

PRINCIPALES DÉGRADATIONS DE L'ÉCOSYSTÈME RÉCIFAL

Gérard FAURE

RÉSUMÉ

L'écosystème récifal est un équilibre très complexe donc très fragile. Une dégradation dans une portion récifale, dans un niveau trophique, dans un groupe d'espèces, est très souvent irréversible et, dans le meilleur des cas, la régénération est très longue.

Les dégradations observées sont : soit naturelles et accidentelles (cyclones, crues...), soit naturelles et permanentes (rôle des facteurs édaphiques : courants violents, turbidité de l'eau, diminution de l'éclairement avec la profondeur), enfin il peut s'agir de dégradations liées à l'activité de l'homme. Quelle que soit leur origine, elles se manifestent au niveau des peuplements coralliens, par des perturbations plus ou moins importantes, assimilables à des faciès.

On peut ainsi définir 3 types principaux de faciès qui ne constituent pas le plus souvent de véritables entités, mais une série évolutive :

- les faciès de dégradations naturelles et accidentelles ;
- les faciès de dégradations naturelles édaphiques ;
- le faciès de pollution ;

S'y ajoutent depuis 1983 principalement, les phénomènes de blanchissement qui intéressent l'ensemble des formations Indopacifique et Atlantique, et qui font l'objet de la dernière partie.

FACIES DE DÉGRADATIONS NATURELLES ET ACCIDENTELLES

Faciès de dégradations dus à des agents physiques

Les cyclones

Analogues comme mécanisme originel aux dépressions des zones tempérées, ils ne doivent leur violence qu'à leur position en latitude Sud équatoriale qui en resserre le diamètre et en augmente la vitesse de rotation.

Dans le S.W. de l'Océan Indien, par exemple depuis 1848, sur l'ensemble des cyclones qui ont intéressé les Mascareignes (Réunion, Maurice, Rodrigues) :

- 24 % sont venus d'une direction comprise entre l'Est et le Nord-Est ;
- 36 % sont venus d'une direction comprise entre le Nord-Est et le Nord ;
- 32 % sont venus d'une direction comprise entre le Nord et le Nord-Ouest ;
- le reste (soit 8 %) d'une direction comprise entre le Nord-Ouest et l'Est.

Les vents tourbillonnaires engendrés par ces cyclones ont des vitesses de l'ordre de 180 à 250 km/h. Ils donnent naissance à de fortes houles de 5,6 voire 10 m de hauteur.

Par exemple sur les 185 cyclones mentionnés dans les chroniques réunionnaises de 1657 à 1945, 45 ont engendré des « raz de marée » désastreux, capables de perturber profondément les formes du relief littoral (intense érosion mécanique des parties antérieures des édifices récifaux). A l'échelle récifale, cette érosion mécanique répétée a pour conséquences d'importantes dissymétries entre les secteurs préférentiellement soumis aux cyclones (N et E), et ceux plus abrités (S. et W.). Ainsi s'explique, par exemple, la disparité géométrique des formations récifales de l'île Rodrigues, où par rapport et en opposition avec les secteurs

Ouest et Sud, les zones Nord-Est du complexe récifal se singularisent par :

- l'exiguïté de l'édifice récifal, 50 à 80 m ;
- l'état de dépérissement des platiers récifaux fortement nécrosés ou à éléments dispersés ;
- l'absence ou l'extrême étroitesse (1 à 10 m de large) de l'ensemble post-récifal.

Sur le plan bionomique, la dégradation de type « abrasion-destruction » se traduit par une baisse importante du taux de recouvrement (< 20 %) sur la pente de 0-20 m, le front récifal (<10 %), le platier externe (< 5-10 %). Par ailleurs, les dépressions cycloniques exercent un effet sélectif à l'intérieur des peuplements de Madrépores, en éliminant en premier lieu, les espèces les moins adaptées (par leur forme, la surface d'attache etc.), et au contraire, en favorisant l'apparition de morphoses de résistance (écomorphes).

Pluies

Les dépressions cycloniques s'accompagnent de précipitations extrêmement abondantes (200 à 2000 mm de pluies enregistrées en 24 heures). Outre la désalure qui est néfaste aux coraux, les eaux sont souvent chargées de particules sédimentaires terrigènes en suspension, matériel qui, au cours de sa sédimentation finit par recouvrir les colonies madréporiques et colmater les mécanismes ciliaires susceptibles de débarrasser les colonies de ces apports étrangers, provoquant une véritable asphyxie. Par ailleurs, les algues unicellulaires symbiotes (Zooxanthelles) indispensables à la vie des coraux (elles permettent, pour l'essentiel d'évacuer l'excès de CO₂ des colonies, de fixer le CO₃Ca utilisé pour l'édification du squelette, et de fournir des produits de synthèse comme les sucres), abandonnent les Madrépores soumis à la surcharge en particules minérales des eaux environnantes. Les colonies blanchissent alors rapidement sur place, se nécrosent et servent alors de support éventuel à l'invasion des Alcyonaires et des Algues (voir chapitre blanchissement).

- La vitesse de destruction est très variable suivant la forme des colonies et des calices. Les colonies massives, sub ou héli-sphériques, ayant des calices superficiels (*Porites*) constituent la meilleure forme de résistance à ce type de dégradation. A l'inverse, les formes tabulaires ou en bouquets, dont les calices sont étroits et profonds (*Acropora*) sont très vite colmatées et submergées par le matériel sédimentaire (FAURE et al. 1984).
- Les entreprises humaines telles que la déforestation accélèrent encore le lessivage des pentes insulaires et renforcent l'action néfaste de la dégradation naturelle due aux pluies. C'est ainsi, que les accumulations sédimentaires terrigènes constituent des épandages de plusieurs km² dans les lagons de Rodrigues et de Mayotte, d'où sont exclus les Scléractiniaires, suite à la destruction des forêts.

Dégradations dues à des agents biologiques

Au sein des communautés récifales s'établit un équilibre d'une part, entre les organismes bioconstructeurs dont les Madréporaires constituent l'élément essentiel, et les biodestructeurs. L'équilibre entre les bioconstructeurs et biodestructeurs peut être détruit à la suite d'un déséquilibre trophique entre espèces (rapport proies-prédateurs), provoquant le développement explosif de l'une d'entre elles. L'infestation des récifs australiens à partir de 1960 environ par l'Astéride *Acanthaster planci*, brouteuse de colonies de Madrépores, est due à la raréfaction du mollusque *Charonia tritonis* prédateur naturel de l'*Acanthaster*, et plus spécialement sans doute suite à des apports en éléments nutritifs (lessivage des sols nus) qui favoriseraient l'explosion des stocks de stades larvaires de cette même espèce. A Moorea (Polynésie Française) la destruction observée au cours des 10 dernières années, imputable à l'*Acanthaster* représente 50 à 80 % de la couverture globale des communautés coralliennes entre -20 et la surface (FAURE, 1989).

Le niveau de destruction varie essentiellement avec la composition spécifique des communautés concernées. En effet, l'Astéride exerce une prédation sélective sur les coraux (FAURE, 1989). Les espèces les plus généralement soumises à la prédation appartiennent aux genres *Acropora*, *Montipora*, *Pocillopora*. En conséquence, la connaissance de la stratégie de prédation et celle de la composition spécifique des Madrépores d'une aire récifale donnée,

permettant d'expliquer l'importance prise par cette étoile brouteuse lors de dégradations déjà anciennes, et de comprendre le statut actuel des écosystèmes récifaux en cas d'infestation (diminution de la couverture corallienne globale ; modification de la composition spécifique). Certaines Drupes (Mollusques) présentent une stratégie de prédation tout à fait semblable.

Conclusions

D'une façon générale, après destruction des communautés de Madrépores par les houles cycloniques, les pluies importantes ou l'*Acanthaster planci*, il existe 2 possibilités :

Soit, le plus rarement, une recolonisation par les coraux, à condition que la périodicité des destructions ne s'accélère pas. Par ailleurs, cette recolonisation est longue (10-30 ans). Elle est le fait, à l'origine, d'espèces opportunistes à vitesse de croissance rapide et à large distribution.

Soit le plus souvent une installation compétitive des peuplements de substitution à dominance de Zoanthaires, Alcyonaires, Actiniaires ou d'Algues engendrant une phase régressive dans l'évolution des formations récifales.

LES FACIES ÉDAPHIQUES

L'équilibre des composantes écologiques peut être localement perturbé par l'action prépondérante d'un ou plusieurs facteurs édaphiques (hydrodynamisme intense, courants violents, hypersédimentation, turbidité de l'eau, réduction importante de l'éclairement), qui provoquent un déséquilibre au sein des peuplements de Scléractiniaires. A l'inverse des facies de dégradations naturelles et accidentelles, ils présentent une grande stabilité dans le temps. Ils sont cependant très liés à ces derniers dont ils constituent souvent un aspect secondaire, irréversible, d'installation récente ou lointaine.

Les facies à éclairage réduit

Les variations qualitatives et quantitatives au sein de peuplements de Scléractiniaires, en fonction de l'abaissement de l'éclairement qui se développent tout au long de la pente externe, se traduisent par une diminution de la couverture corallienne et par l'apparition d'importantes populations de Spongiaires, puis de Gorgonaires et d'Antipathaires (FAURE, 1982).

Les *éponges* constituent l'un des groupes zoologiques les mieux adaptés à l'occupation du substrat disponible et peuvent, par leur abondance, nuire à l'installation, voire éliminer d'autres organismes sessiles.

Au-delà de 35 m et jusqu'aux limites de la zone bathymétrique étudiée (-50, -60 m), on observe une diminution qualitative et quantitative des Eponges.

La dalle sert alors de support à d'importantes communautés de Gorgones et d'Antipathaires, qui deviennent localement dominantes et assimilables à un vrai facies, d'où sont exclus les Madrépores à l'exception des plus sciaphiles (Récif Pointe des Aigrettes, La Réunion - 40 m).

Signification et valeur des facies à base de Spongiaires, Gorgonaires et Antipathaires :

Ce sont des peuplements à tendance sciaphile qui ont une valeur indopacifique dans la limite de la zone intertropicale. Ils doivent être dissociés des peuplements atlantiques à tendance photophile.

Facies à éclairage réduit et courants de fonds

Localement, la partie la plus profonde de la pente externe est envahie par des épandages détritiques organogènes grossiers qui constituent des fonds à nodules de mélobésiées ou rhodolithes. Sur la pente externe, les fonds à nodules apparaissent entre -30 et -60 m, chaque fois que se réalisent deux conditions essentielles : conditions hydrodynamiques ou

courantologiques de mode battu, courant de marées, de décharge, de vent dominant, conditions d'éclairement réduit.

Dans les Mascareignes ils sont constitués par des Mélobésiées appartenant aux genres *Lithophyllum* associé à *Lithothamnium*, *Dermatholithon*, *Hydrolithon*, *Lithoporella*. S'y ajoutent, en alternance avec les corallinacées, précitées, des Foraminifères encroûtants (*Maniacina*, *Carpenteria*). Ces nodules sont généralement dissymétriques avec, à la surface supérieure, quelques rares Madrépores et, à la surface inférieure, des Bryozoaires et des Serpulides. D'après MONTAGGIONI (1978), la période séparant 2 retournements de nodules est de 12 à 18 mois. Par ailleurs, BOUCHON (1978) signale qu'une forte houle de 4 à 5 m d'amplitude, associée à une grande longueur d'onde, est suffisante pour mettre en mouvement les nodules jusqu'à une profondeur de 40 m. En dehors de la houle, les nodules ne peuvent être déplacés que sous l'action de courants de fond liés aux marées et aux vents rapides > 2 m/s : les datations effectuées au C14 sur un petit nombre de nodules donnent des âges compris entre 80 et 800 ans environ, la vitesse de croissance varie entre 0,3 et 0,8 mm/an.

Le peuplement de Scléractiniaires apparaît comme très appauvri au niveau des épandages de Rhodolithes. BOUCHON (1978), sur une radiale mentionne la présence de 39 espèces pour une couverture de 2,6 % environ. Ils correspondent à un faciès d'appauvrissement des peuplements de Scléractiniaires, dont ils limitent le développement en occupant l'essentiel du substratum, n'étant pas eux-mêmes (à l'exception des plus grands) colonisables de façon permanente.

Faciès liés au mode

Les parties frontales et supérieures de la pente externe (0-2 m), la plateforme supérieure des éperons (Chapitre I), en mode battu, sont caractérisées par une réduction importante des Madréporaires au profit des algues calcaires qui proviennent de 2 stocks différents : d'une part, les préférentielles de la plateforme supérieure des éperons telles que *Porolithon* *Peyssonellia* (qui en mode battu à très battu représentent 80 % de la couverture du substratum, pourcentage qui peut atteindre 100 % sur les atolls de Bikini et Enewetok (îles Marshall), ou sur certains atolls de la Polynésie Française) ; d'autre part, sur les flancs ombragés des sillons, les préférentielles des biotopes d'éclairement réduit comme *Litophyllum*, *Lithothamnium*.

Faciès lié à la température

Des températures moyennes faibles (19-21°C) sont susceptibles de freiner la vitalité et la calcification des bioconstructeurs comme les Madrépores ainsi que l'installation de genres à fort pouvoir constructeur comme *Porites* et *Synarea*. Il en résulte une absence de véritable édifice récifal comme à Rapa et Marotiri situées à l'extrême Sud (27°30' - 28°) de la Polynésie Française (FAURE, 1985) ou à Lord Howe Island (31°30') en Australie (VERON & DONE, 1979).

LES FACIÈS DE POLLUTION

À côté des nuisances naturelles, le récif fait l'objet d'agressions multiples liées à l'intervention humaine qui, soit renforcent les dégradations naturelles déjà évoquées, soit présentent de nouvelles manifestations et de nouveaux faciès qualifiés de faciès de pollution.

Les premières sont essentiellement d'ordre physique (extraction des coraux, des sables coralliens, pêche à la dynamite...); les secondes, d'ordre chimique (eaux domestiques usées, eaux usées industrielles, hydrocarbure...). Cependant, il n'existe pas, là non plus, de véritables frontières entre les deux. Certains rejets comme ceux des usines sucrières se situent à la limite des dégradations physiques (surcharge des eaux en suspension) ayant pour effet : d'augmenter la turbidité de l'eau provoquant une baisse d'irradiance lumineuse ; de colmater les mécanismes ciliaires de nettoyage et de nutrition des coraux) et chimiques (augmentation de la teneur en matière organique et sels dissous, variation du pH...).

Dégradations d'ordre physique

Extraction des colonies madréporiques

- L'extraction des colonies et agrégats coralliens vivants, à des fins industrielles (fabrication de la chaux nécessaire à la neutralisation de l'acidité des jus de canne à sucre ; construction de routes, de pistes et aménagements aéroportuaires, a fait l'objet à la Réunion (arrêté préfectoral juin 1969) et à Maurice, d'une stricte réglementation. Cette nuisance peut être considérée dans les Mascareignes comme stoppée actuellement. Les dégradations qu'elle a entraîné cependant, sont toujours visibles (région de Saint-Leu à La Réunion) et se traduisent au niveau de la dalle mise à nu par un développement préférentiel des peuplements de substitution (voir dégradations naturelles). Cette extraction demeure cependant active actuellement au Comores, aux Maldives, en Indonésie (Célèbes), malgré les nuisances qu'elle induit.
- L'usage de la dynamite à des fins de pêche, outre les dégâts occasionnés dans les populations de poissons, détruit également de nombreuses colonies de Madrépores qui servent alors de substratum à la faune et à la flore associées. Par ailleurs la majeure partie des poissons tués par ces explosions demeure sur le fond et reste hors d'atteinte.
- L'usage de la barre à mine dans la recherche et la collecte de coquillages, produit des effets analogues.

Extraction des sables coralliens

Ce type d'extraction est fréquent en Polynésie Française (« soupe de corail » de Moorea, Tahiti), à Mayotte (Comores), à l'Ile Maurice... Il provoque la destruction des Coraux par rejet des algues symbiotiques, dépigmentation des parties molles, entraînant finalement la nécrose des colonies. La remise en suspension et l'hypersédimentation qui en résulte modifient également la composition spécifique des Mollusques, Echinodermes, Poissons. Elle détermine également une expansion des peuplements algaux avec parfois début d'eutrophisation, des masses d'eau. La déforestation déjà évoquée provoque une augmentation de la sédimentation fine des lagons et récifs, ayant les mêmes effets que les dragages.

Les centrales thermiques

L'installation de centrales énergétiques en milieu corallien est néfaste aux récifs et aux communautés marines par leur construction même et par le déversement d'effluents à haute température et toxiques à l'occasion. Les pertes énormes d'organismes engendrés par entraînement dans la prise d'eau et la filtration n'ont pas été observées dans les centrales situées sous les tropiques comme dans le cas des centrales des régions tempérées.

Les effets thermiques sont dûs aux déversements des eaux de refroidissement des centrales. Une élévation de 3 à 4°C, détermine les rejets des Zooxanthelles symbiotes et blanchiment des coraux parfois lethal, ainsi qu'une diminution du taux de croissance. Une élévation de 4 à 6°C déclenche une mortalité complète des Madréporaires.

Les déversements toxiques résultent

- 1) de l'utilisation des biocides pour détruire les organismes obstruant les canalisations ;
- 2) d'écoulement divers (fluides, métaux lourds) ;
- 3) de fuites de combustibles ;
- 4) de l'infiltration de substances toxiques issues du système de refroidissement.

Les impacts dus aux systèmes de refroidissement peuvent être atténués en diminuant le nombre d'organismes entraînés dans la prise d'eau et en diminuant la mortalité de ceux qui le sont.

Les effets néfastes liés à la construction de la centrale précédent de plusieurs années son fonctionnement. En revanche, le déversement d'effluents continuera tout au long de son fonctionnement. L'étendue du récif dégradé par les effets thermiques dépendra du volume d'eau de refroidissement utilisé, de la répartition et de l'abondance des espèces et de

plusieurs paramètres physiques et chimiques. L'impact thermique durera tant qu'il y aura production d'énergie. La reconstitution des zones récifales endommagées ne commencera qu'après l'arrêt des déversements. Comme en général les effluents ne détruisent pas la structure même des récifs, les surfaces sont propices à une recolonisation par les coraux après l'arrêt de la centrale. Il semble raisonnable d'espérer un rétablissement de ces communautés récifales (nombre d'espèces) dans les 20 années qui suivent l'arrêt de la centrale, ce qui fait que les effets de la centrale s'étendent sur 50-60 ans.

Bien que la mise en place des structures de prise et d'évacuation des eaux de refroidissement en eau profonde soit onéreuse, elle peut apporter de grands avantages techniques, économiques et environnementaux. La prise d'eau profonde permet d'obtenir des eaux plus froides avec une biomasse d'organismes susceptibles de se fixer dans les canalisations plus faibles qu'en surface.

Les tirs nucléaires (BABLET & PERRAULT, 1987)

Une explosion nucléaire libère une quantité de chaleur considérable et engendre des effets mécaniques particulièrement destructeurs. L'importance relative de ces manifestations est fonction du type de bombe et du lieu d'explosion.

Au cours d'un tir aérien outre la pollution radiologique, une très grande quantité de chaleur est libérée. Les espèces mal abritées sont atteintes directement et une explosion à marée basse détruit plus d'animaux et de végétaux qu'elle ne le ferait à marée haute. Les espèces vivant émergées sur le platier externe et dans le lagon sont détruites ou transformées en chaux sur la face exposée (Madréporaires, Gastéropodes). Les espèces tapies sous les blocs coralliens ou dans l'eau à faible profondeur sont peu ou pas atteintes. Les effets mécaniques se traduisent par une onde de choc et un souffle très violent. L'onde de choc frappe la surface de l'eau ou du sol, une partie est réfléchiée, une autre provoque la formation d'un cratère sur le fond sédimentaire, zone dans laquelle toute vie libre ou fixée est instantanément détruite. Des vagues sont formées qui détruisent les formes coralliennes fragiles, provoquent l'exondation des poissons situés à proximité du rivage et remettent en suspension du sable de fond de lagon ce qui induit une mortalité importante chez certaines espèces et notamment chez les Madréporaires. Dans l'eau la propagation de l'onde de choc tue les poissons ou brise les coraux dans un rayon limité autour du point de tir.

Au cours des tirs sous-marins le dégagement thermique est vite absorbé par le milieu et n'a qu'une portée très limitée. Tout est néanmoins détruit dans les environs immédiats de l'explosion. La propagation de l'onde de choc et la projection d'une colonne d'eau s'élevant à la verticale engendrent une série de vagues concentriques se déplaçant à grande vitesse. Les fonds marins de l'atoll sont modifiés par creusement d'un cratère sur un large diamètre avec dépôts secondaires d'une fine sédimentation vaseuse pouvant atteindre plusieurs mètres. Les conséquences mécaniques et thermiques varient comme pour une explosion aérienne en fonction de la puissance et de la distance.

Dans les tirs souterrains avec confinement de l'explosion dans le socle basaltique, une grande partie de l'énergie est libérée localement. La chaleur n'a aucune action directe sur le biotope corallien. En se réfléchissant à la surface sédiment-air, l'onde de choc provoque la formation d'une écaille qui en retombant engendre un tassement des roches carbonatées sur plusieurs dizaines de centimètres. Elle occasionne des destructions par éboulement ou fracturation des pates coralliennes, dont l'importance dépend de la puissance et de la profondeur du tir. Les formes madréporiques fragiles sont brisées, les formes massives restent intactes ou étant simplement fendues en place, mais le plus souvent provoque des éboulements abrasifs (analogue aux avalanches) sur le flanc des pates. Les sédiments des zones ébranlées sont soulevés et se déposent sur les formes filtrantes qui peuvent mourir par asphyxie.

En conclusion, quelque soit le type d'explosion, la principale conséquence d'un tir nucléaire sur le milieu corallien est de provoquer un important déséquilibre écologique, d'autant plus

marqué qu'on est plus près du point zéro. Ce déséquilibre, après avoir favorisé certaines espèces et notamment les espèces nécrophages s'atténue progressivement. Un état normal se réinstalle par migration de larves ciliées nageuses ou de nouveaux géniteurs, ou par régénération des coraux à partir des individus demeurés intacts. Cette normalisation est lente et demande de longs mois ou années ou parfois des décennies suivant l'importance des dégradations subies.

Dégradations d'ordre chimique

Hydrocarbures

Il est admis que les principaux effets des hydrocarbures sur les peuplements coralliens sont de 3 types :

- 1) destruction in situ des colonies ;
- 2) modification des propriétés physiques de la surface du substratum ;
- 3) perturbations dans la reproduction (diminution de l'émission des gamètes, moindre résistance des *Planula*) et dans le recrutement des jeunes.

Eaux usées d'origine industrielle

Les eaux usées industrielles entraînent des dégradations qui entrent dans le cadre général des eaux usées (voir ci-après) et dans celui des dégradations par surcharge des eaux, en suspensions (voir suspensions). Cependant, on ne connaît pas encore complètement l'impact spécifique de chaque type d'industrie (rejets à dominante organique, acides aminés, lipides, hydrocarbures, à dominante d'ions métal). Des études effectuées sur deux espèces communes, *Montipora verrucosa* et *Pocillopora damicornis* montrent qu'une concentration en cuivre de 0,1 mg/l détermine la mortalité de ces 2 espèces dans un délai inférieur à 6 jours.

Eaux usées d'origine domestique

L'urbanisation intensive et anarchique dans les zones péri-lagonaires, à des fins touristiques, de résidences principales ou secondaires, a entraîné une importante élévation de la consommation en eau. En l'absence de collecteurs d'eaux usées, ces dernières finissent par percoler au travers des sédiments jusqu'au bas des plages où elles constituent un « horizon des sources » riches en ions phosphate, nitrates et en détergents.

Eaux de ruissellement

Les cultures (exemples : canne à sucre, ananas, le maraichage) nécessite l'utilisation (souvent abusive) d'engrais et de pesticides. Le lessivage des sols (eaux de pluies, irrigations) constitue un apport important en ions phosphate et ammonium dans les eaux lagonaires.

Comportement de l'azote inorganique dissous et du phosphore dans les eaux lagonaires

(voir communications de P. CUET et O. NAIM pour plus de détails).

L'azote inorganique dissous (N.I.D.)

Les deux formes principales de l'azote inorganique dissous en milieu aquatique sont l'azote ammoniacal (ou ammonium) et nitrique (ou nitrates). Aux alentours des Seychelles, les concentrations de surface sont de l'ordre de 0,2 à 0,8 micromoles d'azote inorganique dissous par litre (mM.1-1 N.I.D. dans les eaux océaniques).

L'azote ammoniacal (NH_4^+) provient des excréations animales et de la décomposition bactérienne des composés organiques azotés. Il est utilisé par les algues comme source d'azote, et oxydé en nitrates par les bactéries nitrifiantes.

En eaux côtières non polluées, et en milieu océanique, les concentrations de surface sont généralement inférieures à 1mM.1-1. Dans les estuaires, les concentrations augmentent, traduisant ainsi l'influence de rejets urbains ou agricoles. Lorsqu'on se rapproche des émissaires urbains, les concentrations peuvent atteindre plusieurs dizaines de mM.1-1 et l'ammonium devient un bon traceur de la pollution.

L'ion nitrate (NO_3^-) est la forme oxydée stable de l'azote en solution aqueuse. En milieu océanique, c'est le support principal de la croissance du phytoplancton (NO_3^- — — — NH_4^+ — — — matière organique — — — NH_4^+ — — — NO_3^-).

Les eaux douces souterraines qui percolent en milieu marin peuvent enrichir celui-ci en nitrates : ce phénomène commence à être documenté en milieu récifal, et peut avoir une origine anthropique ou naturelle (l'azote ammoniacal résultant de la décomposition des organismes végétaux, oxydé à la surface du sol par les bactéries nitrifiantes, pénètre dans l'aquifère à la faveur des pluies).

Les phosphates

Le phosphore est un élément nutritif dont la forme minérale majoritaire (ion orthophosphate PO_4^{3-}) est indispensable à la vie aquatique.

Les concentrations de surface en phosphates sont normalement assez faibles en milieu océanique et en milieu côtier non pollué (de 0,20 à 0,27 mmol l^{-1}) dans les eaux océaniques superficielles.

Dans les estuaires, des concentrations très élevées peuvent être atteintes (plusieurs dizaines de mmol l^{-1}), et ces fortes concentrations, indice d'un enrichissement d'origine domestique (détergents) et agricole, sont considérées comme à l'origine du phénomène d'eutrophisation.

Un enrichissement même modéré en nutriments se traduit dans un premier temps par une augmentation de la production primaire benthique et phytoplanctonique : il peut nuire aux organismes coralliens de manière indirecte, en favorisant la mise en place des algues benthiques, qui vont coloniser les communautés coralliennes et affecter la nutrition, la croissance et la survie des coraux, en bloquant la lumière et en piégeant les particules sédimentaires.

Lorsque des percolations d'eaux douces enrichissent en azote des eaux récifales, l'eutrophisation peut être entraînée par une contamination — même minime — du milieu par des effluents d'origine domestique, typiquement riches en phosphore.

Par ailleurs, des teneurs en phosphates importantes (de l'ordre de 2 mmol l^{-1}) sont réputées néfastes au métabolisme corallien (inhibition de la calcification).

De plus, ces sources d'éléments eutrophisants interviennent comme adjuvant actif dans les détergents. Les peuplements de lagons sont alors soumis à une importante compétition de la part des organismes secondaires associés, tels que les Eponges, les Alcyonaires et les Algues. Trois principaux types de faciès peuvent apparaître :

- Faciès à base de Spongiaires.

À La Réunion les premières manifestations du développement anormal d'une espèce d'éponge datent d'une quinzaine d'années. Cette éponge (*Cliona* sp.) n'attaque les colonies madréporiques que très rarement ; par contre, elle colonise (grâce à une vitesse de croissance supérieure à celle des coraux) entre 40-50 % du substratum disponible, empêchant la fixation de larves et l'édification de nouvelles colonies de coraux. Filtreuse comme l'ensemble des éponges, elle peut en outre utiliser la matière organique dissoute. Dans le lagon elle se développe de façon préférentielle au voisinage des zones de percolation des eaux souterraines.

- Faciès à base de Zoanthaires, Alcyonaires, Actiniaires.

Ces faciès s'observent dans les eaux turbides riches en suspension minérale ou organique. L'installation de ces communautés (dont les colonies de certaines espèces sont de taille plurimétriques à décamétriques) à vitesse de croissance supérieure à celle des Madrépores, marque une phase de régression dans l'édifice récifal.

- Faciès à bases d'algues.

Les faciès algaux de pollution apparaissent principalement durant la saison chaude qui est marquée par une augmentation sensible de la température des eaux des lagons (pouvant atteindre 28-29°C), un défaut de circulation des masses d'eau (chute d'alizés).

Les facies algaux de pollution se substituent aux peuplements de Madrépores dont ils provoquent la nécrose directe par étouffement. De plus, à l'issue de cette eutrophisation proliférante des Algues, s'instaure un cycle de décomposition aérobie qui « pompe » l'O₂ dissous, responsable de la chute d'oxygène observée ; chute préjudiciable à la croissance des quelques colonies madréporiques épargnées par la croissance des Algues. A la reprise de la saison des alizés (Avril-Mai), ces facies disparaissent en totalité ou en partie. Cependant on assiste au cours des années à une extension dans le temps et surtout dans l'espace des facies algaux de pollution, alors que l'urbanisation s'accélère et que la collecte des eaux usées est encore incomplète et pas toujours performante.

Conclusion

L'utilisation rationnelle des récifs coralliens passe en priorité par la connaissance du milieu récifal en tant qu'écosystème. Il faut également connaître quelles sont les dégradations auxquelles ils sont exposés du fait des cataclysmes naturels et par suite des activités humaines ; dégradations qui sont mal connues car elles demeurent souvent inaperçues du plus grand nombre, sauf aux plongeurs sous-marins, pêcheurs et scientifiques.

En accord avec la plupart des auteurs, bien que les coraux ne représentent qu'une petite fraction de la biomasse totale du récif, lorsqu'ils meurent, toute la communauté du récif est vouée à la disparition ou au déplacement de la plupart des espèces, à plus ou moins brève échéance. La tolérance de la communauté récifale dans son ensemble, aux dégradations de la pollution, ne dépasse pas celle de son élément constitutif : le corail.

LE BLANCHISSEMENT DES CORAUX (« Bleaching »)

Historique

Les phénomènes de décoloration-fluorescence, blanchissement qui affectent les coraux (et également les Alcyonaires, Spongiaires, Anémones) sont connus semble-t-il depuis longtemps, puisque au XVIII^e siècle des navigateurs comme LEGUAT à l'Île Rodrigues, avaient remarqué déjà, comme les pêcheurs polynésiens qu'en certaines périodes de l'année, les coraux semblaient « fleurir » en prenant des teintes inhabituelles, bleu pastel, orange vif, rose chair jusqu'au blanc parfait.

Plus près de nous, ce phénomène avait été observé en 1981 à La Réunion suite à une hypersédimentation d'un matériel d'origine terrigène dans le lagon de St-Leu, puis en 82 à La Saline. L'année 1983, nombreuses furent les signalisations du phénomène : La Réunion, Maurice, Mayotte, Les Philippines, la Grande Barrière d'Australie, la Polynésie Française, les Galapagos, les Caraïbes.

La symbiose des coraux

On sait depuis longtemps que les coraux hermatypiques (constructeurs de récifs) renferment dans leurs cellules des algues unicellulaires connues sous le nom de Zooxanthelles à pigment jaune-brun qui photosynthétisent la lumière et se divisent activement à l'intérieur des cellules du corail qui leur sert d'hôte. C'est sur cette symbiose que repose toute la productivité de l'écosystème récifal.

Le premier rôle essentiel des Zooxanthelles

C'est d'extirper (les coraux à l'inverse des animaux supérieurs ne possèdent ni d'appareil excréteur, ni d'appareil circulatoire) puis d'utiliser les déchets d'excrétion des polypes comme le gaz-carbonique, les sulfates, phosphates nitrates, sels d'ammonium etc... qu'elles récupèrent pour leur photosynthèse. En l'absence d'algues symbiotiques, les coraux ne pourraient compter que sur un lent processus de diffusion pour se débarrasser de ces produits solubles ; produits qui par accumulation induiraient la mort des polypes. Par conséquent, le mécanisme photosynthétique des Zooxanthelles a pour 1^{er} résultat le recyclage des déchets des coraux et leur transformation en matière organique. On a pu

calculer par exemple que les 2/3 du carbone nécessaires à la photosynthèse et à la respiration des Zooxanthelles sont recyclés à partir du gaz carbonique issu de la respiration des polypes. Une partie du matériel synthétisé par les algues est ensuite restitué au corail hôte. On a pu mettre en évidence que les composés libérés sont des substances nutritives simples tels que le glycérol, le glucose les acides aminés. Ces composés simples sont utilisés par les polypes soit pour satisfaire leurs besoins énergétiques (par les voies métaboliques), soit pour élaborer des substances plus complexes : protéines, graisses, hydrates de carbone,. En conclusion si les coraux se nourrissent activement aux dépens du plancton, et prélèvent des sels nutritifs dans l'eau de mer, ils sont absolument tributaires des substances chimiques libérées par les Algues.

Le second rôle réside dans la stimulation du taux de calcification du squelette des coraux.

Les Algues (voir ci-avant) fixent le gaz carbonique, fixation qui accroît la concentration d'Ions carbonatés dans les cellules des polypes grâce à une série de réactions en chaîne élevant le pH du liquide cellulaire qui devient plus alcalin. Par précipitation des ions carbonatés en excès sous forme de carbonate de calcium insoluble, le polype ramène son pH à un niveau normal et en même temps édifie son squelette. Par ailleurs, des Zooxanthelles stimulent indirectement la calcification en augmentant la quantité d'énergie disponible pour assurer le transfert actif des ions calcaires vers les sites de calcification.

Pour conclure, on peut dire que si la calcification est avant tout sous l'étroite dépendance d'une enzyme, l'anhydrase carbonique élaborée par le polype qui transforme le gaz carbonique en acide carbonique qui a son tour est transformé en bicarbonate et en carbonate par le polype, la vitesse d'élaboration du squelette en l'absence de photosynthèse algale serait environ 14 fois plus lente.

La présence des Zooxanthelles est également responsable pour l'essentiel de la couleur des coraux.

Ces algues renferment des pigments jaunes, verts, bruns, rouges dont les pourcentages relatifs sont à l'origine de la couleur des parties molles. Il existe cependant des pigments propres aux polypes situés le plus souvent dans l'ectoderme sous la forme de pigments chromatophores.

Mécanisme du blanchissement

Dans une colonie corallienne en bonne santé, la densité des Algues peut doubler tous les dix jours, ce qui dépasse largement le taux de croissance des polypes. De ce fait, ces derniers expulsent alors périodiquement les algues en surnombre au rythme de plusieurs millions de cellules/H/m². Cette expulsion naturelle s'accompagne également d'une expulsion de mucus. Ce qui constitue un apport organique important, à la base de la chaîne alimentaire, puisque utilisée par les organismes hétérotrophes allant du zooplancton aux organismes benthiques filtreurs. Les phénomènes de décoloration fluorescence, blanchissement correspondent à une expulsion anormalement élevée voire totale des microalgues, et si on en connaît les causes essentielles, on ne connaît pas encore par quel mécanisme les polypes passent d'un stade de rejet normal à celui d'une expulsion massive. Par ailleurs, on ne sait pas de façon définitive si les algues qui sont expulsées massivement sont vivantes ou mortes. Y-a-t-il destruction ou et expulsion ? Dans certains cas cependant, le rejet massif est lié à une dégénérescence des Zooxanthelles. Dégénérescence marquée par une augmentation de la taille des vésicules d'accumulation des algues, et la présence d'inclusions (FAURE et al.1984).

Effets

Pendant les périodes de blanchissement, les polypes qui ne peuvent plus compter sur les produits issus de leur symbiose avec les Zooxanthelles vivent sur leurs réserves et s'épuisent avec le temps. On observe également un arrêt de leur croissance squelettique. Certains présentent un allongement important des polypes. Le blanchissement se traduit aussi par une diminution brutale de la teneur en carbone (30 %) d'azote (40 %). Par ailleurs, la

gamétogénèse est inhibée dans la saison qui suit le blanchissement. Le fait qu'une colonie devienne blanche signifie que la quasi totalité des Zooxanthelles a été expulsée, mais pas forcément que la colonie soit morte. Certaines espèces peuvent survivre pendant plusieurs mois (3-4 à Mayotte ; 7 en Floride). Une recolonisation par les Zooxanthelles est possible, la repigmentation leur permet alors de revivre normalement. Ce phénomène a déjà été observé en plusieurs endroits. L'espoir de survie dépend de la durée du stress, de la résistance des espèces qui est variable. Les Acropores sont les plus sensibles (30 % ont été détruits en 91 dans l'Archipel de la Société). L'évaluation de la mortalité n'intervient que lorsque les colonies blanchies sont secondairement recouvertes par un feutrage d'algues filamenteuses ; donc souvent plusieurs semaines voire plusieurs mois après la décoloration. Elle a atteint 80 % - 90 % durant l'épisode ENSO 83 en mer de Java.

Origine du stress

Augmentation de la température

Beaucoup d'auteurs retiennent actuellement le stress thermique comme cause essentielle du blanchissement. Les premières études ont été menées vers 1972 sur les effets thermiques localisés par les Américains à Hawaii, en relation avec l'installation des centrales électriques thermiques et des effets de rejet de leurs eaux de refroidissement en milieu récifal. Une élévation locale de 3 à 4°C de la température déterminerait le rejet des Zooxanthelles symbiotiques et le blanchissement partiel ou lethal des coraux ; une élévation de 6°C détermine la mortalité complète des coraux. Ces études confirment les observations effectuées dès 1928-1929 lors de l'expédition du British Museum sur la Grande Barrière d'Australie.

Cependant les blanchissements observés à l'échelle de la totalité Pacifique, voire de l'ensemble intertropical sont le fait d'anomalies climatiques majeures comme le phénomène ENSO (El NINO Southern Oscillation) dans le Pacifique en 83, 87 et 91. Ce phénomène associe un déséquilibre du champ de pression du Pacifique Sud avec l'apparition d'un courant chaud sur les côtes du Pérou. Des eaux chaudes originaires du Pacifique W et Central refluant vers l'Est du fait de la faiblesse des Alizés déclenche une anomalie thermique de 3-5°Celsius sur une couche d'eau de 70 à 100 m de profondeur ; températures qui sont de 2 à 3° supérieures au maximum estival normal. Cependant sur le plan physiologique, on ignore encore qui de l'hôte ou des algues symbiotiques se trouve à l'origine du blanchissement observé. On ne connaît pas encore le lien réel entre l'élévation de température et la mort des colonies coralliennes.

Pour d'autres auteurs, le facteur lethal serait plutôt lié au rayonnement solaire et à un excès d'UV.

En effet les blanchissements observés sur la G.B.R. en 82 et dans l'Océan Indien en 83 ont eu lieu alors que les températures océaniques étaient normales. De même en 91 en Polynésie Française le phénomène a atteint les formations récifales de l'Archipel de la Société, mais a épargné les atolls des Tuamotus, bien que le champ thermique fut identique à celui de La Société. Le blanchissement observé sur la GBR pendant le 1er trimestre correspond à une période d'ensoleillement exceptionnel (+ 20 %). Or, si le niveau de productivité des coraux implique que les Zooxanthelles bénéficient d'une irradiation solaire optimale, en même temps les coraux s'exposent aux radiations des UV dont on connaît les effets néfastes sur les êtres vivants des bactéries aux vertébrés. On sait que 50 % des UV B (280-320 nm) pénètrent jusqu'à 5 m de profondeur et 10 % jusqu'à 25 m. Normalement les coraux sont protégés des UV par des molécules anti solaires à base d'acides aminés qui bloquent les UV. Cependant cette protection peut être insuffisante si la quantité d'UV B reçue est inhabituelle. Dans le cas de la Polynésie en 91 les Iles de La Société ont subi pendant le 1er trimestre une durée d'insolation excédentaire, alors que pour la même période, la nébulosité sur les Tuamotus était supérieure à la normale. Cet écart d'insolation, pourrait ainsi rendre compte du fait que les récifs de La Société ont été touchés par le phénomène et pas les Tuamotus.

Le phénomène de décoloration fluorescence (qui précède souvent le blanchissement ultime des colonies) déterminé par irradiance aux UV a été découvert par le Dr CATALA en 1950 à l' Aquarium de Nouméa. Ce phénomène serait dû à une activation des pigments chromatophores soudainement exposés à la lumière suite au départ rapide des Zooxanthelles des couches externes des tissus des polypes.

D'autres facteurs comme l'hypersédimentation, les exondations répétées, la diminution de l'éclaircissement peuvent générer à l'échelle locale des processus de blanchissement sans atteindre l'ampleur des précédents.

Il semble en définitive qu'une synergie entre température océanique élevée et un rayonnement solaire excédentaire rendent compte des phénomènes observés et d'après certains auteurs, l'élévation de la température conjuguée à une forte luminosité activeraient indépendamment certaines enzymes des Zooxanthelles qui à leur tour provoqueraient une augmentation de l'O₂ au sein des tissus coralliens ; teneur en O₂ qui deviendrait alors toxique et létale pour les polypes.

Enfin il faut encore citer parmi les causes de blanchissement, des attaques bactériennes qui sont susceptibles de déclencher une maladie des bandes blanches qui entraîne la lyse des cellules et la nécrose des tissus. Il existe également une maladie des bandes noires. Dans les deux cas l'origine pathogène ne fait plus aucun doute.

CONCLUSION

Pour conclure on peut dire que l'état de santé actuel des récifs n'est pas florissant. En effet, la tendance actuelle va dans le sens d'une augmentation de la fréquence des épisodes ENSO dans le Pacifique, indiquant une tendance au réchauffement de l'océan tropical. La question est de savoir si cette tendance est due ou non à une accélération de l'effet de serre en relation avec les rejets de gaz carbonique et de méthane par les activités anthropiques ? Par ailleurs, d'après de récentes données américaines, l'amincissement de la couche d'ozone (suite à la libération des CFC : Chlorofluorocarbures auxquels s'ajoutent les rejets du Pinatubo (20 millions de tonnes de dioxyde de soufre) qui sert de bouclier aux UV, serait plus rapide que prévu avec une perte de 4-5 % depuis 1978 conduisant à un excès d'UV de 8 à 10 % au niveau de l'océan.

De plus, la menace d'explosions démographiques de l'Astérie de *Acanthaster planci*, prédatrice de coraux qui ont eu lieu dans un passé récent est toujours possible. Les études menées sur la GBR ont montré que le 1/3 des récifs de la GBR avait été attaqué ; que 57 % des récifs attaqués avaient subi une mortalité de 50 %, et que 10 % ont été détruits sur toute leur surface.

Enfin pour être spectaculaire le phénomène de blanchissement ne doit pas nous faire oublier les dégradations liées à l'eutrophisation des eaux et des sédiments, l'augmentation de la turbidité et de l'hypersédimentation qui induisent localement le développement des peuplements de substitution à dominance d'Algues, d'Alcyonaires, d'Eponges au détriment des communautés coralliennes.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

BABLET J.P., PERRAULT G.H., « Effects on a coral Environment nucleardetonation. », In : B. SAVALT Eds, Human impacts on coral reefs : Facts and recommendations, 1987, 151-163.

BOUCHON C., « Etude quantitative des peuplements à base de Scléactiniaires d'un récif frangeant de l'île de La Réunion. », *Thèse Doctorat 3ème cycle Univ. Aix-Marseille 2*, 1978, 144 pp.

CUET P., NAIM O., FAURE G., CONAN J.Y., « Nutrient rich groundwater impact on a fringing reef (Reunion island). », *Proc. of the 6th International congress Townsville, Australia.*, 1989, Vol. 2, 207-212.

FAURE G., « Recherches sur les peuplements de Scléactiniaires des récifs coralliens de l'archipel des Mascareignes. », *Thèse de Doct. ès Sciences*, 1982, 206 pp + Bibliographie et pl hors texte (vol.1), annexe, 246 pp (vol. 2).

FAURE G. *et al.*, « Sur un phénomène remarquable de blanchiment et de mortalité massive des Madréporaires dans le complexe récifal de Mayotte. », *CR Acad. Sc.*, Paris, 1984, + 299, Série III n°15.

FAURE G., « Reef Scleractinia Corals of RAPA & MAROTIRI French Polynesia (austral islands). », *Proc. Fifth Internat. Coral Reef Congress*, 1985, Vol.6 : 267-272.

FAURE G., « Degradation of coral reefs at Morea island (French Polynesia) by *Acanthaster planci*. », *Journ. Coastal Res.*, 1989, 5 (2), 295-305.

GLYNN P.W., « Coral reef bleaching. », *Coral Reefs*, 1993, vol. 12, n°1, 1-17.

MONTAGGIONI L., « Recherches sur les complexes récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien). », *Thèse Doct. ès Sc.*, 1978, 217 pp + Bibliographie (vol.1), annexes (vol.II).

ROUGERIE F., SALVAT B., TATARATA-COURAUD M., « La mort blanche des coraux. », In : *La Recherche* 245, 1992, vol.23 : 826-834.

VERON J.E.N., DONE T., « Corals and Coral Communities of Lord Howe island. », *Aust. J. of Mar. Freshw.Res.*, 1979, 30, 1-34.

STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ET EUTROPHISATION EN MILIEU CORALLIEN

Odile NAIM

La concentration en sels nutritifs des eaux coralliennes est faible et même fréquemment indétectable (Andrews et Gentien, 1982, Crossland, 1983). Néanmoins, les écosystèmes récifaux comptent parmi les plus productifs de la biosphère : leur production brute (de 1 à 14 g.C.m⁻².j⁻¹) excède largement celle de la majorité des écosystèmes connus (Birkeland, 1984), tandis que leur production nette est extrêmement faible, voire nulle ou négative (Sournia, 1977). Compte-tenu du caractère oligotrophe du milieu ambiant, ceci constitue un paradoxe évident et caractérise la grande originalité de fonctionnement des récifs coralliens.

Comme tout écosystème mature, la biomasse et les flux sont largement contrôlés de l'intérieur grâce à des homéostasies au sein des populations : le taux de recyclage de la matière est très important (on notera en particulier l'apparition d'un recyclage rapide des éléments minéraux tels que l'azote et le phosphore assimilables) et la biomasse ainsi organisée est capable de se maintenir en circuit fermé, longtemps, sinon indéfiniment, si le flux de ressource nutritive vient à tarir.

Ces écosystèmes fournissent donc abondance de ressources au milieu insulaire tropical qui, du fait de son isolement, ne possède que de faibles potentialités naturelles. Néanmoins, la luxuriance des récifs coralliens cache une extrême fragilité : il suffit qu'un stress affecte ces milieux très complexifiés et diversifiés pour qu'un grand nombre d'espèces disparaisse ainsi qu'un grand nombre de liaisons interactives. Ces espèces sont non seulement des espèces fragiles mais aussi des espèces spécialisées dans un rôle précis et qui ne peuvent subsister si le réseau d'interaction auquel elles participent disparaît.

L'EUTROPHISATION EN MILIEU CORALLIEN

Le début des années 1980 est marqué par le recensement de mortalité corallienne de part le monde. Ces signes de dégradation étaient pour la plupart liés à l'enrichissement en sels nutritifs des eaux récifales : l'eutrophisation, répertoriée ponctuellement en Mer Rouge (Fishelson, 1973) et aux îles Hawaii (Banner, 1974) dans les années 1970, se révèle devenir un problème majeur en milieu corallien (Pastorok et Bilyard, 1985, Tomascik et Sander, 1987, Rose et Risk, 1985, Bell, 1992). En milieu corallien, des eaux présentant une concentration en phosphates > 1 µM/l sont considérées comme eutrophes (Smith et al., 1981). L'arrivée de cette ressource nutritive excédentaire déséquilibre le rapport entre espèces par la prépondérance que prennent alors les espèces opportunistes.

La structure des communautés benthiques en milieu dystrophique a été bien étudiée en Mer Rouge (Fishelson, 1993, Mergner, 1981, Walker et Ormond, 1982) où le déversement chronique de phosphates en milieu corallien lors du chargement des bateaux en cette substance précieuse constitue une pollution grave. Aux Hawaii, l'apport massif d'eaux usées en zone récifale a également conduit les équipes de recherche à étudier la modification de ces structures des peuplements benthiques en relation avec la physico-chimie des eaux (Smith et al., 1981, Maragos et al., 1985). Plus tard, le terme « nutrient-regulation » a été introduit par Atkinson (1988) pour décrire les changements dans les caractéristiques des communautés liés à un enrichissement en sels nutritifs des eaux excédant les conditions naturelles.

Les effets de la pollution d'origine domestique et industrielle en milieu récifal, montrent que la tolérance des communautés de Madréporaires à toute perturbation de leur environnement naturel est extrêmement faible (Pastorok et Bilyard, 1985). De plus, les effets inhibiteurs ou létaux des substances toxiques pourraient être amplifiés par les températures souvent élevées des eaux qui baignent ces écosystèmes. Par ailleurs, l'« immobilité » des organismes sessiles que sont les Scléactiniaires les expose encore plus aux variations de conditions de milieu. Enfin, du fait des interrelations particulièrement étroites qui lient les espèces entre elles, la disparition d'une espèce entraîne très vite un effet en cascade provoquant la disparition des espèces qui lui sont étroitement liées.

LE CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET SCIENTIFIQUE DES RÉCIFS RÉUNIONNAIS

A la Réunion, les bioconstructions sont de faible étendue (12 km²), en regard de celles des îles sœurs de l'Archipel des Mascareignes : 300 km² pour l'île Maurice, 200 km² pour l'île Rodrigues. Néanmoins, ces unités récifales frangeantes se caractérisent par une grande diversité d'aspect et par la polyspécificité des bioconstructeurs. Faure (1982) recensait plus de 200 espèces de Madréporaires à la Réunion : aussi est-il de tradition universitaire depuis 1967 d'étudier les écosystèmes récifaux. Huit thèses ont été préparées sur un thème récifal (Montaggioni, 1978, Bouchon, 1978, Ribes, 1978, Faure, 1982, Guillaume, 1988, Cuet, 1989a, Letourneur, 1992, Chabanet, 1994). Ce suivi régulier des communautés coralliennes permettait de mettre en évidence en 1983 une dégradation brutale et de grand ampleur des peuplements de bioconstructeurs (Guillaume et al., 1984). Les recherches se sont alors focalisées sur l'étude du fonctionnement de l'écosystème récifal afin de mieux comprendre les modalités de déstructuration de cet écosystème lorsqu'il est soumis à l'impact de dégradations d'origine naturelle ou de polluants résultant de l'activité anthropique.

LA SIGNATURE DE L'EUTROPHISATION SUR LES RÉCIFS RÉUNIONNAIS

A la Réunion, certains récifs coralliens ne subissent que très ponctuellement l'influence des eaux superficielles (Cuet et Naim, 1989). Or l'étude des caractéristiques des eaux de ces unités récifales (Cuet, 1989a) a montré que les eaux souterraines qui percolent en bas de plage lors des basses marées (cycle semi-diurne) enrichissent les zones bioconstruites non seulement en silicium réactif mais en sels nutritifs (nitrates, phosphates, ammoniacque) : l'hypothèse d'une contamination en sels nutritifs des eaux souterraines au cours de leur transit dans la zone urbanisée a donc été très vite avancée (Cuet, 1989a).

Afin de clarifier les changements à long terme des communautés benthiques soumises à ces apports de sels nutritifs, nous avons tout d'abord cartographié les biocénoses dominantes (Naim, 1989) des compartiments épi- et post-récifaux (selon Battistini et al., 1975). Puis, nous avons ensuite comparé les modes de répartition des biocénoses avec les cartes de physico-chimie instantanée (Cuet, 1989b).

La comparaison de ces deux types de cartes montre que dans certains cas, une excellente corrélation entre la répartition des faciès de dégradation et l'extension des eaux souterraines sur les platiers récifaux (Cuet et al., 1988). Ces faciès de dégradation (Naim, 1993) sont caractérisés par la présence de coraux malades, ou en voie de mortalité, d'une grande abondance de Cyanophycées et de très fortes biomasses algales (Semple, en prep.), accompagnées d'un développement important des bioérodeurs. Aussi, selon les définitions avancées par Hallock (1988), ces platiers récifaux constituent un exemple d'écosystème mésotrophe tendant à être eutrophe en saison chaude. Les platiers récifaux situés en regard des lieux-dits du Club Med, de Planch'alizés et du Camp Militaire, à la Saline présentent en tous points ce type de dysfonctionnement. Dans ces milieux, les Cyanophycées semblent jouer un rôle prépondérant ; fixatrices d'azote atmosphérique, il est probable que leur

croissance soit favorisée par le phosphore véhiculé par les eaux souterraines (Cuet, comm. pers.) : les populations d'espèces éphémères se succèdent alors à une fréquence accélérée (Naim, 1993). La sénescence rapide et donc massive de leurs filaments enrichit alors, sans nul doute, le milieu en éléments nutritifs, se présentant sous forme organique ou particulaire. (2) Dans d'autres cas, l'enrichissement des eaux récifales en sels nutritifs véhiculés par les eaux souterraines ne suffit pas à expliquer les dégradations observées. A l'Etang-Salé, une pollution extérieure au récif corallien affecte le platier bioconstruit par le biais d'un apport de matière organique en saison hivernale (rejets de débris de canne à sucre issus d'une distillerie), (Cuet et Naim, 1994).

De plus, sur le platier de l'Etang-Salé, il apparaît que les fortes teneurs en nitrates véhiculées par les eaux souterraines ne favorisent pas une forte croissance algale si ces fortes concentrations ne s'accompagnent pas de teneurs élevées en phosphates (Cuet et Naim, 1994).

Enfin, si nitrates et phosphates sont présents en grande quantité dans le milieu, d'autres facteurs, de nature physique (hydrologie dominante) ou biologique (pression de consommation des herbivores, par exemple) peuvent également limiter l'extension de la biomasse algale (Bell, 1992). A l'inverse, une forte biomasse algale n'est donc pas forcément synonyme de pollution (régénération naturelle de sels nutritifs, consommation réduite par les herbivores). Aussi, afin de déceler une éventuelle eutrophisation d'origine anthropique, l'analyse rapide du milieu corallien n'est pas suffisante : l'étude couplée de la physico-chimie des eaux et des biocoenoses benthiques est nécessaire et doit absolument se doubler d'un suivi régulier et permanent de sites témoins et en dysfonctionnement.

En résumé, l'arrivée de sels nutritifs excédentaires dans la masse d'eau oligotrophe qui baigne le récif corallien déstructure l'écosystème qui vivait jusqu'alors quasiment en circuit fermé. La production nouvelle domine immédiatement la production de régénération et les espèces opportunistes comme certaines algues et éponges, prennent le pas sur les espèces caractéristiques de l'écosystème que sont les Madréporaires. Les « faciès de dégradation » sont alors caractérisés par la prépondérance d'espèces à croissance et reproduction rapides et la persistance d'espèces résistantes. Rapidité de multiplication et robustesse spécifique sont les critères sélectifs qui prévalent dans tous les cas. De plus, les peuplements de bioérodeurs se développent aux dépens des bioconstructeurs (obs.pers.).

Le taux de recyclage de la matière diminue considérablement. Fort heureusement, grâce aux courants, la totalité de la biomasse s'accumule rarement sur place, ce qui évite au milieu d'être totalement asphyxié comme peut l'être un milieu naturel fermé (étang, lac...). Évacuée par les courants au fur et à mesure qu'elle se forme, la matière organique excédentaire est en quelque sorte « digérée » par l'écosystème extérieur (océan, plage, mangrove...).

Enfin, les taux de calcification de l'écosystème mésotrophe ou eutrophe diminuent considérablement. Sur le platier récifal de la Saline (face au lieu-dit de Planch'alizés), Cuet (1989a) donne un bilan de calcification de l'ordre de 0,5 à 1 kg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$, alors que la majorité des résultats relevés sur les platiers récifaux similaires sont compris entre 2,7 et 4,6 kg $\text{CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ (Kinsey, 1985). L'accroissement des processus de dissolution vraisemblablement liés à la bioérosion apparaît responsable de cet état de fait.

CONCLUSION

A la Réunion, la connaissance et le suivi régulier des unités coralliennes (qui date de 26 ans) permettent de mieux cerner la régression des bioconstructeurs et de faire la part des dégradations liées soit aux activités anthropiques soit aux variations naturelles des conditions de milieu. L'analyse de la distribution des agents polluants et de leurs effets biocœnotiques devrait permettre d'établir une liste de bio-indicateurs ou indicateurs biologiques de pollution, et d'espèces sentinelles, espèces présentant une hyperréaction à de très faibles concentrations de toxique pour lesquelles la communauté ne présente aucune

réaction apparente. Cette connaissance constitue un outil nécessaire à une gestion optimale de ces écosystèmes de plus en plus menacés.

Ainsi, de part leur faible extension, les récifs coralliens de la Réunion constituent de véritables laboratoires naturels où l'on peut appréhender relativement aisément les phénomènes de dégradation. La mise en œuvre de modèles explicatifs, applicables à des systèmes récifaux plus vastes et plus complexes, permet d'orienter les prises de décisions pour l'aménagement du littoral et la conservation de la biodiversité.

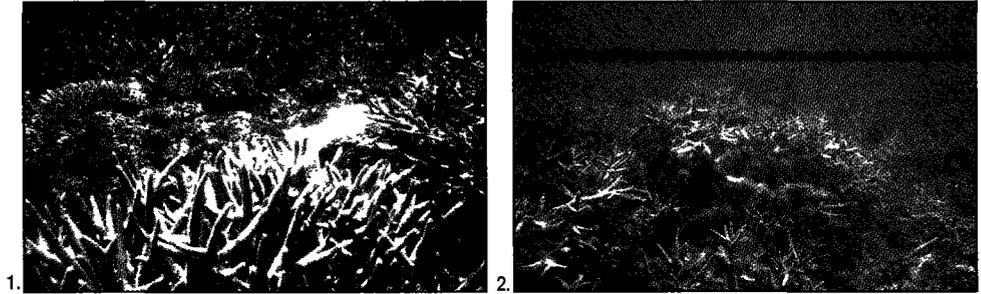
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS J.C., GENTIEN P., « Upwelling as a source of nutrients in a lagoonal patch reef. », *Limnol.oceanogr.*, 1982, **28** (2), 215-227.
- ATKINSON M.J., « Are coral reefs nutrient-limited ? », *Proc.6th Intern., Coral Reef Symp.*, Townsville, 1988, **1**, 157-166.
- BANNER A.H., « Kaneohe Bay, Hawaii : urban pollution and a coral reef ecosystem. », *Proc. 2nd Intern. Coral Reef Symp.*, Brisbane, 1974, **2**, 685-702.
- BATTISTINI R., BOURROUILH F., CHEVALIER J.-P., et al, « Eléments de terminologie récifale Indo-Pacifique. », *Téthys*, 1975, **7** (1), 1-111.
- BELL P.R.F., « Eutrophication and coral reefs. Some examples in the Great Barrier Reef lagoon. », *Wat. Res.*, 1992, **26** (5), 553-568.
- BIRKELAND C., « Influence of topography of nearby land masses in combination with local water movement patterns on the nature of nearshore marine communities. », In : Unesco reports in marine science, 1984, **27**, 16-31.
- BOUCHON C., « Etude quantitative des peuplements à base de Scléactiniaires d'un récif frangeant de l'île de la Réunion (Océan Indien). », *Thèse de 3ème cycle*, Univ.Aix-Mars., 1978, **II**, 1-125.
- CHABANET P., « Etude des relations entre les peuplements coralliens et les peuplements ichtyologiques sur le complexe récifal de Saint-Gilles la Saline. » *Thèse en Environnement marin*, Univ. Aix-Marseille III, 1994, 1-200.
- CROSSLAND C.J., « Dissolved nutrients in coral reef waters. », In : BARNES, D.J. ED., *Perspectives on coral reefs*, Brian Clouston Publ., AIMS, Australia, 1983, p. 56-68.
- CUET P., « Influence des résurgences d'eaux douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien). », *Thèse en Chimie de l'Environnement*. Univ. Aix-Mars. III, 1989a, 1-291.
- CUET P., « Les platiers récifaux à la Réunion. Qualité des eaux. », *Rapport Université Réunion - Agence d'Urbanisme de la Réunion*, 1989b, 150 pp.
- CUET P., NAIM O., « Les platiers récifaux à la Réunion. Bilan des dégradations de l'écosystème récifal. », *Rapport Université Réunion - Agence d'Urbanisme de la Réunion*, 1989, 20 pp.
- CUET P., NAIM O., « Analysis of a blatant reef flat degradation in La Reunion Island (l'Etang-Salé fringing reef). », *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp. Guam.*, 1994, 307-316.
- CUET P., NAIM O., FAURE G., CONAN J.-Y., « Nutrient-rich groundwater impact on benthic communities of la Saline fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean) : preliminary results. », *Proc.6th Intern. Coral Reef Symp.*, Townsville, 1988, 207-212.
- FAURE G., « Recherche sur les peuplements de Scléactiniaires des récifs coralliens de l'Archipel des Mascareignes (Océan Indien Occidental). », *Doct. ès Sciences*, Univ. Aix-Marseille II, 1982, **1**, 1-206 + 1 vol. annexes.

- FISHELSON L., « Ecology of coral reefs in the Gulf of Aqaba (Red Sea) influenced by pollution. » *Occologia*, 1973, **12**, 55-67.
- GUILLAUME M., « La croissance du squelette de *Porites lutea*, scléactiniaire hermatypique, sur le récif frangeant de la Saline, Ile de la Réunion, Océan indien. », *Thèse en Océanologie biologique*, Univ. Aix-Marseille II, 1988, 1-254.
- GUILLAUME M., PAYRI C.E., FAURE G., « Blatant dégradation of coral reefs at la Reunion island (West Indian Ocean). », *Intern. Soc. for Reef Studies*, Nice, 1988, 28.
- HALLOCK P., « The role of nutrient availability in bioerosion : consequences to carbonate buildups. », *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 1988, **63**, 275-291.
- LETOURNEUR Y., « Dynamique des peuplements ichtyologiques des platiers récifaux de l'île de La Réunion. », *Thèse en Océanologie biologique*, Univ. Aix-Marseille II, 1992, 1-244 + annexes.
- MARAGOS J.E., EVANS C., HOLTHUS P., « Reef corals in Kaneohe Bay 6 years before and after termination of sewage discharges (Oahu, Hawaiian archipelago). », *Proc. 5th Intern. Coral Reef Congr.*, Tahiti, 1985, **4**, 189-194.
- MERGNER H., « Man-made influences on and natural changes in the settlement of the Aqaba reefs (Red Sea). », *Proc. 4th Intern. Coral Reef Symp.*, Manila, 1981, **1**, 193-207.
- MONTAGGIONI, « Recherches géologiques sur les complexes récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien occidental). *Thèse ès Sciences*, Univ. Aix-Mars.II, 1978, 1-212 + 1 vol. annexes.
- MONTAGGIONI L.F., FAURE G., « Les récifs coralliens des Mascareignes (Océan Indien). », *Coll. Travaux du Centre Universitaire*, Univ. Réunion, 1980, 1-151.
- NAIM O., « Les platiers récifaux de la Réunion. Géomorphologie, contexte hydrodynamique et peuplements benthiques. », *Rapport Université de la Réunion - Agence d'Urbanisme de la Réunion*, 1989, 150 pp.
- NAIM O., « Seasonal responses of a fringing-reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). », *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1993, **99**, 137-151.
- PASTOROK R.A., BILYARD G.R., « Effects of sewage pollution on coral reef communities. », *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1985, **21**, 175-189.
- RIBES S., « La macrofaune vagile associée à la partie vivante des Scléactiniaires sur unrécif frangeant de l'île de la Réunion (Océan Indien). », *Thèse 3ème cycle*, Univ. Aix-Mars.II, 1978, 1-167.
- ROSE C.S., RISK M.J., « Increase in *Cliona delithrix* infestation of *Montastrea cavernosa* heads on an organically polluted portion of the Grand Cayman fringing reef. », *Mar. Ecol.*, 1985, **6** (4), 345-363.
- SEMPLE S., « Macroalgal biomass and cover of two sections of fringing reef subject to different levels of nutrient enrichment, (Reunion Island, south western Indian Ocean). », in preparation.
- SMITH S.V., KIMMERER W.J., LAWS E.A., BROCK R.E., WALSH T.W., « Kaneohe Bay sewage diversion experiment : perspectives on ecosystem responses to nutritional perturbation. », *Pacif. Science*, 1981, **35** (4), 279-395.
- SOURNIA A., « Analyse et bilan de la production primaire dans les récifs coralliens. », *Oceanis*, 1977, **8** (4), 319-328.
- TOMASCIK T., SANDER F., « Effects of eutrophication on reef-building corals. II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, West Indies. », *Mar. Biol.*, 1987, **94**, 53-75.
- WALKER D.I., ORMOND R.F.G., « Coral death from sewage and phosphate pollution at Aqaba, Red Sea. », *Mar. Poll. Bull.*, 1982, **13** (1), 21-25.

Exemples de faciès de dégradation liés à l'eutrophisation, pris à l'île de la Réunion

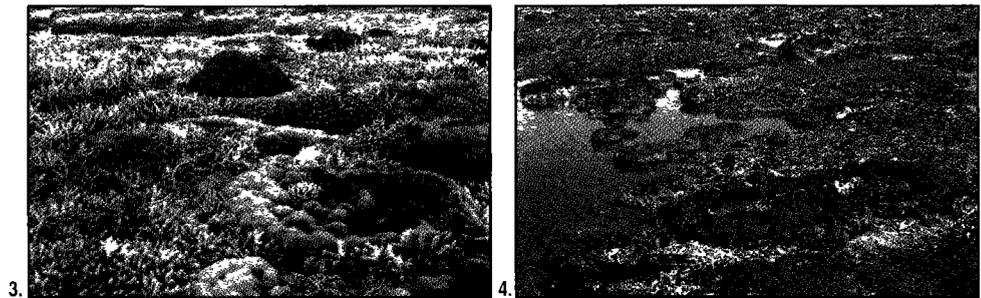
Dégradation du platier récifal de la Saline



Photographie 1 (L.F. Montaggiou) : Le platier récifal de la Saline en 1978 : des *Madrépores branchus* luxurants caractérisent ce platier (Bouchou, 1978, Faure, 1982).

Photographie 2 (O. NAIM) : Le platier récifal de la Saline en 1987 : les mêmes *Madrépores branchus* sont envahis par les macroalgues et par de petites algues filamenteuses (« gazons ») (Naim, 1993) défendus activement par le poisson *Pomacentridae Stegastes nigricans* (Letourneur, 1992).

Dégradation du platier récifal de l'Etang-salé



Photographie 3 (G. Faure) : Le platier récifal de l'Etang-Salé lors d'une émergence liée à une très grande marée basse en 1981 : le platier bioconstruit est caractérisé par une population de *Porites lutea* se présentant sous forme de micro-atolls et d'une grande abondance de *Madrépores branchus* (Faure, 1982).

Photographie 4 (O. NAIM) : Le platier récifal de l'Etang-Salé lors d'une émergence liée à une très grande marée basse en 1992 : les micro-atolls de *Porites lutea* sont extrêmement dégradés et les *Madrépores branchus* ont disparu (Cuet et Naim, 1993)

SOURCES DE L'ENRICHISSEMENT EN SELS NUTRITIFS DE L'ÉCOSYSTÈME RÉCIFAL À LA RÉUNION : IMPACT DES EAUX SOUTERRAINES

Pascale CUET

L'impact des effluents domestiques ou industriels sur les communautés coralliennes relève de trois mécanismes indépendants (mais en interaction) : enrichissement en sels nutritifs, hypersedimentation, et effet toxique de certains polluants.

Les travaux menés actuellement à la Réunion portent essentiellement sur le premier de ces phénomènes.

Les expériences de Kinsey et Domm (1974) sur un micro-atoll de la Grande Barrière Australienne ont montré qu'à court terme (huit mois), l'enrichissement expérimental en sels nutritifs des communautés coralliennes ($20 \mu\text{M N uréique.l}^{-1}$, $2 \mu\text{M PO}_4^{3-}.\text{l}^{-1}$) provoque un accroissement modéré (50% environ) de la production nette benthique, sans altérer nettement la structure des communautés.

En revanche, cette structure peut être affectée à long terme, comme à Kaneohe Bay (Hawaii), où Smith *et al.* (1981) attribuent les profondes modifications subies par l'écosystème à un enrichissement en sels nutritifs, plutôt qu'aux autres conséquences possibles des rejets directs d'eaux usées effectués durant près de trente ans dans la baie (toxicité, demande biochimique en oxygène accrue...).

Les phénomènes observés aux Hawaii (accroissement de la biomasse algale et développement de populations d'organismes filtreurs, diminution de l'abondance et de la diversité des espèces coralliennes) sont fréquemment décrits à la suite de pollutions chroniques de l'écosystème récifal (Pastorok et Bilyard, 1985). Ils ont été notés dès le début des années quatre-vingt à la Réunion, et en partie quantifiés (Guillaume *et al.*, 1983 ; Cuét *et al.*, 1989 ; Cuét et Naïm, 1994 ; Naïm, 1993).

LES SOURCES POTENTIELLES D'ENRICHISSEMENT EN SELS NUTRITIFS

Le rejet en mer des vinasses de l'usine sucrière du Gol (540 kg d'azote total Kjeldahl par jour, cent jours par an, en 1986 - source D.D.A.S.S.) est tenu pour responsable de la dégradation du platier récifal externe de l'Etang-Salé (Cuét et Naïm, 1994). Une station d'épuration a récemment été mise en place pour traiter ces effluents. D'autres stations traitent les effluents d'origine domestique des zones urbaines de St-Gilles La Saline, St-Leu et l'Etang-Salé. Seuls quelques émissaires déversent encore des effluents bruts d'origine urbaine (partie médiane du récif frangeant de St-Pierre) ou industrielle (ferme d'élevage de tortues marines de St-Leu) sur les récifs de la Réunion.

En revanche, l'urbanisation des zones littorales et la construction des routes ont accru le volume des rejets d'eaux pluviales (du fait de l'imperméabilisation des sols), et modifié le trajet naturel des écoulements. Des buses d'écoulement ont été implantées en dehors des sites naturels de débouché d'eaux douces (ravines), et déversent directement dans la zone d'arrière-récif (hormis sur le récif de La Saline) des eaux polluées par des matières en suspension et des métaux lourds (plomb de l'essence...).

De plus, durant la saison cyclonique, les ravines peuvent transporter jusqu'à la mer les déchets provenant de décharges sauvages ou mal contrôlées (destruction totale du récif de

St-Pierre en 1989 à la suite du cyclone Firinga). En dehors de cette situation extrême, le lessivage des sols par les eaux superficielles (ruissellement) peut provoquer un enrichissement notable des eaux récifales en phosphates au début de la saison des pluies (Marsh, 1977).

Cependant, les eaux superficielles ne sont pas le seul vecteur potentiel d'enrichissement en sels nutritifs des eaux récifales. Les eaux douces souterraines s'écoulent également sur les récifs de la Réunion, selon des modalités précisées par Join *et al.* en 1988.

A La Saline, les coulées basaltiques et tufs volcaniques issus du massif du Piton des Neiges sont recouverts de dépôts détritiques d'origine essentiellement corallienne sur une largeur d'environ deux kilomètres. La série volcanique est aquifère, et la recharge de la nappe, dite « nappe des basaltes », s'effectue sur les hautes pentes du massif selon un bassin versant mal défini. Cette nappe émerge en mer au delà de la barrière récifale, et alimente la nappe sus-jacente contenue dans les niveaux détritiques coralliens (« nappe des sables »), à la faveur de discontinuités dans le niveau imperméable séparant les deux nappes. La « nappe des sables » ressortit dans la zone d'arrière-récif, où l'on détecte aisément l'intrusion des eaux souterraines à l'aide de mesures chimiques (voir les traceurs utilisés ci-dessous).

TRACEURS ET VARIABILITÉ SPATIO-TEMPORELLE DES APPORTS D'EAUX SOUTERRAINES

Variations saisonnières

Un premier « traceur » des eaux douces est bien évidemment constitué par une diminution de la salinité des eaux récifales par rapport à la salinité des eaux océaniques.

En saison sèche, la salinité des eaux océaniques superficielles localisées au large de la Réunion est en moyenne de 35,2 ‰¹ (Gamberoni *et al.*, 1984), et de 35,11 ± 0,02 ‰ à l'ouest sud-ouest de l'île (Leroy et Barbaroux, 1980). Elle ne varie pas significativement d'une saison à l'autre, bien que les précipitations puissent entraîner une certaine dispersion des valeurs de surface en saison des pluies (Leroy et Barbaroux, 1980). A la Saline, on observe à cette époque de l'année des salinités inférieures à 35,1 ‰ (de 0,1 à 0,2 ‰) sur le front récifal, qui sont dues à l'émergence de la nappe, ou à la dessalure des eaux océaniques superficielles entraînée par les précipitations.

On trouve fréquemment des valeurs encore inférieures dans la zone d'arrière-récif (jusqu'à 31,73 ‰ en 1992-93 à la Saline, à proximité du rivage). La salinité y présente des variations saisonnières plus ou moins marquées. La recharge de la nappe à la faveur de pluies explique les baisses de salinité observées en début d'année dans les eaux récifales. La salinité retrouve en juin une valeur proche de celle des eaux océaniques superficielles, suivant le tarissement progressif de la nappe jusqu'à son régime d'étiage. D'avril à novembre, la présence des alizés favorise le brassage et le renouvellement des eaux récifales, contribuant vraisemblablement à minimiser l'impact des eaux souterraines.

Ces résultats sont en accord avec ceux de Lewis (1987) aux Barbades, qui observe des apports d'eaux souterraines plus importants en saison des pluies qu'en saison sèche.

La silice comme traceur des eaux souterraines

Un autre indice de l'intrusion des eaux souterraines est constitué par la teneur en silice des eaux récifales. Les eaux océaniques superficielles localisées au large de la Réunion sont pauvres en silice (en moyenne 3 µM.l⁻¹ en baies de St-Paul et de la Possession en septembre-octobre 1985 ; Anonyme, 1986) ; les eaux de pluie n'en contiennent également que des

1. La salinité s'exprime en « grammes de substances solides contenues dans un kilogramme d'eau de mer, quand les ions bromure et iodure sont remplacés par leur équivalent de chlorure, les carbonates convertis en oxydes et toute la matière organique oxydée » (« ‰ »)

quantités minimales. En revanche, les eaux souterraines s'enrichissent en silice au cours de leur transit dans les séries volcaniques : on y observe le plus souvent des concentrations de l'ordre de 500 à 1000 $\mu\text{M.l}^{-1}$ de silice.

Les eaux récifales sont généralement d'autant plus riches en silice qu'elles sont moins salées (avec des corrélations inverses statistiquement significatives) : les défauts de salinité observés résultent donc bien de l'intrusion d'eaux souterraines (et non de précipitations).

Dans la gamme de salinités observée dans les eaux récifales, la silice se comporte de manière « conservative », c'est-à-dire que sa concentration dans les eaux récifales semble uniquement résulter des processus physiques du mélange des eaux océaniques et des eaux souterraines. Les données expérimentales se répartissent le long d'une droite, analogue à la « droite de dilution théorique » définie par Liss (1976) en milieu estuarien, et dont les deux extrémités correspondent aux caractéristiques des eaux océaniques, et à celles des eaux douces.

En théorie, une telle droite ne peut être observée que si aucun phénomène biologique (assimilation ou régénération) n'altère la concentration de l'élément considéré dans le mélange. Or la silice est un « élément nutritif », indispensable à la croissance d'un certain nombre des organismes récifaux, diatomées (algues constitutives du phytoplancton) et éponges siliceuses (*Cliona inconstans* par exemple) notamment. Le comportement conservatif de la silice vis-à-vis de la salinité démontre que la concentration en silice des eaux récifales est en premier lieu contrôlée par les processus physiques de mélange, et non par les phénomènes biologiques (Smith, 1984). L'assimilation et/ou la régénération, vraisemblablement limitées du fait de la faible abondance des organismes consommateurs de silice dans l'écosystème, sont masquées par les apports continus de silice au sein du système et le renouvellement fréquent des eaux récifales. La silice peut donc être considérée comme un bon traceur de l'intrusion des eaux souterraines.

Variations spatiales

La géomorphologie et la courantologie récifales conditionnent le devenir des eaux souterraines qui s'écoulent dans la zone d'arrière-récif, expliquant les variations spatiales de la salinité et de la teneur en silice des eaux récifales.

A l'Etang-Salé (Cuet et Naïm, 1994), les salinités minimales sont toujours mesurées dans les sources sous-marines localisées dans l'anse sud du récif (jusqu'à 8,0 ‰ en saison des pluies 1991). Sous l'action des courants dominants, les eaux issues de ces sources transitent dans l'arrière-récif en direction du nord, et sont évacuées par la fausse passe. Elles se mélangent progressivement avec les eaux océaniques provenant du front récifal. Il en résulte un gradient de salinité le long du rivage, et seules les communautés coralliennes de la zone interne du platier sont affectées de manière notable.

De la même manière, à la Saline (Cuet *et al.*, 1989), les eaux dessalées issues des sites discontinus de résurgence d'eaux douces identifiés en bas de plage s'écoulent généralement dans la zone d'arrière-récif en direction de l'une ou l'autre des passes, à proximité desquelles elles affectent notablement la zone bioconstruite. Cependant, dans les parties sud et médiane du récif, elles sont drainées par les multiples déversoirs perçant la barrière récifale en direction du milieu océanique, se répandant ainsi sur le platier.

APPORTS DE SELS NUTRITIFS PAR LES EAUX SOUTERRAINES

Nitrates

A La Saline, la concentration en nitrates des échantillons prélevés dans la zone d'arrière-récif sur vingt-quatre heures est parfaitement corrélée à leur teneur en silice. On observe des résultats similaires pour les échantillons (arrière-récif et zone bioconstruite) prélevés durant plus d'un an à intervalles réguliers.

Ces données démontrent sans ambiguïté que les eaux souterraines constituent une source potentielle d'azote pour l'écosystème. Ce phénomène a également été signalé à la Jamaïque (D'Elia *et al.*, 1981), à Guam (Marsh, 1977), et aux Barbades (Lewis, 1987).

Pour les échantillons prélevés dans la zone bioconstruite sur vingt-quatre heures, la corrélation nitrates-silice demeure significative, malgré une dispersion plus importante des données expérimentales. L'impact des eaux souterraines se fait donc encore sentir à ce niveau.

Cependant, la teneur en nitrates des eaux du platier est modifiée par les différents phénomènes métaboliques inclus dans le cycle de l'azote (Wiebe, 1985).

De l'azote atmosphérique est fixé par les cyanophycées, puis relargué sous forme organique et inorganique dissoute. L'ammoniacque et les nitrates (via le système des nitrate et nitrite réductases) sont assimilés par les populations algales et les organismes symbiotiques. Une régénération bactérienne d'azote ammoniacal s'effectue à partir de la matière organique particulaire, et fournit, au même titre que l'excrétion, le substrat nécessaire à la nitrification (oxydation de l'azote ammoniacal en nitrates par les bactéries nitrifiantes). Les nitrates sont réduits en azote moléculaire N_2 (dénitrification) par certains procaryotes qui utilisent l'azote nitrique comme accepteur final d'électrons à la place de l'oxygène en conditions anoxiques ou quasi-anoxiques.

Tous ces processus se superposent aux simples effets du mélange des eaux océaniques et des eaux souterraines, et contribuent à « masquer » l'impact des eaux souterraines sur la teneur en nitrates des eaux de la zone bioconstruite.

A l'Etang-Salé, l'ordonnée à l'origine de la droite de corrélation qui relie la teneur en nitrates des eaux récifales et leur salinité, supposée représenter la concentration en nitrates des eaux souterraines (D'Elia *et al.*, 1981), se révèle quatre fois plus importante cinq jours après le passage de la dépression tropicale Erinesta (1986), qu'au cours du mois précédent.

L'enrichissement en nitrates des eaux souterraines s'effectue donc à la faveur des pluies, ce que confirment différentes mesures effectuées dans la nappe superficielle de la Saline. Dans le secteur de l'Hermitage, la teneur en nitrates des eaux souterraines accuse des variations saisonnières marquées : les teneurs en nitrates, minimales en fin de saison sèche, atteignent leur maximum (de l'ordre de $900 \mu M.l^{-1}$) en fin de saison des pluies.

Des concentrations du même ordre de grandeur ont été mesurées dans les eaux souterraines des Barbades, et attribuées à l'usage des engrais azotés et à la pollution liée à l'urbanisation (Lewis, 1985).

Cependant, une partie de l'azote nitrique présent dans les eaux souterraines a vraisemblablement une origine naturelle. L'azote ammoniacal résultant de la décomposition des organismes végétaux ou animaux est oxydé à la surface du sol par les bactéries nitrifiantes. Les ions nitrates ainsi produits, très mobiles, pénètrent dans l'aquifère à la faveur des pluies. Les nitrates contenus dans l'eau de pluie, concentrés à la surface du sol par des phénomènes d'évaporation, pourraient également contribuer à ces apports d'azote au sein des eaux souterraines (D'Elia *et al.*, 1981).

Phosphates

La teneur en phosphates des eaux souterraines de la Saline demeure relativement constante au cours de l'année. Jusqu'à la construction de la station d'épuration, les effluents domestiques, typiquement riches en phosphore, étaient éliminés par l'intermédiaire de puisards et de fosses septiques, contaminant vraisemblablement la nappe superficielle, proche de la surface du sol.

La concentration en phosphates des échantillons prélevés dans la zone d'arrière-récif de la Saline sur vingt-quatre heures est corrélée (bien que de manière moins significative que dans le cas des nitrates) à leur teneur en silice. On démontre ainsi que les eaux souterraines

enrichissent également les eaux récifales en phosphore. Ce résultat semble original par rapport aux données de la littérature (Marsh, 1977 ; D'Elia *et al.*, 1981).

Cependant, la corrélation disparaît pour les échantillons prélevés dans les mêmes conditions dans la zone bioconstruite, et demeure mauvaise pour les échantillons prélevés à intervalles réguliers durant l'année 1985-86 (hormis dans le cas des échantillons peu dessalés prélevés dans la zone d'arrière-récif).

Les résultats obtenus à l'Etang-Salé permettent de comprendre ce phénomène. Dans la partie centrale de la zone bioconstruite, très dégradée, les eaux récifales présentent une concentration en phosphates largement supérieure à celle qui pourrait provenir d'une simple influence des eaux souterraines. Il n'en est pas de même dans la zone encore saine du récif. Il apparaît donc sur le platier une source supplémentaire de phosphates liée à l'état de dégradation de la zone bioconstruite, et qui pourrait expliquer la dispersion des données observée à la Saline.

CONCLUSION

A La Saline, la structure des peuplements benthiques est directement reliée à la répartition des eaux souterraines : les peuplements algaux se développent essentiellement dans la zone d'arrière-récif, ainsi que dans les secteurs d'extension des eaux souterraines sur le platier ; une zone de bonne vitalité corallienne s'individualise en revanche dans le secteur épargné par les eaux souterraines (Cuet *et al.*, 1989).

Ces résultats suggèrent bien évidemment que c'est au sein des eaux souterraines que les communautés algales trouvent, en totalité ou en partie, les éléments nutritifs nécessaires à leur développement. Les eaux douces semblent responsables de l'eutrophisation du récif de La Saline, et pourraient contribuer de manière directe à la régression corallienne par l'apport d'éléments toxiques (détergents, pesticides...), par une inhibition de la calcification corallienne liée à l'enrichissement en phosphates (Kinsey et Davies, 1979), ou par une réduction des taux de calcification due à l'accroissement des quantités de matière particulaire en suspension (Tomascik et Sander, 1985).

A l'Etang-Salé (Cuet et Naïm, 1994), les colonies coralliennes de la zone d'arrière-récif sont affectées par un enrichissement en nitrates (et dans une moindre mesure en phosphates) lié à l'écoulement des eaux souterraines. Elles présentent néanmoins une bonne vitalité.

En revanche, le platier externe, épargné par les eaux souterraines, est entièrement dégradé, vraisemblablement du fait des effluents organiques issus de l'usine sucrière du Gol.

Seul le platier interne présente des peuplements algaux notables : il reçoit en parallèle des nitrates issus des eaux souterraines, et les phosphates issus de la zone dégradée du platier. C'est probablement la conjonction de ces deux phénomènes qui favorise la mise en place des gazons.

BIBLIOGRAPHIE

- Anonyme, « Etude du milieu marin en baie de la Possession et baie de St-Paul. Campagne 1985. », *Rapport interne Centre Océanol.*, Marseille - Univ La Réunion, 1986, 19p + annexes
- CUET P., NAIM O., FAURE G., CONAN J.Y., « Nutrient-rich groundwater impact on benthic communities of La Saline fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean) : preliminary results. », *Proc 6th Int. Coral Reef Symp.*, Townsville, 1989, 2, 207-212
- CUET P., NAIM O., « Analysis of a blatant reef flat degradation in La Reunion Island (l'Etang-Salé fringing reef). », *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.*, Guam, 1994, 307-316.

- D'ELIA C.F., WEBB K.L., PORTER J.W., « Nitrate-rich groundwater inputs to Discovery Bay, Jamaica : a significant source of N to local coral reefs ? », *Bull. Mar. Sci.*, 1981, **31**, 903-910
- GAMBERONI L., GERONIMI J., MURAIL J.F., « Structure hydrologique aux abords immédiats de l'île de la Réunion en période hivernale (août-sept. 1982). », *CNFRA*, 1984, **55**, 41-47
- GUILLAUME M., PAYRI C., FAURE G., « Blatant dégradation of coral reefs at La Reunion Island (West Indian Ocean). », Intern Soc for Reef Studies, *Ann. Meet*, Nice, 1983, **28** (résumé)
- JOIN J.L., POMME J.B., COUDRAY J., DAESSELE M., « Caractérisation des aquifères basaltiques en domaine littoral. Impact d'un récif corallien. », *Hydrogéologie*, 1988, **2**, 107-115
- KINSEY D.W., DAVIES P.J., « Effects of elevated nitrogen and phosphorus on coral reef growth. », *Limnol. Oceanogr.*, 1979, **24** (5), 935-940
- KINSEY D.W., DOMM A., « Effects of fertilization on a coral reef environment. Primary production studies. », *Proc 2nd Int Coral Reef Symp*, Brisbane, 1974, **1**, 49-66
- LEROY C., BARBAROUX O., « Observations physiques et chimiques effectuées sur le milieu marin autour de l'île de la Réunion. », *Rapport interne ISTPM*, Nantes, 1980, 62 p.
- LEWIS J.B., « Groundwater discharge onto coral reefs, Barbados (West Indies). », *Proc 5th Int Coral Reef Symp*, Tahiti, 1985, **6**, 477-481.
- LEWIS J.B., « Measurements of groundwater seepage flux onto a coral reef : Spatial and temporal variations. », *Limnol Oceanogr.*, 1987, **32** (5), 1165-1169.
- LISS P.S., « Conservative and non-conservative behaviour of dissolved constituents during estuarine mixing. », Dans : *Estuarine Chemistry*, BURTON J.D. AND LISS P.S. EDS, *Academic Press*, New-York, 1976, pp 93-130.
- MARSH J.A., « Terrestrial inputs of nitrogen and phosphorus on fringing reefs of Guam. », *Proc 3rd Int Coral Reef Symp*, Miami, 1977, **1**, 331-336.
- NAIM O., « Critical periods for an eutrophication-trending fringing reef (Reunion Island, Western Indian Ocean). », *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1993, **99**, 137-151.
- PASTOROK R.A., BILYARD G.R., « Effects of sewage pollution on coral reef communities. », *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1985, **21**, 175-189.
- SMITH S.V., « Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. », *Limnol. Oceanogr.*, 1984, **29** (6), 1149-1160.
- SMITH S.V., KIMMERER W.J., LAWS E.A., BROCK R.E., WALSH T.W., « Kaneohe bay sewage diversion experiment : perspectives on ecosystem responses to nutritional perturbation. », *Pacif Sci.*, 1981, **35**, 279-402.
- TOMASCIK T., SANDER F., « Effects of eutrophication on reef-building corals. I - Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. », *Mar. Biol.*, 1985, **87**, 143-155.
- WIEBE W.J., « Nitrogen dynamics on coral reefs. », *Proc. 5th Int. Coral Reef. Symp.*, Tahiti, 1985, **3**, 401-406.

LES MANGROVES : RÉPARTITION, ÉLÉMENTS ET FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME

Chantal CONAND

INTRODUCTION

La définition même des mangroves a longtemps maintenu une certaine confusion parmi les scientifiques. En effet, le terme mangrove peut aussi bien désigner la formation végétale de palétuviers qu'un écosystème avec l'ensemble de ses compartiments, sol, eau, flore et faune. Dans ce sens, la mangrove est un écosystème intertropical, littoral, des côtes basses. C'est également le seul écosystème littoral, caractérisé par la production et le stockage d'une biomasse aérienne, sous forme de plantes, lui donnant un aspect de forêt (Mann, 1982). Chaque compartiment du système comprend une grande variété d'éléments dont l'intérêt économique est important, que les ressources en soient utilisées de manière traditionnelle, ou pour le développement d'activités modernes. Les études scientifiques, qui ont d'abord porté sur la végétation, se sont ensuite diversifiées. Des revues récentes ont été consacrées à la mangrove (Hatcher, Johannes and Robertson, 1989 ; Blasco, 1991), ainsi que des numéros spéciaux de revues (Bulletin of marine science, 1989 ; Estuarine and Coastal Shelf Science, 1991). Certaines caractéristiques de ces milieux spécialisés sont ainsi précisées. Elles amènent à se poser de nouvelles questions sur leur fonctionnement. Ces éléments sont indispensables pour envisager un développement durable.

RÉPARTITION, ÉLÉMENTS DU SYSTÈME ET ZONATION DES MANGROVES

Répartition

La répartition des mangroves peut être étudiée à différentes échelles spatiales et temporelles. Les échelles spatiales sont de trois types : globale la plus large, régionale et enfin locale. A chaque échelle, les conditions environnementales prépondérantes peuvent dépendre du climat, de la géomorphologie et/ou de la pédologie (Thom, 1987).

A l'échelle globale, la biogéographie de la mangrove est généralement liée aux conditions thermiques de l'air et aux précipitations (Blasco, 1984). Les minimas thermiques ont une influence nette sur la germination des palétuviers. Il est admis qu'ils disparaissent lorsque la moyenne du mois le plus froid ne dépasse pas 16 °C. Les températures déterminent ainsi l'extension latitudinale des mangroves. Les précipitations sont le facteur principal de leur physiologie ; elles sont responsables de la zonation dans la zone de contact avec l'arrière mangrove. Ainsi, en climat humide, les sols sont constamment lavés par les pluies, alors qu'en climat semi-aride à saisons marquées, l'évaporation entre les fortes marées entraîne une hypersalinité et une stérilité des sols. A l'échelle régionale, l'approche est affinée par l'évaluation de l'aridité. Blasco a présenté une répartition mondiale des mangroves en utilisant la valeur du rapport des précipitations annuelles (P), sur l'évapotranspiration (Etp), calculée d'après la formule de Penman. Il apparaît que plus de 90 % des mangroves se situent dans les zones chaudes humides à hiver doux et $P/Etp > 0,75$. Sous les climats subhumides, les mangroves sont occasionnelles $0,75 < P/Etp < 0,50$. Elles sont exceptionnelles en climat semi-aride $0,50 < P/Etp < 0,20$. Au-delà de ces valeurs moyennes, la variabilité de ces paramètres, aussi bien saisonnière qu'interannuelle, est très importante aux différentes échelles d'observation.

Les approches géomorphologiques sont nécessaires pour comprendre la répartition (Guilcher, 1989). En effet, les mangroves se développent dans le domaine intertidal où les phénomènes hydrologiques déterminants sont les vagues, les marées, le régime des cours d'eau. De leurs interactions dépend le mouvement des sédiments (érosion, dépôt, ou relative stabilité) qui détermine à son tour l'évolution des mangroves. Cinq types géomorphologiques principaux, pour les littoraux à sédimentation terrigène (ce qui correspond à la majorité des mangroves) sont présentés par Thom (1984). Il y ajoute les sédiments carbonatés organogènes de récifs où peuvent se développer des mangroves relativement plus restreintes.

L'analyse plus précise du rôle des substrats est le sujet de l'approche pédologique. Ces sols inondés et salés présentent des caractéristiques essentielles à la compréhension de la physiologie des espèces et de la productivité globale. Elles concernent la texture, la granulométrie, la diffusion réduite de l'oxygène qui entraîne l'anaérobiose (avec ses conséquences sur la méiofaune et les bactéries), enfin les particularités des cycles du soufre et des éléments nutritifs (phosphore, azote).

Éléments du système

Seuls quelques points généraux concernant les caractéristiques de la flore et de la faune, nécessaires à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème sont présentés ici. Concernant la flore, les palétuviers sont les espèces prédominantes. D'après les tableaux de Chapmann (1984), les deux ensembles biogéographiques sont très nettement mis en évidence. La mangrove occidentale comprend les littoraux atlantique et pacifique du Nouveau Monde et ceux de l'Afrique de l'Ouest. Sa diversité, aussi bien en nombre de genres que d'espèces, est bien moindre que celle de la mangrove orientale répartie dans la zone Indo-Pacifique. Si l'on se limite aux palétuviers, les sept familles des Rhizophoraceae, Avicenniaceae, Meliaceae, Combretaceae, Bombacaceae, Plumbaginaceae et Sonneratiaceae présentent une dizaine d'espèces dans la mangrove occidentale et une quarantaine dans la mangrove orientale, aucune espèce n'étant commune aux deux ensembles. Il existe par ailleurs de nombreuses autres espèces de phanérogames vivant sur le sol ou en épiphytes et un cortège de fougères, algues, champignons et lichens qui nécessitent encore des inventaires dans de nombreuses régions. Il convient de signaler que pour des forêts intertropicales la diversité est relativement faible ; ce fait est à mettre en rapport avec les conditions stressantes de l'environnement. Les différentes espèces présentent de remarquables adaptations physiologiques : racines aériennes, racines aérifères ou pneumatophores, glandes à sel, capacité de régulation de la pression osmotique et viviparité. Elles permettent de supporter les variations de salinité, de s'implanter et grandir dans de la vase anaérobie.

Les généralisations concernant la faune sont beaucoup plus difficiles à énoncer, car celle-ci a été moins étudiée et le problème se pose encore de savoir s'il existe vraiment une faune caractéristique de la mangrove. Les principales espèces animales se trouvent aussi dans d'autres milieux, mais elles sont capables de former dans la mangrove des populations extrêmement denses, comme par exemple les poissons périophtalmes, différents crabes (dont le crabe violoniste) et les bivalves (dont les huîtres de mangrove et les arches). Bien que les inventaires faunistiques soient aussi très incomplets, la richesse spécifique apparaît globalement très supérieure dans la mangrove orientale (MacNae, 1968), comme le montre aussi l'exemple des bivalves (Morton, 1983). Les plupart des espèces animales présentent aussi un ensemble d'adaptations physiologiques : eurythermie, euryhalinité, tolérance aux faibles concentrations d'oxygène, existence fréquente de terriers allant jusqu'à la nappe phréatique. Les différents biotopes de la mangrove, forêt, sols, systèmes aquatiques, correspondent à différents compartiments faunistiques, qui présentent des zonations verticale et horizontale. L'exemple relativement simple d'une mangrove du Sénégal (Conand, 1976) met en évidence ces différents compartiments. La faune terrestre comprend des espèces qui dépendent de la forêt, nombreux oiseaux, migrants ou non, reptiles et

mammifères, insectes dont la densité (moucheron et moustiques) rend les mangroves peu hospitalières !... La faune marine a colonisé le substrat solide constitué par les échasses et les pneumatophores et présente la zonation classique, littorine, cirripède, huître et gastéropodes. Sur les substrats meubles, la vase supralittorale est plutôt le domaine des crabes Sesarmidae, alors que les crabes violonistes abondent dans le médiolittoral. Dans les chenaux on distingue des espèces sédentaires souvent fouisseuses (bivalves) et les espèces visiteuses à pleine mer, crabes, crevettes, poissons.

Le problème de la zonation des mangroves

La zonation spatiale des palétuviers est souvent nette. Les premiers auteurs qui l'ont étudiée dans le Nouveau Monde ont décrit des zones monospécifiques qu'ils ont mises en rapport avec des classes d'inondation par les marées (entraînant des variations de la salinité des sols (Watson, 1928 ; Chapman, 1976). Cette zonation spatiale a été interprétée comme le résultat d'une évolution temporelle ou « chronoséquence », à partir de l'installation d'espèces pionnières (Davis 1940). Dans cette hypothèse, basée sur la mangrove occidentale, les *Rhizophora* s'installent sur la vase d'estuaire et par le réseau de leurs échasses piègent les sédiments et gagnent ainsi vers la mer en entraînant une surélévation du niveau. Celle-ci est défavorable aux *Rhizophora*, mais favorise l'installation d'*Avicennia* dont les graines ont besoin de reposer sur le sol pour s'implanter. Le phénomène d'accrétion se poursuivant, l'inondation par la marée n'est plus suffisante en arrière, la mangrove se dégrade et la transition se fait avec les tannes ou « bare ground » en zone tropicale, et la forêt humide en zone équatoriale. Le développement des recherches dans les deux grands ensembles a amené à reconsidérer cette théorie. On considère maintenant que les mangroves n'ont qu'un rôle passif et que le rôle actif est joué par l'hydrodynamisme, vecteur des sédiments. La zonation peut être très variable suivant les mangroves. Enfin, l'évolution des mangroves dépend des flux ; elle peut être relativement stable par endroit, ou présenter une évolution très rapide, comme en Guyane (Blasco, 1991). L'étude des mortalités massives de mangroves montre la forte influence des facteurs externes à l'écosystème. Des recherches récentes mettent aussi en évidence l'influence des facteurs biotiques dans la zonation. Ainsi, des relations interspécifiques de prédation, par exemple celle des Sesarmidae sur les propagules de *Rhizophora* (Smith, 1987, Robertson, 1991), ou intraspécifiques de compétition entre adultes et plantules d'une espèce, peuvent être des facteurs déterminants (Hatcher, Johannes et Robertson, 1989).

FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME ET INFLUENCE SUR LES SYSTÈMES ADJACENTS

La définition des catégories trophiques et leur fonctionnement ont d'abord été étudiés de manière très détaillée en Floride, par Odum et Heald (1972). La mangrove a été longtemps considérée comme un écosystème à très forte productivité primaire puisqu'elle se trouve dans des zones à forte irradiance solaire. Les revues plus récentes (Clough, 1982 ; Clough, 1987) montrent leur très forte variabilité à l'échelle locale ou régionale qui dépend des facteurs climatiques, mais aussi de la salinité et de la richesse du sol en éléments nutritifs. En effet, l'originalité de la mangrove provient du fait que c'est un système ouvert qui dépend de l'extérieur pour les apports en eau douce et éléments nutritifs et qui exporte une très forte part de la matière organique produite. La modélisation de ces flux est très difficile en raison de la complexité et de la diversité des paramètres à mesurer (Blasco, 1991) (et aussi en raison des difficultés spécifiques d'accès, de déplacement et d'expérimentation dans ce milieu).

A titre d'exemple, la productivité de la mangrove d'un estuaire de Papouasie-Nouvelle-Guinée a été évaluée dans ses trois principaux ensembles (Robertson, Daniel et Dixon, 1991) ; la forêt à *Rhizophora-Brughiera*, avec une densité d'arbres de 2027 ha⁻¹, a une productivité moyenne primaire nette de 26,7 kg C ha⁻¹ j⁻¹, celle du palmier *Nypa fruticans* avec 4431 pieds ha⁻¹ une productivité très proche de 27,1 et la forêt à *Avicennia-Sonneratia* avec 7036 pieds ha⁻¹

une productivité de 19,0. Les auteurs ont calculé que 31 %, soit 678 t de carbone, étaient exportées par jour vers les eaux côtières.

L'importance des éléments nutritifs du sol a été mise en évidence par des mesures des teneurs en phosphore et azote de sols de mangroves et sans mangrove. Boto et Wellington (1984) ont montré que les sols de mangroves ont des valeurs plus faibles, d'un ordre de grandeur et que les bas niveaux sont plus limités en azote et les hauts niveaux en phosphore. Ces points sont confirmés par des expériences de fertilisation. La mangrove est donc considérée comme un piège à éléments nutritifs avec 250 kg N ha⁻¹ an⁻¹ et 20 kg P ha⁻¹ an⁻¹.

Les consommateurs primaires et les autres catégories trophiques, détritivores et prédateurs, ont été globalement étudiés en Floride (Odum et Heald, 1972), mais leurs résultats ne sont pas transposables aux mangroves orientales ou les chaînes alimentaires sont plus variées. Le rôle des décomposeurs, l'importance de la production bactérienne et de la méiofaune sont des thèmes qui nécessitent des études approfondies.

L'exportation de matière organique dissoute et particulaire et de sels nutritifs à partir des mangroves est longtemps restée un dogme. Récemment, des analyses ont montré que la mangrove n'est pas généralement une source de substances dissoutes ; il convient pour de telles études de bien connaître les régimes hydrologiques et le temps de résidence des eaux.

L'exportation de matières particulaires dépend elle-aussi des conditions environnementales et du type de mangrove considéré. Des équipes australiennes ont estimé les quantités de MOP exportées et les ont comparées aux productions nettes. Dans les sites étudiés, plus du quart de la production passe ainsi dans les baies et lagons adjacents (Robertson et al., 1991).

Enfin, l'importance des mangroves comme nourriceries de nombreuses espèces de poissons et crustacés, en particulier d'intérêt commercial, a longtemps été considérée implicite. Sa démonstration a récemment suscité diverses expériences (Robertson et Duke, 1987). Ce rôle est confirmé pour différents crustacés, en particulier des crevettes. Les variations géographiques et saisonnières sont plus marquées dans les communautés de poissons, dont les liens avec les mangroves sont probablement plus complexes. Elles offrent un habitat favorable à la nutrition et la reproduction, mais elles pourraient de plus jouer un rôle dans les interactions biotiques, en protégeant les proies des prédateurs par la barrière physique des racines échasses et en réduisant l'efficacité de la prédation par les arrivées d'eau douce et la turbidité (Hatcher et al., 1989).

CONCLUSION

La productivité des mangroves a été traditionnellement utilisée par l'homme de diverses manières qui ne seront pas détaillées ici. Mais les mangroves sont actuellement soumises à des stress qui entraînent de fortes mortalités et à des destructions volontaires inquiétantes. Les divers éléments qui ont été présentés, montrent que des études interdisciplinaires sont nécessaires, et urgentes, pour comprendre le fonctionnement global de ces systèmes, aux différentes échelles de leur variabilité, et être en mesure de proposer des outils pour leur gestion rationnelle.

RÉFÉRENCES

- BLASCO F., « Ecosystèmes mangroves. », *Oceanologica acta*, NS, 1982, 225-230.
- BLASCO F., « Mangrove evolution and palynology. », In : SNEDAKER S. & SNEDAKER J. Eds., The mangrove ecosystem, *Unesco*, 1984, 251 p.
- BLASCO F., « Les mangroves. », *La Recherche*, 1991, 231, vol. 22, 444-452.
- BOTO K.G. & WELLINGTON J., « Soil characteristics and nutrient status in northern Australian mangrove forests. », *Estuaries*, 1984, 7, 61-69.
- CHAPMAN V.J., « Wet coastal ecosystems. Ecosystems of the world 1. », *Elsevier*, New York, 1977, 428 p.

- CHAPMAN V.J., « Botanical surveys in mangrove communities. », In : SNEDAKER S. & SNEDAKER J. Eds., 1984, 251 p.
- CLOUGH B.F., « The mangrove ecosystems of Australia : structure, function and management. », *Aust. Natl. Univ. Press*, Canberra, 1982, 302 p.
- CLOUGH B.F., « Measurement of mangrove productivity. », In : Mangrove ecosystems of Asia and the Pacific, FIELD and DARTNALL Eds., *AIMS*, 1987, 320 p.
- CONAND C., « Les mangroves. », In : *Ecologie au Sénégal*, 2. *Université de Dakar*, 1976, 136 p.
- DAVIS J.H., « The ecology and geologic role of mangroves in Florida. », *Carn. Inst. Wash. Publ.*, 1940, 517 p.
- FIELD C. & DARTNALL A., « Mangrove Ecosystems of Asia and the Pacific. », *Australian Institute of Marine Science*, 1987, 320 p.
- GUILCHER A., « Are mangroves good tests in coastal geomorphological zonality ? », *Essener Geogr. Arbeiten*, 1989, 18, 125-148.
- HATCHER B., JOHANNES R.E. & ROBERTSON A.I., « Review of research relevant to the conservation of shallow tropical marine ecosystems. », *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1989, 27, 337 - 414.
- MANN K.H., « Ecology of coastal waters. Studies in ecology 8. », *University of California Press*, 1982.
- MACNAE W., « A general account of the fauna and flora of mangrove in the Indo-West-Pacific region. », *Adv. Mar. Biol.*, 1968, 6, 73-270.
- MORTON B., « Mangrove bivalves. », *The Mollusca*, 6, Academic Press., 1983, 77-138.
- ODUM W.E. & HEALD E.J., « Trophic analysis of an estuarine mangrove community. », *Bull. mar. Sci.*, 1972, 22, 671-738.
- ROBERTSON A.I. & DUKE N.C., « Mangroves as nursery sites : comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangrove and other nearshore habitats in tropical Australia. », *Mar. Biol.*, 1987, 96, 193-205.
- ROBERTSON A.I., « Plant-animal interactions and the structure and function of mangrove forest ecosystems. », *Austr. J. Ecol.*, 1991, 16, 433-443.
- ROBERTSON A.I., DANIEL P.A. & DIXON P., « Mangrove forest structure and productivity in the Fly River estuary, Papua New Guinea. », *Mar. Biol.*, 1991, 111, 147-155.
- SMITH T.J., « Seed predation in relation to the dominance and distribution in mangrove forests. », *Ecology*, 1987, 68, 266-273.
- SNEDAKER S. & SNEDAKER J., « The mangrove ecosystem : research method. », *Unesco*, 1984, 251 p.
- SNEDAKER S., « Overview of ecology of mangroves and information needs for Florida Bay. », *Bull. mar. Sci.*, 1989, 44, 341-347.
- THOM B.G., « Coastal landforms and geomorphic processes. », In : *The mangrove ecosystem : research methods*, S. SNEDAKER & Y. SNEDAKER Eds., *The mangrove ecosystem, Unesco*, Paris, 1984, 251 p.
- THOM B.G., « Mangrove environments. », In : *Mangrove ecosystems of Asia and the Pacific*. FIELD & DARTNALL Eds., *AIMS*, 1987, 320 p.
- TOMLINSON P.B., « The botany of mangroves. », *Cambridge University Press*, 1986, 413 p.
- WOLANSKI E., & BOTO K.G., « Mangrove oceanography. Special issue. », *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1990, 31(5), 503-505.

Mangrove en Guinée (photo C. Conand)



1.

Exploitation des huîtres de mangrove au Sénégal (photo Le Penne)



2.

Exploitation du bois de mangrove en Guinée (photo C. Conand)



3.

Mortalité de mangrove en Nouvelle-Calédonie (photo Debenay)



4.