

# OBSERVATIONS SUR L'HYDROLOGIE ET LE PLANCTON DES ABORDS ET DE LA ZONE DES PASSES DE L'ATOLL DE RANGIROA (ARCHIPEL DES TUAMOTU, OCÉAN PACIFIQUE CENTRAL)

par A. MICHEL\*, C. COLIN\*, R. DESROSIÈRES\* et C. OUDOT\*

## RÉSUMÉ

*Pour tenter d'évaluer l'importance des échanges d'eaux sur les populations planctoniques d'un lagon, des observations ont été effectuées dans l'atoll de Rangiroa en fin de période estivale et de période hivernale.*

*Le lagon de Rangiroa se présente comme une cuvette dont le bord extérieur se situe au niveau des eaux du large et permet à ces dernières, sous l'action des houles, de pénétrer par endroits après déferlement sur la crête algale externe. Deux passes seulement entaillent dans la partie nord le bord de cette cuvette ; elles présentent des courants alternatifs de l'ordre de 3 à 4 noeuds, dus à l'action de la marée, et permettent l'écoulement de l'eau du lagon vers le large.*

*Les eaux extérieures, qui baignent les côtes nord et sud, semblent avoir des origines différentes. Dans une zone englobant les passes et s'enfonçant de 3 à 4 milles à l'intérieur du lagon l'eau est un demi-degré plus froide que l'eau superficielle océanique et que celle du lagon proprement dite. Ce phénomène serait provoqué par un entraînement et une remontée d'eau extérieure sous-jacente plus froide, sous l'action des courants de passes. Cependant le renouvellement de l'eau dans l'ensemble du lagon, paraît suffisamment rapide pour qu'il n'y ait pas formation d'une eau très différente de celle du large ; elle présente toutefois une salinité légèrement plus élevée et une pauvreté marquée en sels nutritifs.*

*Le phytoplancton du lagon se différencie de celui récolté à l'extérieur par la présence de quelques espèces, Nitzschia cf. seriata, Rhizosolenia calcaravis et Exuviaella vaginula bien adaptées à ce biotope et capables de présenter des efflorescences marquées.*

*Les biomasses zooplanctoniques récoltées par un filet de 1 mètre de diamètre et de maille 2 ont été mesurées par pesée humide. Autour de l'atoll, les valeurs pour la couche 0-150 mètres se situent autour de 8 mg/m<sup>3</sup> pour les traits de jour et de 18 mg/m<sup>3</sup> pour les traits de nuit ; les variations de trait à trait sont faibles quelle que soit l'époque. Par contre, dans le lagon, les biomasses sont bien supérieures et les fluctuations de trait à trait importantes surtout en fin de période hivernale ; elles varient de 75 mg/m<sup>3</sup> à 2750 mg/m<sup>3</sup>.*

*Le zooplancton extérieur de la couche 0-150 mètres présente la physionomie caractéristique d'un plancton océanique tropical avec toutefois un enrichissement important en organismes méroplanc-*

---

\* Centre O.R.S.T.O.M., Nouméa, Nouvelle Calédonie.

riques. Dans le lagon, les espèces rencontrées sont en faible nombre mais leur abondance est élevée; elles ne se trouvent à l'extérieur en quantité notable qu'à proximité des voies d'échange montrant ainsi une certaine tendance à l'endémisme. Les *Chétognathes* *Sagitta enflata*, *Sagitta oceania* et les Copépodes *Undinula vulgaris*, *Chantocalanus pauper* forment la base de l'holoplankton permanent et leur densité respective dépasse rarement 100/m<sup>3</sup>. D'autres espèces, présentes par intermittences, sont capables de poussées importantes; c'est le cas de la Salpe *Thalia democratica*, du Ptéropode *Creseis virgula conica* et de l'Appendiculaire *Oikopleura rufescens*, dont les densités atteignent souvent 1000/m<sup>3</sup>. Le mélange des deux faunes dans la zone des passes est beaucoup plus visible à l'extérieur qu'à l'intérieur mais n'intéresse de toute façon qu'une faible zone. La comparaison avec le zooplankton d'autres lagons des Tuamotu montre une grande analogie de composition.

Il apparaît que les populations planctoniques d'un lagon sont en grande partie dépendantes de la production de matière organique particulée par le récif qui emprunte lui-même une partie de son énergie à l'écosystème océanique. Les agrégats se formeraient à partir du mucus et seraient colonisés ensuite par des micro-organismes pendant leur séjour dans le réseau intra-cavitaire du récif. En régime normal une partie de cette réserve serait relâchée chaque jour dans le lagon et un certain équilibre s'instaurerait; par contre lors de fortes houles il y aurait une sorte de lessivage de tout le réseau récifal et un apport massif de matière organique dans le lagon. L'abondance de ces agrégats, susceptibles d'être utilisés directement par les organismes planctoniques ou d'être reminéralisés, provoqueraient alors les fortes poussées observées. L'ensemble aquatique d'un atoll apparaît donc comme formé de deux écosystèmes stables (océanique et récifal) et d'un instable (lagunaire); les variations de ce dernier seraient la conséquence des fluctuations des apports d'eau océanique par-dessus la couronne récifale.

#### ABSTRACT

To evaluate the influence of water exchange on the planktonic populations of a lagoon, some observations have been made on Rangiroa Atoll (Tuamotu) in the late summer and winter time.

Due to the swell action, oceanic water flows over the reef into the lagoon after breaking on the algal ridge. Only two passes are located on the north coast of the atoll; they show strong alternative tidal currents and allow the water lagoon outflow. Outside, oceanic waters of the north and south coast seem to have a different origin. Lagoon water characteristics are closed to oceanic surface water ones, salinity is slightly higher and nutrient salts are very low. Inside in an area of 3 miles around the passes the water was one half degree cooler than superficial oceanic water and typical water of the lagoon; some deeper outside water will be transported into the lagoon on the dependence of the pass currents. The rate of refreshment seems sufficient to prevent the water from obtaining any special physical or chemical characteristics in the whole lagoon.

Lagoon phytoplankton is individualised by the presence of three species *N. cf. seriata*, *E. vaginula* and *Rh. calcaravis* well adapted to that biotope and able to present strong outbursts.

Zooplankton biomass collected with a one meter conical net (mesh n°2) has been evaluated by wet weight. Around the atoll in the 0-150 meter layer, positional and seasonal variations are small. The values for the day catches were around 8 mg/m<sup>3</sup> and for the night catches around 18 mg/m<sup>3</sup>. In the lagoon values are much higher, positional and seasonal variations are important. The data range from 75 mg/m<sup>3</sup> to 2750 mg/m<sup>3</sup>.

Outside zooplankton of the 0-150 meter layer is typical of the oceanic tropical waters with the surimposition of meroplanktonic organisms. In the lagoon the species number is low but the abundance of each is great and they are found outside in appreciable number only in the vicinity of the passes showing then a character of endemism. *Chaetognaths* *S. enflata*, *S. oceania* and Copepods *U. vulgaris*, *C. pauper* formed the bulk of the permanent holoplankton and their density rarely exceeds

100 ind./m<sup>3</sup>. Some other species are intermillent but may show strong developments such as *Salpa T. democratica*, *Pteropod C. virgula conica* and *Appendicularian O. rufescens*. Their density is often around 1000 ind./m<sup>3</sup>. The mixing of oceanic and lagoon plankton is more visible outside than inside and concerns only a small area. Comparison with other Tuamotu lagoon plankton shows similar compositions.

It appears that plankton populations of a lagoon are dependent mainly on the production of particulate organic matter by the reef which takes his energy through oceanic zooplankton and zooxanthellae. Aggregates would issue from mucus and be colonized by microorganisms during their formation in the mesh structure of the reef. Under normal conditions a part of that stock would be release everyday in the lagoon and an equilibrium would occur but during period of strong swells it would happen a sort of washing of the whole reef and a heavy inflow of organic matter in the lagoon. Thus the main factor of the strong outbursts would be the abundance of the aggregates which may be consumed directly by the zooplanktonic organisms or may be remineralized before used by phytoplankton.

The aquatic complex of an atoll thus appears as formed of two stable systems the oceanic and reef ecosystems and of one more instable, the lagoon ecosystem; the variations of the last one would depend on the fluctuations of the inflow of oceanic waters above the coral reef.

## INTRODUCTION

L'exploitation des ressources de la mer s'orientant à l'heure actuelle vers des solutions nouvelles, on est amené à rechercher des sites favorables à l'implantation d'élevages marins. Les atolls, dont les lagons forment de gigantesques aquariums naturels en tout point accessibles à la pénétration humaine et dont les ouvertures avec le large peuvent dans la plupart des cas être aisément contrôlées, semblent particulièrement propices à la réalisation de certains essais. En Polynésie Française, l'archipel des Tuamotu contient de nombreux types de lagons, depuis ceux largement ouverts aux influences extérieures jusqu'à ceux complètement fermés, fournissant ainsi des biotopes très divers. Avant d'entreprendre des travaux plus spécialisés sur leur exploitation artificielle, il paraît utile de saisir le mécanisme des échanges d'eaux et d'évaluer l'apport ou la perte d'organismes qu'il provoque car la stabilité des populations en dépendra.

En effet, ces lagons retiennent un volume d'eau, souvent considérable, dont le renouvellement se fait par des apports extérieurs. Les échanges sont conditionnés par la morphologie de la couronne récifale et, selon l'importance relative de la barrière corallienne et de ses échancrures, seront nuls ou très importants. Des études réalisées sur le plancton des lagons (JOHNSON 1949, 1954, GILMARTIN 1958, MICHEL 1969) ont montré l'existence d'un holoplancton particulier comprenant un faible nombre d'espèces bien représentées. La spécificité de cet holoplancton, plus ou moins marquée suivant les lagons, paraît être en relation étroite avec le système des communications et l'importance des échanges avec les eaux du large. En effet, le plancton océanique entraîné dans le lagon est à l'origine des populations capables de se développer et de se reproduire dans ce biotope où les conditions sont différentes de celles du large : proximité du fond, luminosité, turbidité et particularités de certains caractères physico-chimiques. Ces facteurs seront létaux ou limitants pour un grand nombre d'espèces qui ne feront, au mieux, que transiter un certain temps dans les eaux du lagon. Par contre, l'épanouissement des espèces qui y trouveront des conditions favorables sera d'autant plus grand que ces espèces ne seront plus en compétition avec le reste du plancton ; leur installation définitive reste cependant encore sujette aux échanges lagon-océan qui doivent être tels qu'une partie de l'eau entrante séjourne suffisamment longtemps dans le lagon, avant d'être rejetée, pour laisser aux organismes le temps de se reproduire et de se multiplier. Une étude préliminaire des échanges au niveau des passes et des fluctuations planctoniques a été tentée lors de deux courts séjours du N. O. CORIOLIS, du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa, dans l'atoll de Rangiroa.

## MÉTHODES

Les différents prélèvements et mesures ont été effectués à deux périodes de l'année. La première étude a eu lieu au cours de la croisière CALMAR 3, les 22 et 23 mars 1969, à la fin de l'été. La deuxième étude a eu lieu au cours de la croisière CARIDE 5, du 5 au 8 septembre et du 2 au 3 octobre, en fin de période hivernale.

Lors des deux études, des prélèvements phytoplanctoniques et zooplanctoniques ont été réalisés autour de l'atoll, à proximité de la couronne récifale, en vue de déterminer les espèces susceptibles de pénétrer dans les eaux du lagon ; des opérations analogues ont été faites dans la partie du lagon accessible à la navigation pour obtenir un aperçu des populations intérieures. Lors de la deuxième étude, on a adjoint à ces prélèvements plusieurs stations hydrologiques, tant à l'extérieur qu'à l'intérieur, et une investigation plus détaillée de la zone des passes a été réalisée. Au total les opérations suivantes ont été faites :

### Mesures physiques :

- stations hydrologiques : mesures de température, salinité, nitrates, phosphates, jusqu'à 500 mètres à l'extérieur, jusqu'au fond dans le lagon ; stations A<sub>1</sub> à A<sub>4</sub> et B<sub>1</sub> à B<sub>7</sub> ;
- enregistrement en continu de la température de surface ;
- courantométrie au mouillage avec courantomètres Fjeldstadt et Hydro-Products.

### Phytoplancton :

— prélèvement de ½ litre d'eau de mer aux profondeurs 0, 25, 50, 100, 150, 200 mètres à l'extérieur du lagon et tous les 5 mètres, jusqu'au fond, à l'intérieur ; soient 26 stations. Fixation au formol pur neutralisé à la potasse à raison de 5 cc pour ½ litre. Étude après sédimentation au microscope inversé.

### Zooplancton :

— l'engin de prélèvement utilisé a été un filet conique de 1 m de diamètre et de maille 2 (vide de maille entre 320 et 330  $\mu$ ). La profondeur atteinte et le volume d'eau filtrée par le filet ont été mesurés au moyen d'un « depth-distance-recorder » et d'un courantomètre ; 81 traits ont été réalisés.

À l'extérieur du lagon, des traits obliques ont été faits à chaque station dans la couche 0-150 mètres ; ils ont été doublés lors de la deuxième étude. À l'intérieur du lagon, la proximité des fonds et la présence de nombreux pâtés de coraux rendent impossible l'exploration de toute la couche d'eau par traits obliques et interdisent l'emploi des traits horizontaux profonds. Seuls les traits verticaux sont utilisables pour obtenir un échantillonnage du fond jusqu'à la surface. Il faut souligner l'inadaptation du « CORIOLIS » à ce genre d'étude lagunaire ; en effet, son tirant d'eau lui interdit de naviguer dans l'ensemble du lagon et la réalisation de traits de plancton sans risque de déchirer les filets l'oblige souvent à mouiller, ce qui ralentit considérablement les opérations.

Les méthodes employées lors de ce travail ont été les méthodes classiques d'océanographie au large. Elles ne permettent que de dégrossir le problème et d'avoir une idée qualitative ou, au mieux, semi-quantitative des phénomènes. Pour arriver à obtenir une évaluation quantitative précise des échanges, il faudrait mettre en œuvre d'autres engins (sondes en continu, analyseur automatique, photographies aériennes, etc.) pour pouvoir observer les variations de certains facteurs dont l'évolution, de toute évidence, doit se faire très rapidement dans le temps et dont les études ponctuelles ne peuvent rendre compte. Le prélèvement du zooplancton par pompage semblerait aussi beaucoup plus adapté que le prélèvement au moyen de filets, en particulier pour

les organismes les plus petits ; il permettrait aussi, dans certaines conditions, d'échantillonner le plancton vivant dans le réseau intra-cavitaire du récif.

La position des stations est fournie par les figures 1 à 2 et le détail des opérations effectuées fait l'objet du Rapport de croisière n° 46 Océanographie du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa (COLIN *et al.* 1970).

DONNÉES GÉNÉRALES

1. — Situation.

L'atoll de Rangiroa (fig. 1), situé par 15°05 S et 147°40 W fait partie de l'archipel des Tuamotu il est un des plus grands du monde, mesurant 42 milles le long de son plus grand axe orienté ESE-WNW pour 18 milles le long d'un axe N-S. Une description géomorphologique et bionomique de l'atoll de Mururoa situé dans le même archipel a été réalisée par CHEVALIER *et al.*, (1969) ; GUILCHER *et al.*, (1969) dans une étude des récifs coralliens des Iles de la Société fournissent des éléments géomorphologiques de comparaison avec quelques atolls des Tuamotu. Les mêmes traits généraux s'observent à Rangiroa et on se bornera à décrire ici les caractères particuliers qui vont conditionner les échanges d'eaux entre le lagon et l'océan et les circulations propres au lagon.

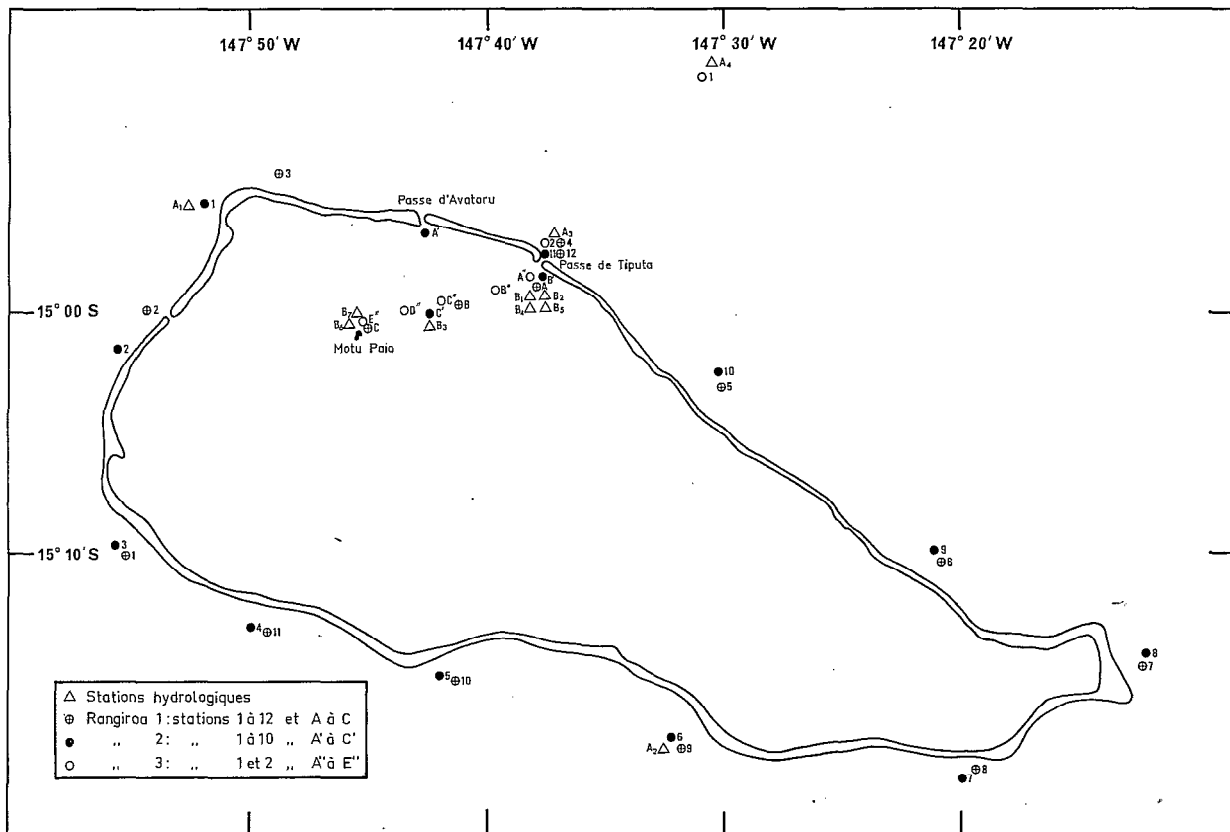


Fig. 1. — Position des stations.

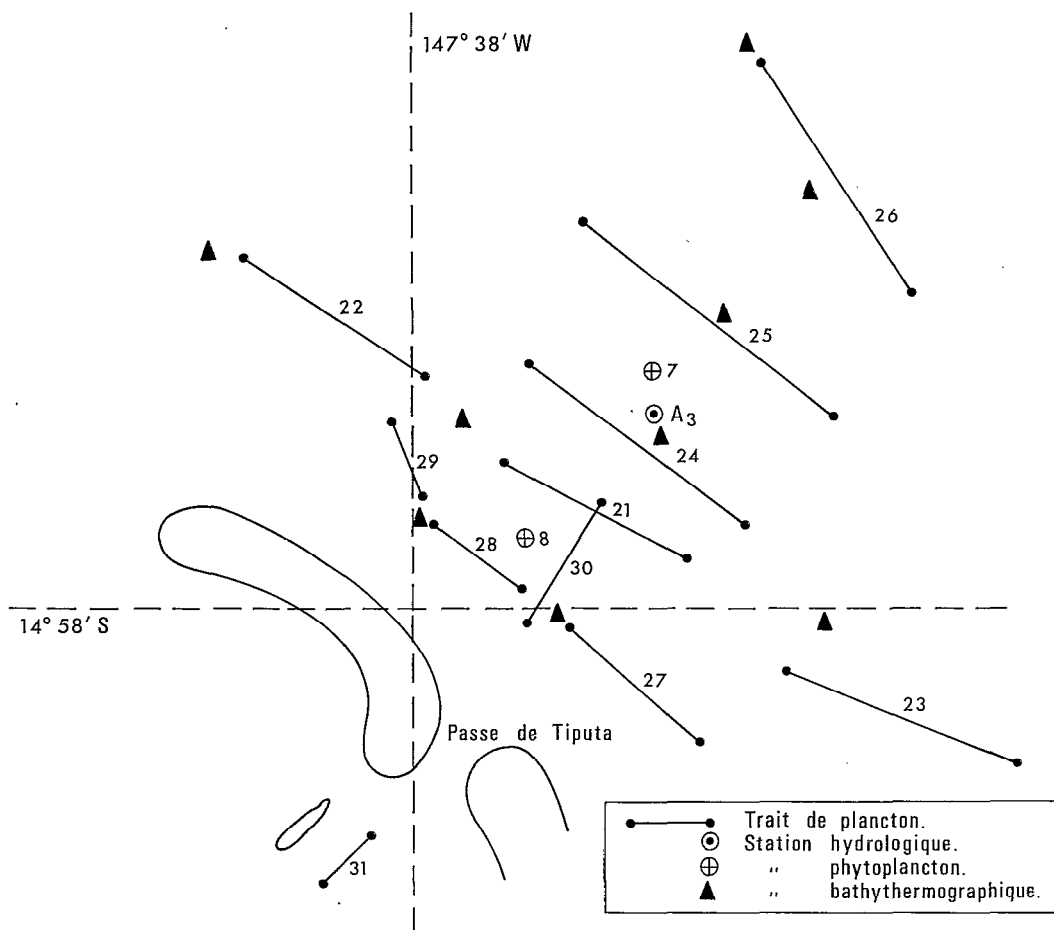


Fig. 2. — Détail des opérations à l'extérieur de la Passe de Tiputa.

## 2. — Facteurs des échanges d'eaux.

### 2.1. — FACTEURS CLIMATIQUES.

Les vents dominants dans cette région sont les alizés qui soufflent du secteur est ; ils provoquent une houle qui se brise sur les côtes au vent de l'atoll et se diffracte sous le vent. A cette action qui est la plus fréquente, se superpose l'action de houles occasionnelles de grande amplitude provenant du sud ; ces dernières houles sont complètement indépendantes des vents locaux. Le déferlement de ces deux types de houle sur l'atoll va avoir tendance à faire pénétrer de l'eau océanique, dans le lagon, par dessus la couronne récifale.

La marée est de type semi-diurne avec une amplitude de l'ordre de 1 mètre. Elle provoque des fluctuations du niveau extérieur de l'atoll qui renforce ou affaiblit l'action de la houle et entraîne des mouvements d'eau alternatifs dans les passes profondes. Quant à l'action éventuelle de l'eau de pluie, il semble qu'elle soit assez faible, la moyenne annuelle des chutes étant de l'ordre de 1.500 à 1.800 mm.

### 2.2. — MORPHOLOGIE DE L'ATOLL.

Les données suivantes proviennent du travail de GUILCHER *et al.* (1969), et de nos observations personnelles. La couronne récifale a une largeur moyenne d'environ 600 mètres. Les côtes

nord et nord-est sont formées par de nombreux îlots (motu) constituant une barrière quasi-continue. Les houles normales engendrées par les alizés rencontrent cet obstacle et l'eau du large ne peut pénétrer dans le lagon que par quelques chenaux (hoa) ouverts sur le lagon et pratiquement fermés sur l'extérieur qui ne sont souvent fonctionnels que par vents forts ; en certains points cependant la pénétration serait plus fréquente. Sur la côte sud et sud-ouest les motu sont beaucoup plus rares et largement séparés les uns des autres, il existe en particulier dans de très larges zones un vaste platier récifal. Cette absence d'obstacles permet au déferlement des houles du sud de pénétrer dans le lagon ; la présence de gros blocs sur ce platier prouve la violence des transports d'eaux qui peuvent s'y produire. Sur tout le pourtour de l'atoll et subissant l'action des houles, la crête récifale externe a une largeur d'environ 25 mètres, elle est essentiellement constituée d'algues calcaires encroûtantes roses de la famille des Lithothamniées (*Porolithon onkodes* et *Porolithon craspedium*). Cette crête externe joue un rôle essentiel dans les échanges d'eaux car si elle laisse passer le déferlement de l'eau océanique dans le lagon, sa partie la plus élevée qui affleure à mi-marée interdit, dans les conditions normales, le retour de l'eau vers le large.

Dans l'archipel des Tuamotu les passes profondes sont généralement situées au nord-ouest des atolls ; à Rangiroa elles sont situées plein nord à l'abri de l'action directe des houles normales. Il existe deux passes, Tiputa et Avatoru, dont les largeurs respectives sont de 240 et 300 mètres et dont les seuils, situés légèrement à l'intérieur du lagon, se trouvent pour la première à une profondeur de 14 mètres et pour la seconde à une profondeur de 6 mètres. Des courants très forts existent dans ces passes avec formation d'une zone de turbulence extérieure ou intérieure suivant le sens de la marée. Il existe aussi d'après la carte une passe pour pirogues, que nous n'avons pas visitée, au nord-ouest de l'île, mais sa faible profondeur ne doit permettre que des échanges restreints.

### 2.3. — MORPHOLOGIE DU LAGON.

A l'exception de la zone des passes qui a été hydrographiée, on possède très peu d'indications sur les profondeurs du lagon mais, d'après la carte générale, il semble que certains secteurs, en particulier à l'est et à l'ouest, sont peu profonds et parsemés de pinacles de corail ; les fonds les plus importants se situent vers le centre du lagon et dans la zone nord où ils peuvent atteindre 34 mètres.

### 3. — Échanges d'eaux.

GUILCHER *et al.* (1969), distinguent trois types possibles d'échanges entre le lagon et l'océan : (1) débordement des houles au-dessus de la crête récifale ; (2) courants alternatifs dans les passes profondes ; (3) courant de vidange du lagon par-dessus les récifs sous le vent.

Il semble d'après la morphologie de la côte sous le vent à Rangiroa que le troisième type soit peu important dans les conditions normales et que les deux premiers types prédominent.

La crête algale externe empêche le retour de l'eau vers le large ; il se produit donc un apport continu d'eau océanique par-dessus la barrière récifale. L'importance quantitative de ces entrées dépend de la hauteur de la marée mais surtout de l'action des houles. Cette eau excédentaire doit trouver une voie de sortie et s'écoule par les passes profondes. Dans la passe de Tiputa les intensités des courants de surface relevés, d'août à octobre 1968, par la mission hydrographique de la Marine Nationale (fig. 3) varient de 0 à 4 nœuds, la moyenne se situant autour de 3 nœuds. Ces courants sont généralement liés à la marée ; les durées de courant sortant et de courant entrant sont à peu près égales, l'étalement dure peu de temps et la renverse s'établit brusquement. Cependant ce régime régulier peut être perturbé lors de fortes entrées d'eaux par-dessus le récif.

Le lagon de Rangiroa se présente donc comme une cuvette dont les bords extérieurs sont au niveau des eaux du large permettant à ces dernières sous l'action des houles de pénétrer par endroits dans le lagon ; deux ouvertures entaillent les bords de cette cuvette et permettent l'écou-

lement de l'eau du lagon vers l'extérieur. Le niveau de l'eau dans le lagon est sensible à ces échanges d'eaux. Dans l'atoll de Mopelia, situé dans l'archipel voisin des Iles-sous-le-vent, GUILCHER *et al.* (1969) ont observé des augmentations brusques de niveau de 40 à 60 cm à la suite de forte houles du sud, les courants de vidange n'étant pas suffisants pour contrebalancer les entrées. VON ARX (1954) a constaté pour Bikini et Rongelap, dans l'archipel des Marshall, des différences de niveau de la mer de 50 cm sous l'action du vent entre le bord externe de la côte au vent et le bord interne ce qui favorise encore l'entrée d'eau océanique. Ce dernier auteur a essayé à partir de diverses évaluations d'établir un bilan des échanges d'eaux pour ces deux atolls. Il estime que le tiers de l'eau qui entre dans le lagon provient de l'apport des houles, mais l'atoll de Bikini possède davantage de passes profondes et l'on peut donc s'attendre à trouver pour Rangiroa une alimentation de ce type plus importante en proportion. Le reste des échanges a lieu au niveau des passes et VON ARX admet que seulement 30 % de l'eau qui a pénétré à marée montante se maintient dans le lagon, le reste étant rejeté lors du reflux ; la zone d'influence sensible au balancement des marées autour des passes n'excéderait pas 5 km. A partir de ces données, le bilan indique qu'à Bikini un volume équivalent à celui du lagon est échangé avec l'océan en 39 jours en période des vents dominants et que cette durée peut doubler en période des calmes. Aucune mesure permettant de quantifier les échanges n'a été faite à Rangiroa mais la forme de la couronne et des passes suggère un renouvellement plus lent.

### OBSERVATIONS PHYSICO-CHIMIQUES

#### 1. — autour de l'atoll.

La plupart des observations physico-chimiques ont été faites en fin de période hivernale lors du deuxième séjour du « N.O. CORIOLIS » à Rangiroa ; seule une couverture bathythermographique a été réalisée en période estivale.

Pour préciser les conditions hydrologiques régnant autour de l'atoll, trois stations  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$  ont été occupées, situées respectivement, à l'ouest de l'atoll, au sud et dans l'axe de la passe (fig. 1) ; entre les stations plusieurs profils bathythermiques ont été réalisés (fig. 4) ; la température de surface était enregistrée en continu sur un thermographe ; pendant la période des observations, le vent soufflait d'est-sud-est ; cette direction se trouve alors être à peu près parallèle à celle des côtes nord et sud de l'atoll ; étant donné les dimensions de celui-ci, si l'on applique la théorie d'Ekman à la circulation littorale, il doit en résulter un reflux des particules d'eau de la couche superficielle le long de la côte sud et un afflux le long de la côte nord ; ces phénomènes semblent être confirmés par les structures thermiques relevées autour de l'atoll ; en période estivale le même phénomène avait déjà été mis en évidence.

Les mesures de salinité et les dosages de sels nutritifs (fig. 5), effectués aux trois stations hydrologiques aux mêmes niveaux isanostériques montrent une certaine analogie entre les stations  $A_1$  et  $A_3$  qui, en revanche sont différentes de la station  $A_2$  ; les masses d'eau baignant les côtes nord et sud de l'atoll semblent donc avoir des origines différentes ; au niveau du maximum de salinité de l'eau tropicale, sur la surface isanostérique 360 cl/t, l'eau au sud de l'atoll est moins salée qu'au nord (36,18 ‰ pour 36,25 ‰) ; en revanche sur la surface isanostérique 280 cl/t, c'est-à-dire en-dessous du maximum de salinité, l'eau est beaucoup plus salée au sud qu'au nord (36,17 ‰ pour 35,96 ‰) et beaucoup plus pauvre en sels nutritifs (1,0/μatg N-NO<sub>3</sub>/l pour 4,0, μatg N-NO<sub>3</sub>/l) ; ces différences observées peuvent être dues à la remontée d'eau froide évoquée précédemment, et à la position de la côte sud de l'atoll, plus proche du centre de formation de l'eau centrale du Pacifique sud. La situation constatée lors de cette étude est liée aux conditions météorologiques qui sont le plus souvent rencontrées et doit présenter un certain caractère permanent. Pour des vents anormaux d'autres situations pourraient s'établir.

Les résultats des observations météorologiques sont consignés dans le tableau n° 1.



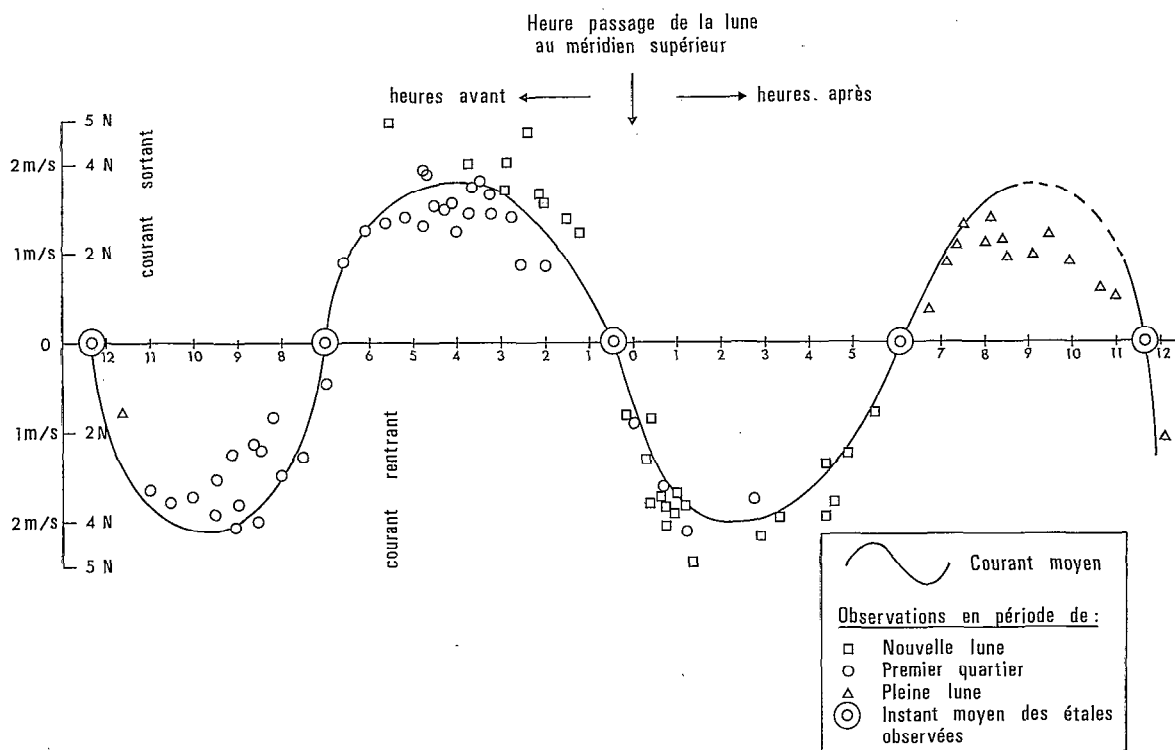


Fig. 3. — Intensité des courants de surface relevés dans la Passe de Tiputa en août et octobre 1968 par la Mission hydrographique de la Marine Nationale en Polynésie Française (Données provisoires).

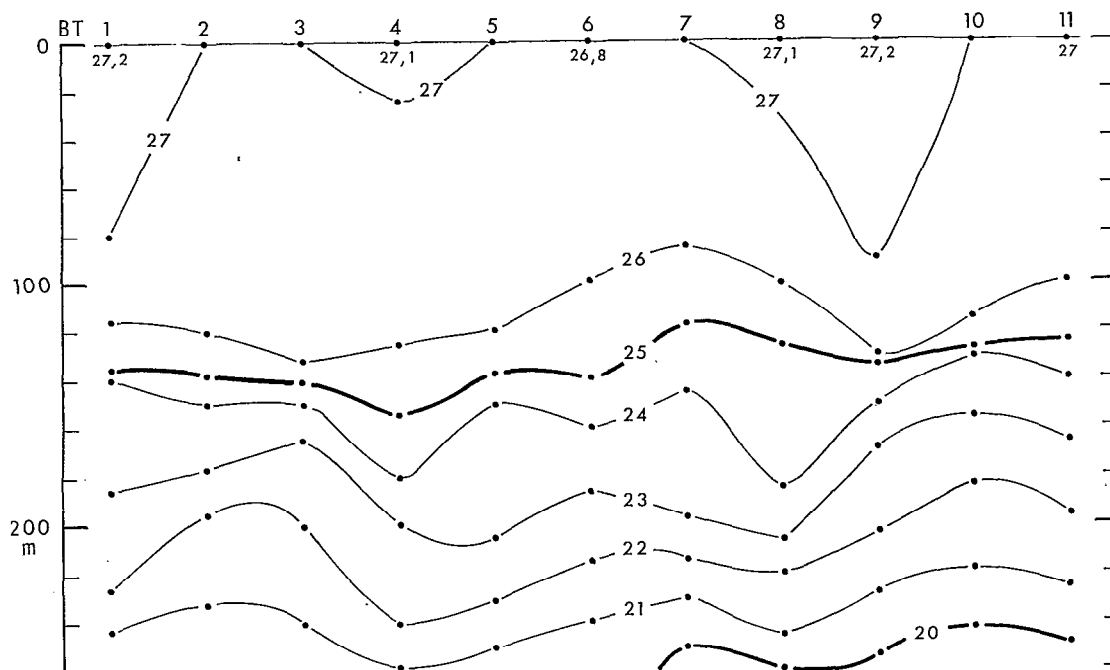


Fig. 4. — Profil bathymétrique autour de l'atoll.

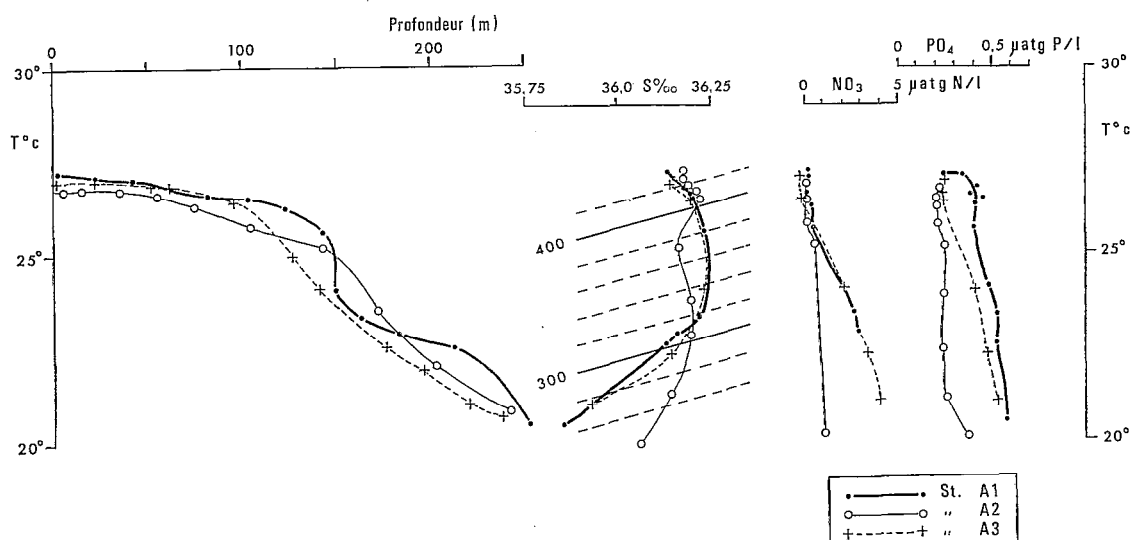
Fig. 5. — Salinité et sels nutritifs aux stations hydrologiques A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>.

TABLEAU 1

RANGIROA 2. — Vents régnant autour de l'atoll

Station	Heure	Direction	Force
BT 1	16 h 00	120	11 m/s
BT 2	20 h 00	110	10 m/s
BT 3	22 h 10	110	10 m/s
BT 4	01 h 00	110	10 m/s
BT 5	03 h 30	110	11 m/s
BT 6	06 h 00	110	9 m/s
BT 7	11 h 00	110	10 m/s
BT 8	13 h 30	110	10 m/s
BT 9	16 h 00	110	9 m/s
BT 10	20 h 00	090	9 m/s
BT 11	20 h 45	090	9 m/s

TABLEAU 2

Caractéristiques de l'eau aux stations B<sub>2</sub> et B<sub>1</sub>

Profondeur (m)	B 6				B 7			
	T° C	S‰	PO <sub>4</sub> P µatg/l	NO <sub>3</sub> N µatg/l	T° C	S‰	PO <sub>4</sub> P µatg/l	NO <sub>3</sub> N µatg/l
0	27,81	36,356	0,10	0,02	27,98	36,366	—	0,01
4	27,72	36,369	0,11	0,03	27,90	36,364	0,08	0,01
8	27,73	36,364	0,12	0,02	27,88	36,370	0,10	0,01
12	27,79	36,356	0,12	0,01	27,95	36,372	0,12	0,01
16	27,78	36,379	0,12	0,02	27,93	36,365	0,12	0,01
20	27,70	36,379	0,13	0,03	27,79	36,359	0,12	0,06

## 2. — à l'intérieur du lagon.

Les mauvaises conditions météorologiques et les difficultés de navigation n'ont pas permis de s'enfoncer très loin à l'intérieur du lagon ; les stations ont toutes été effectuées sur une radiale allant de la passe de Tiputa au Motu Paio situé à 5,5 milles de la côte Nord (fig. 1) ; seules les dernières stations (B<sub>6</sub>, B<sub>7</sub>) peuvent être considérées comme dégagées des influences directes des passes et jugées plus représentatives des eaux du lagon proprement dites ; l'eau en ces stations était à cette époque, par rapport à l'eau extérieure, aussi chaude et plus salée (+0,15 ‰) et présentait une pauvreté marquée en sels nutritifs. Les résultats des mesures sont consignés dans le tableau n° 2.

## 3. — dans la zone des passes.

*A l'extérieur.*

Au niveau des passes d'Avatoru et de Tiputa où les échanges d'eaux sont les plus importants, un phénomène particulier existait au moment des mesures estivales ; la comparaison de deux stations (A<sub>4</sub> et A<sub>5</sub>), l'une à 10 milles au large de la passe (Tiputa) et l'autre devant la passe (fig. 1), montre en surface pour cette dernière, une température plus faible (—0,3 °C), une salinité plus forte (+0,05 ‰) et une richesse plus grande en nitrate ; ceci est en accord avec un brassage des eaux subsuperficielles, phénomène confirmé par les profils B.T. qui montrent une zone homogène en température pour les trente premiers mètres ; l'effet le plus marquant consiste en une brusque chute de la température de surface, de 0,5 °C, au moment où l'on pénètre dans le lagon ; cette chute a lieu légèrement à l'extérieur de la passe lorsque le courant est sortant, légèrement à l'intérieur quand le courant est rentrant (fig. 6) ; les enregistrements du thermographe montrent que cette baisse de température intéresse dans le lagon toute la zone comprise entre les passes d'Avatoru et de Tiputa ; quand on s'enfonce vers le Sud la température augmente de nouveau progressivement et à partir de 3 à 4 milles on retrouve les caractéristiques propres de l'eau du lagon.

*A l'intérieur.*

Des observations prolongées à la limite intérieure de la passe de Tiputa, répétées à un mois d'intervalle (stations B<sub>1</sub>-B<sub>2</sub>, B<sub>4</sub>-B<sub>5</sub>), font apparaître une liaison entre le régime de la marée et les propriétés physico-chimiques de l'eau superficielle : pour un courant rentrant l'eau est plus chaude, moins salée et plus riche en phosphate que pour un courant sortant (tableau 3).

TABLEAU 3  
Caractéristiques hydrologiques de l'eau aux stations B<sub>1</sub> et B<sub>2</sub>

Courant sortants (St. B <sub>1</sub> )				Courant rentrant (St. B <sub>2</sub> )			
Prof. m	T° C	S‰	PO <sub>4</sub>	Prof. m	T° C	S‰	PO <sub>4</sub>
3	26,45	36,271	0,10	0	26,84	36,213	0,19
8	26,35	36,268	0,10	5	26,73	36,211	0,19
13	26,38	36,284	0,10	10	26,72	36,217	0,18
18	26,37	36,282	0,31	15	26,72	36,240	0,14
23	26,45	36,280	—	18	26,71	36,243	0,14

Des mesures de courant effectués à l'aide d'un courantomètre Fjelstadt ont montré qu'en profondeur la direction du courant sur le fond (1 nœud dans le 175) était opposée à celle enregistrée pour le courant de surface (1,5 nœud dans le 350) ; le même phénomène a été observé lors du courant rentrant.

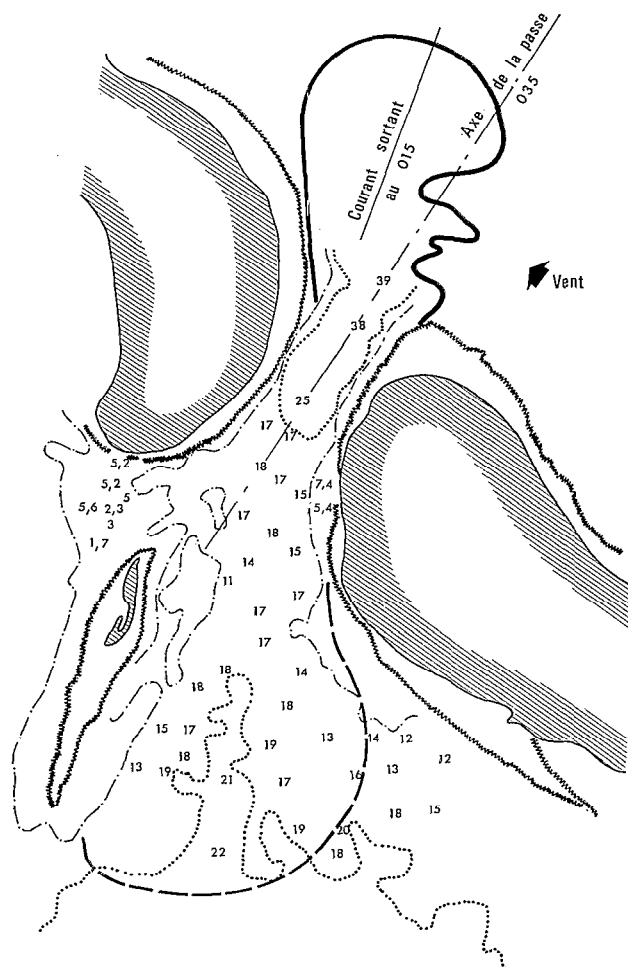


Fig. 6. — Zone d'extension visible en surface des courants entrants et sortants dans la passe de Tiputa.

Au niveau de la passe de Tiputa, on a noté une modification de la structure hydrologique ; cette modification est liée aux courants de marée et la baisse de température observée ne peut vraisemblablement provenir que de l'apport d'eau extérieure subsurface plus froide (fig. 7) ; en effet, si l'on considère le courant sortant, celui-ci se jette dans les eaux du large avec des vitesses pouvant atteindre 4 nœuds ; il en résulte un brassage entre l'eau du lagon et l'eau superficielle extérieure, phénomène mis en évidence par la station  $A_5$  ; étant donné la topographie bathymétrique de la passe, côté extérieur, cette eau est reprise lors de la marée montante ainsi que de l'eau sous-jacente plus froide ; cette dernière s'écoule alors au ras du seuil et se trouve mélangée à l'eau de surface plus chaude par le phénomène « d'upwelling » constaté à l'intérieur du lagon ; il se produit alors un refroidissement de l'eau de surface, à proximité des passes ainsi qu'une homogénéisation de l'eau sous-jacente (St.  $B_2$ ) ; cette eau est reprise par la marée descendante, vient buter contre le seuil, et la couche supérieure s'échappe par la passe alors que la couche inférieure fait retour dans le lagon d'où les inversions constatées pour la température (St.  $B_1$ ) et la direction du courant ; l'eau de surface

du lagon, plus froide que l'eau du large, provoque par ce mécanisme le décrochement de la température, constaté par le thermographe, à l'extérieur de la passe.

Le 5 septembre, jour de mauvaises conditions météorologiques, on a observé au mouillage d'Avatoru une perturbation dans le régime régulier des passes ; après une renverse particulièrement brusque le courant n'est resté rentrant que pendant deux heures avant de s'inverser de nouveau. Cette faible durée de rentrée des eaux semble correspondre à une surélévation du niveau des eaux du lagon due à l'augmentation des apports d'eaux extérieures sous l'effet du vent et des fortes vagues. Le trop-plein ne peut s'écouler que par les passes et, dans de telles conditions, la sortie des eaux s'oppose à la rentrée des eaux du large à marée montante.

Toutes ces données concernent l'extérieur du lagon et à l'intérieur la zone proche des passes. Aucune station n'a pu être faite au centre même du lagon et aucune mesure n'a été réalisée sur les portions de la couronne récifale où l'eau océanique déferle. Aussi les constatations suivantes sont extraites des études effectuées dans d'autres lagons du Pacifique. EMERY (1956) observe, dans l'atoll de Johnston, des températures de surface uniformes pour les eaux du lagon avec toutefois un cycle diurne net dont l'amplitude des variations est en rapport avec la profondeur et l'importance des échanges d'eaux avec le large. WELLS (1951) relève la température le long d'une ligne parallèle au rivage intérieur de l'atoll d'Arno (Archipel des Marshall), il observe des valeurs

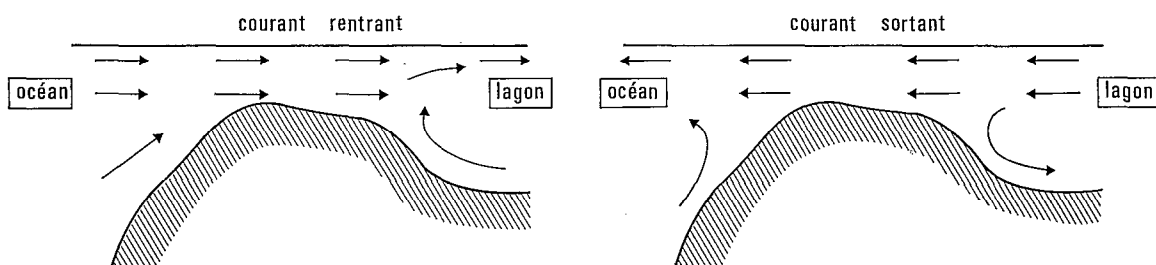


Fig. 7. — Schéma des échanges lagon-océan au niveau des passes.

oscillant entre 28,2 °C et 30,9 °C ; les baisses de température correspondent aux arrivées d'eau extérieure. D'HAUTESERRE (1970) a étudié les variations et les différences de température pour les eaux de surface océaniques et celles du lagon de l'atoll d'Hao situé 3 degrés plus sud que Rangiroa. Au cours de l'année la température moyenne des eaux de surface du lagon varie de 25,3 °C en août à 28,2 °C en mars ; quant à celle du large elle passe pour les mêmes mois de 25,5 °C à 27,8 °C : la température du lagon est supérieure à celle du large pendant 9 mois de l'année, légèrement plus basse de juillet à septembre. Quant à la salinité, différents travaux ont montré que ses variations sont très faibles dans les lagons tant que les communications avec le large restent importantes.

Tout laisse supposer qu'à Rangiroa des phénomènes analogues se produisent. La comparaison des températures de surface avec celles relevées à Hao met en évidence une différence de l'ordre de 2 degrés en faveur de Rangiroa que ce soit en période estivale ou hivernale ; l'amplitude annuelle serait toutefois moins marquée et il paraît probable que les eaux de surface du large sont toute l'année plus froides que celles du lagon. Une partie des eaux du large, déferlant sur le platier ou pénétrant par les hoa, arrive donc au contact d'eau plus chaude et aura tendance à s'enfoncer, remplaçant ainsi l'eau de fond du lagon. Ce processus a une grande importance pour la biologie des espèces qui vivent dans les zones les plus profondes du lagon, car l'eau océanique a été sursaturée en oxygène dissous au cours de son déferlement sur la crête récifale. GUILCHER *et al.* (1969) ont d'ailleurs signalé dans l'atoll de Mopelia que, lors des périodes de calme où les apports d'eaux sont très faibles, il peut se produire des stratifications nettes de l'oxygène dissous avec diminution sensible de la teneur en profondeur ; cette stratification cesse dès que l'action des houles se fait sentir. L'action du vent sur le lagon est aussi prépondérante pour brasser les eaux issues de la barrière récifale et empêcher les processus de stratification. VON ARX (1954) observe de grandes différences dans les circulations verticales : sous l'influence du vent la couche de surface, entre 0 et 10 mètres, se déplace rapidement alors que la circulation est beaucoup plus lente pour la couche profonde ; quant aux circulations horizontales elles dépendent de la forme des cuvettes et de la direction du vent. En certains points du lagon prennent naissance des « upwellings » capables d'enrichir les couches superficielles en éléments provenant du fond. Il faut aussi noter que dans les zones de faible profondeur la turbulence de l'eau est capable de remettre en suspension pendant un certain temps des sédiments coralliens avec leurs populations benthiques et la matière organique qu'ils retiennent.

Il apparaît, en conclusion, que le renouvellement de l'eau dans l'atoll de Rangiroa est suffisamment important pour qu'il n'y ait pas formation d'eau dont les caractéristiques soient franchement différentes de celles du large. La salinité reste pratiquement inchangée et seul l'abaissement de température de 0,5 °C dans la zone des passes, s'il se révèle être un caractère permanent, serait le trait le plus marquant de l'action des échanges d'eaux.

## PHYTOPLANCTON

## 1. — Méthode.

Les récoltes de phytoplancton ont été analysées par la classique méthode d'Utermohl (microscope inversé utilisé : Zeiss). Les échantillons sont examinés deux fois, dans deux cuves de sédimentation différentes, d'une part au grossissement 100 pour reconnaissance et comptage du « macrophytoplancton » (Diatomées, sauf les plus petites, rares dans nos échantillons, Dinoflagellés, sauf les petites formes d'*Oxytoxum* et petits Gymnodiniens, fréquents dans nos échantillons), d'autre part au grossissement 1000 pour le recensement du « microphytoplancton » (Coccolithophoridés, *Oxytoxum* sp., Gymnodiniens). Le détail de la technique et du matériel employé est décrit par DESROSIÈRES (1971). Compte tenu des conditions d'observation (microscope optique inversé) la détermination des Coccolithophoridés, sauf pour les espèces particulièrement reconnaissables (exemple : *Umbellosphaera irregularis*), doit être considérée comme purement indicative.

## 2. — Extérieur.

Tout autour du récif le phytoplancton présente les caractéristiques normales d'une flore tropicale pélagique. Le « microphytoplancton » est dominant avec les Coccolithophoridés, présents à raison de quelques milliers par litre, et les petits Péridiniens (Gymnodiniens et *Oxytoxum* cf. *variabile*). Selon les croisières, en mars d'une part, en septembre-octobre d'autre part, les espèces dominantes de Coccolithophoridés ont varié, mais au stade rudimentaire de la connaissance où nous nous trouvons, cela n'implique pas une relation de type saisonnier. En mars, *Coccolithus meiori* et *U. irregularis* dominent jusque vers 50 m ; au-delà *Gephyrocapsa oceanica* et *Coccolithus huaxleyi* sont les plus abondants ; vers 150-200 m apparaissent, et sont parfois dominantes, les espèces d'ombre : *Deutschlandia* sp. et quelques espèces indéterminées. En septembre ces espèces se maintiennent à des densités de plusieurs centaines par litre, mais elles sont toutes supplantées par *Umbilicosphaera mirabilis* (ou *Cyclococcolithus sibogae*?) qui atteint plusieurs milliers par litre ; *U. mirabilis* reste important en octobre mais n'est plus dominant. Le « macrophytoplancton », malgré l'abondance des espèces représentées, est rare ; aucun phénomène d'efflorescence n'a été observé.

## 3. — Intérieur.

Les stations que, faute d'une pénétration profonde du navire dans le lagon, nous considérons comme représentatives de l'intérieur de l'atoll, ont fait apparaître deux situations totalement différentes en mars et en septembre-octobre. En mars, on assiste à l'épanouissement de trois espèces de « macrophytoplancton » : *Nitzschia* cf. *seriata*, *Rhizosolenia calcaravis* et *Exuviaella vaginula* (tableau 4) toutes les autres espèces étant pratiquement éliminées. En septembre-octobre le phytoplancton du lagon est composé d'éléments pélagiques, en particulier de Coccolithophoridés (parmi lesquels *G. oceanica* semble le plus tolérant), mais jamais en grand nombre. Les espèces mentionnées ci-dessus sont présentes en faible quantité, à côté de cette flore importée du large, qui paraît ne subsister qu'en l'attente de conditions favorables à leur efflorescence. Peuvent donc être considérées comme « lagunaires » les trois espèces *N. cf. seriata*, *R. calcaravis* et *E. vaginula* qui, au moins dans la région de Rangiroa aux époques de nos récoltes, sont absentes des eaux du large mais toujours présentes dans le lagon où elles peuvent manifester un exceptionnel développement. On peut adjoindre à ces espèces spécialement acclimatées aux conditions écologiques du lagon le Dinoflagellé *Ceratium massiliense*, qui, bien que jamais représenté par un très grand nombre d'individus, figure dans presque toutes les prises du lagon et jamais à l'extérieur du récif, sauf comme nous allons le voir, au niveau de la passe.

TABLEAU 4

RANGIROA 1, nombre de cellules phytoplanctoniques par litre pour les espèces prédominantes

RA 1	<i>E. vaginula</i>	<i>N. cf. seriata</i>	<i>R. calcaravis</i>
<i>St. 12</i> 0 m.....	500	500	500
25 m.....	500	500	400
50 m.....	200	Présent	300
100 m.....	—	—	—
<i>St. A</i> 0 m.....	2 600	900	700
5 m.....	2 800	700	500
10 m.....	2 000	1 390	400
15 m.....	3 600	1 100	500
<i>St. B</i> 0 m.....	3 200	1 900	400
5 m.....	4 100	3 400	400
10 m.....	3 800	3 900	500
15 m.....	2 600	3 300	500
<i>St. C</i> 0 m.....	5 500	3 400	600
5 m.....	7 300	4 200	1 800
10 m.....	12.000	3 500	1 400
15 m.....	11.500	3 900	1 300
20 m.....	10.000	3 800	1 600

## 4. — Échanges.

Quelques observations portant sur le phytoplancton permettent de suivre le mouvement des eaux au niveau de la passe de Tiputa. La manifestation la plus nette est la présence jusqu'à 50 m en nombre assez important, à la station 12 de RA 1, à l'extérieur de la passe, des trois espèces en plein développement dans le lagon alors que l'échantillon prélevé à 100 m présente un caractère spécifiquement pélagique. Cette station a été occupée en courant sortant. Les deux couples de stations B'1 et B'2 de RA 2 et A''1 et A''2 de RA 3, occupées devant la passe à l'intérieur du lagon, présentent en courant rentrant les caractéristiques du large (dominance des Coccoliphoridés absence de *E. vaginula* et de *C. massiliense*), en courant sortant les caractéristiques du lagon (présence d'*E. vaginula* det de *C. massiliense*). De même dans l'échantillon de surface de la station 2 de RA 3, à l'extérieur de la passe, la forte densité de la matière organique et la présence de *C. massiliense* témoignent de l'influence lagunaire.

Les quelques indications bibliographiques sur le phytoplancton des lagons coralliens sont difficilement comparables entre elles car les prélèvements ont été réalisés avec des méthodes différentes ; МОРОДА (1969) signale dans le lagon des Palau 1620 cellules/l de diatomées après filtration sur un filet fin et 45000 cellules/l après sédimentation. A partir de ce dernier chiffre et sous certaines hypothèses cet auteur estime la productivité du lagon à 0,08-0,09 gC/m<sup>2</sup>/jour et celle des eaux du large avoisinantes à 0,04 gC/m<sup>2</sup>/jour. JOHNSON (1949, 1954) travaillant avec un filet trouve dans l'archipel des Marshall un « standing crop » faible pour les lagons bien que supérieur à celui du large. Des efflorescences de *Rhizosolenia* sp. et *Chaetoceros* sp. dont la durée est de l'ordre de quelques jours ont été observées. MARSHALL (1968) dans le lagon de Wake peu profond avec forte influence océanique constate une concentration plus faible qu'au large et identifie une grande diversité d'espèces.

Ces quelques données, ajoutées à celles recueillies à Rangiroa, laissent supposer l'existence dans les lagons semi-fermés d'un phytoplancton à caractère particulier. Il se différencie de celui du large par la présence de quelques espèces particulièrement adaptées à ce biotope et capable

sous certaines conditions de présenter des phénomènes d'efflorescence courts mais très marqués. Il reste à déterminer si ces derniers sont en relation avec un cycle saisonnier où sont provoqués par les fluctuations des conditions météorologiques qui entraînent des différences notables dans les échanges d'eau avec l'océan. L'importance de ces efflorescences devra être prise en considération pour connaître la valeur exacte de la productivité d'un lagon pour laquelle l'estimation de *MOTODA* semble minimum.

## ZOOPLANCTON

### 1. — Biomasses (tableau 5).

Les biomasses ont été évaluées par pesée humide après centrifugation suivant la méthode décrite par GRANDPERRIN et MICHEL (1969). Les organismes de grande taille présents accidentellement dans ces récoltes avaient été préalablement retirés.

Au cours du mois de mars, la moyenne obtenue pour les traits de jour, à l'extérieur du lagon, est de 9 mg/m<sup>3</sup>. Durant la nuit, l'apparition en surface de certains organismes, tels les Euphausiacés, qui sont de jour plus profonds, entraîne une augmentation jusqu'à 21 mg/m<sup>3</sup>. La moyenne pour 24 heures se situe donc autour de 15 mg/m<sup>3</sup>. Il n'apparaît pas de différence notable entre les valeurs des différentes stations autour de l'atoll. A l'intérieur du lagon, entre la passe de Tiputa et le Motu Paio (fig. 1), on constate un accroissement sensible de la biomasse qui atteint alors, pour les stations A et B, 71 et 78 mg/m<sup>3</sup>. La station 12 avec ses 14 mg/m<sup>3</sup> est une station de transition entre les stations du lagon et celles du large. Quant à la station C, la valeur de la biomasse en surface est faible, analogue à celle trouvée à l'extérieur. Le rapport moyen biomasse intérieure sur biomasse extérieure avoisine 8, seule la valeur de jour ayant été retenue pour l'extérieur car les organismes présents de nuit dans les couches superficielles ne pénètrent qu'occasionnellement dans le lagon.

Au cours du mois de septembre la moyenne des traits de jour extérieurs s'établit à 7 mg/m<sup>3</sup> pour 15 mg/m<sup>3</sup> de nuit. La moyenne journalière de 12 mg/m<sup>3</sup> est donc inférieure à celle observée en période estivale, ce qui pourrait s'expliquer, entre autre, par la différence de température des eaux de surface entre ces deux périodes provoquant des variations du méroplancton. Dans le lagon, au mouillage devant la passe d'Avatoru, on retrouve des valeurs de 74 mg/m<sup>3</sup> au moment où le courant rentrant tend à faire pénétrer dans le lagon des eaux océaniques plus pauvres. Devant la passe de Tiputa les valeurs en biomasse sont très élevées, aboutissant à une moyenne de 799 mg/m<sup>3</sup> à 3000 mg/m<sup>3</sup> sans que la profondeur maximale d'immersion du filet paraisse jouer un rôle. Plus à l'intérieur du lagon la moyenne s'accroît encore puisqu'elle atteint 2750 mg/m<sup>3</sup>. Ces valeurs sont dues à des essaims de Salpes et d'Appendiculaires aussi le rapport moyen biomasse intérieure sur biomasse extérieure, qui avoisine 100, a peu de sens puisqu'il porte sur des organismes dont la teneur en eau est très différente. Cependant, sans pouvoir être chiffrée avec précision, la production secondaire semblait particulièrement forte à cette époque.

Les valeurs des biomasses pour les traits effectués dans la zone extérieure de la passe de Tiputa montrent nettement l'influence du lagon (fig. 2). Pour les stations les plus éloignées du courant de sortie on retrouve des valeurs analogues à celles observées autour de l'atoll, 11 mg/m<sup>3</sup> pour la moyenne des stations 25 et 26, 16 mg/m<sup>3</sup> pour la moyenne des stations 21, 22, 24 et 27. Par contre pour les traits réalisés très près de la passe, l'augmentation est sensible et la moyenne s'élève à 37 mg/m<sup>3</sup>. Le trait 31, situé dans la passe, a fourni une valeur de 58 mg/m<sup>3</sup>, intermédiaire entre les valeurs élevées du lagon et celles plus basses du large. L'influence du lagon se fait sentir surtout à l'ouest de la passe en relation probable avec la dérive due aux vents d'est. Les apports sont très rapidement dilués et, géographiquement, la zone modifiée quantitativement semble peu importante.

En l'absence de toute donnée sur la quantité de plancton que le lagon perd, chaque jour, par les passes, une estimation grossière a été tentée. En prenant comme intensité moyenne du



TABLEAU 5  
Biomasse plancton (mg/m<sup>3</sup>)

RANGIROA 1		RANGIROA 2								RANGIROA 9					
St.	Bm.	St.	Bm.	St.	Bm.	St.	Bm.	St.	Bm.	St.	Bm.	St.	Bm.	St.	Bm.
1	10	1	26	16	5	31	58	C' <sub>2</sub>	2040	A'' <sub>1</sub>	149	A'' <sub>16</sub>	42	E'' <sub>2</sub>	1925
2	7	2	23	17	6	A' <sub>1</sub>	57	C' <sub>3</sub>	3780	A'' <sub>2</sub>	142	A'' <sub>17</sub>	43	E'' <sub>3</sub>	409
3	8	3	10	18	7	A' <sub>2</sub>	99	C' <sub>4</sub>	3320	A'' <sub>3</sub>	35	A'' <sub>18</sub>	15	E'' <sub>4</sub>	112
4	8	4	13	19	14	A' <sub>3</sub>	54			A'' <sub>4</sub>	49	A'' <sub>19</sub>	24	1	15
5	10	5	14	20	20	A' <sub>4</sub>	99			A'' <sub>5</sub>	47	A'' <sub>20</sub>	26	2	7
6	16	6	14	21	15	A' <sub>5</sub>	65			A'' <sub>6</sub>	47	A'' <sub>21</sub>	13		
7	30	7	12	22	17	B' <sub>1</sub>	756			A'' <sub>7</sub>	6	A'' <sub>22</sub>	28		
8	18	8	10	23	20	B' <sub>2</sub>	3100			A'' <sub>8</sub>	46	A'' <sub>23</sub>	17		
9	19	9	12	24	18	B' <sub>3</sub>	300			A'' <sub>9</sub>	28	B'' <sub>1</sub>	89		
10	26	10	11	25	13	B' <sub>4</sub>	135			A'' <sub>10</sub>	29	B'' <sub>2</sub>	444		
11	15	11	8	26	9	B' <sub>5</sub>	720			A'' <sub>11</sub>	24	C'' <sub>1</sub>	421		
12	14	12	10	27	16	B' <sub>6</sub>	1320			A'' <sub>12</sub>	19	C'' <sub>2</sub>	530		
A	78	13	10	28	42	B' <sub>7</sub>	347			A'' <sub>13</sub>	15	D'' <sub>1</sub>	163		
B	71	14	5	29	19	B' <sub>8</sub>	460			A'' <sub>14</sub>	9	D'' <sub>2</sub>	311		
C	11	15	5	30	71	C' <sub>1</sub>	1850			A'' <sub>15</sub>	5	E'' <sub>1</sub>	2524		

$\bar{m}$  ext. jour = 8,5 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}$  ext. nuit = 21 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}_t^*$  = 15 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}_{AB}$  = 74 mg/m<sup>3</sup>

$\bar{m}$  ext. jour = 7 mg/m<sup>3</sup>     $\bar{m}_{A'}$  = 74 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}$  ext. nuit = 15 mg/m<sup>3</sup>     $\bar{m}_{B'}$  = 890 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}_t$  = 12 mg/m<sup>3</sup>             $\bar{m}_{C'}$  = 2750 mg/m<sup>3</sup>

$\bar{m}$  ext. = 11 mg/m<sup>3</sup>     $\bar{m}$  E = 1 142 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}$  A = 37 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}$  B = 266 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}$  C = 475 mg/m<sup>3</sup>  
 $\bar{m}$  D = 237 mg/m<sup>3</sup>

\*m<sub>t</sub> : moyenne sur 24 h.

courant de sortie 2 nœuds pendant 5 heures et en évaluant la section de la passe de Tiputa à 4000 m<sup>3</sup> on arrive à une sortie d'eau d'environ 74.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup>. La quantité de plancton trouvée dans la passe étant de 58 mg/m<sup>3</sup> on aboutit ainsi à une perte de 4,3 t de plancton humide par marée. Le courant rentrant diminue cette perte en ramenant dans le lagon une quantité de plancton que l'on évalue au 1/4 de ce qui était sorti. La perte globale est donc de 3,2 t pour la seule passe de Tiputa pendant une marée complète. En extrapolant ceci à la passe d'Avatoru et à une journée on arrive à un chiffre de 10 t/jour. Cette décharge du plancton lagunaire dans l'océan est probablement une des causes de la richesse particulière de cette zone en poissons. On peut rapprocher ce chiffre de la valeur relevée par FOURMANOIR (communication personnelle) concernant la capture des poissons d'intérêt commercial effectuée dans la passe d'Avatoru et qui est de l'ordre de 10 t/mois.

Au cours du mois d'octobre, les valeurs de biomasse à l'extérieur sont analogues à celles relevées en septembre montrant ainsi la stabilité du plancton côtier océanique. On retrouve toujours à l'intérieur du lagon des valeurs plus élevées allant de 37 mg/m<sup>3</sup> près de la passe à 475 mg/m<sup>3</sup> à la station C'' et 1242 mg/m<sup>3</sup> à la station E''.

Les biomasses zooplanctoniques des espèces capturées par le filet conique de 1 mètre de diamètre et de maille 2 sont donc nettement plus fortes à l'intérieur qu'à l'extérieur. Les variations d'abondance sont de faible amplitude autour de l'atoll, quelle que soit la saison, alors qu'elles semblent très importantes dans le lagon particulièrement en septembre et octobre.

La comparaison de ces résultats avec ceux de MICHEL (1969) pour l'atoll de Mururoa montre que les valeurs extérieures sont voisines puisque l'on obtenait respectivement 21 mg/m<sup>3</sup> pour les stations de jour dans la couche 0-50 mètres et 13 mg/m<sup>3</sup> dans la couche 0-300 mètres. Quant aux valeurs relevées dans ce dernier lagon, abstraction faite du poids des méduses, leur moyenne était de 151 mg/m<sup>3</sup> donnant un rapport avoisinant 7 avec le plancton extérieur de la couche 0-50 m. Ce rapport est donc très proche de celui obtenu en période estivale à Rangiroa.

## 2. — Étude descriptive.

Le plancton des abords de l'atoll et celui du lagon reflètent dans leur organisation et leur composition l'influence de la couronne récifale. Cette influence se manifeste : (1) physiquement par l'action de la structure propre du récif sur la répartition du plancton ; (2) biologiquement par la production abondante de formes méroplanctoniques issues des adultes benthiques ou nectoniques.

En effet, la notion de microbiotope est primordiale dans un récif dont les réseaux intracavitaires sont très développés (PERES et PICARD, 1969). Certains organismes sont capables de se rassembler en essaims denses dans les anfractuosités du récif pour éviter une luminosité trop forte ou échapper aux différents prédateurs. EMERY (1968) qui a effectué des prélèvements par pompage direct dans les mailles du récif a d'ailleurs mis en évidence un plancton qualitativement tout à fait différent de celui observé dans l'eau libre du lagon. Nous avons observé à plusieurs reprises, en plongée, des essaims particulièrement denses de Copépodes formant une sorte de manteau au-dessus des pâtés de corail et des bancs compacts de larves de poissons réfugiées dans les anfractuosités les plus sombres. Il en résulte, dans ce milieu particulier, une structuration de la biomasse planctonique qui n'existe pas au large et rend d'autant plus difficile l'évaluation qualitative et surtout quantitative des populations par les méthodes classiques de prélèvement. Quant aux organismes méroplanctoniques, ils restent la plupart du temps groupés aussi en essaims, leurs apparitions sont intermittentes et leur durée de vie très variable. Ils participent cependant de façon active aux réseaux trophiques et à la structure générale du plancton ; leurs besoins alimentaires ne seront satisfaits qu'aux dépens des populations phytoplanctoniques et zooplanctoniques permanentes ou encore aux dépens d'autres formes méroplanctoniques. Le maintien d'un holoplancton individualisé dans le lagon impliquera donc que sa productivité soit suffisante pour pouvoir répondre à cette demande, en sus de ses besoins propres.

## 2.1. — ZOOPLANCTON EXTÉRIEUR (tableau 6).

Outre l'évaluation de leur biomasse les récoltes ont seulement fait l'objet d'une étude qualitative rapide, sans comptage précis, dans le seul but d'obtenir une physionomie du plancton extérieur. La couche explorée ne dépasse pas 150 mètres. Aucune variation saisonnière n'a été mise en évidence. Pour l'holoplancton on constate, lors des traits de jour, une prédominance des Chétognathes (7 à 8 espèces) et des Copépodes (60 à 70 espèces) parmi lesquelles *Scolecithrix danae*, *Candacia oethiopica*, *Euchaeta marina* et *Coryceus* sp. sont les plus abondantes. Plusieurs espèces de Siphonophores et de Ptéropodes thécosomes se trouvent fréquemment dans les récoltes. Quant aux autres groupes ils sont représentés en plus faibles nombres. Les traits de nuit sont caractérisés par la montée en surface d'une quantité plus importante de Copépodes et par l'apparition d'Euphausiacés (plus de 10 espèces) et de Sergestides dans les eaux de surface. Aucun phénomène d'essaïm particulièrement important n'a été noté lors des différentes investigations.

Le méroplancton montre une prédominance des larves de Crustacés divers, de zoés et mégaloopes de décapodes et de larves de Stomatopodes. Lors des traits de nuit on note des apparitions massives d'Ostracodes qui, de jour, sont généralement au contact du fond.

Le plancton extérieur de la couche 0-150 mètres présente donc une physionomie très proche de celle d'un plancton océanique en équilibre qui, sous ces latitudes, présente peu de variations saisonnières (VINOGRADOV *et al.* 1970). De nombreuses espèces coexistent en mélange sans qu'aucune ne prédomine réellement. L'influence possible des organismes méroplanctoniques sur cet équilibre stable paraît faible car la superficie de la couronne récifale est somme toute, de peu d'importance comparée au volume des eaux du large. En outre, les eaux de surface entraînées par les vents dominants ne stagnent pas autour de l'atoll et les larves sont rapidement disséminées. Bien différente est la physionomie du plancton lagunaire.

## 2.2. — ZOOPLANCTON DU LAGON (tableau 6).

Au cours du mois de mars aux stations A et B les récoltes sont principalement constituées par deux Chétognathes, *Sagitta enflata* et *Sagitta oecania*, présents à des concentrations de 1 à 10/m<sup>3</sup> et par un mélange de trois Copépodes *Undinula vulgaris*, *Chantocalanus pauper* et *Coryceus latus*, à raison de 65/m<sup>3</sup>. Il y a une prédominance très forte de la première espèce qui représente 98,5 % de l'effectif des Copépodes alors que les deux autres ne comptent respectivement que pour 1,1 % et 0,4 %. La station B présente en outre des Amphipodes, 12/m<sup>3</sup> et un nombre important d'Ostracodes, 87/m<sup>3</sup> (essaïm monospécifique avec toutes les femelles porteuses d'œufs prêts à éclore) ; la présence dans le plancton de ces derniers organismes de jour est peu fréquente dans les lagons où ce groupe a tendance à vivre au contact des sédiments du fonds et à ne migrer en eau libre que pendant la période nocturne. A cette même station le Ptéropode *Creseis virgula conica* est récolté à raison de 5/m<sup>3</sup>. La station C, où seule une récolte de surface avait été effectuée montre la présence de *S. enflata*, et l'absence quasi totale des Copépodes. Le méroplancton est constitué par des zoés et des mégaloopes pouvant atteindre la densité de 36/m<sup>3</sup>, par des larves de Stomatopodes et des larves de Crustacés divers. Larves et œufs de Poissons sont présents à des concentrations de 1 à 3/m<sup>3</sup>. Quelques autres groupes sont représentés par quelques unités, *Lucifer* sp., ophiopluteus. Aucune concentration particulière en matière organique n'est visible dans ces récoltes.

Début septembre, trois stations ont été occupées à l'intérieur du lagon : A' et B' situées respectivement devant les passes d'Avatoru et Tiputa et C' située plus à l'intérieur entre la passe de Tiputa et le Motu Paio. En A' et B' on retrouve les deux Chétognathes *S. enflata* et *S. oecania* à des densités de 3 à 100/m<sup>3</sup> suivant les traits. Pour les Copépodes on trouve toujours *U. vulgaris* accompagné de *C. pauper*, *Calanus minor* et *C. latus* ce dernier toujours faiblement représenté. La proximité des passes introduit un certain nombre d'autres espèces. L'ensemble des Copépodes représente une densité variant de 31 à 225/m<sup>3</sup>. Les valeurs plus élevées, par rapport à celles de mars, observées pour ces espèces pourraient provenir en partie d'une technique de récolte différente ; en effet en mars les traits ont été faits obliquement bateau en marche, en septembre ils ont

TABLEAU 6

Espèces les plus fréquemment rencontrées dans le zooplancton

	Extérieur	Lagon	
Chétognathes.....	<i>Pterosagitta draco</i> <i>Sagitta hexaptera</i> <i>Sagitta bipunctata</i> <i>Sagitta pacifica</i> <i>Sagitta inflata</i> <i>Sagitta oceania*</i>	<i>Sagitta inflata</i> <i>Sagitta oceania</i>	
Piéropodes.....	<i>Creseis acicula clava</i> <i>Creseis virgula conica</i> <i>Creseis virgula virgula</i> <i>Diacria quadridentata</i> <i>Diacria trispinosa</i> <i>Eucio pyramidata</i> <i>Allanla peroni</i>	<i>Creseis virgula conica</i>	
Copépodes.....	<i>Scolecithria danae</i> <i>Euchirella curticauda</i> <i>Undeuchaeta plumosa</i> <i>Pleuromamma abdominalis</i> <i>Pleuromamma gracilis</i> <i>Pleuromamma xiphias</i> <i>Candacia elongata</i> <i>Candacia aethiopica</i> <i>Candacia spp.</i> <i>Paracandacia simplex</i> <i>Labidocera acutifrons</i> <i>Labidocera sp.</i> <i>Oithona plumifera</i> <i>Sapphirina sp.</i> <i>Nannocalanus minor</i> <i>Haloptilus longicornis</i> <i>Eucalanus sp.</i>	<i>Coryceus sp.</i> <i>Euchaeta marina</i> <i>Euchaeta sp.</i> <i>Paraeuchaeta sp.</i> <i>Euchirella sp.</i> <i>Chirundina streetsi</i> <i>Copilia mirabilis</i> <i>Oncea spp.</i> <i>Heterorhabdus papiliger</i> <i>Chantocalanus pauper</i> <i>Euaetidus Giesbrechii</i> <i>Eucalanus attenuatus</i> <i>Lucicutia sp.</i> <i>Acartia spp.</i> <i>Oithona spp.</i> <i>Neocalanus robustior</i>	<i>Undinula vulgaris</i> <i>Chantocalanus pauper</i> <i>Calanus minor</i> <i>Coryceus latus</i> <i>Copilia sp.</i>
Euphausiacés.....	<i>Stylocheiron carinalum</i> <i>Stylocheiron suhmii</i> <i>Stylocheiron microphthalma</i> <i>Stylocheiron affine</i> <i>Stylocheiron longicorne</i> <i>Stylocheiron abbreviatum</i>	<i>Euphausia brevis</i> <i>Euphausia tenera</i> <i>Euphausia paragibba</i> <i>Thysanopoda aequalis</i>	absence
Siphonophores.....	Plusieurs espèces	absence	
Tuniciers.....	Plusieurs espèces	<i>Thalia democratica**</i> <i>Oikopleura rufescens</i> <i>Oikopleura longicauda</i>	

\* *Sagitta oceania*: d'après Dallot S. (communication personnelle) les *S. oceania* de Rangiroa diffèrent des *S. neglecta* de Madagascar par certains des caractères mis en évidence par Tokioka, cependant l'individualité de l'espèce *oceania*, dont on conservera le nom dans cette étude, vis-à-vis de *neglecta* pourrait être douteuse.

\*\* *Thalia democratica*: formes solitaires et agrégées avec les palpes latéraux de l'ouverture atriale bifurqués distalement, probablement variété *orientalis* Tokioka.

été réalisés verticalement bateau mouillé et il est possible que ces derniers ramènent comparative-ment plus d'organismes que ceux effectués à plus grande vitesse.

Outre ces espèces, on observe un développement très important de l'Appendiculaire *Oikopleura rufescens*, mélangé à quelques individus d'*Oikopleura longicauda*, surtout en B' où un trait a révélé des densités de l'ordre de 2000/m<sup>3</sup>. Quelques Salpes *Thalia democratica* font leur apparition à des taux de 0 à 12/m<sup>3</sup>. Le Ptéropode *C. virgula conica* est présent en B' à raison de 103/m<sup>3</sup>. Liés aux Appendiculaires il faut signaler la présence dans les récoltes d'amas informes de matière organique. L'examen microscopique a révélé que ces amas étaient constitués par des logettes d'Appendiculaires où se distinguent très nettement deux filtres. Ces logettes rejetées s'accumulent en grand nombre et jouent le rôle de piège pour de nombreux organismes qui présentent des expansions aiguës. On y trouve en particulier de nombreuses cellules de *Chaetoceros cf. peruvianum* de grande taille (environ 100 cellules/m<sup>3</sup>), des Radiolaires, des echinopluteus et ophiopluteus. Le méroplancton présente à ces stations de grandes variations d'abondance avec une nette prédominance des zoés, mégalopes et larves de Crustacés divers. Les œufs de Poissons sont particulièrement abondants et atteignent en B' 172/m<sup>3</sup>.

La station C' plus à l'intérieur a une physionomie différente, elle est dominée par la présence de *T. democratica* à des taux de 340 à 850/m<sup>3</sup> et de *C. virgula conica* à des taux de 600 à 1300/m<sup>3</sup>. Par contre, les Appendiculaires ont disparu et avec eux la matière organique en suspension. *S. inflata* est toujours présente à des densités de 1 à 10/m<sup>3</sup> alors que *S. oecania* a fortement décliné. La densité des Copépodes, dont la quasi-totalité est constituée par l'espèce *U. vulgaris*, est très faible par rapport à celle des stations A' et B' variant de 3 à 22/m<sup>3</sup>. Quant au méroplancton, il marque aussi une pauvreté générale.

Un mois après, début octobre, 4 stations B'' à E'' ont été occupées sur une radiale entre la passe de Tiputa et le Motu Paio. *T. democratica* prédomine toujours, son aire d'extension a progressé jusqu'à l'embouchure de la passe, les concentrations sont élevées atteignant 1300/m<sup>3</sup> en E''. Les Appendiculaires sont présents en B'' avec 70/m<sup>3</sup>, ils diminuent en C'' et sont pratiquement inexistantes en E''. Quant à *C. virgula conica* il ne présente plus que des densités de 37 à 55/m<sup>3</sup> en B'' et C'' et de l'ordre de la dizaine en D'' et E''. Les espèces *S. inflata*, *S. oecania* et les 3 Copépodes sont toujours présents mais à des concentrations faibles, de 1 à 3/m<sup>3</sup> pour les Chétognathes et de 2 à 41/m<sup>3</sup> pour les Copépodes. Le méroplancton est constitué de larves de Décapodes et de divers Crustacés, 0 à 16/m<sup>3</sup>. La station A'', au niveau de la passe, est caractérisée par une abondance particulière en œufs de Poissons pouvant atteindre 163/m<sup>3</sup>; les zoés et mégalopes sont présentes à raison parfois de 46/m<sup>3</sup>. Les Salpes sont beaucoup moins abondantes qu'aux stations précédentes avec des densités de 0 à 33/m<sup>3</sup>. Les Appendiculaires sont faiblement représentés ainsi que *C. virgula conica*, de 0 à 17/m<sup>3</sup>.

Au total, le plancton du lagon de Rangiroa n'a été observé que sur la radiale Tiputa-Motu Paio et dans la zone proche des passes. L'absence de stations situées plus au centre du lagon ne permet pas d'acquiescer une certitude quant à la physionomie exacte du plancton typiquement lagunaire. En effet, les mesures physiques ont montré que l'influence de l'eau océanique tout au moins par l'abaissement de température intéresse en période hivernale pratiquement toute la zone d'investigation et serait donc susceptible de provoquer certaines différences.

### 2.3. —

En résumé, peu d'espèces holoplanctoniques sont présentes dans le lagon en comparaison avec le large mais leur abondance est particulièrement élevée et elles présentent un certain caractère endémique. Les Chétognathes *S. inflata* *S. oecania* associés aux Copépodes *U. vulgaris* et *C. pauper* forment la base du plancton permanent récolté par le filet conique de 1 mètre, maille 2. Les restrictions méthodologiques ne permettent pas d'accorder une valeur significative aux variations observées pour ces espèces mais elles atteignent rarement la densité de 100/m<sup>3</sup>. En plus de ce fond commun, il y a lors de la période hivernale des poussées très importantes d'autres organismes, surtout des filtrants : c'est le cas de *T. democratica* de *C. virgula conica* et d'*O. rufes-*

*cens* qui ont atteint des densités pouvant dépasser 1000/m<sup>3</sup>. A signaler la relation qui semble exister entre l'abondance du macrophytoplancton en mars au moment où les organismes filtrants sont absents et sa pauvreté en septembre-octobre au moment où ils prédominent. Le méroplankton est dominé par la présence des stades zoes et mégalopes de Décapodes brachyours et de larves de Crustacés divers dont la composition varie en relation avec les émissions de larves par les organismes du récif. Le seul fait remarquable est la présence dans les stations avoisinant la passe d'une densité élevée d'œufs de poissons à certaines époques. Cette abondance pourrait indiquer la présence d'une aire privilégiée de ponte, pour certaines espèces, en rapport avec l'action mécanique des courants dans cette zone.

### 3. — Mélange lagon océan.

Au niveau des voies d'échange, on peut s'attendre à trouver en mélange les populations du large et celles du lagon brassées par l'action des courants de marée. Ce mélange se manifeste nettement dans les récoltes des stations avoisinant les passes.

A l'intérieur du lagon, on trouve quelques Siphonophores et quelques Euphausiacés, constituants typiquement océaniques à cette époque. Suivant les sens du courant, les traits effectués en une même station A', B', A'', présentent une récolte proche soit de celles effectuées à l'intérieur du lagon, avec peu d'espèces relativement bien représentées, soit de celles du large avec en particulier un grand nombre d'espèces de Copépodes. Notons que cette action du large vers l'intérieur semble faible, elle n'est visible que pour les stations situées très près des passes et cesse dès que l'on pénètre dans le lagon ; les conditions particulières qui interviennent alors ne convenant pas au développement de la plupart des espèces océaniques.

Par contre, l'influence du lagon sur l'extérieur semble plus importante, d'abord en raison de la prédominance quantitative du plancton intérieur et aussi parce que ces espèces sont tout à fait capables de subsister à l'extérieur du lagon rentrant simplement en compétition avec les autres espèces océaniques.

Une étude plus détaillée de la zone extérieure de la passe de Tiputa (fig. 2) a été faite début septembre. Il s'avère que les traits 23 et 26 présentent des récoltes typiques du plancton océanique, par contre, tous les autres traits prouvent l'influence de la décharge du lagon et présentent en quantité importante des constituants plus typiquement intérieurs tels *S. oecania*, *S. enflata*, *U. vulgaris*, *C. virgula conica*, des Appendiculaires et aussi un grand nombre d'œufs de Poissons. L'influence est encore marquée au trait 22 déjà éloigné de la passe. La décharge du lagon se poursuit le long de la côte nord de l'atoll sous l'influence des vents dominants d'est. Ceci est matérialisé par la station 3 extérieure effectuée au mois de mars qui, bien que située loin de la passe, présentait dans sa récolte un fort pourcentage d'éléments propres au lagon alors que ceux-ci faisaient défaut pour toutes les autres stations extérieures. Il semblerait que les courants tourbillonnaires (fig. 6) de sortie d'eau du lagon soient capables d'isoler certaines lentilles d'eau qui conserveraient assez longtemps une individualité biologique.

### 4. — Comparaison avec le plancton d'autres lagons des Tuamotu.

Qualitativement et quantitativement le zooplancton du lagon et des abords extérieurs de Rangiroa paraît très proche de celui observé à Mururoa (MICHEL 1969). Les mêmes espèces *U. vulgaris*, *C. pauper*, *S. enflata* et *S. oecania* forment dans les deux cas la quasi-totalité de l'holoplancton permanent du lagon. Il apparaît aussi que certains groupes ne sont présents en quantité notable que par intermittence. C'était le cas à Mururoa pour les Cténophores et les Méduses en avril-mai 1967, pour *Linuche unguiculata* (méduse capable de recouvrir entièrement des portions du lagon sur une épaisseur de 20 centimètres) en février 68, et à Rangiroa, en septembre-octobre 1970, pour les Salpes, les Appendiculaires et les Ptéropodes qui, nous l'avons vu, formaient des

concentrations très importantes. Quelques groupes semblent avoir une préférence très nette pour les eaux du large ce sont les Euphausiacés et les Siphonophores.

ROSE (1953) étudie quelques pêches réalisées avec un filet de maille 140-160 $\mu$  dans les lagons voisins de Takapoto, Takarua, Takume et Hikueru. Les Chétognathes *S. enflata* et *S. neglecta* (voir note 1 du tableau 5) sont présents ainsi qu'*U. vulgaris* et *C. latus*. *C. pauper* n'est pas signalé mais par contre trois autres espèces *Paracalanus parvus*, *Oithona nana* et *Calanopia minor* étaient parfois très abondantes. Leur absence dans les récoltes de Mururoa et Rangiroa est probablement due, pour les deux premières, à la maille du filet que nous avons employé : ces deux espèces sont de petite taille et doivent échapper à travers la maille de 333 $\mu$  alors qu'elles sont collectées par celle de 150 $\mu$ . Pour les Copépodes de petite taille on retrouverait aussi dans le lagon seulement 2 à 3 espèces bien représentées. ROSE signale aussi *Labidocera acutifrons* qui a été collecté en très peu d'exemplaires à Mururoa et Rangiroa.

Ces différentes données et d'autres résultats non encore publiés (RENON : communication personnelle) tendent à prouver qu'il existe de grandes variations de population à l'intérieur d'un lagon et que des poussées phyto- ou zooplanctoniques de grande amplitude et de faible durée peuvent se produire. Ceci contraste grandement avec l'équilibre du plancton océanique et il paraît primordial d'essayer de dégager les facteurs responsables de ces phénomènes.

##### 5. — Équilibre de l'écosystème lagunaire.

Au milieu de l'océan, un récif corallien et son lagon forment une entité tout à fait originale qui paraît très riche comparée aux eaux oligotrophes environnantes. En réalité, un atoll, dans son milieu aquatique, met en présence trois écosystèmes : l'écosystème océanique, l'écosystème récifal et l'écosystème lagunaire. Les deux derniers sont étroitement liés au premier et ne peuvent fonctionner en circuit fermé car le renouvellement de leur eau est assuré par l'eau océanique qui sera ensuite plus ou moins modifiée, lors de son passage sur le récif et dans le lagon, avant d'être restituée à l'extérieur par le système des passes. Aussi, il paraît impossible de parler de l'équilibre du plancton lagunaire en le dissociant de celui du plancton océanique et surtout de l'étude de la couronne récifale car de nombreuses relations lient ces trois systèmes.

La biocénose planctonique du large et le complexe biocénotique récifal à l'échelle d'une année se présentent comme des systèmes stables. A ces latitudes, les variations observées pour le plancton océanique sont faibles ; il n'existe pas de poussée saisonnière importante, l'apport des sels nutritifs se produisant par un mélange vertical permanent quasi-stationnaire (VINOGRADOV *et al.* 1970). La couronne récifale paraît immuable d'une saison à l'autre ne faisant que compenser les pertes dues aux assauts des houles du large. Outre les algues calcaires, cette couronne est dominée par l'association des zooxanthelles et des coraux, les premières vivant dans les tissus des seconds. Pendant longtemps les rapports exacts de cette association n'ont pu être précisés. D'après YONGE (1930, 1963) et YONGE et NICHOLLS (1931 a, 1931 b) le zooplancton océanique formerait l'essentiel des ressources alimentaires nécessaires à la croissance des coraux. Cependant ODUM et ODUM (1955), SARGENT et AUSTIN (1949, 1954), KOHN et HELFRICH (1957) pensent que la faible quantité de zooplancton océanique des eaux adjacentes ne saurait être responsable des hautes productivités primaires évaluées par des bilans d'oxygène le long de radiales récifales. Pour ces auteurs ce seraient les zooxanthelles, et éventuellement des Chlorophycées endosquelettiques (ODUM et ODUM, 1955), qui joueraient le rôle principal dans l'association, fournissant aux Madréporaires directement ou indirectement les éléments nutritifs nécessaires.

Les travaux de JOHANNES *et al.* (1970) aux Bermudes concilient les deux théories et montrent que si la quantité de zooplancton recueillie au voisinage des coraux semble de très loin insuffisante pour satisfaire leurs besoins énergétiques, elle reste essentielle par l'apport qu'elle procure en éléments divers dont le plus important serait le phosphore. Ce dernier élément paraît particulièrement bien utilisé dans l'association car les zooxanthelles permettent son recyclage alors qu'en leur absence il serait rapidement excrété et perdu pour le complexe ; ce phénomène explique ainsi

qu'une faible quantité de zooplancton soit suffisante pour satisfaire les besoins des coraux. Cependant COLES (1969) a observé en aquarium que les besoins énergétiques de certains coraux étaient largement compensés par l'ingestion d'*Artemia salina* pendant une période de 10 heures. Il apparaît donc que c'est la quantité de zooplancton *in situ* qui limite l'action prédatrice des coraux et non leurs possibilités intrinsèques.

Autour de l'atoll de Rangiroa, la biomasse planctonique en place, récoltée avec le filet de maille 2, est faible mais il ne faut pas perdre de vue : (1) que la totalité du microzooplancton échappe à travers les mailles du filet utilisé ; (2) que les couches d'eau de surface entraînées par les vents dominants ne stagnent pas contre les bords du récif et que la biomasse en place est donc constamment renouvelée par un flux d'organismes du large, tant et si bien qu'en dépit d'un « standing crop » peu élevé la quantité totale disponible sur 24 heures sera beaucoup plus forte ; (3) que la structure alvéolaire du récif pourra jouer un rôle important en retenant dans ses mailles un plancton particulier qui échappe aux échantillonnages classiques (EMERY, 1968) mais participe aux réseaux trophiques.

Si des travaux ultérieurs semblent nécessaires pour préciser en différents lieux la part d'énergie exacte fournie par chacune des deux sources il apparaît, dès maintenant, qu'elles sont toutes les deux nécessaires. Il en résulte, de toute façon, une couronne de haute productivité primaire située entre le lagon et le large. En effet si les évaluations effectuées jusqu'à présent sur différents atolls montrent des variations importantes, 0,5 g C/m<sup>2</sup>/jour (SARGENT et AUSTIN, 1954), 9 g C/m<sup>2</sup>/jour (ODUM et ODUM, 1955), 7,5 g C/m<sup>2</sup>/jour (KOHN et HELFRICH, 1957), 3,7 g C/m<sup>2</sup>/jour (QASIM, 1970), elles sont toujours très nettement supérieures aux valeurs de productivité primaire obtenues dans les eaux tropicales du large et qui sont de l'ordre de 0,05 à 0,15 g C/m<sup>2</sup>/jour (RYTHER, 1963). Le renouvellement de l'eau du lagon se faisant en majeure partie par passage sur la couronne, l'influence de cette haute productivité risque d'être grande. Ainsi il paraît extrêmement difficile d'établir une frontière nette entre le récif et le lagon d'autant que les fonds proches et les pâtés de coraux disséminés dans le lagon constituent, en quelque sorte, des expansions de l'écosystème récifal à travers l'écosystème lagunaire.

Si les facteurs, proximité des fonds, luminosité, turbidité peuvent être invoqués pour expliquer le caractère particulier à tendance endémique du plancton du lagon et le faible nombre d'espèces qu'on y rencontre, ils sont très constants et ne sauraient être responsables des variations observées sur ces populations. Seul, le facteur entrée d'eau est susceptible, nous l'avons vu, de présenter de grandes fluctuations à court terme sous l'action des houles lointaines ou des conditions météorologiques locales ; l'eau qui pénètre par les passes reste de l'eau océanique et ce n'est que celle qui franchit par déferlement la barrière récifale qui pourra modifier ses caractéristiques biologiques et particulières. C'est donc très probablement dans les variations d'interaction de l'eau océanique et de la couronne récifale qu'il faut rechercher la cause des fluctuations planctoniques dans le lagon.

Ces fluctuations se traduisent par des efflorescences et des poussées d'espèces au sein même des eaux du lagon et ne proviennent pas d'un apport extérieur d'organismes. Ce phénomène a donc obligatoirement pour origine un enrichissement des eaux soit en sels nutritifs soit en agrégats ou particules de matière organique rapidement reminéralisables ou directement assimilables. Or, dans le lagon, les échanges verticaux de grande amplitude ne peuvent exister et les seules sources d'apports en ces éléments sont : (1) l'eau océanique par les sels nutritifs qu'elle contient ; (2) la barrière récifale par les produits d'excrétion résultants des divers processus biologiques des organismes qui y vivent et par son action possible sur la formation d'agrégats à partir de matière organique minérale dissoute ; (3) les sédiments du lagon par la matière organique piégée et les populations de microorganismes qu'ils contiennent.

Dans les couches superficielles, l'eau océanique est autour de l'atoll pauvre en sels nutritifs, quoiqu'elle puisse s'enrichir partiellement sous l'action de remontées locales telle celle observée sur la côte sud de Rangiroa. L'importance de cette action doit donc être mineure pour l'équilibre du plancton lagunaire car, autrement, on observerait des fluctuations analogues sur les populations du pourtour extérieur immédiat.



Par contre, l'action de la couronne récifale semble être primordiale car elle modifie profondément la teneur de l'eau océanique qui la franchit en matière organique particulée. Cette constatation a été faite par MARSHALL (1965, 1968), JOHANNES (1967) et QASIM et SANKARANARAYANAN (1970). Ces particules, visibles à l'œil nu, réduisent considérablement la visibilité dans les lagons ; elles sont constituées de matière organique informe sur laquelle sont agglomérés des microorganismes, bactéries, ciliés, petits flagellés et diatomées (JOHANNES, 1967). Le mécanisme exact de leur formation est encore discuté, QASIM et SANKARANARAYANAN (1970) exposent les différentes théories proposées et il apparaît que les produits d'excrétion des organismes récifaux, déchets organiques, mucus, émission de zooxanthelles ou de substances solubles, pourraient être le facteur prépondérant. Cependant les agrégats que l'on trouve dans les eaux du lagon ne paraissent pas avoir quitté le récif immédiatement après leur formation car ils sont déjà fortement colonisés par les microorganismes (JOHANNES 1967). Il y a donc de grandes chances pour que ces agrégats transitent le temps nécessaire à leur colonisation dans le réseau intracavitaire du récif, dont l'importance a été signalée par PERES et PICARD (1969) pour les édifices récifaux, avant d'être rejetés dans le lagon.

L'action de la troisième source est complémentaire de la seconde car la matière organique piégée dans le sédiment, accompagnée des populations de microorganismes benthiques ou semi-benthiques qui y vivent, peut être remise en suspension sous l'action de fortes turbulences des eaux du lagon. Ce phénomène aboutira aussi à la formation de matière organique particulée susceptible d'être reprise par les organismes planctoniques.

Ces deux dernières sources constituent une sorte de production « paraprimaire » (PERES et PICARD 1969), et représentent très probablement la quasi totalité des apports pour le lagon ; la barrière récifale restitue par ce moyen une partie de l'énergie excédentaire qu'elle a fixée à partir de l'assimilation des zooxanthelles et de l'apport du zooplancton océanique. Les relations possibles entre les trois écosystèmes sont schématisées dans la figure 8.

En régime normal, une certaine quantité de matière minérale dissoute et de matière organique particulée est donc disponible pour l'entretien et l'évolution des populations du lagon et un certain équilibre tend à s'instaurer. Par contre, sous l'action de fortes houles, il pourra se produire une sorte de lessivage des différentes flaques du platier, d'ordinaire semi-closes, mais surtout du réseau interne du récif où peuvent s'accumuler les agrégats organiques. Les courants intracavitaires, créés par le passage de grandes quantités d'eau, provoqueront alors dans le lagon un apport massif de matière organique qui pourra après reminéralisation être mobilisée par le phytoplancton ou être utilisée directement par les organismes planctoniques. En effet, l'examen des contenus stomacaux des Copépodes observés à Eniwetok par JOHANNES (1967) a montré qu'ils étaient formés en majeure partie de bactéries mélangées à un matériel non identifiable et que le phytoplancton reconnaissable n'intervenait que pour moins de 1 %. D'autre part, les organismes filtrants, Appendiculaires et Salpes, semblent particulièrement bien adaptés pour les utiliser. Ce mécanisme provoquerait donc les fortes poussées observées et expliquerait que ce phénomène intéresse exclusivement les populations intérieures au lagon.

En conséquence la productivité du plancton du lagon sera évidemment bien différente suivant que l'on se trouve en période d'équilibre ou en période de fortes poussées. Pour Rangiroa, l'estimation grossière du rapport de la surface de la portion de la couronne récifale par dessus laquelle l'eau pénètre sur la surface du lagon est égale à 1/42. Si l'on admet pour valeur de la productivité primaire de la couronne une valeur moyenne de 4 g C/m<sup>2</sup>/jour, le lagon pour égaler cette productivité n'aurait à fournir que 0,09 g C/m<sup>2</sup>/jour ce qui est l'ordre de grandeur des productivités normales des eaux océaniques de cette région. Il est probable que cette valeur est dépassée et que la productivité primaire globale des eaux du lagon est supérieure à la productivité primaire totale de la couronne récifale.

En conclusion, les apports d'eau extérieure semblent primordiaux pour expliquer la dynamique et les variations des populations phytoplanctoniques et zooplanctoniques d'un lagon, leur limitation conditionne le maintien d'un certain caractère d'endémicité et serait responsable des poussées observées. Les espèces récoltées semblent particulièrement adaptées au milieu lagunaire

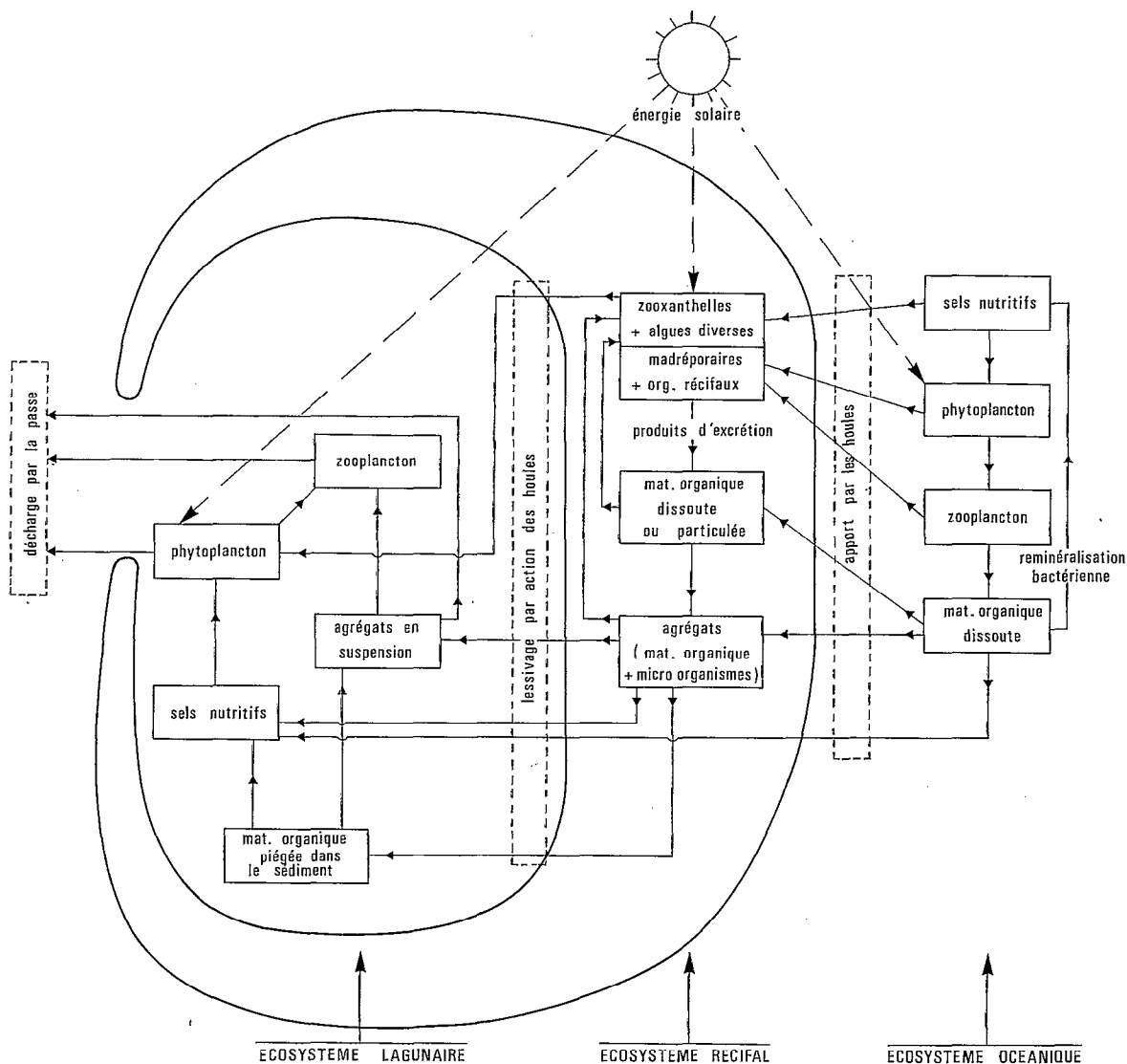


Fig. 8. — Schéma des transferts entre les trois écosystèmes : lagunaire, récifal et océanique.

et l'énergie initiale de l'écosystème du lagon provient, en grande partie, de l'écosystème récifal qui, par l'assimilation des zooxanthelles et l'utilisation d'une partie de l'énergie provenant de l'écosystème océanique, produit beaucoup plus qu'il ne consomme. En définitive, l'ensemble aquatique d'un atoll est constitué de deux écosystèmes en équilibre et d'un écosystème instable dont les variations seraient étroitement liées aux processus de renouvellement de l'eau.

Cette étude ne repose que sur quelques séries de prélèvements ce qui semble bien peu en raison des fluctuations observées. Il faudrait pouvoir connaître la périodicité, la durée et l'évolution exacte de ces phénomènes pour acquérir des certitudes quant à leur origine. Les quelques idées réunies ici demandent à être vérifiées par des mesures appropriées réalisées tout au long d'une année avec des moyens matériels adaptés à ce type particulier d'étude ; elles ne représentent pour l'instant que des hypothèses de travail et ne prétendent qu'à servir de point de départ à l'élaboration de futurs travaux.

Nous tenons à remercier MM. DALLOT S., FENAU R., FRONTIER S., et GUEREDRAT J. A., qui ont bien voulu déterminer pour nous certaines espèces.

*Manuscrit reçu le 25 juin 1971.*

## LITTÉRATURE CITÉE

- CHEVALIER (J. P.), M. DENIZOT (J. L.) MOUGIN (Y.) PLESSIS et (B.) SALVAT, 1969. — Étude géomorphologique et bionomique de l'atoll de Mururoa (Tuamotu). *Cahiers du Pacifique*, 12, 1-144.
- COLES (S. L.), 1969. — Quantitative estimates of feeding and respiration for three scleractinian corals. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 949-953.
- COLIN (C.) (R.) DESROSIÈRES (R.) GRANDPERRIN, (A.) MICHEL, et (C.) OUDOT, 1970. — Rapport de croisière n° 46 Centre O.R.S.T.O.M., de Nouméa.
- DESROSIÈRES (R.), 1971. — Quelques stations de phytoplancton entre les Iles Tuamotu et les Iles Marquises (Océan Pacifique central). *Cah. O.R.S.T.O.M., Océano.*, IX, 2.
- EMERY (A. R.), 1968. — Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 2, 293-303.
- EMERY (K. O.), 1956. — Marine Geology of Johnston Island and its surrounding shallows, Central Pacific Ocean. *Bull. of the Geol. Soc. of Amer.*, 67, 1505-20.
- GILMARTIN (M.), 1958. — Some observations on the lagoon Plankton of Eniwetok Atoll. *Pacific Sci.*, 12, 3, 31
- GRANDPERRIN (R.) et (A.) MICHEL, 1969. — Évaluation des poids humides de micronecton après centrifugation. *Mar. Biol.*, 4, 2, 139-142.
- GUILCHER (A.), (L.) BERTHOIS, (F.) DOUMENGE, (A.) MICHEL, (A.) SAINTREQUIER, et (R.) ARNOLD, 1969. — Les récifs coraliens de Mopelia et de Bora-Bora (Iles de la Société). *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 38.
- HAUTESERRE (A. d'), 1970. — La température de la mer dans les atolls. *Mél. Mar.*, 68, 44-52.
- JOHANNES (R. E.), 1967. — Ecology of organic aggregates in the vicinity of a Coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 189-195.
- JOHANNES (R. E.), (S. L.) COLES, (N. T.) KUENZEL, 1970. — The role of zooplankton in the nutrition of some scleractinian corals. *Limnol. Oceanogr.*, 10, 261-267.
- JOHNSON (W. M.), 1949. — Zooplankton as an index of water exchange between Bikini Lagoon and the open sea. *Trans. of the Amer. Geophys. Union*, 30 (2), 238-44.
- JOHNSON (W. M.), 1954. — Plankton of northern Marshall Islands *US. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 260 F, 310-314.
- KOHN (A. J.) and (P.) HELFRICH, 1957. — Primary organic productivity of a Hawaiian Coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, 2-3, 241-251.
- MARSHALL (H. G.), 1968. — Marine phytoplankton collected at Wake Island. *Hydrobiologia*, 32, 1-2, 145-149.
- MARSHALL (N.), 1965. — Detritus over the reef and its potential contribution to adjacent waters of Eniwetok atoll. *Ecology*, 3, 343-344.
- MARSHALL (N.), 1968. — Observations on organic aggregates in the vicinity of Coral reefs *Mar. Biol.*, 2-1, 50-54.
- MICHEL (A.), 1969. — Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. *Cahiers du Pacifique*, 13, 81-131.
- MOTODA (S.), 1969. — An assessment of Primary productivity of a coral reef lagoon in Palau, Western Caroline Islands, based on the data obtained during 1935-37. *Rec. Oceanogr. works*, 10, 1, 65-75.
- ODUM (H. T.) and (E. P.) ODUM, 1955. — Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll. *Ecol. Monogr.*, 25, 291-320.
- PÈRES (J. M.) et (J.) PICARD, 1969. — Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux. *Mar. Biol.*, 3-3, 227-232.
- QASIM (S. Z.) and (V. N.) SANKARANARAYANAN, 1970. — Production of particulate organic matter by the reef on Kavaratti atoll (Laccadives). *Limnol. Oceanogr.*, 15-4, 574-578.
- QASIM (S. Z.), 1970. — Organic production of some communities on an atoll in the Laccadives. Symposium on Indian Ocean, Abstract n° 310.
- ROSE (M.), 1953. — Quelques renseignements sur le plancton des Tuamotu. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2° Ser., 25, 5, 456-462.
- RYTHER (J. H.), 1963. — Geographic variations in productivity. *In The Sea*. Interscience Publishers New York-London, 2, 347-380.

- SARGENT (M. C.) and (T. S.) AUSTIN, 1949. — Organic productivity of an atoll. *Am. Geophys. Union Trans.*, 30, 245-249.
- SARGENT (M. C.) and (T. S.) AUSTIN, 1954. — Biologic Economy of Coral reefs. *U.S. Geol. Surv., Prof., Pap.*, 260-E.
- VINOGRADOV (M. E.), (I. I.) GITELZON and (Yu. I.) SOROKIN, 1970. — The vertical structure of a pelagic community in the tropical Ocean. *Mar. Biol.*, 6, 187-194.
- VON ARX (W. S.), 1954. — Circulation systems of Bikini and Rongelap lagoons Bikini and nearby atolls, Marshall Islands. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 260 B.
- WELLS (J. W.), 1951. — The coral reefs of Arno Atoll, Marshall Islands. *Atoll Research Bull.*, 9, 15.
- YONGE (C. M.), 1930. — Studies on the physiology of corals: I. feeding mechanisms and food. *Gt. Barrier Reef Exped., 1928-1929 Sci. Rep.*, 1, 14-57.
- YONGE (C. M.), 1963. — Biology of Coral reef. *Advan. Mar. Biol.*, 1, 209-260.
- YONGE (C. M.) and (A. G.) NICHOLLS, 1931 A. — Studies on the physiology of corals IV. The structure, distribution and physiology of zooxanthellae. *Gt. Barrier Reef Exped., 1928-1929 Sci. Rept.*, 1, 135-176.
- YONGE (C. M.) and (A. G.) NICHOLLS, 1931 B. — Studies on the physiology of corals V. The effect of starvation in light and darkness on the relationship between corals and zooxanthellae. *Gt. Barrier Reef Exped., 1928-1929 Sci. Rep.*, 1, 177-211.