

# La matière particulaire des eaux du lagon de Takapoto: nourriture potentielle pour les élevages d'huîtres perlières

Dominique BUESTEL<sup>a</sup>, Stéphane POUVREAU<sup>b,c\*</sup>

<sup>a</sup> Station Ifremer de Palavas, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-Flots, France

<sup>b</sup> Centre Ifremer-Cop, BP 7004, Taravao, Tahiti, Polynésie française

<sup>c</sup> Crema, BP 5, 17137 L'Houmeau, France

Reçu le 23 juillet 1998; reçu en forme révisée le 30 août 1999; accepté le 3 septembre 1999

**Abstract – Particulate matter in Takapoto lagoon waters: potential food for cultivated pearl oysters.** Results of research concerning the food of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* are presented, by taking Takapoto atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia) as a study site. Monthly sampling of several parameters representative of bivalve environment and food (water temperature, salinity, mineral and organic matter, proteins, lipids and carbohydrates, chlorophyll *a* and phaeopigments) confirm and increase knowledge of the Takapoto lagoon hydrobiology. The variability of these parameters was analysed. Takapoto lagoon showed a remarkable spatial stability. Temporal variations showed a low seasonal trend. Local meteorology (wind, precipitation) had an influence on short-term variability (especially for mineral matter). Night and day rhythm also affected some parameters (temperature, chlorophyll *a*, lipids and carbohydrates). In this shellfish environment, carrying capacity appears to be low: organic matter is around  $0.35 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , chlorophyll *a* concentration is below  $0.30 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  and energetic content of particulate material in waters, approx.  $2 \text{ J}\cdot\text{L}^{-1}$ , is ten times lower than in temperate areas. On the other hand, seasonal effect is reduced and particulate food is always available. Preliminary results on carrying capacity show that cultivated pearl oysters play an insignificant role on the system in comparison with the natural trophic bivalve population. © 2000 Ifremer/CNRS/IRD/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

*Pinctada margaritifera* / suspended matter / carrying capacity / pearl oyster / atoll

**Résumé –** La richesse nutritive des milieux lagunaires vis-à-vis des élevages d'huîtres perlières, *Pinctada margaritifera*, a été analysée en prenant le lagon de Takapoto (archipel des Tuamotu, Polynésie française) comme site d'étude. L'échantillonnage mensuel de plusieurs paramètres représentatifs du milieu de vie et de la nourriture des huîtres perlières (température de l'eau, salinité, matière minérale et organique, protéines, lipides, glucides, chlorophylle *a* et phéopigments) permet de confirmer et d'affiner les connaissances concernant l'hydrobiologie du lagon de cet atoll. L'analyse de la variabilité de ces paramètres montre, sur la période considérée (1990–1991), une remarquable homogénéité spatiale du milieu. La variabilité saisonnière est peu marquée, la météorologie locale (vent, précipitations) influence les variations à court terme (matière minérale), et un rythme nyctéméral affecte certains paramètres (température, chlorophylle *a*, lipides et glucides). Compte tenu des critères habituels utilisés pour les mollusques bivalves, la capacité nutritive du milieu paraît faible: la matière organique particulaire ne représente que  $0,35 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , la concentration en chlorophylle *a* est inférieure à  $0,30 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  et le contenu énergétique de l'eau, relativement au matériel particulaire, est environ dix fois plus faible (en moyenne de  $2 \text{ J}\cdot\text{L}^{-1}$ ) que dans les zones tempérées. En revanche, les variations temporelles étant

\* Correspondance et tirés à part: spouvrea@ifremer.fr

faibles, la nourriture particulière est toujours disponible. De premiers éléments de calculs en terme de capacité trophique montrent que les élevages d'huîtres perlières jouent un rôle négligeable au sein de l'écosystème par rapport aux stocks naturels de bivalves compétiteurs. © 2000 Ifremer/CNRS/IRD/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

## *Pinctada margaritifera* / matière en suspension / capacité trophique / huître perlière / atoll

### 1. INTRODUCTION

Au cours des quinze dernières années, la production de perles noires à partir de l'élevage de l'huître perlière à lèvres noires, *Pinctada margaritifera*, a pris une extension et une importance économique considérables en Polynésie française. Avec une production annuelle d'environ 6 t de perles en 1997, pour une valeur à l'exportation d'environ 840 millions de francs et près de 4 000 emplois directs, la perliculture est parvenue au deuxième rang des ressources du territoire, après le tourisme. Ce développement entraînant un risque de surexploitation du milieu, le Programme général de recherche sur la nacre (PGRN) a été lancé en 1992 dans l'atoll de Takapoto, afin d'étudier la capacité trophique des sites d'élevages.

Les caractéristiques du milieu lagonaire de cet atoll [20, 28, 56, 58, 59, 63] montrent que : a) la masse d'eau, relativement homogène, est plus pauvre que l'océan en sels minéraux mais plus riche en phytoplancton, b) l'hydrobiologie présente des variations saisonnières et inter-annuelles, c) le système benthique est très productif. Les travaux cités démontrent que l'atoll de Takapoto échange très peu avec l'extérieur, alors que Rougerie [56, 58] envisage des échanges entre le lagon et l'océan via la structure poreuse de la couronne récifale. Ces différents auteurs estiment, en outre, le temps de résidence des masses d'eau à plusieurs années. Des travaux plus récents [13–17] montrent que le phytoplancton est dominé par des cyanobactéries du genre *Synechococcus*, de petite taille ( $< 1 \mu\text{m}$ ), très abondantes (61 % de la biomasse phytoplanctonique totale) et très productives (55 % de la production primaire totale).

C'est dans ce milieu, que l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, est élevée en pleine eau sur des filières. Or, les relations entre le bivalve et son milieu de vie sont encore mal connues. Les travaux concernant la nutrition de *Pinctada margaritifera* [2, 45] et celle d'espèces voisines comme *P. fucata* [3, 12, 19] in-

diquent que, comme la plupart des bivalves, l'huître perlière est un organisme filtreur se nourrissant de particules en suspension dans l'eau, en particulier de phytoplancton. Une très récente étude [49] montre que ce bivalve retient complètement les particules de diamètres supérieurs à  $4 \mu\text{m}$  mais qu'il ne semble pas retenir efficacement les particules  $< 1 \mu\text{m}$  (notamment les *Synechococcus*), pourtant très abondantes dans les eaux du lagon. Dès lors, la disponibilité spatio-temporelle de la nourriture potentielle pour les élevages d'huîtres perlières devait être étudiée. Le Programme général de recherche sur la nacre a permis de suivre le milieu sur un cycle annuel, sur l'ensemble du lagon et en relation avec les paramètres météorologiques forçant le système.

### 2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

#### 2.1. Site étudié et généralités sur le milieu hydrologique

L'atoll de Takapoto est situé dans la partie nord-ouest de l'archipel des Tuamotu, par  $14^{\circ} 30'$  de latitude S et  $145^{\circ} 20'$  de longitude W, à environ 500 km dans le nord-est de Tahiti. Allongé selon un axe SW–NE, il est de forme elliptique (figure 1). La partie émergée de la couronne récifale entoure un lagon d'environ  $81,7 \text{ km}^2$  (18,7 km de long et 4,4 km de largeur moyenne). Il n'y a pas de passe mais la couronne récifale est interrompue par des chenaux peu profonds ou *hoas* [20] qui ne permettent que des échanges d'eau limités avec l'océan. Le lagon a une profondeur moyenne de 23 m [63] avec un maximum à 55 m. Le volume d'eau est estimé à environ  $1,3 \text{ km}^3$  [63]. En considérant une entrée d'eau de  $0,3 \text{ km}^3$  par an au travers de *hoas* peu fonctionnels, Sournia et Ricard [63] estiment à 4 ans le temps de résidence (temps moyen de séjour d'une masse d'eau venue de l'extérieur) et à 17 ans le temps de renouvellement quasi-total (99 %) du lagon.

## 2.2. Paramètres étudiés

L'estimation de la nourriture disponible pour les bivalves nécessite l'étude spatio-temporelle de différents paramètres hydrobiologiques. Face aux manques de données sur la nourriture des huîtres perlières dans l'atoll de Takapoto, les paramètres utilisés sont ceux mesurés communément dans les études de capacité trophique en milieux tempérés [30, 31]. La porosité du filtre (GF/C) a été choisie en fonction des caractéristiques courantes des branchies des bivalves [8, 33, 44, 55], choix récemment confirmé par les travaux de Pouvreau et al. [49] sur *P. margaritifera*.

Dix paramètres ont été mesurés pour caractériser l'eau (huit concernent directement la matière en suspension, et deux le milieu hydrologique) et cinq paramètres caractérisent les conditions météorologiques globales.

– Seston total (noté TPM), représentant la totalité de la matière particulaire contenue dans l'eau et retenue sur le filtre, seston minéral (ou matière inorganique particulaire, notée PIM) et seston or-

ganique (ou matière organique particulaire, notée POM).

– Protéines, lipides et glucides particuliers : leur somme, convertie en énergie, est représentative de la totalité de nourriture assimilable par les mollusques [67].

– Chlorophylle *a* et phéopigments, reflétant l'abondance du phytoplancton.

– Température de l'eau et salinité, caractéristiques physiques du milieu de vie des huîtres perlières.

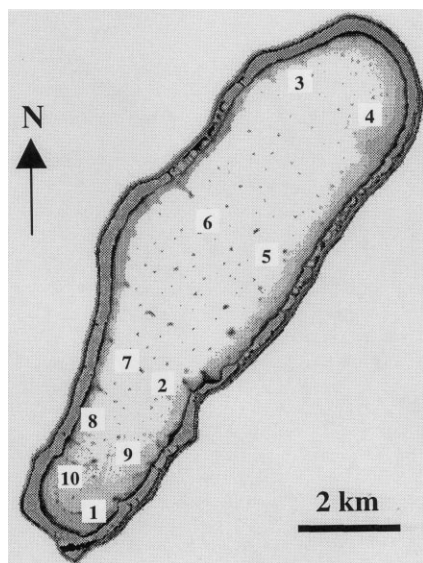
– Ensoleillement, précipitations, température de l'air, vent (direction et force), pression atmosphérique, permettant d'analyser l'effet des conditions météorologiques sur les paramètres hydrobiologiques (ces données sont relevées par Météo-France à la station automatique de l'atoll de Takarao, situé à 10 km de Takapoto).

## 2.3. Valeurs moyennes et variabilité des paramètres

Différents plans d'échantillonnage complémentaires ont été menés afin de dégager les grandes sources de variabilité et d'estimer au mieux la valeur moyenne des paramètres étudiés. À notre connaissance, aucune étude n'a été réalisée sur une année et sur l'ensemble du lagon pour les paramètres présentés. Un premier plan d'échantillonnage, le plus complet, avait pour objectif de dégager les grandes sources de variabilité. Il a été complété, par une approche spatiale plus fine (10 sites), et par des suivis temporels très fins d'une durée de 24 h.

### 2.3.1. Analyse des grandes sources de variabilité

Un plan d'échantillonnage stratifié du second degré [60] a été entrepris. Chaque mois (strate) d'octobre 1990 à septembre 1991, trois sites (unités primaires) très distants (sites 1, 2 et 3 ; *figure 1*) ont été suivis. Afin de prendre en compte une éventuelle variabilité journalière, cinq échantillons d'eau (unités secondaires) sont prélevés entre 6 et 18 h selon un pas de temps de 3 h à une profondeur équivalente pour les trois sites (8 m pour le site 1 et 10 m pour les sites 2 et 3). Comme l'échantillonnage des trois sites n'était pas possible dans la même journée, il a été réparti sur 3 j consécutifs. L'ensemble des paramètres (15)



**Figure 1.** Atoll de Takapoto et distribution spatiale des sites de prélèvement.

**Figure 1.** Takapoto atoll and spatial localization of the 10 sampling stations.

a donc été suivi sur 1 an, au rythme de cinq fois par jour et pendant 3 j par mois, soit 180 observations. La matrice  $15 \times 180$  a été analysée par la méthode de l'analyse en composante principale normée (ACP).

L'approche qualitative a été complétée par une estimation de la moyenne annuelle et une description quantitative des tendances dégagées par l'ACP. Les estimateurs de la moyenne annuelle et de sa variance sont les suivants:

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \sum_{u=1}^k y_{iju}}{nmk}$$

$$Var(\bar{y}) = \frac{\sum_{i=1}^n Var(\bar{y}_i)}{n^2}$$

Avec

$$Var(\bar{y}_i) = \frac{(1 - m/M) \sum_{j=1}^m (\bar{y}_{ij} - \bar{y}_i)^2}{m(m-1)} + \frac{m(1 - k/K) \sum_{j=1}^m \sum_{u=1}^k (y_{iju} - \bar{y}_{ij})}{mkM(m(k-1))}$$

$n$ : nombre de renouvellement (12 mois, strate);

$m$ : nombre de jours (unités primaires) échantillonnés dans un mois;

$k$ : nombre de prélèvements effectués (unités secondaires) dans une journée;

$y_{iju}$ : valeur du  $u^e$  prélèvement de la  $j^e$  journée du  $i^e$  mois.

### 2.3.2. Variabilité spatiale

En l'absence de variations spatiales périodiques, l'échantillonnage systématique s'avère aussi efficace et plus pratique à réaliser que l'échantillonnage aléatoire simple. Le suivi spatial a donc été effectué en dix points du lagon répartis systématiquement sur sa surface (figure 1). Pour rendre compte de la variabilité dans la colonne d'eau, deux profondeurs ont été choisies: le niveau 1 correspond à la profondeur d'élevage des huîtres perlières (environ 10 m), le niveau 2 se situe à 3 m au-dessus du fond. La prospection des sites a été effectuée dans un temps

minimum (de 6 à 11 h du matin) afin d'éviter toute variabilité due à l'évolution journalière éventuelle des cycles biologiques. Cet échantillonnage a été réalisé une fois par mois, pendant 15 mois (juillet 1990 à septembre 1991) pour la température, la salinité, les teneurs en protéines, lipides et glucides particuliers. Pendant les quatre derniers mois, la matière particulaire, la chlorophylle  $a$  et les phéopigments ont également été mesurés.

Il s'agit du même type de plan que précédemment, à savoir un plan stratifié (sur le mois) du deuxième degré (dix sites et deux profondeurs). Pour chaque paramètre, une analyse de variance à trois critères de classification, mois, site et profondeur (modèle aléatoire croisé à échantillons de même effectif [22]) permet d'analyser conjointement la variabilité saisonnière et spatiale (horizontale et verticale). L'ensemble des résultats de chaque analyse de variance est synthétisé dans un tableau général reprenant les différents paramètres et les différents niveaux (tableau I).

### 2.3.3. Variabilité nyctémérale

Pour étudier l'ampleur des variations nyctémérales et détecter la présence de rythmes éventuels, un échantillonnage systématique à différentes occasions a été réalisé selon un pas de temps de 3 h et sur une période de 24 h. En pratique, les prélèvements effectués lors du premier plan d'échantillonnage ont été occasionnellement complétés de manière à couvrir un cycle de 24 h. Ce fut le cas pour 1 j en janvier (site 1 à 8 m), un autre en février (site 2 à 10 m) et un dernier en mars 1991 (site 3 à 10 m), tous les paramètres étant pris en compte.

## 2.4. Techniques de mesure

### 2.4.1. Prélèvements et filtration

La température et la salinité sont mesurées respectivement au thermomètre à mercure au dixième de degré et au réfractomètre à 0,25 près.

Le volume prélevé par pompage est fonction du paramètre étudié et du type d'échantillonnage (aspect pratique lié au transport des échantillons en glacières). L'oligotrophie du milieu impose la filtration de volumes d'eau importants afin d'atteindre la sensibilité des méthodes de pesée ou dosages et d'éviter les problèmes liés aux micro-distributions spatiales:

**Tableau I.** Tableau récapitulatif des Anova (mois/site/profondeur) pour chacun des paramètres. Le premier chiffre indique la somme des carrés des écarts, le chiffre entre parenthèses correspond au nombre de degrés de liberté, le chiffre en italique correspond au seuil de signification.

**Table I.** Summary table of ANOVA (month/station/depth) for each parameter. The first number indicates sum of squares, the number in brackets is equal to the degree of freedom, the number in italics is the significance level.

Paramètres	Facteur mois	Facteur site	Facteur profondeur	SC résiduelle
<i>Température</i>	330,15 (12) <i>0,00</i>	1,60 (9) <i>0,04</i>	0,81 (1) <i>0,00</i>	18,95 (211)
<i>Salinité</i>	54,69 (13) <i>0,00</i>	1,45 (9) <i>0,10</i>	0,004 (1) <i>0,84</i>	21,12 (218)
<i>Seston minéral</i>	2,63 (3) <i>0,03</i>	3,54 (9) <i>0,18</i>	0,003 (1) <i>0,91</i>	14,84 (55)
<i>Seston organique</i>	0,65 (3) <i>0,00</i>	0,20 (9) <i>0,83</i>	0,01 (1) <i>0,59</i>	2,26 (55)
<i>Chlorophylle a</i>	0,34 (4) <i>0,00</i>	0,06(9) <i>0,14</i>	0,18 (1) <i>0,04</i>	0,30 (71)
<i>Phéopigments</i>	0,14 (4) <i>0,00</i>	0,01 (9) <i>0,38</i>	0,01 (1) <i>0,02</i>	0,09 (71)
<i>Glucides</i>	4 635,72 (14) <i>0,00</i>	899,87 (9) <i>0,03</i>	242,87 (1) <i>0,02</i>	11 858,56 (245)
<i>Lipides</i>	9 903,13 (14) <i>0,00</i>	1 495,12 (9) <i>0,00</i>	74,54 (1) <i>0,26</i>	14 162,45 (245)
<i>Protéines</i>	13 916,07 (14) <i>0,00</i>	677,60 (9) <i>0,20</i>	48,81(1) <i>0,35</i>	13 376,53 (245)

TPM, PIM, POM : 4 L en général et 3 L lors de la prospection spatiale des dix sites.

Protéines : 6 L.

Lipides et glucides : 4 L.

Chlorophylle *a* et phéopigments : 1 L.

Sur le site de prélèvement, la pompe est réglée au minimum de son débit, environ  $0,5 \text{ m}^3 \cdot \text{h}^{-1}$ . L'eau préfiltrée à  $200 \mu\text{m}$  est conservée en glacière, en bidons de 10 L, puis au laboratoire, dans un réfrigérateur.

Après une homogénéisation soignée, les volumes nécessaires sont répartis dans des éprouvettes graduées et sont filtrés selon les modalités décrites par Aminot et Chaussepied [4] sur filtres Whatman GF/C.

#### 2.4.2. Protocoles d'analyse

Chlorophylle *a* et phéopigments :

Les protocoles utilisés pour la chlorophylle *a* sont issus de Aminot et Chaussepied [4]. Les dosages sont effectués au fluorimètre Turner, après extraction à

l'acétone à 90 % et étalonnage à partir de chlorophylle *a* pure du commerce. Quelques millilitres d'hydroxycarbonate de magnésium à 0,5 % sont placés sur le filtre avant la filtration pour assurer une bonne conservation des échantillons. Les filtres sont conservés congelés à  $-18 \text{ }^\circ\text{C}$  dans des tubes à hémolyse protégés de la lumière.

Matière en suspension :

Les filtres GF/C pour la mesure du seston sont préalablement placés dans une nacelle d'aluminium, calcinés (1 h à  $480 \text{ }^\circ\text{C}$ ) puis rincés à l'eau distillée et séchés à l'étuve à  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  pendant 1 h. Ils sont ensuite prépesés. Après filtration, le filtre est rincé abondamment au formiate d'ammonium. Il est conservé dans une boîte de pétri dans un congélateur à  $-18 \text{ }^\circ\text{C}$ . Après transport, le filtre est remis à l'étuve 1 h à  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  et pesé au dixième de milligramme près. Il est ensuite placé au four à  $480 \text{ }^\circ\text{C}$  pendant 1 h pour la détermination du poids de matière minérale (PIM). Ceci permet la détermination en  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  du seston

total (TPM), du seston minéral (PIM) et du seston organique (POM).

Protéines, glucides et lipides :

Les filtres sont calcinés pendant une heure à 480 °C, puis congelés à -18 °C dans des tubes à hémolyse. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry et al. [37] après extraction par la soude normale. Le résultat est exprimé en milligrammes d'équivalent albumine de bœuf. Les lipides totaux extraits par un mélange de chloroforme et méthanol [10] sont analysés selon la technique de Marsh et Weinstein [41]. Le résultat est donné en milligrammes d'équivalent tripalmitate. Les sucres sont déterminés par la méthode de Dubois et al. [24] selon le protocole de Malara et Charra [40]. Les résultats sont exprimés en milli-

grammes d'équivalent glucose. Ces différents paramètres sont convertis en énergie selon les coefficients suivants :

Chlorophylle *a* : 2,8 J·µg<sup>-1</sup> [31]

Protéines : 23,64 J·mg<sup>-1</sup> [11]

Glucides : 17,15 J·mg<sup>-1</sup> [11]

Lipides : 39,5 J·mg<sup>-1</sup> [11]

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. Données météorologiques globales (figure 2)

La température de l'air montre une tendance saisonnière avec, en août 1991, un minimum de 26,8 °C

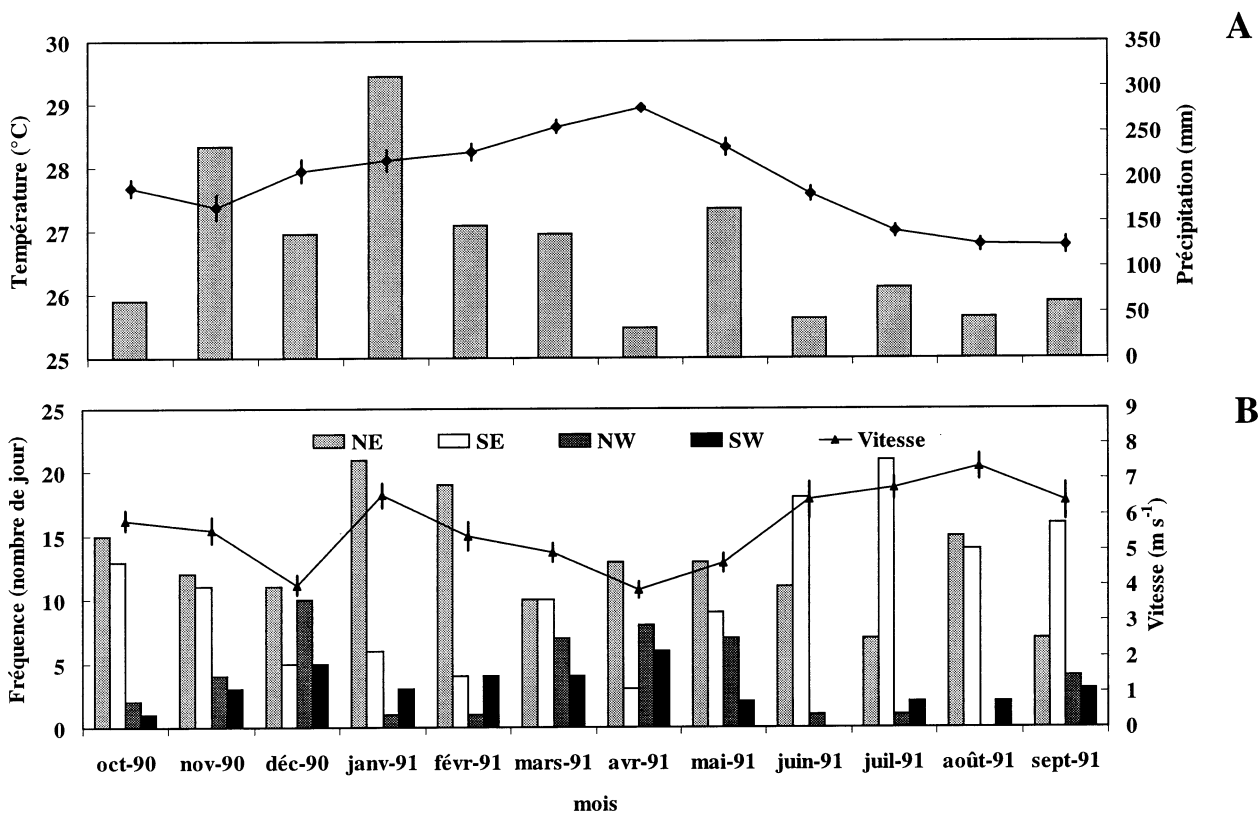
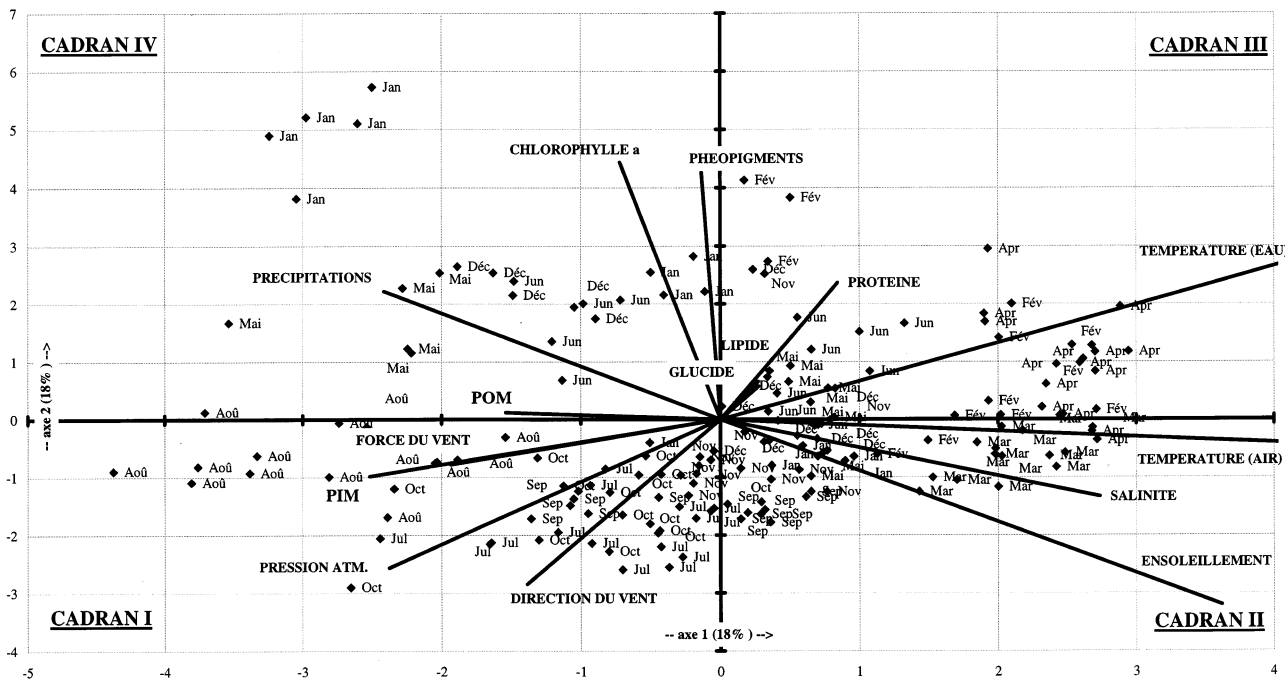


Figure 2. Graphe A : moyenne mensuelle (± SE) de la température de l'air (◆) et cumul mensuel des précipitations mesurés à Takarao (atoll voisin de Takapoto). Graphe B : fréquences mensuelles des directions du vent et moyenne mensuelle (± SE) des vitesses de vent mesurés à Takarao (atoll voisin de Takapoto). Source Météo-France.

Figure 2. Plot A: monthly mean (± SE) of temperature and monthly sum of precipitation measured on Takarao atoll (near Takapoto). Plot B: monthly frequency of wind direction and monthly mean of wind speed (± SE) measured on Takarao atoll (near Takapoto). Data from Météo-France.



**Figure 3.** Plan factoriel 1-2 de l'ACP menée sur les 15 variables et les 180 observations. Chaque observation (◆) est affectée d'un indicateur du mois de prélèvement.

**Figure 3.** Factorial plane (axis 1-2) of the principal components analysis (PCA) performed on 15 variables and 180 observations. Each observation (◆) is linked with a sign which indicates the sampling month.

( $\pm 0,1$  SE) et, en avril 1991, un maximum de  $28,9^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 0,05$  SE). Les précipitations sont plus fortes de novembre à mai avec des cumuls mensuels supérieurs à 100 mm (excepté pour avril), et beaucoup plus faibles de juin à octobre avec des cumuls mensuels toujours inférieurs à 100 mm. Les mois les plus ventés correspondent en général à l'hiver austral (de juin à octobre), à l'exception du mois de janvier 1991. La moyenne mensuelle des vitesses de vent approche ou dépasse alors  $6\text{ m s}^{-1}$ . La direction la plus fréquente est de dominante est (alizés E-NE ou E-SE), mais un schéma saisonnier existe avec dominante NW en été austral (lors du passage des systèmes dépressionnaires) et dominante SE (*Mara'amu*) en hiver austral.

### 3.2. Analyse des grandes sources de variabilité

#### 3.2.1. Résultats de l'ACP

L'ACP réalisée sur la matrice des 15 paramètres  $\times$  180 observations montre que les axes factoriels 1, 2 et 3 expliquent respectivement 18,4 %, 17,9 % et 10,9 %

de la variabilité totale. La variabilité est généralement assez dispersée sur l'ensemble des axes. Les deux premiers axes synthétisent 36 % de la variabilité, il en est de même pour le plan factoriel 1–3. L'analyse de la projection des variables et du nuage des observations révèle que seul le premier plan factoriel mérite une description détaillée. La projection des variables et des individus sur le plan factoriel 1–2 est présentée sur la *figure 3*. Une analyse par cadran (I, II, III et IV) est effectuée.

Dans le cadran I, la projection des variables montre une forte proximité entre la matière minérale (PIM), la force et la direction du vent, la pression atmosphérique et, de façon moindre, la matière organique (POM). Ces variables sont diamétralement opposées à la variable température de l'eau. Les observations de ce cadran ont été faites en hiver austral (juillet–octobre). Ainsi la matière minérale est plus élevée à cette période, saison pendant laquelle les vents sont les plus forts (généralement des alizés d'est à sud-est), la température de l'eau la plus basse et les pressions les plus hautes (conditions anticycloniques).

Dans les cadrans II et III, le nuage des variables montre une forte proximité entre l'ensoleillement, la température de l'air, la salinité et la température de l'eau, la teneur en protéines (à un degré moindre). Ces variables sont diamétralement opposées à la variable précipitations. Les observations de ces cadrans sont réalisées en été austral (principalement février, mars et avril). Ainsi, les plus fortes salinités sont atteintes durant les mois les plus secs de l'été austral lorsque l'ensoleillement et les températures sont maximales (février, mars, avril). La teneur en protéines semble aussi plus élevée à cette période.

Le cadran IV regroupe principalement les mois de décembre, janvier et mai et les variables précipitations, chlorophylle *a*, phéopigments et, dans une moindre mesure, la variable matière organique (POM).

Seules les variables lipides et glucides et certaines observations des mois de novembre, mai et juin sont mal représentées sur ce premier plan factoriel, mais les plans factoriels ultérieurs n'apportent rien de plus.

Ainsi, l'interprétation du premier plan factoriel de cette ACP dégage un effet saisonnier net entre : a) l'hiver austral (juillet–octobre), période de hautes pressions caractérisée par des alizés forts entraînant une augmentation de la teneur en matière minérale (PIM) et un abaissement de la température de l'eau ; b) la fin de l'été austral (février–avril) caractérisée par des salinités plus fortes, des températures élevées dues à un ensoleillement fort et des pluviométries plus faibles, la teneur en protéines semble aussi plus forte à cette période ; c) le début de l'été austral (décembre–janvier) dominé par les nuages et la pluie, où les teneurs en pigments chlorophylliens sont généralement un peu plus élevées.

### 3.2.2. Description détaillée par paramètre

#### Température :

Les sites 1, 2 et 3 subissent de façon identique la même tendance saisonnière, source prédominante de variation de la température (*figure 4*). L'amplitude annuelle de variation thermique est de 4 °C, la température variant entre 26,5 °C et 30,5 °C. Le cycle annuel se décompose en une période relativement fraîche, entre 26,5 °C et 27,5 °C de juillet à septembre (hiver austral), et une période chaude entre 29,5 °C et

30,5 °C de décembre à avril (été austral). La température moyenne est de 29 °C ( $\pm 0,09$  °C).

#### Salinité :

Il n'existe aucune différence entre les trois sites (*figure 4*). Sur la période étudiée, la salinité varie de 38,5 à 40. Aucun cycle précis ne peut être mis en évidence, mais il apparaît que la salinité est la plus forte en mars et en avril, mois les plus chauds et les plus secs. Sa valeur moyenne annuelle est de 39,2 ( $\pm 0,5$  °C).

#### TPM, PIM, POM :

Pour la fraction organique (POM) aucun cycle saisonnier ne peut être mis en évidence et aucun des sites ne se distingue des autres (*figure 4*). Les valeurs de POM varient de façon chaotique entre 0,20 mg·L<sup>-1</sup> à 0,50 mg·L<sup>-1</sup>. En revanche, une tendance à la diminution de la matière minérale (PIM) en été austral (de janvier à avril) est constatée. Les valeurs proches de 0,30 mg·L<sup>-1</sup> en avril passent à plus de 0,80 mg·L<sup>-1</sup> en hiver austral avec une variante selon les sites puisque le site 3 présente des valeurs généralement moins élevées que celles des sites 1 et 2 (*figure 4*). Les moyennes annuelles pour PIM et POM sont respectivement 0,53 mg·L<sup>-1</sup> ( $\pm 0,07$  IC) et 0,35 mg·L<sup>-1</sup> ( $\pm 0,03$  IC).

Le contenu en matière organique représente en moyenne 40 % de la TPM. Cette proportion varie avec la vitesse du vent, car les phénomènes de remise en suspension ont tendance à enrichir le seston par de la matière minérale.

#### Chlorophylle *a* et phéopigments :

Les concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments atteignent leurs maxima pendant l'été austral (plus particulièrement en janvier, février et avril). Si peu de différences apparaissent entre les trois sites, des décalages dans le temps semblent exister : le site 1 atteint son maximum de chlorophylle *a* en février alors que les sites 2 et 3 l'ont atteint en janvier. Une estimation de la moyenne annuelle de ces deux paramètres donne 0,28 µg·L<sup>-1</sup> ( $\pm 0,03$  IC) pour la chlorophylle *a* et 0,13 µg·L<sup>-1</sup> ( $\pm 0,01$  IC) pour les phéopigments.

#### Protéines, lipides et glucides :

Seule la teneur en protéines présente une tendance saisonnière nette: les valeurs obtenues en été austral (35 µg·L<sup>-1</sup>  $\pm 3,5$  IC) sont significativement diffé-



rentes (Anova, facteur saison,  $p < 0,05$ ) de celles de l'hiver austral ( $25 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1} \pm 2,5 \text{ IC}$ ). Pour les lipides et glucides, aucune tendance saisonnière n'a pu être extraite. Les estimations de la moyenne annuelle de ces trois composants biochimiques sont respectivement pour les protéines  $32 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1} (\pm 1,6 \text{ IC})$ , pour les lipides  $24 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1} (\pm 1,2 \text{ IC})$ , et pour les glucides  $21 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1} (\pm 1,1 \text{ IC})$ .

La somme des constituants biochimiques ne représente que  $80 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , soit 22 % de la matière organique (POM350  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ). Par conséquent, une grande partie de la matière organique est réfractaire à ce type d'analyses biochimiques.

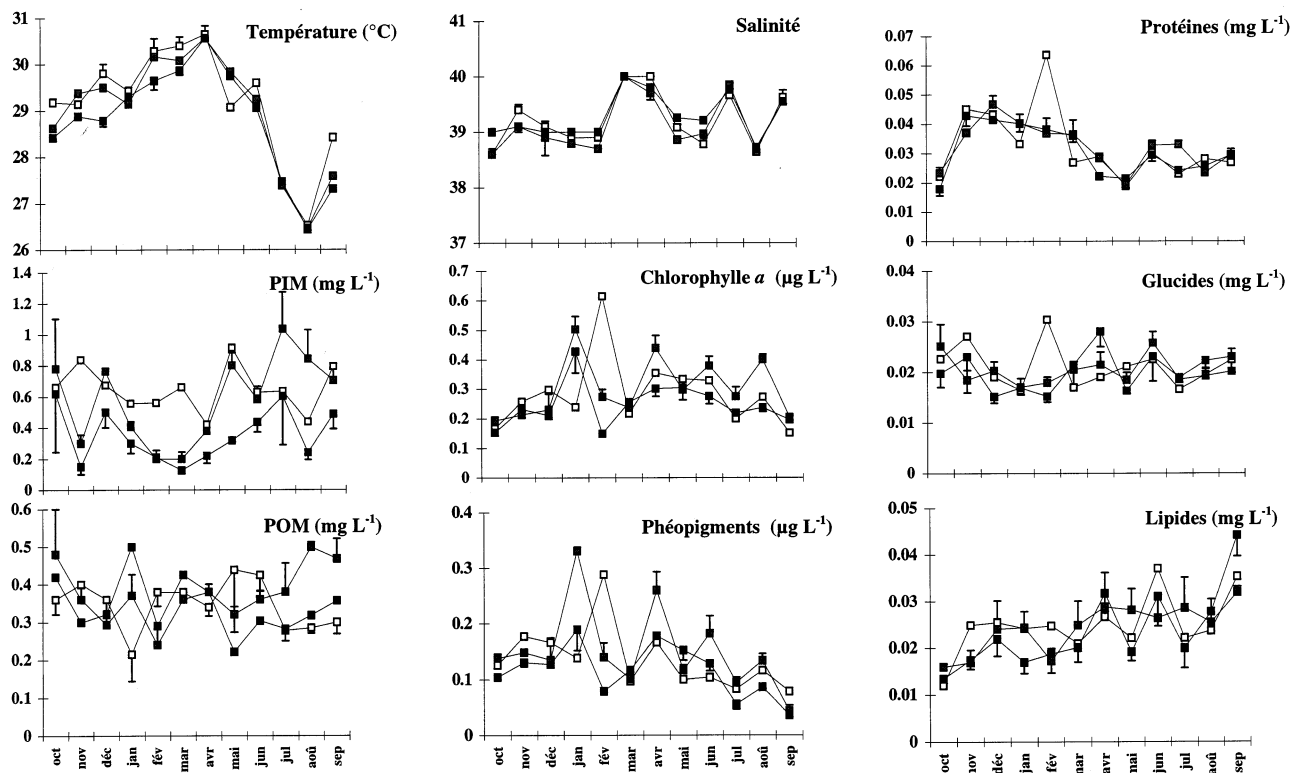
Le contenu énergétique de l'eau est calculé de deux manières différentes, soit en utilisant les conversions énergétiques des protéines, lipides, glucides, soit en

utilisant celles des pigments chlorophylliens. Dans les deux cas, le contenu énergétique résulte d'une combinaison linéaire des variables précédentes. Les estimations du contenu énergétique moyen sont respectivement  $2,06 \text{ J}\cdot\text{L}^{-1} (\pm 0,09 \text{ IC})$  et  $1,18 \text{ J}\cdot\text{L}^{-1} (\pm 0,12 \text{ IC})$  selon la méthode employée. La composante phytoplanctonique ne représente que la moitié du contenu énergétique global de la POM, qui lui-même risque d'être sous-estimé. Ceci indique l'existence d'une autre composante importante dans la POM du lagon.

### 3.3. Analyses complémentaires

#### 3.3.1. Échantillonnage spatial fin

Cet échantillonnage a été mené sur dix sites. Pour



**Figure 4.** Variations saisonnières de la température, de la salinité, de la matière minérale (PIM), de la matière organique (POM), de la chlorophylle *a*, des phéopigments et des P,L,G pour chacun des trois sites (S1 en blanc, S2 en gris, et S3 en noir). Pour plus de clarté, les barres d'erreur (SE) n'apparaissent que pour deux des trois sites.

**Figure 4.** Seasonal variations of temperature, salinity, mineral matter (Pim), organic matter (POM), chlorophyll *a*, phaeopigment and P, L, G for each of the three stations (Station 1 in white, St. 2 in grey, St. 3 in black). For more legibility, error bars (SE) are shown only for two of the three stations.

**Tableau II.** Moyenne et intervalle de confiance en fonction de la profondeur des paramètres pour lesquels l'Anova a montré un effet significatif.

**Table II.** Mean and interval of confidence of parameters according to depth sampling. Only parameters for which ANOVA showed a significant effect of depth were kept.

Paramètres	Moyenne à 8 m de la surface	Moyenne à 3 m au -dessus du fond
Température	28,3 °C ( $\pm 0,05$ )	28,2 °C ( $\pm 0,05$ )
Chlorophylle a	0,25 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ( $\pm 0,02$ )	0,28 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ( $\pm 0,02$ )
Phéopigments	0,10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ( $\pm 0,01$ )	0,12 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ( $\pm 0,01$ )
Glucides	20,9 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ( $\pm 1,1$ )	18,9 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ( $\pm 1,4$ )

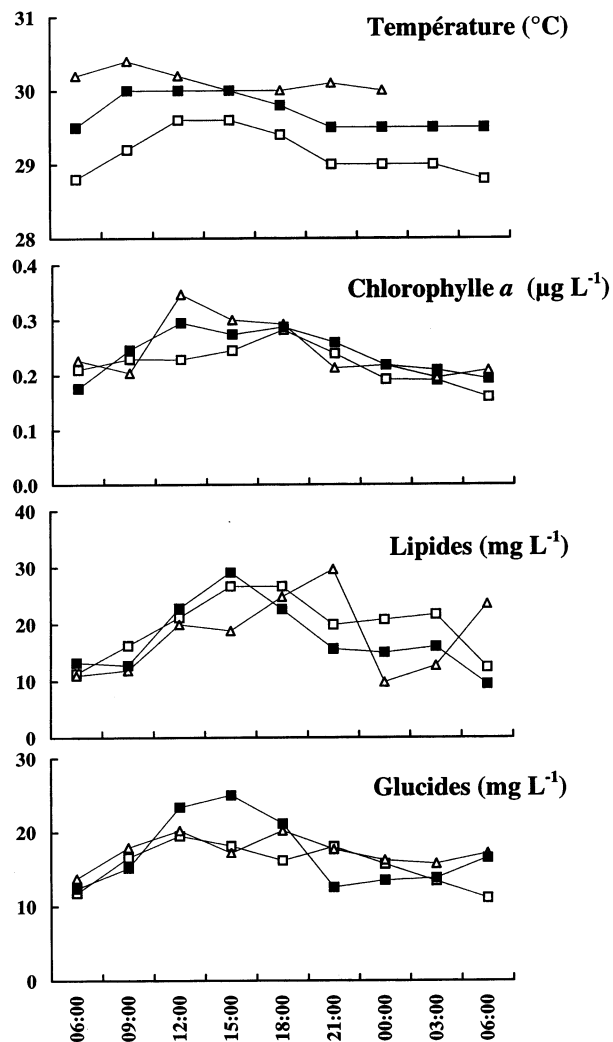
l'ensemble des paramètres la différence d'un mois à l'autre est significative ( $p < 0,05$ ), alors que les différences spatiales, selon le site ou la profondeur, sont plus occasionnelles (tableau III).

Les différences entre les deux profondeurs sont significatives ( $p < 0,05$ ) pour la température, la chlorophylle a, les phéopigments et les glucides (tableau II). La température dans la couche de sub-surface est très légèrement plus élevée (+0,1 °C) qu'à proximité du fond. Les glucides présentent une concentration de 20,9  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  dans la couche superficielle contre 18,9  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  à 3 m au-dessus du fond. À l'inverse, la teneur en pigments chlorophylliens est plus élevée vers le fond (+0,05  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ). Dans tous les cas, ces différences sont extrêmement faibles.

Les différences entre les sites ne sont significatives que pour trois paramètres : la température, les glucides et les lipides (tableau I). Les sites 1 et 10 présentent les températures les plus élevées : 28,4 °C ( $\pm 0,15$  IC) contre 28,2 °C ( $\pm 0,15$  IC) pour la plupart des autres sites. Pour les glucides, les sites déficitaires sont ceux du sud de l'atoll (1, 10, 9, 8 et 2), alors que les sites du centre et du nord de l'atoll ont des valeurs très légèrement supérieures. Pour les lipides, seul le site 2 (16  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1} \pm 0,2$  IC) apparaît déficitaire par rapport aux autres sites (22  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1} \pm 0,2$  IC). Ce site est le plus proche des ouvertures (hoas) de Orapa, et donc, de l'influence océanique. D'une façon générale ces différences spatiales, statistiquement significatives, sont très faibles.

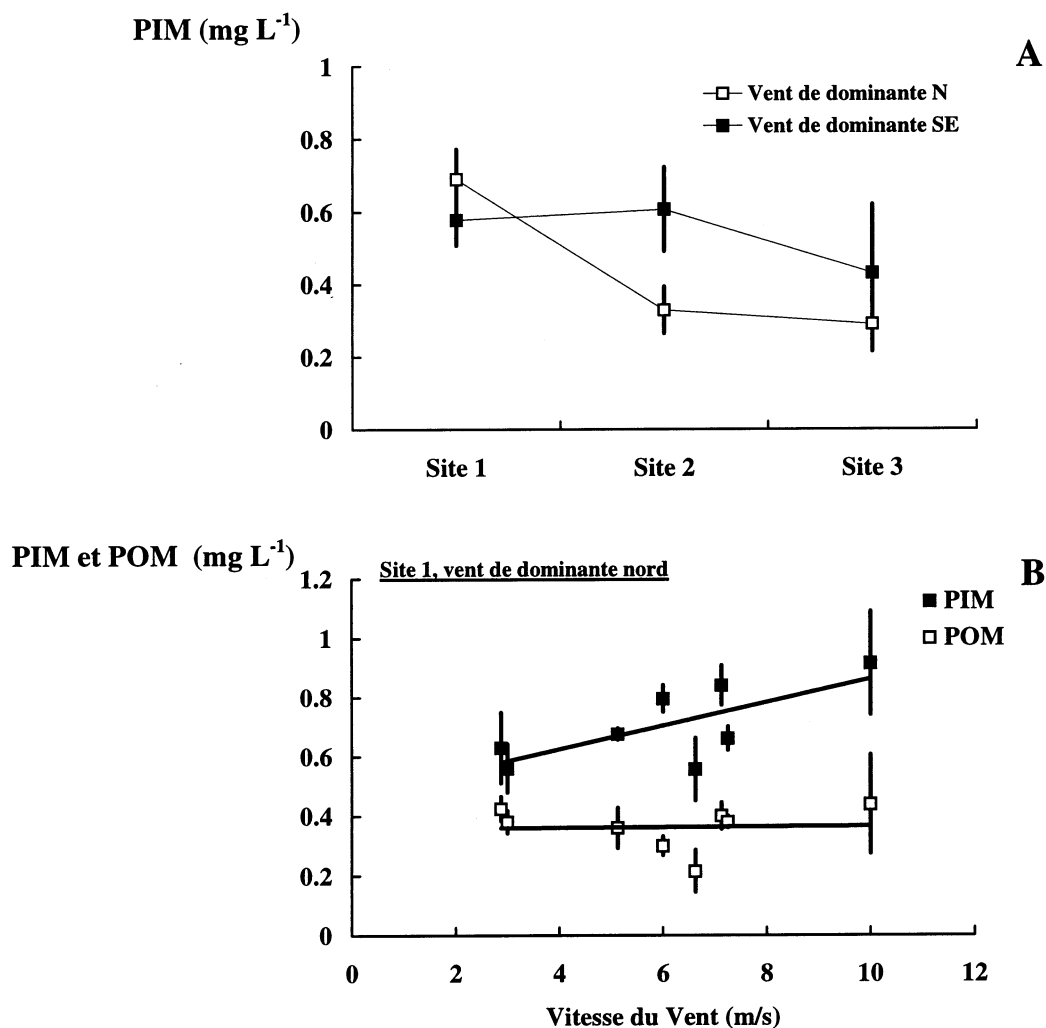
### 3.3.2. Variation nyctémérale

Des variations nyctémérales évidentes ont été mesurées pour quatre paramètres: la température, la chlorophylle a, les lipides et les glucides (figure 5). Les suivis de 24 h montrent globalement le même schéma d'évolution: les valeurs des paramètres sont minimales le matin à 6 h, et augmentent dans la journée pour atteindre leur maximum vers la fin de



**Figure 5.** Variations nyctémérales mesurées sur quatre paramètres lors de trois journées ensoleillées de l'été austral (10 janvier au site 1, 11 février au site 2 et 15 mars 1991 au site 3).

**Figure 5.** Night and day variations measured on four parameters during three sunny days of austral summer (January 10th - Station 1, February 11th - Station 2, March 15th 1991 - Station 3).



**Figure 6.** Graphe A : moyenne ( $\pm$  ES) pour trois sites (S1, S2 et S3) et en fonction de deux conditions de vent différentes. Dans les deux cas les vitesses de vent sont supérieures à  $4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Graphe B : relation établie au site 1 pour des vents de dominante nord entre la vitesse du vent et la teneur en matière minérale (PIM, ■) et organique (POM, □).

**Figure 6.** Plot A: means ( $\pm$  SE) for three stations (St.1, St.2 and St.3) according to two different wind conditions. In both cases, wind speeds are above  $4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Plot B: relationship between wind speed and mineral (Pim, ■) and organic (POM, □) matter established on station 1 for north wind.

l'après-midi (15 h–18 h) puis redescendent lentement pour reprendre une valeur proche de celle de la veille à 6 h du matin.

Ainsi, une augmentation journalière de la température de l'eau peut atteindre  $0,7 \text{ }^\circ\text{C}$  entre 6 h et 14 h. La chlorophylle *a* augmente durant la

journée jusque vers 18 h et diminue durant la nuit; en revanche les phéopigments ne suivent aucune tendance journalière particulière. La quantité moyenne de lipides augmente de  $15 \mu\text{L}^{-1}$  à 6 h à  $35 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  à 18 h. La valeur moyenne de glucides est minimale,  $18 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , à 6 h et atteint  $23 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  à 16 h.

### 3.3.3. Influence des conditions météorologiques

L'analyse en composantes principales a montré une corrélation entre la teneur en matière minérale et le vent. Une étude plus approfondie sur les sites 1, 2 et 3 confirme cette relation. La *figure 6* montre l'effet du site, l'effet de la direction du vent et de l'interaction (tous ces facteurs sont significatifs, Anova,  $p < 0,05$ ) sur la concentration en matière minérale (PIM). Ainsi par vent dominant du nord, le site 1 présente les valeurs de PIM les plus élevées, alors que les sites 2 et 3 présentent des valeurs beaucoup plus faibles. Par vent de dominante SE (*Mara'amu*) la matière minérale diminue au site 1 alors qu'elle augmente pour les sites 2 et 3 par comparaison avec la situation précédente.

Sur un seul site (site 1) et par vent dominant du nord (ceux qui ont le plus d'effet sur ce site) une relation positive et significative ( $R^2 > 0,5$ ) a été établie entre la PIM et la vitesse du vent (*figure 6*), alors que la POM reste totalement indépendante des conditions de vent ( $R^2 = 0$ ).

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Saisonnalité restreinte, rythme nyctéméral apparent

L'évolution saisonnière de la température présentée dans ce travail est tout à fait comparable à celle décrite par Rougerie [56] et Guérédrat et Rougerie [29]. Une tendance saisonnière se retrouve aussi pour la teneur en protéines, plus forte en saison humide qu'en saison sèche. Pour la chlorophylle *a*, cette étude montre, en saison humide, une valeur plus élevée déjà observée par Guérédrat et Rougerie [29] qui font l'hypothèse d'un cycle annuel pour ce paramètre. À un degré moindre, la salinité et la matière minérale ont une légère variabilité saisonnière. Enfin, aucune tendance saisonnière n'est mise en évidence pour les autres paramètres. La variabilité saisonnière observée à Takapoto restant de faible amplitude, il n'existe pas de période déficitaire dans la nourriture disponible pour les élevages d'huîtres perlières.

En revanche, la variabilité journalière est significative. La température, et les teneurs en chlorophylle *a*, en glucides et en lipides varient selon un rythme nyct-

théméral en accord avec les observations de Sournia et Ricard [63], Charpy et al. [17], Delesalle [23], selon lesquels [63] l'échelle de temps des processus biologiques est vraisemblablement très courte, de l'ordre de quelques jours. Ainsi, la saisonnalité de la température, de l'ensoleillement et des précipitations ne suffisent pas complètement à forcer le système à l'échelle annuelle.

### 4.2. Milieu globalement homogène et occasionnellement stratifié

Nos résultats sur la température et sur la chlorophylle *a* confirment l'isotropie du milieu lagunaire. Les valeurs de chlorophylle *a* données par Sournia et Ricard [63] durant l'hiver austral 1975 (variation de 0,14 à 0,46  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) s'inscrivent dans la gamme trouvée ici, mais ces auteurs signalent à Takapoto un gradient N–S de concentration en chlorophylle, qui n'est pas mis en évidence ici; soulignons que leur étude porte sur une courte période (une semaine en août 1975).

Notre étude a montré l'existence d'un léger gradient de PIM entre l'extrémité NE et l'extrémité SW du lagon. Ce phénomène est généralement observé pour des vents de secteur NE, c'est-à-dire lorsque l'extrémité SW de l'atoll est plus exposée aux phénomènes de remise en suspension. En revanche, ce schéma n'est plus valide quand soufflent les alizés de SE de l'hiver (*Mara'amu*). Le présent travail, mené sur une durée annuelle, montre que les différences spatiales, qui peuvent exister de temps à autre, s'annulent périodiquement pour laisser la vision d'un milieu relativement homogène à l'échelle annuelle. À l'inverse, dans les lagons de Moorea, Matavai, et Moruroa [23], des différences spatiales sont mises en évidence, mais ces lagons sont ouverts et les entrées océaniques y sont importantes.

Les mesures d'oxygène [56] montrent une parfaite oxygénation de l'ensemble du lagon: de 5,7 à 7,0  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  en surface, la teneur en oxygène ne descend pas en dessous de 4,8  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  sur le fond. Une telle homogénéité implique un processus de mélange. Parce que les arrivées d'eau par les *hoas* et à travers la couronne récifale sont négligeables, le vent est la principale cause de cette dynamique lagunaire. Rougerie [56] met en évidence une circulation interne

due au vent. Bien que très faible, elle crée un lent brassage régulier des eaux du lagon entraînant leur homogénéisation.

Pour la plupart des paramètres étudiés, les différences spatiales sont très restreintes (aussi bien horizontalement que verticalement) sur un bilan annuel. Ainsi l'absence de passe, ou de fortes entrées d'eau océanique, fait du lagon de Takapoto un milieu particulièrement homogène. De temps à autre, des gradients localisés sont responsables d'un bruit de fond à l'échelle annuelle, mais le lent brassage par les faibles courants lagonaires [56] réajuste périodiquement les niveaux. Il s'avère que les élevages sont globalement toujours soumis aux mêmes conditions de nourriture au sein du lagon de Takapoto.

### 4.3. Influence des conditions météorologiques

Le présent travail a mis en évidence, entre le vent et la teneur en matière minérale, une relation directe, qui traduit un phénomène de remise en suspension dû au vent (mesuré aux sites 1 et 2). En modifiant le contenu et la qualité du seston, ce phénomène peut affecter une grande partie de la masse lagonaire (les zones de 20 m de profondeur ou moins représentent plus de 40 % de la surface du lagon). Dans un milieu où la matière particulaire représente environ  $1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , l'apport par remise en suspension peut jouer un rôle important. Cette étude ne met en évidence qu'une modification de la teneur en matière minérale alors que Charpy [13] montre à Takapoto qu'une stratification sur la chlorophylle *a* est présente en période calme et disparaît dès que le vent souffle. Charpy et al. [14] observent aussi que le vent entraîne la remise en suspension de matière organique d'origine benthique; Torréton et Dufour [66] trouvent une corrélation positive entre le vent et l'abondance en bactéries. Arfi et Bouvy [6] et Arfi et al. [7] travaillant sur un autre milieu lagonaire tropical montrent que la remise en suspension due au vent peut modifier complètement le réseau trophique de ce milieu.

Magnier et Wauthy [39] observent un gradient de température faible mais significatif du NE vers le SW en décembre 1974, cette situation suivant une période très pluvieuse et venteuse. Un an après, en novembre 1975, les mêmes auteurs constatent l'absence de strati-

fication qu'ils relient à des conditions météorologiques relativement calmes. Ils montrent aussi l'influence des conditions météorologiques sur la présence ou l'absence d'une stratification haline.

Les conditions météorologiques jouent donc un rôle déterminant dans les variations à court terme dans la physico-chimie et la matière particulaire des eaux du lagon. En outre, il faut noter que des conditions particulières (longue période de calme, fortes précipitations...) risquent d'avoir des répercussions non négligeables sur les élevages, mais généralement réduites dans le temps.

### 4.4. Composition de la matière organique particulaire (POM)

Le présent travail s'est limité à une quantification de la matière organique sans en donner la composition taxinomique. D'une façon générale, la matière en suspension regroupe les cyanobactéries, les bactéries, les pico-eucaryotes, les micro-algues et les protozoaires (protistes), le zooplancton, les agrégats et la matière détritique.

Les cyanobactéries présentes dans la colonne d'eau à Takapoto sont essentiellement du genre *Synechococcus* [17] et *Prochlorococcus* [16] dont les concentrations respectives sont en moyenne de 54 000 à 191 000  $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$  et 10 000 à 50 000  $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$ . Des observations récentes montrent que les bactéries occupent une place importante en nombre, avec en moyenne  $1,2 \times 10^6 \text{ cell}\cdot\text{mL}^{-1}$ , mais qu'elles ne représentent qu'une faible biomasse et surtout une faible production, environ 10 % de la production phytoplanctonique [66]. L'abondance en pico-eucaryotes (plancton  $< 2 \mu\text{m}$ ) a été estimée récemment [15, 17] et avoisine 4 000  $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$  [17]. L'abondance en micro-algues ( $> 2 \mu\text{m}$ ), beaucoup plus faible, varie entre 2 à 2 000  $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$  [63]. Quantitativement, la dominance des dinoflagellés ( $> 50\%$ ) est nette. La population algale est ensuite constituée par les coccolithophoridés (25 %) puis par les diatomées. Les nano- et micro-zooplancton (les protozoaires) ont été principalement étudiés par Le Borgne et al. [34], et plus récemment par Loret [36]. Les estimations sont variables selon les méthodes employées, de l'ordre de 5 % de la matière organique totale. Leur rôle en tant qu'intermédiaire trophique entre les cyanobactéries,

les bactéries et l'huître perlière est très probable (e.g. [25]). La biomasse en méso-zooplancton [51], en moyenne 47 à 61  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , se compose pour l'holoplancton de copépodes (notamment *Paracalanus parvus*, *Acartia fossae*, et *Calanopia minor*), d'appendiculaires, d'amphipodes, et de chaetognathes (*Sagitta oceanica*) et pour le méroplancton de larves de poissons, de gastéropodes et de lamellibranches. Il faut noter la présence de méduses, le *kea kea* (*Linuche unguiculata*), entre décembre et avril.

Pour beaucoup de ces compartiments taxinomiques, les rapports P/B sont compris entre 1 et 2  $\text{j}^{-1}$  [17, 62, 63]. Par conséquent, ces milieux semblent caractérisés par de rapides *turn-over* comme Furnas [26] l'a déjà indiqué pour d'autres milieux tropicaux. Ainsi, même si la teneur en POM paraît faible, son renouvellement est très rapide.

#### 4.5. Comparaison avec d'autres milieux

##### Température et Salinité :

La température du lagon de Takapoto suit le même schéma d'évolution que celle de l'océan environnant [52], mais avec une plus grande amplitude qui s'explique par le confinement des eaux et l'absence de relation avec l'océan. Ce confinement des eaux du lagon de Takapoto se traduit aussi par une salinité de 39, pour seulement 36 dans l'océan environnant. Le degré de confinement varie d'un atoll à l'autre : par exemple à Rangiroa (atoll ouvert) la salinité est identique à celle de l'océan [28] alors qu'à Tairao (atoll fermé en voie de comblement) elle s'élève à 43 [21]. Certains atolls peuvent présenter des salinités très basses, de l'ordre de 10, comme par exemple l'atoll de Niau (L. Charpy, comm. pers.).

##### TPM :

Des différences existent avec les lagons d'îles hautes de Polynésie où Ricard et Rougerie [54] trouvent une charge sestonique variant entre 2 et 10  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  dans le lagon de port Phaeton à Tahiti, due à l'apport des rivières affluentes. Dans le lagon fermé de Scilly (archipel de la Société), elle varie de 6 à 14  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  [53]. Blanchot et al. [9] mesurent à Tikehau (atoll ouvert des Tuamotu) une charge sestonique de 2  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  en avril 1986.

##### Chlorophylle *a* et phéopigments :

La concentration en chlorophylle *a* reflète la biomasse en micro-algues, en pico-eucaryotes et en cyanobactéries. Le *tableau III* permet de comparer la teneur en chlorophylle *a* mesurée à Takapoto avec celle d'autres milieux de Polynésie française et du Pacifique. Cette constance d'une teneur très basse en pigments chlorophylliens, constatée dans cette région du Pacifique, s'oppose aux conditions des milieux tempérés où la valeur absolue est beaucoup plus élevée et la composante saisonnière beaucoup plus forte (1 à 20  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ) [27, 31, 48].

##### Protéines, lipides, glucides :

Ce type de dosage est généralement utilisé pour définir la nourriture potentielle des bivalves [27, 31, 32, 46, 48, 67]. La somme PLG est en moyenne de 77  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  et représente 22 % du seston organique. Cette méthode ne permet pas d'analyser la totalité des composants. En milieu tempéré, plusieurs auteurs [32, 43, 47, 64, 67] montrent que la somme des constituants biochimiques représente moins de 20 % du seston organique, les valeurs pouvant varier avec la saison.

D'un point de vue global, la somme PLG ne représente que 22 % du seston organique; comme dans de nombreux autres sites, une bonne partie de la matière organique particulière reste réfractaire aux analyses biochimiques; elle est généralement d'origine détritique. Ceci est à rapprocher des travaux de Charpy et Charpy-Roubaux [18] qui montrent à Tikehau que 85 % du carbone organique particulière est d'origine détritique, en bon accord avec les 20 % de matière non détritique dans la présente étude. A contrario, Navarro et Thompson [46] extraient 70 % des constituants biochimiques lors du *bloom* estival, à une période où la matière détritique occupe une place minoritaire.

D'un point de vue qualitatif, la matière organique à Takapoto est composée de 1/3 de protéines, 1/3 de glucides et 1/3 de lipides. La teneur en lipides est donc particulièrement élevée. Dans un autre milieu, Parache et Massé [48] donnent une teneur en lipides équivalente, en raison de l'abondance des dinoflagellés riches en acides gras essentiels. La même explication peut être avancée pour le lagon de Takapoto, où les dinoflagellés sont largement majoritaires [63]. Ces

**Tableau III.** Tableau comparatif de la teneur en chlorophylle *a* dans différents atolls.**Table III.** Chlorophyll *a* value in several Polynesian islands.

Site de prélèvement	Teneur lagonaire en $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Teneur océanique en $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Référence
<i>Amanu</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,14	0,05	[14]
<i>Haraiki</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,32	0,05	[14]
<i>Hikuenu</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,20	0,05	[14]
<i>Hiti</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,25	0,05	[14]
<i>Kauehi</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,15	0,05	[14]
<i>Marokau</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,21	0,05	[14]
<i>Mururoa</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,22–0,40	0,08	[57]
<i>Nihiru</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,13	0,05	[14]
<i>Raiatea</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,10–0,30	–	[57]
<i>Rangiroa</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,16	0,05	[14]
<i>Reka-Reka</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,10–0,20 0,43	0,08 0,05	[28] [14]
<i>Taiaro</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,32	0,05	[14]
<i>Takapoto</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,23	0,05	[14]
<i>Tekokota</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,03	0,05	[14]
<i>Tepoto sud</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,17	0,05	[14]
<i>Tikehau</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,17	0,05	[14]
<i>Toau</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,14	0,05	[14]
<i>Tuanake</i> ( <i>Tuamotu</i> )	0,14	0,05	[14]
<i>Punaauia</i> ( <i>Tahiti</i> )	0,12	0,09	[42]
<i>Port Phaeton</i> ( <i>Tahiti</i> )	0,20	0,09	[54]
<i>Tiahura</i> ( <i>Moorea</i> )	0,10	0,20	[35]
<i>Tiahura</i> ( <i>Moorea</i> )	0,05–0,46	0,03–0,21	[23]
<i>Hiva-oa</i> ( <i>Marquises</i> )	2,32	2,32	[61]
<i>Kaneobe Bay</i> ( <i>Hawaï</i> )	1,00–2,30	–	[65]

valeurs élevées en lipides sont originales par rapport aux milieux tempérés où les protéines et les glucides dominant généralement devant les lipides qui ne représentent souvent que 10 % du total [32].

Notons que les rapports protéines/chlorophylle (en moyenne 113), glucides/chlorophylle (en moyenne 70) et protéines /glucides (en moyenne 1,6) se rapprochent des valeurs données pour le phytoplancton vivant [5, 38].

#### 4.6. Nourriture potentielle pour les élevages et capacité trophique globale

Dans ces milieux lagonaire, l'énergie disponible, calculée à partir des PLG (en moyenne  $2 \text{ J}\cdot\text{L}^{-1}$ ), montre que la nourriture potentielle pour les bivalves est faible, mais remarquablement constante tout au long de l'année. À titre de comparaison, en milieu tempéré (Marennes-Oléron, France) l'énergie disponible varie de 10 à  $120 \text{ J}\cdot\text{L}^{-1}$  [27].

L'analyse de la matière organique totale (POM) conduit à la même conclusion. Avec une valeur moyenne de  $0,35 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  de matière organique, l'eau de ces milieux lagonaire paraît pauvre vis-à-vis des stocks de bivalves, naturels ou en élevage. Une récente étude [49] permet de montrer que, pour grandir assez rapidement dans ces milieux apparemment pauvres, l'huître perlière, comme d'autres bivalves tropicaux, développe de très fortes capacités de filtration. En reprenant les résultats sur le taux de filtration (environ  $1500 \text{ L}\cdot\text{j}^{-1}$  pour une huître perlière de 2 ans [49]) et le stock total d'huîtres en élevage dans le lagon de Takapoto (2 millions d'individus [50]), des premiers éléments en matière de capacité trophique du lagon de Takapoto peuvent être avancés. Par exemple, à l'échelle du lagon, la consommation des cheptels en élevage ne représente que 0,05 % de la biomasse totale en matière organique et 0,33 % de la production primaire de ce milieu. On constate que la place des huîtres perlières en élevage est peu importante au sein de l'écosystème. Pour l'ensemble des bivalves-compétiteurs (750 millions d'individus, toutes espèces confondues [1]), les besoins de la population totale de bivalves présente dans le lagon de Takapoto sont beaucoup plus élevés : 5 % de la biomasse totale en matière organique et 37 % de la matière apportée par la production primaire. Ces premiers calculs mon-

trent que si les élevages occupent une place insignifiante dans le lagon de Takapoto, les compétiteurs potentiels semblent être des éléments déterminants dans l'étude de la capacité de ces milieux à supporter une activité de conchyliculture. Une approche beaucoup plus complète sur la capacité trophique de ces milieux, actuellement en cours, fera l'objet de futures publications.

## Remerciements

Ce travail, financé dans le cadre du Programme général de recherche sur la nacre, a impliqué de nombreuses personnes que les auteurs remercient sincèrement : S. Bougrier (Crema) et P. Geairon (Ifremer la Tremblade) pour l'aide dans la réalisation des dosages biochimiques; l'équipe du SRM de Takapoto sous la direction de G. Haumani pour l'accueil et l'assistance exemplaire sur le terrain ; l'Ifremer Tahiti, notamment J. Tiapari, G. Jonquières, H. Teissier, P. Levy et C. Soyez pour les analyses de laboratoire et les innombrables prélèvements sur le terrain, enfin C. Bacher et J. Prou (Crema) pour leurs conseils en statistiques.

## RÉFÉRENCES

- [1] Addessi L., Estimation des stocks de bivalves autres que la nacre dans l'atoll de Takapoto, rapport PGRN, Tahiti 5, 1997, 11 p.
- [2] Alagarswami K., Dharmaraj A., Chellam A., Velayudhan T.S., Larval and juvenile rearing of black-lip, pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus), *Aquaculture* 76 (1989) 43–56.
- [3] Alagarswami K., Dharmaraj A., Velayudhan T.S., Chellam A., Victor A.C.C., Gandhi A.D., Larval rearing and production of spat of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould), *Aquaculture* 34 (1983) 287–301.
- [4] Aminot A., Chaussepied M., Manuel des analyses chimiques en milieu marin, Cnexo (éd.), 1983, 395 p.
- [5] Antia N.J., MacAllister C.D., Parsons T.R., Stepens K., Strickland J.D.H., Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere, *Limnol. Oceanogr.* 8 (1963) 166–183.
- [6] Arfi R., Bouvy M., Size, Composition and distribution of particles related to wind-induced resuspension in a shallow tropical lagoon, *J. Plankton Res.* 17 (1995) 557–574.
- [7] Arfi R., Guiral D., Bouvy M., Wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon, *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 36 (1993) 587–604.
- [8] Bayne B.L., Newell R.C., Physiological energetics of marine molluscs, in: Wilbur K.M. (Ed.), *The mollusca*, vol. 4, 1983, pp. 407–515.
- [9] Blanchot J., Charpy L., Le Borgne R., Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago), *Mar. Biol.* 102 (1989) 329–339.
- [10] Bligh E.G., Dyer W.F., A rapid method of total lipid extraction and purification, *Can. J. Biochem. Physiol.* 37 (1959) 911–917.
- [11] Brody S., *Bioenergetics and growth*, Reinhold, 1945, 309 p.
- [12] Chang M., Hong J.S., Huh H.T., Environmental conditions in the pearl oyster culture grounds and food of *Pinctada fucata martensii* (Dunker), *Ocean Res.* 10 (1988) 67–77.
- [13] Charpy L., Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia), *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 145 (1996) 133–142.
- [14] Charpy L., Dufour P., Garcia N., Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia), *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 151 (1997) 55–65.
- [15] Charpy L., Blanchot J., Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162 (1998) 51–70.
- [16] Charpy L., Blanchot J., *Prochlorococcus* contribution to phytoplankton biomass and production of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago), *C. R. Acad. Sci. Paris* 319 (1996) 131–137.
- [17] Charpy L., Blanchot J., Lo L., Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus* spp.) à la production phytoplanktonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto, Tuamotu, Polynésie française), *C. R. Acad. Sci. Paris* 314 (1992) 395–401.
- [18] Charpy L., Charpy-Roubaux C.J., Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia), *Hydrobiologia* 207 (1990) 43–52.
- [19] Chellam A., Biology of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould), *CMFRI* 39 (1987) 13–20.
- [20] Chevalier J.P., Denizot M., Ricard M., Salvat B., Sournia A., Vasseur P., Géomorphologie de l'atoll de Takapoto, *J. Soc. Océanistes* 35 (1979) 9–18.
- [21] Chevalier J.P., Salvat B., Le lagon de l'atoll de Taiaro, in: *Les écosystèmes lagonaires de Polynésie française, état des connaissances*, Orstom (éd.), Papeete, 1984, pp. 116–117.
- [22] Dagnélie P., *Théorie et méthodes statistiques, applications agronomiques*, tome II, (2<sup>e</sup> éd.), 1975, 463 p.
- [23] Delesalle B., *Écologie du phytoplancton des lagons de Polynésie française*, thèse, École pratique des hautes études, 1990, 214 p.
- [24] Dubois F., Gilles A., Hamilton J.K., Rebecs P.A., Smith F., Colorimetric method for determination of sugar and related substances, *Anal. Chem.* 28 (1956) 350–356.
- [25] Dupuy C., Le Gall S., Hartmann H.J., Breret M., Retention by the oyster *Crassostrea gigas* of ciliates and flagellates from a natural community in Charente oyster ponds: protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 177 (1999) 165–175.



- [26] Furnas M.J., Net in situ growth rates of phytoplankton in an oligotrophic, tropical shelf ecosystem, *Limnol. Oceanogr.* 36 (1991) 13–29.
- [27] Gouletquer P., Étude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*, thèse, univ. Bretagne occidentale, Brest, 76, 1989, 210 p.
- [28] Gros R., Jarrige F., Fraizier A., Le lagon de Rangiroa, in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie française, état des connaissances, Orstom (éd.), Papeete, 1984, pp. 111–113.
- [29] Guéredrat J.A., Rougerie F., Étude physico-chimique et planctologique du lagon de l'atoll de Takapoto, rapp. Orstom, Nouméa, 1978, 39 p.
- [30] Héral M., Bacher C., Deslous-Paoli J.M., La capacité biotique des bassins ostréicoles, in: L'homme et les ressources halieutiques, J.P. Troadec (éd.), Ifremer, 1989, pp. 225–259.
- [31] Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., Transfert énergétique entre l'huître *C. gigas* et la nourriture potentielle dans un bassin ostréicole: premières approches, *Oceanis* 9 (1983) 169–194.
- [32] Héral M., Razet D., Maestrini S., Garnier J., Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron, apport énergétique pour la nutrition de l'huître, CIEM, CN 1980/L 44, 1980, 14 p.
- [33] Jorgensen C.B., Bivalve filter-feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology, Olsen and Olsen (éd.), 1990, 140 p.
- [34] Leborgne R., Blanchot J., Charpy L., Zooplankton of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago) and its relationship to particulate matter, *Mar. Biol.* 102 (1989) 341–353.
- [35] Legendre L., Demers S., Delesalle B., Harnois C., Biomass and photosynthetic activity of phototrophic picoplankton in coral reef waters (Moorea Island, French Polynesia), *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47 (1988) 153–160.
- [36] Loret P., Rôle des protistes dans la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*, action de recherche n°11, rapp. PGRN II, 1998, 38 p.
- [37] Lowry O.M., Roseborough N.I., Farrand A.L., Randall R.J., Protein measurement with the folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.* 193 (1951) 107–116.
- [38] MacAllister C.D., Parsons T.R., Strickland J.D.H., Primary productivity at station 'p' in the North East Pacific Ocean, *J. Cons.* 25 (1960) 240–259.
- [39] Magnier Y., Wauthy B., Esquisse hydrologique du lagon de Takapoto (Tuamotu), Cah. Orstom Sér. Oceanogr. 14 (1976) 279–287.
- [40] Malara G., Charra R., Dosage des glucides particuliers selon la méthode de Dubois, note de travail, St. Zool. Villefranche sur mer, 1972, 5 p.
- [41] Marsh J.B., Weinstein D., Simple charring method for determination of lipids, *J. Lipids Res.* 7 (1966) 574–576.
- [42] Martin M., Contribution à l'étude du picoplankton des lagons de Tahiti (archipel de la Société, Polynésie française), DEA univ. Fr. Pac., 1989, 39 p.
- [43] Menzel D.W., Ryther J.N., Distribution and cycling of organic matter in the oceans, in: D.W. Hood. (éd.), Organic matter in natural waters, College, Alaska, 1970, pp. 31–54.
- [44] Mohlenberg F., Riisgard H.U., Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves, *Ophelia* 17 (1978) 239–246.
- [45] Nasr D.H., Feeding and growth of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* (L.) in Dongonab Bay, Red Sea, *Hydrobiologia* 110 (1984) 241–245.
- [46] Navarro J.M., Thompson R.J., Seasonal fluctuations in the size spectra, biochemical composition and nutritive value of the seston available to a suspension-feeding bivalve in a subarctic environment, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 125 (1995) 95–106.
- [47] Parache A., Massé H., Croissance de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) sur filières en mer ouverte en Méditerranée Nord Occidentale, *Haliotis* 15 (1986) 163–171.
- [48] Parache A., Massé H., Influence des facteurs du milieu sur le cycle biologique de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) en élevage sur corde dans l'anse de Carteau (côte méditerranéenne française), *Haliotis* 16 (1987) 137–147.
- [49] Pouvreau S., Jonquières G., Buestel D., Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particles sizes, *Aquaculture* 176 (1999) 295–314.
- [50] Prou J., Bennett A., Tiapari J., Haumani G., Évaluation des stocks de nacres, *Pinctada margaritifera*, en élevage à Takapoto (Polynésie française), rapp. PGRN-phase II, Tahiti, 1999, 33 p.
- [51] Renon J.P., Zooplankton du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie française), *Ann. Inst. Océanogr.* 53 (1977) 217–236.
- [52] Renon J.P., Hydrologie du lagon de Faaa, in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie française, état des connaissances, Orstom (éd.), Papeete, 1984, pp. 94–95.
- [53] Ricard M., Delesalle B., Le lagon de Scilly, in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie française, état des connaissances, Orstom (éd.), Papeete, 1984, 107–109.
- [54] Ricard M., Rougerie F., Baie de Port-Phaeton, in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie française, état des connaissances, Orstom (éd.), Papeete, 1984, pp. 92–94.
- [55] Riisgard H.U., Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of northeast American bivalves, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45 (1988) 217–233.
- [56] Rougerie F., L'environnement de l'atoll de Takapoto-Tuamotu, caractéristiques générales du milieu liquide lagunaire de l'atoll de Takapoto, *J. Soc. Océanistes* 33 (1979) 35–45.
- [57] Rougerie F., Le milieu liquide lagunaire en Polynésie française, rapp. Orstom, Tahiti., 1983, pp. 1–41.
- [58] Rougerie F., Nature et fonctionnement des atolls des Tuamotu (Polynésie française), *Oceanol. Acta.* 18 (1995) 61–78.
- [59] Salvat B., Richard G., Atoll de Takapoto, archipel des Tuamotu, Proc. 5th. Int. Coral Reef Congr., Tahiti, 1985, pp. 325–367.

- [60] Scherrer B., Techniques de sondage en écologie, in: S. Frontier (éd.), Stratégies d'échantillonnage en écologie, Masson, 1983, pp. 63–162.
- [61] Sournia A., Abondance du phytoplancton et absence de récifs coralliens sur les côtes des îles Marquises, C. R. Acad. Sci. Paris 282 (1976) 553–555.
- [62] Sournia A., Ricard M., Production primaire planctonique dans deux lagons de Polynésie française (île de Moorea et atoll de Takapoto), C. R. Acad. Sci. Paris 280 (1975) 741–743.
- [63] Sournia A., Ricard M., Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, îles Tuamotu), Vie et milieu 26 (1976) 243–279.
- [64] Strickland J.D.H., Research on the marine planktonic food web at the Institute of Marine resources: a review of the post seven years of work, Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev. 10 (1972) 349–414.
- [65] Taguchi S., Laws E.A., Patterns and causes of temporal variability in the physiological condition of the phytoplankton community in Kaneohe Bay, Hawaiï, J. Plankton Res. 9 (1987) 1143–1157.
- [66] Torréton J.P., Dufour P., Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon, Aquat. Microb. Ecol. 11 (1996) 251–261.
- [67] Widdows J., Fieth P., Worrall C., Relationship between seston available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*, Mar. Biol. 50 (1979) 195–207.