

# Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis

Atoll  
Nutriants  
Upwelling  
Morphogénèse récifale  
Guyot  
Atoll  
Nutrient  
Upwelling  
Reef-morphogenesis  
Guyot

Francis ROUGERIE, Bruno WAUTHY

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), BP 529, Tahiti, Polynésie Française.

Reçu le 18/6/85, révisé le 25/11/85, accepté le 3/12/85.

## RÉSUMÉ

Dans les parties centrales désertiques de l'océan tropical les atolls sont de véritables oasis.

Le modèle classique de fonctionnement de l'atoll basé sur les seuls échanges horizontaux entre le lagon et l'eau oligotrophe océanique de surface ne permet pas d'équilibrer les bilans nutritifs pour rendre compte de la production organique élevée; une source de nutriments extérieure à l'écosystème est nécessaire, en particulier pour le phosphore et la silice.

Les études françaises entreprises dans les îles Tuamotu depuis 1965 portant sur la production organique, les bilans du sel et des nutriments, la nature de l'édifice calcaire bio-construit, le champ thermique et les caractéristiques de l'eau interstitielle, nous ont permis de mettre en évidence la réalité d'échanges verticaux entre le lagon et l'océan profond à travers le soubassement perméable de l'atoll.

Le concept d'« endo-upwelling géothermique » est exposé; c'est une remontée d'eau océanique profonde à travers la structure interne de l'atoll sous l'action du flux géothermique; riche en nutriments, cette eau alimente la biocénose constructrice de surface.

Le rôle de l'endo-upwelling dans l'évolution des îles volcaniques est discuté (morphogénèse des atolls, problème des « guyots »).

La généralisation de ce concept à d'autres types de construction récifale est envisagée.

*Oceanol. Acta*, 1986, 9, 2, 133-148.

## ABSTRACT

### Atoll-oasis functioning and the "endo-upwelling" concept

In the central desert region of the tropical ocean, atolls constitute veritable oases.

The classical model of atoll functioning, based solely on horizontal exchanges between the lagoon and oligotrophic oceanic surface water, is unable to balance nutrient budgets in a manner that accounts for the high organic production; a source of nutrients external to the ecosystem is needed, particularly for phosphorus and silica.

French studies carried out since 1965 in the Tuamotu archipelago, concerning organic production, salt and nutrient budgets, the nature of the limestone structure built up by symbiotic biocenosis, as well as thermal field and interstitial water characteristics, have made it possible for us to demonstrate the reality of vertical exchanges between lagoon and deep oceanic water through the permeable atoll basement.

The "geothermal endo-upwelling" concept is expounded: it comprises a vertical ascent of deep oceanic water, driven by geothermal heat flow, through the atoll's internal structure; nutrient-rich upwelled water supplies the reef-building biocenosis at the surface.

The role played by endo-upwelling in volcanic island evolution is discussed (atoll morphogenesis, the "guyots" question).

The generalization of this concept to other reef-building formations is considered.

*Oceanol. Acta*, 1986, 9, 2, 133-148.

## LE GRAND DÉSERT OCÉANIQUE DU PACIFIQUE SUD

### La circulation océanique de surface en zone tropicale

La circulation dans les couches superficielles de l'océan est couplée à celle des basses couches de l'atmosphère. Aux cellules anticycloniques des hautes pressions tropicales qui commandent les alizés sur leur façade équatoriale et les vents d'ouest aux latitudes tempérées, correspondent des grands ensembles de circulation : les courants équatoriaux qui coulent vers l'ouest et, s'incurvant vers les tropiques, alimentent en zone tempérée les courants d'ouest, ce qui crée les « gyres subtropicaux ou gyres centraux ».

« Les gyres sont chauds, limpides et convergents » (Blackburn, 1981). Le caractère convergent de la circulation dans la couche de surface d'un gyre anticyclonique explique que les eaux qui y pénètrent à la périphérie soient piégées et dirigées vers son centre où elles s'accumulent; du fait de leur temps de résidence, l'énergie solaire absorbée augmente leur contenu thermique tandis que la production primaire phytoplanctonique tend à épuiser totalement les sels minéraux dissous; en fin de cycle la sédimentation de la matière organique détritique correspond à une exportation de ces sels nutritifs vers les couches profondes : la région centrale du gyre sera donc caractérisée par une couche de mélange épaisse, chaude, très claire, pratiquement dépourvue de sels nutritifs et de matière particulée et isolée des couches intermédiaires froides et riches par une thermocline bien marquée. Au plan du bilan évaporation-précipitation, l'évaporation l'emporte largement sur les rares précipitations du fait de la subsidence de l'air supérieur; la salinité augmente, la densité croît, et l'eau de surface au centre du gyre a tendance à s'enfoncer. Il en résulte qu'aucune remontée d'eau intermédiaire ou profonde n'est dynamiquement possible pour contrer cette subsidence généralisée de la couche de surface; les régions centrales des océans aux latitudes tropicales et subtropicales sont de véritables « déserts océaniques ».

En interaction étroite avec le régime dominant des vents, on trouve un gyre principal dans chaque hémisphère dans les océans Pacifique et Atlantique ainsi que dans l'Océan Indien Sud.

### Le Pacifique central sud : cas extrême d'oligotrophie

La permanence des hautes pressions tropicales centrées sur l'île de Pâques assure à leur limite nord une grande constance à l'alizé d'est, moteur du puissant courant équatorial, tandis qu'à leur limite sud les vents d'ouest entretiennent la grande dérive des eaux de surface vers l'est.

Ainsi s'établit entre la côte américaine et la Polynésie Française une cellule de circulation océanique anticyclonique où les eaux de surface périphériques sont entraînées en un immense gyre qui les piège et les accumule en son centre; c'est là, vers 110-130°W et entre 15 et 20° sud, que se forme en surface l'eau la plus salée du Pacifique, l'eau subtropicale sud, avec des valeurs dépassant 36,5 (Anonyme, 1982). Sur une

épaisseur dépassant 100 m, cette eau chaude ( $T. \geq 25^{\circ}\text{C}$ ) est :

- pratiquement dépourvue de sels nutritifs ( $\text{PO}_4\text{P} \approx 0,25$ ;  $\text{NO}_3\text{N} \approx 0,10$ ;  $\text{SiO}_3 \approx 1$  en  $\text{mmol/m}^3$ );
- très pauvre en matière organique dissoute ( $0,5 \text{ mmol/m}^3$  P.O.D), en pigments ( $0,1 \text{ mg/m}^3$  chl a) et en plancton ( $25 \text{ mm}^3/\text{m}^3$  zooplancton, maille 0,25-0,50 mm);
- peu productive, la production du carbone étant inférieure à  $30 \text{ gC/m}^2/\text{an}$ .

L'ensemble de ces caractéristiques répond bien à la définition de l'oligotrophie, état d'un milieu dans lequel les teneurs des éléments nutritifs sont peu élevées et la production organique faible; personne ne peut douter que cette zone du Pacifique Central sud, à plus de 6 000 km de toute influence continentale, en soit l'exemple le plus achevé. Cette longue traversée du « désert océanique » avait impressionné les navigateurs de la marine à voile qui abordaient aux « îles pélagiennes » en provenance des côtes américaines, comme en témoigne ce commentaire de J.-A. Moerenhout (1837) :

« De tous les voyages maritimes, celui du Chili ou du Pérou à l'île d'O-Taïti est, je crois, le plus monotone. Du beau temps, une belle mer; mais, jusqu'à l'arrivée aux premières îles, vers les 130° de long. occ., si l'on ne passe par l'île de Pâques, on ne voit oiseaux, poissons ni rien!... et du 25° au 12° de latitude, malgré mon assiduité à la pêche, dans trois voyages différents, il ne m'est pas arrivé de prendre le moindre petit poisson. Ce n'est que plus au sud ou plus au nord qu'on trouve des oiseaux, des baleines, des poissons volants, des navires, des êtres quelconques, enfin, doués de vie et de mouvement; tandis que, par les autres latitudes déjà mentionnées, tout est mort et d'une solitude qui, sans le beau temps et l'espoir d'une prompte traversée, deviendrait bientôt insupportable ».

### LES ATOLLS-OASIS

Au milieu de ces mornes étendues bleu outre-mer, les navigateurs, alertés par l'apparition d'oiseaux, découvraient des îles basses disposées en couronne sur lesquelles brisait la houle, enfermant un plan d'eau central calme, le « lagon »; cette formation fut bientôt baptisée « atoll », terme en usage aux îles Maldives : le français Tyrard, qui vécut dans cet archipel de 1601 à 1611, en fit la première description sérieuse et importa le terme d'atoll en Europe.

### Nature de l'écosystème

Très vite les observations des explorateurs et des naturalistes établirent que l'essentiel de la masse de l'île était constitué des débris calcaires plus ou moins remaniés et parfois cimentés d'organismes exactement semblables à ceux qui pouvaient être vus vivants en certains sites exondables comme la partie supérieure de la pente côté océan, ou le bord des îlots ou de la couronne côté lagon. Débris de toutes tailles, du grain de sable aux blocs de plusieurs tonnes rejetés par les tempêtes, débris provenant essentiellement des parties dures de cette

étrange végétation minérale que l'on appelait « coraux ». Il a fallu attendre le 18<sup>e</sup> siècle pour qu'un français, André de Peyssonnel, établit que les coraux étaient en fait des animaux (communication à l'Académie des Sciences en 1727). Ils furent par la suite classés dans les Coelentérés, organismes coloniaux réunissant de nombreux polypes ressemblant à de minuscules anémones capables de sécréter, à partir du calcium présent dans l'eau de mer, des parties dures (squelette) qui leur servent de support et déterminent la morphologie de l'ensemble; l'accumulation de ces squelettes en aragonite (CO<sub>3</sub>Ca) et de leurs débris forme des récifs (coraux « hermatypiques », c'est-à-dire « constructeurs de récifs »); comme tous les coelentérés, les coraux sont carnivores (Yonge, 1960), se nourrissant de microzooplancton que les polypes capturent avec leurs tentacules. Mais à l'intérieur des tissus des polypes qui ne représentent qu'un mince placage sur la masse calcaire du squelette on trouve de minuscules algues, les zooxanthelles, qui donnent aux coraux leur coloration. Ces algues symbiotiques atteignent plusieurs milliers de cellules par mm<sup>3</sup> et représentent 20% du protoplasme, en poids.

Des nombreuses études concernant l'écologie, le comportement, la biochimie et la physiologie, il ressort qu'il s'agit là d'un cas remarquable d'endosymbiose; les zooxanthelles bénéficient des produits du catabolisme des polypes (acide carbonique, nitrates, phosphates) et assurent la fixation du calcium pour la construction des parties dures en même temps qu'elles produisent des substances potentiellement utilisables dans le métabolisme des cellules des polypes, à savoir du glycérol, de l'alanine ou du glucose (Muscatine, 1973).

#### Exubérance de la vie benthique et péri-récifale

Ainsi les coraux hermatypiques sont des organismes capables d'autotrophie et d'hétérotrophie et sont la clef de voûte de la construction et de la maintenance de l'édifice récifal dans son ensemble (Lewis, 1981). Ils sont aidés dans cette tâche par les algues calcaires : les encroûtantes (*Porolithon*, *Lithophyllum*) qui forment la crête algale et protègent la partie haute de la pente externe face à l'assaut de l'océan, et d'autres (*Halimeda*, *Penicillus*) dont les débris colmatent les interstices et consolident l'ensemble; ces constructeurs inlassables luttent ainsi avec succès contre les forces de destruction, biologiques, chimiques ou mécaniques. Dans les interstices, les anfractuosités, les failles de toutes formes et de toutes tailles, prospère une faune variée d'invertébrés (crustacés, oursins, anémones, annélides, mollusques), dont la plupart sont herbivores ou détritivores et quelques-uns (crabes, étoiles de mer, certains gastéropodes) carnivores. Les poissons sont également un maillon important de la communauté récifale; on en trouve à presque tous les étages de la pyramide biocénotique, depuis les herbivores jusqu'aux derniers stades des prédateurs carnivores et leur mobilité est un facteur favorable aux transferts énergétiques entre les niveaux trophiques. L'étude la plus complète de la structure de la communauté récifale et de son fonctionnement a été entreprise sur l'atoll d'Eniwetok dans le cadre des travaux de la station marine établie sur cette île en 1954

par l'Atomic Energy Commission (USA) : les frères Odum (1955) ont montré que la communauté récifale sur cet atoll était essentiellement autotrophe avec pour la pyramide des biomasses, simplifiée à trois étages, des valeurs moyennes qui s'établissent à 703 g de producteurs primaires, 132 g d'herbivores et 11 g de carnivores en poids sec pour un mètre carré de couronne récifale.

Ainsi cette « végétation minérale » est, malgré la nature animale des polypes qui la constituent, un élément fondamental de la production primaire de l'écosystème; elle prospérera partout où les facteurs du milieu seront favorables, l'efficacité de la photosynthèse dépendant au premier rang de l'énergie lumineuse et de la disponibilité en sels nutritifs dissous. Ces mêmes conditions sont indispensables à la prospérité des autres producteurs primaires tels que les algues calcaires, les macrophytes, les algues filamenteuses endolithiques et épilithiques, les diatomées benthiques et le phytoplancton, l'ensemble assurant à travers la complexité du réseau trophique, la productivité de l'écosystème et sa pérennité face aux atteintes des forces destructrices.

#### Production de l'écosystème récifal

Les estimations de production primaire brute dans l'eau au-dessus des récifs coralliens tombent dans la fourchette 1 250-7 300 g de carbone (m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>; Lewis, 1981) : les valeurs les plus fortes sont signalées dans les lagons des îles hautes (Hawaii, Guam) mais des valeurs élevées ont été obtenues dans certaines parties de la couronne récifale des atolls, en particulier à Eniwetok, 4 200 pour Odum et Odum (1955); 5 300 pour Smith (1974). Ces chiffres sont 10 à 100 fois plus élevés que ceux de la production du phytoplancton des eaux océaniques environnantes; ils confirment les conclusions de Sargent and Austin (1954) sur la prédominance de la production benthique et classent les récifs coralliens parmi les écosystèmes marins les plus productifs. De plus, si l'on tient compte de la respiration, la plupart des récifs coralliens ont une production nette positive, c'est-à-dire qu'ils sont capables de croître et d'exporter de la matière organique.

L'étude quantitative de la production primaire vient donc confirmer l'impression de richesse et de vie exhubérante qu'avait dégagée l'observation qualitative de l'écosystème. Mais longtemps, pour des raisons logistiques évidentes, ces efforts d'études se sont portés sur les formations coralliennes proches d'un continent comme la grande Barrière Australienne, ou d'îles hautes comme aux Antilles ou à Hawaii; dans ces sites les apports terrigènes dus à l'érosion et les influences de la masse émergée sur les conditions du milieu océanique alentour sont tels qu'il était très difficile de démêler les facteurs de causalité de cette productivité élevée. A l'opposé un atoll affleurant à la surface au beau milieu d'un océan peut être considéré comme un dispositif expérimental naturel car il est bien délimité dans un milieu à faible variabilité.

Certains de ces atolls particulièrement isolés ont été choisis pour des essais d'engins atomiques à des fins militaires, par les États-Unis dans les années 1950 aux îles Marshall et par la France à partir des années 1960

aux Tuamotu. Ces essais ont permis de mettre en œuvre des moyens logistiques et exploratoires sans commune mesure avec ceux habituellement disponibles pour la recherche civile : parmi les « retombées » de ces opérations on doit noter l'amélioration des connaissances dans différents domaines, en particulier dans celui du maintien de ces « atolls-oasis » dans le désert océanique (oasis : endroit d'une région désertique où se trouve un point d'eau qui permet à la végétation de se développer).

### Aspect paradoxal de la production des atolls

#### *Schéma des échanges d'eau entre l'océan et le lagon*

L'eau océanique de la couche de surface baigne les pentes externes de l'atoll; par le jeu des houles et des vagues elle déferle sur la couronne récifale et pénètre dans le lagon entre les parties émergées (platier soulevé, « motu ») et préférentiellement par des passages peu profonds nommés « hoa »; l'eau océanique peut également pénétrer ou sortir suivant la marée par la ou les passes (quand elles existent) qui sont le plus souvent sous le vent de l'alizé dominant, mais la plupart du temps le flux dans les passes est sortant en surface; le seuil des passes se trouve à une profondeur de quelques mètres à quelques dizaines de mètres, chiffres modestes par rapport à l'épaisseur de la couche de mélange océanique. Ainsi le fonctionnement apparent global de l'écosystème de l'atoll en ce qui concerne les flux d'eau peut se réduire à un modèle simple : de l'eau océanique de surface transite par le lagon, après passage sur des formations récifales algales et coralliennes de la couronne, avant de retourner à l'océan dans le « panache » de la passe (Pichon, 1981).

#### *Les résultats de l'expédition « Symbios » (juin 1971)*

Dans le but d'élucider le paradoxe que constitue la production élevée de la communauté lagono-récifale d'un atoll en milieu océanique oligotrophe la Scripps Institution of Oceanography (S.I.O.) entreprit en juin 1971 l'Expédition « Symbios » sur l'atoll Eniwetok aux îles Marshall; le dispositif permettait de faire séparément le bilan pour les deux communautés, algale et corallienne, qui se succédaient sur le parcours de l'eau issue du déferlement des houles. Les résultats montrèrent que :

— La communauté corallienne était un importateur net de carbone, d'azote et de phosphore organiques dans la catégorie des particules plus grandes que 60  $\mu\text{m}$  : les débris d'algues représentaient 50% de l'ensemble, le reste étant les pelotes fécales, le plancton (surtout microplancton) et les œufs de poissons (Johannes, Gerber, 1974); l'essentiel de ce matériel était produit sur la pente externe et dans la communauté algale puisqu'il ne préexistait pas dans l'eau océanique de référence au large de l'atoll;

— Des agrégats de particules organiques détritiques (marine snow) où le mucus des coraux et les débris d'algues semblaient dominants, et divers organismes planctoniques étaient entraînés dans le lagon au sortir de la communauté de coraux; ce matériel se retrouvait

ensuite dans les contenus stomacaux de copépodes et de poissons du lagon (Johannes, 1967; Gerber, Marshall, 1974).

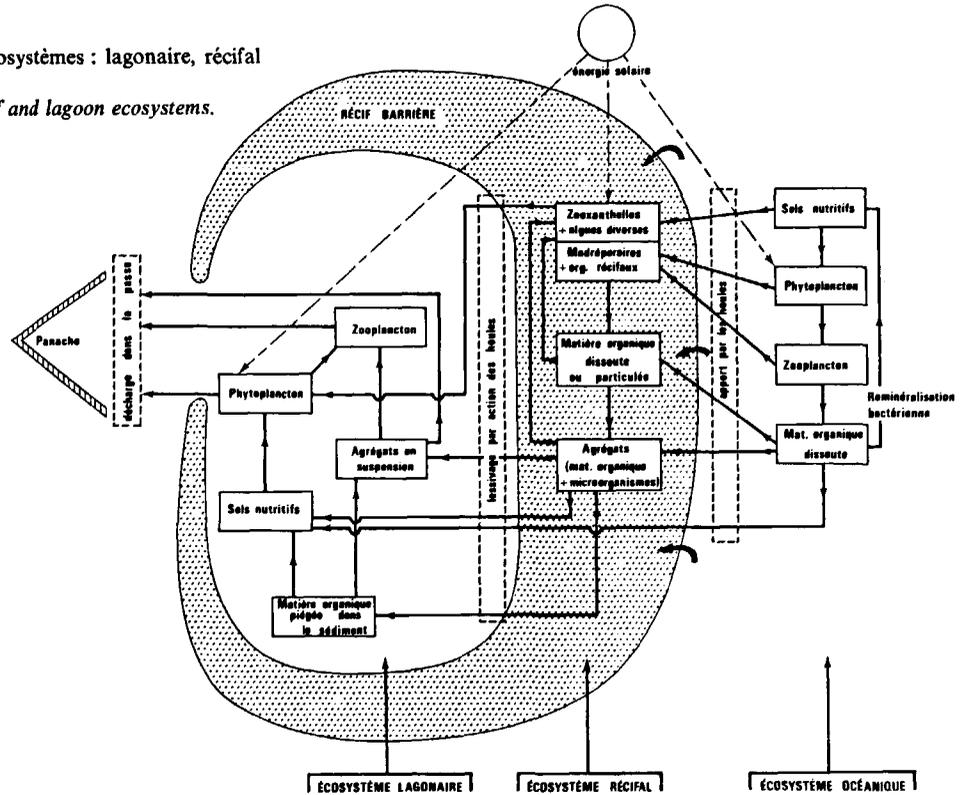
Ces faits cadraient assez bien avec l'idée qu'on se faisait d'un réseau trophique dépendant d'une production primaire benthique, symbiotique ou non, et de consommateurs secondaires par filtration (détritiques et plancton). Mais les bilans des éléments créèrent la surprise : aucune diminution des sels nutritifs dissous dans l'eau en transit sur le récif ne put être mise en évidence pour justifier cette production organique importante; le bilan du phosphore montra qu'aucune diminution significative ne pouvait être mesurée pour les phosphates dissous pendant le transit (Pilson, Betzer, 1973). De plus, le bilan de l'azote considéré dans toutes ses formes (y compris l'azote organique dissous et particulaire) était largement positif : mieux, on devait constater un enrichissement en azote minéral sous la forme nitrate (mais pas nitrite) de l'eau océanique dans son transit entre le large et le lagon (Webb *et al.*, 1975).

Ainsi, non seulement la communauté récifale ne tirait pratiquement rien de l'eau océanique, qui n'avait d'ailleurs que peu à offrir, mais bien au contraire elle l'enrichissait avant qu'elle n'arrive au lagon! La conclusion inévitable était qu'il devait exister une voie d'entrée insoupçonnée d'un flux d'azote d'origine extérieure dans la communauté récifale.

#### *Recherches récentes sur les Tuamotu*

Elles sont liées à l'implantation du Centre d'Expérimentations Nucléaires dans le Pacifique, à partir de 1962. En ce qui concerne les échanges atoll-océan les premières stations effectuées par le N.O. Coriolis de l'ORSTOM en septembre 1965 près de l'atoll de Hao avaient montré que l'eau du lagon présentait des caractéristiques physico-chimiques voisines de celles de l'eau océanique, la seule différence notable se trouvant dans la présence de nitrates à l'intérieur du lagon ( $\text{NO}_3 \approx 1,0 \text{ mmol/m}^3$ ) alors que les eaux océaniques de la couche de surface en étaient dépourvues; on trouvait à peu près 0,20  $\text{mg/m}^3$  de pigments chlorophylliens contre 0,10  $\text{mg/m}^3$  dans l'eau océanique : les observations visuelles montraient que, au contraire des eaux océaniques qui étaient extrêmement claires, l'eau du lagon contenait une grande quantité de matières organiques en suspension (Michel, 1969). L'étude du plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa en 1967 avait confirmé que les eaux du lagon étaient bien plus riches en zooplancton que l'eau océanique extérieure, le rapport entre les biomasses s'établissant à environ 17 (Michel, 1969). A Rangiroa les stations du Coriolis en 1969 avaient de nouveau montré que l'eau du lagon était plus riche en matière organique que les eaux du large (Michel *et al.*, 1971). Ces auteurs proposaient alors un modèle horizontal d'alimentation du lagon par les eaux océaniques et un fonctionnement basé sur l'existence de trois écosystèmes, océanique, récifal, lagonaire, bien différenciés (fig. 1). Plus récemment, en 1980 et en 1981, des missions conjointes SMCB-LESE-ORSTOM-M.N.H.N. ont précisé le régime hydrologique du lagon de Mururoa et son incidence sur les teneurs en sels nutritifs et la distribution

Figure 1  
Schéma des transferts entre les trois écosystèmes : lagonaire, récifal et océanique.  
Diagram of transfers between ocean, reef and lagoon ecosystems.



du phytoplancton (Rougerie *et al.*, 1980). Il était alors établi que :

- Le temps de résidence de l'eau du lagon est au plus de 90 jours pour la partie profonde la plus confinée du lagon.
- Les teneurs en sels nutritifs, phosphates et nitrates, du lagon sont très proches de celles de l'océan mais les valeurs des silicates y sont très supérieures.
- Le phytoplancton du lagon est 3 à 4 fois plus riche (en biomasse) que celui du large et remarquable par l'abondance relative des fixateurs de silice (diatomées et silicoflagellés).
- Un « effet de lagon » est clairement mis en évidence particulièrement en marée descendante; il est dû à la décharge périodique d'eau lagonaire dans l'océan par la passe profonde de 10 mètres.

Cette première approche était poursuivie en 1981 par des prélèvements d'eau dans les puits forés à partir de la couronne de l'atoll entre la surface et 1000 m de profondeur; les caractéristiques physico-chimiques de l'eau interstitielle (température, salinité, sels nutritifs) étaient ainsi mesurées pour la première fois (Rougerie *et al.*, 1984). D'autres données sur l'étude de la production du lagon de Tikehau entreprise par l'ORSTOM depuis 1982 ont montré que l'eau du lagon était plus riche en matière organique particulée et dissoute que l'eau océanique (Charpy, 1984).

En définitive, l'atoll ne tire pratiquement rien de l'eau océanique mais bien au contraire exporte vers l'océan une certaine quantité de matière organique. L'énigme de la source des sels nutritifs nécessaires à la production primaire qui est à la base du fonctionnement de l'écosystème reste entière...

## LES MODÈLES DE FONCTIONNEMENT DE L'ATOLL

### Le modèle de la cuvette étanche

#### Présentation

Ce modèle correspond au concept d'atoll tel qu'il est encore admis, implicitement ou non, par la communauté scientifique. L'atoll se présente comme une cuvette au sommet d'un édifice calcaire massif dont le bord, échancré ou non, affleure à la surface de l'océan. On considère que les seuls échanges entre l'océan et l'intérieur (le lagon) se font par des déplacements d'eau horizontaux par-dessus le bord ou à travers l'échancrure et n'intéressent donc que la couche de mélange océanique superficielle, sur 50 m d'épaisseur au plus.

#### Les sources potentielles de sels nutritifs

Les sels nutritifs nécessaires à la production primaire de l'écosystème ne pouvant être trouvés dans l'eau océanique alentour, force est de se tourner vers d'autres sources potentielles : on en a proposé deux, l'azote atmosphérique et la matière organique dissoute océanique.

#### L'azote atmosphérique

A la suite de l'expédition « Symbios », les biologistes de la S.I.O. se rallièrent à la conclusion que la source d'azote la plus plausible était l'azote atmosphérique fixé par les algues Cyanophycées présentes un peu partout sur le récif : en particulier, *Calothrix crustacea*, abondante sur la crête algale, fut considérée comme l'agent principal de cette fixation; un cycle où interviennent des bactéries conduisait ensuite par oxydations successives à  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NO}_3^-$  (Wiebe *et al.*, 1975).

Ces chercheurs étudièrent le rôle de la lumière, de la température et de la salinité sur le contrôle de l'activité de fixation de l'azote de *Calothrix*, avec les résultats suivants : la fixation était plus forte à la lumière qu'à l'obscurité; la fixation ne dépendait pas de la salinité (2-45); la fixation ne se faisait pas à moins de 24°C; elle croissait ensuite pour cesser à 39°C; ces auteurs conclurent que *Calothrix* était particulièrement adaptée aux conditions de la crête algale d'Eniwetok.

Nous attirons cependant l'attention sur le fait que « la fixation d'azote et sa contribution au métabolisme d'une communauté récifale n'ont pas encore été mises en évidence par des méthodes directes » (Muscatine, 1973) et que l'exigence d'une température supérieure à 24°C interdit de généraliser le principe de cette source d'azote pour des atolls situés dans des eaux dont la température peut être occasionnellement ou en permanence inférieure à cette valeur; de plus, la source atmosphérique ne fournit bien sûr pas le phosphore nécessaire à la production primaire de la communauté récifale.

La matière organique dissoute océanique

Les bactéries jouent un rôle majeur dans le fonctionnement interne de l'écosystème (Sorokin, 1973); elles recyclent par minéralisation les débris organiques tandis que leur propre biomasse (bactérioplancton) peut servir de nourriture aux organismes filtreurs : cet aspect de leur activité est reconnu unanimement comme très important. En milieu océanique oligotrophe, leur intervention comme pourvoyeurs de sels nutritifs à partir de la matière organique dissoute nous semble par contre beaucoup plus discutable :

- d'une part cette matière organique dissoute « résiduelle » dans les eaux oligotrophes est en quantité trop faible pour fournir l'ensemble des nutriments nécessaires à une production élevée;
- d'autre part si cette matière organique subsiste dans ces eaux pauvres c'est qu'elle est « réfractaire », c'est-à-dire qu'il ne s'est pas trouvé d'organismes pour l'assimiler : si des « micro-organismes » spéciaux capables de l'exploiter existent dans les atolls, l'océan devrait en être inoculé très régulièrement à partir des particules détritiques et être depuis longtemps débarrassé de ces molécules résistantes.

Inadéquation du modèle

Ainsi les échanges entre l'atoll et la seule couche océanique de surface ne permettent pas d'équilibrer les bilans des éléments N et P nécessaires à la synthèse organique : « la machine récifo-lagonaire accomplirait donc le prodige d'être traversée par une eau claire, pauvre en sels nutritifs, en phytoplancton et en zooplancton, tout en restituant le même volume d'eau considérablement plus riche en espèces planctoniques (Rougerie, 1980) ».

Le modèle de la cuvette étanche ne convient pas : deux faits déterminants pour sa mise en cause ont été mis en lumière par les travaux récents des équipes françaises dans les Tuamotu : l'un concerne le sel, l'autre la silice.

Bilan du sel

Dans le cadre du programme M.A.B., l'ORSTOM a entrepris entre 1974 et 1978 l'étude du régime hydrologi-

que du lagon de Takapoto (15° Sud, 145° W); les résultats montrèrent que :

- le lagon est bien « fermé » : de l'eau océanique à 36 de salinité en moyenne pénètre assez régulièrement dans le lagon par des « hoa » et n'en ressort par cette voie qu'exceptionnellement;
- bien que l'évaporation (E) l'emporte sur les précipitations (P) sur une base annuelle, la salinité de l'eau du lagon n'a pas dépassé 42,8 pendant la période d'étude (Rougerie, 1979).

La même observation vaut pour d'autres atolls fermés de cette zone climatique en particulier pour celui de Taiaro où une salinité maximale de seulement 43 a été mesurée.

La conclusion de Rougerie (1983) est que l'absence de sursalure très élevée dans les lagons fermés des Tuamotu où le bilan E-P est pourtant largement positif implique qu'une régulation s'effectue par évacuation du sel excédentaire, ce qui suppose des échanges « à travers le socle de l'atoll » (fig. 2).

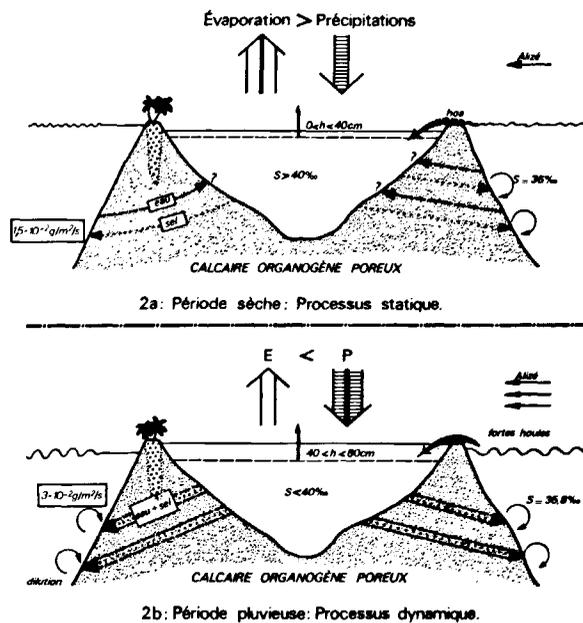


Figure 2  
Schéma de fonctionnement de l'atoll fermé de Takapoto.  
Takapoto closed atoll functioning diagram.

Bilan de la silice

Bien que le silicium soit un élément très peu abondant (1 mmol/m<sup>3</sup> de Si-SiO<sub>4</sub>) dans l'eau de surface océanique, des quantités importantes en ont été mesurées dans les lagons d'atoll; à Mururoa (22° Sud, 139° W) les teneurs peuvent épisodiquement dépasser 15 mmol/m<sup>3</sup> à toutes profondeurs et vont de pair avec une distribution erratique, ce qui pourrait provenir des décharges dans le lagon de l'eau de la nappe phréatique située sous la couronne émergée de l'atoll (Rougerie et al., 1980). De fortes concentrations de silice ont effectivement été signalées par Tercinier (1969) dans la nappe phréatique de Mururoa, contrastant avec la pauvreté en cet élément des constituants des sols des « motu » : moins de 0,005% de SiO<sub>2</sub> dans le corail madréporaire branchu ou pierreux et dans le sable du

lagon avec des valeurs un peu plus élevées (0,016%) dans le sable à foraminifères de la plage vive côté lagon. Il en est de même dans le lagon de Rangiroa (Gros *et al.*, 1980) où des valeurs remarquables sont mesurées dans les lagunes et les bassins d'élevage en eau saumâtre; des exportations de silice vers l'océan à travers la passe d'Avatoru y ont été mises en évidence, en liaison avec l'alternance de la circulation commandée par la marée (Fraizier, Siu, 1980). L'importance du silicium tient au fait que cet élément permet la présence dans ces lagons de nombreuses diatomées, aussi bien planctoniques que benthiques, contrastant avec leur rareté dans le plancton océanique du large. Cette abondance relative de silice dans l'écosystème et dans la nappe phréatique est inexplicable par le modèle horizontal traditionnel; comme l'eau de pluie ne contient que des valeurs minimales de Si (0,05 p.p.m.) d'après les mesures effectuées à Hawaii (Fox *et al.*, 1967), la conclusion est que cet élément ne peut venir que de la partie profonde volcanique du socle de l'atoll.

Ces bilans d'un élément conservatif, le sel, et d'un élément aux concentrations inattendues, le silicium, ont été déterminants dans le rejet du modèle de la cuvette étanche en montrant qu'il devait y avoir des échanges à travers la structure calcaire de l'atoll. Les forages des puits profonds effectués dès 1964 à Mururoa ont permis de confirmer et de préciser ce que l'on savait déjà depuis les forages dans les îles Marshall : cette structure est essentiellement poreuse et perméable et totalement imprégnée d'eau océanique.

#### *Le modèle de la cuvette poreuse*

#### Nature du socle — Porosité. Perméabilité

La structure des atolls a été précisée grâce aux moyens importants mis en œuvre à Eniwetok et à Mururoa, parmi lesquels on peut citer la magnétométrie aérienne, la réflexion et la réfraction sismiques, des prélèvements *in situ* par des forages profonds et une bathymétrie fine et précise des flancs. Un siècle plus tard, les résultats de ces études ont permis de confirmer définitivement la théorie de Darwin sur la formation d'un atoll : c'est une structure calcaire résultant de l'accumulation des squelettes de divers organismes constructeurs, essentiellement des coraux et des algues, reposant sur le socle volcanique de l'ancien volcan aérien progressivement submergé par suite de la subsidence de la plaque océanique; à la périphérie du volcan la biocénose constructrice corallienne initialement fixée a continué à se développer et à croître pour rester près de la surface, formant de nos jours le récif barrière qui enserrme le lagon.

#### Structure et géologie : Deneufbourg (1969)

A Mururoa, par exemple, on trouve à partir de 400 m de profondeur un soubassement volcanique correspondant à des laves basaltiques en coulées successives empilées suivant le mode hawaïen et formant un cône très aplati à pente faible de 10 à 15°. On distingue deux séquences de volcanisme: un volcanisme sous-marin qui a donné des coulées de laves autoclastites et hyaloclastites fissurées et brisées par refroidissement rapide dans l'eau de mer fournissant une roche assez homogène,

compacte, que l'on trouve au moins jusqu'à 1 600 m; un volcanisme subaérien donnant des laves, des lapilli, des brèches scoriacées qui occupent la partie supérieure du socle sur 100 à 200 m d'épaisseur. A l'interface entre les formations volcaniques et les formations calcaires se trouve une couche de transition, d'argiles, de latérite rouge, de conglomérat de galets de lave dans un ciment corallien, de sables et de graviers coralliens, l'ensemble pouvant atteindre 50 m d'épaisseur.

La cohésion des matériaux calcaires est variable et a permis de distinguer deux niveaux principaux :

- au sommet un niveau conglomératique peu cohérent, d'une centaine de mètres d'épaisseur, comportant cependant quelques dalles horizontales plus ou moins continues (couches indurées liées aux variations eustatiques du niveau marin);

- un niveau inférieur de calcaire dolomitisé conglomératique à organismes, finement cristallisé, généralement massif et cohérent, de 250 à 300 m de puissance et reposant sur la couche de transition.

En surface on trouve la plate-forme récifale telle que nous l'avons décrite précédemment : avec — la biocénose en place responsable de la construction récifale de la couronne et de la partie supérieure de la pente externe; — les accumulations de débris calcaires formant les motu; — le tout enfermant le lagon où sédimentent les éléments les plus fins.

#### Composition chimique (exemple de Mururoa)

- Le matériau volcanique andésitique est basique, sodique, peu potassique mais très calcique, très faiblement magnésien, titanifère et légèrement phosphoreux (sa composition moyenne en poids et en % est :  $\text{SiO}_2 = 45,0$ ;  $\text{Al}_2\text{O}_3 = 14,7$ ;  $\text{Fe}_2\text{O}_3 = 5,2$ ;  $\text{Feo} = 4,9$ ;  $\text{CaO} = 17,2$ ;  $\text{Na}_2\text{O} = 8,0$ ;  $\text{MgO} = 0,04$ ;  $\text{K}_2\text{O} = 2,0$ ;  $\text{TiO}_2 = 2,46$ ;  $\text{P}_2\text{O}_5 = 0,8$ ).

- Le matériau calcaire présente les caractéristiques suivantes :

- silice et alumine absentes des niveaux supérieurs apparaissant en traces en dessous de 360 m puis à 1% dans la zone proche de la transition;

- de même très peu de fer (0,2 à 0,3%) jusqu'à 300 m, 1% et plus vers 360 m : les teneurs en  $\text{TiO}_2$  et MnO restent nulles dans les niveaux supérieurs mais apparaissent en traces en dessous de 360 m;

- la teneur en chaux CaO, élevée, diminue un peu en profondeur, passant de 55% entre 0 et 100 m à 45-50% dans les niveaux inférieurs, alors qu'à l'inverse les teneurs en MgO qui sont à l'état de traces de 0 à 100 m augment au-delà pour atteindre de 1 à 7% (maximum enregistré vers 200 m).

Le calcaire est donc généralement magnésien (dolomite) dans le niveau inférieur de la couverture carbonatée.

#### Propriétés physiques (exemple de Mururoa)

Tous les matériaux constitutifs du socle de l'atoll sont poreux. La porosité est le rapport du volume des « vides » au volume total. La porosité mesurée en laboratoire sur des carottes va de 1-10% pour le matériel volcanique (moyenne : 5%) à 20-40% pour le matériel calcaire (moyenne : 30%). Mais ce qui importe réelle-

ment pour la circulation interstitielle est la « mégaporosité » (« vides » de 4 mm de diamètre et plus) *in situ*; elle comprend les fissures, les alvéoles de dissolution, les cavités plus ou moins remplies de sable, les cavernes, reliées entre elles par un réseau interconnecté; elle est particulièrement importante à certains niveaux qui correspondent à d'anciens calcaires soulevés, exposés temporairement à une dissolution par l'eau de pluie chargée de gaz carbonique (faciès karstique météorique).

A l'intérieur de la partie immergée tous ces « vides » sont occupés par de l'eau « interstitielle » : — eau douce d'origine météorique en dessous des motu sous forme de nappe phréatique (lentille de Ghyben-Herzberg); — eau de mer partout ailleurs.

Il y a donc une continuité hydraulique entre le lagon et l'océan à travers la masse du socle de l'atoll; si un champ de pression s'y établit, l'eau interstitielle peut être amenée à se déplacer plus ou moins facilement à travers les matériaux constitutifs suivant leur plus ou moins grande « perméabilité hydraulique »; cette dernière propriété est souvent exprimée en Darcy (c'est une unité standard de perméabilité correspondant au déplacement d'un fluide de viscosité égale à une centipoise à 1 cm/s sous un différentiel de pression d'une atmosphère à travers le milieu poreux).

Les perméabilités mesurées sur les carottes sont faibles, de 1 à 2 mDarcy pour le matériel volcanique (Report of New-Zealand Australia and Papua New Guinea Scientific Mission to Mururoa Atoll October-November 1983, Ministry of Foreign Affairs-Wellington). Pour le matériel calcaire elles avoisinent quelques mDarcy pour la matrice. Seules les mesures inverses température-perméabilité ont une valeur régionale (effet d'échelle) atteignant 1 à 10 Darcy car la perméabilité des formations calcaires provient essentiellement des fissures et des karsts (Eniwetok-Samaden *et al.*, 1985).

#### *Nature des bords et du fond de la cuvette*

L'édifice calcaire organique et détritique est coiffé par des formations particulières peu profondes affleurantes ou émergées qui lui confèrent la morphologie et la physionomie propres à « l'atoll » que les géographes définissent comme un récif corallien annulaire (couronne récifale) portant généralement une ou plusieurs îles basses (motu), encerclant un lagon central qui communique ou non avec l'océan par une ou plusieurs passes.

La couronne récifale est constituée du côté océan par la biocénose de coraux et d'algues constructeurs; la crête algale, battue par la houle est relativement plate et recouverte d'algues encroûtantes souvent roses; puis par un système de sillons et d'éperons résultant d'un équilibre entre l'érosion et la construction, on accède à la pente occupée par des organismes vivants constructeurs dont l'importance et l'activité vont en décroissant avec la profondeur; plus bas, à partir de 80-100 m la pente est détritique et sédimentaire.

La destruction mécanique due au pilonnage des houles accumule blocs, galets et sables à la base des éperons; ils peuvent être repris lors des tempêtes ou des cyclones et transportés par dessus le platier récifal vers l'intérieur

de l'atoll; il y a ainsi une migration progressive des matériaux bioclastiques depuis le bord extérieur jusqu'au lagon où s'opère une sédimentation qui trie les éléments, les plus fins étant trouvés au centre (Chevalier *et al.*, 1969).

Les îles ou « motu »; l'accumulation de matériel détritique en certains endroits du platier récifal peut être importante et durer assez longtemps pour que la végétation terrestre s'y installe peu à peu en liaison avec la formation progressive de sols et la possibilité de retenir les eaux de pluie; après percolation à travers les parties hautes du « motu », les eaux s'accumulent dans le sous-sol en une nappe phréatique qui flotte en équilibre isostatique sur l'eau de mer interstitielle du socle (lentille de Ghyben-Herzberg); la forme de lentille de la réserve d'eau douce résulte de sa circulation à travers l'aquifère poreux en direction de l'océan et du lagon sous l'action du gradient hydraulique; la sortie d'eau saumâtre semble se faire plus facilement du côté de l'océan où les sédiments sont plus perméables (Hunt et Peterson, 1980).

La sédimentation commande en effet la perméabilité hydraulique : plus les éléments sont fins, plus ils colmatent les pores et moins le substrat est perméable; on peut donc s'attendre à ce que le fond de la cuvette (le lagon) soit relativement peu perméable, sauf à sa périphérie (sédiments grossiers), au niveau des passes (absence de sédiments) et en quelques sites ponctuels où fissures et cavités peuvent augmenter fortement la porosité.

En ce qui concerne les bords externes de la cuvette, l'agitation et la circulation de l'eau océanique empêchent toute sédimentation importante sur le platier récifal qui peut donc garder une bonne perméabilité d'ensemble; la partie haute de la pente externe et de la crête algale reste exempte de colmatage et possède une mégaporosité maximale.

#### *Nature de l'eau interstitielle*

Grâce aux forages et aux puits profonds effectués dans les Marshall et surtout aux Tuamotu on a pu établir deux faits remarquables, l'un concernant la température et l'autre la richesse en sels nutritifs de l'eau interstitielle.

#### Le champ thermique

Les diagraphies thermiques des forages ont attiré l'attention des géologues : habitués à trouver une augmentation de la température avec la profondeur (gradient positif) dans les forages à terre, ils ont constaté dans les forages faits à la verticale des « motu » un gradient négatif dans l'eau d'imprégnation de la masse calcaire, gradient assez semblable à celui mesuré dans l'océan voisin; la température diminuait jusqu'à l'approche du socle basaltique au sein duquel un gradient positif était alors observé. En revanche, dans les forages effectués au centre du lagon la décroissance thermique est soit faible soit nulle et le gradient reste pratiquement positif du fond du lagon jusqu'au basalte; la pénétration de l'eau océanique dans la structure calcaire est donc manifeste, tandis que son contenu thermique a tendance à augmenter vers le cœur de l'atoll (Samaden *et al.*, 1983).

Les sels nutritifs

A Mururoa des prélèvements d'eau ont été faits en 1981 avec des bouteilles le long d'un câble suivant la technique classique des stations océanographiques; la température, la salinité, les teneurs en nitrates et en silicates de l'eau des puits, supposée être bien représentative de l'eau interstitielle, ont pu ainsi être déterminés à différentes profondeurs. Ces prélèvements ont confirmé les profils thermiques déjà décrits et ont montré que l'eau interstitielle de l'édifice calcaire était, à profondeur égale, moins salée et plus riche en sels nutritifs que l'eau océanique libre; vers 450 m, à l'approche du socle basaltique, les différences entre l'eau interstitielle et l'eau océanique s'estompaient, sauf pour les silicates dont les teneurs restaient nettement plus élevées (Rougerie *et al.*, 1984). Ainsi était mise en évidence la pénétration à la base de l'édifice calcaire d'une eau océanique profonde, constituée essentiellement d'eau antarctique intermédiaire. Une fois piégée au cœur de l'atoll, cette eau a tendance à s'enrichir en silicates et en calories fournis par le socle basaltique.

La cuvette poreuse

En tenant compte de l'ensemble de ces données, l'atoll se présente schématiquement comme un édifice poreux imbibé d'eau océanique profonde et abritant dans sa partie supérieure une nappe d'eau libre en liaison hydraulique avec l'eau interstitielle sous jacente; nous avons des preuves indirectes de la réalité des échanges

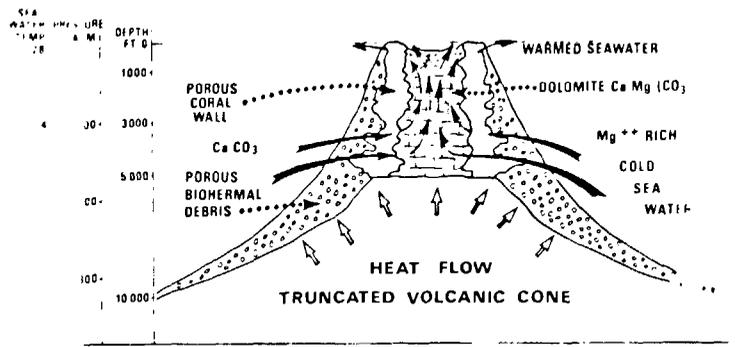


Figure 3  
Schéma d'un atoll corallien (modifié de Fairbridge, 1957, fig. 8).  
Diagram of a coral atoll (modified from Fairbridge, 1959, Fig. 8).

entre l'océan profond et l'eau du lagon; comment s'établissent ces échanges? Quelques auteurs ont tenté de répondre à cette question.

Hypothèses de Fairbridge (1957)

Pour expliquer le changement intervenu *in situ* au cœur de l'atoll de Funafuti (Tuvalu) qui, de calcaire à base d'aragonite et de calcite ( $CaCO_3$ ) a été transformé en dolomite ( $CaMg(CO_3)_2$ ), Fairbridge *et al.* ont proposé le schéma de la figure 3; de l'eau profonde, froide, riche en  $Mg^{++}$  pénétrerait dans la structure calcaire détritique de l'atoll, et, après s'être réchauffée au contact du socle volcanique, s'élèverait dans l'axe de l'atoll pour sortir en « sources sous-marines » ou en

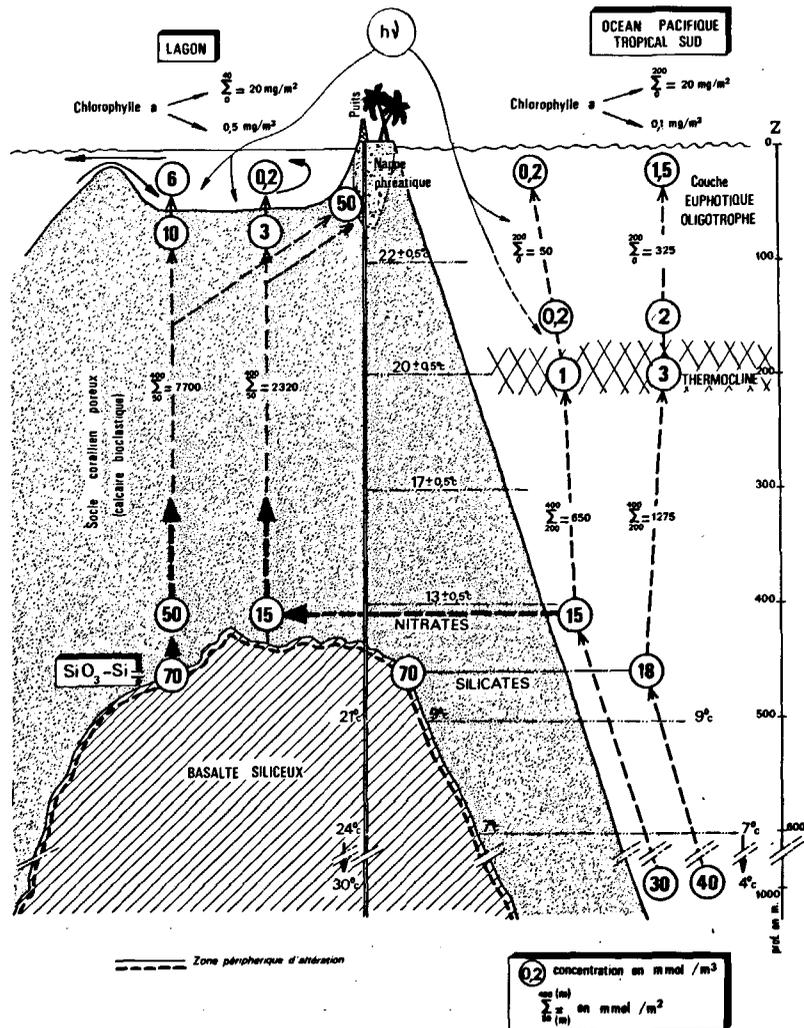


Figure 4  
Échanges lagon/océan par diffusion à travers le socle corallien poreux (d'après Rougerie *et al.*, 1984).  
Exchanges between ocean and lagoon by diffusion through porous coral basement (from Rougerie *et al.*, 1984).

« suintements » à la base du lagon ou de la couronne récifale extérieure; le magnésium est déposé pendant cette phase ascensionnelle, entraînant ainsi la dolomitisation des carbonates. Mais Fairbridge lui-même pensait que la circulation devait s'effectuer en sens inverse, le vieux cône volcanique n'étant plus une source de chaleur efficace. Dans ce cas l'eau plus dense formée par évaporation dans le lagon s'enfoncerait dans le socle de l'atoll. Nous avons vu que c'est la conclusion de Rougerie (1979) pour expliquer l'élimination de l'excès de sel du lagon fermé de Takapoto.

Modèle Rougerie et al., (1984)

Dans leur interprétation de l'ensemble des données recueillies à Mururoa, Rougerie et al., (1984) ont proposé un modèle de fonctionnement interne (fig. 4). Ce modèle est fondé sur une migration verticale des molécules des nutriments à travers la jonction liquide constituée par l'eau interstitielle du socle calcaire perméable, depuis la réserve océanique constituée par l'eau antarctique intermédiaire jusqu'au lagon où l'arrivée de ces nutriments exogènes permet le maintien d'une production primaire soutenue. Le moteur retenu pour cette circulation interne est la diffusion, contrôlée par le gradient d'abondance entre l'eau du lagon et l'eau sous jacente. « Le fonctionnement d'un lagon d'atoll peut ainsi être assimilé à celui d'une lampe à pétrole : la photosynthèse « brûle » les nutriments qui apparaissent dans la zone éclairée après avoir migré dans le socle corallien (la mèche) à partir du riche réservoir océanique profond ». A partir des concentrations moyennes en nitrates et silicates dissous contenus dans l'eau de l'édifice corallien à la base du lagon (3 mmol/m<sup>3</sup> de nitrates et 10 mmol/m<sup>3</sup> de silicates), on peut calculer les flux verticaux de ces éléments correspondant à la production primaire dans le lagon en compensation des pertes vers l'océan pour diverses valeurs du temps de résidence de l'eau océanique. Des vitesses de diffusion verticale comprises entre 1 mm/h et 10 mm/h selon le temps de résidence et les molécules considérées ont été ainsi déterminées. La diffusion hydrodynamique ne semble pas suffisante pour justifier des valeurs aussi élevées.

Modèle Samaden et al. (1984)

Présenté en 1982 dans un rapport CEA ce modèle a été publié en 1984 au 9<sup>e</sup> Colloque International de Diagraphies à Paris. Développé pour l'interprétation des diagraphies thermiques à Mururoa il s'applique de façon très satisfaisante aux atolls des Marshall, en particulier à Eniwetok (fig. 5) où l'édifice corallien a une épaisseur de près de 1300 m. C'est un modèle de circulation par conduction et convection d'eau de mer à travers le socle poreux de l'atoll, le moteur étant « la différence de température entre le fond de l'atoll et la surface ». Le réservoir géothermique est idéalisé comme un matériau poreux isotrope (ou anisotrope) à deux dimensions, limité au fond (3000 m) par une surface imperméable (source chaude) et sur les côtés par le profil bathymétrique de l'île (source froide). Les coupes présentées correspondent à un modèle isotrope à 5 couches de perméabilités différentes (en Darcy) : 0-350 m; K<sub>1</sub> = 100 mD/350-950 m; K<sub>2</sub> = 7 D/950-1150 m; K<sub>3</sub> = 21 D/1150-1280 m; K<sub>4</sub> = 100 mD/1280-3000 m; K<sub>5</sub> = 10 mD. Seuls les modules supérieurs à 0,5 × 10<sup>-2</sup> cm/j sont représentés, la valeur maximale étant de 0,5 cm/j (Darcy). L'entrée d'eau froide se fait principalement entre 350 et 1150 m sur la pente externe, à travers les couches les plus perméables; la remontée par cellule convective s'effectue principalement dans la partie centrale de la structure de l'atoll et la sortie d'eau réchauffée a lieu par diffusion au fond du lagon et sur le récif. La vitesse maximale réelle de cette circulation, compte tenu d'une porosité moyenne de 30%, serait de 1,5 cm/jour.

Nous constatons qu'il y a déjà plusieurs décennies que les géologues et les géophysiciens ont accepté la réalité d'une continuité hydraulique entre l'océan et l'eau interstitielle du matériau poreux qui constitue la partie immergée de l'atoll. Le forage E<sub>1</sub> effectué en juillet 1953 sur Eniwetok avait trouvé le basalte sous 1282 mètres de calcaire et révélé un gradient thermique positif. Après plus d'un siècle de polémique, la confirmation spectaculaire de la théorie avancée par Darwin sur la genèse des atolls a focalisé l'attention de la communauté scientifique sur cet acquis de la géologie

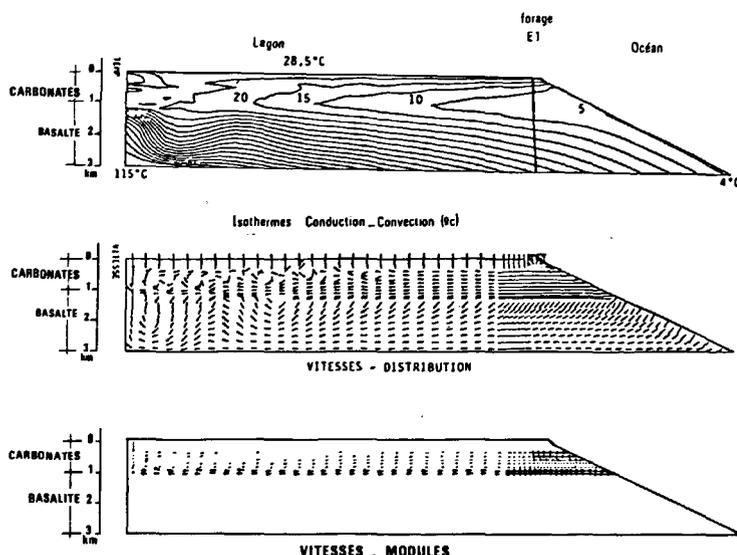


Figure 5  
Modélisation du champ géothermique (°C) interne du socle corallien de l'atoll d'Eniwetok (d'après Samaden et al., 1984).  
Eniwetok atoll internal geothermal field (°C) modelization (from Samaden et al., 1985).

structurale; les autres conséquences potentielles n'ont pas été relevées par les biologistes, en particulier la possibilité d'une circulation géothermique de cette eau interstitielle à l'intérieur de l'édifice calcaire perméable de l'atoll (cf. Lee, 1965). Son importance est pourtant capitale dans la mesure où une telle circulation peut conditionner l'apport des sels nutritifs nécessaires au fonctionnement de l'écosystème constructeur. Nous allons maintenant aborder cet aspect en développant de manière essentiellement spéculative le concept d'endo-upwelling et ses conséquences sur la morphogénèse de l'atoll et sur son évolution dans le temps.

LE CONCEPT D'ENDO-UPWELLING GÉOTHERMIQUE

Définition - Description du processus

Les faits exposés ci-dessus conduisent à admettre un mouvement ascendant des eaux profondes vers la surface où l'apport d'éléments nutritifs favorise la production biologique de l'atoll. C'est très exactement la définition d'un « upwelling » en océanographie et ce terme a été si constamment associé à un enrichissement des couches superficielles en nutriments et à un accroissement de la productivité de la couche euphotique que nous proposons de le garder ici; nous le nuancerons par le préfixe « endo » pour préciser que cet upwelling est interne, contenu à l'intérieur de la structure calcaire et non pas en pleine eau; nous ajouterons le qualificatif « géothermique » qui précise la source d'énergie fournissant le travail d'ascension (fig. 6).

C'est la conjonction de la source géothermique volcanique résiduelle et de la structure poreuse et perméable construite par la biocénose symbiotique algues-coraux qui permet le développement et le maintien de la cellule convective. Il existe d'autres sources ponctuelles où se manifeste un flux géothermique au sein de l'océan : les sources hydrothermales des dorsales océaniques actives, les volcans sous-marins actifs en sont des exemples extrêmes en ce qui concerne l'activité ou l'échelle de taille; mais ces sources de chaleur profondes ne provoquent pas d'upwelling en pleine eau car la chaleur géothermique est dissipée au fur et à mesure par la diffusion turbulente.

Au contraire, l'eau interstitielle présente au sein de la structure poreuse calcaire de l'atoll et dont le temps de résidence est important est réchauffée progressivement par le flux géothermique émis par le socle basaltique : par un effet cumulatif que rend possible l'absence de turbulence, la densité de cette eau piégée diminue suffisamment pour que s'établisse un champ de pression tel qu'une circulation s'entretienne par convection à travers le matériau poreux et perméable. Par ce mouvement ascendant, l'eau profonde riche en sels nutritifs est forcée vers le haut de la structure de l'atoll et peut atteindre aussi bien la base du lagon que la couronne externe.

Sites de « sortie » de l'eau « upwellée »

La « sortie » de l'eau upwellée se fera de préférence par les voies de moindre résistance, c'est-à-dire de

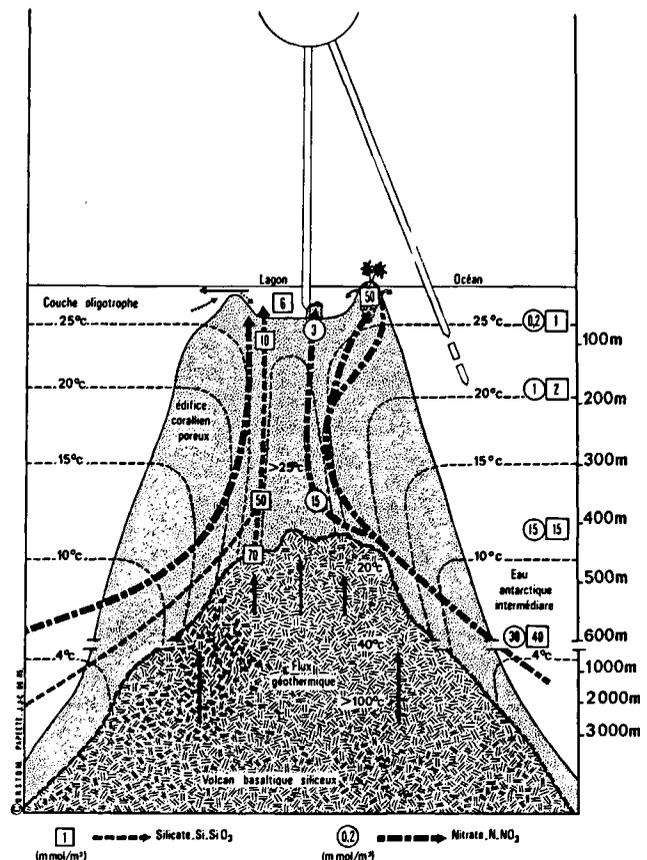


Figure 6

Endo-upwelling géothermique. Représentation schématique des interactions entre le moteur géothermique, l'eau interstitielle et les zones à forte productivité récifale.

Geothermal endo-upwelling: idealized diagram showing relations between thermal drive, interstitial water and high productivity reef building structures.

perméabilité maximale. Nous avons rappelé précédemment, l'importance favorable de la « mégaporosité » et, à l'inverse, le rôle défavorable du colmatage par les éléments fins de la sédimentation : les sites les plus probables de débouché sont donc situés sur la partie extérieure de la couronne et sur le haut de la pente externe; viennent ensuite les portions de la couronne non occupées par les motu; en ce qui concerne le lagon, on ne doit s'attendre qu'à une diffusion lente à travers le fond, plus faible vers le centre qu'à la périphérie. Au plan biologique, on sait que la production des algues benthiques est considérée comme la base du réseau trophique de l'écosystème de l'atoll et que la fonction constructrice des coraux dépend étroitement de l'activité de leurs zooxanthelles symbiotiques. L'énergie lumineuse et le gaz carbonique dissous étant en surabondance à la surface de l'atoll on conçoit que la disponibilité en sels nutritifs soit déterminante pour favoriser la construction récifale dans certaines parties de la structure. D'après Chevalier et al. (1969): « La construction récifale est prépondérante à l'extérieur du récif, sur la crête algale, les éperons de la pente externe, aussi bien du côté du vent que sur la face abritée; elle se manifeste également au niveau de la passe, sur la bordure des récifs intérieurs et au sommet des nombreux pâtés et pinacles du lagon ».

*Sur la couronne*

La zone vivante constructrice du récif se situe sous le niveau des basses mers dans la partie externe de la crête à algues, sur les éperons et la pente externe jusqu'à 30-40 m; là, sauf en période de tempête, l'activité constructive l'emporte sur les phénomènes de destruction et l'édification du récif progresse lentement vers l'extérieur et vers la surface et peut compenser à long terme l'effet de la subsidence.

Pour expliquer la localisation de cette construction à l'endroit précis où l'efficacité destructrice potentielle de l'océan est maximale, les scientifiques ont invoqué diverses raisons, parmi lesquelles :

- l'océan nourricier (les organismes les premiers servis prospèrent...);
- l'océan oxygénateur par agitation;
- la clarté des eaux qui favorise les zooxanthelles;
- l'absence de sédimentation néfaste sur les polypes.

Aucune n'est convaincante : en zone océanique oligotrophe l'océan n'apporte pratiquement aucune « nourriture »; ni l'oxygène, ni la lumière ne posent problème et on connaît des espèces de coraux qui prospèrent dans un milieu relativement turbide où la sédimentation est notable.

L'endo-upwelling rend compte de la croissance des coraux et des algues là où des sels nutritifs sont disponibles, à proximité des sites de « sortie » de l'eau interstitielle à travers la structure corallienne. En effet, sur le bord du récif et sur le haut de la pente externe, si l'action dynamique de la houle est directement responsable de la destruction d'une partie du matériel construit, par arrachement mécanique et broyage en débris de toutes tailles, elle empêche dans le même temps la sédimentation *in situ* des particules les plus fines et maintient une perméabilité maximale de la structure externe.

*Dans le lagon*

Les débris arrachés par la houle au récif extérieur sont transférés par-dessus la couronne en direction du centre de l'atoll et subissent un tri par taille : les plus gros éléments peuvent s'accumuler en certains endroits et donner des « motu », les autres parviennent jusqu'au lagon où s'effectue la sédimentation, les sables les plus grossiers à la périphérie, les plus fins vers le centre.

La sédimentation diminue la perméabilité de la structure de l'atoll sous la masse d'eau lagonaire et on peut penser que l'eau de l'endo-upwelling ne « diffuse » que lentement à travers ces sédiments; en plus des nutriments elle apporte en permanence de l'oxygène, ce qui peut rendre compte de l'absence de réduction en profondeur (sables très blancs), de l'abondance des diatomées benthiques et de la grande richesse de la biocénose microbenthique épi et mésopsammique, jusqu'à 15 cm de profondeur (Salvat, Renaud-Mornant, 1969).

Des bioconstructions de formes diverses et de toutes tailles s'élèvent depuis le fond du lagon; certaines atteignent la surface. Les unes sont en forme de monticules plus larges que hauts et plus ou moins allongés, de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres, les autres sont en forme de tours ou de colonnes élancées;

leur présence ou leur absence, leur nombre, leur répartition sont très variables suivant les atolls, et encore n'a-t-on pu identifier par observation aérienne que celles qui atteignent ou approchent la surface; de nombreuses suggestions ont été faites concernant les facteurs physiques (courants, sédimentation, etc.) ou biologiques (fixation des larves, compétition des espèces, etc.) susceptibles d'expliquer leur occurrence, leur diversité et leur répartition; mais « on ne peut cependant, dans l'état actuel de nos connaissances, expliquer d'une manière satisfaisante la répartition des pâtés coralliens (Chevalier *et al.*, 1969). Aux différences de densité des pitons ou pinacles d'un lagon à l'autre, nous ne voyons jusqu'ici aucune explication (Guilcher *et al.*, 1969) ». Les plus élancées de ces bioconstructions, appelées pinacles (Knoll reefs), présentent dans leur partie supérieure (0-10 m) des organismes constructeurs (madréporaires et algues calcaires) en encorbellement; en-dessous, les parois sont soumises à une érosion mécanique et biologique (mollusques perforants, Eponges, Sipunculien, etc.); les matériaux bioclastiques sédimentent et s'accumulent à la base. On pense généralement que ce sont des structures résiduelles d'une érosion karstique pendant une période d'émersion relativement récente (Buigues, 1982). Cependant, Nesteroff (1955), après en avoir décapité plusieurs par explosion au T.N.T., a trouvé une structure construite *in situ* résultant d'une croissance corallienne concentrique. En appliquant notre modèle de fonctionnement on est donc amené à proposer un schéma où les sorties d'eau « upwellées » en certains points de mégaporosité élevée constitueraient au fond du lagon autant de « sources » de sels nutritifs permettant que s'établisse et se développe une bio-construction dont la forme et l'extension pourraient dépendre secondairement des conditions hydrodynamiques; ainsi serait justifiée la très grande diversité d'occurrence, de taille, de forme et de répartition des pâtés coralliens et des pinacles (fig. 7).

**Endo-upwelling et réseau trophique**

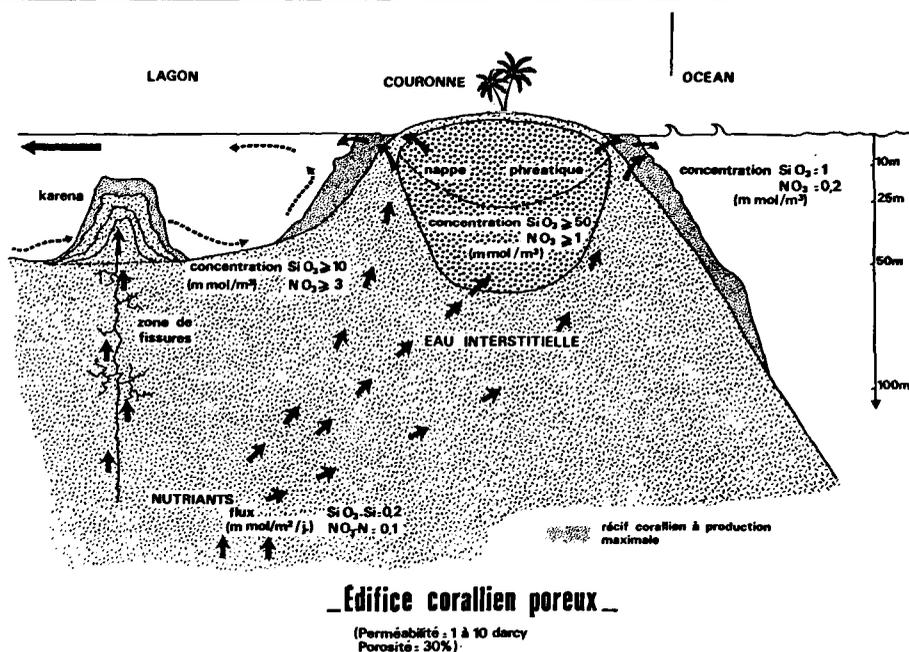
Les sels nutritifs nécessaires au maintien de la production de l'atoll-oasis dans le désert océanique proviennent donc du réservoir naturel des eaux profondes océaniques, la base de la production étant la photosynthèse effectuée par des organismes autotrophes benthiques bénéficiant de l'existence d'un substratum particulièrement remarquable. Le fonctionnement de l'atoll perd ainsi de son « merveilleux » puisqu'il rejoint l'orthodoxie de la production primaire en milieu tropical pauvre stimulée par l'apport d'engrais exogènes; son efficacité ne dépend plus d'adaptations exceptionnelles comme la fixation de l'azote atmosphérique ou l'assimilation de la matière organique dissoute océanique réfractaire. Le fonctionnement trophique de l'atoll est ainsi en accord avec le schéma qu'en a donné Lewis (1981) : 1) production primaire benthique; 2) symbiose zooxanthelles-coraux dans la calcification des squelettes formant le substrat; 3) activité bactérienne dans le circuit interne de décomposition de la matière organique détritique; 4) exportation d'une partie de la production vers l'océan après transit lagonaire.

Nous sommes donc en présence d'un écosystème stable et ouvert; mais à la différence de Wangersky (1978)

Figure 7

Cheminement préférentiel des eaux interstitielles selon les zones de fissures et de cavités.

*Nutrient-rich interstitial water moving along preferential path through fissures and cavities (megaporosity).*



qui le voit fonctionner comme une « colonne chromatographique » où les nutriments et la matière organique sont amenés par l'eau océanique de surface, transformés et recyclés par des producteurs primaires et secondaires et exportés par l'atoll au même taux qu'à l'importation, nous l'envisageons comme un « chemostat » : un fluide riche en gaz carbonique et en calcium traverse une structure construite par une symbiose algues-coraux bénéficiant d'une abondante énergie solaire; des nutriments injectés à partir d'une source extérieure « contrôlent l'activité photosynthétique de la biocénose »; de l'aragonite est déposée dans la structure et de la matière organique est exportée.

Ainsi fonctionnent et subsistent les atoll-oasis au milieu du désert de l'océan central. Autour de l'oasis, que ce soit dans l'océan au contact de la couronne où débouche l'eau « upwélée » ou dans le panache de sortie de l'eau lagonaire enrichie en matière organique sous toutes ses formes, il se crée une zone de vie et de richesse relative, susceptible d'attirer les organismes du necton pélagique, en particulier les poissons et les grands prédateurs.

C'est très probablement cette zone de richesse induite qui a donné lieu aux observations « d'effet d'île ». A cet égard le mécanisme proposé d'endo-upwelling est à l'opposé des nombreux modèles, basés sur la recherche infructueuse jusqu'à ce jour, de phénomènes de remontées d'eau profonde en plein océan par effet dynamique d'un courant sur l'obstacle du socle de l'atoll ou dans son sillage; nous pensons que la stratification et l'épaisseur de la couche de mélange dans les gyres centraux s'opposent à ces mouvements verticaux.

Notre interprétation de l'atoll-oasis est aussi à l'opposé de l'idée que l'atoll se comporte comme un super-organisme filtrant de l'eau océanique qu'il est capable d'appauvrir en la débarrassant de son maigre plancton, réalisant ainsi un « anti-effet d'île ».

On peut aussi s'interroger sur les caractéristiques actuelles des atolls qui se trouvent en zone équatoriale et qui sont donc baignés par des eaux superficielles enrichies par l'upwelling équatorial. C'est le cas des atolls

Christmas, Canton, Kiribati où les eaux océaniques de surface et des lagons peuvent posséder épisodiquement  $2 \text{ mmol/m}^3$  de nitrates dissous, soit 10 fois les teneurs de la zone tropicale oligotrophe (Kimmerer, Walsh, 1981). Cette disponibilité élevée en nutriments ne se traduit pas par des faciès coralliens particuliers ou par une productivité primaire exceptionnelle du lagon. Ces atolls sont semblables à leurs homologues de la zone oligotrophe, ce qui peut être un argument très fort en faveur de la réalité et du caractère systématique de l'endo-upwelling.

## LE MOTEUR GÉOTHERMIQUE DE L'ENDO-UPWELLING

### Variabilité du flux géothermique

Le flux géothermique dissipé par le socle basaltique est bien entendu lié à la nature volcanique du « sea-mount » originel et à son éventuelle activité volcanique résiduelle. Dans un atoll actuel, l'endo-upwelling que ce moteur entretient permet à l'écosystème de subsister à court terme face aux forces destructrices par l'élaboration continue de nouveau matériau calcaire et de compenser à long terme, par sa croissance verticale, la lente mais inexorable immersion due à la subsidence.

L'écosystème d'un atoll en bonne santé semble être capable d'une croissance globale moyenne verticale de l'ordre de plusieurs millimètres par an; il n'a donc aucune difficulté à compenser la subsidence de la plaque océanique qui est de l'ordre de quelques  $1/10^{\circ} \text{ mm}$  par an (Heezen, Macgregor, 1973); en fait, ce sont les facteurs de destruction tant biologiques que physiques qui contrôlent à court terme cette croissance qui permet au biotope corallien de se maintenir juste à niveau de la surface océanique moyenne. L'écosystème n'a pas de problèmes particuliers avec un moteur géothermique stable pour se maintenir dans le temps, par exemple au cours de la longue dérive à  $10 \text{ cm/an}$  vers l'Ouest-Nord-Ouest de la plaque lithosphérique pacifique.

Mais l'activité volcanique est toujours caractérisée par une grande variabilité dans le temps et dans l'espace : l'observation des volcans terrestres montre que certains s'assagissent, ou s'endorment pendant que des voisins plus ou moins proches s'activent ou se fâchent... Une variabilité analogue a conditionné le devenir des volcans sous-marins nés sur le fond de l'océan au passage de la plaque océanique sur un « hot spot » et édifiés par superposition de coulées de lave successives; les plus actifs ont édifié les plus grands « seamounts » qui, émergeant, ont formé les îles volcaniques; lorsque le volcanisme actif faiblit, tout accroissement de volume cesse, l'île s'érode et s'enfoncé lentement par subsidence de la plaque support tandis que se développe le récif barrière.

Au cours de cette phase l'érosion des parties aériennes du volcan par le ruissellement apporte aux organismes constructeurs les sels nécessaires à leur activité. Quand toute la masse volcanique de l'île s'est enfoncée sous le niveau de l'océan, seule subsiste la « couronne récifale » enfermant le lagon : c'est le stade « atoll »; dans le même temps, la partie calcaire organogène du socle, construite *in situ* ou accumulée par éboulis de débris, devient progressivement assez épaisse pour que l'eau de la cellule de convection interne qui s'y établit soit riche en sels nutritifs d'origine profonde; le mécanisme d'endo-upwelling prend ainsi le relais d'un approvisionnement tari par la disparition des parties volcaniques émergées érodables, qui fournissaient en particulier la silice nécessaire aux populations de diatomées.

Si, à cause de la variabilité du volcanisme interne, le moteur géothermique faiblit, l'endo-upwelling s'atténue et l'écosystème perd de sa productivité; la croissance verticale de la biocénose corallienne devient alors insuffisante pour compenser la montée du niveau marin consécutive soit à une déglaciation (transgression Holocène par exemple) soit à la lente subsidence de la plaque océanique : la couronne récifale « décroche » de la surface et s'ennoie de plus en plus profondément. On observe actuellement ce stade dans les atolls submergés à quelques dizaines de mètres de profondeur « submerged atolls », mêlés aux « atolls typiques » dans les Caroline, les Samoa (Ménard, Ladd, 1963) ou les Tuamotu (Montaggioni, 1984). Ayant perdu la « bataille pour la surface », ces atolls submergés ont perdu la « guerre de la subsidence » car toute photosynthèse est bientôt inefficace puis très vite impossible par manque de lumière.

### Le problème des Guyots

Ce problème est bien posé par les citations suivantes en forme de questions : — « Une des énigmes de cette époque (Mésozoïque-Cénozoïque) est la juxtaposition rapprochée dans l'espace et dans le temps d'atolls et de guyots dans les archipels des Marshall et des Tuamotu. Pourquoi des atolls se sont-ils développés à partir de certains bancs et des guyots à partir d'autres bancs dans la même région et à peu près à la même époque?... Que ces bancs (submerged atolls) à faible profondeur ne soient pas des atolls prospères comme ceux qui les entourent, pose une question sans réponse » (Ménard, Ladd, 1963).

— « Pourquoi de nombreux atolls en puissance n'ont-ils jamais amorcé une croissance efficace et sont-ils trouvés près d'un mille sous la surface? Pourquoi d'autres ont-ils perdu la course contre la subsidence à une époque plus récente et sont maintenant devenus des bancs moribonds à faible profondeur? » (Isaacs, 1969). Par convention un « guyot » est un mont sous-marin dont le sommet est aplati et se trouve à une profondeur d'au moins 200 m. Découverts par Hess en 1946, on en a trouvé depuis dans tous les océans mais surtout dans le Pacifique Nord-Ouest, la plupart entre 1 000 et 2 500 m. Leur forme aplatie bien caractéristique relevée au sondeur et l'absence apparente de matériel calcaire dans les premiers mais difficiles essais de dragage ont longtemps laissé croire qu'ils représentaient des vestiges d'anciennes îles volcaniques arasées à la surface de la mer et englouties par la subsidence de la plaque océanique. Très vite cependant des débris coralliens étaient dragués sur certains de ces sommets plats; ils étaient datés du Crétacé moyen (100 millions d'années) au Pléistocène (2 millions d'années) en passant par l'Éocène. L'idée fut donc bientôt admise que certains types de « guyots » pouvaient être des « atolls » dont, pour quelque raison inexplicée, la biocénose corallienne était devenue incapable de compenser par sa croissance la montée relative du niveau marin (Milliman, 1967).

Dans leur modèle de développement des îles et des atolls à partir d'un point chaud de la plaque lithosphérique du Pacifique, Scott et Rotondo (1983) exposent la séquence île volcanique, atoll, atoll submergé, guyot, au long du temps en fonction du déplacement de la plaque. En cas de submersion de l'atoll, deux raisons sont logiquement retenues par ces auteurs : — soit l'entrée de l'atoll dans les latitudes élevées où la température de l'eau est trop basse; — soit la subsidence trop rapide à l'approche des fosses occidentales où se produit la subduction de la plaque. Ces deux raisons peuvent rendre compte des guyots trouvés en fin de séquence dans l'ouest du Pacifique ou dans les zones tempérées et froides mais pas de ceux situés dans la bande intertropicale ou au sein des archipels, côte à côte avec des « atolls » d'autres types (surélevé, normal, submergé) pour lesquels la biocénose constructrice corallienne semble prospère et capable de fonctionner parfaitement (Ménard, Ladd, 1963).

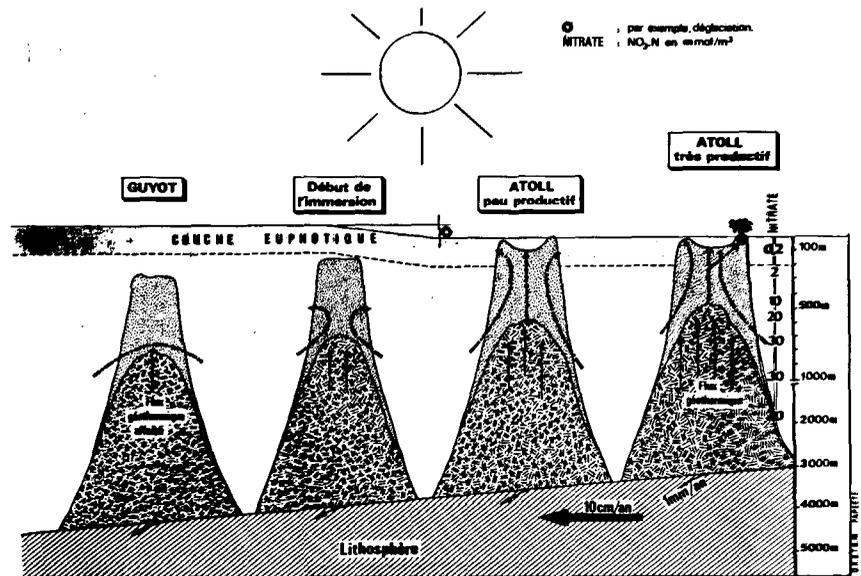
Il semble que le modèle d'endo-upwelling puisse également apporter une réponse simple et convaincante au problème posé. En effet, si on admet qu'en zone océanique oligotrophe la « réussite » de la biocénose « hermatypique » à se maintenir sur le socle volcanique après disparition des parties aériennes dépend de l'établissement et de l'entretien d'un endo-upwelling géothermique, à la stabilité des conditions océaniques moyennes qui aurait dû amener une uniformité de la réponse biologique se substitue une variabilité géophysique qui peut effectivement rendre compte de la diversité des combinaisons résultantes. Ainsi certains « guyots » pourraient avoir comme antécédents :

— soit une île volcanique à récifs frangeants où le flux géothermique s'est avéré d'emblée insuffisant à établir un endo-upwelling efficace au moment de l'ennoisement de l'île; dans ce cas nous aurions un « atoll avorté »;

Figure 8

Évolution de l'atoll jusqu'aux stades « atoll immergé » et Guyot.

Atoll evolution to "submerged atoll" and "guyot" stages.



— soit un « atoll » bien développé, mais dont le flux géothermique a subi une diminution entraînant l'incapacité de l'endo-upwelling; dans ce cas nous aurions un « atoll prématurément décédé » (fig. 8).

## CONCLUSION

Commencées en 1974 dans le cadre du Programme M.A.B. — thème n° 7 : écosystèmes insulaires, les études réalisées sur l'atoll de Takapoto aux Tuamotu ont permis d'établir la réalité et l'importance des échanges de sel entre l'océan et le lagon à travers l'édifice corallien poreux. Par la suite, des recherches furent menées dans d'autres atolls, comme à Rangiroa et surtout Mururoa où pour la première fois certains paramètres de l'eau interstitielle purent être mesurés, après prélèvements dans les puits forés depuis la couronne corallienne jusqu'au socle volcanique. L'ensemble de ces données permettait une première interprétation globale où le fonctionnement de l'atoll était étroitement dépendant du flux de nutriments remontant par diffusion dans l'édifice calcaire poreux (Rougerie *et al.*, 1984); ce modèle apportait un élément de réponse au problème posé par Fairbridge (1957) puis par Isaacs (1969) sur la possibilité et le sens d'une circulation interne dans la structure massive de l'atoll. En 1982, par une autre approche, transfert de masse et de chaleur, Samaden *et al.* (1984) proposaient un modèle où la circulation de l'eau de mer interstitielle par conduction-convection dans la structure perméable de l'atoll était entretenue par le flux géothermique émis par le socle basaltique. C'est la synthèse de tous ces éléments actuellement disponibles et raisonnablement étayés qui nous permet de proposer *in fine* le concept d'endo-upwelling géothermique, sans perdre de vue que la mise en évidence directe de ce mécanisme et l'évaluation quantitative précise de ses diverses conséquences sont encore à établir.

L'endo-upwelling est rendu possible par la conjonction en un même site de trois éléments physiques :

- une couche géologique poreuse et perméable,
- un flux géothermique dans le substrat,
- un océan profond contigu.

Ces éléments sont trouvés en de nombreux lieux, le long des côtes accores ou sur le rebord des plateaux continentaux; le concept d'endo-upwelling pourrait être généralisable à ces situations, en particulier dans le cas des formations calcaires bio-construites aussi bien des récifs frangeants que des récifs barrières (Grande Barrière Australienne, Grand Récif Calédonien, *etc.*); l'intérêt évident de ce concept est de résoudre de façon simple le paradoxe du fonctionnement d'un écosystème prospère dans un milieu oligotrophe.

En particulier, l'endo-upwelling permet d'expliquer la persistance des atolls-oasis dans le désert océanique, malgré « l'effet d'île » qui devrait épuiser leurs réserves nutritives; ce modèle apporte également des éléments de réponse aux questions en suspens concernant la morphogénèse de l'atoll à différentes échelles d'espace et de temps.

Les formations mixtes que sont les atolls, bioconstructions calcaires sur soubassement volcanique, peuvent ainsi être considérées comme le résultat heureux, soumis à la règle du hasard et de la nécessité, d'une adaptation biologique à des impératifs géophysiques et océaniques évolutifs. Ces isolats biocénotiques ne survivent et ne se développent au milieu de l'océan que grâce à une homéostasie très spécifique, sous la dépendance étroite du flux géothermique intrinsèque. Ils sont inévitablement condamnés à être engloutis au terme de leur dérive vers les zones de subduction, mais ils sont remplacés par leur équivalents juvéniles à partir des points chauds ou des dorsales médio-océaniques. Nés de la colonisation de la lave sous-marine par les larves planctoniques et continuant à bénéficier d'un reliquat du feu originel, ils constituent un bel exemple de l'adaptation de la vie aux conditions évolutives du milieu, ce qu'avait génialement pressenti Charles Darwin au siècle précédent.

## RÉFÉRENCES

- Anonyme, 1982. La salinité de la surface de la mer dans le Pacifique tropical Est de 1970 à 1980, Centre ORSTOM Nouméa, Océanographie, Rapports Scientifiques et Techniques, n° 22.
- Blackburn M., 1981. Low latitude Gyral regions, in: *Analysis of marine ecosystems*, Academic Press Inc., London, Ltd.
- Buigues D., 1982. Sédimentation et diagenèse des formations carbonatées de l'atoll de Mururoa, *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris Sud*.
- Charpy L., 1984. Quelques caractéristiques de la matière organique particulaire du lagon, in: L'atoll de Tikehau, premiers résultats, Centre ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, 22, 13-34.
- Chevalier J.-P., Denizot M., Mougin J.-L., Plessis Y., Salvat B., 1969. Étude géomorphologique et bionomique de l'atoll de Mururoa, in: *Mururoa, Cah. Pac.*, 12 et 13.
- Deneufbourg G., 1969. Les forages de Mururoa, in: *Mururoa, Cah. Pac.*, 12 et 13.
- Fairbridge R. W., 1957. The dolomite question, *Soc. Econ. Paleontol. Spec. Publ.*, 5, 125-178.
- Fox R. L., Silva J. A., Younge O. R., Plucknett D. L., Sherman G. D., 1967. Soil and plant silicate response by sugar cane, *Soil Science Society of America Proc.*, 31, 6, Wisconsin, USA.
- Fraizier A., Siu Ph., 1980. Études menées dans l'atoll de Rangiroa en relation avec l'élevage d'un poisson: le Chanos chanos, Rapport CEA, R, 5047.
- Gerber R. P., Marshall N., 1974. Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok atoll, *Limnol. Oceanogr.*, 19, 815-824.
- Gros R., Jarrige F., Fraizier A., 1980. Hydrologie de la zone Nord-Ouest du lagon de Rangiroa, Rapport CEA, R, 5028.
- Guilcher A., Berthois L., Doumenge F., Michel A., Saint-Requier A., Arnold R., 1969. Les récifs et lagons coralliens de Mopelia et de Bora-Bora, *Mém. ORSTOM*, 38, Paris.
- Heezen B. C., MacGregor I. D., 1973. The evolution of the Pacific, *Ocean Science, Sci. Am.*, 1977.
- Hunt C. D., Peterson F. L., 1980. Groundwater resources of Kwajalein, *Technical Rep. n° 126*, Water resources Research Center, Isaacs J. D., 1969. The nature of oceanic life, *Ocean Science, Sci. Am.*, 1977.
- Johannes R. E., 1967. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef, *Limnol. Oceanogr.*, 12, 2, 189-195.
- Johannes R. E., Gerber R., 1974. Import and Export of net plankton by an Eniwetok coral reef community, *Proc. Second International Coral Reef Symp.*, Brisbane, October 1974.
- Kimmerer W. J., Walsh T. W., 1981. Tarawa atoll lagoon: circulation, nutrient fluxes and the impact of human waste, *Micronesia*, 17, 1-2.
- Lee H. K. W., editor, 1965. Terrestrial heat flow, *Am. Geophys. Union. Monogr. Ser.*, 8, 276 p.
- Lewis J. B., 1981. Coral reef ecosystems, in: *Analysis of marine ecosystems*, Academic Press.
- Menard H. W., Ladd H. S., 1963. Oceanic islands, sea-mounts, guyots and atolls, *The Sea, Vol. 3*, Interscience Publ., New York.
- Michel A., 1969. Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa, *Cah. Pac.*, 13, 81-132.
- Michel A., Colin C., Desrosières R., Oudot C., 1971. Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords et de la zone des passes de l'atoll de Rangiroa, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 11, 3, 375-402.
- Milliman J. D., 1967. Guyot-like features in the south-eastern Bahamas: a preliminary report, *Proc. International Conference on Tropical Oceanography, Univ. Miami Publ.*
- Moerenhout J. A., 1837. *Voyages aux îles du grand océan*, Adrien Maisonneuve Ed., Paris.
- Montaggioni L. F., Pirazzoli P. A., 1984. The significance of exposed coral conglomerates from French Polynesian (Pacific Ocean) as indicators of recent relative sea level changes, *Coral Reef*, 3, 29-42.
- Muscantine L., 1973. Nutrition of corals, in: *Biology and geology of coral reefs. Vol. II*, Academic Press, New York and London.
- Nesteroff W. D., 1955. Les récifs coralliens du Banc Farsan Nord (mer Rouge), *Rés. Sci. Camp. « Calypso »*, 1, 1-53.
- Odum H. T., Odum E. P., 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll, *Ecol. Monogr.* 25, in: *Eniwetok Marine Biological Laboratory contributions, 1955-1974*.
- Pichon M., 1981. Dynamic aspects of coral reef benthic structures and zonation, *Proc. Fourth International Coral Reef Symp. Manila, Vol. 1*, 581-594.
- Pilson M. E. Q., Betzer S. B., 1973. Phosphorus flux across a coral reef, *Ecology*, 54, 581-588.
- Rougerie F., 1979. Caractéristiques du milieu liquide lagonaire de l'atoll de Takapoto, *J. Soc. Océanistes*, 62, 35, 35-45.
- Rougerie F., 1983. Nouvelles données sur le fonctionnement interne des lagons d'atoll, *CR Acad. Sci. Paris*, 297, Ser. II, 909-912.
- Rougerie F., Gros R., Bernadac M., 1980. Le lagon de Mururoa. Esquisse des caractéristiques hydrologiques et échanges avec l'océan, *Notes Doc. Océanogr.*, 80, 16, 28 p., Papete, Tahiti.
- Rougerie F., Ricard M., Mazaury E., 1984. Le lagon de l'atoll de Mururoa, 1<sup>re</sup> partie: Évolution spatio-temporelle des paramètres hydrologiques, physico-chimiques et planctologiques. 2<sup>e</sup> partie: Dynamique et échanges lagon-océan. Modèle de circulation interne à travers le socle corallien, Rapport CEA, R, D5236.
- Salvat B., Renaud-Mornant J., 1969. Étude écologique du macrobenthos et du mérobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa, *Mururoa, Cah. Pac.*, 12 et 13.
- Samaden G., Dallot P., Roche R., 1984. Écoulements souterrains dans un système géothermique à l'état naturel. Approche du cas de l'atoll d'Eniwetok, 9<sup>e</sup> colloque international de diagraphies, S.A.I.D., Paris (S.P.W.L.A.).
- Samaden G., Dallot P., Roche R., 1985. Atoll d'Eniwetok. Système géothermique insulaire à l'état naturel, *La Houille Blanche*, 2, 1985.
- Sargent M. C., Austin T. S., 1954. Biologie economy of coral reefs. United States Geological Survey, *Prof. Pap.*, 260 E, 293-300.
- Scott G. A. J., Rotondo G. M., 1983. A model for the development of types of atolls and volcanic islands on the Pacific lithospheric plate, *Atoll. Res. Bull. Smith. Inst. Wash. D.C.U.S.A.*, September 1983.
- Smith S. V., 1974. Coral reef carbon dioxide flux, *Proc. Second Int. Symp. Coral Reefs*, 77-85.
- Sorokin Y. I., 1973. Microbial aspects of the productivity of coral reefs, in: *Biology and geology of coral reefs. Vol. II*, Academic Press, New York, London.
- Tercinier G., 1969. Note de synthèse sur les sols du motu Faucon (Mururoa), *Mururoa, Cah. Pac.*, 12 et 13.
- Yonge C. M., 1960. Ecology and physiology of reef-building corals, in: *Perspectives in marine biology*, Univ. California Press.
- Wangersky P. J., 1978. Production of dissolved organic matter, in: *Marine ecology. Vol. IV*, John Wiley and Sons, New York, Chap. 4, 115-220.
- Webb K. L., Dupaul W. D., Wiebe W., Sottile W., Johannes R. E., 1975. Eniwetok atoll: aspects of the nitrogen cycle on a coral reef, *Limnol. Oceanogr.*, 20, 198-210.
- Wiebe W. S., Webb K. L., Johannes R. E., 1975. Nitrogen fixation in a coral reef community, *Science*, 188, 257-259.