

ATOLL RESEARCH BULLETIN

NO. 301

LE ZOOPLANCTON DU LAGON DE CLIPPERTON

BY

J.-P. RENON

ISSUED BY

THE SMITHSONIAN INSTITUTION

WASHINGTON, D.C., U.S.A.

AUGUST 1987

SUMMARY

The Clipperton atoll (10°18'N, 109°13'W) is closed and holds a lagoon with marked stratification; surface waters are brackish (S=4/6‰), but deep waters show a salinity close to that of seawater and high concentrations of H₂S; temperature and pH are high. In this paper, environmental data concerning the atoll, the lagoon and the surrounding ocean are recalled and are followed by the study of the zooplankton of the lagoon and ocean.

The lagoon plankton consists of only two species : the cosmopolite fresh- and brackish water copepod, Acanthocyclops robustus, and the circumtropical freshwater cladocera Latonopsis australis. In the surface layer, the abundance of lagoon plankton is high : the average value is of 7710 ind.m⁻³ and locally up to 16 000 ind.m⁻³ can be observed. The average biomass (dry weight) is of 83 mg.m⁻³. The local distribution at the surface is heterogeneous : the abundance and biomass of organisms are less in the S.W. part of the lagoon by respectively a factor 10 and 4. Data from some vertical hauls (at 10 or 15 m depth) denote a lower abundance (five to tenfold) in depth than in the surface layer.

A demographic analysis of this community points out a clear dominance of the copepods over the cladocera, their numerical ratio being 2:1. The A. robustus population is three to sixfold more abundant in the surface layer than in vertical hauls ; it is mainly composed by mature adults of both sexes ; at the surface, the ratio of males to females ranged from a mean of 2 to 5% and in deep waters it is of 160%. Scarcity of juveniles and the simultaneous presence of ovigerous females shows that a new biological cycle begins this whole population in a homogeneous fashion. The L. australis population is mainly located in the surface layer, where it's concentration is 50 to 100 times higher than in vertical hauls. It is only composed of parthenogenetic females and juveniles of various sizes. The absence of males and of ephippial females indicates that the parthenogenetic phase continues.

The ocean plankton is constituted in its near totality by typical oceanic holoplankton ; copepods, chaetognaths and appendicularians make up more than 95% of the plankton and are identified specifically. The meroplankton accounts for an abnormally low proportion (about 1%) near an atoll.

The discussion focuses on the biological interest of lagoonal planktonic communities and the valuable ecological interest of this atoll in the perspective of atoll evolution. These two species keep a relation of predator (A. robustus) to prey (L. australis) and the absence of higher level predators grants a remarkable simplicity to the lagoon trophic network. A comparison with previous planktonic data shows that the evolution of this ecosystem is rapid : for the past twelve years, this fresh- and brackish water planktonic community has taken the place of a marine community. A surabundance of nutrients seems responsible for the evolution of this atoll.

LE ZOOPLANCTON DU LAGON DE CLIPPERTON

BY

J.-P. RENON*

INTRODUCTION

Les lagons d'atolls sont généralement occupés par de l'eau de mer ou une eau de composition chimique voisine de celle de l'eau de mer ; le zooplancton de ce genre de lagon a fait l'objet maintenant de plusieurs études (JOHNSON, 1954 ; TRANTER et GEORGE, 1972 ; MADHU PRATAP et al., 1977 ; RENON, 1977 ; GERBER, 1980, entre autres). Plus rares sont les lagons d'atolls contenant une eau de composition chimique fort éloignée de celle de l'eau de mer ; tout au plus dispose-t-on alors, dans quelques cas, de notes taxonomiques concernant les espèces planctoniques. Le lagon de l'atoll de Laysan, situé dans les îles Hawaii ou le lac Tegano dans l'île Rennell - un ancien atoll soulevé - situé dans les îles Salomon en sont des exemples ; dans le premier, l'eau du lagon est sursalée (CASPERS, 1968), dans le second elle est au contraire dessalée (WOLFF, 1970).

La présente étude concerne le zooplancton d'un lagon empli d'une eau dessalée et contenant en outre de l'hydrogène sulfureux : le lagon de l'atoll de Clipperton (Pacifique oriental). Les récoltes de plancton ont été réalisées lors d'une mission du bateau "La Calypso" du Commandant COUSTEAU, en mars 1980, et le Docteur TAXIT, participant de cette mission, a eu l'amabilité de nous en confier l'étude.

*-Laboratoire d'Ecologie Animale et Zoologie, U.F.R. Faculté des Sciences, Université, B.P. 6759, 45067 Orléans Cedex 2, France.
-Antenne du Museum National d'Histoire Naturelle et de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre de l'Environnement, B.P. 1013, Papetoai - Moorea, Polynésie française.

I. - PRESENTATION DES LIEUX ET METHODES D'ETUDES

A. - Données générales

L'île de Clipperton (10° 18'N, 109° 13'W) se situe dans le Pacifique oriental, au large du Mexique. Elle est connue dans ses grandes lignes (SACHET, 1962 ; NIAUSSAT, 1978) et nous n'en rappellerons que quelques traits essentiels (Fig. 1). Cette île est un anneau corallien de faibles dimensions (environ 3 km de diamètre) qui comporte un rocher volcanique culminant à 29 m de hauteur. Il s'agit donc, selon la nomenclature récifale (BATTISTINI *et al.*, 1975) d'un "presqu'atoll", bien que l'usage - que nous suivrons - ait consacré la dénomination d'atoll à son égard.

La ceinture corallienne totalement bouclée enferme un lagon qui se trouve ainsi isolé de l'océan voisin. Plusieurs zones récifales subaffleurant encombrant ce lagon et l'une d'elles comporte une profonde dépression dénommée "trou sans fond" ; celui-ci atteint au moins 91 m, alors que dans le reste du lagon les profondeurs maximums varient selon les zones de 25 à 45 m.

En dehors de cette curiosité géomorphologique, trois traits généraux différencient très nettement ce lagon d'un lagon d'atoll classique: d'abord, l'absence totale de coraux vivants et, hormis quelques rencontres anecdotiques, des représentants habituels de la macrofaune benthique et nectonique ; ensuite, l'existence sur les fonds d'un important dépôt de vase ; enfin, la présence d'un herbier bien développé couvrant environ un quart de la surface du lagon.

B. - Données hydrologiques

1/ Le lagon (excepté le "trou sans fond")

Lors de la présente étude (mars 1980), TAXIT (1981) rapporte une température de l'eau du lagon d'environ 30°C et une salinité (teneur en Na Cl) croissant de 4 ‰ en surface à 6 ‰ à 12 m de profondeur. La valeur du pH en surface est élevée et comprise entre 8,78 et 9,19. Les teneurs en oxygène dissous sont en général faibles et nulles au-delà de 15 m de profondeur. La teneur en hydrogène sulfureux n'a pas été mesurée, mais la présence en profondeur en a été notée (NIAUSSAT, 1978). Ces données complètent celles rapportées par EHRHARDT (1986) en 1967-68; cet auteur observait à l'époque l'existence d'un gradient de salinité suivant la profondeur : les valeurs étaient de 4 à 5 ‰ dans les 6 premiers mètres d'eau et atteignaient 13 à 21 ‰ en profondeur.

2/ Le "trou sans fond"

Cette dépression présente des caractéristiques inhabituelles et, là encore, nous nous référerons aux données rapportées par TAXIT (1981). La température de l'eau est plus élevée d'environ 2°C au-delà de 30 m de profondeur que dans les couches supérieures. La salinité est de 4 à 5 ‰ jusqu'à 7 m de profondeur, puis de 10 ‰ à 10 m ; elle atteint

33,7 ‰ et 34,5 ‰ respectivement à 20 m et 34 m de profondeur. La teneur en hydrogène sulfureux est particulièrement élevée et elle atteint 100 mg/l au-delà de 15 m de profondeur. Des dépôts brunâtres de matière organique en voie de décomposition - présents çà et là aussi dans le reste du lagon - forment dans cette dépression un véritable bouchon localisé entre 30 et 40 m de profondeur. Enfin, la teneur de l'eau en certains éléments minéraux dissouts (magnésium, cuivre, fer, etc...) est bien supérieure à la moyenne océanique.

3/ L'océan

Autour de l'atoll, EHRHARDT (1976) relève en surface une salinité de 31,08 ‰, et TAXIT (1981) de 34 ‰. Cette dernière valeur est en accord avec les données mentionnées dans les manuels et, de ce fait, paraît plus vraisemblable. Selon MUROMTSEV (1958), la zone océanique entourant cet atoll est occupée en surface par un type d'eau qu'il dénomme "eau équatoriale de surface" ($t^{\circ} = 26$ à 29°C ; $S = 34$ à 35 ‰); l'aire occupée par ce type d'eau accuse un excès des précipitations (> 3000 mm par an) sur l'évaporation (1300 mm par an) particulièrement dans cette zone est du Pacifique. Selon des données plus récentes (REID, 1969 ; BEKLEMISHEV, 1971), la salinité moyenne des eaux de surface dans cette zone est de 33,5 ‰. Dans la nomenclature de BEKLEMISHEV (1971), la zone océanique autour de l'atoll est occupée par "l'eau tropicale du Pacifique est" (équivalente en partie à "l'eau équatoriale de surface" de MUROMTSEV, précédemment cité) ; cette zone est dominée par l'important circuit rotationnel équatorial ("équatorial gyre") mis en évidence par cet auteur. Le mouvement général des eaux de surface baignant l'atoll participe du courant nord-équatorial et est dirigé vers l'ouest.

C. - Méthodes d'études

Des prélèvements de zooplancton ont été effectués dans le lagon et dans l'océan. Dans le lagon, 13 stations ont été repérées en vue d'une étude de répartition horizontale dans la couche de surface, et 3 stations pour explorer les couches sous-jacentes (Fig. 1). Les récoltes dans l'océan n'ont été effectuées qu'en surface, à titre comparatif.

Tous les prélèvements ont été effectués avec un filet conique de 50 cm de diamètre d'ouverture et de 45 μm de vide de maille. La station située dans le "trou sans fond" a été l'objet de 3 traines horizontales de surface et de 3 traits verticaux, dont 2 selon une distance connue. Dans le reste du lagon, on dispose de 12 récoltes provenant des traines horizontales de surface et de 2 récoltes issues des traits verticaux, selon des distances indéterminées.

Aucune mesure du volume d'eau filtrée lors des traits n'est disponible. Cependant, dans le lagon, la durée et les conditions de traine en surface sont tout à fait semblables et donc comparables. Selon TAXIT (1981), le volume d'eau filtré est estimé à 25 m³ lors des traits dans le lagon, et à 50 m³ dans l'océan.

Toutes les récoltes ont été réalisées de jour et le plancton

recueilli a été fixé dans une solution de formol et d'eau de mer. Tri et comptages ont été menés selon les techniques habituelles (sous-échantillonnage avec cylindre de FOLSOM et CUVETTE DE DOLLFUS) à partir de la fraction aliquote (1/5ème) qui nous a été confiée. Les résultats seront rapportés conventionnellement au mètre cube d'eau supposé filtré ; étant donné les conditions d'échantillonnage, cette référence volumétrique représente une valeur très approximative.

II. - RESULTATS

A. - Plancton du lagon

1/ Données taxonomiques et biogéographiques

Le plancton du lagon est composé essentiellement de deux espèces de crustacés qui sont les suivantes : un copépode cyclopoïde, Acanthocyclops robustus SARS, 1863 et un cladocère, Latonopsis australis SARS, 1888.

Il convient en outre de mentionner la présence dans quelques échantillons de plusieurs espèces benthiques : un copépode harpacticoïde diosaccidae, un isopode cirolanidae, un ostracode et un cladocère chydoridae du genre Alona. La présence de ces espèces benthiques récoltées à moins de dix exemplaires dans la totalité des échantillons de surface paraît accidentelle ; elles seront négligées dans la suite du texte et nous nous attacherons uniquement aux deux crustacés typiquement planctoniques.

a) Acanthocyclops robustus fait partie du groupe A. robustus - A. vernalis au sein duquel plusieurs types (ou formes ou sous-espèces, selon les auteurs) ont jadis été distingués. En raison de l'existence de nombreuses formes de transition, DUSSART (1969), se référant à PETKOVSKI (1954), ramène à trois types l'ensemble des formes du groupe : un type "vernal", un type "vernal setiger" et un type "robustus". Il maintient en outre les deux formes extrêmes que sont les types "vernal" et "robustus" comme des espèces valides.

En raison de l'existence de formes transition entre ces deux espèces, quelques détails concernant celle rencontrée doivent être précisés. La formule des soies du troisième article de l'exopodite des pléopodes P1 à P4 est 3, 4, 4, 4, et ce caractère permet d'identifier assurément l'espèce A. robustus. En outre, le rapport du nombre de soies spiniformes au nombre de soies non spiniformes de l'article 3 de l'endopodite des pléopodes P1 à P4 est de 1/5, 1/5, 1/5 et 2/3. Nous sommes donc en présence du type "robustus" si l'on suit DUSSART (1969) ou du type "setosus" si l'on suit KIEFER (1976) ; ils correspondent tout à fait à ceux rencontrés en Finlande et décrits par FURASJOKI et VILJAMAA (1984).

A. robustus est une espèce cosmopolite des eaux douces et saumâtres (DUSSART, 1969). Selon MASTRANTUONO et STELLA (1974), elle est rencontrée en de nombreux endroits d'Europe, d'Asie, d'Afrique du Nord et d'Amérique centrale. Selon ces derniers auteurs, elle apparaît comme une

forme euryvalente, capable de vivre dans divers types d'eau et à diverses altitudes ; on la rencontre dans les mares, les marais, les étangs et les lacs, aussi bien dans les eaux douces que dans les eaux périodiquement ou constamment saumâtres.

b) Latonopsis australis. Les spécimens rencontrés dans ce lagon sont rattachés à l'espèce L. australis, en admettant avec HARDING et PETKOVSKI (1963) que plusieurs formes considérées antérieurement comme des espèces, dont la nord-américaine L. occidentalis BIRGE sont synonymes de L. australis. Le statut de cette espèce et de ses variantes étant encore un sujet d'études, nous nous référerons à la description faite par REY et VASQUEZ (1986) de spécimens du Vénézuéla, pour souligner quelques points de divergence ; pour le reste, nos spécimens s'accordent avec la description et les remarques de ces auteurs.

Les différences concernent l'antennule et l'antenne. La longue soie de l'antennule présente bien un aspect serraté, mais elle porte au moins vingt sétules. Si la basipode de l'antenne comporte à son extrémité deux tubercules doublement mamelonnés et une soie finement sétulée, l'épine distale ne paraît pas présenter de biseau à son extrémité. Le trait le plus important réside dans une certaine variabilité de l'antenne, puisque selon les individus, le premier segment de l'exopode porte cinq soies, comme ceux décrits par KOROVCHINSKI (in SMIRNOV et TIMMS, 1983) ou même six soies.

Cette espèce est surtout tropicale. En admettant la synonymie évoquée précédemment, elle se rencontre dans les trois Amériques, dans plusieurs îles d'Amérique centrale (COLLADO et al., 1984), en Europe, en U.R.S.S., en Chine, au Japon, en Afrique et en Australie. Elle paraît limitée aux eaux douces temporaires ou permanentes et ne semble pas avoir été rencontrée en eau saumâtre.

2/ Données quantitatives

a) Répartition en surface

Nous présenterons d'abord les résultats concernant la répartition des valeurs de biomasse et du nombre total d'individus par mètre cube d'eau, puis la répartition des deux espèces.

A partir des mesures établies par TAXIT (1981), l'ensemble des récoltes de surface aboutit à une biomasse moyenne (poids sec) de $83 \pm 41 \text{ mg.m}^{-3}$; les comptages que nous avons effectués sur ces récoltes de surface fournissent un nombre moyen de 7710 individus par m^3 . La répartition des valeurs révèle une hétérogénéité faible. La tendance qui se manifeste est la suivante : la zone sud-ouest du lagon correspondant aux stations 1,2 et 5 présente une abondance planctonique plus faible que le reste du lagon ; $23,5 \text{ mg.m}^{-3}$ contre $100,5 \text{ mg.m}^{-3}$ et 855 ind.m^{-3} contre 9770 ind.m^{-3} .

La répartition de chacune des deux espèces se présente ainsi : A. robustus est moins abondant dans la zone sud-ouest que dans le reste du lagon (483 ind.m^{-3} contre 5710 ind.m^{-3}). L. australis, bien que pré-

sentant une variabilité d'abondance plus grande, suit le même schéma de répartition que A. robustus ; on trouve ainsi 370 ind.m⁻³ dans la zone sud-ouest et 4063 ind.m⁻³ dans le reste du lagon.

b) Répartition verticale

La répartition verticale n'a pas été étudiée directement ; cependant, la comparaison des récoltes issues des traits verticaux avec les récoltes de surface, dans la mesure où elle aboutit à des résultats très nets, permet de dégager les tendances de cette répartition. Deux prélèvements réalisés par trait vertical dans la zone du "trou sans fond" peuvent (seuls) être rapportés à un volume d'eau filtrée ; nous en comparerons les résultats avec ceux provenant des prélèvements de surface issus de cette même zone.

Ces résultats montrent que les rapports de densité planctonique provenant des deux types de récoltes sont nettement différents de l'unité et en faveur des récoltes de surface. Ces rapports sont les suivants : 5 à 10 pour le nombre total d'individus, 50 à 100 pour L. australis et 3 à 6 pour A. robustus. La densité de ces deux espèces, en particulier celle du cladocère, paraît ainsi plus élevée en surface que dans les couches sous-jacentes.

3/ Données démographiques

Nous analyserons la structure du peuplement planctonique en étudiant le rapport d'abondance des deux espèces, puis la composition de chacune des populations.

Le rapport de l'abondance d'A. robustus à celle de L. australis dans la couche de surface est égal à l'unité dans la zone centrale du lagon (stations 4,5 et 11) et dans la zone du "trou sans fond" ; dans le reste du lagon, ce rapport est de 2,2. Dans la couche d'eau explorée par les traits verticaux, ce rapport est de 14 dans le "trou sans fond" et de 1,3 à 7 aux deux autres stations offrant ce type de trait. On observe donc en général une nette prépondérance du copépode à raison en moyenne de plus de 2 copépodes pour 1 cladocère.

A. robustus est représenté dans les récoltes par des individus des deux sexes et accessoirement par de très rares copépodites, probablement au stade V. Dans la couche de surface, on récolte en moyenne 5 mâles pour 100 femelles ; ce pourcentage présente des caractères de grande constance et de faible variabilité puisque dans douze récoltes sur quinze, il est compris entre 0,9 % et 8,9 %. Dans la zone du "trou sans fond", on récolte en moyenne 2 mâles pour 100 femelles en surface, et 160 mâles pour 100 femelles dans la couche d'eau concernée par les traits verticaux. En outre, dans cette même zone, le rapport des densités rencontrées lors des traits de surface à celles rencontrées lors des traits verticaux est de 8 à 14 en ce qui concerne les femelles et de 0,1 à 0,25 en ce qui concerne les mâles. Autrement dit, les femelles de ce copépode semblent se concentrer en grand nombre en surface, alors que les mâles, avec des densités réduites, se situent plutôt dans les couches sous-jacentes.

L. australis est représenté dans les récoltes par des femelles parthénogénétiques et par des jeunes. En surface, les jeunes sont absents des zones du lagon bordant les rivages ouest, sud-ouest et sud-est (stations 1, 2, 3, 5 et 8). En outre, ces jeunes sont totalement absents des récoltes effectuées dans le "trou sans fond" - on les rencontre cependant ici en surface - et de l'un des deux traits verticaux réalisés ailleurs dans le lagon. Le dénombrement de ces jeunes reste incertain en raison de leur expulsion fréquente de la poche incubatrice des femelles qui les hébergeaient, sous l'effet de la fixation et des diverses manipulations.

B. - Plancton de l'océan

Le plancton de l'océan au voisinage immédiat de l'atoll est composé des représentants habituels des zones tropicales de surface. La liste des divers taxons et le pourcentage qu'ils constituent sont établis dans le tableau I. Les représentants de trois de ces taxons ont été identifiés à l'espèce en raison de leur abondance numérique et de leur intérêt écologique ; ce sont les copépodes, les chétognathes et les appendiculaires ; la liste en est dressée dans le tableau II.

Nous présenterons et discuterons succinctement les résultats de ces trois récoltes océaniques. Les copépodes sont numériquement prépondérants puisqu'ils constituent de 91,1 à 94,3 % du nombre total d'individus. Les familles prédominantes, citées en ordre décroissant d'importance, sont les suivantes : les pseudocalanidés et paracalanidés (40 à 52 %), avec comme espèces principales, Clausocalanus furcatus, Acrocalanus gracilis, Paracalanus aculeatus et Calocalanus pavo, les oncaeidés (15 à 25 %), les corycaeidés (6,6 à 11 %) avec principalement Farranula gibbula, les euchaetidés (3,2 à 8,3 %) et enfin les oithonidés (3,4 à 5,1 %).

A la suite des copépodes viennent les appendiculaires qui représentent 2,1 à 3,2 % du nombre total d'individus, puis les chétognathes (1,0 à 1,4 %), les siphonophores (0,8 à 1,6 %) et les salpes et doliolés (0,4 à 0,9 %). La totalité des taxons restant constitue moins de 2 % du nombre total d'individus dans chaque échantillon.

On remarque à quel point l'holoplancton est ici prépondérant, puisqu'il représente de 98,3 à 99,6 % du nombre total d'individus ; la composition spécifique des peuplements de copépodes, de chétognathes et d'appendiculaires atteste par ailleurs, de son caractère typiquement océanique. Or, on pourrait s'attendre à ce que l'influence de l'atoll se traduise en la rencontre d'une proportion importante de méroplancton issu d'adultes benthiques ou nectoniques habitant la pente externe ou les platiers extérieurs de l'atoll. Ici, il n'en est rien, et les courants contournant l'atoll par le nord et le sud (TAXIT, 1981) ne paraissent pas en cause, puisque les récoltes sont localisées à l'ouest et au sud-ouest de l'atoll, c'est-à-dire dans une zone où le méroplancton devrait précisément être entraîné et se trouver accumulé. Il faut donc souligner cette déficience méroplanctonique et en chercher une explication dans une faible abondance de géniteurs benthiques et nectoniques, ou bien dans les cycles de reproduction de ces géniteurs.

III. - DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous discuterons d'abord des deux espèces planctoniques du lagon, puis de l'intérêt que présente ce milieu exceptionnel.

Les concentrations de plancton dans ce lagon sont très élevées ; elles dépassent localement 16 000 ind.m⁻³, c'est-à-dire qu'elles surpassent de plus d'un ordre de grandeur celles qu'on peut rencontrer dans les lagons d'eau de mer des atolls polynésiens (RENON, 1977) ; par contre, elles ne sont pas exceptionnelles dans les eaux continentales douces et stagnantes des tropiques (LEWIS, 1979).

Les concentrations les plus fortes concernent le cladocère et s'observent dans la couche de surface. Cette localisation pourrait n'être que passagère ; en effet, malgré l'absence de données comportementales concernant cette espèce, le phototropisme des cladocères est bien connu depuis les travaux de VIAUD (1938). De nombreuses études comme celles de LINCOLN (1970) ou de RINGELBERG (1964) ont montré que ces crustacés règlent leur position en profondeur selon l'intensité des diverses longueurs d'onde lumineuse pénétrant dans le milieu. C'est pourquoi la concentration rencontrée dans la couche de surface peut être éphémère et ne saurait être extrapolée à toute la masse d'eau ; ceci nous est confirmé par les traits verticaux qui révèle des concentrations 50 à 100 fois plus faibles.

La population de L. australis est constituée uniquement par des femelles et des jeunes de toutes tailles. L'absence de mâles et la présence de plusieurs embryons dans la poche incubatrice de ces femelles nous indiquent que cette population est en phase de reproduction parthénogénétique ; c'est d'ailleurs une règle générale chez les cladocères lorsque les conditions du milieu sont favorables (HEBERT, 1980).

Si l'absence des mâles pendant cette phase parthénogénétique n'est pas surprenante, elle amène néanmoins plusieurs remarques. D'abord, l'apparition des mâles s'effectuant peu avant l'avènement des femelles éhippiales qui engendrent des oeufs de durée, leur absence signifie que la phase éhippiale n'est pas proche. Ensuite, cette phase éhippiale survenant lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables, l'absence des mâles indique que les conditions sont encore propices à la poursuite du développement parthénogénétique. Finalement, on peut se demander quelles sont les circonstances qui, dans ce milieu tropical, président à l'apparition de la phase éhippiale.

La population d'A. robustus est composée essentiellement d'adultes mâles et femelles. Nous avons vu que la proportion de femelles par rapport aux mâles est plus élevée en surface qu'en profondeur, ROMERO et BATTISTONI (1981) montrent que les mâles de cette espèce consomment moins d'oxygène que les femelles ; il est ainsi probable que dans ce milieu où les valeurs d'oxygène dissous sont faibles et nulles au-delà de 15 m de profondeur (TAXIT, 1981), les sexes se partagent l'épaisseur d'eau habitable selon le gradient décroissant d'oxygène depuis la surface jusqu'à tout au plus 15 m de profondeur.

L'absence totale de stades naupliens - le vide de maille du filet utilisé convenait à leur récolte -, la rareté des copépodes âgés et le pourcentage encore faible de femelles ovigères nous indiquent que cette population est en début de période de reproduction. Cette population composée d'individus ayant atteint le même stade de développement relève donc, selon toute vraisemblance, d'une seule et même dégénération. Là encore, quelles sont les circonstances qui synchronisent la reproduction des individus ou bien qui entraînent leur entrée en diapause, si elle existe ?

L'organisation trophique dans ce lagon paraît particulièrement simple et mériterait un intérêt soutenu ; en effet, un tel cladocère est classiquement herbivore ou détritivore et le copépode est un carnivore consommant de jeunes cladocères (BRANDL et FERNANDO, 1974). D'une part, on dispose donc d'un réseau trophique fort simple permettant d'étudier les relations d'un prédateur et de sa proie ; d'autre part, en raison de l'absence d'un prédateur de niveau supérieur, on a la chance de pouvoir tester facilement chez ce copépode certaines hypothèses, comme celle d'un sex-ratio égal à l'unité, en l'absence de pression de prédation (voir par exemple HAIRSTON et al., 1983). D'autres problèmes, tels ceux soulevés par LYNCH (1980) et liés au cycle biologique des cladocères, pourraient trouver une réponse dans ce lagon.

La composition de ce peuplement planctonique revêt un intérêt d'autant plus grand qu'elle peut être comparée avec les données rapportées par EHRHARDT (1976). Cet auteur rapporte l'existence dans le lagon, en 1968, de copépodes tachydés, microsétellidés, oncaeidés, sapphirinidés et calanidés, ainsi que d'ostracodes, c'est-à-dire d'un certain nombre de familles exclusivement marines. Ainsi, sur la base de cet indice que constituent les copépodes, on constate qu'en douze ans, un zooplancton dulcaquicole ou saumâtre a remplacé un zooplancton marin au sein du lagon.

On peut d'ailleurs trouver un témoignage plus ancien de l'évolution faunistique de ce milieu ; en effet, M.H. SACHET (1962) mentionne l'absence de deux espèces jadis répertoriées dans le lagon : un isopode tanaïdacé et un décapode palaemonidé.

L'évolution de cet atoll et de son lagon pose enfin un problème majeur face à la théorie développée par ROUGERIE et WAUTHY (1986), basée sur le concept d'endo-upwelling. Selon ces auteurs, les écosystèmes récifo-lagonaires fonctionnent dans les déserts marins tropicaux grâce à une remontée d'eau océanique profonde riche en nutriments à travers la structure poreuse de l'atoll, sous l'action du flux géothermique. Les auteurs expliquent la mort de certains atolls par manque de nutriments, suite à une diminution du flux géothermique. A Clipperton, d'une part le socle volcanique émerge sous la forme d'un éperon rocheux situé dans la couronne corallienne et d'autre part un important peuplement aviaire déverse de grandes quantités de phosphates sous forme de guano. Les sels nutritifs et les éléments minéraux nécessaires à la production primaire tant lagonaire que récifale externe sont donc immédiatement disponibles sans l'intervention d'un moteur géothermique. Pourtant, depuis 1839, selon NIAUSSAT (1978), cet atoll jadis ouvert

sur l'océan s'est fermé, les madrépores et la faune récifo-lagonaires ont disparu, et le milieu intérieur marin est devenu saumâtre. A priori, l'évolution de cet atoll ne s'est donc pas opérée par faute de nutriments, mais au contraire par leur surabondance qui a entraîné probablement non seulement la fermeture, mais aussi, après dépôt de la matière organique élaborée, le colmatage de la trame poreuse qui assurait l'équilibre halin avec l'océan. Une étude sédimentologique devrait apporter la preuve de ce colmatage et révéler ainsi un processus pouvant entraîner la mort des atolls.

Clipperton a atteint un stade évolutif qu'on rencontre exceptionnellement sur le globe. Nous avons essayé de situer les données originales apportées par cet atoll dans le contexte de quelques problèmes actuels d'ordre biologique et écologique. Il offre l'opportunité de pouvoir fournir une réponse à ces problèmes. La communauté scientifique doit en être informée avant que des modifications majeures n'interviennent.

REFERENCES

- BATTISTINI, R. et alii., 1975 - Eléments de terminologie récifale indo-pacifique. *Tethys*, 7 : 1-111.
- BEKLEMISHEV, C.W., 1971 - Distribution of plankton as related to micropalaeontology. In : FUNNEL, B.M. et BRIEDEL, W.R. (Eds). The micropalaeontology of oceans. Cambridge Univ. Press : 75-87.
- BRANDL, Z. and C.H. FERNANDO, 1974 - Feeding of the copepod Acanthocyclops vernalis on the cladoceran Ceriodaphnia reticulata under laboratory conditions. *Can. J. Zool.*, 52 : 99-105.
- CASPERS, H., 1968 - Biology of a hypersaline lagoon in a tropical atoll island (Laysan). *Proc. Symp. Recent Adv. Trop. Ecol.* : 326-333.
- COLLADO, C., FERNANDO, C.H. and D. SEPHTON, 1984 - The freshwater zooplankton of Central America and the Caribbean. *Hydrobiologia*, 113: 105-119.
- DUSSART, B.H., 1969 : Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. T.I. et II. Boubée et Cie ed., Paris.
- EHRHARDT, J.P., 1976 - Hydrobiologie du lagon de Clipperton. *Cah. Pacifique*, 19 : 89-112.
- GERBER, R.P., 1981 - Species composition and abundance of lagoon zooplankton at Eniwetak atoll, Marshall islands. *Atoll Res. Bull.*, 247 : 1-22.
- HAIRSTON, N.G.Jr., WALTON, W.E. and K.T. LI, 1983 - The causes and consequences of sex-specific mortality in a freshwater copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 935-947.
- HARDING, J.P. and T. PETROVSKI, 1963 - Latonopsis australis SARS (Cladocera) in Jugoslavia with notes on its synonymy and distribution. *Crustaceana*, 6 : 1-4.
- HEBERT, P.D.N., 1980 - The genetics of Cladocera. In : KERFOOT, W.C. (Ed.). Evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. Press of New England : 329-336.
- JOHNSON, M.W., 1954 - Plankton of the Northern Marshall islands. *U.S. Geol. Surv. Prof. Papers*, 260 : 301-314.

- KIEFER, F., 1976 - Revision der robustus-vernalis-Gruppe der Gattung Acanthocyclops KIEFER (Crustacea, Copepoda). (Mit eingehender Beurteilung des "Cyclops americanus MARSH, 1892"). *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, 35 : 95-110.
- KOROVCHINSKI, N.M., 1983 - Genus Latonopsis SARS, 1888. *In* : SMIRNOV, N.N. and B.V. TIMMS (Eds). A revision of the Australian cladocera (Crustacea). *Rec. Australian Mus.*, Suppl. 1 : 1-132.
- LEWIS, W.M.Jr., 1979 - Zooplankton community analysis. Springer-Verlag Ed. : 1-156.
- LINCOLN, R.J., 1970 - A laboratory investigation into the effects of hydrostatic pressure on the vertical migration of planktonic crustacea. *Mar. Biol.*, 6 : 5-11.
- LYNCH, M., 1980 - Predation, enrichment, and the evolution of cladoceran histories : a theoretical approach. *In* : KERFOOT, W.C. (Ed.). Evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. Press of New England : 367-376.
- MADHU PRATAP, M., WAFAR, M.V.M., HARIDAS, P., NARAYANAN, B., GOPALA MENON, P. and P. SIVADAS, 1977 - Comparative studies on the abundance of zooplankton in surrounding sea and lagoons in the Lakshadweep. *Ind. J. mar. Sci.*, 6 : 138-141.
- MASTRANTUONO, L. and E. STELLA, 1974 - Morfologia e posizione sistematica di Acanthocyclops robustus SARS (Crustacea Copepoda) di uno stagno del Lazio. *Riv. Idrobiol.*, 13 : 211-224.
- MUROMTSEV, A.M., 1958 - The principal hydrological features of the Pacific ocean. *Israel Progr. Sci. Transl.*, Jerusalem, 1963 : 1-417.
- NIAUSSAT, P.M., 1978 - Le lagon et l'atoll de Clipperton. *Trav. Mém. Acad. Sci. Outre-Mer* : 1-188.
- PETROVSKI, T.K., 1954 - Beitrag zur Kenntnis des jugoslawischen Cyclopiden. *Acta Mus. Maced. Sci. nat.*, 2 : 1-31.
- PURASJOKI, K. and H. VILJAMAA, 1984 - Acanthocyclops robustus (copepoda, cyclopoida) in plankton of the Helsinki sea area, and a morphological comparison between A. robusta and A. vernalis. *Finnish mar. Res.* : 33-44.
- REID, J.L., 1969 - Sea surface temperature, salinity and density of the Pacific ocean in summer and in winter. *Deep Sea Res.*, 16 (suppl.) : 215-224.
- RENON, J.P., 1977 - Zooplancton du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). *Ann. Inst. océanogr.*, 53 : 217-236.
- REY, J. and E. VASQUEZ, 1986 - Cladocères de quelques corps d'eau du bassin moyen de l'Orénoque (Vénézuéla). *Annls. Limnol.*, 22 : 137-168.
- RINGELBERG, J., 1964 - The positively phototactic reaction of Daphnia magna STRAUS. A contribution to the understanding of vertical migration. *Neth. J. Sea. Res.*, 2 : 319-406.
- ROMERO, M.C. and P.A. BATTISTONI, 1981 - Oxygen consumption in three species of freshwater planktonic copepods of Argentina. *Limnobiol.*, 2 : 179-188.
- ROUGERIE, F. and B. WAUTHY, 1986 - Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanol. Acta*, 9 : 133-148.
- SACHET, M.H., 1962 - Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Ann. Inst. océanogr.*, 40 : 1-107.
- TAXIT, R., 1981. Mission CLIPPERTON 1980 : le milieu marin. Rapport particulier n° 1/Océan. *Inst. Méd. Trop. Serv. Santé Armées, Marseille* : 1-30.

- TRANTER, D.J. and J. GEORGE, 1972 - Zooplankton abundance at Kavaratti and Kalpeni atolls in the Laccadives. *Proc. Symp. Corals and Coral Reefs*, 1969 (Mar. Biol. Ass. India) : 239-256.
- VIAUD, G., 1938 - Recherches expérimentales sur le phototropisme des daphnies. *Etude de psychologie animale. Publs. Fac. Lettres, Strasbourg* 84 : 1-196.
- WOLF, T., 1970 - Lake Tegano on Rennell island, the former lagoon of a raised atoll. *Nat. Hist; Rennell Isl., Br. Solomon Isls.*, 6 : 7-29.

Table I

Relative abundance of major taxa from oceanic surface layer
Surrounding Clipperton atoll.

Copepods	91,06 - 94,27 %	Decapod larvae	0,07 - 0,11 %
Appendicularia	2,09 - 3,26 %	Gastropod larvae	0,07 - 1,07 %
Chaetognatha	1,04 - 1,36 %	Fish (eggs & larvae)	0,28 - 0,53 %
Siphonophora	0,77 - 1,57 %	Echinoderm larvae	0,00 - 0,11 %
Salps-Doliolids	0,38 - 0,91 %		
Pteropods	0,00 - 0,96 %		
Hyperiid	0,08 - 0,55 %		
Euphausid larvae	0,05 - 0,26 %		
<hr/>		<hr/>	
HOLOPLANKTON		MEROPLANKTON	
Total	98,32 - 99,59 %	Total	0,41 - 1,68 %

Table II

Taxonomic list from dominant planktonic groups
in nearby ocean.

COPEPODA

- Calanoidea
 - Eucalanus attenuatus
 - Rhincalanus cornutus
 - Canthocalanus pauper
 - Undinula darwinii
 - Paracalanus aculeatus
 - Calocalanus plumosus
 - Calocalanus pavo
 - Clausocalanus furcatus
 - Clausocalanus arcuicornis
 - Acrocalanus gracilis
 - Acrocalanus gibber
 - Euchaeta marina
 - Euchaeta rimana
 - Centropages gracilis
 - Temora discaudata
 - Candacia truncata
 - Candacia pachydactyla
 - Candacia catula
 - Acartia negligens
 - Labidocera detruncata
 - Pontellina plumata
- Cyclopoidea
 - Corycaeus speciosus
 - Corycaeus robustus
 - Corycaeus pacificus
 - Corycaeus vitreus
 - Corycaeus crassiusculus
 - Farranula gibbula
 - Copilia mirabilis
 - Copilia quadrata
 - Sapphirina metallina
 - Sapphirina nigromaculata
 - Oithona setigera
 - Oncaea venusta
- Harpacticoidea
 - Macrosetella gracilis

CHAETOGNATHA

- Sagitta enflata
- Sagitta robusta
- Sagitta bedoti
- Sagitta pacifica
- Sagitta regularis
- Krohnitta pacifica
- Pterosagitta draco

APPENDICULARIA

- Oikopleura longicauda
- Oikopleura cophocerca
- Oikopleura fusiformis
- Megalocercus huxleyi
- Fritillaria borealis
- f. sargassi
- et F. intermedia

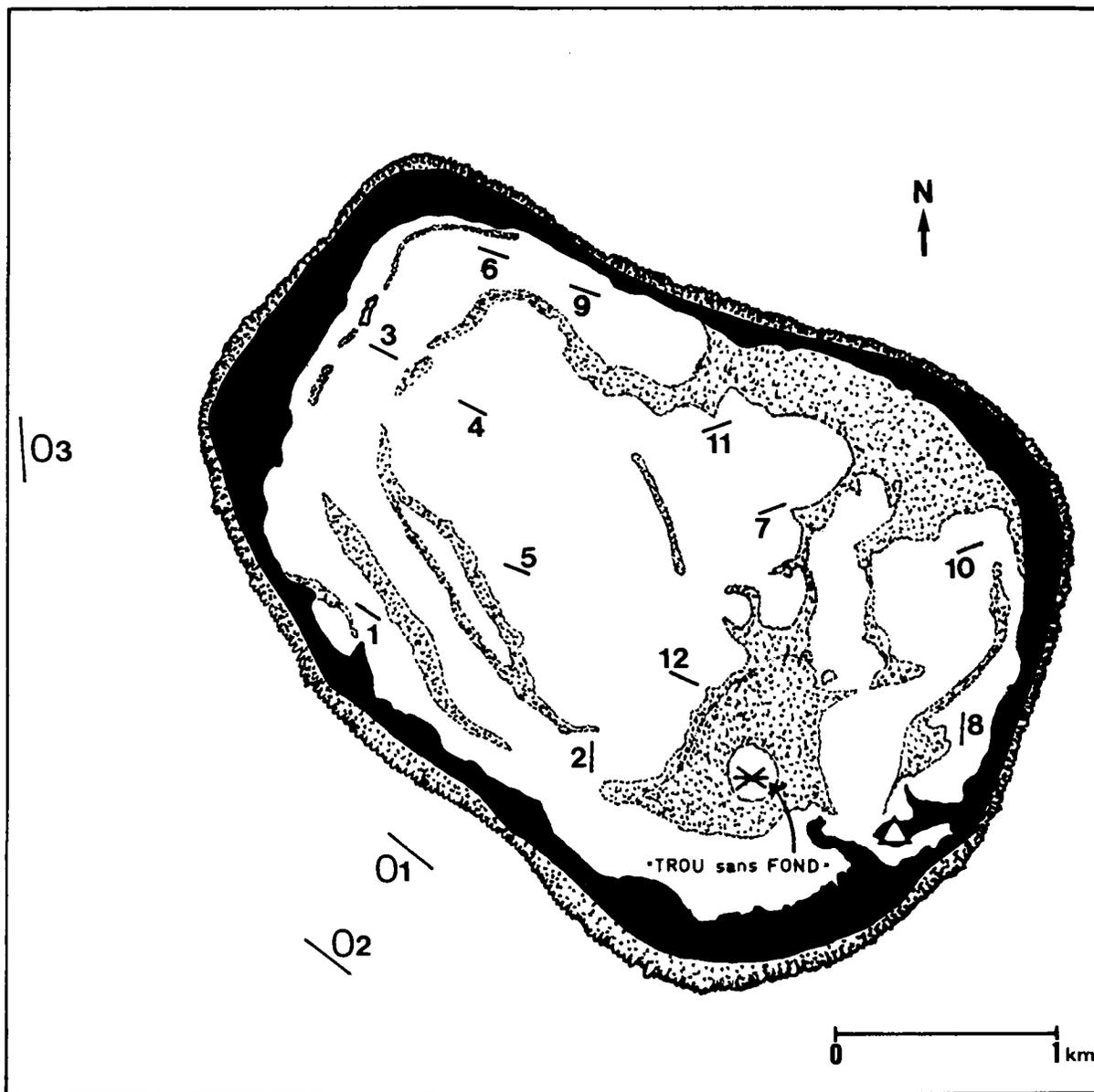


Fig. 1 - The Clipperton atoll and sampling stations.

- emerged atoll rim ; △ Clipperton rock ;
- ▨ dead drowned reef/outer reef-flat.