

Partie 2

Les récifs coralliens, un réservoir de vie

Coordination : Claude E. Payri

Les récifs coralliens actuels de Nouvelle-Calédonie ont tout au plus 8 000 ans et pourtant la plupart des groupes biologiques y foisonnent. Ils sont parmi les plus riches et les plus diversifiés d'Océanie avec près de 9 000 espèces décrites et sans doute beaucoup plus à découvrir. Cet espace déclaré Parc naturel de la mer de Corail s'étend sur près de 1,3 million de kilomètres carrés, non loin du triangle de corail, dans une région du Pacifique où les eaux océaniques sont oligotrophes, mais constituent un hotspot de fixation d'azote. Bien plus qu'un catalogue d'espèces, la biodiversité recouvre de multiples fonctions et des interactions biologiques complexes, offrant de nombreuses facettes. Du phytoplancton aux oiseaux marins, biologistes et écologues d'ici et d'ailleurs invitent à découvrir les enjeux de ce patrimoine naturel.

Les coraux de récifs de Nouvelle-Calédonie, un patrimoine diversifié et précieux

Francesca Benzoni



Entre des montagnes de coraux : un plongeur évolue dans un sillon entre deux éperons de récifs aux Chesterfield. © IRD/F. Benzoni

Bien qu'ils ne ressemblent pas à des animaux, les coraux de récifs sont des invertébrés très anciens. Ils appartiennent à un groupe d'animaux exclusivement aquatiques appelés cnidaires, qui seraient apparus dans les océans il y a 600 millions d'années. Les cnidaires se présentent soit sous forme de méduse libre dérivant dans la colonne d'eau, soit sous forme de polype fixé sur le fond. Certaines espèces alternent entre les deux formes au cours de leur cycle de vie. Quelle que soit la forme, l'organisation est simple, constituée d'un corps mou et principalement composé d'eau, en forme de sac avec une bouche entourée d'une couronne de tentacules.

Les coraux durs passent toute leur vie, génération après génération, sous la forme d'un polype dont la forme est assez

similaire à celle d'une anémone. Cependant, bien qu'ils soient des proches parents des anémones de mer colorées, leur organisation interne diffère, la plus visible étant la présence d'un solide squelette blanc constitué de carbonate de calcium (de composition similaire à celle du calcaire). À leur mort, le fait de laisser un squelette permet de garder une trace dans les archives fossiles.

Les premiers fossiles de coraux durs remontent à environ 240 millions d'années, mais grâce à l'étude de l'ADN des espèces vivantes, il a été possible de montrer que les coraux durs sont plus anciens et remonteraient au Paléozoïque il y a 425 millions d'années. C'est à peu près à cette même époque que les premières plantes ont commencé à coloniser la Terre.

Encadré 4

Une première observation outre-mer de ponte corallienne

Pascale Joannot

En 1986, selon nos collègues australiens, la ponte en masse des coraux avait lieu en général entre les 3^e et 6^e nuits après la première pleine lune d'été sous nos latitudes tropicales.

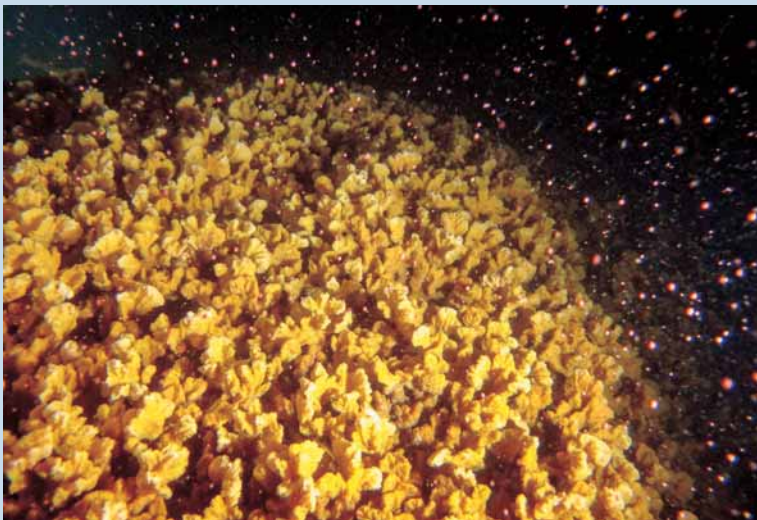
Ce phénomène n'avait encore jamais été observé dans les collectivités d'outre-mer. En Nouvelle-Calédonie, j'avais mobilisé, dès le lendemain de la pleine lune du lundi 13 novembre 1989, toute une équipe de scientifiques, plongeurs, journalistes, dont une partie observait en mer et l'autre à l'aquarium de Nouméa devenu une ruche nocturne où nos lampes de poche balayaient les bacs dans l'espoir de voir enfin la fameuse « nuit d'amour des coraux ». À la fin de la quatrième nuit de « planque », les coraux traités de tous les noms d'oiseaux ne faisaient plus recette et le samedi soir toute l'équipe avait déserté l'aquarium. Cependant ce soir du 18 novembre, les alizés, bien établis à cette époque, étaient tombés et j'eus l'intuition que les coraux pondraient. Je me rendis à l'aquarium

et dans le faisceau de ma lampe j'aperçus enfin le signal !

Des milliers de petites perles roses apparaissaient timidement à la surface des coraux, prêtes à s'aventurer au hasard des flots. Émerveillée, je pris quelques photos et appelai mes collègues pour partager ce magnifique spectacle.

Alain Gerbault†, plongeur regretté de l'aquarium, plongea à la baie des Citrons et confirma que la ponte se déroulait également en mer. Claude Bretegnier, journaliste à RFO, filma la fumée de semence d'un corail solitaire ! Caractéristiques de la ponte du corail, les traînées roses aperçues le dimanche matin, confirmaient la ponte dans les lagons de la côte Ouest.

Ainsi, la Nouvelle-Calédonie est la première collectivité d'outre-mer où la ponte en masse du corail a été observée et décrite.



Ponte du corail *Merulina scabricula* survenue le 1^{er} décembre 2015 dans le lagon de Nouméa. Les gamètes sont émis dans la colonne d'eau et remontent à la surface grâce au contenu riche en lipides. © Biocénoze/G. Lasne



Ponte du corail *Galaxea fascicularis* survenue le 9 septembre 2009 dans le lagon de Nouméa. Les petites boules blanches qui s'échappent par la bouche des polypes sont les gamètes femelles qui vont se disperser dans la colonne d'eau où ils seront fécondés pour donner une larve. © Biocénoze/G.Lasne



Assemblage de coraux à zooxanthelles dans un environnement bien éclairé formant une communauté à fort recouvrement corallien en bonne santé ; pente externe sur la côte ouest de la Grande Terre. © IRD/F. Benzoni

L'évolution des coraux durs

Fait intéressant, les premiers coraux durs ne ressemblaient en rien à ceux que l'on peut observer aujourd'hui sur un récif corallien : ils vivaient dans des eaux profondes, sombres et froides, et étaient relativement de petite taille. Au fil du temps, certains coraux durs sont remontés des profondeurs, se sont adaptés à la vie en eaux moins profondes et sont devenus de plus en plus coloniaux (ayant ainsi plusieurs polypes identiques) pour atteindre des tailles plus grandes. Une fois dans les eaux peu profondes et bien éclairées, les coraux durs ont établi une relation symbiotique avec des algues unicellulaires vivant dans leurs tissus, appelées zooxanthelles. Ce type d'association entre animaux marins et algues unicellulaires est assez commune dans nos océans, car elle est efficace et mène à une situation gagnant-gagnant pour les deux parties. L'algue acquiert une protection physique au sein de l'animal hôte, et celui-ci obtient de

l'algue un apport énergétique car celle-ci réalise la photosynthèse et transforme ainsi l'énergie solaire en sucres. Cet apport énergétique supplémentaire permet au corail de produire plus efficacement son squelette calcaire et ainsi les coraux symbiotiques sont de meilleurs bâtisseurs de squelette. Cependant, du fait que les zooxanthelles ont besoin de lumière, le corail hôte est contraint de vivre dans des zones peu profondes et bien éclairées. Aujourd'hui, il existe environ 1 400 espèces de coraux durs vivants, parmi lesquels environ la moitié est symbiotique et vit dans des eaux plus proches de la surface, et l'autre moitié est dépourvue de zooxanthelles et vit dans des eaux plus profondes jusqu'à 6 000 m de profondeur. Les espèces zooxanthellées sont principalement concentrées dans la ceinture tropicale. Elles incluent de grands constructeurs de récifs, formant et entretenant l'un des écosystèmes les plus diversifiés, productifs et économiquement importants : les récifs coralliens. Bien que comparativement moins diversifiés en nombre d'espèces, les récifs coralliens profonds, formés par certaines espèces de coraux

dépourvus de zooxanthelles, soutiennent un écosystème important et productif encore relativement mal connu. Les systèmes récifaux profonds et peu profonds sont précieux et économiquement importants, et sont actuellement soumis à un certain nombre de menaces locales et mondiales tels que le développement démographique et les usages croissant des ressources, le réchauffement des eaux qui a une conséquence directe sur la vitalité des coraux (blanchissement du corail, chap. 25) et l'acidification des océans. Une situation qui a conduit les scientifiques à définir et déclarer une crise mondiale des récifs coralliens.

Des zones de concentration coralliennes

Les espèces coralliennes des eaux peu profondes formant des récifs coralliens ne sont pas équitablement réparties sous les tropiques : les faunes coralliennes de l'Atlantique et de l'Indo-Pacifique sont très différentes, la seconde étant plus riche et plus diversifiée. Dans la région Indo-Pacifique, un hot spot de diversité des coraux durs a été décrit dans la zone qui englobe à peu près les Philippines, la Papouasie-Nouvelle-Guinée, l'Indonésie et la Malaisie et que l'on nomme le « triangle de corail ». On y trouve la plus forte concentration de coraux durs avec jusqu'à 500 espèces. Ce hot spot de biodiversité concerne non seulement les coraux, mais également plusieurs autres invertébrés et poissons ainsi que les plantes marines. Plusieurs facteurs ont contribué à travers le temps à cette concentration de la diversité de la vie marine. Il s'agit, entre autres, des variations au cours du temps géologique du niveau de la mer, de l'hétérogénéité élevée actuelle des habitats avec un gradient marqué des côtes vers le large, d'apport de nutriments, de salinité, d'hydrodynamisme et de turbidité. En dehors du triangle, la diversité tend à s'estomper progressivement pour atteindre ses valeurs les plus basses dans le Pacifique est. La Nouvelle-Calédonie se situe non loin au sud des limites du triangle de corail, à l'extrémité orientale de la mer de Corail. La proximité de ce haut lieu de diversité marine peu profonde explique en partie la richesse et la variété des écosystèmes marins et des récifs coralliens néo-calédoniens qui sont intégrés dans la plus grande aire marine protégée française créée à ce jour, le parc naturel de la mer de Corail, dont une partie est inscrite sur la Liste du patrimoine mondial de l'Unesco (encadré 5).

Une géomorphologie très propice aux habitats récifaux

Un autre facteur important qui a conduit à la diversité des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie et des coraux récifaux est la remarquable hétérogénéité géomorphologique de l'île qui fournit une grande variété d'habitats récifaux abritant de multiples espèces de faune et de flore marines. Ces habitats incluent des baies et des sites lagunaires, dans lesquels le benthos récifal est soumis à des fortes charges en sédiments terrigènes, conduisant à des assemblages d'espèces, des répartitions et des morphologies inhabituelles (par exemple dans la baie du Prony et au banc Gail) (encadré 6).



Planant sur le fragile jardin de d'*Acropora* branchu dans le lagon intérieur des récifs d'Entrecasteaux, lieu de ponte pour les poissons (faible diversité en espèces de coraux durs et haute fonction écologique). © IRD/F. Benzoni

Encadré 5

Le parc naturel de la mer de Corail : un foisonnement d'espèces

Marie-Hélène Merlini et Julie-Anne Kerandel

Les scientifiques sont unanimes. Lors des plongées effectuées sur les récifs des îles éloignées à l'occasion d'inventaires de la biodiversité, la surprise est de taille. Sous leurs yeux, des poissons plus gros, des poissons peu craintifs, beaucoup de prédateurs : des carangues, des loches au comportement surprenant de curiosité. Laurent Wantiez, maître de conférences en écologie marine à l'université de Nouvelle-Calédonie, est formel : « Pratiquement à chaque plongée, vous allez voir entre un et dix requins, des bancs de perroquets à bosse, des grosses carangues, des thons à dents de chien [...]. Toutes ces espèces sont en abondance dans ces récifs (Campagne Bioreef 2016)».

Continuer à accroître les connaissances

Pour évaluer avec précision la richesse biologique des récifs coralliens du parc naturel, des campagnes scientifiques dédiées sont organisées depuis 2006. Objectif : réaliser un comptage des espèces à partir d'un tracé défini au préalable. En l'état actuel des connaissances sur de nombreux groupes d'espèces dans les zones étudiées (Chesterfield, Entrecasteaux, Astrolabe), on peut d'ores et déjà indiquer qu'il existe sur les récifs d'Entrecasteaux et de l'Astrolabe une grande richesse en poissons, dont des requins en bonne santé. Les récifs des Chesterfield, eux, renferment une ressource remarquable en algues, coraux, échinodermes (animaux marins tels que les oursins, les étoiles de mer, les holothuries), poissons de récif (perroquets, loches, poissons-papillons...), requins serpents de mer...

Les récifs coralliens, ou écosystèmes récifo-lagonaires, abritent 25 % des espèces marines connues par l'homme (MC ALLISTER, 1995 ; BURKE *et al.*, 2012), et donc jouent un rôle majeur pour de nombreuses espèces. Du fait de leur isolement, les récifs du parc naturel de la mer de Corail peuvent présenter des spécificités.

Par exemple, certains organismes ne se dispersent peu, voire pas du tout, favorisant ainsi l'apparition de nouvelles espèces encore méconnues. La connectivité entre les récifs du parc et les pays voisins, indispensable au bon fonctionnement des écosystèmes, attire également l'attention des scientifiques. La biodiversité du parc naturel est bien loin d'avoir livré tous ses secrets.



Lethrinus miniatus ou gueule rouge n'est pas craintif et peut se montrer agressif en mordant tout ce qui bouge. © M. Juncker

Références bibliographiques

BURKE *et al.*, 2012 *Récifs coralliens en péril. Revisité : synthèse à l'intention des décideurs*. World resources institute, Washington D.C., 45 p.

MC ALLISTER, 1995 Status of the World Ocean and its Biodiversity. *Sea Wind*, 9 : 1-72.

Encadré 6 Les champions de la boue



Acropora tortuosa produisant du mucus qui piège les sédiments (banc des Japonais).
© IRD/F. Benzoni

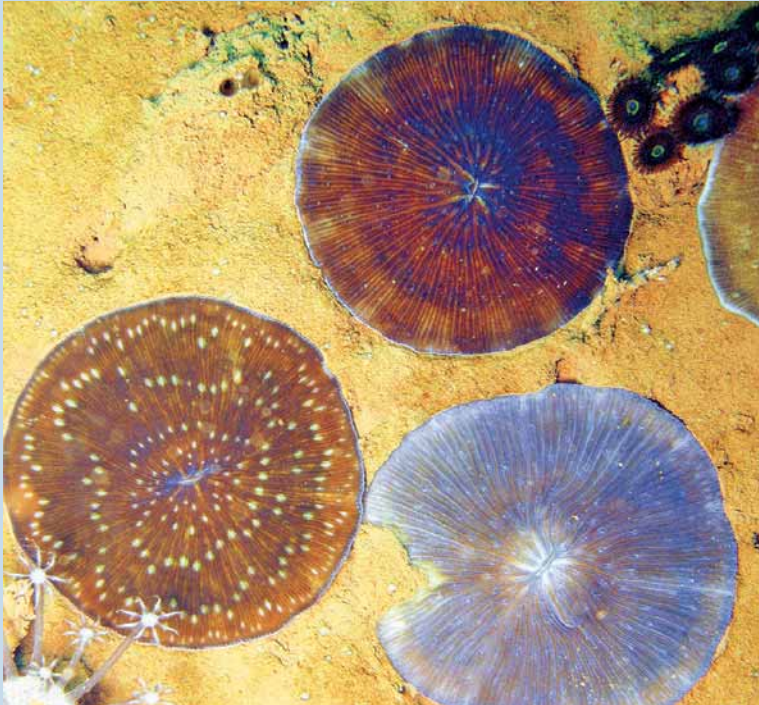
Les coraux de récifs vivent et se développent généralement dans des eaux claires et bien éclairées. En effet, des expériences ont démontré qu'un excès de sédiments peut se déposer sur le polype du corail et l'obstruer jusqu'à sa mort. En effet, se débarrasser des sédiments n'est pas une tâche facile pour un organisme qui vit attaché au substrat. Par conséquent, on pourrait s'attendre à ce que les environnements turbides constituent des habitats moins attrayants pour les coraux.

Le long du littoral de la Grande Terre se trouvent de nombreuses baies protégées du mouvement des vagues où le fond est constitué de sédiments fins, souvent vaseux. Certains d'entre eux



Catalaphyllia jardinei, qui étale ses polypes mous et colorés, pouvant atteindre jusqu'à 2/3 du volume du squelette (banc Gail). © IRD/F. Benzoni

sont chargés en terre rouge provenant des sols naturellement érodés et délavés, d'autres ont une charge terrigène accrue par les activités humaines directes ou indirectes. Une communauté de coraux très spéciale vit dans ces habitats, comprenant des espèces qui y vivent presque exclusivement, comme l'espèce de corail endémique de Nouvelle-Calédonie, *Cantharellus noumeae*. Comment font ces coraux ? Ils maîtrisent deux stratégies qui, habilement combinées, leur permettent de s'épanouir dans la boue. La première nécessite la production de mucus. Très efficace, le mucus visqueux abondamment produit par ces coraux est leur précieux allié. Une fois le sédiment piégé dans le mucus, le corail s'en débarrasse par le mouvement de ses tentacules.



À 35 m de profondeur, les eaux calmes et obscures de la baie du Prony cachent une communauté très colorée de coraux affectionnant les sédiments et adaptés à la vie de ces conditions extrêmes. © IRD/F. Benzoni

La deuxième option consiste à étaler le polype afin que le sédiment se dépose sur les parties du corps souples et capables de changer de forme du polype, ce qui permet au corail d'évacuer le sédiment par les mouvements de l'animal ou de l'eau. Beaucoup de ces coraux ressemblent de ce fait à des fleurs colorées qui fleurissent sur les sédiments. La présence de coraux sur les fonds meubles implique celle d'un grand nombre d'animaux associés au corail

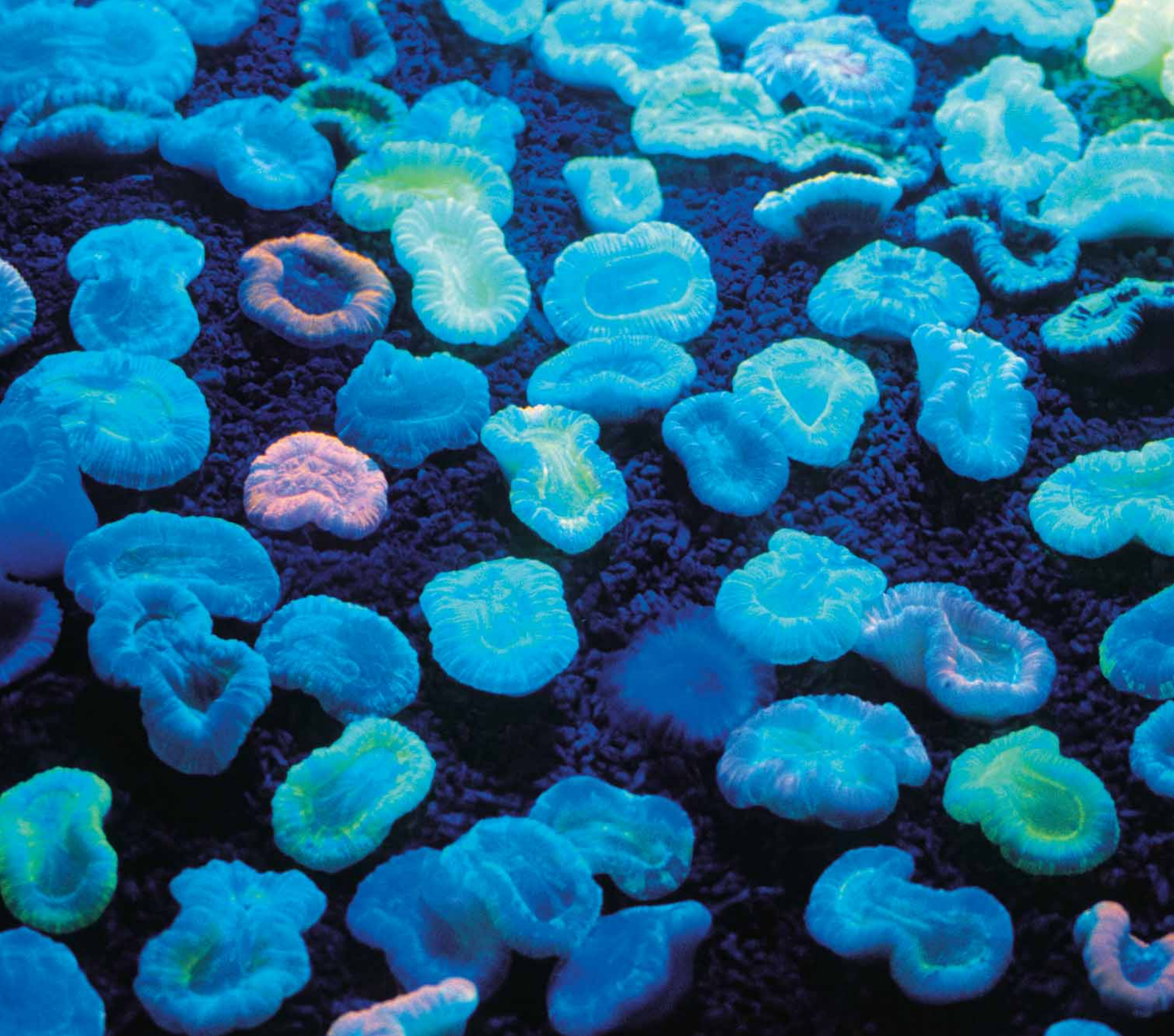


Le corail endémique *Cantharellus noumeae* est trouvé exclusivement dans les environnements de vase autour de la Grande Terre (Port-Boisé). © IRD/F. Benzoni

qui, autrement, ne s'y trouveraient pas : en somme, ils entretiennent une communauté inattendue et très diversifiée. Les agrégations de coraux à fond meuble de Grande Terre comme celles de la baie du Prony ou du banc Gail, sont rarement observées ailleurs dans le monde et sont répertoriées parmi les particularités de la Nouvelle-Calédonie.

En ce qui concerne le milieu profond, la Nouvelle-Calédonie est actuellement considérée comme le point chaud mondial pour la diversité des coraux d'eau profonde. L'étude des coraux durs de Nouvelle-Calédonie a débuté au début des années 1900, et a d'abord concerné les coraux profonds. Ceux-ci ont été échantillonnés au cours de plusieurs campagnes océanographiques dans les années 1970 et 1980 (Bathus 3-4, Musorstom 5, 7-9) entre 80 et 1 434 m de

fond par dragage et chalutage. L'étude des collections impressionnantes hébergées au MNHN (Muséum national d'histoire naturelle) a été récemment finalisée par des spécialistes. Ces études ont révélé une biodiversité sans précédent dans les écosystèmes profonds de Nouvelle-Calédonie, laquelle est plus élevée que dans le triangle d'or avec jusqu'à 170 espèces identifiées incluant des espèces nouvelles pour la science (M. Kitahara, comm. pers.).





Encadré 7

Merveilleux coraux fluorescents

Pascale Joannot

C'est en Nouvelle-Calédonie, au banc Gail, à proximité de la rivière des pirogues, sur un fond de vase remarquable mais difficile d'accès qu'en 1958 les premiers coraux fluorescents ont été récoltés par 35 m de profondeur, par les plongeurs Michel Laubreaux et René Gail, disparu en plongée.

Le Dr Catala, fondateur du premier aquarium de Nouméa, les soumit aux ultraviolets et découvrit la fluorescence des coraux allant du vert foncé au jaune lumineux en passant par toute une série de rouges et d'orangés. Il est à noter que l'on trouve aussi des coraux fluorescents en surface et qu'une même espèce peut présenter des fluorescences différentes. Les granulations constituant le support des pigments responsables des propriétés fluorescentes sont situées dans la chair de l'animal. Ces pigments appartiennent aux groupes des flavines, urobilines et ptérides (PELOUX, 1960). Le squelette calcaire de l'animal ne produit aucune fluorescence. J'ai pu constater qu'une exposition répétée des coraux aux UV provoque leur blanchissement qui se résorbe en un mois lorsqu'ils sont remis en lumière naturelle.

En 1996, une mer très calme, des températures et l'ensoleillement élevés ont provoqué dans les lagons néo-calédoniens et à l'aquarium de Nouméa un important blanchissement des coraux se manifestant par le changement rapide ou graduel (selon les colonies) de la couleur naturelle en couleur fluorescente pastel blanche, rose, jaune ou bleu. Alors que les coraux de l'aquarium blanchissaient, certains résistaient et « brunissaient ». Une colonie d'*Echinopora*, présentait une pigmentation plus intense alors que chaque année, en période estivale, elle blanchissait avant de retrouver ses couleurs brunes dès le rafraîchissement de l'eau.

Ces observations permettent de s'interroger sur le rôle des pigments responsables (flavoprotéines) de l'émission des couleurs fluorescentes et sur le rôle de masque ou écran aux UV que pourraient jouer les zooxanthelles symbiotiques du corail.

Référence bibliographique

PELOUX Y, 1960 : Etude. *Histologique des coraux fluorescents de profondeur*. Compte rendu, de l'Académie des Sciences, 250 : 1129-1130.

Tapis de *Trachyphyllia geoffroyi* aux diverses couleurs fluorescentes pastel à l'aquarium des lagons.
© P.A. Pantz

Concernant les coraux peu profonds, bien que certains spécialistes aient déployé des efforts remarquables pour les identifier, comprendre leur répartition et leur rôle écologique, l'étude des vastes zones récifales du territoire était relativement rares jusqu'à la dernière décennie et principalement focalisée sur la région sud ouest de la Grande Terre (région de Nouméa), et ce, pour des raisons logistiques. Depuis 2005, l'IRD de Nouméa a mené plusieurs campagnes scientifiques à bord du navire de recherche Alis avec pour objectif principal d'explorer et de documenter la diversité des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie, en particulier sur deux principaux organismes récifaux fondamentaux pour la construction et le fonctionnement de ces écosystèmes : macroalgues et coraux durs. L'occurrence et la distribution de ces organismes ont été documentées par des spécialistes lors de plongées en scaphandre autonome jusqu'à la limite de la zone mésophotique et le matériel collecté est étudié selon une approche traditionnelle basée sur l'examen de la morphologie des organismes (formes, tailles, etc..) et selon une approche génétique.

Au total, plus de 350 h d'observations sous-marines ont été réalisées par différents spécialistes, et nous avons aujourd'hui une meilleure compréhension de la diversité et de la répartition des coraux durs sur le territoire, y compris dans les zones reculées comme les Chesterfield et Bellona au milieu de la mer de Corail, au niveau des récifs d'Entrecasteaux, des îles Loyauté et de l'île des Pins. Bien que les collections de référence soient encore à l'étude, les résultats obtenus jusqu'à présent ont conduit à une estimation plus réaliste des espèces de coraux durs et à la description d'espèces jusque-là méconnues. Compte tenu des changements considérables dans la manière d'identifier et de classer les espèces au cours de la dernière décennie, l'estimation actuelle de la diversité des espèces basée sur des spécimens existants et/ou des illustrations *in situ* atteint un total de 390 espèces. Dans l'ensemble, en tenant compte des coraux peu profonds et profonds, la Nouvelle-Calédonie hébergerait un imposant tiers des espèces de coraux durs actuels.

Au-delà du simple nombre total d'espèces, il est intéressant de noter que, sur la base de l'exploration de ces différentes zones, nous pouvons dire aujourd'hui que chaque région et groupe d'îles de la

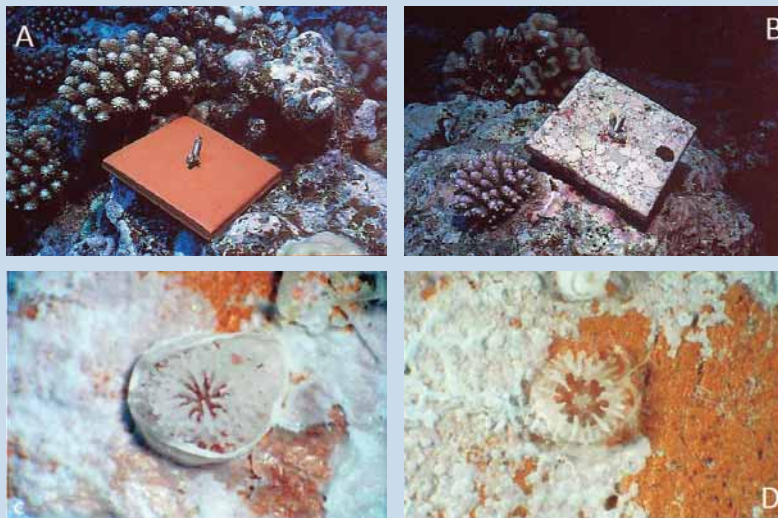
Encadré 8

La relève assurée ? Un fort recrutement des coraux dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie

Mehdi Adjeroud et Christophe Peignon

Le recrutement, qui se définit comme l'intégration des jeunes individus dans les populations adultes, est une étape cruciale dans la vie des coraux. Il influence la répartition spatiale des peuplements adultes, mais aussi leur variabilité temporelle. Après le passage de perturbations importantes, comme les cyclones, les événements de blanchissement des coraux ou les pullulations de prédateurs comme les acanthasters, qui engendrent de fortes mortalités chez les adultes, la recolonisation des récifs se fait essentiellement via le recrutement. Durant leur première année de vie, les recrues ne font que quelques millimètres de diamètre. Ces recrues vont vite grandir, mais n'atteindront le stade adulte et ne seront capables de se reproduire sexuellement qu'au bout de 4 ans en moyenne.

Afin de mieux comprendre comment se structurent et se maintiennent les coraux de Nouvelle-Calédonie, une étude sur le recrutement a été mise en place en 2011. Des plaques de terre cuite ont été disposées sur 14 stations, couvrant les principaux habitats du lagon sud-ouest. Ces plaques ont été laissées pendant 5 mois (octobre à mars) pour permettre aux recrues de se fixer. Ces plaques sont ensuite ramenées au laboratoire pour y être examinées au microscope. À ce stade, les caractères morphologiques, sur lesquels se base l'identification des espèces, ne sont pas suffisamment développés et seules quelques familles de recrues peuvent être distinguées.



Plaques de terre cuite utilisées pour étudier le recrutement des coraux.

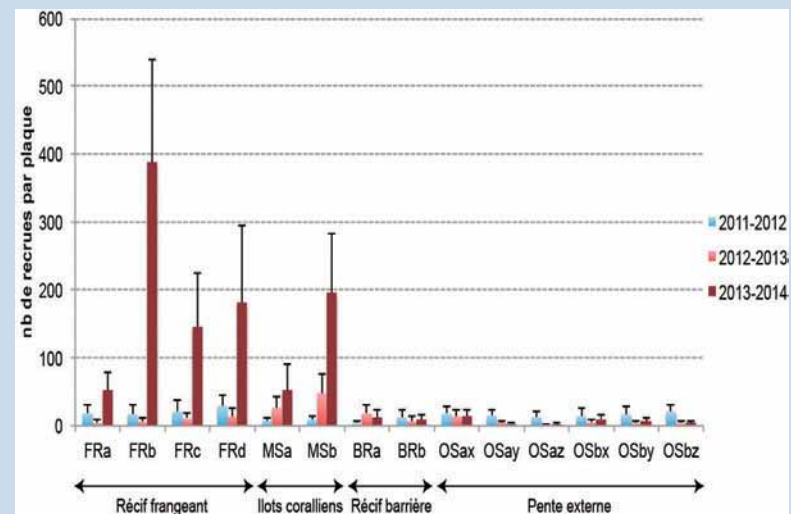
A : Plaque nouvellement installée.

B : Après 5 mois sur le récif, la plaque est colonisée par des algues calcaires encroûtantes et par des coraux invisibles à l'œil nu.

Photographies au microscope de recrues des deux familles les plus abondantes en Nouvelle-Calédonie.

C : Acroporidae. D : Pocilloporidae. © M. Adjeroud

Les résultats des trois premières années montrent que le recrutement des coraux est très variable dans l'espace et dans le temps. Comparativement à d'autres récifs du Pacifique, l'abondance des recrues est souvent élevée, avec un pic important sur certaines stations des récifs frangeants et îlots lagunaires en 2013-2014.



Variabilité spatiale et temporelle de l'abondance des recrues (toutes familles confondues) des coraux enregistrée dans 14 stations d'étude des quatre principaux habitats récifaux du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Source : M. Adjeroud

Ces taux de recrutement sont mêmes supérieurs à ceux obtenus sur la Grande Barrière en Australie. Ces résultats, plutôt encourageants, suggèrent une forte capacité de recolonisation et de résilience des récifs de Nouvelle-Calédonie.

ZEE (Zone économique exclusive) de Nouvelle-Calédonie se caractérisent par des assemblages uniques de coraux et d'habitats coralliens. Certains sont caractérisés par des communautés abondantes constituées de quelques espèces dominantes, comme les sites lagunaires des récifs reculés de Chesterfield ou d'Entrecasteaux, d'autres sont composés de petites espèces cavernicoles dissimulées à la limite de la zone mésophotique. Globalement, la diversité unique

de la faune récifale corallienne de Nouvelle-Calédonie ne réside pas seulement dans le nombre d'espèces, mais dans la variété de leurs associations pour composer des paysages récifaux remarquablement différents, soutenant différents organismes associés et écosystèmes productifs. Ce patrimoine est de grande valeur et mérite non seulement les mesures de conservation actuellement en place, mais également un suivi scientifique continu de son état de santé.

Les récifs, fertilisés par les oiseaux marins?

Anne Lorrain, Fanny Houllbrèque, Francesca Benzoni, Laura Tremblay-Boyer, Christophe Menkès, Claude E. Payri et Éric Vidal



Îles Chesterfield : les sternes fuligineuses nichent en colonies nombreuses. © IRD/E. Vidal

Les coraux bâtisseurs de récifs offrent un habitat à des dizaines de milliers d'espèces de poissons, crustacés, mollusques, créant un univers foisonnant de vie au milieu de vastes déserts océaniques. Certains oiseaux marins parcourent de larges zones océaniques pour se nourrir et reviennent ensuite à terre pour se reproduire sur des îlots bordés de récifs coralliens. Des recherches récentes ont permis de montrer des interactions insoupçonnées entre ces oiseaux marins et les coraux constructeurs de récifs, ces derniers se nourriraient en partie de l'azote issu des excréments des oiseaux marins (LORRAIN *et al.*, 2017).

Les oiseaux marins nichent en effet sur les îlots pendant quelques mois de l'année, entraînant l'accumulation d'énormes quantités d'excréments, connus sous le nom de guano. Ce guano est reconnu comme une source importante d'azote et de phosphates et est utilisé

depuis de nombreuses années comme engrais naturel. Ces déjections d'oiseaux marins venus nicher sur les côtes fertiliseraient ainsi les écosystèmes terrestres, mais enrichiraient aussi localement l'écosystème corallien. Des recherches utilisant des marqueurs isotopiques permettent de tracer l'entrée de l'azote issu du guano dans les chaînes alimentaires marines. L'analyse d'échantillons d'eau et de coraux a ainsi montré la présence d'azote issu du guano dans les eaux des lagons, mais aussi dans les tissus des coraux vivant à proximité des îlots. L'azote du guano peut arriver en mer par lessivage des stocks accumulés sur les îlots, par percolation via des résurgences d'eau douce en mer, ou via le dépôt direct de fientes lors des trajets effectués par les oiseaux au-dessus du lagon pour aller se nourrir (fig. 1). À propos des mécanismes permettant aux coraux

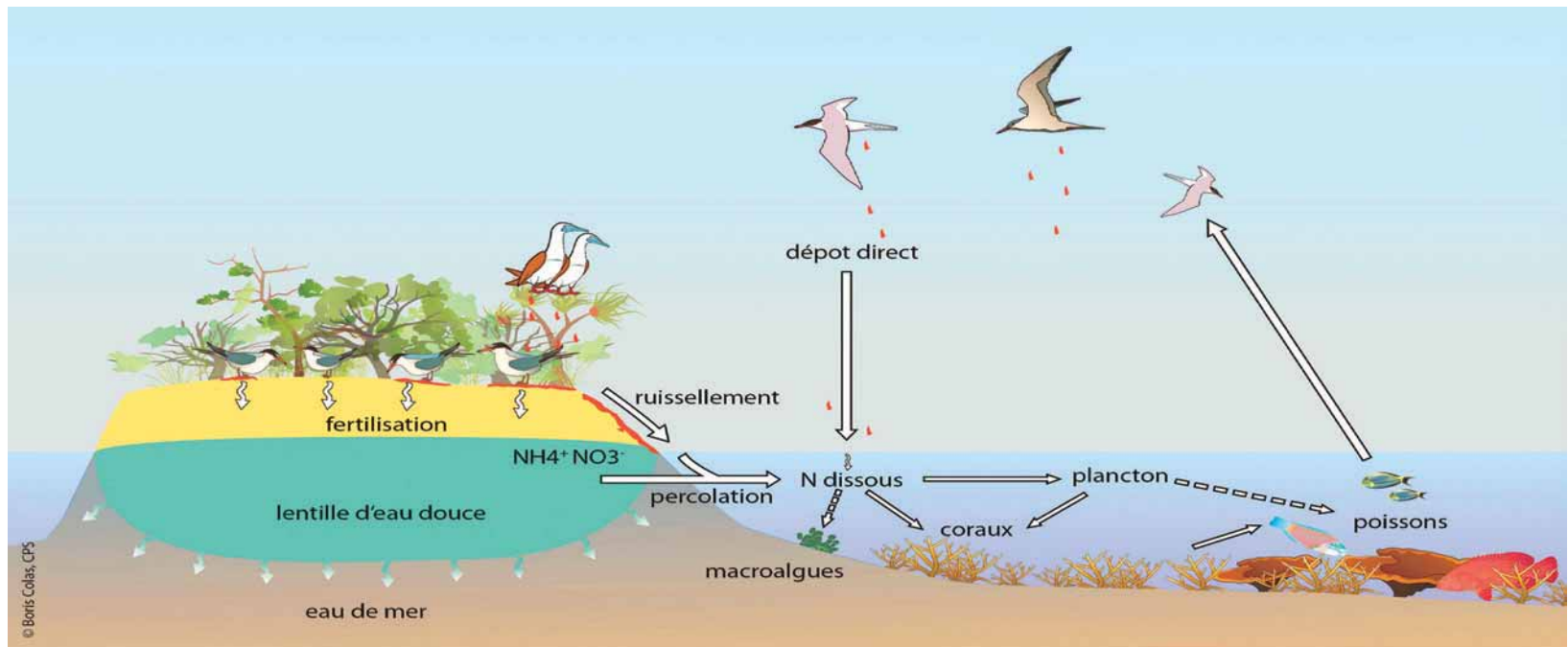


Figure 1 : Diagramme schématisique de l'entrée d'azote provenant du guano dans l'écosystème corallien. Source : LORRAIN et al., 2017, modifié.

d'assimiler l'azote issu du guano, plusieurs hypothèses existent, voire coexistent. L'azote peut être utilisé par du plancton, à son tour ingéré par les coraux ou il peut être directement capté sous forme dissoute par les coraux et les zooxanthelles qu'ils renferment (microalgues vivant en symbiose avec les coraux).

Si l'azote issu du guano est assimilé par les coraux situés à proximité de grandes colonies aviaires, reste à savoir s'il est ingéré par d'autres maillons de l'écosystème et comment cette contribution affecte la santé de l'écosystème. Plusieurs études récentes ont mis en évidence qu'un apport en nutriments, selon sa forme (nitrate, ammonium, urée), la durée d'exposition et l'apport simultané ou non d'autres nutriments (comme les phosphates) pouvait avoir un impact positif ou négatif sur la résistance des coraux aux changements climatiques. Cet apport en azote (et phosphates) via le guano pourrait donc soit permettre aux coraux de mieux résister au réchauffement des eaux, soit au contraire entraîner un déséquilibre de leur métabolisme et rendre par exemple leurs squelettes plus

fragiles. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour évaluer précisément son impact. Les apports d'azote sont généralement d'origine humaine via les eaux usées de grandes villes ou l'utilisation d'engrais pour l'agriculture et l'étude de l'impact de l'azote provenant du guano constitue une originalité par rapport aux études antérieures travaillant sur les apports de nutriments. Les îlots éloignés offrent ainsi un terrain de jeu particulièrement intéressant, loin de toute présence humaine.

Les coraux et les oiseaux marins sont deux communautés particulièrement menacées par les changements climatiques et anthropiques, et la découverte du rôle des oiseaux sur les écosystèmes coralliens via leurs excréments suggère que leur gestion doit probablement se faire en synergie.

Référence bibliographique

LORRAIN A. et al., 2017 Seabirds supply nitrogen to reef-building corals on remote Pacific islets. *Scientific Report*, 7 : 3721.

Les récifs en quête de diazotrophes

Valentine Meunier, Sophie Bonnet, Anne Lorrain, Mar Benavides, Mercedes Camps, Olivier Grosso et Fanny Houlbrèque



Polypes de corail déployés en quête de nourriture. © G. Boussarie

Le corail, ce prédateur vorace

Les récifs coralliens représentent un véritable puits de diversité et constituent des réserves écologiques majeures. Bien qu'ils se développent dans des eaux oligotrophes, c'est-à-dire pauvres en éléments nutritifs, ils sont considérés comme l'un des écosystèmes les plus productifs de la planète. Une telle réussite évolutive est en grande partie expliquée par l'association entre les coraux et des microalgues symbiotiques présentes au sein de leurs tissus, les *Symbiodinium*, qui transfèrent au corail la majeure partie du carbone photosynthétisé. Mais, pour combler totalement leurs besoins en nutriments et en

énergie, les coraux ont la capacité d'utiliser un deuxième mode de nutrition. En effet, la plupart sont de redoutables prédateurs capables de se nourrir sur une large gamme de proies (nutrition hétérotrophe) (HOULBREQUE et FERRIER-PAGES, 2009). Leur régime alimentaire inclut des particules sédimentaires, de la matière organique dissoute et du plancton présent dans la colonne d'eau. Le corail utilise plusieurs procédés pour capturer ses proies, par exemple la décharge de filaments urticants (les nématocystes) qui injectent une substance toxique paralysante, la production de mucus pouvant piéger des proies de très petite taille ou la capture par leurs tentacules permettant de ramener directement le butin dans la cavité buccale.

De l'azote à tout prix !

L'azote est un élément indispensable au bon développement des coraux. Il est nécessaire notamment à la synthèse de leurs protéines, molécules présentes chez tous les êtres vivants. Pour combler ses besoins journaliers en azote, le corail utilise différents mécanismes (fig. 1) : il abrite dans ses tissus des bactéries et cyanobactéries capables de fixer le diazote atmosphérique (N_2), il peut assimiler des composés azotés dissous (organiques et inorganiques) dans l'eau de mer environnante avec l'aide de ses *Symbiodinium*. Il obtient également de l'azote par les proies et les particules qu'il ingère.

L'océan Pacifique sud-ouest est reconnu pour être un « hotspot » de la fixation d'azote atmosphérique. Autour des archipels mélanésiens et notamment en Nouvelle-Calédonie, les taux de fixation d'azote sont parmi les plus élevés au monde (BONNET *et al.*, 2017). En effet, de fortes abondances de bactéries et cyanobactéries planctoniques fixatrices d'azote y sont présentes. Ces organismes, aussi appelés « diazotrophes », ont la capacité de fixer le diazote atmosphérique N_2 dissous dans la couche de surface de l'océan et de le réduire en ammonium pour satisfaire leurs besoins azotés. Une partie de cet azote est relarguée dans le milieu environnant et transférée aux autres organismes du plancton n'ayant pas cette

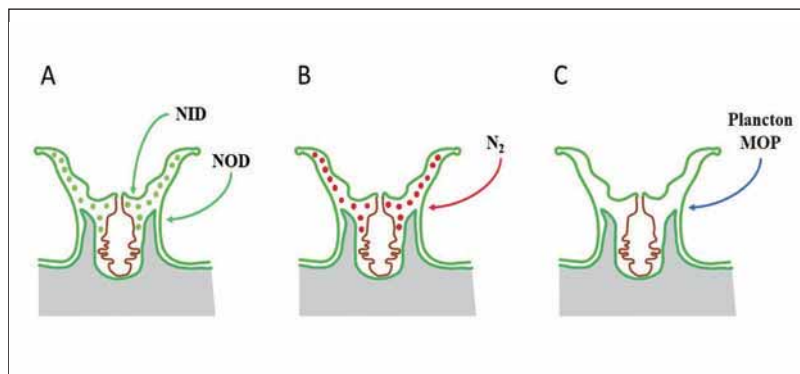


Figure 1 : Principales stratégies de prélèvement de l'azote pour les coraux.
A : Sous forme dissoute inorganique ou organique (NID ou NOD) par le tissu corallien et les *Symbiodinium* (représentés par les points verts).
B : Sous forme de diazote par les bactéries et cyanobactéries présentes à l'intérieur des tissus (représentés par les points rouges).
C : Sous forme de matière organique particulaire (MOP) et de plancton par le corail.

capacité (BONNET *et al.*, 2016). Ainsi, la fixation d'azote soutient en période estivale la quasi-totalité de la production nouvelle planctonique dans le lagon néo-calédonien (BERTHELOT *et al.*, 2015). Il a été montré également qu'une part importante du plancton est rapidement exportée vers le fond du lagon, profitant potentiellement aux organismes fixés tels que les coraux.

Des diazotrophes pour un corail

Les coraux étant de très importants prédateurs de plancton, les organismes fixateurs d'azote ou le plancton ayant bénéficié de la fixation d'azote pourraient ainsi constituer une source de nourriture pour les coraux au travers de leur nutrition hétérotrophe. Cependant, le rôle de la fixation d'azote planctonique dans la nutrition des coraux a été jusque-là peu exploré. Une équipe de chercheurs de l'IRD de Nouméa s'est intéressée au cheminement de l'azote depuis l'atmosphère, assimilé par le plancton, lui-même ingéré par le corail.

L'azote naturel présent dans l'atmosphère terrestre correspond essentiellement à l'isotope ^{14}N . Ainsi en réalisant des marquages isotopiques avec un autre isotope, le ^{15}N , cela permet de suivre le cheminement de l'azote depuis l'atmosphère jusque dans les organismes du plancton et enfin potentiellement dans les coraux. Dans nos expériences, des boutures de corail appartenant à l'espèce *Stylophora pistillata*, très commune et abondante dans le lagon néo-calédonien, ont été incubées pendant 12 h en présence d'eau de mer et de plancton marqué au $^{15}N_2$. La concentration en plancton a été quantifiée avant et après incubation pour déterminer les taux d'ingestion par les coraux.

Des analyses ont été réalisées afin de connaître la composition isotopique exacte du tissu corallien et de ses symbiotes. Cela a permis de mettre en évidence un enrichissement significatif en ^{15}N à l'intérieur même des *Symbiodinium*, ce qui signifie que l'azote en provenance de la diazotrophie est assimilé et directement alloué et stocké au sein des symbiotes. L'absorption de diazotrophes planctoniques ou de plancton issu de la diazotrophie apporterait six fois plus d'azote que ce qu'apporte quotidiennement l'ingestion de plancton de petite taille.



La forte abondance et l'activité de diazotrophes dans le lagon de Nouvelle-Calédonie suggèrent donc que ces organismes représentent une source d'azote importante pour les coraux tropicaux (BENAVIDES *et al.*, 2016). Cependant, les voies de transfert de l'azote issu de la diazotrophie au sein du corail ainsi que son utilisation préférentielle par les symbiotes restent un mystère et des expériences complémentaires s'avèrent indispensables.

L'azote à la rescousse !

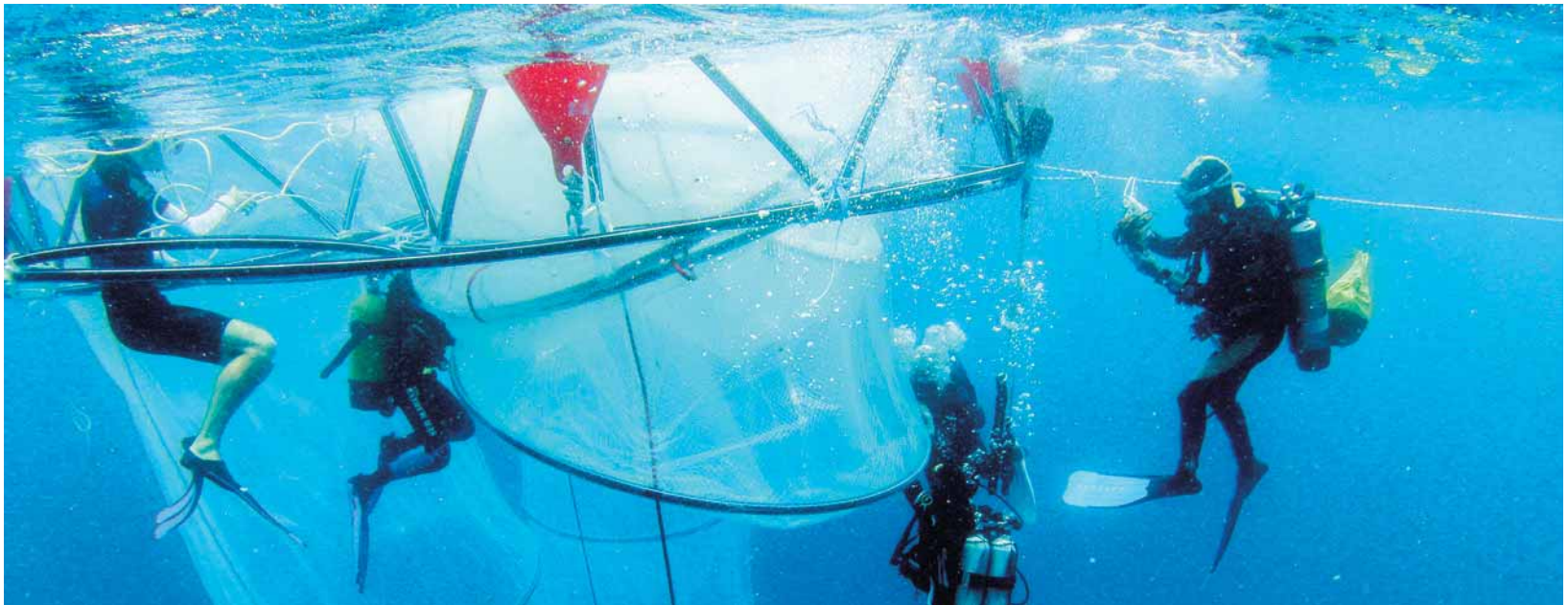
Depuis ces trente dernières années, les phénomènes de blanchissement corallien ne cessent de se répéter à des fréquences de plus en plus élevées à travers le monde. Épargnés jusqu'alors, les récifs néo-calédoniens frangeants et intermédiaires ont été fortement impactés en février 2016 par un épisode de blanchissement massif, touchant également l'ensemble des récifs mondiaux (chap. 25). Lorsque les coraux sont blanchis, ils sont dépourvus de leurs *Symbiodinium*. Ils perdent leur coloration et ne bénéficient plus de leur source d'énergie principale. Dans ce contexte, de nombreux travaux ont permis de démontrer qu'en cas de stress environnemental, tel que l'augmentation de la température de l'eau de mer, les coraux étaient capables d'augmenter leur nutrition sur le plancton et la matière organique (PALARDY *et al.*, 2008). Ce constat soulève donc l'hypothèse que les coraux pourraient tirer profit de la présence de plancton diazotrophe pour combler leurs besoins en azote lors d'un événement de blanchissement. Des expériences préliminaires ont montré la capacité de *Stylophora pistillata* à augmenter sa consommation de plancton diazotrophe ou bien d'incorporer davantage les composés issus de ces diazotrophes, pendant un épisode de blanchissement. Les coraux blanchis pourraient compenser le manque d'énergie et d'azote lié à la perte de ses symbiotes. Reste à savoir si cet apport en azote permet d'augmenter, sur le long terme, la résilience des coraux après un événement de blanchissement.

Références bibliographiques

- BONNET S. *et al.*, 2016 Diazotroph derived nitrogen supports diatoms growth in the South West Pacific: a quantitative study using nanoSIMS. *Limnology and Oceanography*. doi : 10.1002/lno.10300.
- BONNET S. *et al.*, 2017 Hot spot of N₂ fixation in the western tropical South Pacific pleads for a spatial decoupling between N₂ fixation and denitrification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.*, 114 (14) : E2800-E2801.
- BENAVIDES M. *et al.*, 2016 Diazotrophs : a non-negligible source of nitrogen for the tropical coral *Stylophora pistillata*. *Journal of Experimental Biology*, 219 (17) : 2608-2612.
- BERTHELOT H. *et al.*, 2015 Dinitrogen fixation and dissolved organic nitrogen fueled primary production and particulate export during the Vahine mesocosm experiment (New Caledonia lagoon). *Biogeosciences*, 12 : 4099-4112.
- HOULBREQUE F., FERRIER-PAGES C., 2009 Heterotrophy in tropical Scleractinian corals. *Biological Reviews*. 84 : 1-17.
- PALARDY J. E., RODRIGUES L. J., GROTTOLI A. G., 2008 The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*, 367 : 180-188.

Des eaux cristallines qui regorgent d'organismes microscopiques

Sophie Bonnet, Renaud Fichez, Cécile Dupouy et Martine Rodier



Mésocosmes déployés dans le cadre du projet Vahine en Nouvelle-Calédonie. © IRD/J.-M. Boré et IRD/E. Folcher

Les récifs coralliens et les lagons de Nouvelle-Calédonie baignent principalement dans des eaux aux allures cristallines. Cette clarté de l'eau, ou oligotrophie (eau faiblement nourrie, du grec « oligo », peu, « trophéin », nourrir), provient des très faibles concentrations en éléments nutritifs des eaux de la province océanique qui entourent la Nouvelle-Calédonie et qui pénètrent dans le lagon sous l'action des courants de marée ou du déferlement par-dessus le récif. Les programmes de recherche conduits sur le lagon ont permis d'identifier deux grands facteurs structurants qui expliquent, à eux seuls, l'essentiel de la variabilité spatiale des caractéristiques des eaux (FICHEZ *et al.*, 2010) : un gradient d'enrichissement trophique et un gradient de salinité qui manifestent clairement que les eaux du lagon

font l'objet d'une lutte d'influence permanente entre les apports de l'océan et ceux de la terre. Si l'enrichissement trophique au voisinage de la côte peut-être imputable à des facteurs naturels liés en particulier au temps de renouvellement élevé des eaux dans les zones les plus abritées, certains sites s'écartent résolument de ce schéma d'organisation général, révélant des conditions d'enrichissement anormales principalement attribuables aux rejets en eaux usées au voisinage des zones urbanisées. Par ailleurs les variations saisonnières et interannuelles de température et salinité sont amplifiées sur la côte ; les baies jouent ainsi un rôle de caisse de résonance dans le fonctionnement physique du lagon, avec des répercussions tant dans la répartition des espèces que dans la vulnérabilité des milieux.

Si les récifs coralliens et les lagons de Nouvelle-Calédonie baignent principalement dans des eaux aux allures cristallines, chacune des gouttes d'eau qui composent le lagon regorge de millions d'organismes microscopiques qui constituent le plancton (du grec « phyton », plante et « planktos », qui dérive au gré des courants) et qui se sont remarquablement adaptés à l'environnement très spécifique qui les accueille et les transporte au gré des courants.

Méconnus car invisibles à l'œil nu, ces micro-organismes en suspension dans l'eau de mer sont composés en majorité de bactéries, de microalgues (aussi appelées « phytoplancton »), et de plancton animal (aussi appelé « zooplancton »). À l'instar des végétaux terrestres, le phytoplancton est composé d'organismes photosynthétiques pourvus de chlorophylle grâce à laquelle il peut capter l'énergie solaire. La lumière du soleil, le dioxyde de carbone (CO_2) et les sels minéraux dissous dans l'eau (l'azote, le phosphore, les micronutriments) suffisent au phytoplancton pour croître et se développer. Le phytoplancton joue un rôle clé à plusieurs titres. D'abord, il est à la base de la chaîne alimentaire marine. Ensuite, en réalisant la photosynthèse, il produit de l'oxygène. À l'échelle globale, on estime que le phytoplancton produit plus de la moitié

de l'oxygène sur Terre, alors qu'il ne représente que 1 % de la biomasse d'organismes photosynthétiques (la majeure partie étant constituée par les végétaux terrestres). Enfin, il intervient dans la régulation du climat : il effectue la photosynthèse et utilise ainsi le CO_2 atmosphérique. À sa mort, une partie sédimente vers le fond des océans, permettant de séquestrer durablement le CO_2 au travers d'un processus appelé « la pompe biologique à carbone ». Dans les lagons, ces organismes phytoplanctoniques qui sédimentent contribuent à nourrir les organismes fixés sur le fond tels que les coraux (chap. 7).

Le sud-ouest du Pacifique – incluant la Nouvelle-Calédonie et l'ensemble des archipels allant de l'Australie à Tonga – présente une singularité : il est le siège des plus fortes abondances de microalgues fixatrices d'azote de l'océan mondial (BONNET *et al.*, 2017) (fig. 1). Ces microalgues aussi appelées « diazotrophes » ont un avantage compétitif dans ces déserts : elles sont capables de s'affranchir des éléments minéraux azotés qui font défaut car elles ont la capacité d'utiliser l'azote de l'air (une ressource inépuisable) en réalisant la fixation d'azote. Ainsi ce processus permet de fertiliser les eaux de surface en azote tel un engrais naturel, et ainsi de soutenir la vie dans ces déserts.

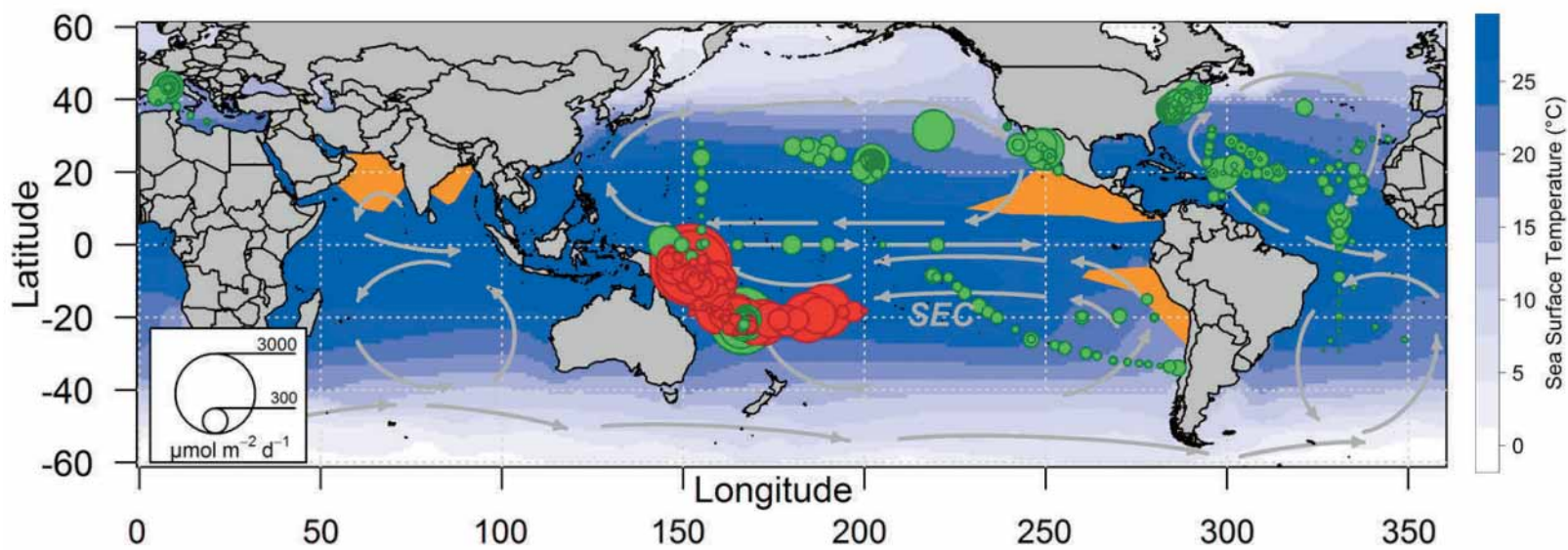


Figure 1 : Taux de fixation d'azote ($\mu\text{mol N m}^{-2} \text{j}^{-1}$) dans le Sud-Ouest Pacifique (en rouge) comparativement aux taux mesurés dans le reste de l'océan mondial (vert). Source : BONNET *et al.*, 2017

Les cyanobactéries filamenteuses appelées *Trichodesmium* sont des organismes présents toute l'année dans les eaux tropicales. Associées en faisceaux et s'accumulant à la surface sous forme de poussière dorée, elles sont très souvent observées par les navires sillonnant la région et sont notées comme « eaux colorées » sur les plus anciennes cartes marines. Les échantillons prélevés par la Marine nationale jusqu'au Vanuatu, Fidji et Tonga révèlent une grande diversité d'espèces qu'on retrouve autour en Nouvelle-Calédonie. Ces 98 échantillons de surface ont servi à calibrer un algorithme de détection automatique (DUPOUY *et al.*, 2011). Les efflorescences vues par satellite peuvent en effet couvrir des milliers de kilomètres carrés. En assumant une distribution homogène des *Trichodesmium* sur la surface couverte (90 000 km²) et un taux de fixation d'azote moyen, la quantité d'azote fixée par le développement massif de diazotrophes (*bloom*) pendant 10 jours est estimée entre 0,02 à 1,17 × 10⁹ g d'azote (DUPOUY *et al.*, 1988).

Dans les lagons néo-calédoniens, la croissance des *Trichodesmium* est forte en été et les *blooms* d'environ une semaine se produisent à la faveur de faibles vents et d'enrichissements en sels nutritifs sur la côte Ouest, en baie de Sainte-Marie où domine *T. erythraeum*, ou sur la côte Est, en baie de Ouinné, où domine l'espèce océanique *T. thiebautii* (RODIER et LE BORGNE, 2010).

Pour étudier en détail le rôle de ces organismes sur le fonctionnement de l'écosystème lagunaire néo-calédonien, une équipe de chercheurs pilotée par l'IRD a déployé pendant un mois dans le lagon de Nouvelle-Calédonie des « mésocosmes », sortes de tubes à essai géants (50 000 l) qui permettent d'étudier les premiers maillons de la chaîne alimentaire marine. L'objectif était d'étudier « à qui profite la fertilisation par les microalgues diazotrophes » ? Les résultats principaux issus de ce projet montrent que la quasi-totalité de la production biologique nouvelle dans la colonne d'eau du lagon néo-calédonien est soutenue par l'activité de ces microalgues diazotrophes en période estivale. Le *bloom* dans les mésocosmes a augmenté la productivité du système d'un facteur 2 et l'export de carbone d'un facteur 5 (BERTHELOT *et al.*, 2015). Le devenir de la fixation d'azote dans l'écosystème dépendait des organismes en présence.

Lorsque les diazotrophes vivant en symbiose avec d'autres microalgues n'ayant pas la capacité de fixer le diazote (les diatomées) dominaient la communauté, l'azote issu de la diazotrophie (NDD) était exporté (directement) (BERTHELOT *et al.*, 2015) ; aucun transfert ne se produisait vers les premiers maillons de la chaîne alimentaire planctonique (phytoplancton/bactéries), mais celui-ci était transféré au plancton animal (ou zooplancton) par broutage direct (HUNT *et al.*, 2016). Lorsque les diazotrophes libres et unicellulaires (UCYN, *Cyanobacterium*) dominaient, environ 20 % du NDD était rapidement (24 h) transféré au plancton non diazotrophe (BONNET *et al.* 2016) et au zooplancton dont la nutrition azotée était soutenue à 35 % par la fixation d'azote (HUNT *et al.*, 2016), soit directement (par broutage), soit indirectement par broutage du plancton qui s'était développé sur le NDD. L'efficacité du système à exporter du carbone par rapport à la production primaire (e-ratio) était plus élevée lorsque les UCYN dominaient. Cet export était à la fois direct, par la chute des petites cellules d'UCYN (5,7 ± 0,8 µm) agrégées en grosses particules (100-500 µm) ayant des taux de chute élevés, et indirect, c'est-à-dire lié à la chute de plancton non diazotrophe s'étant développé à partir du NDD (BONNET *et al.*, 2016). In fine, 60 % de la production exportée était soutenue par la diazotrophie.

Les résultats acquis dans le cadre de Vahine (Variability of Vertical and Trophic Transfer of Diazotroph-derived Nitrogen in the South West Pacific) ont permis d'obtenir les premières données quantitatives sur le devenir de la fixation d'azote dans l'écosystème marin et de réaliser des typologies par type d'organisme dominant. Elles ont été intégrées dans un modèle autorisant les simulations numériques pour réaliser des prévisions sur l'évolution de la productivité du lagon et des eaux environnantes (GIMENEZ *et al.*, 2016). De nombreuses études montrent que la diazotrophie devrait augmenter dans l'océan du futur plus chaud, plus acide et plus stratifié, ce qui renforce l'intérêt de ces prévisions.



Trichodesmium vue au microscope. © IRD/G.Dirberg et C. Dupouy

Références bibliographiques

Biogeochemical and biological response to a diazotroph bloom in a low-nutrient, low-chlorophyll ecosystem : results from the Vahine mesocosms experiment. *Biogeosciences* :

https://www.biogeosciences.net/special_issue193.html

BERTHELOT H. *et al.*, 2015 Dinitrogen fixation and dissolved organic nitrogen fueled primary production and particulate export during the Vahine mesocosm experiment (New Caledonia lagoon). *Biogeosciences*, 12 : 4099-4112.

BONNET S. *et al.*, 2016 Dynamics of N₂ fixation and fate of diazotroph-derived nitrogen in a low nutrient low chlorophyll ecosystem: results from the Vahine mesocosm experiment (New Caledonia). *Biogeosciences*, 13 : 2653-2673.

BONNET S. *et al.*, 2017 A hot spot of N₂ fixation in the western tropical South Pacific pleads for a spatial decoupling between N₂ fixation and denitrification. PNAS. doi : 10.1073/pnas.1619514114, 2017.

DUPOUY C., PETIT M., DANDONNEAU Y., 1988 Satellite detected cyanobacteria bloom in the southwestern tropical Pacific. Implication for

nitrogen fixation. *International Journal of Remote Sensing*, 8 (3) : 389-396.

DUPOUY C. *et al.*, 2011 A new algorithm for detecting *Trichodesmium* surface blooms in the South Western Tropical Pacific. *Biogeosciences*, 8 : 1-17. doi : 10.5194/bg-8-1-2011.

FICHEZ R. *et al.*, 2010 Biogeochemical typology and temporal variability of lagoon waters in a coral reef ecosystem subject to terrigenous and anthropogenic inputs (New Caledonia). *Marine Pollution Bulletin*, 61 : 309-322.

GIMENEZ A. *et al.*, 2016 Biogeochemical fluxes and fate of diazotroph derived nitrogen in the food web after a phosphate enrichment: Modeling of the Vahine mesocosms experiment. *Biogeosciences*, 13 : 5103-5120.

HUNT B.P.V. *et al.*, 2016 Contribution and pathways of diazotroph derived nitrogen to zooplankton during the Vahine mesocosm experiment in the oligotrophic New Caledonia lagoon. *Biogeosciences*, 13 : 3131-3145.

RODIER M., LE BORGNE R., 2010 Population and trophic dynamics of *Trichodesmium thiebautii* in the SE lagoon of New Caledonia. Comparison with *T. erythraeum* in the SW lagoon. *Marine Pollution Bulletin*, 61 : 349-359.

Chapitre 9

Histoire d'algues

Claude E. Payri, Laura Lagourgue, Lydiane Mattio, Julie Gaubert et Christophe Vieira



Assemblage typique d'algues dans le Lagon Sud. Canal Woodin, 2015. Au centre *Styropodium* lame brune iridescente, mêlée à la délicate dentelle rouge du *Kallymenia*. © IRD/ C.E Payri

Les algues, de drôles d'organismes

Les algues des récifs coralliens regroupent un ensemble hétérogène d'organismes tous capables de faire la photosynthèse, mais que l'histoire évolutive a fait diverger en plusieurs grandes lignées indépendantes. Bien qu'il n'ait aucune signification taxonomique, le terme « algue » est utilisé par commodité pour évoquer des végétaux marins aux formes et aux couleurs diverses incluant des microalgues unicellulaires de quelques microns ou des macroalgues généralement pluricellulaires et pouvant atteindre plusieurs dizaines de centimètres de long (encadré 9).

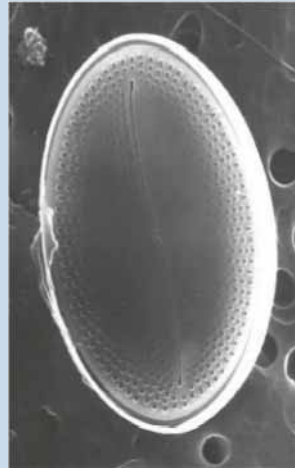
Algues nourricières, algues protectrices

Les macroalgues jouent un rôle important dans l'écologie des récifs coralliens. Comme tous les organismes photosynthétiques, elles participent activement à la production primaire.

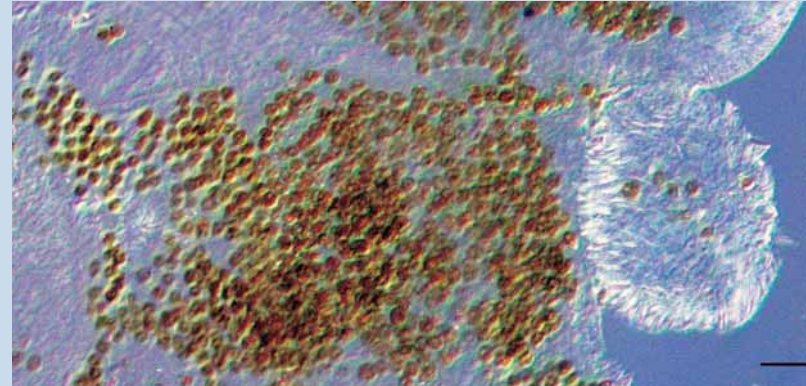
Elles sont la principale source de nourriture pour une grande variété d'herbivores vivant dans les récifs et les lagons (poissons, crustacés, mollusques) et sont la base même du réseau trophique de l'écosystème corallien. Les plus consommées sont les formes filamenteuses qui tapissent les coraux morts et forment un feutrage algal abritant lui-même

Encadré 9

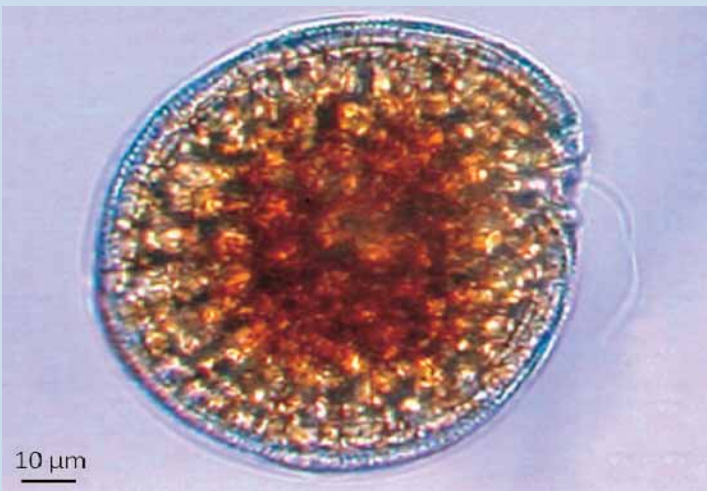
Les microalgues



Diatomées benthiques A : *Climacosphenia moniligera* (250 µm).
B : *Navicula granulata* (90 µm). C : *Cocconeis* sp. (40-50 µm).
A, B : © M. Ricard ; C : © CRIOBE/B. Delesalle



Vue microscopique de zooxanthelles (*Symbiodinium*) dans un polype du corail branchu *Pocillopora damicornis*. Échelle : 40 µm. © CNRS/V. Berteaux-Lecellier



Cellule de *Gambierdiscus* issue de culture. Cette microalgue se développe sur d'autres supports, dont les macroalgues. Lorsque ces dernières sont broutées, les herbivores prélèvent en même temps les *Gambierdiscus*. Ces microalgues contiennent des toxines (ciguatoxines) qui s'accumulent le long de la chaîne alimentaire et provoquent une maladie appelée la ciguatera.
© Institut Louis Malardé/M. Chinain

Les formes unicellulaires microscopiques, ou microalgues, vivent généralement libres dans la colonne d'eau et constituent le phytoplancton. Toutefois plusieurs d'entre elles, comme certaines diatomées, doivent se fixer à un support pour se développer et forment les premières étapes du phénomène de « *fouling* ».

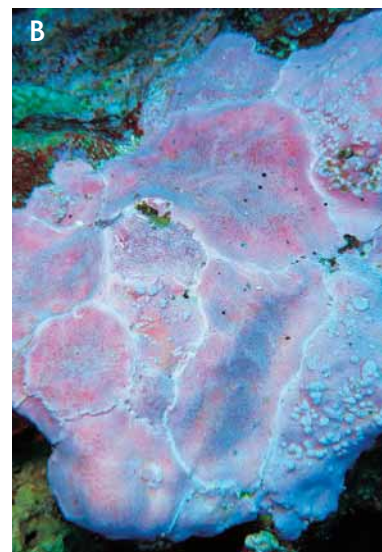
D'autres ont fait alliance avec des animaux et les plus célèbres sont les zooxanthelles que l'on trouve en symbiose dans les polypes des coraux bâtisseurs de récifs ou encore dans le manteau des bédouilles. Les zooxanthelles ou *Symbiodinium* sont des dinoflagellés, comme *Gambierdiscus*, une autre microalgue bien connue dans les régions coralliennes causant la ciguatera, intoxication alimentaire provoquée par la consommation de poissons des récifs et des grands prédateurs (barracudas, requins.). Alors que *Symbiodinium* s'abrite dans les tissus de l'animal hôte, *Gambierdiscus* se développe, lui, à la surface des coraux morts ou de grandes algues.

une petite faune mobile très riche (le « *algal turf* » des Anglo-Saxons) et dont raffolent les poissons « peigneurs ». Les formes plus coriaces comme les *Turbinaria* ou les Sargasses sont rarement broutées, tout comme les algues calcaires que seuls les poissons-perroquets ou certains mollusques sont capables de racler grâce à leur dentition puissante laissant des empreintes bien spécifiques. Les plus grandes d'entre elles, comme les grandes algues brunes (sargasses), forment une canopée sous laquelle trouvent refuge de très nombreux invertébrés et poissons qui y séjournent tout ou partie de leur vie (encadré 10).

De même, les algues rouges calcaires et massives jouent un rôle essentiel dans la construction et la consolidation des structures récifales. Elles en assurent le maintien et, sans leur activité de cimentation, la seule matrice corallienne ne serait pas assez solide pour résister aux assauts des vagues et aux événements majeurs tels que cyclones et tsunamis. Dans les sites les plus exposés sur les récifs-barrières et sur les pentes externes du récif, elles remplacent les coraux moins adaptés à un fort hydrodynamisme, et forment un glacis compact de couleur rose-beige ou des amas arrondis en forme de cerveau ou dressés telles des chandelles comme dans les atolls des Chesterfield ou des récifs d'Entrecasteaux.



Actions de broutage par des poissons perroquets. © M. Juncker



A : Les algues rouges calcaires (corallines) dominent dans les zones exposées des pentes externes où elles édifient des constructions imposantes, comme aux îles Chesterfield. ©IRD/ G. Lasne

B : Formes encroûtantes massives qui assurent la cimentation du substrat.

C : Formes en « chandelle » de *Porolithon*.

© IRD/C. E. Payri

Macroalgues, un cabinet de curiosités

Entre corps mous ou masses pierreuses, l'architecture et les couleurs de ces organismes peuvent être déconcertantes. Rouges, vertes ou brunes, les macroalgues des récifs et lagons offrent toutes les formes imaginables depuis celles rappelant des feuilles de plantes terrestres à des formes ramifiées plumeuses, filiformes, articulées ou à des formes à peine reconnaissables tant elles adhèrent au substrat. Ces espèces adhérentes, voire encroûtantes, qu'elles soient brunes comme *Lobophora obscura*, sont nombreuses à colorer les débris coralliens, redonnant aux substrats inertes une seconde vie. Certaines

méritent un détour car on pourrait s'y méprendre. Les formes en baret kaki des *Codium saccatum* ne sont pas moins étranges que les billes de l'espèce voisine *Codium globosum* ou les jeunes individus d'*Halimeda cylindracea* qui étalent leurs segments telle une main tendue. Ces trois exemples ont en commun d'être composés d'une cellule unique tubulaire géante contenant de multiples noyaux, et ramifiée pour former le corps de l'algue (encadré 11). Plus insolites ces algues rouges d'aspect gélatineux et duveteux, tantôt globuleuses comme *Gibsmithia*, tantôt ramifiées ou *Trichogloea*, qui résistent au courant de la mer, mais qui se disloquent au contact de la main qui cherche à les cueillir.



Lobophora obscura. © IRD/C.E. Payri



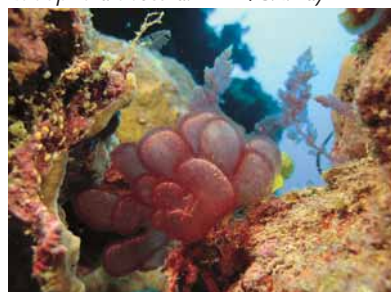
Codium saccatum. © IRD/C.E. Payri



Codium globosum. © IRD/C.E. Payri



Halimeda cylindracea. © IRD/C.E. Payri



Gibsmithia complexe hawaiiensis. © IRD/C.E. Payri



Trichogloea requinerii. © IRD/C.E. Payri



Umbraulva sp. © IRD/C. Geoffray



Halymenia sp. © IRD/C.E. Payri



Cladophora sp. © IRD/C.E. Payri



Dictyota sp. © IRD/J.-L. Menou



Caulerpa cactoides. © IRD/C. Geoffray



Sargassopsis decurrens. © IRD/J.-L. Menou



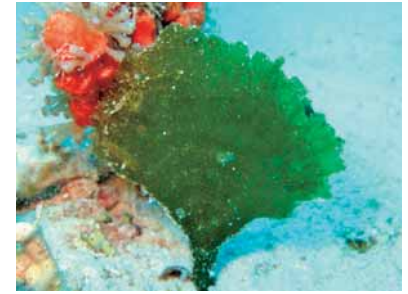
Halimeda complexe *minima*. © IRD/C.E. Payri



Udotea geppiorum. © IRD/J.-L. Menou



Caulerpa taxifolia (Iles des Pins). © IRD/C.E. Payri



Avrainvillea sp. © IRD/C.E. Payri



Lithophyllum proliferum. © IRD/C.E. Payri



Padina complexe *melemele*. © IRD/C. Geoffray

Plus classiques, les frondes en lames foliacées minces (*Umbraulva*) ou épaisses et digitées (*Halymenia*), ou filamenteuses (*Cladophora*), avec des structures ramifiées simples (*Dictyota*) à plus complexes (*Caulerpa*), voire hautement spécialisées, mimant feuilles et tiges comme chez les *Sargassum*.

Si la majeure partie d'entre elles sont des « algues molles », c'est-à-dire dépourvues de structure rigide, plusieurs groupes ont la capacité de former une trame calcaire par précipitation du carbonate de calcium de l'eau de mer dans les parois internes des cellules comme chez certaines algues rouges qui forment les Corallinales avec plus de 100 genres différents, ou algues vertes aux records plus modestes avec une vingtaine de genres, dont *Halimeda*, *Udotea*, *Neomeris*... Chez les algues brunes, seul de genre *Padina* précipite à la surface des frondes un fin dépôt de calcaire.

Enfin encore plus déroutant, ces nodules pierreux, formes singulières rondes ou branchues, construites par des algues rouges calcaires à partir d'un débris corallien (nucléus) autour duquel l'algue va se développer en couches concentriques sous l'action d'un courant modéré. Ces nodules libres appelés rhodolithes, lie de vin ou rose, tapissent les cuvettes des platiers ou forment les champs de maërl dans les fonds de lagons balayés par des courants modérés.



Penicillus sp. nov. © IRD/C.E. Payri

Les sargasses, un maquis au fond du lagon



Sargassopsis decurrens appartient à la famille des Sargassaceae. Cette espèce se reconnaît facilement grâce à sa morphologie particulière en arête de poisson ou sapin de Noël. Les vésicules aérifères (boules de Noël) des sargasses leur permettent de se tenir dressées et de flotter lorsque qu'un des axes se détache (tempêtes, senescence). © IRD/C. Geoffroy



Champs de sargasses dans le lagon sud. *Sargassum spinuligerum* y est l'espèce la plus abondante et peut atteindre 1,5 à 2 mètres de haut. Cette véritable forêt sous-marine est un habitat essentiel pour de nombreuses autres espèces d'algues, poissons, invertébrés et mollusques. © IRD/C. Geoffroy

Les espèces de la famille des sargasses (Sargassaceae) structurent un des habitats benthiques majeurs du lagon néo-calédonien à l'instar des forêts de grandes algues brunes des régions tempérées (fucales et laminaires). Leur canopée peut atteindre une hauteur d'1 à 2 m, formant ainsi un véritable maquis sous-marin qui joue un rôle essentiel dans le cycle biologique de nombreuses espèces d'animaux en leur apportant substrat, nourriture et refuge contre les prédateurs ou des conditions environnementales difficiles. Les algues de sargasses du lagon abritent ainsi une grande diversité d'invertébrés (amphipodes, polychètes, mollusques...) et jouent un rôle essentiel de nurseries pour de nombreuses espèces de poissons. Les sargasses sont très diversifiées morphologiquement. Certaines ressemblent à une branche de houx brune (par exemple *Sargassum ilicifolium*) alors

que d'autres font penser à un sapin de Noël aplati voire même à une arête de poisson (par exemple *Sargassopsis decurrens*) ! Elles se trouvent dans des habitats très diversifiés depuis la zone intertidale côtière jusqu'au récif-barrière. Elles forment des populations denses ou éparpillées sur les platiers côtiers, sur les platiers frangeants d'îlots, sur les fonds de lagon jusqu'à 30 m de profondeur, et sur le récif-barrière jusqu'à plus de 50 m de fond (-56 m dans le cas de *S. turbinarioides* à l'île des Pins). Elles se développent sur tous types de substrats durs : des fonds rocheux plus ou moins ensablés (par exemple *S. polyphyllum*) ou envasés, des fonds détritiques (par exemple *S. polycystum*), dans les anfractuosités des récifs et sur les enrochements artificiels (par exemple *S. aquifolium*).

Encadré 11

Les unicellulaires, « siphonnées » ces algues !



Avrainvillea sp. nov. © IRD/C.E. Payri



Rhipilia sp. nov. © IRD/C.E. Payri



Chlorodesmis sp. © IRD/C.E. Payri



Rhipilia penicilloides. © IRD/C.E. Payri

Qui aurait pu penser que les algues ci-contre ne sont en réalité qu'une seule et même cellule ? C'est pourtant ce qui caractérise les espèces appartenant à l'ordre des Bryopsidales. Malgré cette structure simple, leur diversité morphologique est incroyable, avec des spécimens pouvant mesurer plus de 10 cm de haut, et pouvant former des thalles très différents d'une famille à une autre, avec des parties si bien différenciées (rhizoïdes, stipe et lame comparables aux racines, tige et feuilles des plantes) que l'on ne pourrait croire qu'il s'agit d'un organisme unicellulaire. Ces algues sont pourtant constituées d'une seule cellule, plurinucléée et tubulaire que l'on nomme siphon, qui se ramifie ensuite en plusieurs branches partageant toujours le même cytoplasme. Et c'est l'agencement et l'organisation de ces siphons (pouvant s'entremêler, être parfaitement alignés voire coalescer ou encore rester libres), si différents d'une espèce à une autre, qui entraînent cette si grande diversité morphologique visible à l'œil nu.

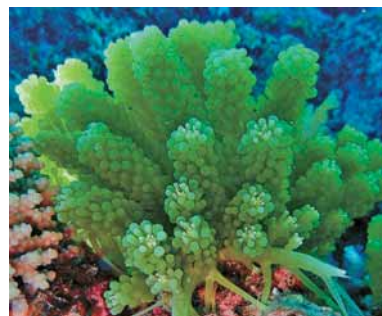
En Nouvelle-Calédonie, toutes les macroalgues sont des organismes benthiques, c'est-à-dire qui se développent en étant fixés à un support, ce dernier pouvant être un grain de sable.

On ne connaît à ce jour que deux espèces de macroalgues qui se développent sans jamais être fixées. Il s'agit de deux espèces de sargasses de la mer du même nom, située dans l'Atlantique nord. Ces algues pélagiques forment des radeaux de très grandes étendues. Depuis quelques années les îles des Caraïbes et les côtes du Brésil et d'Afrique de l'Ouest connaissent des échouages massifs de ces sargasses pélagiques sans que l'on ait pu à ce jour clarifier leur origine et expliquer ce phénomène récent.

Dans les lagons, il est fréquent de voir après une forte houle, flotter des sargasses ou d'autres espèces qui, après avoir été détachées de leur substrat, dérivent au gré des courants avant de s'échouer sur le rivage ou de disparaître dans les profondeurs.

Un monde de couleur

Les macroalgues sont communément désignées par leur couleur : on parle d'algues rouges, vertes et brunes, et même bleues ces dernières étant des bactéries (cyanobactéries) qui ne seront pas traitées ici. Pour faire simple, les trois grandes catégories de couleur renvoient aux trois grandes divisions, rhodophytes (algues rouges) et chlorophytes (algues vertes), qui forment deux branches divergentes mais appartenant à la même « lignée verte », et les phéophytes de la « lignée brune », bien distincte de la précédente. Trois types de pigments, chlorophylles (pigments verts), caroténoïdes (pigments orange et jaunes) et phycobilines (pigments rouges et bleus) suffisent à donner aux algues toutes les couleurs en fonction de leur concentration, semant parfois la confusion. Des algues rouges peuvent apparaître marron, tandis que des algues brunes peuvent prendre des couleurs verdâtres... Mais les combinaisons pigmentaires ne sont pas les seuls critères sur lesquels se basent la taxonomie ; les différents produits de la photosynthèse, les parois cellulaires, la forme et le nombre de flagelles chez les unicellulaires ou les organes de reproduction et les organites qui composent la cellule comme les plastes sont autant d'éléments pris en considération.



Caulerpa chemnitzia. © IRD/C.E. Payri



Dictyosphaeria cavernosa. © IRD/G. Lasne



Codium taylorii. © IRD/C.E. Payri



Distromium didymotrix. © IRD/C.E. Payri



Padina melemele. © IRD/C.E. Payri



Melanthalia vieillardii. © IRD/C.E. Payri



Platoma sp. © IRD/C.E. Payri



Callophycus serratus. © IRD/C.E. Payri

Elles sont partout...

Depuis les forêts de mangroves où, sur les racines des palétuviers, se niche la petite algue rouge *Bostrychia*, en passant par les herbiers littoraux, où prolifèrent de nombreuses espèces d'algues brunes comme les *Padina*, d'algues rouges comme les *Dichotomaria* et d'algues vertes dont les Caulerpes aux frondes digitées (par exemple *Caulerpa cupressoides*), plumeuses (par exemple *Caulerpa sertularioides* ou *C. taxifolia*), ou en grappe de raisin (par exemple *Caulerpa racemosa* et *C. chemintzia*).

En s'enfonçant vers les fonds lagonaires, on découvre sur les sables gris plusieurs espèces d'algues vertes, où se mêlent des *Halimeda* reconnaissables à leurs petits segments calcaires, des *Udotées* en forme d'éventail calcaire d'un vert tendre et des *Avrainvillea* vert foncé, dont la fronde dépourvue de calcaire à un toucher de velours, toutes plantées dans les sédiments par un pivot de rhizoïdes compacts. Les fonds rocheux sont généralement occupés par les algues à sargasses dont les petits flotteurs portent vers la surface les longues frondes qui abritent sous la canopée d'autres espèces d'algues brunes (*Lobophora*, *Dictyopteris*, *Hormophysa*...) pour former un écosystème particulièrement productif. Dans les récifs intermédiaires et les récifs-barrières les macroalgues molles se font plus discrètes bien qu'elles soient encore très nombreuses. C'est le domaine des algues vertes *Rhipilia* et *Chlorodesmis*, qui forment des pompons d'un vert intense au sommet des colonies coralliennes, ou encore des *Halimeda* qui s'étalent en longues draperies le long des parois des coraux massifs ou se dissimulent au contraire dans les interstices des coraux avec des espèces étranges, comme *Valonia ventricosa* (grosses billes vertes) ou *Dictyosphaeria cavernosa* (formant des cupules très compactes). Dans ces zones les moindres substrats durs sont cimentés par des encroûtements d'algues rouges qui consolident l'édifice. Après la barrière de corail débute la pente externe le long de laquelle vont se répartir les algues en fonction de la profondeur et du mouvement des eaux pour former des communautés jusqu'à plus de 100 m de profondeur. Quelle que soit leur couleur, elles sont toutes bien accrochées aux substrats durs ; les espèces aux frondes dressées se balancent dans le mouvement

incessant de l'eau comme la plupart des algues rouges, telles que *Gibsmithia*, *Dudresnaya*, *Predaea*, *Platoma* et autres Liagoraceae... d'autres au contraire étalent sur le substrat des lames arrondies fines d'un brun doré caractéristique des algues brunes de l'ordre des Dictyotales (*Distromium*, *Lobophora*, *Homeostrichus*...); les algues vertes sont majoritairement des *Halimeda* et des *Codium*, ces derniers étant tantôt ramifiés et dressés, tantôt adhérant fortement aux coraux. De nombreuses espèces se logent sous les surplombs ou tapissent les parois des excavations : il s'agit de nombreux *Peyssonnelia*, certains encroûtants, d'autres formant de grandes lames arrondies d'un rouge très sombre. On les distingue aisément des algues calcaires qui encroûtent les moindres surfaces, offrant une mosaïque de couleurs chaudes dans cet univers relativement sombre. À ces grandes formes imposantes d'algues rouges, s'opposent de petites espèces vertes graciles de quelques millimètres de haut et dont la diversité est inversement proportionnelle à la taille, c'est le monde des genres calcifiés (*Rhipidosiphon*) ou non (*Rhipiliopsis*, *Rhipiliella*), et dont bon nombre reste encore à décrire. Les macroalgues sont partout, vivant même à l'intérieur des squelettes de coraux et autres substrats carbonatés, formant que ce l'on appelle des « endolithes ». Par leur action perforante, ces algues provoquent une véritable carie superficielle de la roche et contribuent avec les autres organismes perforant tels que bivalves, éponges et vers, à façonner la morphologie récifale.

Bien qu'elles soient tributaires de la lumière, les macroalgues colonisent également la zone mésophotique, cette partie du récif au-delà de 70 m de profondeur et jusqu'à 125 m que quelques plongeurs expérimentés ont prospecté équipés de recycleurs alimentés par des mélanges de gaz adaptés. Les algues de cette zone sont presque toutes de nouvelles espèces de brunes *Distromium*, de rouges *Delisea*, *Phacelocarpus* et de vertes *Halimeda*.

Combien d'algues néo-calédoniennes ?

Il y aurait entre 7 000 et 15 000 espèces de macroalgues dans le monde. En Nouvelle-Calédonie les premières estimations portent ce nombre à 443 espèces dans le compendium publié en 2007.

Algues de la zone mésophotique



Phacelocarpus neurymenioides (-80 m de profondeur). © IRDJ.-L. Menou



Distromium sp. (-85 m de profondeur). © Biocénose/G. Lasne



Halimeda complexe *minima* (-100 m de profondeur). © IRDJ.-L. Menou

Cependant, cette estimation est très préliminaire car basée sur des collections limitées et des observations essentiellement morphologiques. Ce nombre ne cesse d'augmenter avec les nouvelles campagnes de collecte, des prospections répétées entre 40 et 60 m de profondeur et la généralisation des analyses génétiques. Il est probable que ce nombre atteigne, voire dépasse, le millier d'espèces. Il serait prétentieux de penser que l'inventaire des macroalgues de Nouvelle-Calédonie est achevé car, en dépit de l'effort de prospection développé dans tout l'archipel au cours des 15 dernières années, tous les sites n'ont pas été inventoriés de manière comparable et la grande région du lagon sud-ouest demeure à ce jour la mieux connue. Si la macroflore marine est de mieux en mieux étudiée, un grand nombre d'espèces nécessite toutefois d'être nommées selon le code de nomenclature botanique (c'est-à-dire un nom de genre suivi d'un nom d'espèce). En effet, la généralisation des analyses ADN et de l'outil barcoding a multiplié le nombre de taxon à une cadence très supérieure au temps nécessaire pour décrire les espèces. À titre d'exemple, le genre *Lobophora* (algue brune), recensé en Nouvelle-Calédonie par deux espèces jusqu'en 2007, en compte aujourd'hui près de 30, dont 10 sont nouvelles pour la science (encadré 12). À l'échelle mondiale le genre compte plus de 100 espèces, dont seulement une trentaine est décrite et nommée ; les autres sont répertoriées par des séquences ADN reliées à des spécimens. Cet état de fait pourrait être généralisé à l'ensemble des groupes étudiés confortant l'idée selon laquelle le nombre total d'espèces ne sera jamais connu ! Néanmoins, nous sommes capables de décrire des communautés d'espèces en fonction des grands types d'habitats ou de leurs affinités biogéographiques. À titre indicatif les quelques centaines d'espèces répertoriées à ce jour représentent 63 familles et 185 genres répartis de manière inégale entre les trois grandes divisions. Les algues rouges totalisent plus de la moitié des espèces ; viennent ensuite les algues vertes avec une très forte dominance des Bryopsidales et enfin les algues brunes, qui représentent moins d'un cinquième des espèces, mais constituent les plus grandes biomasses. Neuf familles totalisent plus de la moitié des espèces, tandis que de nombreuses autres affichent un petit nombre de représentants. De même, un grand nombre d'espèces sont relativement rares. Cette rareté biologique et écologique signalée pour les poissons, les mollusques et autres invertébrés semble être une règle. De même, le taux d'endémisme chez les algues est inférieur à 3 % comme pour la majorité des autres groupes biologiques.

Encadré 12
Semblables, mais différentes



Lobophora rosacea. © IRD/C. Vieira



L. hederacea. © IRD/C. Vieira



L. hederacea. © IRD/C. Vieira



L. hederacea. © IRD/C. Vieira



L. hederacea. © IRD/C. Vieira



L. obscura. © IRD/C. Vieira

L'identification des unités de la diversité biologique est essentielle en écologie fondamentale, dans la quantification de la biodiversité, mais également pour la biologie de la conservation. Cette identification est néanmoins rendue difficile par la présence d'espèces cryptiques – des espèces génétiquement distinctes, mais morphologiquement similaires. Cependant, le développement de la biologie moléculaire nous a permis de mettre en évidence une diversité cryptique particulièrement élevée dans le milieu marin. Ce n'est que récemment que nous tenons compte de cette diversité au sein des algues marines.

À titre d'exemple, derrière le nom *Lobophora variegata*, une petite algue brune associée aux récifs coralliens et prétendument présente dans toutes les mers chaudes, se cachait en réalité plus d'une centaine d'espèces. C'est également le cas de l'algue rouge *Portieria hornemannii*, qui en fait comprend plus de 90 entités génétiques distinctes. La mise en évidence récente de cette flore cryptique va nécessiter une réévaluation de la biodiversité algale, notamment dans les régions tropicales où cette biodiversité interspécifique atteint son maximum.

Quand l'histoire géologique et la géographie décident de la diversité

La flore marine néo-calédonienne est particulièrement riche, avec un nombre d'espèces aussi important qu'en Méditerranée pour une surface bien plus faible. Plusieurs raisons à cela. Tout d'abord la proximité du triangle de corail (Philippine, Indonésie, Papouasie Nouvelle-Guinée), zone qui concentre la plus forte biodiversité marine au monde, une diversité d'habitats exceptionnelle avec plus de 150 unités géomorphologiques et enfin un contexte océanographique et climatique qui offre un gradient tropical – sub-tempéré, voire tempéré, du nord au sud, avec une région sud-ouest influencée par des remontées d'eaux froides (*upwelling*) alors que les eaux qui baignent la côte Est enregistrent quelques degrés centigrades de plus. Ainsi, les algues des îles Loyauté partagent moins de 25 % de leurs espèces avec le reste de l'archipel et montrent une très forte affinité avec les flores du Vanuatu, des Salomon et de la Papouasie Nouvelle-Guinée. A contrario, le Grand Lagon Sud qui englobe l'île des Pins et la Corne Sud abrite des espèces observées à Lord Howe (Australie) et sur les côtes ouest de l'Australie, et caractéristiques des récifs coralliens sub-tempérés.



Bellotia simplex décrite de la Baie de Saint Vincent, côte ouest de la Grande Terre. Canal Woodin, 2015. © IRD/J.-L. Menou

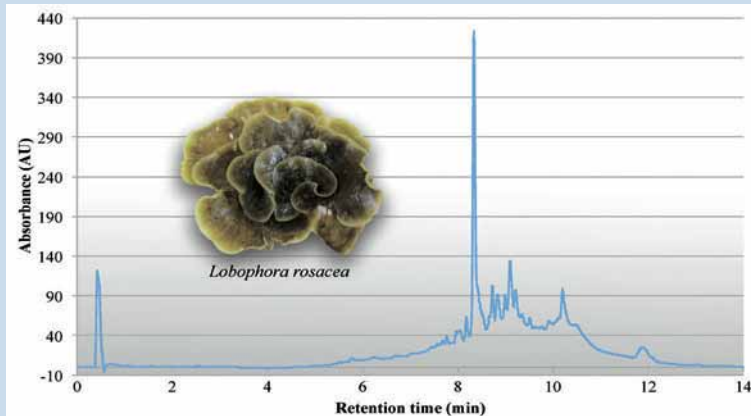
Certains genres, comme *Melanthalia*, une grande algue rouge, ont une répartition restreinte au sud de la Nouvelle-Calédonie, de l'Australie et au nord de la Nouvelle-Zélande. Cet endémisme subrégional est interprété comme un vestige du Gondwana. Chaque grande région de l'archipel néo-calédonien possède quelques taxons caractéristiques que l'on ne trouve que là. Le genre *Penicillus*, une algue verte à l'allure de pinceau, n'a été observé que dans les fonds sableux des atolls des Chesterfield ; alors qu'*Apjohnia*, une algue verte en forme de sapin, n'est présente qu'à l'île des Pins. L'ordre des Sporochnales (*Bellotia*, *Nereia*) souligne la ressemblance des flores marines néo-calédoniennes et australiennes. Ce sont des algues brunes très élégantes aux extrémités en forme de petits pompons et au toucher gluant, très diversifiées en genres et en espèces que l'on trouve dans les fonds de baies riches en sédiments terrigènes. Et puis il y a tout un florilège d'espèces en commun avec l'archipel des Ryukyu au sud du Japon ; la plupart de ces espèces, qui affectionnent les petits fonds au Japon, se développent plus profondément (30 m) en Nouvelle-Calédonie en raison de la température plus fraîche en profondeur. Le plus bel exemple est celui de *Padina stipitata* du banc Gail au sud de la Grande Terre, dont les séquences ADN sont strictement les mêmes que celles des spécimens de la localité type au Japon.

Les données taxonomiques sont trop fragmentaires à l'échelle du bassin du Pacifique pour pouvoir tirer des conclusions sur la limite des aires de répartition géographique des espèces d'algues. Toutefois, les connaissances acquises grâce à l'étude phylogénique moléculaire de certains groupes montrent que la flore marine néo-calédonienne appartient à la région du Pacifique sud-ouest, qui englobe la mer de Corail à l'ouest et l'arc mélanésien qui s'étire depuis les îles Salomons jusqu'aux îles Fidji à l'est et qu'elle partage aussi une part de sa biodiversité avec les autres régions du bassin du Pacifique.

Pour expliquer son exceptionnelle biodiversité, il faut remonter le temps, jusqu'aux périodes de régression du niveau de la mer, au cours desquelles l'archipel néo-calédonien a probablement été une zone de refuge tout comme le triangle de corail et où se sont accumulées au fil du temps de nombreuses espèces liées aux récifs coralliens.

Encadré 13

Une chimie complexe, un équilibre fragile



Profil métabolomique de l'algue brune *Lobophora rosacea*, communément présente dans le lagon de Nouvelle-Calédonie souvent associée aux coraux branchus.

Au sein des écosystèmes coralliens, les interactions sont largement médiatisées chimiquement, notamment entre les organismes benthiques. Les animaux marins utilisent des signaux chimiques par exemple dans la régulation des comportements sociaux et de reproduction, ou encore dans la reconnaissance des aliments. Afin d'éviter, de minimiser ou de tolérer les dommages causés par des herbivores, les algues ont développé plusieurs types d'adaptation réduisant leur attrait, et les défenses chimiques sont une des stratégies les plus employées par les algues tropicales. L'arsenal chimique dont elles disposent agit non seulement comme barrière chimique face à de multiples agresseurs (herbivores, bactéries, épiphytes, pathogènes), mais peut également s'avérer une « arme » redoutable dans la compétition pour l'espace avec d'autres organismes benthiques comme les coraux, notamment suite à des perturbations fragilisant ces écosystèmes. Comme pour les coraux, les interactions chimiques jouent un rôle important dans la reproduction et le recrutement des algues. Mais nous n'avons pour le moment qu'exploré la partie visible de l'iceberg, et avons encore énormément à découvrir sur les fonctions biologiques et écologiques des composés chimiques des algues marines.

Bonnes ou mauvaises algues ?

Les macroalgues sont souvent, à tort, associées à des dégradations du milieu. Comme indiqué plus haut elles sont un maillon indispensable du système au point qu'il serait plus exact de qualifier ces écosystèmes de récifs algo-coralliens. Toutefois, la prolifération anormale de certaines communautés algales peut signer un déséquilibre écologique, notamment quand les algues prennent le dessus des coraux vivants. Les algues sont-elles alors la cause ou le résultat de la disparition des coraux ? Cette question revêt un enjeu majeur au moment où la communauté internationale alerte sur la régression des surfaces coralliennes dans le contexte des changements globaux. Les changements de communauté décrits dans de nombreuses régions du monde semblent pour le moment épargner globalement l'écosystème corallien néo-calédonien, mais pour combien de temps encore ? L'accroissement des activités humaines sur les littoraux est une réalité et, si les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie jouissent encore d'un état de santé bon, voire excellent, pour la majorité d'entre eux, les régions péri-urbaines montrent quelques stigmates de dégradation, avec notamment des interactions biologiques entre les algues et les coraux au détriment de ces derniers. Les algues ont des capacités de croissance et de reproduction bien supérieures à celles des coraux ; aussi, lorsque pour diverses raisons les colonies coralliennes meurent, elles offrent de nouvelles surfaces colonisables par les algues. Le blanchissement corallien, les maladies des coraux, l'étouffement des polypes coralliens par les apports de particules terrigènes sont autant d'agents causant la mort des coraux. Si les conditions environnementales du milieu ont changé au point de favoriser la croissance des algues et limiter de fait le recrutement corallien, alors les proliférations d'algues molles peuvent être associées à la dégradation du récif (encadré 13).

Il n'y a pas de bonnes ou de mauvaises algues ; elles ont toutes un rôle et une fonction dans l'écosystème corallien. Comme tous les autres organismes, elles ont développé au cours de leur propre histoire évolutive des traits biologiques fonctionnels qui leur permettent de se maintenir dans leur milieu. Les algues sont un réservoir inestimable de substances bioactives, dont il n'est pas facile de déterminer les mécanismes d'action sur leur environnement, mais

dont on sait grâce à l'écologie chimique qu'elles sont des voies de communication régissant les interactions biologiques. De nombreuses Dictyotales produisent des polyphénols qui éloignent les prédateurs, d'autres entraînent la mort des polypes coralliens comme cela fut mis en évidence chez *Lobophora hederacea* en Nouvelle-Calédonie. Si certaines algues rouges calcaires sont connues pour tuer les coraux avec lesquels elles entrent en compétition pour l'occupation de l'espace, comme dans le cas du *Pneophyllum conicum*, d'autres du même groupe *Titanoderma* jouent un rôle important dans la fixation des jeunes larves de coraux. Les mécanismes mis en jeu sont mal connus et la production de molécules attractives n'est pas exclue.

Les algues, source d'inspiration

Avec un millier d'espèces, voire plus, les algues des lagons et récifs néo-calédoniens offrent un terrain fertile pour de nombreuses recherches. Depuis les premiers travaux des missionnaires et des naturalistes amateurs de la fin du XIX^e siècle, les connaissances se sont accumulées. Au fil des disciplines et des approches méthodologiques, différentes facettes de cette diversité ont été révélées. Aux travaux de taxonomie indispensables pour connaître ce que l'on cherche à protéger, d'autres approches à l'interface des disciplines ont levé un coin du voile sur les questions qui se posent autour du devenir de ces communautés dans le contexte des changements globaux. Comprendre leur histoire évolutive, analyser les interactions biologiques entre les espèces de macroalgues et les autres organismes des récifs, mais aussi rechercher des molécules d'intérêt pour l'homme dans ce réservoir de molécules complexes produites par les algues pour grandir, se défendre et se reproduire, voilà le champ de recherche qui s'ouvre aux phycologues (encadré 14).

Encadré 14

Spécialités et étymologie

Les scientifiques qui étudient les algues sont appelés des « phycologues » et non des « algologues » qui de leur côté étudient la douleur ! En français, le terme « algue » est issu du latin « algae » alors que les termes « algologue » et « phycologue » sont issus du grec ancien : « algos » (douleur), que l'on retrouve aussi par exemple dans le terme « antalgique », « phycos » (algues) et « logos » (étude), que l'on retrouve par exemple dans « musicologue ».

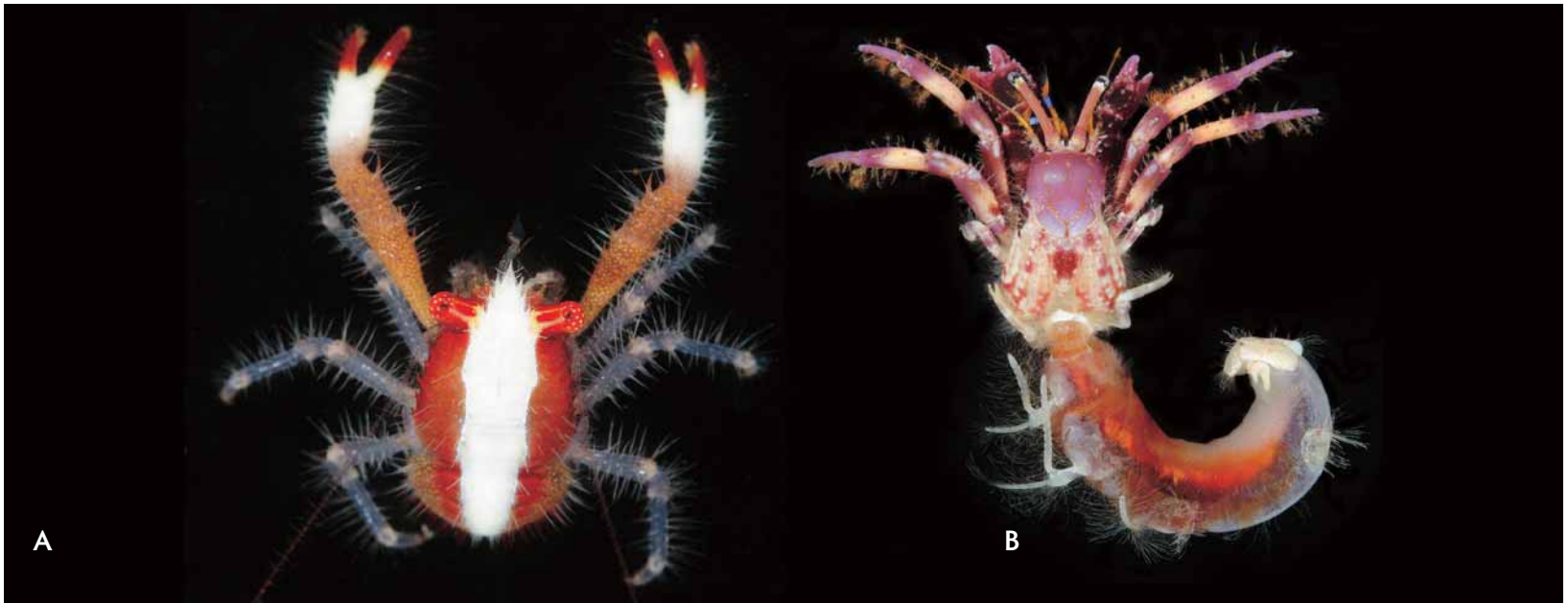
Références bibliographiques

- DIJOUX L. *et al.*, 2012 Diversity of *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta) in New Caledonia: a Combined Morphological and Molecular Study. *Journal of Phycology*, 48 (6) : 1465-1481.
- MATTIO L., PAYRI C.E., 2009 Taxonomic revision of *Sargassum* species (fucales, *phaeophyceae*) from New Caledonia based on morphological and molecular analyses. *Journal of Phycology*, 45 (6) : 1374-1388.
- PAYRI C. E., 2007 « Revised checklist of marine algae (*Chlorophyta*, *Rhodophyta* and *Ochrophyta*) and seagrasses (*Marine Angiosperma*) of New Caledonia ». In : Payri C.E., Richer de Forges R., éd., *Compendium of marine species from New Caledonia*, IRD-Nouméa, Documents scientifiques et techniques, II (7), 2^e éd. : 95-112.
- VIEIRA C. *et al.*, 2014 Toward an inordinate fondness for stars, beetles and Lobophora? Species diversity of the genus *Lobophora* (Dictyotales, *Phaeophyceae*) in New Caledonia, *Journal of Phycology*, 50 (6) : 1101-1119.

Chapitre 10

Les invertébrés marins de Nouvelle-Calédonie

Gustav Paulay



A : *Galathea n. sp.*, une espèce nouvelle de Galathée de Nouvelle-Calédonie. B : *Calcinus spicatus*, une espèce endémique subtropicale méridionale ; l'espèce s'étend de la Nouvelle-Galles du sud aux îles Gambier. © G. Paulay

Une biodiversité insoupçonnée

La faune marine de Nouvelle-Calédonie est l'une des plus étudiées et des plus diversifiées du Pacifique, avec plus de 9 000 espèces recensées dans la littérature. Cependant, une grande partie des recherches scientifiques se sont concentrées sur les eaux profondes, tandis que les organismes récifaux ont été moins étudiés.

Des études faunistiques et taxinomiques ciblées démontrent néanmoins que les récifs néo-calédoniens sont parmi les plus riches

d'Océanie. Par exemple, alors que seules quatre espèces de langoustines du genre *Galathea* avaient été recensées en Nouvelle-Calédonie, une étude publiée en 2015 a porté ce chiffre à 34 espèces, dépassant ainsi toute autre région du monde. Bien que la plus grande diversité du genre se situe dans les zones récifales, la moitié des espèces néo-calédoniennes proviennent des eaux profondes, suggérant qu'il reste encore beaucoup à documenter, comme démontré par la description récente d'une nouvelle espèce. La faune récifale néo-calédonienne est également remarquable par ses diverses relations biogéographiques et son endémisme significatif.

Une richesse exceptionnelle en habitats

Les récifs abritent la plus grande biodiversité marine grâce à leur complexité structurelle offrant divers micro-habitats où loge une variété déconcertante d'organismes. Les récifs sont avant tout complexes à l'échelle microscopique – une seule tête de corail peut héberger des centaines d'espèces animales. Cette complexité est encore accrue dans les grands systèmes récifaux et à diverses échelles où se crée une mosaïque d'environnements selon l'exposition, la profondeur, la distance à la côte et aux eaux océaniques, etc. La diversité des habitats et des espèces augmente donc rapidement avec la taille et la complexité des récifs.

Avec la deuxième plus longue barrière de corail au monde, la Nouvelle-Calédonie fait partie des grands hotspots de la diversité marine. Les récifs de l'archipel s'étendent des eaux tropicales aux eaux subtropicales, et des récifs océaniques aux baies envasées sous l'influence des apports terrigènes. La géologie complexe de la Grande Terre crée des habitats uniques et inhabituels qui abritent une vie marine saisissante. Les baies envasées abritent des coraux fluorescents qui flottent littéralement sur la vase (encadrés 6 et 7), les coraux mous et les éponges s'ancrent dans les sédiments, tandis que les cauris sont déformés et plus foncés (mélaniques), probablement en raison de l'impact des métaux lourds lessivés des roches ultramaïfiques. À l'opposé, les récifs autour des îles calcaires comme Maré et les récifs océaniques d'Entrecasteaux sont à l'extrémité océanique du spectre récifal. La diversité des habitats récifaux y est plus grande que n'importe où ailleurs en Océanie, à l'exception de la Nouvelle-Guinée.

Le lien entre biodiversité et latitude

En plus de la taille et de la diversité des habitats, la géographie et l'âge des paysages sous-marins sont des facteurs importants de diversité biologique. Ainsi, on observe un changement net de la diversité dans le Pacifique selon la latitude et la longitude. La diversité à l'échelle mondiale culmine dans la région indo-malaise du Pacifique ouest, alors qu'elle diminue vers l'est à travers le Pacifique. La Nouvelle-Calédonie se situe proche de ce centre de diversité mondiale.

La relation inverse entre la diversité et la latitude est le schéma biogéographique le plus frappant sur Terre. Les tropiques abritent la plus grande diversité, mais la plupart des espèces tropicales se répartissent largement entre les tropiques du Cancer et du Capricorne et il y a peu de différenciations dans la diversité au sein de cette zone. Autour des tropiques, une faune supplémentaire, subtropicale, fait son apparition, et de nombreuses espèces sont restreintes à une étroite ceinture latitudinale. La Nouvelle-Calédonie est au carrefour de ces deux grands biomes, enrichie par des espèces de ces deux régions. Elle abrite une faune tropicale indo-pacifique, ainsi que des espèces qui vivent exclusivement dans une bande étroite allant de l'Australie subtropicale jusqu'à Pitcairn et à l'île de Pâques. Une partie de cette faune subtropicale a une distribution anti-tropicale, mettant ainsi en évidence des liens intéressants avec le nord-ouest du Pacifique et le biote régional japonais.

La biodiversité cachée

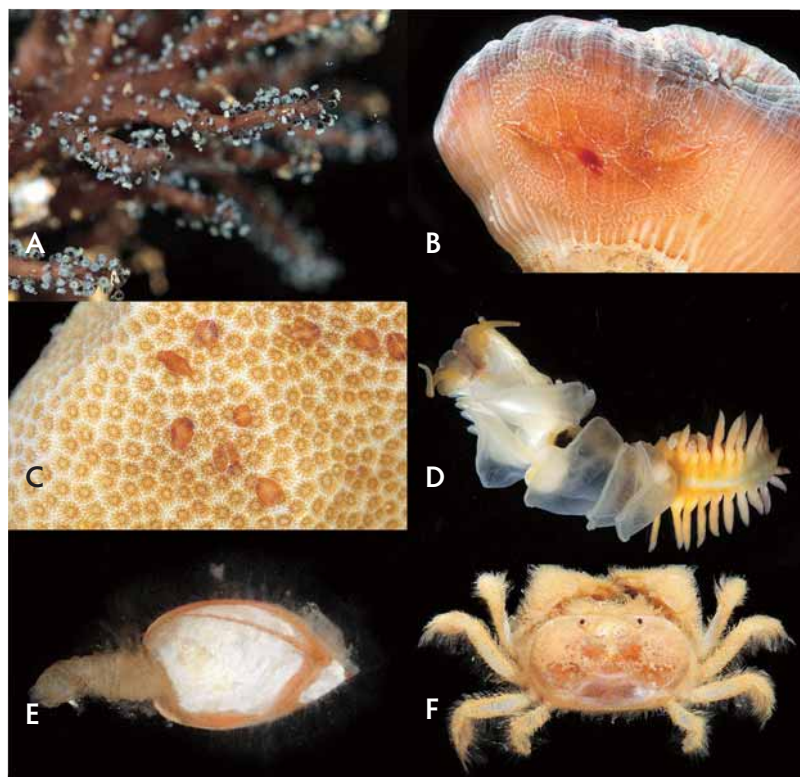
La diversité tend à s'accumuler avec le temps – les jeunes écosystèmes ne sont pas aussi riches que les anciens. La Nouvelle-Calédonie est le seul microcontinent tropical en Océanie, un fragment de Gondwana plus ancien que les îles océaniques du Pacifique. Alors que l'île a subi une submersion et qu'elle a émergé depuis l'Oligocène, les habitats peu profonds ont probablement persisté dans la région depuis le Mésozoïque. L'impact de l'âge sur la diversité et l'endémisme du biome terrestre de Nouvelle-Calédonie est très connu. La présence de nombreuses lignées anciennes endémiques suggère que l'âge géologique joue un rôle important comme cela a été particulièrement bien démontré pour le biome des eaux profondes. Le grand système de barrière récifale lui-même est un produit du temps et contraste avec la diversité plus limitée des récifs et des habitats entourant les jeunes îles volcaniques du Vanuatu voisin.

L'endémisme marin reste peu exploré autour des récifs néo-calédoniens. Il y a des espèces endémiques très évidentes, comme l'holothurie *Holothuria altaturricula*, mais dans l'ensemble le niveau d'endémisme est modeste (environ 5 % dans les holothuries en eaux

peu profondes). Toutefois, la révolution de la taxonomie moléculaire a montré que de nombreuses espèces que l'on croyait répandues sont en réalité des complexes de formes endémiques qui ont échappé aux taxonomistes précédents. Par exemple, les travaux génétiques ont montré que le gastéropode *Astralium* « *rhodostoma* » en Nouvelle-Calédonie, correspond à deux espèces, toutes deux endémiques.

La symbiose est une source majeure de diversité dans tous les écosystèmes, et en particulier sur les récifs. Les hôtes sont divers, avec l'abondance des grandes éponges, des cnidaires, des échinodermes et des bâtisseurs de tubes comme les polychètes

chaetoptères. Certains des taxons les plus diversifiés de Nouvelle-Calédonie sont symbiotiques, tels que les crabes galathoïdes, les gastéropodes eulimidés et les palourdes galeommatoidienne. Les symbiotes comprennent également des groupes animaux inhabituels tels que les Aceola (vers plats), les cténophores et les Entoprocta. Le genre polychète *Chaetopterus* est plus abondant et diversifié en Nouvelle-Calédonie que partout ailleurs dans les tropiques. L'un de ses symbiotes, *Tetrias fischerii*, a été décrit à partir d'un spécimen provenant de Nouméa et connu jusqu'à présent uniquement à partir d'un seul holotype sec, pourtant il s'agit d'un des crabes les plus communs autour de Nouméa.



Symbiontes inhabituels.

A : *Loxosomella* n. sp., un entoprocte sur une éponge.

B : Le cténophore benthique *Coeloplana* n. sp. symbiotique sur le corail *Trachyphyllia geoffroyi*.

C : L'acoèle *Waminoa* ? sur *Porites*.

D : Le polychète *Chaetopterus luteus* à l'extérieur de son tube.

E : *Dianajonesia* sp., un pousse-pied symbiotique sur *Nautilus macromphalus*.

F : *Tetrias fischerii*, un crabe (pea crab) symbiotique avec *Chaetopterus*. © G. Paulay



Exemples de la faune bivalve galeommatoidienne très riche de Nouvelle-Calédonie. Ces petites palourdes, typiquement symbiotiques, constituent le groupe de bivalves le plus diversifié de Nouvelle-Calédonie. © G. Paulay

La biodiversité exceptionnelle des mollusques en Nouvelle-Calédonie

Philippe Bouchet



Endémique de Nouvelle-Calédonie, le nautilus *Nautilus macromphalus* appartient à un groupe de céphalopodes que l'on qualifie souvent de « fossiles vivants », représentés dans la nature actuelle par cinq espèces. Les animaux vivent en eau profonde et remontent la nuit le long de la pente externe du récif-barrière, Chesterfield, 2015. © IRD/C.E Payri

On compare souvent les récifs coralliens aux forêts tropicales : ce sont les deux grands écosystèmes de la planète les plus riches en espèces. Numériquement, ces espèces sont pour l'essentiel des invertébrés. À ce jour ce ne sont pas moins de 9 000 espèces d'invertébrés qui ont été inventoriées dans les écosystèmes marins côtiers de Nouvelle-Calédonie. Cette exceptionnelle biodiversité peut être abordée à travers quelques mots-clés : richesse, rareté, singularité et endémisme.

Richesse de la biodiversité

À l'exception des coraux, ce sont sans aucun doute les mollusques et les crustacés décapodes qui ont donné lieu aux études les plus

soutenues en matière d'inventaire de la biodiversité récifale et lagonaire en Nouvelle-Calédonie. Au-delà des mollusques et des crustacés décapodes, les échinodermes, les gorgones, les ascidies et les spongiaires ont été la cible de recherches menées dans les lagons de Nouvelle-Calédonie dans le cadre de programmes de chimie des substances naturelles conduits dans les années 1975 à 2000. Enfin, le compartiment « parasite » a fait l'objet d'une étude monumentale – mais encore très parcellaire –, en particulier sur les helminthes (monogènes) des mérours et des loches (Serranidae).

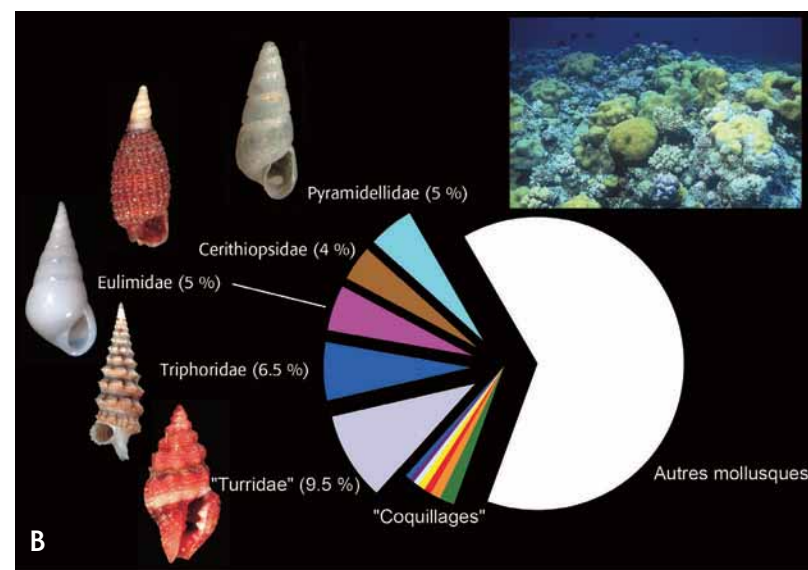
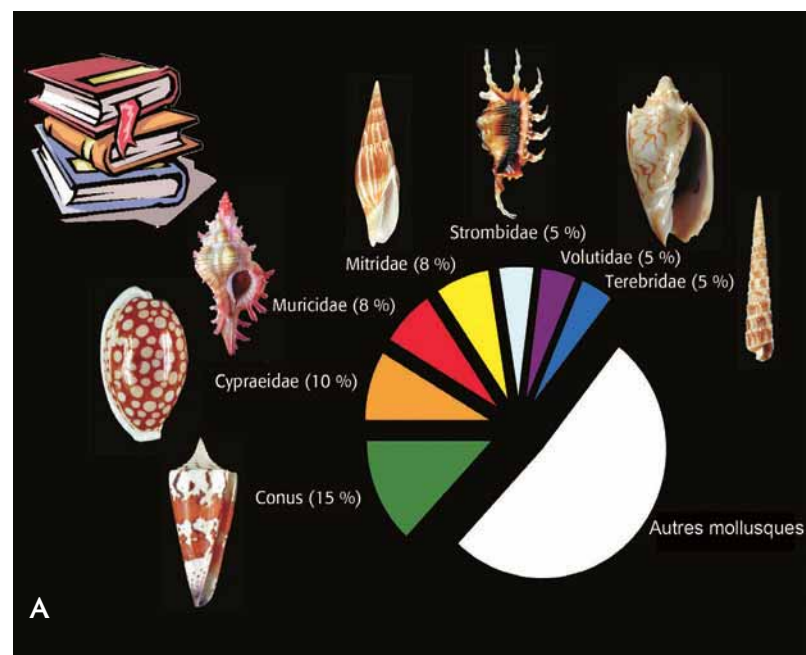
Quatre sites en particulier – Koumac et Nouméa, sur la côte Ouest ; Touho, sur la côte Est ; et Lifou, aux îles Loyauté – ont fait l'objet d'un échantillonnage intensif des mollusques, mettant en œuvre des moyens

de collecte (suceuse, panier de brosse) performants pour la petite faune cryptique, suivis d'un effort de tri considérable. À titre d'exemple – qui est devenu un modèle en matière de macro-écologie –, 2 738 morpho-espèces de mollusques ont été documentées au terme d'un inventaire représentant 400 journées-personnes sur 29 500 ha à Koumac, établissant le « record du monde » du nombre d'espèces d'un site marin côtier tropical. Pour autant, ce chiffre reflète davantage l'effort d'échantillonnage et de tri qu'une exceptionnelle richesse intrinsèque : les mêmes méthodes appliquées à d'autres sites au Vanuatu, en Papouasie Nouvelle-Guinée et aux Philippines conduisent à des chiffres comparables, sinon supérieurs. La plupart de ces espèces sont petites ou très petites : à peine 10 % ont une taille adulte supérieure ou égale à 40 mm (les « coquillages »), alors qu'un tiers mesure moins de 4 mm dans leur plus grande dimension.

De nombreuses espèces rares

L'étude conduite à Koumac démontre une très grande hétérogénéité spatiale, puisque 32 % des espèces n'ont été trouvées que dans une seule des 42 stations échantillonnées. Elle démontre aussi le poids des espèces rares : 20 % des espèces sont représentées par des singletons (spécimens uniques), et 48 % par cinq spécimens ou moins. Les projections des estimateurs de biodiversité suggèrent en fait que le nombre réel d'espèces présentes sur le site de Koumac est de l'ordre de 3 500 à 4 000.

Ces chiffres phénoménaux s'expliquent par l'extrême diversité au sein des familles spécialisées : commensaux, associés et parasites. Alors que les livres de « coquillages » illustrent mitres, strombes, térébres et cônes, ceux-ci comptent au final pour moins de 10 % de la diversité des mollusques récifaux, dont les gros bataillons sont en fait constitués d'Eulimidae (parasites d'échinodermes), Triphoridae et Cerithiopsidae (mangeurs de démosponges), Pyramidellidae (ectoparasites d'autres invertébrés) et turrinés (chasseurs de polychètes).



On assimile souvent les mollusques aux « coquillages ».

A : De très nombreux ouvrages donnent une représentation biaisée de leur diversité, composée de cônes, porcelaines, mitres et strombes.

B : En réalité, la diversité des mollusques se situe principalement dans les familles de micro-gastéropodes – commensaux, associés et parasites. © P. Bouchet

Singularité des écosystèmes selon les côtes

La Nouvelle-Calédonie s'étend sur cinq degrés de latitude. La Grande Terre présente un contraste saisissant entre une côte au vent, avec des petits fleuves torrentueux charriant des sédiments terrigènes, et une barrière récifale très discontinue fermant un lagon profond ; et une côte sous le vent, avec des fleuves de faible débit, et une barrière récifale coupée de peu de passes, fermant un lagon peu profond. Les îles Loyauté, les récifs Bellona et Chesterfield n'ont ni lagon (à l'exception notable d'Ouvéa), ni barrière récifale, ni rivières. Il s'ensuit des différences relativement considérables entre les deux côtes de la Grande Terre et celles des îles et récifs détachés, qui se reflètent dans la composition faunistique de leurs écosystèmes côtiers.

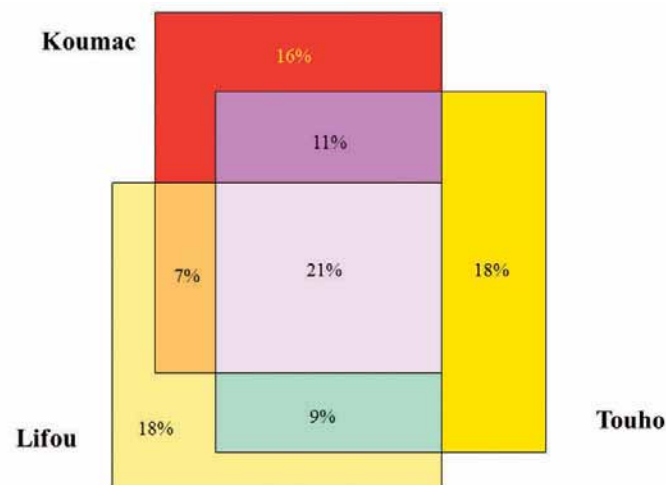
Ainsi, 21 % seulement des espèces sont partagées par les trois sites de Koumac, Touho et Lifou, et 52 % des espèces sont présentes seulement sur un seul des trois sites. De ce fait, à la grande richesse locale des récifs de Nouvelle-Calédonie se superpose une grande disparité géographique.



Les représentants de la famille des Eulimidae sont tous des parasites - temporaires ou permanents, externes ou internes - d'échinodermes. Toutes les classes sont parasitées. Ici une espèce du genre *Echineulima* sur un oursin du genre *Heterocentrotus*. Noter le dimorphisme sexuel - le mâle (flèche) est distinctement plus petit que la femelle. © W. Rudman

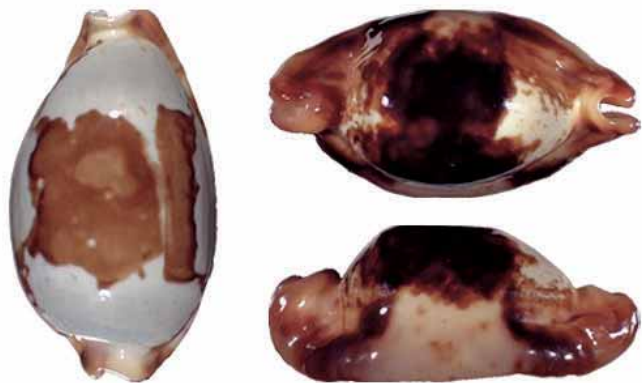
Un faible niveau d'endémisme

La Nouvelle-Calédonie – tout comme les îles hautes de Polynésie française, d'ailleurs – est célèbre pour le très haut niveau d'endémisme de sa faune et de sa flore terrestres : de 40 à 100 % selon les taxons. Le niveau d'endémisme des invertébrés marins côtiers est, par comparaison, extrêmement faible : sans aucun doute moins de 5 %, et peut-être même seulement 2 à 3 %. Certes, l'intensité des recherches conduites en Nouvelle-Calédonie fait qu'un nombre important d'espèces n'est connu que de Nouvelle-Calédonie, mais cet endémisme apparent cache la qualité insuffisante des inventaires conduits dans les archipels et récifs voisins. Ainsi, A. Cecalupo et I. Perugia viennent de décrire 64 nouvelles espèces de gastéropodes Cerithiopsidae de Nouvelle-Calédonie (encadré 15) ; il serait trompeur de considérer ces 64 espèces comme endémiques, en l'absence d'études comparables aux Salomons ou sur la Grande Barrière australienne. Si l'on s'en tient aux espèces dont la répartition est significativement restreinte à la Nouvelle-Calédonie, il y a malgré tout de véritables endémiques, et même des micro-endémiques.



Ne pas mettre tous ses oeufs dans le même panier ! C'est l'enseignement tiré de la comparaison de trois sites échantillonnés de manière très approfondie, à Koumac (côte Ouest), Touho (côte Est) et Lifou (îles Loyauté). Sur 1 711 espèces de mollusques appartenant à 17 familles, seules 21 % sont présentes sur les trois sites, tandis que 52 % sont présentes sur un seul site. La notion de « site représentatif » n'est pas fondée scientifiquement - ce qui est évidemment lourd de conséquences en termes de stratégie d'aires protégées. © P. Bouchet

Ainsi la volute *Cymbiola rossiniana* (« volute de l'île des Pins ») a une répartition limitée à l'extrême sud des récifs de Nouvelle-Calédonie, de l'île des Pins au secteur de Nouméa ; de même, *Cymbiola deshayesiana* a une répartition limitée au lagon nord et *Cymbiolacca thatcheri* et *Lyria grangei* sont des endémiques des Chesterfield au milieu de la mer de Corail. Les volutes sont caractérisées par un développement larvaire intracapsulaire, sans phase de dispersion planctonique, ce qui explique que quatre des cinq espèces de volutes de Nouvelle-Calédonie soient endémiques avec des distributions (très) restreintes. Si l'on examine d'autres groupes de gastéropodes bien inventoriés, 13 des 150 espèces (soit 8,5 %) de Muricidae recensés de Nouvelle-Calédonie dans la tranche 0-100 m peuvent être considérés comme endémiques. Par contre, deux seulement des 93 espèces de cônes (gastéropodes Conidae) et aucune des 69 espèces de porcelaines (gastéropodes Cypraeidae) recensées de Nouvelle-Calédonie n'est endémique. Il faut cependant pondérer ce faible niveau d'endémisme par le fait que la quasi-totalité des espèces récifales de Nouvelle-Calédonie – et d'ailleurs – sont définies par une approche strictement morphologique, et il est probable que des espèces aujourd'hui



Particulièrement recherchées des collectionneurs, les porcelaines niger et rostrées sont emblématiques des coquillages de Nouvelle-Calédonie. Le phénomène de nigérisation et rostration n'affecte, à des degrés divers, que certains individus, et uniquement dans le lagon sud de la Grande Terre. Il a été suggéré que le nickel, ou encore les températures hivernales, pouvaient être responsables du phénomène, qui n'a pas vraiment fait l'objet d'études scientifiques. À droite, spécimen niger et rostré, à gauche spécimen « normal » de *Bistolida stolidata*. © F. Lorenz

réputées être des espèces à grande répartition se révéleront, après séquençage, être des complexes d'espèces dont certaines à répartition plus restreinte, voire endémiques.

Au terme de 40 ans de recherches continues sur la faune et la flore marines de Nouvelle-Calédonie, le verre de l'inventaire et de la description des espèces est à moitié plein, et l'archipel attire les scientifiques du monde entier pour la richesse et l'intégrité de ses écosystèmes lagunaires et récifaux : un kilomètre carré d'écosystèmes lagunaires et récifaux en Nouvelle-Calédonie renferme plus d'espèces que toute la Méditerranée ! Mais le verre est aussi à moitié vide : le nombre réel d'espèces présent en Nouvelle-Calédonie est probablement 5 à 10 fois supérieur aux 9 000 espèces d'invertébrés inventoriées, et il reste beaucoup à faire pour mieux comprendre cet incroyable empilement d'espèces.



Sucuse et panier de brossage : deux outils non conventionnels, mais redoutablement efficaces d'échantillonnage du petit benthos en plongée, sur fonds durs comme sur fonds meubles. © DR

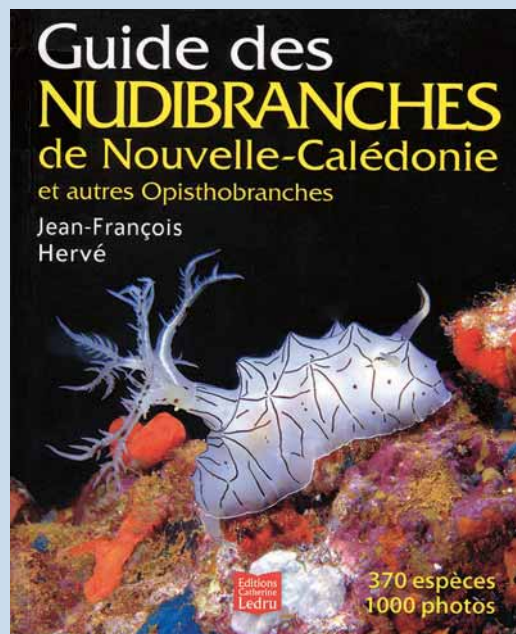


Le cône omaria (*Conus omaria*) est un prédateur carnivore (à droite) qui se nourrit strictement de mollusques avec une préférence pour les strombes (à gauche). Il projette sur sa proie un dard relié à une glande remplie d'un venin très puissant. Le cône avale ensuite sa proie par une trompe ou proboscis de grande taille et il la digérera lentement grâce aux enzymes qu'il sécrète. Chesterfield, -15 m, juillet 2008. © IRD/J.L. Menou

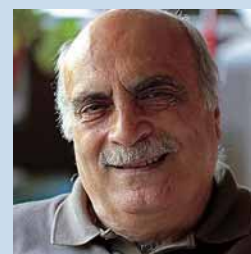
Encadré 15 Le rôle des amateurs

En biologie marine comme en entomologie ou en botanique, les amateurs jouent un rôle essentiel dans l'inventaire et la description de la biodiversité. Certains groupes ont davantage la faveur des amateurs que d'autres. Certes, les mollusques concentrent à eux seuls une part importante de l'expertise taxonomique non académique, mais nous vivons une époque où les gens sont globalement plus diplômés, ont davantage de loisirs, et – grâce à Internet – plus facilement accès à la littérature scientifique ; l'utilisation d'outils tels que la microscopie électronique à balayage s'est également démocratisée ; il n'y a finalement que les

techniques moléculaires qui restent hors du champ des amateurs. Conséquence de tout ce qui précède : des vocations de taxonomistes amateurs éclosent dans tous les compartiments de la biodiversité : mollusques, bien sûr, crustacés, échinodermes, mais aussi bryozoaires ou hydraires. Un malacologue amateur n'est pas un « collectionneur de coquillages », même si beaucoup sont venus à la malacologie par ce canal. Comme un professionnel académique, un amateur crée des connaissances nouvelles et publie ses résultats dans des revues spécialisées. Comme un professionnel académique, un taxonomiste amateur est souvent spécialisé dans l'étude d'une famille, et la description d'espèces nouvelles est souvent le moteur de sa passion : entre 2000 et 2015, 57 % des nouvelles espèces de mollusques marins ont été décrites par des amateurs. Si l'on considère le faible soutien institutionnel et programmatique à l'inventaire de la biodiversité, il est clair que la place des non-professionnels doit être reconnue et encouragée.



Les nudibranches sont un des sujets favoris des plongeurs, dont certains deviennent des experts sur le groupe. L'auteur du Guide des Nudibranches de Nouvelle-Calédonie est médecin à Nouméa ; avant lui – et avant l'ère de la plongée –, Jean Risbec avait, dans les années 1930, été professeur de mathématiques au lycée Lapérouse. *Verconia catalai*, décrit de Nouvelle-Calédonie – mais non endémique –, a été nommé en l'honneur de René Catala, le fondateur de l'aquarium de Nouméa. © J.-F. Hervé.



La malacologie (étude des mollusques) bénéficie de l'appui d'une communauté d'amateurs de haut niveau qui, comme les professionnels, publient sur des sujets pointus. Dans leur vie active, Alberto Cecalupo et Ivan Perugia étaient respectivement concessionnaire automobile et ingénieur en génie climatique. Dans leur vie de retraités malacologues amateurs, ils sont les grands spécialistes des Cerithiopsidae – une famille de microgastéropodes mangeurs d'éponges. Ils ont publié en 2017 une monographie régionale des espèces de Nouvelle-Calédonie, comprenant la description de pas moins de 64 espèces nouvelles pour la science. © A. Cecalupo et I. Perugia.

Les bénitiers, joyaux des récifs néo-calédoniens

Cécile Fauvelot, Philippe Borsa, Serge Andréfouët, Josina Tiavouane, Simon van Wynsberge et Pascal Dumas



Le manteau des bénitiers héberge des microalgues qui leur donnent ces couleurs chatoyantes. *Tridacna maxima* © IRD/S. Andréfouët

Des « coquillages » imposants mais encore mal connus

Les bénitiers sont des mollusques marins de la classe des bivalves² – tout comme les huîtres, moules, palourdes etc. – habitant les eaux côtières chaudes de la zone Indo-Pacifique. On les trouve préférentiellement dans les faibles profondeurs des lagons et sur les pentes externes des récifs-barrières – jusqu’à 30 m de profondeur selon l’espèce – où ils participent à la construction des récifs coralliens et constituent un substrat physique pour de nombreux organismes

récifaux. Exploités depuis des millénaires pour leur chair et leur coquille, ils ont une grande importance économique, vivrière et patrimoniale pour de nombreuses communautés de la zone Indo-Pacifique.

Sur une douzaine d’espèces actuellement décrites, sept appartenant à deux genres distincts sont présentes en Nouvelle-Calédonie : *Tridacna maxima*, *T. crocea*, *T. squamosa*, *T. derasa* et *T. mbalavuana*, *T. noae* et *Hippopus hippopus*. Leur densité et leur distribution varient largement d’une espèce à une autre, en fonction de leurs caractéristiques écologiques, mais aussi en raison des pressions de pêche ciblée sur certaines espèces ou certains récifs.

² Mollusques dont le corps est protégé par une coquille calcaire en deux parties plus ou moins symétriques.

Tridacna maxima, d'une longueur maximale de 35 cm, est l'espèce la plus commune. Sa densité est, en moyenne, d'une centaine d'individus par hectare de récif. De par sa taille relativement petite et son encastrement dans le récif, c'est une espèce qui n'est pas ou est très peu pêchée. *Tridacna crocea* (longueur maximale, 15 cm) a une densité moyenne proche de celle de *T. maxima*.

En réalité, cette valeur moyenne cache une distribution spatiale très hétérogène, les individus étant souvent observés en fortes agrégations sur des zones particulières du récif. De petite taille et profondément encastrée dans les coraux, donc difficilement accessible, cette espèce n'est pas pêchée en Nouvelle-Calédonie mais elle l'est ailleurs, par exemple au Vanuatu. De taille plus imposante (longueur maximale, 42 cm) et plus facile à prélever que les deux précédentes, *Tridacna squamosa* est recherchée par les pêcheurs. La densité observée est relativement faible, de l'ordre d'une dizaine d'individus par hectare de récif.

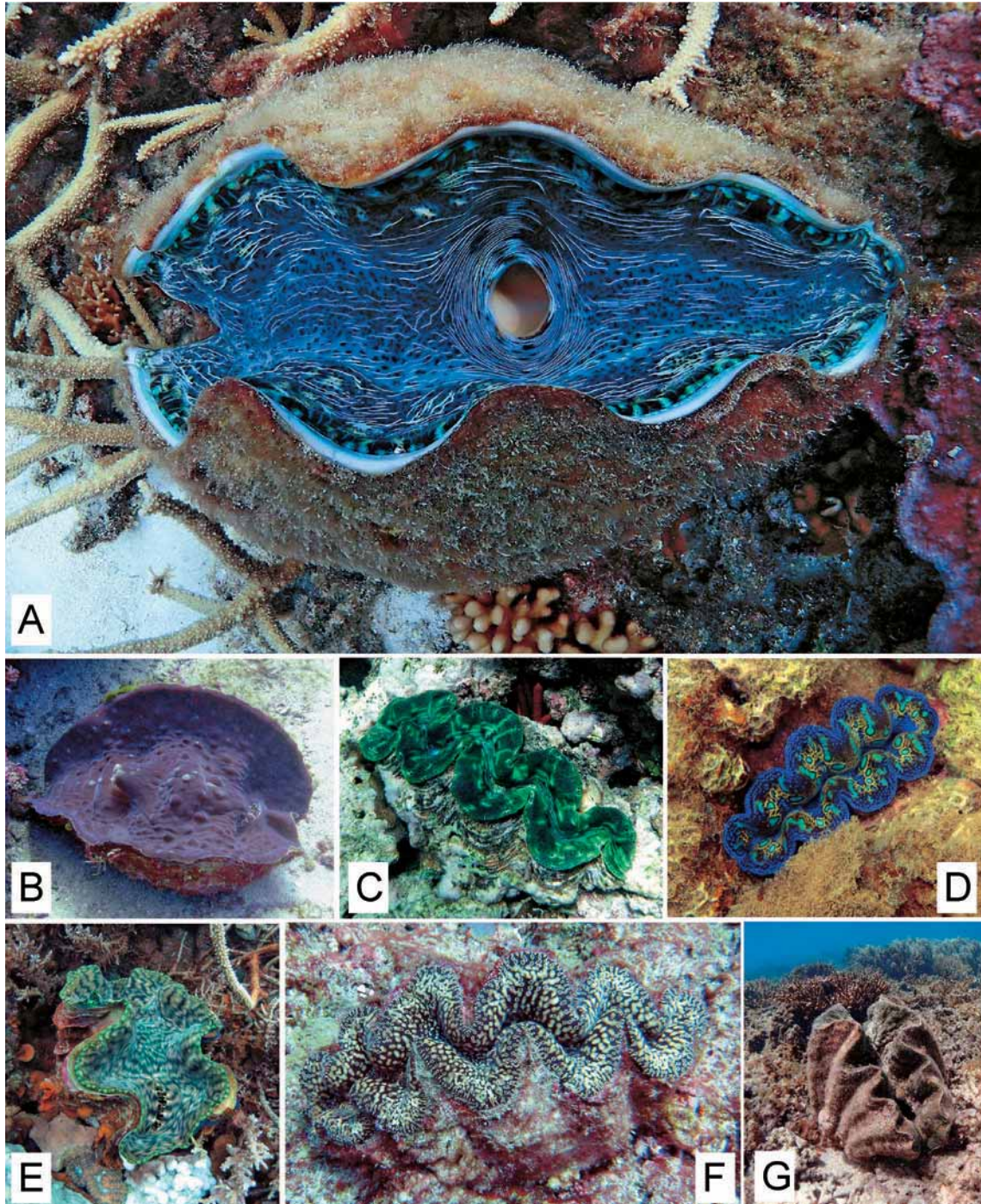
Encore plus gros, *Tridacna derasa* (longueur maximale, 60 cm) est désormais rare en Nouvelle-Calédonie (environ deux individus par hectare) : sa grande taille ainsi que l'absence de fixation au substrat en font une espèce prisée par les pêcheurs. C'est aussi le cas du bénitier « rouleur » *Hippopus hippopus* (longueur maximale, 50 cm), dont les individus sont faciles à prélever car ils ne sont pas fixés et vivent principalement sur les substrats sablo-détritiques peu profonds. Les très faibles densités observées (inférieures à un individu par hectare) sont la conséquence d'une surpêche sur l'ensemble du territoire.

À ces cinq espèces s'ajoutent deux autres espèces récemment recensées en Nouvelle-Calédonie, dont les distributions sont limitées au nord-est de la Grande Terre et aux îles Loyauté : *T. noae* (longueur maximale, 30 cm), qui est une espèce relativement rare, récemment distinguée de *T. maxima* par la génétique ; et *T. mbalavuana* (longueur maximale, 56 cm) qui est l'espèce la plus rare de Nouvelle-Calédonie, avec seulement quelques individus isolés recensés à ce jour. Enfin, une espèce autrefois présente en Nouvelle-Calédonie, *T. gigas*, n'y est plus observée qu'à l'état fossile ou sub-fossile : elle y est considérée comme éteinte.

Importance écologique des bénitiers

Comme les coraux, les bénitiers abritent des algues unicellulaires symbiotiques appelées zooxanthelles, qui produisent par photosynthèse une partie de l'énergie nécessaire à leur croissance, leur reproduction et leur survie. Les couleurs chatoyantes du manteau des bénitiers s'expliquent par la présence de ces algues. Cette symbiose peut être perturbée dans des conditions de stress environnemental, conduisant, comme dans le cas des coraux, à des blanchissements massifs et à la mort des organismes. Au stade adulte, les bénitiers filtrent également l'eau de mer dont ils consomment les particules et micro-organismes. La symbiose avec les zooxanthelles leur apporte les produits de la photosynthèse (glucose, oligosaccharides et acides aminés) et complète les apports nutritifs résultant de la filtration de l'eau de mer. Ainsi, les bénitiers participent à l'épuration de l'eau en absorbant le plancton, les sédiments et les polluants. Ils sont ainsi souvent considérés comme de bons indicateurs de la qualité de l'eau et de la santé des milieux coralliens. De plus, les bénitiers participent au cycle du carbone à travers l'absorption du carbone inorganique dissous et la respiration, et grâce à la photosynthèse effectuée par les zooxanthelles symbiotiques.

Les bénitiers ont un cycle de vie en deux phases, avec une phase adulte benthique (les adultes sont généralement fixés au substrat à l'aide de leur byssus ou simplement posés sur le fond) et une phase larvaire pélagique. Les bénitiers ont un mode de reproduction hermaphrodite, où chaque individu adulte possède à la fois des gonades mâle et femelle. Les gamètes mâles sont libérés en premier, suivis environ 30 mn plus tard par les gamètes femelles, ce qui limite la possibilité d'autofécondation. La fécondation a lieu en pleine eau dans les heures qui suivent la libération des gamètes, et les embryons se transforment en larves au bout de 24 h. Ces larves sont appelées trochophores puis véligères selon le stade de développement. Lorsqu'apparaît une ébauche de pied, elles deviennent des pédivéligères qui se fixent sur le substrat une quinzaine de jours après la fécondation, pour se métamorphoser en juvéniles. Cette phase larvaire assure la connectivité des populations (encadré 16). Certains bénitiers peuvent vivre plusieurs dizaines d'années.



Spécimen pour chaque espèce de bénitier connue présente en Nouvelle-Calédonie.

A : *Tridacna derasa*, réserve du récif Aboré.

B : *T. mbalavuana*, récif de Touho.

C : *T. maxima*, réserve Merlet.

D : *T. crocea*, récif de Port-Bouquet.

E : *T. squamosa*, baie du Prony.

F : *T. noae*, île de Tiga.

G : *Hippopus hippopus*, réserve de l'îlot Larégnère.

B : © IRD/C. Fauvelot ; F : © IRD/D. Grulois ;

A, C, D, E, G : © IRD/S. Andréfouët

Des espèces emblématiques menacées par la surpêche

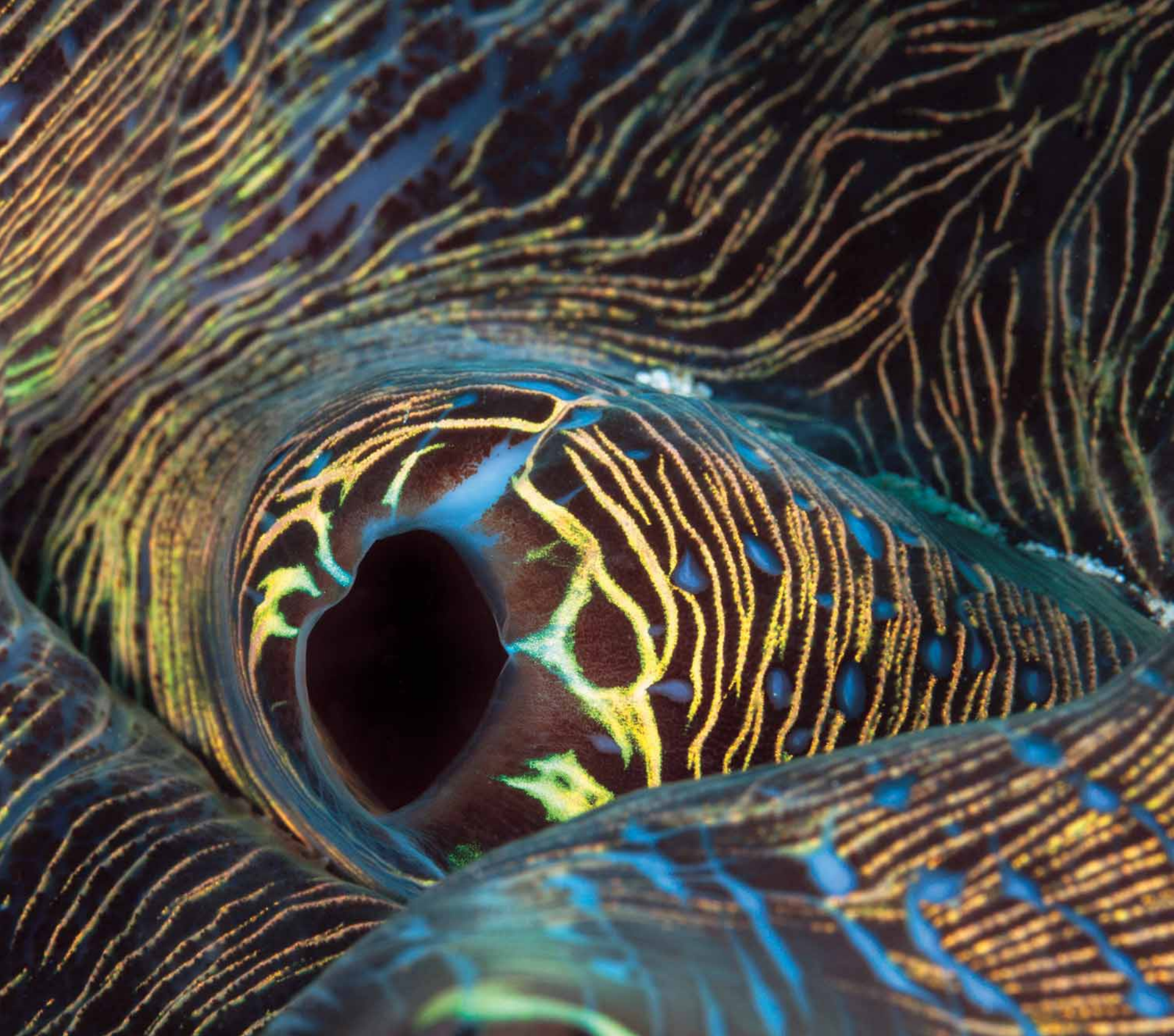
Dans le Pacifique, l'utilisation et la consommation des bénitiers ont débuté peu après l'installation des premières populations humaines comme en témoignent les nombreux artefacts retrouvés tout au long de leur aire de répartition. Objets de prestige, plus durables que le bois, ils ont constitué une monnaie d'échange prisée et continuent à jouer un rôle important dans les pratiques culturelles de la plupart des îles du Pacifique. Leur chair – y compris le muscle adducteur, les gonades et le manteau – est une source de protéines : traditionnellement vivrière, cette pêche a progressivement évolué vers une exploitation de type commercial, entraînant notamment l'extinction locale des grands bénitiers dans les zones les plus peuplées du Pacifique sud-ouest. La vulnérabilité des bénitiers face à la surexploitation par la pêche, associée à une dynamique des populations incertaine (croissance lente et recrutement erratique), a causé le déclin de la plupart des espèces.

Quatre des 12 espèces connues sont considérées comme « vulnérables » dans la liste rouge des espèces menacées établie par l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN). Trois sont estimées comme étant à « faible risque et dépendantes de la conservation ». Une seule espèce, *T. crocea*, reste placée dans la catégorie « faible risque/moins concernée ». Les quatre autres espèces n'ont pas encore fait l'objet d'une évaluation par l'IUCN. Tous les bénitiers sont inscrits à l'annexe II de Convention régulant le commerce international des espèces sauvages menacées d'extinction (CITES, Convention internationale sur le commerce des espèces menacées), c'est-à-dire « non nécessairement menacées d'extinction, mais dont le commerce international doit être contrôlé afin d'éviter une exploitation incompatible avec la survie des espèces » et dont « le commerce international ne peut avoir lieu sans l'octroi d'un permis ».

Les bénitiers sont également des animaux d'aquarium recherchés à la fois pour leurs couleurs (les plus colorés étant *T. maxima*, *T. noae*, *T. crocea* et *T. derasa*) et leur rôle dans l'épuration de l'eau des aquariums d'agrément. Ils sont ainsi listés parmi les 10 invertébrés marins les plus prisés par les aquariophiles.

La pêche des bénitiers est une activité traditionnellement très répandue en Nouvelle-Calédonie. Au moins deux espèces (*Hippopus hippopus* et *Tridacna derasa*) sont couramment exploitées à des fins vivrières ou commerciales. Elles sont consommées directement, ou bien vendues sur les marchés et parfois échangées dans le cadre de pratiques coutumières. Avec en moyenne 4 t de chair déclarées annuellement dans les années 2000, les données de la pêche professionnelle montrent une exploitation relativement soutenue pour alimenter le marché local de la chair. Cette estimation est certainement très en deçà de la réalité si l'on considère l'absence de données quantitatives sur la pêche vivrière et plaisancière. Parallèlement à ce marché, les données CITES liées au suivi des exportations depuis la Nouvelle-Calédonie montrent que l'exportation de coquilles de bénitiers reste importante (plus de 19 000 coquilles entre 1994 et 2003, pour la plupart *H. hippopus* et *T. maxima*), bien qu'en déclin ces dernières années. De fait, l'augmentation de la pression de pêche en lien avec le développement démographique du territoire soulève de vives inquiétudes quant à l'état de la ressource, avec des populations de bénitiers présentant localement des signes évidents de surexploitation (densités réduites, faibles tailles des individus) notamment dans les zones du lagon les plus fréquentées. De ce fait, plusieurs mesures de conservation ont été mises en place en Nouvelle-Calédonie pour tenter d'enrayer le phénomène (chap. 35).

La pollution et l'urbanisation du littoral ont aussi un impact sur les populations de bénitiers, de même que la prédation, les maladies (virus) et le réchauffement climatique : perte des zooxanthelles (blanchissement) liée à l'augmentation de la température de l'eau, modification de la croissance liée à l'acidification des océans, et augmentation de la mortalité des juvéniles sous l'effet combiné du réchauffement et de l'acidification des océans. Les adultes et juvéniles sont des proies pour de nombreux prédateurs : le manteau, les gamètes, les œufs et les larves sont mangés par les tortues, les poulpes, certains poissons (balistes et labres) et certains gastéropodes (familles des pyramidellidés et des ranellidés). Des éponges perforantes peuvent fragiliser l'animal en creusant des petits trous dans les valves. Enfin, les vers plats du genre *Stylochus* peuvent se glisser entre les valves pour ensuite dévorer les tissus.



Encadré 16

Connectivité des populations de bénitiers

La connectivité des populations fait référence au flux d'individus entre sites et, pour les espèces marines fixées telles que les bénitiers, elle correspond à un flux de larves échangées entre récifs. En Nouvelle-Calédonie, nos études ont montré que les populations de bénitiers *Tridacna maxima* et *Hippopus hippopus* n'étaient pas génétiquement homogènes à l'échelle de l'archipel, indiquant une connectivité limitée entre certains récifs. Ainsi, pour *H. hippopus*, il semble y avoir peu d'échanges de larves entre les récifs d'Entrecasteaux et le reste des populations échantillonnées en Nouvelle-Calédonie, et en moindre mesure, entre les îles Loyauté et la Grande Terre. Pour *Tridacna maxima*, une plus grande connectivité est observée et nos études ont montré que celle-ci dépendait principalement de la distance géographique entre récifs. Cependant, pour toutes les espèces de bénitiers, il semble que très peu de larves proviennent de récifs extérieurs à la Nouvelle-Calédonie et on ne peut donc compter sur un approvisionnement allochtone pour repeupler nos récifs.



Pêche à pied du bénitier. © M. Juncker

Références bibliographiques

BORSA P. *et al.*, 2015 Distribution of Noah's giant clam, *Tridacna noae*. *Marine Biodiversity*, 45 : 339-344.
DUMASP. *et al.*, 2011 *Les bénitiers de Nouvelle-Calédonie : statut des populations, impact de l'exploitation et connectivité*. Rapport final d'opération, Zoneco, 86 p.
FAUVELOT C. *et al.*, 2016 BeN-Co : *Connectivité des bénitiers en Nouvelle-Calédonie*. Rapport final d'opération, Zoneco, 58 p.
NEO M.L. *et al.*, 2017 Giant clams (*Bivalvia*, *Cardiidae*, *Tridacninae*): A comprehensive update of species and their distribution, current threats and conservation status. *Oceanography and Marine Biology : An Annual Review*, 55 : 85-388.

TIAVOUANEJ., FAUVELOT C., 2017 First record of the Devil Clam, *Tridacna mbalavuana* Ladd 1934, in New Caledonia. *Marine Biodiversity*, 47 : 781-782.
VAN WYNSBERGE S. *et al.*, 2017 Considering reefscape configuration and composition in biophysical models advance seascape genetics. *Plos One* 12 : e0178239 | DOI 10.1371/journal.pone.0178239
WABNITZ C. *et al.*, 2003 *From ocean to aquarium: The global trade in marine ornamental species*. Cambridge, UK : UNEP WCMC, 64 p.

Les éponges, des microcosmes au cœur du récif

Sylvain Petek



Éponge tonneau *Xetospongia* sp., pente externe, Iles Chesterfield © IRDJ.-L. Menou

La plupart des plongeurs ou des randonneurs palmés sont déjà passés devant ces animaux apparemment simples aux couleurs chatoyantes, sans forcément savoir de quoi il s'agissait. Mise à part l'éponge de bain, issue d'espèces dont on n'utilise que le squelette, ces organismes demeurent relativement méconnus du grand public.

Ces invertébrés sous toutes les latitudes, de la surface jusqu'à plus de 3 000 m de profondeur, sont parmi les animaux les plus anciens et les plus primitifs encore vivants sur Terre. Les plus vieux fossiles datent du Cambrien, il y a 540 millions d'années.

Leur anatomie est particulièrement simple, contrairement à la majorité des animaux, elles ne comportent pas de tube digestif, pas de bouche ni d'anus, ni d'organes ou de tissus spécialisés. Elles absorbent l'oxygène, les nutriments et micro-organismes présents dans le milieu ambiant via des pores en filtrant l'eau environnante. Elles sont ainsi capables de filtrer plusieurs centaines de litres d'eau par jour. Ces organismes sont généralement fixés sur un substrat et pour la plupart incapables de se mouvoir. D'une espèce à l'autre, elles offrent une très grande variété de couleurs, de textures, de consistances, leurs formes variant en fonction de l'exposition au courant.



Clathria (Thalysias) hirsuta. HOOPER et LÉVI, 1993. © IRD/G. Bargibant



Leiosella ramosa. BERGQUIST, 1995. © IRD/J. L. Menou



Lamellodysidea herbacea. KELLER, 1889. © IRD/E. Folcher

Les éponges sont par ailleurs un petit écosystème à elles seules, un microcosme, hébergeant de nombreux micro-organismes, pour certains symbiotiques, pouvant représenter jusqu'à 50 % de la masse de l'éponge. Les plus massives abritent également dans leurs anfractuosités toute une variété de mollusques, de crustacés et d'échinodermes.

Suivant l'espèce, leurs rôles au niveau des récifs, peuvent être très différents. Certaines participent à l'érosion, en perforant les structures coralliennes, alors que d'autres contribuent à la chaîne alimentaire. Capables d'absorber 99 % des bactéries environnantes et les matières organiques en suspension, leurs rejets azotés contribuent à la croissance des algues sur le récif. Par ailleurs, certaines espèces sont consommées par les tortues, des poissons, des nudibranches et des étoiles de mer.

En Nouvelle-Calédonie, ce sont quelque 300 espèces qui ont pu être recensées et identifiées, des lagons aux pentes externes de la barrière récifale, mais on estime qu'il y en aurait plus de 600. La plupart n'ayant jamais été décrites par ailleurs, ce qui porterait leur taux d'endémisme à 71 %.

Références bibliographiques

- BERGQUIST, 1995 Dictyoceratida, Dendroceratida and Verongida from the New Caledonia Lagoon (Porifera: Demospongiae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 38 (1) : 1-51.
- HOOPER et LÉVI, 1993 Poecilosclerida (Porifera: Demospongiae) from the New Caledonia Lagoon. *Invertebrate Taxonomy*, 7 (5) : 1221-1302.
- HOOPER J.N.A., VAN SOEST R.W.M. (éd.), 2002 *Systema Porifera: A guide to the Classification of Sponges*. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1707 p.
- KELLER, 1889 Die Spongienfauna des rothen Meeres (I. Hälfte). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 48 : 311-405, pl. XX-XXV.
- LEVI, 1983 *Pseudaxinyssa cantharella* n.sp. Démosponge Axinellidae du lagon de Nouméa (Nouvelle-Calédonie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, (4, A) 5 (3) : 719-722.
- LEVI C. (éd.) et al., 1998 *Sponges of the New Caledonian lagoon*. Paris, Orstom, 214 p.
- VAN SOEST R.W.M. et al., 2017 *World Porifera database* : <http://www.marinespecies.org/porifera> (consulté le 28/08/2017).

Chapitre 14

Les poissons du Caillou se dévoilent

Michel Kulbicki, Laurent Vigliola, Laurent Wantiez et Gérard Mou-Tham



La diversité en poisson est maximale sur les récifs riches en habitat, jusqu'à plus de 300 espèces à l'hectare. © R.- F. Myers

Combien de poissons dans les lagons ?

Les poissons de récif sont les vertébrés les plus diversifiés de la planète. En Nouvelle-Calédonie ces organismes comptent un nombre exceptionnel d'espèces (KULBICKI *et al.*, 2013 ; LABOUTE et GRANDPERRIN, 2016). Néanmoins, nous n'en connaissons pas le nombre exact car il est difficile de comptabiliser toutes les espèces d'un récif. En effet, beaucoup d'espèces sont très difficiles à capturer, soit parce qu'elles vivent dans la matrice récifale, soit parce qu'elles vivent en profondeur, soit parce qu'elles ont un comportement qui les rend peu accessibles. De plus, une fois capturées ou photographiées il est parfois difficile d'identifier une espèce avec certitude, notamment

quand il existe nombre d'espèces qui lui ressemblent. Pour finir, l'inventaire des espèces est très hétérogène. Si les alentours de Nouméa ou Ouvéa, ont été bien prospectés, la province Nord, Maré, Tige, la Côte oubliée ou l'île des Pins, ainsi que la plupart des récifs éloignés (Astrolabe, Pétrie, Durand, Surprises...) ont fait l'objet d'études moins systématiques. Il existe cependant de nombreux relevés visuels en plongée ainsi que des inventaires faunistiques ponctuels dont le bilan permet de régulièrement compléter la diversité des poissons de la Nouvelle-Calédonie.

Le dernier bilan date de 2011 (FRICKE *et al.*, 2011). Il rapporte 1 740 espèces de poissons récifaux sur un total de 2 343 poissons marins pour

la Nouvelle-Calédonie. Depuis, les connaissances ont évolué et le nombre d'espèces récifales est d'environ 1 800. Le nombre total ne sera probablement jamais connu mais il ne devrait vraisemblablement pas dépasser les 2 000 espèces. À titre comparatif, sur l'ensemble de l'Europe, du nord de la Norvège jusqu'au sud-est de la Méditerranée, il n'y a que 900 espèces connues sur le plateau continental (moins de 100 m de profondeur) pour une superficie environ 30 fois supérieure à celle des lagons et récifs de Nouvelle-Calédonie. Cette diversité extraordinaire observée en Nouvelle-Calédonie est directement liée à la proximité du « triangle de corail » délimité par l'Indonésie, les Philippines et la mer de Chine, où se situe le maximum de diversité dans les océans Indiens et Pacifique, avec des zones dépassant localement les 2 500 espèces (fig. 1).

À mesure que l'on s'éloigne de ce triangle de corail, la diversité diminue, que ce soit vers l'est, car les îles sont de plus en plus petites et isolées, soit en augmentant de latitude, car la température de l'eau se refroidit. Ainsi, à Tahiti, le nombre d'espèces de poissons récifaux n'est que de 740, à l'île de Pâques il n'est plus que de 148 et à Norfolk, qui représente la limite sud de la faune tropicale, il n'y a plus que 304 espèces.

Le fruit de l'histoire et de la géographie

La raison profonde de la grande diversité des poissons de récifs de la Nouvelle-Calédonie est avant tout historique. La Nouvelle-Calédonie fait partie de la province « sud-ouest Pacifique » (KULBICKI

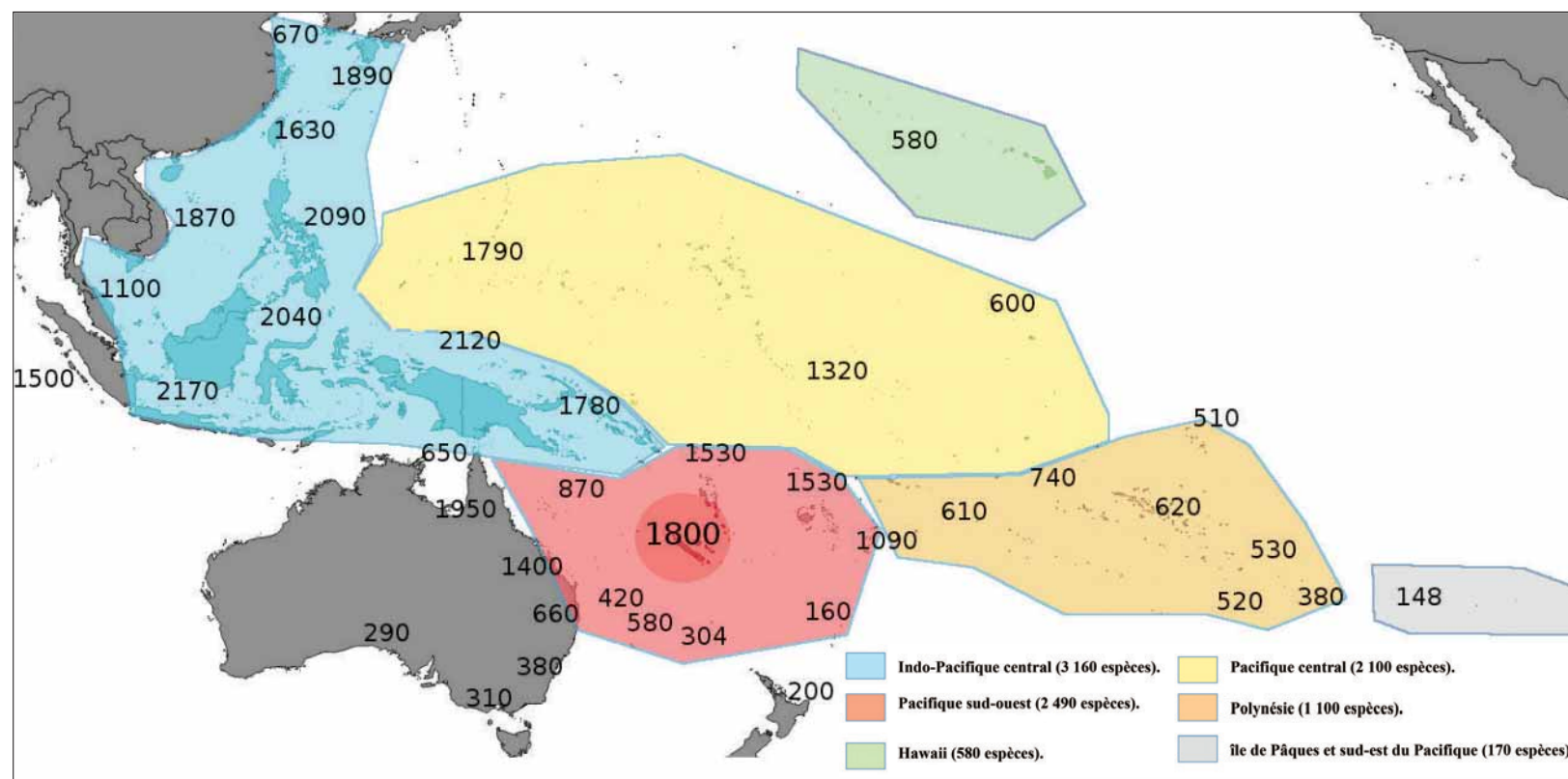


Figure 1 : Répartition du nombre d'espèces de poissons récifaux par zones biogéographiques dans le Pacifique tropical. La Nouvelle-Calédonie est symbolisée par un rond rouge. Source : KULBICKI *et al.*, 2013a

et al., 2013), qui englobe le sud de la mer de Corail, le sud de la Grande Barrière de Corail, Norfolk, Lord Howe, les récifs d'Elisabeth et Middleton. La province Sud-Ouest est voisine de la région Indo-Pacifique central, qui inclut le « triangle de corail ». Le nombre d'espèces très élevé dans cette région (3 160 espèces) et cette province (2 490 espèces) est attribué à l'histoire évolutive de ces zones. La température et la salinité de l'eau de mer ont beaucoup varié au cours des âges géologiques. Le résultat a été de grandes variations du niveau marin et des couvertures coralliennes. Durant les épisodes glaciaires du Quaternaire, les eaux étaient très basses et il n'y avait que peu de régions où les coraux subsistaient. Ces régions étaient donc des refuges pour la faune de zones où les coraux avaient disparu. La région Indo-Pacifique central comprenait des surfaces importantes de tels refuges, la Nouvelle-Calédonie étant l'un d'entre eux, sauf au cours des périodes les plus froides.

C'est ainsi que, depuis le fond des âges, le territoire a pu accumuler une faune marine dont la diversité est exceptionnelle mais largement partagée avec les régions voisines qui ont eu une histoire évolutive très similaire. La faune des poissons de récif de Nouvelle-Calédonie comporte ainsi une majorité d'espèces se retrouvant à l'ouest (Grande

Barrière de Corail) (environ 60 %), une proportion moindre (30 %) provenant de l'arc mélanésien formé par la Papouasie, Salomon et Vanuatu, et peu d'espèces provenant du sud (rides de Norfolk et des Loyautés) (10 %). En conséquence, l'endémisme (chap. 36) est faible pour les poissons de Nouvelle-Calédonie, comprenant, suivant les modes d'estimation, entre 1,8 % et 3,8 % d'espèces uniques au Caillou.

Les facteurs géographiques ont également contribué à la richesse des lagons néo-calédoniens. Il a par exemple été démontré que, dans les pays de l'Indo-Pacifique, le nombre d'espèces était proportionnel aux surfaces de récifs disponibles, à la taille des îles et à leur degré d'isolement. Plus une île est petite, isolée et avec peu de récifs, moins elle aura d'espèces. Ainsi la Grande Terre, grâce à sa grande taille et ses vastes surfaces récifales et lagonaires, compte plus de 1 400 espèces de poissons récifaux, alors que les Iles Loyauté, plus petites, n'en comptent qu'environ 800 malgré la grande proximité de ces deux ensembles géographiques. De manière analogue, les Chesterfield, très isolés et virtuellement sans terre émergée, ne comptent que 800 espèces récifales malgré de vastes surfaces récifales immergées. De la même façon, la Polynésie, qui est constituée de petites îles éloignées ne comprend au total que 900 espèces récifales, ce qui est à mettre en relation avec les surfaces des terres émergées (4 200 km² contre 18 700 km² en Nouvelle-Calédonie) et l'éloignement du triangle de corail.

La température de l'eau est également un facteur important qui intervient sur le nombre d'espèces, les récifs ayant des eaux chaudes supportant davantage d'espèces. Ce gradient de température agit sur de grandes distances, mais il est déjà perceptible au niveau de la Grande Terre, des études ayant montré que le nombre d'espèces sur un récif était plus élevé dans le nord de la Grande Terre que dans le sud. Néanmoins, la richesse spécifique et la composition des peuplements de poissons de récif varient au sein de la Nouvelle-Calédonie, surtout selon le type d'habitat récifal (fig. 2).

En règle générale le nombre d'espèces augmente de la côte jusqu'au récif-barrière. Ce gradient est plus accentué dans les zones où les récifs frangeants sont sous forte influence terrigène, par exemple quand ils se situent dans de grandes baies, Ouvéa,

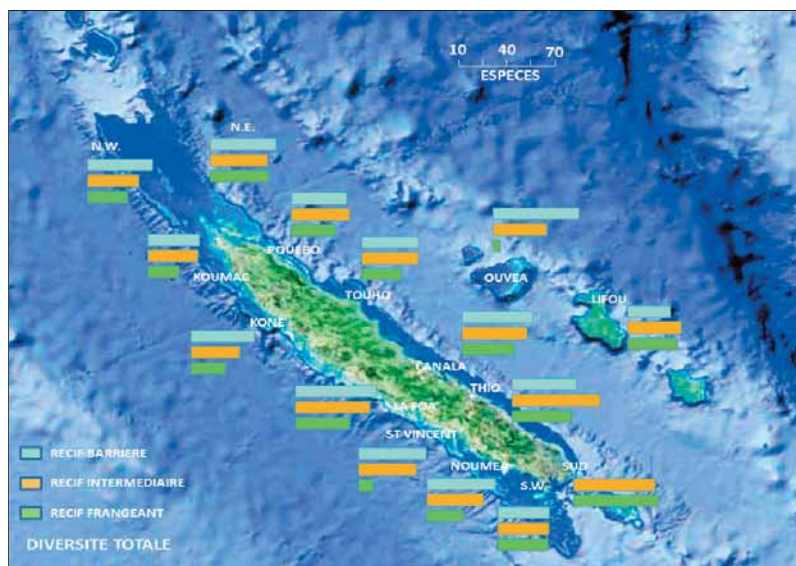
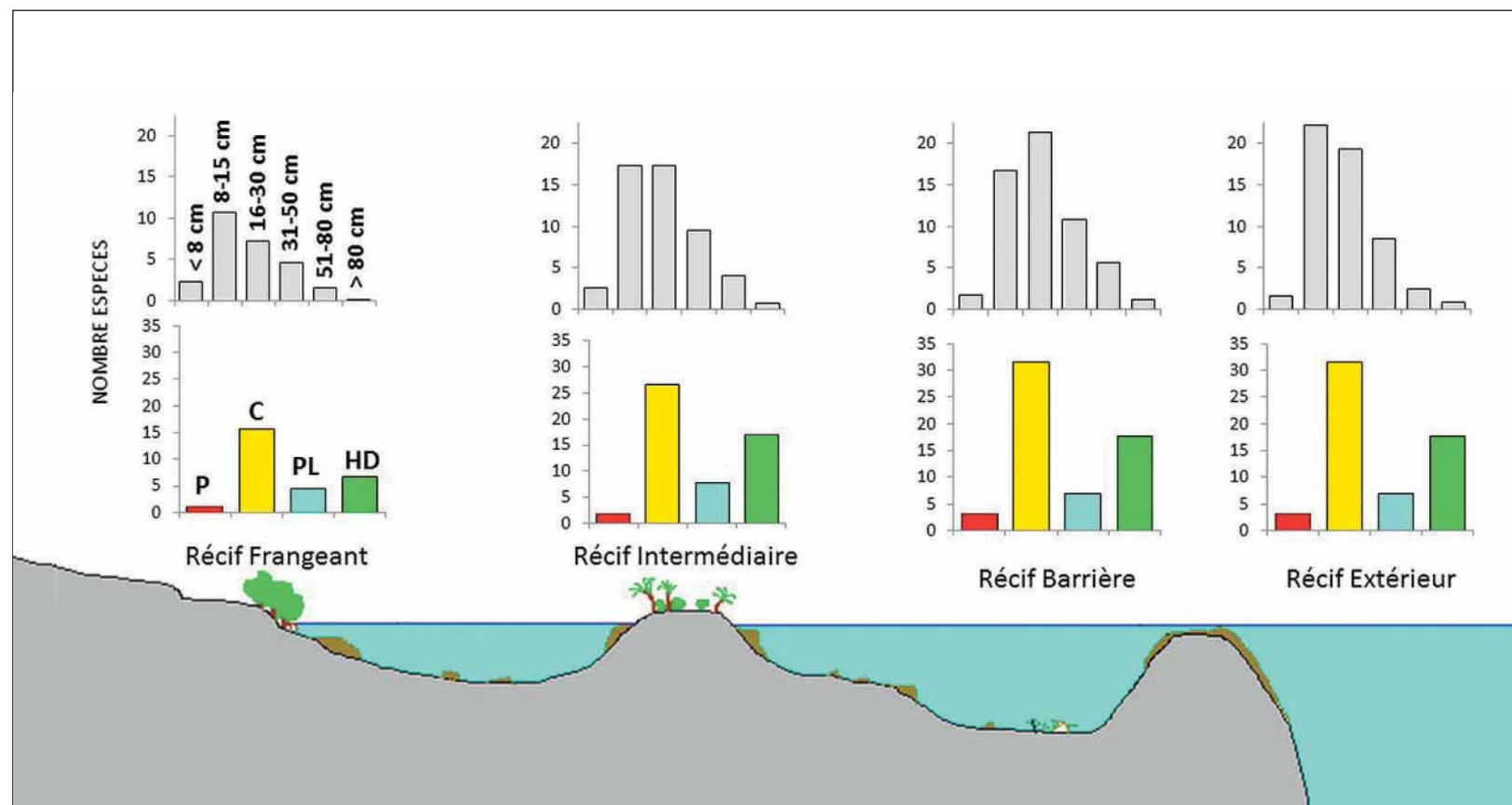


Figure 2 : Nombre d'espèces de poissons récifaux pour une surface de 250 m² en fonction du type de récif. Source : KULBICKI *et al.*, 2013a

représentant une exception avec très peu d'apports terrestres, le peu d'espèces littorales s'y expliquant par une quasi-absence de récifs sur le littoral. Les premières études basées sur l'observation des poissons en plongée sur des surfaces restreintes (250 m²) ne montraient pas de gradient marqué dans le nombre moyen d'espèces par échantillon sur des axes nord-sud ou est-ouest. Des études plus récentes mettent cependant en évidence des différences notables entre les extrémités sud (île des Pins ; Walpole) et nord (Grand Lagon Nord). Par ailleurs, la composition spécifique varie davantage d'un échantillon à un autre dans le nord que dans le sud, et sur la Grande Terre comparée aux Iles Loyauté. Autrement dit, le nombre d'espèces par unité de surface ne change que modérément ; en revanche la variabilité de leur composition change fortement.

Carte d'identité des habitants du lagon

Les 1 800 espèces de poissons récifaux de Nouvelle-Calédonie se distribuent en 125 familles. L'importance de ces familles est très inégale, avec 10 familles regroupant 51 % des espèces et 20 familles en rassemblant les deux tiers. Beaucoup de familles ne sont représentées que par une espèce (30 familles) ou au plus cinq espèces (63 familles). Les familles les mieux représentées sont les gobies (190 espèces), suivies des labres (129 espèces), les poissons demoiselles (Pomacentridae, 109 espèces) et les poissons soldats (Apogonidae, 87 espèces). Un examen des traits de vie des espèces récifales montre que plus de 50 % des espèces font moins de 15 cm de taille maximale et seulement 9 % dépassent 80 cm de



taille maximale. Ce type de distribution se retrouve dans l'ensemble du Pacifique tropical. La distribution des tailles des espèces est en grande partie liée au nombre d'espèces. Plus la richesse spécifique est grande, plus la proportion de petites espèces augmente. Un corollaire est que, de façon générale, l'abondance des poissons est également plus importante quand le nombre d'espèces est élevé. Ainsi la proportion d'espèces de grande taille sera plus grande en Polynésie ou encore dans le sud de la Grande Barrière de Corail qu'en Nouvelle-Calédonie. Ceci a des implications importantes en gestion. En effet, les petites espèces sont en général moins vulnérables que les grandes, ce qui confère une plus grande stabilité et résistance aux peuplements en Nouvelle-Calédonie (chap. 38). Les régimes alimentaires des poissons de récifs sont dominés par les espèces consommant des invertébrés mobiles (40 % des espèces). Les trois catégories suivantes sont les mangeurs de plancton (19 %), les piscivores (15 %) et les omnivores (13 %). Les herbivores ne représentent que 7 % des espèces et les poissons corallivores, 3,5 %. Ces proportions sont assez semblables à ce qui existe dans les provinces biogéographiques proches de la Nouvelle-Calédonie. En revanche la proportion des piscivores augmente vers les régions plus froides ou à mesure que l'on s'éloigne vers des îles petites et isolées, avec en corollaire moins de planctonophages et d'omnivores et plus d'espèces moins spécialisées dans leur habitat. Il est probable que ceci est d'une part lié à la distribution de taille des espèces (plus les espèces sont grandes et plus elles tendent à avoir des niveaux trophiques élevés) et d'autre part à la proportion d'espèces généralistes qui est d'autant plus grande que les poissons sont de grande taille et qu'il y a peu d'espèces.

La distribution des traits de vie des poissons varie également en fonction des habitats, notamment entre les habitats côtiers et ceux du large (fig. 3). Par exemple, la proportion des espèces de petite taille est plus grande sur les récifs côtiers et, inversement, la proportion de grandes espèces est plus grande sur les récifs océaniques. En termes de régime alimentaire il est important de noter l'augmentation des herbivores et des planctonophages à mesure que l'influence océanique augmente. Ces différences semblent liées à la stabilité des conditions environnementales. En effet, sur la côte, l'apport de nutriments par le ruissellement augmente la production

primaire et donc le niveau de ressources primaires disponibles par rapport aux récifs océaniques.

Cette différence ne se traduit cependant pas par davantage d'espèces, au contraire. À l'opposé, les récifs côtiers sont soumis à des variations très importantes de salinité, de turbidité et d'apports de sédiments pouvant considérablement gêner les espèces sédentaires qui sont les plus nombreuses sur ces récifs. Par ailleurs, les espèces côtières ont des durées de vie larvaire et des aires géographiques plus restreintes que pour les espèces des récifs océaniques. La plupart des espèces de poissons de récif se dispersent via des larves pélagiques qui peuvent rester plusieurs semaines dans le domaine océanique.

Plus ce séjour (durée de vie larvaire) est long et plus les espèces peuvent coloniser des récifs éloignés. À noter que les espèces à longue durée larvaire tendent à être des espèces généralistes (habitat et/ou alimentation) et que la proportion d'espèces généralistes augmente de la côte vers le large. Tout ceci montre que les zones abritées ont accès à un renouvellement plus local de leurs populations et qu'en conséquence il est probable que ces populations seront plus fragiles à des changements importants de l'environnement.

Références bibliographiques

- FRICKE R., KULBICKI M., WANTIEZ L., 2011 Checklist of the fishes of New Caledonia. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A*, nouvelle série, 4 : 341-463.
- KULBICKI M. *et al.*, 2013a Global biogeography of reef fishes: a hierarchical quantitative delineation of regions. *Plos One*, 8 (12) : e81847, doi 10.1371/journal.pone.0081847.
- KULBICKI M., VIGLIOLA L., WANTIEZ L., 2013b « Les poissons côtiers ». In : Bonvalot J. (coord.), Gay J.-C. (coord.), Habert E. (coord.), *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*, Marseille, Nouméa, IRD Éditions, Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Pl. 18.
- LABOUE P., GRANDPERRIN R., 2016 *Guide des poissons de Nouvelle-Calédonie*. Nouméa : Édition Catherine Ledru, 695 p.

Larves et juvéniles de poissons : une survie précaire

Dominique Ponton, Laure Carassou et Philippe Borsa



Œufs de poissons clown. La réserve vitelline est très colorée et les yeux des larves sont bien visibles. © G. Boussarie

Pourquoi étudier les premiers stades de vie des poissons ?

Beaucoup d'espèces de poissons récifaux présentent un cycle de vie en deux parties qui se distinguent par l'occupation d'habitats contrastés : une partie dite « phase larvaire », qui se déroule en pleine eau, suivie par une « phase benthique », où la larve, une fois installée à proximité du récif ou du fond du lagon, se transforme en un juvénile qui, s'il survit, grandira jusqu'à devenir un poisson adulte. Bien qu'il existe peu de données précises dans la littérature, il est généralement admis que, pour la grande majorité des espèces, la survie des poissons durant la phase larvaire est très faible : probablement moins de 1 %

des larves échappent à la prédation ou aux maladies. Il en résulte que, sur une ponte de plusieurs milliers à plusieurs centaines de milliers d'œufs, peu d'individus finissent par s'installer sur le fond pour y grandir. Les juvéniles subissent à leur tour une forte mortalité dans les tout premiers jours qui suivent leur installation. Ce niveau de mortalité n'a été que très rarement évalué et ceci, pour très peu d'espèces, mais il atteindrait plusieurs dizaines de pourcent par jour : une hécatombe. En résumé, un jeune poisson « moyen » a toutes les chances de périr. Seule une très faible proportion des juvéniles atteint le stade adulte.

Un tel « goulet d'étranglement » démographique signifie que les facteurs qui influencent la survie des larves et juvéniles expliquent en grande partie les variations d'abondance des adultes. Comme

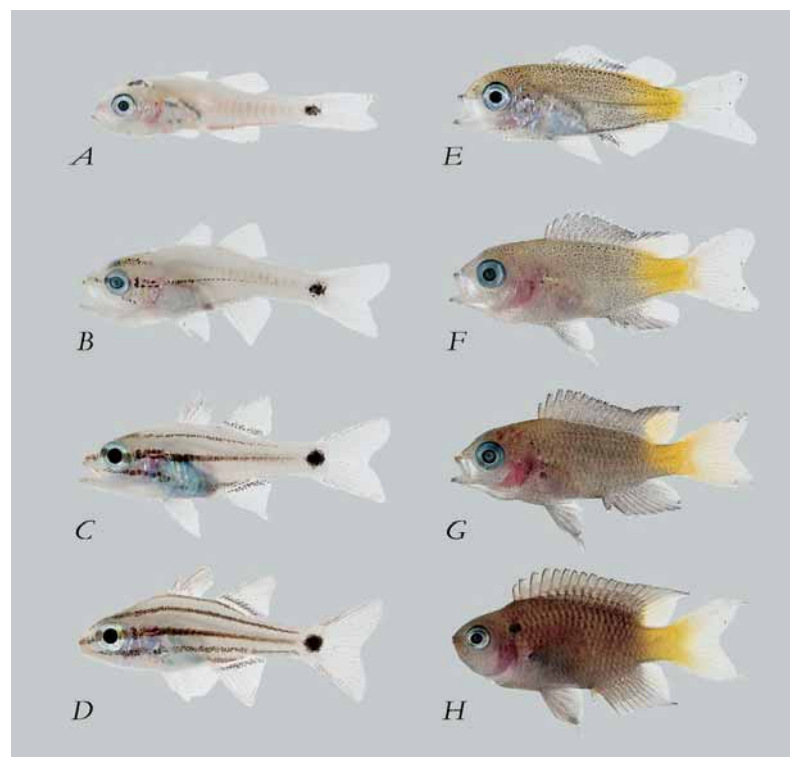
suggéré il y a plus d'un siècle par le chercheur norvégien Johan Hjort, un des pionniers des études sur l'écologie des larves de poissons : « le principal problème qui caractérise les sciences halieutiques est la description et la compréhension de la nature des fluctuations naturelles des stocks » (HJORT, 1914). Cette remarque, émise pour les espèces tempérées, reste valable pour les poissons tropicaux, même si, chez ces derniers, les études sur les stades larvaires sont encore peu nombreuses. Sous les tropiques, et en milieu corallien en particulier, les travaux sur les larves et juvéniles de poissons concernent essentiellement la phase de transition dite d'installation, juste avant, pendant, et juste après que les larves s'installent sur le fond. En Nouvelle-Calédonie, les travaux de notre équipe ont ainsi porté sur l'identification des facteurs de l'environnement, des zones et des périodes favorables à la survie des larves de poissons pendant la période précédant leur installation (CARASSOU, 2008). Nous nous sommes aussi intéressés à la croissance des juvéniles, pendant et peu après leur installation sur le fond (MELLIN, 2007). Nous avons pu démontrer que la croissance des juvéniles de différentes espèces, laquelle conditionne grandement leur survie, était influencée par les conditions de croissance au stade larvaire, ainsi que par le moment et le lieu où les larves s'installent. Il existe donc un lien étroit entre les processus larvaires et juvéniles. Ces jeunes stades de vie restent néanmoins difficiles à étudier compte tenu des difficultés d'identification des différentes espèces, très diverses en Nouvelle-Calédonie (plus de 1 500 espèces recensées à ce jour). Nous avons ainsi été amenés à mettre au point des méthodes pour l'identification des larves et juvéniles des poissons récifaux en Nouvelle-Calédonie.

Comment les capturer ?

Les petites larves de quelques millimètres sont généralement capturées à l'aide de filets à mailles très fines qui sont tractés derrière un bateau ou plus rarement poussés devant ou sur les côtés. La capture des larves de plus grande taille requiert des filets plus gros, généralement de plusieurs mètres de côté, essentiellement pour la raison que ces larves, plus rapides, ont une meilleure capacité d'évitement. Les individus en fin de phase larvaire peuvent également être capturés à l'aide de filets fixes lorsqu'ils passent avec les vagues par-dessus la crête récifale. Les larves de certaines espèces sont attirées

par la lumière : celles-ci peuvent donc être capturées à l'aide de pièges lumineux. Au moment de leur installation sur le fond, les jeunes juvéniles peuvent aussi être capturés dans des récifs artificiels mis à leur disposition. Les juvéniles plus âgés peuvent être capturés dans les herbiers en utilisant une senne de fond tirée par des plongeurs, ou dans les colonies de coraux dans lesquelles ils s'abritent, en utilisant un anesthésique, généralement de l'essence de clou de girofle.

Comment identifier les larves et juvéniles de poissons récifaux ?



Séries de développement chez deux poissons.

Un poisson-cardinal finalement identifié comme *Ostorhinchus doederleini*.

A : à la capture. B : après sept jours d'élevage en aquarium.

C : après 22 jours d'élevage. D : après 51 jours d'élevage.

Un poisson-demoiselle finalement identifié comme *Neopomacentrus violascens*.

E : à la capture. F : après 7 jours d'élevage en aquarium.

G : après 15 jours. H : après 91 jours. © IRD/D. Ponton

En milieu récifal, les larves et même les juvéniles de la plupart des espèces ont des formes et des couleurs très différentes de celles des adultes, et sont rarement décrits dans les ouvrages d'identification des poissons. De ce fait, les difficultés rencontrées pour identifier larves et juvéniles des poissons ont considérablement freiné les travaux à ce sujet. Il existe des guides d'identification des larves, mais soit ceux-ci couvrent des zones géographiques très étendues et sont de ce fait relativement peu précis – ne permettant pas de descendre au détail des espèces et se limitant à la description des familles –, soit ils ne concernent que quelques espèces capturées en un endroit donné.

Les guides les plus précis sont obtenus par la photographie ou le dessin de larves ou juvéniles capturés en milieu naturel puis mis en élevage jusqu'à ce qu'ils ressemblent à de petits adultes et puissent être alors identifiés d'après leur morphologie. Cette méthode d'identification à l'espèce est longue et coûteuse : elle ne peut donc pas être utilisée en routine dans les laboratoires. De ce fait, une approche alternative et de plus en plus répandue consiste en l'utilisation des marqueurs génétiques, comme les barcodes ADN (fig. 1).

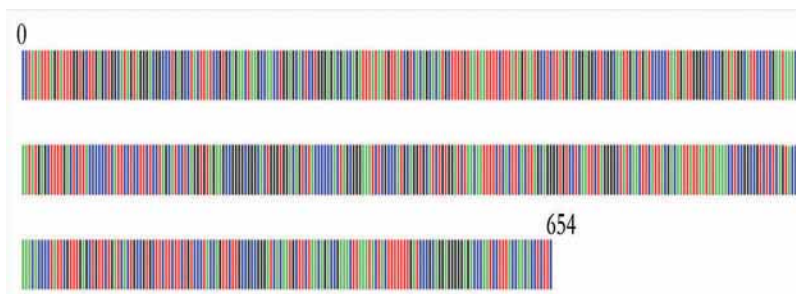


Figure 1: Barcode ADN de poisson, ici un bec-de-cane malabar *Lethrinus olivaceus*, tel que représenté dans la base de données internationale Bold. Les quatre nucléotides constitutifs de l'ADN (A, C, G, T) sont codés par quatre couleurs différentes. La longueur du barcode est ici 654 nucléotides. BOLD (<http://v4.boldsystems.org>)

Le barcode ADN le plus souvent utilisé chez les poissons est la séquence nucléotidique d'un fragment de l'ADN mitochondrial, qui correspond au gène d'une enzyme du métabolisme respiratoire, la cytochrome-oxydase 1. Le barcode ADN de la larve est comparé à une base de données de barcodes ADN de référence, obtenue à partir d'une collection d'individus adultes identifiés par des experts. À chaque espèce correspond généralement un barcode unique, à

quelques mutations près du fait de la variabilité naturelle entre individus d'une même espèce. Ainsi, dans une majorité de cas, il est possible d'identifier la larve à l'espèce à partir de son seul barcode ADN. Toutefois, il existe des exceptions. Par exemple, certaines espèces proches sont susceptibles de partager le même barcode ADN à la suite d'événements d'hybridation plus ou moins récents qui ont permis aux mitochondries d'une espèce de coloniser l'autre espèce.

Les larves et juvéniles de poissons de Nouvelle-Calédonie

Les larves et les juvéniles de poissons récifaux montrent toute une palette de couleurs et ont des formes parfois extravagantes. Comme nous l'avons vu, il est difficile de les identifier à l'espèce à partir de leur seule morphologie externe. Ceci est particulièrement vrai pour les bossus et becs-de-cane ou Lethrinidae (individus 28 à 32) et les picots ou Siganidae (individus 63 et 64) chez qui la forme du corps et les patrons de tâches et de couleurs sont très semblables d'une espèce à l'autre.

Des variations temporelles claires et des variations interannuelles mal comprises

Comprendre quelles larves sont présentes en pleine eau à quel moment est important pour anticiper les variations de l'abondance des juvéniles de poissons dans les milieux récifaux, en fonction, par exemple, du contexte climatique global ou des pressions locales exercées par les populations humaines. Pour ce faire, il est important de connaître les périodes de l'année pendant lesquelles les larves de différentes espèces viennent coloniser les milieux lagunaires. En Nouvelle-Calédonie, des études à l'aide de pièges lumineux posés dans des baies proches de Nouméa suggèrent que la diversité des larves est la plus élevée durant l'été austral, de septembre à décembre (fig. 2, A). Certaines familles de larves ont toutefois des préférences différentes (fig. 2, B). Ces études n'ont pu être réalisées que sur une période de 18 mois entre 2002 et 2003. Elles ne peuvent être généralisées sachant que les patrons saisonniers peuvent varier d'une année à l'autre, selon les conditions climatiques par exemple. Étendre l'effort d'échantillonnage sur plusieurs années est malheureusement difficile car fort coûteux.



Quelques exemples de la diversité de formes et couleurs que l'on peut observer chez les larves et juvéniles de poissons récifaux de Nouvelle-Calédonie.

01 à 03 : Acanthuridae.
 04 : Antennariidae.
 05 à 07 : Apogonidae.
 08 : Balistidae.
 09 à 12 : Blenniidae
 13 : Bothidae.
 14 : Centriscidae.
 15 à 18 : Chaetodontidae.
 19 : Gobiesocidae.
 20 : Gobiidae.
 21 : Haemulidae.
 22 : Hemiramphidae.
 23 : Holocentridae.
 24 à 27 : Labridae.
 28 à 32 : Lethrinidae.
 33 : Lutjanidae.
 34 : Microdesmidae.
 35 et 36 : Monacanthidae.
 37 et 38 : Mullidae.
 39 : Ophidiidae.
 40 : Platycephalidae.
 41 : Plesiopidae.
 42 : Poecilopsettidae.
 43 et 44 : Pomacanthidae.
 45 à 54 : Pomacentridae.
 55 à 57 : Scaridae.
 58 : Scorpaenidae.
 59 à 62 : Serranidae.
 63 et 64 : Siganidae.
 65 : Soleidae.
 66 : Syngnathidae.
 67 : Synodontidae.
 68 et 69 : Tetraodontidae.
 © IRD/D. Ponton



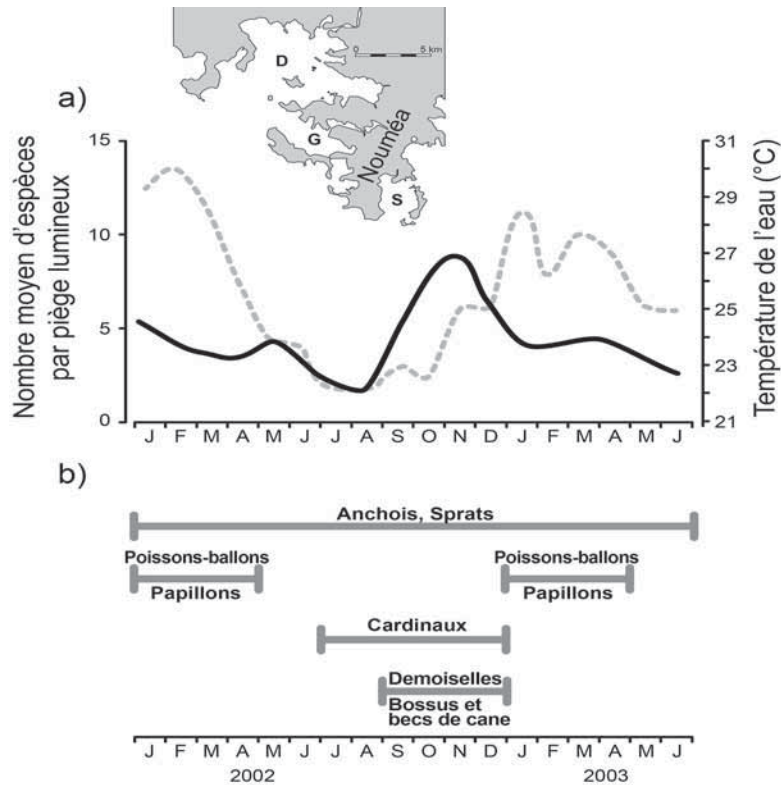
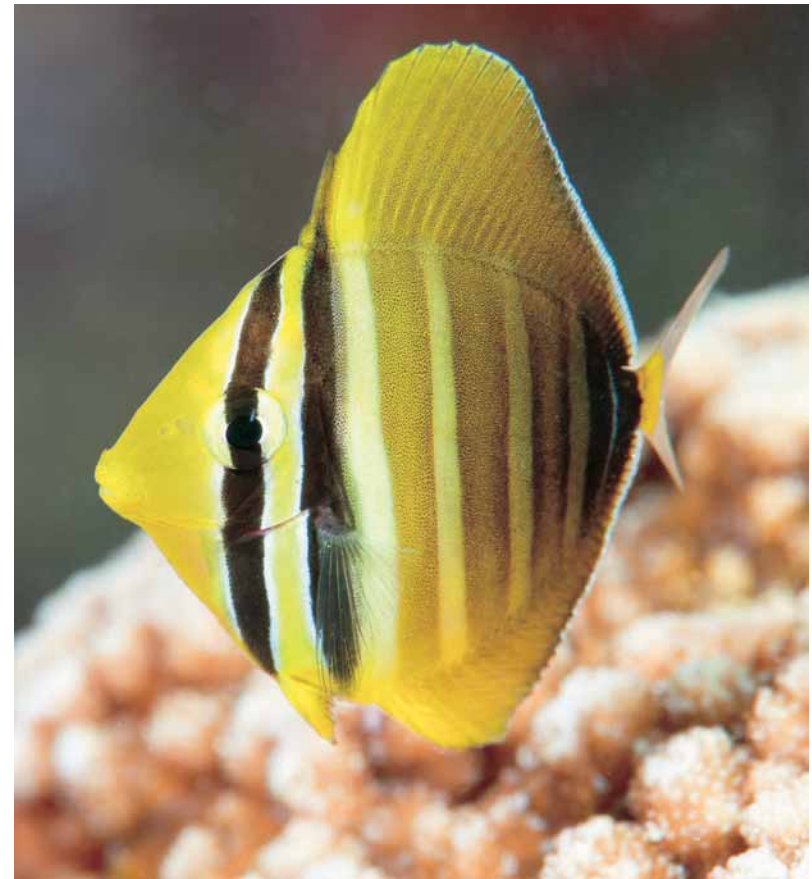


Figure 2 : Variations temporelles des captures de larves dans les pièges lumineux. A : nombre moyen d'espèces par piège dans la baie de Dumbéa (D), la Grande Rade (G) et la baie Sainte-Marie (S) (trait noir) et température de surface de l'eau (pointillés gris). B : périodes auxquelles sont observées les principales familles. Source : CARASSOU, 2008

Les larves et juvéniles : un moyen d'étudier la biodiversité ?

Un résultat surprenant obtenu à l'occasion de nos analyses génétiques sur les larves de poissons récifaux de Nouvelle-Calédonie a été la présence, dans nos échantillons, d'espèces jusqu'alors inconnues. Parmi celles-ci : un bossu relativement rare, le bossu oblong *Gymnocranius oblongus* et une espèce cryptique du bec-de-cane malabar, qui reste à décrire. Cet exemple illustre, d'une part, la puissance des techniques moléculaires pour l'identification et la description des espèces ; et d'autre part, l'intérêt de travailler sur les larves pour échantillonner des espèces récifales passées jusque-là inaperçues.



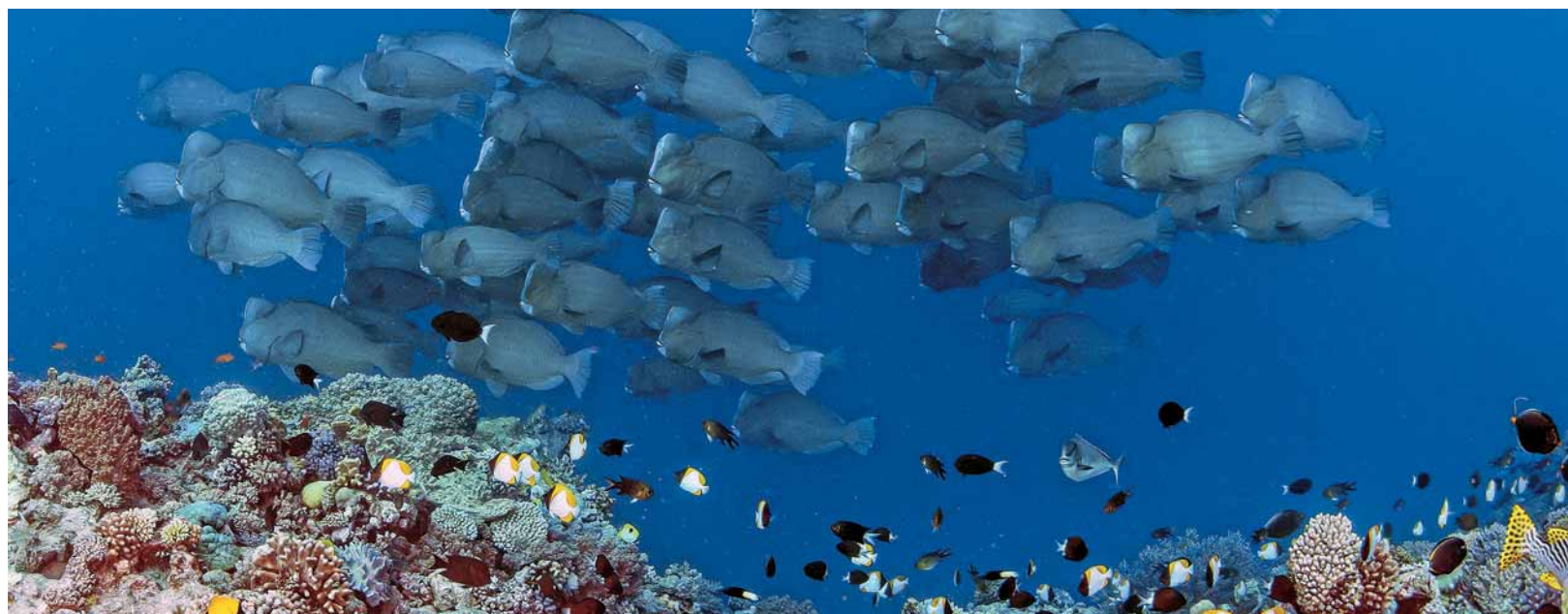
Juvenile de chirurgien à voile (*Zebrasoma veliferum*). © G. Boussarie

Références bibliographiques

- CARASSOUL, 2008 *Les assemblages de larves de poissons dans le lagon de Nouvelle-Calédonie : structure spatio-temporelle et relations avec les facteurs abiotiques et biotiques de l'environnement*. Thèse de doctorat, EPHE, 292 p.
- HJORT J., 1914 *Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research*. Rapports et procès-verbaux du conseil permanent pour l'exploration de la mer, 20 : 1-228.
- MELLIN C. 2007 *Sélection de l'habitat à l'installation et utilisation de l'habitat post-installation chez les poissons récifaux-lagonaires de Nouvelle-Calédonie*. Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie et de l'École pratique des hautes études, Paris, 220 p.

La biodiversité fonctionnelle dans le lagon

Laurent Vigliola, Nicolas Guillemot, Laurent Wantiez et Michel Kulbicki



Le perroquet à bosse (*Bolibometopon muricatum*) est l'archétype des espèces réunissant plusieurs fonctions écologiques essentielles au bon fonctionnement des récifs.
© National Geographic Society/E. Sala

À chaque espèce sa fonction

À Nouméa comme à Koné, à Moindou ou à Pouébo, en ville comme en tribu, partout en Nouvelle-Calédonie comme dans le reste du monde, les sociétés humaines fonctionnent suivant le même principe : le paysan plante, le boulanger fait du pain, le maçon construit, le professeur enseigne, l'artiste crée... Chaque personne a une fonction, un rôle plus ou moins important qui participe au bon fonctionnement de nos sociétés. Dans le lagon, comme partout ailleurs dans la nature, le même principe s'applique, les herbivores broutent, les carnivores chassent, les détritivores recyclent... Chaque espèce a une ou plusieurs fonctions dont l'importance est variable,

avec cependant une règle d'or : le rôle joué par les espèces est la clef du fonctionnement et de l'existence même des écosystèmes. Pour que le récif et le lagon demeurent, il est essentiel que l'ensemble des fonctions soit assuré, que ce soit par une ou plusieurs espèces.

La diversité fonctionnelle se définit comme le décompte des rôles ou fonctions assurées par les espèces dans un écosystème. Ce décompte s'avère complexe pour de multiples raisons. En premier lieu chaque espèce peut remplir une multitude de rôles et, pour chacun d'eux, son importance peut être différente. Prenons le cas d'une espèce herbivore grégaire et de petite taille. Elle est utile à l'écosystème en tant que proie car elle nourrit ses prédateurs. Servir

de proie est donc une des fonctions de cette espèce. Cette même espèce se nourrit également, et ainsi assure plusieurs autres fonctions. Par exemple, cet herbivore contrôle la croissance des algues et contribue ainsi à réguler la compétition entre les algues et les coraux constructeurs de récifs. Un exemple très étudié d'espèce cumulant plusieurs fonctions essentielles est le perroquet à bosse. En effet, cette espèce grignote le corail et les algues qui recouvrent les récifs, ce qui permet à de nouvelles espèces de venir coloniser la zone mise à nu, conduisant à un renouvellement de la faune et de la flore. Les petits morceaux de corail que le poisson n'aura pu digérer seront excrétés sous forme d'un nuage de sable fin qui s'ajoutera aux zones de sédiments abritant des espèces spécifiques. Les sédiments ainsi produits par un seul banc de ces poissons se chiffrent en tonnes chaque année. Par cet exemple sur l'alimentation, on peut concevoir le lien entre les caractéristiques – ou traits de vie –, ici alimentaires, des espèces et leurs fonctions dans l'écosystème.

Des entités fonctionnelles complémentaires

Les espèces ont un ensemble de traits de vie, pas seulement alimentaires, dont la combinaison est unique à chaque espèce. À l'heure actuelle notre niveau de connaissance est insuffisant pour définir les rôles précis de chaque espèce. En classant les traits de chaque espèce en catégories, il nous est cependant possible de ranger les espèces dans des groupes qui rassemblent les espèces ayant des caractéristiques similaires et donc a priori des fonctions écologiques très proches. Comme montré dans l'exemple précédent, le régime alimentaire est un trait de vie fonctionnel important. Pour les poissons, on distingue généralement les piscivores, les carnivores, les herbivores-détritivores, les omnivores et les planctonophages, chacune de ces catégories pouvant être déclinée de manière plus fine. Les autres traits de vie actuellement utilisés pour associer les poissons en groupes fonctionnels sont la taille de l'espèce, sa mobilité, sa position dans la colonne d'eau, sa période d'activité et son grégarisme. Bien d'autres traits, tels que ceux liés à la reproduction ou au comportement pourraient être ajoutés. Dans l'ensemble de ces traits, la taille a un rôle primordial. En effet, elle intervient de façon prépondérante sur la plupart des autres traits, dans les relations proies-prédateurs, et détermine l'énergie

nécessaire au métabolisme des individus et donc la quantité de nourriture nécessaire à leur survie. La mobilité est également un trait de vie lié à des aspects énergétiques, les espèces mobiles puisant leurs ressources sur un territoire plus vaste que les espèces sédentaires. De plus, en se déplaçant, elles permettent un transfert d'énergie entre les différents habitats d'un écosystème. La période d'activité a des implications fonctionnelles puisque les espèces nocturnes et diurnes ne sont pas accessibles aux mêmes prédateurs et ne se nourrissent pas des mêmes proies. Le niveau dans la colonne d'eau est également un trait fonctionnel important qui participe aux flux énergétiques entre le fond du lagon et la surface et entre le large et le récif. Enfin, le grégarisme est lié à l'empreinte fonctionnelle des espèces, les individus vivant en larges bancs ayant un impact massif sur les transferts des nutriments au sein de l'écosystème.

Chacun de ces traits de vie peut être soit quantifié (par exemple une espèce pouvant atteindre une taille maximale de 48 cm à l'âge adulte) soit codifié en catégories (par exemple une espèce de taille moyenne). La combinaison de ces traits permet de définir des schémas de classification fonctionnelle plus ou moins complexes. Par exemple, un schéma simple est obtenu en combinant la taille et l'alimentation, avec des fonctions (ou entités fonctionnelles) du type « piscivore de grande taille », « herbivore de taille moyenne » ou encore « carnivore de petite taille », et un schéma complexe en combinant l'ensemble des traits de vie disponibles (par exemple « piscivore nocturne solitaire très mobile de grande taille chassant en pleine eau »). Ces classifications nous permettent d'estimer une diversité fonctionnelle, en comptant simplement le nombre de combinaisons existantes. Ces combinaisons, appelées entités fonctionnelles, restent une approximation de la vraie diversité fonctionnelle qui reste au-delà de nos moyens de mesure.

De nombreuses études basées sur cette approche montrent que, sur un récif, le nombre de fonctions reste inférieur au nombre d'espèces. En particulier, le nombre de fonctions n'augmente que très lentement au-delà d'un certain nombre d'espèces comme indiqué par une étude du lagon de Koné en Nouvelle-Calédonie (fig. 1). De nouvelles fonctions continuent d'apparaître lorsque la diversité spécifique est très élevée. Ces fonctions sont donc

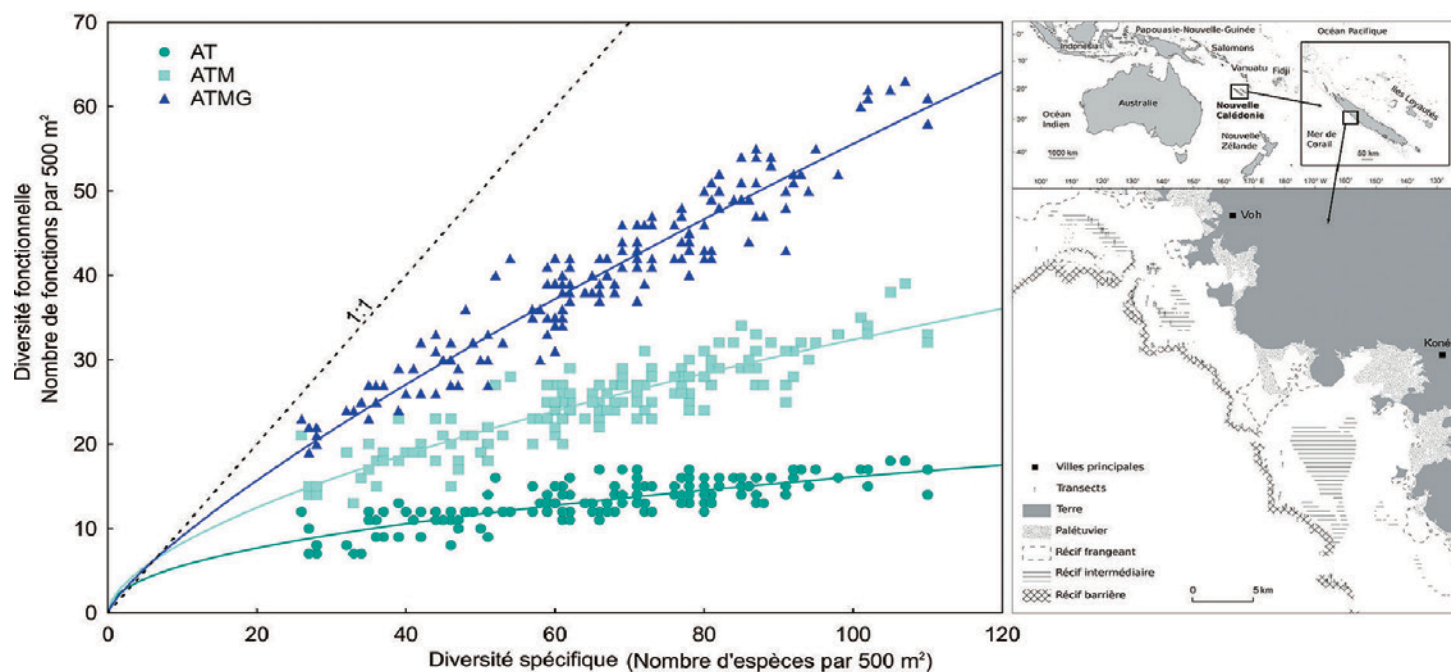


Figure 1 : Relation entre la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle pour les poissons des récifs coralliens de Koné pour différents schémas de classification fonctionnelle. A : alimentation. T : taille. M : mobilité. G : grégarisme. Source : GUILLEMOT *et al.*, 2011, modifié

représentées par peu d'espèces et, en général, peu d'individus, ce qui les rend très vulnérables, d'autant qu'elles n'apparaissent qu'à des niveaux exceptionnels de diversité. Ce résultat est très important car il a été démontré que, plus le nombre de fonctions au sein d'un écosystème sera élevé, plus cet écosystème sera productif, stable, résistant et résilient. Ceci est lié au concept des niches écologiques, qui stipule que chaque espèce a une place (habitat) et un rôle précis dans un écosystème, mais qu'en même temps chaque nouvelle espèce ajoute une nouvelle ressource sur laquelle de nouvelles espèces pourront s'établir. De nouvelles fonctions sont donc générées par les fonctions préexistantes dans un processus d'enrichissement et d'optimisation de l'écosystème.

La diversité, un facteur de résistance aux perturbations

Comme vu précédemment, plus un écosystème aura d'espèces, plus il contiendra de fonctions, et plus il sera susceptible de posséder la ou les fonctions lui permettant de résister à une perturbation. En d'autres

termes, la diversité fonctionnelle procure aux écosystèmes une assurance. De même, lorsque plusieurs espèces occupent la même fonction, cela assure l'écosystème contre les conséquences de la disparition locale d'une espèce (suite à une maladie par exemple). Sur un récif donné, de nombreuses espèces apparaissent puis disparaissent au gré de variations dans le recrutement, de changements dans l'habitat ou les ressources. Tant que l'ensemble des fonctions est maintenu, quelle que soit l'identité précise des espèces composant l'assemblage, alors l'écosystème pourra se maintenir. La redondance fonctionnelle augmente ainsi la résilience d'un écosystème, c'est-à-dire sa capacité à perdurer dans le temps, puisqu'il faudra impacter plusieurs espèces ayant la même fonction et donc « fonctionnellement interchangeables » pour impacter la fonction. À l'inverse, les fonctions peu redondantes sont vulnérables, les plus vulnérables étant les fonctions assurées par une seule espèce. Lorsque cela est le cas et que la fonction est essentielle au fonctionnement de l'écosystème, on parle d'espèce « clef de voute » dont la présence ou l'absence peut influencer l'ensemble de l'écosystème.

Il y a donc deux forces opposées en action. D'un côté, avoir beaucoup de fonctions augmente l'assurance d'un système face aux perturbations. De l'autre côté, la redondance fonctionnelle rend chaque fonction moins vulnérable. L'augmentation du nombre d'espèces va permettre le renforcement de la redondance des fonctions existantes et l'apparition de fonctions nouvelles. L'étude réalisée à Koné montre ces deux forces en action. Dans les récifs de Nouvelle-Calédonie, le nombre de fonctions observées dans les assemblages de poissons est plus faible qu'attendu par chance, compte tenu du nombre d'espèces présentes par station sous un seuil d'environ 90 espèces pour 500 m² (fig. 2).

En deçà de ce seuil, la diversité spécifique a plutôt tendance à renforcer la redondance fonctionnelle, et donc l'assurance de l'écosystème à résister au risque d'une perte locale d'espèces. Au-delà du seuil de 90 espèces, le nombre de fonctions observées dans les assemblages ne diffère pas de ce que l'on peut attendre par chance, compte tenu de la diversité spécifique. Par conséquent, au-delà de ce seuil de 90, la tendance est plutôt à l'augmentation de la diversité fonctionnelle avec l'arrivée de nouvelles fonctions, rares et vulnérables mais qui permettent un meilleur partitionnement des ressources et donc une plus grande efficacité énergétique du système.

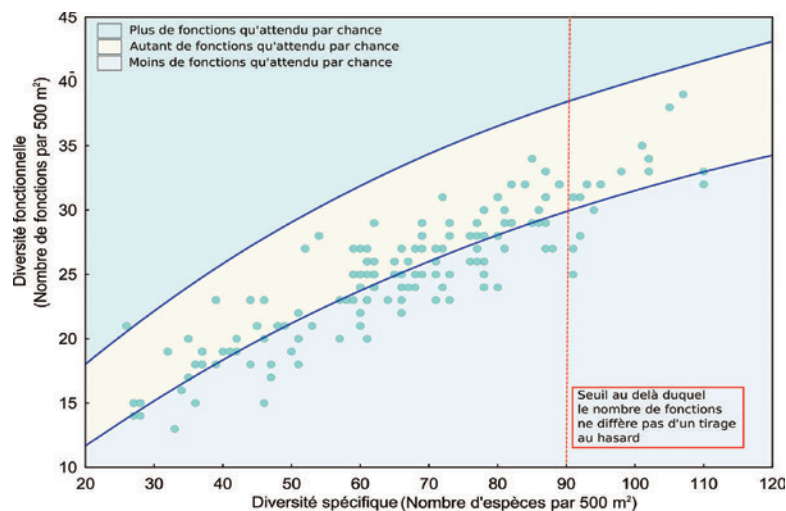


Figure 2 : Relation entre la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle des poissons des récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie. Source : GUILLEMOT *et al.*, 2011, modifié

Les derniers récifs sauvages du monde

L'archipel de Nouvelle-Calédonie possède une ZEE (Zone économique exclusive) de 1 740 000 km². Dans cet espace maritime immense, certains récifs sont sous forte influence humaine, notamment ceux à proximité de la capitale, Nouméa, qui concentre les deux tiers de la population néo-calédonienne. D'autres récifs sont extrêmement isolés au cœur de la mer de Corail, parfois à plus de 40 h de navigation de toute population humaine, comme les récifs de Chesterfield. Une étude récente a comparé la diversité fonctionnelle des poissons coralliens le long de ce gradient d'impact humain. Elle montre que la diversité fonctionnelle des poissons est maximale dans les récifs coralliens à plus de 20 h de trajet de Nouméa. Elle souligne également que cette diversité fonctionnelle a chuté de 60 % dans les zones habitées de l'archipel (fig. 3).

Le lagon manque donc considérablement de main-d'œuvre pour fonctionner correctement, de nombreuses fonctions ayant été fortement impactées, par la pêche notamment. Les conséquences pour le lagon de cette érosion fonctionnelle sont graves car un écosystème qui fonctionne mal se dégrade. Dans le même temps, des solutions existent. Les provinces de Nouvelle-Calédonie ont créé de

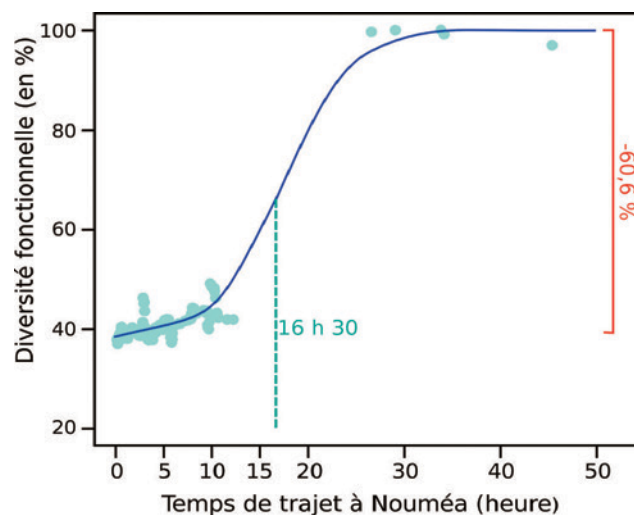


Figure 3 : Relation entre la diversité fonctionnelle (en %) des poissons des récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie et le temps de trajet à Nouméa. Source : D'AGATA *et al.*, 2016, modifié



Banc de surmulettes *Mulloidichthys vanicolensis*. Cette espèce occasionnellement grégaire vit dans les fonds sableux des récifs et lagons. Les adultes sont souvent solitaires et vivent sur les pentes sableuses où ils se nourrissent de petits invertébrés. © M. Juncker

nombreuses réserves marines, un outil capable de restaurer en partie la diversité fonctionnelle. Plus récemment, le gouvernement de la Nouvelle-Calédonie a créé le parc naturel de la mer de Corail, qui inclut la plupart des récifs isolés de l'archipel. Protéger ces récifs est une responsabilité immense pour les Néo-Calédoniens. En effet, nos dernières estimations (MAIRE *et al.* 2016) indiquent qu'il ne reste sur la planète plus que 1,5 % des récifs coralliens à plus de 20 h de trajet des populations humaines. La Nouvelle-Calédonie possède un tiers de ces derniers récifs fonctionnellement intacts. Protéger formellement ces derniers récifs sauvages de la planète, vierges de la plupart des impacts humains, serait un geste symbolique fort de la part des Néo-Calédoniens en cette année 2018 des récifs coralliens.

Références bibliographiques

- D'AGATA S. *et al.*, 2016 Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. *Nature Communications*. doi : 10.1038/ncomms12000.
- GUILLEMOT N. *et al.*, 2011 Functional redundancy patterns reveal non-random assembly rules in a species-rich marine assemblage. *Plos One* 6 (10) : e26735. doi : 10.1371/journal.pone.0026735.
- MAIRE E. *et al.*, 2016 How accessible are coral reefs to people? A global assessment based on travel time. *Ecology Letters*. doi : 10.1111/ele.12577.

Les serpents marins des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie

François Brischoux, Xavier Bonnet, Richard Shine et Claire Goiran



Laticauda laticaudata (tricot rayé bleu) évoluant sur un fond sableux avec de nombreux terriers, sans doute à la recherche d'une proie. © IRD/P. Laboute

Généralités sur les serpents marins

Au cours du Miocène, le clade des serpents a connu quatre événements indépendants de transition vers la vie marine, qui ont donné naissance à quatre groupes phylogénétiques utilisant de manière plus ou moins extensive le milieu marin. Seuls deux de ces groupes sont présents en Nouvelle-Calédonie, les Laticaudinae (tricots rayés) et les Hydrophiinae (« vrais » serpents marins). Ils font partie des Elapidae. Ces deux groupes phylogénétiques contiennent les serpents les mieux adaptés au milieu marin. Ils sont largement distribués dans les récifs coralliens des océans Indien et Pacifique, dont les récifs de Nouvelle-Calédonie. Les Laticaudinae sont

amphibies et ovipares : ils s'alimentent en mer mais doivent revenir à terre pour toutes les autres activités (digestion, reproduction, dont la ponte des œufs, etc.). Sur les huit espèces de tricots rayés reconnues actuellement, deux sont présentes en Nouvelle-Calédonie, dont une est endémique. Il s'agit du tricot rayé jaune (*Laticauda saintgironsi*) et du tricot rayé bleu (*Laticauda laticaudata*, largement distribué). Les Hydrophiinae sont souvent qualifiés de serpents marins « vrais ». En effet, ce sont les espèces de ce groupe qui se sont émancipées de la plupart des liens avec l'environnement terrestre ancestral. Ils sont vivipares et passent l'entièreté de leur vie en mer sans jamais revenir à terre. Ce groupe phylogénétique est très riche : sur environ 70 espèces qui le composent, 12 sont présentes en Nouvelle-Calédonie.

Les Laticaudinae (tricots rayés)

Les deux espèces de tricots rayés de Nouvelle-Calédonie sont largement réparties à travers le lagon : la plupart des îles et îlots du lagon néo-calédonien abritent des populations de l'une ou de l'autre espèce, le plus souvent des deux à la fois. À terre, comme la plupart des espèces de serpents, les tricots rayés vivent cachés dans des abris qui les protègent des températures excessives, de la déshydratation et des prédateurs. Si la plupart des îles et îlots du lagon offrent une diversité d'habitats suffisamment riche pour convenir aux deux espèces, certaines caractéristiques de l'environnement terrestre sont cruciales pour leur présence. En effet, le tricot rayé jaune est plus terrestre que le tricot rayé bleu. Il a de meilleures capacités locomotrices à terre et peut donc accéder plus facilement à des micro-habitats situés sur le littoral (chaos rocheux, terriers d'oiseaux marins, entrelacs de racines, arbres tombés, etc.). Le tricot rayé bleu, moins terrestre, n'est présent que si ce type de micro-habitat est situé au plus près de la zone de balancement des marées. Contrairement au tricot rayé jaune, cette espèce utilise d'ailleurs très volontiers comme abri les rochers situés directement dans la zone de balancement des marées.

La physionomie des îlots et du littoral influence également la structure des populations de ces serpents. En effet, toutes les îles et



Accouplement de tricots rayés jaunes (*Laticauda saintgironsi*, endémique) sur l'îlot Améré (réserve intégrale Merlet). Une femelle est courtisée par plusieurs mâles. © X. Bonnet

îlots du lagon n'offrent pas les caractéristiques écologiques qui conviennent à toutes les étapes de leur vie. Par exemple, les œufs n'ont pas les mêmes besoins que des juvéniles en croissance ou que des adultes qui se reproduisent. Si certains sites sont favorables à tous ces stades de vie, la démographie des populations de tricots rayés néo-calédoniens peut également se structurer géographiquement. Certains sites jouent le rôle de nurserie en abritant principalement des sites de pontes et des nouveau-nés (par exemple, l'île Ouen), d'autres présentent des populations constituées essentiellement d'individus adultes (par exemple l'îlot Améré au sein de la réserve Merlet). Enfin, d'autres sites peuvent abriter tous ces stades de vie (par exemple, l'île Verte ou l'îlot Signal). Cette structuration des populations à large échelle spatiale à travers le lagon de Nouvelle-Calédonie a des conséquences importantes en termes de biologie de la conservation. En effet, des perturbations locales (par exemple sur un îlot clé assurant le rôle de nurserie, ou hébergeant une population de reproducteurs adultes) pourraient avoir des conséquences populationnelles à très large échelle et affecter d'autres populations relativement distantes.

Les tricots rayés utilisent le milieu marin pour se nourrir, principalement de poissons anguilliformes (congres, murènes et poissons-serpents). Collectivement, les deux espèces de tricots rayés de Nouvelle-Calédonie consomment un très grand nombre d'espèces (au moins 43 espèces différentes), dont la plupart sont des prédateurs benthiques, sédentaires et situées très haut dans la chaîne alimentaire. De fait, en s'alimentant sur ces prédateurs supérieurs, les tricots rayés jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement des réseaux trophiques. La population d'un site comme l'îlot Signal (environ 4 000 serpents) peut consommer plus de 45 000 poissons anguilliformes par an, ce qui représente une biomasse de 1,5 t. En outre, ces serpents permettent d'échantillonner de manière efficace ce compartiment cryptique de l'ichthyofaune lagonaire. L'étude de leur régime alimentaire a permis de révéler la présence d'au moins 15 espèces de poissons anguilliformes qui n'avaient pas encore été observées en Nouvelle-Calédonie. Dans la plupart des cas, les densités estimées de ces poissons prédateurs ont été largement revues à la hausse, grâce à l'étude du régime alimentaire des tricots rayés.

Il est important de noter que les deux espèces de tricots rayés de Nouvelle-Calédonie sont très complémentaires et permettent l'échantillonnage d'un grand nombre d'habitats. En effet, le tricot rayé jaune est plutôt spécialiste des espèces de poissons anguilliformes qui vivent dans les anfractuosités des récifs. Cette espèce consomme au moins 34 espèces différentes inféodées aux fonds durs. Le tricot rayé bleu consomme plutôt des espèces de fonds meubles (vasières, zones sableuses, herbiers) et, si son régime alimentaire est également essentiellement constitué de poissons anguilliformes, il intègre bien volontiers d'autres espèces de poissons comme les poissons-chats ou les poissons-fléchettes. Sur les fonds meubles, le tricot rayé bleu peut consommer jusqu'à 28 espèces différentes.

Leur caractère emblématique fait des tricots rayés des icônes de la Nouvelle-Calédonie. Mais plus que de simples animaux marins charismatiques, ils jouent un rôle clé dans le fonctionnement du lagon de Nouvelle-Calédonie. Ce sont également des modèles particulièrement pertinents pour examiner des questions de recherche fondamentale (par exemple le retour vers la vie marine), de fonctionnement des écosystèmes à large échelle (à travers le rôle dans les réseaux trophiques) ou en biologie de la conservation (par la structuration spatiale de leurs populations).



Régurgitation d'une murène (*Gymnothorax eurostus*) par un tricot rayé jaune (*Laticauda saintgironsi*). Cette technique a permis de révéler la richesse spécifique des poissons anguilliformes de Nouvelle-Calédonie. © X. Bonnet

Les Hydrophiinae (serpents marins « vrais »)

Contrairement aux tricots rayés, les serpents marins faisant partie des Hydrophiinae sont vivipares et passent toute leur vie en mer. Ils sont très diversifiés à la fois d'un point de vue écologique et morphologique. Ils sont répartis en deux groupes. Les serpents du premier groupe consomment des œufs de poissons, principalement ou occasionnellement, alors que les serpents du second groupe capturent des poissons. En Nouvelle-Calédonie, ce premier groupe est représenté par trois espèces : l'aipysure de Dubois (*Aipysurus duboisii*), l'aipysure lisse ou serpent olive (*A. laevis*) et le serpent à tête de tortue, (*Emydocephalus annulatus*). Le second groupe est représenté en Nouvelle-Calédonie par neuf espèces, appartenant toutes au genre *Hydrophis* : *H. coggeri*, *H. curtus*, *H. laboutei*, *H. macdowellii*, *H. major*, *H. ornatus*, *H. peronii*, *H. platurus* et *H. spiralis*. D'une manière générale, les serpents du groupe *Aipysurus-Emydocephalus* fréquentent plutôt les habitats récifaux peu profonds. Le serpent à tête de tortue se nourrit exclusivement d'œufs de poissons (blennies, gobies et poissons demoiselles). Il n'est pas venimeux. Il est extrêmement sédentaire, au point que les populations vivant à l'anse Vata et à la baie des Citrons sont



Tricot rayé jaune (*Laticauda saintgironsi*) évoluant dans une algueriaie de l'îlot Amédée. © IRD/P. Laboute



Aipysurus laevis. © UNC/C. Goiran

différentes génétiquement. Les *Aipysurus* ont un régime alimentaire plus varié. Ils consomment des poissons de diverses espèces et éventuellement des œufs de poissons ou des crustacés. Le serpent olive (*A. laevis*) est le plus connu car il est très abondant en Nouvelle-Calédonie et il s'approche souvent des plongeurs.

Le genre *Hydrophis* s'est diversifié d'une manière exceptionnellement rapide depuis seulement quelques millions d'années. Il comporte environ 50 espèces qui exploitent des proies très différentes. Certaines sont très spécialisées et ne consomment qu'une espèce de proies, d'autres sont généralistes. Ces espèces peuvent vivre dans des écosystèmes plus profonds que les serpents du groupe *Aipysurus-Emydocephalus*, voire complètement au large en ce qui concerne *H. platurus*. Cela n'empêche pas certaines espèces comme *H. major*, *H. peronii* et *H. coggeri* de fréquenter aussi des baies peu profondes comme la baie des Citrons.

Certaines espèces, comme *H. macdowelli* et *H. coggeri*, possèdent une petite tête qu'ils peuvent enfoncer dans les terriers à la recherche de poissons anguilliformes, alors que d'autres, comme *H. major*, ont une grosse tête qui leur permet de capturer et



Hydrophis major avalant un poisson-chat (*Plotosus lineatus*). © UNC/C. Goiran

d'ingérer des poissons d'un diamètre impressionnant par rapport à celui de leur corps. Le régime alimentaire d'*H. major* est bien connu puisque cette espèce chasse de jour, dans les zones peu profondes, où il est facile à observer. En Nouvelle-Calédonie il se nourrit exclusivement de poissons-chats, *Plotosus lineatus*. L'effectif de la population d'*H. major* autour de la presqu'île de Nouméa est en cours d'étude. Il est probable qu'elle s'élève à quelques centaines d'individus. Cette population de prédateurs exerce une pression non négligeable sur la population de *P. lineatus*. Ce poisson-chat, qui possède un mucus toxique et des épines vénéneuses, est une espèce envahissante en Méditerranée où elle a un impact négatif sur la pêche.

Représentant l'extrême d'un mode de vie marin chez un serpent, *H. platurus* est une espèce de taille modeste (environ 70 cm) complètement pélagique. Il se nourrit essentiellement de larves de poissons qui se concentrent à la surface océanique sous les débris flottants. Il occupe une aire de distribution remarquablement vaste, couvrant les océans Indien et Pacifique tropicaux. Bien qu'elle ne soit pas très commune en Nouvelle-Calédonie, cette espèce très particulière pénètre parfois dans le lagon néo-calédonien.

Le tricot rayé jaune (*Laticauda saintgironsi*) plus terrestre que le tricot bleu (*Laticauda laticaudata*) s'observe fréquemment sur les plages des îlots. © P.-A. Pantz





Emydocephalus annulatus. © UNC/C. Goiran



Accouplement *Aipysurus laevis*. © IRD/E. Folcher

La Nouvelle-Calédonie présente un environnement très favorable à l'étude des serpents marins vrais. En effet, elle possède des écosystèmes récifaux et lagonaires riches et diversifiés qui hébergent de nombreux serpents. Parmi ces écosystèmes, certains, comme la baie des Citrons sont faciles d'accès, ce qui permet l'étude des populations de serpent sur le long terme. Deux espèces de serpents marins vrais font l'objet de recherche actuellement en Nouvelle-Calédonie : *Emydocephalus annulatus* et *Hydrophis major*. Ces recherches ont pour but la connaissance de l'écologie de ces espèces et la manière dont elles s'adaptent aux modifications de leur environnement.

Encadré 17

Pourquoi les serpents marins viennent-ils voir les plongeurs ?



Curieux, ce serpent s'approche d'un scientifique (mission aux Chesterfield, CHEST 2015). © IRD/C.E Payri

Les serpents terrestres ne viennent jamais observer les humains de près. Ils les fuient le plus souvent. Les serpents marins, au contraire, ne les évitent pas et ils viennent même parfois les examiner de près. À quoi est due cette différence de comportement ?

Les serpents n'ont pas une vue très perçante. Pour identifier les autres animaux qu'ils rencontrent (proie, partenaire sexuel ou autre), ils collectent avec leur langue des molécules qu'ils ont émises dans le milieu et les analysent dans l'organe voméro-nasal situé dans leur palais. Les serpents terrestres peuvent ainsi recueillir des molécules dans l'air ou sur le sol pour connaître l'identité des autres animaux qui partagent leur milieu. Dans le milieu marin, les molécules émises par un animal sont trop rapidement dispersées dans l'eau pour que les serpents puissent les utiliser comme source d'information. Ils sont donc obligés de prélever directement les molécules avec leur langue sur l'animal qu'ils veulent identifier. Pendant la période de reproduction, généralement en hiver, les mâles inspectent très activement leur environnement à la recherche de femelles. Ils viennent souvent examiner les plongeurs, mais dès qu'ils ont constaté que ces derniers n'étaient pas des partenaires potentiels, ils s'en éloignent. Les humains interprètent parfois ce comportement comme une attaque, mais ce n'est que de la curiosité.

Les réseaux trophiques en milieux coralliens

Marine Julie Briand et Yves Letourneur



La tortue verte *Chelonia mydas* se nourrissant sur un herbier d'*Halophila*, côte ouest de la Grande Terre. © M. Juncker

L'algue *Sargassum spinulligerum* absorbe les sels nutritifs présents dans l'eau ; le crabe *Pilumnus vesperilio* picore l'algue ; la murène *Gymnothorax chilospilus* attrape le crabe ; le tricot rayé *Laticauda saintgironsi* avale la murène et le requin-tigre *Galeocerdo cuvier* engloutit le serpent.

Ainsi va la vie dans les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie, où les relations alimentaires entre proies et prédateurs sont d'une très grande diversité et complexité. En effet, chaque organisme du récif joue un rôle précis et tient une place déterminée dans cette toile à l'équilibre fragile, où les espèces sont connectées.

Une toile parfaitement tissée

Un très grand nombre de chaînes alimentaires coexistent dans les récifs coralliens néo-calédoniens. Chacune se construit d'un premier maillon constituant une source alimentaire de « base », de multiples maillons intermédiaires regroupant des consommateurs très divers, et aboutit à un maillon terminal représenté par les grands prédateurs carnivores (fig. 1). L'ensemble de ces chaînes alimentaires forme un réseau étroitement interconnecté comparable à une immense toile d'araignée. Au sein de ce réseau, dit « trophique », d'importants échanges de matière et d'énergie se réalisent.

Les principaux compartiments trophiques sont au nombre de cinq.

– I : Les sources alimentaires « de base », représentées par les producteurs primaires (phytoplancton, microphytobenthos, gazon algal, macroalgues benthiques, phanérogames marines) et les réservoirs de matière organique (parties particulaires et dissoutes du sédiment et de l'eau de mer). Ces ressources de base sont nombreuses et parfois complexes, formées pour certaines de l'accumulation de matières d'origines diverses (marine ou terrestre, pélagique ou benthique, autochtone ou allochtone).

– II : Les consommateurs primaires, qui s'alimentent des producteurs primaires ou dans les réservoirs de matière organique,

se composent principalement d'organismes du zooplancton, de filtreurs (par exemple les huîtres), herbivores (par exemple les poissons-perroquets) ou détritivores (par exemple les holothuries et certains mollusques et crustacés).

– III : Les consommateurs secondaires, qui se nourrissent des consommateurs primaires, présentent des régimes alimentaires majoritairement omnivores ou à dominance carnivore.

– IV et V : Les consommateurs tertiaires et quaternaires, qui sont les grands prédateurs des récifs coralliens et dont le régime alimentaire est strictement carnivore (par exemple les loches et les requins), voire exclusivement piscivore (par exemple les barracudas).

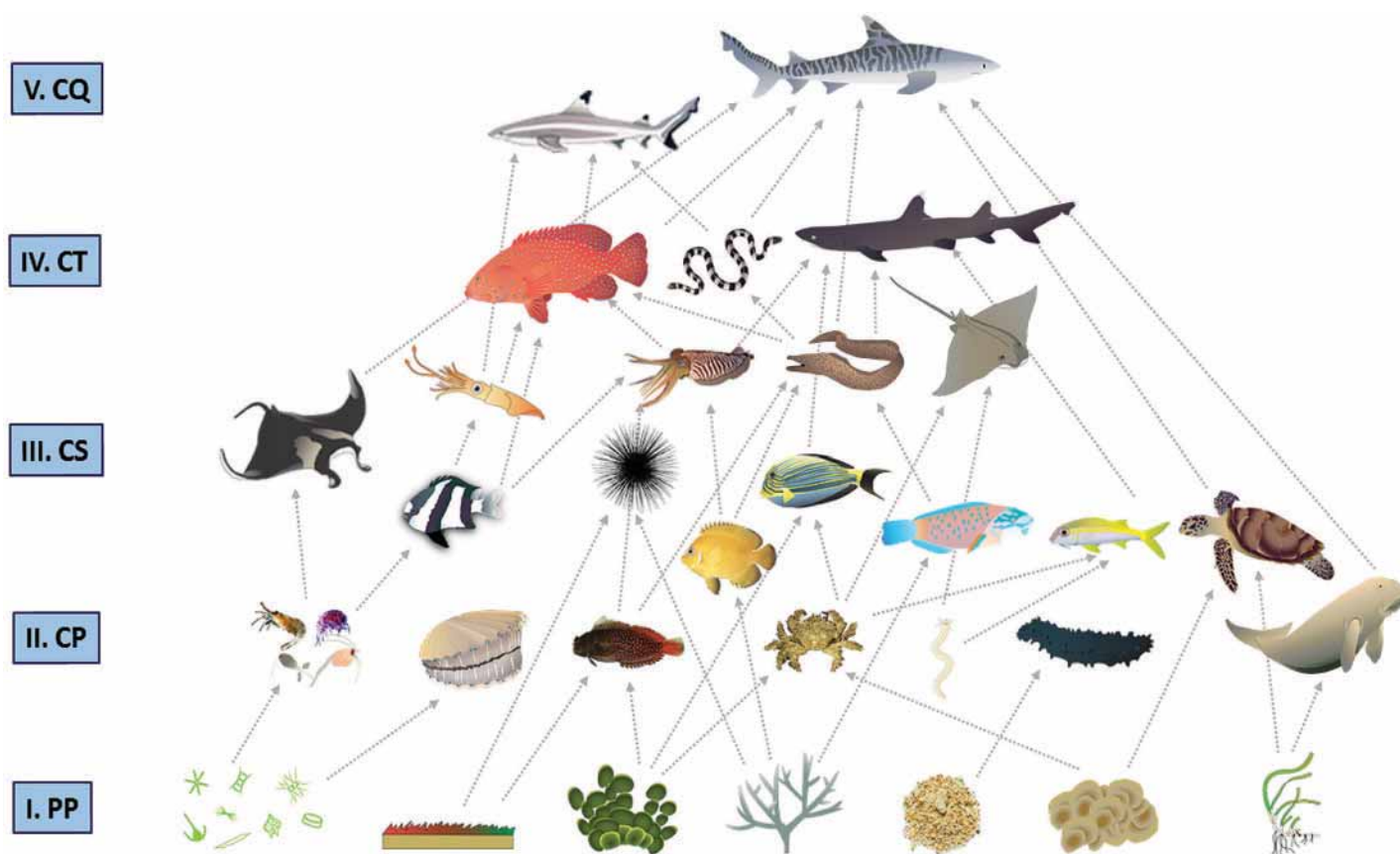


Figure 1 : Schéma simplifié des réseaux trophiques de l'écosystème récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie. Les flèches indiquent les relations alimentaires existantes entre les organismes des cinq principaux compartiments. I : producteurs primaires (PP). II : consommateurs primaires (CP). III : consommateurs secondaires (CS). IV : consommateurs tertiaires (CT). V : consommateurs quaternaires (CQ). © M.J. Briand, images <http://ian.umces.edu>

Une conque (*Charonia tritonis*) dévorant une étoile de mer mangeuse de corail (*Acanthaster planci*). © M. Juncker



Plusieurs réseaux trophiques majeurs du lagon néo-calédonien sont déjà connus (BRIAND, 2014). Il y a les réseaux dits « sédimentaires » (dont la « base » est constituée de matière organique associée aux particules sédimentaires), « récifaux » (matière organique essentiellement liée au « gazon algal »), « lagonaire » (particules organiques et/ou phytoplancton présents dans l'eau de mer) et « détritique » (débris de phanérogame marines et d'algues non directement digestibles par la majorité des organismes herbivores). Les deux premiers réseaux sont les plus importants en termes de flux de matière au sein des récifs coralliens, tandis que les deux derniers participent de manière plus indirecte aux transferts de matière dans les récifs. Ces quatre réseaux trophiques sont alimentés par des sources de matière organique différentes mais sont étroitement liés, parce qu'ils se trouvent le plus souvent dans des habitats très voisins, mais aussi en raison de l'exploitation des sources de « base » et/ou des proies par des consommateurs communs.

De plus, l'importance d'écosystèmes associés aux récifs coralliens tels que les herbiers de phanérogame marines et les mangroves est clairement mise en évidence par les exportations de matière (débris divers, matière organique particulaire et dissoute) entre les différents habitats de l'espace récifo-lagunaire. Il est probable que d'autres réseaux trophiques restent encore à déterminer afin de mieux comprendre le fonctionnement des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie.

Des relations complexes

La grande complexité des relations existant entre ces compartiments réside dans la multitude de régimes alimentaires qui s'entrecroisent, associant des organismes spécialistes comme le poisson-papillon corallivore obligatoire *Chaetodon trifascialis* avec des opportunistes tels que la plupart des poissons carnivores de taille moyenne. Par ailleurs, chaque organisme peut voir son régime alimentaire modifié au cours de sa vie selon divers paramètres biologiques (en fonction de la taille, des périodes de reproduction) ou environnementaux (en fonction de la saison, des caractéristiques de l'habitat, de perturbations). Le nason à éperons bleus ou « dawa » (*Naso unicornis*)

par exemple est un poisson zooplanctonophage au stade juvénile, qui devient herbivore au stade adulte. De même, les organismes herbivores tels que les mollusques gastéropodes broutent les espèces d'algues présentes sur le substrat à une saison donnée.

Par ailleurs, les connaissances disponibles sur le régime alimentaire des organismes récifaux sont régulièrement complétées, voire reconsidérées, grâce à l'évolution des techniques d'études. En effet, depuis quelques années s'ajoutent aux méthodes traditionnelles d'observation des contenus stomacaux des outils biochimiques qui permettent d'aller plus loin dans l'interprétation des régimes alimentaires et des relations trophiques. Il s'agit des méthodes d'analyses de la composition du tissu d'un organisme en isotopes stables du carbone et de l'azote, en acides gras, en acides aminés.

Ainsi, le régime alimentaire des oursins de récif *Parasalenia gratiosa* et *Echinometra mathaei*, habituellement qualifié d'herbivore suite à l'observation de leurs estomacs, semble être remis en question ; de fortes signatures isotopiques en azote suggèrent un régime alimentaire davantage omnivore, parfois à dominance carnivore, induit par le « raclage » du substrat favorisant, outre la consommation d'algues, l'ingestion d'invertébrés fixés sur le substrat, comme des éponges, des bryozoaires et même des jeunes stades coralliens (BRIAND, 2014). Des modèles mathématiques relativement récents permettent de prédire la part relative de chaque proie dans le régime alimentaire d'un prédateur.

À partir des connaissances acquises sur l'alimentation et l'habitat d'un organisme, il est possible de définir la largeur de sa niche trophique et d'émettre des hypothèses sur ses interactions de compétition pour les ressources nutritives avec d'autres espèces de l'écosystème. Ces outils biochimiques sont également particulièrement utiles pour retracer l'origine des différentes sources alimentaires composant les réservoirs de matière organique qui supportent les réseaux trophiques dans les récifs coralliens. Comme dans le cas précédent, des modèles permettent d'estimer la contribution de chaque source alimentaire à la constitution du réservoir de matière organique.





La murène *Gymnothorax zonipectis* attaquant un poisson. Lifou. © M. Juncker

Un équilibre fragile

L'étude des réseaux trophiques permet de mettre en évidence le rôle écologique clé joué par les différents groupes ou guildes d'organismes récifaux de régimes alimentaires similaires, appelés « groupes trophiques ». Ainsi, certains organismes sont clairement identifiés comme étant des espèces clés des récifs néo-calédoniens. Par exemple, le rôle des herbivores au sens large est tout à fait fondamental dans les récifs coralliens car, en consommant les algues, ces organismes limitent fortement leur développement, permettant ainsi aux coraux dont la croissance est bien plus lente de rester compétitifs dans l'occupation de l'espace récifo-lagonaire. Il est alors possible d'anticiper les effets des perturbations sur ces réseaux trophiques à la structure fragile, pour lesquels un déséquilibre dans le fonctionnement des relations alimentaires peut avoir d'importantes conséquences. Bien que les effets en cascade dits « *bottom-up* » et « *top-down* », caractérisés par un déséquilibre respectivement par le bas (c'est-à-dire à partir des sources de base) ou par le haut (c'est-à-dire à partir des grands prédateurs) se répercutant sur l'ensemble du réseau, soient largement étudiés à l'échelle mondiale, ils ne sont pas encore précisément décrits au sein des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie.

La question de la pollution du lagon de Nouvelle-Calédonie par divers contaminants tels que les éléments traces métalliques et métalloïdes (arsenic, cobalt, mercure, nickel, etc.) ou les composés organiques (pesticides, polychlorobiphényles, etc.) peut être évaluée en relation avec les réseaux trophiques. En effet, l'ensemble des compartiments trophiques présente des niveaux détectables de contaminants, à des concentrations variables selon les composés et les organismes considérés. Une étude récente a mis en évidence le cheminement de certains éléments traces, notamment le mercure, le sélénium et, dans une moindre mesure, l'arsenic à travers la structure des réseaux trophiques ; les réseaux « sédimentaires » et « récifaux » se sont révélés être des voies de transfert privilégiées (BRIAND, 2014). D'autres éléments en revanche sont présents dans différents organismes sans pour autant qu'il existe des liens nets entre le niveau de contamination et le positionnement de l'organisme dans le réseau trophique.

Ces réseaux représentent donc un aspect essentiel de la mécanique fonctionnelle d'un écosystème. Leur étude dans les écosystèmes récifaux reste très complexe, mais cruciale, pour que de meilleurs plans de protection et de gestion soient mis en place. Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie constituent en ce sens un formidable site d'étude par le patrimoine exceptionnel qu'ils représentent, mais également en raison des nombreuses menaces naturelles (cyclones, hypersédimentation, phénomènes de blanchissement) et anthropiques (rejets miniers, pollution urbaine, activités nautiques) auxquelles ils doivent faire face.

Référence bibliographique

BRIAND M., 2014 *Place des poissons anguilliformes dans le fonctionnement des écosystèmes récifo-lagonaires de la Nouvelle-Calédonie : rôle trophique et impacts des contaminations*. Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie, 610 p.

Chapitre 19

Le lagon, abri ou résidence des dauphins

Marc Oremus



Le grand dauphin de l'Indo-Pacifique (*Tursiops aduncus*) présente une couleur assez uniforme, dans les tons gris ou marron clair selon la lumière. © M. Oremus

Sur les 12 espèces de dauphins identifiées à ce jour dans les eaux de Nouvelle-Calédonie, deux en fréquentent quotidiennement les lagons : le dauphin à long bec (*Stenella longirostris*) et le grand dauphin de l'Indo-Pacifique (*Tursiops aduncus*).

Un refuge à mi-temps pour certains

La journée des dauphins à long bec est réglée comme du papier à musique. La nuit, ils arpentent les eaux du large à la recherche de petits poissons qui remontent des profondeurs. Au lever du jour, ils rejoignent les zones récifales où ils peuvent socialiser et se reposer à

l'abri des grands prédateurs océaniques. Là, ils forment généralement de grands groupes de 15 à 60 dauphins. Le soir venu, ils entament un ballet acrobatique qui renforce les liens du groupe avant de regagner l'océan.

Une résidence permanente pour d'autres

La vie des grands dauphins de l'Indo-Pacifique est en revanche pleinement associée aux lagons car ils s'y nourrissent, s'y reproduisent et s'y reposent. Plusieurs petites populations résidentes, distinctes socialement et génétiquement, ont été décrites



Groupe de dauphins à long bec (*Stenella longirostris*) se reposant en zone récifale peu profonde. © M. Oremus

autour de la Grande Terre. Souvent en petits groupes de deux à dix dauphins, ils sont moins acrobates que leurs congénères à long bec mais ils peuvent être curieux ; il n'est d'ailleurs pas rare de les rencontrer aux étraves des bateaux.

Des acteurs importants pour les récifs

Le rôle joué par les dauphins en milieu corallien reste peu connu, mais il fait peu de doute que celui-ci est majeur. Les grands dauphins

sont des prédateurs supérieurs des écosystèmes récifaux et participent donc activement à en réguler la chaîne alimentaire. Si les dauphins à long bec ne se nourrissent pas dans les lagons, ils transfèrent en revanche une quantité importante de matière organique en provenance du large via leurs déjections. L'ampleur de ce phénomène reste à préciser, mais il est établi que cette matière bénéficie aux poissons des récifs.

Fragiles et menacés : les oiseaux marins de la mer de Corail

Philippe Borsa et Éric Vidal



Sternes fuligineuses (*Onychoprion fuscatus*), îles Chesterfield. © IRD/E. Vidal

La mer de Corail, un sanctuaire tropical pour les oiseaux marins

Le terme « oiseaux marins » se réfère à plusieurs familles d'oiseaux dont l'essentiel de la vie a lieu en mer ou sur le littoral et dont la nourriture consiste préférentiellement en des animaux marins : poissons, crustacés, calmars et autres invertébrés marins. Les puffins et les pétrels sont de remarquables voiliers, capables de migrations transocéaniques et de bons plongeurs : des oiseaux océaniques par excellence. Les oiseaux de deux autres familles, celles des frégates et des phaétons ou pailles-en-queue passent aussi l'essentiel de leur vie au large, survolant les océans sur de très grandes distances.

Les fous ont un rayon de prospection plus ou moins étendu au large. Ceux-ci pêchent en plongeant en piqué, mais sont aussi capables de happer des poissons volants en vol. Les sternes et noddis comprennent à la fois des espèces océaniques et des espèces côtières. Les mouettes se nourrissent sur le littoral ou dans le lagon. Tous séjournent à terre pour se reproduire car, comme la plupart des oiseaux, les oiseaux marins incubent leurs œufs puis élèvent leurs poussins au nid ou près du nid pendant plusieurs semaines à plusieurs mois.

La mer de Corail est une des dernières régions tropicales de la planète où l'impact des activités humaines peut être considéré comme relativement faible. En conséquence, les oiseaux marins,

indicateurs sensibles de l'état de préservation des écosystèmes marins, y sont encore divers et abondants. Du fait de leur isolement et de leur proximité des zones de nourrissage en mer, les îlots coralliens sont des sites privilégiés pour la nidification des oiseaux marins. Les îlots peuvent aussi servir de reposoirs hors de la période de reproduction. Bien qu'étant de petite taille, les îlots récifaux constituent un habitat irremplaçable pour les oiseaux marins : pendant la période de reproduction, ils accueillent des populations entières qui, en temps ordinaire, occupent des centaines de milliers de kilomètres carrés dans l'océan.

Quatre ensembles récifaux concentrent l'essentiel des colonies d'oiseaux marins de la Nouvelle-Calédonie : l'archipel des Chesterfield-Bampton (au centre de la mer de Corail), les îlots des récifs d'Entrecasteaux (au nord de la Grande Terre) et les îlots des lagons nord et sud. Les îles coralliennes surélevées et inhabitées comme Beautemps-Beaupré et Walpole sont aussi des sites favorables à la reproduction des oiseaux marins. Ainsi, l'île Walpole abrite à elle seule au moins 11 espèces d'oiseaux marins nicheurs, dont une importante colonie de fous bruns et une des rares colonies de sternes blanches du Pacifique sud-ouest.

Ingénieurs des cayes et îlots

Les îlots à différents stades de végétalisation sont colonisés par différentes espèces d'oiseaux nicheurs. Par exemple, plusieurs espèces de sternes posent leurs œufs à même le sable ou les débris de corail. Certaines, comme la sterne de Dougall ou la sterne fuligineuse, nichent en colonies denses sur des cayes quasiment dépourvues de végétation. D'autres, comme la sterne blanche et le noddie noir nichent dans les arbres et, de ce fait, ne peuvent s'installer que sur les îlots déjà boisés. Le noddie brun peut se contenter de nids rudimentaires sur le sol ou bien de nids volumineux et extraordinairement élaborés, faits de fines brindilles entrelacées et construits bas dans les arbustes. De même, le fou brun et le fou masqué pondent leurs œufs à même le sol alors que le fou à pieds rouges et la grande frégate construisent leurs grands nids faits de branchages dans les arbres. Parmi les pétrels, le puffin fouquet et le pétrel de Tahiti creusent des terriers dans le sable, consolidés par la



Fou à pieds rouges (*Sula sula*) dans les faux-tabacs, îles Chesterfield. © IRD/P. Borsa



Noddi noir (*Anous minutus*), île Surprise. © IRD/E. Vidal



Fou masqué (*Sula dactylatra*) et son poussin, îlot Loop, Chesterfield. © IRD/R. Proner



Fou brun (*Sula leucogaster*), île Surprise. © IRD/E. Vidal

végétation herbacée ou à l'abri des racines des arbres. Le pétrel à ailes noires niche lui aussi au fond d'un terrier, mais il choisit, de préférence, les îlots arborés.

Les colonies d'oiseaux installées sur les cayes dépourvues de végétation favorisent l'établissement de celle-ci par leurs déjections. En effet, ces déjections contiennent des ammoniates et des phosphates qui fertilisent l'îlot. C'est aussi tout un écosystème éphémère qui se met en place au moment de la reproduction des oiseaux et qui participe à la genèse du sol de l'îlot, du fait de l'apport de matière organique que constituent les œufs non éclos, les proies régurgitées qui échappent aux poussins, et les carcasses des oiseaux morts. La végétation participe à son tour à la stabilisation de l'îlot, l'aidant à résister aux cyclones et à ainsi maintenir l'habitat disponible pour la nidification des oiseaux.

Enfin, la croissance du sol due à la décomposition des végétaux terrestres et des algues et autres débris flottants utilisés pour la construction des nids, ainsi que l'accumulation des déjections d'oiseaux participent à la croissance en hauteur des îlots. Le lessivage des nutriments vers la mer et les déjections tombant directement à la mer contribuent aussi à la croissance des algues symbiotiques des coraux. Ainsi, les oiseaux marins jouent-ils un rôle-clé non seulement dans la croissance et la stabilisation des récifs et îlots coralliens, mais aussi possiblement dans la résilience de ces derniers face aux événements météorologiques extrêmes.

Une biodiversité remarquable

On recense 24 espèces d'oiseaux marins nicheurs dans les eaux néo-calédoniennes (tabl. 1). Une d'entre elles, le pétrel de la Chaîne, niche exclusivement dans les hauteurs de la Grande Terre. Toutes les autres espèces ont été signalées comme nicheuses sur les îles et îlots coralliens de la Nouvelle-Calédonie. Les populations néo-calédoniennes de la sterne néréis, de la mouette argentée et du pétrel de Tahiti sont considérées comme des sous-espèces endémiques à l'échelle de la mer de Corail, mais, pour ces deux derniers cas, cela reste à confirmer par des études génétiques approfondies.

La sterne néréis niche aux îles Chesterfield-Bampton, dans le lagon nord et dans le lagon sud. Cette espèce avait autrefois une

distribution plus large en Nouvelle-Calédonie, mais la population y est désormais réduite à quelques dizaines de couples nicheurs, ce qui en fait une des espèces les plus vulnérables du territoire. La sterne néréis pond ses œufs à même le sable des îlots. Elle est particulièrement sensible au dérangement par les plaisanciers, qui conduit à l'échec de la reproduction.

L'oiseau marin le plus abondant des îles et îlots coralliens de la Nouvelle-Calédonie est le puffin fouquet. Ses nombreuses colonies des îlots des lagons sud et nord et des Chesterfield-Bampton comprennent chacune de plusieurs centaines à plusieurs dizaines de milliers de couples nicheurs. Avec un effectif total de plus de 500 000 couples reproducteurs, la Nouvelle-Calédonie héberge une partie importante de la population mondiale de cette espèce, estimée à environ 5 millions d'individus au total. La disponibilité de sites de nidification libres de prédateurs naturels, jointe à une densité suffisante, dans le rayon de prospection des oiseaux, de proies de taille et de qualité adéquates (calmars et petits poissons pélagiques), ainsi que la présence de prédateurs marins tels que les thons et les cétaqués, qui rapprochent les bancs de poissons de la surface et les rendent ainsi plus accessibles aux oiseaux, expliquent en partie une telle abondance. Les puffins, comme d'autres pétrels, sont aussi capables d'adapter leur stratégie de prospection à la disponibilité spatiale de la ressource selon la phase de leur cycle reproductif. Lors de la période de reproduction, les oiseaux partent en mer pour des séjours d'une journée ou deux à proximité de la colonie, au retour desquels ils régurgitent leurs proies aux poussins, qu'ils alternent avec des séjours plus longs, jusqu'à une douzaine de jours plus au large, au cours desquels ils se réalimentent. Une fois libérés des contraintes de la reproduction à terre, les puffins effectuent une migration transocéanique pour aller exploiter les ressources des eaux tropicales du Pacifique nord, de la Micronésie aux îles de la Ligne.

Deux autres espèces quasi mythiques nichent, ou ont niché, sur les îlots coralliens des eaux néo-calédoniennes : le pétrel du Herald et l'océanite à gorge blanche. Le pétrel du Herald fut décrit à partir de trois spécimens présumément récoltés lors d'une visite du navire britannique Herald aux îles Chesterfield au milieu du XIX^e siècle, soit avant l'intensification de la pêche baleinière dans la mer de Corail et

avant l'extraction du guano. Ce pétrel n'a jamais été vu nichant, depuis, à cet endroit. L'océanite à gorge blanche a été observée sur un îlot du lagon nord dans les années 1990, mais elle semble bien avoir disparu depuis. Selon l'IUCN, cette espèce est en danger d'extinction du fait, principalement, des prédateurs introduits.

Des populations mises en péril par les activités humaines

Sur l'île Walpole et sur nombre d'îlots du pourtour de la Grande Terre et de la mer de Corail, les oiseaux marins sont exposés à la prédation par les rongeurs introduits par l'homme : le rat polynésien, le rat noir et la souris domestique. D'autres envahisseurs indésirables sont la fourmi électrique, qui harcèle les oiseaux au nid, et le figuier de barbarie, qui colonise les sites de nidification et obstrue l'accès aux terriers. Les changements environnementaux induits par les espèces envahissantes ont un impact direct sur les populations d'oiseaux et peuvent conduire, dans les cas extrêmes, à l'extinction des populations locales, comme c'est vraisemblablement le cas avec l'océanite à gorge blanche. Au cours des deux dernières décennies, des campagnes d'éradication des rongeurs ont été menées à d'Entrecasteaux, dans le lagon nord et dans le lagon sud, offrant un heureux répit aux oiseaux marins nicheurs de ces ensembles récifo-lagunaires.

L'extraction, par le passé, des ressources des îlots est une autre cause majeure de dégradation de l'habitat de nidification des oiseaux marins. Les îles Chesterfield servirent de base à terre pour les navires baleiniers de la mer de Corail. Les équipages coupaient le bois pour alimenter le feu des chaudières et faisaient des razzias sur les œufs et les poussins d'oiseaux marins. De nos jours, l'homme reste un prédateur des oiseaux marins des îlots éloignés, puisque les équipages des navires de pêche qui s'aventurent aux Chesterfield-Bampton et à d'Entrecasteaux continuent à capturer des poussins de fous et de frégates pour la godaille du marin. L'activité d'extraction du guano, qui a eu lieu aux Chesterfield et à d'Entrecasteaux, a dévasté la végétation et le sol des îlots, les exposant davantage, par la même occasion, aux événements météorologiques extrêmes. C'est ainsi que le pétrel du Herald et le phaéton à brins rouges pourraient avoir disparu des îles Chesterfield et la mouette argentée, des îles d'Entrecasteaux.

Le débarquement des plaisanciers sur les îlots est une autre menace trop souvent négligée. La seule approche d'un îlot par un bateau peut provoquer l'envol massif des oiseaux couveurs et ainsi exposer les œufs ou les poussins à l'ensoleillement et à la déshydratation, ce qui peut aller jusqu'à compromettre toute la saison de reproduction d'une colonie. Les plaisanciers, à terre, piétinent les œufs des sternes et les terriers des pétrels. Les chiens qui parfois les accompagnent capturent les poussins et les adultes. Le dérangement est maximal lors des fêtes de fin d'année sur les îlots. Les aménagements touristiques augmentent la fréquentation des îlots par les plaisanciers, tout en réduisant, par simple effet d'occupation du sol, l'habitat disponible pour la reproduction des oiseaux marins. Récemment, un croisiériste a jeté son dévolu sur un des îlots éloignés du lagon sud et sur les îles Chesterfield-Bampton, vantant un « véritable paradis pour les amoureux de la nature, offrant à ses rares visiteurs de longues plages immaculées, refuges de milliers d'oiseaux marins ». Dans les faits, la taille imposante d'un navire hôtel mouillant à proximité des îlots et les centaines de touristes débarqués en masse menacent la reproduction des oiseaux marins.

L'inventaire des perturbations ou déprédations sur les colonies ne serait pas complet si l'on ne mentionnait pas aussi les actions de recensement réalisées en dehors d'un encadrement scientifique adéquat et qui induisent un risque supplémentaire de dérangement et de piétinement, ou encore le programme de « veille sanitaire » conduit par les autorités vétérinaires dans les années 1990 et qui a conduit au sacrifice de nombreux oiseaux marins des îles Chesterfield et d'Entrecasteaux.

Pistes pour les recherches futures sur les oiseaux marins de Nouvelle-Calédonie

Avec la miniaturisation des instruments électroniques, il est maintenant possible d'équiper les oiseaux marins avec des balises Argos, des récepteurs GPS et d'autres instruments comme des enregistreurs de plongée et des capteurs de rythme cardiaque afin de mieux connaître leur biologie, leurs déplacements, ainsi que leur comportement entre deux passages au nid. Dans l'avenir, il devrait

être possible d'automatiser le recueil de ce type de données en installant des récepteurs à proximité des nids, qui pourront interroger les instruments équipant les oiseaux à leur retour de mer, sans besoin d'intervention humaine et en minimisant, de ce fait, le risque de dérangement. Outre les connaissances qui seront ainsi acquises sur les oiseaux, il est désormais possible d'envisager d'utiliser les oiseaux comme auxiliaires de recherche. Ceux-ci seront susceptibles de nous renseigner, par exemple, sur la température de la mer, ou bien sur la nature, la profondeur et la densité des proies, soit autant d'informations qui nous permettront de mieux comprendre l'écologie de la mer de Corail et l'impact des changements subis par les écosystèmes océaniques.



Noddis noirs (*Anous minutus*) en action de pêche au large de la passe de l'île Longue, Chesterfield. © IRD/P. Borsa

Espèce	Nom scientifique	Lieu de nidification						
		Chest.	d'Entr.	GTL	Lag. n.	Lag. s.	W	M., H.
OISEAUX MARINS sensu stricto								
Mouette argentée	<i>Chroicocephalus novaehollandiae</i>	-	†	-	X	X	-	-
Sterne néréis	<i>Sternula nereis</i>	X	-	†	X	X	-	-
Sterne diamant	<i>Sterna sumatrana</i>	X	X	X	X	X	-	-
Sterne de Dougall	<i>Sterna dougallii</i>	X	-	-	X	X	-	-
Sterne huppée	<i>Thalasseus bergii</i>	X	X	X	X	X	-	-
Sterne bridée	<i>Onychoprion anaethetus</i>	-	-	-	X	X	-	-
Sterne fuligineuse	<i>Onychoprion fuscatus</i>	X	X	X	X	-	-	X
Sterne blanche	<i>Gygis alba</i>	-	-	-	-	X	X	X
Noddi brun	<i>Anous stolidus</i>	X	X	-	X	X	X	X
Noddi noir	<i>Anous minutus</i>	X	X	-	-	X	X	X
Noddi gris	<i>Anous ceruleus</i>	-	-	-	-	-	X	X
Phaéon à brins rouges	<i>Phaethon rubricauda</i>	†	X	X	-	-	X	X
Phaéon à bec jaune	<i>Phaethon lepturus</i>	-	†	-	-	-	X	-
Fou brun	<i>Sula leucogaster</i>	X	X	X	X	†	X	X
Fou masqué	<i>Sula dactylatra</i>	X	X	X	X	†	-	X
Fou à pieds rouges	<i>Sula sula</i>	X	X	-	-	X	X	X
Frégate ariel	<i>Fregata ariel</i>	X	X	-	-	-	X	X
Grande frégate	<i>Fregata minor</i>	X	X	-	-	-	X	X
Puffin fouquet	<i>Ardenna pacifica</i>	X	X	X	X	X	?	X
Pétrel de Tahiti	<i>Pseudobulweria rostrata</i>	-	-	X	X	X	-	-
Pétrel du Herald	<i>Pterodroma heraldica</i>	† ?	-	-	-	-	-	X
Pétrel de la Chaîne	<i>Pterodroma leucoptera</i>	-	-	X	-	-	-	-
Pétrel à ailes noires	<i>Pterodroma nigripennis</i>	-	-	?	-	X	-	X
Océanite à gorge blanche	<i>Nesofregetta fuliginosa</i>	-	-	-	†	-	-	?
OISEAUX LITTORAUX								
Grand cormoran	<i>Phalacrocorax carbo</i>	-	-	X	-	-	-	-
Cormoran pie	<i>Phalacrocorax melanoleucos</i>	-	-	X	-	-	-	-
Balbusard	<i>Pandion heliaetus</i>	-	-	X	X	X	-	-
Œdycnème des récifs	<i>Esacus magnirostris</i>	-	-	-	X	-	-	-

Références bibliographiques

BORSA P. *et al.*, 2010 Breeding avifauna of the Chesterfield Islands, Coral Sea: current population sizes, trends, and threats. *Pacific Science*, 64 : 297-314.

BOURNE W.R.P., DAVID A.C.F., MCALLAN I.A.W., 2005 The birds of the southern Coral Sea including observations by HMS Herald in 1858-60. *Atoll Research Bulletin*, 541 : 239-264.

PANDOLFI-BENOIT M., BRETAGNOLLE V., 2002 Seabirds of the southern lagoon of New Caledonia: Distribution, abundance and threats. *Waterbirds*, 25 : 202-213.

ROBINET O., SIRGOUANT S., BRETAGNOLLE V., 1997 Marine birds of d'Entrecasteaux reefs (New Caledonia, southwestern Pacific): diversity, abundance, trends and threats. *Colonial Waterbirds*, 20 : 282-290.

SPAGGIARI J. *et al.*, 2007 New Caledonian seabirds. In : Payri C.E., Richer de Forges R., éd., *Compendium of marine species from New Caledonia*, IRD-Nouméa, Documents scientifiques et techniques, II (7), 2^e éd. : 415-428.

Tableau 1 : Liste des espèces d'oiseaux marins et littoraux recensées nicheurs au cours des deux dernières décennies sur différents ensembles récifaux.

Chest. : Chesterfield-Bampton.

D'Entr. : d'Entrecasteaux.

GTL : Grande Terre-Loyauté.

Lag. n. : lagon nord.

Lag. s. : lagon sud.

W. : Walpole.

M. : Matthew.

H. : Hunter.

† : espèce présumée éteinte localement.

? : espèce supposée nicheuse, mais dont la reproduction n'a pas été formellement constatée à ce jour.

Sources : SPAGGIARI *et al.*, 2007 et données originales des auteurs

L'inventaire de la biodiversité récifale pour le partage des connaissances

Éléonore Vandel, Sylvie Fiat, Jeanne de Mazières, Laurent Poncet et Pascale Joannot



Relevé d'observation en plongée autonome sur le récif de Larégnère, mars 2017. © IRD/S. Andréfouët

L'Ifremer a lancé en 2006 un programme d'intérêt transversal sur la biodiversité des récifs coralliens des outre-mer. Ce projet piloté de 2008 à 2016 au Muséum national d'histoire naturelle par la délégation à l'outre-mer et mis en œuvre par le Service du patrimoine naturel (SPN) avait pour objectif la collecte de l'ensemble des données sur la biodiversité récifale des outre-mer et la mise à disposition du plus grand nombre sur le site de l'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN ³).

³ <http://inpn.mnhn.fr>

⁴ <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/referentielTaxo>

Une grande avancée sur l'inventaire de la biodiversité récifale

En 2006, les informations sur la biodiversité récifale des outre-mer étaient très dispersées et aucune donnée relative à la biodiversité des récifs coralliens français n'était disponible. En 2016, au total plus de 24 000 espèces marines pour l'ensemble des collectivités d'outre-mer possédant des récifs coralliens étaient intégrées au référentiel taxonomique national Taxref (V10 ⁴) mis en œuvre dans le cadre de l'INPN.

Cet important travail réalisé grâce à l'action de l'Ifrecor n'est cependant qu'une faible partie du nombre d'espèces existantes. Grâce à ce programme, les cartes de répartition de nombreuses espèces ont pu être alimentées, et ainsi près de 300 000 données d'occurrence ont été bancarisées dans les bases de données de l'INPN. Toutes ces données sont accessibles sur le site internet de l'INPN, et sont également reversées au GBIF (Global Biodiversity Information Facility⁵, système mondial d'information sur la biodiversité).

Le bilan réalisé dans le cadre de l'Ifrecor présente pour chaque collectivité d'outre-mer un résumé des résultats obtenus en 2015 (VANDEL *et al.*, 2016). Ce travail n'a pu se faire que grâce aux nombreux partenariats avec les experts scientifiques et les gestionnaires de récifs coralliens, au travail des deux chargés d'études successifs de la délégation à l'outre-mer du Muséum (Julien Ringelstein et Éléonore Vandel), à l'implication de l'équipe du SPN qui l'a mis en œuvre, et notamment celle d'Olivier Gargominy (responsable de Taxref au SPN).

Focus sur la Nouvelle-Calédonie

Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie constituent 50 % de la superficie récifale nationale et présentent une diversité géomorphologique exceptionnelle.

Une partie des récifs et lagons est inscrite depuis 2008 au patrimoine mondial de l'Unesco. Le récif-barrière, long de 1 500 km, est la deuxième plus grande barrière récifale au monde après la Grande Barrière australienne. On y observe à certains endroits un double, voire triple, récif-barrière. La Nouvelle-Calédonie possède 400 km² d'herbiers de phanérogames et environ 260 km² de mangroves.

Listes d'espèces

Les espèces marines de Nouvelle-Calédonie ont été recensées en 2007 dans un ouvrage collectif (PAYRI et RICHER DE FORGES (éd.), 2007). Plus de 50 taxonomistes ont été mis à contribution pour réaliser

⁵ www.gbif.org

⁶ <https://inpn.mnhn.fr/espece/jeudonnees/37> ou <http://lagplon.ird.nc>

ce travail qui porte sur environ 43 grands groupes. Les listes d'espèces de certains groupes ont pu être actualisées par la suite. Notamment, les travaux de l'IRD ont ainsi pu compléter les listes d'espèces d'algues (travaux de Claude E. Payri), de foraminifères, de scléactiniaires (travaux de Francesca Benzoni, en collaboration avec Michel Pichon), de crustacés (en collaboration avec l'IRENav, Institut de recherche de l'école navale), et de poissons (travaux de Michel Kulbicki, en collaboration avec l'université de la Nouvelle-Calédonie et le muséum d'histoire naturelle de Stuttgart). Le MNHN actualise régulièrement ses listes, notamment celle des mollusques (330 espèces nouvelles pour la science entre 2007 et 2015) et poursuit ses travaux sur les parasites de poissons.

Zoom sur les algues

Le compendium des espèces marines de Nouvelle-Calédonie recensait 443 espèces de macro-algues en 2007. Cette liste d'espèces a pu être complétée par la suite dans Taxref grâce à des publications récentes, ainsi qu'aux données de l'IRD (Lagplon⁶). On compte désormais plus de 500 espèces d'algues (Taxref, v10). Quelques espèces nouvelles ont été décrites, comme *Sebdenia cerebriformis* (N'YEURT et PAYRI, 2008), dans divers lieux du sud-ouest Pacifique, dont la Nouvelle-Calédonie.

Répartition des espèces

Lagplon, la collection des données de biodiversité marine de l'Indo-Pacifique de l'IRD de Nouméa, a été utilisé pour la diffusion sur l'INPN de près de 5 000 données recensant près de 1 000 espèces de la flore et de la faune benthique des eaux côtières de Nouvelle-Calédonie (encadré 17). Un partenariat avec l'IRD a également permis de bancariser et de diffuser toutes leurs données d'occurrence de poissons issues d'études réalisées entre 1984 et 2005 par Michel Kulbicki et son équipe. En tout, près de 160 000 données concernant environ 1 000 espèces de poissons sont en ligne. Plus de 25 000 données d'occurrence provenant des collections du MNHN sont désormais diffusées (mollusques, échinodermes et crustacés).

Encadré 18 70 ans de données de biodiversité marine géoréférencées

Sylvie Fiat et Claude E. Payri

Dans les années 1970 débute la plongée hyperbare au centre Orstom de Nouméa. Mais c'est réellement avec la mise en place des programmes de pharmacochimie dès 1977 avec le *Snom* (Substances naturelles d'origine marine) suivi du *Smib* (Substances marines d'intérêt biologique) en 1982 et l'accroissement des moyens à la mer avec le *Vauban* et la *Santa Maria* en 1976 puis le *Dawa* en 1977 que les plongeurs biologistes de l'Orstom vont faire découvrir aux scientifiques l'incroyable biodiversité marine des récifs et lagons de la Nouvelle-Calédonie et de ses dépendances. Avec l'arrivée de l'*Alis* en 1987, les prospections vont s'intensifier et fournir de très nombreux spécimens qui constitueront les collections de références étudiées par un réseau international de taxonomistes, hébergées en partie au Muséum national d'histoire naturelle et au centre IRD de Nouméa. Les plongeurs, passionnés et très investis, consignent toutes leurs observations dans leurs cahiers et constitueront une banque d'images très riche sous divers formats, d'abord en argentique puis en numérique. Très tôt, ils créent une base de données qu'ils nomment « Lagplon ».

60 ans plus tard, les connaissances ont évolué et se sont accumulées. Les espèces ont été en grande partie identifiées par les taxonomistes et publiées dans divers ouvrages de la collection « Faune et flore » de l'IRD (ex-Orstom) et de très nombreux journaux scientifiques. Après un remarquable travail de mise à jour des données, passant par la numérisation de milliers de photographies, et le développement du portail internet, les 20 000 spécimens en collection et les 25 000 observations sous-marines géoréférencées sont accessibles en quelques clics grâce à des cartes interactives et des moteurs de recherche modernes.



Les premières prospections biologiques en scaphandre autonome ont débuté à bord de l'embarcation la *Santa Maria*, mise en service en 1975, elles ont continué avec le *Vauban* (A), chalutier de 24,5 m armé pour les programmes d'halieutique et d'hydrologie arrivé en 1976 à Nouméa. L'acquisition du *Dawa* (B), trawler de 11 m en 1977 faisait prendre un tournant particulier aux prospections en plongée dans les eaux lagonaires et récifales de la Grande Terre. L'*Alis* (C), bâtiment de 28,40 m prend le relais en 1987 jusqu'à ce jour en naviguant au-delà de la ZEE calédonienne.

© A et B : IRD/Base INDIGO, C : IRD/S. Andréfouët

ESPÈCE *Cantharellus jebbi* Hoeksema, 1993

Spécimen de référence Lagplon : HS2931

Classification : Animalia (Rgne) Cnidaria (Embranchement) Anthozoa (Classe) Scleractinia (Ordre) Fungiidae (famille)

DESCRIPTION DE L'ESPÈCE

Commentaire : Corallum attached. Each coral with several mouths. The corallum outline varies from regularly circular (mostly in small specimens) to undulating or folded. Colony maximum diameter generally < 10 cm. The densely packed septa are straight near the centre, but wavy and diverging/converging towards the periphery. The septa of lower orders are high and very thick, those of higher orders are low and thin. The septal margins are either frayed or finely dentated. Corallum wall solid and not granulated. Costae are only visible where the corallum periphery extends beyond the substratum. The costae are poorly developed and nearly of equal size. They are ornamented by simple granular spines.

Protection : basse

Bibliographie (Référence/URL) :

Hoeksema B.W., 1993. Mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae) of Madang Lagoon, northern Papua New Guinea: an annotated check-list with the description of *Cantharellus jebbi* spec. n. *Zoologische Mededelingen*, 67: 1-19.

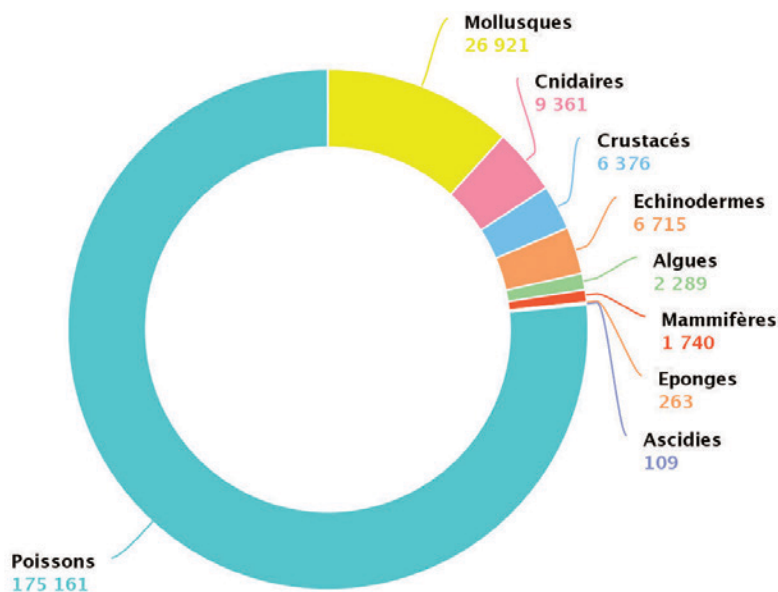
Cantharellus jebbi Spec/Obs

Cantharellus jebbi HS2931

LISTE DES SPÉCIMENS ASSOCIÉS

No. pré-l.	Date	Station	Programme	Photo
HS2081	01.01.01	ST000 Station	Indonésie - Nouvelle-Calédonie	
HS2007	19.04.12	SITM70 Fouloué -	CORAL CAL4	

Les données bancarisées dans Lagplon renseignent sur les espèces et leur distribution. Ici, un exemple sur une espèce de corail dur. © Lagplon



Nombre de données marines diffusées pour la Nouvelle-Calédonie par groupe taxonomique. Source : INPN, novembre 2017

Les données du programme régional de développement des pêches océaniques et côtières de la CPS (Communauté du Pacifique) ont ajouté 10 800 observations de poissons et 7 000 observations d'invertébrés marins à l'inventaire national.

Enfin, les données collectées en 2001 lors du Rapid Assessment Protocol de la région du Diahot (province Nord de la Nouvelle-Calédonie, WWF et EPHE) ont permis la mise à jour de plus de 700 cartes de répartition d'espèces de scléactiniaires et de poissons.

Perspectives

Certains groupes taxonomiques sont encore peu connus en Nouvelle-Calédonie, comme les annélides ou les hydriaires. De plus, de nombreuses zones n'ont pas encore été prospectées, les connaissances sur les invertébrés marins restent à compléter. Dans cette perspective, le programme « La planète revisitée », mené par le MNHN, a permis de lancer depuis 2016 une série d'expéditions

naturalistes afin de réaliser l'inventaire en Nouvelle-Calédonie de la biodiversité dite « négligée », impliquant de nombreux partenaires néo-calédoniens, nationaux et internationaux.

Par ailleurs des coopérations de plus en plus prononcées et opérationnelles entre l'UMS PAtriNat et la plupart des organismes producteurs de données français permettent de compléter l'inventaire national (INPN) avec un taux de plus de 5 millions d'occurrences par an comme le décrit l'indicateur de l'Observatoire national de la biodiversité (ONB)⁷.

Références bibliographiques

- N'YEURT A.D.R., PAYRI C.E., 2008 *Sebdenia cerebriformis* sp. nov. (Sebdeniaceae, Sebdeniales) from the south and western Pacific Ocean. *Phycological Research*, 56 : 13-20.
- PAYRI C.E., RICHER DE FORGES B. (éd.), 2007 *Compendium of marine species from New Caledonia*, IRD-Nouméa, Documents scientifiques et techniques, II (7), 2^e éd., 435 p.
- VANDEL E., GRELLIER M., JOANNOT P., 2016 *TIT Biodiversité des récifs coralliens en outre-mer. Bilan 2008-2015*. Publication MNHN/Ifreco, 36 p. <http://ifreco-doc.fr/items/show/1648>

⁷ <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/indicateurs/evolution-du-volume-de-donnees-disponibles-sur-la-biodiversite#overlay-context=les-travaux-de-lonb-a-lechelle-locale>

Payri Claude (coord.).

Les récifs coralliens, un réservoir de vie :
partie 2.

In : Payri Claude (ed.), Moatti Jean-Paul
(pref.). Nouvelle-Calédonie : archipel de
corail. Marseille (FRA), Nouméa : IRD, Solaris,
2018, p. 47-144.

ISBN 978-2-7099-2632-4