

UNIVERSITE FRANÇAISE DU PACIFIQUE

Thèse présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'U.F.P.

Spécialité : Océanologie

par

Patrick BUAT

**IMPORTANCE ET ROLE DE LA MEIOFAUNE
DANS LE CYCLE DE LA MATIERE ET DE L'ENERGIE
DES LAGONS D'ATOLL**

Soutenue le 17 Décembre 1996, devant la commission d'examen composée de :

- | | | |
|-----------------|--------------------|--------------------------------------|
| - Président : | - Pr C.PAYRI : | Université Française du Pacifique |
| - Rapporteurs : | - Dr. A. INTES : | ORSTOM |
| | - Pr. G. SARAZIN : | Université Paris VII |
| - Examineurs : | - Dr. G. BOUCHER : | CNRS / MNHN (directeur de thèse) |
| | - Dr C. HILY : | CNRS (directeur de thèse) |
| | - Pr. D. DOUMENC : | Muséum National d'Histoire Naturelle |

Laboratoires d'accueils :

- Centre ORSTOM de Tahiti
- Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris



".....
*Homme, nul n'a sondé le fond de tes abîmes,
O mer, nul ne connaît tes richesses intimes,
Tant vous êtes jaloux de garder vos secrets !*
....."

"l'Homme et la mer" C. Baudelaire

A Mamie Monique !!

Cote: ~~Ax 13 629~~ Ex: 1

AVANT PROPOS

Je voudrais exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui, par leurs conseils et leur soutien moral, m'ont aidé à mener à bien ce travail. Elles sont beaucoup trop nombreuses pour être toutes citées ici, mais je tiens à remercier particulièrement :

Messieurs Boucher et Hily mes directeurs de thèse qui se sont toujours montrés disponibles pour m'encourager et me conseiller pendant de longues années.

Monsieur Sarazin, professeur à Paris VII pour ses conseils concernant les analyses d'ammonium et qui a gentiment accepté d'être l'un des rapporteurs de ce travail. Qu'il soit assuré de ma profonde reconnaissance.

Je remercie également Madame Payri, professeur à l'Université Française du Pacifique, qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider le jury.

Je remercie Monsieur le professeur Doumenc, directeur du laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie, de m'avoir accueilli au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris et d'avoir accepté de participer au jury d'examen, malgré un emploi du temps très chargé.

Je suis très reconnaissant à Monsieur André Intes, directeur du centre ORSTOM de Brest, d'avoir accepté de juger ce manuscrit en tant que rapporteur.

Monsieur Pages, chercheur au centre ORSTOM de Tahiti, pour son indéfectible soutien tant professionnel qu'amical et qui m'a aidé à réaliser un chapitre important de ce mémoire.

Madame Fossati, ingénieur de recherche à l'Orstom qui a pris le temps de traiter quelques unes de mes données et n'a eu de cesse de m'encourager à persévérer.

Monsieur Philippe Gérard a pris de son temps pour réaliser les analyses CHN au centre de Nouméa. Qu'il trouve ici l'expression de ma reconnaissance.

Alain Benoît Rassat qui m'a gentiment autorisé à utiliser à mon gré, ses résultats non publiés.

Enfin, une grande partie de ce travail fut réalisé en Polynésie. Je voudrais donc remercier M. Boccas, directeur du centre de Papeete et l'ORSTOM pour avoir mis à ma disposition, les moyens matériels nécessaires à mon séjour en Polynésie et à la réalisation des indispensables missions sur l'atoll de Tikehau. Je garderai un très bon souvenir des personnes que j'y ai côtoyé et qui ont toujours eu un mot de réconfort dans les moments difficiles, particulièrement mon chef de programme M. Charpy et Madame Charpy-Roubaud, phytobenthologiste distinguée. Je n'oublierai pas non plus, la bonne humeur communicative de notre tandem de bactériologistes, messieurs Dufour et Torreton. Pascal Bach qui m'a initié aux joies des statistiques. Sans oublier mes compagnons de bureau, thésards comme moi, Caroline Jehl, Patrick Frouin et Jean-Yves Meyer avec qui j'ai découvert l'intérieur des îles. J'associerai également le personnel administratif et technique, principalement Monsieur Carabasse qui m'a offert son amitié.

Et puis, je voudrais tout particulièrement exprimer ma profonde gratitude à la famille Thieme, qui m'a accueilli ou plutôt recueilli, à mon arrivée à Tahiti et m'a ouvert les portes d'une autre Polynésie, dont ne parle pas les guides touristiques.

Que soit également remercié Théodore Teakura qui m'a très amicalement hébergé et aidé lors de mes séjours solitaires sur l'atoll de Tikehau. Enfin, je remercie ma famille et mes amis pour leur soutien sans faille.

Je ne saurais oublié les personnels du Biologie des Invertébrés Marins et de Malacologie, qui m'ont accepté comme un des leur à mon retour vers la métropole. La qualité de leur accueil et leurs conseils pendant les années de rédaction au Muséum National d'Histoire Naturel m'ont été une aide précieuse pour la réalisation de ce mémoire. Qu'ils soient toutes et tous assurés de ma reconnaissance.

Le présent travail a été financé par une allocation du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (MESR) de 1992 à 1995 et par des financements de recherche de l'Orstom.

RESUME

Ce travail a permis de décrire le compartiment méiofaune des substrats meubles du lagon de l'atoll de Tikehau et de préciser son intégration dans le cycle de la matière et de l'énergie. Les paramètres environnementaux et biologiques caractérisant les sédiments de la périphérie des pinacles et ceux de l'ensemble du lagon ont été mesurés en relation avec la composition et la densité des principaux groupes du méiobenthos. Les pinacles enrichissent le milieu adjacent par exportation de matière sous forme variées. A l'échelle du lagon, trois ensembles sédimentaires peuvent être distingués sur la base du pourcentage de particules fines. A chaque type de fond correspond un peuplement méiobenthique particulier dominé par quatre taxa principaux. Les nématodes dominent dans tous les peuplement suivis par les copépodes et les turbéllariés. Le dernier groupe d'importance, les polychètes, est le principal représentant de la mixofaune. Les différents types de fond sont présents sur les cônes détritiques des pinacles, faisant apparaître ceux-ci comme une réplique à échelle réduite du système lagonaire. Les cônes détritiques des pinacles pourraient donc s'avérer être de précieux outils d'étude écologique de la méiofaune des lagons d'atoll.

Les résultats montrent que la méiofaune de l'atoll de Tikehau présente une compensation métabolique vis-à-vis de la température. La demande en oxygène de la méiofaune n'est pas plus élevée que dans les domaines tempérés et contribue pour 5% à la demande en oxygène totale du sédiment. L'efficacité de production est moyenne (40%) pour les trois groupes considérés et la productivité annuelle de la méiofaune de Tikehau est faible ($P/B = 5$). Toutefois, la productivité varie en fonction du taxon. Les nématodes et les polychètes ont une très faible productivité annuelle ($P/B_{an} = 3$), alors que celle des copépodes est comparable aux valeurs observées dans d'autres milieux ($P/B_{an} = 15$). La production méiobenthique dépendra de la structure du peuplement donc du type de fond mais reste globalement peu élevée. La production annuelle moyenne du méiobenthos du lagon est $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

Les mesures de l'excrétion azotée et de la production de fèces montrent également que la minéralisation directe de Carbone et d'Azote organique, bien que peu importante pour les trois groupes considérés, se révèle très supérieure au flux à l'interface eau-sédiment. La plus grande partie de la matière organique consommée par le méiobenthos est rejetée dans l'environnement presque intacte.

Les résultats suggèrent donc que la méiofaune jouerait un rôle important de transformateur de la matière organique permettant de la rendre plus rapidement disponible pour le compartiment bactérien. L'excrétion d'ammonium permettrait également de favoriser la production bactérienne. En revanche, la faible productivité de la méiofaune ne permettrait pas son exploitation par les niveaux supérieurs à l'exception des zones proches du pinnacle.

Mots-clés : Polynésie Française - Tuamotu - Atoll - Méiobenthos - Respiration - Excrétion - Défécation
- Bilan du carbone.

SUMMARY

This study has allowed to describe the meiofauna compartment and to specify its integration in the matter and energy cycle in soft bottoms of Tikehau atoll (French Polynesia). Environmental and biological parameters which characterise the sediments on the periphery of the pinnacles and in the whole lagoon have been measured together with the composition and density of the main groups of the meiobenthos. The pinnacles enrich the adjoining areas by exporting material in various forms. In the lagoon, three types of sediments can be distinguished based on the percentage of silt content. Each type of sediment has its own meiobenthic community which is dominated by four taxonomic groups. Nematodes dominate all communities, followed by copepods and turbellaria. Polychetes are the last group which is of any importance and the main representative of the mixofauna. The different types of sediments are all present on the detrital cones of the pinnacles and make them appear to be a small scale reproduction of the system found in the lagoon. Therefore, the detrital cones of the pinnacles is a valuable tool for studying the ecology of meiofauna in atoll lagoons.

The results show that meiofauna of Tikehau atoll exhibits metabolic compensation against temperature. The oxygen demand of meiofauna is not any higher than in temperate regions and it makes up for 5% of the total oxygen demand of the sediment. The efficiency of production is weak (40%) for the three groups considered and the total annual production of the meiofauna of Tikehau is small ($P/B=5$). Nevertheless, productivity varies with taxonomic groups. Nematodes and polychetes have small annual productions ($P/B=3$), while copepods have a production comparable to what has been observed in other places ($P/B=15$). The production of meiofauna will depend on the structure of the community, hence on the type of sediment, but it will be small in general. The average annual production of the meiobenthos in the lagoon is $1\text{ g C m}^{-2}\text{ year}^{-1}$.

Measurements of both nitrogen excretion and faeces production show that the direct remineralisation of carbon and organic nitrogen is not very important for the three groups considered, though it is much higher than the flux measured at the water-sediment interface. The largest part of the organic matter, which transit through the gut, is released nearly undegraded into the environment.

The results suggest that meiofauna is playing an important role in transforming organic matter and making it available to the bacteria compartment much quicker. Ammonia excretion could also favour bacterial production. As a consequence, the small productivity of meiofauna might not allow its usage by higher trophic levels with the exception of areas close to pinnacles.

Key-words : French Polynesia - Tuamotu - Atoll - Meiobenthos - Respiration - Defecation - Excretion
- Production - Carbon budget



SOMMAIRE

INTRODUCTION - PROBLEMATIQUE 1

Part I : RAPPEL DES CONNAISSANCES

1 LA MEIOFAUNE

<i>1-1 Généralités sur la méiofaune</i>	5
1-1-1 Définition et composition	5
1-1-2 Morphologie	6
1-1-3 Nutrition	6
1-1-4 La méiofaune source de nourriture	8
1-1-5 Reproduction	10
1-1-6 Distribution et abondance	11
<i>1-2 La méiofaune en domaine tropical</i>	14
<i>1-3 Place de la méiofaune dans les flux d'énergie</i>	16

2 SITE DE L'ETUDE

<i>2-1 Localisation</i>	19
<i>2-2 Rappel sur les atolls</i>	21
<i>2-3 Géomorphologie de Tikehau</i>	23
<i>2-4 Climatologie</i>	27
<i>2-5 Hydrologie</i>	27
2-5-1 Les courants	27
2-5-2 La température	29
2-5-3 La salinité	29
2-5-4 Les nutriments	29

<i>2-6 Production primaire et matière organique pélagique</i>	31
<i>2-7 Production primaire et matière organique benthique</i>	31
<i>2-8 Conclusion</i>	33

Part II : ECOLOGIE DE LA MEIOFAUNE DE TIKEHAU

1 MATERIEL ET METHODE

<i>1-1 Principes de l'échantillonnage</i>	34
<i>1-2 Plan d'échantillonnage</i>	35
1-2-1 Le lagon	35
1-2-2 Le cône détritique du pinacle	36
1-2-3 Les hoa	38
<i>1-3 Acquisition des paramètres</i>	40
1-3-1 Prélèvement de terrain	40
<i>1-3-1-1 La méiofaune</i>	40
<i>1-3-1-2 Les paramètres du milieu</i>	41
1-3-2 Traitement des prélèvements au laboratoire	42
<i>1-3-2-1 la méiofaune</i>	42
<i>1-3-2-2 Les facteurs environnementaux</i>	46
<i>1-4 Traitement des données</i>	49
1-4-1 Facteurs de conversion	49
1-4-2 Description des peuplements	50
1-4-3 Traitement statistique	51

2 RESULTATS

<i>2-1 Le cône détritique du pinacle</i>	54
2-1-1 Les paramètres de l'environnement	54
<i>2-1-1-1 La profondeur</i>	54
<i>2-1-1-2 Le taux de pélites</i>	54

2-1-1-3 <i>La Matière Organique Totale</i>	54
2-1-1-4 <i>L'ATP</i>	57
2-1-1-5 <i>La Chlorophylle <u>a</u></i>	57
2-1-1-6 <i>La macrofaune</i>	57
2-1-1-7 <i>Les macrophytes</i>	60
2-1-1-8 <i>La sédimentation</i>	60
2-1-1-9 <i>Structure environnementale des stations</i>	63
2-1-1-10 <i>Discussion : les conditions environnementales</i>	69
2-1-2 <i>La méiofaune</i>	72
2-1-2-1 <i>Les densités</i>	72
2-1-2-2 <i>Structure des peuplements</i>	76
2-1-2-3 <i>Les Biomasses</i>	84
2-1-3 <i>Répartition du Carbone Organique dans les sédiments</i>	88
2-1-4 <i>Discussion sur le pinacle</i>	90
2-2 <i>Le lagon</i>	94
2-2-1 <i>Les paramètres environnementaux</i>	94
2-2-1-1 <i>La profondeur</i>	94
2-2-1-2 <i>La structure sédimentaire</i>	94
2-2-1-3 <i>La MOT</i>	98
2-2-1-4 <i>La sédimentation</i>	98
2-2-1-5 <i>Discussion sur l'environnement</i>	101
2-2-2 <i>La méiofaune</i>	101
2-2-2-1 <i>Les densités</i>	101
2-2-2-2 <i>La structure des peuplements</i>	108
2-2-2-3 <i>Les biomasses</i>	113
2-2-3 <i>Le Carbone Organique</i>	116
2-2-4 <i>Discussion sur le lagon</i>	116
2-3 <i>Les hoa</i>	119
2-3-1 <i>Conditions environnementales</i>	119
2-3-1-1 <i>La granulométrie</i>	119

2-3-1-2 <i>La MOT</i>	119
2-3-1-3 <i>La sédimentation</i>	119
2-3-1-4 <i>Discussion sur l'environnement</i>	121
2-3-2 <i>La méiofaune</i>	122
2-3-2-1 <i>Les densités</i>	122
2-3-2-2 <i>La structure des peuplements</i>	125
2-3-2-3 <i>Les biomasses</i>	129
2-3-3 <i>Le Carbone Organique</i>	131
2-3-4 <i>Discussion sur les hoa</i>	131
3 SYNTHÈSE ET CONCLUSION SUR L'ÉCOLOGIE DE LA MEIOFAUNE DE TIKEHAU	134

Part III : ECOPHYSIOLOGIE DE LA MEIOFAUNE DE TIKEHAU

INTRODUCTION	137
1 MATÉRIEL ET MÉTHODE	
1-1 <i>La respiration</i>	140
1-1-1 <i>Rappel des méthodes existantes</i>	140
1-1-1-1 <i>Les techniques ne nécessitant qu'un seul individu</i>	140
1-1-1-2 <i>les techniques utilisant plusieurs individus</i>	144
1-1-2 <i>La technique utilisée : le microrespiromètre SI</i>	145
1-1-2-1 <i>Description</i>	145
1-1-2-2 <i>Echantillonnage</i>	145
1-1-2-3 <i>Traitement des échantillons aux laboratoires</i>	147
1-1-2-4 <i>Protocole expérimental</i>	147
1-1-2-5 <i>Méthode de calcul</i>	149
1-2 <i>L'excrétion</i>	150
1-2-1 <i>Mesure de l'ammonium excrété</i>	150

1-2-2 Les fèces	151
1-3 <i>Mesure de la production et facteurs de conversion</i>	151
2 RESULTATS	
2-1 <i>La respiration</i>	152
2-1-1 sensibilité de l'appareil	152
2-1-2 Influence de la température sur les nématodes	155
2-1-3 Respiration de la méiofaune du lagon de Tikehau	157
2-1-3-1 <i>Les nématodes</i>	157
2-1-3-2 <i>Les copépodes</i>	159
2-1-3-3 <i>Les polychètes</i>	161
2-1-3-4 <i>La respiration de la méiofaune à l'échelle du lagon de Tikehau</i>	161
2-1-4 Discussion	163
2-2 <i>l'excrétion</i>	166
2-2-1 l'ammonium	166
2-2-2 Les fèces	166
2-2-3 Discussion sur l'excrétion	169
2-3 <i>Estimation de la production de la méiofaune</i>	171
3 SYNTHÈSE ET CONCLUSION SUR L'ECOPHYSIOLOGIE: LE BILAN DU CARBONE	179

Part IV CONCLUSION GENERALE

1 La méiofaune de l'atoll de Tikehau	183
2 Place et rôle de la méiofaune dans le cycle de la matière	183
3 Physiologie de la méiofaune	185

INTRODUCTION

INTRODUCTION - PROBLEMATIQUE

A l'heure où la Polynésie Française voit se tarir sa principale source de revenus avec la fermeture du Centre d'Expérimentation du Pacifique (CEP), elle se cherche de nouvelles ressources pour asseoir son développement futur. Pour cela, elle mise principalement sur le tourisme et la perle noire produite pour l'essentiel dans le plus grand de ses cinq archipels : les Tuamotu.

L'enjeu économique :

Les Tuamotu sont composés de 76 atolls qui constituent l'ossature même de la ressource polynésienne et ce à tous les niveaux. En effet, c'est aux Tuamotu que le touriste trouvera les immenses plages de sables blanc ou rose bordées par les cocotiers et c'est également là, qu'il trouvera les perles de légendes destinées à la fabrication de bijoux d'une rare beauté. A cela, s'ajoute un intérêt purement local, puisque les Tuamotu constituent le vivier polynésien. Ils représentent la principale source, presque unique, de poissons de lagon vendus sur le marché de Tahiti. Certains des atolls les plus proches de Tahiti sont ainsi d'ores et déjà menacés de surexploitation alors que l'existence, le fonctionnement et la survie de ces oasis de vie dans le désert océanique reste un mystère presque entier.

Cette connaissance est donc capitale et urgente pour le développement durable d'un territoire dont la surface totale des terres émergées représente à peine la moitié de la Corse, mais composé d'une multitude de petites îles disséminées sur une surface équivalente à l'Europe, au milieu de l'un des océans les plus pauvres du monde : le Pacifique tropical.

L'enjeu scientifique :

Dans le contexte général de la connaissance des flux biogéochimiques à l'échelle des mers du globe, la communauté scientifique porte un intérêt particulier à l'organisation et au fonctionnement des zones côtières et à leur rôle dans le fonctionnement global de la planète. C'est pourquoi en 1992, l'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération) a mis en place, un programme pluridisciplinaire " CYcle de l'Energie et de la matière dans les Lagons d'atoll " (CYEL), sur l'atoll de Tikehau. L'objectif du programme CYEL est de déterminer le fonctionnement énergétique du lagon de Tikehau, c'est-à-dire connaître l'origine et le devenir des éléments nutritifs que sont le Carbone, le Phosphore et l'Azote, indispensables au développement du réseau trophique, afin de proposer un modèle de fonctionnement et aider les décideurs à mieux gérer et exploiter cette ressource capitale autant que fragile (Fig 1). Les informations nécessaires pour établir un tel modèle font particulièrement défaut en milieu corallien comme le remarque Alongi (1989b).

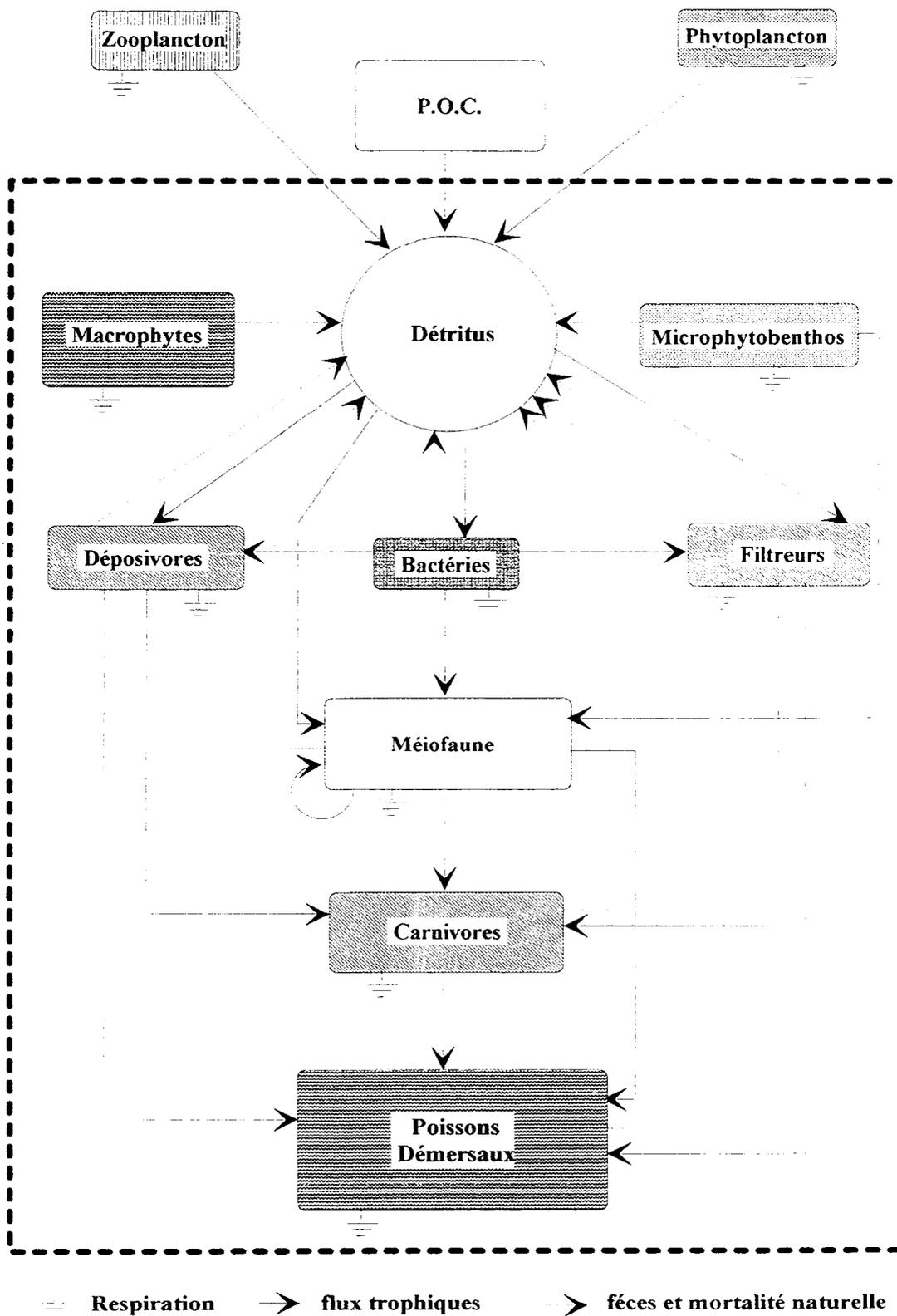


Fig. 1 : Schéma conceptuel simplifié des flux d'énergie benthiques de Tikehau

De 1982 à 1987 le programme "Atoll", mené par l'Orstom en collaboration avec d'autres organismes de recherche et universités français et étrangers, avait permis d'obtenir une bonne connaissance de la structure physique (géomorphologie, hydrodynamisme, sédimentologie etc..) de l'atoll de Tikehau et au niveau biologique, une évaluation des stocks de poissons exploités, de la ressource végétale terrestre, des productions végétales planctonique et benthique, des stocks de nutriments etc.. Ces paramètres considérés comme acquis n'ont donc pas été repris ici. Cependant, le compartiment benthique n'avait pu être traité au-delà du microphytobenthos. Les fortes biomasses de la méiofaune comparées à celles de la macrofaune enregistrées en milieu tropical (Villiers et al., 1987 ; Thomassin et al., 1976), laissent présager une contribution importante de la méiofaune dans le circuit énergétique, notamment dans la minéralisation de la matière organique. Ceci, en raison de cycles de vie rapides et d'une place charnière dans le réseau trophique comme consommateur des compartiments microbiens, microphytobenthiques et détritiques et comme proie pour les niveaux trophiques supérieurs (macrobenthos et poissons). La méiofaune est susceptible d'intervenir doublement dans cette minéralisation. Indirectement, en favorisant l'activité de la boucle bactérienne et directement, par assimilation de matière organique et relargage, entre autres, de carbone minéral (CO_2) et d'azote minéral (NH_4^+), issus du métabolisme (Findlay et Tenore, 1982 ; Gray, 1985 ; Feller et Warwick, 1988). La détermination du métabolisme de la méiofaune s'avère donc indispensable à l'estimation de sa contribution aux flux à l'interface eau-sédiment. D'une part, pour déterminer son importance pour la minéralisation, et d'autre part pour déterminer sa production, ressource exploitable pour les niveaux supérieurs. CYEL se devait donc de compléter les connaissances du programme "Atoll" en y ajoutant :

- l'étude des flux,
- la variable zoobenthique des sédiments meubles, par une étude de la macrofaune et de la méiofaune.

Il ne sera traité dans ce travail que de la méiofaune.

Objectifs de l'étude :

L'étude proposée ici comporte donc deux grandes étapes :

(1) la première est une étude écologique, dont l'objectif est la connaissance de la méiofaune en tant que compartiment biologique et l'évaluation de son importance en termes de densité et de biomasse, associée à la compréhension des principaux facteurs environnementaux qui la régissent. Peu d'études ont été menées sur la méiofaune des milieux coralliens polynésiens (Salvat et Renaud-Mornant, 1969 ; Renaud-Mornant et al., 1971 ; de Vaugelas, 1980 ; Thomassin et al., 1982 ; Grelet, 1987 ; Villiers et al., 1987). La plupart, s'intéressant principalement à la description des peuplements. Une seule modélisation d'un écosystème incluant la méiofaune ayant été réalisée récemment sur l'île haute de Moorea (Arias-González, 1994).

(2) Dans un second temps une étude ecophysiological a été réalisée, afin d'évaluer le flux énergétique transitant par ce compartiment. Pour cela, des mesures de consommation d'oxygène ont été

réalisées au laboratoire, destinées à avoir une première idée du métabolisme de la méiofaune, ainsi que des mesures d'excrétion d'ammonium et de production de fèces. (Fig. 2)

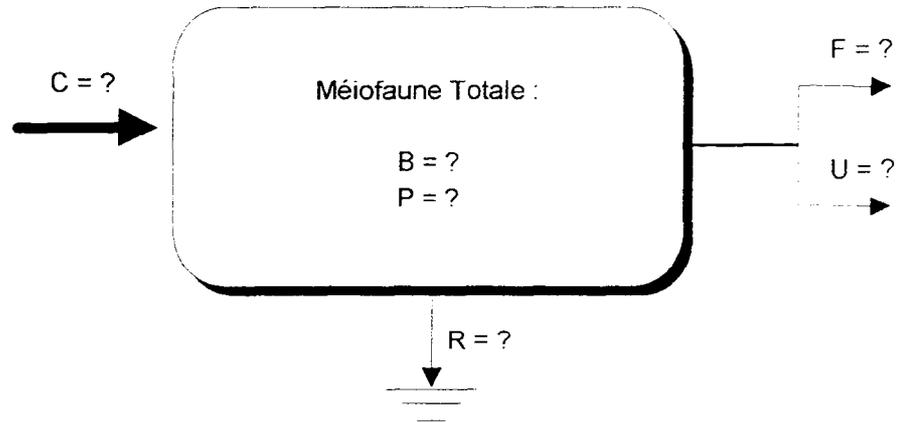


Fig. 2 : **Représentation des objectifs de la présente étude.** C : Consommation ; R : Respiration ; F : Fèces ; U : Excrétion azotée ; B : Biomasse ; P : Production.

Partie I

RAPPEL DES CONNAISSANCES

I LA MEIOFAUNE

1-1 Généralités sur la méiofaune

1-1-1 Définition et composition

Le terme de faune interstitielle fait référence aux organismes vivant dans l'eau interstitielle piégée entre les grains de sable. Le terme de Méiofaune introduit et défini par Mare (1942), fait référence à des métazoaires de taille comprise entre 100 μm et 2000 μm ("meio" signifiant "plus petit" en grec) vivant entre les grains de sables dans cet espace interstitiel et non sur la base d'une référence taxonomique. De ce fait, la plupart des principaux phyla d'invertébrés sont présents au sein de la méiofaune, ainsi 22 des 33 phyla de métazoaires possèdent au moins quelques taxa méiobenthiques (Coull, 1988). Les métazoaires de taille supérieure à 2 mm sont qualifiés de macrofaune et ceux de taille inférieure à 100 μm de microfaune. Presque 50 ans après son apparition dans le langage scientifique, le terme méiofaune est encore très controversé quant à sa définition exacte puisque les limites de tailles varient selon les auteurs. En effet, cette partition dimensionnelle ne recouvre qu'imparfaitement les classifications zoologiques puisque certains individus ou espèces typiques de la méiofaune (tels que les nématodes) peuvent présenter des longueurs corporelles supérieures à 2 mm et que les macrobenthologistes ont pris l'habitude de tamiser leurs échantillons sur des tamis de 1 mm de vide de maille susceptibles de retenir les formes juvéniles des taxa typiquement macrobenthiques. Le chevauchement des limites de tailles supérieures et inférieures entre méiofaune et macrofaune a conduit les méiobenthologistes à distinguer deux catégories de méiobenthos :

- **le méiobenthos vrai** : qui représente les animaux passant toute leur vie au sein de la méiofaune. Les principaux groupes en sont les nématodes, copépodes et turbellariés.

- **le mixobenthos ou méiobenthos temporaire** : qui sont les animaux ne passant qu'une partie de leur vie au sein de la méiofaune. Ce sont essentiellement les stades juvéniles du macrobenthos comme les annélides, bivalves, amphipodes etc...

Pour cette étude nous retiendrons les limites suivantes qui sont les plus couramment admises (Higgins et Thiel, 1988). La méiofaune est définie comme étant tous les animaux passant au travers d'un tamis de 1 mm de vide de maille et retenus sur un tamis de 40 μm . L'étude de la méiofaune est un phénomène récent qui remonte aux années 1920-1930. Son importance n'a été reconnue qu'à partir des travaux de Remane (1933, 1940, 1951) en Allemagne et Swedmark (1964) à Roscoff. Pourtant certains organismes sont connus depuis la 18^e siècle (Higgins et Thiel, 1988) et quelques pionniers avaient déjà établi les bases de la taxonomie des principaux groupes (De Man 1876 ; Cobb 1914-1920 ; Filippjev 1918 pour les nématodes) dès le début du siècle. La méiofaune est présente dans tous les milieux que ce soit les sols, les nappes phréatiques, l'eau douce (lacs et rivières) et bien sûr le domaine marin, des

régions polaires glacées à l'équateur (Swedmark, 1964 ; McIntyre, 1969) dans les milieux oxygénés aussi bien qu'anoxiques (Renaud-Mornant et al., 1984). La plupart des principaux phyla d'invertébrés sont présents au sein de la méiofaune, ainsi 22 des 33 phyla de métazoaires possèdent au moins quelques taxa méiobenthiques (Coull, 1988). Pour pouvoir coloniser le milieu interstitiel, ces groupes ont développé un certain nombre de caractéristiques spécifiques, aussi bien morphologiques que biologiques.

1-1-2 Morphologie

Morphologiquement, les espèces se caractérisent par divers renforcements des parois corporelles comme des spicules épidermiques (Turbéllariés et Opisthobranthes), épines ou cuticules (Gastrotriches) généralement absents chez les espèces non interstitielles témoignant d'un besoin de protection mécanique. Cette protection mécanique peut aussi s'exprimer par une capacité de contraction exacerbée (Ciliés, Turbéllariés etc.). Convergence de forme également avec une nette propension à développer des formes allongées, vermiformes plus adaptées au déplacement entre les grains de sable, même dans les groupes pour lesquels cette morphologie est inhabituelle (Coelentérés, Opisthobranthes); ou alors des formes aplaties. La plupart des espèces sont également capables de se fixer sur les grains de sables au moyen d'organes adhérents ou de crochets. Enfin, les animaux possèdent des moyens de positionnement dans l'espace, nécessaires pour maintenir l'équilibre dans un environnement dynamique plus ou moins instable. La plupart des espèces sont d'ailleurs mobiles ou au moins semi-sessiles. Les espèces complètement sédentaires sont extrêmement rares (Swedmark, 1964).

1-1-3 Nutrition

Si les adaptations morphologiques ont fasciné le zoologiste, les adaptations biologiques se révèlent fondamentales pour le fonctionnement de l'écosystème. Outre la mobilité, la nutrition et le mode de reproduction conditionnent la régulation des flux de matière. Toutes les options d'utilisation de la ressource nutritive se rencontrent au sein de la méiofaune. Swedmark (1964), a retenu 4 principaux types alimentaires pour la méiofaune, (1) les prédateurs qui se nourrissent sur la microfaune, la méiofaune voire la petite macrofaune vivante, (2) les mangeurs de films bactériens et de diatomées, (3) les détritivores et (4) les suspensivores. La seconde catégorie regroupe une telle variété d'animaux qu'elle a été sous-divisée dès 1933 par Remane en fonction du mode d'ingestion de la nourriture. En revanche, les suspensivores sont très rares puisqu'ils ne sont représentés que par des formes sédentaires.

Les nématodes, groupe dominant dans bon nombre de milieux, ont été divisés en 4 groupes trophiques en fonction de la structure de leur cavité buccale (Wieser, 1953). Le groupe des mangeurs sélectifs de dépôts est constitué d'espèces dont la cavité buccale presque inexistante ne leur permettrait

d'exploiter que des particules figurées de petites tailles comme les bactéries. Les suceurs d'épistrates dotés d'une cavité buccale faiblement armée de dents brouteraient les dépôts se développant à la surface des grains de sables et sont susceptibles de percer les frustules de diatomées. Enfin, les prédateurs omnivores à la cavité buccale fortement armée de dents et de crochets capturent les proies vivantes ou mortes et pourraient ingérer de grosses particules. Cependant une telle distinction n'exclut pas la possibilité pour des avaleurs d'assimiler essentiellement les bactéries développées sur les particules qu'ils ingèrent, de même pour les omnivores (Heip et al., 1985). De plus, des comportements de "gardening" ont été mis en évidence (Riemann et Schrage, 1978). Les nématodes sécrètent du mucus en abondance, lequel est rapidement colonisé par des bactéries dont elles tirent leur ressource nutritive. Le même nématode réingère ce mucus colonisé par les bactéries se nourrissant de celles-ci. L'étude des tubes digestifs n'apportent que peu de renseignements sur les régimes alimentaires, puisque si on y retrouve les parties dures des particules ingérées, en revanche elle ne fournit aucune indication concernant l'ingestion d'organismes mous faciles à digérer tels que les protozoaires (Renaud-Mornant et al., 1984). De même les copépodes, autre groupe dont le régime alimentaire a été très étudié, montrent une grande diversité dans les régimes alimentaires (Hicks et Coull, 1983). Les copépodes semblent se nourrir essentiellement sur 3 sources de nourriture, les diatomées, les bactéries et les débris organiques. Cependant des expériences de laboratoire ont montré que certains copépodes peuvent se révéler prédateurs de méiofaune comme les nématodes ou les ciliés (Hicks et Coull, 1983 ; Rieper, 1985 ; Lehman et Reid, 1992).

Il existe également d'autres sources de nourritures disponibles. L'absorption de matière organique dissoute peut être une source nutritionnelle importante. Chia et Warwick (1969), Montagna (1984) montrent que la méiofaune et principalement les nématodes sont capables d'utiliser la matière organique dissoute. Il a même été suggéré que la MOD puisse être la principale ressource nutritive de juvéniles de nématodes et que les adultes conserveraient cette possibilité comme appoint alimentaire. Cette absorption de MOD semble possible chez d'autres taxa comme les copépodes (Hicks et Coull, 1983) et même les Oligochètes, puisqu'on rencontre souvent dans les milieux eutrophes des espèces dépourvues de tube digestif mais possédant des bactéries symbiontes sous-cuticulaires (Renaud-Mornant et al., 1984). Le phénomène de "gardening" décrit chez les nématodes semble exister chez d'autres groupes notamment les copépodes harpacticoides (Hicks et Coull, 1983). La plupart des études menées au laboratoire montrent que nématodes et copépodes sont capables d'utiliser une gamme de ressources nutritives bien plus large que celle supposée d'après l'analyse des tubes digestifs. Cependant, ces études ont montré également que les espèces étaient hautement sélectives dans leur choix alimentaire. Ainsi le nématode *Chromadora macrolaimoides*, sur les 20 espèces de diatomées proposées comme nourriture, en ingérait 11 en quantités suffisantes pour survivre parmi lesquelles, 5 permettaient de maintenir l'élevage sur plusieurs générations et seulement 2 permettaient de maintenir l'élevage indéfiniment (Tietjen et Lee, 1973).

1-1-4 la méiofaune source de nourriture

La méiofaune est susceptible d'être consommée par une grande variété d'animaux. Ainsi certaines espèces méiofauniques prédatrices comme les Kinorynches, quelques Copépodes et Nématodes également, ont été observées au laboratoire en train de se nourrir sur d'autres espèces méiofauniques. Une espèce méiofaunique prédatrice de méiofaune pouvant même être la proie d'autres organismes méiofauniques. Par exemple, un nématode libre vivant dans les sols, *Butlerius sp.*, se nourrit de nématodes phytoparasites comme *Rhabditis sp* mais est également la proie du copépode Harpacticoïde *Phyllognathopus viguieri* (Lehman et Reid, 1992). Ce phénomène est également observé en milieu marin où *Enoplus brevis* à l'âge adulte est un redoutable prédateur d'autres nématodes et d'oligochètes mais est lui-même la proie du turbellarié *Proxenetes deltoides* (Hellwig-Armonies et al., 1991). Toutefois, la méiofaune unique prédatrice de la méiofaune signifierait que celle-ci se situe en fin de chaîne alimentaire et serait un "cul de sac" écologique. Cette hypothèse avancée par certains auteurs (McIntyre, 1964 ; Marshall, 1970) est aujourd'hui largement sujette à caution. Des restes de méiofaune ont ainsi été observés dans divers organismes de la macrofaune comme les Holothuries (Salvat et Renaud-Mornant, 1969), les crevettes (Service et al., 1992) et surtout chez les petits poissons benthiques tels les gobies (Villiers, 1979), ou les juvéniles d'espèces beaucoup plus importantes, aussi bien benthiques (Castel et Lasserre, 1982) que pélagiques comme les saumons ou les merlans (Webb, 1991a,b ; Coull, 1995).

La contribution de la méiofaune au régime alimentaire des niveaux trophiques supérieurs reste cependant mal connue à différents niveaux. Ainsi, les groupes méiofauniques ne semblent pas avoir la même importance trophique. Les études concernant la méiofaune ont essentiellement porté sur son rôle dans la nutrition des poissons et ce sont essentiellement les copépodes qui en subissent la prédation. Les nématodes, pourtant taxon dominant, ne semblent pas prendre une part importante à leur nutrition (Hicks et Coull, 1983). Pourtant une étude récente montre que les juvéniles de merlan capturent une grande quantité de nématodes dans les mangroves d'Australie (Coull, 1995) et de grandes quantités de nématodes ont été retrouvées dans les estomacs de mugillidés et de divers gobies (Lasserre et al., 1975). Ces différences de "qualité" des méiobenthontes peuvent trouver une explication avec les comportements de ces groupes qui les rendent plus ou moins accessibles aux prédateurs. Les nématodes vivent dans le sédiment et sont capables de s'y enfoncer profondément, en dehors de la zone de prélèvement des poissons démersaux. *A contrario*, les copépodes dont de nombreuses espèces sont épibenthiques, surtout dans les sédiments fins et les vases, et toujours limités à la couche oxygénée du sédiment sont plus accessibles pour des chasseurs comme les poissons (Coull et al., 1989). Ce paramètre comportemental semble être un facteur clé du rôle trophique de la méiofaune. Ainsi, Coull (1988) fait remarquer que les études niant un rôle trophique de la méiofaune étaient réalisées généralement dans les sables où l'espace interstitiel permet un déplacement aisé, tandis que les études lui attribuant un rôle trophique étaient au contraire réalisées dans les substrats vaseux ou phytaux. La

question se pose donc de savoir si la méiofaune est indispensable aux espèces prédatrices ou seulement un complément alimentaire ?

Il semble aujourd'hui confirmé que les copépodes sont une ressource importante et indispensable à la croissance des jeunes poissons au moment de leur recrutement benthique (Renaud-Mornant et al., 1984). Les copépodes avec leur différents stades larvaires fournissent une large gamme de proies pouvant accompagner parfaitement l'évolution de la taille et de la forme de la bouche des juvéniles. Selon les espèces de poissons considérées, les copépodes représentent jusqu'à 80 % de l'alimentation des juvéniles voire 100 % pour les jeunes saumons keta (Renaud-Mornant et al., 1984). Puisque la méiofaune est une ressource indispensable au développement de certains niveaux supérieurs, la question se pose de savoir si les prédateurs sélectionnent ou non leur proie ?

Il convient de distinguer le mode de capture du prédateur. Pour des espèces psammivores comme les Holothuries, l'ingestion de méiofaune se fait au tout venant il n'y pas de choix du prédateur. Par contre, chez les crevettes ou les poissons qui requièrent une nourriture discrète, le choix est possible. Il semble qu'il existe un choix chez la plupart des espèces prédatrices qui se fait à différents niveaux. Le premier critère est la taille des proies. Ainsi la méiofaune prélevée sera d'abord les espèces de grandes tailles dont la capture est d'un point de vue énergétique plus rentable pour le prédateur puisque son effort de capture est diminué (Renaud-Mornant et al., 1984). Ensuite les espèces proies pour deux poissons de même espèce vivant dans des régions différentes dépendront des disponibilités locales. Suivant la nature du prédateur les groupes prélevés varient. Ainsi les poissons prélèvent en majorité des copépodes mais différentes études montrent que les crevettes prélèvent plutôt des espèces vermiformes telles que les nématodes polychètes et oligochètes (Bell et Coull, 1978 ; Service et al., 1992). Enfin, puisque les prédateurs choisissent leur proies, quelles sont les relations proies-prédateurs ? Les proies régulent-elles le nombre de prédateurs et vice-versa ?

La réponse est complexe. Certains auteurs montrent que la prédation est susceptible de réduire considérablement l'abondance des espèces proies (Castel et Lasserre, 1982 ; Service et al., 1992 ; Coull, 1995). Pour d'autres, au contraire, la consommation ne permet pas d'expliquer les variations de population des espèces proies (Webb et Parsons, 1991 ; Webb, 1991a). Enfin, dans une étude sur les relations proies-prédateurs centrée autour de l'activité d'une crevette, Posey et Hines (1991) constatent que la crevette peut induire une réduction de l'abondance de bon nombre d'espèces benthiques mais que cet effet varie saisonnièrement. Il constate également que l'influence de la crevette sur la méiofaune est fonction de la prédation dont elle est elle-même l'objet et qui conduit à une variabilité de sa distribution créant des vides qui sont autant de refuges pour ses propres proies. Il est probable que la prédation a un rôle essentiel à jouer dans la régulation des espèces méiobenthiques, toutefois il ne s'agit sans doute que d'un facteur parmi d'autres dont l'importance et le rôle est variable suivant les écosystèmes.

1-1-5 Reproduction

Une des adaptations importantes à la vie interstitielle consiste à contrôler le mode de reproduction. La réduction de la taille a conduit à une réduction du nombre de cellules de l'organisme, qui se manifeste au niveau de l'appareil génital par la perte d'un organe lorsqu'il est double normalement. Ceci a pour conséquence la réduction du nombre de gamètes émis, entre 1 et 10 oeufs à la fois pour la plupart des espèces (Swedmark, 1964 ; Mc Intyre, 1969 ; Renaud-Mornant et al., 1984). Il s'agira donc pour les espèces méiofauniques d'assurer la reproduction grâce à des adaptations portant essentiellement sur la fécondation et la protection des jeunes. La fécondation se fait souvent par copulation entre individus dioïques ou hermaphrodites, bien que les appareils copulateurs soient le plus souvent primitifs (stylets copulateurs des nématodes, pseudo-pénis des Tardigrades et Gastrotriches) voire inexistant (simples pores génitaux chez certains Gastrotriches et Archiannelides). La fécondation peut également être assurée par l'intermédiaire de spermatophores, notamment chez les copépodes Harpacticoïdes, qui permettent de fertiliser les ovules de plusieurs pontes, en préservant le sperme de conditions osmotiques défavorables (Hicks et Coull, 1983).

Un autre trait marquant de la reproduction de la méiofaune est la protection des jeunes par divers moyens. La viviparité est très répandue et apparaît même chez des groupes dont ce n'est pas le mode de reproduction habituel, tels que les Coelentérés, les Nématodes et les Gastrotriches (Swedmark, 1964). Un autre type de protection très répandu est la fixation d'oeufs sur la femelle, directement sur le corps ou dans des sacs ovigères. Lorsque les oeufs sont pondus dans le milieu environnant, ils le sont soit individuellement soit regroupés dans des sacs, mais dans les deux cas les oeufs se fixent généralement d'eux-mêmes sur le substrat, limitant de ce fait la dispersion. Les jeunes ne sont ensuite libérés qu'à un stade souvent avancé de développement. Le développement peut même être direct et les jeunes libérés sont alors très proches de l'adulte. Les stades larvaires sont le plus souvent benthiques. Les phases larvaires pélagiques existent chez certaines espèces d'annelides comme *Protodrilus adherens* (Swedmark, 1964) qui ont la propriété de pondre un grand nombre d'oeufs en seule fois. Mais ces cas sont rares et la phase pélagique tend à être écourtée.

La faible production de gamètes par les espèces méiofauniques a fait supposer aux premiers auteurs qu'elle était compensée par une reproduction continue tout au long de l'année (Swedmark, 1964). Cependant, des études plus récentes semblent indiquer que si cette reproduction continue existe, elle n'est pas la règle générale. Celle-ci est généralement saisonnière du moins dans le domaine tempéré. Ainsi, une étude réalisée en Caroline du nord, portant sur 5 espèces de copépodes Harpacticoïdes (Coull et Wernberg, 1975), montrent que si des femelles gravides peuvent être observées toutes l'année, elles appartiennent à des espèces différentes suivant le moment de l'année. De même les études en laboratoire menées sur les nématodes montrent que la durée de développement des embryons est profondément affectée par la température et la nourriture disponible entre autres paramètres (Heip et al., 1985). En fait des cycles de reproduction saisonniers semblent bel et bien

exister au moins en milieu tempéré, qui seraient dans certains cas, une réminiscence de rythmes acquis sous d'autres latitudes (Renaud-Mornant et al., 1984). Ainsi, les espèces qui disparaissent ou régressent en hiver dans les régions boréales, pourraient être issues d'une migration en provenance de régions plus chaudes. *A contrario*, celles qui se reproduisent l'hiver et disparaissent en été, seraient issues des hautes latitudes.

1-1-6 Distribution et abondance

Etant donné la grande diversité de milieux colonisés par la méiofaune, l'abondance varie énormément d'un site à un autre, voire pour un même site selon les saisons. On peut cependant s'attendre dans la plupart des cas à trouver quelques millions d'individus par mètre carré de sédiment (Coull, 1988). Dans les eaux marines dont la profondeur est inférieure à 100 m l'abondance tend à se trouver dans une fourchette de 500 à 3000 ind. 10 cm⁻², tandis que les abondances enregistrées aux profondeurs plus élevées sont en général plus faibles d'un ordre de grandeur. Trois types de milieux peuvent se distinguer dans le domaine marin, le milieu intertidal, le milieu subtidal peu profond et le milieu profond.

Le milieu intertidal est celui qui a été le plus étudié et c'est sans doute le plus varié au niveau des conditions environnementales. Les abondances fluctuent énormément d'une aire géographique à une autre ou d'un niveau à l'autre si bien que seules des valeurs indicatives de minima et de maxima relevées peuvent être indiquées ici. Les plus faibles valeurs se trouvent dans une fourchette de 76 à 413 ind. 10 cm⁻² dans les vases de l'Inde (Rao et Misra, 1983) les plus fortes allant jusqu'à 22860 ind. 10 cm⁻² pour les seuls nématodes, lors des pics d'abondances printaniers dans une vase de Cornouaille anglaise (Warwick et Price, 1979). Le milieu subtidal peu profond a également été très étudié. Les abondances sont là encore très variables selon les régions et le type de sédiment étudié. Les plus faibles densités sont de 45 et 165 ind. 10 cm⁻² en Allemagne (Coull, 1988) tandis que des densités exceptionnellement élevées de 5626 - 6061 ind. 10 cm⁻² ont été observées dans des vases peu profondes de la mer de Beaufort (Carey et Montagna, 1982) et jusqu'à 7600 ind. 10 cm⁻² dans des sédiments fins de l'atoll de Fangataufa dans le Pacifique sud (Gourbault et Renaud-Mornant, 1990). Le milieu profond se manifeste par ses abondances sensiblement plus faibles puisque les densités n'atteignent que rarement les 1000 ind. 10 cm⁻² même si Shirayama (1984) rapporte des densités de 1315 ind. 10 cm⁻² en mer de Japon.

La plupart des milieux sont dominés par les Nématodes, suivis le plus souvent par les Copépodes, les Oligochètes et les Turbellariés. Toutefois, dans certaines conditions de stabilité sédimentaire, de salinité et de structure du sédiment, les Copépodes ou d'autres groupes peuvent devenir majoritaires. C'est ainsi qu'en mer Baltique, dans des sables grossiers avec une eau à très faible salinité (6-7 ‰) les Oligochètes prédominent tandis que les Nématodes sont quasiment absents

(McIntyre, 1969). La distribution de la méiofaune n'est cependant pas homogène dans le sédiment. Des disparités s'observent à toutes les échelles étudiées.

- *Distribution horizontale* : La dispersion horizontale à grande échelle est connue pour toutes les catégories du domaine vivant et peut facilement être expliquée par des variations des conditions environnementales. Parmi les principaux facteurs régissant l'abondance et la diversité de la méiofaune, on trouve la granulométrie, la salinité et la température. La granulométrie est l'un des facteurs les plus importants (Coull, 1988). Il agit principalement par le taux de particules fines qui détermine l'espace de vie des espèces interstitielles. C'est ainsi qu'un taux de 3 % de pélites semble être une valeur critique pour l'installation des formes interstitielles des copépodes Harpacticoïdes (Villiers et al., 1987). De même des expériences en laboratoire montrent que les copépodes choisissent certaines textures sédimentaires lorsqu'un choix leur est proposé. D'autres paramètres granulométriques peuvent intervenir pour l'installation de la méiofaune tels la porosité, le coefficient de tri et la dimension moyenne des grains. En outre, dans le cas de nombreux Aschelminthes et copépodes Harpacticoïdes, la médiane granulométrique peut s'avérer être un facteur déterminant pour l'installation d'espèces typiquement interstitielles. La granulométrie est régie par l'hydrodynamisme, particulièrement crucial dans les faibles fonds ou en milieu intertidal. L'hydrodynamisme provoque un continuel remaniement de la surface sédimentaire et régule la teneur en particules fines. Ainsi, les nématodes ont besoin d'un substrat assez compact sur lequel ils peuvent prendre appui pour leur déplacement (Riemann, 1995). Un substrat trop instable constitue un handicap pour leur développement. C'est ainsi qu'ils sont particulièrement nombreux dans les sédiments fins ou dans les vases, là où l'hydrodynamisme est le plus faible. En outre, l'hydrodynamisme conditionne l'oxygénation du sédiment en favorisant le renouvellement de l'eau interstitielle par un effet de "pompage-buvardage" (Renaud-Mornant et al., 1984). De nombreux groupes aérobies stricts tels les Copépodes et les Turbellariés sont dépendant de la couche oxygénée du sédiment et voient leur installation limitée dans les milieux peu oxygénés. Un autre facteur très important est la température. Clasing (1976) montre que les densités de la méiofaune suivent fidèlement la courbe des températures de l'eau sus-jacente. De nombreuses études de physiologie indiquent que la température influe sur le métabolisme général des individus (Lasserre, 1976 ; Wieser et Schiemer, 1977) ou modifie le temps de développement. Elle peut également avoir une action indirecte en agissant sur la ressource nutritive sous forme de bactéries ou de diatomées. De même étroitement liée à la température, la salinité peut avoir une influence considérable sur les densités de la méiofaune. La salinité dépend de l'évaporation et du mélange avec les apports d'eau douce éventuels par précipitation ou rivières. Ce paramètre est principalement important en milieux estuariens et intertidaux. Elle affecte donc la répartition du méiobenthos suivant sa capacité à tolérer des variations de salinité.

- *Distribution verticale* : Tous ces paramètres présentent des gradients verticaux dans la colonne sédimentaire. L'oxygénation et la température notamment, induisent des variations dans la distribution verticale des méiobenthotes dans le sédiment. La densité totale de méiofaune tend à diminuer rapidement avec la profondeur en liaison avec l'évolution des conditions physico-chimiques et de nombreux auteurs ont noté que la majeure partie des méiobenthotes se trouvent dans les premiers centimètres. La répartition verticale est donc susceptible de subir une évolution saisonnière. Ainsi Tietjen (1969) montre un enfoncement général de la nématofaune durant les températures hivernales. Toutefois la distribution verticale dépend également du groupe taxonomique considéré, y compris dans les zones anoxiques. Ainsi les nématodes sont susceptibles de pénétrer profondément le sédiment, les copépodes en revanche sont cantonnés dans la couche oxygénée du sédiment (Hicks et Coull, 1983 ; Villiers et al., 1987).

- *Microdistributions* : Il existe des microdistributions sur des surfaces sédimentaires d'apparences homogènes à des échelles où les paramètres physico-chimiques sont insuffisants pour les expliquer. Cette distribution contagieuse est connue pour tous les groupes de la méiofaune (Vitiello, 1968 ; Findlay, 1981 ; Hicks et Coull, 1983 ; Heip et al., 1985). Plusieurs raisons peuvent être invoquées pour expliquer ces microdistributions.

La répartition de la ressource nutritive. Santos et al. (1995) ont montré que les copépodes et dans une moindre mesure les nématodes sont attirés par des taches de diatomées. De même pour des animaux nécrophages, un cadavre peut attirer les animaux avoisinant créant de ce fait des vides dans leur répartition. (Gerlach, 1977)

La prédation peut également contribuer aux microrépartitions. Un avaleur de sable comme une Holothurie absorbe de grande quantité de sédiment avec la méiofaune qu'elle contient (Salvat et Renaud-Mornant, 1969). De la même façon les structures biogéniques telles que terriers, tubes etc.. créent des discontinuités spatiales des peuplements à petite échelle. Ainsi, de petites dépressions (inférieures à quelques centimètres de diamètre) peuvent abriter une population de copépodes plus de deux fois supérieure à celle observée en dehors des dépressions (Sun et al., 1993). En Tasmanie, la richesse spécifique et la diversité des nématodes est significativement réduite par l'activité de bioturbation du crabe soldat *Mictyris platycheles* (Warwick et al., 1990). Dans l'océan profond les boules de vases créées par le polychètes *Tharyx luticastellus* sont attractives pour sept des 40 espèces de copépodes étudiées dont trois utilisent ces boules comme habitat créant des microdistributions (Thistle et Eckman, 1990). *A contrario* Jensen et al. (1992) observent une disparition de la méiofaune dans le mur du tube de l'entéropneuste *Stereobalanus canadensis* en relation avec la présence dans ce mur de 3 types de bromures de phénol issus du métabolisme de l'animal.

D'autres raisons internes au comportement de la méiofaune peuvent aboutir à cette distribution agrégative de la méiofaune. La compétition inter-spécifique peut conduire à une ségrégation spatiale.

Ou encore des comportements sociaux liés à la fonction reproductive (copulation, éclosion des oeufs etc..).

1-2 La méiofaune en domaine tropical.

Toutes ces caractéristiques écologiques de la méiofaune sont généralisables aux domaines subtropical et tropical. Cependant, les régions tropicales qui représentent environ 30 % des côtes continentales du monde présentent des différences essentielles avec les plus hautes latitudes tant au niveau climatique que océanographique (Alongi, 1990). Ainsi parmi les traits climatiques marquants peuvent être évoqués, les régimes de moussons très variables, le haut niveau d'ensoleillement qui associé à une grande variabilité régionale des précipitations et apports d'eau douce conduit à de forts gradients de température et de salinité entre les zones tropicales. Ces traits climatiques associés aux écosystèmes particuliers aux régions tropicales que sont les mangroves et les récifs coralliens, contribuent à la création d'une très grande variété d'habitats disponibles le long des côtes subtropicales et tropicales (Alongi, 1990). Nous nous intéresserons plus particulièrement aux récifs coralliens car les mangroves sont absentes en Polynésie. Alongi (1989a) propose une revue très complète sur les mangroves et nous renvoyons le lecteur à celle-ci pour de plus amples informations à ce sujet.

Les densités du méiobenthos observées dans les régions tropicales sont similaires à celles relevées dans les habitats analogues des régions tempérées (Alongi, 1990). Mais étant donné la grande variabilité des habitats disponibles elles fluctuent très largement. Ainsi, les densités peuvent-elles être aussi faibles que 38 ind.10 cm⁻² sur le récif frangeant de Moorea (Grelet, 1987) ou aussi élevées que 7585 ind.10 cm⁻² dans les sables fins de Fangataufa (Gourbault et Renaud-Mornant, 1990). Toutefois, dans la plupart des cas les densités de la méiofaune totale sont comprises dans une fourchette de 500 à 2500 ind.10 cm⁻². On a souvent recherché des différences de densités en fonction de la zonation particulièrement dans les récifs coralliens. Ainsi les plus faibles densités seraient trouvées dans les sables lagonaires tandis que le récif barrière serait plus riche et les maxima de densité obtenus dans les sables de la pente externe (Thomassin et al., 1982 ; Grelet, 1987). En Nouvelle-Calédonie, les densités sont très variables en fonction de trois types de sédiments. Les vases proches de l'île ont les densités les plus faibles (1214 ind.10 cm⁻²) les plus fortes densités étant observées dans les sables blancs proches de la barrière récifale (3239 ind.10 cm⁻²), entre ces deux extrêmes les sables gris avec des densités intermédiaires (1732 ind.10 cm⁻²) (Boucher et Clavier, 1990). De telles différences n'ont pas été retrouvées en Australie où les densités de méiofaune totale sont similaires quelle que soit la zonation (Alongi, 1989a). Les variations observées sont sans doute dues à des variations des paramètres physico-chimiques dans ces zones notamment l'hydrodynamisme et la teneur en matière organique.

Les densités varient également en fonction de la profondeur d'échantillonnage dans la colonne sédimentaire. En surface, la méiofaune totale est souvent inférieure à 500 ind.10 cm⁻² et décroît rapidement avec la profondeur. Ainsi Villiers et al. (1987) considèrent qu'en moyenne 90 % de la

méiofaune se trouve dans les deux premiers centimètres de sédiment. Mais cette diminution est très variable selon les groupes considérés. Comme dans les milieux tempérés les nématodes dominent les peuplements (Villiers et al., 1987 ; Boucher et Gourbault, 1990 ; Alongi, 1989a,b ; Gourbault et al., 1995 ; Ólafsson et al., 1995 ; Boucher, in press) avec les copépodes comme second groupe dominant. Cependant, il arrive fréquemment que les copépodes prennent le pas sur les nématodes dans les sédiments grossiers et instables (Alongi, 1989a ; Grelet, 1987). Dans la couche anoxique, pourtant les copépodes disparaissent rapidement.

Les premières études en domaine tropical consistaient essentiellement en une description des communautés. On a longtemps cru que la stabilité apparente des conditions physico-chimiques dans les milieux tropicaux favoriserait le développement d'un grand nombre d'espèces et que de ce fait la diversité dans les milieux tropicaux devait être plus forte que celles de leurs homologues tempérés. De récentes études comparatives semblent pourtant indiquer le contraire. Les indices de Shannon-Wiener mesurés sont souvent assez voisins de ceux mesurés en milieux tempérés pour un milieu comparable sur un même groupe. Ainsi les variations de diversité spécifique intra-latitudes sont souvent plus fortes que les variations entre les latitudes (Alongi, 1990). Boucher (1990), Boucher et Lamshead (1995) dans une étude comparative de la diversité des nématodes remarquent que les échantillons tropicaux ne sont pas plus diversifiés que les échantillons tempérés et suggèrent que les milieux stables aussi bien que les milieux perturbés génèrent de faibles diversités, tandis que les milieux intermédiaires favoriseraient les fortes diversités. La diversité tend à diminuer des grandes masses continentales vers les îles océaniques isolées. Ainsi la diversité des nématodes est significativement supérieure dans le Pacifique sud-ouest que dans le Pacifique central (Kotta et Boucher, in press). La faible diversité des nématodes tropicaux suggère que les assemblages benthiques tropicaux sont plus soumis au stress que leurs équivalents tempérés. Ces organismes sont soumis à de grandes variations de température, salinité, d'oxygénation et autre disponibilité en nourriture (de Vaugelas 1980 ; Alongi, 1990). On peut donc se poser la question de leur tolérance au stress. Les quelques rares études comparatives entre méiofaune tropicale et tempérée semblent indiquer que les animaux tropicaux ne sont pas plus résistants aux stress que leurs homologues tempérés (Alongi, 1990). Deux possibilités s'offrent aux poïkilothermes pour résister au stress, la migration vers des milieux plus cléments ou l'adaptation métabolique. La modification de la répartition spatiale existe en milieu subtropical, puisque la variation de la répartition saisonnière de trois espèces de nématodes des Bermudes, a pu être expliquée par leur tolérance respective aux variations de température (Wieser et Schiemer, 1977). En revanche, l'existence de mécanismes métaboliques permettant à la méiofaune tropicale de maintenir son activité au même niveau sur un large gradient du paramètre étudié reste incertaine. De tels mécanismes ont été mis en évidence chez les poissons mais n'ont pas été retrouvés chez les ciliés (Alongi, 1990). La plupart du temps la consommation d'oxygène des invertébrés tropicaux peut être extrapolée à partir de la consommation d'oxygène en fonction de la température des espèces tempérées. Mais de telles observations manquent dans le domaine de la méiofaune. Pourtant elles sont capitales pour l'étude des

flux énergétiques et notamment du carbone, étant donnée la place charnière de celle-ci dans le réseau trophique. Sans compensation métabolique, la consommation d'oxygène et donc le besoin énergétique dont elle est l'expression sera beaucoup plus élevée pour un animal tropical que pour son équivalent tempéré, puisque la consommation d'oxygène est fonction de la température.

1-3 Place de la méiofaune dans le flux énergétique

L'étude des flux énergétiques se base sur l'équation de Winberg (1960) $C = P + R + F + U$: où C est la consommation ; P, la production totale (croissance somatique et reproduction) ; R, la respiration ; F, les fèces et U, l'excrétion (Petrusewicz, 1967). Le principal problème posé par la méiofaune réside dans la difficulté technique de mesurer ces différents paramètres. La respiration est le paramètre le mieux connu, car le plus facilement mesurable en laboratoire (Wieser et Kanwisher, 1961 ; Lasker et al., 1970 ; Klekowski, 1971 ; Atkinson, 1973 ; Lasserre, 1976 ; Warwick et Price, 1979 ; Garcia, 1982). Ainsi les respirations individuelles sont très variables d'une espèce à l'autre généralement comprises entre 20 et 2000 ml O₂ h⁻¹ g⁻¹ (poids sec d'animal). La respiration spécifique varie suivant plusieurs critères. La taille des individus, les grandes espèces ont une intensité métabolique plus faible que les petites. Le mode de vie, à taille égale des espèces plus ou moins sédentaires auront une intensité métabolique plus faible qu'une espèce prédatrice. Le milieu de vie également, les variations de température et d'oxygénation ont une incidence très forte sur l'intensité métabolique. La plupart des espèces voient leur métabolisme augmenter avec la température. De même pour la teneur en oxygène, la consommation d'O₂ diminue dans les milieux pauvres en oxygène. Toutefois certaines espèces développent une tolérance vis-à-vis des variations d'un ou plusieurs paramètres ce qui leur permet de ne pas être affectées par les variations de ce facteur dans une gamme plus ou moins étendue. Cette gamme de variation dans laquelle la respiration reste constante s'appelle le plateau adaptatif (Lasserre, 1976). D'autres espèces peuvent développer une compensation métabolique. Par exemple une espèce tempérée vivant en général à 15°C et ne possédant pas de plateau adaptatif, voit son intensité métabolique augmenter entre 5°C et 20°C. Cette espèce déplacée dans un milieu plus chaud par exemple à 20°C, au bout d'une période d'adaptation aura à 20°C la même intensité métabolique qu'à 15°C dans son précédent milieu. Par contre les variations du métabolisme avec la température seront identiques entre 5 et 20°C dans son milieu d'origine, qu'entre 10 et 25°C dans le second (Alongi, 1990). En revanche, en ce qui concerne l'excrétion seules quelques rares publications existent (Gray, 1985 ; Harris, 1973).

La meilleure estimation possible de la production est faite dans les conditions naturelles par des méthodes de marquage d'individus d'âges connus (Feller et Warwick, 1988). La diversité des peuplements méiobenthiques, les cycles de vie courts (quelques semaines), des durées de développement souvent très longues par rapport au cycle de vie, et une reproduction continue assez répandue en particulier chez les nématodes, rendent inapplicables les méthodes classiques de la

dynamique des populations (Renaud-Mornant et al., 1984 ; Vranken et al., 1986). On doit donc utiliser des méthodes de cultures en laboratoire introduisant des biais pour connaître la production. Ainsi, Gerlach (1971) sur la base d'une culture a modélisé très grossièrement la production au cours d'un cycle de vie (génération) d'un nématode *Chromadorita tenuis* et a obtenu un $P/B_{\text{génér}}$ de trois qui semble correspondre assez bien à ce qui a pu être observé sur d'autres espèces (*Monhystera disjuncta* : $P/B_{\text{génér}} = 2,2$). Ensuite pour obtenir la productivité annuelle, il a multiplié par le nombre de génération par an. Sur *M. disjuncta*, Gerlach (1971) a observé 12 générations par an soit un P/B annuel de 26. Le manque de connaissance des cycles de vie de la méiofaune pose un grand problème car si la plupart des espèces ont des cycles de vie courts, de nombreuses espèces peuvent vivre plus longtemps et ne présenter qu'une ou deux générations par an. De même des espèces à cycle de vie court peuvent présenter des temps de latence de plusieurs mois entre deux générations. Ainsi, certaines espèces n'ont en réalité que deux ou trois générations annuelles, alors que sans temps de latence, le nombre de générations aurait été de 12 ou 15 par an (Gerlach, 1971). Sur *M. Disjuncta*, cet auteur a observé 12 générations par an soit un P/B annuel de 26. Herman et al. (1984) qui ont également cultivé *M. Disjuncta* en laboratoire, ont estimé son P/B annuel à 65. Gerlach (1971) propose donc 3, comme une valeur moyenne du nombre de générations annuelles et de la productivité par cycle de vie applicable à la méiofaune en générale, soit un P/B annuel de 9 pour la méiofaune totale. Les copépodes seraient *a priori* plus aisés à étudier du fait de l'existence de stade de développement du nauplii à l'adulte. De Bovée (1981) met en exergue la nécessité de distinguer les stades larvaires, sans quoi une production ne se traduisant pas par une augmentation du "standing-crop", conduirait à une perte d'information de plus de 60%. Pourtant si quelques espèces présentent une ou deux générations par an permettant la distinction de cohorte, ce n'est pas le cas pour la majorité des espèces.

Mais les cultures sont très difficiles en raison de la grande variété de régimes alimentaires le plus souvent très spécialisés. Devant l'impossibilité d'obtenir des mesures directes de la production, deux types de relation ont été développées pour l'estimer indirectement. La première consiste à déterminer une relation considérant la respiration comme une fonction de la production (McNeill et Lawton, 1970 ; Schwinghammer et al., 1986). La seconde suppose un rapport entre la production annuelle d'un groupe et sa biomasse (Banse et Mosher, 1980). La première relation implique que l'efficacité de production, c'est à dire le pourcentage de l'énergie assimilée convertie en production, est constante quel que soit l'animal considéré. La seconde au contraire considère que l'efficacité de production varie d'un individu à l'autre. Dans une comparaison entre les méthodes, Herman et al. (1984) remarquent que l'efficacité de production de la méiofaune mesurée en laboratoire est toujours élevée entre 70 et 90 %, tandis que celle-ci évaluée à partir de données de terrain sur divers groupes aussi bien trophiques que taxonomiques est relativement stable et faible, environ 40 %. De même l'utilisation du P/B est problématique car pour la plupart des groupes un P/B de 3 par génération semble valable. L'extension à l'échelle annuelle pose problème, puisqu'il faut alors connaître le nombre de générations par an, nombre qui varie énormément selon les espèces. De plus dans le cas des nématodes, la respiration de la

communauté corrigée de la température, semble stable quel que soit l'habitat et la masse moyenne de l'animal. Si l'on considère l'efficacité de production constante donc basée sur la respiration le P/B sera constant, tandis que si l'on considère que le P/B dépend de la biomasse, on observe une variation du rapport d'un facteur 8. Quoiqu'il en soit, il semble que le dénominateur commun de la méiofaune soit une faible efficacité de production (Herman et al., 1984). En milieu tropical, les cycles de vie des espèces méiofauniques sont pour ainsi dire inconnus. Les rares tentatives de quantification de la production de la méiofaune ont été réalisées en utilisant le rapport P/B de 9. Or si ce P/B semble convenir dans bien des cas, il reste pourtant très discutable pour certains milieux particuliers même en milieu tempéré. *A fortiori* en milieu tropical son utilisation paraît délicate comme le constate Alongi (1989a). Son emploi est d'autant plus délicat, si l'on considère comme certains auteurs qu'il n'y a pas de compensation métabolique ou si l'on fait référence à la macrofaune qui en milieu tropical présente une productivité annuelle très supérieure à celle observée en milieu tempéré (Ansell et al., 1978). Une étude pourtant, menée dans l'estuaire de la Swartkops en Afrique du sud (Dye et al., 1978) a conclu que l'utilisation d'un P/B de 8 fournissait des résultats équivalents à ceux obtenus d'après les mesures de respiration en utilisant la méthode du quotient respiratoire. Cependant, il s'agit d'une région subtropicale et la température moyenne était de 20°C donc très inférieure à celle observée en Polynésie.

Les flux énergétiques sont peu connus dans les milieux tropicaux et notamment la place qu'y tient la méiofaune. Dans le Pacifique deux sites ont particulièrement été étudiés. L'Australie (Hansen et al., 1987 ; Riddle et al., 1990) et la Nouvelle-Calédonie (Chardy et Clavier, 1988 ; Boucher et Clavier, 1990). Dans toutes ces études la part de la méiofaune est le plus souvent obtenue par défaut. Les flux à l'interface eau-sédiment sont mesurés sous cloche, la production bactérienne et macrofaunique sont mesurées individuellement et par déduction on détermine à partir de comptage et de biomasse, la contribution de la méiofaune à l'ensemble en utilisant des turn-over issus d'études en milieux tempérés (Alongi, 1989b). En Polynésie seule une étude sur le récif de Tiahura à Moorea s'est attachée à déterminer un modèle de fonctionnement benthique, mais là encore en utilisant des coefficients de production issus des milieux tempérés, sans qu'aucune étude n'ait jamais démontré l'opportunité de leur emploi en milieu tropical (Alongi, 1989b ; Arias-González, 1994). L'écosystème tropical est basé sur un paradoxe. Les taux de production brute du récif proprement dit sont parmi les plus élevés du monde, pourtant cette production se situe dans les eaux les plus pauvres du monde (Arias-González, 1994). Les écosystèmes benthiques tropicaux sont comme dans les milieux tempérés basés sur les détritiques. 10 à 80 % de la production primaire nette peut-être disponible pour les consommateurs sous cette forme et la majeure partie de la production du lagon est consommée sur place (Arias-González, 1994), comme en témoignent les très faibles flux de nutriments à l'interface eau-sédiment dans les récifs coralliens (Alongi, 1989b ; Boucher et Clavier, 1990). La minéralisation de la matière organique est principalement le fait des bactéries et, en tant que principal consommateur et compétiteur potentiel des bactéries, la méiofaune est susceptible de jouer un rôle non négligeable dans le cycle du carbone. Les biomasses microphytobenthiques sont faibles comparées aux autres systèmes benthiques

subtidaux. Par contre les biomasses bactériennes sont élevées de même que leur productivité, dépassant souvent la production primaire. En Nouvelle-Calédonie, une tentative de modélisation du lagon conclue que le couplage eau-sédiment est principalement le fait d'apports organiques allochtones probablement en provenance de la masse insulaire, une faible quantité de nutriments étant relarguée dans la colonne d'eau. Ces constatations ont également été réalisées sur l'atoll de Tikehau (Charpy-Roubaud et Charpy, 1994). Toutefois sur un atoll l'absence de masse terrestre avoisinante pose le problème de l'origine de cette matière organique. En Nouvelle-Calédonie, on considère que les macrophytes et les microphytobenthos contribuent beaucoup au pool de matière détritique sédimentaire l'apport de la production planctonique n'apparaissant que comme un phénomène annexe. Enfin, la modélisation indique que la majorité de la matière détritique va vers les décomposeurs, base de la production secondaire benthique. Pourtant cette production secondaire semble faible en dépit d'un apport organique important, suggérant une faible efficacité de production (Chardy et Clavier, 1988). Dans un lagon tropical où l'apport allochtone est susceptible d'être faible, la production primaire phyto-benthique faible également, si l'on considère une faible efficacité de production, le fonctionnement de l'écosystème supposerait une forte activité des décomposeurs pour pouvoir fournir le minimum d'énergie au compartiment primaire et faire tourner le système sur lui-même, sans transfert d'énergie vers les niveaux supérieurs. L'activité de la méiofaune serait alors très importante pour le système en tant que consommateur et compétiteur des bactéries.

II SITE DE L'ETUDE

2-1 Localisation:

A 6000 km du continent le plus proche, perdues au milieu de l'océan Pacifique, 76 îles de corail s'étendent sur près de 2000 km formant le plus grand des 5 archipels de Polynésie Française: les Tuamotu, "les îles nombreuses" en langue maohi.

L'archipel des "Tuamotu" est formé d'atolls, ces anneaux de corail dont l'altitude moyenne avoisine les 2 m, si peu visibles pour les navigateurs, que Louis Antoine de Bougainville le qualifia d' "archipel dangereux" en 1771. (Fig. 3)

Au nord ouest de l'archipel, par 15°00' S de latitude et 148°10' W de longitude, à 300 km dans le N-NE de Tahiti, se trouve Tikehau, site de la présente étude. Tikehau a été choisi par l'Orstom, dès 1982 comme site d'étude pour le programme "Atoll" en raison de sa facilité d'accès (plusieurs liaisons aériennes et maritimes hebdomadaires), de sa proximité et de sa surface relativement modérée. Tikehau est encadré vers l'Est par l'un des géants du genre, Rangiroa; et vers l'Ouest par l'atoll réticulé de Mataiva.

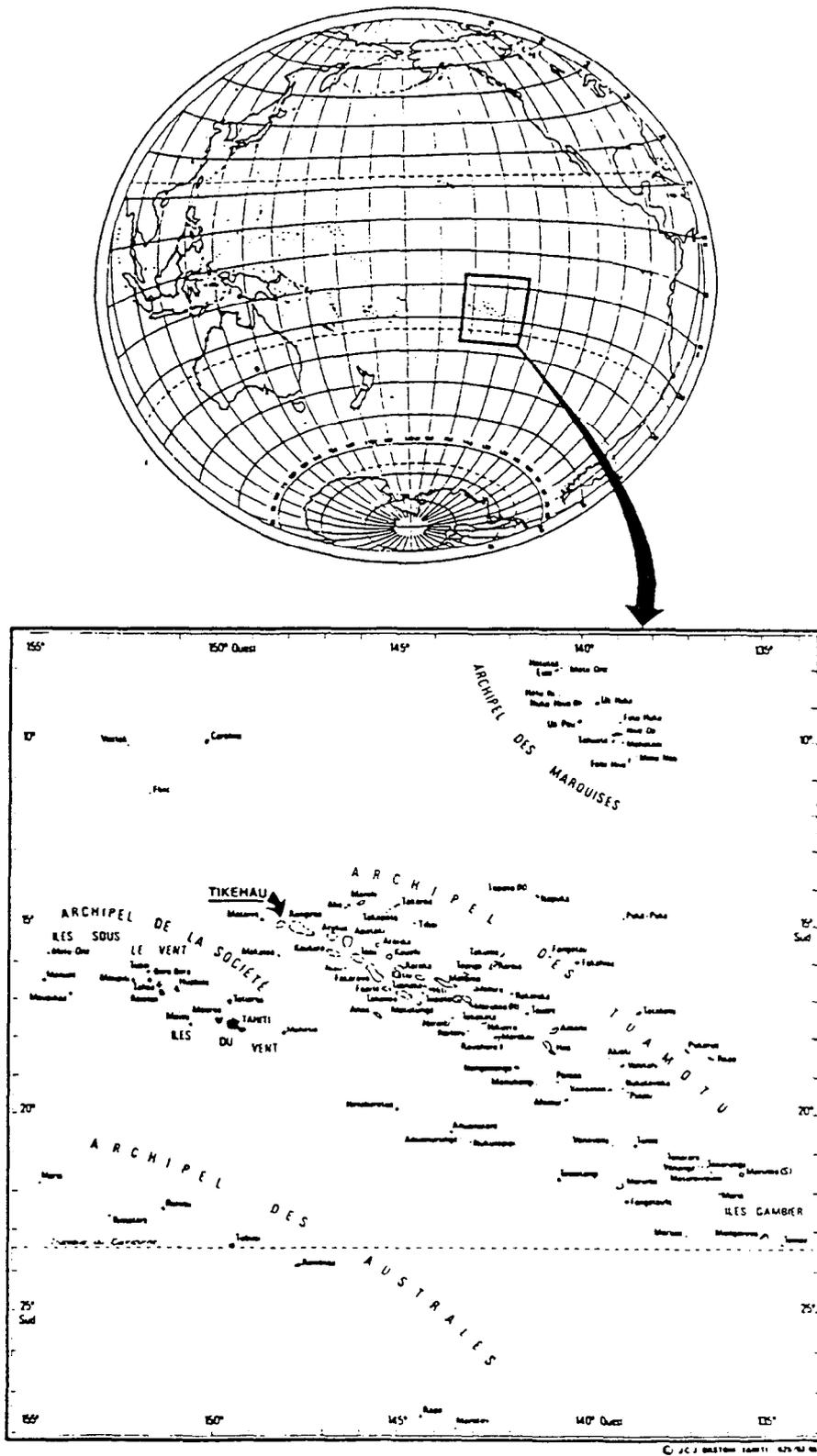


Fig 3 : Situation de l'atoll de Tikehau en Polynésie Française

2-2 Rappel sur les atolls.

On distingue généralement trois grands types de constructions coralliennes en fonction de leur implantation et de leur étendue (Alongi, 1989a) :

(1) les récifs barrières parmi lesquels on peut citer la grande barrière de corail australienne, ou le récif néo-calédonien. Ce sont des structures qui s'étendent le long de la côte d'une grande île sur des centaines de kilomètres, souvent distant de plusieurs kilomètres voire dizaines de kilomètres de la côte. Ils forment un système plus ou moins discontinu comportant de larges ouvertures sur l'océan aussi bien que de petites îles coralliennes. Ce type de récif se trouve partout où les coraux hermatypiques sont susceptibles de s'implanter le long de continents ou de très grandes îles. Toutefois ils n'existent pas en Polynésie en raison de l'absence de substrat suffisamment vastes pour les accueillir.

(2) Les récifs barrières d'îles hautes que l'on trouve en Polynésie, ne sont en fait que le modèle réduit des précédents. Ils forment souvent une barrière continue autour d'une petite île à une distance de quelques centaines de mètres de celle-ci. Ils sont plus ou moins soumis à une influence terrigène.

(3) Enfin les atolls ou îles basses coralliennes, stade ultime des précédents, l'île support du récif barrière ayant totalement disparu. Ils se caractérisent par un système totalement carbonaté d'où toute influence terrigène a disparu. On les trouve principalement dans le Pacifique et l'Océan Indien puisque dans ces deux océans des archipels entiers sont constitués d'atolls (Tuamotu en Polynésie française, Maldives dans l'Océan Indien).

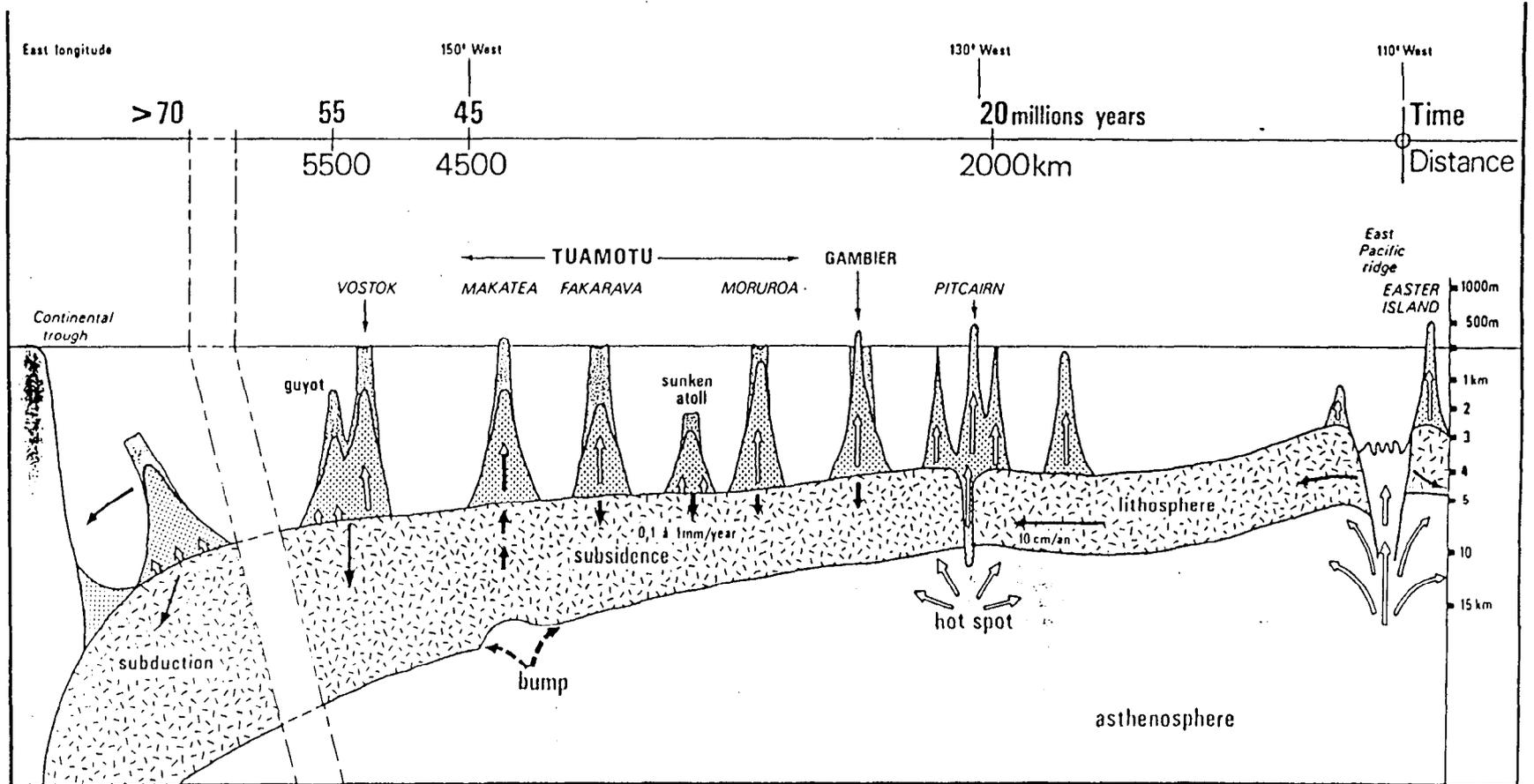
Dés 1842, Darwin, alors en croisière d'exploration scientifique à bord du *Beagle*, avait pressenti que les atolls n'étaient autres que les fantômes coralliens d'anciennes îles volcaniques disparues sous les flots par le phénomène de subsidence. Cette hypothèse d'abord acceptée, fût ensuite rejetée au profit de modèles supposant stable le socle récifal, jusqu'à ce que les forages américains d'Eniwetok puis ceux français de Mururoa ne découvrent sous des centaines de mètres de calcaire coralliens (épaisseurs incompatibles avec les théories adoptant un socle stable) les restes basaltiques des anciens volcans, parfois mélangés avec des niveaux calcaires (Mururoa) ne laissant aucun doute quant au phénomène de subsidence.

Cependant, Darwin n'expliquait pas les mécanismes de la subsidence. Aujourd'hui, on connaît relativement bien les raisons de la disparition des volcans et la création des atolls (théorie de Darwin complétée par celle de l'eustatisme glaciaire de Daly en 1915).

Le magma en se refroidissant au contact de l'eau forme un volcan sous-marin, tel le McDonald, qui, si son activité le permet, deviendra un volcan aérien sans récif, tel Mehetia à quelques dizaines de kilomètres de Tahiti, ou la célèbre Pitcairn.

Parallèlement le volcan s'enfonce alors même qu'il se construit, sous l'action conjuguée de divers phénomènes. Lentement tout d'abord, puisque amollie par la chaleur du point chaud, la lithosphère se

Fig. 4 : Construction et évolution des atolls (d'après Scott et Rotondo, 1983)



déforme sous le poids de jeune volcan. Durant sa vie aérienne s'ajoutent les érosions éoliennes et hydrologiques qui accélèrent sa disparition. Ce phénomène se précipite au fur et mesure que le volcan se rapproche d'une zone de subsidence subissant par là l'effet de l'inclinaison du plancher océanique (Fig. 4).

Sous la surface les coraux hermatypiques (constructeurs de récif), s'installent sur les flancs du volcan en construction, dès que celui-ci atteint la zone photique nécessaire à leur vie, formant un récif frangeant ou bordure. Le récif, au fur et à mesure de la disparition de l'île lutte pour se maintenir à la lumière, avec une croissance verticale légèrement dirigée vers l'extérieur de 1 cm siècle⁻¹ environ, de sorte que le récif frangeant se décolle progressivement des flancs de l'île pour devenir récif barrière. L'espace entre l'île et le récif se comble du sable calcaire détritique arraché à la pente externe, devenant le lagon. Ce phénomène se poursuivra jusqu'à ce que le basalte disparaisse totalement ne laissant derrière lui qu'un anneau de calcaire l'atoll. Lequel lorsque les coraux ne pourront plus lutter sera également englouti devenant alors un atoll ennoyé.

Les volcans à l'origine des atolls des tuamotu sont issus de deux types de volcanismes caractérisés par des chimismes différents. Au sud, les atolls se répartissent en deux chaînes distinctes, l'alignement Banc de la minerve-Hoa et Pitcairn-Hereheretue, correspondant à un volcanisme intraplaque, phénomène connu sous le nom de point chaud (Hot spot en anglais). En certains points de l'asthénosphères la chaleur est suffisamment forte pour percer la lithosphère sus-jacente et permettre au magma de s'échapper. le volcan ainsi formé est inféodé à la lithosphère et se déplace avec celle-ci. L'activité du hot spot est intermittente de sorte qu'une chaîne volcanique se crée, composée de volcan d'âges différents. Les atolls de la partie nord, dont fait partie Tikehau, reposent sur un vaste plateau (1500 km de long sur 500 km de large) qui culmine à 1500 m de profondeur (Bonvallet, 1993). La formation de ce plateau parsemé de monts sous-marins, résulte de l'activité de la dorsale de farallon, désormais fossile (Talandier, 1993). Dès sa formation le plateau aurait connu une phase de faible immersion permettant l'installation de coraux il y a plus de 50 millions d'années. Par la suite, la dérive de la plaque pacifique et son enfoncement corrélatif a entraîné l'approfondissement progressif du plateau et des édifices volcaniques, ceux-ci servant de support au bioconstructions (Bonvallet, 1990).

2-3 Géomorphologie de l'atoll de Tikehau:

L'archipel des "Tuamotu" est de loin le plus vieux de Polynésie Française. On estime que la majorité des volcans aujourd'hui immergés on été actifs entre 80 et 85 millions d'années (B.P.) (Harmelin-Vivien, 1985). Ceux du nord-ouest, dont fait parti Tikehau étant parmi les plus anciens. Bien que l'ancien volcan repose sur des fonds de 1500 m, la présence de feo (blocs de calcaires, résidus de l'ancien platier récifal), sur les plages et à l'intérieur des motu (îlot en maohi) de la partie sud de l'atoll, témoignent que Tikehau a été surélevé d'une douzaine de mètres par rapport à son niveau actuel et que son émergence est un phénomène récent (1200 B.P.). A l'instar de ses voisins proches de Tahiti,

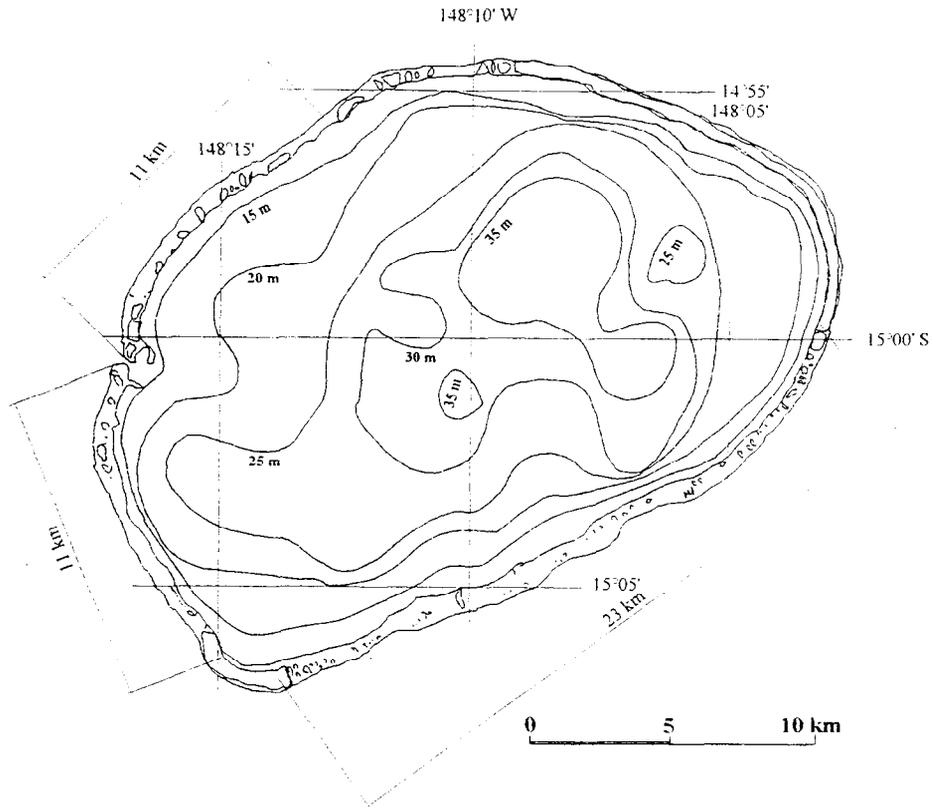


Fig. 5 : Géométrie et bathymétrie de l'atoll de Tikehau (d'après Lenhardt, 1991)

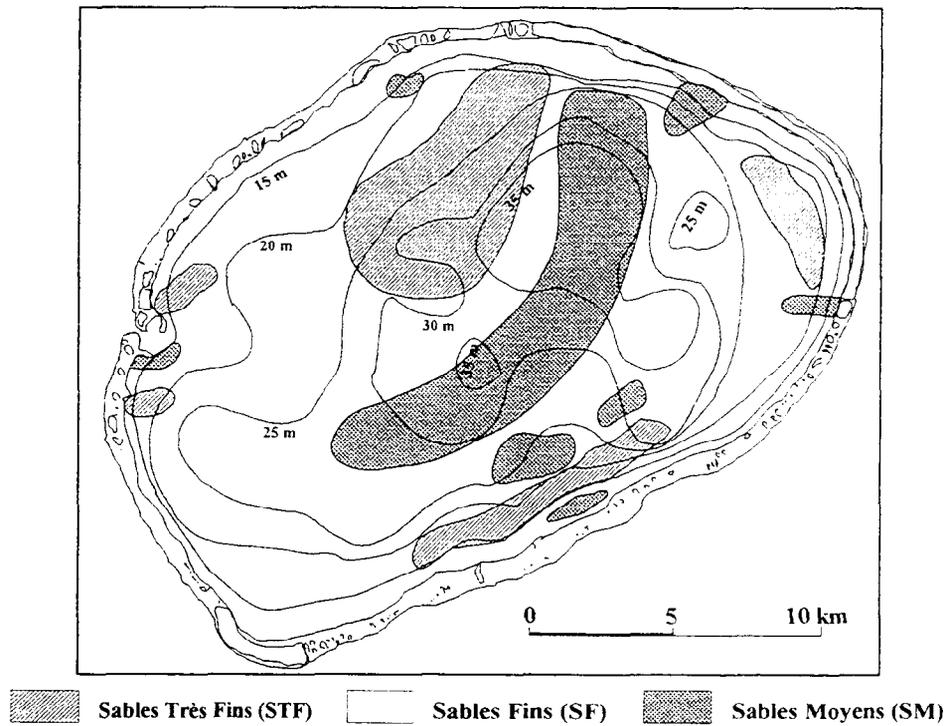


Fig. 6 : Les sédiments de Tikehau caractérisés par la dimension moyenne de leurs éléments (d'après Intes et Arnaudin, 1987)

Tikehau aurait été surélevé par le bourrelet de déformation de la lithosphère due à la surcharge provoquée par la formation du complexe volcanique: Moorea, Tahiti et Mehetia.

Tikehau est un anneau corallien de taille moyenne grossièrement circulaire d'environ 75 km de circonférence, 28 km dans son plus grand diamètre placé selon un axe NE-SW et 18 km dans le plus petit (Fig 5). Largement ouvert sur l'océan par de nombreux hoa fonctionnels et une large passe (200 m de large), peu profonde (3,7 m au niveau du seuil), Tikehau entre dans la catégorie des atolls de type ouvert, c'est à dire que le lagon bénéficie d'une communication régulière avec l'océan par les hoa et la passe.

La couronne récifale, de la crête algale vers l'océan au bord du lagon vers l'intérieur, est comprise entre 300 m et 1300 m (Intes, 1984). Le lagon forme une cuvette aux bords plus ou moins escarpés selon que l'on se place au vent ou sous le vent, dont la profondeur moyenne est de 25 m avec un maximum de 40 m. C'est une cuvette aux sédiments calcaires moyens à très fins en son centre, de nature détritique avec plus ou moins de test de foraminifères ou d'articles d'*Halimeda*, où l'on trouve de nombreuses structures construites appelées pinacles ou karena (en Paumotu). (Fig 6)

La couronne récifale peut-être divisée en 3 compartiments principaux.

- La pente externe
- Le platier récifal, lui-même subdivisé en platier externe et platier interne
- Le lagon.

La pente externe se subdivise en trois zones bathymétriques :

- De 0 à 10m la plate récifale avec entre 0 et 4m des arêtes coralliennes (éperons) séparés par des gorges étroites les sillons
- De 10 à 25m la rupture dont la surface irrégulière peut-être assimilés à un système éperons-sillons ancien.
- Au delà de 25m la pente externe profonde caractérisée par une très forte déclivité souvent supérieure à 45°.

Le platier récifal se caractérise à l'extérieur comme à l'intérieur par l'existence d'une dalle cimentée affleurante, à peine recouverte par endroit de quelques millimètres de sables et parsemée de têtes de corail. Le platier externe peut cependant être subdivisé en une crête algale en contact direct avec l'océan, avec en retrait, s'étendant jusqu'au motu le platier *sensu stricto*. En arrière du motu le platier interne assure la liaison avec le lagon. L'extension relative de ces deux zones varie beaucoup tout autour de l'atoll.(Fig. 7)

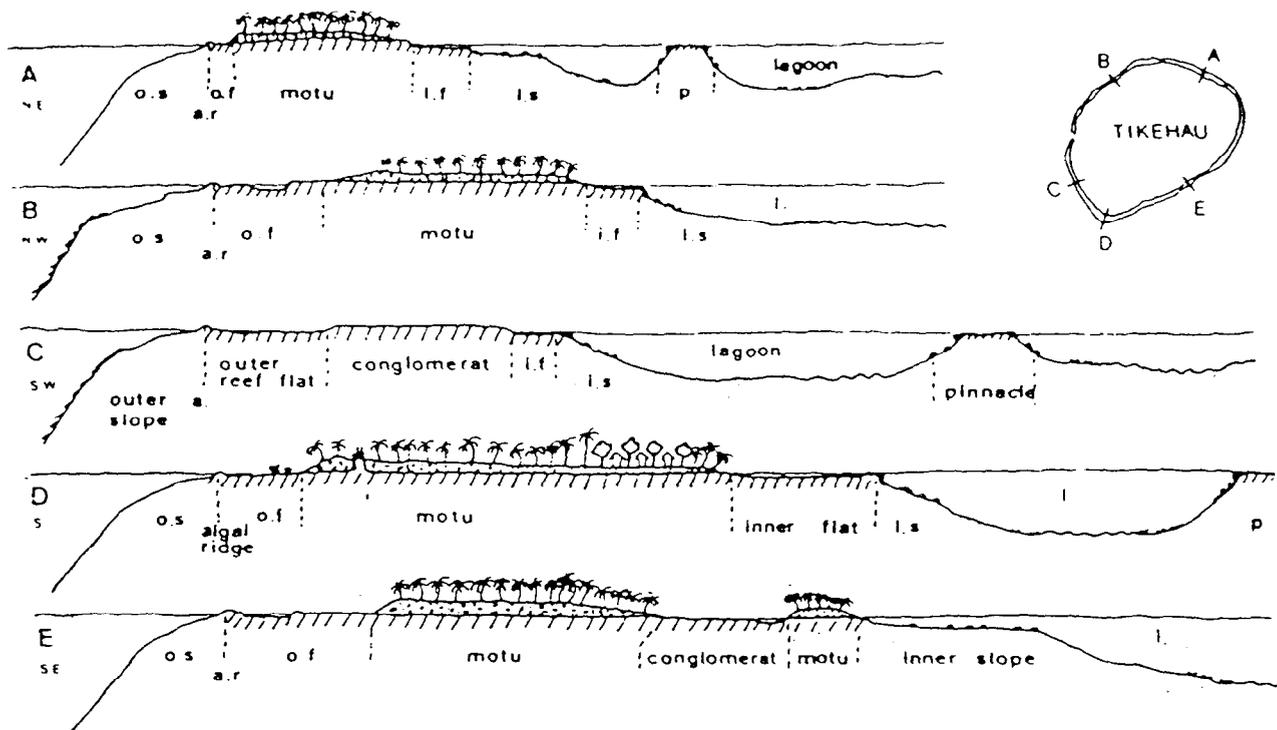


Fig. 7 : Coupes morphologiques de la ceinture corallienne en différents sites
(d'après Harmelin-Vivien, 1985)

	Marquises	Tuamotu Gambier	Société	Australes
Temp. Moy. Mensuelles de l'air (val. Extrêmes en °C)	25 - 27	23 - 28	24 - 28	20 - 26
Pluviométrie Annuelle	hauteur (m)	0,7 - 1,5	1,2 - 2,5	1,5 - 2,5
	nb de jours > 0,1 mm	120 - 200	190 - 230	160 - 180
	nb de jours > 10 mm	30 - 35	35 - 45	50 - 100
Orages (nb jours / an)	0 - 5	10 - 20	20 - 30	10 - 15
Ensoleillement (nb heures)	2400 - 2900	2800 - 2900	2600 - 2700	2100 - 2300

Tableau 1 : Caractéristiques climatiques annuelles moyennes de la Polynésie Française.

Le lagon est lui-même divisé en différentes zones morphologiques. Contiguë au platier interne on trouve la pente interne, qui jusqu'à environ 5 m de profondeur est composée de sédiments grossiers encombrés d'éléments divers et se prolonge ensuite jusqu'à environ 12 m par une zone sédimentaire d'où émerge une multitude de massifs coralliens. Au delà s'étend la cuvette du lagon, dont le sédiment est fin à moyen dominé par les foraminifères ou les articles d'*Halimeda*. Il émerge de nombreux pinacles partout dans le lagon. Ceux-ci sont cependant plus nombreux vers le sud-est.

2-4 Climatologie:

Le climat de Tikehau est de type tropical humide, caractérisé par une saison chaude et pluvieuse de novembre à avril correspondant à l'été austral, et une saison plus fraîche et sèche de mai à octobre. Cependant l'amplitude thermique, été-hiver reste faible, comprise entre 25°C et 32°C. (Tableau 1)

Les vents dominants sont les alizés soufflant du secteur est. Ils oscillent entre N.-E. et S.-E. Les cyclones occasionnels, restent rares correspondant à des événements de type E.N.S.O. (El Niño Southern Oscillation) très marqués. Bien que souvent déjà très affaiblis lorsqu'ils atteignent les Tuamotu, les cyclones peuvent causer de très importants dégâts dans les atolls en les noyant complètement, en raison de l'altitude extrêmement faible de ceux-ci. (Fig. 8)

2-5 Hydrologie:

2-5 1 Les courants:

L'hydrologie a fait l'objet d'une étude très complète de la part de Lenhardt (1987) au cours du programme "atoll". La circulation de l'eau dans le lagon est conditionnée par trois principaux paramètres :

- Les vents
- Les marées
- Les houles

L'eau pénètre par les petits chenaux peu profonds (< 1 m) les hoa, et la passe et ressort par celle-ci. Par les hoa l'eau ne pénètre que lorsque que les houles et les vents sont suffisamment forts pour lui faire franchir l'obstacle du récif. De ce fait, le fonctionnement des hoa est discontinu et irrégulier. La passe quant à elle, a principalement une fonction de vidange du lagon. Le remplissage par son intermédiaire n'est lié qu'à l'action des marées, la marée montante induisant un courant entrant.

On distingue donc, deux principaux régimes hydrologiques. En été austral, lorsque soufflent les alizés, l'eau pénètre par les hoa nord-est et sud est, le lagon surchargé se vidant par le passe où le courant s'installe sortant, et exceptionnellement par les hoa sud ouest. Pendant cette période, le renouvellement est lent avec un temps de résidence estimé à 230 j, l'eau pénétrant beaucoup plus vite que ne le permet la vidange.

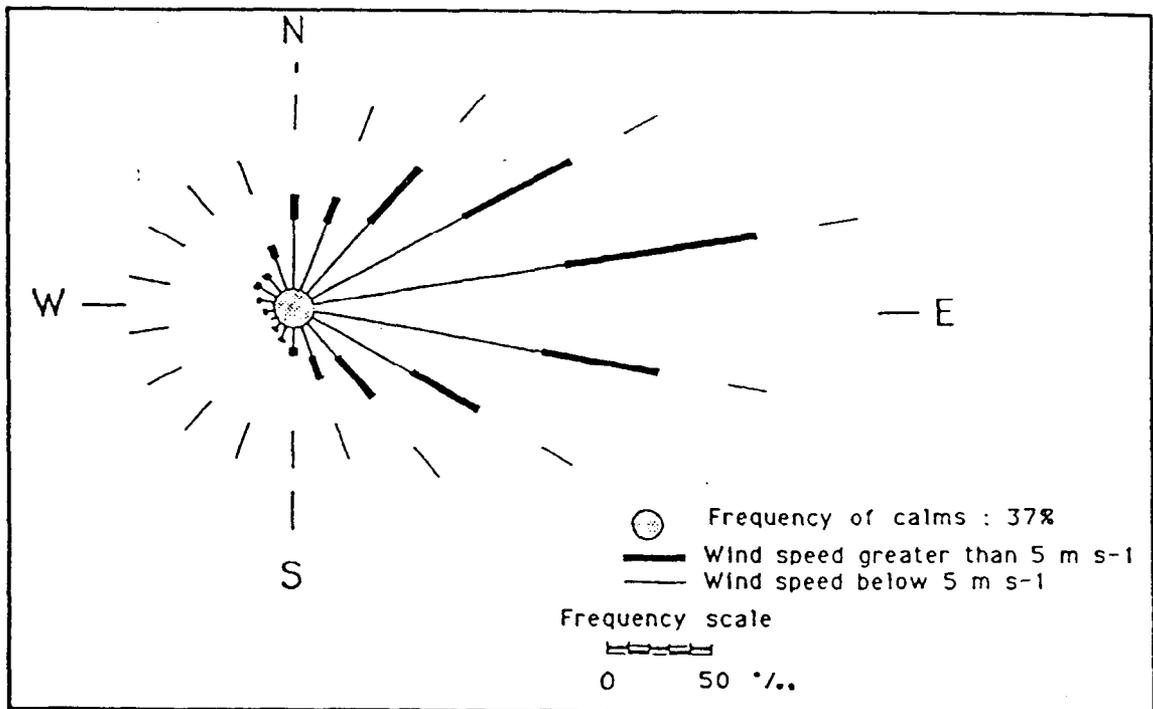


Fig. 8 : Vitesses trihoraires (m s^{-1}) et directions des vents à Rangiroa (période 1972-1985) d'après le S.M.N.

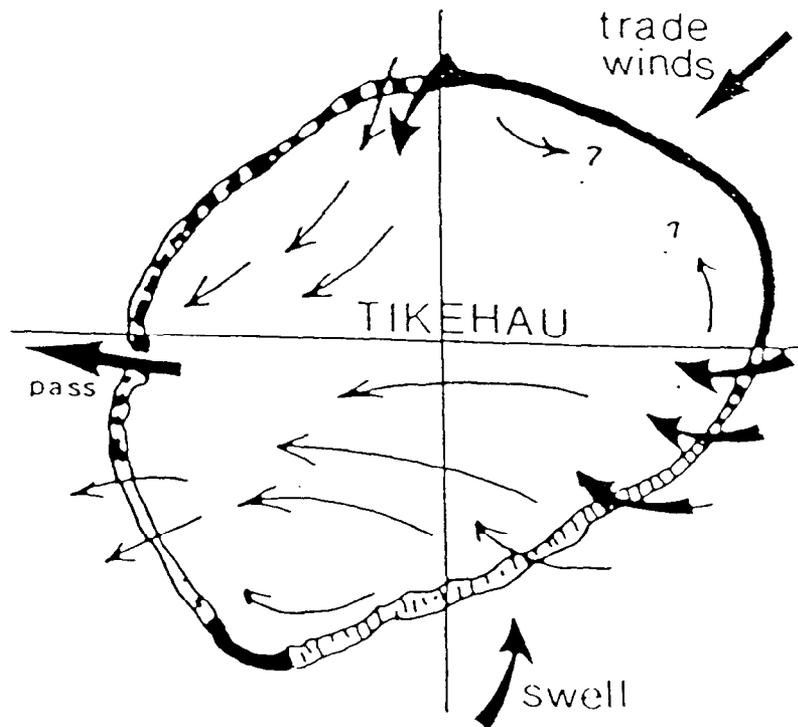


Fig. 9 : Circulation moyenne de l'eau de surface dans le lagon de Tikehau. (Harmelin-Vivien, 1985)

En hiver, par contre les vents sont moins violents et les hoas enregistrent une forte diminution de leur activité. Les échanges se font principalement par la passe, dont le courant est alternativement entrant et sortant. Le renouvellement est alors rapide avec un temps de résidence de l'ordre de 100 j.

La circulation de l'eau en surface suit le lit du vent. Le vent induit dans les zones périphériques peu profondes un courant de même sens et dans les zones profondes du centre un courant contraire (Fig. 9). La vitesse des courants est toujours très faible et est fortement corrélée avec la vitesse du vent. En surface, La vitesse du courant peut être estimée à 1 % de celle du vent mesurée à 10 m (Intes et al., 1990). Par temps calme, en l'absence de vent, la vitesse en surface est de l'ordre de 1 cm s^{-1} et inférieure dans les couches superficielles. En profondeur les courants sont inconnus mais peuvent être profondément bouleversée par la présence des nombreux pinacles (Lenhardt, 1987).

2-5-2 La température:

La température du lagon est homogène sur la colonne d'eau. Globalement, l'été l'eau est un peu plus chaude que l'eau océanique environnante avec un maximum estival de 30°C , tandis que l'hiver elle est un peu plus froide avec un minimum de 26°C . La température moyenne est de l'ordre de 27°C (Fig. 10)

Il est à noter que les valeurs enregistrées durant la période 1993 - 1994 sont un peu plus élevées. 28°C en moyenne, en juillet 94 en raison d'une augmentation générale de la température océanique due à une situation E.N.S.O.

2-5-3 La salinité:

La salinité est variable en surface mais assez constante en profondeur. Elle reste très proche de celle de l'océan environnant aux alentours de 36‰. Cependant, pour la période étudiée celle-ci était aux alentours de 37‰. (Fig. 11)

2-5-4 Nutriments

Les concentrations des nutriments des eaux lagunaires de Tikehau varient aussi bien mensuellement que d'une année sur l'autre. En revanche les eaux lagunaires apparaissent homogènes. Aucune différence significative n'a été mise en évidence, aussi bien horizontalement entre différents secteurs lagunaires que verticalement entre les différentes profondeurs. La proximité du fond notamment ne semble pas affecter la concentration en nutriments de la colonne eau. Comparées aux eaux océaniques environnantes les eaux lagunaires de Tikehau sont plus pauvres en nutriments à l'exception de l'ammonium dont les concentrations sont en moyennes deux fois plus élevées. Les

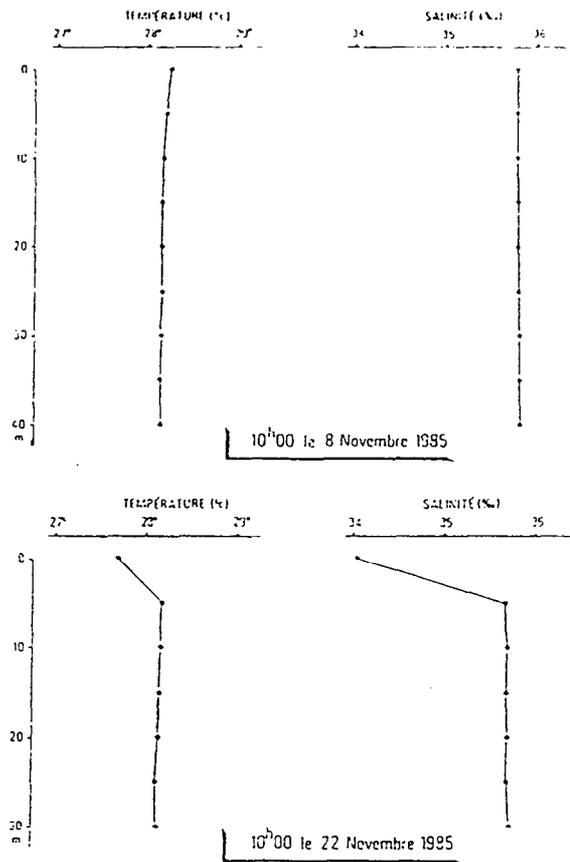


Fig. 10 : Profils de température et de salinité dans le lagon de Tikehau.

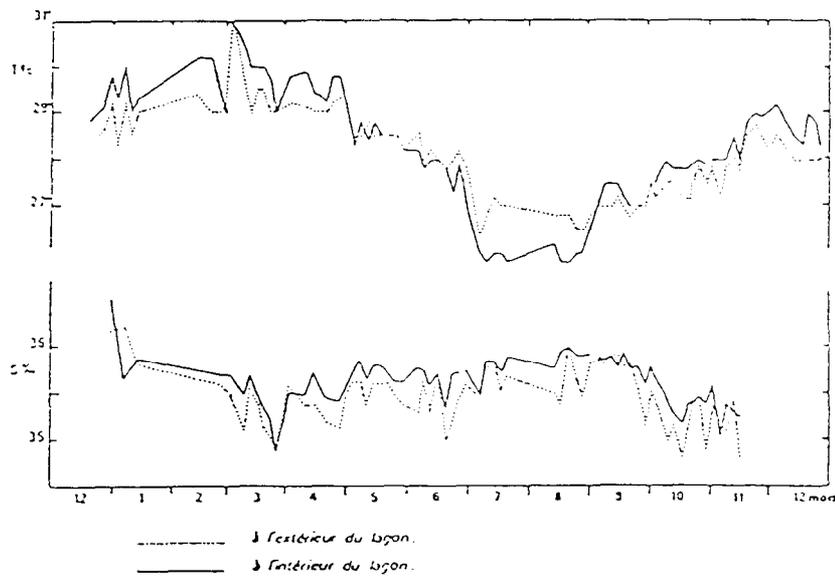


Fig. 11 : Evolution de la température (T) et de la salinité (S) à l'intérieur du lagon et à l'extérieur du lagon en 1984 et 1985. (Intes et al., 1990)

résultats observés à Tikehau ne diffèrent pas des valeurs communément mesurées dans les récifs coralliens (Intes et al., 1990). Le passage de l'océan au lagon se traduit par un appauvrissement de l'eau en phosphore organique particulaire (POP) et inorganique (PO_4), en azote organique particulaire (PON), nitrate et nitrite et en silicates. En revanche l'eau lagonaire est enrichie en ammonium (NH_4), en azote organique dissous (DON) et en phosphore organique particulaire (DOP) (Tableau 2). Le lagon serait donc une source d'azote pour l'océan environnant, grâce à la reminéralisation et à l'activité des cyanobactéries fixatrices d'azote. En revanche, il serait un puit à silice mais n'affecterait pas le bilan du phosphore (Intes et al., 1990).

2-6 Production primaire et matière organique pélagique

La biomasse phytoplanctonique est faible ($0,18 \text{ mg chl-}a \text{ m}^{-3}$ soit 9 mg C m^{-3} en moyenne) mais est trois fois supérieure à celle de l'océan environnant. La biomasse est homogène à l'échelle du lagon sur toute l'épaisseur de la colonne d'eau (Charpy et al., 1986). En revanche, la biomasse varie saisonnièrement, elle est plus élevée en hiver qu'en été contrairement à la production qui est maximale l'été lorsque l'ensoleillement est maximum. En moyenne la production phytoplanctonique est $0,44 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ soit un $\text{P/B} = 9$. Cette production élevée, compte tenu de la biomasse, est caractéristique des organismes de petite taille ($< 5 \mu\text{m}$) qui constituent 50 % du phytoplancton de l'atoll (Charpy et Charpy-Roubaud, 1990 ; Intes et al., 1990).

Le phytoplancton ne représente qu'une très faible part de la matière organique particulaire de la colonne d'eau (3 %). Les analyses de l'ATP montrent que le carbone vivant ne représente que 25 % du carbone organique total. Le carbone vivant planctonique est composé pour 53 % de bactéries, dont la moitié serait adsorbée sur les particules détritiques. Le phytoplancton total contribue pour 28,4 %. Le reste (18,6 %) se répartit entre les diverses classes du zooplancton (Charpy et Charpy-Roubaud, 1990).

La MOP est donc essentiellement détritique et en majorité constituée de particules de plus de $35 \mu\text{m}$. Le carbone détritique est principalement dû à la production locale, puisque l'importation de carbone en provenance de la couronne récifale externe ne représenterait $0,1$ à $0,3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, ce qui est négligeable comparé à la production phytoplanctonique lagonaire (Intes et al., 1990). Une grande partie du carbone organique est éliminé de la colonne d'eau par sédimentation ($350 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) l'exportation vers l'océan ne représentant que $29 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

2-7 Production primaire benthique

La biomasse microphytobenthique de la couche superficielle est en moyenne 2,5 fois plus élevée que la biomasse phytoplanctonique intégrée sur 20 m. Elle représente en moyenne 76 % du carbone total sédimentaire dans le premier centimètre de sédiment (Charpy-Roubaud, 1986a). La biomasse moyenne pour le lagon est estimée à 480 mg C m^{-2} (Charpy et Charpy-Roubaud, 1990). Cependant, il

Nutriment	Eau océanique	Eau lagonaire
NH ₄	0,80	1,90
NO ₂	0,04	0,02
NO ₃	0,30	0,09
DON	2,30	4,60
PON	0,40	1,40
ΣN	3,80 ± 1,30	8,01 ± 0,90
PO ₄	0,38	0,16
DOP	0,26	0,39
POP	0,02	0,10
ΣP	0,66 ± 0,12	0,65 ± 0,06
SiO ₂	1,00 ± 0,20	0,80 ± 0,40

Tableau 2 : **Concentration moyenne en nutriment des eaux océanique et lagonaire (mmol m⁻³)**. DON : azote organique dissous ; PON : azote organique particulaire ; ΣN : azote total ; DOP : phosphore organique dissous ; POP : phosphore organique particulaire ; ΣP : phosphore total ; SiO₂ : silicates. (d'après Charpy-Roubaud et al., 1990)

existe d'importantes variations interstations et intrastations, qui pourraient être dues entre autres à la bioturbation et à la structure sédimentaire.

La production primaire benthique est inférieure à la production primaire planctonique lorsque la profondeur est inférieure à 10 m (Charpy-Roubaud, 1988). Au-delà la production phytobenthique domine. Cependant à l'échelle du lagon, la production phytobenthique intégrée sur 10 h d'ensoleillement quotidiennes est de $250 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, soit presque deux fois plus faible que la production phytoplanctonique (Charpy et Charpy-Roubaud, 1990). La production phytobenthique horaire est étroitement corrélée l'énergie horaire incidante et aucune

photoinhibition n'a été décelée même aux stations les moins profondes (Charpy-Roubaud, 1986b). La quasi totalité des fonds ont une production nette journalière positive (Charpy-Roubaud, 1988).

Le contenu du sédiment en carbone organique a été calculé à l'aide d'un modèle diagénétique par Sarazin et al. (1988). Le Carbone organique est estimé à $0,5 \text{ mg C g}^{-1}$, ce qui suggère, d'une part que l'enfouissement du carbone dans les sables lagonaires est très faible et d'autre part que la matière organique arrivant à l'interface eau-sédiment est relativement réfractaire à l'oxydation.

Conclusion.

Les conditions physico-chimiques du lagon de Tikehau sont relativement stables aussi bien à long qu'à court terme, principalement régulées par les échanges avec l'océan oligotrophe environnant.

Partie II

ECOLOGIE DE LA MEIOFAUNE

DE

L'ATOLL DE TIKEHAU

1. Matériel et méthode:

1.1. Principes de l'échantillonnage:

Toute étude a pour vocation d'acquérir un certain nombre de données qui permettront de répondre le plus clairement possible aux questions posées par l'expérimentateur. Sachant qu'il sera impossible d'avoir une connaissance exhaustive du problème posé et que les données acquises ne seront qu'une représentation partielle de la réponse. A partir de cette approximation une réponse globale à la question sera extrapolée. Il importe donc pour l'écologiste de bien cerner la question et de définir un plan d'échantillonnage à partir d'un certain nombre de paramètres de bases. C'est à dire se poser les questions

Que doit-on connaître pour répondre à la question ?

Que sait-on déjà sur le sujet ?

Que reste-t-il à acquérir ?

Après avoir répondu à cette dernière question il s'avère rarement possible de tout obtenir. Il s'agira donc pour l'expérimentateur d'effectuer le meilleur compromis entre différentes contraintes. Ces contraintes sont de trois ordres (Frontier, 1983) :

- Contraintes naturelles :

Liées à la variabilité spatio-temporelle des facteurs biotiques et abiotiques et plus particulièrement à l'hétérogénéité des populations étudiées, elles seront déterminantes dans le choix des stations, de la taille des échantillons et des paramètres environnementaux à étudier. Ainsi, le choix des stations tiendra compte de la distribution horizontale des peuplements, de leur dispersion horizontale autant que verticale (dispersion au hasard ou agrégative) et des facteurs biotiques et abiotiques influençant celles-ci.

- Contraintes techniques :

Dépendantes du domaine concerné (dans notre cas la zone infratidale) des moyens disponibles notamment financiers et du temps de dépouillement des résultats, elles aboutiront aux choix des méthodes de travail et du matériel utilisé ainsi que bien souvent du nombre de prélèvements à effectuer. Ainsi, les techniques de prélèvements dépendront de la taille des organismes étudiés et de leur comportement qui détermine leur capacité à éviter le piège, ce que Frontier (1983) définit comme "sous-ensemble éthologique" (s'ils sont mobiles ou non ; nocturnes ou diurnes etc.). De la précision nécessaire pour répondre au problème posé puisque la précision du résultat est étroitement liée aux performances du matériel. De la taille de l'échantillon et le cas échéant du nombre de réplicats selon la méthode d'analyse utilisée au laboratoire. Ce sont ces contraintes qui sont généralement les plus déterminantes de la stratégie d'échantillonnage utilisée.

- Contraintes mathématiques :

Le traitement statistique est la représentation mathématique du problème posé. Ainsi le traitement statistique à appliquer dépend des objectifs de l'étude réalisée et de l'information à obtenir. Cependant, la plupart des tests statistiques répondent à des conditions d'utilisation très strictes quant à la nature et la forme des données à utiliser. C'est donc la nature, la forme et le nombre des données à recueillir qui sont déterminés par la contrainte mathématique et non pas la précision du résultat, puisque Legendre et Legendre (1983) montrent qu'il existe presque toujours un traitement adapté à la précision des données disponibles.

Le meilleur compromis entre toutes ces contraintes dans le cadre de l'étude aboutira au choix du plan d'échantillonnage le plus adapté.

1.2. Plan d'échantillonnage

1.2.1. Le lagon:

Les paramètres à acquérir consistent essentiellement en une évaluation de la méiofaune de Tikehau en termes de densité et de biomasse afin de quantifier l'importance de ce compartiment par rapport aux autres intervenants dans l'étude du cycle de la matière.

Le programme "Atoll" mené par l'Orstom de 1982 à 1985 a permis d'établir la structure géomorphologique de l'atoll et d'obtenir des données sur un certain nombre de paramètres environnementaux comme la teneur en CO, l'ATP, la chlorophylle a et la granulométrie des sédiments de Tikehau. Le principal facteur régissant la distribution des peuplements benthiques, méiofaune comme macrofaune, est la granulométrie des sédiments. Les unités géomorphologiques classiques des atolls (fond lagonnaire, pente interne, passe etc..) ne recouvrent que partiellement la répartition et l'extension spatiale des différents types de sédiments observés. Le choix d'une stratification du lagon basée sur la granulométrie paraissait donc plus pertinent dans le cadre de cette étude. Le plan d'échantillonnage se devait d'explorer de la façon la plus exhaustive toutes les strates biosédimentaires représentées dans le lagon. Ceci imposait donc d'utiliser un échantillonnage stratifié.

Les contraintes techniques sont essentiellement représentées par le temps nécessaire au traitement en laboratoire, des échantillons destinés à l'étude de la méiofaune. Les comptages étant longs à réaliser le nombre de stations se devait d'être aussi petit que possible. De plus la situation géographique de Tikehau par rapport à Tahiti imposait de travailler sous forme de missions d'une durée limitée, excluant de ce fait un suivi temporel qui pourtant aurait été très intéressant dans l'optique de la réalisation d'un modèle de fonctionnement. La possibilité d'une distribution agrégée de la méiofaune à l'échelle centimétrique (Fleeger et al., 1988) impliquait également la réalisation de répliquats dans chaque station afin d'avoir une estimation acceptable de la méiofaune à l'échelle du m². De même

l'étendue importante des structures biosédimentaires retenues comme critère de stratification, tant au niveau de la surface qu'au niveau de la bathymétrie, nécessitait d'échantillonner plusieurs stations par strates.

La compréhension du rôle de la méiofaune dans le cycle de l'énergie et de la matière impliquait de pouvoir comparer ces différentes strates entre elles afin de mettre en évidence d'éventuelles disparités. Il importait de disposer d'un minimum de 3 stations par strate afin de pouvoir utiliser les tests statistiques de comparaison non paramétriques.

Un plan d'échantillonnage stratifié avec tirage aléatoire dans les strates semblait donc le plus approprié dans le cadre de cette étude. Trois strates sédimentaires ont été définies, sables fins, sables très fins, sables moyens sur la base de la carte sédimentaire établie par Intes et Arnaudin (1987). Chaque strate sédimentaire a ensuite été divisée en trois strates bathymétriques 0-10; 10-25 et supérieure à 25 m. Un quadrillage du lagon a ensuite été réalisé pour définir des carrés de coordonnées X (lignes) ; Y (colonnes). Trois stations par strates correspondant à 1 station par tranche bathymétrique, ont été tirées au hasard. (Fig. 12)

Les prélèvements ont été effectués lors de trois missions au cours de l'année 1992. La variabilité saisonnière n'étant pas étudiée, les missions ont été organisées de façon à nous affranchir de ce paramètre. La plupart des missions ont pourtant été réalisées aux intersaisons (Juin, Septembre), pour des raisons circonstancielles (disponibilité du matériel, du personnel technique etc.). Chaque mission avait pour objectif une zone géographique. Le camp de base de la mission était choisi de manière à réduire au maximum les trajets de bateau (Fig. 13). De cette façon, des stations appartenant aux trois strates sédimentaires retenues ont été échantillonnées au cours de chaque mission, limitant l'influence d'une éventuelle variabilité saisonnière lors du traitement statistique.

Sur ce système de strates bathymétriques et sédimentaires se surimposent les structures sédimentaires liées aux pinacles, qu'il convenait d'échantillonner comme un élément particulier. Les études précédentes (Hily, com. pers.) montraient que ces pinacles avaient une faible variabilité physiologique interpinnacle, mais une forte variabilité intrapinnacle, c'est à dire que de forts gradients environnementaux existaient au niveau du cône détritique d'un même pinnacle. Le choix a donc été fait de réaliser une étude plus complète sur 1 seul pinnacle de manière à rechercher la variabilité du compartiment biologique associé à ces gradients environnementaux.

1.2.2. Le cône détritique du pinnacle:

Les pinacles sont des constructions coralliennes qui s'élèvent du fond du lagon vers la surface. Ils sont présents en grand nombre dans le lagon (Bonvallet, 1993). Les pinacles, comme toutes les constructions coralliennes, sont soumis à l'érosion des houles et des organismes vivants. Le sable issu de cette dégradation se dépose à son pied formant un cône détritique dont l'extension spatiale varie en fonction de la taille du pinnacle, de la profondeur et de l'hydrodynamisme.

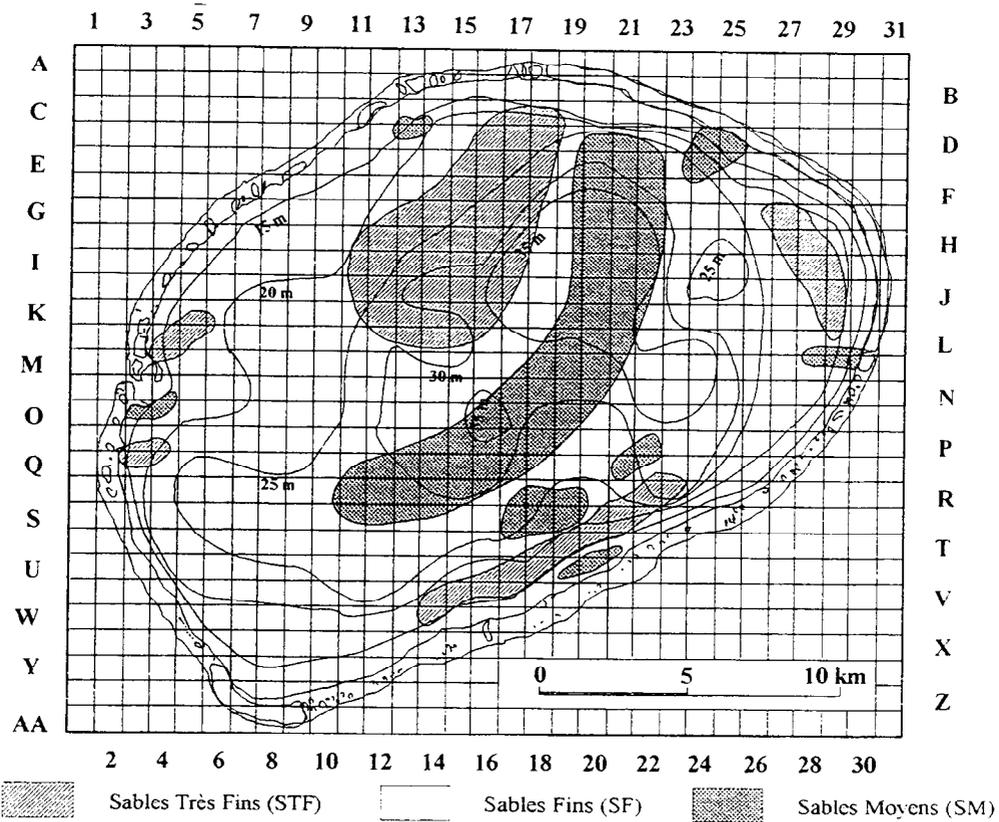


Fig. 12 : **Représentation du découpage du lagon pour le tirage au hasard des stations.** Les colonnes sont repérées par un numéro, les lignes par une lettre. Le tirage d'un carré détermine la zone d'échantillonnage de la station.

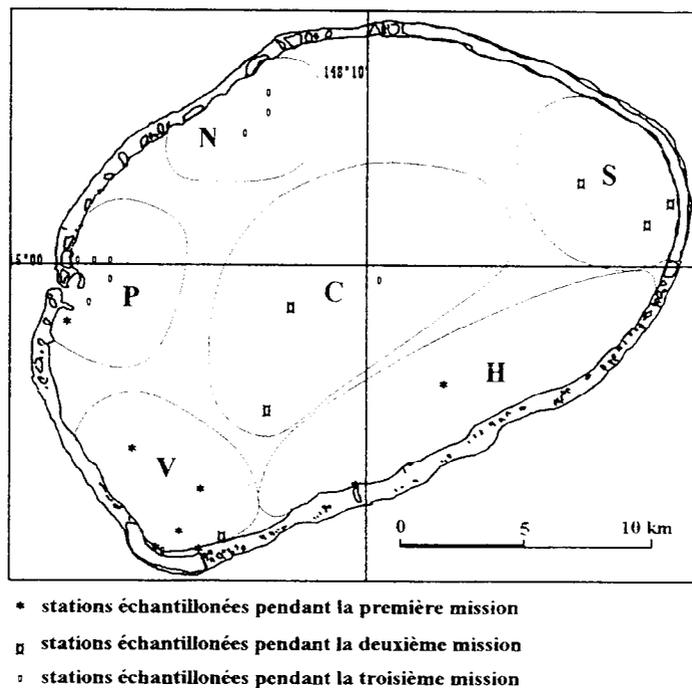


Fig. 13 : **Position des stations dans le lagon par zone géographique.** V : Village ; P : Passe ; N : Nord ; C : Centre ; H : Hoa ; S : Secteur

L'étude du cône détritique d'un pinacle nous a paru essentielle pour diverses raisons :

Dans les études sur les lagons d'atolls, les pinacles ont toujours été considérés comme négligeables pour le fonctionnement du lagon en raison de leurs faibles superficies. Cependant Lenahrtdt (1987) faisait remarquer que la présence de ceux-ci pouvait modifier profondément la circulation de l'eau de subsurface et plus de 300 pinacles plus ou moins affleurants sont recensés à ce jour dans le lagon de Tikehau.

Les pinacles sont également les seules structures non détritiques présentes dans le lagon et leur formation même pose problème. Ainsi Rougerie dans sa théorie d'enrichissement récifal en nutriments par le phénomène d'endo-upwelling géothermique pense qu'ils correspondraient aux débouchés de zone de circulation préférentielle de l'eau interstitielle au travers du calcaire récifal et dans ce cas seraient une zone d'apport d'éléments nutritifs dans le lagon. De même Charpy-Roubaud et Charpy (1994) pensent que les pinacles sont une source de Carbone Organique Particulaire lié à l'activité biologique.

Hily (comm. pers.) a également observé que la biomasse de la macrofaune fixée sur ceux-ci était environ 100 fois supérieure à celle d'une surface équivalente de sédiment lagonaire, laissant supposer une influence non négligeable sur la productivité de l'atoll par recyclage et relargage de nutriments et matière organique. Il convenait de prendre en compte cette particularité morphologique et de vérifier si elle entraînait une modification des peuplements des sédiments voisins, le cône détritique du pinacle ayant une granulométrie différente des sédiments typiques du fond de lagon.

Ce travail n'ayant encore jamais réalisé les paramètres édaphiques les plus courants (ATP, Chlorophylle, MO etc...) ont également été mesurés. L'analyse de l'influence de ces paramètres sur la méiofaune permettra également de réduire au strict nécessaire le nombre des facteurs édaphiques à retenir pour l'étude de la méiofaune du lagon.

Dans ce but, 17 stations réparties le long de 2 transects ont été échantillonnées. L'un orienté selon un axe NE-SW est parallèle au vent et au courant dominant, l'autre étant perpendiculaire. Les transects sont divisés en deux radiales de 150 m composées de quatre stations placées de part et d'autre du pinacle de façon à étudier les modifications induites par le pinacle dans les deux axes retenus. Les stations s'échelonnent sur les pentes détritiques, à partir du pied du pinacle jusqu'au fond lagonaire proprement dit. Les stations les plus éloignées du pinacle ont été réalisées sur le fond lagonaire de façon à servir de référence lagonaire. La station 17 est quant à elle située dans la cuvette sédimentaire du sommet du pinacle (Fig. 14)

1.2.3. Les hoa:

Les hoa ne font pas partie du lagon *sensu stricto*, mais constituent l'une des deux discontinuités géomorphologique de la couronne récifale, l'autre étant la passe (Bonvallet, 1993). Leur étude est pourtant importante pour la bonne compréhension des phénomènes observés dans le lagon, puisqu'ils constituent avec la passe, les liens unissant l'océan au lagon. Le terme de hoa est ici employé dans une

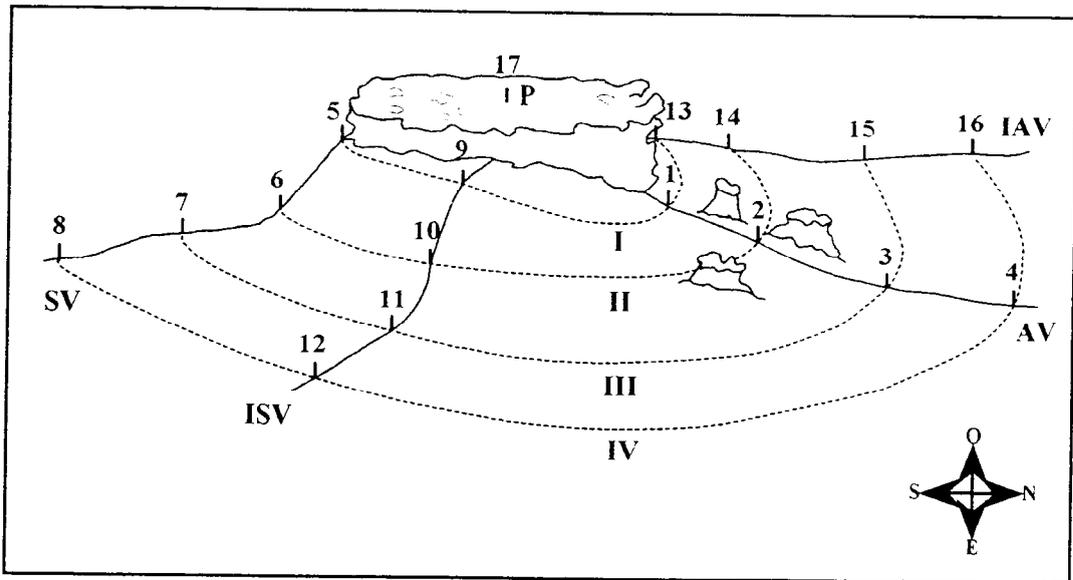
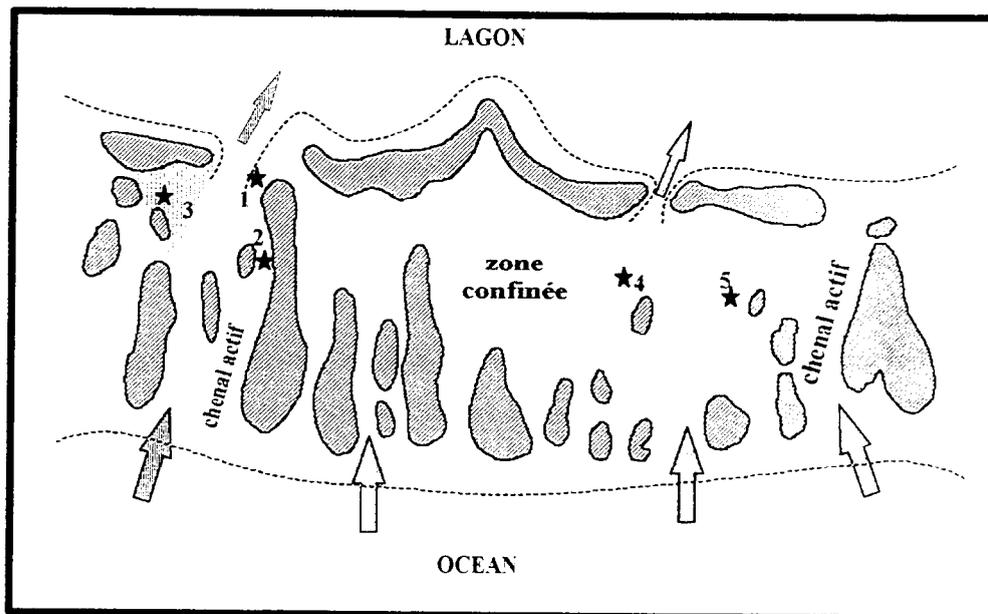


Fig. 14 : Position des stations autour du pinacle.



- ➡ mouvement d'eau ★ station
- ▨ ramification d'un chenal actif : H3
- ▭ zone confinée semi fermée : H4 ; H5
- ▬ chenal actif : H1 ; H2

Fig. 15 : Position des stations échantillonnées dans les hoa.

acceptation élargie. Hoa désigne en langue Maohi un chenal. Nous l'avons utilisé pour désigner, outre les chenaux actifs, les ramifications de ceux-ci et toutes les étendues d'eau plus ou moins confinées qui s'étendent sur la couronne corallienne. Les hoa représentent le milieu intertidal de l'atoll de Tikehau et de ce fait constituent un habitat tout à fait particulier. Cinq stations ont été réalisées dans les hoa du sud-ouest qui sont actifs toute l'année. L'une au milieu d'un chenal actif à mi-distance entre l'océan et le lagon (H2), une autre au débouché de ce chenal dans le lagon (H1). Les trois autres sont situés dans des ramifications annexes. La station H3 est au fond d'une ramification d'un chenal voisin, H4 et H5 sont dans une immense vasque ouverte uniquement sur le lagon. (Fig. 15)

1.3. Acquisition des paramètres:

1.3.1. Prélèvements de terrain

La profondeur maximum de Tikehau étant modérée (40 m), tous les prélèvements ont été réalisés en scaphandre autonome au moyen de carottiers. Ceux-ci ont été remontés en position verticale calés dans un porte-carottier afin de limiter au maximum les perturbations.

1.3.1.1.- La méiofaune:

Les prélèvements se font au moyen de 5 carottiers en altuglass de 3,6 cm de diamètre interne représentant une surface de 10 cm². Les carottiers ont été placés en amont de l'ancre sur un carré d'environ un mètre de côté, ceci afin de prélever un sédiment non perturbé. Une fois les carottiers en place dans le sédiment, ils sont refermés puis extraits, et placés dans le porte carottier. La surface de 10 cm² adoptée par la plupart des méiofaunistes offre l'avantage de fournir de bons résultats quantitatifs (Gray, 1971). La colonne sédimentaire est prélevée sur 15 cm ou à défaut jusqu'à la dalle sous-jacente. La fixation des échantillons a été réalisée par la méthode la plus couramment utilisée : les prélèvements sont transférés dans des flacons de 250 cm³. Une quantité adéquate de formol tamponné à pH 7,7 est alors ajoutée pour obtenir une concentration finale de 10 %. Cette technique de conservation est efficace pour les principaux groupes tels les nématodes et les copépodes et tous les taxa appartenant à la "méiofaune dure". En revanche, les groupes de la "méiofaune molle" (comme les gastrotriches et les némerthes) tendent à être désagrégés avec le temps (Pfannkuche et Thiel, 1988). Le temps au delà duquel les animaux deviennent non identifiables dépend du groupe considéré et d'autres paramètres tels que la concentration du fixateur et la nature du produit de neutralisation. La bonne conservation des groupes de la méiofaune molle nécessitait un traitement variable selon le groupe considéré et le gain d'information apporté par leur préservation ne nous a pas paru justifier le surcoût de matériel et de temps, ces groupes étant pour la plupart des taxa de moindre importance, tant en abondance qu'en biomasse.

1.3.1.2.- Les paramètres du milieu

Une étude approfondie des principaux paramètres du lagon ayant été réalisée lors du précédent programme, nous nous sommes limités à échantillonner deux paramètres essentiels à savoir, la granulométrie qui représente l'espace de vie et la matière organique totale qui représente le potentiel nutritif.

- La Granulométrie :

Le sédiment est prélevé par carottage manuel au moyen de carottiers en PVC. Les 15 premiers centimètres sont prélevés chaque fois que possible, sinon le carottage va jusqu'à la dalle calcaire.

De retour à la station de Tikehau, les prélèvements sont congelés immédiatement pour être analysés ultérieurement, au laboratoire à Tahiti.

- La Matière Organique Totale (M.O.T.) :

Les prélèvements ont été effectués de la même façon que pour la granulométrie. Les échantillons ont été congelés sur l'atoll et traités au laboratoire à Tahiti.

- Chlorophylle *a* et Adénosine Tri Phosphate (ATP) :

Le premier centimètre de sédiment est prélevé à l'aide de carottiers en polyéthylène opaque de 2,7 cm de diamètre interne et transporté à l'obscurité jusqu'à la station de terrain. Là, le sédiment est placé dans des flacons en verre prépesés, enveloppés dans du papier aluminium pour être maintenus à l'obscurité et congelés jusqu'à l'analyse au laboratoire de Tahiti.

- Le potentiel redox :

Les carottes ont été réalisées au moyen de tube en PVC de 10 cm de diamètre interne et de 40 cm de longueur. Les carottes sont prélevées le plus doucement possible en prenant soin de ne pas perturber la structure du sédiment. Elles sont remontées en position verticale sur le bateau avec l'eau surnageante. Le sédiment occupe la moitié à deux tiers du volume interne du carottier, le reste étant de l'eau. Ces carottes sont ensuite transportées au frais, calées dans une glacière à l'abri de la lumière jusqu'à la station de terrain où elles ont été traitées.

- La sédimentation :

Les prélèvements et analyses de la sédimentation utilisés dans ce travail ont été réalisés par M. Rassat, stagiaire de DEA au centre ORSTOM de Papeete.

L'efficacité d'un piège à sédiment est déterminée par sa géométrie. Les différents types de pièges et les paramètres définissant leur efficacité ont fait l'objet de plusieurs revues (Gardner, 1980 ; Reynolds et al., 1980 ; Butman et al. 1986). Tenant compte du résultat de ces travaux, de

l'hydrodynamisme modéré dans le lagon de Tikehau et des résultats recherchés, la géométrie suivante a été retenue :

- Forme : cylindrique
- Hauteur (H) : 66,5 cm
- Diamètre intérieur (D) : 13,5 cm
- Surface d'ouverture : 142,3 cm²
- Rapport H/D : 4,9
- Volume : 9,5 l

Les pièges ont été réalisés en polyvinyle chlorure (PVC). A sa base, le piège est muni d'un bouchon collé non démontable. L'ouverture est dépourvue de tamis afin de limiter les turbulences susceptibles de perturber la sédimentation des particules. En fin de manipulation le piège est obturé à l'aide d'un bouchon à vis (quart de tour).

Les pièges sont disposés verticalement le long de filières à l'aide de brides de caoutchouc à 2, 6 et 14 m de profondeur. Dans le cas de la station représentative du lagon, un quatrième piège a été installé à 3 m au dessus du fond.

Les filières sont fixées au fond par des lests de sable de 90 kg. Les filières sont maintenues en position verticale par des bouées de subsurface (1 m de profondeur) non soumises à l'influence des vagues.

Les pièges sont installés pour une période de 24 h. A la mise en place de chaque piège, un prélèvement d'eau de référence est effectué avec une bouteille Niskin (T₀). Après récolte, les prélèvements sont transportés jusqu'à la station de Tikehau où ils sont immédiatement filtrés sur des filtres GF/F prégrillés et prépesés. Pour chaque échantillon 5 filtres sont réalisés et congelés pour être analysés ultérieurement.

1.3.2. Traitement des prélèvements au laboratoire.

1.3.2.1. La méiofaune

Différentes méthodes sont possibles pour extraire la méiofaune du sédiment. La plus simple est la méthode par décantation (de Vaugelas, 1980 ; Le Guellec-Pichon, 1992 ; Jean, 1994) qui consiste à agiter le sédiment afin de le mettre en suspension et de laisser reposer quelques secondes. Le substrat plus lourd que la méiofaune se déposera, la méiofaune étant entraînée avec le surnageant sur un tamis de taille appropriée. Une autre méthode classique est l'élutration introduite par Boisseau (1957) et modifiée depuis notamment par Uhlig et al. (1973). Dans ce cas le sédiment est placé dans une ampoule à décanter. Un courant d'eau pénètre par le bas, entraîne les animaux vers l'ouverture supérieure d'où ils sont canalisés vers un tamis. Ces deux méthodes présentent l'avantage de la

simplicité, mais leur efficacité est variable selon le type de sédiment à traiter. En effet, si elles sont généralement très efficaces dans des sédiments grossiers avec des taux de pélites assez faibles, elles le sont beaucoup moins lorsque le sédiment est fin comme c'est le cas dans les sables coralliens, en raison de la quantité de particules sédimentaires de petite taille et de faible masse non éliminées lors de l'extraction et qui rendent le tri beaucoup plus fastidieux. Nous avons donc opté, pour une autre méthode couramment employée en milieu corallien, la méthode gravimétrique (Villiers et al., 1987 ; Gourbault et Renaud-Mornant, 1990 ; Boucher et Clavier, 1990).

L'extraction de la méiofaune a été faite par la méthode gravimétrique au Ludox-TM inspirée de celle proposée par de Jonge et Bouwman (1977).

Le sédiment est soigneusement rincé à l'eau du robinet filtrée, afin d'éliminer formol et particules fines sur une colonne de deux tamis de 1000 et 40 μm de vide de maille. Le refus du tamis est ensuite centrifugé quatre fois à 5000 t/mn pendant 15 mn. La première centrifugation se fait dans de l'eau distillée et les trois autres dans du Ludox-TM. Celui-ci est un gel de silice (densité spécifique de 1,39) que l'on a préalablement dilué de façon à obtenir une densité de 1,15. L'addition de kaolin dans le tube évite la remise en suspension du culot de centrifugation dans le surnageant.

La méiofaune de densité 1,13 flotte à la surface du Ludox. Le surnageant est alors renversé sur un tamis de 40 μm de vide de maille et rincé à l'eau distillée. Entre chaque centrifugation le tamis est maintenu en immersion dans de l'eau afin d'éviter la cristallisation du Ludox. A la fin de l'extraction le refus de tamis est conservé dans de l'alcool à 70 ° et coloré au rose bengale. Cette méthode est particulièrement efficace dans les sables fins où l'on estime que 98 à 100 % des animaux sont extraits après 3 extractions (Villiers et al., 1987 ; Pfannkuche et Thiel, 1988).

- Les comptages :

Après extraction les animaux sont comptés par taxon sous la loupe binoculaire. Le comptage est réalisé après une dilution à $\frac{1}{2}$ ou au maximum $\frac{1}{4}$ selon la densité estimée de l'échantillon, à l'aide d'une boîte de Motoda. Les nématodes et les copépodes ont été conservés dans de l'alcool glycérolé pour être montés.

- Les biomasses :

Il existe deux principales méthodes de mesure de la biomasse, soit par la méthode des biovolumes soit par pesée directe. La première est une méthode indirecte fréquemment utilisée en physiologie car elle permet d'estimer de façon assez précise la biomasse d'un seul individu, en mesurant son volume. Le volume est évalué au microscope par la mesure de la longueur et de la largeur de l'individu, puis une formule de conversion est appliquée. Cette méthode est relativement bien adaptée pour les nématodes ou les formes simples pouvant être approximées à des formes géométriques (Widbom, 1984), encore que les trois formules existantes pour les nématodes conduisent à des résultats très différents (Ratsimbazafy, 1992). Dans la plupart des cas, cette simplification devient impossible et

s'il existe pour les copépodes des facteurs de conversion pour différentes catégories de formes (Warwick et Gee, 1984) ceux-ci font généralement défaut pour les autres groupes. Cette méthode des biovolumes conduit généralement à une surestimation des résultats (Widbom, 1984). Nous avons donc abandonné cette solution en raison de l'absence des moyens techniques nécessaires et du temps de traitement requis au profit de la méthode directe.

La biomasse est obtenue par pesée au moyen d'une électrobalance Perkin-Elmer précise au 1/10 µg. Des coupelles en aluminium sont réalisées à l'emporte-pièce. Suivant les recommandations de Widbom (1984), elles sont remplies d'eau distillée, grillées à 550°C pendant 3 h et pesées. Les animaux sont ensuite transférés dans une goutte d'eau distillée par taxon. Après un séchage de 24 h à l'étuve à 60°C, elles sont refroidies dans un dessiccateur jusqu'à la température ambiante puis pesées. Après cette première pesée les coupelles sont grillées pendant 3 h à 550°C et pesées comme précédemment. Quatre pesées par coupelles sont effectuées la valeur retenue pour chaque coupelle étant la moyenne.

La valeur de poids sec (DW) est obtenue par soustraction du poids de la coupelle vide (PV) de la valeur obtenue après le séchage à 60°C (PS). DW est ensuite corrigée du nombre d'individus.

Le poids sec sans cendre (AFDW) est obtenu par la relation suivante:

$$AFDW(\mu g) = (PS - PV)(\mu g) - (PG - PV)(\mu g)$$

où : PG représente le poids après grillage ; PS le poids après séchage ; PV le poids de la coupelle vide.

Ces pesées ont été réalisées sur les principaux groupes, Nématodes, Copépodes et Polychètes, pour lesquels il a été possible de réunir suffisamment d'individus.

Cette technique est cependant très délicate d'utilisation en raison des faibles poids mesurés. En effet, la pesée peut facilement être perturbée par des facteurs plus ou moins contrôlables, tels que la température et l'hygrométrie. Les pesées ont donc été réalisées dans un laboratoire climatisé et du silicagel a été placé dans la chambre de pesée. Malgré cela il arrive souvent que les mesures soient incohérentes (valeurs de PG inférieures à valeurs de PV). Aucune relation n'ayant pu être définie grâce à des pesées témoins réalisées simultanément, ces résultats n'ont pas été retenus. Nous avons donc déterminé un poids moyen par individu de ces groupes pour chaque type sédimentaire et appliqué ce poids pour toutes les stations ayant des caractéristiques sédimentaires identiques. Pour les autres groupes, des valeurs obtenues dans la littérature sur un autre atoll ouvert ont été appliquées (Villiers et al., 1987), à l'exception des Kinorynches pour lesquels il n'y avait pas de données disponibles (Tableau: 3). Dans ce cas nous avons utilisé les données de milieux tempérés (Ratzimbazafy, 1992). Bien que la pesée directe conduise généralement à une surestimation de la biomasse parfois très importante (30-40 % sur les copépodes) aucune correction n'a été appliquée en raison de l'effet très variable du fixateur selon le taxon auquel on s'adresse et au sein d'un même taxon, sur les différentes catégories d'âges (Widbom, 1984 ; Böttger et Schnack, 1986).

Taxon	Biomasse AFDW ($\mu\text{g ind.}^{-1}$)
Nauplii	0,08
Turbéllariés	0,23
Acariens	1,56
Gastrotriches	0,13
Ostracodes	1,47
Tardigrades	0,8
Rotifères	0,94
Ciliés	0,16
Kinorhynques*	1,7
Oligochètes	2,4
Bivalves	5,88
Tanaïdacés	1,86
Amphipodes	2,26
Gastéropodes	4,14

* valeurs obtenues à partir du travail de Ratzimbazafy (1992).

Tableau 3 : **Biomasses utilisées pour les taxa non pesés.**



1.3.2.2. Facteurs environnementaux

- La Granulométrie:

La granulométrie a été analysée par tamisage sur une colonne de tamis comportant huit tamis de vide de maille : 0,063 ; 0,1 ; 0,125 ; 0,160 ; 0,250 ; 0,500 ; 1 ; 2 mm.

Une fois décongelés les prélèvements ont été séchés à l'étuve à 60°C pendant 24 h. Une quantité connue d'environ 100 g est ensuite prélevée et rincée sur 0,063 mm. Après rinçage, le sédiment est à nouveau séché pendant 24 h à l'étuve à 60°C.

Le sédiment sec est alors pesé pour obtenir le pourcentage de sédiments fins (< 63 µm) appelé taux de pélites. Il est ensuite tamisé sur une colonne vibrante pendant 1 h 30. Chaque fraction est ensuite pesée.

Les résultats sont exprimés en pourcentage de poids sec total et représentés sous forme de courbe des fréquences cumulées en fonction soit du vide maille exprimé soit en millimètre soit en phi. L'unité phi s'obtient par une transformation logarithmique des valeurs en millimètre de la forme : $X_{(\phi)} = - \{ \log_{10} (X_{(mm)}) / \log_{10} (2) \}$

La transformation en phi permet en passant d'une échelle géométrique à une échelle arithmétique d'obtenir les données nécessaires aux calculs des différents indices qui définissent les caractéristiques sédimentaires. à savoir :

$$\text{Médiane : } Md = \phi_{50}$$

$$\text{Taille moyenne : } Mz = \frac{\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84}}{3}$$

$$\text{Asymétrie (skewness) : } SKI = \frac{(\phi_{16} + \phi_{84}) - 2\phi_{50}}{2(\phi_{84} - \phi_{16})} + \frac{(\phi_{5} + \phi_{95}) - 2\phi_{50}}{2(\phi_{95} - \phi_{5})}$$

$$\text{Triage : } \sigma_i = \frac{\phi_{84} - \phi_{16}}{4} + \frac{\phi_{95} - \phi_{5}}{6,6}$$

$$\text{Classement : } D = \frac{\phi_{75} - \phi_{25}}{2}$$

$$\text{Normalité (kurtosis) : } Kg = \frac{\phi_{95} - \phi_{5}}{2,44(\phi_{75} - \phi_{25})}$$

$$\text{Facteur hydrodynamique : } Fh = Kg - D$$

où ϕ_5 , ϕ_{16} , ϕ_{25} , ϕ_{50} , ϕ_{75} , ϕ_{84} , ϕ_{95} sont les tailles de particule correspondant aux percentiles 5, 16, 25, 50, 75, 84 et 95 % de la courbe des fréquences cumulées.

La classification des sédiments en type sédimentaire, a été effectuée selon le système proposé par Weydert (1976) et utilisé par Chevillon (1990) pour définir les structures biosédimentaires de Nouvelle-Calédonie.

	-4,32 φ	-1,32 φ	0 φ	1 φ	2 φ	3,98 φ
Types	% GV	% SG	% SM	% SF	% STF	% Va
Gravelo-Sableux	≥ 50					
Sable graveleux	10-50					
Sable Grossier		(SG + SM) > (SF + STF)				
Sable fin		(SG + SM) < (SF + STF)				
Sable Très Fin					≥ 50	
Sable Vaseux						10-50
Vaso-Sableux						≥ 50

où : GV = gravelles ; SG = sables grossiers ; SM = sables moyens ; SF = sables fins ; STF = sables très fins ; VA = vases

- La Matière Organique Totale:

La méthode classique de la perte au feu a été utilisée pour la détermination de la matière organique totale de préférence à la mesure du Carbone Organique à l'analyseur CHN, en raison de sa simplicité d'emploi et de sa rapidité.

Après décongélation, les échantillons ont été placés dans des coupelles prégrillées et prépesées et placées à l'étuve à 60°C pendant 24 h. Chaque coupelle a été pesée 4 fois avec une balance Sartorius précise au milligramme. La moyenne des quatre pesées a été utilisée pour le calcul du poids sec selon la formule:

$$PS (mg) = PV (mg) - PE (mg)$$

avec PS: poids sec; PV: poids de la coupelle vide; PE: poids de la coupelle plus sédiment à la sortie de l'étuve.

Les coupelles sont ensuite grillées pendant 3 h à 550°C. Le poids grillé est obtenu par différence entre le poids grillé et le poids sec. Il est exprimé en pourcentage.

$$PG (mg) = PF (mg) - PV (mg)$$

$$M.O.T. (\%) = PG (mg) - PF (mg) / PF (mg)$$

Avec: PG : poids grillé ; PV : poids vide ; PF : poids sédiment plus coupelle à la sortie du four ; MOT : Matière Organique Totale.

- La Chlorophylle a :

La chlorophylle *a* a été mesurée par colorimétrie au spectrophotomètre selon la méthode proposée par Charpy-Roubaud (1986a), dérivée de celle de Plante-Cuny (1984). Une fois décongelés les pigments sont extraits dans 15 ml d'acétone à 90 %. Les flacons sont maintenus au froid pendant 24 h et agités fréquemment. L'agitation remplace le broyage des sédiments recommandé par certains auteurs (Fenchel et Straarup, 1971 ; Sautriot, 1977). Après avoir laissé reposer, la phase liquide est filtrée sur filtre GF/C, puis dosée au spectrophotomètre. Le sédiment est, quant à lui, séché pendant 24 h à 60°C et pesé.

Le dosage au spectrophotomètre se fait en deux temps. L'échantillon est passé une première fois au spectrophotomètre à 665 nm et 750 nm. Deux gouttes d'acide chlorhydrique 1 N sont ensuite ajoutées et l'échantillon est à nouveau dosé à ces deux longueurs d'ondes. L'acidification permet de dégrader la chlorophylle *a* en phéophytine, et ainsi d'obtenir la chlorophylle *a* par différence. La mesure à 750 nm détermine en fait l'absorption parasite due à une éventuelle turbidité.

La teneur en chlorophylle *a* est alors obtenue par la formule de Parsons et al. (1984), et exprimée par rapport au poids sec.

$$\text{Chl-}a \text{ (}\mu\text{g.cm}^{-2}\text{)} = \frac{26,7 \left[(DO_{665} - DO_{750}) - (DO_{665a} - DO_{750a}) \right] \times V \times 10}{S \times d}$$

DO_{665} et DO_{750} : densité optique à 665 nm et 750 nm

DO_{665a} et DO_{750a} : densité optique après acidification

V : volume d'acétone ajouté, en ml

S : surface de la carotte en cm^2

d : trajet optique

- L'ATP:

L'extraction a été faite à Tikehau par ajout d'une solution bouillante de NaHCO_3 0,1 M (Bancroft et al., 1976). Le rendement de l'extraction est très variable selon les auteurs de 40 % selon Karl et Larock, 1975) à 100 % (Bancroft et al., 1976). Le dosage de l'ATP est réalisé par la méthode de la Luciférine-Luciférase à standard interne. En présence d'ions Mg^{2+} et d'oxygène l'ATP réagit avec le complexe Luciférine-Luciférase en émettant un photon par molécule hydrolysée. La bioluminescence, proportionnelle à la quantité d'ATP est mesurée suivant le protocole expérimental proposé par Charpy-Roubaud (1986a) avec un fluorimètre de type Turner. Les résultats sont exprimés en ng cm^{-2}

- Le potentiel redox :

Le potentiel redox a été mesuré par une sonde redox De Ponselle. On fait pénétrer la sonde centimètre par centimètre dans la carotte en maintenant l'électrode de référence dans l'eau surnageante. La lecture se fait directement en millivolts.

- La sédimentation :

- **La biomasse sestonique** a été déterminée par la méthode de la perte au feu. Après décongélation les filtres sont séchés pendant 24 h dans une étuve à 60°C et pesés. Ils sont ensuite brûlés 4 h à 475°C et à nouveau pesés. La première pesée détermine un poids sec (PS) la seconde un poids grillé (PG). PG correspond au poids de la fraction minérale. Le poids de la fraction organique est obtenu par la différence PS - PG.

- **L'analyse du Carbone et de l'Azote particulaires** a été effectuée au centre Orstom de Nouméa. Les filtres sont plongés pendant 24 h dans des vapeurs d'acide chlorhydrique fumant pour éliminer le carbonate de calcium. Le carbone et l'azote sont ensuite dosés par combustion dans un analyseur CHN selon la méthode de Gordon et Sutcliffe (1973).

- **Les pigments chlorophylliens** ont été dosés au fluorimètre Turner 111 selon la méthode de Lorenzen (1966). Les filtres sont broyés dans 6 ml d'acétone à 90 %. L'extraction se poursuit pendant 24 h au frais et à l'abri de la lumière. Le sédiment et les fragments de filtre sont ensuite éliminés par une filtration sur des filtres GF/F et la fluorescence du filtrat est mesurée.

- **Le phosphore particulaire** a été dosé par la méthode colorimétrique de Menzel et Corwin (1965). Le phosphore particulaire est minéralisé en ions orthophosphates par l'action du persulfate de potassium à 110°C.

1.4. Traitement des données

1.4.1. Facteurs de conversion.

Ces facteurs issus de la littérature ont été utilisés pour convertir les différentes biomasses en teneur de Carbone organique et ainsi les exprimer dans un système d'unité commun permettant de les comparer.

- Le Carbone Organique Total (COT)

La Matière Organique Totale est une évaluation de la matière animale, végétale, bactérienne vivante et morte présente dans le sédiment. Une estimation du Carbone Organique Total peut donc être obtenue à partir de ce résultat à défaut de mesure directe à l'analyseur CHN. Il existe plusieurs facteurs de conversion reliant carbone organique disponible dans la littérature. Ces facteurs sont généralement compris entre 1,7 et 2,6, sédimentologues et géologues utilisant pour leur part un facteur de conversion compris entre 2 et 2,4 (de Vaugelas, 1980). La relation proposée par Hily et al. (1986) a été retenue

dans le cadre de cette étude en raison de son bon coefficient de corrélation, notamment dans les sédiments fins et par le fait qu'elle a été établie sur un grand nombre de types sédimentaires différents.

$$\% \text{ MOT} = 2,3 * \% \text{ CO} + 1,4$$

- **Le Carbone microphytobenthique (Cphb)**

Le Carbone microphytobenthique peut-être estimé à partir de la biomasse microphytobenthique en se basant sur le rapport suivant (Charpy-Roubaud, 1986 ; de Vaugelas, 1980 ; Villiers et al., 1987) :

$$\text{Cphb} = \text{Chl a} * 30$$

- **Le Carbone vivant (Cviv)**

Il est estimé à partir de la teneur en ATP selon le rapport suivant (Charpy-Roubaud, 1986 ; de Vaugelas, 1980 ; Villiers et al., 1987) :

$$\text{Cviv} = \text{ATP} * 200$$

- **Le Carbone méiobenthique (Cméio)**

Il existe plusieurs facteurs de conversion concernant la méiofaune (Jensen, 1984 ; de Bovée, 1987 ; Zhang et Uhlig, 1993). La plupart des études sur les équivalents énergétiques ont été réalisées sur les deux principaux groupes Nématodes et Copépodes. Les résultats sont variables mais généralement avoisinent 50% du poids sec (de Bovée, 1987 pour les nématodes, Zhang et Uhlig pour les copépodes). Toutefois, ces valeurs ne concernent la plupart du temps qu'un seul taxon et varient d'une espèce à l'autre. Les pourcentages varient entre autre, en fonction du type de nourriture, de la température, des conditions de nutrition etc..(Zhang et Uhlig, 1993). Pour faciliter le calcul, un seul facteur a été utilisé pour l'ensemble de la méiofaune. La biomasse méiobenthique a été convertie en carbone d'après l'équation de Rudnick et al. (1985) :

$$\text{Cméio} = \text{Biomasse (AFDW)} * 0,4$$

L'utilisation de cette relation devrait conduire à une sous-estimation de la biomasse en Carbone au moins concernant les nématodes et les copépodes.

1.4.2. Description des peuplements méiobenthiques

Les peuplements méiobenthiques sont étudiés au niveau du taxon. La description graphique a été faite au moyen d'une courbe de "k-dominance" de préférence à une courbe de Lorenzen en raison du petit nombre de taxa présents à chaque station qui bien que pouvant varier d'une station à une autre est assez constant. Une courbe de Lorenzen aurait imposée une échelle graduée jusque 100 qui aurait porté préjudice à une bonne représentation en écrasant les courbes. Les courbes rang-fréquence reflètent l'évolution de la structure générale et de ce fait sont susceptibles d'apporter plus d'informations sur la diversité d'un peuplement qu'un simple indice de diversité.

Cependant pour comparer statistiquement les peuplements entre eux, un indice de diversité est nécessaire. Les indices de diversité apportent des informations sur la façon dont les individus sont répartis au sein de diverses espèces ou groupes taxonomiques. Leurs variations traduisant des modifications de structure des peuplements, permettent d'en suivre l'évolution spatio-temporelle. Ces indices de diversité peuvent en outre fournir une indication de la nature des contraintes écologiques du peuplement et également d'établir le degré de maturité du peuplement. Ainsi, un indice élevé traduit une certaine maturité ou stabilité du peuplement caractérisée par un équilibre entre les abondances des divers groupes. Nous avons opté pour l'indice de Shannon-Wiener (H') reconnu pour être le plus fiable et qui est le plus couramment employé.

$$H' = \sum_{i=1}^n p_i \cdot \log_2 p_i \quad \text{où} \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i est le nombre d'individus de l'espèce i dans le prélèvement et N , le nombre total d'individus dans le prélèvement.

1.4.3. Traitement statistique

Le but de l'étude étant de fournir les données essentielles nécessaires à la constitution d'un modèle de fonctionnement, le traitement statistique se devait de mettre en évidence les principaux facteurs abiotiques déterminant le peuplement méiobenthique en relation avec l'étude métabolique réalisée. Une méthode descriptive sera donc plus appropriée.

- L'Analyse en Composante Principale (ACP) :

L'ACP a été calculée au moyen du logiciel de statistique développé par l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages, STAT-ITCF. Elle permet de présenter sous une forme graphique le maximum d'information contenu dans un tableau de données et de mettre en évidence les liaisons existant entre des variables quantitatives (ou pouvant être assimilées comme telles) de natures diverses (Philippeau, 1986). Les individus peuvent être représentés dans un espace à autant de dimensions qu'il y a de variables, le but de l'ACP sera donc de trouver des espaces de dimensions plus petites où il sera possible de voir au mieux les individus et qui seront visualisés graphiquement dans un plan. Pour cela, l'ACP réalise des combinaisons linéaires successives des variables permettant de créer des axes non corrélés entre eux et exprimant le maximum de variance entre les individus. L'ACP recherchant en priorité la combinaison décrivant le maximum de la variance (Composante Principale), la part d'explication apportée par chaque axe diminue d'autant plus que son rang est élevé. Ainsi l'axe 1 exprimera une certaine quantité maximale de la variance entre individus, l'axe 2 en exprimera à son tour une quantité maximale complémentaire de la première, mais plus faible et ainsi de suite.

Afin d'accorder un poids égal à chaque variable, les combinaisons sont réalisées sur les variables centrées réduites.

L'interprétation des graphiques se fait par l'analyse de la corrélation de chaque individu avec les axes et la contribution des variables à la formation de ceux-ci.

La possibilité d'ajouter des variables supplémentaires dites "variables à expliquer" qui ne participent pas à la formation des axes, permet de relier celles-ci à certains axes et donc aux variables contribuant fortement à leur formation.

Les données de base sont introduites sous forme d'un tableau dont les colonnes représentent les variables et les lignes, les individus. Le principal avantage de cette technique consiste à pouvoir relier des paramètres exprimés dans des unités différentes dans la mesure où ceux-ci sont des variables quantitatives. Cette technique sera donc très utile pour étudier les différences entre les stations en fonction de leurs paramètres environnementaux, les variables supplémentaires permettant de relier quelques paramètres de la méiofaune aux différentes variables environnementales.

- L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) :

Comme l'ACP, l'AFC est une méthode descriptive mise au point par Benzecri (1982). Basée sur l'analyse de l'inertie, l'AFC fait aujourd'hui partie des techniques les plus utilisées en écologie marine, grâce au développement de l'informatique. La réalisation des AFC a été faite au moyen du logiciel STAT-ITCF. C'est une méthode, particulièrement adaptée aux tableaux de données ayant un grand nombre de zéro, qui permet d'étudier les affinités faunistiques entre prélèvements en utilisant la distance du Chi 2 entre les observations.

L'AFC consiste en fait en une double ACP les lignes et les colonnes étant tour à tour variables et individus (Dervin, 1990). Cependant, les données doivent être exprimées dans la même unité. Dans le plan étudié, les stations seront d'autant plus proches que leur peuplement sera semblable.

Les graphiques sont interprétés par l'analyse des contributions relatives de chaque ligne et colonne à la formation des axes. Ici encore, la possibilité d'ajouter des éléments (lignes ou colonnes) supplémentaires qui apparaîtront sur le plan sans participer à la formation des axes, faciliteront l'interprétation en servant de "points de repère" (Dervin, 1990).

- Le test de Kruskal - Wallis :

C'est une analyse de variance non-paramétrique qui permet de comparer de petits échantillons en omettant les hypothèses de distribution normale des données. Ce test permet de définir si deux échantillons sont issus de la même population (H_0) ou de populations différentes (H_1). C'est l'un des tests non paramétriques les plus puissants (Siegel, 1956). Le traitement statistique a été réalisé avec le logiciel Statgraphics pour Windows.

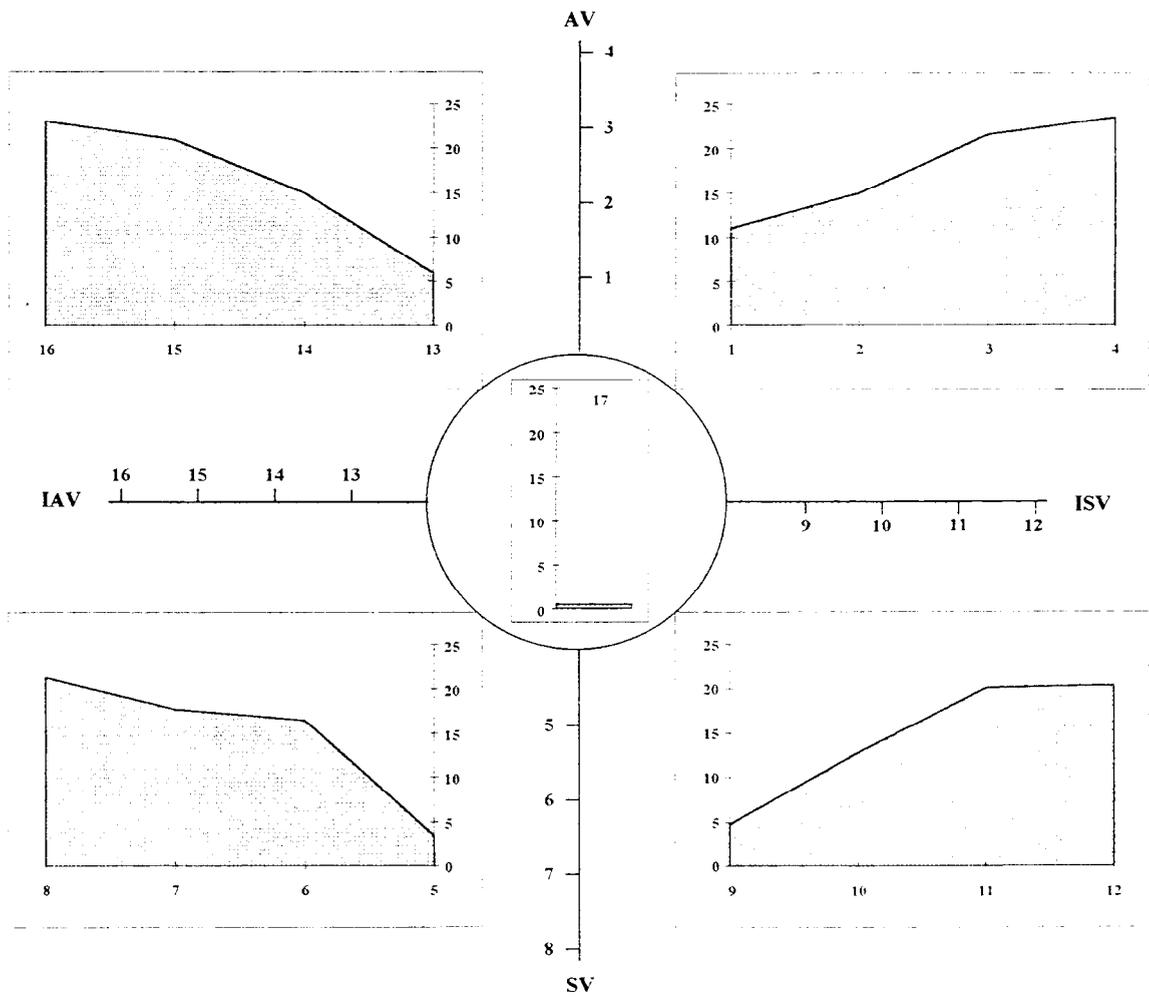


Fig. 16 : Profils bathymétriques à proximité du pinacle étudié du lagon de Tikehau. (Profondeurs en mètres)

2 RESULTATS

2-1 Le cône détritique du pinacle :

2-1-1 Les paramètres environnementaux

2-1-1-1 La profondeur

La profondeur des stations varie de 0,5 m à 23,6 m. Les profils des pentes ont été reportés sur la Figure 16. Les pentes du cône détritique varient selon l'orientation par rapport aux vents dominants. La pente du cône détritique est plus accentuée sur la face au vent, en amont du pinacle.

2-1-1-2 Le taux de pélites

C'est le critère granulométrique retenu pour caractériser la structure sédimentaire. Le taux de pélites autour du pinacle est compris entre 2 et 38 % avec une moyenne toutes stations confondues de $14,4 \pm 9,7$ % (intervalle de confiance de la moyenne pour $\alpha = 0,05$). Nous pouvons observer figure 17. des valeurs plus fortes au niveau des radiales situées sous le vent du pinacle. Ceci est particulièrement manifeste aux stations les plus éloignées. La radiale Intermédiaire Au Vent (IAV) se démarque des autres par des taux de pélites très faibles aux 3 premières stations (inférieur à 15 %) puis à la quatrième elle présente une valeur extrêmement forte (38 %). C'est également sur ce transect que l'on trouve les valeurs extrêmes (6 - 38 %) relevées sur le cône détritique, tandis que la valeur la plus faible est enregistrée au sommet du pinacle avec 2 %. Inversement, la radiale Au Vent (AV) située dans l'axe des vents dominants, est relativement constante sur l'ensemble de ces stations. Les deux autres radiales sont remarquables par leurs profils identiques avec cependant des valeurs légèrement plus fortes de la radiale Intermédiaire Sous le Vent (ISV). D'une façon générale, le taux de pélites moyen augmente de façon significative lorsque l'on s'éloigne du pinacle (Kruskal-Wallis, $p = 0,009$; $\alpha = 0,05$), sauf entre les deux premières séries de stations où il tend plutôt à diminuer (Fig. 18). La comparaison des taux moyens par radiale indique également des valeurs plus fortes sur le transect perpendiculaire au vent (Fig. 19). De même sur chaque transect, les valeurs moyennes des radiales en aval du pinacle sont supérieures à celles des radiales en amont. Cependant, les différences observées ne sont pas significatives (Kruskal-Wallis, $p = 0,267$; $\alpha = 0,05$).

2-1-1-3 La Matière Organique Totale

Les valeurs de MOT autour du pinacle sont comprises entre 2,5 et 3,6 %, la moyenne toutes stations confondues étant de $3,12 \pm 0,29$ %. Les plus faibles valeurs sont enregistrées au niveau des deuxièmes stations de chaque transect, exception faite de la radiale SV, où le minimum se trouve à la troisième station (Fig. 20). Au-delà, la MOT augmente. L'évolution de la MOT moyenne en fonction de l'éloignement rappelle, quoique de façon très atténuée, celle observée pour le taux de pélites et les

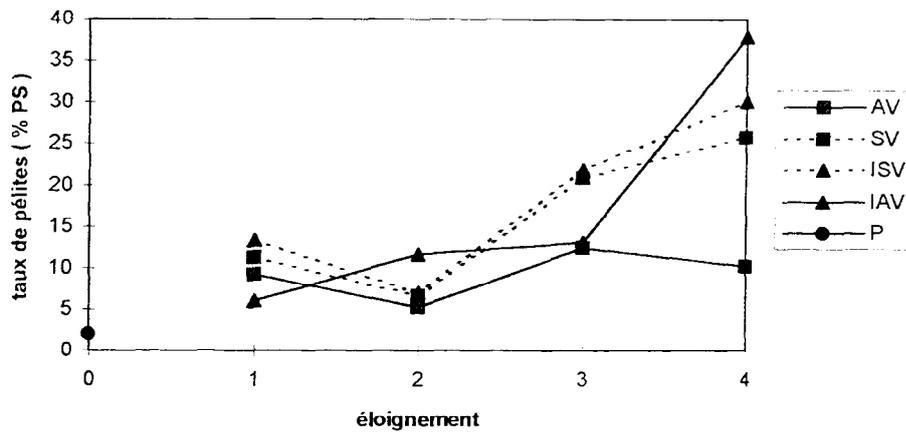


Fig. 17 : Valeurs des Taux de pérites sur les pentes du cône détritique du pinacle. AV et IAV : radiales en amont du pinacle ; SV et ISV : radiales en aval du pinacle. ■ : transect parallèles aux vents dominants ; ▲ : transect perpendiculaire aux vents ; ● : sommet du pinacle.

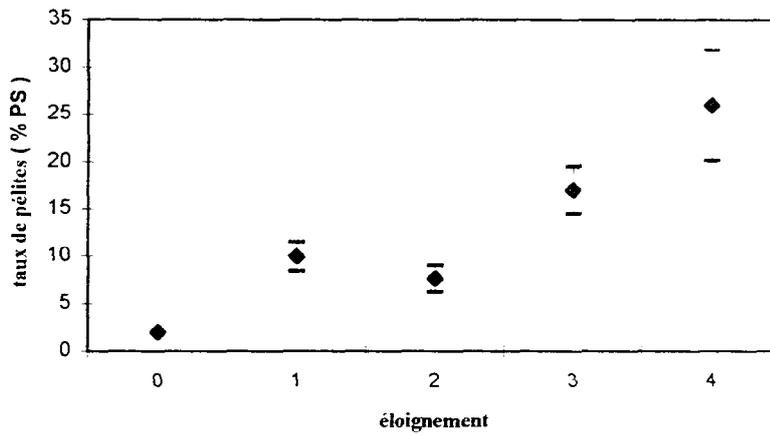


Fig. 18 : Evolution du taux de pérites moyen en fonction de la distance au pinacle. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

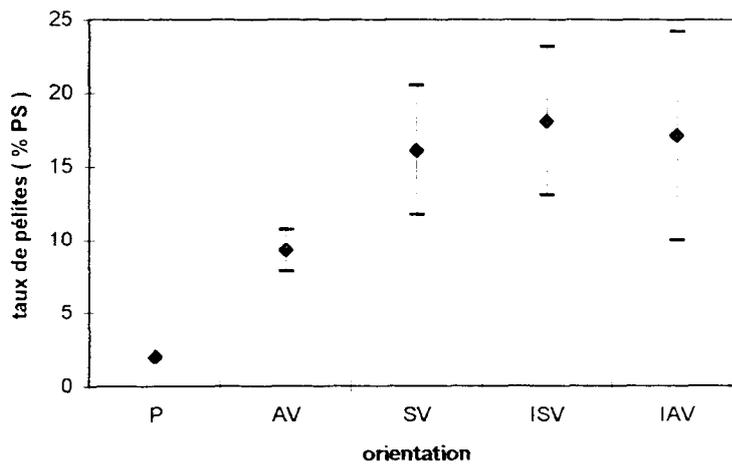


Fig. 19 : Taux de pérites moyen en fonction de l'orientation par rapport au pinacle et aux vents dominants. P : sommet du pinacle. AV ; SV : transects dans l'axe des vents, respectivement Au Vent et Sous le Vent du pinacle. IAV ; ISV : transects perpendiculaires aux vents, respectivement au vent et sous le vent.

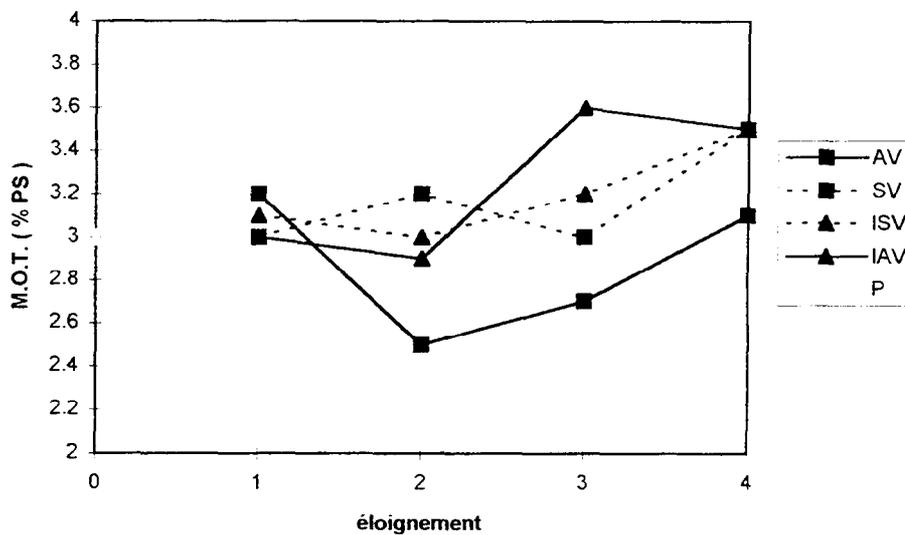


Fig. 20 : Valeurs de la MOT sur les pentes du cône détritique du pinacle. AV et IAV : radiales en amont du pinacle ; SV et ISV : radiales en aval du pinacle. ■ : transect parallèles aux vents dominants ; ▲ : transect perpendiculaire aux vents ; ● : sommet du pinacle.

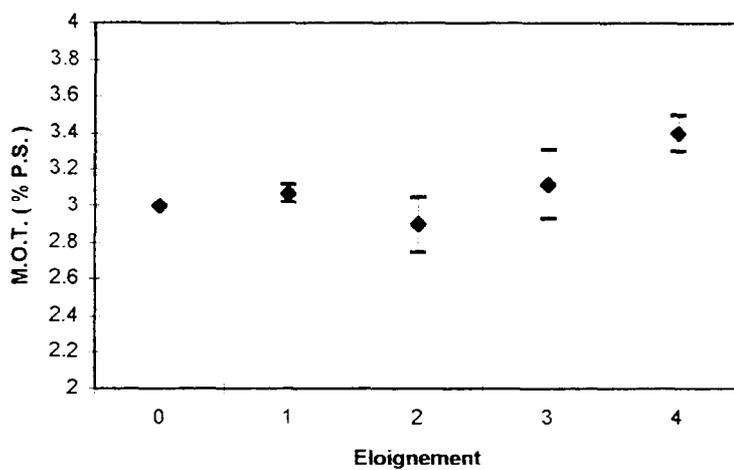


Fig. 21 : Evolution du pourcentage moyen de MOT en fonction de la distance au pinacle. Les barres représentent l'erreur standard individuelle.

remarques effectuées précédemment semblent pouvoir être appliquées ici, sauf que pour la MOT, le test de Kruskal-Wallis ne décèle aucune différence significative que ce soit en fonction de la distance au pinacle ($p = 0,17$) ou de l'orientation ($p = 0,65$), où les valeurs moyennes sont similaires pour toutes les radiales à l'exception de AV qui est légèrement inférieure (Fig. 21 et 22).

2-1-1-4 L'ATP

Les valeurs sont comprises entre 58 et 352 ng.cm⁻² soit un facteur 7 entre les valeurs extrêmes (moyenne 230,9 ± 98,6). Les valeurs varient énormément et aucune tendance nette ne se dégage (Fig. 23). La valeur observée sur le sommet du pinacle est identique à celle de la première station du transect IAV. Sur la figure 24 ont été reportées les valeurs moyennes de l'ATP en fonction de la distance au pinacle, la valeur la plus élevée se trouve au niveau 2, la quantité moyenne d'ATP diminuant au-delà. Les stations les plus pauvres sont situées au pied du pinacle.

2-1-1-5 La chlorophylle *a* :

Les valeurs varient entre 0,2 et 3,6 µg cm⁻² (Fig. 25). La moyenne des 17 stations échantillonnées est de 2,24 ± 0,98 µg cm⁻². A l'exception du transect AV, l'évolution de la teneur sur chaque transect est similaire avec un pic plus ou moins marqué à la deuxième station, les troisièmes et quatrièmes stations ayant des valeurs voisines, proches de celles des premières stations. Sur AV le pic est peu marqué et n'apparaît qu'à la troisième station (st 3).

Sur la figure 26 est reportée la chlorophylle *a* moyenne pour chaque niveau d'éloignement par rapport au pinacle. On observe une diminution très nette bien que statistiquement non significative (Kruskal-Wallis, $p = 0,173$; $\alpha = 0,05$), de la quantité de chlorophylle lorsque l'on s'éloigne du pinacle suggérant un effet du pinacle favorisant la production microphytobenthique au voisinage du pinacle, cet effet s'estompant avec l'éloignement. Comme pour d'autres paramètres, les moyennes des radiales situées en aval du pinacle sont supérieures à celles de leur vis-à-vis et les moyennes des radiales situées perpendiculairement aux vents dominants supérieures à celles de celles dans l'axe du vent. (Fig. 27)

2-1-1-6 La macrofaune

Les résultats exprimés en abondance sont reportés figure 28. Les densités observées sont comprises entre 4 et 71 ind. 0,1m⁻², soit 40 et 710 animaux par mètre carré, chaque valeur étant la moyenne de trois répliqués de 0,1 m². Aucune tendance simple ne peut être dégagée, chaque transect présentant un profil très distinct. La principale opposition réside dans la direction par rapport au vent dominant. Ainsi les transects AV et SV situés dans l'axe des vents dominants présentent des profils assez réguliers, notamment SV dont les densités sont d'une remarquable constance tout au long du transect (≈ 15 ind.0,1m⁻²). AV, quant à lui, voit ses densités augmenter entre 1 et 2, puis décroître régulièrement jusqu'à la station 4 qui possède l'une des plus faibles densités.

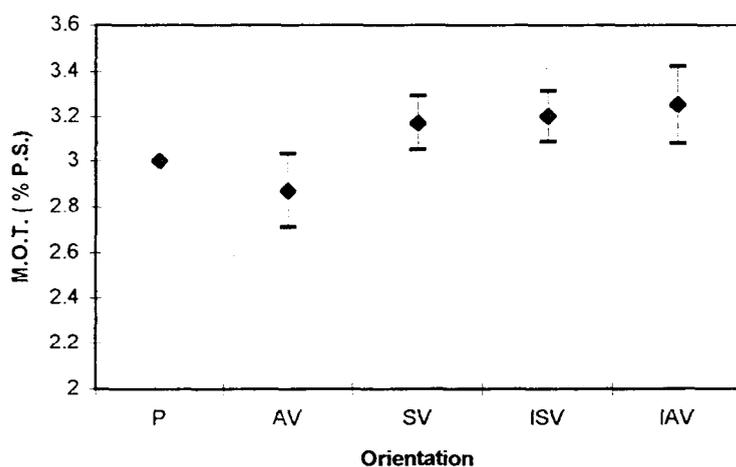


Fig. 22 : Taux moyens de MOT en fonction de l'orientation par rapport au pinacle et aux vents dominants. P : sommet du pinacle. AV ; SV : transects dans l'axe des vents, respectivement Au Vent et Sous le Vent du pinacle. IAV ; ISV : transects perpendiculaires aux vents, respectivement au vent et sous le vent. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

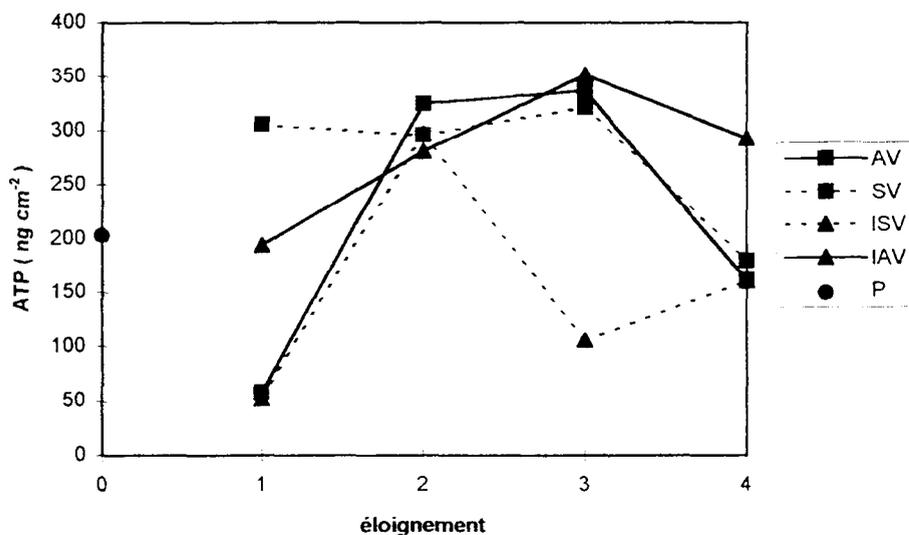


Fig. 23 : Valeurs de l'ATP sur les pentes du cône détritique du pinacle. AV et IAV : radiales en amont du pinacle ; SV et ISV : radiales en aval du pinacle. ■ : transects parallèles aux vents dominants ; ▲ : transect perpendiculaire aux vents ; ● : sommet du pinacle.

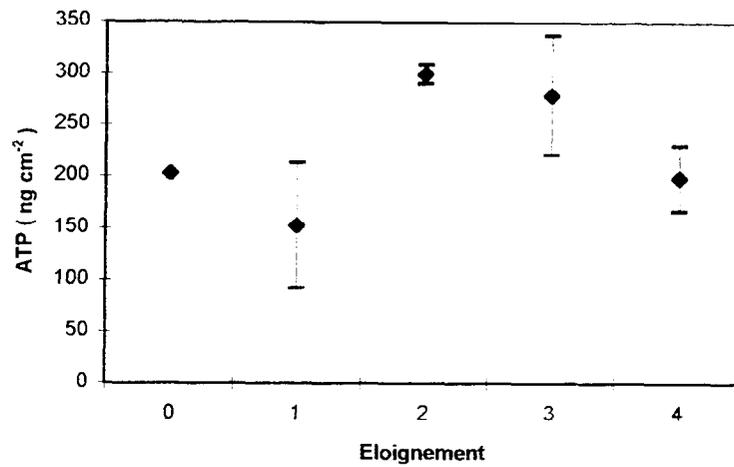


Fig. 24 : Evolution de l'ATP en fonction de la distance au pinacle. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

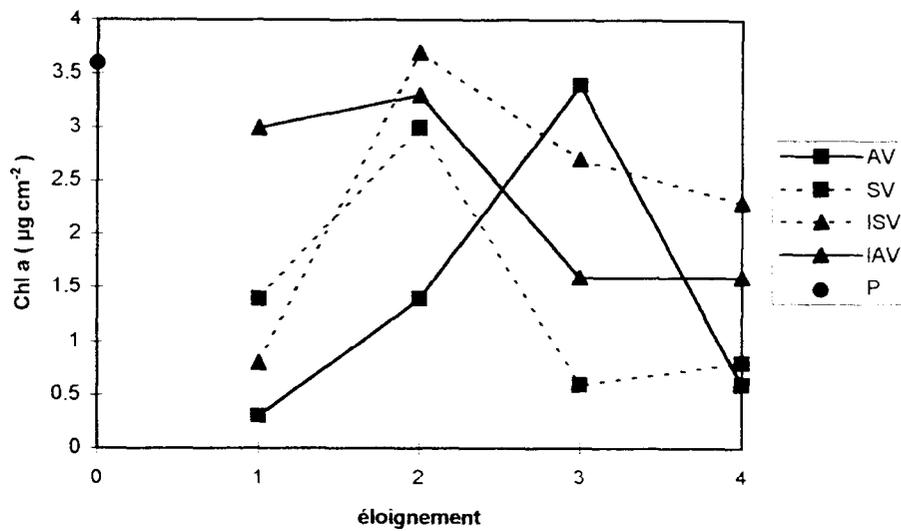


Fig. 25 : Evolution de la chlorophylle *a* en fonction de la distance au pinacle sur chaque radiale. AV et IAV : radiales en amont du pinacle respectivement sur le transect dans l'axe du vent et perpendiculaire au vent. SV et ISV : radiales en aval du pinacle sur les transects dans l'axe du vent et perpendiculairement au vent respectivement.

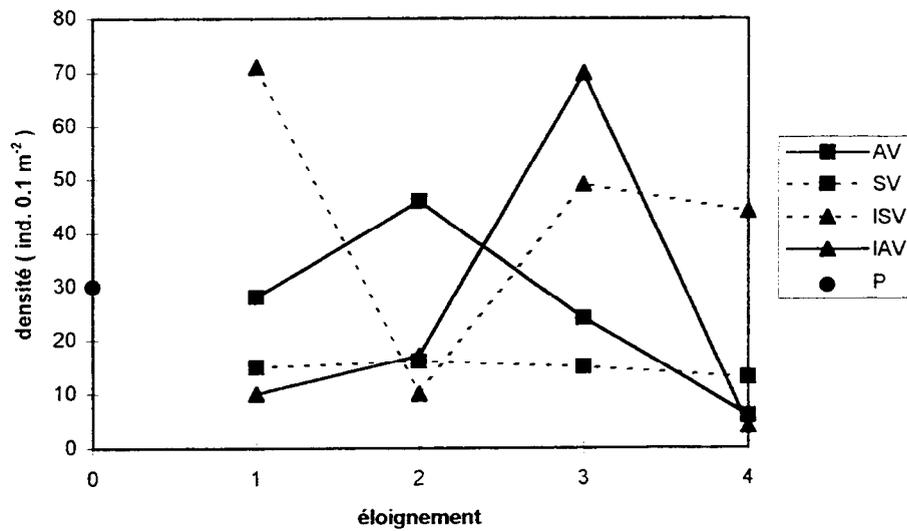


Fig. 28 : Densités de la macrofaune sur les pentes du cône détritique du pinacle. AV et IAV : radiales en amont du pinacle ; SV et ISV : radiales en aval du pinacle. ■ : transect parallèles aux vents dominants ; ▲ : transect perpendiculaire aux vents ; ● : sommet du pinacle.

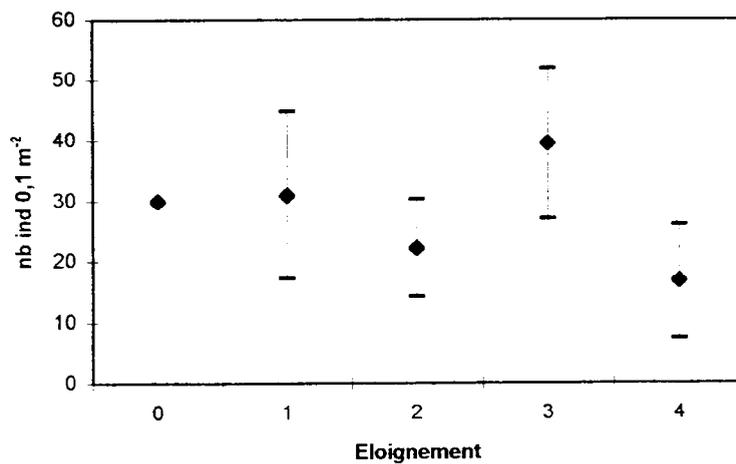


Fig. 29 : Densités moyennes de la macrofaune en fonction de la distance au pinacle. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

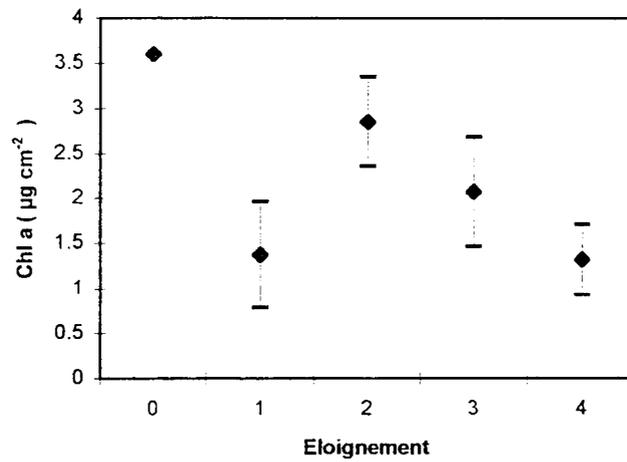


Fig. 26 : Evolution de la chlorophylle a active en fonction de la distance au pinacle. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

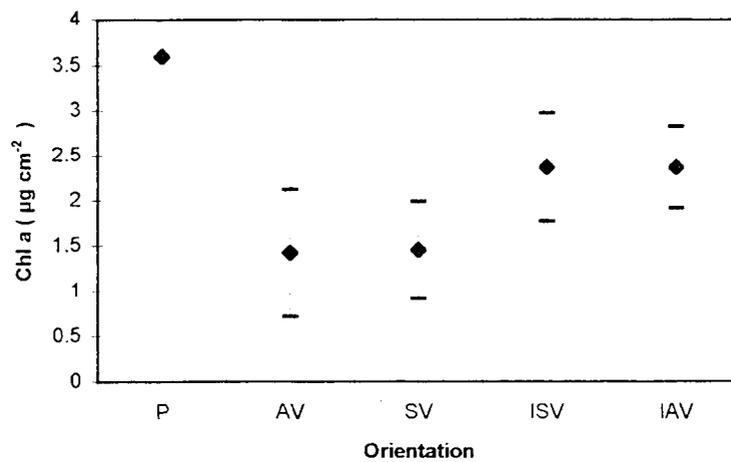


Fig. 27 : Chlorophylle a active moyenne en fonction de l'orientation par rapport au pinacle et aux vents dominants. P : sommet du pinacle. AV ; SV : transects dans l'axe des vents, respectivement Au Vent et Sous le Vent du pinacle. IAV ; ISV : transects perpendiculaires aux vents, respectivement au vent et sous le vent. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

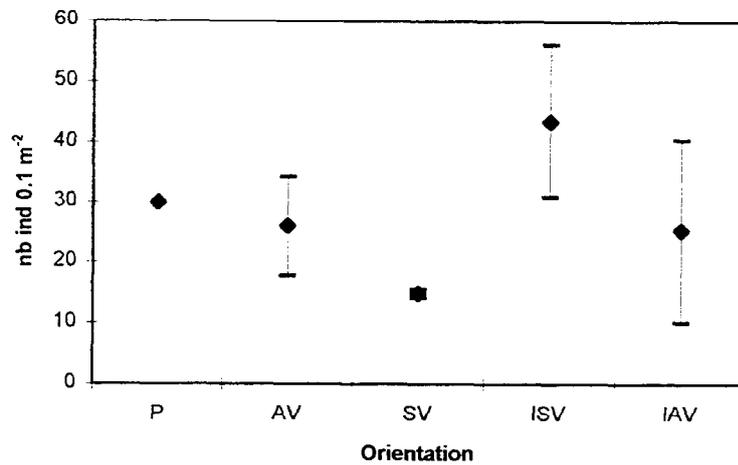


Fig. 30 : **Densités moyennes en macrofaune en fonction de l'orientation par rapport au pinacle et aux vents dominants.** P : sommet du pinacle. AV ; SV : transects dans l'axe des vents, respectivement Au Vent et Sous le Vent du pinacle. IAV ; ISV : transects perpendiculaires aux vents, respectivement au vent et sous le vent. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

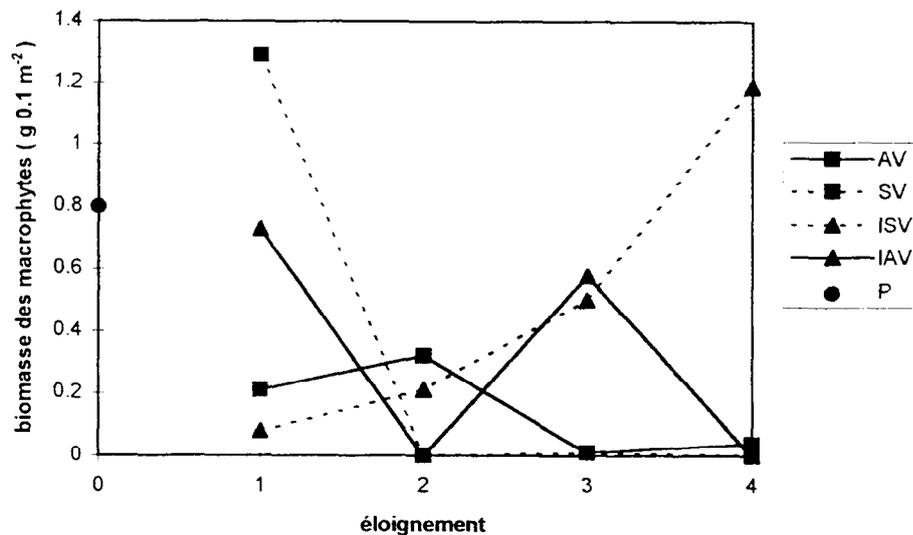


Fig. 31 : **Biomasses des macrophytes sur les pentes du cône détritique du pinacle.** La biomasse est exprimée en poids sec. AV et IAV : radiales en amont du pinacle ; SV et ISV : radiales en aval du pinacle. ■ : transect parallèles aux vents dominants ; ▲ : transect perpendiculaire aux vents ; ● : sommet du pinacle.

sur les radiales en amont du pinacle que l'on trouve les taux les plus faibles de chaque transect. Mais de façon générale, le transect perpendiculaire aux vents présente des taux de sédimentation plus élevés que ceux observés sur le transect dans l'axe des vents.

- La matière minérale

Le taux de sédimentation moyen toutes stations confondues est de $7020,17 \pm 2128,97 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, et augmente légèrement lorsque l'on s'éloigne du pinacle. Le taux moyen le plus élevé se trouve le long de la radiale AV tandis que le plus faible est relevé sur la radiale SV. Sur le transect perpendiculaire au contraire la radiale au vent a un taux de sédimentation plus faible que celui sous le vent.

- La Matière Organique Particulaire

Le taux moyen le plus faible est observé au deuxième niveau de stations tandis que le plus fort se situe au niveau 3. En ce qui concerne l'orientation par rapport au pinacle, les taux moyens sur le transect perpendiculaire au vent sont nettement plus faibles que ceux dans l'axe du vent, quoique les différences observées ne soient pas significatives. La moyenne générale toutes stations confondues est de $863,29 \pm 351,6 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

- Autres paramètres

Que ce soit pour le Phosphore et l'Azote particulaire ou les pigments, les différences observées entre les radiales ne sont pas significatives en fonction de l'orientation ni de l'éloignement. La sédimentation moyenne est $7,48 \pm 1,43 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour le Phosphore particulaire, $26,32 \pm 4,93 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour l'Azote, $0,59 \pm 0,2 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour les pigments totaux et $0,46 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour les phéopigments. Cependant, dans tous les cas les valeurs maximales sont relevées en aval du pinacle dans l'axe du vent, le minimum étant l'une des radiales au vent généralement celle dans l'axe du vent. En fonction de la distance au pinacle les minima sont au premier niveau d'éloignement, le niveau 2 pour le Phosphore et l'Azote particulaire, le niveau 1 pour les pigments. Pour tous les paramètres la sédimentation est maximale à la troisième couronne de stations.

2-1-1-9 Structures environnementales des stations

Afin de mieux définir l'influence du pinacle sur les divers paramètres environnementaux de chaque station une Analyse en Composante Principale a été réalisée sur les paramètres de l'environnement. Dans un premier temps tous les paramètres disponibles ont été retenus et différents paramètres biotiques de la méiofaune ont été ajoutés comme variables supplémentaires afin de mieux cerner leurs liens avec les paramètres de l'environnement.

Analyse en Composante Principale

Les 5 premiers axes expliquent respectivement 29,6 ; 25,9 ; 15,3 ; 12 et 10,4 % de la variation entre les stations. Ce sont le taux de pélites (0,8) et la matière organique totale (0,82) qui contribuent le plus à la formation de l'axe 1, sur lequel ils sont opposés à la chlorophylle *a* (-0,57). L'axe 2 se constitue à partir de la profondeur (0,81) et des macrophytes (-0,66), deux variables qui évoluent de façon inverse. Ainsi ce sont les stations les moins profondes qui présentent le plus d'algues.

Les axes 3, 4 et 5 expliquent sensiblement moins les variations observées entre les stations mais sont intéressants car s'y trouvent bien représentées des variables telles que l'ATP et la Chlorophylle *a*. Ainsi, l'axe 3 est déterminé par la biomasse macrophytique (0,62) et l'ATP (0,54), c'est d'ailleurs sur cet axe que cette dernière variable est la mieux représentée. L'axe 4 décrit bien les densités de la macrofaune (0,76) et l'axe 5 la chlorophylle (0,71).

Nous avons également placé en variables supplémentaires certains résultats de la méiofaune comme la densité totale (MT), la densité en méiofaune permanente (MV), la mixofaune (MIX), afin de déterminer à quels facteurs environnementaux ils sont associés.

Ont également été représentés les trois principaux groupes taxonomiques sous forme de divers rapports.

Le premier axe représente bien des variables comme les rapports Nématodes / Méiofaune permanente (NMV) ou Méiofaune totale (NMT) ainsi que Copépodes / Méiofaune permanente ou totale (CMV ; CMT). MV et MT étant bien représentés sur le second axe. La méiofaune totale diffère peu de la méiofaune vraie. Toutes deux sont liées à la profondeur et au taux de pélites. En revanche, Copépodes et Polychètes sont opposés à la profondeur et au taux de pélites. La macrofaune est associée à la présence des macrophytes.

Le plan I-II qui décrit 55,8 % de la variation a été retenu pour représenter les stations

- Le plan I-II : (Fig. : 32 et 33)

La distribution des stations permet de retrouver la structure des prélèvements en fonction de leur éloignement du pinacle. Ainsi les quatre stations de faible profondeur forment un groupe bien marqué tout en bas du plan, très nettement liées par leur faible profondeur. Deux sous-groupes peuvent se distinguer. D'une part, la station 13 et le dessus du pinacle, et d'autre part les stations des trois autres transects.

De même les quatre stations de la deuxième couronne forment un groupe compact sur la gauche du plan traduisant une profondeur plus grande et un taux de pélites plus faible que les premières stations. Les stations des axes sous le vent sont décalées dans le sens d'un enrichissement en chlorophylle *a* et en MOT par rapport aux stations des axes au vent.

Stations	Ch a	Ph a	Pig	C org	N org	P org	Mx	M.O.P.	
AV	1	0.113	0.682	0.796	170.01	25.16	5.46	6597.6	1038.1
	2	0.076	0.633	0.708	134.66	14.91	-	8430.0	1292.3
	3	0.076	0.391	0.467	205.12	15.64	7.25	8794.0	990.7
SV	5	-0.095	0.316	0.222	210.43	40.18	10.91	8695.4	1443.0
	6	-0.044	0.620	0.576	191.54	27.27	9.15	7920.0	603.1
	7	0.454	1.022	1.476	280.71	29.09	11.03	3397.0	1098.4
ISV	9	0.160	0.281	0.442	88.37	17.23	6.11	5384.8	511.0
	10	0.195	0.299	0.494	153.86	24.57	4.73	6854.2	682.9
	11	0.214	0.342	0.556	187.97	32.80	8.06	10455.3	865.4
IAV	13	0.093	0.264	0.356	217.26	23.84	7.27	4204.4	484.5
	14	0.147	0.254	0.402	161.48	31.10	5.59	5136.9	288.5
	15	0.185	0.422	0.607	205.47	31.10	6.77	8371.5	1062.5

Tableau 4 : Taux de sédimentation au niveau du fond, autour du pinacle en $\text{mg m}^{-2} \text{j}^{-1}$. AV, SV, ISV, IAV : radiales ; Ch a : chlorophylle a ; Ph a : phéophytine a ; Pig : pigments (chlorophylle + phéophytine) ; C org : carbone organique particulaire ; N org : azote organique ; P org : phosphore particulaire ; Mx : matière minérale particulaire ; M.O.P. : matière organique particulaire.

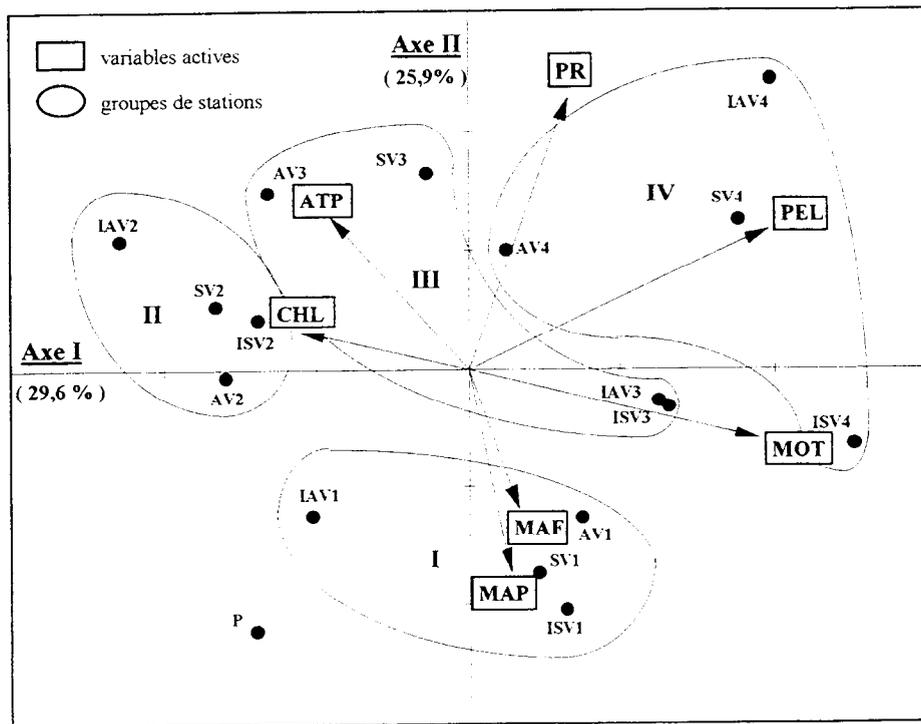


Fig. 33 : Représentation graphique de l'ACP sur les facteurs de l'environnement du pinacle. Où IAV1 ; 2 ; 3 ; 4 : radiale Intermédiaire Au Vent, couronne 1 ; 2 ; 3 ; 4. ISVx : radiale Intermédiaire Sous le Vent, couronne x. AVx : radiale Au Vent, couronne x. SVx : Sous le Vent, couronne x.

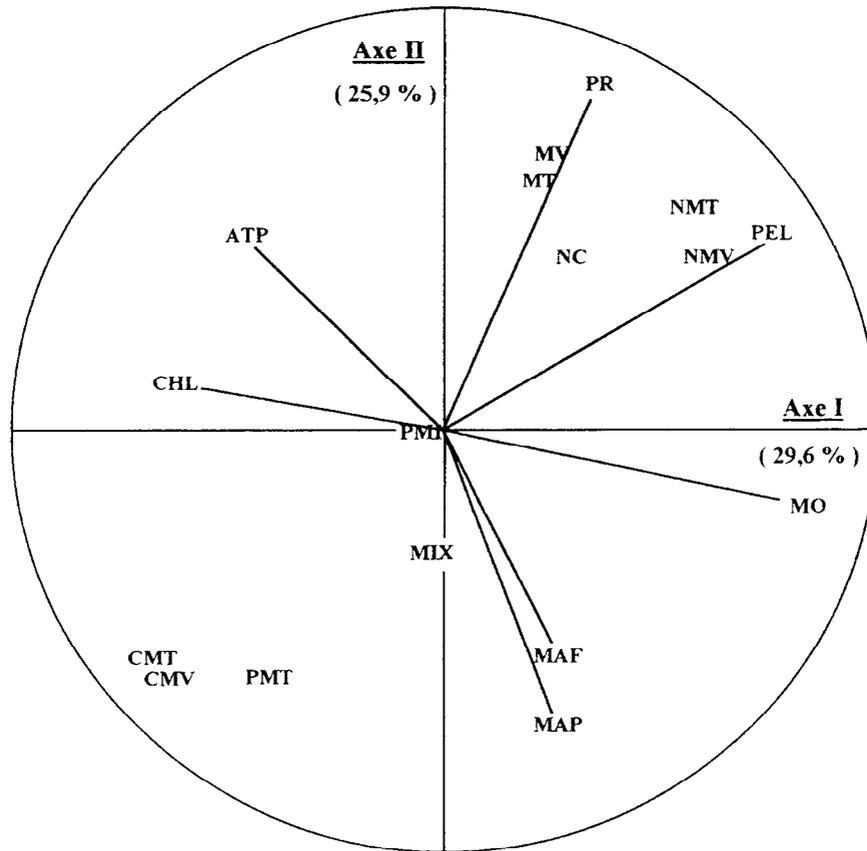


Fig. 32 : Cercle des corrélations sur le plan 1-2. Où : CHL : Chlorophylle a. ATP : Adénosine Tri Phosphate. PR : profondeur. PEL : taux de pélites. MO : matière organique totale. MAF : macrofaune. MAP : macrophytes. MT : méiofaune totale. MV méiofaune permanente (vraie). MIX : mixofaune. NC : rapport Nématodes / Copépodes. NMT, NMV : pourcentage de nématode dans la méiofaune totale (NMT) et permanente (NMV). CMT, CMV : respectivement, pourcentage de copépodes dans la méiofaune totale et permanente. PMT, PMI : respectivement, pourcentage de polychète dans la méiofaune totale et la mixofaune. Les chiffres entre parenthèses indiquent le pourcentage de variation expliqué par l'axe considéré.

Les taux de sédimentation de la chlorophylle a , des phéopigments sont supérieurs à ceux précédemment mesurés par Charpy-Roubaud et al. (1990) sur Tikehau. En ce qui concerne la chlorophylle a , la moyenne toutes stations confondues ($0,17 \pm 0,11 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) est 1,5 fois supérieure à celle précédemment relevée et pour les phéopigments environ 4 fois supérieure ($0,46 \pm 0,23$ contre $0,12 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). De même le taux de sédimentation du phosphore particulaire, avec $7,48 \pm 2,12 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ est plus de 2 fois supérieur à celui de Charpy-Roubaud et al. (1990). Par contre les taux de sédimentation du Carbone particulaire et de l'Azote particulaire sont inférieurs, avec $183,9 \pm 47,98 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et $26,07 \pm 7,54 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ respectivement. Ceci représente un rapport C / N / P de 24,5 / 3,5 / 1. La perte en carbone et en azote indique une reminéralisation rapide dans la colonne d'eau.

L'Analyse en Composante Principale met en évidence que le pinacle influence le milieu environnant par un enrichissement global de tous les paramètres étudiés. Cet enrichissement survient essentiellement dans l'axe perpendiculaire aux vents et aux stations situées en aval du pinacle par rapport au vent dominant, traduisant par là les conséquences de l'hydrodynamisme. Cependant cet effet est limité dans l'espace et ne dépasse pas la quatrième couronne de stations, soit 150 - 200 m du substrat dur du pinacle. Deux niveaux d'actions peuvent être distingués selon les paramètres. Un apport en nutriments manifesté par les teneurs en Chlorophylle a et en ATP, probablement par diffusion de matière organique et autres substances dissoutes, eu égard à l'absence de corrélation entre la sédimentation du matériel particulaire et la teneur de ces paramètres dans le sédiment. Cet enrichissement s'estompe rapidement et ne dépasse guère la deuxième couronne de stations. Au delà, seul un enrichissement en pélites et dans une moindre mesure en matière organique est encore sensible traduisant un hydrodynamisme de plus en plus faible favorisant la sédimentation. Toutes les variables supplémentaires caractérisant la méiofaune, ne sont correctement représentées que sur les deux premiers axes ce qui signifie que des paramètres tels que l'ATP et la chlorophylle a ne sont pas d'une très grande importance.

L'ensemble de ces paramètres par stations ont été résumés sur la figure 34. Les échelles de chaque axe sont établies de façon à ce que le milieu de l'axe corresponde à la moyenne du paramètre sur les 17 stations.

A partir de cette position, on retrouve les couronnes 3 et 4 en se déplaçant dans le sens d'une augmentation de la profondeur et du taux de pélites. Cependant les stations forment des groupes moins compacts, notamment celui de la troisième couronne de stations qui se divise en deux sous-groupes très distincts isolant les stations dans l'axe du vent de celles perpendiculaires au vent dominant, ces dernières indiquant un enrichissement en ATP et Chlorophylle a .

Le groupe des dernières stations est encore plus éclaté, les stations sous le vent étant plus riches en pélites.

2-1-1-10 Discussion : les conditions environnementales du cône détritique du pinacle

Les taux de pélites autour du pinacle sont dans la gamme de ceux relevés dans d'autres îles de Polynésie que ce soient des atolls ouverts (Villiers et al., 1987), fermés (de Vaugelas, 1980) ou îles hautes (de Vaugelas, 1980 ; Boucher et al., 1994), par contre ils sont très supérieurs à ceux mesurés en Australie dans la région centrale de la Grande Barrière par Scoffin et Tudhope (1985).

La MOT mesurée, est difficilement comparable aux valeurs obtenues dans la littérature en raison de protocoles différents (notamment en ce qui concerne la profondeur du carottage), cependant elles sont très similaires aux valeurs indiquées par de Vaugelas (1980) sur Tahiti et Takapoto.

Les mesures de l'ATP, quant à elles sont du même ordre de grandeur que celles relevées en Nouvelle-Calédonie (Boucher et al., 1994) mais sont très supérieures aux valeurs des sédiments de fond de Tikehau (Charpy-Roubaud, 1986b).

Les teneurs en Chlorophylle a sont faibles comparées à d'autres milieux comme les îles hautes et les atolls fermés (de Vaugelas, 1980) ou à la Nouvelle-Calédonie (Boucher et al., 1994) et même par rapport à celles observées par Charpy-Roubaud (1986b) dans les fonds meubles de Tikehau. Les valeurs tendent à diminuer lorsque la profondeur augmente, bien qu'aucune corrélation significative n'ait pu être établie avec la profondeur. Villiers et al. (1987) remarque également une rapide diminution de la quantité de Chlorophylle a dans la tranche 0-15 m suivie d'une relative stabilisation de la biomasse aux profondeurs supérieures, suggérant une influence de la pénétration lumineuse. L'absence de corrélation entre biomasse chlorophyllienne et profondeur observée sur nos résultats, a déjà été notée par Charpy-Roubaud (1986b) et ne permet donc pas de conclure dans ce sens, d'autant plus que ce dernier auteur a mis en évidence une forte variabilité intra-station. D'autre part, aucun lien n'a pu être décelé entre la biomasse microphytobenthique et les autres paramètres étudiés.

Il existe peu de données sur la biomasse en macrophytes en milieu sédimentaire corallien. Les valeurs mesurées à Tikehau sont du même ordre de grandeur que celles relevées en Nouvelle Calédonie (Boucher et Clavier, 1990 ; Boucher et al., 1994). La biomasse des macrophytes en fonction de la distance évolue de façon inverse de celle de la chlorophylle a , pourtant aucune corrélation n'existe entre ces paramètres, pas plus qu'avec les autres paramètres étudiés.

2-1-2 La méiofaune

2-1-2-1 Les densités

Les densités totales sont représentées figure 35. Les densités de la méiofaune totale sont comprises entre 760 et 1800 ind. 10 cm⁻² avec une moyenne de 1044 ± 133 ind. 10 cm⁻².

Les variations de densité de la méiofaune le long de chaque transect sont similaires et se caractérisent par une augmentation de la méiofaune totale en fonction de l'éloignement du pinacle. Dans tous les cas, la variation de la méiofaune totale reflète les variations de la méiofaune vraie, les densités de la mixofaune étant relativement constantes. Une différence peut cependant être remarquée entre les radiales situées sous le vent et celles situées au vent. Ainsi sous le vent, les plus faibles densités sont enregistrées à la seconde couronne de stations, les plus fortes aux dernières stations. Ces différences sont significatives pour la radiale SV (Anova : p= 0,0012) et la comparaison interstations (multi range test) indique bien que les couronnes 2 et 4 sont différentes. Par contre, au vent, les densités augmentent lorsque l'on s'éloigne du pinacle pour atteindre le maximum aux troisièmes stations, puis diminuent aux quatrièmes. Cette évolution est significative sur la radiale AV (Anova : p= 0,041) mais ne l'est pas sur la radiale IAV (Anova : p = 0,135). Toutefois, dans ce dernier cas le multi range test indique une différence significative entre les couronnes 1 et 3. Une seconde différence existe selon que l'on se place dans l'axe du vent ou perpendiculairement à celui-ci. En effet, les densités relevées aux troisièmes et quatrièmes couronnes de stations des transects perpendiculaires au vent sont sensiblement plus faibles que celles des stations dans l'axe du vent. Ces différences ne sont pas significatives à la troisième couronne de stations (Anova : p = 0,3) mais le sont à la quatrième (Anova : p = 0,0089). Les stations du niveau 4 dans l'axe du vent (4 et 8) sont identiques entre elles, de même que le sont les stations perpendiculaires au vent (12 et 16), par contre le groupe 4-8 et différent du groupe 12-16, lequel a des densités supérieures. La station du sommet du pinacle est de faible densité, équivalente à celle des stations de pied de pinacle de tous les transects.

Dix-huit taxa ont été dénombrés autour du pinacle appartenant aussi bien au méiobenthos permanent (12 taxa) qu'au mixobenthos (6 taxa), auxquels s'ajoute une catégorie d'animaux indéterminés (divers) (tableau 5). Les nématodes constituent le groupe dominant suivis par les copépodes harpacticoïdes et les polychètes. La figure 36 montre l'évolution des pourcentages des principaux groupes suivant l'éloignement au pinacle. La méiofaune totale est très bien représentée par les nématodes et les copépodes puisque son évolution est identique à celle de ces deux taxa cumulés. Une évolution inverse des nématodes et des copépodes se dégage, ces derniers diminuant lorsque l'on s'éloigne du pinacle tandis que ceux-là augmentent. Le pourcentage des "divers" et des polychètes est, quant à lui, maximum aux stations proches du pinacle et diminue lorsque l'on s'en éloigne. Les représentations les plus faibles sont obtenues aux stations les plus éloignées avec moins de 20 %. La

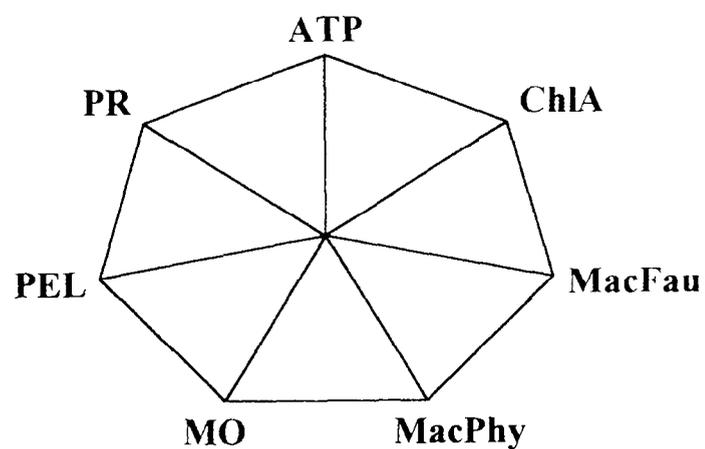
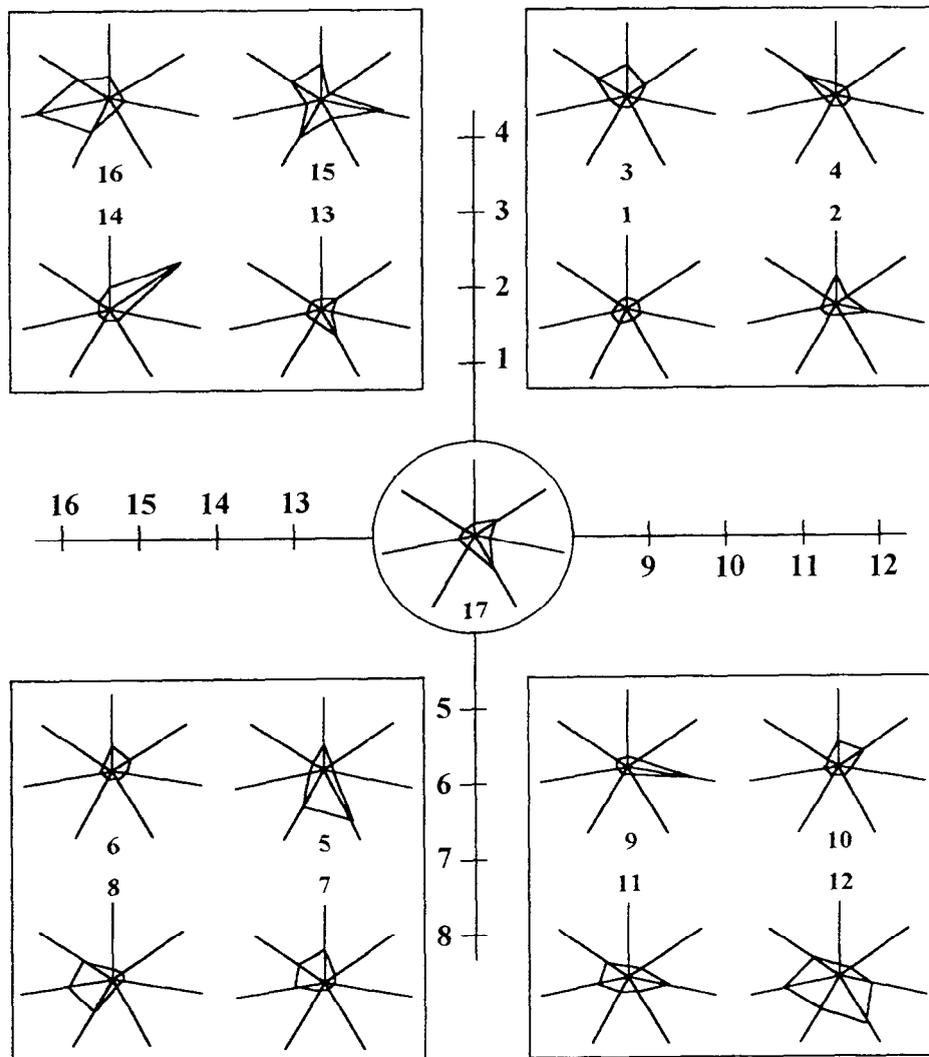


Fig. 34 : Variation des paramètres environnementaux par station. Où : ATP : Adénosine Tri Phosphate. ChlA : Chlorophylle a. MacFau : macrofaune. MacPhy : macrophytes MO : matière organique totale. PEL : taux de pélites. PR : profondeur.

représentation maximale étant obtenue aux stations de niveau 2 avec environ 28,5 % de la méiofaune totale.

Toutes stations confondues, les nématodes représentent en moyenne 47,2 % du peuplement méiobenthique autour du pinacle. Le pourcentage maximum étant de 83,4 % à la station 16 et le minimum 15,74 % à la station 2. Les densités moyennes de nématodes augmentent de façon significative au seuil $\alpha = 0,05$ (Kruskall-Wallis : $p = 1,54 \cdot 10^{-6}$) lorsque l'on s'éloigne du pinacle, passant d'une moyenne de 195 ± 33 à 870 ± 77 ind. 10 cm^{-2} . Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les stations d'un même éloignement selon l'orientation par rapport au vent dominant.

Les densités copépodes sont comprises entre 48 et 478 ind. 10 cm^{-2} ce qui représente 55,32 et 3,08 % du peuplement total. Les densités diminuent significativement (Kruskall-Wallis : $p = 0,0007$) lorsque l'on s'éloigne du pinacle. Les densités moyennes par radiale sont significativement différentes (Kruskall-Wallis : $p = 0,045$) selon l'orientation par rapport au vent dominant. Les densités observées à un niveau d'éloignement sont identiques quelle que soit l'orientation. Par contre l'orientation influence la densité relative. Ainsi au niveau 2, les stations de la radiale placées dans l'axe du vent sont différentes de celles placées perpendiculairement tandis qu'au niveau 4 les stations situées sous le vent du pinacle ont des densités relatives sensiblement plus élevées que celles au vent. Aux autres niveaux les densités relatives sont identiques.

Les densités des polychètes sont faibles à toutes les stations ($4 < d < 44$ ind. 10 cm^{-2}), soit une moyenne de 28 ± 14 ind. 10 cm^{-2} . Il en va de même pour les densités relatives, comprises entre 0,4 et 6,75 % du peuplement. Les différences observées selon l'éloignement et l'orientation sont similaires à celles des copépodes. Des différences significatives n'ont cependant été obtenues que pour les niveaux d'éloignement 2 et 4 sur les densités relatives.

Parmi les autres groupes recensés, les principaux sont les Turbellariés, les Nauplii et les Ostracodes pour le méiobenthos et les Oligochètes pour le mixobenthos. Ces taxa sont présents à toutes les stations tandis que les autres ne sont présents que de façon fragmentaire et pour beaucoup d'entre eux en petits nombres. On peut notamment citer les Kinorhynques régulièrement présents, les Ciliés et les Foraminifères mous qui peuvent atteindre des densités élevées (92 ind. 10 cm^{-2} à la station 14 pour les Ciliés) (Tableau 5).

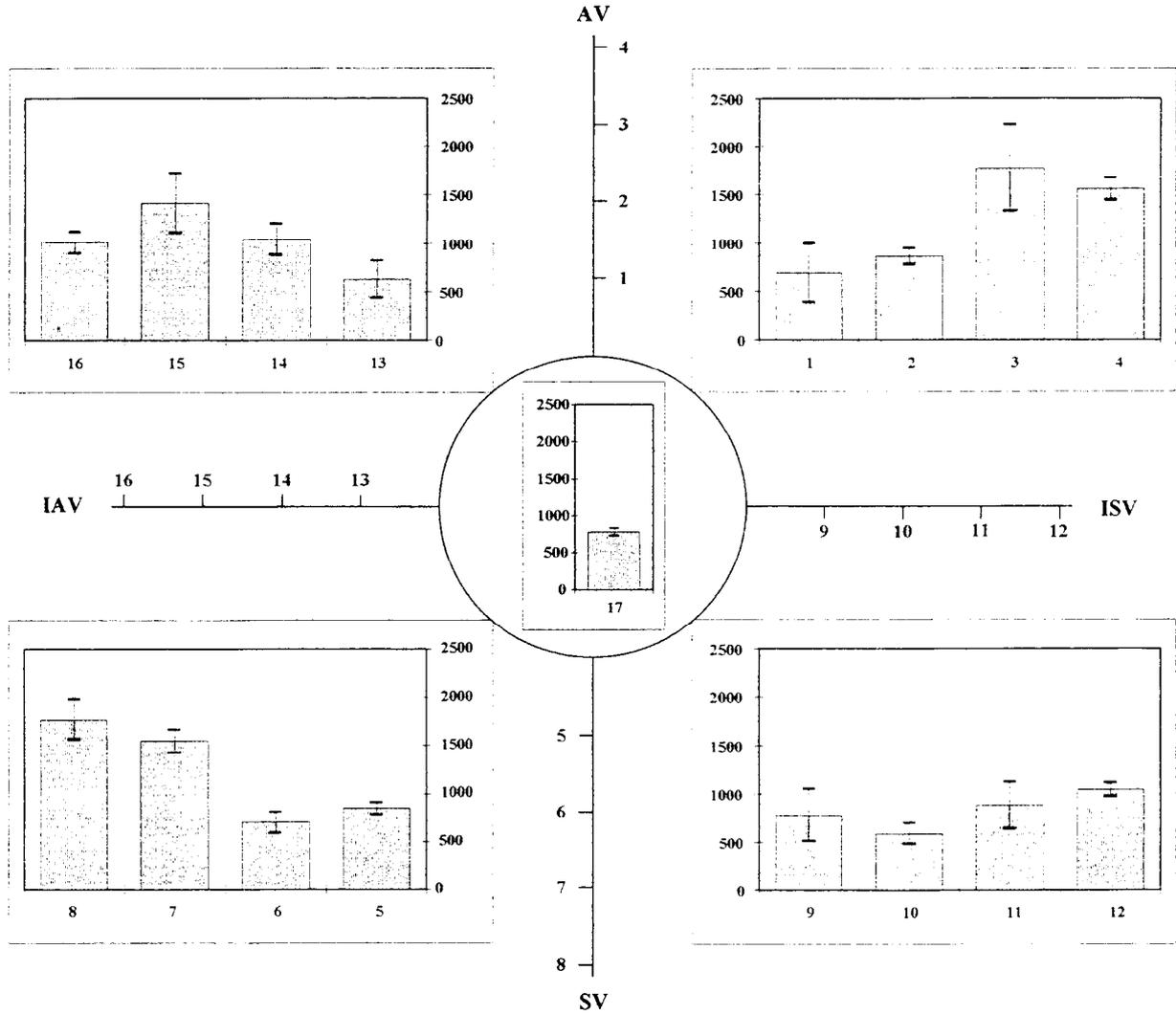


Fig. 35 : Densités moyennes de la méiofaune autour du pinacle (nb ind. 10cm⁻²). Les histogrammes représentent la densité moyenne par station. Les barres verticales représentent l'erreur standard.



2-1-2-2 Structure des peuplements

- Les diagrammes rang-fréquence

La structure des peuplements a été représentée par les diagrammes rang-fréquence des différents taxa à chaque station en fonction de son éloignement au pinacle (Fig. 37). Deux types de peuplement peuvent être identifiés.

a) Dans la première couronne de stations, les peuplements sont dominés par 3 taxa. Au-delà, la courbe accuse un infléchissement particulièrement net pour les stations situées en amont du pinacle (station 1 et 13).

b) Dans les couronnes externes de stations le peuplement est dominé le plus souvent par un taxon, les nématodes, les autres groupes ayant une moindre importance. Les radiales dans l'axe du vent sont remarquablement similaires aux deux niveaux d'éloignement, tandis que perpendiculairement elles ont une structure différente. La radiale amont présente un peuplement similaire à ceux du transect dans le vent, alors que les peuplements de la radiale aval se rapprocheraient plus de ceux observés aux premiers niveaux d'éloignement.

- L'indice de diversité (H')

L'indice de diversité moyen est de $2,20 \pm 0,266$. Les valeurs aux différentes stations sont présentées dans le tableau 6. Cet indice ne varie pas significativement en fonction de la distance au pinacle (Kruskal-Wallis : $p = 0,248$) bien que l'on constate une tendance à diminuer. Par contre en fonction de l'orientation les variations observées sont proches de la significativité (Kruskal-Wallis : $p = 0,050$) et le multiple range test décèle une différence significative au niveau des radiales au vent entre IAV et AV. Les radiales "sous le vent" sont identiques entre elles et chacune est identique à son vis-à-vis en amont du pinacle. Bien que les tests ne soient pas significatifs, il semblerait tout de même que le pinacle ait une légère influence sur la diversité. Les mêmes observations peuvent être faites à propos de l'équitabilité, les radiales "sous le vent" ayant une équitabilité plus forte que leur vis-à-vis en amont du pinacle et les valeurs du transect perpendiculaire au vent étant plus élevées que celle du transect dans l'axe du vent. Toutefois, tous les tests s'avèrent non significatifs, aussi bien en fonction de l'orientation qu'en fonction de l'éloignement.

- Le rapport Nématodes / Copépodes (N/C)

Le rapport N/C au niveau du pinacle est de $5,67 \pm 3,02$. Il varie entre $0,32 \pm 0,41$ à la station 2 et $37,1 \pm 61,85$ à la station 4. Ce rapport est stable entre les stations au niveau de chaque couronne excepté à la plus éloignée où les différences observées sont significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,032$). A ce niveau, la station 4 est sensiblement plus forte que les autres. Le rapport N/C varie en fonction de l'éloignement au pinacle (Kruskal-Wallis, $p \ll 0,05$). Les valeurs minimales sont obtenues au sommet

Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Nématodes	378 (191)	136 (12.3)	1256 (457)	1064 (45)	266 (63)	276 (87)	1014 (79)	1100 (73)	400 (236)	120 (22.4)	468 (156)	488 (46.8)	192 (56)	248 (84)	808 (210)	828 (62)	238 (62)
Copépodes	130 (54)	478 (90)	204 (72)	48 (26)	274 (64)	308 (35)	200 (36)	216 (65)	180 (38)	176 (33)	208 (87)	152 (50)	164 (59)	280 (89)	184 (31)	48 (7)	382 (37)
Nauplii	18 (10)	78 (16)	22 (11)	28 (9.6)	32 (13)	16 (2.9)	32 (16)	84 (28)	24 (8.3)	28 (7.4)	50 (23)	96 (43)	112 (57)	164 (17)	148 (39)	8 (2.3)	6 (3.7)
Turbéllariés	18 (1.1)	14 (1.8)	72 (24)	168 (46)	28 (11.6)	6 (3)	70 (15)	120 (7)	16 (11)	56 (18)	24 (11)	76 (11)	26 (4.3)	112 (2.6)	96 (24)	48 (23)	8 (3.7)
Kinorynches	22 (22)	2 (1.3)	30 (14)	4 (0)	0 (0)	0 (0)	24 (6.1)	40 (10)	4 (2.6)	0 (0)	8 (3.5)	4 (1.3)	0 (0)	0 (0)	12 (4.8)	4 (1.3)	0 (0)
Acaricns	0 (0)	2 (1.1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (0)	0 (0)	4 (1.3)	4 (3.5)	2 (1.3)	4 (5.3)	2 (1.3)	4 (3)	0 (0)	0 (0)	4 (1.1)
Gastrotriches	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4 (3.5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8 (3.5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	24 (1.3)	4 (2.3)	0 (0)
Ostracodes	4 (1.8)	30 (11)	8 (4.4)	4 (1.3)	6 (1.1)	16 (4.2)	2 (0.6)	4 (2.6)	8 (2.6)	44 (6.9)	6 (4)	24 (11)	34 (12)	32 (6.1)	8 (2.3)	0 (0)	16 (2.3)
Tardigrades	0 (0)	0 (0)	0 (0)	12 (1.3)	0 (0)	0 (0)	2 (1.3)	12 (1.3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8 (4)	0 (0)	0 (0)
Rotifères	0 (0)	0 (0)	0 (0)	12 (1.3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	20 (1.3)	4 (3.5)	0 (0)	2 (1.3)	8 (2.3)	2 (2)	0 (0)	16 (7.4)	12 (2.6)	0 (0)
Foram. mous	2 (2)	0 (0)	40 (16)	20 (10)	2 (0.6)	0 (0)	14 (3.7)	40 (24)	0 (0)	4 (3.5)	26 (15)	24 (9.2)	2 (0.6)	0 (0)	20 (8.1)	20 (9.3)	0 (0)
Ciliés	0 (0)	0 (0)	0 (0)	64 (22)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	16 (3.5)	20 (15)	48 (24)	6 (4)	12 (5.8)	18 (5.8)	92 (19)	4 (1.3)	8 (4.8)	0 (0)
Méio. vrai	572 (260)	740 (105)	1630 (589)	1424 (95)	608 (111)	622 (115)	1358 (114)	1652 (200)	660 (236)	484 (93)	796 (287)	888 (83)	554 (173)	936 (155)	1324 (287)	980 (92)	656 (38)
Polychètes	14 (6.6)	16 (6.1)	12 (4)	8 (1.3)	44 (8.7)	36 (14)	44 (8)	40 (25)	36 (13)	40 (5.8)	26 (8.8)	24 (9.6)	28 (9.6)	24 (10)	16 (8.1)	4 (1.3)	42 (17)
Oligochètes	4 (1.8)	0 (0)	6 (3)	4 (2.3)	4 (0)	2 (1.1)	16 (6.3)	8 (2.6)	12 (11)	4 (3.5)	20 (11)	24 (13)	4 (1.7)	4 (1.7)	4 (2.6)	4 (3.5)	10 (5.3)
Bivalves	2 (0.6)	2 (1.3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (0.6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Tanaïdacés	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4 (1.3)	4 (2.6)	0 (0)	0 (0)	2 (1.1)	4 (2.6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Amphipodes	0 (0)	4 (2.3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (0.6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1.1)
Gastéropodes	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1.3)	8 (2.6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Divers	98 (38)	102 (28)	130 (54)	120 (25)	194 (112)	40 (11)	128 (25)	68 (7)	72 (13)	56 (14)	44 (24)	100 (10)	42 (12)	68 (15)	68 (23)	20 (17)	70 (7.7)
Mixobenthos	118 (45)	124 (24)	148 (56)	136 (23)	242 (110)	82 (20)	188 (32)	120 (30)	124 (35)	108 (17)	88 (43)	156 (15)	76 (23)	108 (11)	92 (19)	28 (18)	124 (30)
Méio. Totale	690 (303)	864 (83)	1776 (444)	1560 (111)	850 (62)	702 (110)	1546 (120)	1772 (207)	780 (270)	592 (110)	884 (242)	1044 (72)	630 (191)	1044 (162)	1420 (305)	1008 (110)	780 (49)

75

Tableau 5 : Densité moyenne de la méiofaune autour du pinnac en ind. 10 cm⁻². Nombre entre parenthèse : erreur-standard individuelle.

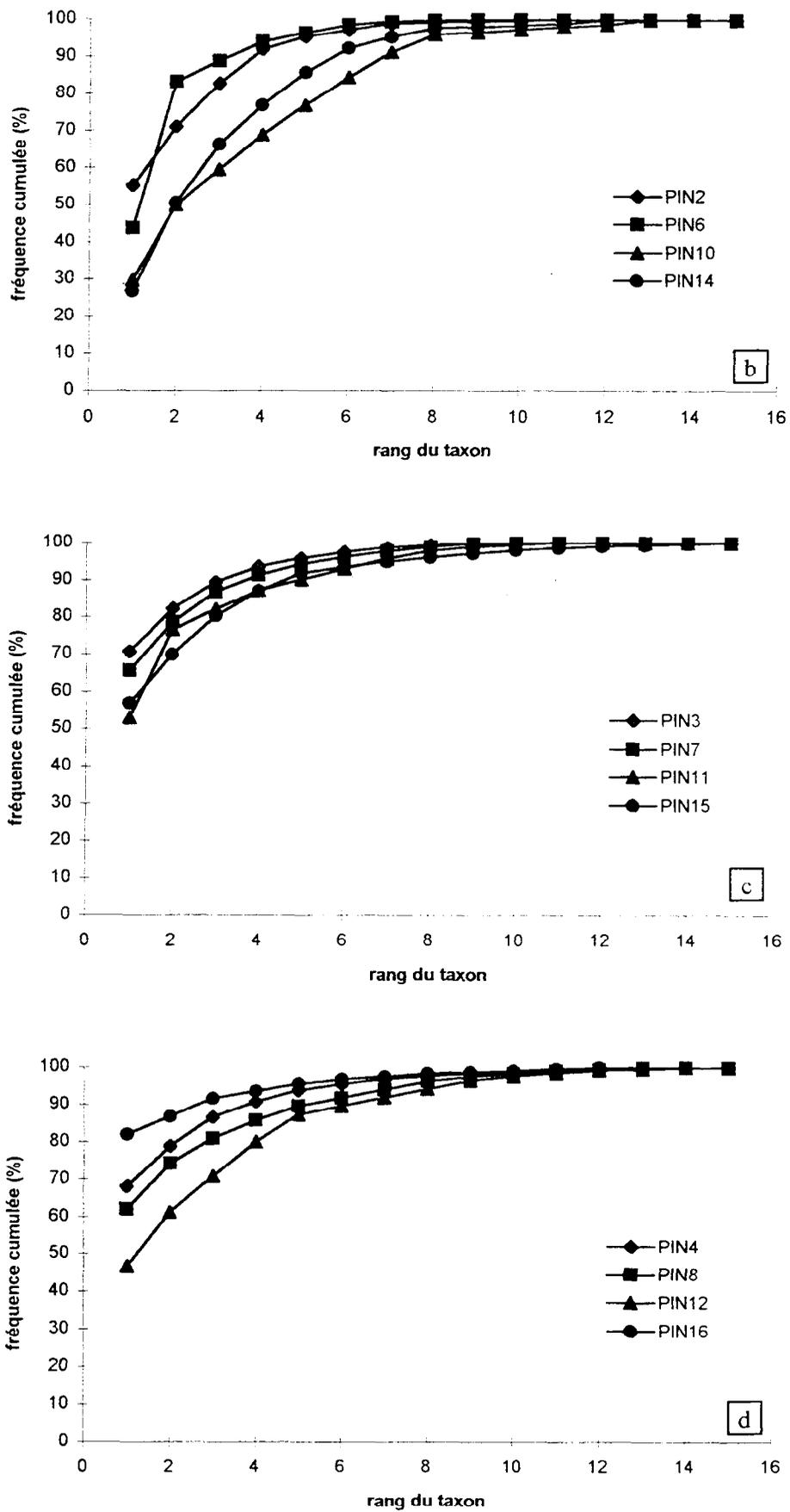


Fig. 37 : Diagrammes rang-fréquence des groupes de la méiofaune en fonction de la distance au pinacle. a : stations du premier niveau d'éloignement ; b : deuxième niveau d'éloignement ; c : troisième niveau d'éloignement ; d : quatrième niveau d'éloignement.

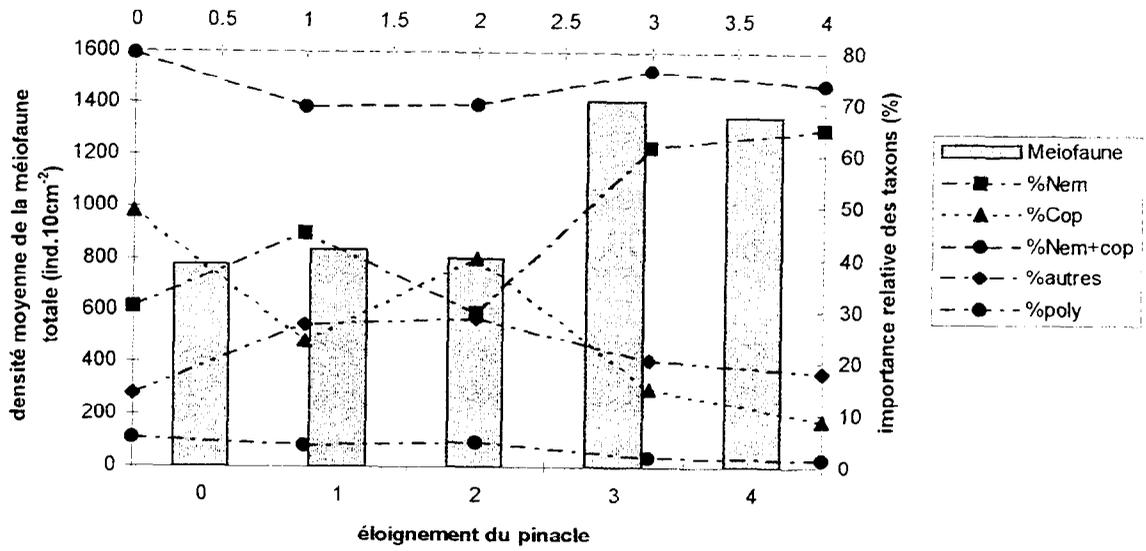
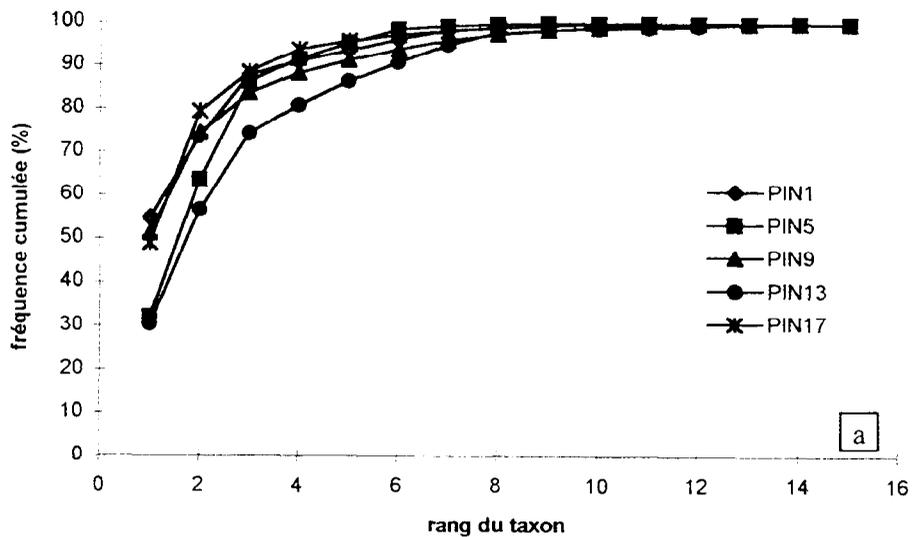


Fig. 36 : Evolution de la densité absolue et relative de la méiofaune totale et de ses principaux taxa.



Radiales	Stations	Shannon-Wiever (H')	Équitabilité (J')
AV	1	2.07	0.22
	2	2.17	0.22
	3	1.64	0.14
	4	1.50	0.14
SV	5	2.26	0.23
	6	2.07	0.22
	7	1.82	0.17
	8	2.13	0.20
ISV	9	2.88	0.24
	10	2.91	0.32
	11	2.28	0.23
	12	2.60	0.26
IAV	13	2.69	0.29
	14	2.80	0.28
	15	2.20	0.21
	16	1.19	0.12
P	17	2.00	0.21

Tableau 6 : Indices de diversité de Shannon-Wiener calculés sur les taxons et équitabilité autour du pinacle.

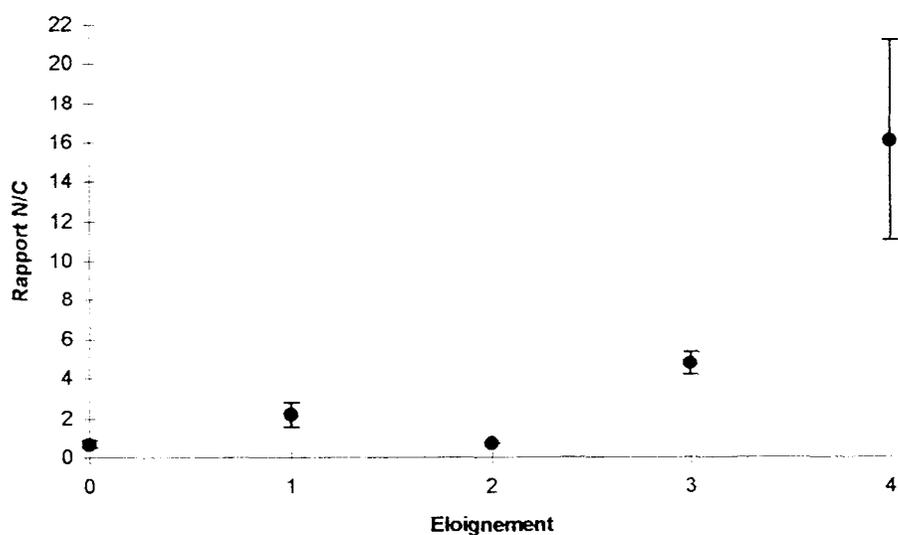


Fig. 38 : Rapport N/C en fonction de l'éloignement du pinacle. Points : rapport moyen. Barres : erreur standard individuelle.

du pinacle et pour le cône détritique, à la deuxième couronne de stations. Les valeurs sont maximales au niveau le plus éloigné (Fig. 38). En revanche, le rapport ne diffère pas en fonction de la radiale (Kruskal-Wallis, $p = 0,185$) ni de l'orientation (Kruskal-Wallis, $p = 0,053$). Toutefois, la moyenne des stations au vent est sensiblement plus élevée que celle des stations sous le vent qui est 3,27 fois inférieure. Ceci peut être attribué à la présence de la station 4 qui apparaît très élevée. En omettant, cette dernière le rapport N/C peut être corrélé positivement au taux de pélites ($p \ll 0,05$; coef. cor. = 0,76 ; $r^2 = 57,74 \%$) et au pourcentage de MOT dans le sédiment ($p = 0,0073$; coef. cor. = 0,39 ; $r^2 = 15,26 \%$)

- Traitement par l'AFC

Afin de caractériser l'influence du pinacle sur la méiofaune des sédiments meubles avoisinants, une analyse factorielle des correspondances a été réalisée. Dans cette analyse ont été inclus tous les taxons et les facteurs environnementaux ont été rajoutés comme variables supplémentaires "explicatives".

- Sur les données brutes.

Les 5 premiers axes expliquent respectivement 39,9 ; 17,8 ; 15,8 ; 6,6 et 3,8 % de la variabilité entre les stations. Cependant au delà du troisième axe, le taux d'inertie enregistre une forte diminution ($< 10 \%$) et ces axes ne représentent que des phénomènes marginaux et sont a priori négligeables.

Axe 1 : Cet axe est constitué par l'opposition des deux principaux groupes que sont Copépodes (contribution relative : c.r. = 36,9) et Nématodes (c.r. = 32,5). Il est intéressant de constater que les seules variables associées au pôle négatif sont le taux de pélites et la profondeur qui caractérisent la sédimentation.

Axe 2 : L'axe 2 est principalement constitué à partir des Ciliés (c.r. = 32,9) et des Nauplii (c.r. = 23,4) qui sont des groupes aérobies stricts pour les Nauplii et prédateur de bactéries pour les Ciliés encore que ceux-ci, bien que groupés autour de la zone de la discontinuité de potentiel redox, manifestent une nette préférence pour la zone aérobie (Corliss et al., 1988). Cet axe peut donc être considéré comme opposant des stations où la zone oxydée est plus grande fournissant de l'espace de vie favorable à la colonisation d'espèces aérobies, à des stations peuplées d'espèces plus indifférentes à ce facteur.

Sur le plan I-II, les stations se répartissent essentiellement selon le premier axe marquant de ce fait une nette opposition entre les stations proximales des couronnes 1 et 2 qui sont situées vers la droite du plan et caractérisées par la dominance des copépodes, tandis que vers la gauche se regroupent les stations des anneaux 3 et 4 dont le groupe principal est représenté par les nématodes qui dominent

très largement le peuplement (Fig. 39). Dans la partie positive de l'axe 2 sont situées les stations dans l'axe du vent et vers le bas les stations situées perpendiculairement au vent. Cette distinction tant à disparaître lorsqu'on s'éloigne du pinacle traduisant une homogénéisation des conditions de vie. "L'effet pinacle" ne s'étendrait donc pas au-delà du cône détritique tout au moins en ce qui concerne la population méiobenthique.

Cette étude réalisée sur les données brutes met donc essentiellement en évidence l'opposition nématodes / copépodes ce qui est normal vu l'écrasante domination numérique de ces groupes. Afin de réduire leur influence sur l'analyse et de mieux mettre l'accent sur les groupes secondaire, une seconde analyse a été réalisée après transformation normalisante de ces données initiales. La transformation consiste à remplacer les données brutes par leur valeur $\log(x + 1)$ ce qui a pour effet de stabiliser la variance en réduisant l'importance des groupes dominants par rapport aux groupes rares.

- L'AFC sur les données transformées ($\log(x + 1)$) :

L'AFC fournit 5 axes qui représentent respectivement 29,4 ; 17,8 ; 10,2 ; 8,8 et 6,5 % de l'inertie entre les stations. Bien que les deux derniers axes ne représentent qu'une faible part de l'information ces cinq axes semblent importants puisque qu'aucun écart important n'existe entre deux axes successifs.

L'axe 1 : Trois groupes contribuent principalement à l'inertie expliquée par l'axe. Ce sont par ordre, les Gastrotriches (c.r. = 20,7), les Tardigrades (c.r. = 16,7) et les Rotifères (c.r. = 16,2). Tous ces groupes sont plus ou moins représentatifs de milieu de granulométrie fine permettant à ces animaux de se déplacer entre les grains de sable. Rotifères et Gastrotriches étant en plus associés à la couche oxygénée du sédiment, cet axe sera donc représentatif de la porosité et du drainage du sédiment accru vers son pôle positif.

L'axe 2 : L'inertie expliquée par cet axe est principalement liée à la présence de Ciliés (c.r. = 39) et de Tanaïdacés (c.r. = 23,4) qui sont des groupes plutôt associés aux sables moyens pour les Ciliés et sans préférence particulière pour les Tanaïdacés. Les Ciliés sont des bactériophages tandis que les Tanaïdacés sont pour la plupart des détritivores phytophages. Le facteur édaphique associé à cet axe pourrait être la chlorophylle a . Cet axe représenterait donc une disponibilité de la ressource en nourriture d'origine végétale.

L'axe 3 : Le principal groupe est celui des Foraminifères mous (c.r. = 22,7) suivi par les Gastrotriches (c.r. = 19,9) et les Kinorhynques (c.r. = 11,8). Leur présence est essentiellement liée à la

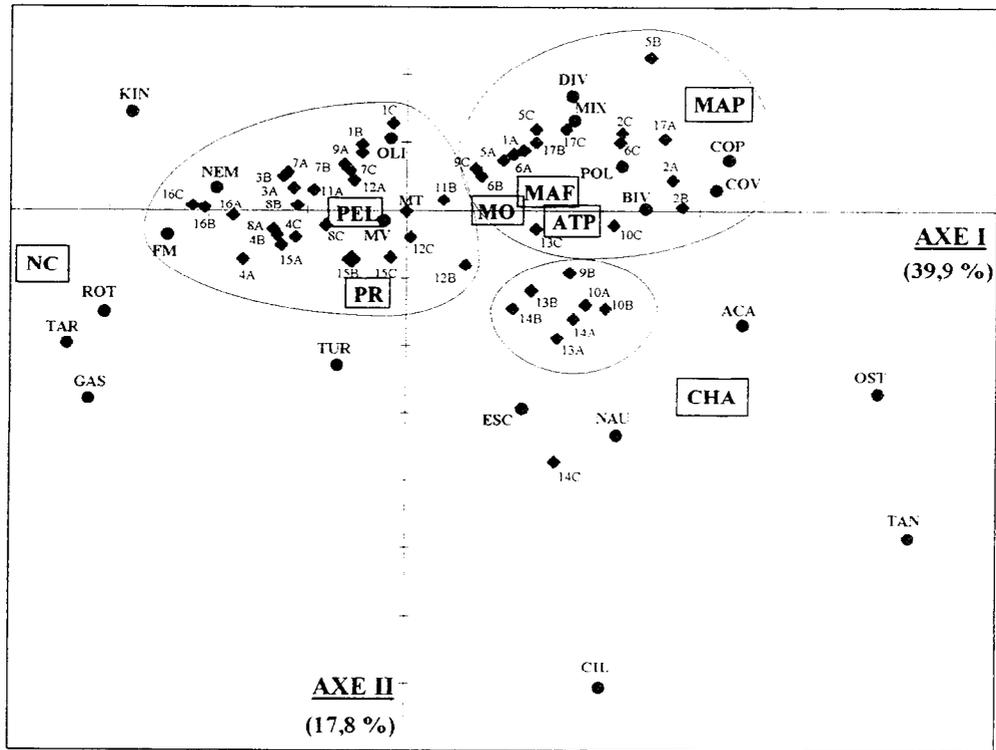


Fig. 39 : : **Représentation graphique du plan I-II de l'AFC sur les données brutes de la méiofaune du pinacle.** Les losanges représentent les variables colonnes (stations), les points les variables lignes (groupes taxonomiques) et les encadrés, les variables explicatives. NC : rapport Nématodes / Copépodes ; PEL : taux de pélites ; PR : profondeur ; MO : matière organique totale ; MAF : macrofaune ; MAP : macrophytes ; ATP : adénosine triphosphate ; CHA : chlorophylle *a*. KIN : kinorhynques ; NEM : nématodes ; OLI : oligochètes ; ROT : rotifères ; TAR : tardigrades ; GAS : gastrotriches ; TUR : turbéllariés ; ESC : gastéropodes ; NAU : nauplii ; ACA : acariens ; OST : ostracodes ; TAN : tanaïdacs ; CIL : ciliés ; COP : copépodes ; COV : copépodes ovigères ; MIX : mixobenthos ; DIV : divers ; POL : polychètes ; BIV : bivalves ; MT : méiofaune totale ; MV : méiofaune permanente.

disponibilité en nourriture (MOT et microphytobenthos) avec cependant une certaine propension à coloniser des milieux de sable moyen assez instables.

Les axes 4 et 5 : représentent les Gastéropodes (c.r. = 57,6) pour le 4, Acariens (c.r. = 24,4) et Bivalves (c.r. = 34,1) pour le 5.

Seul le plan I - II (Fig. 40) qui explique environ 50 % de la variabilité sera représenté ici. 4 groupes s'individualisent nettement. Le groupe I comprend les stations des niveaux d'éloignement 1 et 2 situées dans l'axe du vent qu'elles soient en amont ou en aval du pinacle. Le groupe II comprend les stations des niveaux 1 et 2 situées sur le transect perpendiculaire au vent. Le troisième regroupe les stations du niveau d'éloignement 3 à l'exception d'une, qui se trouve dans le groupe IV constitué des stations de niveau 4 de toutes les radiales. Sur l'axe 1 s'opposent les stations proches du pinacle avec un sédiment plus instable et la présence de mixobenthos ou d'espèces très mobiles comme les Ostracodes et les stations des troisième et quatrième anneaux.

L'axe 2 oppose les radiales situées dans l'axe du vent à celles situées perpendiculairement. Ceci est particulièrement manifeste au niveau des deux premiers anneaux de stations. Cet effet tend à disparaître au niveau des stations les plus profondes pour aboutir à un groupe isolé des stations de fond regroupant les stations quelle que soit leur orientation par rapport au vent. Les stations proximales situées perpendiculairement au vent semblent caractérisées par des variables comme la chlorophylle a et les Acariens qui sont des espèces ubiquistes capables de vivre dans tous les types de sédiments même dans des zones à fort hydrodynamisme, tandis que les stations dans l'axe du vent sont caractérisées par l'abondance des macrophytes et des polychètes. Au centre du plan, intermédiaire entre les groupes de stations proximales et celui des stations éloignées, se retrouvent les stations de niveau 3 en bas de pente du pinacle qui n'entrent donc pas dans la définition des axes. Ce groupe est plus diffus et la différence due à l'axe du vent commence à s'atténuer.

2-1-2-3 Les biomasses

Les biomasses de la méiofaune totale sont comprises entre 461,5 et 1220,91 mg m⁻² (poids sec sans cendres) avec une moyenne générale toutes stations confondues de 703,9 ± 183,9 mg m⁻² (Tableau 7). Les résultats sont cependant sous-estimés en raison de l'impossibilité de prendre en compte le groupe des divers. Les principaux groupes intervenant dans la biomasse totale à chaque station sont une fois encore Nématodes, Copépodes et Polychètes. A noter toutefois qu'en terme de biomasse la contribution de chaque groupe est très différente de celle en terme de densité.

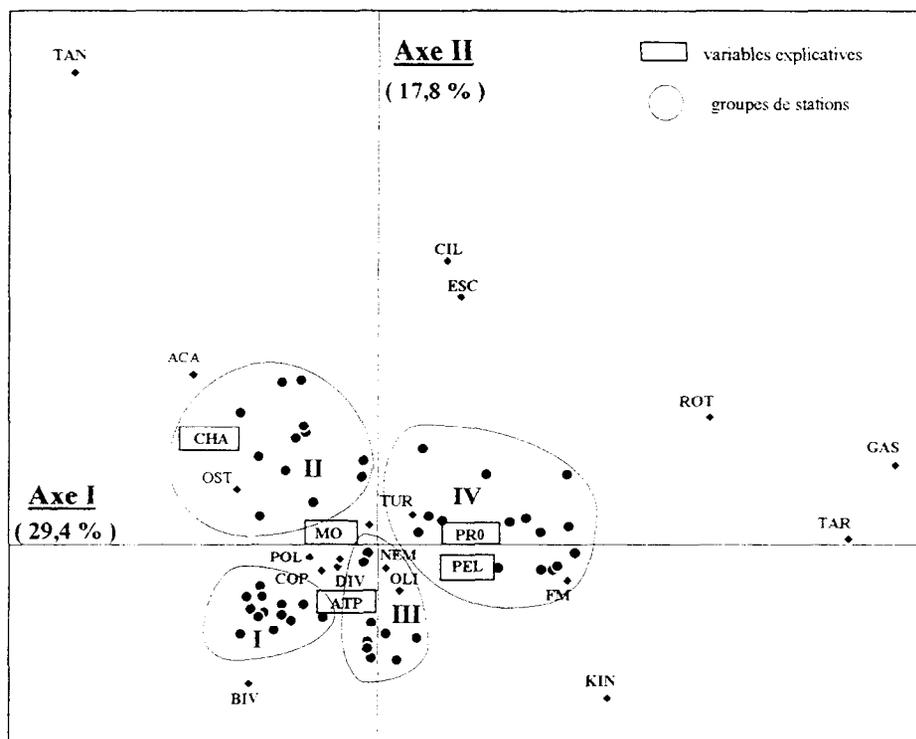


Fig. 40 : Représentation graphique de l'AFC sur les données transformées de la méiofaune du pinacle. Les points représentent les variables colonnes (stations) et les losanges, les variables lignes (groupes taxonomiques). CHA : chlorophylle a . MO : Matière Organique Totale. ATP : Adénosine Tri Phosphate. PRO : profondeur. PEL : taux de pélites. TAN : tanaïdacés ; CIL : ciliés ; ESC : gastéropodes ; ROT : rotifères ; GAS : gastrotriches ; TAR : tardigrades ; FM : foraminifères mous ; KIN : kinorhynques ; NEM : nématodes ; OLI : oligochètes ; DIV : divers ; COP : copépodes ; POL : polychètes ; BIV : bivalves ; OST : ostracodes ; ACA : acariens ; TUR : turbéllariés. Les chiffres entre parenthèses représentent le pourcentage d'inertie expliqué par l'axe considéré.

Les Nématodes représentent en moyenne $29,71 \pm 17,6$ % de la biomasse totale. Cette contribution est cependant très variable puisqu'elle est comprise entre 72,79 % à la station 16 qui est l'une des stations de fond et 12,44 % à la station 2. Ces contributions font des Nématodes le groupe principal de la méiofaune vraie dans la plupart des stations en particulier les plus éloignées du pinacle. Dans les autres cas ce sont au contraire les Copépodes qui deviennent le groupe dominant. Les biomasses moyennes par individu sont différentes selon la distance au pinacle, les individus des stations de fond étant généralement petits tandis qu'au niveau des stations proches du pinacle les animaux sont de plus grande taille. Ceci est particulièrement sensible aux stations de niveau 2 où les individus sont de très grande taille (0,7 μ g AFDW contre 0,26 au niveau 3), de sorte qu'en dépit d'une contribution numérique relativement faible, la contribution en biomasse reste relativement élevée.

La biomasse des Copépodes est prépondérante dans quelques stations généralement proches du pinacle (niveau d'éloignement 1 et 2) à l'exception de la radiale ISV, où ils sont le groupe dominant de la méiofaune vraie avec 57,34 % et de la méiofaune totale (30,4 %). Ici encore, les copépodes montrent un antagonisme par rapport aux nématodes, puisque les copépodes les plus petits se rencontrent aux niveaux proches du pinacle dans les stations où les nématodes sont les plus gros. Ceci traduit le remplacement d'une faune essentiellement épipsammique aux stations à taux de pélites élevé où l'espace entre les grains est restreint, par des formes plutôt endopsammiques de plus petite taille dans les sédiments à taux de pélites faible.

Les Polychètes représentent dans la majorité des stations le groupe principal en terme de biomasse alors que leur contribution numérique est modérée. Leur biomasse est cependant difficile à déterminer précisément en raison de la fragilité des animaux qui bien souvent sont brisés lors des opérations d'extraction. C'est pour cette raison qu'un poids sec sans cendre moyen a été appliqué à toutes les stations conduisant généralement à une sous-estimation dans les stations à faible taux de pélites. En effet on rencontre fréquemment dans ces stations des espèces de très grande taille souvent brisées en plusieurs morceaux. Si les comptages sont réalisables en ne prenant en compte que les têtes cette méthode n'est pas applicable aux biomasses. D'un autre côté appliquer le poids moyen d'espèces faciles à peser car peu fragiles et de grandes tailles comme les Aphroditidae, qui apparaissent en petit nombre dans ces stations, aurait conduit à une surestimation encore moins réaliste. Leur contribution dépasse fréquemment 50 % (58 % à la station 5) de la biomasse totale aux stations proches du pinacle tandis qu'elle tombe à 10 % dans certaines stations les plus éloignées. La moyenne étant de 35 ± 15 %.

Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Nématodes	155 (78.5)	95.2 (8.6)	326.6 (119)	415 (17.7)	109.1 (26.1)	193.2 (60.7)	263.6 (20.5)	429 (28.6)	164 (96.8)	84 (15.7)	121.7 (40.5)	190.3 (18.2)	78.7 (23)	173.6 (59)	210.1 (54.7)	322.9 (24)	97.6 (25.5)
Copépodes	88.4 (36.5)	157.7 (30)	210.1 (74)	44.2 (24.1)	186.3 (44)	101.7 (12)	206 (37.4)	198.7 (59)	122.4 (26)	58.1 (10.8)	214.2 (90)	139.8 (46)	111.5 (40)	92.4 (29.5)	189.5 (32)	44.2 (6.5)	259.8 (25)
Nauplii	1.4 (0.8)	6 (1.2)	1.7 (0.8)	2.1 (0.7)	2.5 (1)	1.2 (0.2)	2.5 (1.2)	6.5 (2.1)	1.8 (0.6)	2.1 (0.6)	3.8 (1.8)	7.4 (3.3)	8.6 (4.4)	12.6 (1.3)	11.4 (3)	0.6 (0.2)	0.5 (0.3)
Turbéllariés	4.1 (0.3)	3.2 (0.4)	16.5 (5.6)	38.4 (10.6)	6.4 (2.6)	1.4 (0.7)	16 (3.4)	27.5 (1.6)	3.7 (2.5)	12.8 (4.1)	5.5 (2.4)	17.4 (2.4)	5.9 (1)	25.6 (0.6)	22 (5.4)	11 (5.2)	1.8 (0.8)
Kinorynches	34.7 (34.7)	3.4 (2.3)	51 (24.5)	6.8 (0)	0 (0)	0 (0)	40.8 (10.4)	68 (17)	6.8 (4.5)	0 (0)	13.6 (6)	6.8 (2.3)	0 (0)	0 (0)	20.4 (8.2)	6.8 (2.3)	0 (0)
Acaris	0 (0)	3.1 (1.8)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3.1 (0)	0 (0)	6.2 (2.1)	6.2 (5)	3.1 (2.1)	6.2 (2.1)	3.1 (2.1)	6.2 (5)	0 (0)	0 (0)	6.2 (1.8)
Gastrotriches	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.5 (0.4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0.4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3.1 (0.2)	0.5 (0.3)	0 (0)
Ostracodes	5.9 (2.6)	44.1 (16.7)	11.8 (6.4)	5.9 (2)	8.8 (1.7)	23.5 (6.1)	2.9 (1)	6 (3.9)	11.8 (3.9)	64.7 (10.2)	8.8 (6)	35.3 (16)	50 (17.2)	47.1 (9)	11.8 (3.4)	0 (0)	23.5 (3.4)
Tardigrades	0 (0)	0 (0)	0 (0)	21 (2.3)	0 (0)	0 (0)	3.5 (2.3)	21 (2.3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	14 (7)	0 (0)	0 (0)
Rotifères	0 (0)	0 (0)	0 (0)	11.3 (1.2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	18.8 (1.2)	3.8 (3.3)	0 (0)	1.9 (0.6)	7.5 (2.2)	1.9 (1.9)	0 (0)	15 (7)	11.3 (2.5)	0 (0)
Ciliés	0 (0)	0 (0)	0 (0)	10.1 (3.5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2.5 (0.5)	3.2 (2.4)	7.6 (3.8)	0.9 (0.6)	1.9 (0.9)	2.8 (0.9)	14.6 (3)	0.6 (0.2)	1.3 (0.8)	0 (0)
Méio. vrai	292.2 (141)	312.8 (42)	517.6 (222)	555.3 (41)	313.1 (68)	321 (73)	538.5 (60)	778.9 (107)	323.7 (102)	235.6 (28)	373.6 (143)	412.7 (52)	262.7 (78)	372.2 (93)	497.9 (92)	398.5 (28)	389.4 (14)
Polychètes	148 (70)	169.1 (64)	126.8 (43)	84.6 (14.1)	465.1 (92)	380.5 (149)	465.1 (85)	422.8 (261)	380.5 (136)	422.8 (61)	274.8 (93)	253.7 (102)	296 (102)	253.7 (110)	169.1 (86)	42.3 (14.1)	443.9 (185)
Oligochètes	9.6 (4.2)	0 (0)	14.4 (7.3)	9.6 (5.5)	9.6 (0)	4.8 (2.8)	38.5 (15.3)	19.2 (6.1)	28.9 (25)	9.6 (8.5)	48.1 (26)	57.7 (32)	9.6 (4.2)	9.6 (4.2)	9.6 (4.2)	9.6 (4.2)	24 (12.8)
Bivalves	11.8 (3.9)	11.8 (7.8)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	11.8 (3.9)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Tanaïdacs	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	7.4 (2.5)	7.4 (2.5)	0 (0)	0 (0)	3.7 (2.1)	7.4 (5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Amphipodes	0 (0)	9 (5.4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4.5 (2.6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4.5 (3)
Gastéropodes	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8.3 (5)	33.1 (1.6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Mixobenthos	169.4 (70)	189.9 (66)	141.3 (50)	94.2 (15.1)	474.7 (92)	401.6 (152)	503.6 (81)	442 (273)	416.8 (159)	439.9 (56)	331.2 (118)	344.5 (80)	309.3 (105)	270.7 (108)	178.7 (87)	51.9 (15)	472.5 (202)
Méio. Totale	461.5 (210)	502.7 (102)	758.9 (256)	649.5 (36.3)	787.8 (102)	722.6 (187)	1042 (123)	1221 (294)	740.5 (260)	675.5 (83.8)	704.8 (260)	757.2 (94.5)	572 (170)	642.9 (178)	676.6 (144)	450.4 (41.6)	861.9 (198)

Tableau 7: Biomasse de la méiofaune autour du pic en $\mu\text{g } 10 \text{ cm}^{-2}$ (AFDW). Nombres entre parenthèses : erreur-standard individuelle

Les autres groupes ne représentent qu'une faible part de la biomasse en raison à la fois de leur faible participation numérique et parce que dans bien des cas ce sont des animaux de taille modeste donc ayant une faible biomasse individuelle. Les principaux groupes en sont les Kinorhynques qui peuvent représenter une biomasse importante (68 μg à la station 8) les Ostracodes et les Turbellariés en ce qui concerne la méiofaune vraie et les Oligochètes en ce qui concerne le mixobenthos.

2-1-3 Répartition du Carbone Organique dans le sédiments

Les différentes composantes du Carbone organique ont été reportées dans le tableau 8. La teneur moyenne en carbone organique total représente $0,75 \pm 0,12$ % de poids de sédiment sec soit $3673,3 \pm 336,58$ g C m^{-2} . Ces valeurs ont été calculées à partir du pourcentage de MOT dans le sédiment sur une hauteur de 10 cm, en utilisant la relation établie par Hily (1986). Le COT peut se décomposer en Carbone détritique et Carbone vivant (de Vaugelas, 1980). Ce dernier représente entre 1,21 et 10,90 % du COT dans le premier centimètre de sédiment, si l'on suppose constante la répartition du COT dans l'épaisseur du sédiment. En moyenne seul $5,52 \pm 2,86$ % du carbone organique serait vivant, ce qui signifie que la majeure partie du carbone organique présent dans le sédiment est d'origine détritique. Les variations de ce pourcentage entre les stations ne sont pas significatives (Kruskall-Wallis : $p = 0,45$) en fonction de l'orientation (Anova : $p = 0,53$) et aucune tendance ne peut être dégagée (Fig. 41). Par contre, les variations en fonction de l'éloignement du pinacle indiquent une certaine tendance du pourcentage de carbone vivant à diminuer avec l'augmentation de la distance au pinacle, bien que ces variations ne soient pas significatives (Anova : $p = 0,0551$)(Fig. 42). L'augmentation du carbone sédimentaire serait donc d'abord liée à l'augmentation du carbone détritique.

Dans le premier centimètre de sédiment, les microphytes contribuent pour une part relativement faible au Carbone vivant, en moyenne $14,6 \pm 9,71$ % avec des valeurs comprises entre 2,79 et 38,20 % soit $0,18 - 1,11$ g C m^{-2} . C'est au niveau de la radiale ISV que l'on trouve des contributions sensiblement plus fortes. On trouve également des contributions élevées, bien que dans une moindre mesure sur la radiale IAV ainsi qu'au sommet du pinacle. La contribution du carbone microphytobenthique au carbone vivant n'est pas corrélée avec la quantité de carbone totale ($p = 0,92$) mais tend à décroître lorsque la quantité de carbone vivant augmente, cependant la corrélation négative observée n'est pas significative ($p = 0,08$). Une autre composante importante du C_{viv} est constituée par la méiofaune. Les contributions relatives de la méiofaune ont été estimées sur 15 cm en supposant une répartition homogène du C_{viv} dans la hauteur du sédiment. La méiofaune contribue généralement peu au C_{viv} puisque dans la plupart des stations le pourcentage est inférieur à 10 % (en moyenne $8,42 \pm 6,45$ % soit $0,29 \pm 0,08$ g C m^{-2}). A cela quatre exceptions dont une notable à la station proximale de la

Stations	C org	Cviv / COt.	Cphb / COt.	Cphb / Cviv	Cméio / COt.	Cméio / Cviv	
AV	1	0.78	1.24	0.096	7.76	0.020	15.91
	2	0.48	10.90	0.704	6.46	0.034	3.09
	3	0.57	10.17	1.539	15.13	0.046	4.50
	4	0.74	3.77	0.209	5.55	0.030	8.02
SV	5	0.70	7.52	0.516	6.86	0.039	5.15
	6	0.78	6.11	0.929	15.20	0.030	4.88
	7	0.70	8.43	0.235	2.79	0.054	6.47
	8	0.91	3.62	0.241	6.66	0.049	13.56
ISV	9	0.74	1.21	0.279	23.08	0.034	28.48
	10	0.70	6.83	1.277	18.69	0.031	4.55
	11	0.78	2.49	0.951	38.21	0.033	13.30
	12	0.91	2.91	0.623	21.43	0.027	9.41
IAV	13	0.70	4.46	1.035	23.19	0.026	5.90
	14	0.65	7.44	1.310	17.61	0.034	4.57
	15	0.96	6.31	0.430	6.82	0.024	3.84
	16	0.91	5.82	0.477	8.19	0.018	3.07
P	17	0.70	4.67	1.242	26.60	0.040	8.49

Tableau 8 : **Carbone organique sur la pente détritique du pinacle.** Toutes les valeurs sont exprimées en pourcentage. C org : Carbone Organique total exprimé en % de poids sec de sédiment. C_{viv} / CO_t ; C_{phb} / CO_t ; C_{méio} / CO_t : respectivement, Carbone vivant, Carbone microphytobenthique et Carbone méiofaunique en pourcentage du Carbone Organique total. C_{phb} / C_{viv} ; C_{méio} / C_{viv} : respectivement, Carbone microphytobenthique et Carbone méiofaunique en pourcentage du Carbone vivant. AV ; SV ; ISV ; IAV ; P : radiales de prélèvements.

vivant n'est pas d'origine méiobenthique et que les variations observées résulteraient plutôt de la variation du microphytobenthos et/ou de la méiofaune. Les corrélations relevées entre le pourcentage de carbone méiofaunique et le pourcentage de carbone microphytobenthique dans le carbone vivant confirme cette hypothèse. Lorsque que le carbone total augmente la quantité de carbone vivant reste stable et sa contribution diminue significativement, ce qui signifie que l'augmentation de la charge organique est principalement d'origine détritique. Parallèlement, lorsque la quantité de carbone vivant augmente la contribution de la méiofaune à celui-ci diminue significativement de même que celle du microphytobenthos. Donc, l'augmentation de la quantité de carbone vivant dans le sédiment est principalement liée à l'augmentation de la contribution des bactéries. Bien que difficile à partir de nos données et en l'absence de comptages directs, une estimation de la biomasse bactérienne et méiofaunique a toutefois été réalisée par différence entre le Cviv et le CO des compartiments connus comme la méiofaune et le microphytobenthos. Le compartiment microbien représenterait environ 80 % de la biomasse vivante. Ce résultat est en désaccord avec ceux obtenus en Nouvelle Calédonie (Boucher et Clavier, 1990) où le compartiment méiobenthique est prépondérant, de même qu'avec ceux obtenus autour des îles hautes de Polynésie et d'atolls fermés (de Vaugelas, 1980). Par contre il concorde avec les résultats obtenus sur un autre atoll ouvert polynésien (Villiers, 1987). Ceci suggère un rôle très important de la boucle microbienne autour du pinacle, surtout au niveau de la deuxième couronne de stations. D'autre part, la présence accrue de détritivores méiofauniques, kinorhynques et mixobenthiques, tanaïdacés susceptibles d'utiliser la même source de nourriture suggère qu'il n'y aurait pas compétition pour la ressource en nourriture.

Le pinacle agit donc comme un pourvoyeur de matière détritique, organique et minérale qui conditionne la colonisation benthique de ses environs en agissant essentiellement au niveau de la structure sédimentaire. Le taux de pélites semble être le facteur déterminant pour la colonisation du substrat et la structure du peuplement méiobenthique. La matière organique détritique issue du pinacle est très rapidement reprise au niveau de la colonne d'eau, la ressource trophique benthique ne semble pas être un facteur limitant pour l'installation de la méiofaune. Ainsi l'absence de corrélations entre la méiofaune et des paramètres tels que l'ATP et la chlorophylle *a* suggère que ceux-ci sont de moindre importance pour l'étude de la méiofaune et que leur absence dans la suite de ce travail n'entraînera pas une perte d'information essentielle.

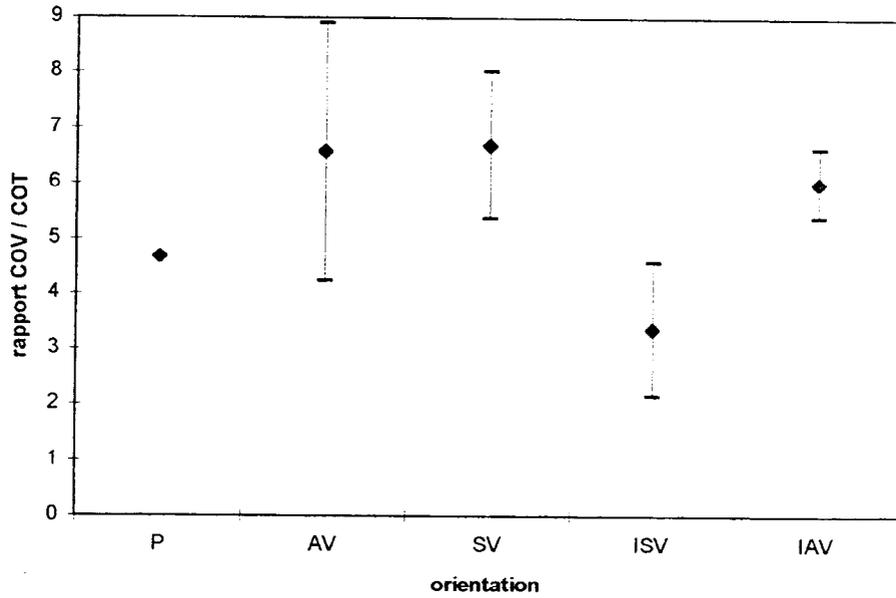


Fig. 41 : **Rapport COV sur COT exprimé en % de COT en fonction de l'orientation par rapport au pinacle.** P : sommet du pinacle ; AV : radiale au vent dans l'axe des vents dominants ; SV : radiale sous le vent du pinacle dans l'axe des vents dominants ; ISV : radiale sous le vent de l'axe perpendiculaire aux vents ; IAV : radiale au vent dans l'axe perpendiculaire aux vents. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

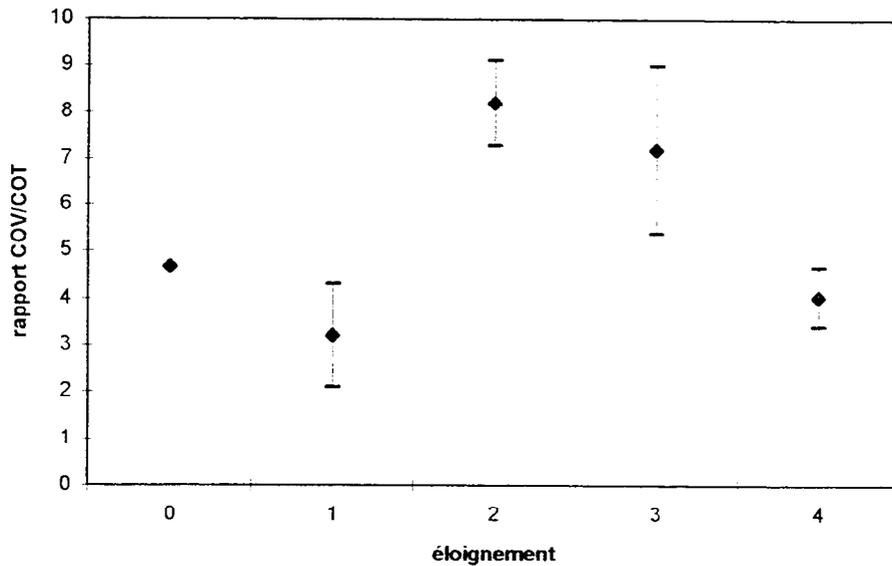


Fig. 42 : **Evolution du rapport COV sur COT dans le premier centimètre de sédiment en fonction de l'éloignement du pinacle.** Le rapport est exprimé en % de COT. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle du rapport.

2-2 Le lagon.

2-2-1 Les paramètres de l'environnements.

2-2-1-1 La profondeur

La profondeur des stations étudiées est comprise entre 37,5 et 0,4 m, soit en moyenne $18,2 \pm 3,6$ m. La profondeur moyenne par zone varie significativement (Kruskal-Wallis : $p = 0,026$). Le multi range test indique que la profondeur moyenne est équivalente entre toutes les zones sauf au centre du lagon où elle est beaucoup plus forte avec 34 m. Elle est minimale dans le voisinage du motu du village et en arrière des hoa du sud-ouest (11,3 et 15,8 m, respectivement).

2-2-1-2 Structure sédimentaire

Les caractéristiques granulométriques de 30 stations de Tikehau ont été reportées dans le tableau 9. Les médianes et les moyennes ont été exprimées en ϕ et en mm. Le sédiment de Tikehau est le plus souvent ($2/3$ des stations) un sable très fin selon la classification de Weydert (1971), dont la médiane et la taille moyenne des grains sont comprises entre 0,063 et 0,250 mm. Les autres stations sont des sables fins à moyens ou pour deux stations, des vases. Cette classification généralement très utilisée par les auteurs français présente l'inconvénient d'être mal acceptée sur le plan international, les auteurs anglo-saxons lui préférant celle de Wentworth (1922). Selon celle-ci, nos sables se répartissent entre sables très fins ($0,063 \leq < 0,125$) et sables fins ($0,125 \leq < 0,250$) le reste, étant principalement des sables moyens.

Le sédiment est en général un sédiment moyennement ou faiblement classé (moyenne $1,27 \pm 0,183$) indiquant une faible compétence vis à vis de l'hydrodynamisme donc un sédiment qui se dépose pour ne plus être repris. Les stations où le sédiment est le mieux classé sont toutes situées à faible profondeur dans des zones proches de la couronne récifale et principalement en arrière des hoa fonctionnels, là où l'hydrodynamisme est susceptible d'être le plus violent. Mais même dans ces sites la compétence reste moyenne (classement moyen $0,92 \pm 0,5$). De même, le triage est généralement faible puisque l'indice de triage, compris entre 1,05 et 2,28, est souvent élevé ($> 1,5$) ce qui, dans la classification proposée par Weydert (1976) spécialement pour les sables coralliens, correspond à des sédiments mal ou très mal triés. La moyenne de l'indice de triage à l'échelle du lagon est de $1,6 \pm 0,12$.

aérobies stricts limités à la couche oxygénée du sédiment (Coull, 1988), or sur les pentes du pinnaculo mieux drainées que les sables fins du fond, cette couche oxygénée peut atteindre 3 cm de profondeur alors qu'elle ne dépasse pas le premier centimètre dans les stations de fond et est même souvent inférieure. Ceci libère donc de l'espace de vie aux espèces aérobies favorisant leur installation. Ce meilleur drainage traduit également un hydrodynamisme plus fort générant une instabilité sédimentaire plus grande qui devrait également favoriser les groupes ayant une meilleure mobilité comme les copépodes et les kinorhynques, par rapport aux nématodes piètres nageurs et qui manifestent un comportement rhéotrope négatif (Swedmark, 1964). De plus, Riemann (1995) rappelle la préférence des nématodes pour des microhabitats visqueux suggérant que cela reflète le besoin d'une résistance du substrat pour une propulsion efficace. D'après cet auteur, la résistance physique du substrat serait donc un facteur de contrôle non seulement du comportement mais aussi de la distribution des nématodes. Le plus fort hydrodynamisme est confirmé par la sédimentation du matériel particulaire qui est maximale au niveau de la troisième couronne de stations et minimale à la seconde. De plus les nématodes présents à ce niveau sont des espèces de grande taille, moins sensibles à l'hydrodynamisme.

Le faible taux de pélites des stations proches du pinnaculo se traduit également par de faibles densités méiofauniques une plus grande diversité caractérisée par un meilleur équilibre entre les taxa présents et une moins grande dominance de certains groupes. Le rapport macrofaune / méiofaune souvent utilisé pour caractériser le benthos est similaire à ceux observés sur les îles hautes et les atolls du Pacifique (Grelet, 1987 ; Thomassin et al., 1982), pourtant aucune corrélation significative n'a pu être mise en évidence entre la macrofaune et la méiofaune. Cette absence de corrélation est d'ailleurs généralisable à tous les paramètres environnementaux étudiés à l'exception du taux de pélites et de la profondeur qui sont par ailleurs, deux paramètres corrélés entre eux, signifiant bien que le critère de colonisation par la méiofaune est bien la structure sédimentaire aussi bien pour les densités que pour la structure du peuplement, la ressource alimentaire ne semblant agir que comme un facteur secondaire.

L'ATP est une molécule indispensable à la vie aussi bien pour le règne animal que pour le règne végétal et qui est très rapidement dégradée à la mort. La mesure de la quantité d'ATP est donc l'un des seuls moyens de différencier la partie vivante de la matière organique (de Vaugelas, 1980). L'ATP étant impliqué dans le transport de l'énergie des organismes sa quantité est variable d'un être vivant à l'autre selon le besoin énergétique de celui-ci. De ce fait, la quantité d'ATP devrait refléter entre autre la biomasse méiofaunique et l'on est en droit de s'attendre à une corrélation positive entre ces deux paramètres. Il existe une certaine tendance à voir augmenter la quantité d'ATP lorsque le carbone méiofaunique augmente mais cette corrélation n'est pas significative. Pour la même raison, la matière organique vivante faisant partie de la matière organique totale, une corrélation devrait exister entre MOT et biomasse méiofaunique or dans ce cas la tendance serait plutôt à une diminution du carbone organique total lorsque le carbone méiofaunique augmente. De telles corrélations positives existent en Nouvelle-Calédonie (Boucher et Clavier, 1990) mais n'ont pas été retrouvées au moins pour l'ATP en Australie (Alongi, 1989). L'absence de corrélations semble indiquer que la majeure partie du carbone

L'asymétrie très négative dans la plupart des stations confirme donc ce qui a été observé pour les tailles moyennes des grains à savoir une forte dominance des particules fines, les stations de sables fins présentant pour leur part une asymétrie très positive indiquant une prépondérance des grains moyens ou grossiers. La normalité est peu accusée voir très peu accusée témoignant de la structure bimodale des sédiments en rapport avec un taux de pélites élevé dans la plupart des stations et ce quelle que soit la structure granulométrique.

Les valeurs négatives du facteur hydrodynamique (Fh) calculées pour la plupart des stations indiquent le très faible hydrodynamisme au niveau des fonds du lagon et corroborent le fait que dans la plupart des cas le sédiment une fois déposé l'est de façon définitive. Les valeurs positives se rencontrent dans les stations proches des hoa fonctionnels et même dans ces rares cas, le Fh indique un faible hydrodynamisme de sorte que la reprise du sédiment ne doit se faire que de façon occasionnelle, probablement lorsque la marée de vives eaux se combine avec les fortes houles.

Sur le tableau 10 ont été résumées ces différentes informations pour définir les types sédimentaires observés dans le lagon de Tikehau. Le sédiment du lagon est donc principalement un sable vaseux. Les quelques rares stations de sable fin ou grossier se situent presque toujours à faible profondeur et sur des pentes, soit du platier interne dans le cas de la station Z7 ou de pinacle (R20 ; L3) ou au moins dans le voisinage d'un pinacle (W9 ; Y8). Ces stations se rencontrent donc principalement dans la moitié sud ouest et correspondent aux zones où les pinacles sont les plus nombreux, c'est-à-dire dans le voisinage de la passe. Deux stations de vases sableuses ont été trouvées à faible profondeur et toujours en arrière des hoa fonctionnels du sud qui sont les principales voies d'entrées de l'eau océanique dans le lagon. Le taux de pélites varie significativement avec la zone (Fig. 43), les stations les plus riches se trouvant en arrière des hoa fonctionnels du sud ouest. De même le taux de pélites est corrélé positivement avec la profondeur (coef. cor. : 0,40 ; p = 0,015), les stations les plus profondes étant également plus riches en particules fines indiquant une sédimentation accrue. Les valeurs des pélites sont plus élevées dans le lagon qu'autour du pinacle (K-S : p = 0,021).

Les trois quarts des stations ont pu être regroupées sous l'appellation sables vaseux en raison d'un taux de pélites supérieur à 10 % selon la classification de Weydert (1971) (Fig. 44). Pourtant ce terme peut regrouper des sédiments très différents, c'est pourquoi nous avons scindé ce type en sous-types en rajoutant le terme "E" pour envasé. C'est ainsi que parmi les stations de sables fins envasés, une station est un sable très fin envasé et deux sont des sables grossiers envasés : la station grossière D12 se situe sur les pentes d'un pinacle émergé de la zone nord à faible distance des hoa fonctionnels et la station M5 est dans le voisinage d'un pinacle situé non loin de la passe. La station de sable très fin est quant à elle située en arrière des hoa fonctionnels du sud et est donc à associer aux stations de vases sableuses.

	Médiane (Md)		Moyenne (Mz)		Classement (D ϕ)		Triage (σ_i)		Asym. (Ski)	Norm. (Kg)	f. Hydro. (Fh)
	ϕ	mm	ϕ	mm							
D12	2.61	0.164	2.25	0.210	2.19	NC	2.10	TMT	-5.95	0.53	-1.66
E12	2.21	0.216	2.28	0.206	1.05	MC	1.64	MT	0.21	0.98	-0.07
F11	3.28	0.103	3.00	0.125	1.34	MC	1.59	MT	-5.14	0.72	-0.61
J29	2.50	0.176	2.36	0.194	1.66	FC	1.95	MT	-3.93	0.71	-0.95
L5	2.98	0.126	2.60	0.165	1.64	FC	1.90	MT	-7.15	0.68	-0.96
S12	3.50	0.088	2.78	0.145	1.54	FC	1.93	MT	-12.30	0.73	-0.80
2Z7	1.28	0.410	1.37	0.385	0.88	BC	1.31	BT	3.08	1.10	0.22
H28	2.40	0.190	2.51	0.175	1.31	MC	1.60	MT	0.71	0.74	-0.57
I30	2.28	0.205	2.30	0.203	1.18	MC	1.75	MT	-1.36	0.94	-0.24
K20	2.57	0.169	2.59	0.166	1.45	MC	1.73	MT	-1.60	0.74	-0.71
L3	1.24	0.423	1.23	0.427	0.91	BC	1.39	BT	0.96	1.09	0.17
L4	3.50	0.088	3.20	0.108	1.06	MC	1.45	BT	-5.65	0.89	-0.18
M5	2.32	0.201	1.96	0.257	2.65	NC	2.28	TMT	-5.27	0.45	-2.20
N13	2.05	0.241	2.21	0.215	1.48	MC	1.84	MT	0.87	0.76	-0.71
N4	1.23	0.425	1.23	0.427	0.81	BC	1.20	BT	-0.47	1.03	0.22
P7	3.41	0.094	2.84	0.140	1.61	FC	1.93	MT	-12.04	0.74	-0.86
R22	3.48	0.089	3.03	0.122	1.37	MC	1.71	MT	-9.01	0.79	-0.58
T21	4.32	0.050	3.79	0.072	0.65	BC	1.05	TBT	-4.09	1.12	0.46
2W9	2.69	0.155	2.74	0.150	1.05	MC	1.45	BT	-0.75	0.89	-0.15
Y10	2.91	0.133	2.93	0.131	1.06	MC	1.41	BT	-1.08	0.84	-0.22
Z7P	2.65	0.159	2.64	0.161	0.80	BC	1.36	BT	-1.07	1.15	0.35
O3	3.19	0.109	2.76	0.147	1.26	MC	1.56	MT	-5.68	0.75	-0.51
W16	3.55	0.085	3.48	0.090	0.78	BC	1.08	TBT	-1.71	0.92	0.14
R20	0.99	0.504	1.01	0.496	0.89	BC	1.36	BT	1.47	1.05	0.16
Y8	1.46	0.363	1.40	0.378	0.89	BC	1.38	BT	0.73	1.15	0.26
U6	2.19	0.219	2.18	0.220	1.13	MC	1.64	MT	-1.29	0.96	-0.17
Z9	4.72	0.038	3.81	0.071	0.69	BC	1.18	BT	-6.80	1.28	0.60
W9	1.50	0.352	1.42	0.374	0.97	BC	1.41	BT	-0.10	1.02	0.05
Z7	1.01	0.495	1.06	0.478	0.77	BC	1.19	BT	0.88	1.12	0.35
M17	3.42	0.093	3.02	0.123	1.81	FC	1.64	MT	-7.34	0.57	-1.24

Tableau 9 : **Caractéristiques des sédiments de Tikehau.** Asym. : Asymétrie ; Norm. : Normalité ; f. Hydro. : Facteur hydrodynamique. BC ; MC ; FC ; NC : respectivement, Bien ; Moyennement ; Faiblement et Non Classé. TBT ; BT ; MT ; TMT : respectivement, Très Bien ; Bien ; Mal ; Très Mal Trié (Weydert, 1971).

En moyennant toutes ces valeurs une station type du lagon de Tikehau serait un sable fin envasé, moyennement classé et mal trié, à symétrie très négative, normalité peu accusée et hydrodynamisme faible. Le taux de pélites moyen est de $26,24 \pm 15,9 \%$, la médiane $0,205 \pm 0,135$ mm et la taille moyenne des grains $0,219 \pm 0,124$ mm.

2-2-1-3 La Matière Organique Totale.

La figure 45 montre les pourcentages de matière organique totale mesurés dans le lagon. Le pourcentage moyen pour le lagon est de $3,49 \pm 0,21 \%$ du poids sec de sédiment et les valeurs sont comprises entre 4,6 et 2,61 %. Les valeurs extrêmes se trouvent en général près de la ceinture corallienne au voisinage des motu. D'une façon générale la MOT varie assez peu à l'échelle du lagon puisque la majorité des valeurs sont comprises entre 3,2 et 3,9 % et aucune différence significative n'existe entre les différentes zones du lagon (Kruskal-Wallis : $p = 0,92$)(Fig. 46). En revanche, bien que non significative ($p = 0,1236$), on remarque une tendance de la MOT à diminuer avec la profondeur (Fig.47). De ce fait, les stations les plus riches tendent à se trouver près de la ceinture corallienne notamment en arrière des hoa du sud et vers le secteur, les plus pauvres se trouvant au centre. Par contre le taux de MOT ne semble pas relié à la structure granulométrique puisque aucune différence significative n'existe ni en fonction du taux de pélites ou de la médiane granulométrique, ni en fonction des divers paramètres de texture. Le pourcentage de MOT dans le lagon est différent du pourcentage autour du pinacle (K-S : $p = 0,021$) il est plus élevé dans le lagon.

2-2-1-4 La sédimentation

Le taux de sédimentation a été analysé à deux stations très différentes (Tableau 11). La première est une station isolée de tout pinacle (FA), tandis que la seconde peu profonde se situe en arrière des hoa de l'ouest, dans une zone très riche en pinacles (KOP). Dans les deux cas, on constate un enrichissement de tous les paramètres entre la surface et le fond. A FA, les valeurs de surface sont sensiblement plus faibles que celles observées à KOP, tandis qu'en profondeur c'est l'inverse. Les taux mesurés au niveau du fond dans ces deux stations sont similaires à ceux mesurés autour du pinacle de référence au niveau des stations les plus éloignées de celui-ci. Dans la colonne d'eau, les phéopigments présentent un pic vers 14 m alors que le pic de chlorophylle \underline{a} se situe à 6 m, les pigments totaux augmentant régulièrement avec la profondeur pour atteindre un maximum au niveau du fond. Suivant le même profil que la chlorophylle \underline{a} , le carbone organique particulaire présente un pic à 6 m mais atteint le maximum au niveau du fond. L'azote évolue de la même façon que les pigments totaux à la station FA, tandis qu'à la station KOP, la valeur minimale est au niveau du fond. Pour le phosphore particulaire les minéraux et la MOP, les valeurs augmentent jusqu'à 14 m et diminuent au delà.

Stations	Zone	Profondeur (m)	Médiane (Md) (mm)	Pélites (%)	Type sédimentaire	
					T	ST
D12	N	11.7	0.164	36.58	SV	SGE
E12	N	17	0.216	17.17	SV	SFE
F11	N	25	0.103	42.30	SV	SFE
J29	S	20	0.176	30.19	SV	SFE
L5	P	21	0.126	36.42	SV	SFE
S12	C	31.4	0.088	41.87	SV	SFE
2Z7	V	3	0.410	6.46	SF	
H28	S	29	0.190	24.34	SV	SFE
I30	S	15	0.205	19.30	SV	SFE
K20	C	37.5	0.169	31.78	SV	SFE
L3	P	12	0.423	4.60	SF	
L4	P	20	0.088	37.68	SV	SFE
M5	P	17	0.201	36.24	SV	SGE
N13	C	35	0.241	23.33	SV	SFE
N4	P	12	0.425	3.37	SF	
P7	P	31	0.094	45.71	SV	SFE
R22	H	30	0.089	43.65	SV	SFE
T21	H	12	0.050	52.86	VS	
2W9	V	20	0.155	22.06	SV	SFE
Y10	V	14	0.133	29.15	SV	SFE
Z7P	V	0.4	0.159	15.97	SV	SFE
O3	P	9	0.109	22.11	SV	SFE
W16	H	11	0.085	35.78	SV	STFE
R20	H	17	0.504	4.03	SG	
Y8	V	13	0.363	5.94	SF	
U6	V	18	0.219	13.16	SV	SFE
1Z9	H	9	0.038	56.84	VS	
1W9	V	19	0.352	4.99	SF	
Z7	V	3	0.495	3.31	SG	
M17	C	32	0.093	40.16	SV	SFE

Tableau 10 : **Types sédimentaires de l'atoll de Tikehau.** Zone : secteur de prélèvement . C ; H ; N ; P ; S ; V : respectivement, Centre du lagon , Hoa (zone en arrière des hoa fonctionnels du sud-ouest) ; Nord (zone en arrière des hoa du nord) ; Passe (aux environs de la passe) ; Secteur (zone jouxtant le Secteur) ; Village (Environs du motu du village). T : type sédimentaire (Vaso-Sableux ; Sables-Vaseux ; Sables fins ; Sables Grossiers). ST : sous-type pour les sables vaseux (STFE : sables très fins envasés ; SFE : sables fins envasés ; SGE sables grossiers envasés)

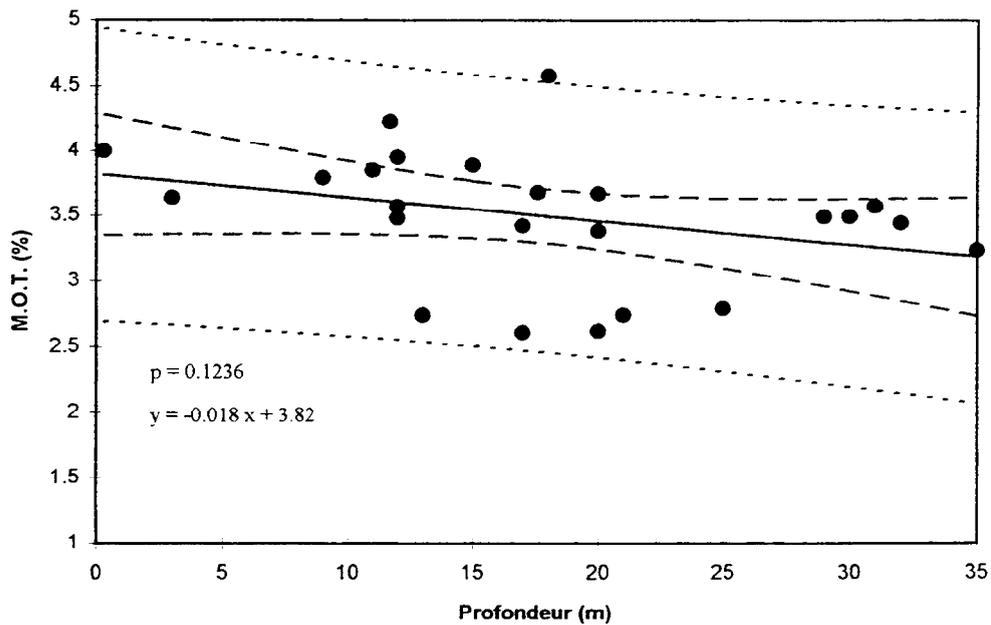


Fig. 47 : M.O.T. en fonction de la profondeur. Points : M.O.T. mesurées. Ligne pleine : régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes pointillées : intervalle de prédiction du modèle. P : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. Equation : équation de la régression.

Stations	Pr	Ch a	Ph a	Pig	C org	N org	P org	Mx	M.O.P.
FA	2	0.12	0.12	0.23	88.2	11.5	2.2	2967	715
	6	0.26	0.07	0.32	134.3	14.2	3.1	4952	635
	14	0.16	0.18	0.34	86.8	16.6	6.0	13063	1562
	24.3	0.35	0.42	0.77	220.8	37.8	3.6	11154	1059
Kop	2	-0.04	0.33	0.29	104.4	14.9	9.2	3653	227
	6	0.13	0.56	0.69	122.4	13.7	2.8	11653	792

Tableau 11 : Taux de sédimentation dans le lagon en $\text{mg m}^{-2} \text{j}^{-1}$. Pr : profondeur d'échantillonnage (m) ; Ch a : chlorophylle a ; Ph a : phéophytine a ; Pig : pigments (chlorophylle + phéophytine) ; C org : carbone organique particulaire ; N org : azote organique ; P org : phosphore particulaire ; Mx : matière minérale particulaire ; M.O.P. : matière organique particulaire.

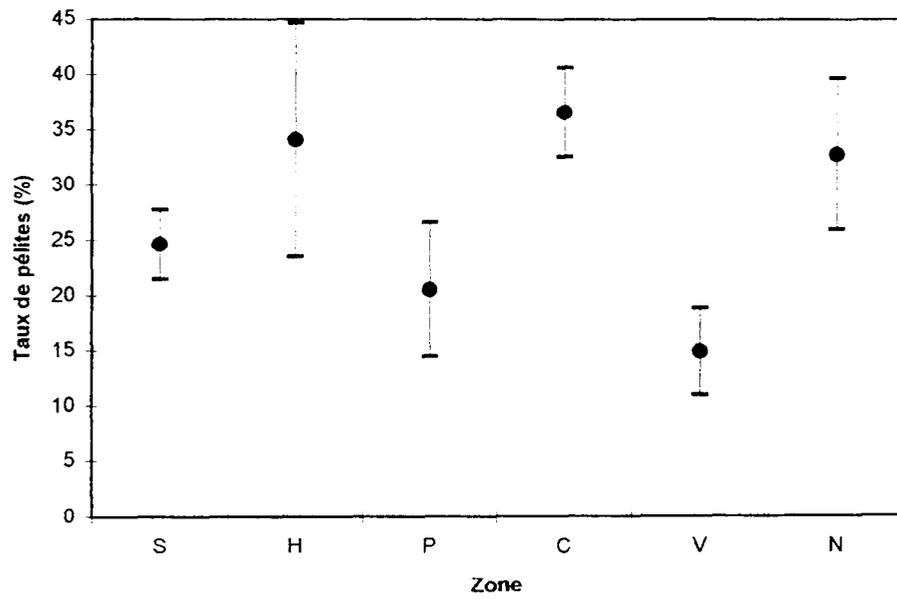


Fig. 43 : Taux de pélites moyen en fonction de la zone lagonnaire. Points : taux de pélites moyen ; barres verticales : erreur standard de la moyenne. S : Secteur ; H : Hoa ; P : Passe ; C : Centre ; V : Village ; Nord.

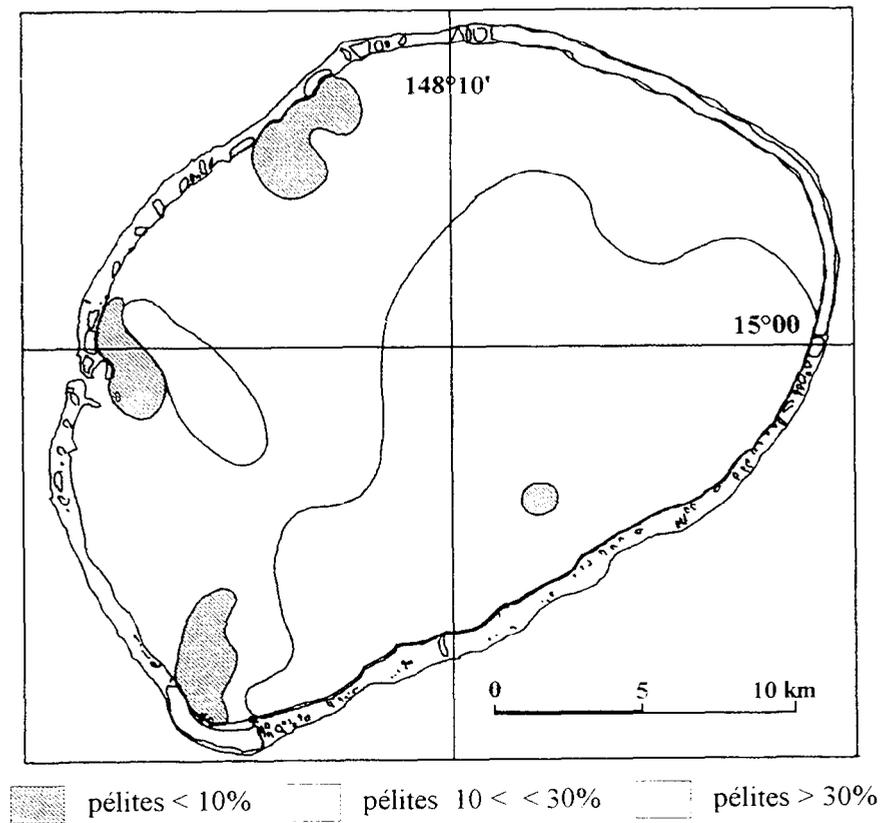


Fig. 44 : Taux de pélites dans les sédiments de Tikehau

Stations	H28		I30		T21		E12		M5		L3		M17		Z7P		O3		W16		W9		Z7		R22		N13		
	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	M	s-c	
Nematodes	355	703	1911	1433	1492	292	596	-	664	130.2	187	47.7	840	344	1169	81.2	1234	213.7	1053	243.7	636	166.2	411	53	533	284.4	630	18.6	
Copepodes	82	26.8	172	50.6	73	57	172	-	199	39.9	195	31.9	86	14	117	19.9	386	50.2	82	35.6	73	14	70	42	53	31.2	217	51.1	
Nauplii	9	2.4	57	32.1	22	22	12	-	34	7	50	14.4	7	1	15	7.9	29	16.2	7	2.9	8	2	2	2	6	6	65	24.5	
Turbellaries	21	2.5	49	7	11	9	28	-	65	20	41	11	22	12	10	3	22	5.3	9	4.7	57	23.6	51	1	5	3.5	30	6	
Kinorhynchans	1	0.7	0	0	0	0	-	-	9	2.9	1	0.7	5	1	0	0	3	1.8	0	0	1	0.7	0	0	5	2.9	53	9.7	
Acanthans	3	1.3	0	0	5	1	-	-	3	0.7	1	0.7	0	0	1	0.7	0	0	0	0	1	0.7	1	1	5	2.9	6	1.1	
Casidictiches	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracodes	1	0.7	3	1.3	4	0	14	-	14	7	7	4.7	0	0	7	2.7	5	2.9	2	2	3	1.8	12	12	5	3.7	7	1.3	
Tardigrades	1	0.7	0	0	2	2	0	-	2	1.1	0	0	0	0	0	0	1	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1.1
Rotifers	1	0.7	17	15.4	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Foram. mouss	3	1.8	11	3.5	31	21	36	-	16	6.4	5	1.8	9	7	23	10.4	8	7	34	17.1	20	9	16	14	1	0.7	7	1.3	
Ciliés	0	0	8	4	0	0	20	-	0	0	0	0	0	0	0	0	9	6.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1.1
Méto. vrai	477	101.7	2228	145.4	1640	402	878	-	1006	176.8	487	56.4	969	375	1342	111.5	1698	220.9	1187	255.8	817	194.3	563	15	633	332.2	1019	111.4	
Méto. Totale	499	105	2280	143.6	1687	421	948	-	1151	180.1	572	41.7	1028	394	1661	258.3	1815	205.8	1258	251.7	958	246.7	771	17	652	339.1	1111	134	
Mixobenthos	22	5.9	52	6.8	47	19	70	-	145	3.3	85	14.9	59	19	319	171.8	118	33.6	71	17	141	57.5	208	32	19	8.1	92	22.6	

Tableau 12 : Densités moyennes de la méiofaune dans le lagon de Tikehau en ind.10 cm². M : moyenne ; s-c : erreur standard individuelle.

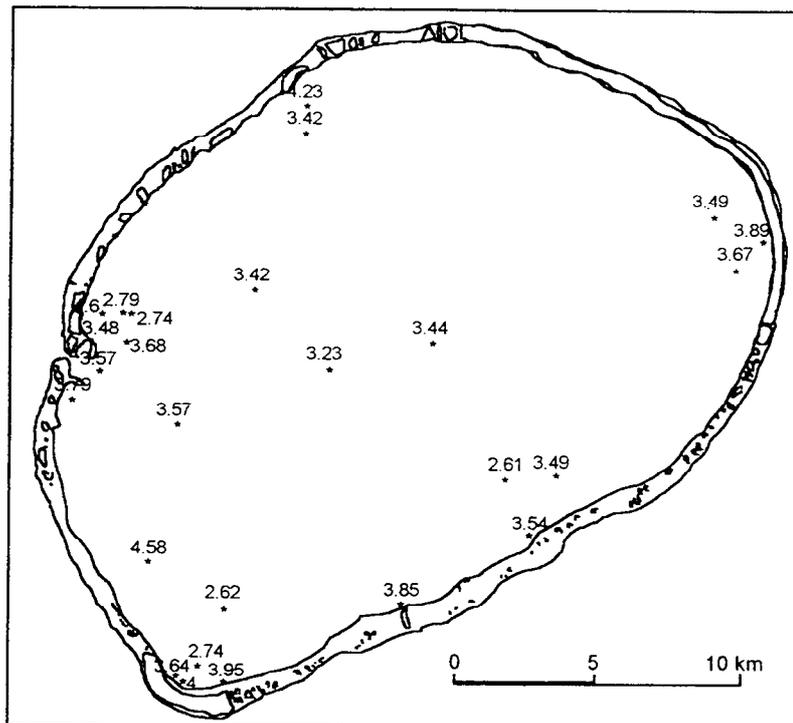


Fig. 45 : MOT dans les sédiments de Tikehau (% poids sec de sédiment)

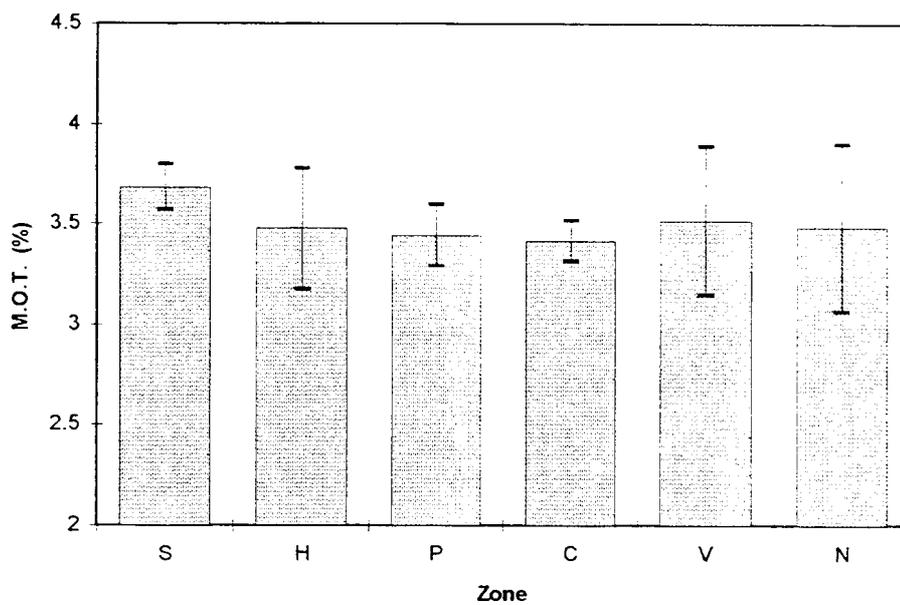


Fig. 46 : Matière Organique Totale moyenne en fonction de la zone lagonnaire. Les histogrammes représentent la M.O.T. moyenne, et les barres verticales l'erreur standard individuelle. S : Secteur ; H: Hoa ; P : Passe ; C : Centre ; V : Village ; Nord.

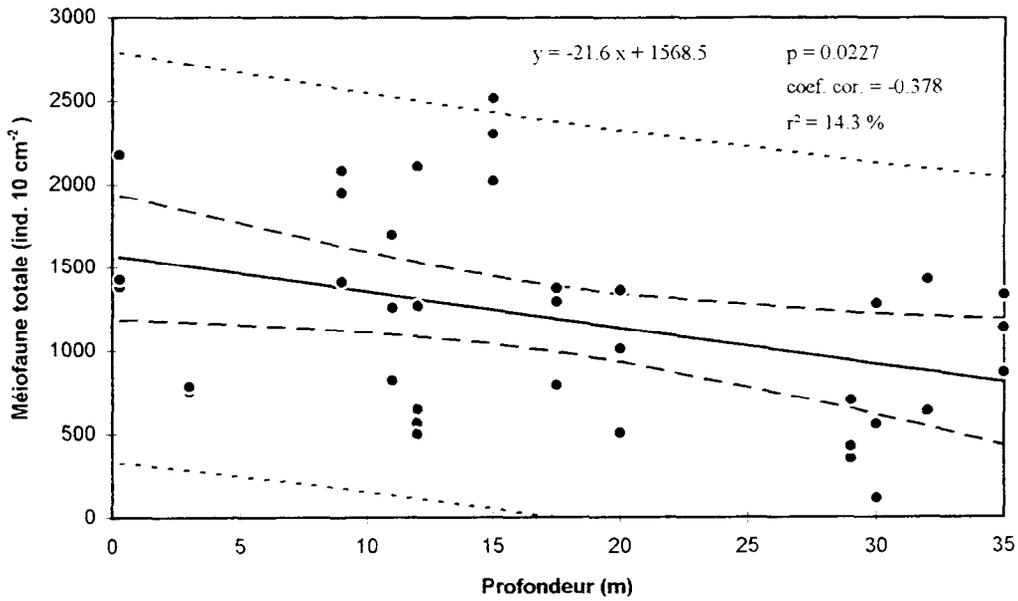


Fig. 48 : Méiofaune totale en fonction de la profondeur. Ligne pleine : régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction du modèle. p : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. coef. cor. : coefficient de corrélation. r^2 : pourcentage de la variabilité expliqué par le modèle. Equation : équation de la régression linéaire.

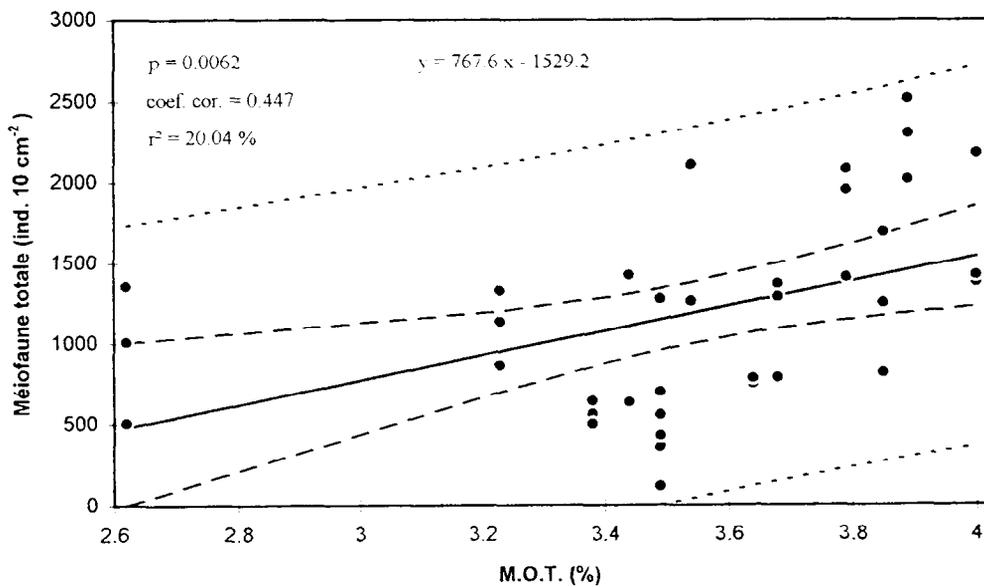


Fig. 49 : Méiofaune totale en fonction de la Matière Organique Totale. Ligne pleine : régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction du modèle. p : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. coef. cor. : coefficient de corrélation. r^2 : pourcentage de la variabilité expliqué par le modèle. Equation : équation de la régression linéaire.

2-2-1-5 Discussion sur l'environnement:

Les granulométries observées à Tikehau sont conformes à celles observées dans les atolls de Polynésie (Villiers, 1987 ; Intes et Caillart, 1994). Toutefois, une différence peut être constatée par rapport aux conclusions fournies sur la structure sédimentaire de Tikehau (Intes et Arnaudin, 1987). En effet, l'étude sédimentaire de ces auteurs qui portait sur un nombre de stations supérieur au nôtre, concluait à une dominance de sédiments fins bien triés. Dans notre cas, nous observons des sédiments fins moyennement ou mal triés. Cette différence surprenante peut s'expliquer par une différence méthodologique. Intes et Arnaudin (1987) n'avaient pas tenu compte des sédiments inférieurs à 0,04 mm ce qui diminue notablement le taux de pélites et par conséquent perturbe le calcul des différents indices. De plus, nous avons adopté l'échelle de tri que Weydert (1971) avait proposé spécialement pour les sables coralliens, car il estimait que celle classiquement utilisée en sédimentologie était inadéquate pour ce cas particulier. Des sables bien triés deviennent avec cette nouvelle échelle moyennement ou mal triés. En fait, la réelle différence entre nos valeurs et celles précédemment mesurées, est issue des taux de particules fines qui n'avaient pas été pris en compte dans l'étude précédente.

Les valeurs de la MOT sont du même ordre de grandeur que celles mesurées aux alentours du pinnacle bien que légèrement supérieures. En fait, cette différence est due aux stations proximales du pinnacle qui sont pauvres en MOT, car les résultats aux stations qui en sont le plus éloignées sont similaires à ceux du lagon. La tendance à l'augmentation des taux de MOT dans les stations de faibles fonds à proximité de la couronne récifale indique un apport organique en provenance de celle-ci, ayant probablement pour origine la pente externe ou les motu du platier récifal.

2-2-2 la méiofaune

2-2-2-1 Densités

- La méiofaune totale

Les densités de la méiofaune ont été reportées dans le tableau 12. On peut remarquer une forte variabilité des résultats qui se manifeste à différents niveaux. A l'échelle du lagon, tout d'abord, puisque les densités totales moyennes sont comprises entre 496 ± 182 ind.10 cm⁻² et 2280 ± 249 ind.10 cm⁻² avec une moyenne générale toutes stations confondues de 1175 ± 542 ind.10 cm⁻². Les différences de densité de la méiofaune totale entre les stations sont significatives (Kruskal-Wallis : $p=0,0099$). La variabilité spatiale intrastrate est également forte, puisque dans la même strate

- Les Copépodes

Avec une densité moyenne de $144 \pm 36 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$, les copépodes sont le second groupe taxonomique du lagon. Leur densité ne varie pas significativement en fonction de la strate sédimentaire pas plus qu'en fonction de la zone étudiée (Kruskal-Wallis : $p = 0,1976$). Leur nombre tend à diminuer lorsque le taux de pélites augmente. La structure sédimentaire semble importante pour leur développement puisqu'une corrélation positive statistiquement significative ($p = 0,0126$) a été mise en évidence entre la densité et l'indice de triage (Fig. 51). Ce sera dans les sédiments très mal triés que l'on trouvera le plus de copépodes. La contribution des copépodes au peuplement méiobenthique est très inférieure à celle des nématodes, puisqu'ils ne représentent en moyenne que $13 \pm 3,18 \%$ de la méiofaune totale. Leur contribution varie selon les stations entre $3,5 \pm 2,5 \%$ et $34,3 \pm 6,7 \%$ à la station L3. On peut remarquer qu'à cette dernière station les copépodes prennent le pas sur les nématodes. La contribution relative des copépodes est affectée par la granulométrie. Une médiane élevée (Fig 52) et un faible taux de pélites favorisent la participation des copépodes au peuplement.

- Les Polychètes

Bien que les densités des polychètes soient toujours faibles à l'échelle du lagon ($21 \pm 8 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$ en moyenne), ils sont le principal groupe de la méiofaune temporaire. La plus forte densité est obtenue à la station du platier récifal interne du motu du village Z7P avec $43 \pm 13 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$. La plus faible est obtenue au centre du lagon à la station N13 où ils sont quasi absents ($1 \pm 1 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$). Ces variations observées entre stations sont significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,0038$). Une fois encore ce sont les paramètres de granulométrie qui influencent le plus les densités et notamment le taux de pélites avec lequel celles-ci sont négativement corrélées (Fig. 53). De même, la contribution relative au peuplement est principalement influencée par ces paramètres mais cette fois-ci une médiane élevée paraît être le principal critère favorisant leur participation au peuplement.

- Autres groupes

Parmi les autres groupes, les turbéllariés sont systématiquement présents à toutes les stations. Leur contribution moyenne au peuplement est de $3,03 \pm 0,86 \%$ ce qui en fait le troisième groupe de la méiofaune, après les nématodes et les copépodes. Leur contribution est très liée à la structure granulométrique puisque une corrélation positive existe entre la densité des turbéllariés et la médiane granulométrique. Ainsi ceux-ci voient leur nombre augmenter dans les sédiments grossiers. Viennent ensuite les ostracodes autre groupe systématiquement présent. Leur contribution au peuplement n'a pu être relié à aucun des paramètres étudiés pas plus la matière organique que les critères sédimentaires. La contribution moyenne des ostracodes est de $0,52 \pm 0,25 \%$ du peuplement cette contribution est assez constante puisqu'elle oscille entre 0 et 1,52 % les variations observées entre les stations n'étant pas significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,52$). Ils sont absents à une seule station au centre du lagon.

sédimentaire et bathymétrique se trouvent deux stations aux densités très différentes, l'une (H28) étant la plus faible, l'autre (T21) l'une des plus fortes. Enfin, à l'échelle intrastation puisque les amplitudes observées sont comprises entre 884 et 40 ind.10 cm⁻². La densité moyenne semble influencée par la granulométrie ainsi la méiofaune totale diminue avec la médiane bien que de façon non significative (Kruskal-Wallis, $p = 0,07$). Elle varie également en fonction de la profondeur et une corrélation négative significative ($p = 0,0227$) a pu être établie entre méiofaune totale et profondeur (Fig 48). La figure 49 montre qu'il existe une corrélation, positive cette fois, entre méiofaune totale et matière organique totale ($p = 0,0062$; $cc = 0,447$; $r^2 = 20,04$). La principale composante de la méiofaune totale est la méiofaune permanente qui y contribue entre $73 \pm 3,5 \%$ et $97,7 \pm 0,38 \%$ avec en moyenne sur l'ensemble du lagon $90,3 \pm 2,5 \%$. Cette méiofaune permanente est principalement constituée par les nématodes et les copépodes.

-Les Nématodes

Les densités moyennes de nématodes sont comprises entre 355 ± 70 ind.10 cm⁻² à la station H28 et 1911 ± 143 ind.10 cm⁻² à la station I30. En moyenne pour l'ensemble du lagon on trouve 852 ± 182 ind.10 cm⁻². Les densités relevées ne dépendent pas de la zone géographique à laquelle on s'adresse (Kruskal-Wallis : $p = 0,8$) mais varient en fonction de la strate sédimentaire (Kruskal-Wallis : $p = 0,012$). Ce sont les sédiments à faibles taux de pélites qui sont sensiblement moins riches en nématodes (en moyenne 276 ind.10 cm⁻²) que le reste du lagon (Fig. 50). Toutefois, aucune relation significative n'a pu être établie entre la densité des nématodes et le taux de pélites. En revanche, il existe une relation entre densité et médiane granulométrique ($p = 0,0088$) le nombre de nématodes augmentant lorsque la médiane diminue. La structure sédimentaire en elle-même ne semble pas avoir une très grande importance pour les nématodes puisque aucune relation significative n'a été mise en évidence que ce soit avec les indices de classement et de triage ou du facteur hydrodynamique. De même, bien que les densités varient en fonction de la M.O.T. (Kruskal-Wallis : $p = 0,004$), les plus fortes densités étant observées dans les stations les plus riches en M.O.T., aucune tendance significative ne peut être dégagée. Les nématodes contribuent pour $68,14 \pm 5,65 \%$ de la méiofaune totale du lagon, soit $75 \pm 5,31 \%$ de la méiofaune permanente. Les contributions variant entre $31,33 \%$ et 89% de la méiofaune totale, ils sont le groupe taxonomique dominant du lagon. Leur contribution est d'autant plus forte que le sédiment est fin, $82,7 \pm 6,8 \%$ de la méiofaune permanente en moyenne lorsque le taux de particules fines est supérieur à 30%. Une corrélation négative très significative existe donc entre médiane granulométrique et contribution relative ($cc = -0,75$; $p < 0,05$). Cette corrélation est positive en regard du taux de pélites quoiqu'un peu moins forte. De même leur contribution est d'autant plus forte que les indices de triage et de classement sont élevés. Ces relations deviennent significatives dans la mesure où les stations à granulométrie grossière des pentes internes du platier L3 et Z7 sont omises. Il semble donc que des sédiments mal ou très mal triés soient plus favorables aux nématodes.

Parmi le mixobenthos, seuls les oligochètes sont régulièrement présents à toutes les stations. Ils peuvent atteindre des densités relativement élevées ($18 \text{ se} = 3$ à la station W16), mais leur contribution reste toujours assez faible, $0,67 \pm 0,23$ en moyenne. Celle-ci dépend surtout du taux de pélites puisqu'une corrélation négative significative ($p = 0,02$) existe. Leur contribution sera donc d'autant plus grande que le taux de pélites sera faible. Les oligochètes sont donc le deuxième groupe du mixobenthos et le cinquième de la méiofaune totale. La présence des autres groupes est très variable. Parmi ces groupes, les mieux représentés sont les kinorhynques, les ciliés et les foraminifères mous.

2-2-2-2 Structure des peuplements

Sur la figure 54 ont été reportés les diagrammes rang-fréquence cumulée des différentes stations échantillonnées sur le lagon. 14 taxa ont été observés à Tikehau. Trois groupes de stations peuvent être distingués. Un premier groupe de 4 stations où le peuplement est dominé par 4 ou 5 taxa. Les principaux groupes étant les nématodes suivis par les copépodes. Ces stations se trouvent toutes situées sur des pentes soit du platier interne (Z7) ou de pinacle (L3) ou dans le voisinage immédiat d'un pinacle (M5, N13).

Les deux autres groupes sont assez similaires dans la mesure où 2 taxa dominent le peuplement. Dans les deux cas le taxon dominant se trouve être les nématodes suivis par les copépodes, mais pour le deuxième groupe de stations les nématodes représentent entre 60 et 70 % du peuplement avec des copépodes représentant entre 15 et 20 % du peuplement, tandis que dans le troisième groupe, les nématodes représentent plus de 80 % du peuplement.

Ceci se traduit par des indices de diversité H' compris entre $0,7 \pm 0,39$ et $2,2 \pm 0,05$ avec pour le premier groupe une moyenne $2,1 \pm 0,08$, pour le second $1,59 \pm 0,23$ et le troisième $0,94 \pm 0,15$ (Tableau 13). L'indice de diversité est corrélé à la granulométrie, positivement si l'on considère la médiane granulométrique (Fig 55), négativement si l'on considère le taux de pélites, ainsi un sédiment grossier favorise la richesse du peuplement et l'augmentation du taux de pélites favorisant la domination d'un taxon, les nématodes (Fig. 56). La diversité est également corrélée mais négativement à la densité totale ($p = 0,036$; coef cor : $- 0,35$) c'est donc dans les peuplements les plus riches que la diversité sera la moins élevée. Par contre, bien que la diversité soit significativement différente en fonction de la MOT, aucune relation ne peut être établie entre ces deux paramètres.

La granulométrie et la MOT influencent également l'équitabilité qui réagit de la même façon que la diversité. L'équitabilité augmente avec la médiane granulométrique et diminue avec le taux de pélites, par contre aucune relation n'existe avec la MOT.

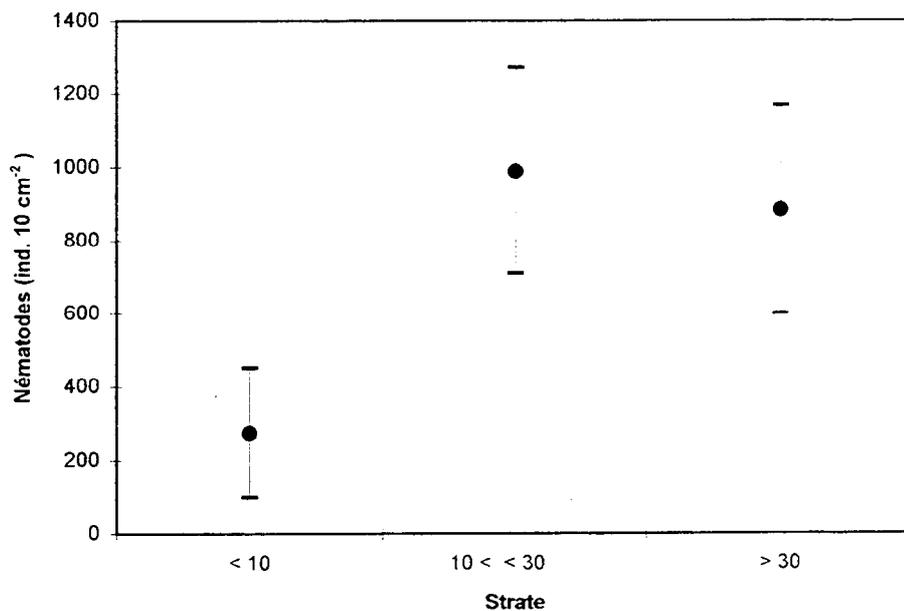


Fig. 50 : **Densité moyenne des nématodes en fonction de la strate sédimentaire.** Barres verticales: erreur standard individuelle. Strates définies en fonction du pourcentage de fines.

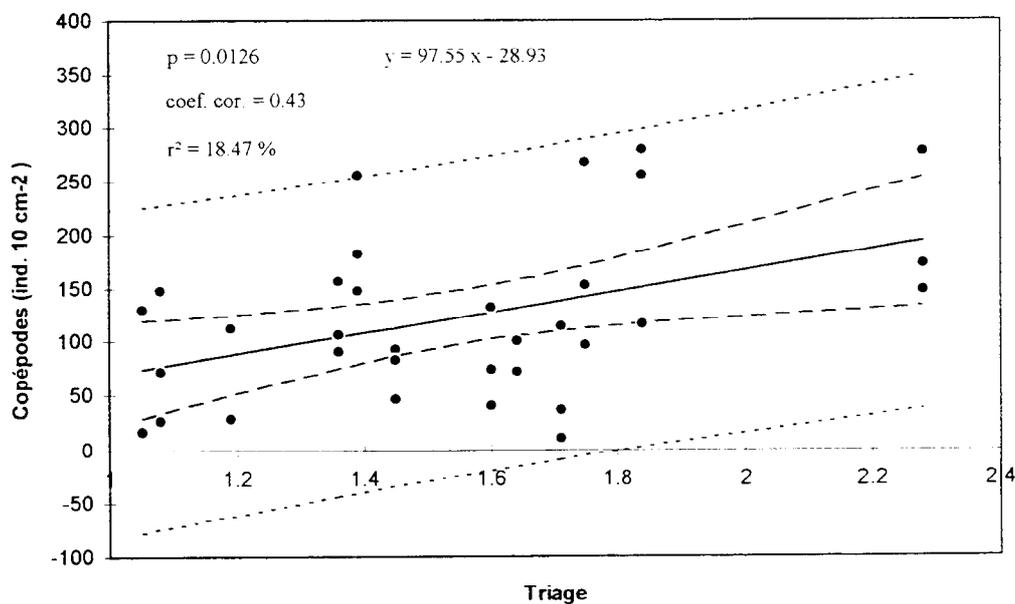


Fig. 51 : **Densité des copépodes en fonction du triage.** Ligne pleine : régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction du modèle. P : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. Coef. Cor. : coefficient de corrélation R^2 : pourcentage de la variabilité expliqué par le modèle. Equation : équation de la régression linéaire.

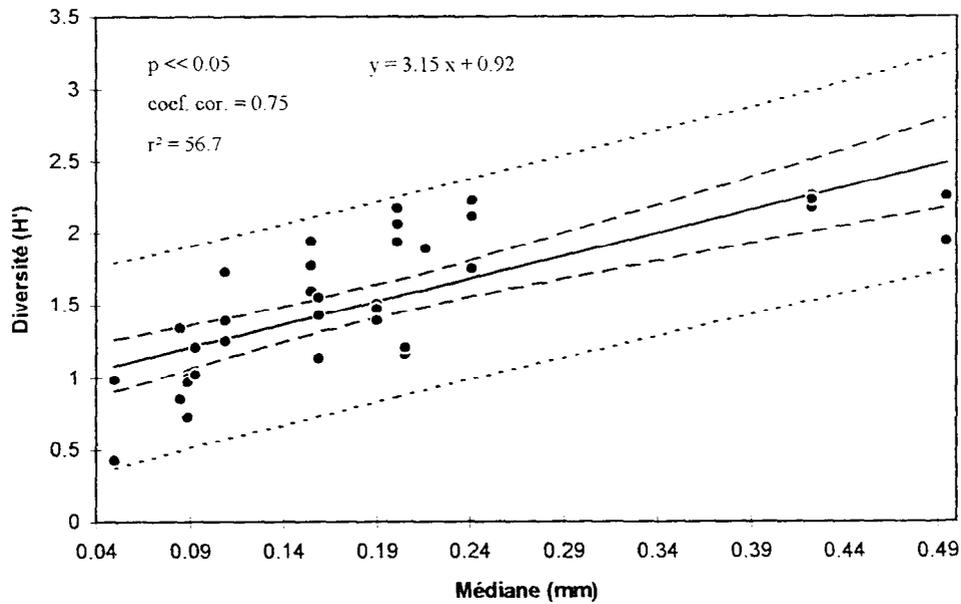


Fig. 55 : **Diversité en fonction de la médiane.** Ligne pleine : droite de régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction du modèle. P : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. Coef. Cor. : coefficient de corrélation. R^2 : pourcentage d'explication du modèle. Equation : équation de la régression.

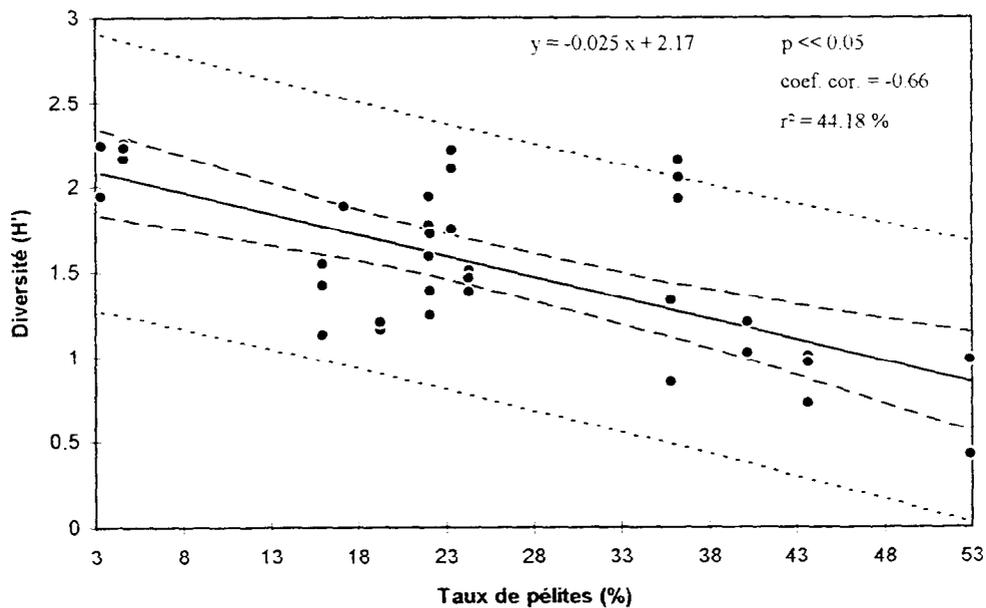


Fig. 56 : **Diversité en fonction du taux de péletes.** Ligne pleine : droite de régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction du modèle. P : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. Coef. Cor. : coefficient de corrélation. Equation : equation de la régression.

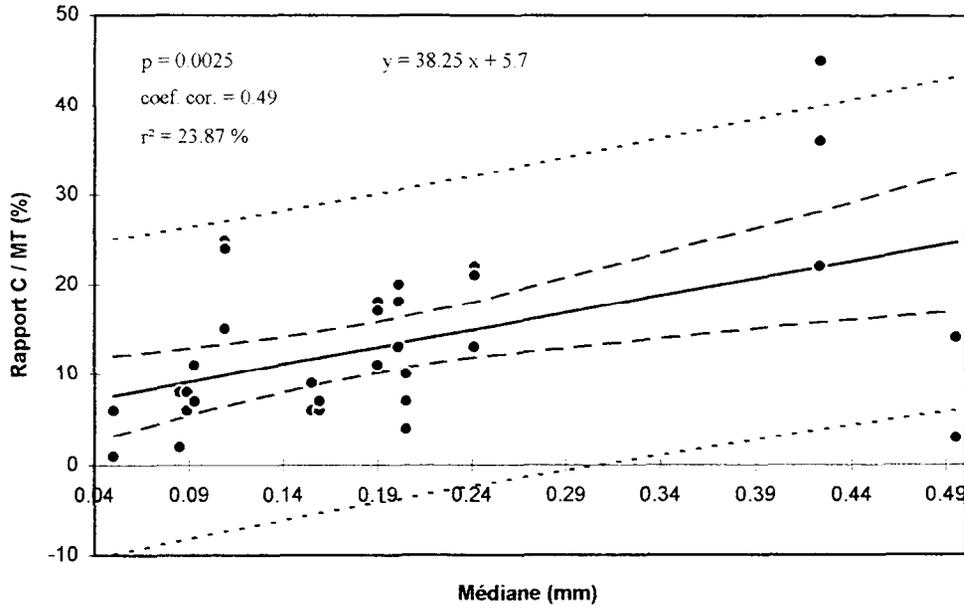


Fig. 52 : **Influence de la médiane sur le pourcentage de copépodes.** Ligne pleine : régression linéaire. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction du modèle. P : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. Coef. Cor. : coefficient de corrélation. R^2 : pourcentage de la variabilité expliqué par le modèle. Equation : équation de la régression linéaire.

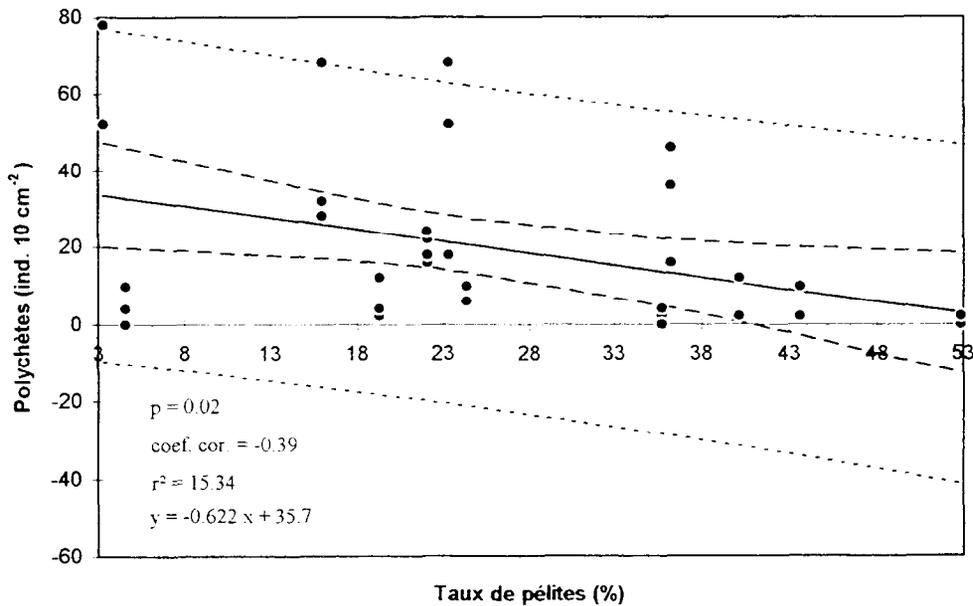


Fig. 53 : **Polychètes en fonction du taux de pérites.** Ligne pleine : droite de régression. Lignes en tirets : intervalle de confiance de la régression pour $\alpha = 0,05$. Lignes en pointillés : intervalle de prédiction de la régression. P : probabilité de la statistique pour $\alpha = 0,05$. Coef. cor. : coefficient de corrélation. R^2 : pourcentage de la variabilité expliquée par le modèle. Equation : équation de la régression.

La structure moyenne du peuplement méiofaunique de Tikehau est de 70 % de nématodes 12 % de copépodes, 3 % de turbellariés 2 % de polychètes, les 13 % restant réunissant tous les autres taxa observés.

- Le rapport N/C

Le rapport N/C moyen à l'échelle du lagon est compris entre $1,07 \pm 0,42$ et $44,36 \pm 30,64$, la moyenne générale étant de $9,93 \pm 4,42$ (Fig. 57). La valeur maximale est observée à la station T21 qui se situe près de la ceinture corallienne en arrière des hoas du sud ouest tandis que la valeur minimale est observée sur le platier interne. La variation du rapport est significative en fonction des paramètres granulométriques comme le taux de pélites (Kruskal-Wallis : $p = 0,0077$) et la médiane (Kruskal-Wallis : $p = 0,008$) aussi bien qu'en fonction de la MOT (Kruskal-Wallis : $p = 0,0098$). Cependant bien que ce rapport soit relié à ces paramètres, aucun d'eux semble l'influencer directement puisque les régressions linéaires effectuées se sont toutes révélées non significatives. Par contre une corrélation significative a été établie entre ce rapport et l'indice de triage (coef. cor. : $-0,37$; r^2 : 13,8 % ; p : 0,025).

- Traitement par l'AFC.

Les 5 premiers axes représentent 32,6 ; 15,3 ; 13,9 ; 11,8 et 11,1 % de la variabilité observée.

Axe 1: Les variables contribuant le plus à la formation de cet axe sont les kinorynches (59,6 %) et les acariens (20,8 %). Les observations N13, W16, M5. Les variables explicatives étant l'indice de Kurtosis (Kg) et la MOT en ce qui concerne les paramètres environnementaux et le mixobenthos et la diversité pour les paramètres faunistiques. Cet axe associe donc la structure du sédiment et la ressource nutritive à l'apparition de nouveaux groupes notamment mixobenthiques ou pour la méiofaune des kinorynches et des acariens.

Axe 2: Cet axe associe principalement les acariens à la présence des pélites dans un sédiment asymétrique.

Axe 3: Ce sont les ostracodes qui contribuent le plus à la formation de cet axe (54,7 %), loin devant tous les autres groupes. Vers le pôle positif vont se regrouper les stations où les ostracodes sont bien représentés, dont le sédiment est plutôt mal trié avec une granulométrie moyenne.

Axe 4: La variable la mieux représentée sur cet axe sont les oligochètes qui ne peuvent être associés à aucune variable environnementale étudiée, celles-ci étant toutes très mal représentées sur cet axe.

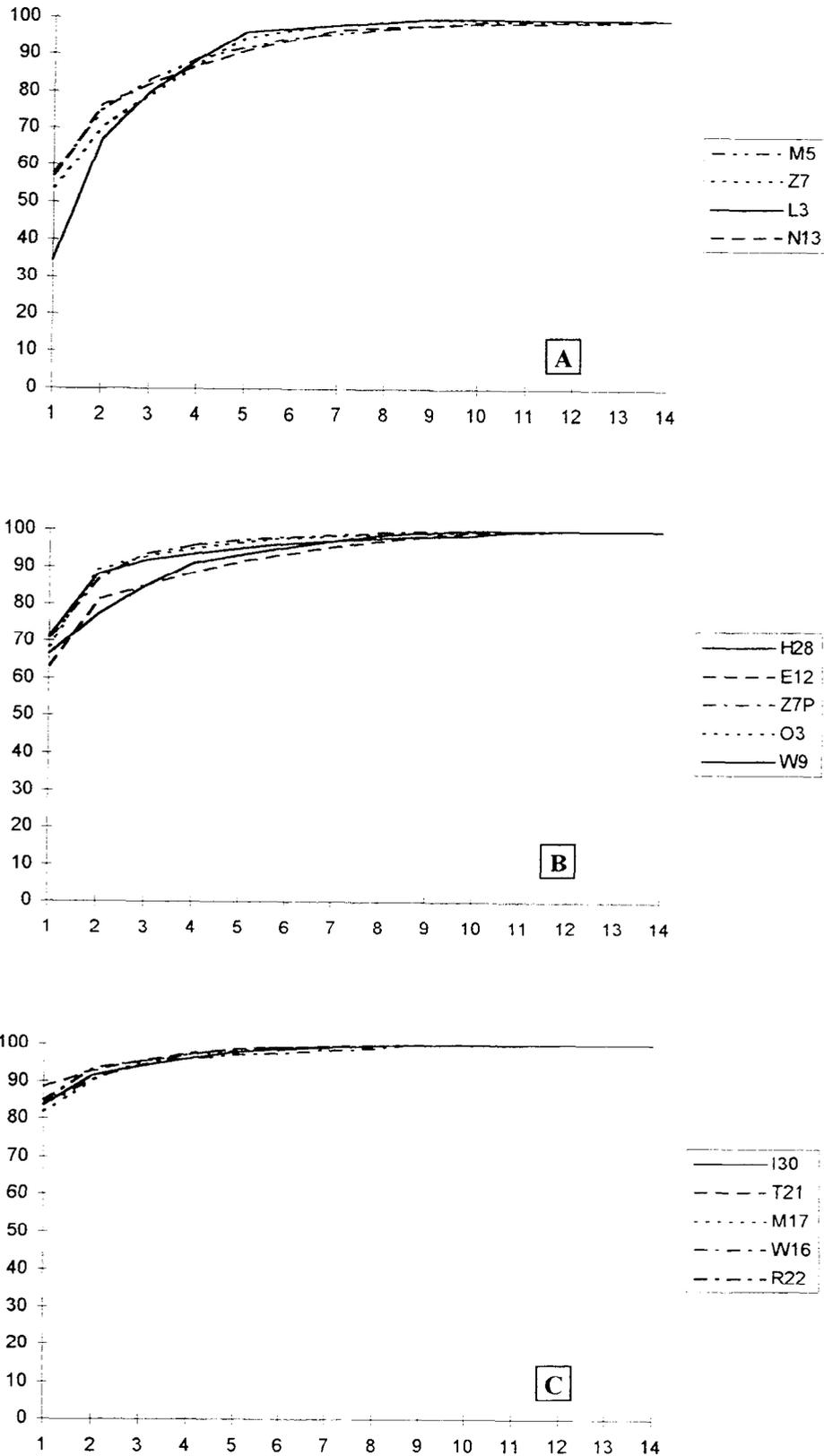


Fig. 54 : Diagrammes rang-fréquence cumulée des fonds meubles du lagon de Tikehau. A : sédiments avec un taux de pélites < 10 % ; B : sédiments avec un taux de pélites 10 < < 30 % ; C : sédiments avec un taux de pélites > 30%

Pélites	Stations	Shannon-Wiever (H')		Équitabilité (J')	
		H'	s-e	J'	s-e
< 10 %	M5	2,05	0,068	0,20	0,011
	Z7	2,09	0,151	0,22	0,015
	L3	2,22	0,027	0,24	0,003
	N13	2,03	0,142	0,2	0,01
10 < < 30 %	H28	1,46	0,036	0,16	0,007
	Z7P	1,39	0,124	0,13	0,010
	O3	1,46	0,14	0,13	0,015
	W9	1,77	0,101	0,18	0,017
> 30 %	I30	0,99	0,196	0,09	0,018
	T21	0,70	0,278	0,06	0,024
	M17	1,11	0,091	0,11	0,016
	W16	1,01	0,163	0,10	0,019
	R22	0,90	0,087	0,11	0,018
Moyenne		1,50		0,15	

Tableau 13 : Indices de diversité de Shannon-Wiener calculés sur les taxa et équitabilité dans le lagon. s-e : erreur standard individuelle.

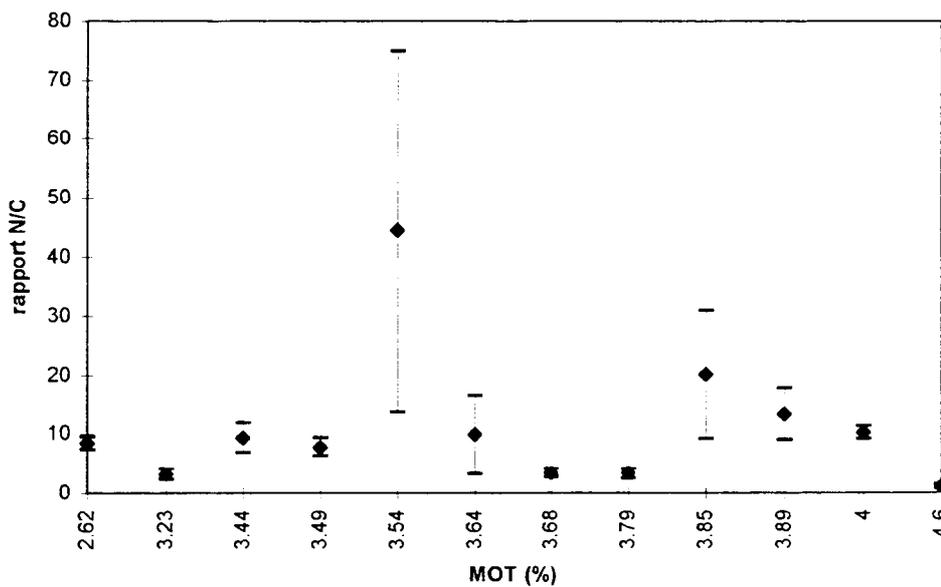


Fig. 57 : Rapport Nématodes / Copépodes (N/C) en fonction de la MOT. Les points représentent les valeurs moyennes et les barres verticales l'erreur standard individuelle.

Axe 5: Cet axe oppose la présence des polychètes à celle des foraminifères. Les polychètes sont également associés à la médiane granulométrique, ces deux variables évoluant dans le même sens. Ainsi les sédiments à médiane élevée seront favorables à la présence des polychètes mais défavorables à celle des foraminifères.

Le plan I-II (Fig. 58a):

Bien que l'ensemble des stations forme un groupe relativement compact au centre du plan, 2 groupes peuvent être distingués. Un premier groupe comportant la plupart des stations vers le pôle négatif de l'axe 1. Ce groupe réunissant les stations dont les indices de diversité appartiennent aux séries b et c est attiré sur l'axe 1 par leur indice d'asymétrie et leur taux de pélites supérieur à 10 % favorables à la dominance des nématodes. Il fait opposition à un second groupe comportant essentiellement les stations de diversité du groupe a. Ceci témoigne donc de l'importance de la granulométrie dans la structure des peuplements méiofauniques à l'échelle du lagon les sédiments peu asymétriques fins étant peu favorables à l'installation de nombreux taxa. Plus l'asymétrie augmente plus la diversité augmente également.

Le plan III-IV (Fig. 58b)

3 groupes peuvent être identifiés. Premièrement, vers la gauche du plan sur l'axe 3 et vers le haut sur l'axe 4 des stations pauvres en mixobenthos qui se démarquent par leur profondeur élevée et un taux de pélites élevé. Le second groupe est associé à l'abondance des Nauplii. En fait il ne s'agit pas d'un réel groupe dans la mesure où seule une station est bien représentée sur l'axe 3, la station L3 qui se démarque de toutes les autres car il s'agit de la seule station où dominent les copépodes. Enfin un troisième groupe de stations intervenant peu dans la définition des axes.

L'AFC montre que le principal facteur de diversité observé à Tikehau est bien la structure sédimentaire la MOT n'étant qu'un facteur secondaire. Elle témoigne également de l'extrême variabilité intrastationnaire que l'on peut attribuer au comportement agrégatif observé chez la méiofaune (Coull, 1988) qui rend l'interprétation des données difficile.

2-2-2-3 Les Biomasses.

Les biomasses de la méiofaune de Tikehau sont présentées dans le Tableau 14. les biomasses relevées sont comprises entre 280,5 et 1066,15 mg m⁻² soit une moyenne générale de 685,05 ± 110,98 mg m⁻² afdw. La biomasse la plus élevée est enregistrée à la station de sable grossier située sur la pente interne du motu du village. Cette forte valeur peut être attribuée essentiellement aux polychètes qui représentent à eux seuls environ 60 % de la biomasse. En effet, les contributions des

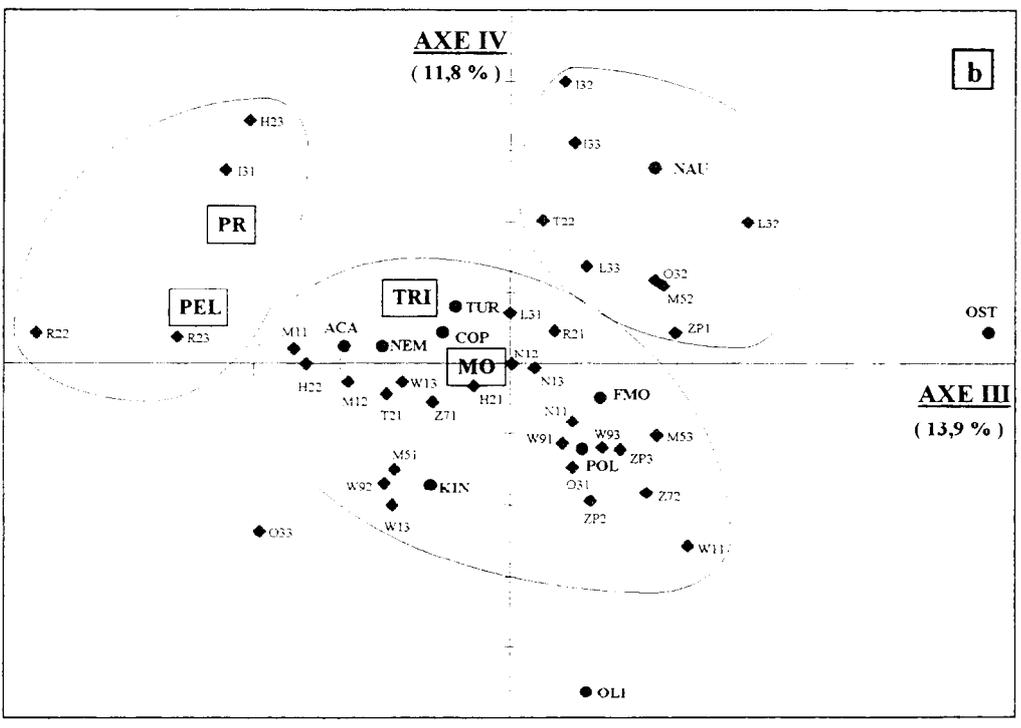
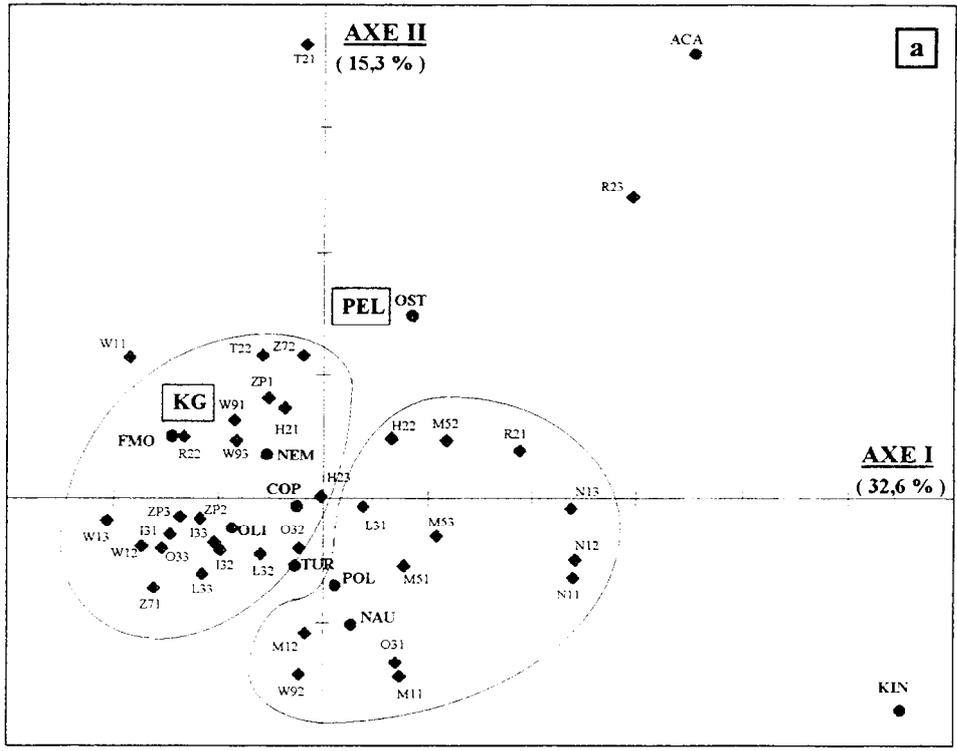


Fig. 58 : Représentation graphique de l'AFC des stations lagunaires. Les losanges représentent les variables ligne ; les points les variables colonnes indiquées en gras. Les encadrés correspondent aux variables supplémentaires bien représentées dans le plan considéré. Les chiffres entre parenthèses représentent le pourcentage d'inertie expliqué par l'axe considéré. a : plan I-II , b : plan III-IV.

Stations	H28		I30		T21		E12		M5		L3		M17		Z7P		03		W16		W9		Z7		R22		N13		
	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	
Nématodes	145.4	28.9	726	54.4	567	111	244.4	-	464.8	91.2	130.7	33.4	319.2	130.7	479.4	34.1	505.9	87.6	400.3	92.6	260.8	68.1	287.7	37.1	210	108.1	441	18.6	
Copépodes	33.6	11	68.8	20.2	60.6	47.3	68.8	-	165.4	33.1	103.5	16.9	71.4	11.6	97.4	16.5	154.4	20.1	68.1	29.5	29.3	5.6	37.1	22.3	21.3	12.5	86.9	20.4	
Nauplii	0.7	0.2	4.4	2.5	1.7	1.7	1.7	-	2.6	0.5	3.8	1.1	0.5	0.1	1.1	0.6	2.2	1.2	0.5	0.2	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1	0.5	0.5	4.9	1.9
Turbéllariés	4.7	0.5	11.3	1.6	2.5	2.1	2.7	-	14.8	4.7	9.5	2.6	5	2.7	2.3	0.7	5	1.2	3	0.7	13.1	5.4	11.7	0.2	1.8	0.9	6.9	1.4	
Kinorhynques	1.1	1.1	0	0	0	0	0	-	15.9	4.9	1.1	1.1	8.5	1.7	0	0	4.5	3	0	0	1.1	1.1	0	0	7.9	4.9	90.7	16.5	
Acariens	5.2	2.1	0	0	7.8	1.6	0	-	5.2	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2.1	1	1.6	1.6	7.3	4.5	9.4	1.8	
Gastrotriches	0		0		0		0		0		0		0		0		0		0		0		0		0		0		
Ostracodes	1.5	1.5	3.9	2	5.9	0	20.6	-	20.6	10.3	9.8	6.9	0	0	9.8	3.9	7.8	4.3	2.9	2.9	4.9	2.6	17.6	17.6	6.9	5.4	10.8	2	
Tardigrades	0.5	0.5	0	0	1.6	1.6	0	-	1.6	0.9	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	14.4	14.4	0	0	0	0	1.6	0.9	
Rotifères	0.6	0.6	16.3	14.4	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Foram. mous	-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		
Ciliés	0	0	1.3	0.6	0	0	3.2	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1.4	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.2	
Méio. vrai	192.9	42	832	43.9	647.1	162.1	341.1	-	690.9	119.4	259.5	32.4	404.6	143.3	591.1	54.9	682.5	84.4	473.8	110.2	326.3	66.8	355.8	4	255.2	133.2	652.5	56	
Polychètes	62.8	11.4	42	21.4	7	7	150	-	245	66.1	49.3	30.7	49	35	320	95.4	300	172.5	14	8.1	149.3	12.3	633.7	126.7	32.7	48.7	345	110.6	
Oligochètes	6.4	3.2	0	0	4.8	0	19.2	-	28.9	12.1	16	6.4	4.8	0	24	10	22.4	9.7	43.3	17.3	35.3	11.6	9.6	4.8	1.6	1.6	11.2	4.2	
Bivalves	0	0	0	0	11.8	11.8	0	-	3.9	3.9	0	0	5.9	5.9	0	0	3.9	3.9	3.9	3.9	0	0	41.2	41.2	3.9	3.9	3.9	3.9	
Gastéropodes	16.5	12.6	8.3	8.3	0	0		-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.7	2.7	
Tanaïdaccés	0	0	0	0	0	0	7.4	-	3.7	2.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.6	5.6	0	0	0	0	
Amphipodes	0	0	0	0	0	0	4.5	-	0	0	0	0	0	0	3	3	4.5	2.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Divers	-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		-		39		
Mixobenthos	85.8	17.2	50.3	17.1	23.6	4.8	181.2	-	281.5	81	65.4	25.8	59.7	29.1	347.1	95.6	330.9	176.9	61.2	8.5	184.6	23.2	690.1	84.8	38.2	18.6	362.9	106.4	
Méio. Totale	278.7	49.9	882.3	27	670.6	157.3	522.3	-	972.4	200.4	324.8	55.4	464.3	172.4	938.1	81.9	1013	96.1	535	112.5	511	89.6	1046	88.8	293.3	151.3	1015	162.4	

Tableau 14 : Biomasses moyennes de la méiofaune dans le lagon de Tikehau en $\mu\text{g afdw } 10 \text{ cm}^{-2}$. M : moyenne, s-e : erreur standard individuelle.

différents groupes taxonomiques sont très différentes en terme de biomasse de celles en terme de densité notamment pour le mixobenthos. La biomasse du mixobenthos est en moyenne de $193,6 \pm 69,1$ mg m^{-2} ce qui représente $25,3 \pm 5,7$ % de la biomasse totale. Cette biomasse est en grande partie due aux polychètes qui avec $168,3 \pm 67,1$ mg m^{-2} , y contribue pour $76,7 \pm 10$ %. Les nématodes voient ainsi leur contribution diminuer sensiblement puisqu'ils ne représentent que $57,1 \pm 5,96$ % de la biomasse totale et $76,1 \pm 4,2$ % de la méiofaune permanente, soit $378,9 \pm 67,5$ mg m^{-2} . Les copépodes restent stables relativement aux densités avec une contribution de $12,5 \pm 3,15$ % ($78,5 \pm 18,2$ mg m^{-2}) à la biomasse méiofaunique. Il faut cependant remarquer que ces valeurs sont sous-estimées puisqu'un certain nombre de groupes ne sont pas pris en compte, notamment ceux regroupés dans la catégorie des divers, dont l'abondance peut être élevée.

2-2-3 Carbone Organique

Le carbone organique total représente en moyenne $0,93 \pm 0,093$ % de la masse de sédiment sec, soit en moyenne 1564240 ± 109132 $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2}$ sur une épaisseur de 15 cm. Le carbone organique méiofaunique représente $272,2 \pm 44,3$ $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2}$ compris entre $111,5 \pm 19,9$ $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2}$. Le carbone méiofaunique représente donc une très faible part du COT, en moyenne $0,0174 \pm 0,018$ %. La figure 59 montre les variations de ce rapport suivant la zone lagunaire. Les variations observées sont significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,031$), ainsi la contribution méiofaunique est minimale dans le sud ouest du lagon vers le secteur et les hoa, et dans le nord en arrière des hoa fonctionnels. C'est au centre du lagon que la méiofaune contribue le plus au COT. Entre ces extrêmes, on trouve la zone ouest représentée par la passe au nord et le village au sud.

2-2-4 Discussion sur le lagon.

L'abondance totale se situe dans la fourchette généralement observée en milieux tropicaux coralliens (Alongi, 1989a) et plus régionalement pour Tikehau ou Mururoa (Villiers et al., 1987). Les densités sont également du même ordre que celles relevées autour du pinacle. La comparaison montre que les densités de la méiofaune totale dans le lagon ne sont pas différentes de celles observées autour du pinacle. Les densités les plus élevées sont trouvées dans les sédiments les plus fins comme c'est généralement le cas.

Les indices de diversité sont faibles mais dans la fourchette observée en milieux tropicaux lagunaires et estuariens (Alongi, 1990). Une quinzaine de groupes ont été identifiés dans le lagon de Tikehau dont 5 ou 6 seulement sont présents systématiquement. Un groupe domine très largement le peuplement dans toutes les stations étudiées, les nématodes. Leur contribution varie essentiellement avec la structure sédimentaire et va de pair avec l'évolution inverse des copépodes. Dans les sédiments

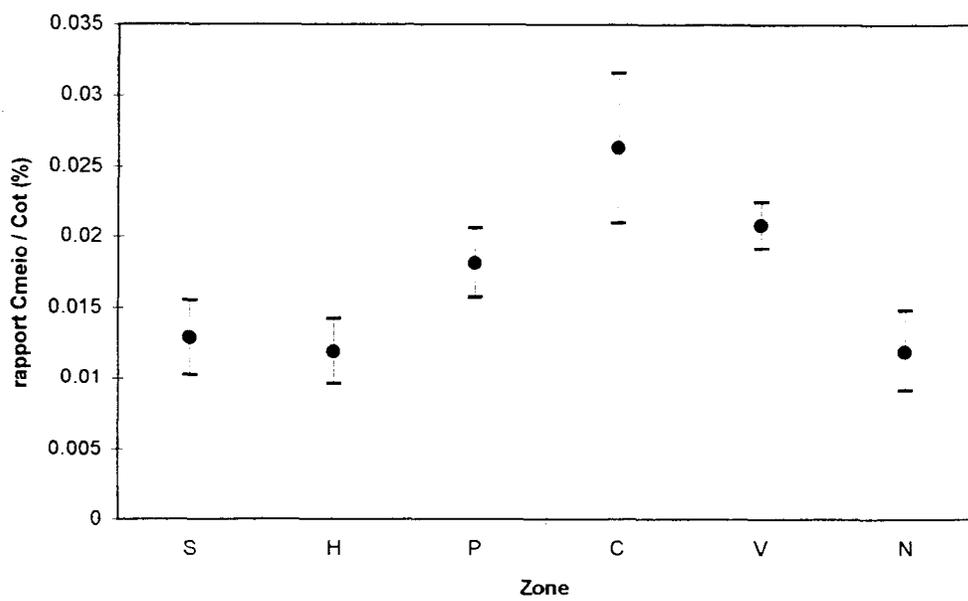


Fig. 59 : Contribution de la méiofaune au Carbone Organique Total en fonction de la zone. Points : pourcentage moyen. Barres verticales : erreur standard individuelles. S ; H ; P ; C ; V ; N respectivement : Secteur ; Hoa du sud ouest ; Passe ; Centre ; Village ; Nord.

fins et mal triés ce qui est généralement le cas le plus fréquent dans les lagons coralliens (Villiers et al., 1987 ; Salvat et Renaud-Mornant, 1969), la contribution des nématodes est maximale puis décroît au profit essentiellement des copépodes, mais également de tous les autres groupes comme en témoigne l'augmentation de la diversité. Cette évolution de la diversité est identique à celle observée à Moorea et semble être systématique dans tous les sédiments du monde, une granulométrie grossière favorise l'installation d'un plus grand nombre de groupes. L'hétérogénéité de l'habitat augmente l'espace de vie et donc la diversité des niches écologiques disponibles.

Les biomasses de la méiofaune sont également comparables à celles obtenues généralement dans les récifs coralliens. La valeur moyenne est très supérieure (2,5 fois) à la valeur moyenne obtenue à Mururoa (Villiers et al., 1987) mais inférieure aux données obtenues sur Takapoto et Moorea (de Vaugelas, 1980). La valeur élevée par rapport à Mururoa paraît surprenante dans la mesure où les résultats des comptages sont par ailleurs assez voisins, mais l'étude effectuée dans ce dernier atoll aurait été réalisée lors du minimum saisonnier, et l'auteur remarque que cette biomasse peut être estimée à trois fois supérieure lors du maximum saisonnier. Les données de notre étude ont été recueillies au cours de trois missions à différentes saisons de sorte que notre valeur moyenne peut être assimilée à une moyenne annuelle et dans ce cas les résultats obtenus sur les deux atolls sont très proches. Les contributions du carbone méiofaunique au COT paraissent très faibles. Il est possible que le pourcentage de COT obtenu par le calcul soit surestimé par rapport aux valeurs réelles puisque nous obtenons en moyenne 0,93 % tandis que des mesures directes de ce pourcentage effectuées à Tikehau ont fourni des valeurs entre 0,37 et 0,54 % (Buscail, comm. Pers.) et à Mururoa entre 0,55 et 0,16 % (Villiers et al., 1987). Deux phénomènes peuvent expliquer ce résultat, d'une part la relation a été établie dans les sables de Bretagne il se peut donc que son utilisation ne soit pas valable en milieu tropical corallien. D'autre part, la température de crémation utilisée, bien que commune, peut se révéler limite dans les sédiments carbonatés. Une partie des carbonates présents est susceptible de se volatiliser si la température est trop élevée, or la température maximale pour éviter ce genre de phénomène varie selon les auteurs de 450 à 550°C, notre protocole se situe donc à la limite supérieure et il est donc possible que du carbone inorganique ait été perdu surestimant du même coup le pourcentage de carbone organique. Il est très intéressant de constater que ce sont dans les zones périphériques du sud et du nord que ces rapports sont les plus faibles car c'est également dans ces zones que l'on trouve les densités les plus élevées. Ces zones correspondent aux principales entrées d'eau dans le lagon. Les rapports les plus élevés sont observés au centre du lagon donc la zone la plus éloignée de tout apport externe de matériel organique. Éloignée horizontalement d'un éventuel apport de la couronne récifale que ce soit en provenance du récif externe par voie hydraulique ou terrestre par apports éoliens. Éloignée également verticalement, puisque tout apport éolien devra franchir la colonne d'eau ou un recyclage s'effectue comme en témoigne les paramètres de sédimentation, les particules atteignant le fond étant principalement minérales. Entre ces extrêmes, une zone représentée par la passe et les environs du village. Zone riche en pinacles source potentielle de carbone organique et peu éloignée de

la couronne récifale autre source possible de carbone auxquelles s'ajoute une profondeur moyenne ou faible. Ces milieux sont plus riches en mixobenthos dont la biomasse augmente le rapport. Ceci est particulièrement sensible au voisinage des pinacles.

2-3 Les hoa

2-3-1 Conditions environnementales.

2-3-1-1 La granulométrie

Les caractéristiques sédimentaires des hoa ont été reportées dans les tableaux 15 et 16. Le sédiment est essentiellement un sable moyen non envasé dont la médiane est en moyenne $0,375 \pm 0,21$ mm. Le taux de pélites est faible $< 10\%$ à l'exception de la station H2 où il atteint $15,26\%$. Il s'agit en général d'un sédiment bien classé sauf en H2 qui est faiblement classé. L'asymétrie est positive dans la plupart des stations indiquant une dominance de particules moyennes ou grossières. L'indice d'angulosité élevé confirme la dominance d'une certaine catégorie de taille de particule dans toutes les stations. Le facteur hydrodynamique est généralement très positif à l'exception de la station H2. Ceci indique un milieu sous l'influence de l'hydrodynamisme dans la plupart des stations.

2-3-1-2 La M.O.T.

Le taux de matière organique est partout très élevé puisqu'il est compris entre $4,8$ et $6,12\%$ soit en moyenne pour la zone $5,6 \pm 0,56\%$. Ce taux est maximal à la station H3, qui est une station placée dans un bras mort étroit du hoa bordé par des motu disposant de cocoteraie. Il est minimal dans le chenal actif. La MOT dans les sédiments est corrélée au facteur hydrodynamique ($p \ll 0,05$; $r^2 = 95,164\%$) et par voie de conséquence au taux de pélites et à la médiane granulométrique qui sont également corrélés significativement au facteur hydrodynamique (respectivement : $p \ll 0,05$, $r^2 = 94,02\%$; $p \ll 0,05$, $r^2 = 96,9\%$). Le pourcentage de MOT augmente lorsque le facteur hydrodynamique augmente.

2-3-1-3 La sédimentation.

Les résultats sont présentés dans le tableau 17. Les résultats sont peu différents de ce qui a pu être mesuré dans le lagon ou autour du pinacle. Cependant, le taux de sédimentation des minéraux est plus faible dans les hoa et tandis que le taux de MOP est fort. La sédimentation des pigments totaux semble un peu inférieure à celles observées pour le lagon en particulier les phéopigments dont la valeur enregistrée correspond aux valeurs de surface du lagon.

		H2	H3	H4	H5
Médiane (Md)	φ	0.57	1.88	1.51	2.31
	mm	0.675	0.272	0.351	0.202
Moyenne (Mz)	φ	1.15	1.74	1.54	2.14
	mm	0.451	0.299	0.343	0.226
Classement (Dφ)		1.55	0.82	0.83	0.66
		FC	BC	BC	BC
Triage (σi)		2.58	1.65	1.46	1.18
		TMT	MT	BT	BT
Asymétrie (Ski)		30.71	4.09	8.04	-3.38
Normalité (Kg)		1.19	1.67	1.42	1.47
f. Hydrodynamique (Fh)		-0.36	0.85	0.59	0.81

Tableau 15 : **Caractéristiques des sédiments des hoa fonctionnels de sud-ouest.**

FC ; BC : respectivement, Faiblement et Bien Classé. TMT ; MT ; BT : respectivement, Très Mal ; Mal et Bien Triés.

Stations	Profondeur (m)	Médiane (Md) (mm)	Pélites (%)	Type sédimentaire		M.O.T. (%)
				T	ST	
H2	0.7	0.675	15.26	SV	SGE	4.8
H3	0.3	0.272	7.37	SF	SF	6.12
H4	0.5	0.351	7.10	SF	SF	5.69
H5	0.1	0.202	5.36	SF	SF	5.78

Tableau 16 : **Types sédimentaires des hoa fonctionnels du sud-ouest.** T : Type (SV sables vaseux ; SF sables fins). ST sous-type: SGE sables grossiers envasés. M.O.T. : Matière Organique Totale

	Ch a	Pheo	Pig.	C	N	P	Minéraux	MOT	MOT/C
hoa	0.33	0.14	0.475	134.3	10.05	3.2	6415.5	1321.5	8.9

Tableau 17 : **Taux de sédimentation dans les hoa en $\text{mg m}^{-2} \text{j}^{-1}$.** Ch a : chlorophylle a. Pheo : phéopigments. Pig : pigments totaux. C : carbone organique particulaire. N : azote organique. P : phosphore organique. MOT : matière organique totale.

2-3-1-4 Discussion sur l'environnement.

La structure granulométrique des sédiments présents dans les hoa est sensiblement différente de celle observée dans le reste du lagon à l'exception des stations les plus proches du pinacle. Elle se caractérise par un faible taux de pélites sauf dans le chenal. Les résultats obtenus à la station H2 sont paradoxaux puisque celle-ci est placée dans un chenal actif et pourtant les résultats sont les plus proches de ceux obtenus dans le lagon, taux de pélites élevé, sédiment mal trié et facteur hydrodynamique indiquant un faible hydrodynamisme etc.. autant d'indices typiques d'une station de décantation. En fait, ces résultats s'expliquent car le lieu de prélèvement est atypique pour le chenal. Ce chenal est dépourvu de tout sédiment meuble dans sa grande majorité et le substrat normal est une dalle calcaire totalement nue. Le prélèvement a donc été réalisé en aval d'un léger décrochement de la dalle calcaire formant un surplomb de 20 ou 30 cm, à l'abri duquel une couche sédimentaire de quelques centimètres s'est déposée.

Les pourcentages de MOT sont très élevés et sont supérieurs aux résultats couramment observés en Polynésie dans des milieux comparables. Ceci peut s'expliquer par le fait que les hoa sont entourés de motu portant une végétation dense. La matière organique terrestre se retrouve très rapidement dans l'eau des bras morts où elle est dégradée. La station où le taux de matière organique est maximum est la station H3 qui est une station située au fond d'un bras mort à peine large de quelques mètres (3 ou 4) dans lequel gisent palmes de cocotiers et autres débris arbustifs. Ce bras mort sépare deux motu largement couverts de végétation. Ceci semble corroboré par la sédimentation observée dans les hoa. L'apport en MOP semble plus important dans les hoa que ce qui a été enregistré dans le lagon tandis que le taux de sédimentation du carbone, de l'azote et du phosphore particulaire sont assez similaires. Par contre, les valeurs des pigments en particulier celles des phéopigments correspondent aux valeurs de surface du lagon. De même la sédimentation de matière minérale est sensiblement plus faible dans les hoa. Il est difficile de conclure étant donné le peu de valeurs disponibles. Celles-ci correspondent à des prélèvements réalisés dans un chenal équivalent à la station H2. Le principal apport dans les hoa serait de la MOP probablement d'origine terrigène, matière plus ou moins dégradée qui sédimenterait sur place. La corrélation positive entre facteur hydrodynamique et la MOT est assez surprenante. Les fortes valeurs de ce facteur dans les hoa doivent probablement être associées à l'action éolienne notamment aux stations H4 et H5 isolées des chenaux actifs. Ainsi l'agitation de l'eau serait la conséquence des vents lesquels sont susceptibles d'apporter de la matière organique terrigène qui sédimenterait sur place étant donné le peu d'échange entre cette vasque et le lagon. Le facteur hydrodynamique témoignerait dans ce cas plus d'un apport que de réels mouvements d'eau.

2-3-2 la méiofaune.

2-3-2-1 Les densités

Les densités sont présentées dans le tableau 18. La méiofaune totale est comprise entre 1069 ± 36 ind.10 cm⁻² et 103 ± 32 ind.10 cm⁻² soit en moyenne 529 ± 201 ind.10 cm⁻². La densité de la méiofaune totale est significativement différente entre les stations (Kruskal-Wallis : $p = 0,0197$). Les densités maximales sont relevées dans le chenal actif. La densité totale diminue dans les ramifications elle est d'autant plus faible que la station est isolée du chenal actif (H5 et H4). La méiofaune totale augmente significativement avec le taux de pélites ($p = 0,0055$; $r^2 = 59,4\%$) et la médiane granulométrique ($p = 0,0221$; $r^2 = 45,8\%$). Par contre, la méiofaune totale est corrélée négativement avec la MOT ($p = 0,0065$; $r^2 = 57,9\%$).

La densité moyenne des nématodes est de 216 ± 76 ind.10 cm⁻². Les densités varient significativement d'une station à l'autre (Kruskal-Wallis : $p = 0,043$). La station H4, avec 37 ind.10 cm⁻² (se = 21) présente la plus faible des densités relevées dans les hoa. Cette valeur est significativement plus faible que celles des autres stations qui sont équivalentes entre elles. Les différences de densités observées entre les stations ne peuvent être corrélées à aucun des paramètres environnementaux étudiés que ce soit la MOT ou les paramètres sédimentaires.

Les copépodes en revanche, sont corrélés aux paramètres sédimentaires et en particulier l'indice de triage qui explique 85,7 % des variations observées. La densité moyenne des copépodes dans les hoa est de 91 ± 46 ind.10 cm⁻². La densité est maximale à la station H1 avec 201 ind.10 cm⁻² (se 24) et minimale en H5 avec 8 ind.10 cm⁻² (se 4). Les copépodes sont d'autant plus nombreux que le sédiment est bien trié et que la médiane granulométrique est élevée ($p = 0,0007$; $r^2 = 70,28\%$) de même que le taux de pélites ($p = 0,0001$; $r^2 = 81,18\%$). Les densités des copépodes sont également corrélées négativement avec le taux de pélites ($p = 0,0113$; $r^2 = 48,98\%$).

Concernant le mixobenthos, les polychètes réagissent de la même façon que les copépodes. Les densités varient significativement d'une station à l'autre (Kruskal-Wallis : $p = 0,032$) les densités maximales sont relevées dans le chenal actif notamment à la station H1 qui est statistiquement plus riche que la station H2. Dans les bras morts, les densités sont équivalentes entre les stations et significativement plus faibles que dans le chenal. Les différences observées sont corrélées à tous les paramètres étudiés, aussi bien la MOT ($p = 0,0005$; $r^2 = 76\%$) (les densités diminuent lorsque la quantité de MOT augmente) qu'à la structure sédimentaire notamment l'indice de classement ($p = 0,0002$; $r^2 = 81\%$) qui a une influence positive sur les densités de même que la médiane granulométrique ($p = 0,0002$) et le taux de pélites ($p = 0,0002$).

	H1		H2		H3		H4		H5	
	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e
Nématodes	357	16	220	13	275	101	37	21	193	65
Copépodes	201	24	157	13	70	25	17	7	8	4
Naupliü	44	23	29	3	1	1	1	1	0	0
Turbéllariés	101	25	57	9	21	13	15	4	14	6
Kinorhynques	0	0	3	3	1	1	1	1	0	0
Acariens	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0
Gastrotriches	0	0	0	0	69	69	1	1	0	0
Ostracodes	23	15	24	4	9	2	5	3	0	0
Tardigrades	5	3	4	0	0	0	0	0	0	0
Rotifères	3	3	4	4	0	0	0	0	0	0
Foraminifères mous	0	0	0	0	11	6	0	0	132	40
Ciliés	108	22	23	6	0	0	0	0	3	1
Méiofaune Vraie	844	76	524	13	456	197	75	34	350	35
Polychètes	48	6	31	5	25	20	9	5	4	2
Oligochètes	15	7	3	1	0	0	0	0	1	1
Bivalves	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0
gastéropodes	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
Tanaïdacés	0	0	5	5	0	0	13	6	0	0
Divers	159	39	61	11	8	3	6	3	5	2
Mixofaune	225	43	101	3	33	22	28	8	9	3
Méiofaune Totale	1069	36	625	10	498	219	103	32	359	33

Tableau 18 : Densité moyenne de la méiofaune dans les hoa du sud-ouest. M : moyenne. s-e : erreur standard individuelle.

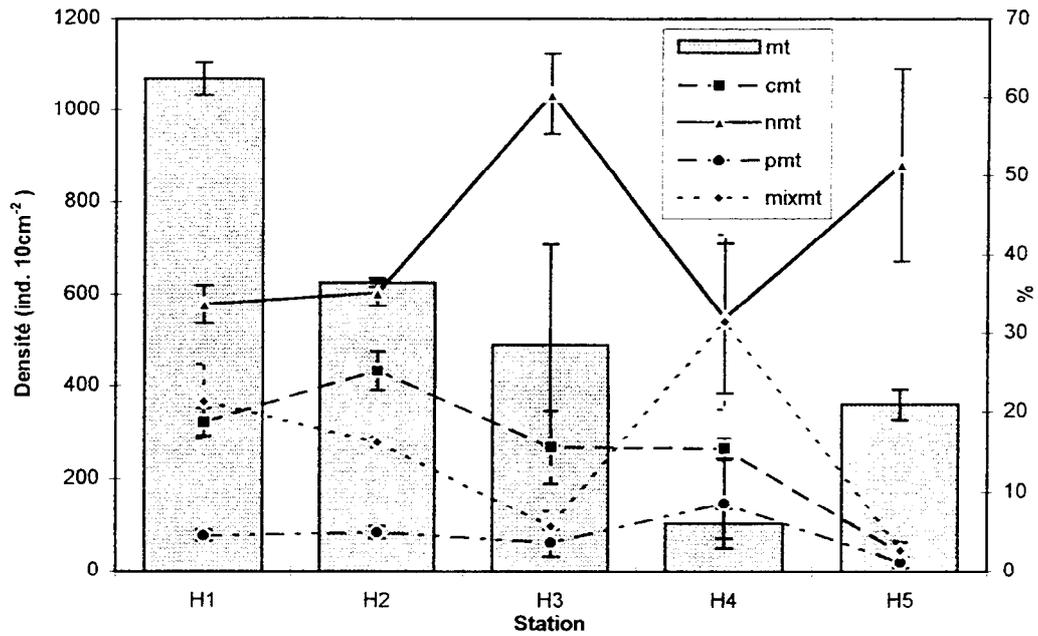


Fig. 60 : **Structure des peuplements méiofauniques dans les Hoa.** Histogramme : densité de la méiofaune totale. Courbes : contributions de divers groupes à la méiofaune totale. cmt; nmt ; pmt ; mixmt : respectivement pourcentage des copépodes ; nématodes ; polychètes ; mixofaune dans la méiofaune totale. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

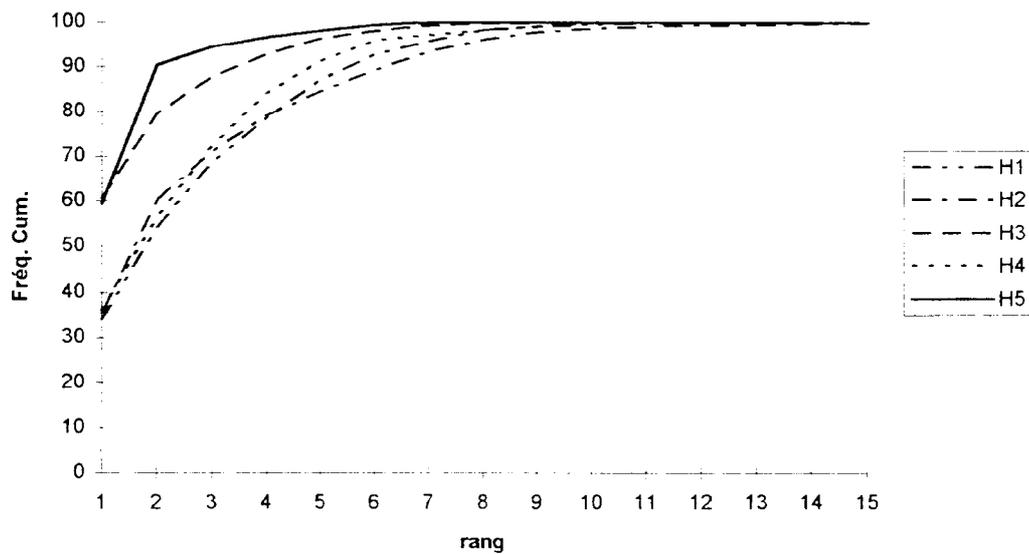


Fig. 61 : **Diagrammes rangs-fréquences cumulées des stations des hoa.**
H1 ; H2 ; H3 ; H4 et H5 : respectivement, stations 1 ; 2 ; 3 ; 4 et 5.

2-3-2-2 Structure du peuplement

La méiofaune est dominée par la méiofaune permanente qui y contribue pour $84,5 \pm 7,5 \%$. Dans toutes les stations ce sont les nématodes qui dominent le peuplement, toutefois leur contribution reste globalement assez faible puisqu'ils ne représentent au maximum que $51,4 \pm 12,2 \%$ du peuplement et en moyenne $42,5 \pm 8,8 \%$. Cette faible contribution se fait essentiellement au profit des copépodes et des polychètes qui voient leur contribution augmenter à $15,5 \pm 4,8 \%$ et $4,5 \pm 2,5 \%$, respectivement. Les différences observées entre les stations concernant ces trois groupes ne sont pas significatives sauf pour les copépodes (Kruskal-Wallis : $p = 0,034$) et peuvent être attribuées à la structure sédimentaire notamment à la taille moyenne des grains ($p \ll 0,05$; $r^2 = 92,6 \%$), la contribution des copépodes est d'autant plus forte que la taille moyenne est élevée (Fig. 60) et l'asymétrie ($p \ll 0,05$; $r^2 = 86,1 \%$). La contribution des copépodes diminue significativement lorsque la MOT augmente ($p = 0,006$; $r^2 = 58,6 \%$).

Les diagrammes rang-fréquence (Fig. 61) montrent deux types de peuplement dans les hoas. D'une part, les stations H3 et H5 où seuls deux taxons dominent le peuplement. Dans les deux cas le premier groupe, les nématodes, contribue à hauteur de 60 % environ, au peuplement. Au delà la courbe est sensiblement différente puisqu'à la station H5, 90 % du peuplement est obtenu avec 2 groupes seulement le second étant les foraminifères mous. Cette station se distingue d'ailleurs par l'extrême pauvreté du peuplement puisque seuls 5 groupes ont pu y être identifiés. La station H3, les copépodes en tant que deuxième groupe contribuent moins au peuplement, environ 20 % avec ensuite les autres groupes qui ont des contributions assez équilibrées. Aux trois autres stations, le peuplement est diversifié. Les contributions sont équilibrées jusqu'au cinquième ou sixième groupe et le premier groupe ne domine que faiblement le peuplement (environ 35 %). Dans toutes ces stations les deux principaux groupes sont respectivement les nématodes et les copépodes avec les turbéllariés en troisième position, sauf à la station H1 où ce sont les ciliés. Les stations du chenal actif sont très similaires comme l'indiquent leurs indices de Shannon (tableau 19). La station H4 est intermédiaire entre ces deux types de milieux que sont le chenal actif et les stations susceptibles d'être émergées H3 et H5. Les indices de diversité sont élevés et diminuent significativement du chenal vers la vasque où ils sont minimum (Kruskal-Wallis = 0,029). De même l'indice d'équitabilité varie suivant la zone (Kruskal-Wallis : $p = 0,017$) et décroît du chenal vers la vasque.

	H'	s-e	J'	s-e	N/C	s-e
H1	2.65	0.11	0.33	0.01	1.85	0.87
H2	2.66	0.11	0.36	0.01	1.41	0.21
H3	1.77	0.11	0.23	0.00	4.51	1.24
H4	2.45	0.20	0.35	0.05	2.03	0.52
H5	1.41	0.19	0.19	0.03	40.72	16.21

Tableau 19 : **Diversité taxonomique des hoa**. H' : indice de Shannon-Wiener. J' : équitabilité. N/C : rapport nématodes/copépodes. s-e : erreur standard individuelle. H1 ; H2 ; H3 ; H4 ; H5 : respectivement stations 1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5.

- Etude par l'AFC.

Les cinq premiers axes expliquent respectivement 27,6 ; 22,3 ; 15,2 ; 12,7 ; 7,3 % de l'inertie. Le plan principal 1-2 est représenté sur la figure 62. Celui-ci représente 49,9 % de l'inertie. Le dernier axe apporte peu de renseignements supplémentaires et est de ce fait *a priori* négligeable. En l'absence des paramètres environnementaux à la station 1, celle-ci a été intégrée à l'analyse en tant qu'observation supplémentaire ne participant pas à la construction des axes.

L'axe 1 est constitué au niveau des variables colonnes par les foraminifères vers le pôle positif, qu'il oppose au tanaïdacés vers le pôle négatif. Toutefois leurs contributions respectives à la formation de l'axe sont très différentes puisque les foraminifères interviennent pour 56,1 contre 11,7 pour les tanaïdacés. Au niveau des observations cet axe oppose essentiellement la station 5 vers le pôle positif à la station 2. Ces deux stations sont d'ailleurs bien représentées sur l'axe 1. Les variables supplémentaires associées à cet axe sont essentiellement les variables de la méiofaune permanente (MV), le rapport Nématodes/Copépodes (NC), le pourcentage de la nématofaune (NMT) et la matière organique totale (MO). Ces variables associées au pôle positif de l'axe s'opposent aux variables environnementales associées au pôle négatif telles que la médiane (MED) et la normalité (KG).

L'axe 2, oppose les gastrotriches dont la contribution relative à l'axe est de 46,3 % dans le sens positif aux ciliés dans le sens négatif. Toutefois, la contribution de ces derniers est une fois encore nettement plus faible (11,9 %). Les variables lignes contribuant à cet axe sont par ordre décroissant les stations 3 et 4 dans le sens positif et 2 dans le sens négatif. Les variables supplémentaires associées sont la mixofaune (MIX) et le pourcentage de polychètes (PMT) pour les paramètres biotiques.

L'axe 3 oppose les tanaïdacés aux rotifères. Ces deux variables colonnes trouvent sur cet axe leur meilleure contribution et représentation. La station 2 est la seule station bien représentée sur cet axe avec deux réplicats. Aucune des variables supplémentaires n'est bien représentée sur l'axe 3.

- Le plan I-II :

Quatre groupes s'individualisent sur ce plan. Le groupe II dans le coin en bas à gauche regroupe les stations du chenal. La station 1 est bien représentée sur ce plan et sa position confirme son affinité avec la station 2. Ces deux stations sont regroupées en raison de la structure très voisine de leur peuplement. Sur l'axe 1, ce groupe de stations est associé au groupe IV constitué des carottes de la station 4, ceci en raison de la contribution modérée du groupe dominant que sont les nématodes avec pour conséquence un faible rapport NC. Lorsque l'on se décale vers le pôle positif de l'axe 1 on trouve successivement la station 3 (groupe III) et la station 5 (groupe V) dont la médiane est de plus en plus faible et le rapport NC élevé.

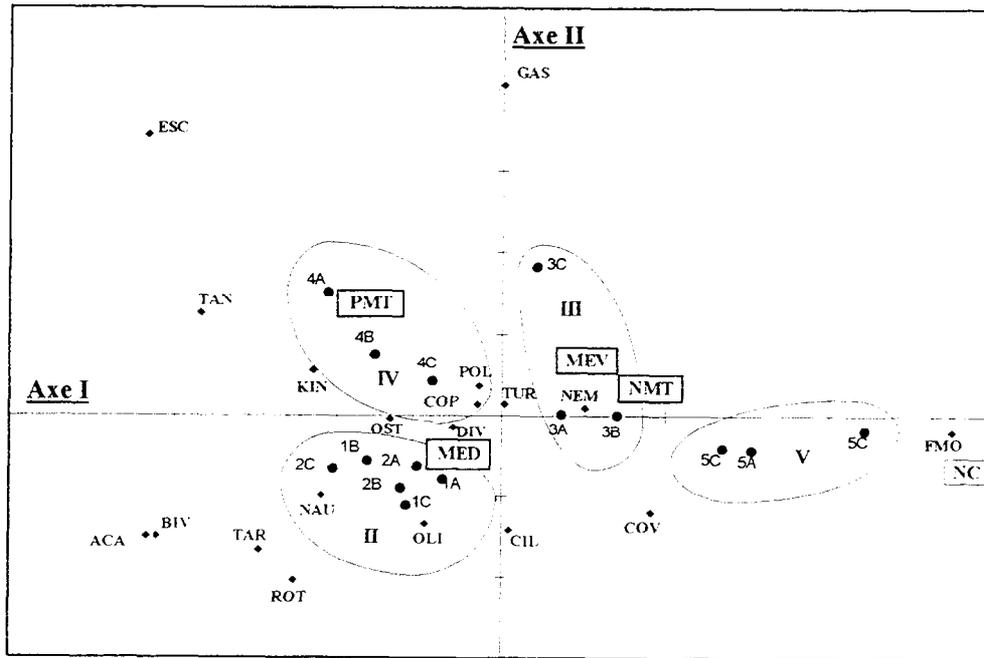


Fig. 62 : AFC sur les stations des hoas. Les cercles représentent les groupes de stations. Les rectangles les variables "explicatives". points : carottes analysées, avec 2A ; 2B ; 2C ... X β : station X carottes β ACA : acariens, BIV : bivalves, TAR : tardigrades, NAU : nauplii, OLI : oligochètes, CIL : ciliés, COV : copépodes femelles ovigères, FMO : foraminifères mous, NEM : nématodes, TUR : turbellariés, POL : polychètes, COP : copépodes, OST : ostracodes, KIN : kinorhynques, TAN : tanaïdacés, ESC : gastéropodes, GAS : gastrotriches. PMT : pourcentage des polychètes, MED : médiane, MEV : méiofaune permanente, NMT : pourcentages des nématodes. NC : rapport nématodes / copépodes.

Le long de l'axe 2 se démarquent les groupes II et IV en raison de la présence de ciliés aux stations du groupe II alors qu'ils sont absents à la station 4. C'est également pour cette raison que l'on retrouve le groupe V dans la partie négative de l'axe. L'étalement vertical des groupes III et IV est dû à la présence des gastrotriches qui ont été relevés dans un ou deux réplicats de ces stations, c'est particulièrement flagrant pour la station 3 où les deux réplicats sans gastrotriches sont placés sur l'axe. L'analyse des hoa permet de constater que le peuplement méiobenthique reflète très finement la structure sédimentaire car les trois stations à l'écart du chenal s'individualisent très bien alors qu'à priori elles sont très similaires. Toutefois, l'étalement des nuages respectifs montre également une forte hétérogénéité intra-station due à la présence ou l'absence de petits groupes dont l'occurrence est difficilement explicable autrement que par l'existence de microhabitats à l'échelle de la station ou par un comportement agrégatif de ces groupes.

2-3-2-3 Les biomasses

Les biomasses moyennes à chaque station sont présentées dans le tableau 19. La biomasse méiobenthique est de $367,1 \pm 157,9 \mu\text{g (afdwt)} 10 \text{ cm}^{-2}$ en moyenne. La valeur minimale est à la station 5 avec $116,4 \pm 80,8 \mu\text{g} 10 \text{ cm}^{-2}$. Dans toutes les stations l'essentiel de la biomasse est du au mixobenthos qui avec en moyenne $195,5 \pm 98,4 \mu\text{g} 10 \text{ cm}^{-2}$, contribue pour $48,3 \pm 11,3 \%$. Les variations de contribution ne sont globalement pas significatives entre les stations (Kruskal-Wallis : $p = 0.14$), bien que le multiple range test indique que la contribution minimale obtenue à la station 5 est significativement plus faible que la contribution maximale de la station 4. La station 5 est d'ailleurs la seule station où les polychètes ne dominent pas. En effet, ce sont les polychètes qui contribuent le plus à la biomasse dans les hoa puisqu'ils représentent en moyenne $39,8 \pm 11 \%$ de celle-ci. Leur plus faible contribution intervient à la station 5 avec 28% . Les nématodes, quant à eux arrivent en seconde position avec $86,6 \pm 30,2 \mu\text{g} 10 \text{ cm}^{-2}$ soit $31,1 \pm 12,3 \%$, suivis par les copépodes avec $45,3 \pm 23 \mu\text{g} 10 \text{ cm}^{-2}$ ($10,7 \pm 3,5 \%$). Ces trois groupes contribuent pour $81,6 \%$ à la biomasse totale et jusqu'à $95,9 \pm 8,5 \%$ à la station 5 où ils sont les seuls groupes présents avec les turbéllariés et les ciliés. Toutefois la station 4 constitue une exception remarquable puisque ces groupes ne représentent que $59,9 \pm 71,3 \%$ de la biomasse, en raison d'une forte présence des tanaïdacs ($23,6 \mu\text{g}$). Les différences dans les contributions cumulées de ces trois groupes ne sont pas significatives (Anova : $p = 0,07$), encore que le multiple range test indique que la station 4 est différente des stations 3 et 5. Les participations relatives sont très similaires dans le chenal actif où elles tendent à être inférieures à celles relevées dans les bras morts, en raison de la présence d'un plus grand nombre de groupes. Dans la plupart des stations on note une bonne participation de deux groupes méiofauniques, les ostracodes et les turbéllariés.

	H1		H2		H3		H4		H5	
	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e
Nématodes	143.5	6.3	88	5.1	109.9	40.4	14.7	8.3	77.1	25.9
Copépodes	100.7	12	78.7	6.6	35	12.5	8.3	3.4	4	2.1
Nauplii	3.52	1.9	2.3	0.3	0.1	0	0	0	0	0
Turbéllariés	23.3	5.7	13.2	2.1	4.9	2.9	3.4	0.8	3.2	1.5
Kinorhynques	0	0	4.5	4.5	1.1	1.1	1.1	1.1	0	0
Acariens	0	0	4.2	4.2	0	0	0	0	0	0
Gastrotriches	0	0	0	0	8.9	8.9	0.1	0.1	0	0
Ostracodes	33.3	21.8	35.28	5.9	12.7	3.5	6.9	3.9	0	0
Tardigrades	4.3	2.1	3.2	0	0	0	0	0	0	0
Rotifères	2.5	2.5	3.76	3.76	0	0	0	0	0	0
Ciliés	17.3	3.5	3.6	0.9	0	0	0	0	0.5	0.1
Méiofaune Vraie	328.3	32.4	236.8	7.8	172.7	60.6	34.5	17.1	84.8	27.2
Polychètes	360	45.8	230	36	185	147.6	65	35	30	17.3
Oligochètes	35.2	16.9	6.4	3.2	0	0	0	0	1.6	1.6
Bivalves	15.7	7.8	7.8	7.8	0	0	0	0	0	0
Gastéropodes	5.5	5.5	0	0	0	0	2.8	2.8	0	0
Tanaïdacés	0	0	9.9	9.9	0	0	23.6	10.8	0	0
Mixofaune	416.4	43.1	254.2	55.5	185	147.6	91.3	41.8	31.6	15.9
Méiofaune Totale	744.7	33.6	490.9	63.4	357.7	207.3	125.8	42.4	116.4	18.8

Tableau 19 : Biomasses de la méiofaune dans les hoa ($\mu\text{g afdw } 10 \text{ cm}^{-2}$). M : moyenne ; s-e : erreur standard individuelle. H1 ; H2 ; H3 ; H4 ; H5 : respectivement stations 1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5.

2-3-3 Le Carbone organique

Le carbone organique total représente entre 1,48 et 2,05 % du poids sec de sédiments, soit en moyenne $3,06 \pm 0,24 \text{ g C m}^{-2}$. Le carbone méiofaunique ne contribue que pour une très faible part à celui-ci, en moyenne $3,74 \cdot 10^{-3} \pm 2,12 \cdot 10^{-3} \%$. La contribution de la méiofaune est maximale à la station H2 dans le chenal actif. La participation de la méiofaune au carbone total est plus élevée dans le chenal et tend à décroître avec le degré de confinement (Fig. 63), bien que les différences observées entre stations ne soient pas significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,107$). Le multiple range test détecte toutefois une différence significative entre la station H2 et les stations H4 et H5. La station H3 est intermédiaire, identique à la fois à la station H2 et aux stations H4, H5. Il semble d'ailleurs qu'une corrélation négative existe entre la quantité de carbone méiofaunique et la quantité de carbone organique total dans le sédiment ($p = 0,0004$; $r^2 = 76,97 \%$).

2-3-4 Discussion sur les hoa.

Les hoa étudiés à Tikehau constituent un milieu très différent de ce qui a été observé précédemment. De même sous le vocable Hoa tel qu'il a été défini dans ce travail sont regroupés des milieux très différents les uns des autres. D'une manière générale, les densités relevées sont très faibles par rapport à celles du lagon et par rapport à celles couramment observées sur les platiers récifaux (de Vaugelas, 1980 ; Alongi, 1986 ; Grelet, 1987). D'aussi faibles densités ont toutefois déjà été notées sur le platier du récif frangeant de Moorea (de Vaugelas, 1980). Ces faibles densités ainsi que la faible dominance des nématodes peut être attribuée à la structure granulométrique. Celle-ci est grossière favorisant une plus forte diversité des espèces. Les faibles densités sont surprenantes dans la mesure où il existe de très fortes teneurs en MOT. Mais il est possible que cette MOT soit d'origine terrestre or plusieurs auteurs ont remarqué un effet néfaste des tanins pour la méiofaune dans les mangroves d'Australie et de Nouvelle-Calédonie (Alongi, 1987 ; Boucher et Clavier, 1990). Il est possible que nous observions le même type de phénomène sur le platier, ce qui expliquerait la tendance de la méiofaune totale à décroître lorsque le taux de matière organique augmente. La contribution de la méiofaune totale au carbone organique est particulièrement faible de sorte que l'on peut estimer que la dégradation de la MOT est principalement le fait des bactéries. Les vasques par leur confinement apparaissent comme des bassins de sédimentation de la matière végétale pouvant aboutir au développement de ces nappes cyanobactériennes connues sous le nom de Kopara. Le faible fond et la forte agitation de l'eau font que les hoa semblent un milieu particulièrement stressant pour la méiofaune. En effet, les très faibles fonds des hoa sont sans doute soumis à des variations thermiques

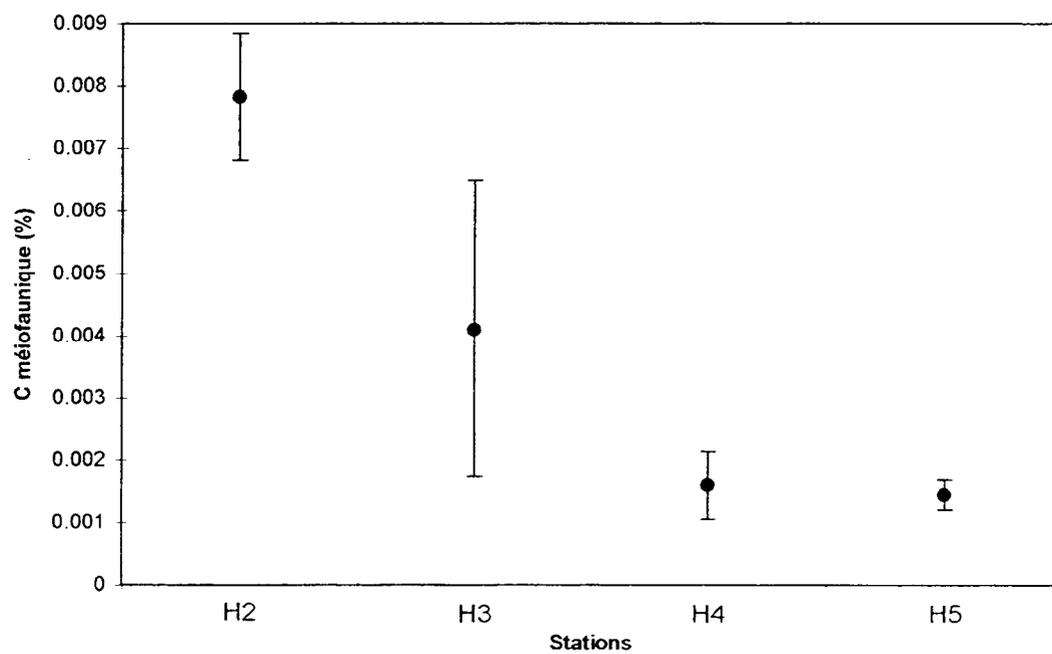
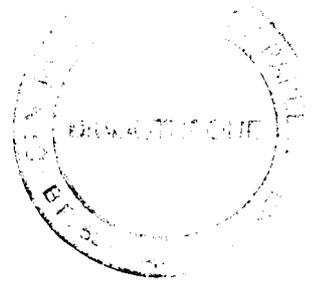


Fig. 63 : Contribution de la méiofaune au carbone organique total dans les hoas. Points : pourcentage moyen. Barres : erreur standard individuelles.

quotidiennes importantes, c'est ainsi qu'à Tikehau dans la rade du village des températures de l'ordre de 34°C ont été mesurées au mois de juin 1993 donc au début de l'hiver austral dans 50 cm d'eau. De telles variations doivent également se produire dans les hoa et notamment dans les vasques où le renouvellement de l'eau semble limité. Le chenal actif par contre présente une structure et des densités voisines de ce qui est observé dans le lagon. il est probable que l'eau est renouvelée rapidement en provenance de l'océan, de sorte que les conditions physico-chimiques doivent être beaucoup plus stables que dans les vasques, favorisant l'installation d'une méiofaune plus dense. Il est particulièrement intéressant de constater la présence de nombreux ciliés et de polychètes. La chaleur doit favoriser l'anoxie en milieu de journée de sorte que des espèces purement aérobies ont du mal à s'installer ainsi les nématodes demeurent le taxon dominant malgré une granulométrie peu favorable. Inversement, les copépodes malgré des conditions physiques favorables, ont du mal à se développer. Ceci semble particulièrement vrai pour les stations 4 et 5. La station 3 constitue une station intermédiaire entre le chenal et les vasques confinées bien que les conditions soient similaires aux vasques la proximité du chenal favoriserait un meilleur drainage donc des conditions chimiques plus favorables à une grande population méiofaunique. Les hoa apparaissent donc comme des milieux stressants, peu favorables pour la méiofaune.



3 SYNTHÈSE ET CONCLUSION SUR L'ÉCOLOGIE DE LA MEIOFAUNE DE TIKEHAU

Trois systèmes géomorphologiques ont été étudiés sur Tikehau, le pinacle, le lagon et les hoa. Le lagon et les hoa constituent deux fonctionnements extrêmes sur le plan de la méiofaune. Le lagon se caractérise par des densités très fortes en méiofaune avec une diversité taxonomique faible mettant en exergue l'importance des nématodes dominant souvent fortement la méiofaune. Au contraire dans les hoa les densités sont très faibles avec une forte diversité taxonomique où les nématodes ne dominent que faiblement le peuplement. La structure sédimentaire suffit le plus souvent à expliquer la structure des peuplements comme c'est généralement le cas pour la méiofaune (Villiers et al., 1987 ; Alongi, 1989b, Coull, 1988). Deux paramètres semblent particulièrement importants, le taux de pélites et la médiane. Toutefois, la médiane étant un facteur lié au taux de pélites, celui-ci peut-être considéré comme le principal paramètre influençant le peuplement méiobenthique. Le taux de pélites, agit de deux manières : d'une part directement, en régissant l'espace de vie qui est le critère déterminant la possibilité d'installation d'espèces interstitielles et limitant la taille des espèces présentes. Ainsi, dans les sables à fort taux de pélites du centre du lagon les copépodes interstitiels s'installent difficilement et la copépodofaune est principalement représentée par des espèces épibenthiques ne pénétrant que peu dans le sédiment et vivant à sa surface. De même les polychètes et les nématodes sont de petites tailles, les grandes espèces pouvant difficilement s'opposer à un milieu rendu compact par la présence des particules fines. D'autre part, le taux de pélites agit de manière indirecte en agissant sur le drainage de ces sédiments et donc sur les conditions physico-chimiques. Ainsi, le faible drainage ne permet que difficilement le renouvellement de l'oxygène dans les sédiments favorisant de ce fait des groupes ou des espèces ayant une certaine tolérance vis-à-vis de l'hypoxie. Les hoa, quant à eux, ne semblent pas régulés uniquement par la structure sédimentaire puisque la taille moyenne des grains associée à un faible taux de pélites ne semble pas suffisante pour assurer le développement de taxon comme les copépodes qui pourtant dominent dans ce type de sédiment au niveau du lagon. Les hoa apparaissent comme un milieu stressant pour la méiofaune dans la mesure où de fortes amplitudes thermiques peuvent survenir à l'échelle de la journée des mouvements hydrologiques en partie sous l'influence des vents qui peuvent varier également à l'échelle de la journée. De même la salinité est susceptible de varier profondément en raison de l'évaporation ou de la pluviométrie. Les pluies irrégulières de ces régions, du fait des faibles fonds, peuvent dessaler l'eau environnante rapidement de même que l'évaporation est susceptible de la concentrer fortement. Ainsi dans les vasques et les bras morts les densités sont-elles sensiblement plus faibles que dans les chenaux actifs où l'eau océanique constitue un flot constant assurant une certaine stabilité des conditions physico-chimiques. Se pose donc la question de la tolérance physiologique de la méiofaune tropicale vis-à-vis de rapides variations de la température ou de la salinité. Alongi (1989b) remarque que la méiofaune tropicale ne semble pas être plus tolérante que la méiofaune tempérée, mais aucune étude n'a pour l'heure été consacrée à

déterminer le degré de tolérance de la méiofaune tropicale, donc l'existence d'une compensation métabolique.

Ces deux types de milieux sont présents au niveau des pinacles. Le cône détritique des pinacles offre un gradient sédimentaire où l'on peut retrouver l'essentiel des types de peuplements. Une première remarque pratique serait de considérer les pinacles comme un résumé, une sorte de mésocosme de l'atoll où serait concentré sur une petite échelle spatiale, les grandes structures sédimentaires et donc les types de peuplements. Ainsi, face à un atoll inconnu, l'étude approfondie d'un pinnacle isolé des autres fournirait-elle un maximum d'informations sur la méiofaune de l'atoll. Associée à une étude sédimentaire de l'atoll, beaucoup plus rapide à réaliser qu'une investigation des peuplements méiofauniques, pour déterminer l'étendue de grandes structures sédimentaires, l'étude d'un pinnacle devrait permettre un précieux gain de temps. Il faut toutefois considérer que le présent travail ne comporte pas d'analyse de la systématique et il serait hasardeux d'étendre cette remarque au cadre d'un inventaire faunistique. D'autre part, l'étude du pinnacle serait dangereuse à extrapoler aux hoa, puisque le cône détritique débute en général au delà du mètre de profondeur. Or les stations des hoa étaient toutes situées à des profondeurs plus faibles. Il est donc peu probable de retrouver au niveau d'un pinnacle un environnement proche de celui des hoa même dans le cas des pinacles émergeant et possédant un motu.

Les densités de la méiofaune totale sont assez voisines de celles mesurées dans un autre atoll ouvert, Mururoa (Villiers et al., 1987). Il existe encore peu d'études concernant la méiofaune polynésienne et une certaine partie d'entre elles sont inexploitable pour une comparaison, en raison de méthodologies différentes (tailles des tamis utilisés, profondeur d'échantillonnage, systèmes d'unités etc.). Nous avons cependant essayé de comparer les données obtenues par différents auteurs ayant des protocoles similaires. L'analyse de variance réalisée à partir de données révèle des variations hautement significatives de la densité totale de méiofaune entre les îles (Kruskal-Wallis : $p \ll 0,05$). Le résultat du multiple range test indique une certaine tendance à obtenir des densités plus élevées dans les îles hautes et les atolls fermés que dans les atolls ouverts. Les densités mesurées à Fangataufa sont significativement plus élevées que celles répertoriées dans les autres îles basses de Polynésie. Cependant, il existe également des différences significatives sur une même île en fonction des auteurs, ceci est particulièrement flagrant sur Moorea et notamment sur le récif de Tiahura qui est sans doute le site de Polynésie le plus étudié à ce jour. Par exemple, Grelet (1987) trouve des densités élevées sur le platier récifal externe ($> 2000 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$) tandis que Thomassin et al. (1982) obtient des résultats compris entre 39 et $72 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$ mais ces derniers auteurs avaient utilisé des tamis de $250 \mu\text{m}$ comme limite inférieure de la méiofaune. Les résultats obtenus à Tikehau ne sont pas différents de ceux obtenus à Moorea, Tahiti ou Takapoto, cependant les densités moyennes sont souvent inférieures et la profondeur d'échantillonnage plus importante de sorte que ces résultats seraient surestimés par rapport à ceux obtenus sur une hauteur couramment retenue de 10 cm. Il existe donc de nombreux indices tendant à confirmer l'idée que la densité de la méiofaune serait plus élevée dans les îles hautes

que dans les atolls ouverts, sans pour autant en expliquer la raison. Une telle comparaison ne pourra être confirmée que par une harmonisation des méthodes aussi bien au niveau de la profondeur d'échantillonnage et des tamis utilisés que des groupes retenus comme méiofauniques, puisque selon les auteurs les ciliés sont ou non inclus dans les comptages.

Le peuplement méiobenthique du lagon de Tikehau peut se diviser en trois groupes sédimentaires. Le groupe des stations à taux de pélites supérieurs à 30 % se caractérise par une forte dominance des nématodes (80 à 90 % de la méiofaune). Les stations dont le taux de pélites est compris entre 10 et 30 % avec les nématodes compris entre 60 et 80 % du peuplement et enfin les sédiments avec moins de 10 % de pélites et des nématodes voyant leur contribution tomber à moins de 60 % et parfois même être remplacés par les copépodes comme taxon dominant. Il est très difficile d'estimer l'étendue spatiale représentée par les cônes détritiques des pinacles du fait de la grande variabilité de taille de ceux-ci. Aussi, en omettant les pinacles et leurs cônes détritiques, peut-on estimer que le premier groupe de sédiment représente 47 % de la surface benthique, le second 41,2 % et le dernier 11,8 %. En tenant compte de ces proportions relatives, la biomasse méiobenthique peut-être estimée à 0.259 g afdw / m². Nématodes, copépodes et polychètes représentent environ 90 % du peuplement. L'étude physiologique portera donc sur ces trois groupes afin d'estimer la rôle de la méiofaune dans le flux énergétique de l'atoll de Tikehau .

Partie III

ECOPHYSIOLOGIE DE LA
MEIOFAUNE DE
L'ATOLL DE TIKEHAU

INTRODUCTION

L'objectif du programme CYEL était de déterminer le fonctionnement énergétique du lagon de Tikehau, d'effectuer un bilan des échanges de matière et d'énergie au sein du réseau trophique. Lors d'un programme antérieur, l'Orstom avait évalué les stocks d'éléments nutritifs dans la colonne d'eau et le compartiment pélagique (Charpy-Roubaud et al., 1990). Cependant, le compartiment benthique n'avait pu être traité au-delà du seul phytobenthos. Il s'agissait donc de compléter ces résultats par une évaluation du zoobenthos. La plus forte contribution de la méiofaune tropicale à la biomasse benthique totale (Villiers et al., 1987 ; Thomassin et al., 1976), laissait présager d'une contribution importante de la méiofaune dans le circuit énergétique. La méiofaune intervient doublement dans la minéralisation. Indirectement, par stimulation de l'activité de la boucle bactérienne et directement, par assimilation de matière organique et relargage, entre autres, de carbone minérale (CO_2) et d'azote minérale (NH_4^-), issus du métabolisme. En raison de cycles de vie rapides et d'une place charnière dans le réseau trophique comme consommateur des compartiments microbien, microphytobenthique et détritique, elle intervient notablement sur les processus de minéralisation. La détermination du métabolisme de la méiofaune s'avère donc indispensable à l'estimation de sa contribution aux flux à l'interface eau-sédiment.

Jusqu'ici la physiologie de la méiofaune a principalement été étudiée sur des espèces de milieux tempérés. Afin d'obtenir des éléments de comparaison tenant compte des fortes différences thermiques observées entre les milieux tempérés et tropicaux, la valeur de l'indice Q_{10} a été déterminée. Cet indice introduit pour les poïkilothermes, correspond à l'évolution du métabolisme lorsque la température augmente de 10°C . Il permet de déterminer le potentiel métabolique (Lucas, 1993 ; Lasserre, 1976) des animaux et d'évaluer leur adaptation à l'environnement. La meilleure adaptation correspond à la plus faible dépense d'énergie pour compenser la variation du facteur étudié dans la gamme rencontrée dans l'environnement et à un Q_{10} plus faible. Une augmentation de la température stimule généralement le métabolisme jusqu'à un certain point, au-delà duquel la température devient incommode pour les fonctions métaboliques de l'animal.

De même, il s'agissait de mesurer le métabolisme propre de la méiofaune afin d'estimer sa contribution au métabolisme des sédiments meubles étudiés. La mesure *in situ* du métabolisme de la méiofaune étant techniquement irréalisable, l'échantillonnage se devait donc de refléter au mieux le compartiment. Le métabolisme d'un animal varie beaucoup d'une espèce à l'autre mais également au sein d'une même espèce, d'un individu à l'autre et de nombreux paramètres plus ou moins maîtrisables sont susceptibles de modifier le métabolisme d'un animal. Paramètres biologiques propres à l'espèce comme la durée de vie, l'âge de l'individu, le sexe, la maturité sexuelle, l'état physiologique etc..., aussi bien qu'écologiques la ressource nutritive utilisée, la présence ou l'absence d'espèces différentes, la capacité de supporter ou non le manque d'oxygène, etc... Ainsi, aux Bermudes, Wieser et Schiemer (1977) ont montré l'existence d'une relation entre le taux métabolique des nématodes et leur position

verticale dans le sédiment. L'un des principaux facteurs déterminant le taux métabolique étant la ressource nutritive utilisée (Warwick et Price, 1979), une étude basée sur la scission des taxa méiofauniques par groupes trophiques paraissait intéressante. Mais, Kennedy (1994) montre que le rôle de chaque groupe trophique en terme d'énergie, ne reflète pas la structure trophique du peuplement. Les omnivores-prédateurs, en dépit de leur faible abondance jouent un rôle majeur dans la dépense énergétique du compartiment méiofaune. Une espèce dominante en terme écologique ne l'est donc pas forcément en terme énergétique. L'étude du métabolisme de quelques espèces dominantes aurait donc été un non-sens dans le cadre de cette recherche et les n premiers individus trouvés ont été retenus, sans sélection de taille ou d'espèces.

L'étude du métabolisme quantifie l'activité énergétique de la méiofaune et nous renseigne sur son importance dans le cycle énergétique du lagon de Tikehau, mais pas sur son rôle. A savoir à qui bénéficie l'activité de la méiofaune. Il importait donc de déterminer l'apport de la méiofaune au système en analysant son excrétion. L'excrétion de la méiofaune se manifeste de différentes façons. L'excrétion proprement dite de produits issus des processus métaboliques, essentiellement sous forme de molécules simples minérales ou organiques tels que l'ammonium ou les acides aminés. La production de fèces qui représentent la part de la matière organique consommée mais non assimilée. Enfin l'émission de produits métabolisés comme les mucus.

Dans un second temps, nous avons tenté de déterminer l'excrétion sous forme de NH_4^+ qui constituerait de 42 à 87 % de l'excrétion totale d'azote chez les nématodes lacustres (Schiemer, 1987). Cet aspect du cycle énergétique est quasiment inconnu pour la méiofaune marine. L'essentiel des connaissances dans ce domaine sur les nématodes proviennent d'une extrapolation de travaux réalisés sur des animaux parasites ou terrestres. A notre connaissance, seul Gray (1985) a abordé ce problème sur les nématodes libres marins. L'ammonium serait la principale forme d'excrétion azotée des nématodes avec les acides aminés. Ainsi Chez *Ditylenchus triformis* les produits excrétés sont de l'ammonium pour 39 % mais des acides aminés pour 28 % (Myers et Krusberg, 1965). De même, la plupart des connaissances sur les copépodes sont extrapolées d'études réalisées sur des animaux planctoniques (Ikeda et al., 1982 ; Le Borgne, 1986). Harris (1973) et Gray (1985) ont travaillé sur les copépodes benthiques. L'excrétion des copépodes est essentiellement ammonotélique. Chez *Tigriopus brevicornis* un copépode typique des retenues d'eau des côtes rocheuses européennes, l'excrétion azotée représente en moyenne 89,7 % de l'excrétion azotée des adultes (Harris, 1973). Gray (1985) quant à lui trouve que l'excrétion azotée par unité de poids des copépodes méiofauniques de la Grande Barrière est comparable à celle des animaux planctoniques. Il estime que les taux d'excrétion mesurés par Harris (1973) sont plus élevés que ceux généralement obtenus et explique cela par le milieu très stressant des mares qui induiraient des taux métaboliques plus élevés. L'excrétion azotée de la méiofaune est particulièrement difficile à appréhender car elle est très faible pour un seul individu. L'obtention d'une

concentration d'ammonium dans l'échantillon, supérieure à la limite de détection de l'appareil nécessite donc plusieurs individus, difficiles à acquérir rapidement.

De même la production des fèces est importante car ils sont une source de matière organique pour les bactéries qui les colonisent rapidement (Rieper-kirchner, 1990 ; Pomeroy et Wiebe, 1993). Cette matière fécale est, chez les copépodes, enrobée d'une enveloppe de mucopolysaccharides (Renaud-Mornant et al., 1984 ; Rieper-Kirchner et al., 1991). Chez les nématodes ce type de déjection semble rare. La fréquence de défécation est rapide de sorte que le transit digestif rapide suggère une faible efficacité d'assimilation de la matière consommée. Cette fréquence de défécation dépend également de la quantité de nourriture et augmente avec l'abondance de nourriture (Crofton, 1966 ; Rieper-Kirchner et al., 1991). Les nématodes bactériophages ont une vitesse d'ingestion constante quelle que soit la densité bactérienne ce qui suggère une modification de l'efficacité d'assimilation en fonction de la ressource nutritive. L'excrétion est donc variable mais non négligeable. Elle serait de 40 % de la consommation pour *Pelodera sp.* (Marchant et Nicholas, 1974) et jusqu'à 88 % chez *Plectus palustris* (Duncan et al., 1974). Pour les copépodes ce pourcentage serait plus faible ; 25 % pour *Tigriopus* (Harris, 1973).

D'autres produits sont rejetés dans le milieu extérieur. Il s'agit de sécrétions qui comme chez les copépodes sont émises en même temps que les fèces sous forme d'enveloppe de pelotes fécales. En revanche, chez les nématodes les fèces sont peu abondants en tant que tels, par contre l'animal secrète quantité de produits soit directement dans le milieu extérieur soit dans le tube digestif. Ainsi on peut observer un système excréteur sur la face ventrale composé d'un canal terminé en ampoule. Ce système intervient dans la régulation de la pression osmotique, puisque l'ampoule pulse d'autant plus rapidement que la concentration en sels est élevée (Renaud-Mornant et al., 1984). Les produits rejetés sont des substances inorganiques ou organiques de faible poids moléculaires mais également des polypeptides et des protéines (Renaud-Mornant et al., 1984). De la même façon les glandes oesophagiennes produisent quantité de mucus. Ce mucus libéré dans l'oesophage se retrouve également dans le milieu extérieur où il piège des particules organiques. De telles agglomérations de particules sont retrouvées ensuite dans la bouche des nématodes (Riemann et Schrage, 1978). Enfin les glandes caudales sécrètent de grandes quantités de mucus, destinées à l'ancrage des animaux au substrat ou pour certaines espèces à la fabrication de terrier. Riemann et Schrage (1978) ont émis l'hypothèse que ces quantités de mucus relarguées dans le milieu environnant, puissent être un piège à macromolécules, particules et autres bactéries et seraient donc principalement destinées à l'alimentation de l'animal. Ce système leur permettrait de compenser une faible efficacité de digestion. En effet, leurs fèces faiblement dégradés sont également piégés dans ce complexe qui associe également bactéries et enzymes digestives. De cette façon ils obtiendraient une digestion extraorale et la possibilité d'exploiter au maximum la ressource nutritive de base grâce à une digestion en plusieurs phases.

1 MATERIEL ET METHODES

1-1 *Respiration:*

1-1-1 Rappel des méthodes existantes.

Diverses techniques de mesure du métabolisme sont envisageables, mais la plus simple et la plus couramment utilisée consiste à mesurer la consommation d'oxygène moléculaire, élément indispensable à toute réaction énergétique dans le monde vivant, à l'exception des milieux anoxiques. Wieser et Kanwisher (1961), Ott et Schiemer, (1973), Lasserre (1976), Schiemer (1987), Feller et Warwick (1988) rappellent que de nombreuses espèces méiofauniques sont connues pour être anaérobies facultatives voire strictes, notamment chez les nématodes. Une technique comme la calorimétrie non basée sur l'oxygène, semble donc a priori plus adaptée (Gnaiger, 1983 ; Knudsen et al., 1983 ; Pamatmat et Findlay, 1983 ; Lasserre et Tournié, 1984), mais la complexité de mise en oeuvre n'a pas permis la production de travaux convaincants.

Plusieurs techniques de mesure de la consommation d'oxygène s'offraient à nous pour la méiofaune, cependant aucune n'étant pleinement satisfaisante. Nous avons testé un nouvel appareil plus approprié semblait-il à ce type d'étude : le microrespiromètre de Strathkelvin Instruments.

Les méthodes employées pour les études du métabolisme de la méiofaune sont, pour certaines, issues de techniques utilisées pour de plus grands animaux tels que la macrofaune et les poissons. Elles nécessitent alors de travailler sur un très grand nombre d'individus difficilement accessibles autrement que par élevage. A l'inverse les techniques spécifiques ne permettent de travailler que sur un seul individu ou du moins un nombre très limité. Dans ce cas l'obtention de résultats vraisemblables implique un grand nombre de répliquats.

1-1-1-1 Les techniques ne nécessitant qu'un seul individu

- Le "Cartesian diver" et ses dérivés

C'est sans aucun doute la méthode qui a été la plus utilisée par les méiofaunistes, du fait de sa grande précision. Les premiers à l'avoir employée furent Linderstrøm-Lang (1943), mais depuis lors de nombreuses modifications y ont été apportées notamment par Zeuthen qui l'a miniaturisé (1943, 1950). Klekowski (1971) en donne une description très complète tant pour ce qui est de sa fabrication que de son utilisation. Il s'agit d'un appareil de type manovolumétrique. Un unique animal est enfermé dans un volume d'eau fixe en liaison avec une bulle d'air, l'ensemble formant le "diver" ou ludion. Celui-ci se trouve plongé dans un bassin clos renfermant un fluide de référence dont l'expérimentateur peut faire varier la pression. Toute modification dans la composition gazeuse de la bulle engendre une variation de volume de celle-ci qui modifie la flottabilité du ludion lequel coule ou remonte selon que

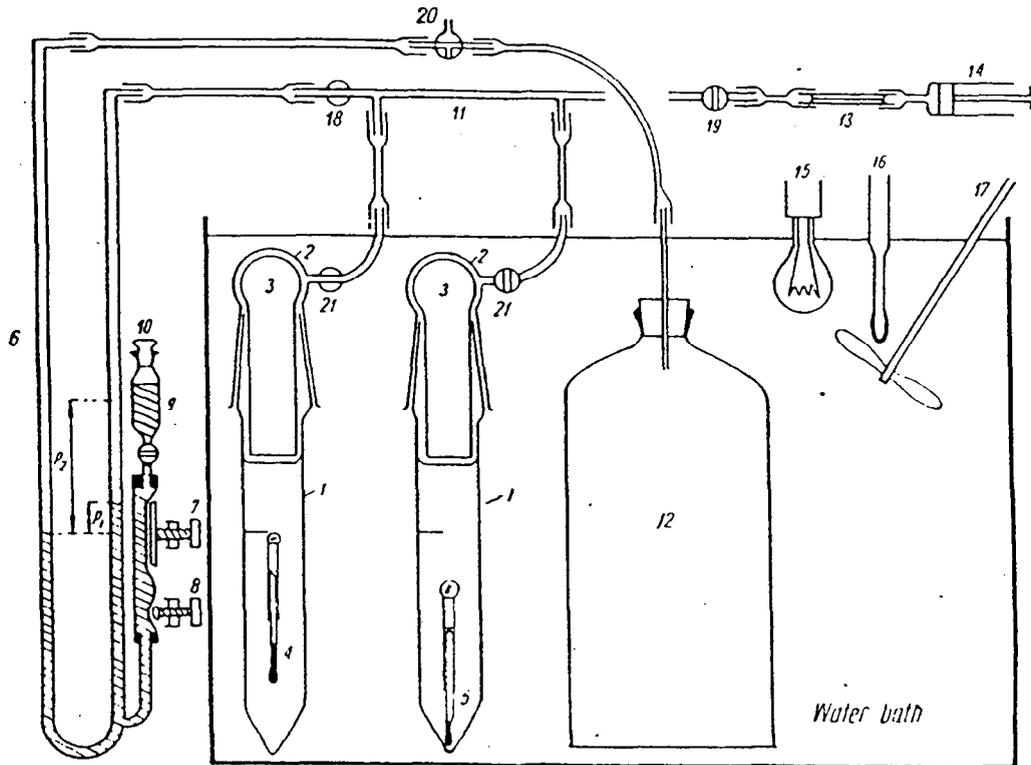


Fig. 64 : Représentation schématique d'un Cartesian diver d'après Klekowski (1971). 1 : Chambre de flottaison. 2 : bouchon. 3 : réducteur de volume. 4 : ludion flottant à la marque d'équilibre. 5 : ludion posé sur le fond en position de repos entre deux expériences. 6 : manomètre. 7 ; 8 : vis de régulation de la pression, respectivement rapide et fine. 9 : réservoir du fluide manomètre. 10 : bouchon du réservoir. 11 : tubulure. 12 : bouteille d'air. 13 : ralentisseur d'air. 14 : seringue de 100 ml. 15 : lampe de chauffage. 16 : thermorégulateur. 17 : agitateur. 18-21 : robinets.

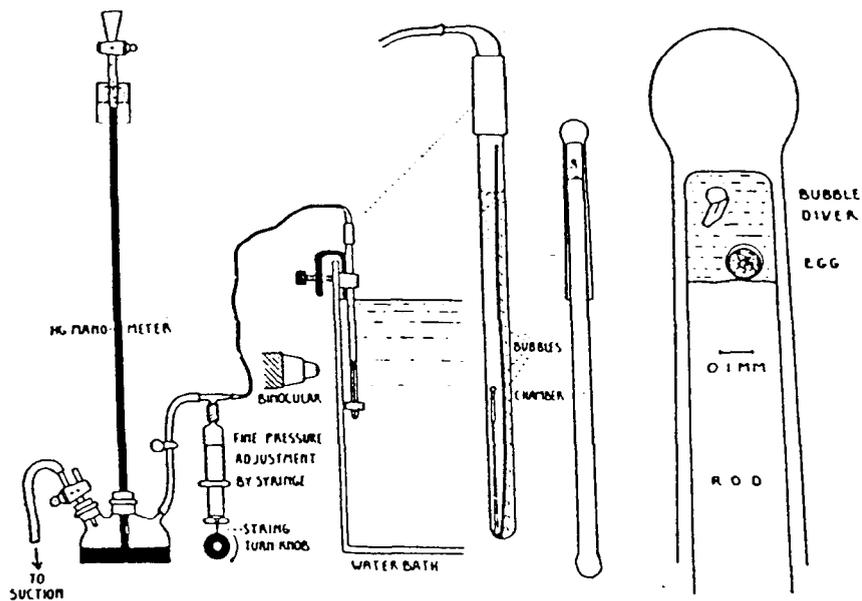


Fig. 65 : Reference diver d'après Scholander (1952)

du gaz est consommé ou libéré. En modifiant la pression exercée sur le fluide de référence l'expérimentateur peut compenser la variation des gaz dans le ludion et ainsi maintenir constante sa flottabilité. Il suffit de mesurer les modifications de pression effectuées pour connaître les variations des gaz. Les principaux avantages de cette méthode sont sa sensibilité, qui permet de mesurer des consommations de l'ordre de 1 nl.h^{-1} avec une précision de l'ordre de $1.10^{-2} \text{ nl.h}^{-1}$, et la possibilité de mesurer simultanément la consommation d'oxygène et le dégagement de CO_2 . (Fig. 64)

Ses inconvénients résident dans la possibilité de n'étudier qu'un animal à la fois ou du moins un nombre limité lorsqu'il s'agit de juvéniles ou de très petites espèces. Chaque ludion est à usage unique, de sorte que l'acquisition de données suffisantes est extrêmement longue et nécessite un minimum d'équipements dans le laboratoire, incompatible avec un travail de terrain. De plus le volume de liquide est limité et fixe de l'ordre de $3-4 \mu\text{l}$ ce qui peut poser des problèmes pour des animaux très mobiles. Son utilisation bien que simple reste délicate et demande une certaine expérience de la part de l'expérimentateur (Klekowski, 1971).

Parmi les techniques dérivées la méthode du "Reference diver" est sans doute la méthode la plus sensible. Mise au point par Scholander et al. (1952), elle a été utilisée entre autre par Lasker et al. (1970) sur un copépode Harpacticoide *Asellopsis intermedia*. La chambre est fixe et une bulle d'air lestée, située à l'intérieur de la cellule, sert d'indicateur pour la régulation de la pression. Cette astuce a permis d'augmenter considérablement la sensibilité puisque Scholander donne une précision de l'ordre $0,2 \text{ picol.h}^{-1}$. (pl.h^{-1}) soit cent fois moins que la précision obtenue par Zeuthen. Cependant cette technique présente les mêmes avantages et inconvénients que le "Cartesian diver". Elle a été essentiellement utilisée par Scholander sur des oeufs d'invertébrés et des protozoaires et n'est pas très indiquée pour des animaux mobiles dont les mouvements sont susceptibles d'interférer avec la bulle de référence. (Fig. 65)

- Les microélectrodes

Elles ont été assez peu utilisées malgré leur simplicité d'emploi en raison de la difficulté d'utilisation des microchambres d'incubation. Atkinson (1973) a utilisé une microélectrode pour mesurer la consommation de nématodes de grande taille avec un certain succès. L'appareil utilise une électrode de type Clark comportant une cathode en platine recouverte d'une membrane en polypropylène relativement imperméable à l'oxygène. Ce dispositif associé à une faible surface de contact de la cathode avec la membrane permet de limiter la consommation d'oxygène propre à la sonde. (Fig 66). La variation de pression partielle crée un signal électrique amplifié, pour retranscription graphique. Ce type d'appareil, permet de mesurer des consommations de l'ordre de 36 à $136 \mu\text{l O}_2.\text{h}^{-1}$. L'avantage de ce type d'appareil consiste dans la possibilité d'obtenir des mesures en continu de la consommation sur de longues périodes de temps et dans sa simplicité et rapidité d'utilisation. L'inconvénient consiste dans une consommation parasite propre à l'appareil difficile à

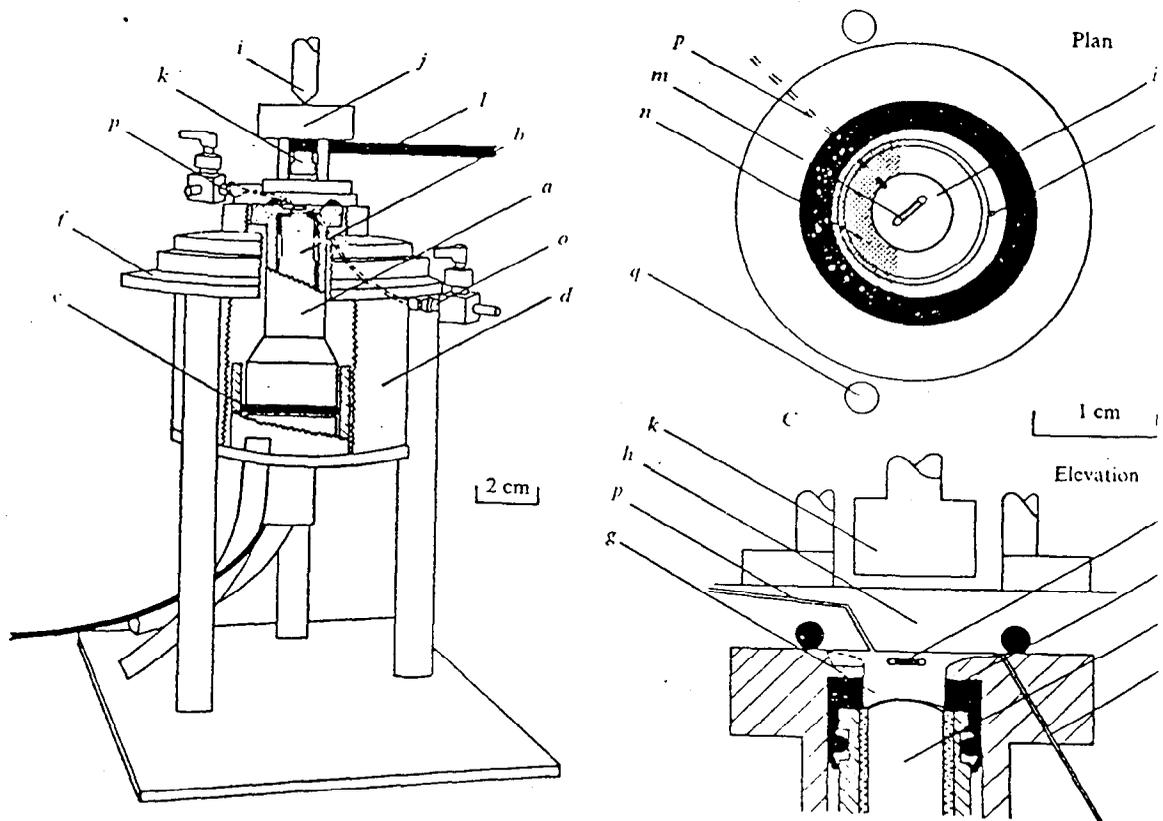


Fig. 66 : Microélectrode à oxygène d'après Atkinson et Smith (1973). A : coupe longitudinale simplifiée du respiromètre ; B et C : chambre expérimentale. a : logement de l'électrode. b : électrode à oxygène. c : capot de l'électrode. d : jaquette d'eau. e : joint torique reliant le logement de l'électrode à la jaquette d'eau. f : support en laiton. g : chambre de l'animal. h : Plexiglas obturant le sommet de la chambre de l'animal. i : vis centrale de la fixation du "système de d'extraction" (non représenté), les jambes agissent sur la collerette (f) du support en étain. j : tripode. k : rotor magnétique. l : bande d'entraînement du rotor magnétique par le moteur à vitesse constante (non représenté). m : barreau aimanté. n : enveloppe grillagée. o : arrivée d'eau avec valve. p : orifice de vidange avec valve. q : une des deux goupilles de placement du Plexiglas au sommet de la chambre de l'animal.

déterminer (Atkinson et Smith, 1973). De plus, la nécessité d'employer un microagitateur oblige à travailler sur un seul individu de grande taille dans un volume assez grand de 250 μ l.

1-1-1-2 Les techniques utilisant plusieurs animaux:

Le respiromètre de Dixon:

C'est une technique volumétrique dérivée des respiromètres Warburg classiquement utilisés pour la macrofaune, mais trop peu sensible dans notre cas. Il s'agit en fait, de mesurer le déplacement d'une bulle d'eau dans un capillaire reliant une chambre expérimentale et un témoin. Les animaux en consommant l'oxygène créent une dépression dans le capillaire ayant pour conséquence le déplacement de la bulle. Le déplacement permet de connaître l'oxygène consommé.

Cette méthode offre l'avantage de la simplicité, pouvant être mise en place avec très peu de moyens. Elle serait idéale pour le type d'étude que nous nous proposons de faire, si elle ne nécessitait de travailler avec une quantité d'animaux telle, qu'il est impossible de l'obtenir autrement que par élevage. Cet appareil utilisé avec succès sur des souches de *Monhystera sp.* et *Atrochromadora denticulata* maintenues sur agar (Garcia, 1982) perd donc beaucoup de son attrait dans le cadre d'études écophysologiques.

Le Spiromate:

Aucune des techniques classiquement utilisées pour l'étude de la méiofaune n'étant pleinement satisfaisante, nous avons testé à Paris un microrespiromètre prototype développé au laboratoire d'écologie générale du CNRS à Brunoy, qui est déjà utilisé par le laboratoire d'écologie de l'Ecole Normale Supérieure et par l'INRA sur différents substrats. Semi liquides comme des broyats de vers de terre (Barois et Lavelle, 1986; Martin et al., 1987) ou liquides comme le lait (Rongvaux-Gaïda et al., 1990). Lors de nos tests sur des lots d'une vingtaine de copépodites planctoniques, le spiromate a également fourni des résultats très encourageants. Cet appareil est basé sur la loi d'état des gaz $P.V = (R.T)^{-1}$ dans sa forme différentielle. La chambre expérimentale est hermétiquement reliée à un capillaire fermé à l'autre extrémité par un liquide (octane). A température constante dans un système clos, toute variation de la quantité gazeuse dans la chambre expérimentale se traduit par une variation de volume et de pression, qui induit un déplacement du liquide dans le capillaire. Un filtre de KOH permet d'absorber le CO₂ produit par la respiration, le déplacement de l'octane dans le capillaire traduit alors la consommation de l'O₂.

Les avantages de cette technique sont de pouvoir accéder à la balance O₂ - CO₂ par suppression du filtre de KOH, de travailler sur des lots raisonnables d'individus, de pouvoir mener simultanément plusieurs expériences, de pouvoir travailler directement sur le sédiment limitant ainsi le stress des individus et enfin d'être accessible à d'autres disciplines comme la bactériologie.

L'électrode, glissée dans son logement de la chambre, est reliée à l'oxymètre qui convertit la tension en oxygène directement en $\text{ml O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ par l'intermédiaire d'un amplificateur à gain variable. Celui-ci offre une résolution de l'ordre de $0,01 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ avec une précision de $\pm 0,02 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$. Une sortie enregistreur est disponible permettant une acquisition automatique des données sur Licor LC 1100. Dans la jaquette de la chambre circule de l'eau thermostatée au $0,01^\circ\text{C}$ par un ensemble cryostat-pompe chauffante. La circulation étant assurée par une pompe de cale. (Fig 68)

- **Calibration** : Le zéro est fixé à partir d'une solution de borate ($0,1 \text{ M}$) dans laquelle une pincée de sulphite de sodium est ajoutée. Ce dernier ayant pour effet de capter l'oxygène. L'électrode est alors placée dans la solution de borate-sulphite et l'oxymètre mis en mode " lecture ". Après quelques minutes, la concentration en oxygène se stabilise. Le zéro est réglé après 1 minute de stabilité de la lecture, et reste stable pendant plusieurs semaines. Cette opération était répétée à chaque changement de membrane, mais avec une fréquence minimale de 1 fois par semaine.

Le calibrage du 100 % est effectué suivant la méthode préconisée par le constructeur. 20 ml d'eau de mer sont amenés à température expérimentale et agités vigoureusement pendant 15 mn. Après agitation, l'eau repose dans un bain thermostaté à température expérimentale pendant une heure. 100 μl sont alors prélevés et placés dans la chambre expérimentale et le respiromètre mis en mode " lecture ". Après stabilisation de la lecture, l'appareil est réglé selon l'abaque fourni. En fait cette opération a été effectuée à chaque nouvelle manipulation constituant ainsi le temps zéro des mesures.

- **Manipulation de respiration** : La cellule est soigneusement rincée 7 fois avec 200 μl de l'eau de mer préparée pour la calibration. Les manipulations sont ensuite conduites dans 100 μl . Les animaux (entre 40 et 50 pour les nématodes et les copépodes et 2 ou 3 pour les polychètes) sont placés un à un dans la cellule au moyen de l'aiguille emmanchée pour les nématodes, d'un pinceau dans le cas des copépodes et des polychètes. La chambre est alors refermée et maintenue à l'obscurité dans du papier aluminium.

A la fin de l'expérience, les animaux sont récupérés par pipettage et fixés au formol tamponné 10 %, puis pesés.

1-1-2-5 La méthode de calcul

Pour obtenir une consommation horaire en ml d'oxygène par heure, deux méthodes de calcul sont envisageables : Calculer la différence de concentration en O_2 entre le point final et le temps initial ; faire la régression linéaire sur une série de mesure et à partir de la pente de calculer la consommation horaire. Cette méthode procure l'avantage d'obtenir un coefficient de corrélation permettant de rendre compte de la qualité de l'ajustement. La consommation horaire exprimée en $\mu\text{l O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ est fournie directement par la formule :

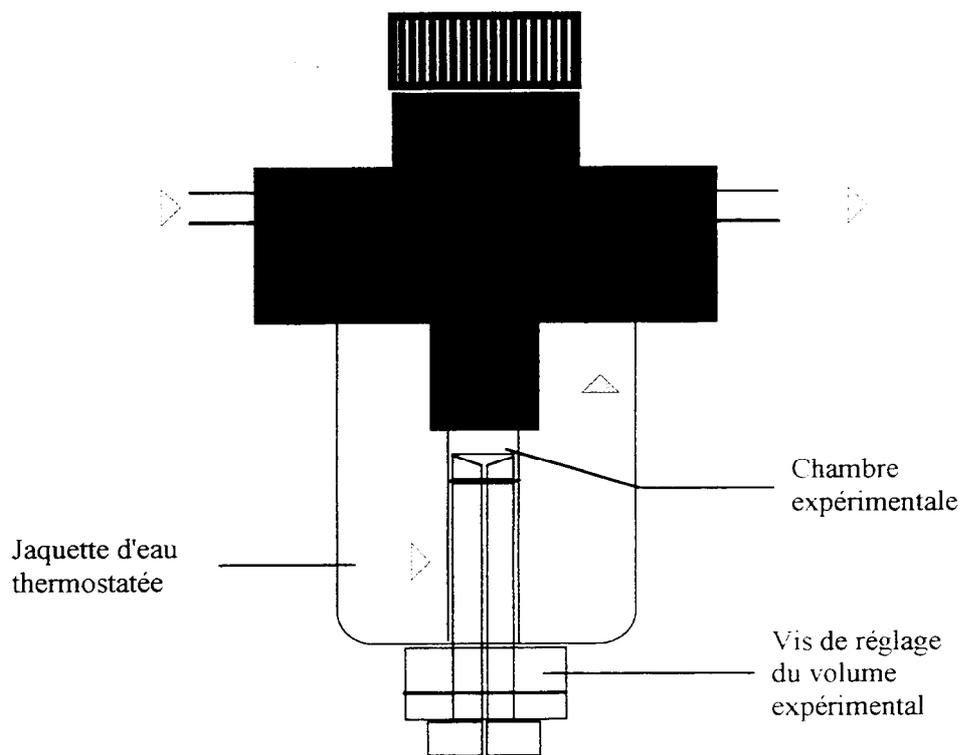


Fig. 67 : Schéma de la chambre respirométrique.

collectés sur la pente interne du récif nord de Tahiti. Une fois les animaux en place, les flacons sont fermés et placés à l'obscurité pendant 12 h.

L'analyse du NH_4^+ est réalisée au spectrophotomètre dans des cuves de 5 cm à parois épaisses sur des volumes de 5 ml, selon le principe de la réaction au bleu d'indophénol (Solorzano, 1969).

1-2-3 Les Fèces

Les manipulations ont été réalisées dans des verres de montre lavés à l'acide Chlorhydrique 0,1 N. Les prélèvements et le traitement de l'eau et de la méiofaune ont été réalisés de la même façon que pour la respiration. 4 à 5 individus ont été placés dans 4 ml d'eau de mer du site doublement filtrée sur 0,45 et 0,2 μm . Le verre de montre a ensuite été mis à incuber à température ambiante (24°C) pendant 4 h sous une boîte de petri renversée pour le protéger contre tout apport de matière externe et l'évaporation. Après incubation les individus ont été éliminés au pinceau propre et le verre de montre soigneusement rincé à l'eau distillée sur un filtre prégrillé de 0,45 μm . Le filtre est ensuite plié avec une pince dans du papier aluminium prégrillé à 550°C, et conservé à température ambiante. L'analyse du Carbone organique et de l'Azote organique a été réalisée à l'analyseur CHN au centre Orstom de Nouméa.

1-3 Mesure de la Production et facteurs de conversion

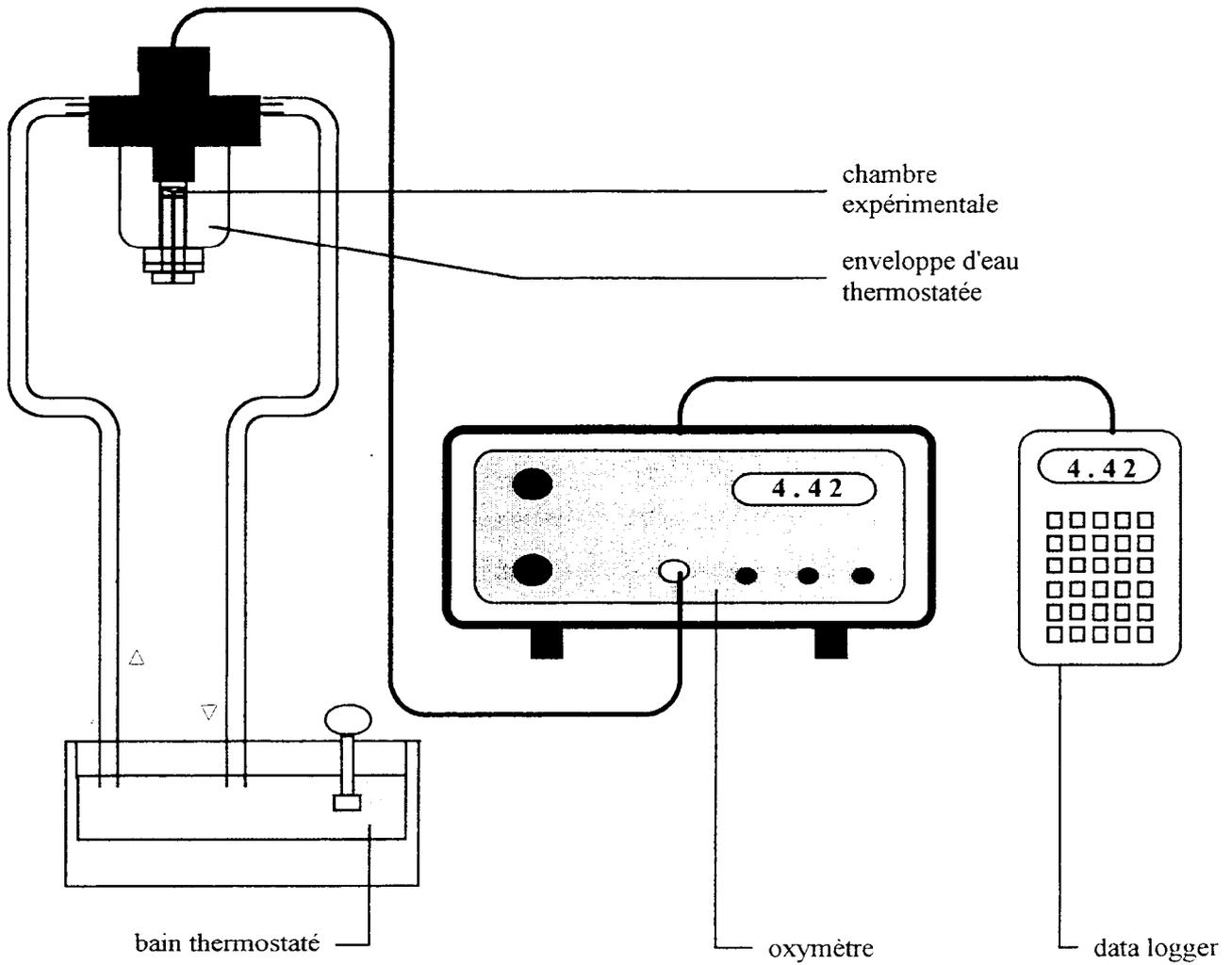
La production est un paramètre essentiel à acquérir. Plusieurs relations s'offrent à nous pour l'estimer. La plus simple est l'application d'une valeur de productivité (P/B). Toutefois, Alongi (1989a) fait remarquer qu'aucune étude ne justifie à l'heure actuelle l'application en milieu tropical de la valeur la plus souvent utilisée de 9. Il était donc intéressant de vérifier la possibilité de son application dans de tels milieux. Une autre possibilité est la détermination du P/B à partir de la relation de Banse et Mosher (1980). Cette relation est basée sur la corrélation qui semble exister entre le poids de l'individu et sa productivité. Toutefois la respiration ayant été choisie comme indicateur du métabolisme, une relation unissant la respiration à la production semblait préférable. Une relation générale a donc été retenue en l'absence de relation spécifique à la méiofaune tropicale. La production a été estimée à partir de la respiration en utilisant la relation établie pour les poïkilothermes de courte vie par Mc Neill et Lawton (1970).

$$P = 0,8039 R^{0,8262}$$

où P est la production exprimée en $\text{kcal m}^{-2} \text{an}^{-1}$ et R la respiration en $\text{kcal m}^{-2} \text{an}^{-1}$.

Une fois déterminée la production, différents coefficients ont pu être calculés tels :

- l'assimilation (A): $A = P + R$
- l'efficacité de production (Pe) : $Pe = P / (P + R)$



Caractéristiques de l'oxymètre:

Sensibilité de la sonde: $0.1 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$

Précision: $0.2 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$

Consommation de la sonde: $1 - 5 \cdot 10^{-11} \text{ mg O}_2 \text{ s}^{-1}$

Expériences

Volume expérimental: $100 \mu\text{l}$

Nombre d'animaux dans la chambre: 40 - 50 (Nématodes and Copépodes)
2 - 3 Polychètes

Durée de l'expérience: 4 h

Fig 68 : Schéma de montage de l'appareil respirométrique.

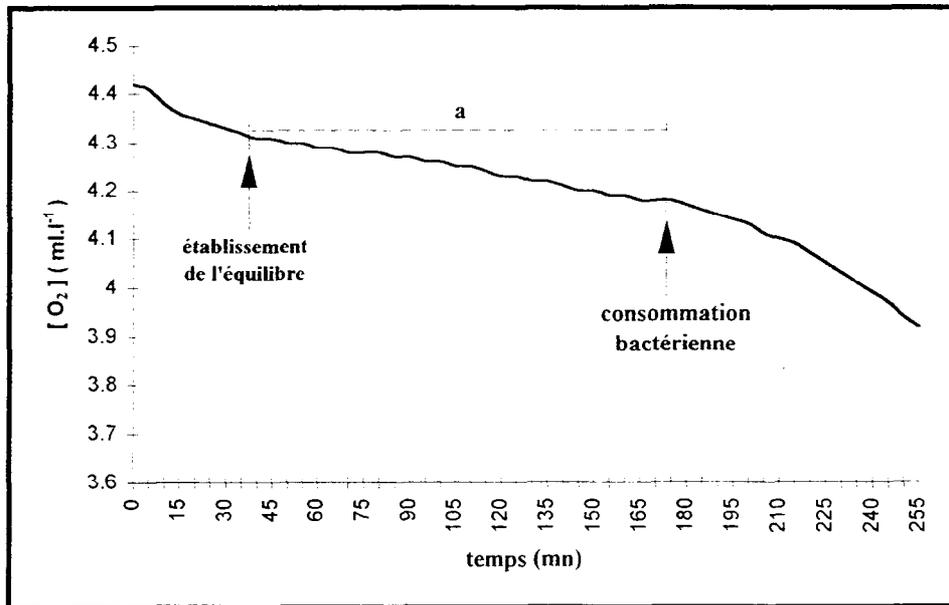


Fig. 69 : Exemple d'enregistrement obtenu avec le microrespiromètre Strathkelvin Instrument.
a : période retenue pour le calcul de la consommation d'oxygène

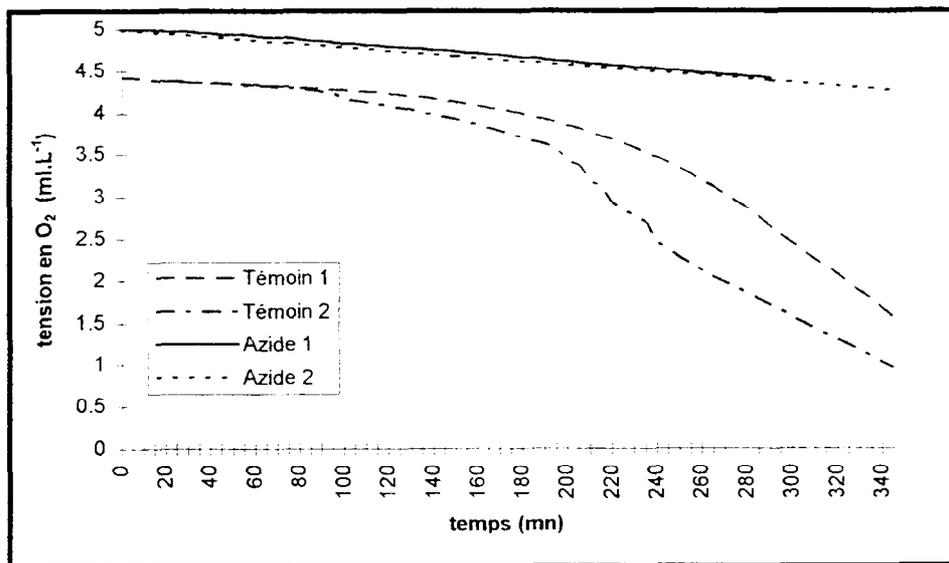


Fig 70 : Effet de l'azide de sodium sur la consommation d'oxygène de la sonde.

$$\Delta O_2 (\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}) = a (\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}) * (10^3 * 10^2 / 10^6)_{(\mu\text{l})} * 60_{(\text{mn})}$$

ou

$$\Delta O_2 (\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}) = a (\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}) * 6$$

Cette valeur est ensuite corrigée du nombre d'individus puis de la biomasse individuelle. Les résultats sont exprimés soit en $\text{nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ en divisant la consommation horaire par le nombre d'individus de l'expérimentation ; soit en $\text{nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$. Dans ce cas, les individus récupérés sont pesés et une biomasse moyenne par individu est déterminée. Cette biomasse moyenne est alors multipliée par le nombre d'individus de l'expérimentation. La détermination de la biomasse individuelle moyenne s'est avérée nécessaire car il n'a pas toujours été possible de récupérer la totalité des individus.

- L'indice Q_{10} a été calculé à partir d'une série de mesures réalisées à 5 températures différentes, 15; 20; 25; 30; 35°C par l'équation:

$$Q_{10} = \Delta O_2^{t+10} / \Delta O_2^t$$

Pour calculer le Q_{10} sur un intervalle de température différent de 10°C, la formule de Van't-Hoff doit être appliquée:

$$Q_{10} = [\Delta O_2^{t2} / \Delta O_2^{t1}] [10 / (t2-t1)]^{-1}$$

1-2 Excrétion

1-2-1 Mesure de l'ammonium excrété:

Notre protocole s'inspire largement proposé par celui de Gray (1985) et utilisé sur les nématodes du Récif de la Grande Barrière (GBR). Les incubations sont réalisées dans un flacon en polyéthylène à bouchon vissé de 20 ml lavé soigneusement à l'acide 0,1 N rincé 7 fois à l'eau du robinet et 7 fois à l'eau distillée. Les incubations ont été menées pendant 6 h à température ambiante (24°C), dans 15 ml d'eau de mer du large filtrée. De l'eau océanique a été utilisée pour ces analyses de préférence à l'eau du site de capture de la méiofaune, en raison de son extrême pauvreté en sels nutritifs et notamment en NH_4^+ . L'eau a été prélevée au moyen d'une bouteille Niskin à 15 m de profondeur à environ 700 m du récif de façon à éviter toute pollution d'origine insulaire. Au laboratoire, elle subit une double filtration sur 0,45 et 0,2 μm . Comme pour les expériences du Q_{10} , la méiofaune a été extraite de sédiments

2-1-2 Influence de la température sur les Nématodes.

Les consommations d'oxygène augmentent fortement avec la température. Cette augmentation se ralentit aux plus fortes températures. A 15°C la respiration est extrêmement faible et atteint la limite de détection (Fig. 72). Ceci se traduit parfaitement bien au niveau de l'indice Q_{10} . Calculé entre 20 et 30°C il est environ 10 fois inférieur à celui calculé entre 15 et 25°C. Cette valeur de Q_{10} entre 15°C et 25°C est extrêmement surprenante puisque le plus fort Q_{10} jamais enregistré sur un animal méiobenthique, en l'occurrence un nématode marin *D. brucei*, n'était que de 3,84 (Warwick, 1981). Ces mesures nous montrent que si les animaux survivent au moins quelques heures à 15°C, ils sont dans une léthargie complète de psychro coma (Lucas, 1993). En effet, lorsqu'ils sont extraits de la chambre respirométrique les nématodes sont totalement inertes. Mais après quelques minutes sous la loupe binoculaire la reprise de la locomotion apparaît. A ces températures les animaux n'ont plus aucune activité énergétique conséquente. Lorsque la température augmente ils reprennent progressivement une activité, ceci jusqu'à au moins 35°C.

Le Q_{10} calculé entre 25 et 35 montre que les nématodes sont bien adaptés à cette frange de température dont l'augmentation engendre un surcoût énergétique minimum. Cette valeur proche de 2, est très voisine de celle obtenue par Wieser et Schiemer (1977) dans la tranche thermique qu'ils ont considérée correspondre à l'optimum thermique de deux espèces de nématodes des Bermudes.

Une étude plus fine du Q_{10} entre 25 et 30°C montre que les nématodes de Tahiti sont parfaitement à leur optimum à des températures comprises entre 25°C et 30°C. Le Q_{10} calculé au moyen de la formule de Van't Hoff est de 0,5 entre 25 et 30°C, contre 1,5 entre 20 et 25, et 1,34 entre 30 et 35°C.

Les nématodes de Polynésie sont adaptés à leur environnement d'une remarquable stabilité thermique centrée autour de 28°C. Des températures de 34°C ont effectivement été enregistrées au mois de novembre 1993, début de l'été austral. Mais il s'agissait de températures de surface relevées sur de très faibles fonds (0,40 m) en plein midi. Il est également à noter que 1993 a été enregistrée comme une année El Niño Southern Oscillation (E.N.S.O.), caractérisée par une élévation anormale de température.

Ainsi il ressort de cette étude que les taux métaboliques enregistrés peuvent être comparés aux valeurs connues pour les milieux tempérés puisque les nématodes tropicaux ne sont pas en situation de stress mais bien à leur optimum thermique.

- la productivité (P/B) : P / B
- la consommation (C) qui a été définie comme la somme de la production, de la respiration et de l'excrétion carbonée : $C = P + R + F$
- l'efficacité d'assimilation (Ae) : $Ae = C / A$

Le calcul de la production nécessite l'emploi d'une même unité, dans ce cas la kcal. Des facteurs de conversion s'avèrent donc nécessaires pour transformer la respiration et les masses en équivalent énergétique. Les facteurs utilisés par Arias-Gonzales (1994) à Moorea ont été retenus :

$$1 \text{ g C} = 10 \text{ kcal (Crisp, 1971)}$$

$$1 \text{ l O}_2 = 4,83 \text{ kcal (Miller et al., 1971)}$$

2 RESULTATS:

2-1 *Respiration:*

2-1-1 Sensibilité de l'appareil.

L'appareil a été testé en effectuant de nombreuses manipulations à vide qui ont permis de déterminer sa consommation propre, sa fiabilité, et ainsi d'établir un protocole adapté à notre problématique.

La figure 69, montre le type d'enregistrement obtenu au moyen de cet appareil. Une première constatation est que la consommation n'est pas linéaire au cours de l'expérience. Au début, la tension en oxygène chute rapidement durant 30 mn environ puis la courbe se linéarise. Après un laps de temps variant de trois à quatre heures la consommation s'accroît à nouveau. En fait, la chute brutale du début n'est sans doute qu'un artefact expérimental lié à l'établissement des équilibres tant chimiques qu'électriques, liés à la mise en route de l'expérience. Ensuite une linéarisation de la courbe caractérise la consommation de la sonde elle-même et ce sont les valeurs liées à cette partie de l'expérience qui seront retenues pour l'établissement de la consommation horaire. Enfin la dernière partie de courbe lorsque la consommation chute rapidement peut-être attribuée à la croissance bactérienne. En effet, nous avons délibérément évité l'emploi d'antibiotiques du fait de leur utilisation délicate et du risque d'interférence avec la méiofaune.

Nous avons opté pour la simple filtration qui a l'avantage de la simplicité, mais présente l'inconvénient de ne pas empêcher la croissance bactérienne. En effet, la filtration sur 0,2 μm élimine plus de 90 % des bactéries de sorte leur respiration devient négligeable. Mais après une période estimée par Torreton (com. pers.) à 5 h environ après filtration, la respiration deviendrait sensible du fait de la multiplication des bactéries. Or la majorité des reprises de consommation rapide interviennent au bout

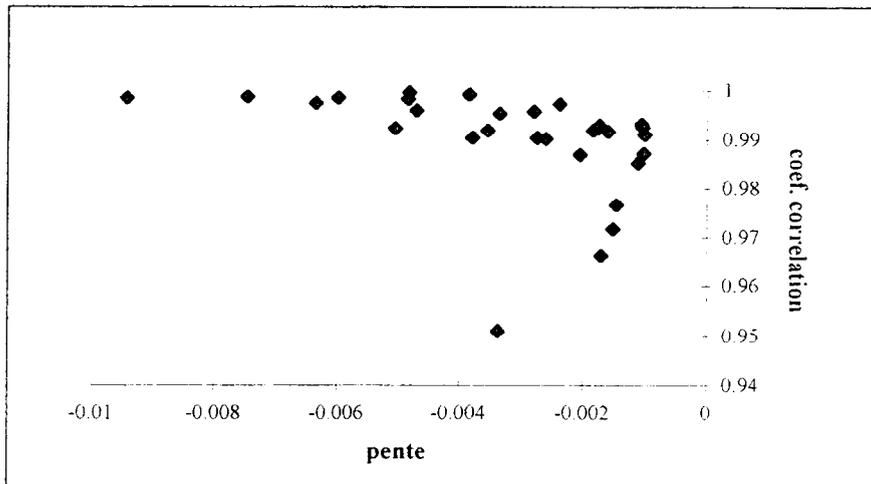


Fig. 71 : Relation entre la pente et le coefficient de corrélation de la régression

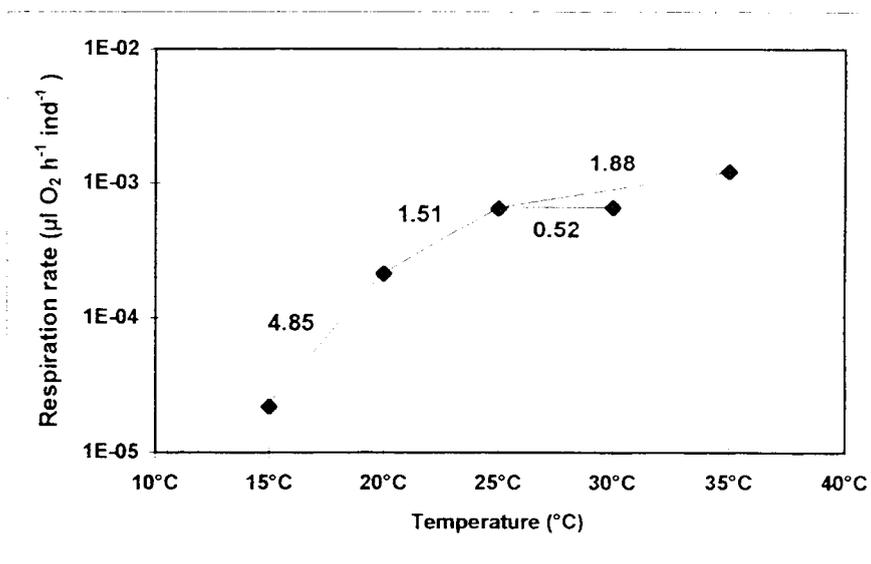


Fig. 72 : Effet de la température sur la respiration des nématodes. Les chiffres sont la valeur du Q10 entre les deux températures considérées. Les losanges représentent la respiration moyenne à la température considérée.

de trois à quatre heures de mesure, ce qui correspondrait effectivement à la respiration bactérienne, puisque l'eau est abandonnée une heure après la filtration afin de stabiliser les équilibres. Des tests effectués en présence d'azide de sodium (inhibiteur de la croissance bactérienne), indiquent une bonne linéarité de la consommation au-delà de cette période et tendent à confirmer l'hypothèse de la croissance bactérienne. (Fig. 70)

Les différentes mesures de blancs ont été reportées en fonction du temps. Il apparaît tout d'abord que les valeurs sont très disparates et évoluent largement entre une pente minimale de $-9,98.10^{-3}$ et une pente maximale de -9.10^{-2} soit dix fois supérieure, avec une pente moyenne de $-3,33.10^{-2}$. La médiane statistique est de $-2,68.10^{-2}$.

La figure 71 montre les valeurs de la pente reportées en fonction du coefficient de corrélation. Celui-ci tend à diminuer avec la pente car pour les plus faibles consommations observées la variation de tension en oxygène est si faible qu'elle atteint la limite de détection de l'appareil. A très petite échelle, ceci se traduit par des microescaliers diminuant la corrélation.

Discussion sur la technique :

La précision de l'appareil est très difficile à déterminer, constatation déjà effectuée par Atkinson et Smith (1973). Un certain nombre de paramètres difficilement contrôlables peuvent intervenir :

- La stabilité électrique: la mise sous tension provoque des perturbations dans les circuits qui s'estompent avec le temps. C'est pourquoi, conformément aux instructions du constructeur, l'appareil n'était jamais éteint mais simplement mis en veille.

- La stabilité thermique a une influence considérable. Celle-ci fut assurée au cours de l'expérience par un cryostat associé à une pompe chauffante maintenant la température avec une précision de $0,01^{\circ}\text{C}$. Cependant il n'est pas impossible que dans le cas des températures très éloignées de la température ambiante (manipulations à 35°C et 15°C) de rapides variations de température aient pu survenir lors de la mise en place des manipulations.

- L'agitation permettant à l'eau de se réoxygéner perturbe grandement les équilibres chimiques, de sorte qu'une stabilisation s'est avérée nécessaire. La durée de une heure nous est apparue être le meilleur compromis entre mise en place des équilibres chimiques et développement bactérien.

La variabilité des blancs étant relativement difficile à maîtriser l'utilisation d'une valeur moyenne de la consommation de la sonde ne semblait pas très indiquée. Aussi un blanc a été réalisé après chaque changement de membrane et utilisé comme valeur de la consommation de la sonde pour toute la série de manipulation ultérieure.

différente de la respiration par unité de masse, bien que toutes deux s'expriment dans les mêmes unités. L'équation, calculée à partir des valeurs expérimentales est (Fig. 74) :

$$R = 0,52 W^{0,70}$$

Recalculée en appliquant le facteur $b = 0,75$ afin de comparer les nématodes tropicaux aux animaux tempérés, la nouvelle équation devient alors:

$$R = 0,51 W^{0,75}$$

Warwick et Price (1979), ont recalculé l'intensité métabolique de différentes espèces de nématodes à partir des données publiées. Les calculs ont été effectués en supposant une biomasse individuelle moyenne pour chaque espèce obtenue par la méthode des biovolumes. Les facteurs de conversion proposés par Wieser (1960) ; une densité de 1,13 et une relation poids sec-poids humide de 0,25 ont été utilisés. Ils ont ainsi défini pour chaque espèce une intensité métabolique a' à 20°C permettant de comparer les différentes espèces entre elles. Nous avons, quant à nous, obtenu la biomasse directement par pesée. Pour pouvoir comparer nos résultats à cette liste, une correction est nécessaire pour convertir une biomasse calculée à partir des biovolumes en poids sec. Heip et al. (1985) ont calculé cette correction et 0,41 doit être retranché aux valeurs $\log a'$ de Warwick et Price (1979) pour être comparables à nos résultats.

L'intensité métabolique a moyenne à 28°C de notre relation, une fois appliquées les recommandations de Heip et al. (1985), situe les nématodes de Polynésie parmi les espèces dont l'intensité métabolique est rapide selon l'échelle proposée par Warwick et Price (1979). Cette échelle étant proposée à 20°C, nous avons corrigé de la température cette valeur a en appliquant le facteur Q_{10} de 1,9 calculé entre 28°C et 20°C. Une intensité métabolique a' a ainsi été calculée 20°C. Le coefficient a' place au contraire, les nématodes tropicaux parmi les espèces dont l'intensité métabolique est faible.

2-1-3-2 Les Copépodes

Comme les nématodes, les copépodes ont été très largement étudiés par Lasker et al. (1970), Klekowski (1971), Lasserre et Renaud-Mornant (1973), Lasserre et al. (1975). La moyenne générale de la consommation d'oxygène toutes stations confondues est de $2,36 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$, ce qui est du même ordre de grandeur que les consommations relevées dans la littérature. Il apparaît une forte variabilité des résultats notamment intrastations. Le test de Kruskal-Wallis indique qu'il faut accepter l'hypothèse nulle : pas de différence significative au seuil $\alpha = 0,05$ $p = 0,099$ et donc qu'une valeur moyenne de la consommation d'oxygène des copépodes pourra être utilisée pour une extrapolation à l'ensemble du lagon. La station M17 se différencie cependant des deux autres par des consommations sensiblement plus élevées (Fig. 75).

2-1-3 Respiration de la méiofaune du lagon de Tikehau:

Sur Tikehau, les trois sites échantillonnés sont considérés comme représentatifs des trois principales structures sédimentaires relevées au cours du programme "Atoll". A savoir une station de fond appelée M17, une station de faible profondeur à granulométrie moyenne (ST2) et une station intermédiaire par l'ensemble de ses caractéristiques (W9).

A chaque station des mesures de consommation d'oxygène ont été effectuées sur les principaux groupes taxonomiques que sont les Nématodes les Copépodes et les Polychètes, à l'exception de la station W9 où il a été impossible de capturer des Polychètes intacts.

2-1-3-1 Les Nématodes :

Les taux respiratoires par unité de poids les plus faibles sont enregistrés à la station du pinacle tandis que les plus fortes le sont à la station moyenne. Ces valeurs bien que faibles sont du même ordre de grandeur que celles obtenues dans la littérature en milieu tempéré Atkinson (1973), Warwick et Price (1979), Garcia (1982) et aux Bermudes, Wieser et al. (1974), Wieser et Schiemer (1977) Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis montre que les taux respiratoires mesurés aux différentes stations ne sont pas significativement différents entre eux au seuil $\alpha = 0,05$ $p = 0,095$. (Fig 73), que les valeurs soient corrigées en poids sec ou poids sec sans cendres. Ce même test réalisé sur les mesures de consommation individuelle fournit un résultat similaire. Les taux respiratoires par unité de poids les plus faibles sont enregistrés pour les biomasses individuelles les plus fortes ce qui est conforme aux règles des poikilothermes.

De nombreux auteurs, tel Sohlenius (1979) calculent la consommation d'oxygène de façon théorique en utilisant une relation d'allométrie du type

$$R = a W^b$$

avec R respiration en $\text{nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \text{ind}^{-1}$

W biomasse individuelle en μg poids sec ou frais

Le coefficient b représente la pente de l'évolution de la consommation en fonction du poids et il est d'usage de lui attribuer une valeur de 0,75. Certains auteurs (Klekowski, 1971) proposent 0,72 mais d'autres auteurs pensent que cette valeur serait trop faible pour la méiofaune tendant même vers 1 pour certaines espèces d'eau douce à des températures de 20-25°C (Heip et al., 1985). Le facteur a, quant à lui, représente l'intensité métabolique soit la respiration d'une unité de biomasse d'animal qui est

Les biomasses les plus fortes des copépodes sont enregistrées à la station de granulométrie moyenne.

2-1-3-3 Les Polychètes:

Les consommations n'ont pu être mesurées qu'à deux stations et le nombre de données collectées est trop faible (3 et 2) pour appliquer un test statistique. Les valeurs individuelles de respiration indiquent une consommation environ dix fois plus forte à la station de granulométrie moyenne des pentes de pinacle par rapport à celles observées à la station de fond (Fig. 76). Ceci représente des consommations de $0,37 \mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1} \mu\text{g}$ et $0,63 \mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1} \mu\text{g}$. Les Polychètes comme d'autres espèces de la méiofaune sont capables d'anaérobie facultative. Or les mesures de potentiel redox indiquent que dans le fond du lagon la couche oxygénée est de l'ordre de 1 cm, alors qu'elle atteint 3 cm sur les flancs du pinacle. La finesse de la couche oxygénée au fond du lagon indique un milieu mal drainé, favorable à des espèces supportant une faible tension en oxygène. Ces espèces ont généralement une demande en oxygène faible. Au contraire, sur les flancs du pinacle la porosité du sédiment et l'hydrodynamisme peuvent assurer le renouvellement de l'oxygène et permettre l'installation d'espèces ayant une demande en oxygène élevée.

2-1-3-4 Respiration de la méiofaune à l'échelle du lagon de Tikehau.

La respiration de la méiofaune a été calculée à l'échelle du lagon en utilisant d'une part la valeur moyenne de la consommation d'oxygène mesurée de chaque taxon corrigée du nombre d'individus présents à la station et, d'autre part calculée en fonction des biomasses de chaque taxon par station. Une moyenne annuelle a ensuite été calculée sur un mètre carré "idéal", c'est à dire en tenant compte du pourcentage des différents types sédimentaires relevés dans le lagon. Aucune correction saisonnière n'a été appliquée pour ce calcul. D'une part, parce que les conditions environnementales étant très stables sur l'année on peut raisonnablement supposer que la respiration ne subit pas de variations saisonnières conséquentes dues à celles-ci. D'autre part, la variation saisonnière du peuplement n'ayant pas été étudiée, aucune correction de biomasse ne peut être appliquée. Les résultats sont consignés dans les tableaux 19 et 20. Dans ces conditions la respiration lagonnaire s'élève à $1,59 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

En faisant l'hypothèse d'une respiration horaire du sédiment total, tous compartiments confondus, de $31 \text{ mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Charpy-Roubaud, 1986b), nous pouvons estimer que les deux principaux taxa de la méiofaune vraie et le principal taxon du mixobenthos interviennent pour environ 5 % de la demande totale en oxygène des sédiments du lagon.

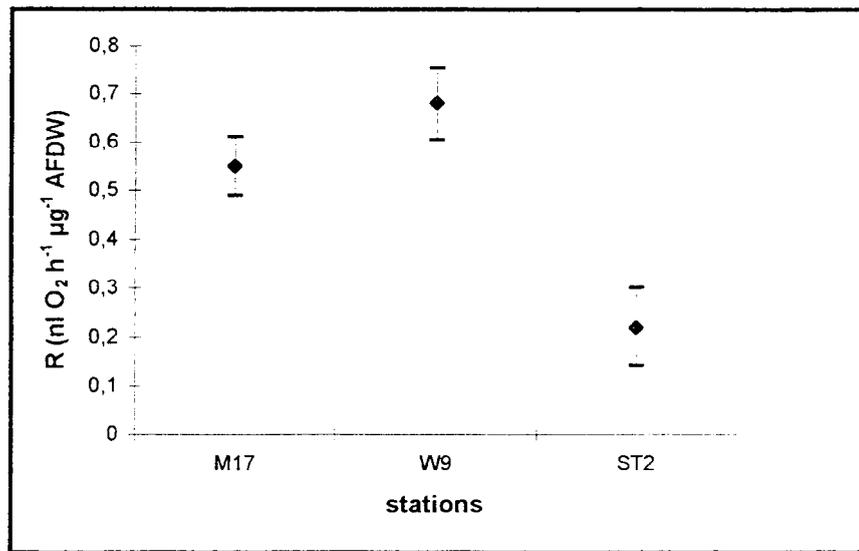


Fig 73: **Respiration des nématodes.** Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

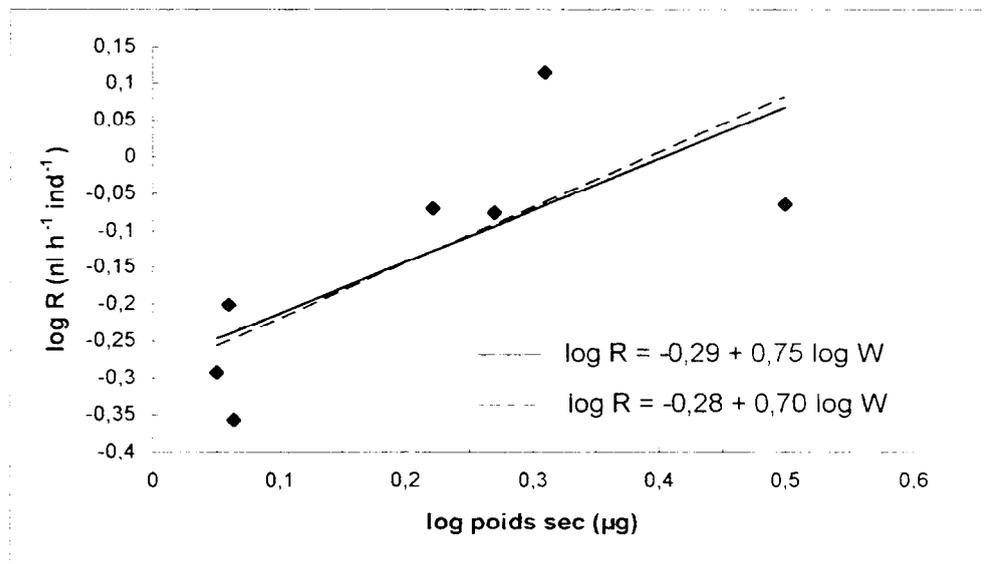


Fig 74 : **Relation d'allométrie Respiration - Poids sec des nématodes.** Points: respirations mesurées. Ligne continue: relation calculée par la regression linéaire. Ligne pointillée: relation calculée en utilisant le coefficient de 0,75

2-1-4 Discussion:

La signification écologique du Q_{10} a souvent été discutée et son interprétation reste assez difficile. En effet, bien que les auteurs s'accordent à dire que le Q_{10} minimum corresponde à la température d'acclimatation, cette valeur varie très largement et parfois aucune relation claire n'a pu être mise en évidence. En comparant les valeurs de Q_{10} une distinction a été faite entre des espèces dont le Q_{10} est de l'ordre de 1 et d'autres dont le Q_{10} est de l'ordre de 2. Les premières étant des animaux disposant de ressources nutritives plus ou moins stables, les secondes de ressources variables; (Klekowski et al., 1979 ; Schiemer, 1987). Dans ce cas de figure, les animaux de Tahiti étudiés seraient habitués à une ressource alimentaire variable, ce qui semble assez peu probable aux vues de la stabilité des conditions environnementales.

La comparaison des biomasses des nématodes étudiés à Tikehau montre que la station du pinacle diffère significativement des deux autres, les animaux prélevés y étant beaucoup plus gros. C'est un phénomène souvent remarqué (Atkinson, 1973 ; Shirayama et Swinbanks, 1986) et conforme aux règles régissant le métabolisme des poïkilothermes. Ne disposant pas d'appareil respiratoire, les échanges se font par diffusion cutanée, à travers tout le corps et le diamètre du corps devient un facteur limitant (Schiemer, 1987). Mais d'une façon générale, les consommations enregistrées à Tikehau sont parmi les plus faibles obtenues dans la littérature. Elles correspondent généralement aux valeurs obtenues soit pour de jeunes animaux (Wieser, 1960) soit pour des animaux peu nourris mais sont identiques aux valeurs obtenues par Atkinson (1973) pour des tensions en oxygène de 35 torr. Elles sont de même, très similaires à la valeur de 0,78 retenue pour une espèce de profondeur (Shirayama, 1991). Ce résultat appelle cependant quelques réserves du fait des différences de protocoles expérimentaux.

En effet, le fait de travailler sur un mélange d'espèces dans un volume restreint ne permet pas d'éviter la question d'une interférence toujours possible entre celles-ci. Un tel phénomène a été mis en évidence sur trois espèces d'oligochètes (Bringhurst et al., 1972). Ainsi la respiration du mélange des trois espèces s'est avérée plus faible que la somme des respirations de chaque espèce mesurées séparément.

Un effet de masse peut également survenir, puisque les consommations les plus fortes ont été obtenues aux densités les plus faibles. Ceci est cependant peu probable puisque la densité maximum des animaux dans la chambre était de 1 animal par 2 μ l (dans le cas de manipulations sur un seul individu le volume est de environ 1,5 μ l).

De plus nous avons manipulé à l'obscurité ce qui n'était pas le cas pour les mesures faites au Cartesian diver. Nous avons donc mesuré un métabolisme basal d'animaux qui bien qu'habitueés à de faibles intensités lumineuses se trouvaient probablement en activité réduite impliquant une respiration plus faible que celle pouvant être mesurée à la lumière.

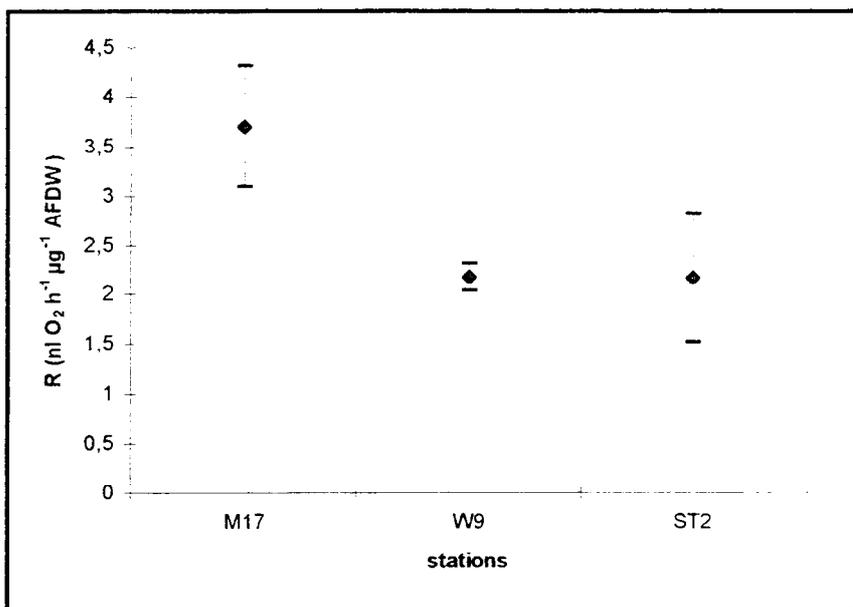


Fig 75 : **Respiration des copépodes**. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.

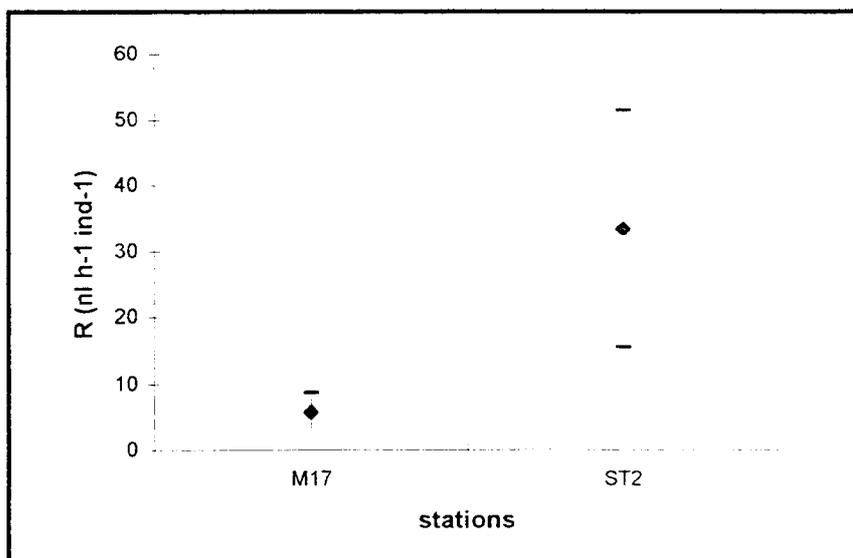


Fig 76 : **Respiration des polychètes**. Les barres verticales représentent l'erreur standard individuelle.



Auteurs	Site	biotope	R (ml O ₂ m ⁻² h ⁻¹)	% R Benthos
Boaden et Elhag (1984)	Irlande	intertidale	40	0,6
Davies (1975)	Ecosse	subtidale	1,8	-
Dye et al. (1978)	Afrique	intertidale	-	0,04 -2,2
Lasker et al. (1970)	Ecosse	intertidale	-	5
Lasserre et al. (1975)	France	intertidale	8,6 - 63	9 - 58,4
Smith et al. (1972)	Bermudes	intertidale	-	1,65
Schwinghamer et al. (1986)	Canada	intertidale	7,9	13,5 - 29,6
présent travail	Polynésie	subtidale	1,11	5

Tab. 21 : Comparaison de consommation d'O₂ par la méiofaune totale relevées dans la littérature. R : Respiration. %R : contribution de la méiofaune totale à la respiration totale.

Type de sédiment	Nématodes		Copépodes		Polychètes		total $\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot 10\text{cm}^{-2}$
	$\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot 10\text{cm}^{-2}$	%	$\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot 10\text{cm}^{-2}$	%	$\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot 10\text{cm}^{-2}$	%	
V-S	1,000	86,0	0,124	10,6	0,039	3,4	1,162
	0,370	68,7	0,090	14,6	0,078	14,6	0,538
	0,563	65,2	0,144	18,2	0,157	18,2	0,863
	0,706	80,0	0,137	4,4	0,039	4,4	0,882
S-V	0,237	44,7	0,137	25,8	0,157	29,5	0,531
	0,827	36,7	0,645	28,6	0,784	34,8	2,255
	0,426	43,4	0,124	12,6	0,431	44,0	0,981
	1,280	76,0	0,287	17,1	0,118	7,0	1,685
SF	0,784	43,4	0,197	10,9	0,823	45,6	1,804
	0,125	23,5	0,327	61,7	0,078	14,8	0,530
	0,399	37,0	0,287	26,6	0,392	36,3	1,079
	0,276	16,4	0,117	6,9	1,294	76,7	1,687

Tableau 19 : **Consommations d'oxygène des différents groupes par types sédimentaires**. Le pourcentage représente la contribution du groupe à la respiration totale à la station. V-S : Vase Sableuses (taux de pélites > 30 %) ; S-V : Sables Vaseux (Taux de pélites 10 < < 30 %) ; SF : Sables fins (taux de pélites < 10 %)

	V-S (47 %)	S-V (41,2 %)	SF (11,8 %)	moyenne
R ($\text{ml O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$)	0,970	1,363	1,275	1,203
R ($\text{ml O}_2\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$)	23,276	32,711	30,598	28,861
R ($10_2\cdot\text{an}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$)	8,501	11,948	11,176	10,542
R ($10_2\cdot\text{an}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) du lagon "idéal"	3,996	4,922	1,319	10,237

Tableau 20 : **Respiration moyenne de la méiofaune totale par type sédimentaire**. V-S : Vase Sableuse. S-V : Sable Vaseux. SF : Sable Fin.

	A	B	Moyenne	s-e
$\mu\text{mol ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$	$9.3 \cdot 10^{-6}$	$8.7 \cdot 10^{-6}$	$9 \cdot 10^{-6}$	$9 \cdot 10^{-7}$
$\mu\text{mol } \mu\text{g}^{-1} \text{ afdw h}^{-1}$	$3.1 \cdot 10^{-5}$	$2.9 \cdot 10^{-5}$	$3 \cdot 10^{-5}$	$8.5 \cdot 10^{-7}$
$\mu\text{g N mg}^{-1} \text{ dw h}^{-1}$	0.3	0.3	0.3	0.009

Tableau 22 : Excrétion horaire d'ammonium par les nématodes. A ; B : manipulations. s-e : erreur-standard individuelle.

		Nématodes		Copépodes		Polychètes	
		M	s-e	M	s-e	M	s-e
Carbone (C)	$\mu\text{mol ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$	0,009	0,0051	0,001	0,0006	0,118	0,0784
	$\mu\text{g } \mu\text{g}^{-1} \text{ (dw) h}^{-1}$	0,22	0,12	0,02	0,012	0,04	0,025
	$\mu\text{g } \mu\text{g}^{-1} \text{ (afdwt) h}^{-1}$	0,28	0,013	0,03	0,015	0,05	0,031
Azote (N)	$\mu\text{mol ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$	0,001	0,0004	0,001	0,0003	0,005	0,0046
	$\mu\text{g } \mu\text{g}^{-1} \text{ (dw) h}^{-1}$	0,03	0,011	0,02	0,007	0,01	0,005
	$\mu\text{g } \mu\text{g}^{-1} \text{ (afdwt) h}^{-1}$	0,04	0,014	0,02	0,008	0,01	0,008
C/N		5,9	1,58	1,4	0,17	8,2	3,89

Tableau 23 : Excrétions horaires de Carbone et d'Azote organiques sous forme de fèces par la méiofaune de Tikehau. M : moyenne (n = 2) ; s-e : erreur standard individuelle.

La valeur de l'intensité métabolique peut s'expliquer par la taille des individus utilisés qui étaient très gros. Warwick et Price (1979) montrent que les plus grandes espèces tendent à avoir une intensité métabolique plus forte que les petites. Les biomasses effectuées indiquent que nos animaux étaient de grande taille ce qui pourrait expliquer les faibles consommations liées à une intensité métabolique forte à 28°C. Cette contradiction n'existe plus si l'on considère les intensités métaboliques à 20°C, mais on peut se poser la question de la validité d'une comparaison à 20°C puisque cette température n'est pas dans le domaine thermique rencontré en Polynésie. A cette température les animaux se trouvent en situation de fort stress et donc leur métabolisme ne devrait plus être représentatif.

Une moyenne générale de la consommation pour les nématodes de $0,67 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ ou $0,42 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$ (DW), sera utilisée ultérieurement pour les calculs à l'échelle du lagon total.

Chez les copépodes, les valeurs obtenues sont du même ordre que celles obtenues en milieu tempéré notamment par Lasker et al. (1970) qui relèvent des consommations entre $1,3 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$ et $3,8 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$ entre 6 et 20°C chez *Asellopsis intermedia* copépode intertidal d'Ecosse avec une moyenne sur l'année de $1,5 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$. De même Lasserre et Renaud-Mornant (1973) observent des valeurs de l'ordre $0,09$ à $1 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \mu\text{g}^{-1}$. Il semble cependant que les copépodes tropicaux aient un métabolisme plus fort que celui observé en milieu tempéré ce qui est en accord avec le fonctionnement des poïkilothermes. Il est cependant très curieux de constater que les valeurs les plus fortes sont enregistrées à la station de fond où la couche oxydée est très limitée. Les poids secs sans cendres montrent que les copépodes de la station de fond sont sensiblement plus petits que ceux de la station à granulométrie grossière avec en moyenne $0,52 \mu\text{g}$ (AFDW) et $1,06 \mu\text{g}$ (AFDW) respectivement.

Les taux respiratoires des polychètes sont très voisins de ceux des copépodes et des nématodes. Ceci est en accord avec les résultats de Shirayama et Swinbanks (1986) sur des espèces de fond. La consommation d'oxygène des polychètes est donc essentiellement liée à leur taille. Leur fonctionnement général et leurs besoins par unité de masses sont donc similaires aux autres groupes.

A l'échelle du lagon, les valeurs sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans la littérature bien que difficilement comparables dans la mesure où la plupart des études de ce type ont été menées dans le domaine intertidal et en milieu tempéré (Tableau 21). Ce tableau ne contient que des études où la consommation de la méiofaune totale a été mesurée. Les valeurs très fortes de Lasserre et al. (1975) ont été obtenues dans le milieu extrêmement riche en méiofaune des marais d'Arcachon. De même, Warwick et Price (1979) ont calculé que les seuls nématodes contribuaient pour 25 % à la demande en oxygène du sédiment. Mais cette forte contribution des nématodes a été mesurée dans un milieu de vases estuariennes où la population méiofaunique était de 10 à 15 fois plus dense que le notre. De plus les nématodes représentaient 96 % de la population méiofaunique. Ces exemples de fortes contributions de la méiofaune sont des cas particuliers en raison d'une richesse méiofaunique exceptionnelle. Toutefois, la valeur brute de la respiration de la méiofaune de Tikehau apparaît faible,

2-2-3 Discussion sur l'excrétion

Les modalités de l'excrétion de la méiofaune marine sont à l'heure actuelle très peu connues. Seuls Harris (1973) et Gray (1985) ont fourni des valeurs pour les copépodes tempérés pour le premier et la méiofaune, notamment les nématodes, de la Grande Barrière de Corail pour le second. Les résultats obtenus ici sur les nématodes sont très insuffisants pour établir une relation taille-excrétion qui aurait permis une comparaison avec les données de la littérature. Nos taux d'excrétion sont plus faibles que ceux obtenus par Gray (1985) dont l'estimation donnait pour la méiofaune totale $0,621 \mu\text{g N mg}^{-1}(\text{dw}) \text{ h}^{-1}$, soit 1,79 fois plus. La comparaison avec Harris (1973) est plus difficile en raison des différences de température d'expérimentation et d'un milieu très particulier et stressant. Les valeurs obtenues par Gray sont du même ordre de grandeur que celles obtenues généralement sur le zooplancton par Ikeda et al. (1982) et Leborgne (1982) sur les copépodes planctoniques. Il est donc possible que nos valeurs soient sous-estimées peut-être en raison d'une trop forte densité des animaux dans les flacons expérimentaux. En effet, il semble que la surpopulation entraîne une diminution de l'excrétion azotée (Harris, 1973). Le rapport O/N (Oxygène / Azote) est de 48 ce qui impliquerait la dégradation d'un substrat extrêmement pauvre en azote (Leborgne, 1986). Le rapport O/N est susceptible de varier en fonction de la composition chimique du substrat dégradé. Ainsi la dégradation d'une matière organique principalement composée de lipides ou d'hydrates de carbone pauvres en azote, provoquerait l'augmentation de ce rapport. Si le substrat est totalement dépourvu d'azote, le rapport O/N tendrait alors vers l'infini. Toutefois, l'analyse de ce rapport implique la connaissance de l'azote total excrété par l'animal. En ne considérant que le NH_4^+ comme c'est le cas ici, on introduit un biais. Cependant, d'autres expérimentations réalisées avec une plus faible densité d'animaux n'ont pas permis de confirmer cette hypothèse. Quelques conclusions concernant le rôle de la méiofaune, ou du moins des nématodes dans le cycle du NH_4^+ , peuvent cependant être tirées. Supposant une excrétion continue sur toute la journée, nos données correspondraient à une production azotée des nématodes de $200,4 \mu\text{mol NH}_4 \text{ j}^{-1} \text{ m}^{-2}$, pour un mètre carré "idéal". Le flux à l'interface eau-sédiment mesuré sous cloche et en présence d'oxygène à Tikehau (Charpy-Roubaud et Charpy, 1994) serait un dégagement quotidien de $1,535 \mu\text{mol NH}_4 \text{ j}^{-1} \text{ m}^{-2}$. La production de NH_4 par la méiofaune serait donc très largement supérieure au flux à l'interface eau-sédiment. L'azote minéral est susceptible d'être immédiatement exploité par les bactéries et la microflore benthique (Gray, 1985 ; Sunbäck et Granéli, 1988). Ces organismes en captant les nutriments agiraient comme une sorte de filtre biologique limitant le flux en provenance du sédiment vers la colonne d'eau (Henriksen et al., 1981). Ce rôle serait d'autant plus important pour les bactéries que la matière organique du sédiment serait pauvre en nutriments (Gerlach, 1978). Ainsi, Cushing (1975) estime-t-il qu'une "minéralisation rapide et efficace par les brouteurs est plus importante pour la productivité que la quantité totale de nutriments disponible". La méiofaune

particulièrement si on la compare à celles de Boaden et Ehlag (1984) et de Lasserre et al. (1975). Mais, la consommation d'oxygène par la méiofaune de Tikehau est sous-estimée puisque seule une partie de celle-ci est prise en compte. Bien que les groupes considérés représentent 88 % de la méiofaune totale, notre étude exclue des groupes telles que les Turbellariés et les Oligochètes qui sont des aérobies stricts et sont donc susceptibles de tenir une place non négligeable dans la respiration totale de la méiofaune. En revanche, en valeur relative, la participation de la méiofaune à la demande totale du sédiment en oxygène mesurée à Tikehau fait partie des plus fortes participations relevées dans la littérature. Ainsi les $40 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ mesurés par Boaden et Ehlag (1984) ne représentent que 0,6 % de la demande totale en oxygène. Avec seulement $1,11 \text{ ml O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ la méiofaune de Tikehau contribue pour 5 % à la demande totale du sédiment, bien que le lagon de Tikehau présente toutes les caractéristiques d'un milieu où cette participation serait supposée faible (subtidal avec un sédiment peu oxygéné). Il importe donc de distinguer la valeur absolue et la valeur relative de la respiration. La valeur relative permet de considérer que la méiofaune en milieu corallien tient une place importante dans le cycle du carbone. Si l'on considère un rapport de biomasse de 1 entre la méiofaune et la macrofaune et qu'à biomasse égale un polychète ne consomme pas plus qu'un nématode, on peut considérer que le benthos total n'excède pas 15% de la consommation totale du sédiment. Le reste serait le fait des bactéries et de la microflore. Le rôle principal de la méiofaune serait donc principalement de maintenir les bactéries en phase de croissance constante.

2-2 L'excrétion

2-2-1 L'ammonium

Seules deux manipulations (A et B) sur des nématodes ont fourni des résultats qui sont présentés dans le tableau 22. L'excrétion moyenne pour les nématodes est de $0,3 \pm 0,1 \text{ } \mu\text{g N mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$. A l'échelle du lagon ce sont $8,3 \text{ } \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ h}^{-1} \text{ m}^{-2}$ qui sont ainsi libérés par les seuls nématodes. Mais étant donné le très faible nombre de mesures, ce résultat ne constitue qu'une valeur indicative de l'excrétion azotée. Il ne doit donc être considéré que comme un ordre de grandeur.

2-2-2 Les fèces.

Les mesures de rejet des fèces sont présentées dans le tableau 23. Les rejets individuels horaires moyens de Carbone organique sont de $0,11 \pm 0,06$; $0,01 \pm 0,08$ et $1,42 \pm 0,94 \text{ } \mu\text{C ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$, pour les nématodes, copépodes et polychètes respectivement. Les excrétions ne sont pas significativement différentes selon les groupes (Kruskal-Wallis : $p = 0,101$). En revanche, à l'échelle du lagon, l'excrétion horaire de carbone organique par les différents groupes est différente en fonction des stations mais pas

n'y a aucune corrélation entre densité de méiofaune et production bactérienne dans les sédiments tropicaux. Tietjen et Alongi (1990) considérant même que dans les mangroves la méiofaune ne jouerait pas un rôle majeur dans le recyclage de la matière organique. La méiofaune favoriserait donc la production bactérienne non seulement par sa consommation mais également par la production rapide de substrats vierges facilement colonisables par celles-ci, soit sous forme de mucus, soit sous forme de pelotes fécales. Ainsi le système est basé non plus sur le volume d'un compartiment, c'est à dire sa biomasse ou son nombre d'individus, mais sur le rapport entre le volume du compartiment et sa ressource nutritive. En effet, l'efficacité d'assimilation semble varier en fonction de la quantité de nourriture disponible pour les consommateurs. Dans ce cas de figure, les fluctuations de la quantité de la méiofaune ne seraient pas automatiquement retranscrites en amont sur les bactéries. Si l'on considère que la méiofaune régule la production bactérienne par la prédation, la reminéralisation est donc étroitement liée à la consommation des bactéries par les prédateurs, donc à leur densité. Cette densité est susceptible de varier en fonction de la prédation ou d'événements saisonniers liés à la biologie des espèces, par exemple une reproduction qui ne serait pas continue. En revanche, si la méiofaune régule la production bactérienne principalement par excrétion, un certain découplage pourrait se créer permettant à la reminéralisation d'être moins affectée par la densité du prédateur. En effet, lorsque la ressource nutritive est faible par rapport à la quantité du prédateur, l'efficacité d'assimilation de ceux-ci augmente en diminuant leur rejets. Cette diminution individuelle est relativisée à l'échelle de la population qui est plus abondante. A l'inverse, si la densité des prédateurs est plus faible et que la ressource nutritive est la même que précédemment, la ressource par individu augmente et l'efficacité d'assimilation décroît, induisant une augmentation de la production de fèces en quantité et en qualité, maintenant une forte production bactérienne et une forte capacité de minéralisation induite par la fourniture de substrats colonisables. Ce système présente l'avantage d'un certain découplage entre ressource nutritive et minéralisation. Ainsi les fluctuations de la méiofaune seraient amorties au niveau de la reminéralisation. En aval le phytobenthos pourrait ainsi se développer sur la base d'une quantité de nutriment relativement constante maintenant la stabilité de l'écosystème. De même, un apport organique exceptionnel pourrait être pris en charge plus facilement, puisqu'il ne dépendrait pas uniquement de la quantité des décomposeurs.

2-3 Estimation de la production méiofaunique.

La production de la méiofaune a été calculée sur la base de la respiration horaire obtenue sur les trois groupes taxonomiques principaux. Les résultats sont très différents selon que le calcul est fait à partir de la respiration par unité de masse ou à partir de la respiration par individu (tableau 24).

des strates sédimentaires, sauf dans le cas des polychètes (Kruskal-Wallis : $p = 7,87 \cdot 10^{-5}$). L'excrétion de carbone par les nématodes est maximale dans les sédiments riches en pélites ($124,1 \pm 39,78 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) et minimale dans les sédiments pauvres en pélites ($93,46 \pm 13,96 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) mais ces différences ne sont pas significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,44$). De même, les variations observées chez copépodes ne sont pas significatives, toutefois leur contribution est sensiblement plus faible que celle des nématodes. Dans les sédiments à faible taux de pélites la contribution des copépodes est maximale ($3,17 \pm 1,18 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Les polychètes suivent la même évolution que les copépodes ($15,19 \pm 3,45 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ dans les sables fins contre $1,64 \pm 0,95$ dans les vases sableuses). Le carbone organique excrété par ces principaux groupes de la méiofaune est en moyenne de $116,14 \pm 19,53 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ pour le lagon. Le carbone excrété ne varie pas significativement en fonction de la strate sédimentaire (Kruskal-Wallis : $p = 0,68$). Ce sont donc les nématodes qui contribuent le plus à l'excrétion de carbone et ce quelle que soit la strate sédimentaire considérée. Leur contribution est maximale dans les vases sableuses avec 96,9 % de l'excrétion. Elle reste également très forte dans les sédiments fins avec 84,5 %. Dans ces sédiments, copépodes et polychètes obtiennent leur plus fortes contributions avec $4,06\% \pm 2,63$ et $12,5\% \pm 6,35$, respectivement. Celles-ci diminuent lorsque le taux de pélites augmente.

L'azote organique excrété par cette voie est de $0,017 \pm 0,07$, $0,01 \pm 0,05$ et $0,07 \pm 0,79 \text{ } \mu\text{g N ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour les nématodes, copépodes et polychètes respectivement ce qui représente une élimination horaire d'azote organique de $19,6 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. L'excrétion de l'azote évolue de la même façon que le carbone. L'excrétion cumulée de ces trois groupes ne varie pas significativement en fonction de la strate sédimentaire (Kruskal-Wallis : $p = 0,83$) et ce sont les nématodes qui contribuent le plus à l'excrétion notamment dans les sédiments les plus fins où ils représentent 92,1 % de l'excrétion organique azotée, soit $19,2 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1} \pm 2,83$. Leur contribution minimale dans les sédiments fins reste élevée avec 72,8 %. Les copépodes ont des contributions modérées comprises entre 5,6 % dans les sédiments fins et 14,03 % dans les vases sableuses de mêmes que les polychètes avec au maximum 14,2 % et au minimum 2,25 % dans les sédiments les plus fins.

Le rapport Corg/Norg (C/N) varie entre 1,42 et 8,25 selon les groupes (Tableau 23) mais les variations observées ne sont pas significatives (Kruskal-Wallis : $p = 0,156$). A l'échelle du lagon celui-ci varie significativement en fonction de la strate sédimentaire (Kruskal-Wallis : $p = 0,0002$). Il est maximum dans les sédiments à fort taux de pélites (6,13) et minimum dans les stations à faibles taux de pélites (5,56).

- Nématodes :

Calculée sur la biomasse, la production annuelle moyenne des nématodes est $0,446 \pm 0,0682$ g C $m^{-2} an^{-1}$. Cette production n'est pas significativement différente selon les types de fond sédimentaire. De même, l'efficacité de production, la productivité et l'efficacité d'assimilation ne diffèrent pas selon ce critère. Les moyennes toutes stations confondues de ces trois paramètres étant de $Pe = 0,366 \pm 0,0097$; $P/B = 3,13 \pm 0,138$ et $Ae = 0,0014 \pm 0,000022$ respectivement. En revanche, calculée sur la respiration par individu, la production moyenne des nématodes toutes stations confondues est de $1,084 \pm 0,197$ g C $m^{-2} an^{-1}$, soit 2,4 fois supérieure à la valeur estimée précédemment. Cette différence se retrouve au niveau des autres paramètres puisque l'efficacité de production est de $Pe = 0,326 \pm 0,01$, la productivité de $P/B = 7,49 \pm 0,602$ et l'efficacité d'assimilation $Ae = 0,0037 \pm 0,00029$. La différence observée pour chacun de ces paramètres en fonction du type de fond est significative sauf dans le cas du P/B. La comparaison des deux méthodes de calculs indiquent que les résultats sont statistiquement différents, ainsi le calcul avec les densités fournit des résultats plus élevés pour tous les paramètres.

- Copépodes

Les résultats obtenus pour les copépodes, présentent des différences similaires quoique plus atténuées. Ainsi la production moyenne obtenue à partir de la biomasse est de $Pb = 0,425 \pm 0,084$ g C $m^{-2} an^{-1}$ contre $Pd = 0,265$ g C $m^{-2} an^{-1}$ à partir de la densité. Le test de comparaison des moyennes de même que le test de Kolmogorov-Smirnoff n'indique pas de différence significative entre les deux méthodes (K-S : $p = 0,517$). Il n'existe dans aucun des cas de différence de la production en fonction du type de fond. De même l'efficacité de production est similaire quelle que soit la méthode (K-S : $p = 0,517$) $0,373 \pm 0,012$ ou $0,362 \pm 0,012$ et le test de Kruskal-Wallis ne décèle aucune différence significative en fonction du type de fond ($p = 0,961$ ou $p = 0,197$). En revanche le rapport P/B est différent selon la méthode de calcul (K-S : $p = 0,00025$). Ainsi le P/B basé sur la respiration par unité de biomasse est de $14,99 \pm 0,86$ tandis qu'il est de $19,68 \pm 2,31$ par la seconde méthode. Ces différences ont pour conséquences des variations de la productivité moyenne en fonction du type du fond dans le second cas (K-W : $p = 0,048$) avec notamment les SF et STF différentes, tandis que dans le premier cas la productivité est similaire quelle que soit la strate (Kruskal-Wallis : $p = 0,961$). Evoluant de la même façon que la productivité, l'efficacité d'assimilation montre les mêmes différences. Les deux méthodes ne sont pas équivalentes puisque l'efficacité d'assimilation moyenne est de $0,0564 \pm 0,0011$ pour la première méthode et de $0,074 \pm 0,0073$ pour la seconde (K-S : $p = 8,3 \cdot 10^{-7}$). Elle est identique en fonction du type de fond selon la première méthode de calcul mais les résultats des fonds SF et STF sont différents selon la seconde méthode (Kruskal-Wallis : $p = 0,048$).

joue donc un rôle important dans la minéralisation par la production de l'azote minéral qui favorise tout à la fois production bactérienne et phytobenthique.

De même, les taux d'excrétion de carbone et d'azote organique particulaire sont très largement supérieurs à ceux de carbone et d'azote minéral (respiration et excrétion de NH_4). Il est assez difficile d'interpréter la signification de ces fèces qui sont un mélange de matière organique ayant transité dans le tractus digestif aussi bien que de produits finaux du métabolisme tels que les mucus dans une proportion non quantifiable. Celui des nématodes et des polychètes est voisin du rapport C/N de la matière organique qui sédimente ($C/N_{\text{MOP}} = 5,6$), indiquant une assimilation de l'azote par ces animaux. En revanche, le rapport C/N des copépodes est étonnamment faible et impliquerait un enrichissement des excréments en azote. Cet enrichissement pourrait s'expliquer par la production d'un mucus riche en azote. Mais la question de la provenance de cet azote se pose ? L'artefact expérimental est peu probable dans la mesure où les manipulations ont été menées simultanément sur les trois taxa dans du matériel ayant subi un traitement identique (nettoyage, matériel utilisé etc.). Il existe une forte communauté de cyanobactéries fixatrices d'azote moléculaire (N_2) dans les lagons d'atoll et notamment à Tikehau (Charpy et Charpy-Roubaud, 1990). Un lien trophique unissant ces deux groupes, tel que prédation ou symbiose, pourrait-il expliquer un tel résultat ?

Cependant, la forte production de matière organique suggère une très faible efficacité d'assimilation. La matière organique transiterait rapidement dans le tube digestif en y subissant une très faible transformation. Elle serait relarguée rapidement sous forme de produits non métabolisables par la méiofaune mais utilisables par d'autres organismes dont les bactéries. Ainsi la méiofaune favoriserait l'activité bactérienne en fractionnant la matière organique déposée et en modifiant sa structure la rendant plus accessible aux décomposeurs (Gerlach, 1978). Rieper-Kirchner (1990) a remarqué en laboratoire que des débris végétaux sont reminéralisés beaucoup plus rapidement par les bactéries en présence de méiofaune. De plus, la production de pelote fécale est très rapide si les animaux sont bien alimentés (3-5 pelotes par heure). La méiofaune aurait donc un double rôle à jouer :

- Tout d'abord un rôle de minéralisation directe aboutissant à des produits du métabolisme exploitables par les micro-organismes.

- En second lieu, elle permettrait aussi la mise à disposition rapide, d'une partie plus ou moins réfractaire, de la matière organique, pour des micro-organismes plus performants tels que les bactéries.

La méiofaune a longtemps été considérée comme un stimulant de la croissance bactérienne en raison de son activité prédatrice qui maintient les bactéries en phase de croissance par consommation de celle-ci, en allant jusqu'au gardening (Riemann et Schrage, 1978). Nehring et al. (1990) considèrent également que les sécrétions des nématodes favoriseraient plutôt la fixation des particules fraîchement sédimentées par adsorption. De même les nématodes sont susceptibles de créer des tubes qui s'étendent verticalement dans le sédiment sur un centimètre voire plus. Les animaux se déplacent activement de haut en bas favorisant ainsi les échanges entre la colonne d'eau et le sédiment. Ainsi ils favoriseraient l'apport d'oxygène pour les bactéries qui seraient plus productives. Pourtant, Alongi (1989a) note qu'il

Auteurs	taxon	méthode	Pe	Ae
Tietjen (1980)	nématode	élevage	79	6
Tietjen (1980)	nématode	élevage	80	18
Tietjen (1980)	nématode	élevage	97	26
Schiemer et al. (1980)	nématode	élevage	35 - 87	12 - 52
Warwick (1981)	nématode	élevage	71 - 87	-
Schiemer (1982)	nématode	élevage	48-63	-
Herman et Vranken (1988)	nématode	élevage	60 - 40	18 - 27
Harris (1973)	copépode	terrain	13	75,4
Herman et al. (1984)	copépode	terrain	36	-
Herman et al. (1984)	copépode	terrain	37	-
Li et al. (1996)	nématode	élevage	53	24
Li et al. (1996)	nématode	élevage	86	26
Li et al. (1996)	nématode	élevage	77	26
Présent travail	nématode	terrain	36-39	0,14
Présent travail	copépode	terrain	37-38	5,7
Présent travail	polychète	terrain	40-46	0,3-0,6

Tableau 25 : **Efficacités de production et d'assimilation relevées dans la littérature.** Méthode : voie expérimentale utilisée. Elevage : mesures effectuées sur des espèces maintenues en élevage. Terrain : mesures effectuées au laboratoire sur des individus prélevés sur le terrain. Pe : efficacité de production ; Ae : efficacité d'assimilation.

Type defond	Sp	P				Pe				P/B				Ae			
		P b		P d		Pe b		Pe d		P/B b		P/B d		Ae b		Ae d	
		M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	M	s-e	m	s-e	M	s-e	M	s-e
Pélites < 10 %	N	0,26	0,05	0,43	0,083	0,39	0,01	0,36	0,01	3,5	0,15	5,8	0,25	0,001	0,00002	0,003	0,00004
	C	0,42	0,096	0,54	0,123	0,37	0,016	0,36	0,015	14,8	1,05	18,8	1,34	0,056	0,00139	0,073	0,0017
	P	0,31	0,134	1,40	0,612	0,40	0,028	0,33	0,027	2,6	0,31	11,4	1,15	0,006	0,0003	0,032	0,0006
	Tot	0,93	0,098	2,09	0,529	0,36	0,005	0,33	0,013	5,6	1,24	10,3	0,81	0,005	0,001	0,011	0,001
Pélites 10 < < 30 %	N	0,49	0,048	1,23	0,14	0,36	0,006	0,32	0,006	3	0,08	7,6	0,34	0,001	0,00006	0,004	0,0002
	C	0,43	0,054	0,62	0,086	0,37	0,007	0,35	0,007	14,7	0,44	21,9	1,27	0,056	0,0006	0,085	0,0041
	P	0,20	0,036	1,12	0,202	0,41	0,01	0,33	0,009	2,8	0,12	15,8	0,74	0,006	0,0001	0,043	0,0009
	Tot	1,12	0,104	2,98	0,28	0,37	0,006	0,32	0,005	4,1	0,14	11	0,39	0,003	0,0001	0,009	0,0006
Pélites > 30 %	N	0,45	0,053	1,12	0,14	0,37	0,009	0,32	0,008	3,1	0,13	8	0,60	0,001	0,00002	0,004	0,0002
	C	0,42	0,083	0,4	0,07	0,38	0,013	0,38	0,011	15,5	0,94	16,9	2,41	0,057	0,0012	0,061	0,0065
	P	0,10	0,032	0,55	0,18	0,46	0,016	0,37	0,015	3,4	0,21	20,2	1,37	0,007	0,0002	0,049	0,0014
	Tot	0,96	0,145	1,99	0,27	0,35	0,01	0,33	0,009	4,6	0,23	10,2	0,71	0,003	0,0002	0,006	0,0004

Tableau 24 : **Production et productivité de la méiofaune de Tikehau par type sédimentaire.** P : Production ($\text{g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) calculée à partir de la biomasse et de la densité (respectivement P b et P d). Pe : efficacité de production. P/B : productivité (rapport Production / Biomasse). Ae : efficacité d'assimilation. N ; C ; P ; Tot : respectivement, Nématodes ; Copépodes ; Polychètes ; Total des trois groupes.

anaérobies, l'assimilation pourrait être profondément mésestimée. Enfin le poids d'un juvénile à l'éclosion est très inférieur à celui de l'oeuf dont il est issu. La perte de poids enregistrée pouvant atteindre 75 % chez certains nématodes. Dans le cas des élevages, ceci pose le problème de la définition même de ce qui doit être considéré comme production. La matière mise dans l'oeuf ou la masse du juvénile ? Ainsi, les données de Schiemer (1982) corrigées en appliquant la perte de poids comme "production négative" indiquent une efficacité de production de 40 % au lieu de 63 %. Une valeur de 40 % semble donc être relativement constante pour l'efficacité de production de la méiofaune à travers le monde et ce quel que soit le milieu.

L'efficacité d'assimilation calculée à Tikehau est extrêmement faible et doit être considérée comme sous-estimée. L'efficacité d'assimilation varie selon les sources nutritives considérées. Elle dépend moins du groupe taxonomique que du groupe trophique. On utilise des rapports de l'ordre de 10 à 20 % pour les détritux (Arias-González, 1994) 50% pour les bactéries et le microphytobenthos et 80 % pour les prédateurs d'autres animaux. Chardy et Clavier (1988) ont estimé par défaut à 8 %, l'efficacité d'assimilation de l'ensemble bactérie-méiofaune, nécessaire au fonctionnement de leur modèle du lagon de Nouvelle-Calédonie, constatant que cette valeur concordait avec la valeur préconisée par Newell et al. (1982) pour la boucle microbienne. Pour les nématodes, l'efficacité d'assimilation est très variable de 6 % (Tietjen, 1980) à 52 % (Schiemer et al., 1980). Cette efficacité est susceptible de varier pour une même espèce en fonction de la quantité de nourriture disponible. Ainsi *Plectus palustris* voit son efficacité d'assimilation augmenter de 12% lorsque la nourriture est abondante à 52% lorsque celle-ci se raréfie (Schiemer et al., 1980). Les valeurs estimées dans ce travail sont inférieures à 1 % quelle que soit la méthode utilisée. Ceci est à attribuer aux valeurs très fortes de production de fèces qu'il apparaît donc raisonnable de considérer comme surestimées. En effet, si l'on estime le rapport O/N_T avec N_T la somme de l'azote excrété sous forme de fèces et de NH_4^+ , le rapport devient très inférieur à 1. Ceci veut dire que la quantité d'azote libérée est supérieure à l'énergie dépensée pour la produire. Cette sur-estimation peut être attribuée à la définition même des fèces qui représente la matière organique ingérée mais non assimilée (Lucas, 1993). Le protocole expérimental utilisé inclut dans les fèces une certaine quantité de matière organique provenant des sécrétions des animaux, qui seraient donc non plus des fèces, mais des produits métabolisés rejetés dans l'environnement. En bioénergétique cette production est définie sous le terme PS2 (Lucas, 1993). Cette quantité de matière serait donc déjà incluse dans le calcul de la production obtenue par la respiration. La consommation déterminée ici comme la somme de l'assimilation et des fèces serait donc surestimée par l'incorporation dans les fèces d'une certaine partie de la production, partie qui serait alors comptée deux fois. La production de fèces chez le buccin atteint 27 % de l'énergie métabolisable (Lucas, 1993). L'efficacité d'assimilation étant une constante, le rapport Assimilation / Consommation se verrait donc diminué. Une autre possibilité serait la voie métabolique employée, ainsi dans le cas d'une voie anaérobie la respiration sous-estimerait le métabolisme et par voie de conséquence l'assimilation.

- Polychètes

La production moyenne des Polychètes varie très fortement en fonction de la méthode utilisée $0,178 \pm 0,058$ ou $0,965 \pm 0,303$ g C m⁻² an⁻¹ (K-S : p = $1,088 \cdot 10^{-5}$). En fonction du type de fond, les variations ne sont significatives que dans le cas de la première méthode de calcul (Kruskal-Wallis : p = 0,038). Selon cette méthode les zones de SM et STF ont des productions moyennes différentes. En revanche l'efficacité de production n'est pas différente en fonction des types de fond et ce quelle que soit la méthode de calcul. Pourtant la méthode influence le résultat (K-S : p = $1,09 \cdot 10^{-5}$) la première méthode fournissant une efficacité de production de $0,39 \pm 0,044$, supérieure à la seconde méthode $0,32 \pm 0,036$. Productivité et efficacité de production évoluent quant à elles de la même façon. Ainsi le calcul avec la respiration par unité de masse donne un P/B moyen de $2,75 \pm 0,356$ et une efficacité d'assimilation de $A_e = 0,006 \pm 0,00065$, les résultats de ces deux rapports étant similaires quel que soit le type de fond considéré. Par contre la méthode par la respiration individuelle indique un P/B de $15,36 \pm 2,15$ et une efficacité d'assimilation de $A_e = 0,04 \pm 0,0046$. Les résultats sont significatifs en fonction du type de fond (Kruskal-Wallis : p = 0,011 pour le P/B et p = 0,0029 pour A_e), les sables moyens ayant des valeurs sensiblement plus faibles.

La production totale moyenne de ces trois groupes est de $1,035 \pm 0,152$ g C m⁻² an⁻¹ selon la première méthode ou $2,498 \pm 0,399$ g C m⁻² an⁻¹ d'après la seconde. Ces résultats sont significativement différents (K-S : p = $2,89 \cdot 10^{-6}$) la première méthode fournissant des résultats beaucoup plus faibles. Pourtant aucune différence n'est décelée en fonction du type de fond quel que soit le calcul utilisé. Une valeur moyenne de production pourra donc être retenue. De même pour l'efficacité de production qui ne varie pas sensiblement en fonction du type de fond (Kruskal-Wallis : p = 0,95 ou p = 0,39). L'efficacité de production moyenne de la méiofaune est estimée à $0,367 \pm 0,0095$ ou $0,326 \pm 0,0092$ selon la méthode. La productivité varie du simple au double selon la méthode utilisée $4,5 \pm 0,42$ ou $10,6 \pm 0,686$. Ces valeurs ne varient pas significativement selon le type de fond. Suivant la méthode utilisée les plus faibles rapports sont enregistrés dans les sables fins ou dans les sables très fins. On peut remarquer que les sables fins qui présentent le plus faible P/B selon la première méthode ont le plus fort rapport selon la seconde méthode. L'efficacité d'assimilation varie de $0,0031 \pm 0,00046$ à $0,0082 \pm 0,00087$ selon la méthode. Si les variations entre types de fond ne sont pas significatives dans le premier cas, il n'en va pas de même si le calcul est basé sur les densités. Ainsi dans ce dernier cas les sables très fins ont une efficacité moyenne plus faible que les autres strates. l'efficacité maximale survenant dans les sables moyens.



3 SYNTHÈSE ET CONCLUSION SUR L'ÉCOPHYSIOLOGIE : LE BILAN DU CARBONE.

Le bilan du carbone de la méiofaune du lagon de Tikehau a été établi par une étude écophysique (Fig. 77). La consommation en carbone, calculée comme la somme des pertes (Fèces : F et Respiration : R) et de la Production (P), représente $116,6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. 99,5 % du carbone consommé ne serait pas utilisé par la méiofaune et serait directement remis à la disposition des décomposeurs sous forme de fèces et seulement 0,1 % serait utilisé pour la production. Si l'on néglige les fèces, la perte de carbone reste très importante via la respiration.

La respiration de ce compartiment fonctionnel n'est pas plus élevée que dans les milieux tempérés. Elle est dans les ordres de grandeurs généralement observés dans les autres milieux, ce qui suggère l'existence d'une compensation métabolique de la méiofaune de Tikehau pour les espèces aérobies ou l'existence d'une voie métabolique type anaérobie. En adoptant un $QR = 1$, les pertes sous forme de CO_2 représentent 0,4 % du carbone consommé. Ceci se traduit par une production annuelle faible, calculée sur la respiration, puisque seulement 0,1 % du carbone consommé serait utilisé pour la production. Une production aussi insignifiante ne permettrait pas de soutenir l'activité de niveaux trophiques supérieurs de sorte que le carbone assimilé par la méiofaune ne serait disponible que pour des niveaux trophiques, similaires c'est-à-dire la méiofaune ou la petite macrofaune.

Ce type de lagon est en effet caractérisé par une quasi absence d'activité biologique visible en dehors de la zone d'influence des pinacles. Seuls de nombreux terriers de callianassidés, associés généralement aux gobies, sont visibles. Les poissons prédateurs de méiofaune, tels que les mugillidés ou encore les détritivores non spécialisés tels que les holothuries, n'étant présents que dans la zone d'influence des pinacles, dans les faibles fonds de la pente interne ou sur le platier interne. C'est dans ces sables grossiers à faible taux de pélites que les plus grandes espèces de la méiofaune ont été observées. L'abondance de mixobenthos y est aussi la plus forte constituant une nourriture plus accessible, par la taille, et par la dominance de petits crustacés. Ces animaux sont susceptibles de quitter le sédiment au moins temporairement et constituent donc des proies plus aisées pour les chasseurs à vue. Ces mêmes crustacés ont la plus forte productivité des trois groupes étudiés. Toutes ces observations suggèrent donc que les fonds meubles de Tikehau ne soient pas capables d'offrir une nourriture suffisante pour des prédateurs.

En revanche, la méiofaune recycle énormément comme en témoignent les quantités de fèces excrétées, même si les taux sont probablement surévalués. Ces fèces, susceptibles d'être exploités par des décomposeurs comme les bactéries, représenteraient 99,5 % du carbone consommé, ce qui est extrêmement élevé. Des données similaires sont fournies par un modèle dynamique du flux de carbone au travers de la communauté nématofaunique de l'estuaire Westerschelde en Belgique. Dans ce cas, les fèces représentent 75 % du carbone consommé (Li et al., in press). En revanche, la production est

Discussion sur la production.

Les résultats obtenus sont très différents pour la plupart des paramètres selon la méthode utilisée. Ainsi, les calculs réalisés à partir de la respiration individuelle sont généralement deux à trois fois supérieurs aux valeurs obtenues à partir de la respiration par unité de poids à l'exception de l'efficacité de production (P_e) qui reste assez voisine dans les deux cas aux alentours de 40 %. Il est très difficile de comparer la production de la méiofaune calculée à Tikehau à celle d'autres milieux tropicaux. Les productions estimées sur des plages tropicales sont comprises entre 0,5 et 11 g C m⁻² an⁻¹ (Sasekumar, 1984 ; Sudarshan et Neelakantan, 1986). Toutefois, Alongi (1989a) remarque que ces productions ont été estimées à partir de la biomasse, en utilisant un P/B de 9 qui peut paraître arbitraire en l'absence d'études sur des espèces de milieux tropicaux. Il est troublant de constater que les P/B obtenus pour la méiofaune totale par le calcul basé sur les respirations individuelles sont compris entre 10,2 et 11 soit en moyenne 10,5, une valeur très proche de 10 qui est la valeur proposée par Mc Intyre (1969). Par contre, la respiration établie sur le poids fournit des P/B faibles qui sont compris entre 4,11 et 5,61 soit en moyenne soit 4,8 ± 0,76. Cette valeur est pourtant voisine de 5, P/B moyen théorique utilisé par Ankar et Elmgren (1976) pour la méiofaune de la mer Baltique. Ces faibles valeurs sont essentiellement dues à la dominance des nématodes dans le peuplement méiobenthique. Ceux-ci présentent un P/B étonnamment faible dans les trois types de fonds compris entre 3,05 et 3,13, c'est à dire dans la partie basse de la gamme relevée en milieux tempérés, comprise entre 1,5 et 69 (Vranken et Heip, 1986). De même, les polychètes présentent un P/B très faible. Or ces deux taxa ont des représentants capables de vivre au moins partiellement en anaérobiose. Les copépodes quant à eux sont des aérobies strictes et ont un P/B autour de 15 selon la méthode de calcul pondérale et 20 pour la méthode de calcul individuelle. Ces P/B sont dans la gamme observée pour des espèces tempérées et suggèrent que les fortes températures de la Polynésie ne favoriseraient pas comme nous l'avons vu le métabolisme aérobie. Aux vues de ces résultats, il faut considérer que l'environnement réduit observé dans la plupart des biotopes lagonaires favorise le développement d'un métabolisme mixte et donc que la respiration estimée par la méthode de l'oxygène ne serait pas une bonne base pour l'estimation de la production.

Quelle que soit la méthode utilisée, l'efficacité de production est faible 36 à 38 % pour les trois taxa et dans tous les types de fond considérés. Ces valeurs sont dans la gamme généralement observée pour des espèces à partir du milieu naturel et non d'élevage. Herman et al. (1984) ont remarqué que certains auteurs travaillant sur des élevages ont mesuré des efficacités de production particulièrement fortes de l'ordre de 70 à 90% (Tableau: 25). Ces différences peuvent selon eux avoir trois causes principales. Les conditions environnementales, optimales en aérobie dans les élevages seraient beaucoup moins favorables dans le milieu naturel. La voie métabolique employée (le cycle des glyoxylates qui brûle les réserves de graisses dans les oeufs et chez les juvéniles) utilise beaucoup moins d'oxygène pour une même quantité d'énergie métabolisée. Ainsi dans le cas d'espèces

environ dix fois supérieure à celle calculée pour la méiofaune de Tikehau et la respiration sensiblement plus faible. Ces résultats obtenus par simulation mathématique confortent donc l'hypothèse que le rôle majeur de la méiofaune serait de transformer la matière organique. Aux fèces s'ajoutent les pertes sous forme d'ammonium et de CO₂. La perte de carbone due à la respiration calculée par la modélisation en milieu tempéré est beaucoup plus faible que celle mesurée à Tikehau. Les mesures de la respiration de la méiofaune de Tikehau ont été réalisées en l'absence de substrat or Vernberg et Coull (1977) ont montré que la respiration de copépodes mesurée en l'absence de substrat était plus élevée que la respiration en présence de sédiment. Il se pourrait donc que la respiration mesurée à Tikehau soit surévaluée et que la production soit diminuée d'autant. Li et al. (in press) suggèrent donc que la production des nématodes en milieu naturel puisse être sensiblement supérieure à celle calculée à partir de données obtenues en laboratoire. Cependant, ces deux études portent sur des milieux très différents. D'une part un estuaire avec une ressource nutritive abondante et de qualité. D'autre part, un lagon d'atoll disposant d'une ressource limitée et probablement de médiocre qualité. La matière organique qui sédimente au fond du lagon a une double origine : allochtone, en provenance de la couronne corallienne ou autochtone sous forme de fèces et cadavres d'animaux de la colonne d'eau. Dans les deux cas, cette matière a du subir une décomposition immédiate par les décomposeurs de la colonne d'eau, perdant une partie de sa qualité nutritive et donc de son intérêt pour les bactéries. La productivité calculée pour les nématodes de l'estuaire belge serait de 32 (Li et al., in press) contre 5 pour la méiofaune du lagon. Une faible productivité associée à une production de fèces accrue serait donc la réponse de la méiofaune à l'oligotrophie de l'écosystème, comme le suggère la comparaison entre les fonds lagonaires et le cône détritique du pinacle.

Au centre du lagon, où les nématodes dominent très largement le peuplement méiobenthique, la matière organique qui arrive au fond est donc probablement de faible valeur nutritive et assez réfractaire à la minéralisation bactérienne. Le transit de cette matière organique par le tractus digestif des dépositores de la méiofaune permettrait (1) une première et rapide minéralisation de la partie métabolisable (2) sa transformation en une matière plus facilement utilisable par les bactéries, plus ou moins mélangée à des produits de sécrétion, abondants chez les nématodes, comme les mucopolysaccharides. Ce complexe est susceptible d'être réingéré par la méiofaune, les bactéries fixées étant une nourriture de qualité, constitueraient alors la source de nourriture réelle de la méiofaune (concept de gardenning de Riemann et Schrage, 1978). Les fèces constituent donc une étape d'autant plus importante pour la minéralisation que les résultats obtenus à Tahiti suggèrent que la majorité des bactéries benthiques sont quiescentes et donc peu productives (Torreton, 1996). Or une minéralisation rapide est cruciale pour le renouvellement des nutriments nécessaires à la production primaire des sédiments meubles. En effet, une étude récente sur l'atoll de Tikehau (Charpy-Roubaud et al., in press) montre que la fixation d'azote gazeux (N₂) par la communauté benthique couvre seulement 0,8 % des besoins en azote de la production primaire et 13 % si l'on y ajoute la fixation d'azote par la

Le choix entre les deux méthodes de calcul utilisées est délicat étant donné la disparité des résultats. Cependant, la référence à la biomasse bien que fournissant des résultats *a priori* moins satisfaisants tient compte de la différence de spectre de taille exprimée en terme de biomasse entre les peuplements des différents types de fond et apparaît donc plus satisfaisante. En outre, elle présente l'avantage de représenter une valeur considérée comme minimale. La production annuelle moyenne des trois principaux taxa est donc de $1,03 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, soit une productivité annuelle moyenne de 4,8. Les nématodes contribuent pour 40% à la production, les copépodes et les polychètes pour 42 % et 18 %, respectivement.

SYNTHESE ET CONCLUSION

GENERALE

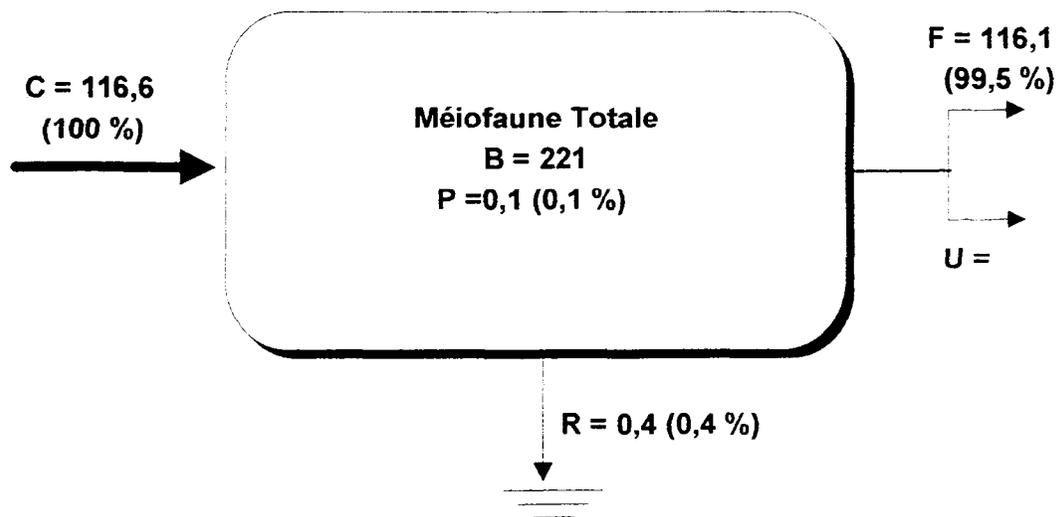


Fig. 77 : **Bilan du carbone de la méiofaune de Tikehau ($\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$)**. C : Consommation ; B : Biomasse ; P : Production ; R : Respiration ; F : Fèces ; U : Excrétion azotée (non prise en compte)

La méiofaune de l'atoll de Tikehau

1 Composition

Le méiobenthos des sédiments meubles de Tikehau est composé par 15 taxa principaux, observés dans les diverses stations. Les peuplements sont généralement dominés par les nématodes, suivis par les copépodes et les Turbellariés. Viennent ensuite les polychètes, taxon dominant du mixobenthos. Les contributions relatives des différents taxa varient en fonction des stations, qui correspondent à 3 structures principales de peuplement. Dans les sédiments à fort taux de pélites (30 %), la diversité est réduite. La méiofaune est essentiellement composée de nématodes qui représentent de 80 à 96 % du peuplement. Les autres taxa sont peu nombreux et leur contribution relative reste très faible. Ce type de fond caractérisé par un fort taux de pélites représente la majorité des sédiments lagunaires (47 % de la surface benthique). Lorsque le taux de pélites diminue la diversité augmente en raison de l'apparition de nouveaux taxa, d'une part et de la diminution de la contribution des nématodes, d'autre part. Ainsi, dans les fonds possédant un taux de pélites compris entre 10 et 30 %, les nématodes représentent environ 70 % du peuplement et les copépodes 10 %. Toutefois, si la structure des peuplements permet d'associer toutes les stations comportant entre 10 et 30 % de pélites, les contributions des taxa sont très différentes selon l'importance du pourcentage de pélites. Ce type de fond regroupé sous le terme de sable-vaseux est en fait un continuum entre les vases sableuses et les sables fins à faible taux de pélites (moins de 10 %). Les sables fins sont peu représentés à Tikehau, environ 11 % de la surface benthique. Ils sont localisés principalement à la périphérie du lagon sur les pentes internes du récif et autour des pinacles. Les sables fins abritent le troisième type de peuplement observé à Tikehau. Dans ce type de fond les groupes de la méiofaune sont très diversifiés. Les nématodes dominent encore souvent faiblement et il arrive même que les copépodes prennent le pas sur eux. De même la mixofaune est bien représentée dans ces sédiments. Les polychètes sont le principal taxon du mixobenthos et sont présents dans tout les types de fonds. De même les oligochètes, second groupe du mixobenthos, sont généralement trouvés. Dans les sables fins de nouveaux groupes, tels les tanaïdacés ou les amphipodes, contribuent à la prépondérance des crustacés.

2 Facteurs de régulation de la méiofaune de Tikehau.

Divers paramètres environnementaux ont été étudiés sur le cône détritique du pinnacle. Parmi ceux-ci, le taux de pélites, et à un moindre degré la matière organique, présentent une corrélation avec la structure des peuplements méiobenthiques. De ce fait, pour l'étude du lagon seules la granulométrie et le matière organique ont été étudiées comme paramètres de l'environnement. Là encore, le peuplement méiobenthique n'a montré de corrélation qu'envers la médiane granulométrique et le taux de pélites. En revanche, ces paramètres ne permettent pas d'expliquer à eux seuls le peuplement

communauté planctonique. A cela s'ajoute l'excrétion d'ammonium non seulement favorable à la minéralisation bactérienne mais également directement utilisable par la production. Ainsi l'excrétion d'ammonium par les nématodes représenterait 3,4 % des besoins nécessaires à la production primaire benthique.

A contrario, aux alentours du pinacle, le parcours de la matière organique serait réduit par la faiblesse des fonds. Elle sédimenterait avec une qualité nutritive accrue, par exemple, sous forme phytoplancton non dégradé. Cette ressource pourrait alors être disponible pour des groupes tels que amphipodes, tanaïdaces ou copépodes herbivores, d'autant plus facilement que l'hydrodynamisme apparaît peu favorable aux décomposeurs, que sont les bactéries (Gerlach, 1978). Ces animaux de grandes tailles et moins étroitement inféodés au sédiment que ne le sont les nématodes, constituent une ressource nutritive plus rentable pour les poissons. Comme il apparaît qu'ils ont également une plus forte productivité que les nématodes leurs cycles de vie pourraient donc soutenir une exploitation par des prédateurs.

Il semble donc que la méiofaune ait principalement un rôle de transformateur de la matière organique. Le sédiment de Tikehau minéraliserait la Matière Organique exogène aussi bien que celle produite sur place, au profit des producteurs primaires et des bactéries mais en remettrait la plus grande partie dans l'environnement sous formes diverses au profit des décomposeurs ceci en raison d'une faible efficacité d'assimilation. Ainsi le rôle fonctionnel de la méiofaune serait essentiellement de catalyser la dégradation de la matière organique. Le carbone allochtone permet tout juste de compenser les pertes. Dans les sédiments lagunaires la production méiofaunique serait capable de soutenir la présence des callianassidés, de quelques polychètes et des gobies, tandis qu'aux environs du pinacle les apports organiques de celui-ci favoriseraient la présence de dépositivores non-sélectifs comme les holothuries. Part ailleurs, malgré une biomasse plus faible que dans le reste du lagon, la productivité de la méiofaune y est plus élevée en raison de la dominance copépodes, permettant ainsi de soutenir la présence de poissons et d'invertébrés prédateurs de méiofaune.

3 *Physiologie de la méiofaune*

L'étude physiologique permet de mettre en évidence les grandes lignes du fonctionnement de la méiofaune de l'atoll de Tikehau. La consommation d'oxygène ainsi que la production d'éléments nutritifs est relativement faible. Selon les groupes considérés, la productivité annuelle est faible (nématodes et polychètes) ou moyenne (copépodes). La production de fèces est toujours très forte alors que l'efficacité de production est moyenne (environ 40 %).

L'hypothèse d'une stimulation du métabolisme du méiobenthos par les fortes températures ne se trouve donc pas confirmée dans le cas de l'atoll de Tikehau. Il apparaît donc très probable que la méiofaune présente une compensation métabolique vis à vis de la température. Cette hypothèse semble confirmée pour des groupes connus pour être strictement aérobies tels que les copépodes dont la respiration et la productivité sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans les milieux tempérés et subtropicaux. Pour les groupes anaérobiques facultatifs, cette faible consommation d'oxygène pourrait être, également, due à l'existence d'une voie métabolique anaérobie facultative qui ne peut être détectée par les méthodes mises en oeuvre dans le cadre de cette étude. Cette voie métabolique peut être considérée également comme une compensation métabolique de la faible concentration en oxygène relevée dans le lagon. Il est probable que les deux phénomènes interviennent ici expliquant les très faibles productivités calculées pour les nématodes et les polychètes.

Le rejet de NH_4^+ par les nématodes est également faible en comparaison de celui du zooplancton. Pourtant, il ne peut être considéré comme négligeable lorsqu'il est comparé à la quantité d'azote libérée par le sédiment. Le NH_4^+ produit par les nématodes est en grande partie utilisé par le phytobenthos et les bactéries. L'un des rôles essentiels de la méiofaune est donc de contribuer significativement à la minéralisation de la matière organique et de produire des nutriments nécessaires à d'autres niveaux trophiques.

Pourtant ce rôle minéralisateur est principalement dévolu aux bactéries. La matière organique peut être colonisée directement par les bactéries et dégradée. Cependant, l'efficacité de minéralisation bactérienne est limitée par différents facteurs comme la quantité de matière dégradable, sa valeur énergétique et la productivité bactérienne. Les bactéries colonisent rapidement le substrat disponible lorsqu'elles sont en phase de croissance. L'énergie nécessaire à la croissance est issue de la dégradation de ce substrat. La croissance bactérienne peut donc être modélisée par une courbe asymptotique. Au delà d'un certain seuil, qui pourrait être défini schématiquement comme une valeur critique du rapport entre le nombre de bactéries et la surface colonisable, leur croissance décroît et par la même leur besoin énergétique. De ce fait leur efficacité de minéralisation diminue également. Le maintien de l'efficacité de minéralisation passe donc par la fourniture d'un substrat vierge ou l'élimination des bactéries par la prédation. Si la sédimentation est moins rapide que la production bactérienne celles-ci entreront en

sur la production phytobenthique. La profondeur augmente accompagnée d'une diminution de l'hydrodynamisme. Le sédiment s'affine et les espèces phytophages disparaissent au profit de détritivores comme les nématodes. La méiofaune, est donc capable de répondre rapidement aux variations des conditions environnementales.

Place et rôle de la méiofaune de Tikehau dans le cycle de la matière.

Le rôle de la méiofaune dans le cycle de la matière et de l'énergie, reste un sujet controversé. Pour certains auteurs ce rôle est extrêmement important (Warwick, 1989), pour d'autres au contraire ce rôle est secondaire (Alongi, 1989). Quelle que soit la conclusion des auteurs, le point commun de toutes les études traitant de ce sujet est l'extrême difficulté de déterminer et de quantifier le rôle exact de la méiofaune dans les sédiments marins. Cette difficulté tient en réalité aux différentes façons d'aborder le sujet.

La première difficulté réside dans la méthodologie. Les auteurs ayant travaillé, sur des élevages de laboratoire trouvent généralement des efficacités de production et d'assimilation élevées (Hermann *et al.*, 1984). Ainsi les cycles de vie courts associés aux efficacités de production fournissent des productivités fortes. Une fois adaptées au peuplement observé sur le terrain, ces valeurs concluent à un rôle primordial de la méiofaune. A contrario, les auteurs travaillant à partir de mesures globales sur le terrain concluent à une faible productivité et à de faibles efficacités d'assimilation et de production. Toutefois, de nombreux auteurs ont soulevé le problème du décalage entre mesures de terrain et de laboratoire (Vernberg *et al.*, 1977 ; Gerlach, 1978 ; Boaden *et Elhag*, 1984 ; Li *et al.*, in press). Ces divergences peuvent s'expliquer par le fait que dans les élevages les conditions environnementales sont contrôlées et les animaux maintenus dans des conditions optimales de nutrition, de température etc... Dans la nature, ces conditions sont susceptibles de varier très fortement. Ainsi Gerlach (1978) remarque que les 24 générations d'une espèce de nématode obtenues par an en élevage ne sont pas forcément produites en milieu naturel. Il propose un P/B de 10 comme une valeur réaliste de productivité pour la méiofaune totale. Cette valeur n'a d'ailleurs jamais été réellement démentie par les auteurs ayant travaillé à partir de mesures de respiration de terrain, bien que la productivité varie profondément d'une espèce à l'autre. A Tikehau, la productivité calculée à partir de la biomasse est beaucoup plus faible (de l'ordre de 5). Pourtant à partir des mêmes résultats calculés sur les densités, on peut obtenir une valeur proche de 10 ne permettant pas de démentir l'utilisation de cette approximation.

Un autre motif de confusion concernant le rôle de la méiofaune dans le cycle de l'énergie est la définition de ce rôle lui-même. L'importance de la méiofaune apparaît faible en terme de minéralisation directe de la matière organique (activité de métabolique). L'efficacité de minéralisation dépend essentiellement de la densité de la population. Cette densité semble paradoxalement relativement constante dans tous les sédiments du monde puisqu'elle est, comprise entre 1000 et 2000 ind 10 cm⁻².

méiobenthique observé dans les hoa. Ainsi, deux types de milieux peuvent être distingués à Tikehau. (1) Le cône détritique du pinacle et le fond lagonaire en général, qui seraient essentiellement régis par les conditions physico-chimiques liées à la structure sédimentaire; (2) Les hoa où interviennent d'autres paramètres non identifiés. A l'échelle du taxon, la structure sédimentaire est bien décrite par le taux de pélites et la médiane granulométrique, puisque les autres indices sédimentaires étudiés tels que l'asymétrie ne montrent pas de corrélation avec la méiofaune. Toutefois cette étude ne permet pas d'exclure une influence de ces paramètres à l'échelle de l'espèce. De même la matière organique semble intervenir sur la méiofaune non pas au niveau de la structure du peuplement mais au niveau de la densité. Il est normal de constater que la méiofaune est d'autant plus importante que le taux de matière organique est élevé, puisque le protocole expérimental inclut la méiofaune dans la matière organique. Toutefois, l'analyse du carbone organique montre que ce n'est pas dans les stations où la méiofaune est la plus abondante que sa contribution au carbone organique total est la plus élevée. Ceci suggère donc que la densité de la méiofaune serait plutôt déterminée par la sédimentation de matière organique. Ainsi Thomassin et al. (1993), Ólafsson et al. (1995) ont observé que l'installation de fermes aquacoles à Takapoto et à Zanzibar provoquait une augmentation de la densité méiofaunique qui pourrait être mis en rapport avec l'apport de matière organique supplémentaire via la production de fèces par les espèces élevées. De même Fichez (1990) constate que dans les grottes de Méditerranée, la méiofaune est corrélée avec la matière organique fraîchement sédimentée plutôt qu'avec la matière organique totale du sédiment. Cette dépendance permet l'utilisation de la méiofaune comme bioindicateur de pollution organique (Bongers, 1990 ; Raffaelli et Mason, 1981).

Au niveau des hoa par contre, ces constatations ne suffisent pas à expliquer les résultats. La faible profondeur implique la possibilité de variations journalières très rapides des conditions environnementales. Il s'agit là plutôt d'un milieu intertidal où quelques espèces très ubiquistes ou opportunistes seraient capables de s'installer. D'autres part, le rapport C/N dans les hoa indique que la matière organique susceptible de sédimenter est réfractaire et déséquilibrée en azote. Ainsi ces milieux seraient extrêmement stressants pour la méiofaune développant un peuplement spécifique différent de celui suggéré sur la simple analyse granulométrique. La ressource nutritive faible limite également la densité de ce peuplement.

Le peuplement méiofaunique apparaît donc régi en "qualité" (taxa présents), principalement par la structure granulométrique et notamment le taux de pélites. Tandis que sa quantité serait soumise à la quantité et la qualité de l'apport nutritionnel par la sédimentation.

probable que la productivité soit aussi fortement mésestimée. D'autre part dans les sédiments à faible taux de pélites des pentes internes du récifs ou des cônes détritiques des pinacles, la dominance des copépodes, et la présence de groupes tels que les tanaïdés, permet une meilleure exploitation de la méiofaune par les niveaux supérieurs. En effet, bien que la biomasse méiobenthique soit plus faible la productivité donc le taux de renouvellement y est plus élevée. C'est également dans ces sédiments que les poissons mugilidés et que la grande macrofaune épibenthique sont présents. Il est impossible de quantifier le transfert d'énergie via la prédation de la méiofaune, à partir de nos données. Toutefois, si la méiofaune contribue à la diète de grande macrofaune, que ce soit de façon complémentaire ou par une prédation sélective, cela ne peut être que dans ces sédiments.

L'étude la méiofaune de Tikehau a montré que la méiofaune des atolls ne montre pas de différences essentielles avec la méiofaune des domaines sublittoraux tropicaux et tempérés. La structure des peuplements est contrôlée par la structure sédimentaire en ce qui concerne les taxons présents.

La contribution de la méiofaune à la minéralisation est indéniable. La minéralisation par le métabolisme propre de la méiofaune est réduite, mais contribue à améliorer l'activité bactérienne par la fourniture de nutriments notamment par l'ammonium. La grande diversité des régimes alimentaires de la méiofaune permet d'exploiter tous les types de ressources présents dans le milieu. La grande quantité de mucus produit fournit aux bactéries des substrats dégradables de qualité. Ainsi le transfert de la matière organique vers le compartiment des reminéralisateurs est accéléré grâce à la méiofaune. Les besoins individuels limités de la méiofaune liés à une petite taille permettent de coloniser les microsursaces sédimentaires et de maintenir des populations dans les zones les plus oligotrophes. Ainsi, dans les milieux où la nourriture varie saisonnièrement, le système de transfert vers les bactéries n'est pas arrêté même dans les moments de pénurie. Les cycles de vie courts permettent également une adaptation rapide aux modifications de l'environnement. Ainsi, la population méiobenthique des sables sublittoraux tempérés répond à la fourniture de ressource nutritive pendant les blooms phytoplanctoniques de printemps. La structure de la population de la méiofaune est essentiellement régie par la structure du substrat. Toutefois, des critères communs à tous les taxa disponibles comme la production de fèces, les cycles de vie courts, la variabilité des régimes alimentaires font que la méiofaune est capable d'assurer sa fonction vis à vis du compartiment bactérien quel que soit le type de sédiment impliqué et la ressource disponible. Ce compartiment semble constituer un élément de régulation de la fonction des écosystèmes benthiques. Il adapte sa structure trophique à la ressource disponible et sa structure taxonomique aux caractéristiques physiques du substrat. Le rôle minéralisateur de la méiofaune semble indissociable de l'activité bactérienne. La compréhension des flux énergétiques, et notamment la minéralisation, ne peut être appréhendée raisonnablement qu'en considérant le système bactérie-méiofaune. Il semble souhaitable de ne jamais dissocier ces deux

phase de léthargie lorsque qu'il n'y aura plus de substrat vierge colonisable. Ce simple système sera dès lors limité par le couplage entre la dynamique bactérienne (sa vitesse de production) et la vitesse de sédimentation. La limitation surviendrait encore plus rapidement si le substrat n'est pas directement utilisable. Or la MOT fournie par la sédimentation a déjà subi une dégradation bactérienne lors de son transit dans la colonne d'eau et une partie est déjà colonisée par des bactéries planctoniques adsorbées à son arrivée sur le fond (Charpy et al., 1986). Il apparaît donc vraisemblable qu'une certaine partie de cette MOT arrive dans le compartiment benthique sous une forme plus ou moins réfractaire à la dégradation bactérienne. La fraction de la matière organique réfractaire est donc déterminante dans l'évaluation du taux de conversion lors de l'estimation rendement du transfert "détritus-bactéries".

La MOT présente dans le sédiment, qu'elle soit d'origine exogène (sédimentation) ou endogène, serait alors ingérée par les dépositores non-sélectifs notamment méiofauniques, lesquels, après en avoir dégradé une petite partie, la remettrait à disposition dans le système sous forme de fèces. Cependant au cours du passage dans le tractus digestif certaines modifications structurelles ont pu intervenir : (1) modifications mécaniques d'un part, par simple trituration des particules de grandes tailles qui auraient été longues à fragmenter par les bactéries ; (2) modifications chimiques d'autre part, l'activité enzymatique permettant de briser les composants chimiques de la matière organique, de sorte que la partie préalablement réfractaire aux bactéries soit cette fois-ci assimilable. De même si la MOT était déjà colonisée par les bactéries, tout ou partie de celle-ci a pu être éliminée par assimilation.

Si la consommation par la méiofaune semble se faire à vitesse constante, la durée de passage, et donc le degré de dégradation de la matière organique, est liée à la quantité de nourriture disponible. L'efficacité d'assimilation est donc d'autant plus faible que la concentration de nourriture dans le milieu est forte. La production de fèces faiblement exploitées permet de maintenir un niveau de matière organique de qualité dans le sédiment. La matière organique peut subir plusieurs passages dans ce système méiofaune-bactéries, de sorte qu'elle sera exploitée beaucoup plus à fond que par la méiofaune ou les bactérie seules. L'intervention de la méiofaune permettrait de découpler l'efficacité de minéralisation bactérienne des entrées dans le système. Ainsi, il n'y aurait pas compétition pour la ressource entre ces deux compartiments mais bien complémentarité. L'un des caractères de la méiofaune est la grande spécialisation des régimes alimentaires associée à la faculté d'utiliser une variété de ressources de substitution pour permettre la survie. Grâce à la production de fèces toutes les ressources de l'environnement peuvent ainsi être mises rapidement à la disposition des bactéries. Ceci constitue un indéniable avantage dans les milieux oligotrophes. Les résultats obtenus au cours de cette étude suggèrent que cette production de fèces constitue le principal rôle de la méiofaune. Cette forte production de fèces est un point commun aux trois groupes étudiés qui constituent en moyenne 88% du peuplement méiobenthique. Un tel système peut être appliqué à tous les types de fonds présents dans le lagon. Dans les sédiments fins de la pente des pinacles, la méiofaune est riche en phytophages et la production microphytobenthique est plus forte que la production phytoplanctonique (Charpy et Charpy-Roubaud, 1990). Avec l'éloignement du pinnacle, la production phytoplanctonique prend le pas

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

La méiofaune contribue surtout à la minéralisation par les interrelations qu'elle développe vis à vis des autres compartiments minéralisateurs et notamment le compartiment bactérien. Toutes les études impliquant la méiofaune dans la minéralisation des détritiques concluent que la méiofaune favorise la minéralisation via le compartiment bactérien (Rieper-kirchner, 1989 ; Findlay et Tenore, 1982). Le principal problème réside dans les modalités d'actions du compartiment méiofaunique sur le compartiment bactérien. La méiofaune réduit la taille des populations bactériennes par prédation qui ne doit cependant représenter qu'un phénomène annexe. La grande majorité des espèces méiofauniques ne sont pas spécialisées sur le compartiment bactérien, tandis que toutes, à des degrés divers, sont susceptibles de consommer des bactéries. Ainsi sur la Grande Barrière de Corail, Moriarty et al. (1985), Hansen et al. (1987) ont remarqué que biomasse et production bactériennes sont corrélées avec le stock de matière organique dans le sédiment, mais pas avec la méiofaune ou la macrofaune. Ce constat a également été fait pour l'océan profond et les grottes marines de Méditerranée (Fichez, 1990). Dans le lagon de Tahiti, deux relations ont été déterminées liant biomasse et productivité bactérienne au pourcentage de MOT dans le sédiment (Torreton, 1996). Toutefois la méiofaune n'ayant pas été analysée, une corrélation entre méiofaune et bactéries peut également exister. Par contre la densité de la méiofaune est beaucoup plus liée à la quantité de nourriture d'origine sédimentaire, notamment dans les sables sublittoraux où les variations saisonnières de l'environnement physique sont plus atténuées qu'en milieu intertidal (Boucher, 1980). La méiofaune peut avoir une profonde influence sur la ressource nutritive du compartiment bactérien. A la fois comme compétiteur, bactéries et méiofaune se nourrissent sur le même substrat, mais aussi comme fournisseur de matière organique pour les bactéries par la production de fèces. L'importance des fèces pour le compartiment bactérien n'est plus à démontrer et nous pouvons remarquer qu'à Tikehau la méiofaune en produit de très grandes quantités. La méiofaune peut intervenir sur la quantité et la qualité du compartiment détritique ainsi que sur la disponibilité pour le compartiment microbien. Ainsi la méiofaune peut influencer la reminéralisation de la matière organique de manière indirecte.

La productivité de la méiofaune détermine également son intérêt comme ressource trophique pour les niveaux supérieurs. A Tikehau, la productivité du méiobenthos est faible, ce qui implique que la méiofaune ne peut intervenir dans le régime des prédateurs que comme complément alimentaire. Ainsi la production méiofaunique ne semble être utilisée que par elle-même ou par la petite macrofaune. La méiofaune de ce fait ne joue pas un rôle important pour le transfert d'énergie vers les consommateurs secondaires. Ceci doit cependant être nuancé si la productivité a été sous-estimée par le calcul de la consommation d'oxygène. Cette mésestimation interviendrait probablement plus pour les sédiments vaseux où le taux de pélites est abondant et le substrat réduit (métabolisme anaérobie). L'importance de la voie anaérobie peut être au moins égale à celle de la voie aérobie dans certains sédiments. Dans les sédiments de Nouvelle-Calédonie, Boucher et al. (1994) ont estimé que le métabolisme anaérobie contribuait entre 35 et 49 % de la dégradation de la matière organique selon le type de fond. Cependant, le métabolisme anaérobie étant moins efficace que la voie aérobie, il est peu

- ALONGI, D.M. (1986). Population structure and trophic composition of the free-living nematodes inhabiting carbonate sands of Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.*, 37: 609-619
- ALONGI, D.M. (1987). The influence of mangrove-derived tannins on intertidal meiobenthos in tropical estuaries. *Oecologia (Berl.)*, 71: 537-540
- ALONGI, D.M. (1989a). The role of soft-bottom benthic communities in tropical mangrove and coral reef ecosystems. *Rev. Aquat. Sci.*, 1 (2): 243-280
- ALONGI, D.M. (1989b). Ecology of tropical soft-bottom benthos : a review with emphasis on emerging concepts. *Rev. Biol. Trop.*, 37(1): 85-100
- ALONGI, D.M. (1990). The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 28: 381-496
- ANKAR, S., ELMGREN, R. (1976). The benthic macro and meiofauna of the Askö-Landsort area (Northern Baltic proper). A stratified random sampling survey. *Contributions from the Askö Laboratory, Sweden*, 11: 1-115
- ANSELL, A.D., Mc LUSKY, D.S., STIRLING, A., TREVALLION, A. (1978). Production and energy flow in the macrobenthos of two sandy beaches in South West India. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 76: 269
- ARIAS-GONZÁLEZ, J.E. (1994). Bilan trophique d'un écosystème récifal (Tiahura-Moorea-Polynésie Française). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, 317: 1143-1150
- ATKINSON, H.J., SMITH, L. (1973). An oxygen electrode microrespirometer. *J. Exp. Biol.*, 59: 247-253.
- ATKINSON, H.J. (1973). The respiration physiology of the marine nematodes *Enoplus brevis* (Bastian) et *Enoplus communis* (Bastian). *J. Exp. Biol.*, 59: 255-266
- BAROIS, I., LAVELLE, P. (1986). Changes in respiration rate and some physico-chemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biology and Biochemistry*, 18: 539-541
- BANCROFT, K., PAULE, E.A., WIEBE, W.J. (1976). The extraction and measurements of Adénosine TriPhosphate. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (3): 473-480
- BANSE, K., MOSHER, S. (1980). Adult body mass and annual Production/Biomass of field populations. *Ecol. Monogr.*, 50: 355-379
- BELL, S.S., COULL, B.C. (1978). Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia (Berl.)*, 35 (2): 141-148
- BENZECRI, J.P. et coll. (1982). L'analyse des correspondances. In *l'analyse des données T. II. Dunod ed., Paris* : 619 p.
- BOADEN, P.J.S., ELHAG, A.G.E. (1984). Meiobenthos and the oxygen budget of an intertidal sand beach. *Hydrobiologia*, 118: 39-47.
- BOISSEAU, J.P. (1957). Technique pour l'étude quantitative de la faune intersticielle des sables. *Comptes Rendus du Congrès des Sociétés Savantes de Paris et des Départements* : pp 117-119
- BONGERS, T. (1990). The maturity index : an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia (Berl.)*, 83: 14-19

compartiments et de considérer la notion de boucle bactérienne benthique aussi appelée "*small-food web*" par les auteurs anglo-saxons.

Les résultats obtenus sur les fonds de lagons suggèrent que la "*small food web*" est un puit de carbone, puisque la production benthique ne semble pas être utilisée par le compartiment pélagique et que la demande totale en oxygène correspond à l'énergie nécessaire à la dégradation du carbone organique en provenance de la colonne d'eau. Le bilan du carbone montre qu'il est nécessaire de poursuivre l'étude du rôle fonctionnel de la méiofaune notamment en précisant la part du métabolisme anaérobie mais surtout en précisant l'importance de la production des fèces.

- CHARPY-ROUBAUD, C.J. (1986a). Le microphytobenthos du lagon de Tikehau. I: Biomasse (premiers résultats). *Notes et docums, océanogr. ORSTOM*, 28: 1-50
- CHARPY-ROUBAUD, C.J. (1986b). Le microphytobenthos du lagon de Tikehau. II: Production primaire (premiers résultats). *Notes et docums, océanogr., ORSTOM* 28: 51-80
- CHARPY-ROUBAUD, C.J. (1988). Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie Française). *Oceanol. Acta*, 11 (3): 241-248
- CHARPY-ROUBAUD, C.J., CHARPY, L., CREMOUX, J.L. (1990). Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French Polynesia). *Mar. Biol.*, 107: 67-73
- CHARPY-ROUBAUD, C.J., CHARPY, L. (1994). Nutrients, particulate organic matter and planctonic and benthic production of the Tikehau atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Atoll Research Bulletin nos 415, NMNH smithsonian institution Washington, D.C.* 1-30
- CHARPY-ROUBAUD, C.J., CHARPY, L., LARKUM, A.W. (in press). Contribution of N₂ fixation to N primary productivity of the lagoon of Tikehau. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*
- CHEVILLON, C. (1992). Biosédimentologie dungrand lagon nord de la Nouvelle-Calédonie. *Orstom Paris ed., Etudes et Thèses : pp 224*
- CHIA, F.S., WARWICK, R.M. (1969). Assimilation of labelled glucose from sea water by marine nematodes. *Nature*, 224: 720-721
- CLASING, E. (1976). Annual fluctuations of the meiofauna in the Chinquihue marsh (Puerto Mott, Chile). *Stud. Neotrp. Fauna Environ.*, 2 (3): 179-
- COBB, N.A. (1914). North American free-living fresh-water nematodes. (Contribution to a science on nematology II). *Transactions of the American Microscopical Society*, 33: 35-99
- COBB, N.A. (1920). One hundred new Nemas (Type species of 100 new genera). *Contributions to the Sciences of Nematology*, 9: 217-343
- CORLISS, J.O., HARTWIG, E., LENK, S.E. (1988). Ciliophora. In: *Higgins, R.P., Thiel, H. (eds) Introduction to the study of Meiofauna. Smithsonian Institute Press Washington, D.C., London, pp 258-265*
- COULL, B.C., VERNBERG, W.B. (1975). Reproductive periodicity of meiobenthic copepods: seasonal or continuous. *Mar. Biol.*, 32: 289-293
- COULL, B.C. (1988). Ecology of the marine meiofauna. In: *Higgins, R.P., Thiel, H. (eds) Introduction to the study of Meiofauna. Smithsonian Institute Press Washington, D.C., London, pp 18-38*
- COULL, B.C., PALMER, M.A., MYERS, P.E. (1989). Controls on the vertical distribution of meiobenthos in mud : field and flume studies with juvenile fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55: 133-139
- COULL, B.C. (1995). Meiofauna as food for juvenile fish: an update with new data from Australia. *Ninth International Meiofauna Conference, Perpignan.*
- CRISP, D.J. (1971). Energy flow measurements. In *Holure, N.A., McIntyre A.D. (ed.) Methods for study of marine benthos. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 197-279*

- GERLACH, S.A. (1977). Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda beach. *Ophelia*, 16: 151-161
- GERLACH, S.A. (1978). Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)*, 33: 55-69
- GNAIGER, E. (1983). The twin-flow microrespirometer and simultaneous calorimetry. In: Gnaiger E., Forstner H. (eds) Polarographic oxygen sensors. *Aquatic and physiological applications*. Springer Verlag Berlin. pp134-136
- GORDON, D.C., SUTCLIFFE, W.H. (1973). A new dry combustion method of the simultaneous determination of total organic carbon and nitrogen in sea water. *Mar. Chem.*, 1: 231-244
- GOURBAULT, N., RENAUD-MORNANT, J. (1990). Micro-meiofaunal community structure and nematode diversity in a lagoonal ecosystem (Fangataufa, Eastern Tuamotu archipelago). *P.S.Z.N.I.: Mar. Ecol.*, 11 (2): 173-189
- GOURBAULT, N., WARWICK, R.M., HELLEOUE, M.N. (1995). A survey of intertidal meiobenthos (especially nematoda) in coral sandy beaches of Moorea (French Polynesia). *Bull. Mar. Sci.*, 57 (2): 476-488
- GRAY, J.S. (1971). Sample size and sample frequency in relation to the quantitative sampling of sand méiofauna. *Smith. Contr. Zool.*, 76: 191-197
- GRAY, J.S. (1985). Nitrogenous excretion by meiofauna from coral reef sediments: Mecor 5. *Mar. Biol.*, 89: 31-35.
- GRELET, Y. (1987). Contribution à la connaissance du méiobenthos des sédiments du complexe récifal de Tiahura, île de Moorea (Polynésie Française). *Vie Marine*, 8: 21-27
- HANSEN, J.A., ALONGI, D.M., MORIARTY, D.J.W., POLLARD, P.C. (1987). The dynamics of benthic microbial communities at Davies Reef, central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 6: 63-70
- HARMELIN-VIVIEN, M. (1985). Présentation générale de l'atoll de Tikehau. *Notes et docum., océanogr. ORSTOM*, 24: 2-27
- HARRIS, R.P. (1973). Feeding, growth, reproduction and nitrogen utilisation by Harpacticoid copepod, *Trigopus bvervicom*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 53 (4): 785-800
- HEIP, C., VINCX, M., VRANKEN, G. (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23:, 399-489.
- HELLWIG-ARMONIES, M., ARMONIES, W., LORENZEN, S. (1991). The diet of *Enoplus brevis* (Nematoda) in a supralittoral salt marsh of the North Sea. *Helgoländer Meeresunters.*, 45: 357-372
- HENRIKSEN, K., HANSEN, J.I., BLACKBURN, T.H. (1981). Rates of nitrification, distribution of nitrifying bacteria, and nitrate fluxes in different types of sediment Danish waters. *Mar. Biol.*, 61: 299-304
- HERMAN, P.M.J., VRANKEN, G., HEIP, C. (1984). Problems in meiofauna energy flow studies. *Hydrobiologia*, 118: 21-28
- HERMAN, P.M.J., VRANKEN, G. (1988). Studies of the life-history and energetics of marine and brackish-water nematodes. II. Production, respiration and food uptake by *Monhystera disjuncta*. *Oecologia*, 77: 457-463

- BONVALLOT, J. (1993). La géomorphologie. In "Atlas de la Polynésie Française" ORSTOM ed.,
- BOETTGER, R., SCHNACK, D. (1986). On the effect of formaldehyde on the dry weight of copepods. *Meeresforsch.*, 31: 141-152
- BOUCHER, G. (1980). Facteurs d'équilibre d'un peuplement de nématodes des sables sublittoraux. *Mém Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, sér. A, Zool.*, 114: 4-81
- BOUCHER, G. (1990). Pattern of nematode species diversity in temperate and tropical subtidal sediments. *P.N.S.Z.I. Mar. Ecol.*, 11: 133-146
- BOUCHER, G., CLAVIER, J. (1990). Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New-Caledonia lagoon sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 271-280
- BOUCHER, G., GOURBAULT, N. (1990). Subtidal meiofauna and diversity of marine nematodes assemblages off Guadeloupe Islands (French West Indies). *Bull. Mar. Sci.*, 47: 443-448
- BOUCHER, G., CLAVIER, J., GARRIGUE, C. (1994). Estimation of bottom ammonium in the New Caledonia lagoon. *Coral Reefs*, 13: 13-19
- BOUCHER, G., LAMBSHEAD, P.J.D. (1995). Ecological biodiversity of marine nematodes in samples from temperate, tropical and deep-sea regions. *Conserv. Biol.*, 9 (6): 1594-1604
- BOUCHER, G. (In press). Biodiversity of nematode species assemblages in the SW lagoon of New-Caledonia. *Coral Reefs*
- BOVEE (de), F. (1981). Ecologie et dynamique des nématodes d'une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer). *Thèse d'Etat, Université P. et M. Curie, Paris VI: pp 194*
- BOVEE (de), F. (1987). Biomasse et équivalents énergétiques des Nématodes libres marins. *Cah. Biol. Mar.*, 28: 367-372
- BRINGHURST, R.O., CHUA, K.E., KAUSHIK, N.K. (1972). Interspecific interactions and selective feeding by tubificid oligochaetes. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 122-133
- BUTMAN, C.A., GRANT, D.W., STOLZENBACH, K.D. (1986). Predictions of sediment trap biases in turbulent flows : a theoretical analysis based on observations from the literature. *J. Mar. Res.*, 44: 601-644
- CAREY, A.G., MONTAGNA, P.A. (1982). Arctic sea ice infauna assemblage: first approach to the description and source of the under ice meiofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8: 1-8
- CASTEL, J., LASSERRE, P. (1982). Régulation biologique du méiobenthos d'un écosystème lagunaire par un élevage expérimental en soles (*Solea vulgaris*). *Oceanol. Acta, Symp. Int. Lagune côtières, SCOR / IABO / UNESCO, Bordeaux, 8-14 Septembre 1981: 243-251*
- CHARDY, P., CLAVIER, J. (1988). An attempt to estimate the carbon budget for the South-West lagoon of New-Caledonia. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, 2: 541-546
- CHARPY, L., BONNET, S., LEBORGNE, R. (1986). Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique de l'atoll de Tikehau. *Notes et docums, océanogr. ORSTOM*, 28: 81-114
- CHARPY, L., CHARPY-ROUBAUD, C.J. (1990). Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia*, 207: 43-52

- KOTTA, J., BOUCHER, G. (In press). Structure and biodiversity of nematode community in four lagoons of tropical High Islands. *Coral Reefs*
- LASKER, R., WELLS, J.B.J., McINTYRE, A.D. (1970). Growth, reproduction, respiration and carbon utilization of the sand-dwelling Harpacticoid copepod, *Asellopsis intermedia*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 50: 147-160
- LASSERRE, P., RENAUD-MORNANT, J. (1973). Resistance and respiratory physiology of intertidal meiofauna to oxygen-deficiency. *Netherlands Journal of Sea Research*, 7: 290-302.
- LASSERRE, P., RENAUD-MORNANT, J., CASTEL, J. (1975). Metabolic activities of meiofaunal communities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. In *Proc. 10th Eur. Symp. Mar. Biol., Universal Press, Wetteren*, 393-414
- LASSERRE, P. (1976). Metabolic activities of benthic microfauna and meiofauna: recent advances and review of suitable methods of analysis. In: *Mc Cave (ed.) The benthic boundary layer*. 95-139
- LASSERRE, P., TOURNIE, T. (1984). Use of microcalorimetry for the characterization of marine metabolic activity at the water-sediment interface. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 74: 123-139
- LEGENDRE, P., LEGENDRE, L. (1983). Echantillonnage et traitement de données. In *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson (ed) PUL, Paris-Quebec: pp 163-216
- LE BORGNE, R., (1982). Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique intertropical oriental. I les conditions expérimentales et la température. *Océanogr. Trop.*, 17 (1): 27-44
- LE BORGNE, R., (1986). The release of soluble end products of metabolism. In: *Corner, E.D.S., O'Hara, S.C.M. (eds) The biological chemistry of marine copepods*. Oxford University Press: pp 109-164
- LE GUELLEC-PICHON, C. (1992). Réponse des copépodes harpacticoides et de la macrofaune aux traitements expérimentaux de sables pollués par hydrocarbures sur deux plages de la côte nord du Finistère. *Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale*: pp 299
- LEHMAN, P.S., REID, J.W. (1992). *Phyllognathopus viguieri* (Crustacea: Harpacticoida), a predaceous copepod of phytoparasitic, entomopathogenic, and free-living nematodes. *Soil Crop Sci. Soc. Florida Proc.*, 52: 78-82
- LENHARDT, X. (1987). Etude bathymétrique du lagon de l'atoll de Tikehau. *Notes et docums, océanogr. ORSTOM* 35: 53-70
- LENHARDT, X. (1991). Hydrodynamique des lagons d'atoll et d'île haute en Polynésie Française. *Orstom Paris ed., Etudes et thèses*: pp132
- LI, J., VINCX, M., HERMAN, P.M.J. (in press). Carbon flows through meiobenthic nematodes in the Westerschelde Estuary. *Fundamental and Applied Nematology*
- LINDERSTRØM-LANG, K. (1943). On the theory of the Cartesian diver microrespirometry. *Comptes rendus des travaux du laboratoire Carlsberg, ser. Chimie*, 24: 513-534
- LORENZEN, C.J. (1966). A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep-Sea Research*, 13: 223-227
- LUCAS, A. (1993). Bioénergétique des animaux aquatiques. *Masson ed., Paris*: pp 179

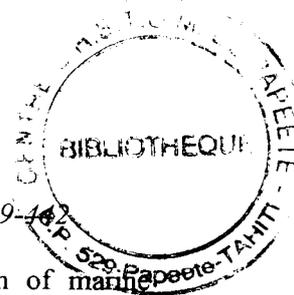
- CROFTON, H.D. (1966). *Nematodes*. Hutchinson, London : 160 pp
- CUSHING, D.H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge university Press , Cambridge, London, New York, Melbourne
- DALY, R.A. (1915). The glacial control theory of coral reefs. *Proc. Am. Acad. Arts and Sci.*, 51: 155-251
- DAVIES, J.M. (1975). Energy flow through the benthos in a Scottish sea loch. *Mar. Biol.*, 32: 353-362
- DERVIN, C. (1990). Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances. *Stat - Itcf*: 1-75
- DUNCAN, A., SCHIEMER, F., KLEKOWSKI, R.Z. (1974). A preliminary study of feeding rates on bacterial food by adult females of a benthic nematode *Plectus palustris* De Man, 1880. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 21 (2): 249-258
- DYE, A.H., ERASMUS, T., FURSTENBERG, J.P. (1978). An ecophysiological study of the meiofauna of the Swartkops Estuary. 3 Partition of benthic oxygen consumption and the relative importance of the meiofauna. *Zool. Africana*, 13: 187-200
- FELLER, R.J., WARWICK, R.M. (1988). Energetics. In: Higgins, R.P., Thiel, H. (eds) *Introduction to the study of Meiofauna*. Smithsonian Institute Press Washington, D.C., London, pp 181-196
- FENCHEL, T., STRAARUP, B.J. (1971). Vertical distribution of phototrophic pigments and the penetration of light in marine sediments. *Oikos*, 22 (2): 172-182
- FICHEZ, R. (1990). Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia*, 207: 61-69
- FILLIPJEV, I. (1918). Free-living marine nematodes of the Sebastopol area. *Trudy osob. zool. Lab. Sebastopol biol. Sta.*, 2: 1-350
- FINDLAY, S.E.G. (1981). Small-scale spatial distributions of meiofauna on a mudflat and sandflat. *Estuar. Coast. Shelf Science*, 12: 471-484
- FINDLAY, S.E.G., TENORE, K. (1982). Effect of a free-living marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) on detrital Carbon mineralization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8: 161-166
- FLEEGER, J.W., THISTLE, D., THIEL, H. (1988). Sampling equipment. In: Higgins, R.P., Thiel, H. (eds) *Introduction to the study of Meiofauna*. Smithsonian Institute Press Washington, D.C., London, pp 115-125
- FRONTIER, S. (1983). Choix et contraintes de l'échantillonnage en écologie. In: *Frontier, S. Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson PUL, Paris Quebec, pp 3-62
- GARCIA, N. (1982). Cycles biologiques et évaluation de la production de nématodes libres marins. *Thèse de troisième cycle, Université d'Aix-Marseille II* : pp 81
- GARDNER, W.D. (1980). Sediment trap dynamic and calibration: A laboratory evaluation. *J. Mar. Res.*, 38: 17-39
- GERLACH, S.A. (1971). On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia (Berl.)*, 6: 176-190

- PARSONS, T.R., YOSHIKI, LALLI, C.M. (1984). A manual of chemical and biological methods for sea water analysis. *Pergamon Press*: 101-111
- PETRUSEWICZ, K. (1967). Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols). *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Warsaw and Crakow, 1*: 51-82
- PFANNKUCHE, O., THIEL, H. (1988). Sample processing. In *Higgins, R.P., Thiel, H. (eds) Introduction to the study of Meiofauna. Smithsonian Institute Press Washington, D.C., London*: 134-145
- PLANTE - CUNY, M.R. (1984). Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin. *Océanis, 10 (4)*: 417-427
- PHILIPPEAU, G. (1986). Comment interpréter les résultats d'une analyse en composantes principales. *Stat - Itcf*: 1-65
- POMEROY, L.R., WIEBE, W.J. (1993). Energy sources for microbial food webs. *Mar. Microb. Food Webs, 7*: 101-118
- POSEY, M.H., HINES, A.H. (1991). Complex predator-prey interactions within an estuarine benthic community. *Ecology, 72 (6)*: 2155-2169
- PRICE, R., WARWICK, R.M. (1980). The effect of temperature on the respiration rate of meiofauna. *Oecologia (Berl.)*, 44: 145-148
- RAFFAELLI, D.G., MASON, C.F. (1981). Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods. *Mar. Poll. Bull.*, 12(5): 158-163
- RAO, G.C., MISRA, A. (1983). Studies on the meiofauna of Sagar Island. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, 92: 73-85
- RATZIMBAZAFY, R. (1992). Evaluation de la biomasse et des spectres de taille du benthos de substrats meubles de la Manche. *D.E.A., Université Pierre et Marie Curie - Paris VI* : pp 63
- REMANE, A. (1933). Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel)*, 21:161-221
- REMANE, A. (1940). Einführung in die zoologische Ökologie Nord- und Ostsee. *Tierwelt d. N.-u. Ostsee, Leipzig*: 238pp
- REMANE, A. (1951). Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Verh. dt. zool. Ges.*, 35: 327-359
- RENAUD-MORNANT, J., SALVAT, B., BOSSY, C. (1971). Macrobenthos and meiobenthos from a closed lagoon of a polynesian atoll, Maturei Vavao (Tuamotu). *Biotropica*, 3: 36-55
- RENAUD-MORNANT, J., BODIN, P., BODIOU, J.Y., BOUCHER, G., BOVEE (de), F., CASTEL, J., COINEAU, N., COURTIES, C., GOURBAULT, N., GUIDI, L., LASSERRE, P., SOYER, J., TOURNIE, T. (1984). Estimation du rôle énergétique et dynamique spatio-temporelle du méiobenthos en milieu littoral: échantillonnage et méthodologie. *Rapport CNRS*: pp 163
- REYNOLDS, C.S., WISEMAN, S.W., GARDNER, W.D. (1980). An annotated bibliography of aquatic sediment traps and trapping methods. *Fresh. Biol. Ass. Occas. Pub.*, 11: pp 54

- HICKS, G.R.F., COULL, B.C. (1983). The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 21: 67-175
- HIGGINS, R. P., THIEL, H. (1988). Prospectus. In: *Higgins, R.P., Thiel, H. (eds) Introduction to the study of Meiofauna. Smithsonian Institution Press Washington, D.C., London, pp 11-13*
- HILY, C., LE BRIS, H., MAJEED, S., GLEMAREC, M. (1986). Surcharge du milieu côtier en matière organique. *Actes du 1er Colloque d'Océanographie Côtière, Bordenmer 1985: 214-229*
- IKEDA, T., HING FAY, E., HUTCHINSON, S.A., BOTO, G.M. (1982). Ammonia and inorganic phosphate excretion by zooplankton from inshore waters of Great Barrier Reef. II : Their *in situ* contributions to nutrient regeneration. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 33: 683-698
- INTES, A. (1984). L'atoll de Tikehau: Généralités. *Notes et docums, océanogr. ORSTOM*, 22: 4-12
- INTES, A., ARNAUDIN, H. (1987). Esquisse sédimentologique du lagon de Tikehau. *Notes et docums, océanogr. ORSTOM*, 35: 71-100
- INTES, A., CHARPY-ROUBAUD, C.J., CHARPY, L., LEMASSON, L., MORIZE, E. (1990). Les lagons d'atolls en Polynésie Française : Bilan des travaux du programme "ATOLL" (1981-1987). *Notes et Doc. Océan.*, 43
- INTES, A., CAILLART, B. (1994). Environment and biota of the Tikehau atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Atoll Research Bulletin nos 415, NMNH smithsonian institution Washington, D.C. 1-34*
- JEAN, F. (1994). Modélisation à l'état stable des transferts de carbone dans le réseau trophique benthique de la rade de Brest (France). *Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale : pp 170.*
- JENSEN, P. (1984). Measuring carbon content in nematodes. *Helgoländer Meeresunters.*, 38: 83-86
- JENSEN, P., EMRICH, R., WEBER, K. (1992). Brominated metabolites and reduced numbers of meiofauna organisms in the burrow wall lining of the deep-sea enteropneust *Stereobalanus canadensis*. *Deep-Sea Res.*, 39 (7): 1247-1253
- JONGE de, V.N., BOUWMAN, L.A. (1977). A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM. *Mar. Bio.*, 42:143-148
- KARL, D.M., LAROCK, P.A. (1975). Adénosine TriPhosphate measurements in soil and marine sediments. *J. Fish. Res. Board of Canada*, 32 (5): 599-607
- KLEKOWSKI, R.Z. (1971). Cartesian Diver respirometry for aquatic animals. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 18: 93-114
- KLEKOWSKI, R.Z., SCHIEMER, F, DUNCAN, A. (1979). A bioenergetic study of a benthic nematode, *Plectus palustris* De Man 1880, throughout its life cycle. I The respiratory metabolism at different densities of bacterial food. *Oecologia (Berl.)*, 44: 119-124
- KENNEDY, A.D. (1994). Carbon partitioning within meiobenthic nematode communities in the Exe Estuary, UK. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 105: 71-78.
- KNUDSEN, J., FAMME, P., HANSEN, E.S. (1983). A microcalorimeter system for continuous determination of the effect of oxygen on aerobic-anaerobic metabolism and metabolite exchange in small aquatic animals and cell preparations. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 74 (A): 63-66

- SCHIEMER, F. (1987). Nematoda. In: *Pardian TJ, Vernberg FJ (eds) Animal energetics. Academic Press Inc (vol 1): pp 185-215*
- SCHOLANDER, P.F., CLAFF, C.L., SVEINSSON, S.L. (1952). Respiratory studies of single cells. I. *Methods. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole., 102: 157-177*
- SCHWINGHAMMER, P., HARGRAVE, B., PEER, D., HAWKINS, C.M. (1986). Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser., 31: 131-142*
- SCOFFIN, T.P., TUDHOPE, A.W. (1985). Sedimentary environments of the Central Region of the Great Barrier Reef of Australia. *Coral Reef, 4: 81-91.*
- SCOTT, ROTONDO, (1983). A model for the development of types of atolls and volcanic islands on the Pacific Lithospheric Plate. *Coral Reefs, 1: 139-150*
- SERVICE, S.K., FELLER, R.J., COULL, B.C., WOODS, R. (1992). Predation effect of three fish species and a shrimp on macrobenthos and meiobenthos in microcosms. *Estuar. Coast. Shelf Science, 34: 277-293*
- SHIRAYAMA, Y. (1984). The abundance of deep-sea meiobenthos in the Western Pacific in relation to environmental factors. *Oceanologica Acta, 7: 113-121*
- SHIRAYAMA, Y., SWINBANKS, D. (1986). Oxygen profile in deep-sea calcareous sediment calculated on the basis of measured respiration rates of deep-sea meiobenthos and its relevance to manganese diagenesis. *La mer, 24: 75-80*
- SHIRAYAMA, Y. (1991). Preliminary studies on the energy budget of a deep-sea nematode. *La mer, 29: 170-173*
- SIEGEL, S. (1956). Nonparametric statistics: for the behavioral sciences. *International Student Editio.: pp 312*
- SMITH, K.L., BURNS, K.A., TEAL, J.M. (1972). In situ respiration of the benthic communities in Castle Harbour, Bermuda. *Mar. Biol., 12: 196-199*
- SOLORZANO, L. (1969). Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypochlorite method. *Limnol. Océanog., 14: 799-801*
- SOHLENIUS, B. (1979). A carbon budget for nematodes, rotifers and tardigrades in a Swedish coniferous forest soil. *Holarctic Ecology, 2: 30-40*
- SUDARSHAN, R., NEELAKANTAN, B. (1986). Meiobenthic production in Karwar Bay, India. In: *Thompson, M.F., Sarojini, R., Nagabhushanan, R. (eds). Biology of benthic organisms - Indian Ocean. Balkema, Rotterdam: pp 153*
- SUN, B., FLEEGER, J.W., CARNEY, R.S. (1993). Sediment microtopography and the small-scale spatial distribution of meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 167: 73-90*
- SUNDBACK, K., GRANALI, W. (1988). Influence of microphytobenthos on the nutrient flux between sediment and water: a laboratory study. *Mar. Ecol. Prog. Ser., 43: 63-69*
- SWEDMARK, B. (1964). The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev., 39: 1-42*

- MC INTYRE, A.D. (1964). Meiobenthos of sub-littoral muds. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 44: 665-674
- MC INTYRE, A.D. (1969). Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44: 245-290
- MC NEILL, S., LAWTON, J.H. (1970). Annual production and respiration in animal population. *Nature*, 225: 472-474
- MAN (De); J.G. (1876). Onderzoekingen over vrij in de aarde levende nematoden. *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.*, 2: 78-196
- MARCHANT, R., NICHOLAS, W.L. (1974). An energy budget for the free living nematode *Pelodera* (Rhabditidae). *Oecologia (Berl.)*, 16 (3): 237-252
- MARE, M.F. (1942). A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 25: 517-554
- MARSHALL, N. (1970). Food transfer through the lower trophic levels of the benthic environment. In: *Steele, J.H. (ed) Marine Food Chains. Oliver and Boyd, Edinburgh: pp 52-66*
- MARTIN, A., CORTEZ, J., BAROIS, I., LAVELLE, P. (1987). Les mucus intestinaux de Ver de terre moteur de leur interactions avec la microflore. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 24 (4): 549-558
- MENZEL, D., CORWIN, J. (1965). The measurement of total phosphorous in sea water based on the liberation of organically bound fraction by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (2): 280-282
- MONTAGNA, P.A. (1984). Competition for dissolved glucose between meiobenthos and sediment microbes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 76: 177-190
- MORIARTY, D.J.W., POLLARD, P.C., ALONGI, D.M., WILKINSON, C.R., GRAY, J.S. (1985). Bacterial productivity and trophic relationships with consumers on a coral reef. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, 5: 457-462
- MYERS, R.F., KRUSBERG, L.R. (1965). Organic substances discharged by plantparasitic nematodes. *Phytopathology*, 55: 429-437
- MILLER, R.J., MANN, K.H., SCARRAT, D.J. (1971). Production potential of a seaweed-lobster community in Eastern Canada. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28: 1733-1738
- NEHRING, JENSEN, P., LORENZEN, S. (1990). Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 123-128
- NEWELL, R.C., FIELD, J.G., GRIFFITHS, C.L. (1982). Energy balance and significance of micro-organisms in a kelp bed community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8: 103-113
- ÓLAFSSON E., JOHNSTONE, R.W., NDARO, S.G.M. (1995). Effects of intensive seaweed farming on meiobenthos in a tropical lagoon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 191: 107-117
- OTT, J., SCHIEMER, F. (1973). Respiration and anaerobiosis of free-living nematodes from marine and limnic sediments. *Netherlands Journal of Sea Research*, 7: 233-243
- PAMATMAT, M. M., FINDLAY, S. (1983). Metabolism of microbes, nematodes, polychaetes, and their interactions in sediment, as detected by heat flow measurements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 31 - 38



- VRANKEN, G., HEIP, C. (1986). The productivity of marine nematodes. *Ophelia*, 26: 429-462
- VRANKEN, G., HERMAN, P.M.J., VINCX, M., HEIP, C. (1986). A re-evaluation of marine nematode productivity. *Hydrobiologia*, 135: 193-196
- WARWICK, R.M., PRICE, R. (1979). Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mud-flat. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 5: 121-137
- WARWICK, R.M. (1981). The influence of temperature and salinity on energy partitioning in the marine nematode *Diplolaimelloides brucei*. *Oecologia (Berl.)*, 51: 318-325
- WARWICK, R.M., GEE, J.M. (1984). Community structure of estuarine meiobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 97-111
- WARWICK, R.M. (1989). The role of meiofauna in the marine ecosystem: evolutionary considerations. *Zool. J. Linnean Soc.*, 96:229-241
- WARWICK, R.M., CLARKE, K.R., GEE, J.M. (1990). The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H. Milne Edwards on meiobenthic community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 135: 19-33
- WEBB, D.G. (1991a). Effect of predation by juvenile Pacific salmon on marine harpacticoid copepods. I. Comparisons of patterns of copepod mortality with patterns of salmon consumption. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72: 25-36
- WEBB, D.G. (1991b). Effect of predation by juvenile Pacific salmon on marine harpacticoid copepods. II. Predator density manipulation experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72: 37-47
- WEBB, D.G., PARSONS, T.R. (1991). Impact of predation-disturbance by large epifauna on sediment-dwelling harpacticoid copepods: field experiments in a subtidal seagrass bed. *Mar. Biol.*, 109: 485-491
- WEYDERT, P. (1922). Etude sédimentologique et hydrodynamique d'une coupe de la partie médiane du grand récif de Tuléar (SW Madagascar). *Tethys*, 1: 237-280
- WEYDERT, P. (1976). Manuel de sédimentologie et d'arénologie. *Pub. Lab. Sédim. Mar. Luminy, Marseille* : pp 61
- WIDBOM, B. (1984). Determination of average individual dry weights and ash-free dry weights in different sieve fractions of marine meiofauna. *Mar. Biol.*, 84: 101-108
- WIESER, W. (1953). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool.*, 4:439-484
- WIESER, W. (1960). Benthic studies in Buzzards Bay. II The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5: 121-137
- WIESER, W., KANWISHER, J. (1961). Ecological and physiological on marine nematodes from a salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, 6: 262-270
- WIESER, W., OTT, J., SCHIEMER, F., GNAIGER, E. (1974). An ecophysiological study of some meiofauna species inhabiting a sandy beach at Bermuda. *Mar. Biol.*, 26: 97-106
- WIESER, W., SCHIEMER, F. (1977). The ecophysiology of some marine nematodes from Bermuda: seasonal aspects. *J. exp. mar. Biol. Eco.*, 26: 97-106

- RIDDLE, M.J., ALONGI, D.M., DAYTON, P.K., HANSEN, J.A., KLUMPP, D.W. (1990). Detrital pathways in a coral reef lagoon. *Mar. Biol.*, 104: 109-118
- RIEMANN, F., SCHRAGE, M. (1978). The mucus - trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia (Berl.)*, 34: 75-88
- RIEMANN, F. (1995). Significance of mucus secretions of aquatic Nematodes: Microbial garden and physical substratum. *Ninth International Meiofauna Conference, Perpignan*.
- RIEGER, M. (1985). Some lower food web organisms in the nutrition of marine harpacticoid copepods: an experimental study. *Helgoländer Meeresunters.*, 39: 357-366.
- RIEGER - KIRCHNER, M. (1989). Microbial degradation of North Sea macroalgae: field and laboratory studies. *Bot. Mar.*, 32: 241-252
- RIEGER - KIRCHNER, M. (1990). Macroalgal decomposition: laboratory studies with particular regard to microorganisms and meiofauna. *Helgoländer Meeresunters.*, 44: 397-410
- RIEGER - KIRCHNER, M., HINZ, K., BIDDANDA, B. (1991). Ingestion of microbially-synthesized organic aggregates and ingestion of fecal pellets by marine harpacticoid copepods. *Kieler Meeresforsch.*, 8: 257-263
- RONGVAUX-GAÏDA, D., PEROZ, A., VERDIER, B., PITON, C. (1990). Estimation de la qualité bactériologique du lait cru par microrespirométrie. *Lait*, 70: 23-26
- RUDNICK, D.T., ELMGREN, R., FRITHSEN, J.B. (1985). Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia (Berl.)*, 6: 157-168
- SALVAT, B., RENAUD-MORNANT, J. (1969). Etudes écologiques du macrobenthos et du méiobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa (Tuamotu-Polynésie). *Cah. Pac.*, 13: 303-323
- SANTOS, P.J.P., CASTEL, J., SOUZA-SANTOS, L.P. (1995). Microphytobenthic patches and their influence on meiofaunal distribution. *Cah. Biol. Mar.*, 36: 133-139
- SARAZIN, G., CHARPY-ROUBAUD, C.J., CHARPY, L. (1988). Early diagenesis of organic matter in the sediments of the central basin of Tikehau lagoon-reef (Tuamotu archipelago - French Polynesia). *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, 3: 373-377
- SASEKUMAR, A. (1984). Secondary productivity in mangrove forests. In: *Jin-Eong, O., Wooi-Khoon, G. (Eds). Productivity of the mangrove ecosystem: Management implications. Unit Pencetakan Pusat, Penang, Malaysia: pp 20*
- SAUTRIOT, D. (1977). Recherches sur les produits dérivés de la chlorophylle dans l'eau et les sédiments marins. *Thèse de l'Université d'Aix-Marseille: pp 105*
- SCHIEMER, F., DUNCAN, A. (1974). The oxygen consumption of a freshwater benthic nematode, *Tobrilus gracilis* (Bastian). *Oecologia (Berl.)*, 15: 121-126
- SCHIEMER, F., DUNCAN, A., KLEKOWSKI, R.Z. (1980). A bioenergetic study of a benthic nematode, *Plectus palustris* De Man 1880, throughout his life-cycle. II. Growth, fecundity and energy budgets at different densities of bacterial food and general ecological considerations. *Oecologia (Berl.)*, 44: 205-212
- SCHIEMER, F. (1982). Food- dependence and energetics of free-living nematodes. I. Respiration, growth and reproduction of *Caenorhabditis briggsae* (Nematoda) at different levels of food supply. *Oecologia (Berl.)*, 54: 108-121

WINBERG, G.G. (1960). The metabolic intensity and food requirements of fish. *Translation Series of the Fisheries Research Board of Canada*, 194: 1-202

ZEUTHEN, E., (1943). A Cartesian diver micro respirometer with a gas volume of 0.1 μ l. *Comptes-rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg, série chimie*, 24: 479-518

ZEUTHEN, E. (1950). Cartesian diver respirometer. *Biol. Bull (Woods Hole)*, 98: 303-318

ZHANG, Q., UHLIG, G. (1993). Dry weight and chemical composition (CHN) in relation to population density of cultivated *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). *Helgoländer Meeresunters.*, 47: 221-227

- TALANDIER, J. (1993). Le volcanisme et la sismicité. In "Atlas de la Polynésie Française" ORSTOM ed.
- THISTLE, D., ECKMAN, J.E. (1990). The effect of a biological structure on the benthic copepods of a deep-sea site. *Deep-Sea Res.*, 37 (4): 541-554
- THOMASSIN, B.A., VIVIER, M.H., VITIELLO, P. (1976). Distribution de la méiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épircéfale du grand récif de Tuléar (Madagascar). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 22: 31-53
- THOMASSIN, B.A., JUIN, C., RENAUD-MORNANT, J., RICHARD, G., SALVAT, B. (1982). Macrofauna and meiofauna in the sediments on the Tiahura reef complex, Moorea island (French Polynesia). *Tethys*, 10 (4): 392-397
- THOMASSIN, B.A., BRIE, C., BEDHOMME, P., ALIVON, E., FONTAINE, M.F., PAUL, R. (1993). Mission préliminaire (1-13 Juin 1991) dans l'atoll de Takapoto, Tuamotu: Changements intervenus dans la nature des sédiments lagonaires (paramètres physico-chimiques, méiofaune), ainsi que dans les teneurs en seston décantant sur ces fonds sous l'influence de la perliculture intensive.
- TIETJEN, J.H. (1969). The ecology of shallow water meiofauna in two England estuaries. *Oecologia (Berl.)*, 2: 251-291
- TIETJEN, J.H., LEE J.J. (1973). Life history and feeding habits of the marine nematode *Chromadora macrolaimoides* Steiner. *Oecologia (Berl.)*, 12, 303-314
- TIETJEN, J.H. (1980). Microbial-meiofaunal interrelationships: a review. In *Microbiology 1980. VIII Conf. Amer. Soc. Microbiol. on Ecology, Feb. 7-10, 1979, Clearwater Beach, Florida : 7-10. Amer. Soc. Microbiol. Washington DC, USA*
- TIETJEN, J.H., ALONGI, D.M. (1990). Population growth and effects of nematodes on nutrient regeneration and bacteria associated with mangrove detritus from northeastern Queensland (Australia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 169-179
- TORRETON, J.P., FOUQUET, O., FROUIN, P. (1996). Bacteriobenthos biomass and productivity in relation to eutrophication in the lagoon of Tahiti. *Abstracts 8th coral reef symposium: p197*
- UHLIG, G., THIEL, H., GRAY, J.S. (1973). The quantitative separation of meiofauna. *Helgoländer Meeresunters.*, 25 : 173-195
- VAUGELAS (de), V. (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 troisième cycle, Université Pierre et Marie Curie - Paris VI : pp 98*
- VERNBERG, W.B., COULL, B.C., JORGENSEN, D.D. (1977). Reliability of laboratory metabolic measurements of meiofauna. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34 (1): 164-167
- VILLIERS, L. (1979). Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* Valenciennes (Pisces: Gobiidae). *Thèse de 3ème cycle, Univ. P.M. Curie: pp 139*
- VILLIERS, L., CHRISTIEN, D., SEVERE, A. (1987). Investigations sur l'écologie des sables lagonaires biogènes de l'atoll de Mururoa. (Tuamotu-Polynésie Française). *Notes et Doc. Océanogr. Orstom*, 36: pp 98
- VITIELLO, P. (1968). Variation de la densité du méiobenthos sur une aire restreinte. *Recueil des travaux station marine d'Endoume*, 43: 261-270