

Nature et fonctionnement des atolls des Tuamotu (Polynésie Française)

Atoll
Eau interstitielle
Nutrients
Endo-upwelling

Atoll
Interstitial water
Nutrients
Endo-upwelling

Francis ROUGERIE

ORSTOM, B.P. 529 - Papeete, Tahiti, Polynésie Française.

Present adress : Riviera park B3, 1160, Route de Grasse, 06600 Antibes, France.

Reçu le 6/09/94, révisé le 8/12/94, accepté le 13/12/94.

RÉSUMÉ

Les 77 atolls de l'archipel des Tuamotu constituent des singularités bio-géomorphologiques du champ océanique oligotrophe du Pacifique Sud. Ces barrières récifales coralliennes, ponctuellement surmontées d'îlots sableux (motu), ensèrent des lagons dont les propriétés hydrologiques s'écartent de celles de l'océan en fonction de leur degré de confinement : les eaux lagonaires peuvent être plus salées, moins salées et eutrophes, les coraux étant alors remplacés par des macro-algues et tapis de cyanophycées. À l'échelle de l'archipel, l'invariance des caractéristiques géomorphologiques des barrières récifales, quel que soit l'âge (1 à 50 millions d'années) et la superficie (2 à 1600 km²) des atolls, soutient une unicité fonctionnelle qui semble indépendante des contraintes océaniques de surface. Les données recueillies par forages et prélèvements interstitiels dans différents compartiments d'atolls (récif barrière, pinnacle, motu, lagon) révèlent de fortes concentrations en sels nutritifs et CO₂ dissous. Les anomalies de distribution verticale des paramètres conservatifs (salinité, He-3, CFC) indiquent que les eaux interstitielles récifales sont alimentées à partir du niveau océanique intermédiaire (EAI) ; une deuxième fonction d'entrée est constituée par l'injection par les houles d'eau océanique de surface (ETS), ce qui maintient la forte porosité-perméabilité de la couronne récifale et en assure l'oxygénation. Une évaluation des bilans des sels nutritifs à partir des droites de mélange EAI/ETS indique que 44 à 66 % des nutriments présents dans le système interstitiel récifal (SIR) sont amenés par advection verticale interne (nutriments neufs), l'autre partie étant régénérée *in situ*. Ces données tendent à confirmer la validité du modèle de fonctionnement des récifs par endo-upwelling géothermique : ce processus basé sur une thermo-convection de l'eau interstitielle récifale permet, comme pour un upwelling, l'arrivée de nutriments neufs en zone éclairée et donc une productivité élevée des systèmes autotrophes, constitués en ce cas par les communautés algo-coralliennes. L'endo-upwelling a également une dimension hydrothermale, ce qui lui confère une grande stabilité temporelle et permet de rendre compte des phénomènes d'altérations et de cimentations (diagenèses) des différents compartiments de l'atoll. Les récents et destructeurs épisodes de blanchissement des coraux en Polynésie pourraient être liés à une disparition momentanée du flux thermo-convectif interstitiel, en réponse à un contenu thermique excédentaire de l'océan, et constituer ainsi le signe précurseur d'une dégénérescence récifale à grande échelle.

ABSTRACT

Nature and functioning of the atolls of Tuamotu archipelago (French Polynesia).

The 77 atolls of the Tuamotu Archipelago (French Polynesia) constitute bio-geomorphological singularities in the oligotrophic oceanic field of the South Pacific. These open-ocean atoll reefs are locally overlaid by sandy islets (motu) and encompass lagoons with hydrological properties that are different from oceanic water, according to their degree of enclosure. Lagoonal waters may be more or less saline and eutrophic than oceanic water. In eutrophic lagoons, corals are replaced by macro-algae and cyanobacterial mats. At the archipelago scale, invariance in the geomorphologic patterns of the atoll reefs, despite differences in age (1 to 50 million years) and in size (2 to 1600 km²) underline functional similarities which appear to be independent of surface oceanic constraints. Data gathered from boreholes and their interstitial waters and in several atoll subdivisions (barrier reef, pinnacle, motu, lagoon) show high contents of dissolved nutrients and CO₂. Anomalies in the vertical distribution of conservative parameters (salinity, He-3, CFC) indicate that reef interstitial waters are recharged from the Antarctic Intermediate Water (AIW). A second component comes from direct injection of surface tropical water (STW) by surge waves which preserve the high porosity-permeability of the reef rim and allow its oxygenation. An evaluation of the nutrient budgets obtained by drawing the mixing lines AIW/STW shows that half the nutrient content of the interstitial waters is brought up by internal vertical advection which provides new nutrients; the other half is regenerated *in situ*. These data tend to confirm the validity of the model of reef/atoll functioning by geothermal endo-upwelling. This process controls, by a thermo-convection of the interstitial reef water, the arrival of new nutrients in the photic layer to support the high productivity of autotrophic systems, which in this case are alga-coral communities. The endo-upwelling also has a hydrothermal component which confers great stability and makes it possible to take into account different processes of alteration and cementation in each of the atoll's subdivisions. Recent lethal coral bleaching events in Polynesia may be linked to a temporary breakdown of the interstitial thermo-convective flux in consequence of the abnormal ocean warming, and be viewed as a harbinger of coral-reef decay.

Oceanologica Acta, 1995, 18, 1, 61-78.

Formation de l'archipel des Tuamotu

Les 77 atolls de l'archipel des Tuamotu (fig. 1) et le presque-atoll des Gambier sont issus d'une histoire tectonique longue et complexe synthétisée par le modèle de Scott et Rotondo (1983) ; un point chaud, situé au sud-est de l'archipel, dans la zone des îles Pitcairn (25° S, 125° W) matérialise une faiblesse locale de la lithosphère par où les magmas pâteux constitutifs de l'asthénosphère peuvent s'infiltrer, gagner le plancher océanique et former des volcans actifs. Après émergence de ces îles basaltiques, leur périphérie peut être colonisée par des colonies coralliennes puis par un récif frangeant dont la croissance se fera vers le haut, au fur et à mesure de l'enfoncement par subsidence. Le processus de genèse récifale peut alors se poursuivre, conformément au modèle de Darwin (1842) ; récif frangeant de haute énergie, récif barrière (avec lagon étroit), presque-atoll (lorsque la superficie du lagon devient supérieure à la superficie de l'île basaltique), atoll avec lagon central. Ce modèle, basé sur le phénomène d'enfoncement isostasique (subsidence) – refroidissement du socle volcanique originel, doit être complété par une composante eustatique qui prend en compte les variations du niveau marin ; la dernière transgression holocène s'est traduite par

une élévation de 125 m du niveau océanique entre – 18 000 ans et – 5 000 ans, soit 1 à 4 cm/an (Bard *et al.*, 1990). L'écosystème corallien constructeur de récif doit donc, pour pouvoir se maintenir en zone océanique éclairée, croître *ad minima* au même rythme que la somme subsidence + transgression (Fagerstrom, 1987). Dans le cas contraire, le récif est progressivement ennoyé, cesse toute activité constructive et finit par mourir (Neumann et MacIntyre, 1985). Ce taux élevé de mortalité récifale est illustré par la découverte de nombreux atolls ennoyés et de guyots (dont le sommet est à une profondeur supérieure à 200 m), y compris dans l'archipel des Tuamotu (Le Suavé *et al.*, 1984). Les principales phases qui ont permis l'édification de la chaîne des atolls des Tuamotu, leur localisation géographique et leur niveau d'affleurement actuel avec l'océan peuvent se résumer ainsi (Guille *et al.*, 1993) :

- Apparition il y a 70 à 40 Ma, à partir du plancher océanique, d'une activité éruptive sous-marine de type point chaud dans le secteur sud-est des Gambier-Pitcairn, et création d'îles basaltiques pouvant émerger.
- Dérive de ces îles avec leur plaque tectonique vers l'ouest-nord-ouest à une vitesse d'environ 11 cm/an. Début des processus d'érosion.

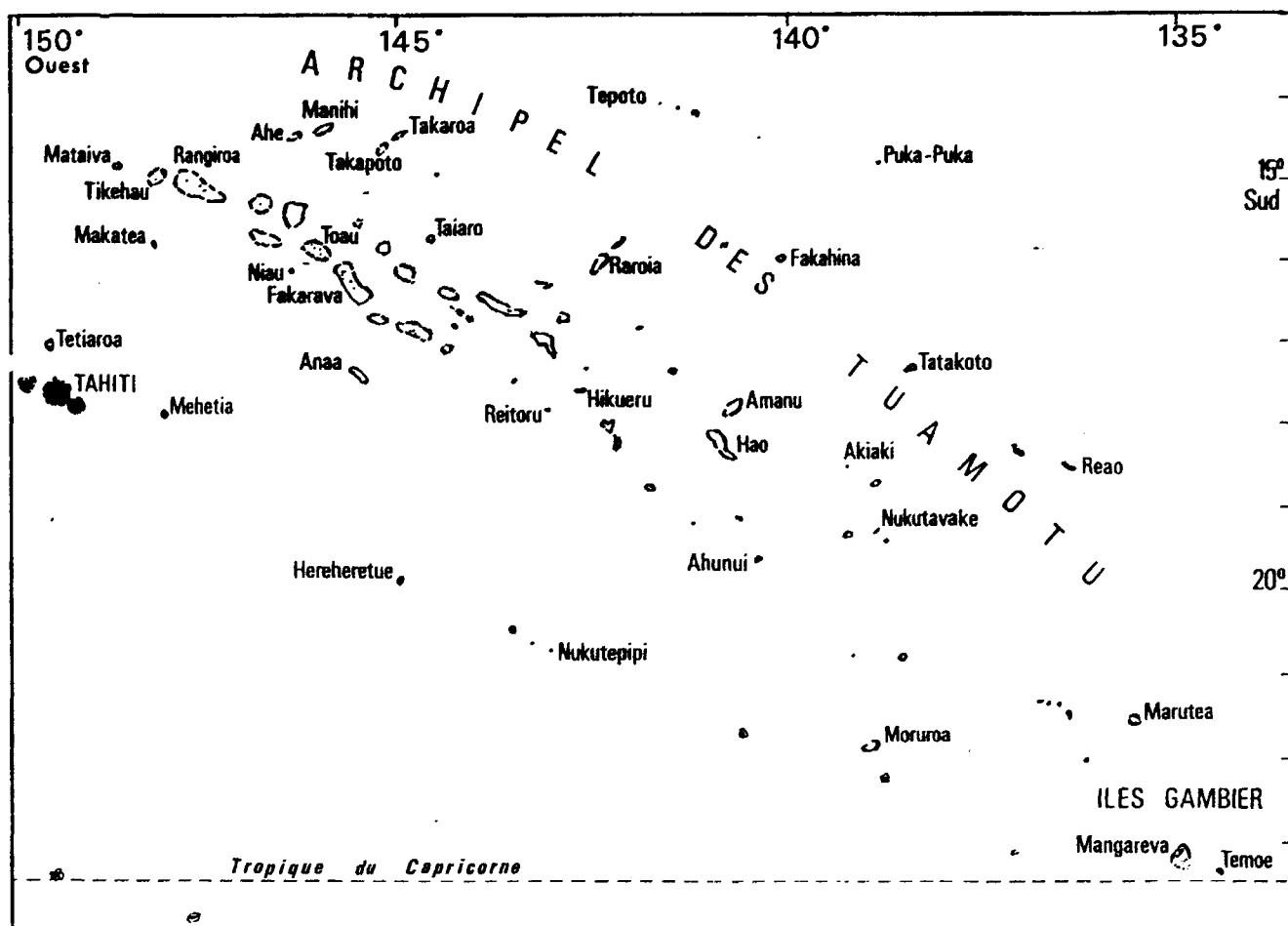


Figure 1

Archipel des Tuamotu et îles Gambier (Polynésie Française). Les 77 atolls de cet archipel affleurent au niveau océanique actuel ou sont légèrement soulevés (Niau + 5 m, Makatea + 111 m).

Map of the archipelago of Tuamotu and Gambier islands (French Polynesia). The 77 atolls of that archipelago are close to or slightly above oceanic level (Niau + 5 m, Makatea + 111 m).

– Installation de récifs frangeants de haute énergie à la périphérie de ces îles. Début de l'enfoncement par subsidence et développement de récifs-barrières enserrant leurs lagons, jusqu'à la fin de la phase presque atoll.

– Disparition totale des parties basaltiques émergées : phase atoll océanique.

Si l'on définit l'âge de ces atolls par la fin des émissions volcaniques, on obtient des âges croissant de l'est vers l'ouest de l'archipel : 0,45 Ma pour les Gambier, 10 Ma pour Mururoa, et 50 Ma pour Rangiroa (Buïgues *et al.*, 1993).

Traits géomorphologiques des atolls

La construction des édifices récifaux est essentiellement due à l'activité des polypes hexacoralliaires qui forment des colonies coralliennes (scleractiniaires hermatypiques) aux squelettes constitués d'aragonite. Avec le temps cette aragonite tend à se transformer en calcite, voire en dolomie. Ces transformations diagénétiques ont tendance à renforcer la résistance de l'édifice récifal, face aux diverses agressions océaniques (houles, cyclones, tsunamis) et chi-

miques (érosion, karstification). Des algues calcaires et encroûtantes contribuent également à lier les coraux et organismes benthiques et donc à améliorer la tenue mécanique des récifs. Le soubassement des atolls, issu d'un volcanisme originaire du réservoir magmatique situé dans le manteau, est constitué de basaltes tholéitiques et alcalins (Guille *et al.*, 1993). Du fait de l'inexorable enfoncement de l'édifice par subsidence/subduction (isostasie) ou lors de transgression marine (eustasie) une forte capacité de croissance de l'écosystème algo-corallien est nécessaire pour maintenir la partie haute du récif en affleurement avec l'océan (Pirazzoli *et al.*, 1988). Ce maintien en zone superficielle éclairée est vital pour la survie récifale puisque les micro-algues symbiontes (zooxanthelles) présentes à l'intérieur des polypes coralliens ne peuvent survivre et se développer qu'avec une forte irradiation lumineuse : la disparition des coraux à partir de 50-70 mètres, même en eau très limpide, montre le caractère limitant de ce facteur (Gattuso *et al.*, 1993). Les atolls des Tuamotu sont donc représentatifs d'édifices récifaux ayant traversé avec succès les différentes étapes du schéma de formation Darwinien et dont les caractéristiques géomorphologiques (Montaggioni, 1985 ; Guilcher, 1988) peuvent être schématisées en trois points :

– pente récifale externe à 30-60 % d'angle constituée par des colonies coralliennes, des algues et espèces encroûtantes et benthiques, des sédiments calcaires bio-cimentés. La partie haute ou crête récifale est striée de sillons encadrés par des éperons de croissance corallienne. Des algues roses coiffent cette crête soumise en permanence au déferlement des houles océaniques (Salvat, 1983).

– couronne récifale affleurante de largeur variable (moyenne 100 m, extrema 50 à 1 000 m) prolongée par un platier d'arrière-récif s'étirant vers le lagon. Ce platier peut être surélevé (1 à 5 mètres), recouvert d'une dune sédimentaire et atteindre le stade d'île basse boisée ou motu. La surface occupée par les motu est très variable d'un atoll à l'autre : elle peut être très faible, de l'ordre de 10 % de la surface de la couronne (Atolls de Toau et de Kaukura), ou atteindre 100 % (atoll fermé de Taiaro).

– lagon, de profondeur variable, selon les secteurs et les atolls : de 60 mètres pour les plus profonds (Fakarava) à moins de 10 mètres (Mataiva) voire quelques mètres (Puka-Puka) : leur volume est compris entre 0,03 km³ (Nukutepipi) et 30 km³ (Rangiroa) et le rapport des surfaces motu/atoll entre 10⁻³ (Temoe) et 1 (Nukutavake). Des sédiments carbonatés blancs occupent la quasi-totalité de ces fonds lagonaires, d'où peuvent s'élever des constructions calcaires élancées (pinacles) ou des récifs tabulaires : ces pinacles et récifs lagonaires ont un degré d'abondance très variable d'un lagon à l'autre, ou d'un secteur lagonaire à l'autre (Bonvallot *et al.*, 1994).

Des pénétrations d'eaux océaniques peuvent se faire par-dessus les platiers affleurants ou par des chenaux peu profonds (< 1 m), les Hoa. Des passes plus profondes et de largeurs variables permettent des échanges plus importants avec l'océan et l'évacuation de l'excès d'eau (ensachage) accumulé par fortes houles ou tempêtes. Sur les 77 atolls des Tuamotu, 10 ont deux passes (Rangiroa, Toau), 22 ont une passe (Tikehau, Fakarava), 40 sont des atolls fermés sans passe (Anaa, Takapoto), quatre ont un lagon totalement comblé (Aki-Aki, Nukutavake), un atoll est soulevé à + 110 m (Makatea). L'existence des atolls comblés correspond à un stade où les blocs et débris coralliens cassés, arrachés et poussés par les vagues océaniques dans les lagons ont entièrement comblé ceux-ci. Ces atolls étaient donc probablement dépourvus de passes et donc sans possibilité d'exporter leur trop-plein sédimentaire. Les atolls à passes sont à la fois grands (200 à 1 600 km²) et profonds (10 à 50 m, moyenne de l'ordre de 20 mètres) du fait que les courants sortants peuvent évacuer des sédiments calcaires, évitant ainsi un comblement progressif de la vasque lagonaire (Rougerie *et al.*, sous presse). Ces courants sortants peuvent atteindre des vitesses de 5 à 10 nœuds (passes de Tikehau, de Fakarava, de Hao) lorsque la pénétration des houles de tempête entraîne une surcote (+ 0,3 à 1 m) du niveau des lagons. Quant aux atolls fermés, ils sont de tailles intermédiaires [superficie moyenne 30 km², extrêmes 2 km² (Tepoto) et 184 km² (Anaa)] et possèdent des lagons généralement peu profonds (moyenne inférieure à 10 mètres). Cette esquisse de typologie s'applique également aux atolls des autres archipels de Polynésie : quel que soit leur degré d'ouverture sur l'océan, de comblement ou de surélévation, tous ces atolls ont en commun une caractéristique géomorphologique majeure, le récif-barrière corallien et sa couronne affleurante avec

éperons-sillons. De ce point de vue, essentiel par ce qu'il sous-tend au plan fonctionnel, tous les atolls sont semblables, mais chaque lagon est particulier.

Ces lagons sont donc des structures d'ordre second (voire d'ordre zéro pour les lagons comblés) alors que la barrière récifale représente la structure d'ordre premier, sans laquelle les atolls ne sauraient exister. C'est en effet la croissance de la couronne récifale qui assure la pérennité de l'île-atoll, une fois le dernier piton basaltique enfoncé sous le niveau du lagon et progressivement recouvert de sables calcaires. Outre la croissance des coraux, une des clefs de la réussite repose sur le processus de cimentation maximale de la matrice récifale, qui soude entre eux les squelettes des coraux morts (Aissaoui et Purser, 1986), donnant ainsi à l'assise carbonatée la robustesse nécessaire pour résister au pilonnage constant des houles et tempêtes (Bourrouilh Le Jan et Talandier, 1985). Un atoll peut donc être défini comme un édifice organogène qui, dans un contexte de haute énergie océanique, se construit et se cimente à sa périphérie et s'ensable à l'intérieur.

CARACTÉRISTIQUES HYDROGÉOLOGIQUES DES ATOLLS

Base de données

Des données concernant les propriétés hydrologiques et physico-chimiques des lagons, nappes phréatiques, eaux sub-lagonaires et interstitielles ont été recueillies au cours de missions réalisées depuis 1974 et concernent une vingtaine d'atolls de l'archipel des Tuamotu. Certaines missions, touchant en particulier des atolls inhabités, ont été effectuées avec les N.O. *TAINUI*, *CORIOLIS* et *MARARA*. Les investigations les plus complètes ont bénéficié des capacités logistiques et analytiques des antennes-laboratoires installées par divers organismes, notamment à Takapoto et Rangiroa (antenne EVAAM), Mururoa (antenne SMSR/SMCB/CEA) et Tikehau (antenne ORSTOM). Sur cet atoll cinq forages (de 9 à 35 m de profondeur) ont été réalisés en 1988-1989 et équipés de façon permanente de polytubes, permettant des prélèvements d'eau interstitielle pour un total de 24 niveaux. Pendant la période 1989-1993, 25 missions de prélèvements et analyses y ont été effectuées. Les mesures *in situ* de température, salinité, pH et oxygène ont été réalisées avec des sondes autonomes YSI et YEO-KAL. Les échantillons recueillis ont été analysés en léger différé (quelques heures) sur les paramètres suivants : salinité, nutriments (NO₂, NO₃, NH₄, PO₄, SiO₄), oxygène, pH, alcalinité et potentiel redox. Les méthodes analytiques sont celles décrites dans la partie traitant de l'environnement océanique (Rancher et Rougerie, même volume). Des prélèvements et conditionnements spécifiques ont été faits pour des analyses ultérieures d'He-3, CFC, ¹⁸O, ¹³C, etc. dans divers laboratoires spécialisés (CEA-Saclay, LODYC-ORSTOM-Paris).

Les eaux lagonaires

Elles sont constituées d'eau océanique de la couche de surface 0-100 m (Eau Tropicale Sud, ETS) ayant déferlé par-dessus le platier de la couronne récifale ou ayant pénétré à

marée montante par les chenaux et accès (hoa ou passe). Ces eaux en transit ont un temps de résidence lagonaire qui, selon les conditions hydroclimatiques et saisonnières, peut s'exprimer en semaines ou mois (Lenhardt, 1989). L'existence des atolls fermés, majoritaires aux Tuamotu, amène à relativiser la signification physique de cette notion de temps de résidence et à la limiter à une approche empirique portant sur les processus apparents d'échanges océan-lagon à différentes échelles de temps (Andrews et Pickard, 1990). Plusieurs cas sont à considérer :

– Lorsque l'eau océanique peut pénétrer dans le lagon par des hoa, mais sans pouvoir en ressortir, l'évaluation du temps de résidence à partir des bilans de sels et d'eau donne des chiffres différents, de l'ordre de plusieurs mois à plusieurs années (Magnier et Wauthy, 1976). Cette dispersion est due au fait que ces lagons sont sursalés car, soumis à une évaporation prépondérante, ils perdent une tranche d'eau douce de 0,5 à 1 m/an, remplacée par un volume équivalent d'eau océanique de salinité 36 : leur salinité peut atteindre 41 à Takapoto et 43,5 à Taiaro (fig. 2), l'excès de sel étant évacué par percolation de l'eau sursalée et à forte densité à travers les parois de l'atoll (Rougerie, 1979, 1983) ce qui évite à ces lagons d'être transformés en "Mer Morte". Dans le cas de Taiaro, la densité maximale mesu-

rée ($\sigma_t \geq 28$) est équivalente à celle de l'Eau Antarctique Intermédiaire, et semble constituer le maximum-maximum consécutif à ce processus de régulation par percolation.

– Certains lagons sont à l'inverse moins salés que l'océan, bien qu'ils soient soumis au même bilan E-P positif. Cette situation de dessalure permanente, observée dans les lagons de Niau et de Mataiva (Delesalle, 1985) implique que la nappe phréatique fournisse un volume d'eau douce supérieur au volume perdu par évaporation. Comme ces atolls sont légèrement surélevés (+ 2 à + 5 m), par rapport au niveau océanique actuel, ils possèdent un motu annulaire à la fois large et quasi continu ; il s'ensuit que le volume d'eau phréatique accumulé en saison des pluies peut être du même ordre de grandeur que le volume des ces petits lagons, dont la salinité peut ainsi être abaissée au dessous de 30 (fig. 2).

– Les lagons semi-comblés (Puka-Puka) ou comblés (Aki-Aki, Nukutavake) sont imprégnés d'eau interstitielle dont la couche supérieure (nappe phréatique) est alimentée par la pluie. La fertilité du « lagon » s'exprime alors par l'existence d'une cocoteraie dont la forte productivité semble en inadéquation avec la faiblesse des intrants allochtones (Jamet et Trichet, 1987).

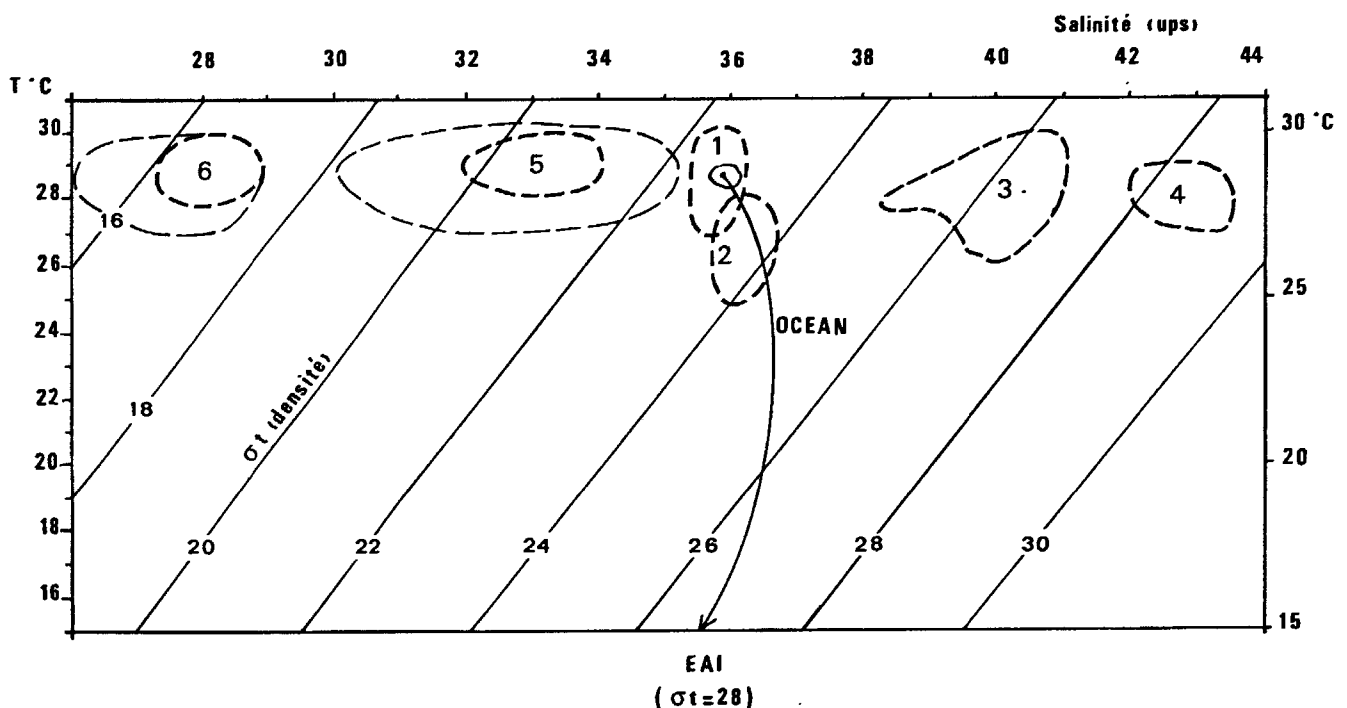


Figure 2

Distribution des eaux de certains lagons d'atolls en fonction de leur température (°C), salinité (ups) et densité [$\sigma_t = (d-1)1000$].

1. Tikehau (Relevés 1988-1993) ; 2. Mururoa (Rougerie *et al.*, 1984) ; 3. Takapoto (Rougerie, 1979) ; 4. Taiaro (Relevés 1975, 1985, 1992) ; 5. Mataiva (Relevés 1985 et 1992) ; 6. Niau (Landret, 1978) ; Océan (Rancher et Rougerie, même volume).

Les lagons ouverts (1 et 2) s'écartent peu des conditions océaniques alors que les lagons fermés peuvent être sursalés (3 et 4) ou moins salés (5 et 6) que l'océan et ce malgré un même bilan Évaporation-Précipitation positif. Les écarts de densité vont donc contrôler les réajustements ioniques et hydrauliques avec l'océan, à travers les parois poreuses et perméables des atolls.

Lagoonal water properties for some atolls : temperature (°C), salinity (practical salinity unit) and density [$\sigma_t = (d-1)1000$].

1. Tikehau atoll (Survey 1988-1993) ; 2. Mururoa atoll (Rougerie *et al.*, 1984) ; 3. Takapoto atoll (Rougerie, 1979) ; 4. Taiaro atoll (Survey in 1975, 1985, 1992) ; 5. Mataiva atoll (Survey 1985 and 1992) ; 6. Niau atoll (Landret, 1978) ; Ocean (Rancher and Rougerie, this issue).

Opened lagoons with passes (1 and 2) have properties similar to the ocean ; closed lagoons can be hypersaline (3 and 4) or brackish (5 and 6), albeit with the same positive evaporation-precipitation budget. Density differences can drive ionic and hydraulic exchanges with the ocean, through the porous and permeable barrier reefs of these atolls.

Le degré de fermeture ou de confinement des lagons est donc le paramètre essentiel de contrôle de leur richesse en nutriments, en chlorophylle-*a* et donc de leur fertilité (Delesalle et Sourmia, 1992). Les lagons ouverts (Tikehau, Rangiroa, Fakarava, Mururoa) ont des teneurs en nutriments équivalentes à celle de la couche océanique oligotrophe (Rancher et Rougerie, même volume) et une faible productivité (Delesalle *et al.*, 1993). Les lagons partiellement et totalement fermés s'écartent de l'oligotrophie océanique et peuvent même devenir eutrophes avec des concentrations en phosphates et nitrates 10 fois supérieures (ou plus) à celles de l'océan (fig. 3). Ils sont alors riches en phytoplancton (Takapoto, Mataiva), en macro-algues (Taiaro) et en matras cyanobactériennes (Niau), mais les coraux ont tendance à disparaître, voire à être totalement absents.

Variabilité et échanges

Les propriétés physico-chimiques d'une eau lagonaire peuvent être modifiées par des épisodes de haute énergie (coups de vent, tempêtes) qui auront tendance à brasser le milieu, à favoriser les échanges entre la couche de fond et la surface (Charpy et Charpy-Roubaud, 1991), et à augmenter la turbidité (fig. 4). Les fortes houles déferlant sur les platiers et balayant les hoas conduisent à un ensachage des lagons et, pour les atolls à passe, à un renforcement du courant sortant vers l'océan. C'est ainsi qu'en mai 1980, un ensachage de + 20 cm du lagon de Rangiroa, par arrivée de houles de sud-ouest de 3 à 4 m d'amplitude, s'est traduit par un flux continu de 2 à 6 nœuds sortant par la passe pendant 12 jours assurant de ce fait un renouvellement de 50 % de l'eau de ce lagon de 30 km³. Ces eaux lagonaires expulsées, dont la charge particulaire peut dépasser 400 mg/m³, forment alors un panache turbide qui s'étire dans l'océan bleu où la charge particulaire est seulement de l'ordre de 40 mg/m³. Si on prend 200 mg/m³ comme valeur moyenne de charge particulaire en courant sortant, chaque km³ d'eau lagonaire perdue correspond à une exportation de 200 tonnes de seston total (particules organiques et minérales). L'exportation annuelle de ces lagons, calculée à partir d'un temps de résidence moyen, donnerait 2 000 tonnes pour Mururoa, 4 000 tonnes pour Tikehau, 20 000 tonnes pour Rangiroa et Fakarava, etc. On conçoit ainsi que les lagons sans passes, ne bénéficiant pas de cette purge sédimentaire, aient tendance à se combler rapidement (Rougerie *et al.*, sous presse). Une évaluation globale faite par Milliman (1993) indique que pour une production récifale moyenne de 1,5 kg de CaCO₃/m²/an, 10 % sont exportés dans l'océan et 10 % dissous par érosion bio-chimique. L'absence de vent et de houles et les fortes précipitations favorisent la stratification des eaux lagonaires, en particulier pendant l'été austral. Des températures supérieures à 30 °C peuvent être atteintes dans les lagons fermés, corrélativement à de fortes diminutions de l'oxygène dissous. Ces déséquilibres sont aggravés en période ENSO, du fait du contenu thermique excédentaire de l'océan et d'un renforcement de l'évaporation. Les secteurs lagonaires les plus confinés peuvent alors devenir suboxiques (O₂ < 0,5 ml/l) ce qui entraîne une mortalité massive des espèces coralliennes et benthiques. Le lagon

fermé d'Hikueru a ainsi été dévasté pendant les étés 1973 et 1994, et d'autres lagons comme Takapoto ou Manihi sont menacés du même sort, du fait que la densité des pinacles coralliens, et donc de la faune benthique, est forte.

Les eaux interstitielles

La barrière récifale de l'atoll, construite par la calcification corallienne, puis cimentée par diagenèses multiples, a une porosité moyenne de 30 à 60 %, ce qui englobe une très large gamme, depuis les porosités sub-millimétriques jusqu'aux méga-porosités. La perméabilité est également importante et se situe autour de 10⁻⁵ à 10⁻⁴ m s⁻¹ (Guille *et al.*, 1993). Etant immergés dans l'océan, les récifs sont saturés d'eau de mer : cette eau interstitielle réagit à tout forçage et déséquilibre hydrodynamique (marée, houle) par un déplacement dont les vitesses peuvent atteindre le m s⁻¹ (Buddemeier et Oberdorfer, 1986), ce qui peut entraîner d'importantes conséquences au plan bio-géochimique (Roberts *et al.*, 1992 ; Tribble *et al.*, 1992). Les sédiments lagonaires et sub-lagonaires constituent un ensemble carbonaté où la porosité et la perméabilité peuvent être d'un ordre de grandeur plus faible que dans la couronne récifale (Aissaoui *et al.*, 1986). Un atoll peut donc être assimilé à un cylindre poreux où le volume d'eau interstitielle représente 20 à 50 % du volume de l'édifice carbonaté. La hauteur de ces édifices étant dans la gamme de 0,1 km (jeunes atolls du sud-est) à plus de 1 km (vieux atolls du nord-ouest), l'eau des lagons (profondeur moyenne 15 + 5 m) représente moins de 10 % du volume total, ce chiffre tombant à 0 pour les atolls comblés. Sous les motus, une nappe phréatique d'eau douce flotte sur l'eau salée interstitielle : son épaisseur est maximale en fin de saison des pluies et minimale en fin de saison sèche, à cause d'un délestage permanent aux interfaces côté océan et côté lagon. Les puits de faible profondeur (0,5 à 2 m) creusés par les habitants des atolls permettent d'avoir accès à cette réserve d'eau phréatique dont l'utilisation comme eau potable est sujette à caution (tab. 1) : épaisseur faible ou quasi nulle de la lentille d'eau où la salinité est inférieure à 3, valeurs localement élevées des nitrites (0,2 > NO₂ > 3,5 μM), des nitrates (1 < NO₃ < 21 μM), fortes teneurs en phosphates et silicates dans les couches saumâtres.

La figure 5a donne la localisation et la profondeur des compartiments interstitiels ayant fait l'objet d'un suivi pluri-annuel sur l'atoll de Tikehau : barrière récifale (forages P₁-P₂), piquet (forage P₃ et pique P), nappe phréatique, eau sub-lagonaire. Les données correspondantes apparaissent dans le tableau 2. Dans les eaux interstitielles des forages P₁ et P₂ la salinité est inférieure à 30 dans les 9 premiers mètres, ce qui permet de quantifier l'influence du délestage des eaux phréatiques en direction de l'océan. Dans le forage P₃ et le prélèvement P effectués à travers un piquet du lagon, aucune dessalure significative n'apparaît. Dans l'ensemble de ces compartiments interstitiels, les sels nutritifs azotés ont des teneurs élevées, la forme réduite (NH₄) étant dominante dans P₃, au-delà de 1 m dans P, dans la nappe phréatique (N.P.) et dans l'eau sub-lagonaire (E.S.). Cette tendance à la disparition de NO₃ au profit de NH₄ apparaît bien corrélée aux

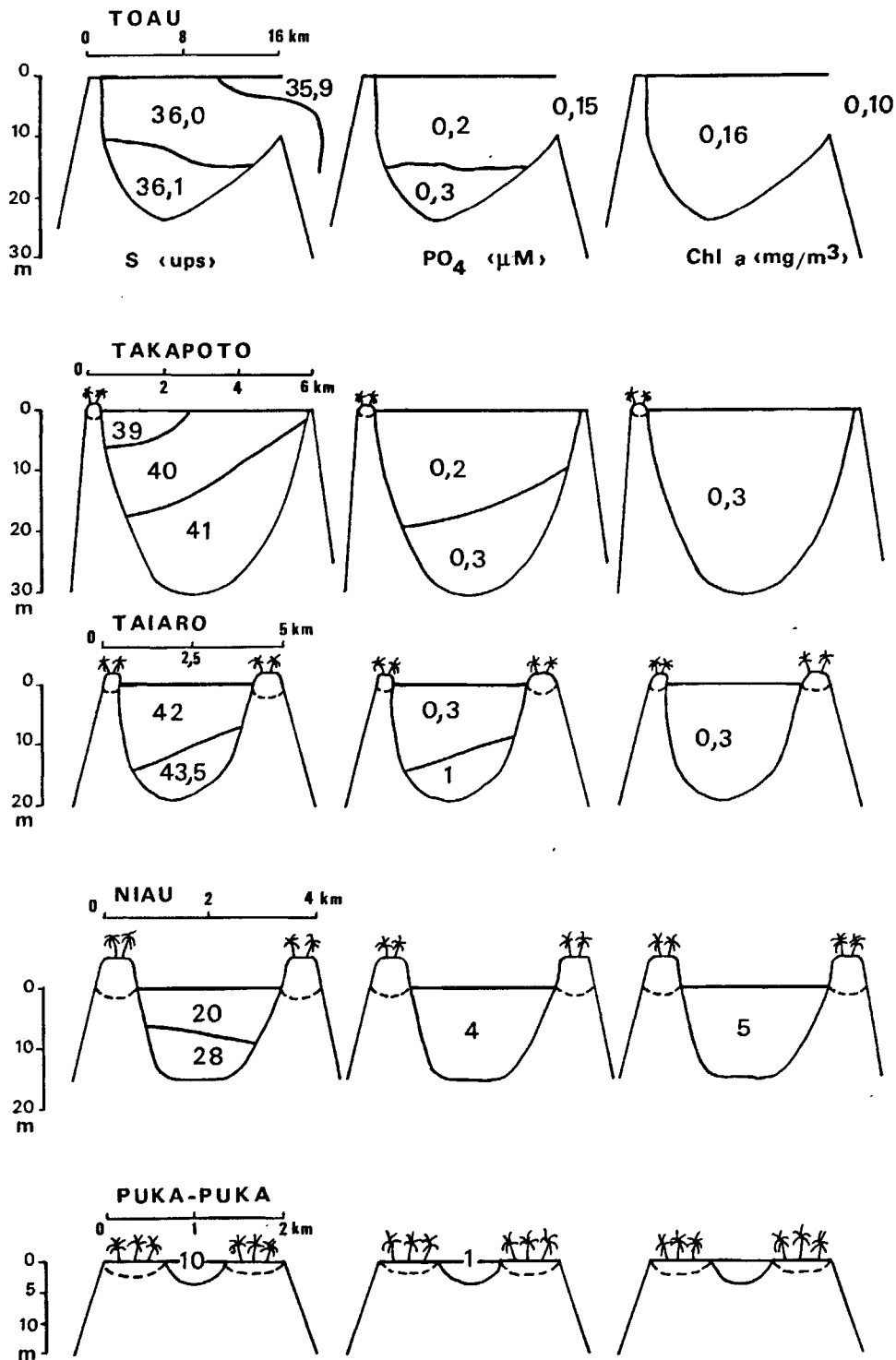


Figure 3

Coupes hydrologiques ouest-est de 5 atolls des Tuamotu. (Longueur en km, profondeur en m). Salinité (ups), PO₄ (μM), chlorophylle-a (mg/m³). Toau (673 km², 2 passes) : Données du N.O. Coriolis (Novembre 1985) ; Takapoto (101 km², 2 hoa) : Données 1975-1978 et 1985 ; Taiaro (14 km², fermé) : Données des N.O. Coriolis (1985) et Marara (1992) ; Niau (57 km², fermé) : Données (Landret, 1978) et Marara (1992) ; Puka - Puka (16 km², semi-comblé) : Données Marara (1987-1989).

La fermeture des atolls entraîne le confinement des eaux lagonaires dont la richesse en nutriments (phosphates) et chlorophylle a tendance à augmenter. Cette dérive vers l'eutrophisation tend à éliminer les coraux et à favoriser les algues calcaires (Taiaro) et d'épais tapis de cyanophycées (Niau). Les caractéristiques de la barrière récifale externe restent inchangées.

West-east hydrological transects for 5 atolls of tuamotu archipelago (length in km, depth in m). Salinity (psu), PO₄ (μM), chlorophyll-a (mg/m³). Toau (673 km², 2 passes) : Data from R.V. Coriolis (November 1985) ; Takapoto (101 km², 2hoa) : Data from 1975-1978 and 1985 ; Taiaro (14 km², closed) : Data from R.V. Coriolis (1985) and Marara (1992) ; Niau (57 km², closed) : Data from Landret (1978) and Marara (1992) ; Puka - Puka (16 km², half filled) : Data from Marara (1987-1989).

Atoll closure leads to the confinement of lagoonal waters and increased nutrient (phosphates) and chlorophyll contents. This shift towards eutrophication tends to eliminate coral colonies and to favour calcareous algal (Taiaro) and thick cyanophyceae mats (in Niau). The structural patterns of the outer barrier reef remain unchanged.

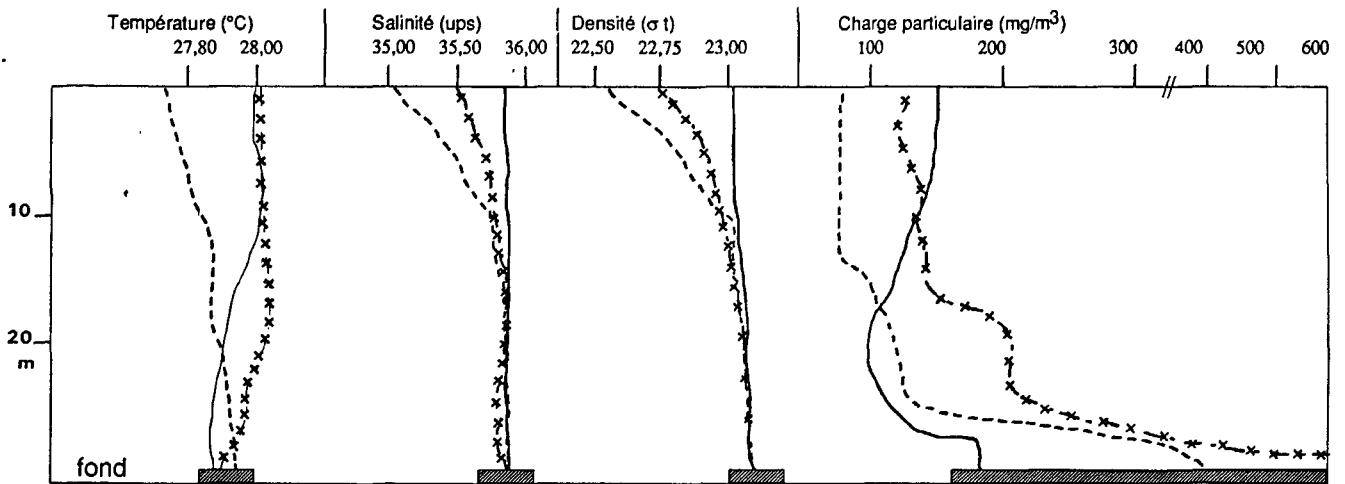


Figure 4

Profils verticaux successifs dans le lagon de l'atoll de Rangiroa en novembre 1985, température (°C), salinité (ups), densité (σ_t), charge particulaire totale (mg/m^3).
 9 novembre, 18H (début de grain : pluie et vent fort jusqu'au lendemain) ——— ; 10 novembre, 8H (début de calme plat de 24H) xxxxxx ;
 11 novembre, 14H (vent alizé de Sud-Est, 15-20 nœuds) - - - - - .
 La dessalure due à la pluie abaisse la salinité de -0,3 en fin de grain jusqu'à -0,8 le lendemain, ce qui indique une accumulation d'eau de surface dans ce secteur Nord du lagon et en accroît la stabilité verticale. La charge particulaire de surface est peu modifiée par le coup de vent, celle de fond (25-29 m) est multipliée par 5.

Vertical profiles established over 3 days in the lagoon of Rangiroa atoll in November 1985 for temperature (°C), salinity (ups), density (σ_t), total particulate load (mg/m^3).

9 November, 6 p.m. : gusting wind and rain until to next day ——— ; 10 November, 8 a.m. : begining of a doldrum, 24 hours xxxxxx ; 11 November, 2 p.m. : trade wind, 15 to 20 knots - - - - - .

The rainfall lowers the salinity by -0,3 to -0,8 the next day, indicating the build-up of the surface water in the north lagoon sector ; vertical stability is increased ; the total particulate load is barely changed by the wind burst in the surface layer, but multiplied by 5 in the bottom layer (25-29 m).

Tableau 1

Composition ionique de l'eau des puits creusés dans les motu de quelques atolls. La profondeur (en cm) est donnée par rapport au niveau instantané de la colonne d'eau : n = nombre de données ; salinité (ups) mesurée avec un réfractomètre optique ; concentrations de NO_2 , NO_3 , PO_4 et SiO_3 en μM . Moyenne de mesures ponctuelles effectuées entre 1985 et 1992.

Ionic contents of water from well dug in motu of some atolls. The depth (in cm) is given from the present level of the water column : n = number of data ; salinity (psu) measured with an optical refractometer ; contents of NO_2 , NO_3 , PO_4 and SiO_3 in μM . Average values from sporadic measurements made between 1985 and 1992.

ATOLLS	n	Salinité	NO_2	NO_3	PO_4	SiO_3
Rangiroa	10					
10 cm		< 2	0,2	0,7	33	5
80 cm		5	0,5	9	7,4	49
Fakarava	2					
10 cm		7	0,2	0,2	0,1	4
140 cm		16	1	1,7	2,2	9
Takapoto	8					
10 cm		< 3	0,6	20	0,7	19
70 cm		4	3,5	19	2	46
140 cm		5,5	2,9	15	2,3	64
Toau	4					
10 cm		< 2	1	16	1,5	3,5
50 cm		3	2,2	21	0,8	15
Taiaro	4					
10 cm		< 2	0,2	0,2	0,2	4
80 cm		3	0,4	9	0,8	6

valeurs nulles ou négatives du potentiel redox. Les teneurs en phosphates sont comprises entre 1 et 3,9 μM , les teneurs en silice dissoute sont plus dispersées, entre 1,6 et 8 dans les eaux interstitielles et jusqu'à 160 dans les eaux sub-lagonaires. Les valeurs de pH sont comprises entre 7,6 et 8,0 et sont donc plus faibles que celles des eaux libres (8,3). La figure 5b (coupe océan - barrière récifale - motu) montre la répartition de la salinité, du phosphate et de la somme de l'azote inorganique dissous ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3 + \text{NH}_4$) : le milieu interstitiel de l'atoll est, par rapport aux eaux libres lagon-océan, moins salé dans le compartiment motu, 5 à 10 fois plus riche en phosphates et 10 à 20 fois plus riche en azote inorganique. Les gradients verticaux, positifs avec la profondeur, impliquent une migration de ces nutriments à partir du réservoir interstitiel salé, jusque et y compris à l'intérieur de la nappe phréatique.

Les forages P_4 et P_5 (tab. 3) concernent un secteur de la barrière récifale qui n'est pas surmonté ni prolongé par un motu, ce qui permet de décrire un milieu interstitiel non perturbé par une nappe phréatique. Il n'y a pas de dessalure dans le niveau supérieur du forage mais au contraire une diminution de la salinité avec la profondeur de 35,84 à 4 m jusqu'à 35,64 à 33 m (fig. 6). Les nutriments ont un gradient inverse et augmentent avec la profondeur : à 33 m, les concentrations de phosphates et de silices sont deux fois plus élevées qu'à 4 m et dix fois supérieures à celles de l'océan (ETS). Le milieu interstitiel est donc occupé par des eaux originellement peu salées et riches en nutriments, modifiées dans le haut du récif par pénétration de l'ETS,

Tableau 2

Données obtenues dans les principaux compartiments interstitiels de l'atoll de Tikehau entre 1989 et 1993, selon les points de prélèvements schématisés dans la figure 5a. Z = profondeur (mètres) ; n = nombre de séries de mesures. Sont données les moyennes et écarts types (P₁, P₂ et P₃) ou les valeurs limites moyennes pour P (pique), N.P. (nappe phréatique) et E.S. (eau sub-lagonaire). Salinité (S) en (ups), nutriments (NO₂, NO₃, NH₄, PO₄, SiO₂) en µM, pH en unité, redox en mV.

Data obtained in the main interstitial compartments of the atoll of Tikehau between 1989 and 1993, according to the scheme of measurements points of Fig. 5a ; Z = depth (in metres), n = number of sets of measurements. Mean and standard deviations are given (P₁, P₂, P₃) or limits of mean values for P (well point), N.P. (phreatic lens) and E.S. (sublagoonal water). Salinity (S) in psu ; nutrients NO₂ + NO₃, NH₄, PO₄, SiO₂ in µM ; pH unity, redox in mV.

Z	n	S (ups)	µM			PO ₄	SiO ₂	pH	Redox (mV)
			NO ₂ + NO ₃	NH ₄					
P1	1	40	21,20(6,50)	6,40(4,20)	2,87(3,50)	1,08(0,39)	3,22(2,82)	7,62(0,19)	65(35)
	4	40	25,24(4,12)	2,32(3,14)	3,87(2,00)	1,36(0,56)	4,20(2,80)	7,61(0,28)	13(171)
	9 m	40	28,50(3,10)	1,65(2,70)	2,44(2,50)	1,10(0,40)	3,85(1,94)	7,59(0,15)	-22(70)
P2	20	40	34,00(1,06)	1,02(1,90)	3,10(1,10)	1,00(0,28)	6,33(1,78)	7,67(0,11)	-139(53)
	30 m	40	35,09(0,06)	6,50(3,15)	0,33(0,54)	1,18(0,23)	8,03(2,04)	7,74(0,11)	19(94)
P3	4	34	35,69(0,26)	0,27(0,42)	5,24(2,71)	1,05(0,40)	1,74(0,73)	7,70(0,14)	-101(97)
	10	34	35,95(0,10)	0,18(0,11)	7,75(2,87)	1,07(0,32)	2,06(0,79)	7,56(0,11)	-154(34)
	17 m	34	35,99(0,09)	0,29(0,18)	8,62(2,82)	1,18(0,29)	3,00(0,90)	7,55(0,13)	-167(22)
P	0,50	8	35,70	2,8	0,92	1,12	1,44	7,85	80
	1,00	8	35,75	0,87	2,47	0,96	2,43	7,72	10
	1,50 cm	8	35,77	0,35	6,72	1,37	2,17	7,60	-20
NP	0,10	12	2-3,7	0,9-0,7	0,3-1	0,2-0,5	1-4	7,4-7,8	10-90
	0,50	12	2-7	0,2-1,9	2-9	0,4-2,0	2-20	7,7-8,1	-20+30
	1,00 cm	12	3-9	0,5-1,6	1-12	0,6-3,9	2-64	7,7-8,0	0-40
ES	0,05	6	< 0,1	1,9-2,5		0,2-0,7	4-14	7,8-8,2	-30-0
	0,30 cm	6	< 0,1	4-22		0,8-3,5	10-160	7,8-8,0	-100-20

salée et quasi dépourvue de nutriments. De l'oxygène est présent dans les niveaux supérieurs (4,12 et 19 m) où O₂ > 1,3 ml.l⁻¹ mais tend à disparaître à 33 m, niveau où le potentiel Redox peut être soit positif, soit négatif (E_h = + 44, écart type 121). Le pH est également décroissant, de 7,82 à 7,72, ce qui constitue un écart très significatif avec l'ETS (pH = 8,3). L'alcalinité totale fléchit légèrement dans la colonne interstitielle et la moyenne (At = 2,15 eq.m⁻³) est inférieure à celle de ETS (At = 2,45 eq.m⁻³). La pression partielle de CO₂ calculée (table UNESCO, 1987) varie de 0,890 atm. à 4 m jusqu'à 1,006 atm. à 33 m. Ces valeurs sont plus de deux fois plus fortes que celles de ETS (0,360 atm.) et proches de celles de EAI (0,850 atm.). L'importance des gradients verticaux (dans le forage) et horizontaux (avec ETS) de ces cinq paramètres permet de reconstituer l'évolution de l'eau interstitielle : la diminution de l'oxygène avec la profondeur, par utilisation chimique et biologique, s'accompagne du fléchissement de la valeur du potentiel Redox et du pH ; cette tendance provient du CO₂ dégagé *in situ*, ce qui est confirmé par les valeurs croissantes de pCO₂.

Le réservoir interstitiel organique dissous est équivalent à celui de l'eau libre pour le phosphore organique dissous (POD = 0,15 µM) mais huit fois supérieur pour l'azote organique dissous (NOD = 18 µM) (tab. 4). Des valeurs importantes d'hydrocarbures dissous ont été également mesurées pour les n-alcanes et les hydrocarbures non aromatiques (Bouloubassi *et al.*, 1992). Cela confirme une activité bactérienne intense au sein du milieu interstitiel. Les mesures d'hélium-3 et de CFC (F12) révèlent pour le premier paramètre une forte anomalie positive et pour le second une anomalie négative, par rapport aux eaux lagonaires et océaniques (fig. 7). Ces deux paramètres sont conservatifs (Jean-Baptiste *et al.*, 1991) et leur distribution verticale ne

paraît pas susceptible d'être altérée par la présence de l'encaissant calcaire ; l'opposition de signes des gradients verticaux souligne la corrélation entre l'enrichissement du milieu en He-3 et la quasi-disparition en CFC, les valeurs obtenues à 33 m étant proches de celles de l'eau Antarctique Intermédiaire (Rancher et Rougerie, même volume, fig. 14) La quasi-disparition de CFC dans le pinacle peut s'interpréter de la même manière, *i.e.* comme une preuve de la présence d'eau ayant une origine océanique profonde. Les valeurs mesurées dans les sillons de houle et cavités de la crête récifale sont intermédiaires entre celles du système interstitiel et celles du système océanique (fig. 8), ce qui confirme que ces systèmes sont en communication et se mélangent activement (Szmant-Froehlich, 1983).

DISCUSSION ET VALIDATION DU MODÈLE D'ENDO-UPWELLING

Publié en 1986 par Rougerie et Wauthy, le modèle de fonctionnement récifal par endo-upwelling géothermique était basé sur un ensemble de faits et constatations relativement hétérogènes, associant les données physico-chimiques recueillies dans les profonds forages de l'atoll de Mururoa (Rougerie *et al.*, 1984) à la cellule de convection thermique modélisée par Samaden *et al.* (1985), à partir du champ thermique interne d'un atoll. Les forages entrepris en 1988 et 1989 sur l'atoll de Tikehau ont permis de réunir une base de données homogènes portant sur une quinzaine de paramètres, dont trois sont conservatifs (salinité, He-3, CFC), ce qui permet *a priori* une identification précise de l'origine d'une masse d'eau (Andrié *et al.*, 1993). Les mis-

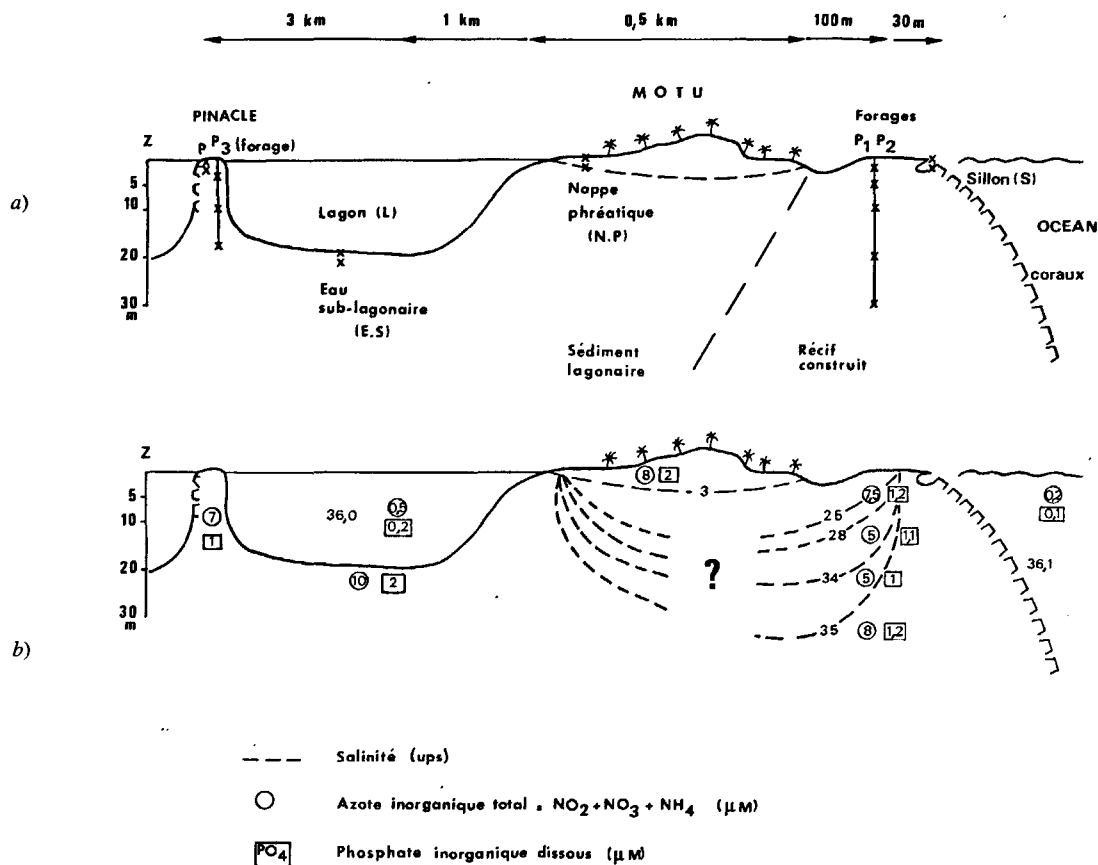


Figure 5

a) Schéma de points de prélèvements et forages dans l'atoll de Tikehau selon une radiale océan-récif barrière-lagon.

P₁, P₂, P₃ : Prélèvements par pompe péristaltique à partir des polytubes insérés dans ces forages (x, profondeurs de prélèvements) ; P et N.P. : Prélèvements par pompage péristaltique à partir de piques creuses enfoncées ; E.S. : Prélèvements par aspiration avec seringue ; L, S, O : Prélèvements en eau libre (lagon, sillon, océan).

Schematic view of sampling points and boreholes in Tikehau atoll along a transect ocean-barrier reef-lagoon.

P₁, P₂, P₃ : Sampling by peristaltic pump from tubes fitted inside the boreholes (x, sampling depths) ; P and N.P. : Sampling by peristaltic pump from well-points inside sediments ; E.S. : Sampling by depression with a syringe ; L, S, O : Free water (lagoon, groove, ocean).

b) Distribution de la salinité (-----), de l'azote inorganique dissous (NO₂ + NO₃ + NH₄) et du phosphate inorganique (PO₄) dans les compartiments échantillonnés selon la figure 5a. Les données complètes sont dans les tableaux 2 et 3.

Salinity (-----), dissolved inorganic nitrogen (NO₂ + NO₃ + NH₄) and dissolved inorganic phosphate (PO₄) in atoll compartments sampled as in Fig. 5a. Complete sets of data are given in Tables 2 and 3.

sions Hydropol réalisées avec le N.O. MARARA dans la Zone Economique Exclusive (ZEE) polynésienne ont permis dans le même temps de définir les caractéristiques des eaux océaniques baignant les atolls des Tuamotu, depuis le grand large jusque sur leurs flancs (Rancher et Rougerie, même volume) : ces eaux sont dans la couche de mélange 0-150 m quasi dépourvues de nutriments (PO₄ et NO₃ ≤ 0,1 μM), saturées en oxygène dissous (O₂ ≥ 4,6 ml.l⁻¹) et ont les plus fortes valeurs de salinité (> 36,2) et de pH (≥ 8,3) de l'océan Pacifique. Cette couche de surface (ETS) flotte au-dessus de l'Eau Antarctique Intermédiaire, froide et riche en nutriments, dont elle est séparée par une pynocline-nutricline permanente.

Le descriptif établi au chapitre précédent montre que le système interstitiel récifal (SIR) a une composition ionique qui s'écarte significativement des valeurs de la couche de mélange océanique et de celles du lagon. Les forts gradients verticaux traduisent l'augmentation avec la profon-

deur des teneurs en nutriments et He-3 et la diminution de la salinité, du pH, de l'oxygène et du CFC dissous. Ces paramètres ont une faible variabilité annuelle et interannuelle, la moyenne sur cinq ans (tab. 3) étant très proche de la moyenne établie après la première année de mesures (Rougerie et Wauthy, 1993). Un traitement des premières séries de données par la technique des droites de mélange avait montré que les propriétés du SIR s'inscrivaient sur une droite de mélange entre le système océanique profond (EAI) et le système océanique de surface (ETS) (Rougerie et al., 1990, 1991). Cette conclusion se trouve validée par l'ensemble des données disponibles qui permettent également de confirmer l'existence d'un excès de nutriments dissous, par rapport à la valeur théorique fournie par le seul processus de mélange entre les deux eaux précitées (fig. 9). Cette valeur théorique, représentant ce qui est apporté au SIR par la circulation interne, constitue ce qu'on peut appeler les nutriments neufs (N). La différence entre les valeurs mesurées (M) et nutriments neufs, donne

Tableau 3

Propriétés des eaux interstitielles des forages P₄ (4 et 12 m) et P₅ (19, 27 et 33 m) de l'atoll de Tikehau. Moyenne des valeurs pour 1989-1993 et écart type. Nombre de données n = 40 ± 4. Références pour la même période pour le lagon, sillon de houle (crête récifale externe), océan de surface (ETS) et océan profond (EAI). (Cf. Rancher et Rougerie, même volume.)

Interstitial water properties in boreholes P₄ (4 et 12 m) et P₅ (19, 27 et 33 m) in Tikehau atoll. Mean values for 1989-1993 and standard deviation. Number of sets of data n = 40 ± 4. For the same period, references for the lagoon, groove (external reef crest), surface ocean (Tropical Surface Water), and deep ocean (Antarctic Intermediate Water). (Rancher and Rougerie, this issue.)

Z (m)	S (ups)	NO ₂ + N ₃	NH ₄ μM	PO ₄	SiO ₂	Redox (mV)	O ₂ (ml/l)	pH	Alcalinité totale (eq.m ³)	pCO ₂ calculé (matm.)
4	35,81 (0,36)	4,02 (1,74)	0,81 (0,41)	0,46 (0,22)	3,10 (1,82)	+130 (65)	2,7 (1,1)	7,82 (0,07)	2,53 (0,17)	0,890
12	35,79 (0,17)	2,92 (1,52)	0,42 (0,32)	0,60 (0,18)	4,61 (2,21)	+100 (78)	(1,65)	7,78 (0,10)	2,48 (0,18)	0,925
19	35,76 (0,21)	2,45 (2,07)	1,13 (1,35)	0,68 (0,24)	4,76 (2,64)	+52 (98)	1,4 (0,9)	7,74 (0,09)	2,45 (0,17)	0,946
27	35,69 (0,22)	3,74 (1,49)	0,49 (0,40)	0,82 (0,26)	5,90 (3,39)	+111 (88)	1,1 (0,5)	7,73 (0,09)	2,40 (0,17)	0,981
33	35,65 (0,10)	1,07 (1,57)	1,95 (1,05)	1,16 (0,42)	7,21 (2,50)	+44 (121)	0,7 (0,5)	7,72 (0,10)	2,37 (0,05)	1,006
Lagon (0-20)	36,00 (0,29)	0,10 (0,06)	0,39 (0,42)	0,26 (0,15)	0,81 (0,40)	2,20 (29)	4,85 (0,35)	8,27 (0,18)	2,80 (0,21)	0,400
Sillon (0-4)	35,95 (0,18)	0,40 (0,32)	0,41 (0,34)	0,44 (0,18)	0,96 (0,32)	200 (30)	4,50 (0,3)	8,24 (0,15)	2,60 (0,24)	0,440
Océan :										
ETS (0-100)	36,05 (0,17)	0,1 (0,1)	0,1 (0,1)	0,1 (0,05)	0,4 (0,1)	200 (20)	4,90 (0,2)	8,31 (0,09)	2,40 (0,15)	0,360 (10)
EAI * (>500)	34,50 (0,05)	15 (2)	0,2 (0,1)	1,2 (0,2)	12 (4)	120 (40)	3,20 (0,3)	7,9 (0,1)	2,30 (0,05)	0,880 (60)

M - N = R, valeur des nutriments régénérés *in situ*. Cette régénération se fait par oxydation bactérienne des matières organiques présentes dans la matrice récifale et s'accompagne d'une consommation d'oxygène (Risk and Muller, 1983). Cette utilisation apparente d'oxygène, ou déficit par rapport à la valeur théorique de la droite de mélange, croît avec la profondeur et passe de 2,1 ml.l⁻¹ à 4 m, à 4 ml.l⁻¹ à 3 m, niveau où une suboxie (O₂ < 0,5 ml.l⁻¹) a été observée dans 31 % des cas (huit situations de suboxie sur 25 investigations).

Le tableau 5 donne les valeurs de nutriments mesurés, nutriments neufs et nutriments régénérés pour le forage P₄ et P₅, moyenne des niveaux 12 à 33 m. Le rapport N/M qui exprime le pourcentage en nutriments neufs du SIR, est de 44 % pour les phosphates, 62 % pour les silicates et atteint 66 % pour l'azote inorganique (NO₂+NO₃+NH₄). Ces écarts fournissent une information sur la cinétique des processus microbiologiques au sein du SIR : la prédominance des phosphates régénérés (56 %) témoigne de la rapidité de la reminéralisation du POD ; dans le cas de la fraction d'azote régénéré (34 %), le processus d'oxydation doit porter sur un plus grand nombre d'états réduits pour atteindre le niveau d'oxydation maximal (NO₃). Celui-ci peut, à l'inverse subir une réduction allant jusqu'à la dénitrification et dégazage de N₂ en cas d'anoxie du milieu, dont on a observé des indices épisodiques au niveau 33 m. Cette anoxie peut également contrôler les processus bactériens responsables de la production *in situ* d'hydrocarbures à partir des matières organiques (MO) présentes dans le

SIR. Le fait que les valeurs d'alcane et d'hydrocarbures non aromatiques passent par un minimum à 12 m puis croissent à nouveau jusqu'à 33 m (tab. 4) indiquerait une double origine pour cette MO, origine algo-corallienne pour les niveaux 4 m et 12 m, origine récifale profonde pour les niveaux inférieurs. Le spectre des hopanes (Bouloubassi *et al.*, 1992), révèle une thermo-maturation qui serait donc intervenue au cours du déplacement de l'eau interstitielle. Ces biomarqueurs confirment le rôle de « réacteur microbien » joué par le récif et ce dans un contexte caractérisé par un forçage géothermique et une anoxie. Seuls des forages plus profonds, analogues à ceux réalisés sur le récif-barrière de Tahiti (Andrié *et al.*, 1993), pourront permettre de se prononcer sur l'alimentation et la variabilité du réservoir organique, sur l'intensité de l'anoxie et son rôle en terme de dégazage d'azote, de méthane, de kérogenèse, etc. L'ensemble de ces résultats montre sans ambiguïté que le SIR constitue un réservoir en nutriments alimenté par deux processus à peu près équivalents au plan quantitatif, advection de nutriments neufs d'une part et régénération *in situ* (avec consommation d'oxygène) à partir de matière organique piégée.

Au plan des contraintes physiques qui contrôlent l'état d'équilibre ionique du SIR, deux mécanismes principaux sont en jeu :

1) l'ascension par thermo-convection des eaux interstitielles au sein d'un atoll, sous l'effet de flux géothermique émis par le soubassement basaltique a été modélisée par Swartz (1958) et Samaden *et al.* (1985), à partir d'enregis-

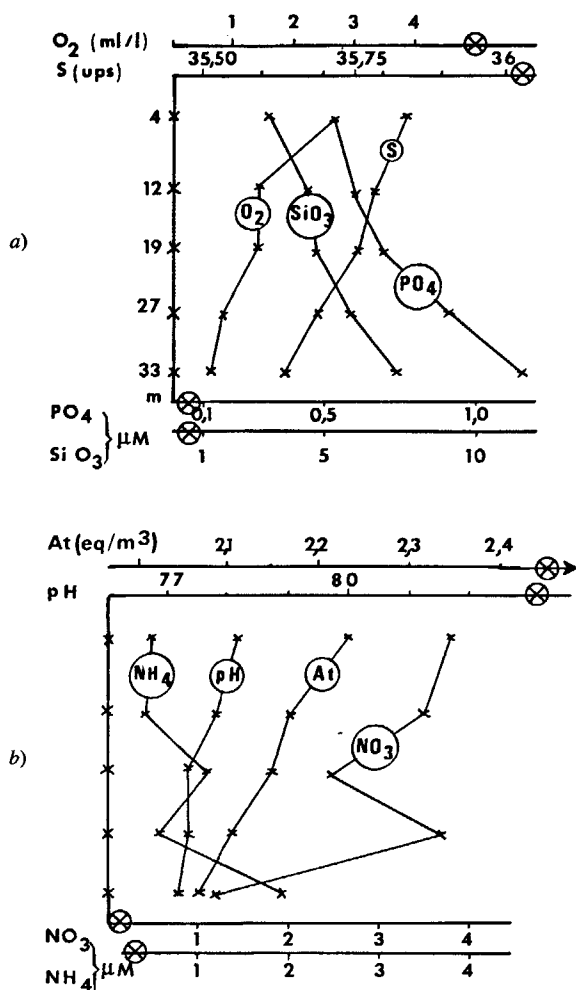


Figure 6

Profils verticaux dans les eaux interstitielles des forages P₄ et P₅ (récif barrière affleurant) établis avec la moyenne des données du tableau 3. Les références océaniques de surface (ETS) sont précisées ⊗. La salinité, l'oxygène dissous, le pH et l'alcalinité totale (At) décroissent avec la profondeur, les phosphates et silicates croissent avec la profondeur. La croissance de NH₄ est liée à la décroissance de NO₃, en fonction de l'état d'oxygénation du système récifal.

Vertical profiles in interstitial waters of boreholes P₄ and P₅ (outcropping atoll reef) from mean values of Table 3. The oceanic references (layer 0-100m) are indicated ⊗. Salinity, dissolved oxygen, pH and total alkalinity (At) decrease with depth; phosphate and silicate increase with depth. NH₄ rise is linked to NO₃ decline, depending on the degree of oxygenation of the reefal system.

trements thermiques faits dans des forages profonds (Atoll d'Eniwetok et de Mururoa) (Guille *et al.*, 1993, fig. 69). L'ascension d'eau interstitielle, dont la densité a diminué au contact d'un soubassement chaud, constitue un processus inévitable dans un milieu poreux, perméable et saturé (Bernard, 1988). L'amplitude de la convection thermique, et donc de la vitesse d'ascension peut s'exprimer par le nombre de Rayleigh, fonction de la densité du fluide, de la porosité du milieu, etc. : il serait de l'ordre de 5 à 100 dans un atoll affleurant l'océan (Wilson *et al.*, 1990). Dans ce cas, la pénétration d'eaux intermédiaires (0,5-1,5 km) ou profondes (> 1,5 km) à la base de l'atoll est favorisée par leur faible pH, dû à leur forte teneur en CO₂ total (2,2 mole.m⁻³) et en pCO₂ (0,85 à 1,00 atm.). La re-

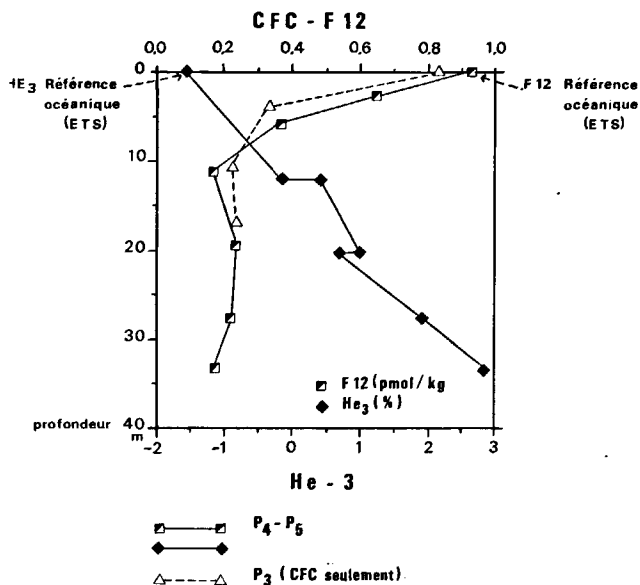


Figure 7

Profils verticaux de l'anomalie d'hélium-3 (He-3) et du CFC (F12) dans les eaux interstitielles de l'atoll de Tikehau, forages P₄, P₅ et P₃ (Cf. Rougerie *et al.*, 1991 ; Andrié, 1987). Les références océaniques de surface sont indiquées (*), ainsi que les valeurs de l'Eau Antarctique Intermédiaire (EAI > 500 m). Les forts gradients croissants pour HE-3 et décroissant pour CFC démontrent la présence au sein de la barrière récifale d'une eau marquée par son origine EAI.

*Vertical profiles for the Helium-3 anomaly (He-3) and CFC (F12) inside interstitial waters of Tikehau atoll, boreholes P₄, P₅ and P₃ (See Rougerie *et al.*, 1991 ; Andrié, 1987) ; surface oceanic references (*), and values for Antarctic Intermediate Water (AIW > 500 m) are given. The strong gradients, positive for He-3 and negative for CFC, indicate the presence inside the barrier reef of water marked by its AIW origin.*

charge de l'eau interstitielle s'élevant par thermo-convection à l'intérieur de l'atoll est donc assurée par une eau qui, riche en CO₂ et nutriments, possède un certain potentiel de dissolution du socle calcaire, facteur favorable au maintien de la porosité primaire et à l'apparition d'une porosité secondaire. À l'inverse, l'eau océanique de surface (ETS), à pH élevé et faible pCO₂, est sursaturée en carbonate de calcium (saturation de 4 à 6). Cette saturation est favorable à la calcification d'organismes carbonatés comme les coraux et algues calcaires et à la cimentation de la pente détritique qui prolonge la zone corallienne récifale au-delà de 50-70 m. Le tablier imperméable ainsi formé (Atkinson et Davies, 1984 ; Marshall, 1986) empêche les échanges horizontaux entre l'océan et le milieu interstitiel, et assure ainsi la préservation et l'originalité de celui-ci. La saturation océanique cesse partiellement à partir de 500 m, ce qui signifie que l'EAI a la capacité de dissoudre l'aragonite du socle carbonaté et donc de pénétrer à la base de l'atoll ; au-delà de 1 km, l'eau est sous-saturée pour les deux formes carbonatées, aragonites et calcites, ce qui accroît son pouvoir de pénétration puis de dissolution interne (Saller, 1984).

2) Le déferlement des houles océaniques, au niveau de la couronne récifale externe : ce processus élimine les particules, nettoie le substrat corallien et maintient ouvert le réseau de pores et de cavités (Roberts *et al.*, 1992). La pénétration des eaux océaniques oligotrophes et saturées

Tableau 4

Éléments constitutifs du réservoir organique interstitiel. Forages P₄-P₅ : valeurs de POD et NOD (moyenne 1989-1993, n = 40) avec la profondeur. Les alcanes et hydrocarbures non aromatiques (mesures de 1991, n=2) passent par un minimum à 12 m.

Components of the interstitial organic pool, borehole P₄-P₅ : Dissolved organic phosphate (POD) and dissolved organic nitrogen (NOD) with depth (average values 1989-1993, n = 40). n-alkanes and non-aromatic hydrocarbons show minimum values at 12 m.

Niveaux (m)	Phosphate organique dissous (POD)	Azote organique dissous (NOD)	n-alcanes	hydrocarbures non aromatiques
	μM		ng/l	
4	0,18	7,6	318	1123
12	0,13	18,2	142	833
19	0,11	19,2	179	1080
27	0,11	18,1	285	1156
33	0,10	20,6	356	1965
ocean (ETS)	0,2 ± 0,05	2,2 ± 0,2	< 10	< 10

en oxygène à l'intérieur de la matrice récifale est ainsi directement contrôlée par ce champ de houles (amplitude 2 + 1 m et période 8 + 2 s pour l'archipel des Tuamotu). Lors du déferlement, une surpression de plusieurs tonnes/m² entraîne l'injection forcée de grandes quantités d'eau et de matières organiques dans le réseau cavitaire récifal, alors que la phase de reflux s'accompagne d'une dépression : il en résulte un mouvement oscillatoire de va-et-vient des eaux à travers la crête récifale corallienne, ce qui augmente la durée de contact avec le biotope et favorise les mélanges et échanges (Oberdorfer et Budde-meier, 1986). L'eau interstitielle d'origine profonde mue par la thermo-convection subit alors un intense brassage et un rééquilibrage rapide, en particulier du fait de l'évasion de l'excès de CO₂ : le réajustement du système CO₂/carbonate est propice à une précipitation de celui-ci, ce qui pourrait rendre compte de la cimentation précoce de la partie haute du récif (Aissaoui et Purser, 1986). L'excès de CO₂ peut également, en conjugaison avec les autres nutriments dissous, être utilisé pour la croissance des

zooxanthelles coralliennes et d'autres composantes de la flore benthique. Il est en effet difficile d'imaginer un mécanisme pouvant interdire à l'écosystème algo-corallien, à dominance autotrophe par le fait de la symbiose polypes-zooxanthelles, d'utiliser les nutriments et CO₂ dissous qui sourdent lentement des profondeurs du récif pour entrer dans la zone d'interface battue et oxygénée par les vagues. Il paraît tout au contraire logique de proposer que l'écosystème algo-corallien constitue un signal benthique intimement associé aux zones de sortie du fluide interstitiel endo-upwellé (Rougerie et Wauthy, 1986, 1988, 1993). Ces considérations doivent pouvoir s'appliquer aux constructions coralliennes lagunaires tels que les pinacles dont la distribution est aléatoire, aussi bien dans un lagon donné, que d'un lagon à l'autre. Par exemple la densité en pinacles des lagons de Tikehau et Takapoto est supérieure à 1/km², de l'ordre de 0,1/km² pour les lagons de Fakarava et Hao, et devient < 0,01 /km² pour Toau et Taiaro. La présence des pinacles, stalagmites coralliennes s'élançant inopinément des fonds lagunaires sableux,

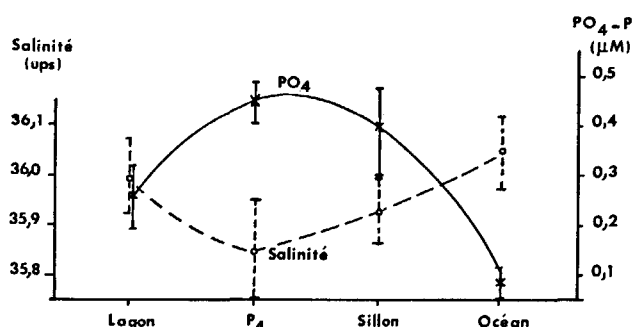


Figure 8

Radiale océan-sillon-forage P₄ (4m) - lagon : distribution de la salinité (S) et du phosphate inorganique (μM). Moyenne des données 1989-1993 et barres d'erreur. Les prélèvements dans les sillons ne sont possibles que par faible houle (amplitude < 2m) et révèlent l'influence ou " fuite " de l'eau interstitielle récifale, moins salée et plus riche en phosphate que l'océan.

Transect ocean-groove-borehole PO₄ (4m) - lagoon : distribution of salinity (S) and inorganic phosphate (in μM). Mean of data from 1989-1993 and error bars. Sampling inside groove is only possible during weak surge breaks and shows the influence or "leakage" of the reef interstitial water, less saline and richer in phosphate than the ocean.

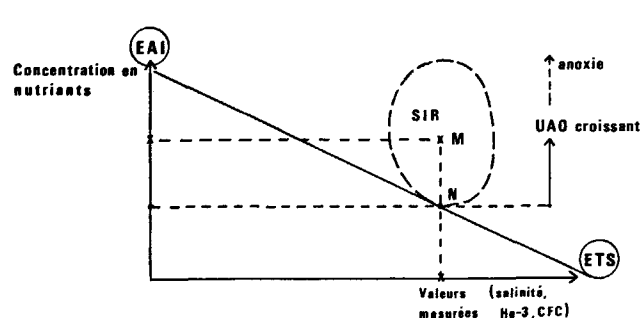


Figure 9

Droite de mélange théorique entre EAI (> 500 m) et ETS (0-100 m). En abscisse paramètres conservatifs (salinité, He-3, CFC), en ordonnée paramètres non conservatif (nutriments, pH, etc). Cf. Rougerie, 1994.

N = valeur théorique ou nutriments neufs ; M = moyenne mesurée dans le système interstitiel récifal (SIR) ; M-N = R, nutriments régénérés, fonction de l'utilisation apparente d'oxygène (UAO).

Theoretical mixing line between EAI (Antarctic Intermediate Water, > 500 m) and ETS (Tropical Surface Water, 0-100 m). Conservative parameters are in x-axis (nutrients, pH, etc). Cf. Rougerie, 1994. N = theoretical or new nutrient value ; M = mean measured value in the reef interstitial system (SIR) ; M-N = R, regenerated nutrients, based on the value of apparent oxygen utilization (UAO).

Tableau 5

Nutrients dissous dans les eaux interstitielles des forages P₄ et P₅, atoll de Tikehau. Valeurs moyennes (en µM) tous niveaux confondus (entre 4 et 33 m) pour une salinité moyenne mesurée de 35,74. La valeur théorique ou nutrient neuf (N) est déterminée à partir de la droite de mélange EAI-ETS (cf. fig. 9).

Disolved inorganic nutrients in the interstitial waters of boreholes P₄ and P₅, Tikehau atoll. Mean values (in µM), for all levels from 4 to 33 meters, with a mean salinity of 35.74. The theoretical or new nutrient value (N) is determined from the mixing line between EAI and ETS (cf. Fig. 9).

Nutrients inorganiques dissous	Mesuré (M)	Théorique ou neuf (N) µM	Regénéré M-N = R	N/M (%)
PO ₄	0,80	0,35	0,45	44
NO ₂ +NO ₃ +NH ₄	3,65	2,40	1,25	66
SiO ₃	5,60	3,45	2,15	62

pourrait traduire l'existence d'une circulation interstitielle sub-lagonaire empruntant un réseau de failles et fissures. Cette hypothèse peut rendre compte des alignements observés dans la distribution des pinacles et également des caractéristiques des eaux du forage P₃ (teneurs élevées en nutriments et carence en CFC). Dans un gros pinnacle affleurant, la construction corallienne n'est cependant active que dans le secteur exposé au vent et aux vagues du lagon (Sansone *et al.*, 1988) : nos données indiquent que de l'oxygène est présent au prélèvement P (à proximité de coraux Porites) mais pas en P₃, où l'anoxie et donc le dégazage de H₂S s'opposent à toute construction corallienne.

LE PHENOMENE RECIF-ATOLL

Le modèle de fonctionnement par endo-upwelling (fig. 10) permet de proposer une solution simple au paradoxe (dit de Darwin) de structures récifales et atolls fortement productives au sein d'un océan tropical très oligotrophe (Johannes *et al.*, 1983 ; Rougerie *et al.*, 1992). Même si la production nette de l'écosystème algo-coralien ne représente qu'une partie de l'énorme production brute (fixation de 0,5 à 1 kg de C/m²/an, calcification de 3 à 6 kg de CaCO₃/m²/an), elle est *ad minima* égale aux pertes subies par l'écosystème (Hatcher, 1990). Au premier rang de ces pertes se trouve l'expulsion normale et continue des zooxanthelles et mucus produits de façon excédentaire par les coraux et qui constituent le début de la chaîne trophique récifale (Davies, 1992). D'autres exportations sont de natures diverses et difficiles à quantifier : prédateurs par les poissons, y compris pélagiques, comblement des lagons, exportations par les passes, érosions biochimiques, avalanches sous-marines consécutives aux tempêtes et cyclones, etc. (Harmelin-Vivien et Stoddart, 1985) ; de plus, la croissance des récifs, particulièrement élevée aux époques de transgression marine, correspond à une séquestration de matières organiques et minérales. On a donc un continuum corail-récif-atoll dont le taux de production/calcalcification est largement indépendant de celui du système océanique adjacent et dont les exportations, sous formes dissoutes et particulaires, ne peuvent être compensées par les importations de l'océan oligotrophe (Sorokin, 1990). Il y a donc divergence notable, voire opposition, avec le modèle traditionnel de fonctionnement récifal par apports à partir d'un océan nourricier (Atkinson, 1992), apports

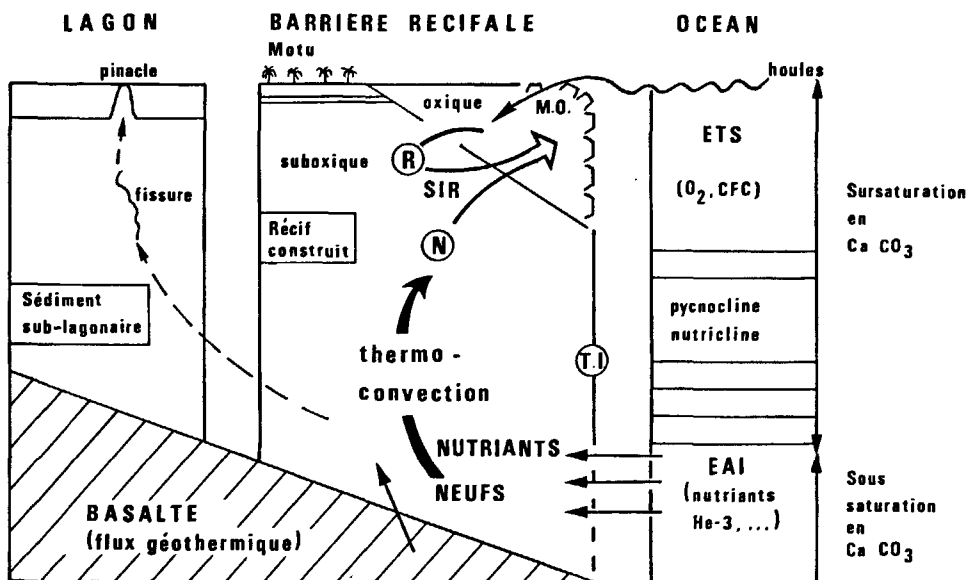


Figure 10

Représentation schématique du processus d'endo-upwelling géothermique. Les 2 fonctions d'entrée EAI (riche en nutriments) et ETS (riche en oxygène) convergent dans le système interstitiel récifal (SIR), dont les propriétés sont favorables au développement autotrophe et à la calcification de l'écosystème algo-coralien. Le tablier imperméable externe (T.I.) s'oppose aux échanges latéraux ; la circulation en zone sub-lagonaire se traduit par la présence d'une calcification lagonaire ponctuelle et erratique (pinnacle). M.O. : matière organique ; R : nutriments régénérés ; N : nutriments neufs.

Schematic view of the geothermal endo-upwelling process. The two first-order functions, EAI (nutrient-rich) and ETS (oxygen-rich) converge in the reef interstitial system (SIR) where properties are favourable to autotrophic growth and calcification of the algo-coral ecosystem. The external impermeable apron (T.I.) impedes lateral exchanges ; circulation in the sub-lagoonal zone can promote a sporadic and erratic lagoonal calcification pattern (pinnacle). M.O.: organic matter; R: regenerated nutrients; N: new nutrients.

qui pourraient être prépondérants dans les bilans énergétiques d'atolls comme ceux du Kiribati, entourés d'eaux enrichies par l'upwelling équatorial. Ce modèle est fortement contraint par le fait que lorsque l'océan est mésotrophe ou eutrophe, il perd de sa limpidité et favorise le développement d'algues et de filtreurs benthiques au détriment des coraux (Hallock et Schlager, 1986 ; Hallock *et al.*, 1988). Une autre possibilité d'alimenter la machine récifale repose sur la fixation d'azote atmosphérique, processus qui pourrait devenir significatif dans certains compartiments lagonaires riches en algues (Borowitzka et Larkum, 1986), bien que Shashar *et al.* (1994) la détectent essentiellement sur les sédiments dénudés et détritiques.

Pour les atolls des Tuamotu et ce, quels que soient les compartiments et bilans partiels ou globaux considérés, la barrière récifale constitue en termes de biomasse et de productivité, un système à haut niveau trophique qui croît et se développe, au sein d'un système océanique pauvre qui l'agresse en permanence. La mise en évidence du réservoir interstitiel de nutriments, coiffé par l'écosystème corallien perméable et poreux, permet d'équilibrer à toute échelle de temps le bilan nutritif de l'atoll-oasis au milieu du désert océanique (Rougerie et Wauthy, 1990, 1993). La présence de marqueurs océaniques profonds dans le SIR atteste de l'efficacité du pompage par thermo-convection jusqu'aux niveaux supérieurs éclairés, ce qui entre dans la définition d'un upwelling : ce processus diapycnal amène des nutriments neufs en zone euphotique, ce qui déclenche un bloom phytoplanctonique suivi en profondeur par une forte consommation d'oxygène ; celle-ci peut atteindre le stade de la suboxie, du fait de l'oxydation/reminéralisation des matières organiques et détritiques qui sédimentent à partir de la surface (Jacques et Treguer, 1986). La similitude cesse en ce qui concerne les mécanismes générateurs, vents et force de Coriolis pour l'upwelling, flux géothermique pour l'endo-upwelling. Dans ce cas, l'ascension de l'eau par thermo-convection peut aussi être assimilée à un hydrothermalisme de basse énergie (Combarrous et Bories, 1975 ; Ormond et Genthon, 1993), ce qui ouvre un large champ d'investigations au plan des interactions eau-encaissant carbonaté, diagenèses, dolomitisation (Fairbridge, 1957 ; Kohout, 1965 ; Saller, 1984 ; Aharon *et al.*, 1987). La vitesse d'ascension de l'eau interstitielle n'a pu être déterminée à Tikehau mais des mesures directes récentes effectuées dans un forage du récif-barrière de Tahiti donnent une composante verticale de l'ordre de 50 cm/jour avec des extrema de 20 et 150 cm/jour. Cela correspond à un flux moyen de 0,6 mmole/m²/jour pour les phosphates et de 3,5 mmole/m²/jour pour les nitrates, et donc à une potentialité de production primaire élevée. Le maintien de la limpidité et de l'oligotrophie autour des récifs et atolls des Tuamotu montre que l'écosystème algocorallien utilise très rapidement l'essentiel de ce flux de nutriments d'origine interstitielle, ce qui permet aux zooxanthelles symbiontes de recevoir de façon concomitante des nutriments neufs et une irradiation lumineuse optimale. Cet aspect du paradoxe de Darwin se trouve vérifié *a contrario* dans les lagons d'atolls fermés où la tendance à l'eutrophisation par capitalisation des nutriments endo-upwellés et recyclés, entraîne une disparition des peuplements coralliens au profit de macro-algues et de tapis de

cyanophycées. Cette déformation du champ trophique lagonaire atteint sa limite dans le cas des atolls semi-comblés, comblés et soulevés où l'existence d'une végétation et cocoteraie constitue alors l'expression de la fertilité du milieu, en relation avec le riche réservoir interstitiel.

La prise en compte phénoménologique de l'atoll doit donc dépasser un stade de vision réductionniste où le récif est abordé de façon simpliste comme une strate de coraux vivants surmontant un empilement de coraux morts. Une des difficultés majeures de l'étude du métabolisme des coraux repose sur l'existence d'un couplage intime entre la photosynthèse par les zooxanthelles et la calcification par les polypes (Barnes et Chalker, 1990). De plus, les relations causales entre la bio-calcification et la croissance des micro-algues symbiontes entretenues par des intrants inorganiques sont incontestables mais imparfaitement connues (Buddemeier, 1994). Il reste que les récifs coralliens sont parmi les plus productifs de tous les écosystèmes de la planète (D'Elia, 1988 ; Kinsey, 1991) et ont la biodiversité la plus élevée de l'ensemble des écosystèmes marins (Grassle *et al.*, 1990). Comme ce sont les rapports entre les flux d'énergie et de nutriments qui régulent la symbiose et le taux de calcification des polypes coralliens (Dubinsky et Jokiel, 1994), il semble logique de lier la réussite du système récifal à la cinétique des flux incidents et donc au signal d'ordre premier, à la thermo-convection interne. La faible variabilité des propriétés du SIR de l'atoll de Tikehau tend à indiquer l'existence d'un régime stationnaire à grande constante de temps. Cette stabilité temporelle de l'endo-upwelling, par rapport à un upwelling régi par un champ interactif et fluctuant vent-courant marin, est évidemment un gros avantage en terme de croissance cumulée et de diversification de réseau trophique. Le corollaire est que toute altération significative de l'état stationnaire peut entraîner un grave dysfonctionnement de l'écosystème récifal.

Il semble par exemple que le phénomène du blanchissement des coraux (Brown, 1990) puisse être traité dans ce contexte. Un blanchissement massif, touchant l'ensemble des récifs-barrières des îles de la Société a été observé en été 1991, et a entraîné une mortalité de 15 à 20 % des coraux (Salvat, 1992). Ce phénomène s'est reproduit en été 1994 et a, pour la première fois, également touché les atolls des Tuamotu. Ces deux épisodes de blanchissement sont apparus lors d'anomalies hydroclimatiques ENSO, caractérisées par un excédent thermique océanique de 1,5°C (30°C au lieu de 28,5°C) et une irradiation lumineuse excédentaire, par faiblesse de la nébulosité/saison des pluies. S'il est reconnu que ces deux facteurs jouent un rôle dans le blanchissement (Gleason et Wellington, 1993), on s'interroge sur la nature des relations causales conduisant *in fine* les coraux à se « suicider » en expulsant brutalement la quasi-totalité de leurs zooxanthelles. Une pareille rupture de la symbiose entre les micro-algues et leurs polypes est révélatrice d'un stress profond, la croissance-calcification étant interrompue pendant la phase de blanchissement. Ce grave dysfonctionnement du récif pourrait être explicité ainsi (Rougerie *et al.*, 1992) : l'excédent thermique de la couche océanique 0-200 m abaisse la densité de celle-ci, ce qui diminue ou annule l'écart de densité SIR-océan ; il n'y a plus de flotabilité positive du SIR,

et donc arrêt de la convection interne et du flux de nutriments neufs. Le métabolisme des micro-algues est profondément altéré et celles-ci sont alors expulsées, mortes ou dégénérantes, par les polypes. Lorsque les eaux océaniques se refroidissent, la thermo-convection interne redevient efficace et les zooxanthelles survivantes recolonisent rapidement la majorité des colonies coralliennes. Bien qu'il soit difficile d'évaluer la mortalité globale consécutive au blanchissement de l'été austral 1994, des évaluations ponctuelles sur certains atolls (Tikehau, Rangiroa, Hao, Mururoa), conduisent à des chiffres $\leq 5\%$ de coraux morts (*Acropora* et *Pocillopora* principalement). Ce blanchissement étant lié à un épisode ENSO, il est à craindre que la prochaine anomalie chaude conduise à une nouvelle mortalité en Polynésie et aux Tuamotu. On peut également s'interroger sur la menace posée par une augmentation de la fréquence des anomalies ENSO, qui pourraient elles-mêmes être liées au réchauffement global de la planète : il y aurait dans ce cas, pour la survie des atolls et récifs-barrières, une crise beaucoup plus sérieuse que la simple montée du niveau océanique (Wyrski, 1991). Le caractère léthal des périodes climatiques chaudes est d'ailleurs inscrit dans la mémoire des fossiles coralliens : la tendance à la généralisation des épisodes de blanchissement, constatée depuis 20 ans (Brown et Ogden, 1993) est peut-être le signe avant-coureur d'extinctions récifales majeures, comparables à celles qui, au cours du secondaire,

ont brutalement transformé les atolls en guyots ennoyés (Rougerie et Fagerstrom, 1994). Il serait donc pertinent que la communauté des chercheurs « récifaux » s'intéresse prioritairement à ce problème de dégénérescence des coraux et récifs, dans un contexte qui prenne en compte la nature véritable des atolls, macro-organismes dont la biocalcification et la productivité sont tributaires d'une circulation interne de type hydrothermal.

Remerciements

Cette synthèse a utilisé des données recueillies sur une période de 20 ans et représente donc le fruit de nombreuses collaborations au niveau logistique, technique et scientifique avec les organismes de Recherche-Développement oeuvrant sur le territoire de Polynésie Française. Les opérations de forages, prélèvements et analyses de la période 1988-1993, n'auraient pu être menées à bien sans l'aide de MM. J-L. Cremoux, J. Orepuller et de plusieurs étudiants stagiaires et VAT. Les travaux de reprographie et de dessins ont été réalisés par Mmes M. Crawley, L. Haumani et C. Ollier. Le soutien financier a été assuré par le Département TOA de l'ORSTOM, complété par un soutien incitatif du PRCO (ORSTOM/INSU) pour la période 1988-1993 et un financement du PROE (CPS) en 1991-1993.

RÉFÉRENCES

- Aharon P., R. Socki et L. Chan (1987). Dolomitization of atolls by sea water convection flow : test of a hypothesis at Niue, South Pacific, *J. Geol.* **95**, 187-203.
- Aissaoui D. et B. Purser (1986). La cimentation dans les récifs : Principe de cimentation maximale. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, ser. III, **303/4**, 301-303.
- Aissaoui D., D. Buigues et B. Purser (1986). Model of reef diagenesis : Mururoa atoll, French Polynesia. In "reef diagenesis" eds. Schroeder and Purser. Springer Verlag, 112-131.
- Andrews J. et G. Pickard (1990). The physical oceanography of coral-reef systems. In "Ecosystem of the world", *25 Coral Reefs*. Ed. Z. Dubinsky, Elsevier - Amsterdam, 11-48.
- Andrié C. (1987). Utilisation des traceurs helium-3 et tritium en océanographie. Thèse, Doc. Etat, Université Paris 6, 340 p.
- Andrié C., L. Bouloubassi, H. Cornu, R. Fichez, C. Pierre et F. Rougerie (1993). Chemical and tracer studies in coral reef interstitial waters (French Polynesia) : implications for endo-upwelling circulation. *Proc. 7th Int. Coral Reefs Symp.* Guam. 1177-1185.
- Atkinson M.J. (1992). Productivity of Enewetok Atoll reef flats predicted from mass transfer relationships. *Continental Shelf Research* **12**, n° 7/8, 799-807.
- Atkinson H. et P. Davies (1984). Report of a New-Zealand, Australian and Papua New-Guinea Scientific Mission to Mururoa atoll. Ministry of Foreign Affairs, Wellington, 167 p.
- Bard E., B. Hamelin et R. Fairbanks (1990). U-Th ages obtained by mass spectrometry in corals from Barbados : sea level during the last 130 000 years. *Nature* **346**, 456-458.
- Barnes D. et B. Chalker (1990). Calcification and photosynthesis in reef-building coral and algae. In "Coral Reefs, Ecosystems of the world". 25, ed. Dubinsky Z., Elsevier, Amsterdam, 105-131.
- Bernard D. (1988). Convection naturelle dans les structures géologiques poreuses : deux exemples numériques. *Bull. Mineral.* **111**, 601-611.
- Bonvallet J., P. Laboute, F. Rougerie et E. Vigneron (1994). Les atolls des Tuamotu, ed. ORSTOM, Paris, 296 p.
- Borowitzka M. et A. Larkum (1986). Reef algae. In "The Great Barrier Reef : Science Management". *Oceanus* **29**, 2, 49-51.
- Bouloubassi I., A. Saliot, F. Rougerie et J. Trichet (1992). Hydrocarbon geochemistry in coral reef pore waters. French Polynesia. Water Rock Interaction. Kharaka and Maest eds. Rotterdam, 271-274.
- Bourrouilh Le Jan F. et J. Talandier (1985). Sédimentation et fracturation de haute énergie en milieu récifal : tsunami, ouragans et cyclones et leurs effets sur la sédimentologie et la géomorphologie d'un atoll : motu et hoa (Rangiroa, Tuamotu). *Mar. Geol.* **67**, 263-333.
- Brown B. (1990). Coral bleaching (special issue). *Coral Reefs* **8**, 4, 232 p.
- Brown B. et J. Ogden (1993). Coral bleaching. *Scientific American* **268**, 1, 64-70.
- Buddemeier R.W. et J.A. Oberdorfer (1986). Internal hydrology and geochemistry of coral reefs and atoll islands: key to diagenetic variations. In : "Reef diagenesis", J.H. Schroeder and B.H. Purser, eds. Springer-Verlag Heidelberg, 91-111.
- Buddemeier R.W. (1994). Symbiosis, calcification and environmental interactions. In "Past and present bio-mineralization processes". *Bull. Institut. Oceanogr.* Monaco, n° sp. **13**, 119-131.
- Buigues D., Bablet J.P. et Gachon A. (1993). Structure et géologie des atolls. In : « Atlas de Polynésie Française » ed. ORSTOM, Paris, 31-33.
- Charpy L. et C. Charpy-Roubaud (1991). Particulate organic matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon. *Marine Ecology Progress series* **71**, 53-63.
- Combarnous M. et S. Bories (1975). Hydrothermal convection in saturated porous media. *Advances in Hydroscience* **10**, 231-307.
- Darwin C. (1842). On the structure and distribution of coral reefs. Ward, Locke and Co., London.

- Davies P.S.** (1992). Enso-symbiosis in marine cnidarians. In *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*, ed. D. John, S. Hawkins, J. Price, Clarendon Press, Oxford, n° 46, 511-540.
- Delesalle B.** (1985). Atoll de Mataiva. In : "Récifs Coralliens de Polynésie Française". 5e Congrès Int. sur les Récifs Coralliens, Tahiti, 1, 269-322.
- Delesalle B. et A. Sournia** (1992). Residence time of water and phytoplankton biomass in coral reef lagoons. *Continental Shelf Research*, 12, 718, 939-949.
- Delesalle B., J.P. Renon, C. Charpy et L. Charpy** (1993). Productions primaires et secondaires des lagons. I et II. In "Atlas de la Polynésie Française", ORSTOM, Paris, planches 45-46.
- D'Elia C.** (1988). The cycling of essential elements in coral reefs. In : "Concepts of Ecosystem Ecology". Pomeroy R.L., J. Alberts eds. Springer Verlag, New-York, *Ecological Studies* 67, 195-215.
- Dubinsky Z. et P. Jokiel** (1994). Ratio of energy and nutrient fluxes regulates symbioses between zooxanthellae and corals. *Pacific Science* 48, 3, 313-324.
- Fagerstrom J.A.** (1987). The evolution of reef communities. Wiley, Interscience, New York, 600 p.
- Fairbridge R.W.** (1957). The dolomite question. *Soc. Econ. Paleontol. Spec. Publ.* 5, 125-178.
- Gattuso J.P., D. Yellowlees et M. Lesser** (1993). Depth and light dependent variation of carbon partitioning and utilization in the zooxanthellate scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Marine Ecology Progress Series* 92, 267-276.
- Gleason D. et G. Wellington** (1993). Ultraviolet radiation and coral bleaching. 365, 836-838.
- Grassle J., P. Lasserre, A. McIntyre et G. Ray** (1990). Marine biodiversity and ecosystem function. *Biology International* 23, 19 p.
- Guilcher A.** (1988). Coral reef geomorphology. Wiley, Interscience, New York, 228 p.
- Guille G., G. Goutière et J.F. Sornein** (1993). Les atolls de Mururoa et de Fangataufa (Polynésie Française). CEP/DIRCEN/CEA, 168 p.
- Hallock P. et W. Schlager** (1986). Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaeos* 1, 389-398.
- Hallock P., A.C. Hine, G.A. Vargo, J.A. Elrod et C. Jaap** (1988). Platforms of the Nicaragua Rise : examples of sensitivity of carbonate sedimentation to excess trophic resources. *Geology* 16, 1104-1107.
- Harmelin-Vivien M. et D. Stoddart** (1985). Hurricane effects on coral reef. In 5th Inter. *Coral Reef Congr.* Tahiti, 3, 315-350.
- Hatcher B.** (1990). Coral Reef Primary Productivity : A hierarchy of pattern and process. *Trends In Ecology and Evolution* 5, 5, 149-155.
- Jacques G. et P. Treguer** (1986). Ecosystèmes pélagiques marins. Collection écologie, n° 19, Masson, Paris, 243 p.
- Jamet R. et J. Trichet** (1987). Etude du milieu terrestre des atolls de la Polynésie Française. Caractéristiques et potentialités agricoles. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, XXIII, 4, 275-293.
- Jean-Baptiste P., F. Mantisi, L. Memery et D. Jamous** (1991). He-3 and chlorofluorocarbons (CFC) in the Southern Ocean : tracers of waters masses. *Mar. Chemistry* 35, 1-4, 137-150.
- Johannes R., W. Wiebe, C. Crossland** (1983). Three patterns of nutrient flux in a coral reef community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12, 131-136.
- Kinsey D.** (1991). The coral reef : an owner built, high density, fully serviced, self-sufficient housing estate in the desert - or is it ? *Symbiosis* 40, 1-22.
- Kohout F.A.** (1965). A hypothesis concerning cyclic flow of salt water related to geothermal heating in the Floridan aquifer. *Trans NY Acad. Sci.* 28, 249-271.
- Landret J.** (1978). Le lagon de l'atoll de Niau (Tuamotu). Rapp. IFREMER, 12 p.
- Lenhardt X.** (1989). Hydrodynamique des lagons d'atoll et d'île haute en Polynésie Française. Thèse de Doctorat, Museum Nat. Hist. Nat., Paris, 156 p.
- Lesuavé R., G. Pautot, M. Hoffert, S. Monti, Y. Morel et C. Pichocki** (1984). Cadre géologique de concrétions polymétalliques cobaltifères sous-marines dans l'archipel des Tuamotu. *C.R. Acad. Sci.* 303 (II), 1013-1018.
- Magnier Y. et B. Wauthy** (1976). Esquisse hydrologique du lagon de Takapoto. *Cah. ORSTOM, Série Oceanogr.* 14, 279-287.
- Marshall J.** (1986). Regional distribution of sub-marine cements within an epicontinental reef system : Central Great Barrier Reef, Australia. In : "Reef Diagenesis" eds. Schroeder and Purser. Springer Verlag, Berlin, 8-26.
- Milliman J.** (1993). Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean : budget of non steady state. *Global bio-geochemical cycles* 7, 4, 927-957.
- Montaggioni L.** (1985). Makatea island, Tuamotu archipelago. In : 5th Inter. *Coral Reef Congr.* Tahiti, 1, 103-158.
- Neumann A.C. et I.G. MacIntyre** (1985). Reef response to sea level rise : keep up, catch up, or give up. *Proceedings, 5th Inter. Coral Reef Congr.* Tahiti, 3, 105-110.
- Oberdorfer J.A. et R.W. Buddemeier** (1986). Coral reef hydrology : field studies of water movement within a barrier reef. *Coral Reefs* 5, 7-12.
- Ormond A. et P. Genthon** (1993). 3-D thermo-convection in an isotropic inclined sedimentary layer. *Geophys. J. Int.* 112, 257-263.
- Pirazzoli P., L. Montaggioni, B. Salvat et G. Faure** (1988). Late holocene sea level indicators from eastern Tuamotu (Pacific Ocean). *Coral Reefs* 7, 57-68.
- Risk M.J. et H.R. Muller** (1983). Porewater in coral heads : evidence for nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.* 28, 1004-1008.
- Roberts H., P. Wilson et A. Lugo-Fernandez** (1992). Biologic and geologic responses to physical processes : examples from modern reef system of the Caribbean - Atlantic region - *Continental Shelf Research* 12, 7/8, 809-834.
- Rougerie F.** (1979). Caractéristiques générales du milieu liquide lagonaire de l'atoll de Takapoto. In L'environnement de l'atoll de Takapoto, Tuamotu. *Journal de la Société des Océanistes* 62, Tome 35, 35-45.
- Rougerie F.** (1983). Nouvelles données sur le fonctionnement interne des lagons d'atoll. *C.R. Acad. Sci. Paris (II)*, 297, 909-912.
- Rougerie F., M. Ricard et E. Mazauray** (1984). Le lagon de l'atoll de Mururoa. Rapport CEA, R, n° 5236, Service Doc. Saclay, 77, 70 p.
- Rougerie F. et B. Wauthy** (1986). Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanolog. Acta* 9, 133-148.
- Rougerie F. et B. Wauthy** (1988). The endo-upwelling concept : a new paradigm for solving an old paradox. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.* Townsville, 3, 21-26.
- Rougerie F., B. Wauthy et C. Andrié** (1990). Geothermal endo-upwelling model testing for atoll and high island barrier reef. *Proceedings Inter. Workshop, Nouméa*, 197-202.
- Rougerie F. et B. Wauthy** (1990). Les atolls-oasis. *La Recherche*, 21, 223, 832-842.
- Rougerie F., C. Andrié et Ph. Jean-Baptiste** (1991). Helium-3 inside atoll barrier reef interstitial water : a clue for geothermal endo-upwelling. *Geophysical Research Letters* 18, 109-112.
- Rougerie F., J.A. Fagerstrom et C. Andrié** (1992). Geothermal endo-upwelling : a solution to the reef nutrient paradox. *Continental Shelf Research* 12, 718, 785-798.
- Rougerie F., B. Salvat et M. Tatarata** (1992). La mort blanche des coraux. *La Recherche*, Paris, 23, 245, 826-834.
- Rougerie F. et B. Wauthy** (1993). The endo-upwelling concept : from geothermal convection to reef construction. *Coral Reefs* 12, 19-30.
- Rougerie F.** (1994). In situ processes in reef interstitial waters : implication for reef growth/calcification. 7th Inter. Symp. on biomineralization, Monaco, 8 p.
- Rougerie F. et J.A. Fagerstrom** (1994). Cretaceous history of Pacific Basin guyots reefs : a reappraisal based on geothermal endo-upwelling. *Palaeoecology, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112, 239-260.

- Rougerie F., R. Fichez et P. Déjardin** (sous presse). Geomorphology and hydrogeology of selected islands of French Polynesia : Tikehau (Atoll) and Tahiti (barrier reef). In "Geology and hydrogeology of carbonate islands". H. Vacher and J. Quinn, eds. Tampa, Florida, 15 p.
- Saller A.H.** (1984). Petrologic and geochemical constraints on the origin of subsurface dolomite. Enewetok Atoll : an example of dolomitization by normal sea water. *Geology* **12**, 217-220.
- Salvat B.** (1983). Récifs et lagons de Polynésie française. *J. Soc. Océanistes*, 39-77 : 1-104.
- Salvat B.** (1992). Blanchissement et mortalité des scleractiniaires sur les récifs de Moorea (Archipel de la Société) en 1991. *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. III*, **314**, 105-111.
- Samaden G., P. Dallot et R. Roche** (1985). Atoll d'Eniwetok. Système géothermique insulaire à l'état naturel. *Houille Blanche* **2**, 143-151.
- Sansone F.J., C.C. Andrews, R.W. Buddemeier et G.W. Tribble** (1988). Well-point sampling of reef interstitial water. *Coral Reefs* **7**, 19-22.
- Scott G. et G. Rotondo** (1983). A model for the development of types of atolls and volcanic islands on the Pacific lithospheric plate. *Coral Reefs* **1**, 139-150.
- Shashar N., T. Feldstein, Y. Cohen et Y. Loya** (1994). Nitrogen fixation (acetylene reduction) on a coral reef. *Coral Reefs* **13**, 171-174.
- Sorokin** (1990). Aspects of trophic relations productivity and energy balance in coral reefs ecosystems. In: Ecosystems of the world, 25 Coral Reefs, Dubinsky Z. ed. Elsevier, Amsterdam, chap. **14**, 401-410.
- Swartz J.H.** (1958). Geothermal measurements on Eniwetok and Bikini atolls. US Geol. Surv. Prof. Paper **260/U**, 711-739.
- Szmant-Froehlich A.** (1983). Functional aspects of nutrient cycling in coral reefs. Symp. Ser. *Undersea research*, NOAA Progr. **1**, 133-139.
- Tribble G., F. Sansone, R. Buddemeier et L. Yuan-Hui** (1992). Hydraulic exchange between a coral reef and surface sea water. *Geological Society of America Bulletin* **104**, 1280-1291.
- Unesco** (1987). Thermodynamics of the carbon dioxide system in seawater. *Unesco technical papers in marine science* **51**, Paris, 55 p.
- Wilson E., L. Hardie et O. Phillips** (1990). Dolomitization front geometry, fluid flow patterns and the origin of massive dolomite. *American Journal of science* **290**, 741-796.
- Wyrtki K.** (1991). Sea level rise : the facts and the future. Pacific Science. University of hawaii Press, **44**, 1, 1-16.