

Place des écosystèmes de mangrove au sein des AMP

Entre mythe, réalité et nécessité

Daniel GUIRAL

Le chapitre d'Olivier Le Pape montre clairement la nécessité de protéger un certain nombre d'habitats essentiels. Parmi ceux-ci bien sûr les zones estuariennes indispensables au développement des juvéniles. Très souvent associées à ces estuaires dans la zone intertropicale, les mangroves sont considérées comme des sources importantes d'enrichissement et des lieux de forte diversité et à ce titre doivent, en tant qu'habitats essentiels, constituer une des composantes des AMP. Bien que ce sentiment soit largement ancré dans les consciences collectives, les avis scientifiques semblent plus nuancés ou tout au moins source de débats. Nous rejoignons ici l'incertitude indispensable à prendre en compte et qui était évoquée dans le chapitre d'introduction de cet ouvrage. Quelle est la véritable contribution des mangroves face aux apports des estuaires ou des vasières ? Même s'il paraît évident que les mangroves et leurs vasières associées jouent un rôle écologique très important pour diverses écophases juvéniles de poissons et de crevettes, il n'en demeure pas moins que pour certaines d'entre elles de nombreuses incertitudes demeurent sur leur productivité réelle, leur mode de fonctionnement, la quantification des exportations qui leur sont imputables et le devenir trophique de ces exportations. Leur rôle écologique et écosystémique reste encore à préciser et c'est tout l'intérêt du débat soulevé par Daniel Guiral sur la place de la mangrove dans la définition des aires marines protégées.

Introduction

Dans un contexte de dégradation qualitative des écosystèmes littoraux due à une intensification et à une généralisation de pressions anthropiques multiformes, la création d'aires marines protégées (AMP) correspond à une stratégie porteuse de nombreux espoirs en tant qu'instrument pour la mise en œuvre d'une gestion intégrée, durable et participative des zones côtières. Les AMP sont en effet envisagées comme une solution globale pour assurer une protection des espèces et des habitats marins, une conservation de la biodiversité marine, la restauration des stocks halieutiques, la gestion des activités touristiques, et plus globalement, la limitation des conflits entre les divers usagers et utilisateurs des ressources et des espaces littoraux. En regard des attentes des exploitants et gestionnaires des ressources halieutiques, ces bénéfices seront logiquement d'autant plus significatifs que les espèces exploitées au stade adulte et mature sont sédentaires et territoriales au sein de l'AMP et que leurs écophases larvaires et juvéniles, par leur dispersion passive ou active, contribuent à une exportation de la biomasse produite au sein de l'AMP vers les écosystèmes adjacents. En contexte tropical, de nombreuses espèces constitutives des communautés de poissons et de crustacés littoraux colonisent et exploitent au stade juvénile divers écosystèmes intertidaux : estuaire, vasière, mangrove, récif corallien, herbier à phanérogames, lagune, marais littoraux sans nécessairement s'y reproduire. En outre, si certaines de ces espèces montrent une forte préférence au cours de leurs migrations ontogéniques pour un type spécifique de nourricerie et d'habitat, beaucoup d'autres sont plus généralistes et opportunistes et appartiennent successivement au cours de leur vie à divers écosystèmes contribuant ainsi à leur structuration trophique. Avec cette finalité de pérennisation des activités halieutiques, il semble logique que la création d'une AMP en zone tropicale intègre donc l'ensemble des divers écosystèmes qui contribue à terme au recrutement des individus dans les pêcheries. Parmi ces divers écosystèmes mis en relation par les migrations des espèces, les mangroves étaient classiquement perçues comme des habitats essentiels dont l'extension et la conservation de l'intégrité fonctionnelle étaient jugées comme déterminantes dans le contrôle du renouvellement des stocks exploités plus au large, et en particulier, de crevettes et de poissons. Cependant, depuis une vingtaine d'années de nouvelles approches reposant sur le recours à de nouveaux outils (en particulier les isotopes stables du C et du N et les acides gras) pour la construction des réseaux trophiques au sein des mangroves et entre les mangroves et les écosystèmes adjacents ont remis en cause ces considérations de dépendance directe entre la productivité des mangroves et l'abondance des ressources exploitées. Ce chapitre vise, au regard des connaissances actuelles, à préciser les rôles et l'importance fonctionnelle des mangroves, et donc plus globalement, des bénéfices possibles de leur prise en considération et de leur intégration au sein d'AMP littorales à finalité halieutique.

Les mangroves, des écosystèmes forestiers très productifs

Les mangroves, écosystèmes forestiers des côtes et des estuaires de la ceinture intertropicale, sont limitées au nord par l'isotherme de 16 °C en janvier (coïncidant avec la latitude 35° N) et au sud par les isothermes en juillet de 16 °C pour les océans Atlantique et Indien et de 21 °C à l'est de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande (coïncidant avec la latitude 38° S). Elles colonisent principalement les littoraux à activité hydrodynamique où les vagues et les houles ont une faible énergie et/ou sont fortement amorties. Ces secteurs de calme relatif sont le siège d'importants dépôts sédimentaires issus de l'érosion des sols après un transit littoral plus ou moins long à partir de leurs points de rejet en mer (estuaires et deltas). Ces accumulations de vase, en situation intertidale, sont particulièrement propices à l'enracinement et la croissance des palétuviers (les arbres caractéristiques constitutifs des mangroves). Les biomasses de ces forêts amphibies, considérées comme étant l'un des écosystèmes tropicaux les plus productifs (DUARTE et CEBRIAN, 1996), sont à l'échelle mondiale estimées à 8,7 Pg de matière sèche (partie aérienne 4,98, partie souterraine 3,71) soit, sur la base de 0,45 gC par g de poids sec, environ 4,03 Pg de carbone (TWILLEY *et al.*, 1992). Elles constitueraient ainsi moins de 0,0015 % de la biomasse forestière mondiale estimée à 597 Eg en masse sèche (dont 472 et 125 respectivement pour les parties aérienne et racinaire) et à 298 EgC en carbone (dont 235 épigée et 63 hypogée). Ce pourcentage faible est à mettre en relation avec la superficie globale des mangroves 152 000 km² (SPALDING *et al.*, 2010) qui ne représente que 0,4 % de la superficie des forêts mondiales (39 794 530 km²) et 0,8 % des forêts tropicales (18 520 000 km²). Les biomasses carbonées les plus élevées pour les mangroves, de l'ordre de 200 tC par hectare (épigée 128 tC.ha⁻¹ ; hypogée 77 tC.ha⁻¹), sont observées à proximité de l'équateur (entre 0° et 10° de latitude). Ces valeurs sont comparables aux forêts tropicales denses et nettement supérieures à la moyenne des forêts mondiales non tropicales estimée à 142 tC.ha⁻¹). La plus forte biomasse aérienne, 460 t.ha⁻¹, a été estimée dans une mangrove dominée par *Rhizophora apiculata* en Malaisie (latitude 5° N) dont la productivité nette moyenne sur une période de 30 ans était de 17,7 t.ha⁻¹.an⁻¹. La plus forte productivité annuelle de biomasse aérienne, supérieure à 25 t.ha⁻¹ (26,7 t.ha⁻¹.an⁻¹ dont 20,0 t.ha⁻¹.an⁻¹ pour l'accroissement des diamètres du tronc et des branches et l'allongement des rameaux et 6,7 t.ha⁻¹.an⁻¹ de production de litière¹⁷) a été estimée en Thaïlande (latitude 8° N) pour une mangrove à *Rhizophora apiculata* de 15 ans dont la biomasse arienne était de 159 t.ha⁻¹. Cette productivité est équivalente à la plus forte des productivités estimées pour des forêts tropicales humides de terre ferme (la forêt d'Anguedou en Côte d'Ivoire : 28,6 t.ha⁻¹.an⁻¹ dont 7,6 pour

17. La litière correspond à l'ensemble de la biomasse forestière arrivant au sol ; elle est constituée essentiellement de feuilles mais aussi des fleurs, écorces et branches, racines et troncs morts et, dans le cas spécifique des mangroves, des racines échasses et des pneumatophores consécutivement à la mort des palétuviers.

la croissance et 18,6 de litière), mais reposant cependant sur une biomasse aérienne deux fois plus importante, 303 t.ha⁻¹. Au plan mondial, certaines mangroves présentent même des productions de litière supérieures à celle de la forêt tropicale ivoirienne, comme cela a été observé en Papouasie-Nouvelle-Guinée (25,5 t.ha⁻¹.an⁻¹), à Hawaï (25,2), en Australie (23,7) et au Venezuela (21,0).

En termes d'allocation du carbone photosynthétique, il est à noter deux différences majeures entre les forêts tropicales terrestres et les mangroves qui font que ces dernières sont considérées comme des écosystèmes particulièrement efficaces en termes d'immobilisation et de stockage du CO₂ :

– les rapports entre les biomasses épigée (T) et hypogée (R) sont significativement plus bas pour les mangroves (T/R compris entre 2,0 et 3,0) que pour les forêts tropicales (T/R compris entre 4,0 et 4,5) ;

– les respirations racinaires des mangroves, colonisant des sols où l'oxygène est peu abondant, voire absent, sont plus faibles (inférieures à 3 tC.ha⁻¹.an⁻¹) que pour les forêts tropicales humides (comprises entre 15,0 et 37,5 tC.ha⁻¹.an⁻¹).

Ainsi, ce stockage du carbone plus important dans les systèmes racinaires, combiné à une respiration plus faible, se traduit pour une productivité brute équivalente à une productivité nette supérieure et à une immobilisation plus durable du carbone pour les mangroves que pour les forêts tropicales de terre ferme.

Les mangroves, des mosaïques d'habitats

Cependant, la distinction la plus radicale – et paradoxale si l'on considère intuitivement que de fortes productivités durables ne peuvent reposer que sur une forte complexité structurelle liée à la coexistence de nombreuses espèces exploitant la diversité des niches écologiques existantes – est que la diversité des palétuviers est considérablement plus faible que celle des forêts tropicales humides tant dans l'absolu qu'au plan local. En effet, à l'échelle mondiale les espèces de palétuviers exclusives et strictement inféodées aux mangroves sont au nombre de 34 qui appartiennent à 9 genres et 5 familles et auxquelles il est possible d'y associer 20 autres espèces mineures (ne constituant pas un élément dominant de la végétation, car colonisant des habitats périphériques où elles ne forment que très rarement des communautés pures) qui appartiennent à 11 familles et genres différents (TOMLINSON, 1986). Pour les forêts tropicales humides, dont les biomasses et la productivité sont du même ordre de grandeur que pour les mangroves, voire plus basses, on dénombre plus de 200 espèces à l'hectare (maximum de 283, forêt de Yanamono au Pérou). De même dans le cadre de 500 arbres comptabilisés en forêt tropicale terrestre, le nombre

d'espèces différentes est généralement supérieur à 150, voire 267 au Pérou ! Cette hyper-diversification des forêts tropicales est aussi observable à un niveau hiérarchique supérieur à celui de l'espèce puisque l'on dénombre, par exemple pour la seule Guyane française, 68 familles d'arbres différentes pour la forêt sempervirente contre 3 pour la mangrove. La très forte productivité des mangroves ne repose donc que sur les performances de quelques espèces qui ont su s'adapter pour conquérir ces espaces contraignants et instables constituant une zone de gradient entre terre et océan. De plus, cette faible diversité globale observable à l'échelle des mangroves mondiales masque une opposition très importante entre les diverses côtes océaniques. En effet, si les littoraux des côtes des océans Indien et du Pacifique comptent dans leur aire de diversification maximale (entre les longitudes 90° et 150° E) de 28 à 32 espèces, on ne recense que 10 espèces (maximum de 7 pour les côtes comprises entre les longitudes 75 à 90° O) pour les côtes est et ouest de l'océan Atlantique. Il est intéressant de noter que pour ces habitats similaires et très sélectifs, colonisés par des formations présentant les mêmes physionomies et constituées d'arbres dont l'organisation architecturale est identique, il n'existe aucun recouvrement au sein des espèces constitutives de ces deux entités biogéographiques. En effet, seuls deux genres (*Avicennia* et *Rhizophora*) sont communs aux mangroves est et ouest, mais ces deux genres y sont représentés par des espèces différentes. Les mangroves littorales, et en particulier celles des côtes de l'océan Atlantique, sont marquées par une très grande diversité et hétérogénéité des caractéristiques édaphiques à l'échelle stationnelle, principalement de la salinité des eaux interstitielles et des niveaux d'oxydoréduction des sols résultant des variabilités temporelles et spatiales des apports d'eau continentale et océanique et des durées et fréquences des phases d'exondation et de submersion. Dans ces écosystèmes, les très fortes biomasses et productivités estimées pour les formations de mangrove ne reposent que sur les adaptations et les stratégies propres aux divers individus recrutés au sein d'un nombre d'espèces particulièrement restreint. Dans un contexte d'interface entre biomes terrestre et océanique, géomorphologiquement instables et donc contraignants, ce constat d'une très grande hétérogénéité de sols colonisés par des peuplements très peu diversifiés, et néanmoins producteurs d'une très abondante biomasse (équivalente, voire supérieure à celle des grandes forêts tropicales) est très certainement la caractéristique la plus remarquable des mangroves.

Les mangroves : une productivité élevée, mais localement contrainte

Cependant pour les faciès de mangroves localisées en limite de répartition (entre 30 et 40° de latitude N et S) et correspondant à des formations basses

et arbustives, les biomasses sont en moyenne plus de deux fois moins importantes ($90 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$). Comparativement aux mangroves proches de l'équateur, cette réduction de la biomasse en contexte tropical est proportionnellement plus importante pour la partie aérienne (tronc, branches, racines aériennes et feuilles) que racinaire (réduction d'un facteur de 2,7 et 1,8 respectivement pour les parties aérienne et racinaire). Les biomasses aériennes les plus faibles pour l'hémisphère nord ($7,9 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) ont été estimées en Floride (26° N) pour une mangrove à *Rhizophora mangle* d'une hauteur comprise entre 0,9 et 1,2 m. Dans ce contexte de forts stress environnementaux, cette biomasse est essentiellement ligneuse car constituée de racines échasses (69 %), de troncs et de branches (25 %). Les feuilles, une biomasse à cycle rapide, qui assurent la captation de l'énergie, y sont très peu représentées (6 %). Une biomasse aérienne équivalente ($6,8 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) a été estimée pour l'hémisphère sud en Nouvelle-Zélande (36° S) pour une mangrove à *Avicennia marina* d'une hauteur de 0,4 m. Ces basses valeurs pour les mangroves tropicales localisées en limite de leur aire de répartition sont l'une des conséquences des adaptations écophysiologicals et morphologiques que les palétuviers ont dû développer pour s'affranchir d'un ensemble de contraintes environnementales intervenant seules ou en combinaison : limitation des apports d'eau douce (POOL *et al.*, 1977), salinité élevée (LIN et STERNBERG, 1992), carence en éléments nutritifs (BOTO et WELLINGTON, 1983), sédiments réducteurs (PEZESHKI *et al.*, 1997), accumulation de sulfures (McKee, 1993).

Cette réduction importante des biomasses et des surfaces foliaires, dans l'objectif en particulier de limiter l'évapotranspiration, et donc les consommations d'eau, implique de fait aussi une limitation des activités photosynthétiques et donc à terme de la croissance des palétuviers et de leur production de litière. Cette stratégie d'ajustement des palétuviers aux contraintes, en particulier par modulation de leur surface foliaire, se traduit aussi globalement par des longévités moindres des feuilles pour les mangroves tropicales (vitesses de renouvellement de la biomasse aérienne respectivement pour les mangroves à *Avicennia* de Nouvelle-Zélande et à *Rhizophora* de Thaïlande de 2 ans et de plus de 20 ans). Cette dépendance entre les productions de litière et la latitude (seule ou pondérée par la hauteur moyenne de la mangrove) a été confirmée et modélisée par SAENGER et SNEDAKER (1993) pour 91 mangroves réparties entre les latitudes 3° N et 38° N et S .

Ainsi, si les mangroves sont considérées comme des systèmes très productifs, cette forte productivité n'est pas systématique et partout vérifiée. En outre, son exportation va considérablement varier en fonction de l'amplitude des marées (WOLANSKI et RIDD, 1986), de la durée et de l'intensité des crues, de la situation topographique (WOLANSKI et HAMMER, 1988) et de la densité de la végétation (troncs, pneumatophores et racines échasses). En fonction des contextes hydrographiques, climatiques et écologiques, l'exportation de carbone par les mangroves est, selon ALONGI *et al.* (1998),

comprise entre 2 et 420 g C.m⁻².an⁻¹ avec une moyenne de 210 g C.m⁻².an⁻¹ (soit moins de 0,5 t de matière sèche par hectare et par an). En raison de cette gamme de variation très étendue – liée à la diversité des situations physiographiques et édaphiques responsables de modifications de la structure, de l'architecture et de la productivité des palétuviers – et pour permettre la comparaison de mangroves présentant des fonctionnements internes et des degrés de connectivités avec les écosystèmes adjacents les plus similaires possibles, il est classique de distinguer cinq grands types de mangrove (LUGO et SNADEKER, 1974).

– Les mangroves de front de mer longeant le littoral ; l'hydrologie y est essentiellement dépendante des cycles de marée qui ne génèrent que des vitesses d'eau faibles dont la direction est déterminée par les phases de la marée. Dans ce contexte, la matière organique particulaire, issue de la minéralisation et de la fragmentation de litière, soumise à des déplacements oscillants (exportation au jusant à marée basse, mais réimportation partielle lors du flot à marée haute) se trouve en définitive majoritairement retenue au sein de la mangrove, piégée par les enchevêtrements de racines, de pneumatophores, de racines échasses et de bois mort produit par les palétuviers.

– Les mangroves de ripisylve, colonisant les berges estuariennes des fleuves et rivières soumises aux crues saisonnières : les exportations de la litière produite en continu au cours de l'année peuvent être importantes, mais concentrées sur une durée de temps relativement courte.

– Les mangroves d'inondation par submersion marine : protégées par des épis et des cordons sableux des variations journalières de la hauteur des eaux marines, ces mangroves ne sont soumises qu'à des submersions lors des plus hautes mers de vive-eau. Ces courants forts emportent alors la litière vers l'amont où elle se trouve définitivement piégée au sein de dépressions intérieures.

– Les mangroves internes, plus éloignées du trait de côte que les mangroves de front de mer, elles sont moins soumises aux courants de marée. Les exportations de litière sont ainsi très restreintes et s'opèrent autant par les courants de marée que saisonnièrement par le drainage des eaux de pluies. La fraction de litière retenue au sein de ces mangroves est importante et conduit à des accumulations de tourbe. En effet, la minéralisation de cette importante nécro-masse est à l'origine de conditions réductrices au sein des sols qui globalement se soldent plus par une fossilisation de la productivité carbonée de la mangrove que par sa minéralisation.

– Les faciès de mangroves naines ou arbustives s'observent en situation de stress nutritifs et/ou en contexte de sur-salure liée à la conjoncture de submersions marines exceptionnelles et d'une disponibilité d'eau douce en permanence limitée en raison de précipitations faibles et/ou d'une forte évapotranspiration. Dans ce contexte, les exportations de litière sont faibles à la fois par la baisse de productivité de la mangrove et par un drainage insuffisant pour permettre son transport et exportation vers les écosystèmes adjacents.

La nécessaire remise en cause d'un dogme

Outre ces facteurs essentiellement physiques – liés à la flottabilité de la litière et au contexte hydrologique local de circulation et d'échange d'eau entre la mangrove et le milieu marin – des communautés biologiques (en particulier les crabes fouisseurs et certains gastéropodes) par leur consommation directe de la biomasse foliaire et des premiers stades de régénération des palétuviers sont aussi susceptibles de contribuer à une rétention et au piégeage interne d'une fraction plus ou moins importante de la biomasse végétale produite par les palétuviers. Ainsi, si la mangrove fascine par sa luxuriance, sa contribution au fonctionnement des écosystèmes littoraux s'avère moins importante qu'initialement envisagée, la convergence de processus tant physiques que biologiques contribuant à la rétention de la production de la mangrove en son sein, et en particulier des éléments nutritifs initialement présents dans les sédiments puis temporairement immobilisés au sein de la biomasse végétale. En outre, cette végétation est caractérisée par des concentrations élevées en polyphénols (supérieures à celles présentes chez les plantes halophytes des zones tempérées), des métabolites secondaires à l'origine d'impacts délétères et sélectifs sur la méiofaune et les communautés benthiques s'accompagnant d'une inhibition des enzymes microbiennes et plus en amont, d'une activité anti-bactérienne. La faible palatabilité vis-à-vis des communautés phytophages de la biomasse végétale produite et le contrôle exercé vis-à-vis des processus impliqués dans la dégradation microbienne de la matière organique détritique contribuent à limiter les processus de minéralisation de la litière et son exploitation biologique ultérieure.

En termes de bilan global, la contribution de la matière organique produite par les palétuviers – une litière pouvant localement être abondante, mais toujours difficilement dégradable et peu appétente et dont les exportations sont limitées par des processus de rétention et de piégeage physique et biologique – s'avère être très marginale dans l'alimentation des communautés vivant au sein et à proximité immédiate des zones de mangrove. Un constat attesté par l'étude des réseaux trophiques *via* des approches isotopiques (RODELLI *et al.*, 1984 ; BOUILLON *et al.*, 2004) qui ont permis de radicalement reconsidérer la place que l'on attribuait initialement à la productivité de la mangrove forestière dans le fonctionnement des réseaux trophiques littoraux. Ce paradigme reposait à l'origine sur l'observation de contenus stomacaux d'espèces très diverses où des débris de litière de mangrove étaient très fréquemment observés (ODUM et HEALD, 1975) mais surtout, sur une transposition rapide aux mangroves, d'informations objectives acquises sur les modalités de fonctionnement des marais salants et donc sans prendre en considération que ces deux types d'écosystèmes diffèrent sur de nombreux aspects structurants majeurs.

En outre et renforçant l'adhésion à ce paradigme, il a été mis en évidence des relations statistiques hautement significatives reliant l'extension des zones de

mangrove à l'importance des captures de crevettes (PAULY et INGLES, 1999) et de poissons (MEYNECKE *et al.*, 2007) par les pêcheries artisanales et industrielles côtières. Une convergence qui a été très souvent retenue pour justifier de la conservation des mangroves considérées comme déterminantes pour permettre des niveaux de capture dont la valeur estimée en 1999 est comprise entre 750 et 16 750 US\$ par hectare (RÖNNBÄCK, 1999).

Pourtant, il a été démontré que l'ensemble des exportations de la mangrove sous la forme de matière organique particulaire et dissoute n'excède pas plus de 2 km (HEMMINGA *et al.*, 1994). Ces apports de matière et d'énergie ne peuvent ainsi au mieux avoir d'incidences fonctionnelles et trophiques qu'aux abords très immédiats de la mangrove (LEE, 1995). Ils ne peuvent donc pas directement et significativement contribuer à alimenter les réseaux trophiques supportant, comme initialement envisagé, la productivité terminale des eaux côtières (ODUM, 1968) et leur exploitation halieutique.

Faible biodiversité et forte diversité animale ?

La communauté scientifique est unanime pour reconnaître que les mangroves hébergent de très nombreuses formes de vie tant au sein de sa composante terrestre qu'aquatique (NAGELKERKEN *et al.*, 2008). En continuité directe avec les eaux littorales, la mangrove semble un habitat particulièrement attractif pour des populations aquatiques sessiles au stade adulte (bivalves filtreurs, éponges, ascidies, ...) qui y trouvent des supports de fixation en abondance et temporaire pour des poissons (WEINSTEIN et BROOKS, 1983 ; WRIGHT, 1986 ; LITTLE *et al.*, 1988) et des crevettes (PRIMAVERA, 1998 ; CHONG *et al.*, 1990), principalement aux stades juvénile et larvaire. Constituant une communauté originale ces jeunes poissons, dont certaines populations d'importance économique, se trouvent en effet exclusivement en mangrove, délaissent d'autres habitats comme les vasières et les herbiers à phanérogames (ROBERTSON et DUKE, 1987 ; LAEGDSGAARD et JOHNSON, 1995). L'estimation de la biomasse de poissons, comprise entre 4 et 25 g.m² (RÖNNBÄCK, 1999), est en effet beaucoup plus élevée dans les eaux proches des mangroves que dans les autres habitats littoraux (MORTON, 1990 ; ROBERTSON et DUKE, 1990). Peu de ces jeunes poissons et stades larvaires de crevettes sont des résidents permanents, ce qui a conduit à considérer les mangroves comme d'importantes zones de nurseries (ROBERTSON et DUKE, 1987 ; VANCE *et al.*, 1996). Les facteurs explicatifs de cette attractivité ont fait l'objet de très nombreux débats et en particulier pour faire la distinction entre la réelle spécificité des mangroves vis-à-vis des estuaires (VIDY, 2000) et des autres habitats intertidaux (CHITTARO *et al.*, 2005), comme les vasières (MANSON *et al.*, 2005), soumis eux aussi à des phases d'exondation temporaires en fonction des cycles de marée.

Trois principales hypothèses, très probablement plus complémentaires qu'exclusives, sont classiquement avancées pour justifier de cette forte attractivité des mangroves, et en particulier, pour les espèces aquatiques de petite taille et/ou juvéniles.

La première d'ordre structurel et comportemental envisage un processus d'attraction lié à la complexité de l'habitat selon des mécanismes similaires à ceux avancés pour expliquer les concentrations de poissons au sein de récifs artificiels (BRICKHILL *et al.*, 2005) ou sous des épaves et des objets flottants (CASTRO *et al.*, 2002) ou des radeaux de végétation dérivants (ROBERTSON et LENANTON, 1984). Dans le cas des mangroves cette complexité structurelle résulterait de l'enchevêtrement des systèmes racinaires dont les fonctions sont à la fois nutritive, respiratoire (pneumatophores verticaux des *Avicennia* et des *Sonneratia*, ou genouillés des *Bruguiera* et *Lumnitzera*) et d'ancrage (racines échasses des Rhizophoraceae), des accumulations de bois morts et de litière et de l'existence de multiples mares fragmentant l'espace aquatique colonisable en une mosaïque de micro-habitats.

La deuxième hypothèse repose sur un niveau de prédation qui serait plus faible au sein de la mangrove en raison de conditions plus défavorables pour les prédateurs de pouvoir détecter et capturer leurs proies au sein d'un environnement complexe et de plus très souvent turbide. La mangrove constituerait ainsi une zone de refuge pour les espèces à un stade jeune et vulnérable, comme cela est observé pour beaucoup d'autres écosystèmes et habitats aquatiques riches en végétation (KOCH, 2001). En outre, à marée basse, la multiplicité des mares dont les fonctionnements hydrologiques sont peu prévisibles, qui se modifient et se réorganisent en fonction des variations des niveaux d'eau avec des alternances de phases plus ou moins durables d'individualisation (voire d'assec) au sein d'un réseau hydrographique très anastomosé et non stabilisé, peut s'avérer constituer un habitat à haut risque pour des espèces prédatrices généralement de grande taille. Ainsi, l'efficacité réelle de cette zone de refuge dépendra à la fois du mode de chasse des poissons prédateurs (chasse à vue ou détection sensorielle chimique) et du comportement plus ou moins cryptique des diverses proies au sein de la mangrove (PRIMAVERA, 1997).

La dernière hypothèse de nature trophique se réfère à une forte diversité d'espèces au sein des mangroves couvrant un spectre de taille élargi, dont en particulier des proies planctoniques en adéquation avec les capacités prédatrices des jeunes poissons et des crevettes aux stades larvaire et juvénile. Cette diversité est le résultat de la coexistence d'un réseau trophique détritique et surtout d'un réseau trophique dérivé. Le premier est responsable des diverses étapes de minéralisation de la litière directement issue de la production de la biomasse forestière de la mangrove. Le second repose sur la productivité de communautés autotrophes épiphytiques¹⁸ et phytobenthiques¹⁹. Ces communautés bénéficient directement

18. Celles-ci associent des macrophytes, principalement dominées par des algues rouges et constituant un écosystème spécifique regroupé sous le terme de *Bostrychiatum* (LAURSEN et KING, 2000) et des diatomées (SIQUEIROS BELTRONES et LÓPEZ FUERTE, 2006).

19. Celles-ci comprennent principalement des diatomées et des cyanobactéries (MEZIANE *et al.*, 2002).

des apports nutritifs issus de la minéralisation *in situ* de la litière piégée au sein de la mangrove. En revanche, bien que présent au sein des eaux enrichies de la mangrove, le phytoplancton ne joue qu'un rôle fonctionnel limité en raison de l'ombrage exercé par les palétuviers et de la turbidité des eaux. Cette contrainte s'exerce moins vis-à-vis des communautés d'autotrophes colonisant des substrats comme les systèmes racinaires des palétuviers et l'interface eau-sédiment des vasières intertidales qui sont temporairement et périodiquement exondés au cours des phases de marée basse. Cependant, ces communautés ont dû développer des adaptations écophysiologicalues (DOR, 1984) et des stratégies pour résister à fois à la dessiccation et à des expositions fortes aux UV et à la chaleur au cours de leur émergence (DEBENAY *et al.*, 2007). Quantitativement limitées en regard de la biomasse forestière, mais très activement exploitées par le zooplancton (BOUILLON *et al.*, 2000), les crevettes et les invertébrés benthiques (NEWELL *et al.*, 1995 ; BOUILLON *et al.*, 2002), les bivalves et les crabes (BOUILLON *et al.*, 2004) et les poissons (BRENNER et KRUMME, 2007), ces productions de régénération occupent une place fonctionnellement très importante. Ce constat est démontré par les approches biochimiques (MEZIANE et TSUCHIYA, 2000) et isotopiques (BOUILLON *et al.*, 2002) qui révèlent la part importante du carbone photosynthétique algal (photosynthèse aquatique différenciable de celle des palétuviers résultant d'une photosynthèse à partir de CO₂ atmosphérique) au sein de la matière organique des communautés hétérotrophes. Ces observations de nature analytique ont en outre été confirmées lors d'expérimentations d'exclusion de la faune vagile qui ont permis de mettre en évidence qu'une absence de *grazing* entraînait des augmentations importantes des biomasses épiphytiques et phytobenthiques (BRANCH et BRANCH, 1980). La conséquence directe se manifeste par une régression de la méiofaune endogée privée de ses ressources (SCHRIJVERS et VINCX, 1997) et plus en aval par cascade trophique à travers une altération du fonctionnement global de l'écosystème benthique (KRISTENSEN et ALONGI, 2006).

Ainsi, une proportion importante de la faune séjournant en mangrove est étroitement dépendante d'une biomasse phytobenthique dérivée de la productivité végétale arborée dont la localisation, compte tenu de l'ombrage des palétuviers, est située principalement sur les vasières périodiquement exondées à marée basse qui prolongent les mangroves vers l'océan ou qui bordent les berges des estuaires. La contribution relative de cette production nouvelle s'accroît rapidement en fonction de l'éloignement de la mangrove avec, pour les eaux océaniques littorales proches, une origine essentiellement phytoplanctonique du carbone constitutif des organismes marins (NEWELL *et al.*, 1995) ; des communautés d'algues proliférant à distance de la mangrove au sein d'une eau moins turbide, non affectées par l'ombrage des palétuviers et tirant bénéfice de la complémentarité nutritive entre les nutriments issus du milieu marin et ceux initialement piégés au sein des sédiments et remis en circulation par la productivité des palétuviers.

Néanmoins, les études isotopiques ont aussi confirmé, et en particulier pour les faunes strictement inféodées aux mangroves, une persistance de la chaîne détriticienne (THIMDEE *et al.*, 2004), en particulier dans l'alimentation des jeunes

crevettes (CHONG *et al.*, 2001). Omnivores lors de leur écophase larvaire en mangrove, elles ont en effet la possibilité d'assimiler la lignocellulose des débris végétaux, mais avec une faible efficacité comparativement à leur capacité de digérer les micro-organismes et les proies animales (NEWELL *et al.*, 1995). Cette importance fonctionnelle de la voie détritique décroît cependant en fonction de l'âge, de la croissance et de la localisation des individus et des saisons (MACIA, 2004) et peut aussi significativement différer en fonction des espèces au sein d'une même localité (NEWELL *et al.*, 1995). Dans les zones de mangroves, ou situées à proximité des mangroves, les études isotopiques ont aussi permis de mettre en évidence une importante variabilité des rapports isotopiques au sein d'une même population locale et plus encore entre des individus d'une même population, mais colonisant des habitats distincts même géographiquement très proches (GEARING *et al.*, 1984). Ces observations démontrent ainsi une forte capacité des individus à changer leur position trophique. Une stratégie opportuniste où une même espèce peut exploiter au cours de sa vie, mais aussi à très court terme, différents niveaux et niches trophiques en fonction de sa propre localisation, de son âge et stade de développement ontogénique et de la disponibilité et accessibilité des ressources (PRIMAVERA, 1996 ; THIMDEE *et al.*, 2004).

L'importance des mangroves pour les jeunes poissons et les crevettes

Les trois hypothèses explicatives de l'attractivité et de l'importance fonctionnelle des mangroves pour les communautés littorales ont été testées individuellement *in situ* et *ex situ* en veillant à limiter les possibles recouvrements de leur propre modalité d'action (LAEGDSGAARD et JOHNSON, 1995). En effet, la complexité structurale de l'habitat n'est pas sans incidence par exemple sur les réponses adoptées par une proie en présence d'un prédateur ; et la colonisation par les épibiontes des supports responsables de la complexité structurale des habitats modifie qualitativement et quantitativement les ressources trophiques exploitables. En outre, les variations de la taille des individus au cours de leur croissance s'accompagnent souvent de modifications de leurs choix alimentaires, mais aussi de leur capacité de fuite et donc de leur vulnérabilité face à une même pression de prédation et pour un même habitat. Ces travaux ont permis de démontrer :

- 1) que l'hétérogénéité de l'habitat en tant que telle ne constitue pas un facteur d'attractivité pour les jeunes poissons tant de nuit que de jour ;
- 2) que l'introduction d'un prédateur rend attractif toute structure complexe qui constitue alors une zone de refuge ;
- 3) qu'à complexité d'habitat comparable, des supports artificiels colonisés par des épibiontes, minant des pneumatophores, attirent plus de jeunes poissons que ces mêmes structures non colonisées par les épibiontes.

L'attractivité des mangroves pour les jeunes poissons résulte ainsi d'un habitat complexe qui permet de disposer, tout en minimisant les risques de prédation,

d'une grande diversité de proies. Des proies soit constitutives d'un réseau trophique détritique, soit d'un réseau trophique classique reposant sur des communautés autotrophes bénéficiant à la fois d'une extension des surfaces colonisables et de l'enrichissement des eaux en éléments nutritifs secondairement à leur immobilisation par les palétuviers. La mangrove apparaît ainsi comme un mécanisme assurant le transfert d'éléments nutritifs plus ou moins fossilisés au sein des sédiments à une biomasse nouvelle caractérisée par une grande diversité de taille et permettant l'alimentation d'une faune essentiellement mobile au cours de sa période de vie de plus grande vulnérabilité. Au cours de la croissance des individus, l'attractivité pour les zones refuges se réduit et s'accompagne d'une modification de leur régime alimentaire. Ainsi, les stratégies de recherche d'un équilibre optimal entre bénéfice trophique et risque de prédation se trouvent être profondément modifiées et se traduisent par une migration de ces espèces vers des eaux et des écosystèmes adjacents hydrochimiques moins contraignants, car plus stables. Ces migrations ontogéniques contribuent à l'enrichissement des communautés littorales et constituent une stratégie assurant ainsi une réduction de la compétition intraspécifique entre les diverses classes d'âge et de taille d'une même population.

Les mangroves, quel avenir ?

Les mangroves constituent des écosystèmes forestiers très productifs et importants au plan trophique pour les formes juvéniles de poissons et de crevettes en complémentarité et continuité avec les vasières intertidales dont elles contribuent à la fertilisation. Elles colonisent les zones littorales de la ceinture intertropicale dont les populations humaines vont s'accroître le plus et probablement le plus durablement dans les décennies à venir. Cette croissance démographique va induire une demande de plus en plus importantes de protéines avec, logiquement pour ces populations côtières, une sollicitation de plus en plus intense des ressources marines. Pour la majorité des écosystèmes marins et océaniques les effets de la surpêche sont déjà manifestes, voire pour les plus pessimistes irréversibles. Face à la baisse des captures et à une demande croissante de produits de la mer, l'aquaculture a été envisagée comme l'une des stratégies de nature à faire perdurer un système reposant fondamentalement sur la base d'une exploitation écologiquement non viable des ressources. Les mangroves *via* leur conversion en bassins de crevetticulture intensive et extensive ont payé un lourd tribut à cette stratégie avec une perte, selon les estimations les plus fiables actuelles, d'un tiers de leur superficie au cours des cinquante dernières années. Cependant, on observe depuis le milieu des années 1990 une perte de productivité de ces élevages par unité de surface consécutivement à l'émergence et la propagation de mortalité importante au sein des stocks en élevage et à une

incapacité de la mangrove à minéraliser l'ensemble des déchets produits par les élevages et dont l'accumulation se solde par une dégradation de la qualité des eaux. La première des actions pour compenser cette baisse de productivité a été d'accroître les surfaces de mangrove converties aux productions aquacoles. Une solution de facilité ne résolvant pas les problèmes de fond et qui s'est soldée par une accélération de la disparition des mangroves, alors que s'intensifiaient les autres exploitations plus traditionnelles de ces mêmes mangroves, mais tout aussi destructrices, pour leur bois et pour permettre l'extension des zones urbanisées et des infrastructures portuaires.

Cependant, le tsunami survenu dans l'océan Indien le 26 décembre 2004, suite à un tremblement de terre de magnitude 9 au large des côtes de Sumatra qui s'est propagé dans tout l'océan Indien causant la mort de plus de 220 000 personnes, a rappelé à tous le rôle de protection du trait de côte que peut jouer une mangrove en réduisant l'amplitude et l'énergie des vagues et plus globalement en constituant une zone tampon entre l'océan et la terre. Les destructions systématiques des mangroves sont alors apparues comme une hérésie fragilisant les côtes et très souvent pour des bénéfices économiques à très court terme non durables, comme l'avaient déjà mis en évidence les faux espoirs suscités par l'engouement et le brutal expansionnisme des élevages de crevettes en Asie du Sud-Est, en Amérique centrale et en Afrique de l'Est.

De nombreux pays se sont alors investis dans des politiques de réhabilitation basées sur le postulat que la réintroduction des palétuviers serait la condition nécessaire et suffisante pour que ces néo-mangroves, barrières naturelles de protection contre l'érosion des côtes, soient à nouveau recolonisées par les algues et la méiofaune et redeviennent alors des habitats qui, par leur complexité et la diversité de leurs ressources, soient attractifs pour les crabes, poissons et crevettes. Au sein de ces sites replantés émergeraient alors spontanément l'ensemble des liens écologiques qui lient toutes ces communautés biologiques, dont certaines au stade adulte font l'objet d'exploitation plus au large, et qui contribueraient ainsi à approvisionner durablement les pêches côtières en nouvelles recrues. Ce passage de la réhabilitation à la restauration est en fait plus complexe et aléatoire que cela, et ce, d'autant plus que de nouveaux paramètres risquent de négativement interférer avec ces louables objectifs.

L'accroissement de la population et de la consommation d'énergie à l'échelle mondiale se traduit en particulier par des augmentations des concentrations en CO₂, une élévation des niveaux moyens des océans, une probable intensification des événements climatiques paroxysmiques, une élévation globale du niveau des océans mondiaux et une augmentation des températures moyennes. Bien que les variations de température seront moins importantes pour les écosystèmes de la ceinture intertropicale que pour les zones de latitude plus élevées, cette élévation de température pourrait néanmoins conduire pour les mangroves à une limitation de leur production photosynthétique (et donc à terme, de leur croissance et de leur production de litière) en conséquence de leur stratégie de modulation de leur évapotranspiration en fonction de la salinité des sols et de leur réserve en eau

disponible. Concernant l'augmentation des concentrations en CO₂, il a été démontré expérimentalement qu'elle contribuait à une élévation de l'activité photosynthétique des palétuviers, mais uniquement en condition de faible salinité (BALL *et al.*, 1997). En effet à salinité élevée, cet effet stimulant disparaissait, car la productivité reste alors contrôlée par les fréquences d'ouverture et de fermeture des stomates en relation avec le contrôle de l'évapotranspiration qu'exercent les palétuviers. Il est ainsi probable que les modifications de température et des concentrations en CO₂ se traduisent par une progressive transformation de la répartition spatiale des diverses espèces constitutives des mangroves. Ces modifications de structure sont encore plus probables en liaison avec l'élévation des niveaux océaniques qui devraient globalement se traduire par une progression de la mangrove vers l'intérieur des terres. Une translation qui est cependant impossible, lorsque le relief est uniformément bas et crée une situation de submersion alors quasi permanente des sols, ou inversement, quand ce relief est très contrasté comme pour de nombreuses mangroves insulaires en contexte volcanique. En outre, pour ces îles souvent peuplées le recul de la mangrove n'est plus envisageable, compte tenu d'une forte urbanisation de cette étroite bande de terre localisée en arrière-mangrove et au pied des premiers reliefs qui présente la double attractivité d'un dénivelé modéré et d'une proximité immédiate des grands centres urbains et portuaires. Enfin, l'augmentation de la fréquence des ouragans et de leur intensité se traduira par des perturbations majeures de la mangrove, alors que ces événements climatiques extrêmes sont déjà considérés comme l'un des facteurs explicatifs du faible développement et de l'absence de maturité des mangroves dans des secteurs régulièrement affectés par les ouragans. Ces événements climatiques provoquent des actions immédiates de défoliation et de destructions mécaniques des houppiers susceptibles d'entraîner à terme la mort des individus. De plus, ils rompent plus fondamentalement et durablement l'équilibre dynamique qui stabilise la hauteur des sols opposant un processus d'élévation des sols par l'accumulation des litières et le développement des systèmes racinaires d'une part, et un processus de subsidence par la minéralisation progressive de la matière organique accumulée et la compaction des sédiments sous-jacents d'autre part (CAHOON *et al.*, 2003). Il en résulte un abaissement du niveau moyen des sols se soldant par des inondations et des stagnations par des eaux douces ou inversement favorisant de brutales intrusions d'eau marine. Dans ces deux cas de figure, les conséquences sont similaires pour la mangrove qui se trouve alors dans l'incapacité de recoloniser les zones impactées par les ouragans.

Conclusion

Les mangroves et leurs vasières associées jouent un rôle écologique très important pour diverses écophases juvéniles de poissons et de crevettes en tant

qu'habitat protecteur et pour les ressources trophiques qu'elles permettent de produire à partir d'éléments nutritifs qui initialement étaient piégés au sein des sédiments. Elles constituent aussi une barrière naturelle piégeant et stabilisant les sédiments et s'opposant aux actions érosives des houles en particulier lors d'événements paroxysmiques (ouragan et tsunami). À ces services écosystémiques se sont très souvent opposées des actions d'exploitation immédiate des mangroves qui se sont globalement soldées par leur disparition, souvent irréversible, et dans le cas de leur conservation, par leur fragilisation par fragmentation. Cette situation de fragilisation au plan local s'inscrit en outre, et au moins pour les cinquante ans à venir, dans un contexte bioclimatique et hydro-sédimentaire, qui sur l'ensemble de l'aire de répartition des mangroves, va se traduire par de profonds bouleversements de l'organisation actuelle de ces forêts littorales.

Dans ces sombres perspectives, toutes les mesures sont à rechercher en vue de conserver les valeurs intrinsèques de ces systèmes écologiques performants qui ont aussi une fonction de génie civil. Sur ces bases, l'intégration des mangroves et de leurs vasières associées au sein de réseaux d'AMP en zone intertropicale se justifie pleinement, car elles sont de nature à permettre de tirer un plus grand bénéfice de leur fonction d'habitat anti-prédation (mangrove) et de production de ressources exploitables (vasière) par une grande diversité de consommateurs. Ces consommateurs sont en général des formes juvéniles dont les stades adultes et matures moins vulnérables aux prédateurs colonisent des masses d'eau côtières moins riches, mais hydrochimiquement plus stables. Ainsi, pour que les mangroves et les vasières jouent pleinement leur fonction de zones privilégiées de production de matière et d'énergie, une gestion et une exploitation rationnelles de ces populations d'adultes reproducteurs s'avèrent aussi être essentielles. D'un point de vue opérationnel, il apparaît important que l'organisation structurelle d'une AMP soit pensée en prenant en compte les cycles migratoires et ontogéniques des espèces, sources de dépendances fonctionnelles entre divers écosystèmes interactifs et complémentaires. Parmi ceux-ci, les mangroves et leurs vasières attenantes occupent une place privilégiée qu'il importe de préserver et de défendre, mais en recourant à une argumentation objective et rationnelle.

Bibliographie

ALONGI D. M., TENSHI AYUKAI, BRUNSKILL G. J., CLOUGH B. F., WOLANSKI E., 1998

Sources, sinks, and export of organic carbon through a tropical, semi-enclosed delta (Hinchinbrook Channel, Australia). *Mangroves and Salt Marshes*, 2 : 237-242.

BALL M. C., COCHRANE M. J., RAWSON H. M., 1997

Growth and water use of the mangroves *Rhizophora apiculata* and *R. stylosa* in response to salinity and humidity under ambient and elevated concentrations of atmospheric CO₂. *Plant, Cell and Environment*, (20) : 1158-1166.

- BOTO K. G., WELLINGTON J. T., 1983**
Phosphorus and nitrogen nutritional status of a northern Australian mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series*, 11 : 63-69.
- BOUILLON S., CHANDRA MOHAN P., SREENIVAS N., DEHAIRS F., 2000**
Sources of suspended organic matter and selective feeding by zooplankton in an estuarine mangrove ecosystem as traced by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 208 : 79-92.
- BOUILLON S., KOEDAM N., RAMAN A. V., DEHAIRS F., 2002**
Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia*, 130 : 441-448.
- BOUILLON S., MOENS T., OVERMEER I., KOEDAM N., DEHAIRS F., 2004**
Resource utilization patterns of epifauna from mangrove forests with contrasting inputs of local versus imported organic matter. *Marine Ecology Progress Series*, 278 : 77-88.
- BRANCH G. M., BRANCH M. L., 1980**
Competition in *Bembicium auratum* (Gastropoda) and its effect on microalgal standing stocks in mangrove muds. *Oecologia*, 46 : 106-114.
- BRENNER M. B., KRUMME U., 2007**
Tidal migration and patterns in feeding of the four-eyed fish *Anableps anableps* L. in a north Brazilian mangrove. *Journal of Fish Biology*, 70 : 406-427.
- BRICKHILL M. J., LEE S. Y., CONNOLLY R. M., 2005**
Fishes associated with artificial reefs: attributing changes to attraction or production using novel approaches. *Journal of Fish Biology*, 67 (sB) : 53-71.
- CAHOON D. R., HENSEL P., RYBCZYK J., MCKEE K. L., PROFFITT C. E., BRIAN C., PEREZ B. C., 2003**
Mass tree mortality leads to mangrove peat collapse at Bay Islands, Honduras after Hurricane Mitch. *Journal of Ecology*, 91 : 1093-1105.
- CASTRO J. J., SANTIAGO J. A., SANTANA-ORTEGA A. T., 2002**
A general theory on fish aggregation to floating objects: an alternative to the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11 (3) : 255-277.
- CHITTARO P. M., USSEGLIO P., SALE P. F., 2005**
Variation in fish density, assemblage composition and relative rates of predation among mangrove, seagrass and coral reef habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 72 (2) : 175-187.
- CHONG V. C., SASEKUMAR A., LEH M. U. C., D'CRUZ R. D., 1990**
The fish and prawn communities of a Malaysian coastal mangrove system, with comparisons to adjacent mudflats and inshore water. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31 : 703-722.
- CHONG V. C., LOW C. B., ICHIKAWA T., 2001**
Contribution of mangrove detritus to juvenile prawn nutrition: a dual stable isotope study in a Malaysian mangrove forest. *Marine Biology*, 138 : 77-86.
- DEBENAY J.-P., JOUANNEAU J.-M., SYLVESTRE F., WEBER O., GUIRAL D., 2007**
Biological origin of rhythmites in muddy sediments of French Guiana. *Journal of Coastal Research*, 23 (6) : 1431-144.
- DOR I., 1984**
« Epiphytic blue-green (Cyanobacteria) of the Sinai mangal: Considerations on vertical zonation and morphological adaptations ». In Dor I. (ed.) : *Hydrobiology of the mangal. The ecosystem of the mangrove forests*, Developments in Hydrobiology, 20, Dr W. Junk publishers : 35-54.
- DUARTE C. M., CEBRIAN J., 1996**
The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41 : 1758-1766.
- GEARING J., GEARING P., RODELLI M., MARSHALL N., SASEKUMAR A., 1984**
Initial findings from stable carbon isotope ratio in West coast mangrove areas of Peninsular Malaysia. *Proc. As. Symp. Mangr. Env. Res. & Manag.* : 488-495.

HEMMINGA M. A., SLIM F. J., KAZUNGU J., GANSSSEN G. M., NIEUWENHUIZE J., KRUYT N. M., 1994

Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya). *Marine Ecology Progress Series*, 106 : 291-301.

KOCH E. W., 2001

Beyond light: Physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries*, 24 (1) : 1-17.

KRISTENSEN E., ALONGI D. M., 2006

Control by fiddler crabs (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron, and sulfur biogeochemistry in mangrove sediments. *Limnology and Oceanography*, 51 : 1557-1571.

LAEGDSGAARD P., JOHNSON C. R., 1995

Mangrove habitats as nurseries: unique assemblages of juvenile fish in subtropical mangroves in eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 126 : 67-81.

LAURSEN W. J., KING R. J., 2000

The distribution and abundance of mangrove macroalgae in Woolooware Bay, New South Wales, Australia. *Bot. Mar.*, 43 : 377-384.

LEE S. Y. 1995

Mangrove outwelling: a review. *Hydrobiologia*, 295 : 203-212.

LIN G. H., STERNBERG L. D. S. L., 1992

Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Australian Journal of Plant Physiology*, 19 (5) : 509-517.

LITTLE M. C., REAY P. J., GROVE S. J., 1988

The fish community of an east African mangrove creek. *J. Fish Biol.*, 32 : 729-747.

LUGO A. E., SNADEKER S. C., 1974

The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5 : 39-64.

MACIA A., 2004

Primary carbon sources for juvenile Penaeid shrimps in a mangrove-fringed bay of Inhaca Island, Mozambique: A dual carbon

and nitrogen isotope analysis. *Western Indian Ocean J. Mar. Sci.*, 3 (2) : 151-161.

MCKEE K. L., 1993

Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution-reciprocal effects? *Journal of Ecology*, 81 : 477-487.

MANSON F. J., LONERAGAN N. R., SKILLETER G. A., PHINN S. R., 2005

An evaluation of the evidence for linkages between mangroves and fisheries: a synthesis of the literature and identification of research directions. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 43 : 483-513.

MEYNECKE J.-O., LEE S. Y., DUKE N. C., WARNKEN J., 2007

Relationships between estuarine habitats and coastal fisheries in Queensland, Australia. *Bull. Mar. Sci.*, 80 : 773-793.

MEZIANE T., TSUCHIYA M., 2000

Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecosystem, Okinawa, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 200 : 49-57.

MEZIANE T., SANABE M. C., TSUCHIYA M., 2002

Role of fiddler crabs of a subtropical intertidal flat on the fate of sedimentary fatty acids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 270 : 191-201.

MORTON R. M., 1990

Community structure, density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. *Marine Biology*, 105 : 385-394.

NAGELKERKEN I., BLABER S. J. M., BOUILLON S., GREEN P., HAYWOOD M., KIRTON L. G., MEYNECKE J.-O., PAWLIK J., PENROSE H. M., SASEKUMAR A., SOMERFIELD P. J., 2008

The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany*, 89 : 155-185.

NEWELL R. I. E., MARSHALL N., SASEKUMAR A., CHONG V. C., 1995

Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton, and mangroves as sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia. *Marine Biology*, 123 (3) : 595-606.

ODUM E. P., 1968

« A research challenge: evaluating the productivity of coastal and estuarine water ». In : *Proceedings of the Second Sea Grant Conference*, University of Rhode Island : 63-64.

ODUM W. E., HEALD E. J., 1975

« The detritus-based food web of an estuarine mangrove community ». In Cronin L. E. (ed.) : *Estuarine Research*, New York, Academic Press : 265-286.

PAULY D., INGLES J., 1999

« The relationship between shrimp yields and intertidal vegetation (mangrove) areas: a reassessment ». In Yanez-Arancibia A., Lara-Dominguez A. L. (eds) : *Ecosistemas de manglar en America tropical* : 311-318.

PEZESHKI S. R., DE LAUNE R. D.,

MEEDER J. F., 1977

Carbon assimilation and biomass partitioning in *Avicennia germinans* and *Rhizophora* mangle seedlings in response to soil redox conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 37 : 161-171.

POOL D. J., SNEDAKER S. C.,

LUGO A. E., 1977

Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica*, 9 (3) : 195-212.

PRIMAVERA J. H., 1996

Stable carbon and nitrogen isotope ratios of Penaeid juveniles and primary producers in a riverine mangrove in Guimaras, Philippines. *Bulletin of Marine Science*, 58 (3) : 675-683.

PRIMAVERA J. H., 1997

Fish predation on mangrove-associated penaeids. The role of structures and substrate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 215 : 205-216.

PRIMAVERA J. H., 1998

Mangroves as nurseries: shrimp populations in mangrove and non-mangrove habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46 (3) : 457-464.

ROBERTSON A. I., DUKE N. C., 1987

Mangroves as nursery sites: comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves

and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Biology*, 96 : 193-205.

ROBERTSON A. I., DUKE N. C., 1990

Mangrove fish-communities in tropical Queensland, Australia: spatial and temporal patterns in densities, biomass and community structure. *Marine Biology*, 104 : 369-379.

ROBERTSON A. I., LENANTON R. C. J., 1984

Fish community structure and food chain dynamics in the surf-zone of sandy beaches: the role of detached macrophyte detritus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 84 : 265-283.

RODELLI M. R., GEARING J. N., GEARING

P. J., MARSHALL N., SASEKUMAR A., 1984

Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecologia*, 61 (3) : 326-333.

RÖNNBÄCK P., 1999

The ecological basis for economic value of seafood production supported by mangrove ecosystems. *Ecological Economics*, 29 : 235-252.

SAENGER P., SNEDAKER S. C., 1993

Pantropical trends in mangrove above-ground biomass and annual litterfall. *Oecologia*, 96 (3) : 293-299.

SCHRIJVERS J., VINCX M., 1997

Cage experiments in an East African mangrove forest: a synthesis. *Journal of Sea Research*, 38 : 123-133.

STQUEIROS BELTRONES D. A.,

LÓPEZ FUERTE F. O., 2006

Epiphytic diatoms associated with red mangrove (*Rhizophora mangle*) prop roots in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)*, 54 (2) : 287-297.

SPALDING M., KAINUMA M.,

COLLINS L., 2010

World atlas of mangrove. London, Earthscan, 336 p.

THIMDEE W., DEEIN G.,

SANGRUNGRUANG C., MATSUNAGA K., 2004

Analysis of primary food sources and trophic relationships of aquatic animals in a mangrove-fringed estuary, Khung Krabaen Bay (Thailand) using dual

isotopes techniques. *Wetlands Ecology and Management*, 12 : 135-144.

TOMLINSON P. B., 1986

The Botany of Mangroves. Cambridge, Cambridge University Press, 413 p.

TWILLEY R. R., CHEN R. H., HARGIS T., 1992

Carbon sinks in mangroves and their implications to carbon budget of tropical coastal ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*, 64 : 265-288.

VANCE D. J., HAYWOOD M. D. E., HEALES D. S., KENYON R. A.,

LONERAGAN N. R., PENDREY R. C., 1996
How far do prawns and fish move into mangroves? Distribution of juvenile banana prawns *Penaeus merguensis* and fish in a tropical mangrove forest in northern Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 131 : 115-124.

VIDY G., 2000

Estuarine and mangrove systems and the nursery concept: which is which?

The case of the Sine Saloum system (Senegal). *Wetlands Ecology and Management* : 37-51.

WEINSTEIN M. P., BROOKS V., 1983

Comparative ecology of nekton residing in a tidal creek and adjacent seagrass meadow: community composition and structure. *Marine Ecology Progress Series*, 12 : 15-27.

WOLANSKI E., RIDD P., 1986

Tidal mixing and trapping in mangrove swamp. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 23 : 759-771.

WOLANSKI E., HAMMER W. H., 1988

Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science*, 241 : 177-181.

WRIGHT J. M., 1986

The ecology of fish occurring in shallow water creeks of a Nigerian mangrove swamp. *J. Fish Biol.*, 29 : 431-441.

Guiral Daniel. (2015)

Place des écosystèmes de mangrove au sein des AMP : entre mythe, réalité et nécessité

In : Bonnin Marie (ed.), Laë Raymond (ed.), Behnassi M. (ed.)
Les aires marines protégées ouest-africaines : défis scientifiques et enjeux sociétaux

Marseille : IRD, 47-66. (Synthèses). ISBN 978-2-7099-2092-6