

ORSTOM

L'Institut
français
de recherche
scientifique
pour le
développement
en coopération

HARRIS Pierre, FICHEZ Renaud -

Observations et mécanismes de la crise
dystrophique de 1994 dans le lagon de
l'atoll d'Hikueru (Archipel des Tuamotu,
Polynésie Française).

OCEANOGRAPHIE
Notes et documents n° 45
1995



Polynésie Française

Centre ORSTOM de Tahiti

Notes et Documents

N° 45

Océanographie

ORSTOM

TAHITI

1995

Polynésie Française

ORSTOM

Observations et mécanismes de la crise dystrophique de 1994
dans le lagon de l'atoll d'Hikueru
(Archipel des Tuamotu, Polynésie Française)

P. HARRIS
R. FICHEZ

Centre ORSTOM de Tahiti
BP 529, Papeete, Tahiti, Polynésie Française

HARRIS, P. & FICHEZ R., 1995. Observations et mécanismes de la crise dystrophique de 1994 dans le lagon de l'atoll d'Hikueru (Archipel des Tuamotu, Polynésie Française). Not. & Doc. Océanogr., ORSTOM Tahiti, 25 p.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été supporté par la Délégation à l'Environnement du Territoire de Polynésie Française. Nous tenons à remercier tout particulièrement Madame Simone Grand pour son intérêt au cours des différentes missions.

Cette étude n'aurait pas été possible sans le soutien logistique de la Marine Nationale et notamment des navires le Bougainville, le Prairial et la Railleuse.

Nos remerciements vont également à l'équipage du Tuheiava qui a assuré la liaison Makemo-Hikueru au cours de la mission de septembre 1994.

Enfin nous remercions la population d'Hikueru pour son accueil chaleureux avec une attention toute particulière à M^r & M^{me} André Voisin.

AVANT-PROPOS

Ce rapport scientifique est basé sur les résultats de trois missions océanographiques qui ont été entreprises sur l'atoll d'Hikueru au cours de l'année 1994. Il s'agit d'un essai de synthèse des deux rapports des missions d'avril et de septembre 1994, complétés par les résultats de la campagne océanographique TYPATOLL en novembre 1994.

Quelques mots tahitiens sont utilisés dans le texte. Ils désignent des unités géomorphologiques très précises, spécifiques des atolls et certains sont même admis dans le vocabulaire scientifique. Ce sont:

HOA : Chenal de communication situé entre les îlots émergés de la couronne récifale par lequel s'établissent des échanges entre le platier externe et le lagon. Au niveau du platier, la profondeur n'excède pas quelques décimètres.

KARENA : Pinnacle corallien dont la partie supérieure est subsuperficielle et de dimensions variables (de quelques mètres à quelques dizaines de mètres de diamètre).

MOTU : Îlot émergé et généralement couvert de végétation, situé sur la couronne récifale. Toujours de nature détritique. Par extension, ce mot peut également désigner les îlots du lagon.

SOMMAIRE

	Page N°
Introduction	
1. Présentation de l'atoll.....	5
2. La crise dystrophique de mars-avril 1994	5
3. Objectifs du rapport	6
Matériels & Méthodes	8
Résultats	
1. Le bloom phytoplanctonique	10
1.1. Identification de l'algue macrophytaire.....	10
1.2. Evolution du bloom phytoplanctonique	10
1.3. Evolution des abondances phytoplanctoniques et bactériennes d'avril à novembre 1994.....	13
2. La mortalité massive de la faune.....	13
3. Evolution des conditions physico-chimiques et biologiques dans le lagon d'Hikueru d'avril à novembre 1994	14
3.1. Conditions météorologiques.....	15
3.2 Paramètres physico-chimiques.....	15
3.3 Sels nutritifs.....	15
4. Comparaison inter-atolls	16
Discussion	
1. Les causes possibles de la mortalité massive	19
2. Mise en perspective.....	22
Conclusion	23
Bibliographie	24
Annexes	25

INTRODUCTION

1. Présentation de l'atoll

Hikueru (17°35' S - 142° 37' O) est un atoll de l'archipel des Tuamotu du centre situé sur la même latitude que Tahiti et à une distance de 750 km de cette île dans l'est. C'est un atoll sans passe (Figure 1), une ouverture artificielle dans le récif-barrière permet le passage de petites embarcations du type baleinière. Un quai en béton a été aménagé sur le motu principal. L'atoll a un diamètre d'environ six milles nautiques, la couronne est occupée par des motu couverts par des cocoteraies dans la partie nord-est, et constituée d'un récif affleurant dans la partie sud-ouest. Il existe sur l'atoll d'Hikueru une ancienne piste d'aviation qui est aujourd'hui désaffectée et n'est utilisée qu'en cas d'évacuation sanitaire (le terrain d'aviation le plus proche se situe sur l'atoll de Makemo).

Hikueru, découvert par Bougainville en mars 1768, est situé à 100 milles nautiques dans l'ouest-nord-ouest de l'atoll de Hao. Hikueru a été dans les années cinquante le premier producteur de nacres de Polynésie Française. De 1946 à 1971, un total de 3650 tonnes de nacres a été pêché dans ce lagon, ce qui représente pour cette période à peu près 35 % de la production nacrère du Territoire ^[1]. A cette époque y vivaient 500 personnes. Pendant les périodes de plonges des nacres, on comptait jusqu'à 3000 personnes. Hikueru connut ses années de gloire jusqu'au début des années soixante, où la surexploitation a conduit à l'épuisement des stocks de nacres.

Aujourd'hui, la population est d'environ une centaine de personnes, concentrée dans le village du motu Tupapati. Il existe une ferme perlière dont l'activité est abandonnée depuis quelques années. Quelques exploitations familiales subsistent (le stock actuel est estimé à environ 100 000 nacres). L'exploitation du coprah et la pêche restent les deux activités principales des habitants d'Hikueru.

2. La crise dystrophique de Mars-avril 1994

Au cours du mois de mars 1994, la population d'Hikueru a observé une coloration verte de l'ensemble de la colonne d'eau lagonaire. Une quinzaine de jours plus tard, les premiers poissons morts étaient observés. Dans les jours qui ont suivi, la mortalité s'est intensifiée, c'est alors que les autorités locales ont alerté l'opinion publique. Une enquête a tout d'abord été menée auprès de la population locale. Bien que les récits divergent sensiblement d'un témoin à l'autre, il est malgré tout possible de décrire la manifestation extérieure du phénomène comme suit, chronologiquement parlant. Les premiers phénomènes "d'eaux vertes" sont apparus autour du 15 mars. Il semblerait que les premiers signes se soient manifestés à l'extrémité est du lagon, puis la coloration a gagné l'ensemble de l'atoll. Les premiers poissons retrouvés morts sur la plage ont été signalés le 1^{er} avril. La mortalité massive a atteint son paroxysme les jours suivants. Il est difficile de quantifier avec exactitude la masse de poissons accumulée sur les plages; on peut envisager cependant qu'elle a été de plusieurs tonnes. Toutes les espèces présentes dans le lagon ont été touchées. Enfin, il faut souligner que l'ensemble des organismes benthiques (faune et flore) a également été décimé.

3. Objectifs du rapport

Ce rapport constitue un travail de synthèse sur les 3 missions effectuées sur l'atoll d'Hikueru en 1994 dont l'objectif principal est d'essayer de comprendre le phénomène de mortalité massive de la faune et de la flore du lagon d'Hikueru ainsi que le mécanisme d'eutrophisation qui s'est traduit par un bloom phytoplanctonique^[2]. Le suivi de l'évolution du milieu par deux missions supplémentaires permet d'évaluer la capacité de récupération de cet écosystème lagunaire.

Par ailleurs, d'autres phénomènes d'eaux colorées ont déjà été relevés à Hikueru depuis les 25 dernières années, en 1970-71^[3] et en 1979^[4]. D'autres atolls de l'archipel des Tuamotu ont également été touchés par des phénomènes de bloom phyto et zoo-planctonique au cours des deux dernières décennies^[5] mais les recherches bibliographiques ont montré que ce qui s'est passé sur l'atoll d'Hikueru au mois d'avril 1994 est sans précédent en Polynésie Française. A travers l'évolution de l'écosystème lagunaire d'avril à novembre 1994, nous nous efforcerons de comprendre pourquoi.

On peut enfin examiner dans quelle mesure les conclusions de ce travail peuvent concerner la gestion des écosystèmes lagunaires à l'échelle de l'ensemble des atolls des Tuamotu.

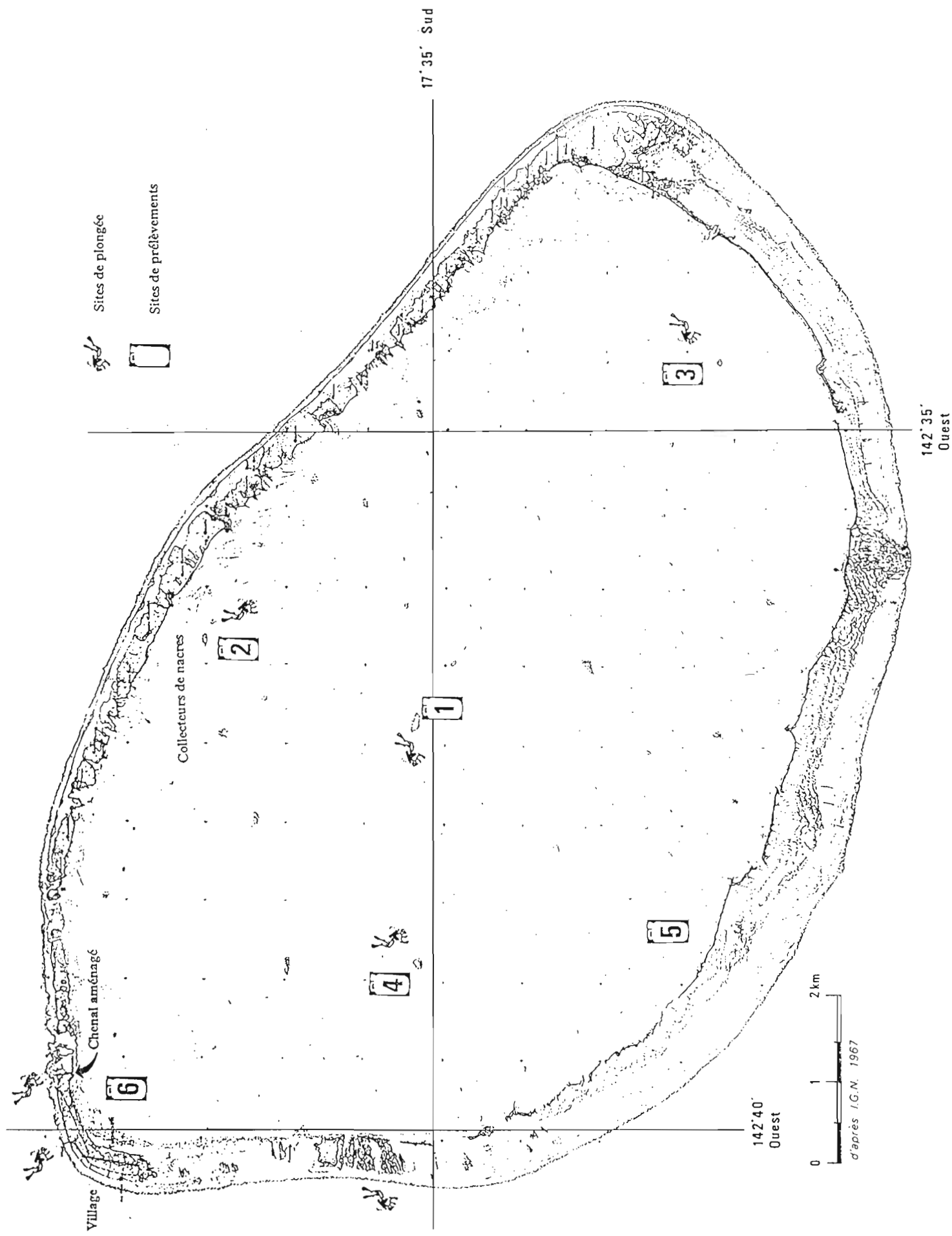


Figure 1 Présentation de l'atoll d'Hikueru. Localisation des sites de prélèvement et d'observation en plongée au cours des 3 missions effectuées.

MATERIELS & METHODES

Au cours de la première mission en avril 1994, 4 sites d'études ont été retenus (cf. figure 1). Ces 4 sites d'études ont été conservés par la suite lors des deux missions suivantes bien que d'autres stations d'observations et de prélèvements aient été étudiées pour compléter l'étude du lagon d'Hikueru.

Nous nous sommes intéressés plus particulièrement à la colonne d'eau au cours de ces trois missions. Le sédiment n'a été étudié que lors de la mission de septembre. La multiplicité des variables choisies pour caractériser la colonne d'eau est variable en fonction du type de mission réalisée. En effet, la mission de novembre 1994 s'inscrivait dans le cadre d'une campagne océanographique TYPATOLL pour laquelle les moyens (matériels et humains) étaient beaucoup plus importants que lors des deux premières missions. Les paramètres communs aux trois missions présentés sont les suivants:

- variables physico-chimiques (température, salinité, pH, oxygène dissous),
- chlorophylle-*a*,
- sels nutritifs,
- abondance bactérienne et phytoplanctonique.

1. Paramètres physico-chimiques

Pour la mesure de l'oxygène dissous les échantillons ont été prélevés dans des flacons en verre de 150 millilitres à bouchon plongeur. L'oxygène dissous est fixé par ajout des deux réactifs (respectivement solution de chlorure de manganèse et solution basique d'iodure) immédiatement après prélèvement. Après addition des réactifs et homogénéisation de précipité, les flacons ont été conservés par immersion totale dans l'eau avant d'être analysés au laboratoire. L'oxygène dissous a été mesuré au laboratoire selon la méthode de Winkler optimisée par Carpenter (1965)^[6]. Les échantillons pour la mesure de la salinité ont été prélevés dans des flacons en polypropylène de 150 millilitres à double bouchon puis stockés à l'obscurité avant d'être analysés. La salinité a été déterminée par analyse sur un salinomètre à induction (modèle Autolab 601 MK III).

Les paramètres physico-chimiques *in situ* de la colonne d'eau (pH, redox, température, oxygène) ont été mesurés à l'aide d'une sonde multi-paramètres (modèle YSI 6000).

2. Chlorophylle

Les échantillons d'eau ont été prélevés dans des flacons carrés en polyéthylène téréphtalate d'un litre (NALGENE) puis stockés immédiatement au froid et à l'abri de la lumière à bord du bateau. Les filtrations ont été réalisées le plus rapidement possible (moins de deux heures après prélèvement) sur des membranes en fibre de verre de type WHATMANN GF/F. Les filtres ont été placés dans des microtubes en polypropylène (type EPPENDORF) puis congelés avant d'être analysés au laboratoire.

Les concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments (pigments dégradés) ont été mesurées par fluorimétrie (fluorimètre TURNER 111) selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963)^[7]. En complément, des analyses fines ont été réalisées en chromatographie HPLC (WATERS 600 E - WATERS 991) selon la méthode de Wright et al. (1991)^[8] pour déterminer la carte pigmentaire de l'espèce phytoplanctonique responsable du bloom d'avril 1994 (logiciel de traitement WATERS PDA).

3. Sels nutritifs

Les échantillons ont été prélevés dans des flacons NALGENE en polycarbonate haute densité, stockés au froid et à l'abri de la lumière immédiatement après prélèvement sur le bateau, puis soit analysés rapidement (PO_4 , NH_4) soit congelés le plus rapidement possible (moins de deux heures) pour être analysés au laboratoire (NO_3 , N total, P total, $\text{Si}(\text{OH})_4$).

Les concentrations en sels nutritifs (nitrates + nitrites, ammonium, silicates, phosphates) ont été déterminées par spectrophotométrie (spectrophotomètre Milton Roy, modèle 1201) selon les méthodes décrites par Strickland et Parsons (1972)^[9]. L'azote total et le phosphore total ont été déterminés par spectrophotométrie après oxydation U.V. en présence de peroxyde d'hydrogène, selon les méthodes décrites par Strickland et Parsons (1972).

4. Abondance bactérienne et phytoplanctonique

Les échantillons ont été prélevés dans des flacons en polypropylène stérile type NALGENE. Ils ont été immédiatement formolés puis conservés à bord du bateau au froid et à l'abri de la lumière en attendant d'être filtrés.

Les bactéries contenues dans les échantillons de la colonne d'eau sont concentrées par filtration sur une membrane type MILLIPORE de porosité de 0,22 microns et colorées à l'aide d'un fluochrome, le 4', 6-diamino-2-phénylindol ou DAPI, selon la méthode décrite par Porter et Feig (1980)^[10]. Les dénombrements des effectifs bactériens ont été réalisés par comptage direct de la totalité des cellules au moyen de la microscopie en fluorescence (Hobie et al., 1976)^[11].

Les dénombrements des effectifs phytoplanctoniques ont été réalisés selon le même protocole en microscopie directe sans ajout de colorant.

5. Tests de toxicité sur chair de poissons

Plusieurs prélèvements d'espèces de poissons ont également été effectués au cours de la première mission. Les échantillons ont été conservés par congélation avant d'être analysés (tests de toxicité) par l'Institut Territorial de Recherches Médicales Louis Malardé, Associé à l'Institut Pasteur (Chinain, 1994. Comm. pers.).

6. Sédiment

Des prélèvements de sédiments ont été effectués durant la mission d'avril au niveau des 4 sites d'étude, puis congelés. L'observation sur ces sédiments a permis de rechercher la possible présence de kystes de dinoflagellés.

RESULTATS

1. Le bloom phytoplanctonique

1.1. Identification de l'algue

Les échantillons de la première mission ont été analysés en chromatographie liquide haute performance (HPLC) afin d'obtenir la composition pigmentaire du bloom phytoplanctonique observé. Les chromatogrammes des 4 stations d'études sont reportés en annexe. Les spectres à 430 nm permettent de mettre en évidence 5 pigments principaux. Les pics sont bien séparés sur les chromatogrammes des stations 3 et 4. Il s'agit de la fucoxanthine, dinoxanthine, zéaxanthine et des chlorophylles a et b. La dinoxanthine est absente à la station 1. Les pics ont été mal séparés à la station 2, on observe les mêmes pics qu'à la station 1. Il y a peu de pigments dégradés sur l'ensemble des quatre échantillons, le maximum se situant à la station 4.

Les observations au microscope inversé ou en microscopie directe à épifluorescence ont permis de mettre en évidence des algues unicellulaires, non flagellées, de forme ronde légèrement elliptique, de couleur verte. La détermination a été effectuée en collaboration avec B. Delessalle (EPHE). L'algue a été identifiée comme appartenant à la classe des Chlorophycées (Silva, 1982) et à l'ordre des chlorococcales, dont le stade dominant est coccoïde (Sournia, 1987)^[12]. L'analyse des pigments conforte l'appartenance de l'algue à ce groupe par la présence notamment de la chlorophylle-*b* au côté de la chlorophylle-*a* qui reste dominante, et par la présence de zéaxanthine (xanthophylles) comme pigment accessoire. Aucune forme coloniale n'a été observée. Les cellules solitaires (ou par 2) permettent d'avancer l'hypothèse que cette algue appartiendrait au genre *Nannochloris* (Sarokin & Carpenter, 1982), bien que ce genre occupe une position systématique incertaine et que le genre *Nannochloris* puisse être confondu avec le genre *Chlorella* (Sournia, 1987).

1.2. Evolution spatiale en avril 1994

La première mission qui a été dépêchée sur l'atoll d'Hikueru est intervenue le 12 avril 1994. Les témoignages recueillis auprès de la population (procès-verbaux d'audition)^[13] révèlent que les premiers signes de « coloration verte » du lagon sont apparus vers le milieu du mois de mars 1994. Il s'est donc écoulé un mois entre le début de la manifestation de bloom phytoplanctonique et l'intervention de la mission scientifique (photos 1 & 2 ci-dessous).

La concentration de l'efflorescence algale lors de cette mission était relativement homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau du lagon au niveau horizontal. Les analyses HPLC ont permis de déterminer les concentrations en chlorophylle-*a* active à partir de l'intégration des pics d'absorption à 430 nm (Tableau 1).

Tableau 1

Concentration en chlorophylle-*a* des 4 stations d'études du lagon d'Hikueru au cours de la première mission.

Localisation	Concentration en chlorophylle- <i>a</i> active ($\mu\text{g} / \text{l}$)
Station n° 1	1,02
Station n° 2	pb. de séparation des pigments (cf. annexe 1)
Station n° 3	1,312
Station n° 4	1,398



Photo 1

*Vue aérienne de la partie ouest du lagon le 11 avril 1994.
On distingue les karseni ainsi que la bathymétrie en fonction de la coloration.*



Photo 2

Vue aérienne du littoral à proximité de notre bateau.

Les abondances phytoplanctoniques calculées sur chaque station en subsurface et en profondeur (Tableau 2) varient entre 2 et 9 millions de cellules par millilitre. Ces valeurs sont cohérentes avec les concentrations en chlorophylle-*a* active mesurées. L'abondance moyenne en subsurface est de 6,5 millions de cellules par millilitre, ce qui est représentatif d'une situation d'efflorescence algale de faible intensité.

En subsurface, on observe peu de variations spatiales. L'abondance maximum est observée à la station 3 qui apparaît comme la zone la plus confinée de l'atoll, tandis que l'abondance minimale est observée à la station 4, zone où l'influence océanique est la plus importante.

Tableau 2

Evolution de l'abondance phytoplanctonique dans le lagon d'Hikueru d'avril à novembre 1994.

Localisation	Nombre de cellules phytoplanctoniques (million / millilitre)		
	avril 1994	septembre 1994	novembre 1994
Station n° 1 (surface)		0,056	0,042
Station n° 1 (- 10 m)		0,054	0,038
Station n° 1 (- 20 m)	3,261	0,053	0,041
Station n° 1 (- 30 m)		0,057	0,049
Station n° 2 (surface)	5,620	0,053	0,041
Station n° 3 (surface)	9,282	0,080	0,057
Station n° 3 (- 9 m)	1,647		
Station n° 3 (- 18 m)	2,850	0,082	
Station n° 4 (surface)	3,866	0,118	0,035
Station n° 4 (- 12 m)	4,412	0,115	
moyenne	4,420	0,074	0,043
écart-type	2,479	0,025	0,009

On observe des variations au niveau des abondances phytoplanctoniques en fonction de la profondeur à la station n° 3, les abondances étant beaucoup plus faibles en profondeur qu'en surface, ce qui s'explique par une forte diminution de l'intensité lumineuse avec la profondeur. La station n° 4 apparaît comme homogène, les abondances sont plus faibles qu'à la station n° 3 (l'intensité lumineuse diminue donc moins en profondeur) et la proximité du récif-barrière qui communique directement avec le lagon (absence de motu) induit une hydrodynamique plus forte qu'à la station 3, plus profonde et plus stratifiée.

Les abondances bactériennes mesurées au cours de la première mission sont très fortes, puisque la valeur moyenne atteint près de 4 milliards de cellules par millilitre (Tableau 3). Ces valeurs d'abondance mesurées lors de l'épisode d'efflorescence algale sont directement reliées aux fortes valeurs d'abondance phytoplanctonique. Les processus de reminéralisation au cours de cette période sont particulièrement intenses. Pendant cette période, bactéries et phytoplancton sont les deux seuls compartiments actifs dans l'écosystème lagunaire d'Hikueru avec des successions de pics de croissance légèrement décalés au niveau du temps, phénomène bien connu observé pendant des épisodes d'eutrophisation.

Tableau 3

Evolution de l'abondance bactérienne dans le lagon d'Hikueru d'avril à novembre 1994.

Localisation	Nombre de bactéries (milliards de cellules / millilitre)		
	avril 1994	septembre 1994	novembre 1994
Station n° 1 (surface)		0,370	1,027
Station n° 1 (- 10 m)		0,354	1,186
Station n° 1 (- 20 m)	4,514	0,417	1,285
Station n° 1 (- 30 m)		0,449	1,044
Station n° 2 (surface)	4,048	0,602	0,901
Station n° 3 (surface)	1,927	0,477	1,216
Station n° 3 (- 9 m)	3,730		
Station n° 3 (- 18 m)	3,711	0,364	
Station n° 4 (surface)	4,750	0,414	1,400
Station n° 4 (- 12 m)	4,318	0,378	
moyenne	3,857	0,425	1,151
écart-type	0,935	0,093	0,173

1.3. Evolution temporelle d'avril à novembre 1994

Les abondances phytoplanctoniques mesurées en septembre et novembre sont très différentes de celles mesurées en avril 1994 (Tableau 2). Ces dernières correspondaient à la situation d'efflorescence algale précédemment décrite. Comparées à celles d'avril, les abondances phytoplanctoniques sont 60 fois plus faibles en septembre et 100 fois plus faibles en novembre, et les abondances bactériennes 9 fois plus faibles en septembre et seulement 3 fois plus faibles en novembre (Tableau 3).

Si les conditions d'avril étaient exceptionnelles à bien des égards, on note également des différences entre les moyennes des données des mois de septembre et de novembre surtout en ce qui concerne les abondances bactériennes (respectivement 0,425 et 1,151 . 10⁹ cellules par millilitre).

Les conditions du milieu, anormales au mois d'avril 1994, se sont normalisées au cours des mois qui ont suivi. Les modalités de ces modifications écologiques sont discutées plus loin.

2. La mortalité massive de la faune

Au cours de la première mission (avril 1994), la plage qui s'étend le long du motu Tepapati (village) était jonchée de cadavres de poissons en état de décomposition plus ou moins avancée. Toutes les espèces lagonaires étaient représentées. Une enquête a été menée auprès de la population locale (procès-verbal d'audition)^[14]. Cette enquête a révélé que les premiers signes de mortalité de poissons sont apparus le 1^{er} avril 1995, soit 15 jours environ après les premiers signes « d'eaux colorées » et 12 jours avant l'arrivée de la mission scientifique. La mortalité massive a atteint son paroxysme les jours suivants (première semaine d'avril). Au cours de la mission, des poissons agonisants ont été observés dans le lagon et à proximité du rivage, en nombre relativement faible. Ceci semblerait signifier soit que le phénomène de mortalité déclinait, soit que le stock de poisson vivant était épuisé.

Des plongées ont été effectuées au niveau des 4 sites d'étude, ainsi qu'au niveau de lignes de collectages d'huîtres perlières (*Pinctada Margaritifera*). Les observations étaient

rendues difficiles à cause de la visibilité restreinte due au bloom phytoplanctonique (5 mètres en moyenne). Ces observations ont permis de mettre en évidence l'absence quasi-totale de poissons vivants. D'autre part, la mortalité massive s'étendait à l'ensemble des espèces faunistiques, pélagiques comme benthiques (mollusques, crustacés, anthozoaires etc.) Sur les collecteurs de naissains de nacres quelques individus étaient encore vivants (environ 10 %).

Des tests de toxicité ont été réalisés à partir de chairs de poissons et de nacres (A.M. Legrand, 1994. Comm. pers.). Les substances solubles dans le méthanol aqueux extraites à partir de chair de nacre (30 g) ont induit des effets toxiques (tests sur des souris de laboratoire par la voie intrapéritonéale) et ont provoqué des mortalités (non quantifiées). Plusieurs familles de toxines peuvent être suspectées. Cependant, il faut signaler que la population d'Hikueru a continué de manger des poissons morts sans qu'aucun trouble digestif ou autre ne soit signalé.

A.-M. Legrand conclut: « De nombreux cas de mortalités massives chez les poissons et quelques rares cas de mortalité chez les coraux directement associés à des blooms phytoplanctoniques sont cités dans la littérature ^{[15], [16], [17]}. Mais, selon les auteurs, ces mortalités sont probablement d'avantage dues à la sécrétion de mucilages algaux qu'à une toxicité réelle du phytoplancton. Ces mucilages entraîneraient en effet une augmentation de la viscosité de l'eau de mer d'où une diminution de la diffusion de l'oxygène dissous dans de tels milieux, déjà fortement anoxiques (en raison du bloom phytoplanctonique) et caractérisés par une température généralement élevée. L'ensemble de ces facteurs sont dès lors susceptibles de causer des lésions au niveau des branchies de ces poissons (existence de points de nécroses) fatales à plus ou moins long terme pour les poissons ».

Cette conclusion peut être rapprochée de celles parues dans un travail de synthèse plus spécifiquement axé sur les milieux marins tropicaux (Landsberg, 1995)^[18].

3. Evolution des conditions physico-chimiques et biologiques dans le lagon d'Hikueru d'avril à novembre 1994

3.1. Conditions météorologiques

Les conditions météorologiques ont été étudiées à partir des données recueillies à Hao (atoll situé à 120 miles dans l'est-sud-est d'Hikueru), pour la période précédant les événements d'avril 1994. Les données de vitesse de vent montrent des moyennes mensuelles de 5,70 m/s en février 1994 et de 5,77 m/s en mars 1994. Aucune valeur forte n'a été observée (le maximum quotidien était de 9 m/s). Les valeurs les plus faibles ont été observées du 21 au 24 février 1994 (1,5 à 3 m/s). Les valeurs de vitesse de vent ne sont pas particulièrement anormales. En revanche, il y a eu une période exceptionnelle quand au secteur du vent, qui était ouest à nord du 22 février au 7 mars 1994, puis de secteur est du 8 au 30 mars 1994.

Hikueru a connu à la fin du mois de mars de fortes houles de secteur est. Ces dernières ont provoqué un ensachage du lagon (montée anormale du niveau de l'eau).

3.2 Paramètres physico-chimiques

Les températures enregistrées en avril 1994 sont toutes comprises dans l'intervalle 30-31 °C. Les fortes températures enregistrées mettent en évidence une anomalie thermique de près de 2 °C et qui correspond à une anomalie climatologique (ENSO) ayant affecté l'ensemble du Pacifique. Les variations de température entre la surface et le fond atteignaient au maximum une amplitude de 0,3 °C à la station 1, où la profondeur était maximale (33 mètres). L'amplitude nyctémérale n'a jamais dépassé 0,5 °C. Les températures sont associées à des

valeurs de salinité élevées dans le lagon, comprises entre 36,50 et 36,69 psu (Tableau 4). Comparées à la salinité de l'océan libre (36,1 psu), ces valeurs mettent en évidence une évaporation importante.

Tableau 4
Données de salinité (mesurées au salinomètre à induction) au cours des 3 missions.

Localisation	Données de salinité en psu mesurées au salinomètre à induction.		
	avril 94	septembre 94	novembre 94
Station n° 1 (surface)	36,580	36,422	36,431
Station n° 1 (fond)		36,432	36,442
Station n° 2 (surface)	36,632	36,467	
Station n° 3 (surface)	36,652	36,458	
Station n° 3 (fond)	36,690	36,438	
Station n° 4 (surface)	36,507	36,413	
Station n° 4 (fond)	36,497	36,446	

Les températures enregistrées au cours des missions de septembre et novembre sont comprises dans la fourchette 26,5-27,5 °C, ce qui se situe dans la moyenne des normales saisonnières. Les valeurs de salinité restent élevées, entre 36,41 et 36,47 psu. Durant la saison sèche (hiver austral) l'évaporation reste importante et n'est pas totalement compensée par les apports hydriques.

Les caractéristiques physico-chimiques exceptionnelles observées en avril 1994 délivrent deux informations importantes:

- la salinité élevée est particulièrement anormale pour une fin de saison des pluies. Elle traduit bien sûr un déficit en eau de pluie par rapport à l'évaporation mais pour que ce déficit puisse s'exprimer à travers la salinité il est nécessaire que le temps de renouvellement des eaux lagunaires soit très faible. Par exemple, dans un lagon bien étudié comme celui de Tikehau, dont les eaux ont un taux de renouvellement de 100 jours, on n'observe pas d'anomalie de salinité pour cette même période.

- L'élévation de la température des eaux diminue la solubilité de l'oxygène dissous et augmente les capacités cataboliques des organismes vivants qui vont consommer plus d'oxygène.

La conjonction de l'augmentation de la température et du moins bon renouvellement des eaux est bien entendu très favorable à l'apparition d'une crise dystrophique.

3.3. Sels nutritifs

Le tableau 5 représente les concentrations moyennes en phosphates, phosphore total, nitrites + nitrates et en ammonium au niveau des 4 sites d'étude du lagon d'Hikueru.

Les concentrations en phosphates sont relativement plus importantes en avril et en septembre qu'en novembre. Les concentrations moyennes diminuent respectivement de 0,25 à 0,20 puis à 0,08 µM. Les concentrations moyennes en phosphore sont sensiblement identiques en septembre (0,49 µM) et novembre (0,43 µM).

Les variations des concentrations moyennes en sels azotés sont nettement plus marquées. Au niveau de la concentration en nitrites + nitrates, on passe de 1,13 µM en avril à 0,13 µM en septembre et à 0,12 µM en novembre. Il y a un facteur 9 entre la concentration en

avril et les concentrations en septembre et novembre qui apparaissent sensiblement identiques. Les concentrations en ammonium diminuent de moitié entre les mois d'avril et septembre. Les valeurs de concentrations moyennes passent respectivement de 2,7 à 1,5 μM . Entre avril et novembre, les valeurs des concentrations en ammonium sont sensiblement identiques aux stations 1 et 4 mais passent de 4,56 à 1,30 μM à la station 2 et de 4,15 à 1,74 μM à la station 3.

Tableau 5

Evolution des concentrations en phosphates, phosphore total, nitrites + nitrates et ammonium dans le lagon d'Hikueru d'avril à novembre 1994.

Localisation	Concentration en phosphates (μM)			Concentration en phosphore total (μM)	
	avril	septembre	novembre	septembre	novembre
Station n° 1	0,22	0,29	0,10	0,52	0,39
Station n° 2	0,28	0,15	0,05	0,41	0,41
Station n° 3	0,31	0,17	0,10	0,47	0,54
Station n° 4	0,19	0,25	0,07	0,56	0,37
	Concentration en nitrites + nitrates (μM)			Concentration en ammonium (μM)	
	avril	septembre	novembre	avril	novembre
Station n° 1	0,41	0,10	0,13	1,05	1,97
Station n° 2	1,45	0,19	0,06	4,56	1,30
Station n° 3	2,36	0,34	0,17	4,15	1,74
Station n° 4	0,31	0,13	0,12	0,93	0,91

Les variations d'une station à l'autre sont faibles en ce qui concerne le phosphore (inorganique et total) et fortes en ce qui concernent les sels azotés pour le mois d'avril. Les concentrations en nitrites + nitrates et ammonium sont très nettement plus fortes aux stations 2 et 3. Ces stations correspondent à la partie nord-est du lagon. C'est dans cette zone que les premiers signes de dystrophie ont été observés.

La charge en éléments nutritifs de la colonne d'eau d'Hikueru était importante en avril, notamment en ce qui concerne les concentrations en sels azotés, avec des variations importantes d'une station à l'autre. Ces fortes valeurs coïncident avec l'épisode d'efflorescence algale. Au mois de novembre, les conditions ont évolué vers un retour à la normale avec des concentrations en sels nutritifs faibles qui correspondent aux caractéristiques généralement oligotrophes des eaux de lagons d'atolls.

4. Comparaison inter-atolls

Le phénomène de mortalité massive observé en avril 1994 constitue, rappelons-le, un phénomène exceptionnel dans un lagon d'atoll en Polynésie Française. Les missions de septembre et novembre 1994 ont permis d'une part de mieux comprendre ce qu'il s'était passé au cours du mois d'avril, mais permettent également d'évaluer les potentialités de la capacité de récupération de l'écosystème lagonaire.

Le tableau 6 représente les valeurs moyennes des abondances bactériennes, phytoplanctoniques, et la concentration en chlorophylle-*a* totale au cours des deux dernières missions. On a également porté à titre de comparaison les valeurs moyennes mesurées sur 9 atolls lors de la première campagne à la mer du programme TYPATOLL de l'ORSTOM.

Tableau 6

Abondances bactériennes, phytoplanctoniques, et concentration en chlorophylle-a totale aux mois de septembre et novembre 1994.

Situation	bactéries	phytoplancton	chlorophylle- <i>a</i>
	million/ml	million/ml	mg/m ³
Hikueru sept 94	0,439	0,074	0,237
Hikueru nov 94	1,179	0,046	0,217
moyenne TYPATOLL (9 atolls)	0,858	0,074	0,166

Les valeurs moyennes des abondances bactériennes et phytoplanctoniques présentent des évolutions inverses en septembre et novembre. Les valeurs sont relativement proches des moyennes mesurées sur l'ensemble des lagons d'atolls de la mission TYPATOLL. Il en est de même pour les concentrations en chlorophylle-*a* totale. Ces valeurs sont très en dessous de celles mesurées au mois d'avril à Hikueru.

En ce qui concerne ces trois paramètres, on peut conclure que la situation s'est normalisée dès le mois de septembre puis a peu évolué jusqu'en novembre. Les abondances bactériennes et phytoplanctoniques moyennes du lagon d'Hikueru sont légèrement plus faibles que sur l'ensemble des 9 atolls étudiés, alors que la concentration en chlorophylle-*a* est légèrement supérieure. Toutefois, ces différences apparaissent peu significatives.

Les concentrations moyennes en sels nutritifs (tableau 7) sont plus fortes en septembre qu'en novembre 1994. Les données moyennes de TYPATOLL calculées sur 9 atolls font apparaître des différences significatives avec les données d'Hikueru (novembre 1994), ces dernières étant plus faibles à l'exception de l'ammonium. Le lagon d'Hikueru a connu des concentrations en phosphate proches des limites de détection (0,1 $\mu\text{mol/l}$) qui sont relativement homogènes dans le temps, même pendant la période d'efflorescence algale du mois d'avril. En ce qui concerne les sels azotés, les concentrations en novembre sont deux fois plus fortes que la moyenne des 9 atolls principalement en raison de fortes valeurs en ammonium.

Le lagon d'Hikueru a connu lors de l'épisode d'eutrophisation du mois d'avril des fortes concentrations en sels nutritifs qui sont redescendues peu à peu au cours du temps. Toutefois, les concentrations en sels phosphorés sont relativement faibles par rapport à la moyenne des 9 atolls étudiés au cours de la campagne TYPATOLL. Un appauvrissement relatif de l'écosystème lagonaire (observé en novembre) provoqué par le déséquilibre du mois d'avril pourrait être une explication. Les valeurs moyennes d'abondances bactériennes et les

concentrations en chlorophylle-*a* totale sont légèrement plus fortes dans le lagon d'Hikueru que les valeurs moyennes sur 9 atolls.

Tableau 7

Comparaison des concentrations moyennes de sels nutritifs entre les mois de septembre, novembre et les 9 atolls de la mission TYPATOLL en novembre 1994.

Localisation	PO ₄	NH ₄	Phos.total	NO ₂ + NO ₃
	μmol/l	μmol/l	μmol/l	μmol/l
Hikueru sept 94	0,22		0,43	0,58
Hikueru nov 94	0,10	2,02	0,39	0,15
moyenne TYPATOLL (9 atolls)	0,22	0,94	0,52	0,33

Compte-tenu de la succession écologique correspondant à la métabolisation des éléments nutritifs par les producteurs primaires planctoniques, cette situation n'est pas contradictoire. On peut penser que les différences qui ont été relevées sur les variables mesurées plus haut sont relativement peu significatives en ce qui concerne les différences de moyenne entre les mois de septembre et novembre d'une part, et entre ces dernières et les moyennes de TYPATOLL d'autre part.

Bien que l'équilibre ne semble pas encore vraiment atteint en ce qui concerne les eaux (concentrations élevées en ammonium), on peut considérer que la grande majorité des paramètres environnementaux se sont rapprochés de leur valeur moyenne. Le problème de la récupération à l'échelle plus large de l'écosystème lagunaire est tout autre. Cet écosystème a subi un anéantissement de l'ensemble de la faune. Au mois de novembre, soit 7 mois après l'événement exceptionnel, le retour à un équilibre est bien sûr très loin d'être atteint. Les nombreuses plongées qui ont été effectuées au mois de septembre ont mis en évidence la mortalité quasi-totale des organismes benthiques, et notamment des bivalves et colonies coralliennes. Les observations ont également permis de mettre en évidence l'effondrement des peuplements de poissons dans le lagon. Si le recrutement larvaire s'effectue correctement, il faudra de toute façon plusieurs années pour que le système se reconstitue et le nouvel équilibre atteint sera certainement différent du précédent.

DISCUSSION

1. Les causes possibles de la mortalité massive

Le phénomène de mortalité massive de la faune et de la flore lagonaire constitue un événement exceptionnel dans les lagons d'atolls, notamment lorsque ce phénomène atteint une ampleur aussi considérable que celle d'Hikueru. Deux hypothèses concernant l'explication de ce phénomène exceptionnel avaient été lancées en avril 1994.

La première hypothèse consiste en la présence de toxines marines synthétisées par des organismes phytoplanctoniques. Ces organismes peuvent être présents en très grand nombre lors d'efflorescences algales pouvant provoquer des mortalités massives chez les autres organismes.

Des tests pratiqués sur des souris ont démontré une certaine toxicité de la chair de nacres mortes. Toutefois, de nombreuses substances non létales pour les poissons (maïtotoxines, tétrodontoxines) peuvent être responsables de cette toxicité.

Les principales espèces phytoplanctoniques responsables de la synthèse de toxines marines appartiennent à la famille des dinoflagellés. L'étude de la composition du phytoplancton n'a pas révélée de présence significative de dinoflagellés dans les échantillons d'eau d'avril 1994. Néanmoins, l'échantillonnage ayant eu lieu plus de deux semaines après le pic d'activité, il est possible qu'une succession écologique ait provoqué le remplacement des espèces dominantes par d'autres. Lors de la mise en culture des échantillons d'eau pour les tests de toxicité sur le phytoplancton on a ainsi pu observer la présence bien qu'en faible quantité de dinoflagellés du genre *Gymnodinium*. Il faut néanmoins souligner qu'aucun des milieux de culture utilisés n'a permis à *Nannochloris* de survivre ce qui met en évidence le peu de représentativité de ces mises en culture. D'autre part, aucune intoxication humaine n'a été observée à Hikueru malgré la consommation de poissons morts, alors que les toxines synthétisées par les dinoflagellés présentent classiquement une toxicité pour l'homme. Enfin, il faut signaler que les dinoflagellés produisent généralement des kystes qui se déposent dans les sédiments où ils restent en dormance dans l'attente d'une nouvelle crise environnementale. Or, l'étude d'échantillons de sédiments n'a pas révélé l'existence en quantité significative de tels kystes ce qui semble infirmer l'existence d'une efflorescence de dinoflagellés dans les semaines correspondant au phénomène de mortalité massive.

En conclusion, même si l'on ne peut pas totalement l'exclure, l'hypothèse d'une intoxication massive des organismes benthiques et pélagiques par des toxines marines phytoplanctoniques (bloom de dinoflagellés) semble peu probable.

La deuxième hypothèse envisagée fait appel à une anoxie (carence en oxygène) des eaux du lagon d'Hikueru. D'un point de vue chronologique, une anoxie des eaux profondes du lagon se serait progressivement développée au cours du mois précédant la mission. Ce phénomène est étroitement lié aux conditions thermiques anormales observées de janvier à avril 1994 et au faible renouvellement des eaux. Ces conditions sont également à rapprocher des conditions climatiques générales et plus particulièrement du régime de vent et de houle qui conditionne pour une large part l'hydrodynamisme du lagon.

L'explication et le déroulement de ce phénomène d'anoxie peut se concevoir en quatre phases successives :

- les conditions sont « normales » en début d'année, l'alizé d'est permet un renouvellement satisfaisant des eaux. Le système lagonaire est normalement ventilé (cf. stade S1 figure 2). La structure trophique est diversifiée (algues, coraux, mollusques, poissons...).

- Mise en place et renforcement des conditions d'anoxie

Le vent et la houle tournent au secteur ouest à nord en février-mars et baissent d'intensité. De par la géomorphologie de l'atoll, le secteur ouest situé au vent est naturellement protégé par les motu: il y a donc une diminution des échanges entre le lagon et l'océan. De plus, la température de l'eau augmente ce qui diminue la saturation en oxygène dissous. Une stratification de la colonne d'eau du lagon se met en place. Ce mécanisme aboutit à une diminution puis une disparition de l'oxygène en profondeur ce qui entraîne un début de mortalité sur le fond. Il y a alors une forte minéralisation du matériel organique détritique qui entraîne un relargage de sels nutritifs. Le transfert (advection-diffusion) de ces sels nutritifs vers les zones oxygénées va déclencher un bloom phytoplanctonique. Peu à peu s'installe une simplification structurelle (développement d'un réseau trophique simplifié) (cf. stade S2 figure 2).

- Extension de la crise anoxique (crise dystrophique)

Dans de telles conditions, la dégradation des algues mortes issues du blomm peut amplifier la rupture d'équilibre et provoquer une crise dystrophique. Il y a donc un effet de synergie dans la mesure où l'anoxie des eaux de fond stimule l'efflorescence algale en surface qui elle-même renforce l'anoxie profonde. Par la suite, une reprise de l'hydrodynamisme renforcée par un épisode de forte houle (ensachage du lagon) provoque le mélange de toute la colonne (cf. stade S3 figure 2). On aboutit avec cette homogénéisation à une anoxie qui s'étend jusqu'au voisinage de la surface provoquant une mortalité massive. Il faut souligner que le passage en anoxie est souvent associé à une émission de sulfures qui présentent une forte toxicité pour les organismes vivants. La chaîne trophique n'est alors plus représentée que par les compartiments phytoplanctoniques et bactériens. Ce phénomène de mortalité massive lié à l'anoxie de la colonne d'eau s'est étendu semble-t-il sur plusieurs jours.

- Le retour à la normale

Une fraction de la production est piégée dans le sédiment par sédimentation des particules. Le système à nouveau ventilé correctement perd progressivement son excès en éléments nutritifs et va retrouver très lentement sa complexité trophique. Ce phénomène est favorisé par la reprise des conditions météorologiques normales qui régissent l'hydrodynamisme du lagon.

En considérant la base de donnée obtenue, le développement d'une crise anoxique dans le lagon nous apparaît comme le scénario le plus vraisemblable pour expliquer la catastrophe écologique observée à Hikueru.

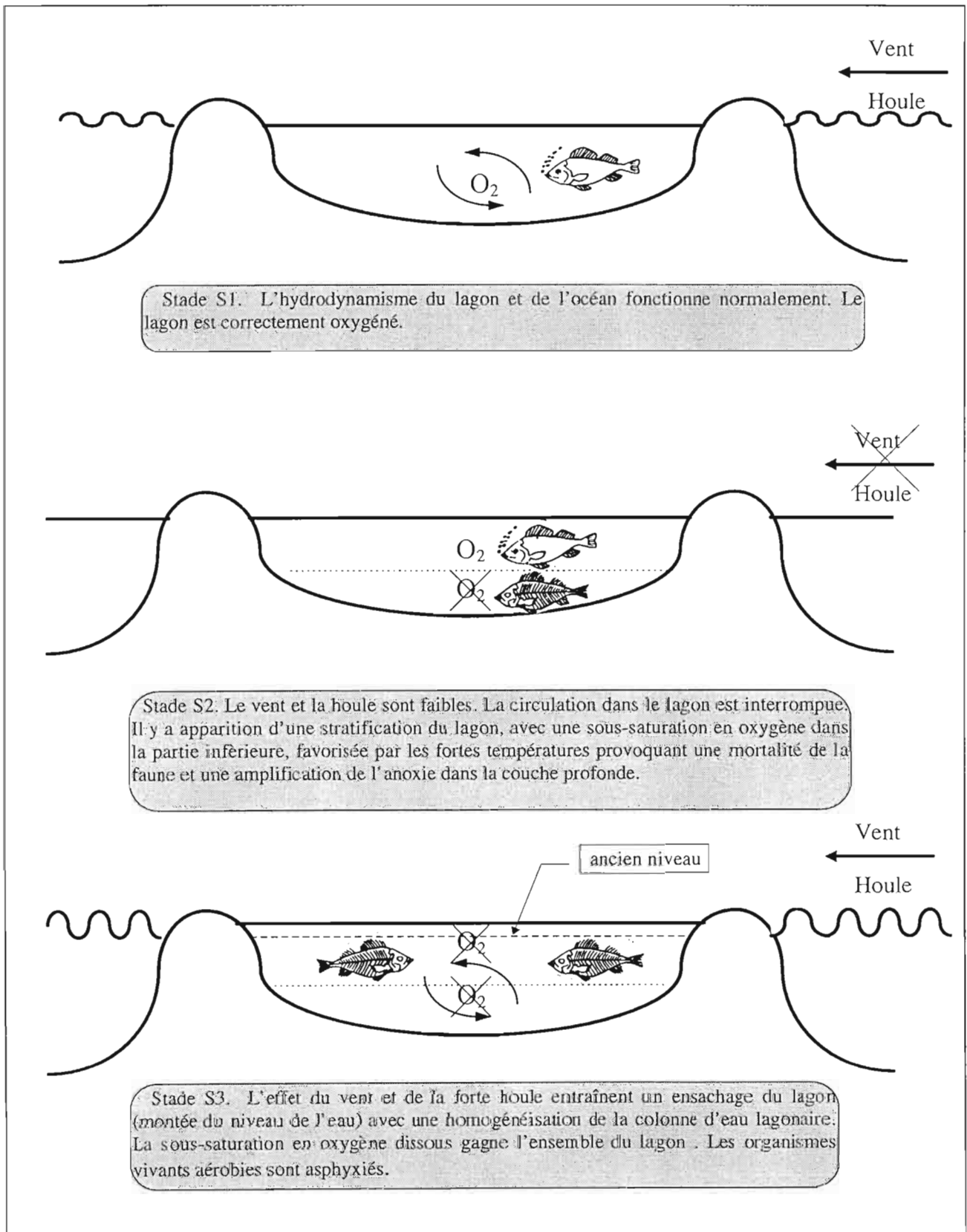


Figure 2

Représentation schématique de l'évolution de l'anoxie du lagon d'Hikueru de février à avril 1994

2. Mise en perspective

En une vingtaine d'années, c'est la troisième catastrophe écologique qui a frappé l'atoll d'Hikueru, mais aucun cas de mortalité massive n'avait été décrit jusque-là. En 1994, les eaux du lagon ont subi un profond déséquilibre pendant plusieurs mois. Les premières données de TYPATOLL permettent de penser que les caractéristiques de la colonne d'eau au mois de novembre tendaient à se rapprocher d'une situation moyenne obtenue sur huit autres atolls étudiés. Cependant, on ne peut pas conclure que le taux de récupération ait été de 100 % dès le mois de novembre.

On peut finalement se demander pourquoi Hikueru et non un autre atoll a été frappé 3 fois en 25 ans par des épisodes de crises dystrophiques. D'un point de vue morphologique, Hikueru est un atoll fermé (sans passe) possédant de nombreux hoa sur la couronne récifale située au sud et à l'ouest, assurant ainsi les échanges entre l'océan et le lagon. Il existe dans l'archipel des Tuamotu d'autres atolls plus confinés qu'Hikueru. Les conditions climatiques ambiantes à Hikueru sont identiques à celles rencontrées par les autres atolls des Tuamotu du centre. Par exemple, l'augmentation de la température de l'océan en 1994 a été observée sur l'ensemble de l'archipel. Il en est de même pour les régimes de vent et de houle.

Il semble évident dans ce contexte que la géomorphologie de l'atoll avec sa couronne émergée sur presque toute la moitié nord-ouest soit responsable de la spécificité de cet atoll. Malgré une capacité d'échanges importants, certaines conditions climatiques exceptionnelles en réduisant la pénétration d'eau par le sud-est doivent provoquer un déséquilibre de la circulation. La conjonction de cette situation avec d'autres circonstances climatiques particulières à plus large échelle (anomalie ENSO) conduit à des crises environnementales rares mais graves. Il est de plus en plus probable que la situation trophique de l'écosystème pélagique d'Hikueru en conditions normales soit plus sensible aux modifications précédemment énoncées que pour le cas d'un atoll fermé. Ce dernier développe en effet un écosystème adapté ayant une plus grande capacité à tolérer la variabilité du milieu.

On peut également envisager que l'histoire du lagon d'Hikueru puisse être directement ou indirectement liée aux épisodes de dysfonctionnement qui ont été observés depuis deux décennies. La surexploitation de la nacre au cours des années 50 et 60 a peut-être modifié l'équilibre du milieu en perturbant la chaîne trophique. **L'apparition des premiers blooms durant les années 70-71 correspond avec un effondrement du stock de nacres par surexploitation.** Dans ce cas, l'évolution du bloom n'avait pas provoqué de crise anoxique totale mais s'était arrêtée à un stade trophique de prolifération de copépodes.

On peut donc considérer que l'atoll d'Hikueru reste un écosystème sensible dans lequel des événements de ce type ont une forte probabilité de se reproduire. Les conditions de milieu dans la masse d'eau étaient en novembre 1994 compatibles avec la reprise d'une activité nacrifère mais **il est bien évident que le risque de crise reste toujours présent et hypothèque sérieusement les chances d'une activité de culture de nacre maintenue sur le long terme.**

CONCLUSION

Hikueru a connu au mois d'avril 1994 une « catastrophe » écologique qui reste sans précédent dans l'histoire contemporaine de la Polynésie Française. Le phénomène de mortalité massive de la faune et de la flore lagonaire a été provoquée semble t'il par une désoxygénation partielle ou totale de la colonne d'eau. Cette anoxie a été induite à l'origine par une crise dystrophique qui a été favorisée par les conditions climatiques anormales et par la géomorphologie particulière de l'atoll.

L'évolution de l'écosystème qui a été suivie au cours de l'année 1994 a permis d'apprécier le temps et la capacité de récupération du lagon à revenir à la normale. De ce point de vue, il paraît logique de penser que 7 mois après l'épisode de mortalité les eaux du lagon ont partiellement retrouvé leur état d'équilibre. Les campagnes TYPATOLL de 1995 et 1996 permettront de vérifier la validité de ce premier constat. Malgré tout, le rétablissement de l'écosystème benthique ne pourra être atteint avant de nombreuses années.

D'autre part, l'état des connaissances actuelles ne permet pas d'affirmer avec certitude pourquoi l'atoll d'Hikueru a été précisément le lieu de plusieurs crises dystrophiques au cours des trois dernières décennies. Cet atoll apparaît comme un atoll où les risques de dysfonctionnement sont plus fréquents que les autres atolls des Tuamotu. L'hypothèse d'un déséquilibre à long terme provoqué par une surexploitation des ressources nacrées dans le passé ne peut pas être écartée. L'influence de la géomorphologie de l'atoll sur son fonctionnement semble néanmoins le facteur le plus important pour expliquer les événements observés. Le fonctionnement trophique semble donc intimement lié aux caractéristiques structurelles de l'atoll. Une analyse poussée des relations entre géomorphologie et fonctionnement pourrait donc s'avérer indispensable pour le développement d'une gestion rationnelle des ressources lagonaire.

BIBLIOGRAPHIE

1. STEIN S., 1971. Etude spéciale du lagon d'Hikueru et réflexions sur les causes de mortalité des nacres de ce lagon en 1971. Serv. Pêche, n° 69/Pêche (26/02/69): 11 p.
2. HARRIS P., 1994. Phénomène d'eutrophisation dans le lagon d'Hikueru (Tuamotu, Polynésie Française). Compte-rendu de mission, ORSTOM Tahiti (août 1994): 8 p.
3. FICHEZ R., HARRIS P., 1994. Atoll d'Hikueru, Archipel des Tuamotu, Polynésie Française. Compte-rendu de mission, ORSTOM Tahiti (octobre 1994) : 9 pp.
4. TAXIT R., REED W., 1971. Eaux colorées à Copépodes. CEP/ SMCB, n° 950.
5. Anon., 1980. Rapport de mission (10/07/80). Serv. Pêche n° 997/ Pêche : 8 p.
6. CARPENTER J. H., 1965. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. Limnol. Oceanogr. 10: 135-140.
7. YENTSCH C. S., 1965. Distribution of chlorophyll and pheophytin in the open ocean. Deep-Sea Res. 12: 653-666.
8. WRIGHT S. W., JEFFREY S.W., MANTOURA R.F.C., Llewellyn, C.A., BJORNLAND T., REPETA D., WELSCHMEYER N., 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 77: 183-196.
9. STRICKLAND J. D. H., PARSONS T.R., 1972. A practical handbook of sea water analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 167, 311 p.
10. HOBBIE J. E., DALEY R. J., JASPER S., 1976. Use of nucleopore for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl. Environ. Microbiol. 33: 1225-1228.
11. PORTER K. G., FEIG Y. S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnol. Oceanogr. 25: 943-948.
12. SOURNIA A., 1987. Atlas du Phytoplancton Marin. CNRS, Paris, 2: 297 p.
13. MORIENNE J., 1994. Procès-verbal d'audition de témoin. Gendarmerie Nationale, C^{ie} des Archipels, unité B.I.C. des Tuamotu. PV n° 337 / 94.
14. LAMBERT P., 1994. Procès-verbal d'audition de témoin. Gendarmerie Nationale, C^{ie} des Archipels, unité B.I.C. des Tuamotu. PV n° 337 / 94.
15. PARTENSKY F. et al., 1989. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 69: 501-509.
16. JENKINSON I. R., 1989. Red Tides. Biology, Environmental Science and Toxicology: 435-438.
17. GUZMAN H. M. et al., 1990. Mar. Ecol. Prog. Ser., 60: 299-303.
19. LANDSBERG J. H., 1995. Tropical reef-fish disease outbreaks and mass mortalities in Florida, USA : What is the role of dietary biological toxins ? Diseases of Aquatic Organisms, 22 (2) : 83-100.

ANNEXE

Chromatogrammes des 4 stations d'étude obtenus par analyse HPLC au cours de la première mission Hikueru (avril 1994) au moment du bloom phytoplanctonique.

