

Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française)

Production phytobenthique
Bilans d'O₂
Énergie lumineuse
Atoll
Polynésie
Phytoplankton production
O₂ measurement method
Light energy
Atoll
Polynesia

Claude J. CHARPY-ROUBAUD

Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération,
Centre ORSTOM de Tahiti, B.P. 529, Papeete, Tahiti, Polynésie Française.

Reçu le 5/10/87, révisé le 7/12/87, accepté le 14/12/87.

RÉSUMÉ

La méthode des bilans d'O₂ utilisée permet des estimations fiables et reproductibles de la production primaire des fonds meubles. Les évolutions respectives des productions nettes horaires et de l'énergie lumineuse sont très fortement corrélées et aucune photoinhibition n'est apparue; la production journalière (PJ) peut donc être estimée à partir d'incubations de courte durée et de mesures d'énergie incidente. Une relation PJ-profondeur a pu être établie, qui permet d'estimer les productions phytobenthiques des différentes tranches bathymétriques du lagon. La quasi-totalité des fonds a une productivité >0. La production phytobenthique l'emporte sur la production planctonique jusqu'à la profondeur de 10 m, alors que la production moyenne phytobenthique, égale à 0,25 g C. m⁻². j⁻¹, est 1,8 fois plus faible que la production primaire de la colonne d'eau.

Oceanol. Acta, 1988, **11**, 3, 241-248.

ABSTRACT

Primary production of benthic algae in a Tuamotu atoll lagoon

The O₂ measurement method permitted reliable and reproducible estimations of benthic primary production. Net hourly productions were strongly correlated with light energy and no photoinhibition appeared; daily production (PJ) could be estimated using short-time incubations and incident energy data. Regression line equation PJ versus depth provided a good estimation of lagoon bathymetric edge primary production. Net production estimations of phytoplankton were positive at all depths of the lagoon. Phytoplankton production exceeds phytobenthos at depth >10 m. The mean value of the phytobenthic lagoon production (0.25 g C. m⁻². d⁻¹) is 1.8 times lower than phytoplanktonic production.

Oceanol. Acta, 1988, **11**, 3, 241-248.

INTRODUCTION

L'importance des végétaux benthiques dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers est maintenant reconnue, et les études qui en appréhendent les différents aspects se multiplient. L'énergie lumineuse est le premier facteur qui limite la biomasse végétale (Gruendling, 1971; Cadée, Hegeman, 1974; Davis, McIntire, 1983; Colijn, Jonge, 1984), et donc la production primaire. Son impact est souvent lié à celui de la température, les plus hautes productions s'observant pour des valeurs élevées de ces deux paramètres

(Kanwisher, 1966; Littler *et al.*, 1979; Littler, Arnold, 1980). Les atolls des Tuamotu bénéficient d'un ensoleillement important (Charpy, Lemasson, sous presse) et la température de leurs eaux est chaude et constante, avec une moyenne annuelle de 28°C ± 3 (Charpy, 1985); les végétaux qui se développent dans de tels écosystèmes de cette zone sont donc susceptibles d'être responsables d'une haute production tout au long de l'année.

Cependant, les études faites sur la productivité des fonds de lagons d'atolls de Polynésie sont rares et ponctuelles: Sournia (1976a; 1976b), Sournia *et al.*

(1981) et Charpy-Roubaud (1986a) et, en ce qui concerne la biomasse micro-algale de ces mêmes biotopes: Vaugelas (1980), Charpy-Roubaud (1986b) et Villiers *et al.* (1987).

Mentionnons également que Payri (1987) aborde, dans son essai final de synthèse, l'importance relative qui serait attribuée au compartiment végétal des sables du lagon de Moorea. Il était donc important d'étudier la production phytobenthique du lagon de Tikehau, car c'est un des maillons manquants dans la connaissance de cet écosystème récifal-lagonaire: les études des compartiments phyto- et zooplanctonique et de la matière organique particulière en général y sont suivies depuis 1983 (Charpy, 1985; Leborgne *et al.*, 1986; Charpy *et al.*, 1986; Charpy, Lemasson, sous presse).

La méthode utilisée pour étudier la production benthique de Tikehau est celle des bilans d'O₂ mesurés dans des enceintes closes (Pomeroy, 1959), ainsi que le conseille Sournia (1976a) pour les zones tropicales, pour lesquelles cette méthode est suffisamment sensible. Elle présente de nombreux avantages par rapport à celle du ¹⁴C (Charpy-Roubaud, 1987): simplicité d'utilisation et d'application, perturbation minimale du sédiment, estimation plus exacte de la production, différenciation possible des productions brute et nette. Cependant, certains points de cette méthode n'étant pas standardisés, nous avons effectué une étude de la variabilité et de la représentativité des résultats auxquels elle conduisait (Charpy-Roubaud, 1986a). Ainsi, les évolutions de la production et de la respiration d'O₂ ont été suivies et ont permis de déterminer la durée des incubations et les moments de la journée les plus représentatifs de la production journalière. Nous sommes cependant conscients que nos résultats peuvent

être sous-estimés, notamment ceux concernant la production brute. En effet, Lindeboom *et al.* (1985) ont montré que les mesures de respiration des sédiments à partir des bilans d'O₂ dans les enceintes obscures entraînent une sous-estimation de la production brute d'un facteur 1,2 à 1,3. Nous avons recherché l'existence d'un seuil de photoinhibition sous conditions naturelles.

Par ailleurs, la biomasse microphytobenthique a été étudiée. Les résultats obtenus (Charpy-Roubaud, 1986b) ont été complétés. Cependant, seuls ceux obtenus sur la couche superficielle des sédiments seront utilisés dans ce travail, car leur finalité présente est d'estimer l'efficacité de l'écosystème phytobenthique: la lumière ne pénétrant pas les sédiments de plus de quelques millimètres, seuls les organismes présents dans cette tranche participent à la photosynthèse au moment des mesures.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Lieu de prélèvement, stations

L'atoll de Tikehau se situe au nord-ouest de l'archipel des Tuamotu (Polynésie française) par 15° de latitude sud et 148°10' de longitude ouest (fig. 1). Sa couronne a un périmètre d'environ 75 km et sa largeur varie, suivant les zones, entre 1300 et 350 m; elle est constituée par un ensemble de terres émergées (« motu »), séparées par des chenaux de communication entre le lagon et l'océan (« hoa »). L'un d'eux, situé à l'ouest, est beaucoup plus prononcé, avec une largeur et une profondeur minimales respectivement égales à 200 et 400 m; il représente la « passe » de l'atoll. En règle

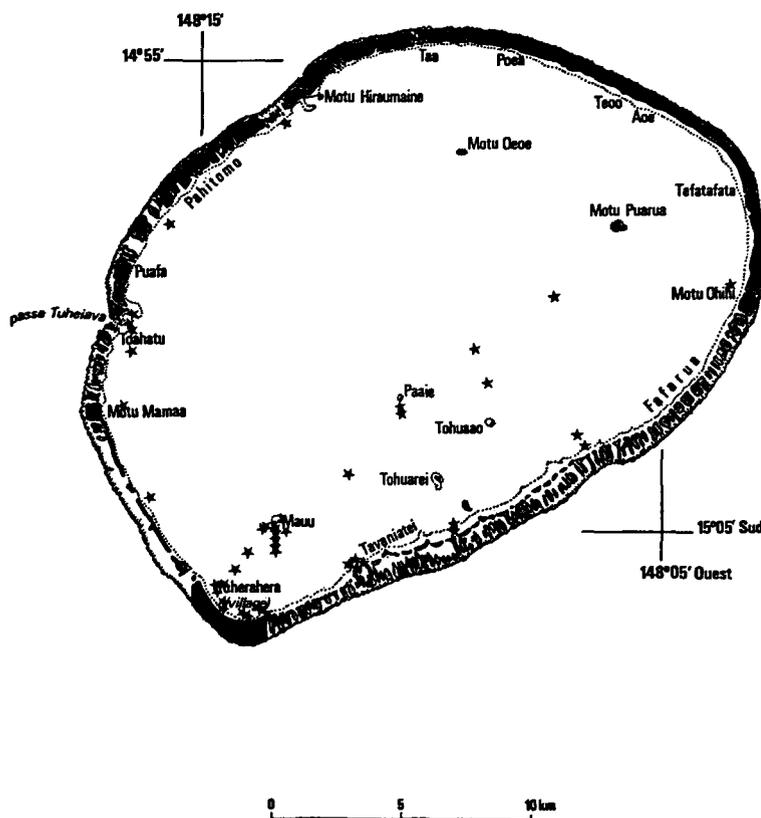


Figure 1
Emplacement des stations prospectées.
Sampling stations.

générale, les eaux océaniques ressortent du lagon par la passe, où les courants peuvent être violents. Le lagon a une superficie de 400 km² et une profondeur moyenne de 25,2 m, la profondeur maximale atteignant 40 m (Lenhardt, 1987). Les fonds meubles de Tikehau sont constitués de sable « fins à très fins » (Intes, Arnaudin, 1987) et présentent des traces de bioturbation importante. Les populations végétales qui s'y développent sont essentiellement constituées de microorganismes, dont des cyanophycées formant des voiles à la surface des sédiments, et de phanérogames du genre *Halophila*, qui peuvent atteindre des densités importantes.

Les stations prospectées (fig. 1) ont été réparties sur la presque totalité du lagon. Elles couvrent les débouchés des « hoas », la passe, la proximité des « motu » et leurs profondeurs varient entre 0,30 et 25 m. Cependant, les expériences en continu ont été réalisées à de faibles profondeurs (0,30 à 2,60 m). L'étude de la biomasse et de la production végétale benthique des fonds meubles du lagon de Tikehau s'est poursuivie de 1985 à 1987, mois de plein hiver exceptés.

Biomasse

Les expériences préliminaires effectuées pour définir les stratégies de prélèvement, de traitement des échantillons et de dosages sont explicitées dans un travail précédent (Charpy-Roubaud, 1986 b). Nous mentionnerons seulement ici que les prélèvements ont été effectués, à pied ou en plongée, à l'aide de carottiers de 2,7 cm de diamètre et que l'échantillonnage a été réalisé en utilisant un anneau gabarit de 0,5 cm de hauteur. Les protocoles utilisés sont ceux décrits par Plante-Cuny (1984); cependant, afin d'éviter les erreurs dues au glissement du sédiment le long des parois du carottier lors de la poussée par le piston, le diamètre des gabarits était de 2,1 cm. Les extractions des pigments photosynthétiques ont été faites sur le sédiment frais et la totalité des échantillons, avec de l'acétone à 90%. Le dosage a été fait par fluorimétrie pour la chlorophylle dite active et par spectrophotométrie pour la chlorophylle dite totale; les formules de calcul employées sont dérivées respectivement de celles de Yentsch et Menzel (1963) et de Parsons *et al.* (1984). Les résultats sont exprimés en mg. m⁻² et pour une hauteur de sédiment de 0,5 cm.

Production primaire

La production primaire a été estimée par les bilans d'O₂ mesurés dans des enceintes. Des expériences préliminaires ont permis de tester la reproductibilité des résultats obtenus: 1) en utilisant des incubateurs de diamètre 20 et 13 cm; 2) en dosant l'oxygène soit avec une sonde YSI soit par la méthode de Winkler appliquée sur 120 ml d'eau prélevée *in situ* dans les incubateurs (tab. 1), méthode utilisée pour les stations dont la profondeur était supérieure à 12 m (et ce en raison de la longueur du câble de la sonde). Les expériences en continu ont été effectuées à des stations de faible profondeur et les incubateurs étaient laissés à poste durant 24, 36 ou 48 h; les mesures d'oxygène ont été réalisées toutes les deux heures en moyenne durant la

Tableau 1

Comparaison entre les valeurs d'O₂ (mg.l⁻¹) mesurées directement à l'aide d'une sonde YSI et par la méthode de Winkler appliquée à un sous-échantillon de 120 ml prélevé à la seringue à l'intérieur de l'incubateur.

Comparison between O₂ (mg.l⁻¹) probe direct measurements and O₂ Winkler analysis of a 120 ml sample of the same jar.

Cloche	O ₂ (mg.l ⁻¹)	
	Winkler	Sonde
Claires	11,51	11,40
	12,20	12,20
	9,94	10,02
	9,86	10,00
	10,99	10,89
	7,11	7,0
	13,12	13,08
	12,30	12,18
Noires	4,85	4,55
	4,78	4,73
	5,10	5,07
	4,70	4,68

période d'éclairement (≈ 6 h 30 à 18 h) et les mesures d'énergie lumineuse ont été faites avec la même fréquence. Pour une des expériences, la sonde et le quantamètre ont été reliés à des enregistreurs.

Énergie lumineuse

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

RÉSULTATS

Pigments chlorophylliens

Les moyennes générales de 185 mesures de pigments photosynthétiques faites sur la couche superficielle (0-0,5 cm) des sédiments, toutes stations et prélèvements confondus, sont de 19,7 ± 1,6 mg. m⁻² pour la chlorophylle-*a* totale et de 9,6 ± 1,4 mg. m⁻² pour la chlorophylle active. Les sédiments superficiels du lagon sont hétérogènes quant à leurs concentrations en ces pigments. Sur 34 observations faites à une même station, à 19 m, on obtient les moyennes suivantes: 17,7 mg. m⁻² pour la chlorophylle-*a* totale et 8,5 mg. m⁻² pour la chlorophylle-*a* active; les coefficients de variation sont respectivement égaux à 41 et 73%. L'hétérogénéité intra station, phénomène de plus ou moins grande ampleur, est toujours observée par les auteurs; elle est due aux microdistributions (Plante-Cuny, 1978) sur lesquelles la bioturbation joue sans doute un rôle important dans les sédiments de Tikehau. La chlorophylle active est présente à des niveaux profonds dans les sédiments, et sa concentration y dépasse parfois celle observée en surface. Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre les pigments, d'une part, et la profondeur de la station ou la granulométrie, d'autre part. Les fonds étudiés, constitués de sable fins à très fins, sont homogènes, ce qui explique que le rôle du facteur granulométrie ne puisse être observé. En

absence de tendance, nous avons choisi comme valeur pour la biomasse la moyenne des observations faites sur l'ensemble des fonds du lagon.

Production primaire

Expériences en continu

Dans toutes les cloches claires, la concentration en O₂ dissous augmente jusqu'à 16 h 30 puis, sans que l'on observe de plateau, diminue: les processus de photosynthèse l'emportent donc sur la respiration. Dans les cloches noires, la concentration diminue de façon pratiquement linéaire: la respiration est à peu près constante.

Les productions nettes horaires sont maximales à midi, d'une façon générale, et peuvent atteindre 252 mg O₂. m⁻². h⁻¹. Ces productions présentent une évolution journalière identique à celle de l'énergie lumineuse (fig. 2). Sur l'ensemble des observations (91), on calcule une corrélation très hautement significative ($r=0,70^{***}$) entre la production nette horaire et l'énergie lumineuse correspondante (fig. 3). Aucune photoin-

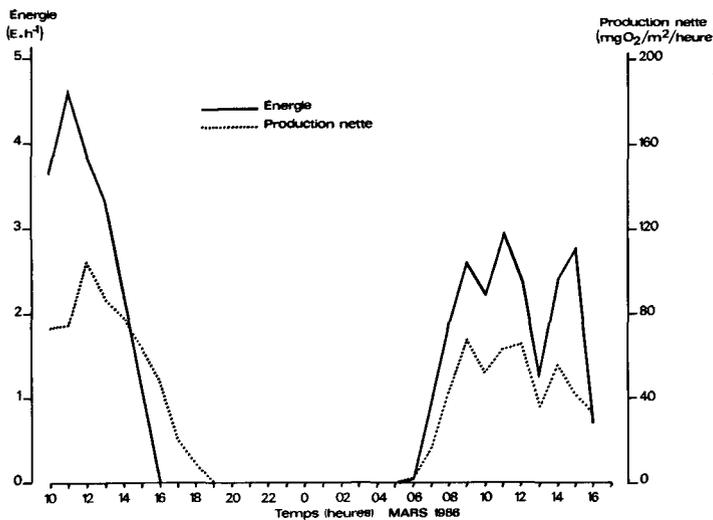


Figure 2
Évolutions journalières de la production nette phytobenthique et de l'énergie lumineuse, mesurées au cours d'une expérience en continu.
Net hourly O₂ production and light energy evolution during a continuous experiment.

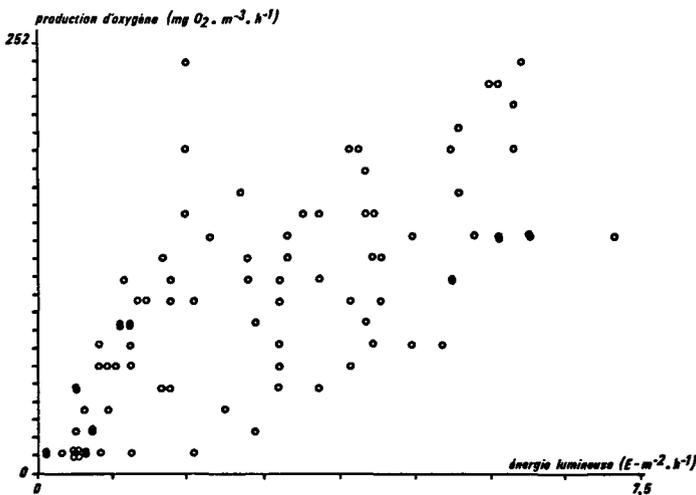


Figure 3
Production d'O₂ en fonction de l'énergie lumineuse (données de base).
O₂ production versus light energy.

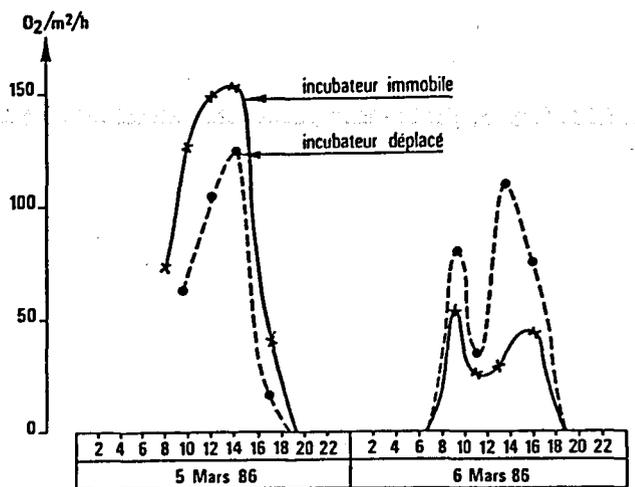


Figure 4
Variations d'O₂ mesurées dans un incubateur immobile et dans un incubateur déplacé.
O₂ variations inside an immobile and a shifted bell jar.

hibition n'a été observée, même aux très faibles profondeurs (0,30 et 0,50 m), et on peut établir la relation suivante:

$$\text{Prod. nette (mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}) = 23 \cdot \text{Énergie (E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}) + 26.$$

La corrélation très élevée entre production nette horaire et énergie lumineuse permet d'estimer la production nette journalière par l'équation (Leach, 1970; Riznyk et al., 1978):

$$P_j (\text{mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}) = P_{(tf - td)} \cdot (E_j / E_{(tf - td)})$$

avec $E (\text{E} \cdot \text{m}^{-2}) = \text{Énergie reçue en surface}$;
 $tf - td = \text{temps d'incubation}$.

Il ressort (tab. 2) que les incubations effectuées en milieu et durant 2 heures donnent la meilleure estimation de la production journalière. Les résultats sont considérés comme fiables car, *a priori*, l'effet de confinement, s'il existe, ne peut être considéré comme important: les variations d'O₂ présentent le même profil dans les incubateurs immobiles et ceux déplacés après chaque mesure d'O₂ (fig. 4).

La moyenne des respirations horaires, pour l'ensemble des expériences en continu, est de $31 \pm 7,3 \text{ mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Productions nettes et brutes journalières: incubations de courte durée

La production nette journalière a été mesurée à partir d'incubations de courte durée réalisées en tenant compte des informations obtenues au cours des expériences en continu. Les 50 estimations réalisées alors varient entre 84 et 1873 mg O₂. m⁻². j⁻¹. Le facteur déterminant des différences observées est, principalement, la profondeur ($n=50, r=0,39^{**}$). Ainsi nous avons pu établir entre la production d'O₂, par m⁻² et par jour, et la profondeur, la relation suivante:

$$PJ(O_2) = -25,5 \cdot \text{Profondeur} + 1005 \quad (1)$$

Tableau 2

Exemples de productions nettes horaires mesurées durant des expériences en continu. Eh=énergie lumineuse reçue au niveau du fond; PN= productions journalières obtenues en sommant les productions nettes observées.

Examples of net hourly production data during continuous experiments. Eh=light energy at the bottom level; PN=sum of observed net productions.

Jour profondeur	Heure demi incubation	Eh (E. m ⁻² . h ⁻¹)	PNh (mg O ₂ . m ⁻² . h ⁻¹)	PNJ	Σ PN
				(mg O ₂ . m ⁻² . j ⁻¹)	
2/03 0,6 m	7 h 10	0,75	63,1	2571	1498
	9 h 10	4,23	173,4	1856	
	11 h 25	6,13	214,0	1583	
	13 h 38	6,31	136,4	1023	
	15 h 25	3,12	105,0	1419	
	17 h 20	0,52	3,4	188	
2/03 0,6 m	7 h 10	0,75	47,3	1928	1324
	9 h 10	4,23	141,3	1510	
	11 h 25	6,13	190,3	1370	
	13 h 40	6,31	127,0	952	
	15 h 25	3,12	91,7	1239	
	17 h 20	0,52	27,9	1549	
4/03 0,5 m	7 h 40	1,16	75,5	2364	1427
	10 h 30	4,01	192,0	1734	
	11 h 40	5,84	225,6	1441	
	13 h 10	5,85	138,0	970	
	15 h 13	3,20	137,3	1512	
	17 h 10	0,5	0	-	
4/03 2 m	7 h 40	0,90	53,2	1428	745
	9 h 50	4,37	90,3	815	
	11 h 26	7,50	132,4	785	
	13 h 10	5,23	64,8	504	
	15 h 10	4,26	71,4	638	
	17 h 10	0,43	7,3	414	
5/03 2 m	8 h 10	1,09	73,9	1231	1108
	10 h 10	4,81	130,6	885	
	12 h 10	3,59	148,7	1380	
	14 h 00	4,25	152,5	1101	
	16 h 20	1,62	37,3	398	
6/03 2 m	8 h 30	1,19	66,1	983	1030
	10 h 30	3,12	69,0	717	
	12 h 50	5,28	179,2	1107	
	15 h 20	2,65	122,2	1442	
	17 h 15	0,5	0	-	
5/03 2 m	8 h 30	1,18	79,9	1188	759
	10 h 30	3,12	34,9	363	
	12 h 50	5,28	109,6	674	
	15 h 20	2,77	78,5	926	
	17 h 40	0,47	41,1	1630	
6/03 2 m	8 h 30	1,18	48,7	724	722
	10 h 30	3,12	52,4	545	
	12 h 50	5,28	106,3	657	
	15 h 20	2,65	101,9	1201	
	17 h 15	0	-	-	
5/03 0,3 m	8 h 30	1,88	252	3575	1580
	10 h 30	4,11	187,1	1930	
	12 h 40	6,24	232,4	1524	
	15 h 10	3,39	150,8	1594	
	17 h 15	0,50	0,8	454	

La profondeur pour laquelle la PJ(O₂) s'annule est de 39 m (1005/25,5): la quasi-totalité des fonds du lagon de Tikehau participent donc à la production primaire. La tranche bathymétrique 20-25 m est celle qui contribue le plus à la production phytobenthique du lagon (tab. 3). On considère que les surfaces lagonaires données par Lenhardt (1987) sont représentatives des surfaces de fond. En utilisant alors ces surfaces et l'équation (1), la production de chaque tranche bathymétrique peut être estimée (tab. 3). La production journalière totale est ainsi estimée à 145 tonnes d'O₂, ce qui donne une PJ moyenne phytobenthique du lagon égale à 363 mg O₂. m⁻². j⁻¹.

Pour pouvoir comparer ces résultats avec ceux de la production phytoplanctonique du même lagon et, par ailleurs, ceux d'autres régions, trouvés dans la littérature, ces productions nettes (PN) d'O₂ doivent être

transformées en production brutes (PB) carbonées. La respiration (R) horaire des organismes des sédiments meubles de Tikehau étant à peu près constante durant les 10 heures d'éclairage, nous retiendrons la valeur 31 ± 7 mg O₂. m⁻². h⁻¹, ce qui donne une respiration journalière de 310 mg O₂. m⁻². j⁻¹.

La PB (=PN+R) carbonée journalière est obtenue par (McCloskey *et al.*, 1978):

$$PB(g C. m^{-2}) = [PN(g O_2. m^{-2}). 0,375. PQ] + [R(g O_2. m^{-2}). 0,375. QR]$$

Les coefficients PQ et QR peuvent varier sensiblement selon les populations considérées, leur métabolisme et certains facteurs du milieu (revue: Charpy-Roubaud, 1987). Faute d'avoir pu les déterminer expérimentalement, nous les prenons chacun égal à 1, comme le

Tableau 3

Productions nettes journalières phytobenthiques des différentes tranches bathymétriques du lagon de Tikehau.

Net daily phytobenthic productions of different bathymetric sections.

(1) m	(2) %	(3) mg O ₂ · m ⁻² · j ⁻¹	(4) km ²	(5) 10 ⁶ g · O ₂ · j ⁻¹	(6) %
0-5	1,04	941	4,2	3,9	2,7
5-10	1,77	814	7,2	5,8	4,0
10-15	5,70	686	22,8	15,6	10,8
15-20	14,66	559	58,6	32,8	22,6
20-25	28,74	431	115,0	49,6	34,2
25-30	19,53	304	78,1	23,7	16,4
30-35	15,68	176	62,7	11,1	7,6
35-40	12,87	49	51,5	2,5	1,7
Total	100		400	145	100

(1) = tranches bathymétriques = bathymetric sections.

(2) = pourcentage de la surface du lagon = percentage of lagoon surface.

(3) = production par m² de tranche = production per m² of the section.

(4) = surface des tranches bathymétriques = surface of the bathymetric sections.

(5) = production journalière des surfaces = daily production of the surfaces.

(6) = contribution de la tranche à la production totale = contribution of the section to the total production.

conseillent Raven (1976) et McCloskey *et al.* (1978) et, ainsi que l'observent Sournia *et al.* (1981), comme le font la majorité des auteurs. Les productions journalières moyennes carbonées, ramenées au mètre carré et calculées pour chaque tranche bathymétrique, apparaissent, ainsi que celles du compartiment phytoplanctonique données par Charpy et Lemasson (sous presse) sur la figure 5. La production phytobenthique l'emporte sur celle du phytoplancton pour les fonds de 0 à 10 m, fait généralement observé (Plante-Cuny, 1984; Sournia, Ricard, 1976). Les deux productions sont équivalentes pour la tranche 10-15 m, profondeur au-delà de laquelle la production phytoplanctonique devient prépondérante. La diminution de la production végétale benthique avec la profondeur est compensée par la production phytoplanctonique, la production totale restant à peu près constante quelle que soit la profondeur considérée. Pour comparer les productions primaires dues respectivement au plancton et au benthos, il apparaît capital de raisonner sur l'ensemble du lagon. Sournia (1976a) observe que les fonds meubles de Takapoto sont cinquante fois plus productifs que la colonne d'eau. Ces observations portent sur les fonds qui n'excèdent pas 1 m de profondeur. A Tikehau, pour cette même

hauteur d'eau, nous calculons un facteur 25 (donc moitié moindre que celui de Sournia pour Takapoto) en faveur du phytobenthos. La PB journalière moyenne phytobenthique de l'ensemble du lagon est de 0,25 g C · m⁻², soit 1,8 fois plus faible que celle due au phytoplancton, donnée égale à 0,44 g C · m⁻² · j⁻¹ par Charpy et Lemasson (sous presse). C'est donc seulement avec une grande prudence que des comparaisons peuvent être établies, car rares sont les travaux qui, dans la littérature, rendent compte d'un écosystème pris dans son ensemble. Ceci a pu être fait pour les fonds meubles de Tikehau, où la profondeur est apparue comme le facteur principal contrôlant la production phytobenthique. Par ailleurs, les différences méthodologiques employées pour mesurer la production primaire se répercutent sur les résultats dans des proportions qui semblent importantes (revue: Charpy-Roubaud, 1987). Toutefois, ces réserves émises et prises en compte quant aux profondeurs des fonds étudiés, quelques comparaisons ont pu être établies entre les productions phytobenthiques de Tikehau et celles d'autres régions tropicales (tab. 4). On peut considérer que la productivité des fonds meubles du lagon de Tikehau est du même ordre de grandeur que celle des autres régions considérées.

CONCLUSION

La très forte corrélation observée à Tikehau entre la production primaire benthique et l'énergie lumineuse permet d'estimer la production d'O₂ journalière des végétaux benthiques à partir du rapport énergie journalière/énergie reçue pendant le temps d'incubation. La mise en évidence d'une relation énergie-profondeur permet d'estimer les productions primaires benthiques des différentes tranches bathymétriques et, par suite, la production phytobenthique totale du lagon. Il apparaît alors que la quasi-totalité des fonds présentent une production nette journalière positive.

La production phytobenthique carbonée l'emporte sur la production phytoplanctonique jusqu'à la profondeur de 10 m. Compte tenu de la profondeur moyenne du lagon, la production journalière moyenne est égale à 0,25 g C · m⁻² · j⁻¹; ainsi, pour l'ensemble de l'écosystème, elle est 1,8 fois plus faible que la production phytoplanctonique. Enfin, la biomasse des microphytes présents dans les premiers millimètres des sédiments est en moyenne égale à 9,6 mg chlorophylle · m⁻².

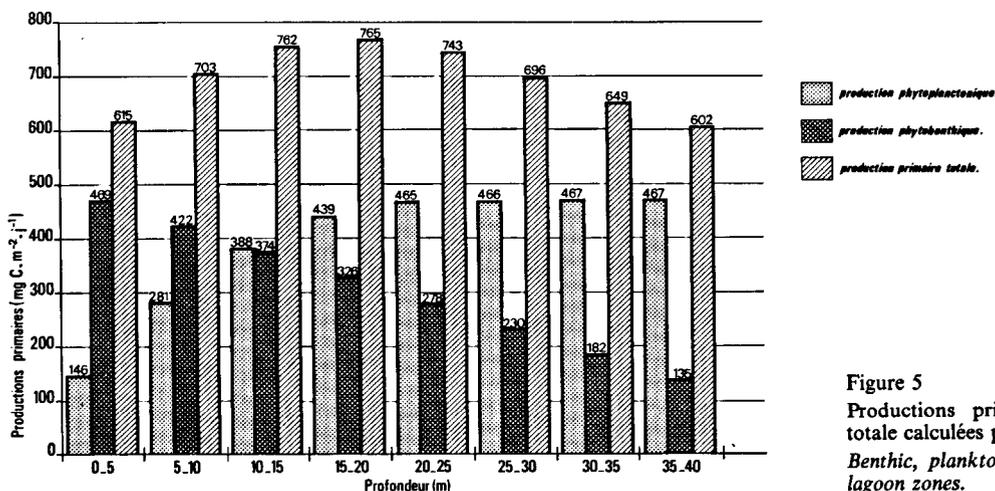


Figure 5

Productions primaires benthique, planctonique et totale calculées pour chaque tranche bathymétrique. Benthic, planktonic and total primary productions of lagoon zones.

Tableau 4

Production primaire de fonds meubles marins en régions tropicales.

Primary production of marine soft bottoms in tropical areas.

Réfion étudiée	Méthode	Profondeur (m)	P.P. (gC.m ⁻² .J ⁻¹)	Auteur
Takapoto (atoll Polynésie)	O ₂	0,5 à 1	0,9	Sournia (1976 a)
Moorea (île haute Polynésie)	O ₂	0,2 à 0,8	1,13	Sournia (1976 b)
Madagascar	¹⁴ C	5	0,35	Plante-Cuny (1973)
Floride	¹⁴ C	15-25	0,23	Bunt et Lee (1972)
Tikehau (atoll Polynésie)	O ₂	0,3 à 1	0,5	Charpy-Roubaud (présente étude)
Tikehau	O ₂	5	0,34	Charpy-Roubaud (présente étude)
Tikehau	O ₂	15-25	0,22	Charpy-Roubaud (présente étude)

Remerciements

Cette étude constitue une partie des recherches développées dans l'opération « Probat » (Production benthique des atolls) du programme « Atoll » du centre ORSTOM de Tahiti. Je remercie tous mes collègues qui, en métro-

pole et outre-mer, m'ont toujours soutenue dans ma volonté de mener à terme cette opération, ainsi que la Direction de l'ORSTOM qui m'en a donné les moyens.

RÉFÉRENCES

- Bunt J. S., Lee C. C., 1972. *An exploratory study of benthic primary production*, Perry Foundation Ed., 7-10.
- Cadee G. C., Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea Res.*, **8**, 260-291.
- Charpy L., 1985. Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia), *Proc. 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, Vol. 3, 353-358.
- Charpy L., Lemasson L., 1987. Phytoplankton size and productivity in a Tuamotu lagoon (French Polynesia), *Coral Reef* (sous presse).
- Charpy L., Bonnet S., Le Borgne R., 1986. Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique, in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau. II: Archipel des Tuamotu, Polynésie Française, ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, **28**, 81-113.
- Charpy-Roubaud C., 1986a. Le microphytobenthos. II: Production primaire (premiers résultats), in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau. II: Archipel des Tuamotu, Polynésie Française, ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, **28**, 51-80.
- Charpy-Roubaud C., 1986b. Le microphytobenthos. I: Biomasse (premiers résultats), in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie Française), ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, **28**, 1-49.
- Charpy-Roubaud C., 1987. Comparaison et représentativité des méthodes d'étude de la production primaire benthique, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti, Sér. Océanogr.*, **35**, 1-52.
- Colijn F., Jonge V. N. de, 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollart estuary, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **14**, 185-196.
- Davis M. W., McIntire C. D., 1983. Effects of physical gradients on the production dynamics of sediments-associated algae, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **13**, 103-114.
- Gruendling G. K., 1971. Ecology of the epipelagic algal communities in Marion lake, British Columbia, *J. Phycol.*, **7**, 239-249.
- Intes A., Arnaudin H., 1987. Esquisse sédimentologique du lagon de Tikehau, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti, Sér. Océanogr.*, **35**, 71-100.
- Kanwisher J. W., 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds, in: *Some contemporary studies in marine science*, edited by H. Barnes, George Allen and Unwin Ltd., London, 407-420.
- Leach J. H., 1970. Epibenthic algal production in an intertidal mudflat, *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 514-521.
- Le Borgne R., Bonnet S., Charpy L., 1986. Le zooplancton. Biomasse, composition élémentaire, respiration, excrétion et production, in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau: II, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti*, **28**, 115-153.
- Lenhardt X., 1987. Étude bathymétrique du lagon de l'atoll de Tikehau, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti, Sér. Océanogr.*, **35**, 53-70.
- Lindeboom H. J., Sandee A. J., De Klerk-v.d. Driessche H. A., 1985. A new bell jar/microelectrode method to measure changing oxygen fluxes in illuminated sediments with a microalgal cover, *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 3, 693-698.
- Little M. M., Arnold K. E., 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems, *Aquat. Bot.*, **8**, 141-156.
- Little M. M., Murray S. N., Arnold K. E., 1979. Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes, *Aquat. Bot.*, **7**, 35-46.
- McCloskey L. R., Wethey D. S., Porter J. W., 1978. Measurement and interpretation of photosynthesis and respiration, in: *Coral reefs: research methods*, edited by D. R. Stoddart and J. E. Johannes, Unesco, 379-396.
- Parsons T. R., Yoshiaki, Lalli C. M., 1984. *A Manual of chemical and biological methods for sea water analysis*, Pergamon Press, 101-111.
- Payri C. E., 1987. Variabilité spatiale et temporelle de la communauté des macrophytes des récifs coralliens de Moorea (Polynésie Française). Contribution des algues au métabolisme du carbone de l'écosystème récifal, *Thèse Doct., Acad. Montpellier*, 334 p.
- Plante-Cuny M.-R., 1973. Recherches sur la production primaire en milieu marin tropical. 1: Variation de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeurs des résultats obtenus par la méthode du ¹⁴C, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, **11**, 3, 317-348.

- Plante-Cuny M.-R.**, 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé-Madagascar), *Trav. Doc. ORSTOM* (Thèse Doct.), 359 p.
- Plante-Cuny M.-R.**, 1984. Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin, *Oceanis*, 10, 4, 417-427.
- Pomeroy L. R.**, 1959. Algal productivity in salt Marshes of Georgia, *Limnol. Oceanogr.*, 4, 4, 386-397.
- Raven J. A.**, 1976. The quantitative role of "dark" respiratory processes in heterotrophic and photolithotropic plant growth, *Ann. Bot.*, 40, 587-602.
- Riznyk R. Z., Edens J. I., Libby R. C.**, 1978. Production of epibenthic diatoms in a southern California impounded estuary, *J. Phycol.*, 14, 3, 273-279.
- Sournia A.**, 1976a. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts, *Mar. Biol.*, 37, 29-32.
- Sournia A.**, 1976b. Écologie et productivité d'une Cyanophycée en milieu corallien: *Oscillatoria limosa* Agardh, *Phycologia*, 15, 3-4, 363-366.
- Sournia A., Ricard M.**, 1976. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu), *Vie Milieu*, 26, 2, 243-279.
- Sournia A., Delesalle B., Ricard M.**, 1981. Premiers bilans de production organique et de calcification d'un récif-barrière de la Polynésie Française, *Oceanol. Acta.*, 4, 4, 423-431.
- Vaugelas (de) J.**, 1980. Étude qualitative et quantitative de la matière organique vivante et détritique de sédiments coralliens dans les îles polynésiennes de Tahiti, Moorea et Takapoto, *Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI*, 103 p.
- Villiers L., Christie D., Severe A.**, 1987. Investigations sur l'écologie des sables lagunaires biogènes de l'atoll de Mururoa (Tuamotu, Polynésie Française), Rapport interne, septembre 87, C.E.P.-SMCB, 97 p.
- Yentsch C. S., Menzel D. W.**, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence, *Deep-Sea Res.*, 10, 3, 221-231.