

Structuration fonctionnelle des écosystèmes de mangroves et spécificités des Rivières du Sud

■ D. GUIRAL. *Écologiste, microbiologiste,*
ORSTOM-Montpellier

mots-clés : MANGROVE ÉCOLOSISTEME
FONCTIONNEMENT ADAPTATION

keywords : MANGROVE ECOSYSTEM FONCTION
ADAPTATION

CARACTÉRISTIQUES FONCTIONNELLES DES ÉCOSYSTÈMES DE MANGROVES

PRÉPONDÉRANCE FONCTIONNELLE DE LA FORMATION À PALÉTUVIER

Sur le plan écologique, les mangroves correspondent à des écosystèmes tropicaux spécifiques colonisant les zones côtières de transition entre les milieux terrestres et marins et sont donc équivalentes aux marais maritimes intertidaux des régions tempérées (Baltzer et Lafond, 1971). La composante écologique majeure de ces milieux (sur le plan fonctionnel et de physionomie du paysage) réside dans l'existence d'une végétation forestière remarquable car adaptée aux conditions très sélectives de l'environnement. Ces contraintes dépendent principalement des caractéristiques édaphiques des sols constitués en général de sédiment meuble (pourcentage de colloïdes élevé et donc teneur en eau très importante) en cours de stabilisation et soumis à de brutales variations de basse et haute fréquence des degrés d'hydromorphie, de salinité et d'anoxie (Marius, 1989). Pour coloniser ce type d'environnement les végétations arborescentes ont dû développer des adaptations physiologique et anatomique originales (Blasco, 1991) qui en retour constituent directement ou indirectement des éléments essentiels du fonctionnement et de la structuration de l'ensemble de l'écosystème.

Prépondérance de la voie métabolique détritique : conséquence des adaptations physiologiques de la végétation

Pour disposer d'une alimentation en eau normale ces végétaux halo-résistants, dont les systèmes racinaires sont en contact plus ou moins durable avec des solutions salines, présentent une forte pression osmotique. Au niveau foliaire chez certaines espèces des cellules spécialisées assurent, par une excrétion des sels excédentaires, un contrôle de cette hypertonie cellulaire. En outre, pour limiter les pertes d'eau par évapotranspiration, les feuilles présentent une cutine très épaisse et coriace. De ce fait, la forte productivité de ces forêts - en valeur absolue mais aussi comparativement à sa biomasse sur pied - est caractérisée par une production végétale à teneurs élevées en sel, en composés lignifiés et en tannins. Cette biomasse n'est ainsi que peu exploitée sur pied à l'exception de la consommation directe des feuilles et des propagules par des crabes arboricoles (Robertson, 1986) représentés pour les mangroves des Rivières du Sud par deux espèces *Goniopsis palii* et *Sesarma elegans* (Zabi et Le Loeuff, 1992). Compte tenu de ses caractéristiques qualitatives la consommation directe de cette litière en surface des dépôts est aussi très limitée et sa minéralisation relativement lente, comme l'attestent les accumulations fossiles de tourbe fibreuse caractéristiques des formations à *Rhizophora*. La spécificité écologique de cette formation végétale est très étroite et l'existence de ces lits tourbeux constitue un repère paléoclimatique et paléomorphologique très

informatif. Cependant les organismes fouisseurs (méiofaune) ou terricoles (crabes) en fragmentant et en remaniant les dépôts sédimentaires (accroissement du drainage, modification du potentiel d'oxydoréduction, Bertness, 1985) facilitent l'activité secondaire des organismes minéralisateurs bactériens et fongiques. Ainsi, malgré une composition et structure réfractaire, l'énergie assimilée par les producteurs primaires est partiellement transférée au sein du réseau trophique (Dye et Lasiak, 1986). Les débris végétaux à des degrés variables de minéralisation et l'abondante microflore associée à ces détritiques (Alongi, 1988) constituent en effet des niches alimentaires très abondantes (Odum et Heald, 1975) exploitées séquentiellement en fonction de la taille des espèces ou pour une même espèce en fonction de ses diverses écophases (Robertson et Duke, 1987). Ainsi au sein des mangroves, les peuplements végétaux paucispécifiques compte tenu des très fortes contraintes sélectives abiotiques, s'opposent à la très grande diversité des communautés hétérotrophes (Odum et Heald, 1975).

Importance des communautés épibiontiques, conséquence des adaptations morphologiques de la végétation

Les sédiments riches en matière organique dans des conditions d'hydromorphie plus ou moins permanentes présentent en général des potentiels d'oxydoréduction très électronégatifs. Les apports marins riches en sulfate orientent les processus de minéralisation anaérobie sédimentaire vers la production de sulfures (Marty *et al.*, 1989). Pour coloniser ce type d'environnement, les palétuviers ont développé diverses adaptations morphologiques racinaires permettant un transfert de l'oxygène à la rhizosphère et une réduction locale des concentrations en sulfures (Nickerson et Thibodeau, 1985). Les racines-échasses et les racines stalagmites assurent l'ancrage des *Rhizophora* et des *Avicennia* dans un substrat meuble et les échanges respiratoires entre les cellules de l'aubier et l'oxygène atmosphérique par l'intermédiaire d'orifices et de plages. Ces supports qui correspondent à des surfaces considérables sont très activement colonisés par des communautés algales périphytiques (Steinke et Naidoo, 1990). Dans des conditions d'éclairement peu affectées par la turbidité des eaux et les instabilités hydrodynamiques, et non soumises à un contrôle par sédimentation, elles assurent une production de régénération très active bénéficiant directement des métabolites nutritifs issus des activités minéralisatrices benthique (Guiral *et al.*, sous presse). Certaines de ces espèces (cyanobactéries) sont en outre fixatrices d'azote atmosphérique et peuvent contribuer à un enrichissement significatif du milieu (Potts, 1984 et Hicks et Silvester, 1985) pour lequel l'azote est en général un facteur limitant. Ces supports sont aussi colonisés dans la zone de balancement des marées par une biomasse animale constituée de gastéropodes (*Neritina sp.*) et d'espèces fixées souvent abondantes où prédominent dans les mangroves des Rivières du Sud les organismes filtreurs (mollusques bivalves : huîtres et crustacés cirripèdes : *Balanus sp.* et *Chthamalus sp.*, Zabi et Le Loeuff, 1993). L'hétérogénéité spatiale créée par ces supports (Heck et Orth, 1980) et l'amortissement des perturbations physiques liées à l'activité hydrodynamique des marées (Robertson et Duke, 1987) confèrent à ce milieu une valeur importante comme zone de refuge où la pression de prédation serait moins intense que dans les milieux adjacents (Boesch et Turner, 1984). Ces zones se trouvent fortement colonisées par des formes juvéniles (poissons et crevettes) et de petite taille (Blaber et Blaber, 1980) qui bénéficient à la fois d'une biomasse exploitable compatible avec leur capacité de capture (Blaber, 1987 et Robertson, 1988) et d'une relative protection principalement en période de flot (Boesch et Turner, 1984). Le rôle de la turbidité en tant que facteur de contrôle de la pression de prédation (Mac Ivor et Odum, 1988 et Thayer *et al.*, 1987) est en l'absence de confirmation expérimentale de moins en moins retenu (Cyrus et Blaber, 1987). Le paradoxe souvent mis en évidence entre l'abondance des formes juvéniles et la faible proportion d'individus matures est interprété, en extrapolation aux expérimentations réalisées en milieux estuariens et lagunaires, comme la conséquence d'une plus grande sensibilité des gamètes et des œufs aux conditions moyennes et à la variabilité de la salinité des eaux (Whitfield *et al.*, 1981).

Beaucoup des espèces carnivores et omnivores qui contrôlent les communautés benthiques et épiphytiques correspondent à des espèces vagiles (CEE, 1987), selon des rythmes très variés :

- rythmes des marées (limicoles : barges, courlis, chevaliers,... et crabes du domaine médio-littoral : crabes violonistes)

- cycles nycthémeraux (ardéidés : hérons et aigrettes)

- cycles migratoires en fonction des saisons (oiseaux paléarctiques migrants : laro-limicoles et chevaliers), de l'âge ou de l'activité de reproduction (espèces amphidromiques : crevettes pénaéides et

poissons) ; ces diverses espèces exploitent temporairement et séquentiellement la grande diversité des niches trophiques présentes dans les milieux de mangroves. Ces mouvements migratoires constituent des exportations importantes de matière organique élaborée et d'énergie (Robertson et Duke, 1990). Les mangroves contribuent ainsi comme les estuaires et les lagunes d'une manière très significative au fonctionnement des écosystèmes adjacents et plus spécifiquement à ceux du plateau continental océanique (Robertson et Duke, 1987 et Garcia et Le Reste, 1981).

LA MANGROVE, ZONE ÉCOLOGIQUE DU DOMAINE INTERTIDAL

Soumis aux alternances des flux hydrodynamiques d'origine océanique et continentale les sols de mangrove par leur localisation dans le domaine intertidal présentent selon des amplitudes et des rythmes très variables des phases d'émergence et d'immersion. Au cours de la phase d'émergence et malgré un rôle important d'écran joué par la végétation arborée, les sédiments de surface emmagasinent une quantité importante d'énergie (lumière et température) qui stimule leur productivité (Pinckney et Zingmark, 1991). En particulier, par un recyclage très actif des métabolites issus des activités de minéralisation sédimentaire, le phytobenthos réalise une importante production autotrophe (Dor et Levy, 1984) et ceci au prix d'adaptation physiologique permettant de supporter des variations très importantes des conditions d'ensoleillement, de température et de dessiccation (Blanchard et Montagna, 1992). En phase d'immersion cette production de régénération pour les Rivières du Sud est activement exploitée par des organismes brouteurs (malacofaune : *Tympanotonus fuscatus* et *Pachymelania sp.*) mais aussi par des organismes filtreurs benthiques (*Anadara senilis*) ou épigés (*Crassostrea gasar*) après remise en suspension des dépôts (Zabi et Le Loeuff, 1993). Des études isotopiques ont montré, de même que pour les vasières intertidales, l'importance quantitative et fonctionnelle de cette production benthique (Rodelli *et al.*, 1984) où prédominent des cyanobactéries et des diatomées. Les productions algales d'origine épiphytique et benthique issues des processus de minéralisation de la litière et de l'immobilisation des apports nutritifs d'origine océanique et continentale constituent l'un des mécanismes essentiels de la richesse qualitative et quantitative des faunes rencontrées en milieu de mangrove. Cependant cette production (et le réseau trophique dont elle est la base) est difficilement accessible aux faunes terrestres qui correspondent quasi exclusivement à des espèces amphibies, paludicoles, nageuses, arboricoles ou volantes. De ce fait, alors que l'avifaune est très abondante et diversifiée, les mammifères sont très peu représentés dans ce type d'environnement. Paradoxalement pour un tel contexte, si les reptiles (crocodiles et tortues) sont ou étaient présents, les amphibiens sont inexistantes. D'une manière générale et à l'opposé des espèces végétales, la faune bien que diversifiée ne présente pas d'espèces strictement inféodées à cet écosystème. En particulier en Afrique de l'ouest, les espèces les plus remarquables (lamantins, avifaune, périophtalmes, crabes-violonistes ...) colonisent aussi d'autres types de milieu (estuaires, marais, forêts galeries).

Ces traits généraux d'organisation et de structuration des écosystèmes de mangrove sont dictés :

- 1) par la localisation et les caractéristiques granulométriques des sédiments,
- 2) par le type de formation végétale qui après adaptation s'est développé sur ce matériel,
- 3) par l'ambivalence et la variabilité des apports hydriques. Ils s'appliquent naturellement au cas spécifique des mangroves des Rivières du Sud de l'Afrique de l'Ouest. Pour ce milieu, les connaissances sont encore très fragmentaires mais elles sont suffisamment concordantes pour autoriser une acceptation de ce cadre conceptuel global. De même, la diminution de la richesse spécifique - concernant tant les communautés végétales qu'animales - notée pour les mangroves de la façade atlantique (côtes orientale de l'Amérique du Sud et occidentale de l'Afrique) par rapport à celles des côtes des océans indo-pacifiques semble s'appliquer aux mangroves des Rivières du Sud.

CARACTÉRISTIQUES FONCTIONNELLES SPÉCIFIQUES DES MANGROVES DES RIVIÈRES DU SUD

L'extension latitudinale de la zone étudiée qui dépasse 5° s'étend sur une longueur d'environ 700 à 800 km (Diop, 1990). Sur l'ensemble de ce secteur, on note l'existence d'un gradient climatique important, en particulier pour les précipitations (volume et durée de la saison pluvieuse). En effet, pour la période 1954-

1983 les précipitations (P) et le nombre de jours de précipitation (Jp) moyens annuels sont respectivement au nord $P = 656$ mm et $Jp = 56$ j (Kaolack-Sénégal : lat. $14^{\circ}08'$) et au sud $P = 3\ 216$ mm et $Jp = 123$ (Forecariah-Guinée : lat. $9^{\circ}26'$). Le secteur septentrional à faible pluviométrie est en outre comparativement au secteur méridional caractérisé par une plus grande variabilité interannuelle du volume des précipitations (Coefficient de variation respectivement de 29 et 22 % à Kaolack et à Forecariah). En outre, dans un contexte général de péjoration du climat, la réduction des précipitations est plus marquée dans le secteur nord que dans le secteur sud (les précipitations moyennes pour la période 1974-1983 représentent respectivement à Kaolack et à Forecariah 79 et 92 % des précipitations moyennes annuelles pour la période 1954-1983 ; Diop, 1990). Le secteur nord évolue donc de plus en plus vers un climat semi-aride avec lors de la saison sèche et en liaison avec des températures moyennes très élevées (maximum absolu supérieur à 39° C en avril-mai à Kaolack contre $31,5^{\circ}$ C à Conakry en avril) une forte activité éolienne (Diop, 1990). L'ensemble de ces facteurs climatiques engendrent une dessiccation et une déshydratation importante des horizons superficiels des sols exondés qui en absence de couverture végétale sont soumis à d'importants phénomènes de déflation éolienne.

Sur l'ensemble du secteur étudié les régimes hydrologiques des fleuves sont directement dépendants de ceux des précipitations. L'opposition climatique et sa péjoration récente entre les secteurs septentrional et méridional se retrouvent donc aussi pour les régimes hydrologiques qui correspondent essentiellement à deux grands types (Diop, 1990 et Mahé, 1993) :

— au nord les fleuves de régime sahélien sont caractérisés par des pentes très faibles sur des substrats sableux avec des écoulements épisodiques consécutifs aux précipitations locales. L'évolution actuelle du volume et de la répartition temporelle des précipitations en liaison avec une très forte évapotranspiration (existence d'un gradient croissant du littoral vers le continent) se traduit par une baisse générale du niveaux des aquifères qui ne contribuent pratiquement plus à l'alimentation des écoulements fluviaux.

— au sud les fleuves de régime tropical humide de transition sont caractérisés par des bassins versants à relief très marqué avec des écoulements très importants en saison de pluie. Les nappes phréatiques et souterraines dans un contexte climatique très humide (forte pluviosité et à évapotranspiration relativement faible) assurent un soutien des débits en période de pluviométrie déficitaire et les écoulements demeurent significatifs même au cours de la saison sèche.

Le fonctionnement hydro-sédimentaire des estuaires et des zones intertidales résulte de l'équilibre dynamique entre les énergies d'origine océanique (courant, houle, marée) et fluviale. Ces forces mobilisent, remettent en suspension et charrient des sédiments qui seront ultérieurement déposés en fonction de la résultante dynamique de ces diverses forces antagonistes (Ruë, 1990). Le régime hydrologique et la compétence des fleuves radicalement différents du nord au sud des mangroves des Rivières du Sud conduisent à la constitution de deux domaines très contrastés.

Au nord en l'absence d'apport fluvial important la dynamique océanique est prépondérante. Elle se traduit par des dépôts sédimentaires essentiellement de granulométrie grossière contribuant à un rétrécissement et à un ensablement des estuaires caractérisés par un gradient de turbidité croissant de l'amont vers l'aval. Cet ensablement résulte essentiellement d'une remobilisation des dépôts côtiers à l'origine d'une évolution régressive de la mangrove littorale. En liaison avec l'étroitesse du plateau continental, les amplitudes de marées sont relativement faibles (Diop, 1990). Cependant, l'ensemble des bassins sédimentaires correspondant à une zone de subsidence, les estuaires présentent de fortes analogies avec des systèmes de rias (Diop, 1990). En particulier, la pénétration du front salé dans les estuaires est facilitée par le faible dénivelé des bassins hydrographiques et par la durée des périodes d'étiage. La péjoration climatique actuelle se traduit ainsi par une évolution vers un caractère marin de plus en plus accentué des bas estuaires et par la constitution en amont de secteurs fluviaux confinés évaporitiques et sursalés (Pages et Debenay, 1987).

Au sud, la mangrove guinéenne est soumise à des alternances inter- et intra-annuelles régressives ou progressives fonction de l'intensité variable des contraintes océaniques et fluviales. En période de forte énergie de houle et de relatif déficit pluviométrique, la remobilisation des fronts de mer en liaison avec l'importance du marnage (4 à 7 m) entraîne un ensablement des estuaires par sédimentation rapide des fractions grossières et la formation de panaches turbides par maintien en suspension des sédiments fins

d'origine terrigène (Bertrand, 1993). A l'opposé, en période de faible énergie de houle et d'abondance pluviométrique (et donc d'apport solide) les embouchures des fleuves s'élargissent et une sédimentation active en front de mer permet une progradation des vasières (Ruë, 1990). Cette extension des surfaces inondables à marée haute conduit à un accroissement du volume oscillant, et en conséquence, des débits dans les chenaux en phase de jusant. Ceux-ci, organisés en fonction des lignes de plus grandes pentes, subissent alors des surcreusements et constituent à marée basse un réseau complexe très anastomosé isolant des îlots colonisés et stabilisés par des *Avicennia* (Ruë, 1990). La perte progressive de compétence d'amont vers l'aval (accroissement de la charge particulaire et ralentissement des débits) dans les chenaux secondaires contribue à leur occlusion. Ce colmatage entraîne une augmentation (en volume et en durée) de l'inondation des parties centrales de la mangrove par la marée et de l'arrière-mangrove par les précipitations et les crues. Dans les fleuves, la permanence de débits importants limite les remontées salines et contribue à une continentalisation des estuaires. Les composés particuliers et dissous sont alors directement injectés dans l'écosystème océanique côtier qu'ils contribuent à fertiliser.

Ces divergences de fonctionnement hydro-sédimentaire correspondant au nord à des mangroves confinées à forte composante océanique et au sud à des mangroves exportatrices très influencées par la dynamique fluviale ont un impact direct sur la physico-chimie des eaux et sur les communautés aquatiques (Baran, cf. contribution dans les Actes). De même, l'existence d'un important déficit des bilans hydriques des sols dans la partie septentrionale des mangroves des Rivières du Sud sont à l'origine de modifications importantes des processus de pédogenèse :

- salinisation en surface due à la remontée par capillarité des solutés et à la cristallisation de gypse et d'halite,

- acidification due à l'oxydation chimique et biologique des sulfures,

- néogénèse de jarosite par l'oxydation chimique de la pyrite, (Marius, 1985). Cette évolution se traduit par une altération importante des sols qui deviennent incompatibles avec le maintien d'une végétation arborée à laquelle se substitue une formation herbacée d'halophytes (tannes herbeux) où dominent *Sesuvium portulacastrum* et *Paspalum vaginatum* (Diop et Bâ, 1993). La poursuite et l'intensification de ce processus aboutissent à une stérilisation totale des sols correspondant à des tannes nus dont les fractions minérales les plus fines sont aisément remobilisables par déflation éolienne. Ces formations, issues de la dégradation sous contrainte climatique de la mangrove, ont d'importantes conséquences sur la nature des biocénoses et en particulier sur les communautés aviaires. En effet, ces milieux hébergent des communautés importantes de limicoles nicheurs et migrateurs paléarctiques (Guillou et Debenay, 1988). L'alimentation de ces oiseaux repose essentiellement sur la capture d'insectes entraînés par le vent et donc sur des espèces non directement inféodées à ce type d'écosystème (Guillou et Debenay, 1988). Cette prédation ne peut se réaliser qu'en milieu ouvert et la quasi-inexistence de ces formations herbeuses (ou à végétation squelettique) est considérée comme un facteur déterminant de la raréfaction des espèces migratrices en Guinée (Guillou, 1988).

L'existence de ce gradient hydro-sédimentaire nord-sud, fortement dépendant des conditions climatiques et en particulier des précipitations, donne aux écosystèmes de mangroves des Rivières du Sud leur originalité. Cette caractéristique constitue ainsi un objet de recherche particulièrement approprié pour étudier le degré d'adaptabilité et de résilience des formations de mangrove, qui, à l'échelle mondiale présentent de fortes similitudes. L'identification de ces facteurs majeurs de structuration constitue (à l'échelle locale et plus généralement à celle des façades océaniques tropicales) un élément essentiel pour assurer une exploitation et une pérennisation de ces milieux remarquables (richesse faunistique et originalité des adaptations physiologiques et morphologiques des populations végétales et animales). Cette valeur en terme de biodiversité rejoint aussi des considérations plus pragmatiques. A titre d'exemple, plus de 80 % des espèces marines d'une région tropicale donnée séjournent à un moment de leur vie dans les estuaires des écosystèmes de mangrove (Blasco, 1991).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERTNESS, M. D., 1985 – Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh, *Ecology*, 66 : 1042-1055.
- BLANCHARD, G., MONTAGNA, F., 1992 – Photosynthetic response of natural assemblages of marine benthic microalgae to short- and long - term variations of incident irradiance in Baffin Bay, Texas, *J. Phycol.*, 28 : 7-14.
- DOR, I., LEVY, I., 1984 – « Primary productivity of the benthic algae in the hard-bottom mangal of Sinai » : 179-191, in F. D. Por, I., Dor, eds, *The ecosystem of mangrove forest*, The Hague, W. Junk Publishers, 260 p.
- HECK, K. L., ORTH, R. J., 1980 – Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in lower Chesapeake bay, *Estuaries*, 3 : 289-295.
- HICKS, B. J., SILVESTER, W. B., 1985 – Nitrogen fixation associated with the New Zealand mangrove, *Appl. Environ. Microbiol.*, 49 : 955-959.
- ROBERTSON, A. I., 1986 – Leaf buring crabs their influence on energy flow and export from mixed mangrove forest (*Rhizophora* spp.) in Northeastern Australia, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 102 : 237-248.
- ROBERTSON, A. I., 1988 – Abundance, diet and predators of juvenile banana prawns, *Penaeus merguensis* in a tropical mangrove estuary, *Aust J. Mar. freshwater Res.*, 39 : 467-478.
- ROBERTSON, A. I., DUKE, N. C., 1987 – Mangroves as nursery sites : comparaisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia, *Mar. Biol.*, 96 : 193-205.
- ROBERTSON, A. I., DUKE, N. C., 1990 – Recruitment, growth and residence time of fishes in a tropical Australian mangrov system, *Est Coastal Shelf Science*, 31 : 723-743.
- RODELL, M. R., GEARING, J. N., GEARING, P. J., MARSHALL, N., SASEKUMAR A., 1984 – Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems, *Oecologia*, 61 : 326-333.
- STEINKE, T. D., NAIDOO, Y., 1990 – Biomass of algae epiphytic on pneumatophores of the mangrove, *Avicennia marina*, in the St Lucia estuary, *S. Afr. Tydskr. Plantk.*, 56 : 226-232.
- THAYER, G. W., COLBY, D. R., HETTLER, W. F. JR., 1987 – Utilization of red mangrove proproot habitat by fish in south Florida, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35 : 25-28.