Heure	Long.Filée (m)	Vol.Filtrée (m3)	Poids sec PS/m3 (mg)	P.S./m2
6	MPv 2	30.3	9.45	30	7.50	50.8	1011.9
7	- 3	"	10.45	32	8.00	129.2	666.9
9	- 4	"	11.15	31	7.75	78.4	606.1
25	- 5	"	11.50	34	8.50	95.1	521.6
2	- 7	"	12.30	20	5.00	58.7	238.6
1	- 8	"	13.30	37	9.25	27.1	99.9
3	- 9	"	14.30	26	6.50	79.8	517.4

6	MPv 10	1.4	8.45	20	5.00	156.8	627.2
"	- 12	2.4	7.10	21	5.25	151.0	604.0

"	- 14	3.4	7.30	19	4.75	178.0	712.0
"	MPh 1	"	7.35	0	31.40	2.1	-
"	MPv 15	"	8.30	23	5.75	324.7	1298.8
"	Ph 1	"	8.20	26	3.68	28.3	200.0
"	MPv 16	"	11.15	21	5.25	103.1	421.4
"	MPh 2	"	11.20	0	16.58	143.2	-
"	MPv 17	"	15.40	19	4.75	111.1	444.4
"	MPh 3	"	15.45	0	17.13	156.1	-
"	MPv 18	"	19.00	19	4.75	157.7	630.8
"	MPh 4	"	19.05	0	18.23	412.7	-
"	MPv 19	"	23.00	25	6.25	235.0	940.0
"	MPh 5	"	23.05	0	16.40	319.9	-
"	MPv 20	4.4	6.35	19	4.75	107.6	430.4
"	MPh 6	"	6.45	0	10.94	189.7	-

"	MPv 22	5.4	7.30	23	5.75	83.7	334.8
"	Ph 2	6.4	7.15	19	2.66	31.8	227.1
"	MPv 23	"	7.25	19	4.75	218.5	874.0
"	Ph 5	8.4	7.20	25	3.50	14.7	105.0
"	MPv 25	"	7.30	22	5.50	121.3	485.2
"	Ph 7	9.4	7.10	24	3.36	21.1	150.7
"	MPv 26	"	7.25	20	5.00	125.9	503.6

"	MPv 29	10.4	7.20	18	4.50	226.9	907.6
"	Ph 10	"	7.10	25	3.50	59.4	424.3
7	MPv 30	"	9.30	30	7.50	111.1	444.4
9	MPv 31	"	10.00	25	6.25	113.5	454.0
25	MPv 32	"	11.30	27	6.75	98.0	392.0
2	MPv 33	"	12.00	21	5.25	96.1	384.4
1	MPv 35	"	13.10	35	8.75	57.6	230.4
3	MPv 37	"	13.45	23	5.75	102.2	408.8

Annexe 2: Composition en matière organique, C,N,P du zooplancton "total"

MPv: MP2 vertical MPh:MP2 horizontal de surface PH: filet de 33µm vertical

Station	N° trait	Date	Heure	Profondeur (m)	P.S.S.C. (%)	C (%)	N (%)	P (%)
7	MPv 3	30.03.85	10.45	32	59.2	-	-	-
6	MPv 10	01.04.85	8.45	20	57.5	-	-	-
"	MPv 12	02.04.85	7.10	21	52.2	22.6	4.24	1.68
"	MPv 14	03.04.85	7.30	19	45.3	-	-	-
"	Ph 1	"	8.20	26	52.1	-	-	-
"	MPh 2	"	11.20	0	37.1	-	-	-
"	MPh 3	"	15.45	0	52.1	-	-	-
"	MPh 18	"	19.00	19	64.5	-	-	-
"	MPh 4	"	19.05	0	67.8	-	-	-
"	MPh 19	"	23.00	25	61.0	-	-	-
"	MPh 5	"	23.05	0	61.0	-	-	-
"	MPv 20	04.04.85	6.35	19	51.4	-	-	-
"	MPh 6	"	6.45	0	50.7	-	-	-
"	MPv 23	06.04.85	7.25	19	70.1	-	-	-
"	MPv 24	"	16.45	19	-	18.8	4.00	0.37
"	Ph 4	"	16.35	23	-	15.6	2.49	1.18
"	MPv 29	10.04.85	7.20	18	-	-	-	-
"	Ph 6	08.04.85	7.25	25	-	11.5	1.82	1.22
"	Ph 9	09.04.85	10.35	23	-	12.4	1.11	1.32

- Annexe 3: Composition en matière organique, carbone, azote, phosphore du zooplancton au point 6.
Les pourcentages sont rapportés au poids sec, les rapports sont en atomes/atomes.

Espèce/taille	Date	Heure	Ipssc	IC	IN	IP	C/N	N/P	C/P
200-500µm	3.04.85	8.30	37.5	-	-	-	-	-	-
500-2000µm	"	"	36.8	-	-	-	-	-	-
>2000µm	"	"	51.7	-	-	-	-	-	-
200-500µm	9.04.85	7.25	44.5	16.9	3.00	0.44	6.61	15.0	99
500-2000µm	"	"	74.5	28.2	6.44	1.00	5.11	14.3	73
>2000µm	"	"	79.3	14.7	3.50	0.38	4.90	20.4	100
<u>U. vulgaris</u>	8.04.85	7.30	-	30.64	8.57	0.71	4.18	26.7	111
	9.04.85	10.30	-	32.15	8.89	0.80	4.22	24.6	104
<u>T. democratica</u>	8.04.85	7.30	-	1.89	0.44	0.075	5.00	13.0	65
	9.04.85	10.30	-	1.93	0.42	0.070	5.37	13.3	71
Fèces d' <u>U. vulgaris</u>	-	-	-	0.37	0.12	-	3.60	5.3 *	19 *
	-	-	-	0.42	0.08	-	6.09	3.5 *	22 *
	-	-	-	-	-	0.05	-	-	-
	-	-	-	-	-	0.18	-	-	-

* calculé avec un IP de 0.05.

Annexe 4 : Résultats de l'étude de l'influence de la durée d'incubation sur les taux et les rapports de respiration-excrétion d'*Undinula vulgaris* (température:29°C)

Série	Durée (h)	Pds/L (µg)	Taux métaboliques				Rapports atomiques						Pourcentages		Observations			
			Resp	NH4	NT	PO4	PT	O:NH4	O:PO4	O:NT	O:PT	NH4:PO4	NT:PT	NH4:NT		PO4:PT		
1	3h15	-	-	-	-	-	-	18.9	217	17.6	139	11.5	7.9	92.6	63.9	pas de valeurs de poids secs, incertitudes sur dosages de O2 et NH4-N		
	"	-	-	-	-	-	-	14.2	104	15.7	96	7.3	6.1	111.0	92.3			
	6h05	1.8	-	2.95	5.73	0.440	0.790	-	286	-	159	6.8	7.3	51.5	55.6			
	"	2.4	-	-	2.71	0.150	0.380	-	-	-	-	-	7.1	-	39.1			
	9h10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.4	-	-	46.2			
	24h	-	-	-	-	-	-	11.4	245	9.1	94	21.5	10.3	79.3	38.1			
	"	-	-	-	-	-	-	15.0	165	7.5	86	11.0	11.4	50.2	52.0			
	2	3h10	-	-	-	-	-	-	9.0	186	-	165	-	-	-		88.9	pas de valeurs de poids secs, ni de dosages d'azote total
	"	"	-	-	-	-	-	-	9.0	97	-	78	10.8	-	-		80.0	
	6h05	-	-	-	-	-	-	-	12.0	206	-	158	17.1	-	-		76.7	
"	-	-	-	-	-	-	-	12.0	161	-	123	13.4	-	-	76.6			
9h20	-	-	-	-	-	-	-	-	196	-	153	7.9	-	-	77.8			
"	-	-	-	-	-	-	-	-	237	-	160	9.0	-	-	67.8			
12h	-	-	-	-	-	-	-	-	299	-	123	7.3	-	-	41.1			
"	-	-	-	-	-	-	-	-	251	-	155	9.2	-	-	61.5			
24h15	4.0	280	1.88	-	0.116	0.146	13.3	215	-	171	16.1	-	-	-	79.7			
"	5.5	207	1.35	-	0.086	0.126	13.7	214	-	147	15.6	-	-	-	68.6			
4	3h00	8.5	179	1.21	-	0.235	0.264	13.3	68	-	61	5.1	-	-	89.3			
	"	5.0	272	1.17	2.77	0.288	0.240	20.8	84	8.8	-	4.1	11.5	42.2	-			
	6h00	5.1	227	0.75	1.34	0.227	-	27.3	89	15.1	-	-	7.4	55.6	-			
	"	8.3	265	0.83	1.19	0.202	-	28.6	117	19.9	-	-	6.2	69.6	-			
	9h00	4.1	215	1.22	1.18	0.130	0.176	15.8	147	16.2	109	9.4	6.7	-	74.1			
	"	7.3	161	0.68	1.42	0.124	0.157	21.0	116	10.2	91	5.5	9.0	48.2	79.1			
	12h00	5.5	207	0.61	-	-	-	30.1	172	-	-	-	-	-	-			
	"	6.6	203	0.60	-	-	-	30.2	171	-	-	-	-	-	-			
	24h10	4.8	236	1.73	-	0.118	0.126	12.2	170	-	167	13.9	7.6	-	98.3			
	"	7.4	196	1.22	-	0.102	-	14.4	172	-	181	12.0	-	-	-			

Taux de respiration (Resp.) en µl O2/µg p.s./j ; Taux d'excrétion en µatg N ou P/µg p.s./j

Annexe 5: Valeurs des taux et des rapports métaboliques pour le zooplancton de TIKEHAU (température: 29°5).
Mêmes unités que pour l'annexe 4.

5a- Microzooplancton (35-200µm)

Série	Date	Durée	Poids sec/L	Nombre individus	P.S. individ. moyen (µg)	Taux métaboliques				Rapports atomiques				Pourcentages				
						Resp	NH4	NTotal	PO4	Ptotal	O:NH4	O:PO4	O:NT	O:PT	NH4:PO4	NT:PT	NH4:NT	PO4:PT
3	6.4.85	6h10	3.51	-	-	193	-	2.316	0.210	0.221	-	78	7.4	82	-	11.1	-	105
"	"	6h10	3.46	-	-	95	-	4.151	0.123	0.190	-	69	-	45	-	-	-	64.7
5	9.4.85	9h50	2.50	-	-	323	-	-	0.108	0.127	-	268	-	227	-	-	-	84.6
"	"	9h50	2.51	-	-	59	-	0.624	0.107	0.195	-	49	8.4	27	-	3.2	-	55.0
6	10.4.85	10h00	2.54	-	-	94	1.351	1.767	0.033	0.047	6.2	255	4.8	179	-	-	-	76.5
"	"	"	1.52	-	-	-	2.432	-	0.024	-	-	-	-	-	-	-	-	-
"	"	"	7.83	-	-	-	0.595	-	0.005	0.006	-	-	-	-	-	-	-	44.6

5b- Mésozooplancton (200-2000µm)

6	10.4.85	9h35	2.00	-	-	225	2.358	1.938	0.169	0.238	8.6	119	10.4	85	13.9	8.2	121	71.1
"	"	"	3.4	-	-	250	1.669	1.684	0.173	0.228	13.4	129	13.3	98	9.7	7.4	19	75.8
"	"	"	2.6	-	-	260	1.837	2.173	0.188	0.212	12.6	124	10.7	110	9.8	10.3	85	88.6
"	"	"	1.2	-	-	308	3.896	3.854	0.323	0.458	8.6	104	8.7	73	12.1	8.4	101	70.5

5c- *Undinula vulgaris* (Copépodes)

4	8.4.85	9h00	4.1	24	171	215	1.22	1.18	0.130	0.176	15.8	147	16.2	109	9.4	6.7	-	74.1
"	"	"	7.3	46	159	261	0.68	1.42	0.124	0.157	21.0	116	10.2	91	5.5	9.0	48.2	79.1

5d- *Thalia democratica* (Thaliacés)

3	6.4.85	6h30	13.1	62	211	80	-	-	0.045	0.054	-	159	-	134	-	6.3	-	84.2
"	"	"	14.5	64	227	85	-	-	0.059	-	-	130	-	-	-	9.4	-	-
"	"	"	12.8	63	203	123	-	-	0.069	-	-	158	-	-	-	9.2	-	-
"	"	"	13.2	50	264	80	-	-	0.045	-	-	159	-	-	-	-	-	-
5	9.4.85	10h00	7.5	-	-	134	0.071	1.280	0.131	0.277	15.6	92	9.4	53	5.9	5.6	60.3	57.7
"	"	"	6.7	-	-	201	0.981	2.088	0.201	0.312	18.3	89	8.6	57	4.9	6.7	47.0	64.4
"	"	"	5.2	-	-	162	0.794	1.957	0.152	0.249	18.2	95	7.4	58	5.2	7.9	40.6	61.1
"	"	"	6.8	-	-	124	0.646	1.496	0.116	0.191	17.1	87	6.9	55	5.1	8.0	40.3	63.2
6	10.4.85	10h00	7.3	37	197	112	0.519	0.536	0.097	0.108	19.2	103	18.0	92	5.4	5.1	93.5	89.4
"	"	"	12.4	73	165	83	0.652	-	0.088	0.106	11.4	84	-	70	7.4	4.2	-	82.7
"	"	"	20.8	-	-	50	0.613	-	0.064	0.089	12.3	117	-	85	9.6	4.9	-	72.1
"	"	"	16.3	-	-	87	0.674	0.739	0.074	0.112	11.5	104	10.5	69	9.1	6.6	91.2	66.4

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

O.R.S.T.O.M.

LE ZOOPLANCTON : NOTE SUR LA PRODUCTION DE THALIA DEMOCRATICA
(THALIACES, SALPIDES)

Par

Robert LE BORGNE et Philippe MOLL *



* Centre ORSTOM de NOUMEA - B.P. A5 - NOUMEA-CEDEX NOUVELLE-CALEDONIE

RESUME

Deux méthodes, différentes et indépendantes l'une de l'autre, sont utilisées pour déterminer le taux de croissance de *T. democratica* : la méthode de Heron et Benham (1985), basée sur l'observation de paramètres décrivant la population et la méthode des rapports C:N:P, utilisant les mesures de physiologie et de composition élémentaire. Avec la première méthode, la longueur augmente de 22 à 28 % en une heure, ce qui équivaut à une augmentation horaire de poids de 44 à 57 %. La seconde méthode fournit des résultats voisins pour la croissance pondérale : 32 à 42 %. Ces valeurs sont les plus élevées pour cette espèce et même pour les organismes zooplanctoniques à l'heure actuelle et pourraient être dues à la richesse du lagon de l'atoll en particules organiques et à sa température, alors voisine de 30°C.

ABSTRACT

The zooplankton of Tikehau atoll in April 1985 : Note on the growth rate of *Thalia democratica* (Thaliacea, Salpidae). Two different and independent methods were used to assess the growth rate of *Thalia democratica* : first, the method of Heron and Benham (1985), which uses population parameters ; secondly, the C:N:P ratios method, which is based on physiological and chemical measurements. The hourly length increment, produced by the first method, is 22 to 28 %, which is equivalent to a hourly weight increment of 44 to 57 %. The second method leads to similar weight increase rates of 32 to 42 % per hour. So far, such high values have never been recorded for this species or other zooplanktonic organisms, and could be the result of a hot water in the lagoon (30°C) and a great amount of small organic particles that can be filtered by the Salps.

INTRODUCTION

Une série d'observations répétées sur le zooplancton de l'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu), entre le 30 mars et le 10 avril 1985, a montré l'importance de Tuniciers pélagiques, les Salpes de l'espèce Thalia democratica, à la fois en nombre et en biomasse. BLANCHOT et MOLL (1986) estiment, en effet, qu'elles constituent 24 % des individus du zooplancton de taille comprise entre 200 μ m et 2 mm, et 8 % du poids sec, tandis que pour les organismes de taille supérieure à 2 mm, ces Salpes représentent 85 % des effectifs et 63 % du poids sec. Leur mode de reproduction asexuée (par bourgeonnement), la grande variété de particules qu'elles peuvent filtrer et leur taux de production élevé, leur confèrent la possibilité de proliférer à la suite d'une poussée de phytoplancton ou de l'émission de particules organiques par des organismes benthiques. Ces pullulations de Salpes sont des phénomènes passagers qu'il est intéressant d'étudier car leur impact sur l'écosystème pélagique est très différent de celui des Crustacés généralement dominants : les "turn-overs" sont accélérés et les prédateurs sont différents, quand ils existent.

On se limitera ici à la présentation de résultats sur le taux de croissance de Thalia democratica, obtenu en utilisant deux méthodes différentes et indépendantes. Les premières valeurs de taux de croissance de cette espèce, présentées par HERON (1972) pour les eaux du large de l'Océan Pacifique et de l'Océan Indien, apparurent particulièrement élevées à l'époque, le temps de doublement étant situé entre 0,7 et 1,7 jour. Cependant, sur des animaux d'élevage prélevés au large des côtes de Floride et de la Georgie, DEIBEL (1982) observe des temps plus longs puisque s'échelonnant entre 1,5 à 33 jours selon les stades de développement. Des résultats comparables à ceux de HERON furent observés par LE BORGNE (1983) lors de la prolifération d'une autre Salpe, Salpa fusiformis, dans le Golfe de Guinée avec un temps de renouvellement de la biomasse de 0,7 jour. Enfin, plus récemment, HERON et BENHAM (1985) fournissent des taux de croissance horaires, exprimés en pourcentage de la longueur, de 20 % environ, soit un doublement de cette dimension en cinq heures. A notre connaissance, ces données sont les seules à l'heure actuelle et il a paru utile d'en fournir d'autres, concernant un milieu riche en particules et de

température élevée (30°C), ces deux facteurs ayant un rôle déterminant sur le taux de croissance.

METHODES

Le calcul du taux de croissance utilise deux méthodes différentes. La première, de HERON et BENHAM (1985), est basée sur des comptages et des identifications de stades de maturité d'organismes, tandis que la seconde utilise des mesures de composition élémentaire et de taux métaboliques (méthode des rapports C:N:P, LE BORGNE, 1978).

1. Estimation des taux de croissance à partir du nombre de bourgeons par chaîne et du rapport descendants : parents (méthode de HERON et BENHAM, 1985).

Chez les Thaliacés, les formes solitaires (oozoïdes) à reproduction asexuée, alternent avec les formes agrégées (blastozoïdes), à reproduction sexuée. HERON et BENHAM (1985) établissent une relation entre le taux de croissance, G, et le nombre de bourgeons de chaque chaîne produite par les oozoïdes, d'une part, et le rapport entre le nombre de blastozoïdes et celui des oozoïdes, d'autre part :

$$G = 0,576 - 0,0876 \text{ Log (nb bourgeons)} - 0,0211 \text{ Log (nb blasto/nb ooz)} \quad (1)$$

Le taux de croissance est exprimé en accroissement de longueur par heure et il serait connu avec une précision de 0,67 % à 0,78 % de l'accroissement, ce qui est très satisfaisant. Comme on le voit, la connaissance de G ne repose que sur des dénombrements. Elle dépend de l'échantillonnage, qui est censé rendre compte des proportions des différents stades de développement présents dans le milieu. Dans l'atoll de Tikehau, l'échantillonnage a été fait avec un filet WP-2, d'un quart de mètre-carré de section à l'ouverture et de 200 µm de vide de maille (ANDONYME, 1968), en traits verticaux du fond à la surface, correspondant à un volume d'eau filtré de 5 m³ chacun, environ (Annexe 2 de LE BORGNE et al., 1986). On admettra que, compte tenu de la concentration des Thaliacés (Tableau 2), de leur mobilité réduite et de leur petite taille,

l'échantillonnage ainsi réalisé était satisfaisant. Le nombre réduit de prélèvements (trois) ne permet cependant pas de le démontrer.

Il est important de souligner que le taux de croissance, G, concerne la longueur et non le poids, HERON et BENHAM (1985) ne fournissant pas d'équivalence entre les deux variables, dans leur article.

2. Estimation des taux de production par la méthode des rapports C:N:P (LE BORGNE, 1978).

La méthode permet de calculer un taux de production, qui est en fait un taux brut d'accroissement de biomasse car elle ne tient pas compte des pertes ultérieures (mue des Crustacés, par exemple), ou de la libération des oeufs ou des larves. Le calcul est basé sur la connaissance des taux d'excrétion et de respiration, qui sont mesurés, et sur celle du rendement net en croissance, K_2 , qui est calculé à partir des rapports C:N (carbone:azote) ou N:P (azote:phosphore), des proies, des dépenses métaboliques (respiration, excrétion), de la constitution et du coefficient d'assimilation des prédateurs. Dans le cas de Thalia democratica, les proies sont toutes les particules organiques comprises entre 0,7 et 50 μ m. Le Tableau 1 résume les étapes menant à la production, dans le cas du rapport N:P, les détails pouvant être trouvés dans LE BORGNE (1978).

Tableau 1. : Eléments entrant dans le calcul de la production par la méthode des rapports C/N/P.

$a_1 = \text{N:P particulière (en atomes)}$ $a_2 = \text{excrétion N:excrétion P (id)}$ $a_3 = \text{N:P de } T. democratica \text{ (id)}$ $a_4 = \text{Coefficient assimilation de N}$ $(D_n):D_p$ $T_{N,p} = \text{taux d'excrétion totale de N ou P}$ $P_{C,N,P} = \text{taux de production de C,N ou P}$ $\%C,N,P = \text{teneurs du poids sec en C,N,P}$	$K_{2,P} = (a_1 a_4 - a_2) \cdot (a_3 - a_2)^{-1} \quad (2)$ $K_{2,N} = a_3 K_{2,P} \cdot (a_1 a_4)^{-1} \quad (3)$ $P_{n,P} = K_2 \cdot T_{N,P} \cdot (1 - K_2)^{-1} \quad (4)$ $P_C = P_N \cdot a_3$ $P:B = P_{C,N,P} \cdot (100\%C,N,P)$
--	---

Les taux d'excrétion ou de production de carbone, d'azote ou de phosphore sont des quantités de C,N,P excrétées ou produites, rapportées à un milligramme de poids sec et à 24 heures. Pour obtenir des rendements de production, ou rapports Production:biomasse (P:B), il est nécessaire d'utiliser un seul type d'unité, à savoir le poids sec, le carbone, l'azote ou le phosphore. D'où l'utilisation de % C,N,P, la teneur du poids sec de Thalia democratica en C,N,P. Le "turn-over", temps correspondant au doublement de la biomasse est donc l'inverse de P:B.

Les animaux dont on a estimé la production par cette méthode ont été prélevés, comme ceux de la méthode précédente, en traits verticaux. Ils ont été mis en incubation dans des flacons de 1 litre pendant 6h30 à 10h00 selon les séries (LE BORGNE et al., 1986, Annexe 4) pour les mesures d'excrétion totale d'azote et de phosphore. Il y a eu 16 mesures entre le 6 et le 10 avril 1985. Le rapport atomique a_3 et les teneurs en C,N et P du Tableau 1, ont été mesurés les 9 et 10 avril 1985 (Annexe 3 de LE BORGNE et al., 1986) sur des individus triés, broyés, puis mis dans des nacelles, en vue des analyses élémentaires. Le rapport a_1 , sur les particules, est celui utilisé par LE BORGNE et al., (1986) pour les 9-10 avril 1985. Enfin, n'ayant pas été mesuré, a_4 , le rapport des coefficients d'assimilation, a été admis égal à un.

RESULTATS

1. Détermination du taux de croissance horaire par la méthode de HERON et BENHAM (1985).

Selon ces auteurs, "le nombre de bourgeons produits par chaque oozoïde est défini par le nombre de bourgeons par chaîne et le nombre de chaînes par parent, habituellement de trois. Le nombre moyen de chaînes est défini par la proportion entre le nombre d'adultes les plus jeunes -qui n'ont eu qu'une ou deux chaînes (stades I et J)- et le nombre d'adultes plus vieux, qui en ont eu trois (stades K à M)". On obtient ainsi, en utilisant les valeurs du Tableau 2, un nombre moyen de chaînes de 3,24 (133:41) pour le prélèvement du 30 mars, 2,38 (100:42) pour celui du 5 avril et 1,14 (40:35) pour celui du 9 avril.

Tableau 2 : Nombre d'individus des différents stades de développement d'oozoïdes de *Thalassia democratica*, comptés sur trois échantillons : 30/3/85 sur la première ligne de chaque stade, 5/4 sur la seconde et 9/4 sur la troisième.

Stade	Description succincte du stade	Nombre total d'individus	Nombre total d'individus
F	embryon détaché du parent, un grand aéloblaste et le placenta	42 24 38	
G	stade jeune avec aéloblaste et placenta réduits	29 24 28	
H	stade jeune avec stolon non segmenté	112 32 66	
I	stade jeune avec stolon segmenté	34 16 22	
J	stade mûr à deux chaînes segmentées	99 84 18	3548 3684 444
K	stade mûr à trois chaînes segmentées	32 18 22	1656 648 690
L	stade mûr ayant libéré au moins une chaîne de stolons, l'autre se développant	0 8 5	
M	stade sénile dont toutes les chaînes de stolons ont été libérées	9 16 8	

Le nombre moyen de bourgeons par oozoïde (ou parent de la forme solitaire) est obtenu en divisant le nombre total de bourgeons par le nombre d'individus observés. Les valeurs du Tableau 2 permettent de calculer les nombres moyens suivants de bourgeons : 39,73 (5204:131), 42,47 (4332:102) et 28,35 (1134:40) pour les mêmes dates que précédemment.

Enfin, le nombre moyen de bourgeons par chaîne est le rapport du nombre moyen de bourgeons par oozoïde, que nous venons de calculer, au nombre moyen de chaînes : soit, respectivement, 12,26 (39,73:3,24), 17,84 (42,47:2,38) et 24,67 (28,35:1,14). Ce rapport apparaît donc en augmentation du 30 mars au 9 avril, ce qui traduit certainement un ralentissement de la croissance.

Le second paramètre nécessaire au calcul du taux de croissance est le rapport existant entre le nombre de blastozoïdes des stades B à E, et celui des oozoïdes (stades I à M). Pour les trois prélèvements, il est de 31,67, 12,21 et 39,08.

En utilisant la relation (1), on obtient alors les taux de croissance horaires suivants, exprimés par rapport à la longueur :

prélèvement du 30/3 : $G = 0,284$

prélèvement du 5/4 : $G = 0,271$

prélèvement du 9/4 : $G = 0,218$

Inutile de dire que ces taux sont particulièrement rapides pour le règne animal car ils signifient que la longueur augmente de 22 à 28 % en une heure. La deuxième méthode permettra de vérifier le réalisme de ces valeurs.

2. Détermination du taux de croissance pondérale par la méthode des rapports C/N/P.

Les résultats de taux de production P_C , P_N , P_P et des rapports P:B sont reportés sur le Tableau 3. Ils sont également très élevés puisque

la biomasse est multipliée par un facteur de 8,1 à 10 par jour, en se référant aux P:B de 814 et 995 % du Tableau.

Tableau 3 : Valeurs moyennes des paramètres du tableau 1 pour Thalía democratica, nécessaires au calcul du rendement net en croissance, K_2 , du taux de production journalier P et du rapport P:B, pour le carbone, l'azote et le phosphore.

Paramètre	Nombre de mesures	Moyenne	Résultats
a_1	25	13,9	$K_{2,P} = 0,519$
a_2	12	6,9	$K_{2,N} = 0,761$
a_3^*	2	20,4	$P_N = 42,8 \mu\text{g}/\text{mg ps}/\text{j}$
%C	2	1,91	$P_P = 5,9$ "
%N	2	0,43	$P_C = 163,5$ "
%P	2	0,0725	$P:B_N = 856 \%$
T_N	12	0,962	$P:B_P = 995 \%$
T_P	12	0,175	$P:B_C = 814 \%$

* Valeur pour la totalité du macrozooplancton (in Le Borgne et al., 1986).

DISCUSSION

Les résultats présentés amènent à se poser trois questions. La première est celle de savoir si les deux méthodes fournissent des résultats comparables car, nous l'avons vu, l'une fournit des accroissements de longueur et l'autre des augmentations pondérales brutes avant toute libération dans le milieu ou toute prédation. La seconde question a trait aux causes de la rapidité des taux de croissance obtenus dans les deux cas, causes qui peuvent provenir des conditions de milieu et de la méthodologie employée. Enfin, on examinera brièvement les conséquences que peuvent avoir de tels taux de croissance sur le milieu.

1. Comparaison des valeurs de taux de croissance obtenus avec les deux méthodes.

La méthode des rapports C:N:P fournit des taux de croissance pondérale, rapportés ici à 24h et que nous rapporterons à l'heure, car il est plus juste de choisir cette unité de temps lorsque les processus sont aussi rapides. Les mesures concernant les différents paramètres T_C , T_N , T_P , a_1 , a_2 , a_3 du Tableau 1 sont des observations instantanées, ou d'une dizaine d'heures dans le cas de l'excrétion, et elles sont censées représenter une situation moyenne, instantanée. Dans le détail, il est possible qu'elles varient au cours d'un cycle nyctéméral, comme cela a pu être montré pour la totalité de ces paramètres dans d'autres régions de l'océan. En l'absence d'information sur ces variations à Tikehau, on admettra la constance du taux de production et l'on divisera le taux journalier par 24 pour obtenir le taux horaire.

Les valeurs ainsi obtenues pourraient être comparées à celles produites par la méthode de HERON et BENHAM (1985), si l'on connaissait le rapport de conversion de la longueur de T. democratica en son poids. En l'absence de résultats publiés par ces auteurs, qui soulignent la difficulté qu'il y a de déterminer le poids des Salpes, on utilisera ceux de DEIBEL (1982) pour la même espèce prélevée au large des côtes de la Georgie et de la Floride dans une eau à 20°C, donc de température voisine de l'étude de HERON et BENHAM (1985). La relation liant le poids (W) à la longueur (L) est : $W = 0,8.L^{2,1}$ (5). L'équation (1) fournissant ΔL , rapporté à la longueur L et à l'heure, Δt , on recherchera la relation entre G et $\Delta W/(W \cdot \Delta t)$, de la façon suivante :

$$\begin{cases} G = \frac{\Delta L}{L} \cdot \frac{1}{\Delta t} \\ W = 0,8.L^{2,1} \end{cases} \Rightarrow \begin{aligned} \frac{\Delta L}{\Delta t} = G.L &\Leftrightarrow \frac{\Delta L}{\Delta W} \cdot \frac{\Delta W}{\Delta t} = G.L \\ \frac{\Delta W}{\Delta t} = G.L \cdot \frac{\Delta W}{\Delta L} &= G.L \cdot 0,8 \cdot 2,1 \cdot L^{1,1} \\ \frac{\Delta W}{\Delta t} = G \cdot 2,1 \cdot W & \qquad \frac{\Delta W}{W} \cdot \frac{1}{\Delta t} = G' = 2,1.G \end{aligned}$$

Donc, l'accroissement de poids est 2,1 fois plus important que celui de la longueur pendant Δt . Si G est égal à 0,284 le 30 mars, 0,271 le 5 avril et 0,218 le 9 avril, on aura alors $G' = 0,568, 0,542$ et $0,436$, respectivement. En d'autres termes, le poids augmenterait en une heure de 44 à 57 % selon les prélèvements. Ces valeurs sont un peu plus élevées que celles que l'on obtiendrait en divisant les valeurs de P:B du Tableau 3 (méthode des rapports C:N:P), par 24 : 35,7 % pour l'azote, 41,5 % pour le phosphore et 33,9 % pour le carbone.

Mais, compte tenu de l'incertitude liée à la relation utilisée pour convertir la longueur en poids, du fait que les mesures effectuées dans le cas de la méthode des rapports C:N:P ont été réalisées surtout les 9 et 10 avril, soit à un moment où la croissance se ralentissait, on peut conclure que les taux horaires sont tout à fait comparables.

2. Causes de la rapidité des taux de croissance

Bien que les deux méthodes fournissent des résultats voisins, leur application au cas présent peut être mise en doute. Ainsi, les figures de HERON et BENHAM (1985) montrent-elles que leurs relations ont été établies pour un nombre minimum de 30 bourgeons par chaîne, alors que toutes nos valeurs sont inférieures à 25. On peut donc se demander si leur relation est encore valable pour la gamme de valeurs du nombre de bourgeons qui a été considérée pour Tikehau. En revanche, le second paramètre nécessaire au calcul de G, le rapport entre le nombre de blastozoides et celui des oozoides, est inclus dans la gamme des valeurs de l'étude de HERON et BENHAM (1985).

La méthode des rapports C:N:P, quant à elle, peut être faussée pour les raisons suivantes :

- si les sécrétions importantes des Thaliacés sont mesurées en même temps que leur excrétion, elles entraîneront une surestimation de la production (formule 4 du Tableau 1). Les pourcentages élevés d'ammonium ou de phosphate excrétés présentés dans l'Annexe 5 de LE BORGNE et al. (1986) montrent toutefois que ce biais doit être négligeable.

- le calcul du rendement net en croissance, K_2 , a été fait avec le rapport de constitution a_3 du macrozooplancton et non celui des seules Salpes. K_2 a donc pu être surestimé si le terme utilisé (20,4) était supérieur à celui de T. democratica (cf. équations (2) et (3)).

- le rapport P:B peut être erroné si les pourcentages du poids sec en C,N,P sont faux. Si ces derniers sont faibles, P:B augmente pour une même valeur de taux de production. Le Tableau 4 montre que les valeurs des pourcentages du poids en C,N et P sont faibles, quoique dans la gamme des variations de la littérature, et on ne peut exclure une surestimation de P:B. L'une des causes possibles de faiblesse des pourcentages est la présence de sel, qui augmente le poids sec.

Tableau 4 : Valeurs comparées des teneurs du poids sec des Thaliacés en C,N et P et de leurs rapports atomiques, dans la littérature.

AUTEUR	ESPECE	%C	%N	%P	C:N	N:P
CURL (1962)	Tuniciers	7-10	0,3-1,5	0,14	2,7-7,7	23-47
MADIN et al. (1981)	Salpes	1,07	-	-	-	-
IKEDA et MITCHELL (1982)	Salpes	4,7-10,1	1,2-2,8	0,09-0,16	-	30-39
LE BORGNE (1982)	<u>Salpa fusiformis</u>	8,2	2,1	0,195	4,6	23,9
LE BORGNE et ROGER (1983)	Salpes	8,6	2,2	0,20	4,65	24,2
<u>Présent article</u>	<u>Thalia democratica</u>	1,91	0,43	0,0725	-	-

La seconde série d'explications relatives aux valeurs élevées obtenues pour le taux de croissance de T. democratica, a trait aux facteurs du milieu et à la composition des peuplements. Il est certain que les taux de croissance des populations naturelles, où les stades jeunes dominent, sont supérieurs au taux moyen d'un individu au cours de son cycle de développement et, a fortiori, à l'inverse de la durée de génération qui est parfois utilisée dans le calcul de la production (LE BORGNE, 1982). Une

autre raison est la richesse en particules d'un lagon d'atoll. HERON et BENHAM (1984) estiment en effet que le facteur trophique est le facteur principal, la température ayant un rôle secondaire. Mais ce dernier effet thermique ne doit pas être sous-estimé, car si lors de l'étude de HERON et BENHAM (1984) et de LE BORGNE (1983), elle était comprise entre 16°5 et 22°C, elle était en moyenne de 29°50 dans le lagon de Tikehau. Or, à concentration de nourriture non-limitante, le taux métabolique des poikilothermes est plus élevé lorsque la température augmente. On peut cependant se demander ce qui a provoqué la prolifération des Salpes : "bloom" de phytoplancton, production de particules par le benthos ?

3. Conséquences des valeurs élevées des taux de croissance sur le milieu

Si la biomasse de Thaliacés augmente de 30 à 50 % en une heure, selon la méthode d'estimation et la période, il est aisé d'imaginer que l'on aboutisse rapidement à une prolifération de ces organismes dans le milieu. Toutefois, les estimations des quantités de particules ingérées par le zooplancton, faites par LE BORGNE et al. (1986), montrent qu'elles sont inférieures à la production primaire planctonique du lagon à l'époque où cette étude a été réalisée. On peut alors imaginer que les Salpes n'avaient pas atteint leur biomasse maximum le 10 avril, puisqu'elles n'avaient pas épuisé le milieu en particules. Un autre facteur limitant possible est la prédation ; mais les Amphipodes que l'on observe souvent à l'intérieur des Salpes n'étaient pas nombreux alors. Enfin, la concurrence de la part d'autres filtreurs pouvait aussi limiter l'augmentation de biomasse, quoique, dans le milieu pélagique, on connaisse peu de filtreurs aussi efficaces que les Thaliacés.

CONCLUSION

Les taux de croissance de Thalia democratica, qui ont été déterminés en utilisant deux méthodes différentes, sont les plus rapides des taux enregistrés à l'heure actuelle. En une heure, en effet, la biomasse augmenterait de 34 à 56 %.

Ils doivent être considérés avec prudence, pour l'instant, car ils sont basés sur un nombre réduit de mesures et parfois hors des limites de validité des méthodes. Mais ils sont possibles, lors d'une prolifération de Thaliacés où domine le bourgeonnement, et dans un milieu chaud (30°C) et riches en particules.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968.- Zooplankton sampling. Monographs Oceanogr. Methodol., UNESCO, PARIS. 2, 174 p.
- BLANCHOT (J.) et MOLL (P.), 1986.- Le zooplancton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : composition faunistique de la fraction 35-2000 um. ORSTOM Tahiti, Notes et Documents Océanogr., 28 : 169-180.
- CURL (H.), 1962.- Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels in Continental Shelf waters South of New York. Rapp. P.V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 153, 99-107.
- DEIBEL (D.), 1982.- Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of Thalia democratica Forskal and Dolioletta gegenbauri Uljanin (Tunicata, Thaliacea). J. plankton Res. 4 (1), 143-153.
- HERON (A.C.), 1972.- Population ecology of a colonizing species, the pelagic Tunicate Thalia democratica. I. Individual growth rate and generation time. Oecologia, 10, 269-293.
- HERON (A.C.) et BENHAM (E.E.), 1984.- Individual growth rates of salps in three populations. J. plankton Res. 6 (5), 811-828.
- HERON (A.C.) et BENHAM (E.E.), 1985.- Life history parameters as indicators of growth rate in three salp populations. J. plankton Res. 7 (5), 365-379.

- IKEDA (T.) et MITCHELL (A.W.), 1982.- Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. Mar. Biol. 71, 283-298.
- LE BORGNE (R.), 1978.- Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanog. Acta, 1, 107-118.
- LE BORGNE (R.), 1982.- Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean : net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. Limnol. Oceanogr., 27 : 681-698.
- LE BORGNE (R.), 1983.- Note sur les Proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. Océanogr. Tropic., 18 (1), 49-54.
- LE BORGNE (R.) et ROGER (C.), 1983.- Caractéristiques de la composition et de la physiologie des peuplements hauturiers de zooplancton et micronecton du Golfe de Guinée. Océanogr. Tropic., 18 (2), 381-418.
- LE BORGNE (R.), BONNET (S.) et CHARPY (L.), 1986.- Le zooplancton de l'Atoll de Tikehau en avril 1985 : biomasse, composition élémentaire, respiration, excrétion et production ORSTOM Tahiti, Notes et Documents Océanogr., 28 : 115-152.
- MADIN (L.P.), CETTA (C.M) et Mc ALISTER (V.L.), 1981.- Elemental and biochemical composition of Salps (Tunicata, Thaliacea). Mar. Biol., 63, 217-226.

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

ORSTOM

LE ZOOPLANCTON :
COMPOSITION FAUNISTIQUE DE LA FRACTION 35-2000 μ m

Par

BLANCHOT J.*
MOLL P.*

*Centre ORSTOM de NOUMEA
- B.P. A-5 - NOUMEA-CEDEX - Nouvelle-Calédonie.



F23214

RESUME

Une étude taxonomique du microzooplancton (35-200 μm), du mésozooplancton (200-2000 μm) et du macrozooplancton (>2000 μm) est faite à la fin de l'été austral à Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie Française par 15° de latitude sud et 148°10' de longitude ouest).

Les effectifs sont constitués pour 67,6 % de microzooplancton, 18,8 % de mésozooplancton et 13,6 % de macroplancton.

Les Copépodes tous stades confondus dominent le microzooplancton et le mésozooplancton, les Salpes dominent le macrozooplancton.

La biomasse planctonique est composée pour 2,6 % de microzooplancton, 73,7 % de mésozooplancton et 13,6 % de macrozooplancton.

L'importance du pourcentage des détritits dans le poids sec du seston diminue de la fraction (35-200 μm) avec 68 % à la fraction (>2000 μm) avec 0 %.

ABSTRACT

Taxonomic composition, numerical abundance and biomass of the microzooplankton (35-200 μm), mesozoplankton (200-2000 μm) and macrozooplankton (>2000 μm) were determined in the water of Tikehau (Tuamotu archipelago, French Polynesia, 15° S on 148°10' W).

The relative numerical abundance of micro-, meso-, and macrozooplankton were respectively 68,8 %, 18,8 %, 13,6 %.

Copepods were the most numerous zooplankters in the microzooplankton and mesozoplankton fractions and Salps in the macrozooplankton fraction.

Standing stock biomass for the same fractions were respectively 2,6 %, 73,7 % and 13,6 %.

The % of detritus in the dry weight decreased from -200 μm fraction 68 % to the + 2000 μm fraction 0 %.

INTRODUCTION

Les études du zooplancton des milieux coralliens sont rares et fragmentaires. La plupart portent sur le mésozooplancton MICHEL (1969) MICHEL et al (1971), SALE et al (1976), RENON (1977, 1978, 1979), BINET (1984, 1985), quelques unes sur le microzooplancton, HIROTA et SZYPER (1976), GOLD et MORALES (1977), GERBER et MARSHALL (1982).

En vue de connaître le rôle du plancton dans le fonctionnement de l'écosystème d'un atoll une étude est entreprise à Tikehau (15° de latitude Sud par 148°10' de longitude Ouest).

Dans un premier temps nous évaluons la composition faunistique du microzooplancton (35-200 μm) du mésozooplancton (200-2000 μm) et du macrozooplancton (>2000 μm). Pour les fractions de taille supérieures, une comparaison est faite avec celles des eaux océaniques environnantes. Le nanozooplancton (2-35 μm) sera étudié ultérieurement.

Les résultats sont présentés en proportion d'effectif et en proportion de biomasse par taxon. Un effort particulier est fourni pour connaître la nature animale ou détritique des particules contenues dans chaque fraction. Ces précisions sont nécessaires à l'interprétation des mesures globales de production et de composition chimique faites en parallèle (LE BORGNE et al., 1986).

I - MATERIELS ET METHODES

1.1. Récolte

Le microzooplancton est récolté par un filet de 35 μm de vide de maille, pêchant en trait vertical à la descente et à la remontée. Le volume filtré admis est le volume théorique. Il est égal au produit de la surface d'ouverture par la longueur parcourue (égale au double de la longueur du câble filé).

Le mésozooplancton et le macrozooplancton sont capturés par un filet WP2 (Anonyme, 1968) tracté verticalement du fond à la surface. Le volume d'eau filtrée est mesuré avec un débit-mètre T.S.K..

Tous les échantillons sont récoltés de jour aux emplacements indiqués fig. (1) : station 6 pour le microzooplancton, stations 1, 2, 6, 25 pour le méso et le macrozooplancton.

1.2. Fixation des organismes

Le microzooplancton est conditionné avec du formol 5 %, le mésozooplancton et le macrozooplancton avec une solution à 10 %. Dans les deux cas le fixateur est tamponné avec du tétraborate de sodium.

1.3. Observations microscopiques

1.3.1. Comptage du microzooplancton

Les comptages sont réalisés au microscope inversé. L'échantillon fixé est séparé par tamisage en 2 classes de taille (35-100 μm) et (100-200 μm).

1.3.2. Comptage du mesozooplancton et du macrozooplancton

Les comptages sont faits à la loupe binoculaire. Les classes de taille (200-500 μm), (500-2000 μm) et (>2000 μm) sont obtenues par séparation sur tamis métallique à la capture, les animaux sont fixés par la suite.

1.4. Evaluation du poids sec individuel des animaux des taxons les plus importants

Pour le microzooplancton, les animaux des taxons principaux (nauplies, copépodites+copépodes, larves d'Annélides...) sont isolés à la pipette, comptés puis placés sur filtres en fibre de verre Gelman préalablement pesés. L'échantillon est séché à l'étuve à 60° C pendant 24 h

puis pesé au microgramme. Pour le mésozooplancton et le macrozooplancton les animaux sont isolés à la pince et traités comme précédemment.

II - RESULTATS

2.1. Le microzooplancton à la station 6

2.1.1. La fraction 35-100 μm

L'effectif est de 1371 individus/ m^3 . Les métazoaires représentent 98 % de l'effectif total et près de 100 % de la biomasse (fig. 2, tableaux I, II). Les larves méroplanctoniques des bivalves dominent en nombre (776 individus/ m^3) et en biomasse (233 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$). Les nauplies sont les secondes par l'importance de l'effectif (557 individus/ m^3) et de la biomasse (178 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$), les autres taxons sont d'importance négligeable.

2.1.2. La fraction 100-200 μm

L'effectif est de 3200 individus/ m^3 . Les métazoaires forment 99,8 % de l'effectif total et 100 % de la biomasse. Les trois taxons les plus importants en effectif et en biomasse sont les nauplies avec un effectif de 1933 individus/ m^3 pour un poids de 1231 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$, les larves de bivalves avec 600 individus/ m^3 pour un poids de 480 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$ et les copépodites+copépodes avec 587 individus/ m^3 pour un poids de 1100 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$.

2.1.3. La fraction 35-200 μm

La biomasse est dominée à 70 % par les Copépodes avec 2509 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$ tous stades confondus. Les larves de bivalves représentent 20 % de la biomasse totale avec 713 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$. Les larves d'Annélides représentent 10 % de la biomasse totale avec 373 $\mu\text{gr}/\text{m}^3$. L'effectif faible des Annélides est compensé par un poids moyen important. Les poids individuels moyens des animaux sont indiqués au tableau II.

2.2. Le mesozooplancton

L'ensemble des résultats est présenté fig. 3 et tableau III. Dans le lagon (stations 2, 6, 25), l'effectif moyen des individus est de 1093/m³. Les Copépodes, les Salpes et les larves pluteus d'Echinodermes sont les plus abondants. L'effectif des Copépodes est comparable d'une station à l'autre, celui des Salpes et des larves pluteus présente une répartition spatio temporelle plus hétérogène. Les autres taxons ont un effectif très faible.

Les résultats en pourcentage de l'effectif total sont respectivement de 37 % pour les Copépodes, 24 % pour les Salpes et 14 % pour les larves d'Echinodermes.

A l'extérieur du lagon station 1, l'effectif moyen des animaux est de 419 individus/m³. Les résultats en pourcentage de l'effectif total sont respectivement de 70 % pour les Copépodes, 13 % pour les Appendiculaires et 4 % pour les Foraminifères. On notera l'absence de Salpes.

2.3. Le mesozooplancton et le macrozooplancton station 6

La station 6 considérée comme typiquement lagonaire a fait l'objet d'une étude des effectifs par classe de taille tableau IV fig. 4 qui complète et prolonge l'étude réalisée pour le microzooplancton.

Les Copépodes et les Salpes constituent les taxons les plus importants mais les pourcentages relatifs diffèrent par rapport à ceux présentés tableau III alors que les effectifs tous taxons confondus varient peu. Les Copépodes sont les plus nombreux dans les fractions (200-500 µm) avec 691 individus/m³ et (500-2000 µm) avec 229 individus/m³ les Salpes l'emportent numériquement dans la fraction (>2000 µm) avec 773 individus/m³. Le macrozooplancton a un effectif total de 921 individus par/m³. Les résultats en pourcentage moyen de l'effectif total de cette classe de taille sont respectivement de 84 % pour les Salpes, de 9 % pour les Copépodes et de 4 % pour les Chaetognathes.

Si l'on considère la fraction (200- 2000 μm) l'effectif total est composé à 73 % par les Copépodes, 8 % par les Salpes et 4 % par les Appendiculaires.

2.4. Variation temporelle des effectifs des Copépodes et des Salpes à la station 6 sur 10 jours

Les variations temporelles de la biomasse 1 à 4 trouvées par LE BORGNE et al (Réf.) se retrouvent dans la variation des effectifs tableau V. Les coefficients de variations des Copépodes et des Salpes sont respectivement de 0,460 et de 0,665.

2.5. Structure dimensionnelle de la biomasse, évaluation de l'importance des détritius

Le plancton étant extrait à la pipette ou à la pince, le tripton est isolé. L'importance des détritius décroît avec la taille des fractions considérées. Ils forment 70 % du poids du seston entre (35-200 μm), 14 % entre (500-2000 μm) et sont absents au-dessus, tableau VI.

N. B. : Les détritius de la fraction (35-200 μm) sont essentiellement constitués d'épines de Chaetoceros. Comme ces algues sont rares dans l'échantillon, l'on peut penser que les débris de frustules sont le souvenir d'un "bloom" passager. Il est vraisemblable que ce pourcentage soit proche du maximum possible.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étude porte sur quelques échantillons seulement, mais elle donne des informations précieuses sur la composition faunistique et les importances relatives du microzooplancton, du mésozooplancton et du macrozooplancton.

Les principales caractéristiques du zooplancton de l'atoll de Tikehau sont les suivantes :

- importance du mésozooplancton par rapport au microzooplancton (30 fois plus en biomasse) et du macrozooplancton (3 fois plus en biomasse) ;

- importance des Copépodes tous stades confondus pour les fractions (35-200 μm) et (200-2000 μm) ;

- absence des Tintinnides de la fraction (35-200 μm) ;

- prépondérance des filtreurs et des omnivores dans toutes les classes de taille. Les carnivores strictes représentés par les Chaetognathes forment 1,1 % de l'effectif et 3,7 % de la biomasse dans le plancton total ;

- importance de l'holoplancton par rapport au meroplancton. Ce dernier n'est bien représenté que dans le microzooplancton avec 30 % des effectifs.

Le microzooplancton de l'atoll de Tikehau est faible en effectif et en biomasse. L'absence des Tintinnides et le petit nombre des Copépodes y sont pour beaucoup. Les larves de Copépodes y sont 24 fois moins nombreuses qu'à Enewetak GERBER et MARSHALL (1982) et 2 à 4 fois moins nombreuses que dans les eaux côtières et les eaux océaniques de l'Est-Pacifique BEERS et STEWART (1971, 1969).

Malgré quelques différences méthodologiques, notamment des vides de maille légèrement différents des comparaisons peuvent être faite pour le mésozooplancton.

On retrouve l'opposition taxonomique présence de Salpes dans le lagon absence à l'extérieur et les différences des biomasses de 4 à 20 fois plus importante dans les eaux lagunaires que dans les eaux océaniques environnantes MICHEL et al (1971), MICHEL (1969), RENON (1978).

Ces variations existent également entre le plancton des eaux qui se situent à l'intérieur de la grande barrière et celui des eaux en provenance du large ; SALE et al (1976), SAMMARCO et CRENSHAW (1984).

La présence des Salpes en aussi grand nombre n'est pas signalée chez les autres auteurs et l'on peut présumer que les échantillons traités ici ont sans doute été capturés en période de "bloom".

TIKEHAU

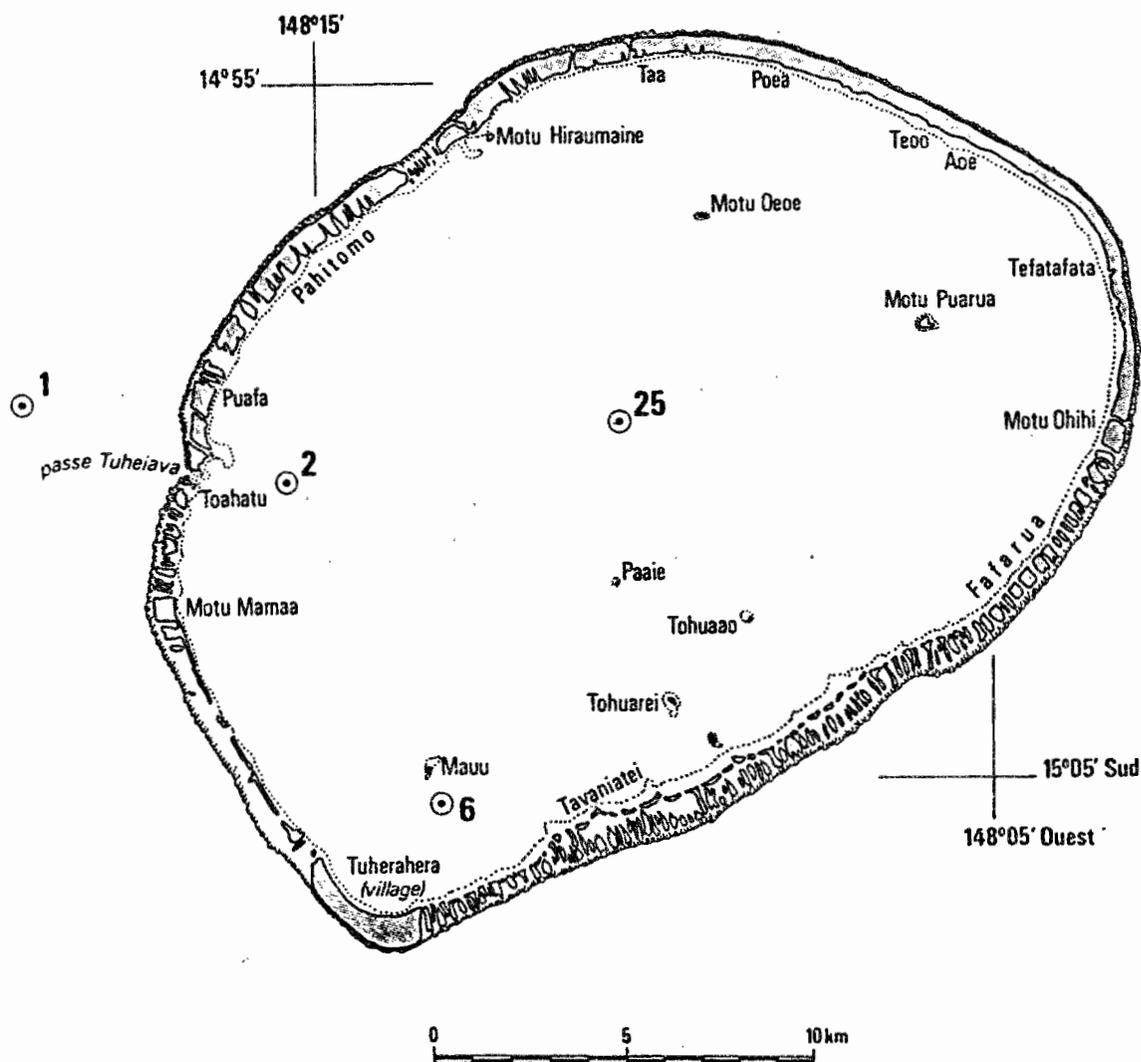


Figure 1 : L'atoll de TIKEHAU : localisation des stations prospectées.

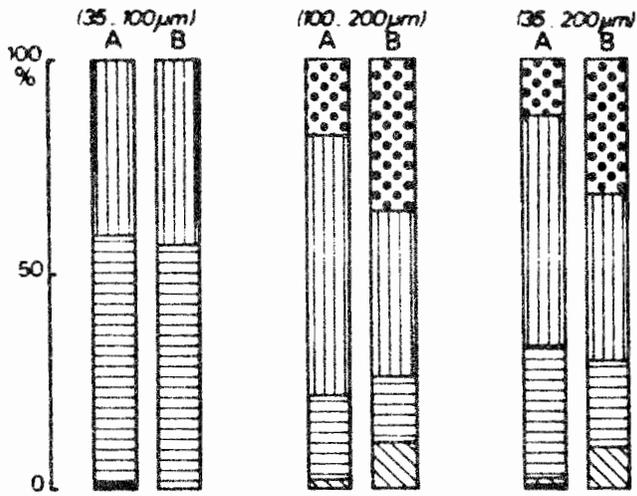


Figure 2 : Pourcentage en effectifs (A) et en poids (B) des taxons du microzooplancton par fraction de taille.

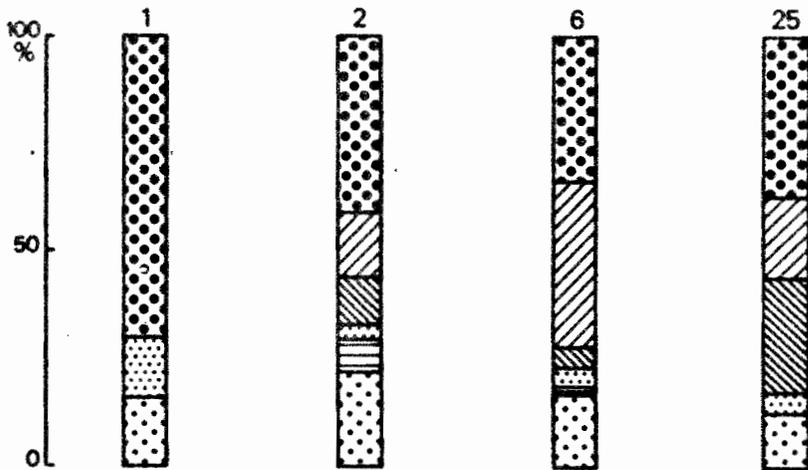


Figure 3 : Pourcentages en effectifs des taxons du mesozooplancton aux stations 1, 2, 6, 25.

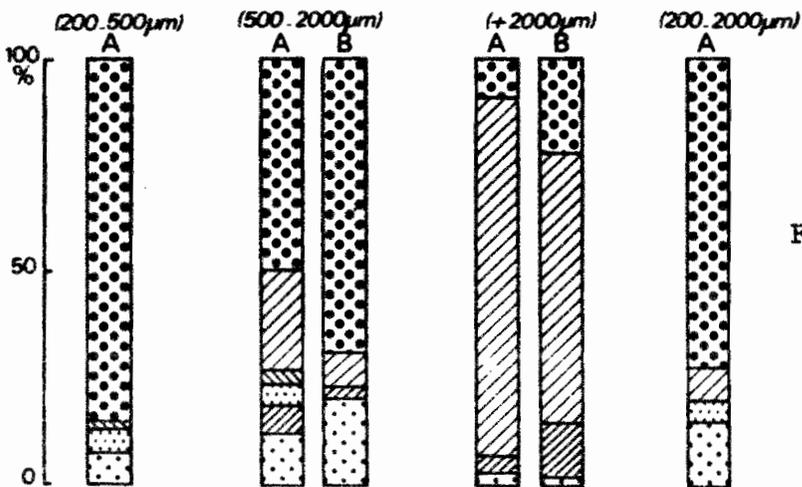


Figure 4 : Pourcentages en effectifs (A) et en poids (B) des taxons du mesozooplancton et du macrozooplancton par fractions de taille.

Symboles utilisés :

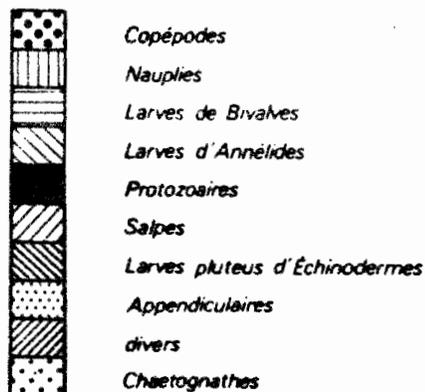


Tableau I : Abondance des taxons du microzooplancton/m³ et poids moyen par taxon (poids individuel moyen x effectif) en µgr (station 6).

	Effectif			Poids		
	35-100	100-200	35-200	35-100	100-200	35-200
Copépodes + Copépodites	2	587	589	-	1100	1100
Nauplies	557	1933	2490	178	1231	1409
Larves de Bivalves	776	600	1376	233	480	713
Larves d'Annélides	1	67	68	-	373	373
Gastéropodes	6	7	13	-	-	-
Foraminifères	5	2	7	-	-	-
Ciliés autres que Tintinnides	24	-	24	-	-	-
TOTAUX	1371	3196	4567	411	3184	3595

Tableau II : Poids sec individuel (µg) moyen des animaux fixés des principaux Taxons du microzooplancton (station 6)

	35-100 µm	100-200 µm
Copépodes + Copépodites	-	1,874
Nauplies	0,178	0,637
Larves de Bivalves	0,300	0,800
Larves d'Annélides	-	5,560

Tableau III : Abondance des taxons du mésozooplancton/m³
aux stations 1, 2, 6, 25

Stations	1	2	6	25
Taxons Copépodes	292	471	367	381
Salpes	-	165	421	196
Larves pluteus	2	120	54	268
Appendiculaires	56	39	48	36
Chaetognathes	11	33	59	35
Creseis	2	68	39	28
Larves de Gastéropodes	10	95	26	26
Larves de Bivalves	2	95	20	5
Ostracodes	5	3	42	1
Larves d'Annélides	3	16	9	8
Zoes de Brachyours	-	20	7	9
Nauplies	1	1	4	1
Oeufs de poisson	-	1	1	1
Larves de poisson	-	5	2	2
Décapodes	1	5	3	2
Doliolés	1	-	-	-
Siphonophores	12	-	-	-
Foraminifères	18	-	1	3
Hétéropodes	3	4	-	2
TOTAUX	419	1148	1107	1025

Tableau IV : Abondance des taxons du mesozooplancton et du macroplancton/m³ (station 6).

Taxons	200-500	500-2000	200-2000	> 2000
Copépodes	691	229	920	85
Salpes	-	104	104	773
Larves pluteus	18	15	33	13
Appendiculaires	40	17	57	7
Chaetognathes	6	29	35	39
Creseis	-	12	12	3
Gastéropodes	24	4	28	2
Bivalves	12	2	14	-
Ostracodes	1	9	10	-
Larves d'Annélides	15	15	30	5
Larves Zoes de Brachyours	2	7	9	2
Nauplies	1	2	3	-
Oeufs et larves de poissons	2	2	4	-
Decapodes	1	8	9	2
Hétéropodes	-	1	1	-
TOTAUX	813	456	1269	921

Tableau V : Variation des effectifs par m³ des effectifs des Copépodes et des Salpes à plusieurs jours d'intervalle. (CV = coefficient de variation)

Date	30/III	5/IV	9/IV	CV
Taxons				
Copépodes	532	367	920	0,460
Salpes	102	421	209	0,665

Tableau VI : Structure dimensionnelle de la biomasse des échantillons diurnes en mg/m³

Poids Taille en µm	Plancton	Seston	$\frac{\text{Plancton}}{\text{Seston}} \times 100$
35-200	3,5	11,0	31,8
200-500	-	15,8	-
500-2000	97,7	113,7	85,9
> 2000	31,4	31,4	100

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968 - UNESCO - Zooplankton sampling pp. 174.
- BEERS (J.R.) et STEWART (G.L.), 1971 - Microzooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical pacific. Deep sea Research, 18 : 861-883.
- BEERS (J.R.) et STEWART (G.L.), 1969 - Microzooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. Int. J. on life in oceans and coastal waters, 4, (3) : 182-189.
- BEERS (J.R.) et STEWART (G.L.), 1969 - The vertical distribution of microzooplankton and some ecological observations. J. Cons. Int. Explor. Mer., 33, (1) : 30-44.
- BINET (D.), 1984 - Copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle Calédonie : facteurs écologiques et associations d'espèces. Mar. Biol. 82 : 143-156.
- BINET (D.), 1985 - Essai d'utilisation de la diversité spécifique dans l'analyse des communautés de Copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle Calédonie. Mar. Biol. 88 : 85-99.
- GERBER (R.P.) et MARSHALL (N.), 1982 - Characterization of the suspended particulate organic matter and feeding by the lagoon zooplankton at Enewetak atoll. Bull. of Mar. Sc. 32, (1) : 290-300.
- GOLD (K.) et MORALES (E.), 1977 Studies on the Tintinnida of Enewetak atoll. J. Protozool 24 (4) : 580-587.
- HIROTA (J.) et SZYPER (J.), 1976 - Standing stocks of zooplankton size-classes and trophic levels in kaneohe bay, cahu, Hawaiian islands. Pacific. Science. 30, (4) : 341-361.
- LE BORGNE (R.), BONNET (S.) et CHARPY (C.), 1985 - Le zooplancton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : Biomasse, compositions élémentaires, respiration, excrétion, production ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 115-152.
- MICHEL (A.), 1969 - Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. Cahiers du Pacifique, 13 : 81-131.
- MICHEL (A.), COLIN (C.), DESROSIERES (R.) et DUDOT (C.), 1971 - Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords de la zone des passes de l'atoll de Rangiroa (archipel des Tuamotu, océan Pacifique Central). Cah. ORSTOM ; Sér. Océanogr., 9, (3) : 375-402.
- RENON (J.R.), 1977 - Zooplankton du lagon de Takapoto (Polynésie Française) Ann. Inst. Océanogr., 53 : 217-236.
- RENON (J.R.), 1978 - Un cycle annuel de zooplancton dans un lagon de Tahiti Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr., Paris, 16 (1) : 63-88.

- RENON (J.R.), 1979 - Abondance et répartition du zooplancton dans un complexe récifal de Polynésie Française. Cah. de l'Indo-Pac. 1, (4) : 353-388.
- SALE (P.F.), MC WILLIAM (P.S.), ANDERSON (D.T.), 1976 - Composition of the Near Reef Zooplankton at heron reef, Great Barrier Reef. Mar. Biol. 34, (1) : 59-66.
- SAMMARCO (P.W.) et CRENSHAW (H.), 1984 - Plankton community dynamics of the central Great Barrier Reef lagoon : Analysis of data from IKEDA et al., Mar. Biol. 82 : 167-180.

PUBLICATIONS DANS LA SERIE

"Notes et Documents d'Océanographie"
du Centre ORSTOM de Tahiti

Numéro

- 16 - INTES (A.), 1982.- La nacre en Polynésie Française (*Pinctada margaritifera* Linné, Mollusca, Bivalvia). Evolution des stocks naturels et de leur exploitation. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 16 : 46 p.
- 17 - CHABANNE (J.) et GALLET (F.), 1982.- La pêche bonitière en Polynésie Française en 1981. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 17 : 30 p.
- 18 - ROUGERIE (F.), MAREC (L.) et PICARD (E-P), 1982.- Caractéristiques hydroclimatiques de la zone marine polynésienne pendant l'année 1981. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 18 : 75 p.
- 19 - CHABANNE (J.) et UGOLINI (B.), 1983.- La pêche bonitière en Polynésie Française en 1982. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 19 : 30 p.
- 20 - PETIT (M.) et KULBICKI (M.), 1983.- Radiométrie aérienne et prospection thonière dans la zone économique exclusive de Polynésie Française. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 20 : 97 p.
- 21 - VILLIERS (L.) et MEYER (J.), 1983.- Pêche de prospection à la traîne de surface dans la zone marine polynésienne (1974-1980). ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 21 : 43 p.
- 22 - Ouvrage collectif, 1984.- L'atoll de Tikehau : Premiers résultats. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 22 : 146 p.
- 23 - INTES (A.) et COEROLI (M.), 1985.- L'huitre perlière de Polynésie Française : Bibliographie. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 23 : 12 p.
- 24 - Ouvrage collectif, 1985.- Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 24 : 138 p.
- 25 - BLANCHET (G.), CAILLAUD (L.) et PATAAFAITE (J.), 1985.- Un aspect de la pêche artisanale en Polynésie Française "les pièges à poissons de Tikehau". ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 25 : 116 p.
- 26 - ROUGERIE (F.), VIENNEY (J.P.) et MAREC (L.), 1985.- Les eaux côtières Nord de Tahiti et leur contexte hydroclimatique. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 26 : 26 p.
- 27 - ROUGERIE (F.), MAREC (L.) et WAUTHY (B.), 1985.- Caractéristiques hydroclimatiques de la zone marine polynésienne en 1982 et 1983. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 27 : 112 p.