

MANGROVE

UNE FORÊT DANS LA MER

Sous la direction de

François Fromard, Emma Micheud, Martine Hossaert-McKey

Préface de Francis Hallé

cnrs

cherche
midi

A circular graphic with a green-to-blue gradient and a dotted border. The text is centered within the circle.

MANGROVE
UNE FORÊT DANS LA MER

Sous la direction de

François Fromard, Emma Michaud, Martine Hossaert-McKey.

Auteurs

Ariadna Burgos, Marie-Christine Cormier-Salem, François Fromard, Antoine Gardel, Martine Hossaert-McKey, Daniel Imbert, Joséphine Leflaive, Cyril Marchand, Emma Michaud, Christophe Proisy, Romain Walcker.

Contributeurs

Kissimati Abdallah, Edward Anthony, Adélaïde Aschenbroich, Virginie Baldy, Anne Bousquet-Melou, Guillaume Brunier, Philippe Cuny, Gilbert David, Françoise Debaine, Guillaume Dirberg, Catherine Fernandez, Jules Fleury, Philippe Gaspar, Erwan Gensac, Françoise Grenand, Pierre Grenand, Olivier Gros, Jacques Iltis, Judith Klein, Michel Kulbicki, Jean-Yves Meyer, Tarik Mezziane, Cécile Milton, Adewole Olagoke, Marc Robin, Yann Rousseau, Frida Sidik, Elliott Sucre, Florent Taureau, Margareta Tengberg, Gérard Thouzeau, Vincent Vantrepotte.

Direction éditoriale : Aline Chabreuil et Véronique Lefebvre

Avec la collaboration rédactionnelle de Laurianne Geffroy

Coordination éditoriale : Claire Blanchaud et Louise de Font-Réaulx

Conception graphique : Et d'eau fraîche

© le cherche midi, 2018

30, place d'Italie, 75013 Paris

Vous aimez les beaux livres ?

Inscrivez-vous à notre newsletter pour suivre en avant-première toutes nos actualités :

www.cherche-midi.com



MANGROVE

UNE FORÊT DANS LA MER

Sous la direction de
François Fromard, Emma Michaud, Martine Hossaert-McKey
Préface de Francis Hallé

DANS LA MÊME COLLECTION :

Biodiversité(s), nouveaux regards sur le vivant, 2010.

Mondes polaires, hommes et biodiversités, des défis pour la science, 2012.

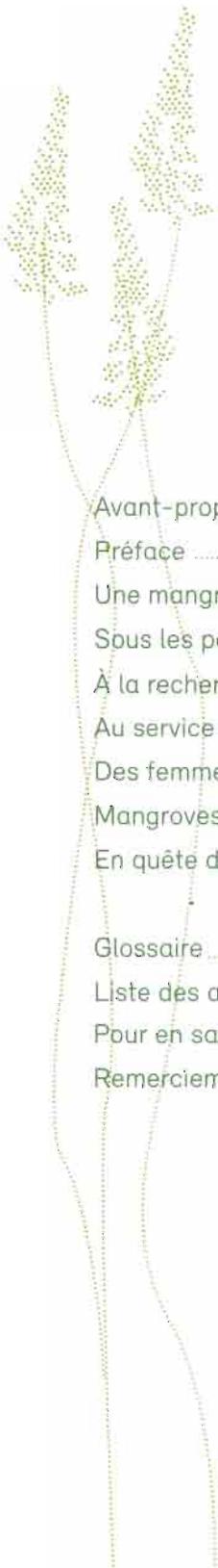
Écologie chimique, le langage de la nature, 2012.

Mondes marins, voyage insolite au cœur des océans, 2014.

Écologie tropicale, de l'ombre à la lumière, 2015.

Empreinte du vivant, l'ADN de l'environnement, 2015.

Écologie de la santé, pour une nouvelle lecture de nos maux, 2017.



SOMMAIRE

Avant-propos	8
Préface	10
Une mangrove, des mangroves	12
Sous les palétuviers, une vie insoupçonnée	42
À la recherche du carbone bleu	68
Au service de la dépollution	90
Des femmes et des hommes en mangrove	110
Mangroves imaginées, de l'ombre à la lumière	132
En quête d'équilibre... ..	140
Glossaire	158
Liste des auteurs	162
Pour en savoir plus	164
Remerciements et crédits photographiques	165

*Sans s'élever, une mélodie,
mais acharnée aussi
à ne pas céder tout à fait,
comme retenu par ses racines
braquées, le palétuvier
bousculé par les eaux*

Henri Michaux, « Premières impressions »,
Passages, 1963.

Avant-propos

Mangrove... Une forêt dans la mer, notre imagination nous renvoie aux tropiques, dans un univers de vase, de moustiques et de racines enchevêtrées au bord des rivières et des océans. Il s'agit d'un écosystème exceptionnel. La mangrove est le berceau des palétuviers ou arbres à échasse, et un lieu de prédilection pour une faune abondante qui participe à l'équilibre de cet écosystème fragile.

Les mangroves, écosystèmes entre terre et mer, occupent 75 % du domaine côtier intertropical et couvrent un peu plus de 100 000 hectares du territoire ultramarin français. Cependant, elles restent souvent négligées dans les recherches en écologie en dépit des nombreux services qu'elles rendent aux sociétés humaines. Parmi les milieux les plus productifs au monde, les mangroves apportent de nombreuses ressources aux populations locales (aquaculture, pêche, assainissement naturel, stabilisation côtière, tourisme) et, au niveau global, elles contribuent de façon significative au stockage du carbone, « le carbone bleu ». Les nombreux organismes qui peuplent les mangroves constituent des exemples très originaux d'adaptation à des conditions changeantes, comme par exemple la salinité, l'anoxie des substrats et l'instabilité des littoraux. Ces milieux restent fragiles et sont aujourd'hui fortement impactés par les changements globaux (surexploitation forestière, agricole et aquacole, développement urbain, augmentation des températures et du niveau de la mer, fréquence des événements extrêmes...). La manière dont la composition spécifique et la dynamique de ces milieux, mais également les relations avec les sociétés humaines, seront affectées à court terme reste encore largement du domaine de l'hypothèse.

Cet ouvrage éclaire d'un jour nouveau ces forêts originales et témoigne de l'importance de ces études au CNRS qui soutient, avec ses partenaires, une recherche en écologie globale et intégrative sur la dynamique des mangroves dans un contexte de changement planétaire, avec des approches multi-échelles dans le temps et dans l'espace.

Stéphanie THIÉBAULT
Directrice de l'Institut écologie et environnement du CNRS

Mangrove



Curieuse forêt que cette mangrove qui s'étend le long des côtes tropicales ! Elle réveille en nous un imaginaire complexe et souvent ambivalent, invitant à la promenade sous les fameux palétuviers ou engendrant à l'inverse un phénomène de répulsion. Cet environnement est si particulier que l'homme choisit tantôt de l'éviter, tantôt d'y trouver refuge... comme ces Noirs Marrons qui, fuyant l'esclavage, vinrent se cacher sous les palétuviers. Pourtant, à y regarder de plus près, cette forêt tropicale, qui ne ressemble à aucune autre, est fascinante. Elle se déploie dans des conditions extrêmes, entre terre et mer, et développe des stratégies surprenantes pour évoluer dans un milieu perpétuellement instable.

De toutes les forêts tropicales humides, la mangrove est celle qui connaît la plus vaste répartition mondiale. Localisée au niveau du littoral, on la trouve sur toute la bande intertropicale, de l'Amérique à l'Asie en passant par l'Afrique. Il s'agit d'une forêt maritime hyper-spécialisée qui se développe sur un substrat que je n'ose qualifier de « sol » puisqu'il est pauvre en oxygène et souvent très salé. Face à ces lourdes contraintes, les palétuviers ont mis en place des adaptations uniques. Leurs racines spécialisées leur permettent de respirer mais aussi de filtrer le sel, tandis que leurs feuilles éliminent le sel excédentaire.

Pour se développer dans ces conditions atypiques, la nature s'est comme recentrée sur l'essentiel, il arrive que l'on trouve de grands arbres, des épiphytes, des lianes ou encore des fougères, mais l'architecture de cette forêt tropicale humide est simplifiée. On y découvre un nombre réduit d'espèces végétales et animales, qui, pour certaines, se retrouvent d'un continent à l'autre. Les principaux genres de palétuviers, *Avicennia* et *Rhizophora*, sont pantropicaux. En contrepartie, chaque espèce compte un grand nombre d'individus. On peut ainsi croiser dans la mangrove des vols massifs d'insectes piqueurs, récolter des chaloupes entières d'huîtres sauvages, admirer des palétuviers aux racines-échasses couvertes de poissons pattes (périophtalmes) et leurs cimes d'oiseaux.

Si la mangrove est une version simplifiée de la forêt tropicale... elle représente un maillon fondamental de l'équilibre planétaire, concernant notamment le cycle du carbone. Elle est l'une des forêts tropicales les plus utiles à l'être humain, puisqu'elle couvre de nombreux besoins des villages littoraux et protège les côtes des tempêtes et tsunamis. Elle fait tellement partie intégrante des paysages tropicaux que l'on oublie parfois sa valeur écologique et que l'on mise trop souvent sur ses capacités de résilience.

Car, et c'est bien le paradoxe de cette forêt maritime, elle est d'une grande stabilité en termes de biodiversité et, en même temps, en perpétuel mouvement, dépourvue de marqueurs et de rythmes temporels très clairs. Elle s'adapte en permanence à son milieu en déclinant toutes les figures verticales et horizontales, organisant son expansion ou son retrait suivant les variations des saisons, des marées, de la houle... Dans les mangroves, le tronc des palétuviers reste fixe, mais leurs branches latérales grandissent à partir du tronc d'origine et émettent des racines aériennes qui s'enracinent plus loin. Si la jonction avec l'arbre d'origine est coupée, ces branches se développent de façon autonome, en poussant d'un côté et en mourant par l'autre. L'arbre se déplace.

J'ai toujours trouvé que la forêt tropicale est d'abord une grande expérience esthétique... Peut-on en dire autant de la mangrove, pas toujours facile à aborder ? Pour passer au-delà de son apparente confusion, il faut l'apprivoiser, en comprendre les codes et les secrets. C'est ce que nous propose ce livre, comme une invitation au voyage dans une forêt insolite.

Francis Hallé

1

Une mangrove, des mangroves





ystérieuses,
fascinantes,
parfois
inquiétantes...
les mangroves

sont l'objet de tous les fantasmes et inspirent, depuis des siècles, écrivains et scientifiques. Il faut dire que ces forêts tropicales, d'apparence hostile, ne ressemblent à aucune autre. Elles poussent les pieds dans l'eau, exclusivement sur les littoraux, sont bercées par le rythme des marées et abritent des arbres, les palétuviers, capables de vivre dans l'eau salée et de respirer grâce à leurs racines aériennes. Implantées sous les tropiques, certaines mangroves sont toujours de luxuriantes forêts tandis que d'autres sont progressivement grignotées et détruites par les élevages de crevettes. Reconnue pour ses multiples services écosystémiques, la mangrove a aujourd'hui une importance écologique et sociale qui ne fait plus de doute.

L'incroyable mangrove

Un habitat unique, des habitants exceptionnels

La mangrove est une forêt tropicale baignée par l'eau salée des océans, soumise au balancement des marées, à l'énergie des vagues et au souffle des alizés. Elle se développe au calme d'une lagune, d'un lagon, ou à l'abri plus relatif d'un estuaire ou d'un delta de grand fleuve. C'est aussi une forêt mouvante, émergeant de bancs de vase instables ou d'îlots de sable dérivants. Elle a dû inventer, au fil de l'évolution, des fruits et des racines étranges et des astuces métaboliques pour tenter de s'y établir, d'y croître et de s'y reproduire. C'est finalement une forêt où peu d'espèces d'arbres et d'arbustes s'aventurent. Et celles qui le font sont les palétuviers, si attachés à la mangrove qu'ils ne peuvent en sortir, prisonniers privilégiés d'un environnement très contraint.

Dans ce contexte tumultueux, la mangrove grouille pourtant d'une vie animale intense. Elle est riche de ses crabes ingénieurs, indispensables à sa vie compliquée, riche de ses poissons qui y trouvent refuge et nourriture, et de ses mollusques fixés aux troncs et aux racines des arbres. Une faune minuscule et innombrable (copépodes, nématodes, insectes, etc.) est également enfouie dans la vase salée ou bien

Varans et singes nasiques sont deux hôtes caractéristiques des mangroves riveraines de Kalimantan, partie indonésienne de la grande île de Bornéo. Le nasique, endémique de cette région, est une espèce en danger d'extinction, fragilisée par le recul de la mangrove.





Adossé à la mangrove, ce village est construit au-dessus du niveau des marées les plus hautes grâce à ses pilotis de palétuvier. Delta de la Mahakam, Kalimantan, Indonésie.

rampe, court et vole à sa surface ou au pourtour des souches de palétuviers, attirant une grande diversité d'oiseaux qui viennent s'en nourrir. Enfin, phénomène encore plus méconnu et montré dans une étude récente, plus de 450 espèces de vertébrés terrestres (mammifères, reptiles, amphibiens, etc.) utilisent la mangrove comme habitat, au moins temporairement, venant rappeler qu'elle est aussi un habitat forestier.

Et l'humain, dans tout ça ? Il est présent lui aussi, pour le meilleur et pour le pire. Il construit des villages dans la mangrove, ou plutôt à ses abords ; il navigue dans ses chenaux, il y pêche et il y chasse. Il y trouve du bois, de la nourriture et du sel. Il a exploité pendant longtemps ces ressources et ces lieux de façon raisonnée. Mais, de plus en plus aussi, il en fait une exploitation intensive, il pollue ces espaces et détruit les habitats, il déforeste, assèche ou remblaie ces forêts. La mangrove, dont on connaît et reconnaît maintenant les nombreux rôles et services écologiques, est de mieux en mieux protégée, gérée, voire restaurée quand cela est possible. Néanmoins, elle subit encore les excès des hommes et continue à reculer à la surface du globe.

Enfin, terrestre mais aussi maritime, hôte emblématique des interfaces terre-océan des régions chaudes, la mangrove est étroitement dépendante de la variabilité du niveau des eaux et de la dynamique des littoraux. On comprend alors aisément que le changement climatique global et ses déclinaisons régionales affecteront, et affectent déjà, cet écosystème plus que tout autre, subissant l'effet direct de l'élévation océanique et des assauts accrus des cyclones et des tsunamis.

Les palétuviers : s'adapter, sinon rien

La mangrove est avant tout définie, et identifiable au premier coup d'œil, par les végétaux qui la structurent : les palétuviers. Ces arbres, inféodés aux littoraux, sont étroitement adaptés aux fortes contraintes de leur environnement. Des racines aériennes, se prolongeant jusqu'au sol et s'y ancrant en échasses-supports, permettent aux palétuviers rouges (genre *Rhizophora*) d'assurer leur maintien sur des substrats instables. En surface de ces racines, des pores ou lenticelles, connectés à un tissu végétal particulier que l'on nomme aerenchyme, permettent d'assurer la continuité des échanges respiratoires de la plante même lorsque celle-ci est submergée par la marée haute. Ces mêmes dispositifs caractérisent les pneumatophores des genres *Avicennia* et *Sonneratia*, racines secondaires croissant de bas en haut et émergeant des substrats souvent en tapis denses, ou encore les racines genouillées des *Bruguiera*, assurant là encore leur fonctionnement respiratoire en toute condition de marée.

C'est un paradoxe apparent, mais le palétuvier n'a pas besoin du sel océanique pour son métabolisme. Il sait simplement lutter contre celui-ci et ses excès, ce qui lui permet d'être le seul à pouvoir survivre en mangrove. Chez *Rhizophora*, par exemple, c'est de l'eau en grande partie désalinisée qui est absorbée par les racines, le sel étant exclu par des processus de filtration et de régulation osmotique dont les mécanismes ne sont pas encore bien établis. Pour d'autres genres (*Avicennia*, *Aegiceras*), le sel est au contraire absorbé et dissous dans la sève brute ; il circule dans la plante jusqu'aux feuilles, d'où il est rejeté au moyen de glandes excrétrices spécialisées. Le niveau de tolérance de chaque espèce à l'immersion et à la salinité sélectionne ainsi les palétuviers et détermine l'organisation interne de la mangrove : les espèces s'y établissent alors en bandes de végétation homogènes, du front de mer, submergé par les marées quotidiennes, jusqu'à la limite interne de l'écosystème, inondée seulement par les marées hautes de vives eaux, en fonction de leurs possibilités d'adaptation.

Avant de pouvoir atteindre de nouveaux habitats et s'y développer, les arbres et arbustes de mangrove doivent se reproduire, se disperser, et enfin s'établir. Pour plusieurs familles et genres de palétuvier, la viviparité est la solution adoptée pour franchir ces étapes au plus vite : la future plantule, et en particulier son appareil racinaire, se développe dans le fruit alors que celui-ci est encore attaché à son arbre.



Mangrove littorale à *Avicennia germinans* (Guyane). Au premier plan, tapis continu de pneumatophores, racines secondaires à fonction respiratoire, qui seront totalement immergées à marée haute.

Si l'ensemble se détache en période de marée basse, la propagule libérée s'enracine rapidement sur place, dans la vase exondée. Plus fréquemment, les propagules sont transportées par le mouvement des marées, les flux estuariens ou les courants côtiers. Leur capacité de flottaison et de survie est variable selon les espèces, atteignant souvent plusieurs mois et pouvant alors se déplacer sur de longues distances.

Une fois les palétuviers à destination, leurs stratégies d'occupation des lieux sont d'une grande efficacité. Prenons l'exemple de la Guyane, où la mangrove pionnière s'établit sur des bancs de vase néoformés, accolés à la côte. Les plantules de palétuviers, ici *Avicennia germinans*, y arrivent en grand nombre, entraînées par les flots. L'exondation du banc aux marées basses et la viviparité des plantules permettent alors leur ancrage en quelques jours et une colonisation massive en quelques mois, avec une hauteur de canopée pouvant atteindre 2 à 3 mètres dès la première année. Plus remarquable encore est la précocité sexuelle ou néoténie, caractérisant cette espèce en Guyane : on observe ainsi que près de 70 % des plantules présentes sur un banc de vase donné fleurissent, fructifient et libèrent une nouvelle génération de propagules viables quatre à cinq mois seulement après leur établissement, et cela alors qu'elles ne sont hautes que de 60 à 80 centimètres ! Ce processus ne se



Fleurs de *Lumnitzera littorea*, palétuvier des mangroves d'Asie et du Pacifique, famille des Combrétacées.

Mangrove, palétuvier, manglier... À l'origine des mots

La mangrove est diverse et mystérieuse, tout comme l'origine étymologique de son nom. Mais d'où vient le nom « mangrove » ?

Quoique les premiers historiens de la nature – Strabon, Pline l'Ancien, Hérodote, etc. – fassent tous mention des palétuviers, il faut attendre les grandes expéditions maritimes du xv^e siècle pour que les descriptions deviennent plus nombreuses et plus précises. Néanmoins, la mangrove demeure un système écologique et social complexe, encore mal connu, et dont les multiples fonctions, ou services, sont encore insuffisamment évaluées.

L'origine même du terme mangrove prête à controverse. Dans le *Dictionnaire historique de la langue française* (A. Rey, 2011, Le Robert), les deux entrées consacrées l'une à la mangrove, l'autre au palétuvier soulignent les diverses dérives coloniales – anglaises, espagnoles et françaises – de termes originellement tamouls (sud de l'Inde), caraïbe-créole (taïno de Haïti) ou encore tupi (indien du Brésil). Le suffixe -grove est peut-être en

rapport avec l'anglais *grove* (bosquet) et *to grow* (pousser). Dans palétuvier, on retrouve le terme *palu* (ou *palus*), nom archaïque pour désigner le marais et qui donnera le terme savant *paludisme* (1869), qui désigne les fièvres des marais. Ces dérives et emprunts successifs expriment le caractère composite et labile de la mangrove et induisent de nombreuses confusions sur ce que recouvre ce terme. Le terme manglier, que l'on trouve dans des publications anciennes ou dans des textes littéraires pour désigner le palétuvier, est tombé aujourd'hui en désuétude. La distinction des anglophones entre *mangle* et *mangrove* n'a pas d'équivalent en français : *mangle* (= mangrove habitat) serait plus large que *mangrove* (= forest), mais cette nuance échappe à la plupart des scientifiques, qui utilisent de préférence les expressions *mangrove forest*, *mangrove swamp*, *mangal ecosystem* ou *tidal forest*.



Floraison et fructification précoces de jeunes *Avicennia germinans*, 4 à 5 mois seulement après leur établissement sur un banc de vase littoral en Guyane, ici à marée basse. L'individu au premier plan mesure environ 80 centimètres.

retrouve nulle part ailleurs dans l'aire de répartition de cette même espèce (Antilles, Afrique de l'Ouest, Brésil), où les conditions environnementales sont différentes. L'investissement précoce de ces populations dans leur fonction reproductrice doit être interprété ici comme une adaptation à l'extrême instabilité du littoral de Guyane. Il faut souligner aussi que cette particularité – une espèce vivace et ligneuse donnant des arbres de plus de 30 mètres de hauteur, susceptible de se reproduire dès son stade juvénile – est exceptionnelle dans le règne végétal.

Flux massifs de propagules, établissement et croissance rapides, production accélérée de nouvelles générations... Tout concourt à une colonisation efficace de la mangrove. Par conséquent, et en raison de ces caractéristiques, la mangrove est aussi définie par un haut degré de résilience, c'est-à-dire qu'elle peut reconquérir rapidement, en quelques mois parfois, un espace après en avoir été éliminée, si toutefois les conditions d'habitat, en particulier hydrosédimentaires, le permettent toujours.



FOCUS



Fruits de *Ceriops tagal*, un palétuvier important des mangroves indonésiennes. La flottabilité de ces fruits, ou propagules, permet leur dispersion lointaine par les courants marins.

Les propagules de palétuviers, un voyage au long cours dans l'archipel indonésien

Les palétuviers ont la particularité d'émettre des propagules, graines ou fruits flottants renfermant des arbres en devenir, prêts à conquérir de nouveaux territoires.

Les propagules de palétuviers sont, pour la plupart d'entre elles, de grandes voyageuses ! Elles peuvent flotter durant plusieurs semaines, voire plusieurs mois, rester vivantes, et s'enraciner rapidement (viviparité) dès qu'elles atteignent un littoral favorable au développement de la plante. Elles peuvent être transportées au large par les courants de marée, puis, plus loin encore, par les courants océaniques. Une meilleure connaissance de cette capacité de dispersion est fondamentale pour la compréhension de leurs voies de migration et pour la mise au point d'un plan de protection locale des écosystèmes : une région de mangrove qui reçoit des propagules de sites distants pourrait disposer d'une capacité de résilience aux changements plus importante qu'une région de mangrove isolée.

L'archipel indonésien peut être considéré pour cette question comme un cas d'école particulièrement intéressant. Composé de plus de 17 000 îles, il est traversé par d'importantes masses d'eau originaires de l'océan Pacifique et

circulant vers l'océan Indien à travers plusieurs détroits. C'est aussi la région du monde qui compte le plus grand nombre d'espèces de palétuviers (40 à 45), et qui est considérée, à cet égard, comme le centre de spéciation majeur de la mangrove. Enfin, si l'Indonésie est le pays au monde possédant la plus grande superficie de mangrove (31 000 km², soit 20 % de la superficie globale), c'est aussi l'un de ceux où cet écosystème est le plus menacé, ayant déjà fortement reculé devant le développement intensif de la crevetteculture.

La dispersion des propagules par les courants océaniques a été simulée à partir d'un modèle numérique spécifique dénommé INDO12. Ce modèle permet de reconstruire les courants régionaux observés dans l'ensemble de l'archipel indonésien à partir de l'année 2007. Il s'agissait de simuler, à partir de six grandes régions indonésiennes de mangrove, le lâcher puis le transport par les courants océaniques de particules virtuelles dérivantes représentant les propagules de palétuviers. La probabilité de



présence des particules au large de ces régions a pu être ainsi quantifiée sur la base d'un calcul de trajectoires, effectué sur des périodes de temps allant d'une semaine à un an depuis la date du lâcher.

Les résultats de l'analyse numérique suggèrent une large dispersion de particules, et donc des propagules elles-mêmes, sur plusieurs centaines de kilomètres en moins de trois mois, allant du nord (côte de Bornéo Est) et nord-est (provinces de Papua Ouest et Papua) vers le sud-ouest (Moluques, Sulawesi, Bali, Lombok) jusqu'à l'océan Indien, *via* le détroit de Macassar ou les mers de Céram et de Banda. À l'opposé, au nord de Sumatra et de Java, le potentiel de transport de particules par les courants océaniques semble peu étendu et ne rejoint pas les flux précédemment décrits. Ces résultats reflètent bien la complexité des processus océaniques mis en jeu dans l'archipel indonésien tels que décrits

par les océanographes. Par ailleurs, une forte saisonnalité du transport due à l'inversion des vents de mousson et son impact sur les courants de surface océanique est observée.

Reste maintenant à confronter ces résultats aux données de la génétique – une connectivité régionale signifie-t-elle une plus grande proximité génétique ? –, même si les données existantes dans la région étudiée sont encore insuffisantes pour établir ces études comparatives. Des informations sur la variabilité régionale de la phénologie des palétuviers (périodes de floraison, de fructification) sont aussi nécessaires à la résolution de ces questions. Quoi qu'il en soit, ces travaux fournissent déjà des informations essentielles pour une meilleure préservation des mangroves de Papua, probablement à l'origine du maintien de la diversité des peuplements de palétuviers en Indonésie orientale.



FOCUS



Le langage et la filiation des palétuviers du Vietnam décryptés par la métabolomique

Étudier la signature chimique des feuilles de palétuviers, grâce à la métabolomique, est riche d'enseignements. Elle permet de mieux appréhender leur langage et leur filiation.

Lorsqu'on étudie les interactions des végétaux avec leur environnement, deux types de molécules chimiques, ou métabolites, peuvent être étudiés : les métabolites primaires, ubiquistes, qui correspondent aux glucides, lipides, acides nucléiques et protéines, essentiels à la vie de tout organisme, et les métabolites secondaires, dits spécialisés, qui se distinguent par leur spécificité au niveau d'une espèce ou d'un genre. Ces derniers sont l'ultime expression du métabolisme d'un organisme. Ils ne sont pas essentiels à son développement mais vont intervenir dans sa survie en constituant un véritable langage permettant à la plante d'interagir avec son environnement. Ils peuvent gouverner ainsi les interactions plante-plante (allélopathie), avoir un rôle dans les défenses contre les herbivores, les pathogènes ou encore attirer les pollinisateurs. Ces différentes interactions sont des éléments clés des écosystèmes.

L'ensemble des molécules produites par une plante constitue leur métabolome et peut être étudié par une discipline que l'on appelle la métabolomique. La métabolomique ouvre ainsi de nouvelles perspectives dans les sciences de l'environnement, permettant par exemple de mettre en évidence des biomarqueurs de stress en réponse à des perturbations.

La métabolomique non ciblée étudie le profil chimique d'un organisme dans son ensemble. Elle permet, à partir d'une très petite quantité de matériel (250 milligrammes de feuille de palétuvier, par exemple), de mettre en évidence les relations entre un organisme et son environnement, et de comprendre l'impact des facteurs biotiques (une interaction avec un voisin) et abiotiques (la température) sur les voies métaboliques. C'est une photographie instantanée de la composition du tissu étudié à un temps donné qui permet d'identifier les



┌ ── *Aegiceras corniculatum*, un palétuvier de la ── ┐
famille des Myrsinacées, fleurs et fruits.

métabolites pour lesquels les connaissances sont encore limitées. Par ailleurs, la comparaison de la signature chimique de plusieurs individus permet une approche dite chimiotaxonomique, qui renseigne sur leurs liens de parenté. La composition chimique d'une espèce, en lien direct avec son patrimoine génétique, peut donc être utilisée d'une manière analogue aux caractères morphologiques ou aux marqueurs génétiques utilisés en taxonomie.

Le profil métabolomique de huit espèces présentes dans les mangroves du Vietnam a été établi pour trois espèces appartenant à la famille des Rhizophoracées (*Bruguiera gymnorhiza*, *Kandelia obovata*, *Rhizophora stylosa*), deux espèces de la famille des Lythracées (*Sonneratia apetala* et *Sonneratia caseolaris*) et trois espèces de familles différentes (*Avicennia marina*, *Aegiceras corniculatum* et *Lumnitzera racemosa*). La comparaison de ces profils a

permis de mettre en évidence une congruence, ou correspondance, entre phylogénie et diversité chimique pour ces palétuviers. Les deux espèces appartenant au genre *Sonneratia* forment un groupe tandis que les trois espèces de la famille des Rhizophoracées en forment un second. *Lumnitzera racemosa* montre une signature chimique possédant des traits communs avec les autres espèces (les échantillons correspondants se placent au centre de l'analyse en composante principale). Enfin, *Avicennia marina* et *Aegiceras corniculatum* se distinguent des autres espèces et entre elles. Ces résultats montrent que cette approche est cohérente avec la phylogénie existante basée sur des caractères génétiques. La métabolomique non ciblée est ainsi une nouvelle discipline qui peut apporter des informations essentielles pour la classification des espèces (chimiotaxonomie), ainsi que pour la compréhension des interactions entre ces espèces et leur environnement.





Mangrove protégée de Balikpapan.
Kalimantan, Indonésie.

Aire occidentale



Les aires orientale et occidentale de la mangrove diffèrent entre elles par la diversité des palétuviers qui la constituent : un plus grand nombre d'espèces côté oriental, notamment en Asie du Sud-Est (plus de 40 espèces). Il n'y a aucune espèce commune à ces deux aires. (L'échelle des couleurs est indicatrice du nombre d'espèces de palétuviers).

Une vie sous les tropiques

Forêts orientales, forêts occidentales

C est le long de l'équateur que la mangrove se développe, colonisant les littoraux entre les latitudes 30° nord et 30° sud, débordant localement de ces limites ou se trouvant au contraire en retrait dans certaines régions. Une eau salée océanique diluée par l'eau douce apportée par les pluies et les bassins-versants est nécessaire à la mangrove pour son plein épanouissement, de même qu'une température moyenne de l'eau de mer en surface supérieure à 20 °C en période hivernale. Les courants froids de Humboldt, remontant le long de la côte du Pérou, et ceux de Benguela, sur la côte de l'Angola, expliquent ainsi la raréfaction des mangroves dans ces pays et leur absence plus au sud.

La mangrove peut toutefois coloniser les littoraux des régions désertiques, où l'eau douce se fait rare, aux abords de la mer Rouge et du golfe Persique, par exemple, et ceux des régions à climat tempéré chaud, aux hautes latitudes sud comme en Nouvelle-Zélande (37° S.), en Australie (État de Victoria, 38° S.) et au Brésil (Santa Catarina, 28° S.), ou aux hautes latitudes nord (île japonaise de Kyushu, 31° N.). Aux

Aire orientale



limites extrêmes de son aire, contrainte par un déficit en eau douce ou des températures insuffisantes, la mangrove survit mais s'appauvrit. Les peuplements y sont alors monospécifiques, arbustifs et souvent épars.

La répartition actuelle de la mangrove et la distribution de ses espèces végétales résultent de son histoire évolutive, de ses modes et voies de dispersion, ainsi que des extinctions d'espèces ayant pu se produire depuis le début du Tertiaire (60 millions d'années), période à laquelle se rattachent les plus anciens fossiles de palétuviers connus. Ces différents points sont encore discutés aujourd'hui, mais la distribution actuelle de la mangrove et ses caractéristiques de biodiversité éclairent ces questions. Deux grands domaines biogéographiques se distinguent ainsi dans la mangrove globale, différant par les espèces présentes et par leur nombre : un domaine oriental, de l'Indo-Malaisie et de l'Australie à la côte est africaine, et un domaine occidental, correspondant aux littoraux atlantiques et à ses îles, et à la côte pacifique américaine. Côté est, la mangrove est riche, si l'on peut dire, de plus de 60 espèces, alors que l'on en dénombre une douzaine seulement dans la mangrove occidentale. Plus important peut-être à retenir est qu'il n'y a aucune espèce commune aux deux domaines, le vaste océan Pacifique d'un côté et les eaux froides du sud de l'Afrique de l'autre bloquant la libre circulation des propagules. L'existence de

familles (Combrétacées, Rhizophoracées, Acanthacées) et de genres (*Rhizophora*, *Avicennia*) communs aux deux domaines renseigné cependant sur les processus de spéciation et de migration de la mangrove depuis son apparition sur les côtes de la Téthys, océan primitif de la Terre.

Une surface qui recule, indiscutablement...

L'estimation de la surface mondiale des mangroves bénéficie des avancées de la télédétection satellitaire. Cette technologie permet aujourd'hui de différencier, avec un faible pourcentage d'erreur, la mangrove des formations végétales adjacentes, et de distinguer aussi les petites mangroves isolées, sur des îles, par exemple. Il est important cependant de s'accorder sur une définition générale de cet écosystème et sur ses limites. Considérer les tannes – des surfaces sursalées développées en arrière de certaines mangroves et souvent parsemées de palétuviers chétifs – comme faisant partie ou non de la mangrove change évidemment le résultat des évaluations. La régression rapide de la mangrove dans certains pays est aussi une source d'erreur. Quoi qu'il en soit, l'*Atlas mondial des mangroves*, reprenant des données de la FAO (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture) et réalisant ses propres évaluations, estimait en 2011 la surface globale des mangroves à 152 000 km². D'autres études donnent un chiffre plus faible (137 000 km²) et montrent que celui-ci peut varier selon les méthodes et modèles utilisés.

Ce qui est irréfutable cependant, c'est le recul rapide de l'écosystème mangrove à la surface du globe. La surface originelle, avant dégradation due à l'action humaine, est difficile à estimer, mais dépassait probablement les 200 000 km². Sa surface mondiale a reculé de 20 % entre 1980 et 2005, soit près de 1 % par an. Cette régression est plus faible aujourd'hui, sous l'influence notamment des mesures de protection. La mangrove a donc toujours été un habitat que l'on peut qualifier de rare, représentant environ 1 % des forêts tropicales et moins de 0,5 % de l'ensemble des forêts mondiales. Rare mais essentiel si l'on ajoute qu'il s'étend sur 75 % des rivages tropicaux et que l'on considère les nombreux et importants services écologiques que fournit cet écosystème.

De la même façon, les chiffres concernant les mangroves ultramarines françaises sont sujets à discussion. La Guyane détient quoi qu'il en soit plus de 60 % de ces mangroves, avec près de 60 000 hectares de forêt et des variations annuelles natu-

relles importantes liées à la dynamique côtière amazonienne. Les mangroves de Nouvelle-Calédonie recouvrent 35 000 à 29 000 hectares, selon que l'on prenne en compte ou non les tannes fonctionnellement dépendants de la mangrove, sans oublier les 30 hectares de la petite mangrove de l'île de Wallis dans la même région biogéographique. Aux Antilles, celle-ci se développe sur 3 300 hectares en Guadeloupe, 2 000 hectares en Martinique et environ 20 hectares plus au nord sur l'île de Saint-Martin. Dans l'océan Indien, Mayotte et l'île Europa comptent à peu près la même surface de mangrove, soit 600 à 700 hectares chacune, pour des îles cependant de tailles très différentes. Dans la même région, il faut citer aussi la mangrove de la petite île de Juan de Nova, de moins de 1 hectare. Enfin, il faut, pour être complet, signaler la mangrove introduite de Polynésie française (îles de la Société), en progression sur certaines îles (Moorea) mais recouvrant au total moins de 10 hectares. Au total, la France arrive au 29^e rang des pays possédant une mangrove, qui se répartit à l'échelle mondiale dans 123 pays ou territoires. Les mangroves françaises ont aussi la particularité d'appartenir aux deux grandes aires, orientale et occidentale, et aux trois grands océans, Atlantique, Indien et Pacifique. On rencontre également dans les territoires français ultramarins des mangroves pas du tout impactées (îles Éparses) ou relativement peu impactées par l'homme (Guyane, Nouvelle-Calédonie), et d'autres soumises, au contraire, à une forte pression anthropique (Antilles, Mayotte).



L'ouverture de bassins destinés à l'élevage de crevettes est la première cause de destruction de la mangrove dans le monde, en particulier en Asie. Delta de la Mahakam, Kalimantan, Indonésie.

Les mangroves de l'outre-mer français. Leur identification et leur délimitation résultent d'analyses parfois complexes, et peuvent faire appel à une grande diversité de capteurs satellitaires, d'images et de méthodes de traitement. Des vérifications de terrain sont également nécessaires.

L'art et la manière de cartographier les mangroves : le cas de l'outre-mer français

Pour réaliser une cartographie exacte de la mangrove, il est nécessaire de définir avec précision ce que l'on souhaite cartographier et d'utiliser une seule et même méthode.

L'inventaire des forêts de mangrove passe par la cartographie de leur surface et de leur physionomie (types d'arbres, hauteur des arbres, densité des arbres). Afin de minimiser les erreurs cartographiques et d'obtenir des données précises, ce qui est particulièrement important lorsque l'on compare des cartes d'une même région réalisées à différentes dates, il est nécessaire de définir ce que l'on cartographie (la typologie) et les méthodes utilisées (types d'images aériennes ou satellitaires, types de traitements).

Pour l'outre-mer français, la typologie est fondée sur la description des espèces et/ou groupements d'espèces (11 taxons), de la hauteur des arbres (4 classes de hauteur) et de l'ouverture de la canopée (3 classes de recouvrement du sol par la canopée, recouvrement vu du ciel). Cette typologie dite harmonisée concerne uniquement la couverture forestière et nécessite donc, dès le départ, sa délimitation précise. Elle en exclut, *de facto*, les surfaces qui jouxtent la forêt de mangrove, à

savoir les tannes, les marais herbacés doux ou saumâtres, et les forêts marécageuses en milieu doux ou saumâtres. Cette délimitation pose des problèmes de seuils et donc de choix, notamment là où la mangrove laisse progressivement sa place aux tannes avec une dispersion croissante des arbres jusqu'à leur disparition, ou encore au niveau des fronts pionniers, laissant place progressivement aux vasières à nu.

L'harmonisation méthodologique revient à considérer qu'une comparaison de cartes issues de données différentes aériennes/satellitaires et/ou utilisant des méthodes de traitement différentes (classification/segmentation) ne peut qu'induire des différences et donc masquer le changement réel recherché. Il est donc nécessaire d'harmoniser les sources des données d'observation sur l'ensemble de l'outre-mer ainsi que les chaînes méthodologiques.

Pour réaliser une carte précise de la mangrove à une échelle adéquate, diverses solutions sont possibles, des méthodes classiques de photo-interprétation aux méthodes performantes de



segmentation/classification. Une fois fixée la typologie et extrait de cette typologie un sous-ensemble (qui deviendra la légende de la carte) caractérisant la zone d'étude (par exemple, on ne trouve pas toutes les espèces aux Antilles), on peut procéder simplement par étapes, en choisissant les images aériennes ou satellitaires les plus pertinentes disponibles régulièrement sur l'ensemble de l'espace d'étude, des méthodologies simples et identiques d'un site à l'autre, et une estimation pas à pas des erreurs (à chaque étape de la construction de la carte, on génère involontairement des erreurs qu'il faut quantifier pour savoir si la carte est précise ou non). On arrive ainsi à une maîtrise correcte du processus de production cartographique.

La délimitation de l'enveloppe forestière de mangrove peut ainsi s'envisager avec une image centrée sur une bande d'absorption de l'eau (exemple : bande B11 du capteur MSI de

Sentinel-2) ; les taxons peuvent être déterminés assez précisément grâce à de l'imagerie de très haute résolution spatiale (THRS) (exemple : images Worldview-3) ; les hauteurs peuvent être calculées précisément avec de la stéréoscopie d'images THRS (exemple : couple d'images Pléiades) ; le recouvrement peut aussi être quantifié avec de l'imagerie THRS en y ajoutant, pour les pixels mixtes (présence, par exemple, au sein d'un pixel à la fois d'un bout de canopée et du sol) des méthodes de démixage (chaque surface étant identifiable par sa signature spectrale, il est possible de les identifier) donnant des résultats souvent satisfaisants (exemple : démixage d'images Pléiades). Des données plus performantes peuvent aussi exister pour caractériser précisément certains critères typologiques mais sont plus difficiles à manipuler (données de satellites en mode hyperfréquences) ou peu disponibles (données aéroportées Lidar).

Bora Bora



Huahine



■ peuplement de mangrove



10 km

20 km



FOCUS

La mangrove introduite dans les îles de la Société.

La mangrove introduite en Océanie lointaine, entre adaptation écologique et rejet social

Jusqu'au xx^e siècle, les archipels de la Société et de Hawaii étaient naturellement dépourvus de mangrove. Jusqu'à ce que l'homme y introduise des palétuviers...

Les archipels de la Société et de Hawaii, respectivement français et américain, sont isolés dans le vaste océan Pacifique, à l'écart des voies de migration naturelle des propagules de palétuviers. Les distances entre la région indopacifique orientale – où la mangrove est omniprésente – et les îles océaniques lointaines, ainsi que la présence de courants marins défavorables, ont limité l'expansion de la mangrove vers l'est, un peu au-delà du 180° degré de longitude. Mais, en important des pieds de palétuviers en Océanie lointaine dans la première moitié du xx^e siècle, l'homme a modifié la donne naturelle et, malgré elle, la mangrove est devenue un sujet de controverse.

En 1933, des motivations économiques conduisent à introduire des palétuviers dans les îles de la Société. À Moorea, des colons y plantent quelques pieds de *Rhizophora stylosa*

en provenance de Nouvelle-Calédonie, l'espèce étant jugée porteuse de ressources nouvelles, d'huîtres et de crabes en particulier. Des esprits entreprenants porteront cette espérance jusque dans les années 1970... avant de déchanter. Dans la seconde moitié du xx^e siècle, *Rhizophora stylosa* gagne spontanément la plupart des îles du Vent, dont fait partie Moorea, puis les îles Sous-le-Vent, plus à l'ouest.

Si les pêcheurs de l'île de Moorea traquent le crabe de palétuvier et associent à la mangrove la notion de garde-manger, d'autres riverains auraient plutôt tendance à vouloir s'en débarrasser. Hôteliers et restaurateurs en particulier éliminent volontiers une végétation jugée peu esthétique et synonyme de vase malodorante et de moustiques. Un débat sur la nécessité d'enrayer la progression de la mangrove s'est engagé entre autorités locales et



Île de Moorea, Polynésie française. Envahissement progressif d'une prairie marécageuse par *Rhizophora stylosa*, palétuvier introduit de Nouvelle-Calédonie.

scientifiques dans les années 1980. La présence de *Rhizophora stylosa* est finalement perçue comme un moindre mal, en regard de plantes telles que *Miconia calvescens* ou d'animaux tels que le rat noir, dont la propagation dans l'archipel est autrement problématique.

À Hawaïi, plus d'un siècle après son introduction, l'acceptation sociale de la mangrove est encore difficile. L'histoire débute en 1902, sur l'île de Molokai, où plusieurs espèces de palétuviers sont introduites. *Rhizophora mangle* est importé de Floride afin de stabiliser les champs de canne à sucre attenants au littoral et de développer une apiculture de mangrove. Concluante, l'opération est reconduite en 1922 sur l'île de Oahu, avec essentiellement une espèce provenant des Philippines (*Bruguiera species*). *Rhizophora mangle*, très dynamique, a rapidement constitué des peuplements denses sur les six îles majeures de l'archipel et continue de s'y étendre. Aujourd'hui, trois espèces atlantiques (*Rhizophora mangle*, *Conocarpus erectus*) et indopacifiques (*Bruguiera species*) y sont naturalisées. Elles se sont développées dans les marais côtiers et les marais d'eau douce attenants, anciennement aménagés par les

populations locales en parcs à poissons et en terres agricoles.

Les associations écologiques hawaïennes ont commencé par décrier l'expansion de la mangrove, à leurs yeux responsable de la réduction de l'habitat des quatre oiseaux aquatiques endémiques de l'archipel. Elles ont aussi mis en accusation l'abri que les palétuviers procurent aux prédateurs de ces oiseaux, en particulier le rat noir et la mangouste de Java, cette dernière ayant été introduite à Hawaïi pour débarrasser les îles... de leurs rats. D'autres associations, à la fin du xx^e siècle et sur fond de renouveau culturel polynésien, ont blâmé avec force l'envahissement par les palétuviers de sites archéologiques, notamment des anciens parcs à poissons qui se comptent par centaines sur le littoral hawaïen et constituent des témoins importants de la vie sociale passée. Aujourd'hui *Rhizophora mangle*, omniprésent sur l'archipel, figure dans la liste des plantes envahissantes agressives et a vu se développer à son égard une véritable antipathie, alors que partout ailleurs cet écosystème est loué pour sa valeur patrimoniale et ses services écologiques.

La mangrove, services compris

Si l'on sait depuis longtemps, ne serait-ce qu'intuitivement, que les milieux naturels fournissent des biens et des ressources à l'humanité, le concept de services rendus par les écosystèmes, ou services écosystémiques, est plus récent. C'est dans les années 1980 que cette notion s'est développée, alors que des économistes de l'environnement cherchaient à définir la valeur, monétaire ou non, de ces services et à prendre en compte les aménités non marchandes apportées par les écosystèmes. Pour bien appréhender ces questions, il est important de distinguer les fonctions des écosystèmes (production, interactions, chaînes trophiques, etc.) et les services qui en découlent. Et dans ce domaine, il est très vite apparu que la mangrove, à travers ses spécificités adaptatives, écologiques et sa position d'écotone entre terre et mer, jouait un rôle important, fournissant un large éventail de services directs ou indirects.

La mangrove, nous l'avons vu, est riche d'une faune diversifiée. Parmi celle-ci abondent des juvéniles de poissons et de crustacés, trouvant dans l'entrelacs des racines des palétuviers, dans les vasières de mangrove et dans les eaux turbides des chenaux qui la parcourent abri et nourriture pour s'y développer. La mangrove est ainsi un habitat reconnu pour de nombreuses espèces, souvent à grandes valeurs halieutique et de conservation. Certaines études ont montré une relation statistiquement significative entre captures de poissons et de crevettes dans les eaux côtières et surfaces de mangrove développées sur ces mêmes côtes, même si d'autres travaux mettent en évidence la grande variabilité temporelle et spatiale de ces corrélations.

La mangrove est directement confrontée, de par sa situation, aux événements océaniques. Il est établi que la présence d'une mangrove, adulte et en bon état structural, peut abaisser d'au moins 20 % l'énergie des vagues et des vents venant déferler sur les côtes, et assurer une protection aux populations qui y sont installées. L'atténuation des événements les plus extrêmes – cyclones et tsunamis – est un rôle reconnu mais débattu de la mangrove. S'il y a, en présence de mangrove, atténuation de l'énergie destructrice de ces phénomènes exceptionnels, la mangrove elle-même sera cependant détruite par les vagues et les vents les plus violents, et n'assurera plus son rôle protecteur. Maintenir ou restaurer les mangroves reste une nécessité, afin d'assurer une certaine protection contre ces événements, et aussi de limiter les impacts de l'élévation du niveau marin.

Si la mangrove protège dans une certaine mesure les littoraux, elle retient également, grâce à son réseau racinaire et ses caractéristiques fonctionnelles, les sédiments terrigènes libérés par l'érosion et les polluants issus des activités humaines. Cette fonction est particulièrement importante pour les mangroves lagunaires et lagunaires, qui peuvent limiter ainsi l'envasement et la pollution, en particulier organique, de ces milieux sensibles.

La mangrove, établie dans un environnement favorable, pousse vite et bien. La biomasse aérienne et souterraine de la mangrove est ainsi élevée, comparable, voire supérieure à celle de la forêt tropicale de terre ferme, et son rôle de fixation du carbone est particulièrement important. La place aujourd'hui reconnue de la mangrove dans le cycle du carbone côtier, sa part dans le carbone océanique ou carbone bleu ont incité au développement de projets de reboisement en palétuviers dans plusieurs pays tropicaux, projets conduits avec plus ou moins d'efficacité. L'ensemble de ces questions fait l'objet depuis quelques années de nombreuses publications scientifiques, notamment dans la communauté des chercheurs français qui développent des programmes sur ces questions en Guyane, en Nouvelle-Calédonie, mais aussi au Sénégal et au Vietnam.

À marée basse, les oiseaux limicoles se nourrissent d'insectes, de crustacés et autres invertébrés peuplant les vasières de mangrove.



FOCUS

Un des aspects de la mangrove d'Europa, dominée ici par le palétuvier *Bruguiera gymnorhiza*, dont les racines genouillées émergent du sédiment corallien.



Les mangroves des îles Éparses, sentinelles climatiques

La mangrove des îles Éparses a une particularité : elle n'a subi aucune pression humaine. Elle peut donc révéler, clairement, l'impact des changements climatiques sur le milieu.

Les îles Éparses de l'océan Indien sont au nombre de six, réparties à l'ouest (Europa, Bassas da Índia, Juan de Nova), au nord et à l'est (Tromelin) de Madagascar. Ces îles, qui constituent un district des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF), sont sans habitant permanent et forment une réserve naturelle à accès restreint. Si des hommes s'y sont établis par le passé, cela n'a pu être que pour de courtes périodes au vu des disponibilités en eau douce limitées (aucun cours d'eau ni nappe permanente, faibles apports en pluie). Ces îles difficiles d'accès, à l'écart de toute perturbation anthropique directe, constituent de vrais laboratoires naturels. Un programme spécifique CNRS-INEE et TAAF a permis d'organiser des missions scientifiques et de mettre en place un suivi des écosystèmes et des populations végétales et animales associées.

La mangrove, présente sur deux îles seulement – Europa et Juan de Nova – a pu ainsi être étudiée. Sa connaissance se révèle importante,

car rares sont les régions où la mangrove ne subit, comme ici, aucune pression directe. Sur ces îles, on peut dire que seul le contexte océano-climatique et les changements qui l'affectent agissent aujourd'hui sur son évolution.

Europa, la plus grande des îles Éparses (30 km²), abrite une mangrove de 700 hectares, bordant un vaste lagon ouvert sur l'océan. Si seulement quatre espèces de palétuviers la constituent, sa diversité structurale est cependant remarquable. *Rhizophora mucronata* et *Ceriops tagal* occupent la partie centrale de la mangrove, seuls ou associés, en massifs arbustifs ou arborés souvent denses, quelquefois en hautes futaies isolées (*Rhizophora*). *Bruguiera gymnorhiza* se mêle à ces peuplements en arbres souvent imposants. *Avicennia marina* constitue des formations ouvertes et arbustives en arrière-mangrove. Certains individus isolés au port témoignent de leur ancienneté, alors que d'autres, en front de lagon, semblent s'être installés plus récemment.



Sur l'île inhabitée d'Europa (22° 22' S, 40°22' E), la mangrove (en vert sombre) est établie le long d'un vaste lagon interne, ouvert sur l'océan Indien.

L'absence d'eau douce, une pauvreté en nutriments et la rareté des peuplements jeunes interrogent sur l'évolution des conditions écologiques de cette île, que l'on suppose avoir été plus favorables lors de l'établissement de la mangrove. Un autre fait étonne : la forte mortalité au sein de la mangrove, atteignant par endroits plus de 60 % des individus (*Ceriops tagal*, *Rhizophora racemosa*). Des changements anciens apparus après son établissement, ou des perturbations climatiques récentes, sont les hypothèses probables quant à l'évolution de cette mangrove. Une dynamique de fermeture du lagon est aussi suspectée, qui aurait alors une influence directe sur le devenir de l'écosystème.

Juan de Nova est une île plus petite (5 km²) abritant deux mangroves isolées, monospécifiques, constituées respectivement de *Rhizophora racemosa* et *Lumnitzera racemosa*. Leur déconnexion du littoral est surprenante et interroge sur leur origine et leur fonctionnement. Une fracturation du platier corallien permet une circulation souterraine d'eau de mer jusqu'à la mangrove à *Rhizophora*, qui apparaît comme un peuplement jeune, riche en nutriments. L'histoire de sa mise en place, comme celle du faciès à *Lumnitzera*, reste inexpliquée.

Autre fait marquant, dans les laisses de mer du pourtour de l'île ont été découverts quantité

de propagules, fruits et débris végétaux représentant la quasi-totalité des palétuviers de l'océan Indien occidental : *Rhizophora racemosa*, *Ceriops tagal*, *Bruguiera gymnorhiza*, *Heritiera fomes*, *Xylocarpus species*, *Sonneratia alba*, *Avicennia marina*. Il est remarquable de noter qu'aucune de ces espèces, à l'exception de *Rhizophora racemosa*, n'est aujourd'hui implantée sur l'île, et que d'autres, comme *Avicennia marina*, sont représentées par des propagules viables, aptes à s'enraciner. Cette discordance forte entre biodiversité exprimée (*Rhizophora racemosa*, *Lumnitzera racemosa*), dont l'origine n'est pas définie, et biodiversité potentielle (espèces présentes dans les laisses de mer) interroge sur l'évolution de cet écosystème à Juan de Nova. La formation d'habitats favorables (chenaux de marées, échancrures dans la ligne de rivage), apparaissant à la suite d'une perturbation, pourrait permettre à ces espèces de s'établir rapidement sur cette île et d'en modifier le paysage.

Le rôle de sentinelle climatique des mangroves de ces deux îles semble ainsi bien réel, leur évolution en cours (Europa) ou possible (Juan de Nova) ne dépendant aujourd'hui que du contexte climatique, régional ou global. Leur suivi en est d'autant plus nécessaire.

LA CONDITION-MANGROVE

Noire la mangrove reste un miroir.

Aussi une mangeoire.

La mangrove broie-tapie à part.

La mangrove respire.

Méphitique.

Vasard.

La tourbière serait bien pire.

(Ce n'est rien que du haut : mort à la base même portant beau)

Au contraire le fruit flotte le poisson grimpe
aux arbres

On peut très bien survivre mou
en prenant assise sur la vase commensale

L'allure est des forêts.

La dodine

Celle du balancement des marées.

Aimé Césaire, *La Poésie*, 1994.

Un intérêt scientifique renouvelé

Depuis les années 1970, on assiste à une évolution du regard des scientifiques, qui conduit à reconsidérer la mangrove comme un écosystème riche, fragile, essentiel pour la biodiversité terrestre et marine et qui doit être protégé. Il ne faut cependant pas méconnaître les notations fort pertinentes de certains observateurs et agents précoloniaux et coloniaux. Ainsi, l'idée que les palétuviers puissent faire barrière aux raz de marée est développée par R. Ducamp, chef du service forestier au gouvernement général de l'Indochine, dans une correspondance datée de 1911 où il mentionne « des moyens qu'il serait possible d'employer pour limiter les effets destructeurs des raz de marée sur les côtes deltadiennes [...] et de faire par le palétuvier, à peu de frais, comme un glacis de matière vivante et agissante capable de protéger les digues maritimes et leurs populations, non pas peut-être contre l'invasion des eaux, mais contre l'énorme coup de bélier qu'est un raz de marée se ruant sur une plage découverte ».

Dans ce renouvellement des approches scientifiques, trois principales phases peuvent être distinguées : une première longue phase – dont Bernard Rollet, forestier tropicaliste, a établi une remarquable compilation en 1981 – s'étale de 1600 à 1975, et se trouve dominée par des travaux que l'on peut qualifier de phytogéographiques. La mangrove est d'abord définie comme une forêt de palétuviers et donc, très logiquement, les premières études sont le fait de botanistes, notamment allemands, tels que Schimper (1891) et Haberlandt (1893). La répartition et la composition des forêts de mangrove, la classification des espèces et la typologie des faciès en constituent les principaux apports. Cette approche descriptive marque les premiers ouvrages de référence en français sur la mangrove, de Blasco (1975), responsable du laboratoire de cartographie végétale à Toulouse, à Baltzer & Lafond (1971) ou Marius (1979), dont les travaux font également une large place à la pédologie.

À partir des années 1970-1980, avec la montée en puissance des sciences écologiques et l'apport de nouveaux outils comme la télédétection et les systèmes d'informations géographiques, les travaux sur la mangrove se multiplient, les thèmes sont élargis, les approches renouvelées, de la part toujours des botanistes et pédologues mais aussi

des hydrobiologistes, des ichtyologues et plus généralement des écologues et géographes. La prise en compte des diverses composantes du système mangrove (et non pas seulement la végétation) et de leurs interactions (flux, transferts d'énergie et de matière au sein de la mangrove et avec les écosystèmes adjacents) conduit à privilégier une vision systémique du milieu. Il ne s'agit plus seulement alors de dresser un état de la mangrove, mais de comprendre sa structuration, sa dynamique et de caractériser ses fonctions.

À partir des années 2000 – et de la publication des rapports de référence *Millennium Ecosystem Assessment* en 2005 et *The Economics of Ecosystems and Biodiversity* en 2010 –, le succès de la notion de service écosystémique, et dans une moindre mesure de dis-service ou service négatif, donne une nouvelle impulsion aux travaux sur la mangrove. La séquestration du carbone par la mangrove et son rôle dans le cycle du carbone côtier font aujourd'hui l'objet de nombreuses études, et son rôle dans l'atténuation des effets du changement climatique est de mieux en mieux documenté.

La réhabilitation de la mangrove, portée par de nombreux organismes internationaux et ONG (notamment le MAP, Mangrove Action Project, qui œuvre pour la gestion et



la restauration des mangroves du monde, en lien avec les populations locales) qui s'efforcent de sensibiliser les gouvernements et le grand public, se traduit dans les politiques internationales (Ramsar, Agenda 21, REDD+, etc.) et nationales et conduit à faire de la mangrove un patrimoine mondial ou « les racines de la mer » selon l'adage de la FAO, « *No tree on the land, no fish in the sea* ». Mentionnons également au niveau international le rôle de l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature), qui a mis en place en 2013 un groupe d'experts internationaux (Mangrove Specialist Group) chargé d'inciter à la protection, à la gestion et à la restauration des mangroves du monde.

En ce qui concerne la France, les recherches sur les mangroves se sont également développées au cours de la dernière décennie au sein des universités de métropole et d'outre-mer, et d'instituts de recherche comme le CNRS, l'Institut de recherche pour le développement (IRD), ou le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN). Une « Année de la mangrove » a été ainsi décrétée en 2015 conjointement par ces établissements, et des programmes de recherche et colloques scientifiques lancés sur cette thématique. La gestion de cet écosystème sensible et emblématique s'est aussi organisée avec la création du Pôle-relais Zones humides tropicales, qui fait une large part aux mangroves, et l'implication, dans cette structure, du Conservatoire du littoral et du Comité français de l'UICN.

La mangrove, protégée et aménagée, peut aussi être un espace de promenade et de découverte. Balikpapan, Mahakam, Indonésie.



2

Sous les
palétuviers,
une vie
insoupçonnée





Les palétuviers, ces arbres aux racines aériennes étonnantes et captivantes, peuplent les mangroves. Mais à leurs pieds, dans les eaux circulantes et le sédiment vaseux, tantôt immergées tantôt asséchées, habitent une faune et une microflore tout aussi fabuleuses. Ainsi, le petit monde invisible des microorganismes recycle la litière ou s'associe en symbiose à certains coquillages pour les aider à survivre dans un milieu sulfureux. De leur côté, les vers marins et les crabes creusent d'innombrables galeries dans la vase, oxygénant et drainant le sédiment, et favorisant la croissance des jeunes arbres. Sous les palétuviers, chaque organisme a sa place et un rôle à jouer précis, en interaction avec les autres, nécessaire à l'équilibre de cet écosystème.

Crabe *Geograpsus crinipes*, mangrove de l'île Juan de Nova.

Les habitats de la mangrove sous contraintes permanentes

La mangrove offre de multiples habitats pour la faune résidente, des habitats à substrats durs (tronc, racines aériennes, branches, feuilles) et mou (vase). Les parties aériennes des palétuviers, sont le refuge des oiseaux et de quelques crabes arboricoles, mollusques et insectes, tandis que la litière est le terrain de prédilection des mangeurs de détritus (larves d'insectes, vers et crabes de vase). Une fois inondées, ces racines deviennent des abris idéaux pour les jeunes poissons et les crevettes. Enfin, la vase, qui constitue le plus souvent le sédiment des mangroves, n'est pas une surface lisse et homogène comme on pourrait l'imaginer. Elle est entrecoupée de sillons profonds qui forment des chenaux et des flaques à grande échelle et cachent une diversité de crustacés, d'organismes vermiformes et de poissons.

Qu'ils se développent dans des environnements deltaïques, estuariens, lagunaires, lagonaires ou en front de mer, les habitats des mangroves sont tous soumis aux mêmes contraintes. La vase, constituée de sédiments fins et compacts (sables très fins, silts et argiles), est enrichie en matière organique par la chute des feuilles de palétuviers à leur surface. Un enrichissement d'autant plus important que le système racinaire aérien des palétuviers, en atténuant les mouvements de l'eau, favorise une forte accumulation de sédiments et de débris végétaux. Face à cette importante quantité de matière organique à la surface des sédiments, l'oxygène des eaux circulant dans le milieu est rapidement respiré par les bactéries aérobies pour le recyclage de la matière. La consommation rapide de l'oxygène conduit ensuite à la sélection de bactéries anaérobies qui décomposent la matière organique plus lentement dans les sédiments. Les sédiments de mangrove sont ainsi décrits comme des zones anoxiques (dépourvues d'oxygène), voire sulfidiques, susceptibles de devenir toxiques pour les organismes.

Aigrette bleue (*Egretta caerulea*) se nourrissant de petits crabes des vasières de mangrove de Guyane.

Les mangroves sont composées d'une variété d'espèces animales adaptées aux contraintes de ces milieux, mais dont la plupart sont encore inconnues. Les connaissances acquises à leur sujet permettent pour l'instant de savoir que la diversité de la faune associée aux mangroves de l'Indopacifique est plus élevée que dans celles de l'Atlantique. Quelles sont les capacités de résilience des communautés animales des mangroves face aux pressions anthropiques et au changement climatique ? Est-ce que la différence de richesse spécifique entre les mangroves orientales et occidentales amènent à des capacités de résilience différente ? En parallèle, les dernières recherches ont montré le rôle clé de certaines espèces animales sur l'équilibre des mangroves. La disparition de ces espèces impacterait-elle le fonctionnement des mangroves ? Une plus faible diversité faunistique dans les mangroves de l'Atlantique tropical induit-elle une productivité et une résilience moindre de ces mangroves ?

Répondre à ces questions requiert en premier lieu de continuer la description approfondie des espèces animales qui composent la biodiversité des mangroves. Des connaissances fondamentales sur les mécanismes qui régissent la physiologie des espèces, la composition de cette biodiversité et sa structuration spatiale en interaction avec les variables environnementales doivent aussi être prises en compte. La communauté scientifique internationale met ainsi en place des programmes d'acquisition de nouvelles connaissances sur les zones littorales. Les effets de la diversité des espèces animales des mangroves sur le fonctionnement trophique et biogéochimique de ces milieux sont particulièrement étudiés. La connectivité des mangroves avec les écosystèmes adjacents (estuaires, récifs, eaux côtières) est intégrée à ces travaux.

Les microhabitats pour la faune des mangroves se multiplient sur les faciès à jeune mangrove. Ici, mangrove à *Avicennia germinans* à l'embouchure de l'estuaire du Sinnamary, Guyane.



à des juvéniles au lieu de pondre. Les petits sont ainsi capables de se nourrir de façon autonome dès leur naissance et ont plus de chances de survivre dans les mangroves, de la même façon que la viviparité est une adaptation caractérisant les palétuviers.

Les poissons *Anableps*, surnommés « quatre-yeux » ou aussi « gros yeux », ont également la particularité de se déplacer à la surface de l'eau, les yeux à demi émergés. Chaque œil – constitué d'une cornée, divisée horizontalement en deux parties d'épaisseur différente, et de deux pupilles – fonctionne comme deux yeux superposés et permet d'avoir une bonne vision simultanément dans l'eau et dans l'air. Cette adaptation morphologique aux eaux turbides des mangroves permet de percevoir tous les dangers et de fuir, à la moindre alerte, en se propulsant hors de l'eau et en faisant des bonds successifs sur le substrat vaseux.

De leur côté, les poissons gobies du genre *Periophthalmus* ont la capacité de rester longtemps émergés et de se déplacer sur les racines de palétuviers ou à la surface des vasières. Dotés d'une respiration cutanée, ces poissons peuvent en effet rester quelques heures à l'air libre et ainsi avoir accès à des ressources alimentaires pendant la marée basse.

Une vie sous les palétuviers

Rien ne se perd, tout se transforme

Les végétaux présents dans la mangrove sont des producteurs primaires clés à la base de la chaîne alimentaire, à commencer par les palétuviers. Les feuilles fraîches, recouvertes d'une épaisse couche de cellulose et de tanins, ont une faible qualité nutritive et sont aussi difficilement assimilables par les herbivores. Seules quelques espèces comme les crabes de la famille des *Sesarmidae* (*Perisesarma*) sont capables de digérer directement cette cuticule de cellulose grâce à la présence d'enzymes, les cellulases, dans leur appareil digestif. Ces crabes sont d'ailleurs capables de repérer à distance les signaux chimiques libérés par les feuilles. En revanche, lorsque les feuilles sénescentes mais encore

Enfin, les sédiments de la mangrove sont salés. En effet, les excédents de sels rejetés par les feuilles de palétuviers peuvent faire atteindre aux eaux interstitielles des teneurs en sels de 70 ‰, quand la salinité moyenne de l'eau de mer est de 35 ‰ ! À marée basse, l'évaporation des eaux contenues dans les sédiments augmente les concentrations en sel et consolide les sédiments de surface jusqu'à parfois former une croûte saline superficielle. Si cet effet est très marqué en saison sèche, il l'est beaucoup moins en saison des pluies, pendant laquelle la salinité diminue et une partie des sédiments de surface est lessivée, puis érodée. Les changements de ces milieux étant extrêmement rapides à l'échelle de la journée et de la saison, leurs habitants doivent donc être capables de supporter simultanément de fortes variations de température (eurythermes) et de salinité (euryhalins), mais aussi les alternances de périodes d'inondation à marée haute et d'exondation à marée basse.

Face à ces contraintes, certaines espèces ont développé une morphologie et/ou des comportements particuliers, que l'on désigne sous le nom de « trait biologique » et qui déterminent le caractère adaptatif de l'espèce. Pour assurer leur succès de reproduction, par exemple, les poissons *Anableps* sont vivipares et certains nématodes (très petits vers) ovovivipares, c'est-à-dire qu'ils donnent directement naissance

↳ Déplacement d'un banc de « gros yeux » (poissons *Anableps*).





Perisesarma bidens, crabe consommateur
de feuilles de palétuviers.

obovata plutôt qu'*Avicennia marina* et n'ont eu aucune préférence pour les feuilles vertes ou sénescents.

Autres expériences : les tests d'attraction. Pour déterminer si les crabes sont attirés par le goût des feuilles, des tests sont réalisés dans un aquarium à deux branches. Un flux d'eau de mer est alors envoyé dans la première branche (témoin) et un flux de macération de feuilles de palétuviers (*Avicennia marina* ou *Kandelia obovata*) dans l'autre. Lorsqu'on cherche à savoir si les crabes sont attirés par l'odeur des feuilles, le flux d'eau est remplacé par un flux d'air que l'on envoie dans une branche vide (témoin) et dans une branche contenant des feuilles de palétuviers coupées (*Avicennia marina* ou *Kandelia obovata*). Le test débute en plaçant le crabe à la confluence des deux branches de l'aquarium, puis son comportement est observé pendant quinze minutes. Le choix du crabe est

déterminé par la durée la plus longue passée dans l'une ou l'autre des branches. Le test est répété avec des individus différents.

Premier constat : il semblerait que les crabes ne soient attirés ni par l'odeur des feuilles de *Kandelia* ni par celle d'*Avicennia*. Autre résultat : les crabes ne sont pas attirés par le goût des feuilles de *Kandelia* mais sont plutôt repoussés par celui d'*Avicennia*. Dans les tests d'attraction *via* l'eau, les crabes choisissent en effet plus souvent de se déplacer vers l'eau de mer plutôt que vers les macérats d'*Avicennia*. Même si nous n'avons pas montré une attraction, mais plutôt une répulsion vis-à-vis des feuilles, nous pouvons dire que c'est le goût des feuilles de palétuviers diffusé dans l'eau qui entre en jeu dans cette interaction et non leur odeur ; des résultats corroborés par l'analyse des composés contenus et émis par les deux espèces de palétuvier.

Les crabes sont-ils attirés par l'odeur ou le goût des feuilles de palétuviers ?

Fraîches ou sénescentes... Tous les crabes n'ont pas les mêmes préférences concernant les feuilles de palétuviers. Mais comment font-ils leur choix ?

Les crabes du genre *Perisesarma* consomment des feuilles de palétuviers provenant de la litière et des feuilles fraîches qu'ils vont directement prélever sur les arbres. Mais ces crabes ne consomment pas n'importe quelles feuilles. Ils ont tendance à faire une sélection en fonction de la qualité biochimique des feuilles, notamment de leur contenu en métabolites primaires (composés nécessaires à la croissance de la plante comme la cellulose) et en métabolites secondaires (composés « de défense » nécessaires à la survie de la plante dans son environnement, qui peuvent être volatils ou non, comme les terpènes ou les phénols).

Compte tenu de la forte teneur en métabolites secondaires des palétuviers et de la capacité de ces molécules à être transmises par l'air ou l'eau, les crabes peuvent probablement détecter à distance les signaux chimiques libérés par les feuilles. Néanmoins, les connaissances actuelles ne nous permettent pas de savoir

si les métabolites secondaires ont un rôle clair dans le choix des espèces de palétuviers consommées ou dans la préférence des feuilles vertes par rapport aux feuilles sénescentes, et le cas échéant de savoir par quel type de métabolite secondaire les crabes sont attirés : des molécules volatiles ou bien des molécules solubles dans l'eau ?

Pour répondre à ces questions et déterminer les préférences alimentaires de ces crabes, plusieurs expériences ont été menées en laboratoire. Les premières d'entre elles sont des tests de consommation. La même quantité de feuilles vertes et sénescentes d'*Avicennia marina* ou de *Kandelia obovata* a été proposée aux crabes après soixante-douze heures de jeûne. Au bout de quarante-huit heures, la masse restante de feuilles préalablement séchées est pesée afin de calculer la quantité de feuilles consommée. Résultat : les crabes *Perisesarma bidens* ont préféré consommer *Kandelia*



est basée essentiellement sur les micro- et macroalgues, ce qui les range dans la famille des herbivores. Ainsi, nous avons pu démontrer que les gastéropodes – qui constituent le groupe dominant de ces mangroves vietnamiennes – se nourrissent principalement de microalgues (43-54 %) et à moindre degré de macroalgues (14-38 %) et de palétuviers (8-38 %).

En conclusion, dans les mangroves du Vietnam, les gastéropodes herbivores dominent les flux de matière au sein des chaînes trophiques, favorisant ainsi la voie herbivore, chaîne alimentaire verte basée sur la matière première vivante (microalgues et macroalgues), par rapport à la voie détritivore, chaîne alimentaire brune basée sur les débris (litière de palétuviers). Par ailleurs, les palétuviers (sous forme de matière vivante ou de débris) – bien qu'étant de loin la source prédominante en termes de biomasse – jouent seulement un rôle mineur pour l'alimentation des gastéropodes et d'une majorité de crabes au Vietnam.

Deux espèces d'escargots herbivores qui dominent la macrofaune benthique dans la mangrove du Vietnam : *Terebralia sulcata* (à gauche) et *Littoraria melanostoma* (à droite). La première colonise la vase autour des palétuviers tandis que la seconde fréquente les racines, troncs, branches et feuilles des palétuviers.

Au Vietnam, les gastéropodes brouteurs d'algues sont les plus actifs du réseau

Les crabes mangeurs de litière ont une fonction centrale dans certaines mangroves. Mais parfois ce sont les gastéropodes brouteurs d'algues qui ont le premier rôle.

À l'intérieur d'un écosystème, l'alimentation des animaux génère des flux de matière et d'énergie le long des chaînes alimentaires et à travers les réseaux trophiques. La littérature dépeint classiquement un réseau trophique basé sur la litière des palétuviers (feuilles, branches et racines) et suggère que les détritivores (vers polychètes, certains gastéropodes et crabes) tiennent une place clé dans le fonctionnement des mangroves. Les crabes transformeraient ainsi plus de 50 % de la production totale de cette matière détritique et représenteraient des chaînons indispensables dans le réseau trophique. Cependant, le rôle des autres producteurs primaires (algues et phanérogames marines) et des herbivores (certains gastéropodes et crabes) nécessite d'être encore éclairci.

Les derniers programmes de recherche sur les mangroves du Vietnam se sont focalisés sur le rôle de la faune benthique, regroupant les détritivores et les herbivores, dans le recyclage

de la matière organique et la production de bioressources. Premier résultat : il s'est avéré que les gastéropodes dominaient largement la faune benthique en termes d'abondance et de biomasse pour une même surface échantillonnée, les crabes restant plus discrets. Les mangroves du Vietnam sembleraient donc différentes des mangroves où les crabes sont prépondérants.

Par ailleurs, grâce à l'analyse des isotopes du carbone et de l'azote, qui permettent d'identifier une « signature » spécifique pour chaque source de nourriture (feuilles ou détritiques de palétuviers, macroalgues, microalgues), il a été possible de calculer la contribution relative de chaque aliment au régime alimentaire de chaque consommateur. Ces analyses ont révélé que la plupart des organismes benthiques, qu'il s'agisse de gastéropodes ou de crabes, ne consomment pas ou très peu les feuilles fraîches ou les détritiques de palétuviers. Leur alimentation

Ces microalgues ont besoin de carbone minéral (dioxyde de carbone), prélevé dans l'air sous forme gazeuse ou dans l'eau sous forme dissoute, pour réaliser leur photosynthèse durant la journée, mais aussi d'apports nutritifs (nitrate, silicates, phosphates, ammonium, métaux traces) pour croître dans leur milieu. Le carbone minéral, une fois absorbé par les microalgues et les palétuviers, est stocké sous forme organique dans la biomasse végétale. De la même façon que les palétuviers, les microalgues participent au rejet de dioxyde de carbone par la respiration nocturne. À cela, s'ajoutent les processus de respiration par la faune du sédiment et de minéralisation par les microorganismes à partir de la matière organique accumulée dans les sédiments. L'ensemble de ces mécanismes conduit *in fine* à une nouvelle libération de dioxyde de carbone dans le milieu aqueux et gazeux. Sous sa forme aqueuse, il est transporté entre les eaux adjacentes (estuaires, côtes) et la mangrove au gré des marées. Sous sa forme minérale, il est de nouveau consommé par les producteurs primaires des mangroves.

Parallèlement aux producteurs primaires de cet écosystème faisant appel à la photosynthèse, d'autres organismes recourent à la chimiosynthèse, parmi lesquels une partie des bactéries. Celles-ci forment alors des molécules carbonées à partir d'une source minérale comme le dioxyde de carbone ou le méthane dissous dans l'eau de mer. Elles utilisent l'énergie obtenue à partir de réactions d'oxydation de composés réduits de nature minérale comme le dihydrogène sulfuré (H_2S) et l'hydrogène sulfuré (HS).

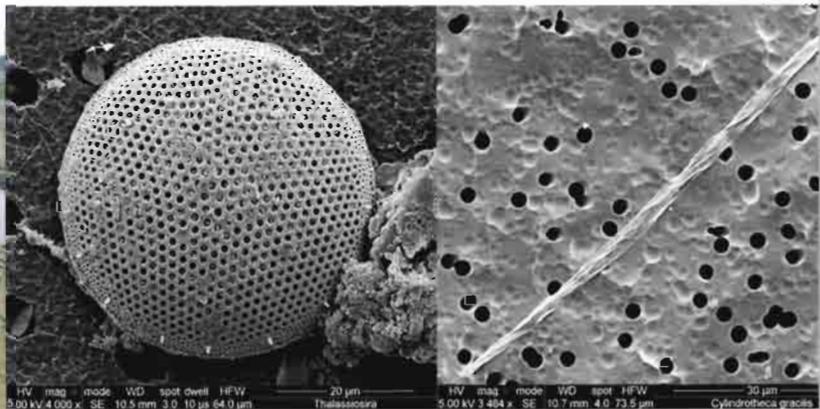
Les bactéries : invisibles et pourtant vitales

De nombreuses bactéries peuplent les sédiments de mangrove et colonisent les racines des palétuviers. La distribution, l'abondance et la dynamique de ces bactéries sont contrôlées par une grande diversité de variables environnementales physiques (granulométrie, température, salinité), chimiques (nutriments, carbone, pH) et biologiques (brouleurs métaboliques et protozoaires). Les bactéries se retrouvent en forte concentration dans la litière, sur les feuilles de palétuviers en décomposition et dans les sédiments. Elles vivent aussi en symbiose avec les racines de palétuviers ou avec certains animaux. Ces derniers peuvent vivre dans un environnement initialement hostile et toxique. C'est ainsi que la nutrition de certains bivalves *Lucinidae* est assistée par des bactéries chimioautotrophes symbiotiques.

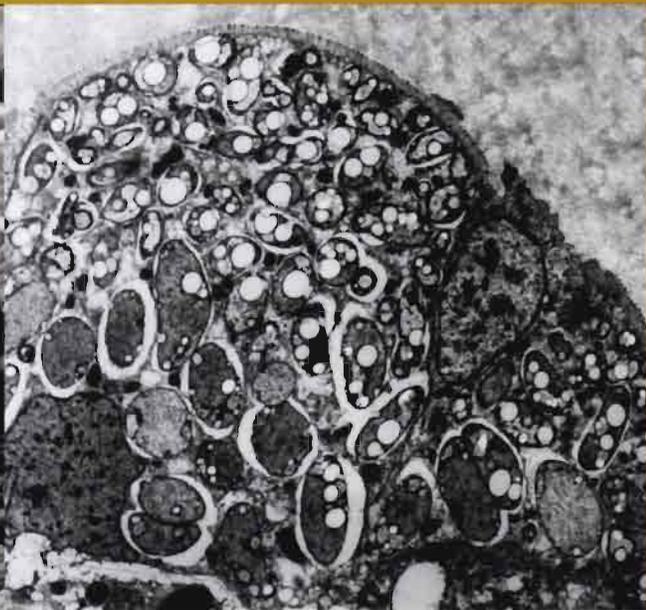
fraîches des palétuviers tombent à la surface des sédiments, elles perdent progressivement cette cuticule et peuvent alors être consommées plus facilement par des détritivores (mangeurs de détritus) comme les insectes ou les mollusques. Certains mollusques bivalves, de la famille des *Teredinidae* (ou tarets), sont aussi capables de se nourrir de bois mort de palétuviers.

Bien que la consommation de feuilles soit incontestable, des études récentes, dans lesquelles des traceurs organiques et isotopiques ont permis d'identifier l'origine de la matière organique (carbone, azote, lipides, acides gras, etc.) ingérée par les organismes, montrent que certains invertébrés comme les gastéropodes se nourrissent surtout de microalgues. Plus facilement assimilables et plus nutritives que les feuilles de palétuviers, les microalgues sont enrichies en acides gras polyinsaturés. Elles peuvent être constituées d'espèces strictement benthiques, vivant à la surface du sédiment, fixées à des racines ou à des débris posés sur la litière (feuilles ou branches tombées). Elles peuvent aussi être composées d'espèces strictement pélagiques, dans la colonne d'eau, provenant des eaux estuariennes ou côtières, et rentrer dans la mangrove au début de la marée montante sur un court intervalle de temps, puisqu'elles la quitteront avec la marée descendante.

Les microalgues benthiques sont visibles à marée basse, par la coloration « jaune, ocre, vert pâle » donnée à la vase de surface des très jeunes mangroves, Guyane.



Petites algues des diatomées, de quelques micromètres, vivant en abondance dans l'eau (*Thalassiosira*, photo de gauche) et dans la vase (*Cylandrotheca gracilis*, photo de droite) (Guyane), et observées ici par microscopie électronique à balayage.



Le protozoaire colonial *Zoothamnium niveum* est recouvert de bactéries sulfuroxydantes ectosymbiotiques. Photo prise en microscopie électronique à balayage.

Dans le cas du bivalve *Codakia orbicularis*, les bactéries symbiotiques sont localisées à l'intérieur de cellules spécialisées appelées bactériocytes. Bien qu'étant intracellulaires, ces bactéries sulfuroxydantes remplissent le même rôle que pour les symbiotes extracellulaires comme celles de *Zoothamnium niveum*. Photo prise en microscopie électronique à transmission.

une niche écologique détoxifiée vis-à-vis des sulfures pour de petits animaux de la méiofaune. Dans ce cas, les bactéries peuvent être des symbiotes intracellulaires et sont spécifiquement intégrées dans les cellules d'un tissu, comme dans les branchies des bivalves de la famille des *Lucinidae* par exemple (photo de droite).

Les bactéries symbiotiques peuvent aussi être extra-cellulaires ; elles recouvrent l'extérieur du corps de certains animaux protistes (nématodes ou polypes de méduses du genre *Cladomena*) d'une sorte de « chaussette protectrice » (photo de gauche).

Ces bactéries symbiotiques représentent un phénomène adaptatif fort pour ces animaux, car elles leur permettent de coloniser une

niche écologique initialement toxique pour eux. Ces bactéries symbiotiques ont alors un rôle de détoxification du milieu pour leurs hôtes, en oxydant les sulfures toxiques en sulfates inoffensifs, et un rôle métabolique, car le carbone fixé par ces bactéries *via* la chimiosynthèse est transféré à l'hôte et lui permet de couvrir jusqu'à 90 % de ses besoins énergétiques. Cet écosystème côtier tropical héberge donc des organismes ayant choisi des voies adaptatives semblables à celles qui ont été observées au niveau des environnements marins profonds comme les sources hydrothermales et représentent des modèles d'études biologiques fantastiques et faciles d'accès.

Un milieu sulfureux favorable aux interactions

Dans la vase, certaines bactéries produisent des sulfures toxiques, voire mortels. Une solution de survie pour la faune des mangroves : s'associer à d'autres bactéries capables de consommer les sulfures !

L'écosystème « mangrove de bord de mer » de Guadeloupe représente une frange du littoral composée presque exclusivement du palétuvier *Rhizophora mangle*. Il s'agit d'un écosystème constamment immergé et caractérisé par un taux d'oxygénation (7,18 mg/L) et une salinité (35 ‰) stables, offrant des conditions idéales pour le développement de larves et de juvéniles de nombreuses espèces de poissons et de crustacés. Cet écosystème est généralement soumis à de faibles marées, permettant une forte accumulation, sur son sédiment, de matière organique composée essentiellement de feuilles de palétuviers. La boucle microbienne de ce sédiment marin va alors jouer un rôle primordial dans le fonctionnement de cet écosystème. Enfouies dans les zones du sédiment dépourvues d'oxygène, des bactéries sulfatoréductrices vont dégrader la matière organique présente

en produisant, à partir des sulfates de l'eau de mer, d'importantes quantités de sulfures (H_2S et HS^-). Dans la colonne d'eau, les sulfures sont chimiquement oxydés en sulfates, ce qui rend l'eau des mangroves totalement sans danger pour les animaux pélagiques et donc favorable au développement des larves et juvéniles de ces espèces. En revanche, ces sulfures demeurent toxiques, voire mortels pour la plupart des animaux benthiques qui se développent au contact des sédiments, car ils bloquent la dernière enzyme de la chaîne respiratoire.

Toutefois, à la surface du sédiment, les sulfures peuvent être transformés en d'inoffensifs sulfates par des bactéries sulfo-oxydantes qui en tirent leur énergie. Certaines bactéries sulfo-oxydantes filamenteuses libres appartenant à la famille des *Beggiatoacae* peuvent former des tapis blanchâtres de bactéries et offrir ainsi

*De ce côté le rivage est bordé de grands palétuviers
Leurs racines enchevêtrées qui plongent dans la vase
sont recouvertes de grappes d'huîtres empoisonnées
Les moustiques et les insectes venimeux formaient un
nuage épais au-dessus des eaux croupissantes
À côté des inoffensives grenouilles-taureaux on aperçoit
des crapauds d'une prodigieuse grosseur
Et ce fameux serpent-cercueil qui donne la chasse à
ses victimes en gambadant comme un chien
Il y a des mares où pullulent les sangsues couleur ardoise
Les hideux crabes écarlates s'ébattent autour des caïmans
endormis
Dans les passages où le sol est le plus ferme on rencontre
des fourmis géantes
Innombrables et voraces*

*Blaise Cendrars, extrait du poème « Vomito negro »,
Poésies complètes, 1944.*

La communauté bactérienne hautement productive et diversifiée des écosystèmes de mangrove transforme continuellement les produits de décomposition de la végétation en sources de carbone, d'azote, de phosphore et d'autres nutriments susceptibles d'être utilisés par les palétuviers et les algues. À leur tour, les exsudats végétaux organiques servent de source alimentaire pour les bactéries mais aussi pour les animaux. La fixation de l'azote par certaines bactéries et cyanobactéries est un processus de conversion des formes gazeuses d'azote (N_2) en formes minérales, utiles à la croissance et au développement des palétuviers. Dans certaines mangroves en Floride, la fixation biologique de l'azote atmosphérique semblerait fournir jusqu'à 60 % des besoins en azote des palétuviers. Et pour le palétuvier *Laguncularia racemosa*, cette fixation d'azote atmosphérique est possible au niveau des racines grâce à la présence de bactéries symbiotiques. Certaines bactéries présentent aussi une activité élevée de phosphatase, enzyme capable de solubiliser le phosphate et de le rendre disponible pour les palétuviers. Enfin, les bactéries méthanogènes (production de méthane en condition anoxique) sont aussi un élément important de la communauté bactérienne dans les mangroves. La production de méthane en mangrove peut être forte dans les sédiments anoxiques et riches en matière organique ; dans les mangroves du Sundarbans, en Inde, il a été calculé que 8 % du méthane produit dans les sédiments est transporté directement dans les estuaires adjacents lors des marées hautes. Des études au Mexique ont montré que les mangroves altérées des régions climatiques sèches émettent plus de méthane que les mangroves non dégradées, et qu'une concentration élevée de méthane peut affecter l'établissement de la mangrove.



À la recherche de petits organismes s'enfouissant dans la vase, avant que les propagules de palétuviers viennent s'y développer.



Seulement quelques petits mollusques se retrouvent dans les vases des jeunes mangroves de Guyane. À gauche, un bivalve juvénile *Pyremesoda* cf *Aequilatera* ; à droite, un gastéropode.



1 mm

Les petits crustacés sont majoritairement représentés par les Ostracodes ne dépassant pas les 300 micromètres (à gauche) et les Tanaïdacs pouvant atteindre 7 millimètres (à droite). En Guyane, ils sont abondants dans les vasières encore non consolidées, c'est-à-dire avant que les palétuviers se développent.



250 μ m

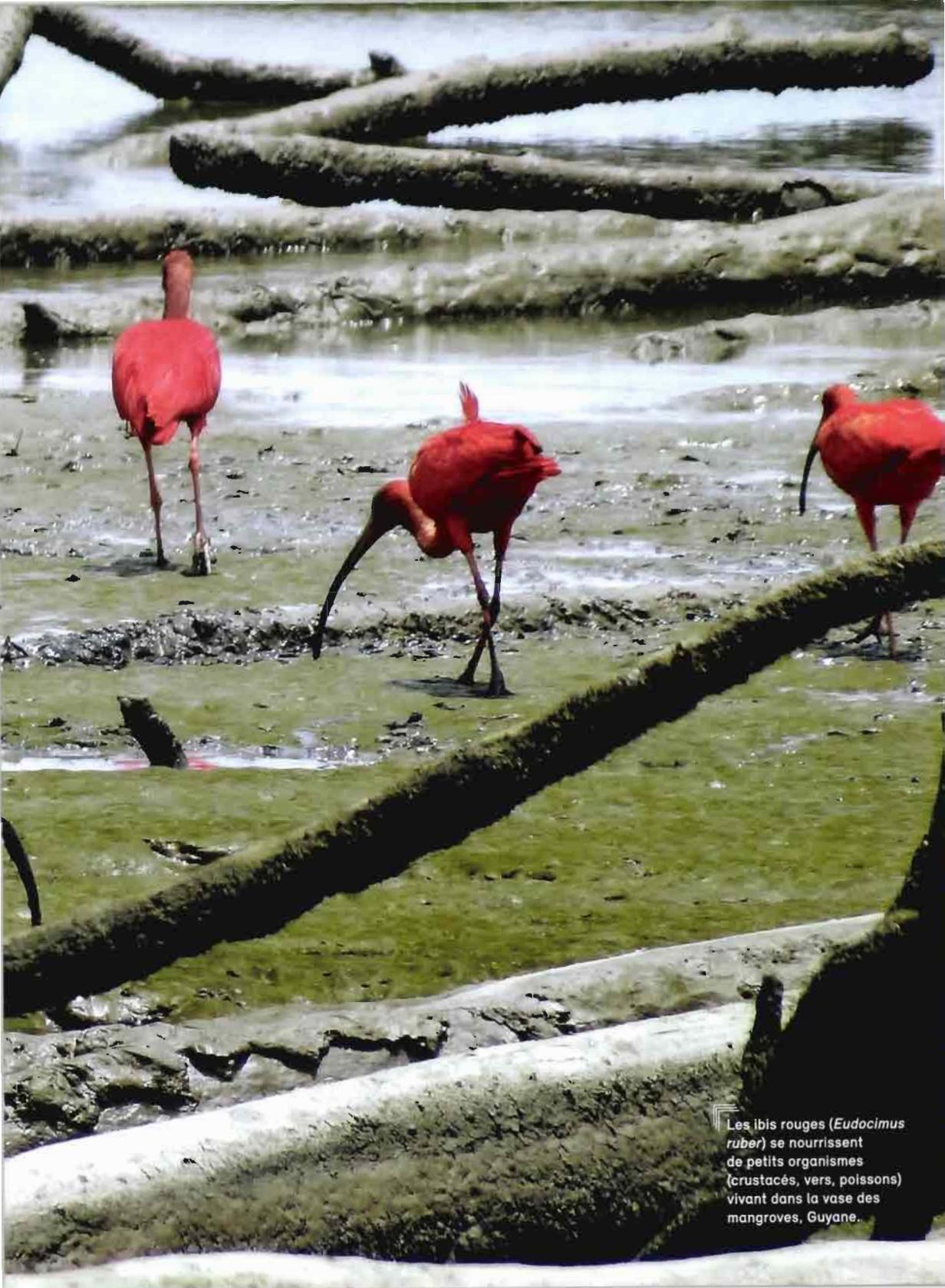
Les annélides sont les plus longs organismes vermiformes des vasières (jusqu'à 10 centimètres).



Une vie dans la vase et dans l'eau

La faune benthique des mangroves vit sur un substrat principalement vaseux ou végétal qui se trouve alternativement émergé à marée haute et immergé à marée basse. Dans les mangroves, cette faune est composée majoritairement de mollusques (bivalves, gastéropodes), d'arthropodes (crustacés, insectes), de nématodes, de siponcles et d'annélides (petits animaux marins vermiformes). Bien que des inventaires d'espèces aient été réalisés pour certaines mangroves à travers le monde, les données globales n'existent que pour certains mollusques gastéropodes et pour les principales familles de crabes brachyours. Leur diversité suit alors celle des palétuviers et se trouve augmentée dans les mangroves de l'Indopacifique par rapport à celles de l'Atlantique (exemple pour les crabes : 100 *versus* 25 espèces).

Pour faciliter les inventaires, les organismes benthiques sont séparés en deux groupes : l'épifaune (vivant sur le substrat) et l'endofaune (vivant dans le substrat). Traditionnellement, la faune benthique des mangroves peut être classifiée selon sa taille, elle-même définie par l'utilisation de tamis de mailles spécifiques (0,04 mm > méiofaune > 0,25 mm ; 0,25 mm > mésofaune > 1 mm ; 1 mm > macrofaune > 5 mm ; mégafaune > 5 mm). Si les crabes appartenant à la mégafaune sont relativement bien étudiés, ainsi que la méiofaune et la macrofaune, la mésofaune n'a pas fait l'objet de beaucoup d'études. L'utilisation d'une maille supérieure à celle de la mésofaune conduit inéluctablement à un manque de connaissances de cette composante benthique et à une sous-estimation d'une partie de la biodiversité benthique dans les études d'inventaires. Pourtant, les dernières études en Guyane montrent que la mésofaune peut être très abondante dans les sédiments en voie de consolidation des jeunes mangroves, atteignant jusqu'à 200 000 individus par m². Les différentes mailles de tamis utilisées par les chercheurs conduisent à un échantillonnage incomplet de la faune benthique, rendant difficiles des comparaisons intersites et des synthèses globales sur la biodiversité. Les difficultés d'accessibilité au terrain associées à celle d'identifier les petits individus sont aussi à l'origine d'une sous-estimation de la biodiversité benthique des mangroves. L'utilisation d'outils génétiques, basés sur la notion de « code-barres d'ADN », serait une alternative intéressante pour leur identification, à condition d'avoir pu établir au préalable les références taxonomiques de l'espèce originelle.



Les ibis rouges (*Eudocimus ruber*) se nourrissent de petits organismes (crustacés, vers, poissons) vivant dans la vase des mangroves, Guyane.



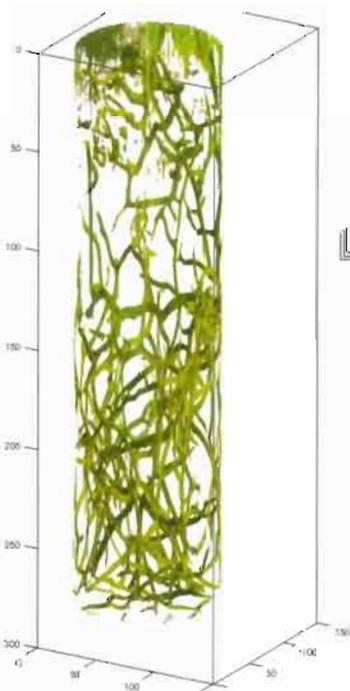
Crabe de mangrove
(*Uca maracoani*) à
l'entrée de son terrier.



Les crabes et les vers marins, des architectes hors pair

Les recherches actuellement menées sur la biodiversité du benthos dans les mangroves ne montrent pas de grande richesse spécifique d'ordinaire associée aux tropiques. Malgré la faible richesse biologique qui la caractérise, la mangrove reste un écosystème très productif et utile pour les écosystèmes adjacents. Par ailleurs, les organismes benthiques ont un rôle primordial pour le fonctionnement des mangroves. Les crabes, par exemple, en transportant les propagules de palétuviers, participent activement à la structuration spatiale des futurs peuplements. Parmi l'endofaune, certains crabes (*Ocypodidae* et *Grapsidae*), vers (nématodes, annélides et siponcles) et poissons (gobie, anguille) s'enfouissent dans la vase pour s'y nourrir et s'y cacher. Les terriers, associés à l'enfouissement de ces organismes, peuvent atteindre jusqu'à 1 mètre de profondeur dans les mangroves adultes (crabes *Ucididae* de mangrove) ou dessiner des réseaux horizontaux très complexes à seulement quelques centimètres sous la surface (néréides et Tanaïdacsés), transformant la vase en véritable « gryère ». D'autres terriers, réalisés le plus souvent par la famille des crabes *Ocypodidae* (genre *Uca*) ou par les annélides vivant dans des tubes (oligochètes), présentent des formes simples en *J* ou *U* peu profonds. Ces connaissances sur l'architecture des gros terriers sont apportées par des moulages de terriers de crabes, réalisés après y avoir introduit de la résine polyester durcissante. L'extraction du moulage de résine se fait par creusement manuel dans la vase, et son nettoyage minutieux fait apparaître les formes variées des terriers. Les petits terriers sont quant à eux révélés à partir de carottes de sédiment, passées au travers d'un scanner médical. De la même façon qu'un corps humain est scanné, les images obtenues révèlent l'intérieur du sédiment en trois dimensions, et la différence de densité des matériaux laisse apparaître un réseau de microgaleries, digne d'une fourmilière.

Les activités biologiques des organismes benthiques (construction de terrier, irrigation des terriers, recherche de nourriture...) modifient la structure physique du sédiment mais aussi les processus biogéochimiques qui s'y déroulent ; c'est ce que l'on qualifie d'activités de bioturbation. Les dernières recherches menées en Guyane confirment le rôle de la bioturbation dans le fonctionnement écologique et biogéochimique des mangroves. Les terriers stockent les débris en décomposition (feuilles, fruits, branches) et simultanément favorisent l'infiltration d'une eau de mer riche en oxygène et en nutriments dans un sédiment habituellement anoxique. Une diffusion de l'oxygène, de l'intérieur du terrier vers la vase environnante, est mesurée à travers les parois des terriers mais aussi en périphérie des racines de palétuviers. Cette oxygénation de la vase en profondeur bénéficie au développement d'autres organismes (crevettes, poissons, nématodes, copépodes), et en particulier aux bactéries dont les activités de biodégradation des débris sont accélérées. Les éléments minéraux issus de la respiration bactérienne (dioxyde de carbone, phosphates, nitrates, silicates) deviennent de nouveau utilisables pour la production primaire (palétuviers, microalgues). Ce réseau hydrologique souterrain formé par les terriers permet également d'évacuer les métabolites issus de la décomposition de la litière, puis le sel en excès accumulé par les palétuviers, ce qui aiderait aussi à la croissance de nouvelles racines chez les jeunes palétuviers.



Les vers marins forment des réseaux complexes de petites galeries jusqu'à 30 centimètres sous la vase, ici visualisées à partir d'une carotte de sédiment scanographiée en trois dimensions. Estuaire du Sinnamary, Guyane.

Après avoir introduit de la résine polyester dans un trou de crabe, il en ressorti un moulage de terrier d'1 mètre d'envergure et de 30 centimètres de hauteur. Estuaire du Sinnamary, Guyane.



Des poissons de passage ou en résidence permanente

Les chenaux et les estuaires bordés par les palétuviers sont des habitats privilégiés pour de nombreuses espèces de poissons. Malgré des conditions environnementales extrêmes et fluctuantes à différentes échelles de temps (cycle tidal, jour, mois, saison, année), certaines espèces, qualifiées de résidentes, y passent l'intégralité de leur vie. D'autres espèces, dites de passage ou opportunistes, y viennent temporairement pour effectuer une partie de leur cycle biologique, se nourrir ou faire de brèves incursions. Ainsi, la diversité en poissons dans les mangroves est relativement élevée mais très variable à l'échelle mondiale – en fonction de la latitude, de la région (zone biogéographique), au niveau local, voire de l'habitat. Par exemple, dans le cas d'études réalisées à grande échelle, la plus forte diversité a été observée dans l'Indopacifique (Nouvelle-Calédonie) avec 262 espèces, alors que 153 espèces ont été comptabilisées dans l'Atlantique Est (Côte d'Ivoire) et 114 espèces dans l'Atlantique Ouest (Colombie).

La plupart des poissons marins sont ovipares avec une fécondation externe. Les œufs fécondés, puis les larves, se déplacent au gré des courants et constituent ce que l'on appelle l'ichtyoplancton. Ces larves se métamorphosent ensuite en post-larves et en juvéniles actifs (nage, chasse). Les mangroves sont des zones de nurserie ou de nourricerie favorables à la croissance et à la survie des larves, leur fournissant nourriture abondante et protection contre les prédateurs. Des espèces vivant à l'état adulte dans d'autres habitats adjacents (mer, rivière, récifs coralliens...) s'y reproduisent, et les larves et juvéniles y demeurent quelque temps pour grandir

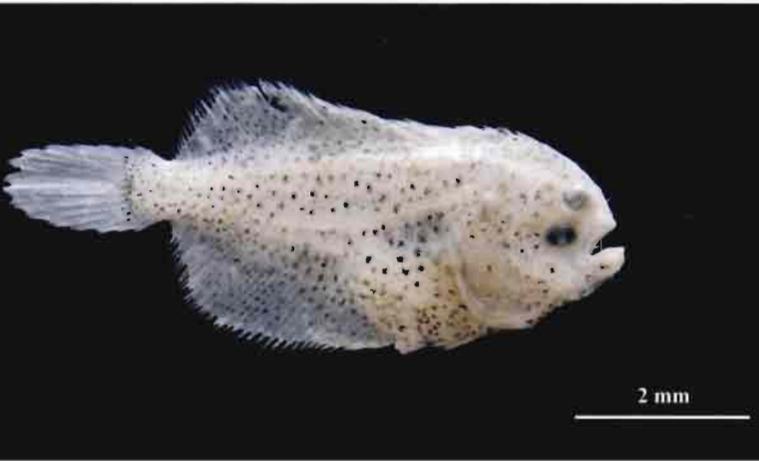
Larve de tarpon de l'Atlantique (*Megalops atlanticus*), espèce amphidrome dont la forme de la larve très particulière est appelée pseudo-leptocéphale. Cette espèce fréquente les mangroves estuariennes pendant sa phase de croissance (1 à 3 ans) avant de migrer vers les zones plus océaniques.



2 mm

avant de rejoindre leur habitat préférentiel d'adulte. De nombreuses espèces commerciales dépendent de ces zones de nourricerie et constituent une part importante des ressources halieutiques en termes de biomasse. En Guyane, on estime que les deux tiers des espèces capturées par la pêche artisanale côtière proviennent ou dépendent des mangroves. Ces poissons se reproduisent de façon synchrone avec les périodes de nouvelle lune ou de pleine lune. Les forts courants engendrés par les grandes marées à ces périodes permettent une meilleure dispersion et pénétration de l'ichtyoplancton dans les mangroves. Ils facilitent le transport des larves mais aussi les mouvements ontogéniques des juvéniles (après le développement des larves) vers les habitats des adultes. Les fortes marées peuvent expulser les larves à l'embouchure des estuaires guyanais.

La survie des larves dépend de la tolérance de chaque espèce aux variables environnementales. Les périodes de reproduction de chaque espèce ne durent que quelques mois pour faire bénéficier aux larves des conditions optimales saisonnières. En Guyane, des gobies (exemples : *Gobionellus oceanicus*, *Ctenogobius stigmaticus*) se reproduisent au début de la saison des pluies alors que des Sciaenidae (exemples : *Cynoscion acoupa*, *Macrodon ancylodon*) se reproduisent pendant la saison sèche. Malgré cette saisonnalité des conditions, des poissons parviennent ainsi à se reproduire toute l'année, comme les anchois d'eau saumâtre (exemple : *Anchoviella lepidentostole*), qui migrent vers l'amont ou l'aval du fleuve pour rester dans des conditions favorables. Une grande diversité et complexité de régimes alimentaires caractérise les poissons de mangrove et, de ce fait, tous les échelons du réseau trophique sont représentés au sein du compartiment ichthyologique. Des espèces détritivores (mulets, *Gobiidae*) sont la proie des consommateurs supérieurs (omnivores et carnivores). Les espèces de passage et opportunistes transfèrent ainsi les flux de matière vers les écosystèmes environnants moins productifs.



Larve de pleuronectiforme (poisson plat) de la famille des *Achiridae* (*Achirus declivis*) en fin de métamorphose. L'œil gauche termine sa migration vers sa position définitive. Chez les poissons plats, la larve à l'éclosion possède un œil de chaque côté du corps, puis en grandissant un œil va migrer vers la face supérieure (du côté droit pour la famille des *Achiridae*).

Les mangroves au service des poissons coralliens

Refuge, nurserie, garde-manger... Les mangroves rendent de nombreux services aux poissons des récifs coralliens. Néanmoins, certains mystères demeurent.

Les mangroves sont peuplées de nombreuses espèces de poissons de récifs coralliens. Elles remplissent pour elles, tour à tour ou en même temps, plusieurs fonctions : celles de refuge ou d'habitat, de lieu de reproduction et de zone d'alimentation. Suivant les régions biogéographiques et les types de mangrove, les espèces coralliennes concernées peuvent varier de façon considérable. Cependant, à l'heure actuelle, les informations disponibles à ce sujet sont très parcellaires et peuvent parfois paraître contradictoires. Par ailleurs, plusieurs études ont démontré pour l'ensemble des océans que la présence de mangrove stimulait l'abondance et la biomasse des poissons sur les récifs avoisinants, d'où le grand intérêt de préserver ces habitats. Mais là encore les processus liés à cet effet positif ne sont pas encore élucidés.

Le rôle de nurserie, c'est-à-dire de refuge, que peut jouer la mangrove pour les juvéniles de poissons coralliens a été observé pour la première fois dans les îles des Caraïbes de l'océan Atlantique. En particulier, les

juvéniles de plusieurs espèces de poissons-perroquets (*Scaridae*), de lutjans (*Lutjanidae*), de grogneurs (*Haemulidae*) ainsi que les juvéniles d'espèces emblématiques comme le mérou géant (*Epinephelus itajara*) colonisent certaines mangroves de cette région. Un rôle similaire a été observé dans les mangroves de l'Indopacifique pour les juvéniles de très grands mérours (exemples : *Epinephelus lanceolatus*, *Epinephelus coioides*), de plusieurs lutjans et de quelques *Haemulidae*. Toutefois, au vu de l'importance des mangroves dans l'Indopacifique, ce rôle de nurserie y reste mineur comparé à ce qui est observé dans l'Atlantique. Le rôle de nurserie des mangroves reste donc auxiliaire, même dans les îles des Caraïbes, où la plupart des espèces de poissons de récif peuvent se passer de la mangrove pour boucler leur cycle vital, exception faite pour le poisson-perroquet géant des Caraïbes (*Scarus guacamaia*).

Le rôle des mangroves comme lieu de reproduction de poissons de récif est assez mal documenté. Plusieurs espèces de lutjans



et d'*Haemulidae* se rassemblent près des mangroves pour pondre, mais ce n'est jamais un lieu exclusif de ponte pour ces espèces. Plusieurs espèces de raies et de requins viennent aussi mettre bas dans les mangroves, comme le requin-marteau (*Sphyrna mokarran*), mais la mangrove n'est pas un passage obligatoire.

Les mangroves représentent surtout un garde-manger pour certaines espèces récifales, essentiellement des espèces prédatrices. Par exemple, plusieurs espèces de carangues et de barracudas se rencontrent en mangrove ou à proximité. Ils viennent y chercher de petites espèces comme les *Ambassidae*, de petits poissons pélagiques comme des anchois (*Engraulidae*), des sardines (*Clupeidae*), des prêtres (*Atherinidae*), mais parfois aussi des espèces plus grandes comme les mulots (*Mugilidae*) ou les crocos (*Gerreidae*). D'autres poissons coralliens viennent manger les invertébrés, essentiellement des crustacés. Il s'agit surtout de poissons de taille moyenne vivant en bancs, tels que des *Lutjanidae*,

des *Sparidae* (famille des daurades) et des *Haemulidae*. Ces incursions alimentaires sont souvent saisonnières, mais certaines espèces peuvent résider en mangrove pour des périodes prolongées. Les espèces herbivores viennent rarement en mangrove pour se nourrir, une exception aux Caraïbes concernant certains poissons-perroquets, qui peuvent venir brouter les algues épiphytes sur les racines de palétuviers.

Enfin, la mangrove joue un rôle indirect pour les communautés de poissons récifaux, cet effet étant fortement dépendant du type de mangrove et de la distance entre mangrove et récif. Il est ainsi possible de citer des apports de nutriments qui favorisent la production primaire sur les récifs, le blocage des eaux turbides qui autrement gêneraient le développement des coraux et des faune et flore associées, ou encore l'exportation de proies, allant de larves de crustacés jusqu'à de petites espèces de poissons pélagiques comme certains anchois.

3

A la recherche du carbone bleu





Le carbone est un des éléments de référence du vivant. C'est aussi un élément mobile qui s'échange plus ou moins rapidement entre différents « réservoirs » : l'air, les végétaux, les animaux, le sédiment et l'eau. La mangrove, à l'interface de ces grands réservoirs, a une place stratégique dans ces échanges. Mais comment circule le carbone à travers les forêts de palétuviers, la vase et les eaux littorales ? Quelles réserves de carbone les mangroves peuvent-elles contenir ? Et comment réagissent-elles à l'augmentation du CO₂ libéré dans l'atmosphère par les activités humaines ? Voilà des questions qui sont au cœur de l'actualité et intéressent tout particulièrement les chercheurs. Bien que de nombreuses incertitudes persistent, ils ont d'ores et déjà démontré que les mangroves sont d'importantes réserves de carbone bleu et qu'elles joueraient un rôle non négligeable dans le cycle de cet élément à l'échelle mondiale.



vec l'eau, le carbone est le constituant majeur des êtres vivants : il représente environ 11 % du poids d'une laitue, 19 % du poids d'un homme, 45 % de celui d'un arbre et jusqu'à 50 % du poids de la tourbe. Et parmi les écosystèmes de la planète les plus productifs et les plus riches en carbone, avant même la forêt tropicale de terre ferme, figurent... la mangrove et ses palétuviers. À cela, plusieurs raisons. Tout d'abord, les palétuviers sont des plantes ligneuses particulièrement efficaces pour capturer le carbone présent dans l'air sous forme de gaz carbonique (CO_2), par le biais de la photosynthèse, et pour le transformer en molécules organiques nécessaires à leur croissance. Ensuite, les mangroves filtrent et piègent, comme de gigantesques éponges situées en bordure des terres tropicales, une grande partie des particules de carbone libérées des bassins-versants par l'érosion et transportées par les cours d'eau. Elles l'enfouissent dans leurs sédiments, quelquefois pour des milliers d'années, et apparaissent alors comme de véritables puits de carbone bleu, dont l'importance est aujourd'hui reconnue dans le cycle global de cet élément.

Le recul des surfaces de mangrove, constaté depuis les années 1980, aura donc des conséquences sur ce réservoir, entraînant la libération dans l'atmosphère et dans les océans de quantités de carbone considérables. Des répercussions sur le climat sont alors attendues, rendant la protection de la mangrove d'autant plus urgente. Mais en premier lieu il s'agit de mieux quantifier l'ampleur réelle des réserves de carbone que constitue cet écosystème, car si ses réserves « aériennes » commencent à être bien connues, les stocks enfouis dans les sédiments ou piégés dans les racines souterraines sont encore très peu documentés. Décrypter les mécanismes de fixation, de transfert, de stockage, puis les processus de relargage du carbone à l'océan ou dans l'atmosphère est un enjeu majeur des recherches sur les mangroves aujourd'hui.



FOCUS

Le carbone bleu des mangroves : un puits sans fond ?

Les mangroves sont capables de stocker de grandes quantités de carbone. Certains comptent d'ailleurs sur ces « puits » pour absorber les excédents de CO₂ générés par l'action humaine...

Les océans jouent un rôle majeur dans le cycle du carbone, notamment à travers les échanges qu'ils ont avec l'atmosphère, et le carbone qu'ils peuvent stocker et transporter. On estime ainsi que 83 % du cycle du carbone transite par les océans. Si la forêt tropicale, notamment amazonienne, est considérée comme le « poumon vert » de la planète, les océans peuvent être perçus comme un véritable « poumon bleu ». En effet, les espèces végétales qui s'y développent respirent, transforment, emmagasinent le CO₂, tout en produisant de l'oxygène. L'expression « carbone bleu » fait référence au carbone qui est stocké dans les océans eux-mêmes mais aussi dans les écosystèmes côtiers, tels que les mangroves, les récifs coralliens, les herbiers marins et les prés-salés. Même si ces écosystèmes ne représentent que 2 % de la surface des océans, ils contiennent cependant près de 50 % des stocks de carbone qui y sont piégés. En ce qui concerne la mangrove, sa capacité à transformer le CO₂ présent dans l'atmosphère en matière organique *via* la photosynthèse est très forte : elle est estimée à 44 tonnes équivalent CO₂ par hectare et par an (t CO₂ équivalent/ha/an). Outre

cette fixation, le stockage de carbone dans les sédiments de mangrove est particulièrement important, évalué à près de 7 t CO₂ équivalent/ha/an. L'expression « carbone bleu » est aujourd'hui de plus en plus utilisée dans les projets qui ont pour ambition d'augmenter le rythme de séquestration du CO₂ par certains écosystèmes pour lutter contre le changement climatique. Ces projets cherchent en particulier à restaurer, conserver et étendre la superficie des mangroves en raison de leur forte capacité de stockage. Ces initiatives ne peuvent pas, à elles seules, suffire à rééquilibrer l'excédent de CO₂ produit par les activités humaines. En effet, les émissions anthropiques annuelles (32 × 10¹⁵ g CO₂/an) sont disproportionnées par rapport au stockage potentiel que constituerait, par exemple, le doublement des surfaces actuelles des mangroves (24 × 10¹² g CO₂/an). En revanche, la disparition totale des mangroves pourrait être une source supplémentaire importante de CO₂ pour l'atmosphère, car tous les stocks enfouis dans leurs sédiments seraient libérés. Leur protection est donc de ce point de vue une impérieuse nécessité.

Un réservoir multiple

Dans la mangrove aérienne, un stock de carbone bien connu

Les troncs, branches et racines aériennes, mais aussi feuilles, fruits et fleurs des palétuviers constituent la partie visible du stock de carbone de la mangrove, qui est alors la plus facilement quantifiable et la mieux connue. Le carbone représente environ 50 % du poids sec de cette biomasse végétale aérienne. Selon les régions du globe où elle se développe, la mangrove peut se présenter sous des formes multiples, des formations arbustives et éparses, lorsque l'eau douce manque et que le sel est en excès, par exemple, aux futaies élevées et luxuriantes des grands deltas équatoriaux où l'eau douce est abondante. Les biomasses aériennes de ces mangroves sont alors différentes, et les stocks de carbone correspondant varient de 40 tonnes par hectare pour les mangroves jeunes et arbustives à plus de 300 tonnes par hectare pour les mangroves adultes, qui figurent parmi les forêts les plus riches en carbone de la planète.



Pour estimer le carbone contenu dans les parties aériennes de ces mangroves, chercheurs et forestiers y délimitent des parcelles, comptent et identifient les arbres présents, mesurent leur diamètre et leur hauteur. À l'aide des formules d'allométrie préalablement établies pour chacune des espèces (relations mathématiques entre un diamètre, une hauteur d'arbre, éventuellement une densité de bois, et la biomasse correspondante), ils établissent la biomasse aérienne de chaque arbre puis de la parcelle mesurée, et déterminent enfin la biomasse aérienne pour 1 hectare de mangrove, par exemple, estimée en tonnes de poids sec de matière végétale. L'extrapolation à toute une mangrove ou à une région se fait ensuite par l'utilisation d'images satellitaires. Aujourd'hui, les recherches sont encore nombreuses dans ce domaine. Pour calculer directement la biomasse des mangroves et le stock de carbone associé, les relations allométriques doivent être spécifiques à chaque espèce de palétuvier. Des développements méthodologiques doivent aussi être faits sur les derniers capteurs satellitaires et les modèles d'analyse. On s'affranchit ainsi des déplacements nécessairement difficiles dans des milieux souvent peu accessibles.

Sous les palétuviers, des stocks de carbone insoupçonnés

Les sols du monde contiennent près de quatre fois plus de carbone que l'ensemble des êtres vivants. Et les sédiments des mangroves, comme ceux des tourbières, figurent parmi les plus riches de la planète en carbone. Ces derniers étant généralement vaseux, colmatés et inondés en surface au gré des marées, l'oxygène sous sa forme aqueuse ou gazeuse y circule difficilement. Or, l'oxygène est indispensable aux décomposeurs que sont les microorganismes, comme les bactéries aérobies par exemple, pour transformer rapidement le carbone organique en carbone minéral. C'est la raison pour laquelle, dans les sédiments de mangrove, la matière organique issue des débris végétaux et des divers organismes morts se dégrade plus lentement que dans les autres écosystèmes terrestres, y compris la forêt tropicale de terre ferme, et entraîne l'enfouissement d'une importante quantité de carbone encore non minéralisé. Le stock de carbone constitué par les organismes du sédiment eux-mêmes (bactéries, faune et microalgues benthiques) est très mal connu, notamment en raison du flux de matière perpétuel qui passe d'un échelon trophique à un autre, mais aussi des distributions inégales des organismes dans le milieu.

Sur le terrain, les chercheurs délimitent des parcelles puis identifient les arbres et mesurent leur diamètre.
Mangrove de Petit Cayenne, Guyane, dominée par le palétuvier *Avicennia germinans*.



FOCUS

Les forêts ont un grain... très utile pour les chercheurs

Afin de connaître à grande échelle la quantité de carbone stocké dans les mangroves, des chercheurs ont choisi de se fier au « grain » que forme la végétation sur les images satellites.

Au départ, il a fallu couper des palétuviers de toutes tailles, estimer leur volume de feuilles, de branches et de tronc. Il a fallu ensuite en peser des sous-échantillons afin d'établir, pour chaque espèce et chaque compartiment de l'arbre, un rapport entre le diamètre du tronc et le stock de bois de l'arbre. Un travail fastidieux qui a permis l'établissement de formules d'allométrie pour les palétuviers. C'est aujourd'hui grâce à ces formules mathématiques que les chercheurs peuvent estimer la biomasse d'un palétuvier à partir d'une mesure de diamètre de tronc à hauteur de poitrine. Ainsi, en recensant les diamètres de chaque espèce dans des parcelles forestières pouvant atteindre 1 hectare de superficie, les chercheurs obtiennent une

estimation du nombre de tonnes de bois à l'hectare. Puis, en connaissant la densité du bois et sa concentration en carbone, qui peut varier selon les espèces et les parties de l'arbre, ils peuvent estimer un stock de carbone à l'hectare.

Aujourd'hui, les scientifiques cherchent à améliorer les formules d'allométrie en utilisant des moyens moins destructeurs comme les scanners laser 3D. Ces appareils scannent le proche environnement forestier. Des maquettes numériques d'arbres en 3D sont alors obtenues à partir d'un nuage d'échos laser. Ces maquettes permettent d'estimer le volume de bois des plus grosses composantes de l'arbre, à savoir le tronc et les branches porteuses. Il s'agit ici d'une petite révolution technologique, car les mesures

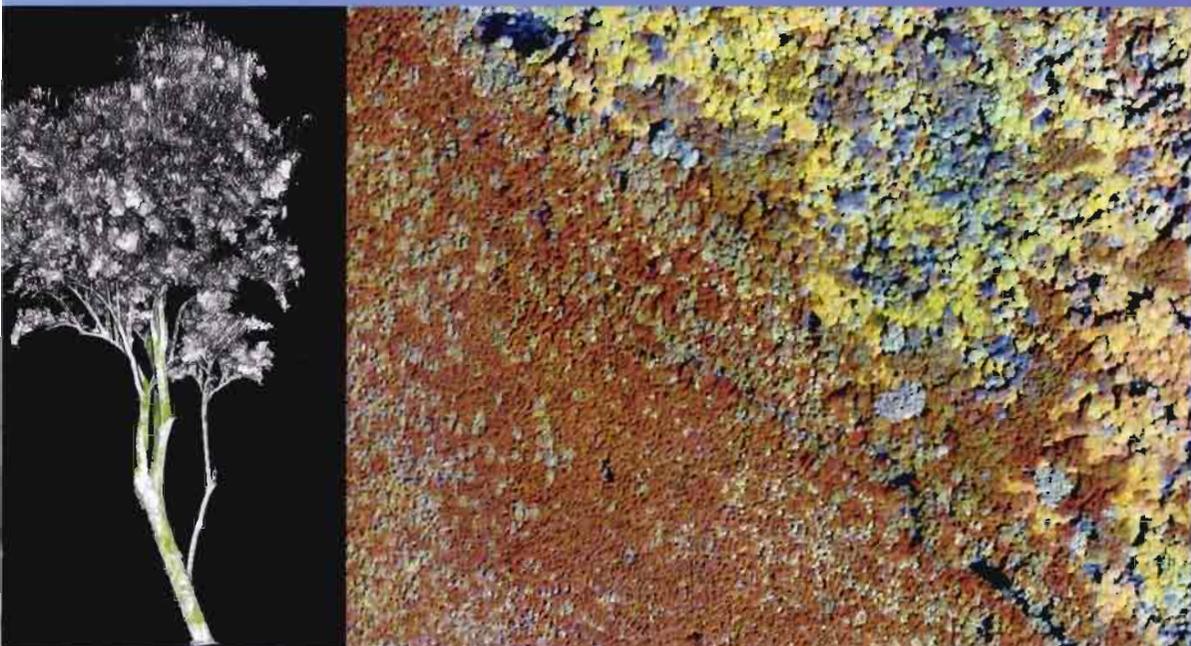


Image à très haute résolution spatiale (pixels de 50 centimètres) acquise par le satellite Geosyde sur une région de mangrove, province de Papua de l'Ouest, Indonésie. La hauteur de l'image correspond à environ 500 mètres.

sont non destructives et permettent d'étudier la structure de très grands et gros arbres qu'il serait dommage, et difficile, de couper.

Toutefois, lorsqu'il s'agit de quantifier des stocks de carbone à l'échelle d'une région de plusieurs centaines de kilomètres carrés, il devient nécessaire d'embarquer des capteurs à bord d'avions ou de satellites. En particulier, les images aériennes et satellitaires optiques à très haute résolution spatiale sont analysées pour rendre compte des propriétés géométriques de la canopée, c'est-à-dire de l'étage supérieur de la végétation forestière. Une approche d'analyse de la texture des images nommée *Foto (Fourier-based textural ordination)* permet de transformer une image de la canopée en une

carte d'indices de texture, appelée aussi carte de « grain de canopée ». Des peuplements forestiers où les couronnes d'arbres sont petites et en forte densité produiront ainsi une image à fine texture alors que des peuplements à larges couronnes en nombre plus restreint produiront des images de texture plus grossière. À partir du gradient de grain de canopée observé sur l'ensemble des parcelles forestières inventoriées, des estimations aériennes de la biomasse des peuplements de palétuviers peuvent être obtenues. Par extension, des cartes de biomasse aérienne ont été réalisées sur des milliers d'hectares de mangrove en Guyane.

Ce stock est habituellement évalué à partir des mesures de biomasse et de l'utilisation des marqueurs de carbone organique. Il reste cependant actuellement de fortes incertitudes quant à la contribution des organismes à ces stocks. L'estimation du stock de carbone souterrain des mangroves n'a été donnée à l'échelle mondiale que récemment, et cette question fait aujourd'hui la une de nombreux programmes de recherche. Tout comme le carbone séquestré dans la biomasse aérienne, le carbone piégé dans les sédiments est caractérisé par une grande variabilité. Dans certaines mangroves estuariennes du domaine indopacifique par exemple – où les sédiments sont épais et riches en matière organique – le carbone souterrain peut constituer plus de 95 % du stock total de la mangrove alors qu'en Guyane il en représente 40 à 50 %, selon les quelques données disponibles. Il est donc de toute façon nécessaire de tenir compte du compartiment souterrain de la mangrove dans les évaluations de sa teneur en carbone.

Le stock de carbone racinaire, un défi pour les chercheurs

Enfouie dans le sédiment des mangroves, se trouve également la partie souterraine des racines de palétuviers, dont la biomasse et, par conséquent, le stock carboné associé sont encore très peu documentés. On sait cependant que les structures racinaires souterraines des palétuviers ont une teneur en carbone sensiblement plus faible que celle des parties aériennes, correspondant à environ 40% de leur bio-

Un palétuvier *Avicennia germinans* déraciné. Observation de l'étendue superficielle de ses racines souterraines.

Les racines aériennes des palétuviers constituent un stock de carbone important, à prendre en compte dans les bilans.
Rhizophora mucronata (premier plan) et *Bruguiera gymnorhiza*.



masse. Contrairement à la plupart des forêts de terre ferme, les palétuviers n'ont pas besoin d'aller bien loin pour trouver de l'eau, et leur réseau racinaire souterrain reste ainsi superficiel, ne descendant que rarement en dessous de 1 mètre de profondeur. Il peut se développer en racines rayonnantes de plusieurs dizaines de mètres de long autour de l'arbre d'origine chez certains palétuviers (*Avicennia*, *Sonneratia*), comme le soulignent les pneumatophores issus de ces racines et émergeant en surface. Accéder au système racinaire des arbres forestiers est toujours un défi, quelle que soit la forêt. Ce défi est d'autant plus grand en mangrove, où l'accès est difficile et le substrat le plus souvent vaseux, instable et inondé. On comprendra que creuser dans un tel milieu pour en extraire le réseau racinaire n'est pas chose aisée et que les données le concernant sont rares ! On a pu établir néanmoins que ce compartiment représente une part non négligeable des réserves en carbone de l'écosystème, avec souvent plusieurs dizaines de tonnes par hectare. Certains auteurs ont montré, pour des mangroves asiatiques, que la biomasse racinaire souterraine égalait la biomasse des parties aériennes et qu'il était possible d'établir des relations allométriques entre ces paramètres. Des travaux préliminaires dans les mangroves de Guyane montrent aussi que le carbone racinaire correspondrait à environ un tiers du carbone aérien.

Mesurer la biomasse racinaire des mangroves et son stock de carbone reste donc un défi pour les chercheurs, encore à l'affût de nouvelles techniques et méthodes de prélèvement, d'échantillonnage et de modélisation pour y accéder.





Systeme d'eddy-covariance installé au milieu de la mangrove du Cœur de Voh, en Nouvelle-Calédonie.

Nouvelle-Calédonie : des mangroves sous haute surveillance

Indéniablement, la concentration de CO₂ dans l'atmosphère va continuer à augmenter. Pour savoir comment les mangroves vont y faire face, les chercheurs observent...

La concentration atmosphérique en CO₂ a augmenté de 35 % par rapport à la valeur de l'époque préindustrielle, passant de 280 parties par million (ppm), en 1880, à 400 ppm, en 2014. Les différentes projections pour l'évolution de ces concentrations au cours du XXI^e siècle ne montrent pas de décroissance, malgré le développement des énergies renouvelables et une meilleure efficacité énergétique. L'effet, aujourd'hui attesté, de l'utilisation de combustibles fossiles sur un changement climatique à l'échelle du globe a ainsi attiré l'attention des chercheurs sur la quantification des émissions des gaz à effet de serre dans l'atmosphère, d'une part, et sur les écosystèmes capables de fixer puis stocker le carbone, d'autre part. Les écosystèmes marins côtiers, et principalement les mangroves, sont de très bons puits pour le CO₂ atmosphérique ; le carbone qui y est piégé est désormais appelé « carbone bleu ».

Dans ce contexte, des chercheurs développent un observatoire de la mangrove visant à déterminer sa capacité à fixer le CO₂ en fonction de la latitude, mais également à comprendre l'évolution de cette capacité avec les changements climatiques. Présent en Nouvelle-Zélande et au Vietnam, cet observatoire est centré sur la Nouvelle-Calédonie. Dans chacun de ces pays, des stations de mesure en continu ont été installées dans des mangroves représentatives. Ces stations permettent de rendre compte de la variabilité des échanges de CO₂ entre une mangrove et l'atmosphère à différentes échelles (circadienne, saisonnière et interannuelle), d'identifier les paramètres impliqués dans cette dynamique (température de l'air, humidité de l'air et rayonnement photosynthétique) et de distinguer les flux qui sont liés à la végétation, au sédiment, ou bien à la colonne d'eau. Les instruments qui permettent ces mesures sont appelés des systèmes d'eddy-




 Dans ces serres, les jeunes plants poussent dans des bacs qui reproduisent les périodes d'inondation et d'exondation par les marées.


 Jeunes plants de *Rhizophora stylosa* installés sous des serres enrichies en CO₂ pour observer l'impact du changement climatique sur leur activité photosynthétique.

covariance. Il s'agit d'un mâât installé au-dessus de la canopée, équipé d'un anémomètre sonique pour la mesure du vent et d'un analyseur de gaz à infrarouge qui donne les concentrations en CO₂ dans l'air. Une station météorologique est couplée à l'eddy-covariance, et des analyses ponctuelles de flux de gaz à effet de serre issus des sédiments de mangrove sont réalisées.

Par ailleurs, les changements climatiques sont susceptibles de fortement modifier l'extension latitudinale des mangroves, leur zonation à l'échelle locale, et par conséquent les fonctions assurées par ces écosystèmes, notamment leur capacité à piéger le CO₂. Il existe des prévisions sur l'évolution des écosystèmes forestiers tempérés mais beaucoup moins concernant celle des écosystèmes tropicaux. Afin de déterminer l'évolution de la capacité des palétuviers à fixer le carbone avec des concentrations croissantes de CO₂ atmosphérique, des serres sous atmosphère contrôlée ont été construites en Nouvelle-Calédonie. Au sein de chaque serre, deux compartiments existent : un premier où l'atmosphère présente une concentration de CO₂ « actuelle », de l'ordre de 400 ppm, et un

second où l'atmosphère a été enrichie en CO₂ pour atteindre les concentrations qui pourraient exister à la fin du siècle, à savoir 800 ppm. De jeunes plants de palétuviers appartenant aux genres *Rhizophora* et *Avicennia* y ont été installés sur des bacs simulant le va-et-vient de la marée afin d'être au plus près des conditions de terrain. Au bout d'une année d'expérimentation, l'activité photosynthétique de leurs feuilles, à même de fixer du carbone, a augmenté de près de 60 % face à des concentrations en CO₂ élevées alors que la respiration, à même de rejeter du carbone, est restée inchangée. Par conséquent, le rendement photosynthétique – qui détermine l'importance de l'accumulation de matière organique et donc la croissance de la plante – s'accroît lorsque la concentration de CO₂ atmosphérique augmente. En conclusion, les jeunes plants de palétuviers soumis à des concentrations élevées en CO₂ ont vu leur biomasse s'accroître plus rapidement que des plants témoins, confirmant qu'avec les changements climatiques les mangroves piégeront encore plus de gaz à effet de serre d'ici à la fin du siècle.





Dans cette mangrove riveraine de l'estuaire du fleuve Oyapock, en Guyane, les palétuviers (*Rhizophora racemosa*) sont particulièrement imposants, dépassant 35 mètres en hauteur et atteignant des valeurs de biomasse aérienne extrêmement élevées (près de 800 tonnes de matière sèche à l'hectare pour cette mangrove).

Les voies du carbone à travers la mangrove

Des échanges avec l'atmosphère : inspirez... expirez...

Le carbone ne cesse de voyager à la surface de la Terre en se recombinant sous diverses formes. Dans la mangrove, il transite entre les différents compartiments de l'écosystème et, comme dans toute forêt, la photosynthèse constitue sa porte d'entrée principale. Les palétuviers fixent le carbone de l'air (CO_2) et le transforment en matière organique. À partir d'eau et de dioxyde de carbone, ils synthétisent ainsi les molécules nécessaires à leur croissance (glucides, lipides, protides et acides nucléiques) en utilisant l'énergie lumineuse.

C'est grâce à cette photosynthèse que la végétation produit de la matière à base de carbone utile à la croissance du bois, mais aussi à la formation et à l'entretien de son feuillage et de ses branchages. Le taux d'assimilation moyen du CO_2 par les feuilles de palétuviers est de 12 micromoles de CO_2 par mètre carré et par seconde ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), ce qui est supérieur à celui des arbres des forêts tropicales humides sempervirentes ($7 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). La respiration des feuilles rejette, quant à elle, de l'oxygène et du gaz carbonique à hauteur d'environ $0,6 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Le rendement photosynthétique des palétuviers – c'est-à-dire la différence entre la production photosynthétique et la respiration – est plutôt efficace comparé aux autres végétaux supérieurs. Par ailleurs, la production primaire annuelle des mangroves par unité de surface – autrement dit la vitesse à laquelle une surface donnée de mangrove stocke de la matière vivante tous les ans et donc du carbone – est souvent supérieure à la plupart des autres écosystèmes, atteignant en moyenne 11,1 tonnes de carbone par hectare et par an (t C/ha/an). On estime ainsi que la production primaire des mangroves est environ 90 % plus importante que celle des herbiers marins et du phytoplancton côtier, 70 % plus importante que celle des macroalgues marines, 25 % plus importante que celle des prés-salés, mais quasiment équivalente à celle des récifs coralliens (10 t C/ha/an), des forêts denses humides tropicales ($10,8 \text{ t C/ha/an}$) ou encore des tourbières tropicales ($11,1 \text{ t C/ha/an}$). Il faut noter que les feuilles ne sont pas les seuls organes de l'arbre à respirer : les cellules du tronc et des racines elles aussi absorbent et rejettent un peu de CO_2 , mais ce type de mesure est aujourd'hui encore rare pour la mangrove.

La mangle :

*l'eau et la terre dans leurs bordures, où nous
avons vécu... [...].*

Nous prenions à la mangle, sans prendre garde.

*Obscure compliquée, perdue de branchages de
racines rouges, elle commençait au cimetière
et elle mangeait le rivage d'eau jaune sur l'eau
bleue [...].*

Nous y voyions le monde :

ces possibles que nos regards avaient levés.

Édouard Glissant, *Traité du Tout-Monde*, 1969.

Les chercheurs mesurent les échanges de CO₂ dans des dômes transparents (appelés enceintes benthiques) posés à la surface du sédiment à marée basse. Chaque dôme est relié à un analyseur infrarouge commandé par ordinateur permettant de mesurer directement la concentration en CO₂ dans l'air emprisonné sous le dôme.



FOCUS

Les flux de CO₂ face à la marée : avec ou sans eau ?

La marée influence les échanges de carbone entre les vasières, l'eau et l'air. D'étranges dômes transparents posés sur la vase aident les chercheurs à mesurer ce phénomène.

Si les mangroves constituent un puits de carbone, leur capacité à piéger le carbone organique ou inorganique dépend des conditions environnementales (température, salinité, dessiccation, rayonnement photosynthétique...), du stade de développement de la mangrove (biomasse végétale vivante, capacité photosynthétique des feuilles de palétuviers, développement du système racinaire...) et des communautés d'organismes benthiques associées aux palétuviers, vivant dans le sédiment ou à sa surface. La photosynthèse des microalgues vivant à la surface du sédiment, la respiration des micro- et des macroorganismes, la minéralisation de la matière organique par les bactéries, les activités de bioturbation de la faune ou encore le broutage de la litière par les crabes de palétuviers sont en effet autant de facteurs modifiant les différents réservoirs de carbone. Par ailleurs, le stockage du carbone

est tributaire des marées. En zone intertidale, zone de balancement des marées, l'instabilité sédimentaire va progressivement laisser la place à un banc de vase consolidé sur lequel les propagules de palétuviers et les premiers organismes de la faune vont s'installer.

La mesure des flux de CO₂ en zone intertidale concerne avant tout les premiers stades de développement de la mangrove, ceux susceptibles d'être des sources potentielles de carbone : vase nue en voie de consolidation, mangrove pionnière (du stade propagule aux palétuviers de 1 mètre de hauteur) et jeune mangrove (arbres de quelques mètres de hauteur). En Guyane, les chercheurs mesurent ces flux de carbone – aux interfaces eau-sédiment, à pleine mer, et air-sédiment, à basse mer –, à l'aide d'enceintes benthiques enfoncées dans les sédiments superficiels. Les enceintes



Mangrove pionnière à *Avicennia germinans* sur banc de vase (premier plan) et mangrove jeune et mature sur berges consolidées (arrière-plan).

comprennent une base sans fond et des dômes hémisphériques transparents permettant d'enfermer un volume d'air ou d'eau, ainsi que le sédiment et les organismes de la flore et de la faune présents dans les bases.

À basse mer, les flux de carbone sont mesurés directement à l'intérieur des enceintes grâce à un analyseur de gaz infrarouge qui mesure les concentrations en CO_2 dans l'air. À pleine mer, les flux de carbone sont obtenus indirectement à partir des variations de pH et d'alcalinité totale, parallèlement à la mesure de la concentration en oxygène dissous dans les enceintes à l'aide de capteurs optiques. Des prélèvements d'eau sont réalisés en début et en fin d'incubation dans les enceintes pour calculer les variations de pH et d'alcalinité, ainsi que les flux de nutriments (azote, phosphore et silicium). Des échantillons de sédiment et d'organismes (faune, flore) sont

également collectés dans les enceintes après ouverture des dômes, afin de déterminer la biomasse des organismes présents et d'estimer les contributions relatives des différents taxons dans les flux mesurés. Pendant les incubations de jour, l'énergie radiative provenant du soleil (rayonnement photosynthétiquement utilisable) est mesurée à la surface du sédiment à basse mer et à pleine mer à l'aide de capteurs quantiques.

La mesure des flux de CO_2 à l'aide d'enceintes benthiques fournit des valeurs ponctuelles, au niveau tant spatial que temporel – les incubations durent quelques heures –, qui nécessitent de répéter les incubations afin de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle des habitats (cycle jour/nuit, saisons...), des conditions environnementales et des communautés d'organismes benthiques.

Le sédiment des mangroves « respire » lui aussi et rejette une quantité significative de CO_2 et de CH_4 (méthane, gaz beaucoup plus influent que le CO_2 sur l'effet de serre). Cette libération de gaz – appelée minéralisation puisque le carbone est *in fine* voué à retrouver sa forme minérale dans l'air – est en réalité opérée par les microorganismes du sédiment et les microbiotes racinaires lors de la dégradation de la matière organique du sédiment. Crabes et autres invertébrés présents dans les sédiments accélèrent au préalable cette décomposition par leur activité de broutage. À l'inverse, la présence de nombreux métabolites secondaires, comme les tanins, dans les feuilles de plusieurs espèces de palétuviers est un facteur important de ralentissement de la dégradation de la matière organique. La matière organique se décompose donc plus ou moins rapidement en fonction des espèces et des conditions environnementales (inondation, température, conditions redox, etc.) et conduit à une libération plus ou moins grande de carbone dans l'atmosphère. De nombreuses études s'intéressent aujourd'hui à l'impact du changement climatique sur l'évolution des paramètres contrôlant la respiration des sédiments des mangroves.

Le passage du carbone entre le sédiment et l'atmosphère est également tributaire des marées. Le balancement de l'eau entre des périodes de marée haute et celles de marée basse est une des caractéristiques physiques majeures qui conditionnent la vie de la mangrove. Ce mécanisme entraîne un lessivage important des sédiments, et les eaux côtières, riveraines ou estuariennes, qui baignent la mangrove, sont ainsi particulièrement chargées en particules et en gaz issus de la dégradation de la matière organique et de la respiration des organismes. Ce sont alors des masses d'eau très actives dans l'échange du carbone avec l'atmosphère.

Des échanges avec le sédiment et l'océan côtier : piègez... relarguez...

La chute des feuilles, branches, fleurs et fruits qui constituent la litière mais aussi la mortalité racinaire sont la voie principale de transfert du carbone du compartiment végétal au sédiment. La quantité de litière produite annuellement en mangrove varie entre environ 10 tonnes de matière sèche par hectare et par an (t MS/ha/an) pour les mangroves proches de l'équateur, et 4 à 5 t MS/ha/an aux latitudes les plus hautes.

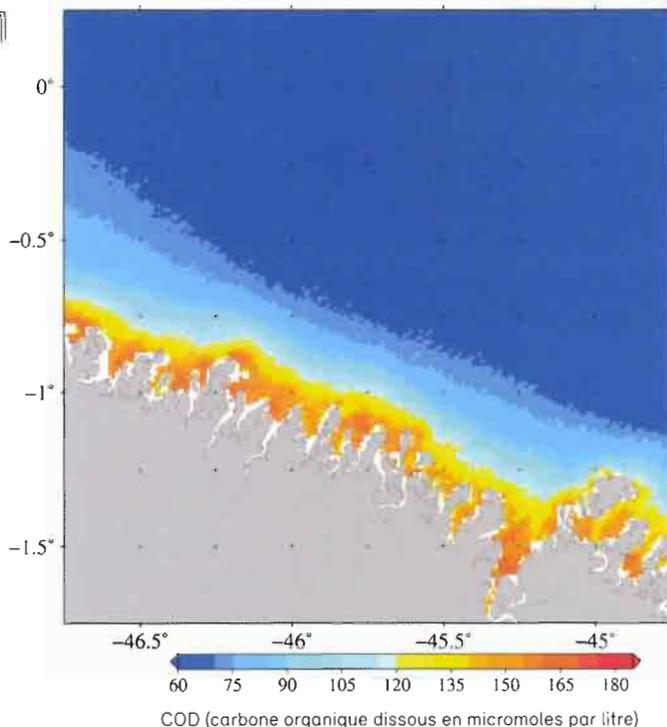
Mais, contrairement à une forêt de terre ferme, la totalité des litières ne reste pas sur place, car une part importante est exportée par les marées. Lorsque ces dernières sont fréquentes, comme en bord de mer, les litières sont largement redistribuées et en majeure partie exportées en aval vers l'océan côtier. Lorsque les marées sont moins fréquentes, comme en arrière-mangrove, la matière organique peut être soit consommée et reminéralisée sur place par les décomposeurs, soit progressivement enfouie et piégée sous forme de détritus organiques.

Le tapis végétal des mangroves est quoi qu'il en soit souvent inondé et piège, de ce fait, une proportion significative de matière organique en suspension dans l'eau provenant des continents (matières terrigènes issues de l'érosion des sols, matières végétales, etc.) et des océans (zooplancton, phytoplancton, etc.) ou produite localement par les micro- et macroalgues. Les mangroves agissent ainsi comme des filtres ou des éponges à carbone grandeur nature. Le piégeage du carbone en suspension dépend encore une fois principalement de la fréquence et de l'amplitude des marées, mais aussi de l'architecture et de l'organisation de la végétation, autrement dit de la densité des arbres et des caractéristiques morphologiques des racines (pneumatophores, racines-échasses, racines genouillées, etc.) et des troncs. Certaines mangroves sont ainsi capables d'accumuler de grandes quantités de matière organique allochtone. Toutefois, les mangroves qui bénéficient peu de l'apport externe des marées n'ont rien à envier aux autres puisque les litières qui tombent sur le sédiment ne sont pas exportées et viennent enrichir le sédiment.

Les feuilles de palétuviers, constituant une part importante de la litière, sont transportées par les eaux. Avec les racines de palétuviers, elles forment une source considérable de carbone organique dont les composés issus de leur dégradation modifient la couleur de l'eau. Mangrove à *Rhizophora mucronata*, île de Juan de Nova.



Le traitement des données satellitaires « couleur de l'eau » permet de cartographier la concentration en carbone organique dissous, comme ici le long des zones littorales situées au sud-est de l'estuaire de l'Amazone.



FOCUS

Les couleurs de l'océan

Comment connaître la quantité de carbone que les mangroves relarguent dans l'océan ? En regardant sa couleur à l'aide de satellites !

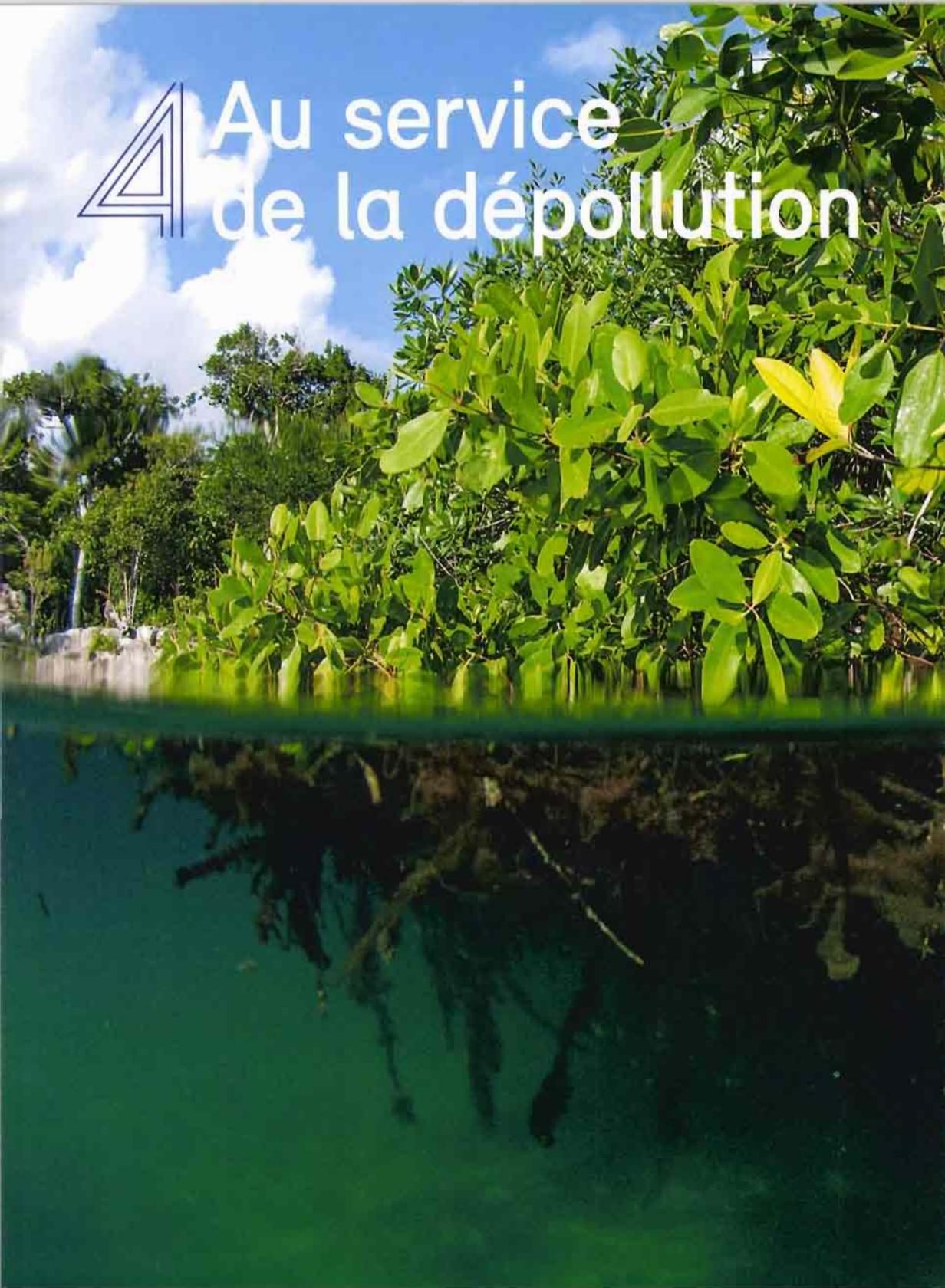
Lorsqu'ils se décomposent le long des estuaires ou des littoraux, les palétuviers qui constituent les mangroves vont relarguer des quantités considérables de matière organique dans l'environnement et engendrer des transferts de carbone des écosystèmes continentaux vers les écosystèmes océaniques. Bien que présumés extrêmement importants pour le cycle du carbone des océans à l'échelle mondiale, ces apports étaient, jusqu'à encore récemment, relativement mal quantifiés en raison de la difficulté à obtenir des données de terrain

couvrant l'ensemble des zones de mangrove de manière fréquente et sur de longues périodes de temps. Toutefois, depuis la fin des années 1990, l'observation de la couleur de la mer par les satellites permet de pallier ces difficultés. La matière organique délivrée par la mangrove à l'océan sous forme de particules ou de matière dissoute (une sorte d'infusion de végétaux en dégradation sur les sédiments de mangrove) va donner aux eaux de surface une couleur particulière. Il est ainsi possible, en interprétant la couleur de ces eaux, de pister la matière



Les eaux turbides envasées proches du littoral s'étendent sur plusieurs centaines de mètres de large et sont visibles par image aérienne alors que les eaux côtières apparaissent plus claires. Une interprétation de ces variations de la couleur de l'eau mesurée via l'imagerie satellitaire permet une estimation quantitative de la concentration d'une variété de composés biogéochimiques.

organique et les quantités de carbone qui lui sont associées. L'interprétation de la couleur de l'eau n'est pas directe et nécessite de recourir à des mesures de terrain afin de mettre en relation une couleur donnée avec une quantité de carbone organique. Une fois ces relations établies, il nous est possible de cartographier de manière fine la dilution de ces apports littoraux vers les océans, et ainsi d'étudier leur variabilité sur différentes échelles de temps (journalière à décennale) et d'espace (sur une échelle de quelques dizaines de mètres à l'échelle mondiale).



4 Au service de la dépollution



Les mangroves rendent de nombreux services aux hommes. Elles peuvent séquestrer le carbone en surplus dans l'atmosphère mais aussi jouer le rôle de filtres face aux pollutions engendrées par les activités humaines. En effet, il semblerait que ces forêts – à l'interface des continents et des mers et faisant face à de nombreuses sources de pollution – soient capables de supporter des doses élevées de polluants. Mieux encore, elles seraient susceptibles de digérer ou d'absorber certains d'entre eux telles des éponges, épargnant la faune et la flore environnantes de fâcheuses conséquences. Il est aujourd'hui essentiel de connaître les potentialités de résilience ou de résistance de ces forêts et leurs capacités de bioabsorption des polluants. Car les mangroves, elles aussi, ont leurs limites.

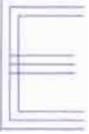
Au-delà de ses fonctions de « garde-manger » et de nurserie, de barrière de protection contre les intempéries et de puits de carbone, la mangrove agit aussi comme un filtre entre milieu terrestre et aquatique. Elle retient les éléments terrigènes libérés par l'érosion, mais aussi les nutriments (carbone, azote, phosphore) et les métaux (fer, nickel, cobalt) provenant des bassins-versants en amont. Elle participe ainsi au maintien de la qualité des eaux et au bon état écologique des écosystèmes en aval, une fonction particulièrement importante dans les zones où les activités humaines génèrent de forts excédents de composés polluants. Mais jusqu'à quel point les mangroves peuvent-elles jouer ce rôle de filtre ? Est-il envisageable qu'elles remplacent, localement, certaines stations d'épuration ? Et pourraient-elles également « éponger » les hydrocarbures déversés dans l'océan ? Voilà les questions que se posent et étudient aujourd'hui les chercheurs, menant même des expérimentations grandeur nature dans des îles comme celle de Mayotte.

Outre la pollution « invisible » qui affecte de nombreuses mangroves, celles-ci accueillent aussi des macrodéchets de toutes sortes, en particulier aux abords des agglomérations.

Mangrove de Tsoundzou, Mayotte.



Entre terre et mer, face à toutes les pollutions

 n périphérie des villages et des villes, la mangrove, « inhospitalière et inutile », est un lieu tout désigné pour servir de décharge sauvage. Et c'est une image encore trop fréquente que de voir s'y accumuler canettes et bouteilles, carcasses d'appareils ménagers... et de voitures. Exutoire de toutes les eaux drainées par les bassins-versants, la mangrove est aussi une zone préférentielle d'accumulation de polluants : eaux usées domestiques non ou mal collectées par des réseaux inadaptés, résidus de fermes aquacoles, rejets issus d'activités industrielles chargés alors en métaux lourds et en hydrocarbures. Par ailleurs, l'érosion des sols en amont, accélérée par les pratiques agricoles comme par les travaux d'aménagement et intensifiée en saison des pluies, entraîne vers la mangrove sédiments fins et polluants divers associés.

Tous ces éléments concentrés par les eaux viennent alors se déposer en mangrove, où ils sont piégés par les sédiments déjà en place et par le système racinaire dense des palétuviers. Ces arbres, associés aux microorganismes présents dans les sédiments, ont une forte capacité d'absorption des nutriments organiques, notamment des composés azotés, d'où l'expression de « filtre naturel » souvent utilisée pour qualifier les capacités d'épuration des eaux de la mangrove.

Outre le fait que les élevages de crevettes, encore pratiqués dans de nombreux pays du monde, entraînent la destruction de milliers d'hectares de mangrove, ils rejettent aussi, en aval des bassins, des eaux très concentrées en éléments organiques et en résidus d'antibiotiques et de fertilisants longtemps utilisés dans la crevetticulture intensive. Ceux-ci peuvent être en partie retenus par la mangrove – lorsqu'elle existe encore –, ce qui permet de réduire la quantité de polluants arrivant *in fine* dans le milieu marin. Néanmoins, ce filtre très partiel n'empêche pas la modification de la composition de l'eau dans la zone côtière proche de ces élevages. Et au-delà d'un certain seuil spécifique à chaque mangrove, une eutrophisation et une asphyxie de l'écosystème peuvent être observées, conduisant tout d'abord à la disparition de toute vie dans la colonne d'eau, puis à la mort des palétuviers eux-mêmes. Le déclin des mangroves ne met pas en danger seulement les palétuviers, mais il représente

une menace pour toute la biodiversité qui leur est associée ainsi que pour les écosystèmes voisins : estuaires, lagons, lagunes et récifs coralliens. Et les répercussions sur les communautés humaines du littoral ne peuvent être que négatives.

Dans certains pays cependant, comme à Madagascar ou en Nouvelle-Calédonie, les fermes de crevettes ne sont pas établies directement en mangrove mais plutôt en amont, dans les vastes surfaces nues et sursalées que sont les tannes, et tentent de ne pas recourir à des intrants trop perturbants pour le milieu. Il faut noter que certains de ces élevages, dont l'impact sur la mangrove est alors faible, ont obtenu une certification « agriculture biologique ».

Grâce à son réseau racinaire dense, la mangrove retient les sédiments fins drainés par les eaux et filtre, absorbe, stocke ou utilise les polluants qui y sont dissous. Pour le grand bien du lagon situé en aval, comme ici à Mayotte.



Près des villages et des villes, les mangroves filtrent et absorbent

Grâce à l'activité des microorganismes et aux capacités d'absorption des palétuviers, il est apparu que les mangroves étaient, dans une certaine mesure, résistantes à la pollution. Dès le milieu des années 1970, des chercheurs et des gestionnaires ont suggéré que les mangroves situées en périphérie des zones urbanisées pourraient même aider à éliminer certains polluants et notamment à traiter les eaux usées domestiques. Issues des habitations, ces eaux usées sont produites par le métabolisme humain et les activités ménagères. Elles contiennent de la matière organique, des microorganismes (dont certaines bactéries potentiellement pathogènes), des graisses et aussi des détergents. Dans les pays tropicaux, il est très fréquent que ces eaux usées domestiques ne soient pas collectées et diffusent directement dans le milieu sans traitement préalable. Et même lorsqu'une collecte des eaux est organisée, le climat chaud et humide de ces régions, associé à une situation économique souvent difficile, induit des dysfonctionnements fréquents de ces systèmes d'épuration, en général centralisés et intensifs. Cela explique la nécessité accrue de développer dans ces régions du globe, au moins pour le traitement de volumes d'eau limités, des techniques alternatives aux procédés classiques comme le lagunage naturel, la phytoépuration ou encore les filtres plantés.

Un « filtre planté » naturel pour les eaux domestiques ?

Plusieurs caractéristiques de l'écosystème mangrove en font un bon candidat pour le traitement des eaux usées domestiques. L'association de plantes et de microorganismes dans un sol saturé en eau favorise la coexistence de zones aérobies et anaérobies, nécessaires à la réduction des polluants organiques. Les microorganismes, notamment ceux impliqués dans le cycle de l'azote, jouent un rôle primordial dans la transformation des nutriments. Par ailleurs, le système racinaire très développé des palétuviers participe à leur captation et à leur rétention, à l'image de ce qui se passe dans les filtres plantés de roseaux, par exemple, très développées aujourd'hui en régions tempérées. La forte dynamique de la mangrove (croissance et régénération rapides) et sa productivité primaire élevée lui confèrent la capacité à absorber une certaine surcharge en nutriments organiques sans que cela entraîne de dysfonctionnement majeur dans le milieu comme une mortalité significative des arbres ou de la faune. Cet écosystème peut ainsi jouer un rôle essentiel dans le traitement de ces eaux usées.

La ville de Cayenne, en Guyane, est entourée d'une mangrove, dont la surface fluctue cycliquement au gré de la dynamique littorale. Cette mangrove est le réceptacle naturel des pollutions urbaines, qu'elle retient au moins temporairement, participant ainsi à la protection des eaux côtières.

Les mangroves, indicatrices du « bon état écologique » de l'eau

Pollution, déforestation, barrage... La mangrove est soumise à de nombreuses pressions, et son étude pourrait aider à évaluer l'impact des activités humaines sur la qualité de l'eau.

Contrairement à ce qui se passe au niveau mondial, les mangroves des départements français d'outre-mer (DOM) occupent une superficie stable depuis ces vingt dernières années. Néanmoins, les pressions s'exerçant sur ces forêts peuvent être élevées et font l'objet d'une attention croissante. Par leur situation particulière, les mangroves voient transiter ou sont le réceptacle d'une grande partie des pollutions anthropiques d'origines terrestre et côtière transportées par l'eau. Par ailleurs, d'autres types de pressions liées aux activités humaines modifient le fonctionnement des mangroves, ce qui permet d'envisager, au-delà de l'aspect « conservation », de les utiliser comme des indicateurs biologiques des pressions anthropiques, en particulier pour la qualité des eaux.

La Directive-cadre européenne sur l'eau (DCE) a pour objectif le maintien ou la restauration du « bon état écologique » des masses d'eau. C'est dans ce cadre qu'il a été décidé de développer des outils de bioindication spécifiques aux mangroves. Un groupe de travail, réunissant des experts scientifiques des mangroves et des personnels impliqués dans leur gestion, a été

constitué en 2015. L'objectif était de disposer pour la période 2022-2027 d'outils opérationnels de suivi et de diagnostic de ce milieu.

Experts et gestionnaires ont établi la liste hiérarchisée des pressions s'appliquant aux mangroves pour chaque département de l'outre-mer français : dégradations physiques, pollutions chimiques, enrichissements en nutriments ou matière organique, modifications de l'hydrologie, hypersédimentation. Les paramètres biologiques susceptibles de répondre à ces pressions et de les caractériser ont également été identifiés. De manière à prendre en compte la diversité de ces pressions et de leurs impacts potentiels, un ensemble de paramètres a été identifié, reflétant l'état de la structure et du fonctionnement de l'écosystème mangrove, à différents niveaux de complexité biologique.

Deux compartiments de la mangrove sont ainsi auscultés : le peuplement de palétuviers, analysé par télédétection et par inventaire forestier, et le sédiment, dont le fonctionnement biologique est pris en compte par différentes approches (inventaire de la faune benthique, génétique, activité enzymatique, empreinte chimique, remaniement sédimentaire). Différentes



méthodes sont testées et un ensemble de paramètres est analysé sur le terrain, sur des sites contrastés du point de vue des pressions. À terme, les méthodes et paramètres retenus le seront en fonction de leur sensibilité aux pressions et de leur facilité de déploiement, et un « outil d'alerte », susceptible de constituer la base d'un réseau de surveillance, sera construit. D'autres paramètres serviront à la construction d'outils de diagnostic, mis en œuvre à la suite d'une alerte.

Les experts et les gestionnaires ont proposé une interprétation de la définition du « bon état écologique » de la mangrove sous la forme d'une liste de descripteurs : dynamique non perturbée de la structure forestière, croissance non perturbée des palétuviers, bonne capacité

régénérative de l'écosystème mangrove, stabilité de l'abondance et de la diversité des espèces, non-perturbation des caractéristiques fonctionnelles du sédiment et absence de signe d'eutrophisation.

S'y ajoutent deux critères de vulnérabilité à moyen terme : vulnérabilité de la mangrove vis-à-vis de l'évolution du niveau de la mer et vulnérabilité de la mangrove dans les scénarios d'occupation des sols. Des métriques seront construites pour chaque descripteur à partir des paramètres retenus, et des valeurs seuils du « bon état » seront définies.

Les premières études dans ce cadre viennent d'être réalisées en Guyane (2017), et d'autres seront menées prochainement aux Antilles et à Mayotte (2018).

Les mangroves interviendraient ainsi en aval de traitements primaires, utilisant par exemple un décanteur-digesteur ayant pour rôle d'absorber les nutriments (carbone, azote, phosphore) encore présents en quantité dans ces eaux prétraitées. L'ensemble du procédé devrait être alors simple et robuste. Outre la végétation, les apports d'eaux usées domestiques sont susceptibles d'impacter aussi la faune des sédiments, directement exposée à l'accumulation des nutriments en excès. Des modifications de la composition de ces communautés ont bien été observées, avec des effets variables, sur des populations de crabes ainsi que sur la méiofaune et la mésofaune lors de contaminations ponctuelles ou diffuses de mangroves par des eaux usées.

Une expérimentation menée par ailleurs dans des mangroves de différents pays (Panamá, Australie), dans lesquelles des apports très importants en azote et phosphore ont été fournis sur de longues périodes, a mis en évidence une mortalité élevée des palétuviers, en particulier dans les faciès de mangrove soumis à un stress

Exploitation pétrolière et gazière dans la mangrove du delta de la Mahakam, Kalimantan, Indonésie. Résidus d'hydrocarbures, métaux lourds et polluants divers sont inévitablement rejetés dans les eaux riveraines et en mangrove.



hydrique et salin marqué. On a pu noter dans ce cas une très forte croissance des parties aériennes des palétuviers (troncs, branches) au détriment de leurs parties racinaires et, en conséquence, une fragilisation de ces arbres vis-à-vis par exemple des vents et des fortes marées. Une modification de l'allocation des ressources induite par les nutriments en excès s'est révélée être à l'origine de ce déséquilibre. Un apport en nutriments, en particulier en azote et phosphore, au-delà d'un certain seuil, peut induire donc un déséquilibre irréversible des peuplements de palétuviers.

Un piège à métaux lourds ?

Le rôle de filtre des mangroves peut s'étendre à d'autres contaminants d'origine anthropique, tels que les métaux lourds. Concernant ces métaux, les palétuviers ont développé des capacités d'adaptation qui leur permettent de ne pas les accumuler dans leurs tissus, excepté les oligoéléments essentiels à leur croissance comme le cuivre ou le zinc. Ces capacités sont liées à leur système racinaire filtrant et sélectif, qui ne laisse passer que ce dont la plante a besoin pour son métabolisme. Certains palétuviers peuvent aussi se débarrasser des métaux en excès par des glandes excrétrices situées au niveau des feuilles et leur permettant, en conditions « normales », d'éliminer le sel absorbé en excès.

Les sédiments de la mangrove jouent un rôle important dans la régulation des métaux apportés en excès. Ils ont par exemple une forte capacité à piéger certains d'entre eux – fer, nickel ou cobalt –, et cela d'autant plus quand ils sont riches en matière organique issue de la décomposition de la litière, et grâce aussi au processus de sulfatoréduction qui s'y déroule. La transformation des sulfates de l'eau de mer en sulfures par les bactéries sulfatoréductrices constitue également un piège efficace, les métaux étant fixés au sein de la structure de ces minéraux.

Une fois les métaux fixés, leur biodisponibilité, et par conséquent leur transfert vers le vivant, est limitée, ce qui confère aux mangroves une fonction de piège à métaux potentiels. Cependant, lorsque de l'oxygène est introduit dans le système, les sulfures qui ont piégé ces métaux peuvent s'oxyder et libérer leur contenu. Le va-et-vient des marées ou certains systèmes racinaires de palétuviers peuvent provoquer cette oxydation et rendre à nouveau ces métaux biodisponibles, cependant à des échelles limitées. Lorsque la mangrove est coupée ou érodée, ou bien que des aménagements l'isolent de la mer, son substrat peut aussi être oxydé

totalément et libérer des quantités importantes de polluants, redevus biodisponibles et potentiellement toxiques pour la faune et, à terme, pour l'homme. La destruction des mangroves n'implique pas uniquement la perte des services rendus par l'écosystème mais également la libération de tous les polluants qu'elle a piégés au cours du temps.

Face à la mer, les mangroves épongent

Étant donné leur situation aux interfaces littorales ou estuariennes, les mangroves peuvent également être exposées aux contaminants provenant de l'océan ou des fleuves tels que les hydrocarbures pétroliers. Ainsi, une nappe de pétrole dérivant vers la côte ou descendant d'un fleuve sera interceptée par la mangrove et le pétrole viendra adhérer aux racines aériennes, aux troncs des palétuviers et s'accumuler dans les sédiments.

Les études réalisées dans diverses régions du monde montrent qu'un déversement accidentel d'hydrocarbures induit un impact environnemental extrêmement variable, en raison des spécificités de chaque mangrove. La topographie, la configuration

Les racines aériennes de ces *Rhizophora* sont recouvertes de pétrole suite à un déversement accidentel dans une mangrove au Gabon. Une passerelle a été construite entre les palétuviers afin de faciliter la progression des intervenants et éviter le piétinement répété lors des étapes de dépollution.



géographique et les conditions hydrologiques au moment du déversement (hauteur d'eau et force de pénétration dans le système forestier) vont déterminer les zones de piégeage et l'étendue de la contamination (son extension horizontale et verticale). L'impact va dépendre non seulement du volume déversé mais aussi de la nature du pétrole, qui est un mélange complexe de plusieurs milliers de composés, majoritairement des hydrocarbures aliphatiques, cycliques et aromatiques.

La toxicité du pétrole est liée notamment à l'abondance de la fraction constituée par les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP). Les pétroles, surtout ceux à moyenne et à forte viscosité, peuvent aussi agir par étouffement lors du recouvrement des racines aériennes, des pneumatophores et des sédiments. Enfin, leur présence peut induire chez les palétuviers un stress oxydant des membranes cellulaires et un enchaînement d'événements pouvant provoquer, *in fine*, la mort des arbres et des propagules : diminution de la photosynthèse et de l'évapotranspiration, sénescence et abscission des feuilles, mutations génétiques, baisse de la croissance et de la biomasse.

La faune benthique (crabes, vers et autres invertébrés), qui est essentielle au fonctionnement de l'écosystème mangrove, peut aussi être fortement affectée avec la modification de la structure et de la composition des communautés, la diminution de la bioturbation ou la réduction des densités d'organismes. Les macroorganismes, comme les crabes, peuvent être responsables par ailleurs de l'enfouissement des hydrocarbures au sein des sédiments intertidaux, où ils pourront persister pendant des dizaines d'années.

La résilience du système forestier peut être relativement rapide, de l'ordre d'un à cinq ans, en cas de contamination peu marquée n'entraînant pas un dépérissement marqué des peuplements. En revanche, en cas de forte mortalité des palétuviers, le processus de restauration peut être beaucoup plus long. Le suivi temporel de plusieurs mangroves touchées par des marées noires, dans différentes régions du monde, a montré qu'il fallait parfois jusqu'à trente-six ans pour que la structure forestière retrouve un état proche de son état initial.

Lorsqu'une mangrove est polluée, les moyens d'intervention sont difficiles à mettre en œuvre, et les opérations de lavage et de récupération peuvent à leur tour générer de nombreux dégâts (piétinement des sédiments, destruction des branches et

À Mayotte, une expérimentation de dépollution grandeur nature

Afin de tester en conditions réelles l'utilisation de la mangrove pour traiter les eaux usées domestiques, un système expérimental *in situ* a été mis en place sur l'île de Mayotte.

Mayotte est une île française de l'océan Indien, caractérisée par une forte densité de population et un climat tropical à deux saisons, sèche et humide, très contrastées. Mayotte ne compte pas de cours d'eau permanent dans lequel des eaux usées traitées pourraient être rejetées, et le grand lagon entourant l'île est une zone de forte biodiversité, protégée et fragile. Dans ce contexte, il a été jugé particulièrement intéressant d'utiliser la mangrove, qui tapisse le fond des baies de l'île, pour recevoir ces eaux avant leur écoulement naturel au lagon.

Un dispositif expérimental, faisant intervenir le rôle filtrant de la mangrove, est ainsi en place à Mayotte depuis 2008. Les eaux usées domestiques issues d'un lotissement (village de Malamani) y sont collectées, filtrées et prétraitées dans un décanteur-digesteur avant d'être rejetées en mangrove par l'intermédiaire de tuyaux. Les rejets se font sur des parcelles délimitées (675 m²), à raison de 10 m³ d'eaux usées une fois par vingt-quatre heures, durant la marée basse. La dynamique de l'écosystème est suivie, avec une attention particulière portée à la végétation, à la faune et aux communautés bactériennes.

On observe que les eaux usées chargées en nutriments jouent un rôle de fertilisant pour la végétation et que des modifications y apparaissent très rapidement, quelques mois seulement après le début de l'expérimentation. La croissance des arbres est plus importante, la canopée se referme par densification du feuillage, la couleur des feuilles change par augmentation de la concentration en pigments. Des mesures montrent que la surface des feuilles de palétuviers est plus importante et que leur efficacité photosynthétique est accrue. La réponse particulièrement rapide et intense de la végétation, très visible en vue aérienne, s'explique par le fait que la mangrove de Mayotte est, comme souvent sur les petites îles aux ressources en eau douce limitées, en situation naturelle de stress hydrique et salin, et carencée en nutriments. Les eaux usées, douces et riches en nutriments, ont permis ainsi aux palétuviers d'exprimer pleinement leur potentiel de croissance, jusque-là limité par le contexte environnemental.

La faune a également été perturbée par cette expérimentation. Certaines espèces de crabes et de méiofaune ont disparu, alors que globalement



Un réseau de tuyaux permet le rejet des eaux usées en mangrove après leur prétraitement en décanteur. L'azote excédentaire apporté dans le milieu est en grande partie absorbé par les palétuviers, alors que le phosphore est stocké dans le sédiment. Site expérimental de Malamani, Mayotte.

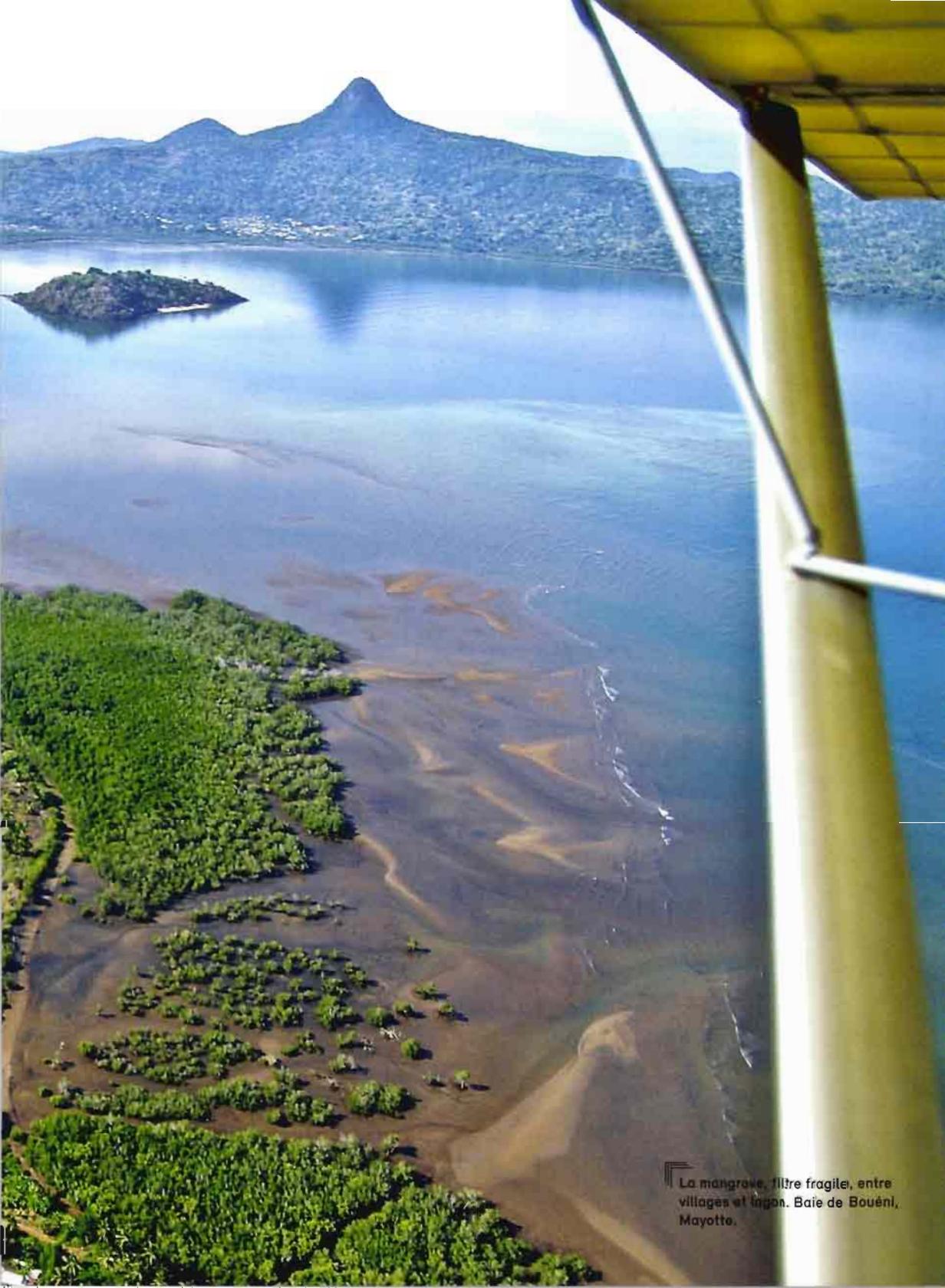
la densité de ces communautés n'a pas diminué. Ces modifications peuvent être liées directement aux eaux usées, mais aussi indirectement aux changements de l'environnement dus à la croissance des arbres : diminution de la luminosité et de la température sous les arbres, augmentation de la production de litière. Ces modifications d'habitat changent également la composition des communautés de microalgues, qui sont présentes à la surface des sédiments et constituent des ressources alimentaires pour une partie de la faune. Des modifications comparables ont été observées concernant les communautés bactériennes.

Malgré ces impacts divers, huit années de rejets d'eaux usées prétraitées n'ont cependant pas induit de dysfonctionnement majeur de la mangrove. Par ailleurs, en la traversant, les eaux usées perdent jusqu'à 60 % de leur teneur en azote, qui est absorbé par la végétation, et

l'essentiel de leur phosphore, qui est retenu dans le sédiment. Il est remarquable aussi de noter que si le milieu s'est rapidement modifié avec les apports d'eaux usées, il semble revenir très vite à son état initial (rééquilibrage des communautés de crabes, retour à une couleur « normale » de la végétation, etc.) lorsque cessent ces rejets, traduisant une réelle résilience de la mangrove.

On pourrait redouter que, sur le très long terme, une poursuite des rejets conduise à un déséquilibre plus marqué du milieu comme une mortalité des palétuviers et la disparition accrue d'espèces de crabes, associées à une baisse de la bioturbation et à une hypoxie des sédiments. Dans le cadre d'une utilisation opérationnelle de ce traitement, une rotation des parcelles de mangrove serait donc préconisée, et un suivi attentif des populations de crabes, comme de l'ensemble de l'écosystème serait bien sûr indispensable.





La mangrove, filtre fragile, entre villages et îgon. Baie de Bouéni, Mayotte.

des pneumatophores, toxicité des produits lavants). Ne rien faire et laisser agir les capacités d'autoépuration de la mangrove est considéré comme la meilleure des options dans ce genre de système. Cependant, le faible hydrodynamisme caractérisant certaines mangroves ne facilite pas l'évacuation naturelle des hydrocarbures déversés. Dans ce cas, la résilience de l'écosystème est alors déterminée par la capacité de certaines communautés microbiennes et fongiques, qualifiées d'hydrocarbonoclastes, à transformer et dégrader les hydrocarbures (alcanes linéaires ou ramifiés, HAP). Dans les sédiments, certains microorganismes utilisent en effet les hydrocarbures et les acides aromatiques biogéniques naturellement présents dans les feuilles de palétuviers déposées à l'interface eau-sédiment. Le degré d'oxygénation des sédiments et la composition de la communauté microbienne semblent ainsi jouer un rôle prépondérant sur les cinétiques d'atténuation des hydrocarbures. Si certaines catégories d'hydrocarbures peuvent être dégradées rapidement (de quelques jours à quelques mois), d'autres ainsi que les fractions lourdes des pétroles (résines et asphaltènes) ne sont que peu ou pas biodégradables et persisteront dans les sédiments parfois plusieurs dizaines d'années. Même si cela n'a pas encore été étudié d'une manière intégrée, il ne fait aucun doute que le devenir et la persistance des hydrocarbures dans les mangroves sont intimement liés au jeu complexe d'interactions qui régit la dynamique des différents organismes sédimentaires, de la bactérie au crabe.

Sous l'influence continue et grandissante des activités humaines, les mangroves filtrent, absorbent, cela grâce à leur incroyable capacité de résistance et de résilience. Cependant, il existe des limites, des seuils dans les apports de polluants, qui, lorsqu'ils sont franchis, conduisent à des modifications profondes de l'écosystème, voire à sa perte. Une grande vigilance est nécessaire pour éviter de franchir ces seuils et pour continuer à bénéficier des services de la mangrove tout en la préservant.

Certaines espèces de crabes nettoyaient en fait la boue dans laquelle ils vivaient, la brossant grain par grain. Leurs pattes et leurs flancs étaient tapissés de poils formant des brosses et des cuillères microscopiques qu'ils utilisaient pour gratter les diatomées et autres matières mangeables attachées à chaque grain de sable : à la fois service sanitaire et de gardiennage, ils assuraient la survie des palétuviers en les débarrassant de leurs feuilles et de leurs déchets. Sans eux, les arbres auraient été étouffés par leurs propres débris.

Amitav Ghosh, *Le Pays des marées*, 2006.

Quand les crabes ingénieurs jouent les indics

D'une grande importance écologique mais très sensibles, les crabes préfèrent éviter les zones polluées. Leur effectif pourrait ainsi être corrélé à l'état de santé des mangroves.

Les crabes jouent un rôle clé dans le fonctionnement de la mangrove, au point que les scientifiques les considèrent comme les « espèces ingénieurs » de cet écosystème. Ils remanient les sédiments par le creusement de terriers dans lesquels ils enfouissent feuilles et fruits de palétuviers, modifiant ainsi la répartition de la matière organique dans le milieu et agissant sur l'organisation structurale de la mangrove. Ces terriers, à la fois « garde-manger » et abris pour les crabes *Sesarmidae* et *Ocypodidae* notamment, déterminent aussi la porosité du sédiment de mangrove.

Dès lors, on comprend aisément l'enjeu de la conservation de tels organismes dans l'écosystème. Les expériences menées par les chercheurs sur le site expérimental de Malamani, à Mayotte, avec des rejets en mangrove d'eaux usées domestiques prétraitées, ont permis de caractériser la sensibilité aux polluants de certaines espèces de crabes. Des comptages ont révélé par exemple une diminution du nombre de terriers sur certaines zones impactées par rapport aux zones témoins. Ce type de résultat

est intéressant à plusieurs niveaux. Il apparaît, en premier lieu, comme un signal du point de vue de la conservation des espèces de crabes dans les zones littorales tropicales fortement habitées, même si les espèces concernées ne sont pas menacées d'extinction à l'échelle mondiale. Il est également un signal à prendre en compte concernant le fonctionnement de l'écosystème, car les crabes sont un « maillon » important dans la dynamique de la bioturbation. Enfin, considérant les services écosystémiques offerts par la mangrove et notamment son rôle dans la dépollution, il est capital de tenir compte de l'évolution des effectifs de crabes et de leur diversité. C'est grâce à leurs terriers que les eaux et les nutriments qu'elles contiennent s'infiltrent dans les sédiments de mangrove dont la porosité naturelle est généralement très faible.

La surveillance des populations de crabes apparaît donc comme une donnée importante pour la caractérisation de bon fonctionnement des mangroves en général, et dans le suivi d'un processus de dépollution utilisant cet écosystème en particulier.



Crabe près de son terrier, dans lequel il va enfouir la feuille de palétuvier qu'il vient de saisir dans ses pinces.

Si les terriers semblent participer au processus de dépollution des mangroves, les chercheurs se questionnent sur les capacités des crabes à survivre, ou non, dans de tels écosystèmes pollués. Sans parler des effets létaux directs de polluants présents à haute dose, il a été observé qu'un apport récurrent d'eaux douces enrichies en composés azotés et phosphorés conduit à un désordre physiologique chez certains crabes. La respiration et la régulation de la balance hydrominérale sont notamment des processus perturbés par ce type d'apport. Les faibles salinités et la présence d'ammonium dans ces eaux apparaissent comme les principaux responsables du déséquilibre physiologique des crabes. Reste cependant à déterminer si ces

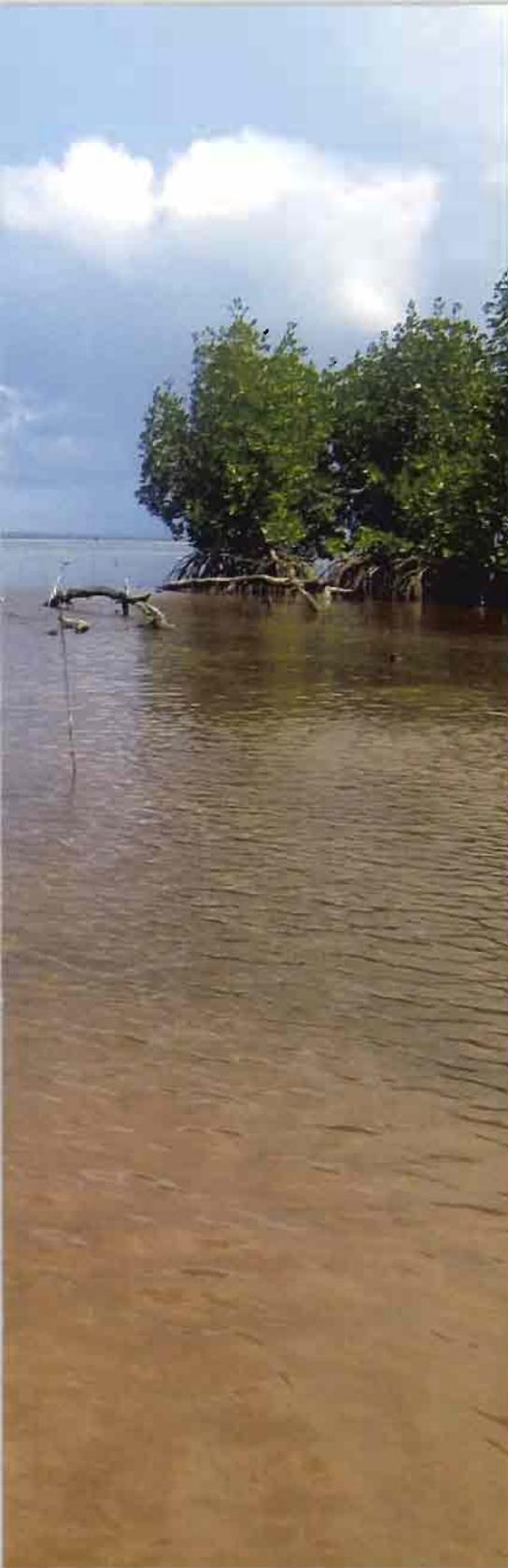
dérèglements provoquent la mort des individus, ou simplement leur déplacement vers des zones non polluées.

Aujourd'hui, peu d'outils existent pour décrire l'état de santé des mangroves. Certains paramètres tels que la productivité végétale sont aisés à mesurer mais délicats à interpréter. Les quantités de crabes présents dans les différents compartiments de la mangrove sont facilement mesurables. Des comptages de terriers dans les zones sensibles pourront permettre aux gestionnaires de suivre l'état de santé de la mangrove et ainsi aider à évaluer l'impact de l'homme sur cet écosystème.

5

Des femmes et des hommes en mangrove

Collecte de coquillages dans
un chenal de mangrove,
Papouasie-Nouvelle-Guinée.



Bois, écorce, latex, fruits, fleurs, crabes, poissons, coquillages... La mangrove recèle de nombreux trésors pour qui ose s'y aventurer et sait exploiter ses ressources. Ainsi, certains peuples australiens récoltaient déjà des coquillages le long de ses rivages il y a quatre mille ans de cela, tandis que des peuples amérindiens vécurent au sein même de la mangrove guyanaise pendant des siècles, construisant leurs maisons sur les racines-échasses des palétuviers. Aujourd'hui encore, des millions de personnes à travers le monde vivent ou dépendent de la mangrove pour survivre. Cet écosystème représente un lieu stratégique, à la frontière de deux mondes, offrant la possibilité d'exploiter les richesses des forêts et celles de la mer. La mangrove pourrait même avoir joué un rôle stratégique dans l'expansion humaine durant le paléolithique.



véritable labyrinthe d'arbres étranges et de chenaux de marée, la mangrove s'ancre sur des terres vaseuses dont l'odeur est quelquefois qualifiée de putride. C'est un milieu souvent perçu comme peu accueillant, voire hostile, infesté de moustiques, de dangers et d'obstacles. L'homme pourtant est un élément à part entière de la biodiversité des mangroves et il y a développé une multitude de techniques et de stratégies pour exploiter ses ressources, pour s'y repérer, pour aménager ses cours d'eau et ses terres, voire pour la cultiver ou la restaurer. Et ce depuis des milliers d'années. Localisé sur les littoraux tropicaux, cet écosystème parcourt et traverse une diversité de peuples, de cultures, de modes de vie, de langues, mais également une multiplicité d'enjeux écologiques, socio-économiques et politiques. L'interaction de l'homme et de la mangrove varie ainsi d'une société à l'autre et évolue dans le temps. Cependant, de frappants parallèles cognitifs, comportementaux, technologiques et d'organisation sociale se révèlent au sein des sociétés qui habitent les mangroves à travers le monde.



Une forêt pleine de ressources

Des poissons, des mollusques et des crustacés

La collecte de coquillages est l'activité qui démontre le mieux l'exploitation millénaire et systématique de la mangrove. Les amas coquilliers composés exclusivement ou partiellement d'espèces inféodées à la mangrove se trouvent ainsi éparpillés sur les littoraux des tropiques, et parfois même à plusieurs kilomètres à l'intérieur des terres. Isolés, agglomérés, tassés dans la vase ou la terre, ces dépôts sont de forme et de taille variables. Dans la baie d'Albatross, au nord-est de l'Australie, de spectaculaires monticules composés à 90 % de *Tegillarca granosa*, un coquillage bivalve comestible des mangroves, peuvent atteindre 13 mètres de haut et s'étaler sur plusieurs centaines de mètres. L'âge de ces dépôts australiens oscille entre 4 000 et 350 ans avant notre ère, avec des vitesses d'accumulation variables, et un poids total estimé à plus de 200 000 tonnes !

La pêche est aussi très active dans les innombrables chenaux et étangs naturels de la mangrove. Diverses techniques artisanales incluent la pêche à la main, à l'épuisette, à la ligne et au filet, voire à l'aide de poison. Cette dernière technique, dénommée « pêche à la nivrée », requiert l'utilisation de plantes dites ichtyotoxiques ou toxiques pour les poissons. D'autres impliquent la construction de barrages et la mise en eau de pièges. La chasse ou la pêche du crabe *Scylla serrata*, une activité marchande en expansion dans de nombreux pays d'Asie et d'Océanie (Indonésie, Vietnam, Papouasie-Nouvelle-Guinée) mais aussi à Madagascar – où des élevages sont même mis en place –, permet d'obtenir un revenu modeste mais régulier pour les foyers qui vivent de l'exploitation des ressources de la mangrove. Très demandés, les crabes se conservent plusieurs jours après leur capture, avec des soins simples, et ont une valeur monétaire relativement élevée. En revanche, les coquillages et les poissons nécessitent d'être consommés ou commercialisés rapidement après la prise ou bien requièrent des procédés additionnels pour leur conservation : séchage, salage, fumage ou réfrigération.

 En pirogue dans la mangrove, Indonésie.

FOCUS

Pêche de poisson à l'aide d'un filet maillant semi-fixe, installé en front de mangrove. Région de Bombetoka, Madagascar.



Madagascar : la mangrove de Bombetoka, un espace ouvert aux migrants

À Madagascar, la mangrove de Bombetoka – l'une des plus vastes du pays – offre aux migrants nourriture, revenus et droits d'usage.

À Madagascar, le littoral attire de plus en plus de migrants, chassés de l'intérieur des terres par la sécheresse ou l'insécurité, notamment les vols fréquents de zébus. Mais aucun paysan ne se transforme facilement en pêcheur. La mer est un milieu contraignant, qui exige la maîtrise de techniques de navigation et de pêche élaborées pour assurer une production alimentaire et des revenus suffisants. Dans ce contexte, la mangrove est un milieu nettement plus abordable que les récifs coralliens, abrité, aux eaux calmes, accessible aux petites embarcations de pêche, où les migrants peuvent pratiquer des usages familiaux comme la coupe de bois.

Bombetoka, estuaire du fleuve Betsiboka, abrite la seconde plus vaste mangrove de Madagascar, en aval de la zone rizicole de Marovoay, où travaillent de nombreuses familles de

migrants, et en amont de la ville de Mahajanga (223 500 habitants en 2011), important foyer de consommation de bois et de charbon de bois.

Sur les rives du fleuve, l'installation des villages est conditionnée par la disponibilité en eau douce offerte par les résurgences au pied des falaises. La mangrove (essentiellement *Avicennia marina*) est utilisée pour le pacage des bovins, la récolte de miel, la collecte de soie sauvage et la coupe de bois, sa principale forme d'exploitation. Le bois est alors destiné à la fabrication de charbon, à la réalisation de piquets de clôture ou à la transformation des branches de belle taille et des troncs en bois d'œuvre pour la charpente et les murs des cases. Dans les eaux en bordure de mangrove, les villageois pratiquent une pêche itinérante au filet moustiquaire, sur des fonds de 1 à 1,50 mètre pour la capture de petites



Charbon de bois de palétuviers, conditionné en sac, en attente d'un transport vers les lieux de consommation ou de vente. Région de Mahajanga, Madagascar.

crevettes, ou une pêche semi-fixe opérant à marée montante ou descendante.

Bombetoka abrite également une multitude d'îlots de vase couverts de mangrove. Sur les îlots les plus récents se développent d'année en année des pêcheries semi-fixes sur vasière, la collecte de crabes (*Scylla serrata*), mais aussi des coupes de bois clandestines. Les îlots plus anciens abritent une mangrove mature et plus haute. Les coupeurs de bois laissent en général un épais rideau d'*Avicennia* en bordure de rivage pour masquer leur activité et coupent à blanc les zones de forêts internes aux îlots. Privé d'ombrage, le sédiment se dessèche rapidement. Ces parties déboisées sont des sites privilégiés pour un habitat temporaire et la fabrication de charbon de bois. Plus rarement, une aquaculture artisanale extensive peut y être observée. Celle-

ci repose sur le développement des juvéniles de poissons et de crevettes pénétrant dans les bassins lors des marées de forts coefficients. La durée du séjour sur ces îlots dépend alors des réserves d'eau douce dont peuvent disposer leurs occupants et des premières crues fluviales de saison des pluies.

Pour les familles ne disposant d'aucune terre dans le périmètre rizicole de Marovoay ou dans la zone périurbaine de Mahajanga, ces îlots constituent un véritable espace pionnier. Leur installation leur assure à la fois de la nourriture, des sources de revenus (majoritairement à travers la coupe de bois et la pêche) et le droit foncier du premier occupant.

Des arbres aux multiples usages

Le bois des palétuviers est d'une excellente qualité : durable, résistant à l'eau et à la compression, il possède une haute valeur calorifique et produit peu de fumée. Il est utilisé pour la construction de maisons, de bateaux, dans la fabrication de papier, de mobilier et également pour produire du charbon. Georg Everhard Rumphius, employé de la Compagnie hollandaise des Indes orientales, rapporte, dès le ^{xvii}^e siècle, l'existence d'un commerce très actif de charbon de bois de palétuvier en Extrême-Orient. Mais l'usage des végétaux de mangrove ne se limite pas à l'exploitation du bois : graines, propagules, feuilles, fleurs, fruits, racines, écorce, latex et sève ont de multiples applications et usages alimentaires, médicinaux, cosmétiques, tinctoriaux et horticoles. Par exemple, différentes recettes culinaires existent pour préparer les plantules de *Rhizophora* et de *Bruguiera* dans les îles du Pacifique tandis que l'écorce de *Rhizophora* et de *Ceriops* s'utilise pour teindre et prolonger la durée de vie des filets et des voiles. Quant au latex d'*Excoecaria agallocha*, il est recherché pour ses pouvoirs ichtyotoxiques et pour apaiser les piqûres de guêpe, même si ceux qui le récoltent redoutent la cécité temporaire qu'il peut provoquer ! Toutefois, ces



Maison en mangrove,
sur pilotis ajustés
au battement des
marées, Papouasie-
Nouvelle-Guinée.

usages variés de la flore de la mangrove se raréfient. De nouvelles technologies viennent supplanter la transformation traditionnelle de la flore des mangroves tandis que l'on assiste à une érosion importante des savoirs associés aux usages des palétuviers. De nos jours, nombre de ces usages n'ont plus qu'une valeur historique.

Une vie au cœur de la mangrove

Certains peuples s'installent durablement dans la mangrove. Dans ce cas, plusieurs critères entrent en jeu pour la sélection des espaces habitables : l'accès à l'eau douce et aux ressources de la mangrove, l'installation sur un sol ferme ou susceptible d'être surélevé, la salubrité et la connectivité avec d'autres types d'écosystème. La construction des maisons et des villages s'effectue soit à la lisière de la mangrove, soit au sein même de la forêt de palétuviers, ce qui implique dès lors l'aménagement des terres et l'élaboration de structures adaptées comme des maisons sur pilotis ou des ponts. Toutefois, les hommes et les femmes qui utilisent les ressources de la mangrove ne vivent pas toujours sur place. Certains usagers viennent de loin pour exploiter ces ressources de façon ponctuelle. Certaines familles de pêcheurs sillonnent ainsi la mangrove tout en vivant sur des bateaux de manière saisonnière, comme c'est le cas dans le delta du Mékong au Vietnam ou dans la région des Sunderbans, dans la baie du Bengale. Actuellement, l'érosion du littoral, les pressions démographiques et économiques ainsi que les politiques de gestion et de développement complexifient ces processus d'organisation territoriale dans les mangroves.

Femmes et hommes, à chacun son rôle

La diversité d'usages de la mangrove est souvent accompagnée par une division du travail bien définie entre les femmes et les hommes. Cette caractéristique socio-culturelle est récurrente dans plusieurs mangroves du monde. Sur l'île de Siberut, en Indonésie, la mangrove est un domaine à l'usage presque exclusif des femmes. En charge d'approvisionner leur foyer en protéines, elles y pêchent et en explorent quotidiennement tous les recoins, tandis que les hommes, à partir de l'adolescence,



La côte guyanaise puis brésilienne entre les embouchures des fleuves Approuague (Prouague sur la carte) et Oyapock (Ouyapoque). C'est dans cette région que les derniers Mayé ont été recensés, dans ces « Pays Noyés » qui sont le domaine, encore aujourd'hui, de la mangrove, de la forêt marécageuse et des savanes inondées. M. Bombarde, 1765.

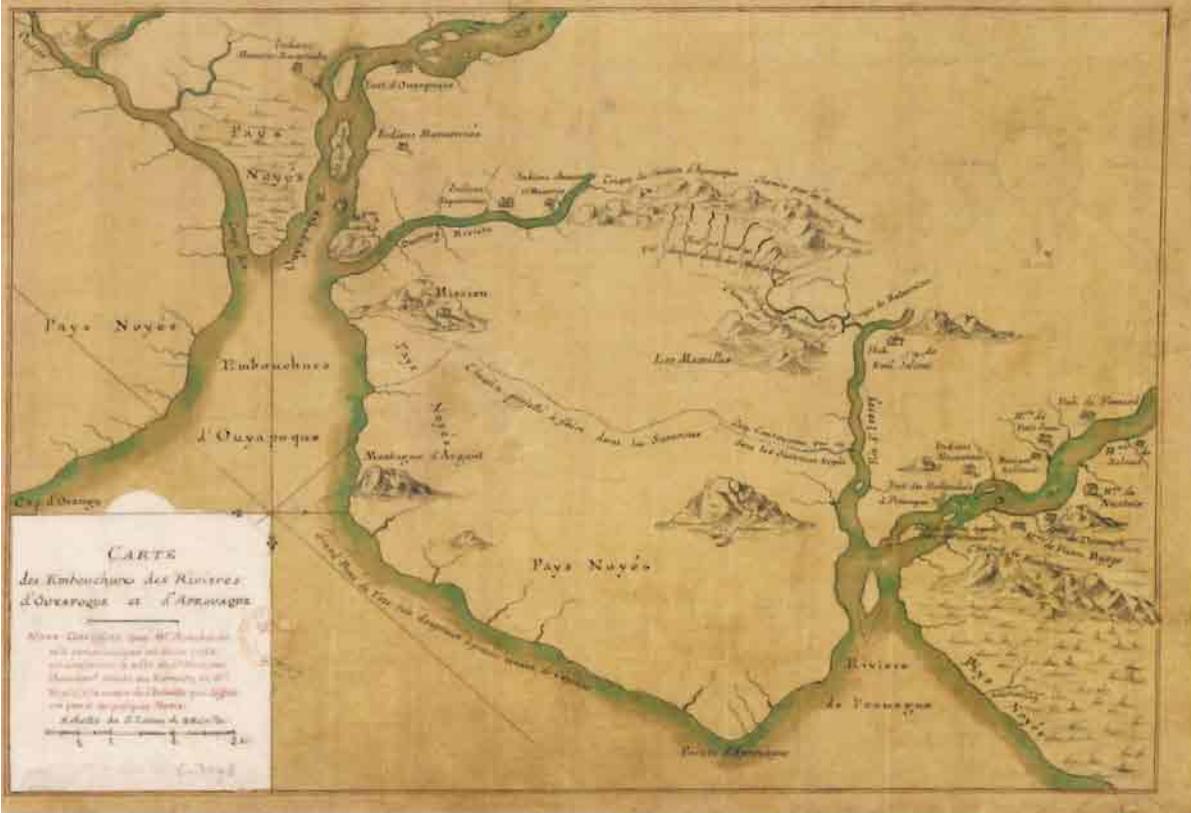
Des maisons dans les arbres

Si la mangrove guyanaise n'est plus habitée aujourd'hui, les Mayé, ancien peuple amérindien, y ont vécu durant plusieurs siècles dans les palétuviers.

Du fleuve Approuague (Guyane) à l'embouchure de l'Amazonie (Brésil), le paysage côtier se décline en une mosaïque de mangroves, de savanes inondées et de lagunes, dominées par quelques rares « montagnes » dont la salubrité a, depuis des temps immémoriaux, attiré les hommes pour leurs habitations, leurs cultures et leurs cimetières à urnes peintes. Aujourd'hui plus personne n'habite les mangroves, certaines évidences historiques permettent d'affirmer que des peuples y ont vécu avant de disparaître en s'intégrant aux actuels Amérindiens ou en se fondant dans la masse des métiés amazoniens, les Caboclos. Les rares éléments dont on dispose à ce sujet, jamais précis démographiquement, proviennent de documents d'archives ou de la tradition orale des actuels Palikur, ethnie arawak savanicole de l'arrière-côte de cette région.

Le plus célèbre des peuples anciens des mangroves de la région reste les Mayé, mentionnés pour la première fois en 1624 par le chroniqueur wallon Jessé de Forest. Enrôlé par une puissante fédération d'Amérindiens dirigée par les Palikur, il participe avec ses

hommes et surtout avec ses armes à feu à une attaque de villages des « Mays, ennemis communs de tous les autres Indiens ». Un de ces villages se compose de quatre maisons collectives, construites sur les racines échasses des palétuviers et dont « l'une avoit 1 000 pieds [plus de 300 mètres] de long ; [...] elles estoient environnées de galeries faites de palmites et fort bien flanquées [protégées] ». En 1690, Goupy des Marets, dans sa relation de voyage aux « Isles d'Amérique et aux côtes de l'Afrique », signale « les Mayez, esclaves des Palicours, qui en font ce qu'ils veulent sans que ces Mayez leur osent rien dire ». En 1698, le marquis de Férolles, gouverneur de Guyane, écrit à son ministre, à Versailles : « Le Cap Orange et l'isles de Conany dans les pays noyés qui s'y rencontrent, [abrite] une nation indienne nommée Mayée ; on n'a jamais pu l'obliger de commercer avec nous. Elle est sauvage comme bestes fauves et n'a pas de demeure fixe, elle se loge le plus souvent dans les arbres. » Tout au long du XVIII^e siècle, le littoral entre l'estuaire du Cassiporé et le Calçoene restera connu sous le nom de « côte des Mayés ».



La carte d'Anville de 1729 mentionne les « Maiez, qui demeurent sur les arbres dans les savanes inondées par la mer ». Ils ne pratiquent pas l'agriculture et vivent de la pêche, de la collecte des tortues marines et d'eau douce, des crabes et de la cueillette, surtout celle des fruits du palmier açai (*Euterpe oleracea*), construisant leurs maisons collectives sur des pilotis naturels dans les palétuviers. Mais leur décroissance démographique est amorcée. En 1747, l'officier du roi Brûletout de Préfontaine note, entre Cachipour et Counani, l'existence d'un petit nombre de Mayé qui refusent toute sujétion et vivent de « graines des bois ». Le recensement de 1787 en mentionne encore quelques-uns établis sur l'Ouassa et l'embouchure de l'Oyapock, dans la dépendance des Palikur. La tradition orale de ces derniers leur attribue la danse Mayapna toujours exécutée de nos jours et les crédite de pouvoirs chamaniques

très puissants. Elle ajoute qu'ils parlaient une langue différente. Il est probable que l'on soit en présence d'une couche de population antérieure aux migrations des grandes ethnies karib, arawak et tupi. De petits groupes furent progressivement refoulés vers les zones les moins attractives, et ce peuplement en refuge intercalaire occasionna pour ceux d'entre eux qui l'avaient possédée l'abandon de l'agriculture.

En 1925, l'anthropologue brésilien Curt Nimuendajú recueille le récit palikur de la fin des Mayé : après moult tracasseries, les derniers d'entre eux auraient gagné un lac. « Ils se seraient éteints là, dans leurs maisons sur pilotis, mais leurs âmes hanteraient encore ce cours d'eau sur lequel les Palikur ne naviguent jamais avec aisance. » En 1978, des Palikur nous confient : « On peut parfois entendre le son de leurs flûtes monter du fond du lac. »

s'y aventurent essentiellement pour y prélever du bois d'œuvre. Chez les Tigak de Papouasie-Nouvelle-Guinée, si les femmes et les hommes participent équitablement à la collecte de coquillages et de crabes, ce sont exclusivement les femmes qui commercialisent les produits prélevés dans la mangrove lors du marché hebdomadaire régional. De nombreuses études illustrent ces rapports différentiels des hommes et des femmes au sein de la mangrove. Cependant, une analyse comparative à l'échelle mondiale pour mieux appréhender les déterminants socioculturels et écologiques qui conditionnent ces patrons comportementaux dans la mangrove reste à mener.

Activités, à chacune son rythme

L'organisation du calendrier d'activités est continuellement réévaluée en fonction de processus écologiques et sociaux propres à la mangrove. La lune, les marées, les saisons et la disponibilité de ressources agricoles ou en provenance d'autres écosystèmes influent ainsi sur le choix de l'activité et le lieu de sa réalisation. Par exemple, si les coquillages et les crabes sont disponibles toute l'année, à la dif-



Sur l'île de Siberut au large de Sumatra (Indonésie), les femmes pêchent les coquillages en les localisant à l'aide de leurs pieds nus au fond des chenaux de mangrove.

férence de nombreuses espèces de poissons qui ont une abondance saisonnière, leur accès et le choix de la technique pour leur extraction restent conditionnés par la marée. De plus, la connaissance de la distribution et du comportement des espèces ainsi que des dynamiques locales de pêche et de collecte est un élément déterminant dans le choix du lieu de réalisation de l'activité.

Une empreinte indélébile ?

Les interactions entre les sociétés humaines et la mangrove ont des effets cumulatifs qui laissent leur empreinte dans le paysage, empreinte qui varie en fonction des modes productifs et des systèmes socioculturels en place. Toutefois, à la lumière de l'écologie historique, si le paysage est assimilé à un texte, une simple lecture « épigraphique » ne permettra pas d'en révéler sa complexité. Certaines mangroves peuvent ainsi incarner l'archétype de la forêt sauvage. L'observateur qui se contente de les regarder sans s'aventurer le long de ses chenaux et sans explorer sa forêt pourra alors aisément conclure qu'il a devant lui une « forêt primaire », quasiment intacte. Pourtant, une analyse minutieuse de la forêt révélera, dans ses tréfonds, les empreintes de sociétés humaines.

La conversion et la dégradation récente des mangroves sont aisément visibles et descriptibles par l'imagerie satellitaire. Des recherches alliant géomatique et gestion de la mangrove ont ainsi permis de nombreuses avancées et applications au cours de ces dernières années. Cependant, l'étude de modifications écologiques plus subtiles, générées et étalées sur des milliers d'années d'interaction entre l'homme et la mangrove, reste un champ à explorer. Une meilleure synergie des techniques développées par l'archéologie, l'anthropologie culturelle, la géographie et l'écologie tropicale permettra de préciser les liens et rétroactions existant entre l'influence de l'homme sur les mangroves et des mangroves sur l'homme. On s'interroge par exemple sur l'incidence des activités non intensives sur le paysage des mangroves : comment la collecte, la coupe sélective de certaines essences et/ou la favorisation délibérée de leur développement pour un but concret (stabilisation du trait de côte) façonnent la structure et la composition des mangroves d'aujourd'hui ?

Cultures et urbanisation redessinent le paysage

La sylviculture et les concessions forestières dans les mangroves ont été formalisées par les Compagnies des Indes orientales en Asie, en Afrique et en Amérique pour l'exploitation du bois. Le plus ancien rapport de gestion historique et de plantation de palétuviers date de 1759, dans la région des Sundarbans, au Bangladesh. Un autre exemple, plus récent mais comparable, est celui de Matang, en Malaisie, où la mangrove est cultivée et exploitée pour son bois depuis 1902. Au sud du Vietnam, après les épandages massifs d'agent orange effectués par les Américains durant la guerre, les mangroves de Can Gio ont perdu près de 60 % de leur couvert végétal. À partir de 1974, un important effort de reboisement a été entrepris : environ 21 000 hectares de palétuviers ont été plantés et plus de 18 000 hectares se sont régénérés naturellement. Désormais, les motivations des acteurs pour replanter les palétuviers sont diverses : conservation, utilisation du bois, protection du littoral, stockage de carbone, etc. Si certains projets de plantation et de réhabilitation de la mangrove ont connu un véritable succès, beaucoup échouent par manque de connaissances des spécificités écologiques propres à chaque palétuvier, par une mauvaise gestion, ainsi que par un engagement insuffisant des acteurs et instances administratives aux niveaux local et national.



Le potentiel de conversion des terres de mangrove pour l'aquaculture, l'agriculture et l'urbanisation offre une gamme de reconfigurations spatiales qui génèrent une compétition entre acteurs et usages et soulèvent de nombreux enjeux écologiques, socio-économiques et politiques. Les systèmes de productions halieutique et agricole dans la mangrove varient selon différents degrés de complexité technologique et extractive. L'aquaculture des crevettes a une large tradition en Asie du Sud-Est, mais son impact sur l'écosystème des mangroves est devenu, au cours des quarante dernières années, tout particulièrement dévastatrice, devenant même la cause première du recul des mangroves dans le monde. La production mondiale de crevettes d'élevage est passée de 9 000 tonnes en 1970 à plus de 3 500 000 tonnes en 2012 ! S'il existe des aménagements artisanaux qui ne bouleversent pas l'écologie de la mangrove et forment des étangs naturels où les poissons et les crustacés restent piégés, l'essor vigoureux de la crevetticulture dans la mangrove a entraîné l'extension et l'industrialisation des bassins, d'ailleurs souvent abandonnés après quelques années d'exploitation, lorsque le rendement baisse. Cette forme d'élevage extractiviste a conduit ainsi à la destruction de milliers d'hectares de mangrove.

L'aménagement des terres de mangrove pour l'agriculture, et notamment pour la mise en place de rizières, implique souvent la construction de barrages antisel qui affectent la dynamique naturelle des marées et entraînent une perte conséquente de zones de mangrove. C'est le cas en Basse Casamance, au Sénégal, où une combinaison de périodes de sécheresse prolongées, d'interruption du flux naturel des marées par les barrages antisel et de mauvaise gestion a provoqué une perte de plus de 30 % de la surface des mangroves entre 1980 et aujourd'hui. Mais ce sont les grands barrages hydroélectriques, bien en amont de la mangrove, comme celui de Sambagalou, sur le fleuve Gambie, ou celui des gorges Stieglers, sur le fleuve Rufiji, en Tanzanie, qui font peser une menace de destruction massive sur les mangroves dans leurs deltas respectifs en aval. Enfin, la croissance démographique et l'urbanisation du littoral représentent un grand enjeu d'aménagement territorial pour certaines zones de mangrove situées à proximité des grandes villes. Des études de cas, qui témoignent de la complexité de ce phénomène, existent au Kenya, au Brésil, en Inde et à Porto Rico.

Dans la région de Can Gio, au sud du Vietnam, des reboisements massifs ont été réalisés à la fin des années 1970, après les destructions dues à la guerre.

Le palétuvier *Rhizophora apiculata* constitue l'essentiel des peuplements, associé à *Sonneratia alba* et *Avicennia alba*.

Crevettes, mangroves et satellites, une histoire indonésienne

La culture des crevettes compromet la gestion durable des mangroves, particulièrement en Indonésie. Les satellites à très haute résolution aident à mesurer l'ampleur des dégâts.

Jusqu'à présent, il était assez difficile de rendre compte en détail des impacts des activités d'aquaculture (crevettes et poissons) sur l'appauvrissement de la biodiversité végétale et animale, la pollution des sédiments et des eaux ou encore sur la dégradation des modes de vie des populations tirant subsistance de la mangrove. Seuls des ratios entre surface convertie en bassins aquacoles et surface de mangrove étaient fournis par l'analyse d'images satellitaires à moyenne résolution spatiale, dont la taille des pixels au sol (supérieure à 5 mètres) ne permettait pas toujours de discriminer avec fiabilité la nature du terrain. Les années 1980 et 1990 ont vu les bassins de crevettes se développer en Indonésie malgré une rentabilité limitée à quelques années. Des milliers d'hectares de bassins ont été abandonnés depuis et des programmes de plantation de palétuviers ont alors été réalisés pour compenser la destruction initiale de la mangrove. Mais le succès ou l'échec de ces programmes dits de restauration restaient non documentés. Or, depuis 2001, des images de résolution spatiale métrique et submétrique sont acquises par plusieurs satellites. Celles-ci permettent d'avoir un regard plus fin sur les processus de transformation des régions de

mangroves soumises aux pratiques d'aquaculture et, plus particulièrement, de crevetticulture. Par simple observation visuelle, la nature de chaque unité de surface (bassins, digues, infrastructures, végétation, cours d'eau, etc.) peut être identifiée et permet d'obtenir une première évaluation de l'ampleur des transformations passées sur les régions affectées avec une précision de l'ordre du mètre carré.

L'observation satellitaire à très haute résolution spatiale (THRS) permet, par ailleurs, de rendre compte de l'évolution des superficies de mangroves, plantées ou en reprise naturelle, au sein de chaque bassin de crevettes abandonné. Les plantations de palétuviers peuvent être différenciées des forêts naturelles de mangrove en raison d'une réponse de signal satellitaire plus homogène. Au sein de chaque bassin aquacole, ces images THRS permettent de détecter, suivre et mesurer la date de mise en place, l'expansion et le taux de mortalité des plantations réalisées après abandon de l'élevage de crevettes. Les résultats obtenus sur plusieurs régions d'Indonésie montrent une grande variabilité du taux de mortalité d'un bassin à l'autre, et ce dès les plus jeunes stades de croissance. L'analyse des images THRS et les campagnes de terrain suggèrent pourtant une



Jeune plantation de *Rhizophora* dans un bassin aquacole abandonné. Estuaire de la rivière Perancak, Bali, Indonésie.

forte capacité d'expansion et de colonisation naturelle des palétuviers quand des ouvertures dans les digues existent, même dans les aires plantées. Enfin, il s'avère que les plantations sont réalisées au détriment de tout bon sens écologique, c'est-à-dire avec une trop forte densité et trop souvent avec des palétuviers de la famille des *Rhizophoracées*, plus faciles à planter, sans considération pour les espèces natives dominantes de la région. Bref, le fonctionnement des estuaires de mangrove continue à être fortement perturbé, avec un risque croissant de déclin des plantations monospécifiques de palétuviers et une absence de régénération des espèces locales.

Les mangroves naturelles en Indonésie ont payé un lourd tribut à l'aquaculture. Le manque de considération environnementale et la vision à court terme des politiques de gestion côtière font des activités industrielles d'aquaculture un risque majeur pour le devenir des environnements de mangrove et des populations de ces littoraux. Une prise de conscience rapide et internationale est nécessaire pour assurer le futur de ces mangroves.

LA SITUATION DES MANGROVES EN INDONÉSIE

L'Indonésie a détruit 8 000 km² de ses mangroves. La disparition n'est pas uniforme au travers de l'archipel indonésien puisque sur l'île de Java, 75 % de la superficie des mangroves a été perdue contre 3 % dans les provinces indonésiennes de Papouasie en Nouvelle-Guinée occidentale. Avec une espérance d'exploitation limitée à cinq ans environ en raison des difficultés à gérer les épidémies virales, les pratiques extensives et intensives d'aquaculture sont peu durables ; elles sont le premier facteur de recul des mangroves indonésiennes (devant les plantations de palmiers à huile). Et ce sont près de 6 000 km² de mangrove qui pourraient encore être détruits dans le cadre d'un plan d'extension de la crevetticulture, ne prenant pas en compte dans ses coûts celui de la destruction des services écosystémiques rendus par les mangroves. Les régions littorales, encore presque intactes, des provinces de Papua et de Papua de l'Ouest risquent d'être les prochaines impactées.

Exploitation ou conservation, de quels droits ?

Les formes d'appropriation et de gestion des mangroves s'inscrivent dans un contexte d'usages et de transmission historique, ainsi que dans un antagonisme entre politiques de conservation et priorités de développement. D'une part, la variabilité des systèmes d'appropriation communautaire de l'espace de la mangrove et les droits coutumiers d'accès aux ressources se déclinent selon différentes formes d'organisation sociale et de spécificités culturelles, qui varient dans le temps et dans l'espace. D'autre part, bien que les mangroves relèvent du domaine public maritime (c'est le cas des mangroves ultramarines françaises notamment) ou soient un bien public de l'État (comme certaines mangroves du Vietnam, d'Indonésie et d'Équateur, où l'exploitation n'est autorisée que sous forme de concessions), des individus, des clans, des communautés, vivant ou non dans la mangrove, revendiquent des droits fonciers et des droits d'usage. Désormais, l'imbrication entre droits étatiques et droits coutumiers, la montée d'enjeux socio-économiques et écologiques auxquels le littoral est confronté et les multiples formes d'utilisation des produits et de l'espace de la mangrove conduisent à l'émergence de compétitions entre les usages et de conflits entre les acteurs.

La perception et les attitudes face à la mangrove évoluent et conditionnent les formes de gestion et de valorisation. Historiquement et géographiquement, la mangrove a été perçue de manière ambivalente par l'Occident : forêt hautement productive (pour son bois) pour les Compagnies européennes des Indes orientales, elle fut considérée comme un terrain vague et insalubre durant une grande partie du xx^e siècle. Parallèlement, la notion de « bonification des terres », qui génère de l'emploi et « valorise » l'espace, a permis – et permet encore – de justifier d'importantes conversions de zones de mangrove – pour la culture des crevettes, du riz, d'huile de palme et pour le bétail ou l'urbanisation – en Asie du Sud-Est, en Afrique et en Amérique latine. Enfin, reconnue au cours des dernières décennies pour ses multiples services écosystémiques, l'importance des mangroves ne fait plus de doute. Pourtant, un décalage important entre discours et pratiques, savoirs scientifiques et politiques de gestion, demeure enraciné au sein des mangroves. De ce fait, sa gestion oscille aujourd'hui entre la conservation totale et la transformation totale, en passant par une multiplicité de formes et tentatives de gestion communautaires, participatives et intégrées, qui peinent à aboutir et à être acceptées. Une seule certitude : la surface décline de façon importante, et il est urgent d'agir.

Je compris soudain que Texaco n'était pas ce que les Occidentaux appellent un bidonville, mais une mangrove, une mangrove urbaine. La mangrove semble de prime abord hostile aux existences. Il est difficile d'admettre que, dans ses angoisses de racines, d'ombres moussues, d'eaux voilées, la mangrove puisse être un tel berceau de vie pour les crabes, les poissons, les langoustes, l'écosystème marin. Elle ne semble appartenir ni à la terre, ni à la mer un peu comme Texaco n'est ni de la ville ni de la campagne. Pourtant, la ville se renforce en puisant dans la mangrove urbaine de Texaco, comme dans celle des autres quartiers, exactement comme la mer se repeuple par cette langue vitale qui la relie aux chimies des mangroves. Les mangroves ont besoin de la caresse régulière des vagues ; Texaco a besoin pour son plein essor et sa fonction de renaissance, que la ville le caresse, c'est-à-dire : le considère.

Patrick Chamoiseau, *Texaco*, 1992.

Sous les palétuviers, la vase !

Les politiques de reboisement survalorisent la forêt et la séquestration du carbone. Mais le sol vaseux et ses richesses sont tout aussi importants pour les populations locales.

Tandis que des experts internationaux et des politiques mettent en avant l'importance des forêts de mangrove comme puits de séquestration du carbone et promeuvent de vastes campagnes de reboisement des palétuviers, de nombreux usagers locaux perçoivent les mangroves comme des marais maritimes, aux multiples valeurs et usages associés. Ainsi, au-delà des palétuviers et sous leurs racines, le lourd sol vaseux ou *poto-poto*, quotidiennement enrichi par la marée, est le support de nombreuses ressources : crabes, coquillages et crevettes, mais aussi sel, pâture, riz, etc. Dans de nombreuses régions du monde, ces marais sont des espaces aménagés de longue date, contrôlés par des communautés locales, avec des droits d'usage et d'accès. Or, de nos jours, ces droits sont remis en cause par des politiques publiques qui balancent entre sanctuarisation, restauration, reforestation et exploitation.

Le peuplement ancien et l'existence de riches civilisations des marais dans plusieurs régions à mangrove ont longtemps été méconnus, voire

engloutis. Aujourd'hui, ces régions au passé glorieux, à la forte densité de population, au système d'usages multiples, sont touchées de plein fouet par la globalisation. Le changement climatique, l'exode rural des jeunes, l'arrivée de nouveaux usagers aux pratiques extractivistes, la marchandisation de la nature comptent parmi les principaux facteurs de remise en cause des structures anciennes de contrôle du terroir.

Face au recul alarmant des forêts de palétuviers, et compte tenu de la prise de conscience des multiples services associés aux mangroves, des projets de grande envergure de reforestation sont lancés dès les années 1980. Avec les accords de Kyoto puis la COP21, dans un contexte de lutte contre le changement climatique, ces politiques connaissent un regain d'intérêt dans la mesure où les mangroves sont considérées comme de simples usines à carbone. Ainsi, le programme « Plante ton arbre ! », basé sur un partenariat entre une ONG sénégalaise – Oceanium – et un ensemble de bailleurs de fonds, est lancé en 2006 dans l'estuaire de la Casamance et, en 2008, dans le delta du Saloum, au Sénégal,



Retour des femmes au chantier de transformation des coquillages à Niodior, dans le delta du Saloum, Sénégal.

dans le cadre du projet REDD+ (Réduction des émissions dues à la déforestation et à la dégradation forestière).

Entre 2006 et 2013, près de 7 millions de propagules de palétuviers (*Rhizophora*) ont ainsi été plantées sur quelque 14 000 hectares. Plus de 300 000 villageois ont été mobilisés. Si ce projet a eu une remarquable médiatisation et a fait prendre conscience de l'importance des mangroves, il est en revanche loin d'avoir atteint les objectifs escomptés, notamment restaurer la biodiversité de la mangrove. Il n'a pas (encore ?) livré de crédits carbone et s'est soldé par de vives critiques de la part de certains usagers, désormais privés d'accès à leurs sites traditionnels d'exploitation, en particulier les femmes qui ramassent les coquillages sur les fonds vaseux.

Les campagnes de reboisement, en privilégiant le palétuvier par rapport à la vase, suscitent de nombreuses interrogations sur leur légitimité écologique et socio-économique. Outre les fréquents échecs de la reforestation assistée,

ces campagnes conduisent à modifier le statut de la mangrove : les lots reboisés, interdits à tout usage, sont concédés aux compagnies privées pour un bail emphytéotique d'au moins trente ans, lésant les ayants droit traditionnels. Ces politiques apparaissent bien souvent non durables et injustes.

À la reforestation mono-espèce, il faut privilégier la restauration des conditions de recolonisation des atterrissements vaseux par la forêt. Aux interventions sectorielles et exogènes, il faut privilégier des actions inclusives et intégrées, prenant en compte tous les acteurs, tous les services et disservices (causant des effets perçus comme négatifs) et leurs interactions, et cela à diverses échelles spatiales et temporelles. Les initiatives locales de valorisation des produits tirés de la mangrove apparaissent comme une des voies pour concilier conservation de la biodiversité et développement local.

Collecte d'huîtres de
mangrove, Parc National de
Xuan Thuy, delta du Fléuve
Rouge, Vietnam.







**Mangroves
imaginées,
de l'ombre
à la lumière**



M

algré le savoureux duo de Pauline Carton et René Koval chantant la douceur de batifoler sous les palétuviers

roses, il faut bien reconnaître qu'aux yeux des Occidentaux l'image longtemps dominante de la mangrove est celle d'une forêt marécageuse à la boue fétide, aux eaux croupissantes, aux frondaisons sombres et épaisses, infestée de moustiques, peuplée de bêtes sauvages. Toutefois, de nos jours, la mangrove, fragile et menacée, est sublimée, tel un jardin rêvé et esthétisé.

Un milieu malsain et hostile pour les explorateurs

Les premiers explorateurs portugais de la fin du XV^e siècle sont subjugués par la nature exubérante des mangroves et rapportent le témoignage de littoraux riches et densément peuplés. Néanmoins, la plupart des voyageurs, surtout à partir du XVIII^e siècle, sont frappés par cette végétation, certes fascinante, mais impénétrable et malsaine. Dans une lettre adressée à Colbert, l'explorateur Nicolas Villault de Bellefond décrit le voyage effectué le long des côtes de Guinée en 1666 - 1667 : « Les Isles sont bordées de certains arbres, dont les branches à leur pointe ne se passent pas l'une l'autre ; mais les jettons tirent bas et lors qu'ils ont touché ou l'eau, ou la terre, y reprennent racine ; et par ce moyen font une haye quelque fois épaisse de dix à douze pas [...]. Toutes ces côtes sont bordées de grands arbres, la terre en est fort basse, grasse et arrosée par quantité de ruisseaux, qui en rendent l'air si mauvais que peu de Blancs y passent sans y être malades. » Dans les encyclopédies universelles du XIX^e siècle, les références ne manquent pas sur ces forêts littorales inextricables, « véritable muraille de palétuviers soudés les uns aux autres par un fouillis de lianes », à la « pestilence lourde de fièvres paludéennes », « centre de répulsion pour la vie humaine ». Parmi d'autres relations de voyage, citons encore celle en 1714 du père missionnaire Godefroy Loyer à propos du royaume d'Issigny sur la côte des Graines (qui correspond aujourd'hui à la Sierra Leone et au Liberia) en Afrique : « Ces lieux aquatiques rendent le pays impraticable aux Blancs qui n'y sauraient vivre longtemps à cause de la malignité des exhalaisons de cette terre, presque toute l'année imbibée d'eau. » Deux préjugés tenaces à l'égard des mangroves perdurent ainsi : sa malignité et son hostilité.

Tombeau de l'homme blanc en Afrique de l'Ouest, baigne en Guyane et en Floride, enfer vert et humide en Indochine, telles sont les désignations courantes de la mangrove à l'époque coloniale. Il est vrai que les colons européens, avant les progrès de la médecine, ne survivaient guère plus de quelques mois dans ces marais, touchés de plein fouet par les fièvres dues aux miasmes de ces zones humides. Jean-Baptiste Labat, père missionnaire, explique en 1742 qu'il est impossible de dormir près de la mangrove tant « il sembloit que tous les atomes de l'air se fussent

convertis en moustiques, maringouins et autre espèce de bigaille ». En 1973, la Sierra Leone battait médaille en l'honneur de l'anophèle, meilleur agent anticolonialiste ! Pourtant, d'après les épidémiologistes, la prolifération des moustiques n'induit pas forcément une forte prévalence du paludisme. De fait, *Anopheles melas*, qui prédomine dans l'eau saumâtre des chenaux de marée, n'en est pas un très bon vecteur. En revanche, les politiques coloniales d'aménagement hydro-agricole favorisent les collections d'eau douce et concourent à la prolifération d'espèces d'anophèles, vecteurs du paludisme.

Le second préjugé tient au caractère sauvage et inhospitalier de ces littoraux et de leurs habitants. Ces marais impénétrables ne sauraient être colonisés que par des barbares. Les explorateurs espagnols, qui veulent accoster en Floride du Sud, sont repoussés par les flèches des Indiens à la réputation de redoutables chasseurs. En Afrique de l'Ouest, telle est également la réputation des groupes dits minoritaires des mangroves, belliqueux et réfractaires à toute pénétration étrangère, contrairement aux groupes majoritaires de l'intérieur, si affables qu'ils deviennent les intermédiaires privilégiés des traitants européens. Sous la plume des Occidentaux, le glissement est facile de la marginalité spatiale à la marginalité sociale des mangroves, de la malignité de l'environnement à la malignité des populations.

Les mangroves, isolats aux conditions de vie difficiles, auraient servi de refuge à des populations minoritaires : esclaves rebelles et descendants d'esclaves (les Noirs Marrons des Antilles, de Colombie et de Guyane), paysans refoulés vers les côtes par des groupes hiérarchisés et militarisés, tels les Sakalava de Madagascar, ou encore les paysans-pêcheurs des Rivières du Sud – région littorale s'étendant du Sénégal à la Sierra Leone –, fuyant les armées des peuples étatisés et islamisés peuls. Toutefois, l'hypothèse de paysanneries refoulées et bloquées dans leur isolat et le caractère intrinsèquement contraignant des marais sont remis en cause

66

Et allant toujours plus loin, ils virent de nombreux Noirs de ce pays dans des pirogues à la fois dans le fleuve et la mer, avec des flèches empoisonnées et ils tuèrent tous les chrétiens.

99

Diogo Gomes, 1456.

par les recherches en sciences sociales conduites sur ces milieux. Il n'empêche que le qualificatif d'aire-refuge pour la mangrove n'est pas totalement abusif : pour certains groupes socioculturels – les Noirs Marrons des littoraux pacifiques – et à certaines périodes – disettes, insécurité, conflits –, la mangrove a servi de refuge. Elle a même servi de refuge aux navires négriers pourchassés par la marine française ou anglaise, après l'abolition de l'esclavage !

“

Le chef-lieu est surtout des plus malsains par suite des nombreuses mares stagnantes qui se trouvent en pleine ville et au-dessous des maisons construites sur pilotis situées dans la partie dénommée ironiquement “Cité de Venise”.

Secrétariat du gouvernement,
2^e bureau, dans un rapport intitulé
*Postes malsains ou dangereux.
Indemnités de cherté de vivres établi sur
la Cochinchine française en 1911.*

”

signifie la condamnation inexorable d'un Européen au moins sur 50, en deux ans de séjour moyen et parmi une sélection de sujets [...], on comprendra la détestable réputation qu'avait acquise en France le climat de la Cochinchine. »

Forte de sa mission civilisatrice, l'administration coloniale a pour objectif de transformer ces forêts dans la mer, impénétrables et improductives, en un domaine drainé, défriché et assaini. Ces grandes entreprises ont des visées tout autant hygiénistes qu'utilitaristes : il s'agit de conquérir et convertir (au sens propre comme figuré) à la fois les hommes et la terre, mais aussi de moderniser les techniques

et d'intensifier la production en riz et canne à sucre. Ces conceptions coloniales, productivistes et réductrices de la complexité des réalités locales, dominent encore dans les rapports dressés par les ingénieurs et opérateurs du développement des années 1960-1970 : « La mangrove est un milieu malade et pathogène, la science occidentale va le soigner. Mais peu de remèdes sont avancés » (A. Gilloire, 1978). Force est de reconnaître que la plupart des transferts technologiques se soldent pourtant par des échecs, dont la responsabilité incomberait aux contraintes du milieu et à la résistance des paysans aux changements !

Un milieu fascinant à protéger pour l'équilibre des communautés humaines

La répulsion que suscite la mangrove sur les navigateurs et commerçants de l'Ancien Monde, et qui est encore largement partagée de nos jours par les étrangers à ce milieu, n'a d'égal que la fascination qu'elle exerce sur ceux qui n'ont eu de cesse d'en percer les mystères, des premiers explorateurs aux naturalistes. L'intérêt scientifique pour cette frange littorale s'est ainsi maintenu de l'Antiquité (la plus ancienne référence date de 305 avant J.-C.) à nos jours, renouvelé et amplifié depuis les années 1960 tant les enjeux économiques et écologiques sont importants, et dramatiquement médiatisés au tournant du siècle avec les catastrophes engendrées par les tsunamis et cyclones dans les pays du Sud-Est asiatique. En 1971, la Convention internationale relative aux zones humides est signée à Ramsar, en Iran, officialisant le revirement des attitudes vis-à-vis de la mangrove et sa mise en patrimoine. C'est ainsi que 279 sites de mangrove bénéficient aujourd'hui du label Ramsar, pour une superficie totale de plus de 32 millions d'hectares. À noter que parmi ceux-ci figurent 8 sites des territoires français ultramarins (Antilles, Guyane, Mayotte, Europa). De nombreuses autres mangroves sont aussi protégées par différents statuts : parc régional ou national, réserve naturelle (comme celle des marais de Kaw, en Guyane, qui couvre 94 700 hectares et représente la plus grande zone humide protégée de France), réserve de biosphère (site de Can Gio, au Vietnam) ou label de patrimoine mondial de l'Unesco (comme la réserve des Sundarbans, la plus grande forêt de mangrove au monde partagée par le Bangladesh et l'Inde, ou le delta du Saloum, au Sénégal).

Une forêt inspirante pour les écrivains et les poètes



*La mangrove semble de prime
abord hostile aux existences.
Il est difficile d'admettre que,
dans ses angoisses de racines,
d'ombres moussues, d'eaux
voilées, la mangrove puisse
être un tel berceau de vie pour
les crabes, les poissons, les
langoustes, l'écosystème marin.*

Texaco, Patrick Chamoiseau.



La mangrove occupe également une place ambivalente dans les arts. Elle nourrit ainsi la littérature, notamment caribéenne, de métaphores. Pour Maryse Condé, « on ne traverse pas la mangrove. On s'empale sur les racines des palétuviers. On s'enterre et on étouffe dans la boue saumâtre » (*La Traversée de la mangrove*). Pour cette auteure comme pour Patrick Chamoiseau, la fluidité culturelle créole est à l'image de la mangrove mouvante. Elle se caractérise par une itinérance salutaire, un exil qui nourrit, un nomadisme créateur. Pour l'individu comme pour la société, se perdre dans la mangrove, s'y enliser, ouvre sur de nouveaux horizons.

La mangrove sert de cadre oppressant et mystérieux à des romans noirs comme à des films policiers. André Schwartz-Bart, en 1972, dans *La Mulâtresse Solitude*, évoque « une contrée où se mêlaient les eaux claires d'un fleuve, les eaux vertes d'un océan, les eaux noires d'un marigot ». De son côté, Gilberto Freyre, en 1937, dans *Nordeste*, met en scène la « bourbe à palétuviers [...] qui n'est presque plus de la terre, tant elle est visqueuse, molle et indécise, tant elle laisse l'eau y pourrir tiges et racines ». Les pénitenciers les plus redoutés ne sont-ils pas situés dans les marais putrides d'arrière-mangrove de Guyane ou des Everglades, en Floride ? Combien de films américains des années 1950-1960 ont-ils montré de malheureux esclaves qui, après avoir fui les plantations et trouvé refuge dans la mangrove, se sont trouvés piégés par les eaux croupissantes et les frondaisons sombres et épaisses des palétuviers ? Combien d'autres dénoncent-ils les borbiers du Sud-

Vietnam dans lesquels s'enlisent les soldats américains ? Et pour compléter ce sinistre tableau, faut-il rappeler que les mangroves sont réputées être le lieu de toutes les contrebandes et cultures illicites, comme celle du chanvre ? Ces prisons vertes et humides peuvent néanmoins être valorisées et valorisantes pour les héros des temps modernes.

En contrepoint de ces images fortes et négatives, il faut évoquer les nombreux chants, contes et mythes locaux, qui exaltent la douceur de vivre dans la mangrove et ses multiples ressources à portée de main, alors que, bien souvent, les gens de la mangrove tournent le dos à la mer, cet infini imprévisible et dangereux. Chez les Niominka du Saloum, au Sénégal, un chant célèbre la pêche et la collecte des coquillages dans la mangrove.



*Cosaani gnominka ween no
maaga ngalaa ; rewe uskaa,
goorwe in wa mbaalik.*



De nos jours, la mangrove, fragile et menacée, est magnifiée, à l'image de celle de l'île de Voh de Nouvelle-Calédonie en forme de cœur, photographiée par Yann Arthus-Bertrand. Si les moustiques n'ont pas disparu, ni les bêtes dites sauvages, les touristes parcourent ses bras de mer, admirant les vols d'ibis rouges, loin au-dessus des palétuviers. Dans les images, comme dans les discours, domine désormais une vision positive de la mangrove, rendant de multiples services ou contributions à la planète comme aux humains, et justifiant ainsi sa protection.

« Les Niominka aiment circuler dans la mangrove en pirogue ; les hommes pêchent, quand les femmes récoltent les coquillages », chant recueilli auprès de Dior Diouf en 2015.



En quête d'équilibre...





Contraints par la dynamique sédimentaire côtière, les variations du niveau de la mer, les événements cataclysmiques et les activités humaines, les paysages de mangrove ne cessent de se transformer. Certaines mangroves disparaissent ainsi naturellement en quelques mois, pour mieux réapparaître plus tard. D'autres, à l'abri de la houle, restent relativement stables durant des décennies, accumulant dans les sédiments qui les portent les vestiges de leur histoire et de leur exploitation passées. Les satellites mais aussi les drones sont des observatoires privilégiés de ces transformations et aident les chercheurs à identifier et décrire les mécanismes mis en jeu dans ces métamorphoses. Des informations précieuses pour déterminer l'histoire, la dynamique actuelle, et anticiper les changements à venir de ces forêts maritimes.

Les espaces littoraux où la mangrove parvient à se développer correspondent à des milieux extrêmes pour les organismes terrestres, en raison non seulement de leurs caractéristiques chimiques (sédiments salés et peu oxygénés) et mécaniques (substrat instable, inondation périodique), mais aussi de leur forte variabilité dans le temps et dans l'espace. La mangrove doit en effet faire face à des événements perturbateurs de grande ampleur, naturels ou provoqués par l'homme, qui bouleversent les fragiles équilibres entre les organismes et leur environnement. Soumise aux assauts de la mer, aux vents violents, et, surtout à la volonté toujours plus impérieuse des communautés humaines de s'approprier les espaces côtiers et leurs ressources, cette forêt littorale se déplace et se déforme au fil des siècles, en réponse aux aléas climatiques et aux aménagements côtiers.

Îlot de *Rhizophora mangle* qui se maintient sur un haut-fond récemment submergé, isolé du front actuel de la mangrove. Guadeloupe.



Face à la hausse du niveau de la mer

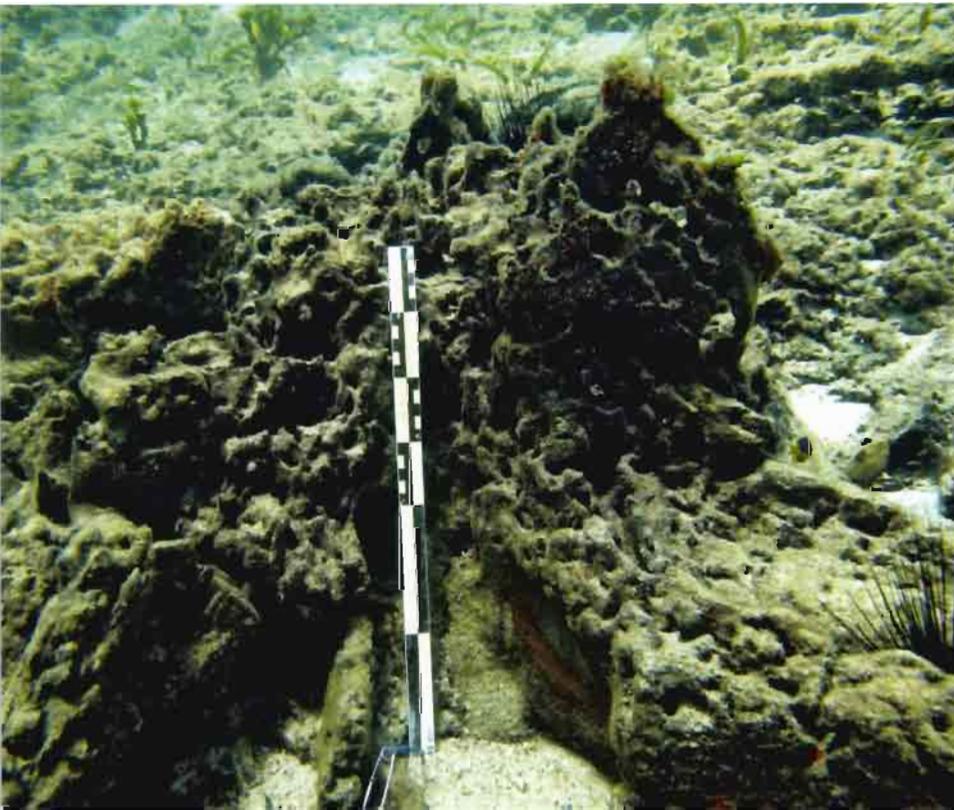
Certes, les palétuviers sont équipés pour vivre les pieds dans l'eau, mais il existe une limite à tout. Lorsque la hauteur moyenne d'inondation devient trop importante, elle ne permet plus l'établissement de nouvelles plantes, et le système racinaire des arbres (pourtant en partie aérien) ne peut plus s'oxygéner suffisamment. La mangrove bat alors en retraite. À l'inverse, lorsque le niveau moyen de la mer diminue, la mangrove perd sa suprématie face à la végétation de terre ferme ou à la forêt marécageuse tandis qu'elle conquiert du terrain sur la mer aux dépens des hauts-fonds, des lagunes et des chenaux. C'est ainsi que les étendues de mangrove ne cessent de se déplacer sur les littoraux tropicaux d'amont en aval et d'aval en amont, notamment au gré des variations multi-séculaires du niveau de la mer.

Une histoire ancienne... et mouvementée

Depuis la fin du dernier maximum glaciaire, soit depuis environ dix mille ans (Holocène), la remontée du niveau des océans se traduit par un recul du trait de côte. Ce recul généralisé, et particulièrement rapide au début de l'Holocène, s'est ralenti au cours des quatre derniers millénaires. Il est, par ailleurs, localement compensé ou accéléré par les mouvements de l'écorce terrestre, qui provoquent l'enfoncement ou l'exhaussement de certains rivages par rapport au niveau moyen de la mer. Aux abords des estuaires de fleuves drainant de vastes bassins-versants où l'érosion est particulièrement active, le transport de grandes quantités de sédiments peut permettre l'édification de bancs de vase côtiers et l'avancée de la mangrove sur la mer. Enfin, les palétuviers ont la capacité de compenser, dans une certaine mesure, l'élévation du niveau de la mer en exhaussant le niveau du sol par le piégeage de sédiments qu'ils produisent partiellement eux-mêmes. En effet, une partie de la matière organique morte produite par les arbres, surtout par leur système racinaire, est conservée sur place en raison de la faible vitesse de décomposition due au manque d'oxygène. L'accumulation de cette matière organique, qui peut être notablement enrichie par des matériaux alluvionnaires, accompagne ainsi l'élévation progressive du niveau d'inondation et peu à peu conduit à la formation de tourbe.

L'identification et la datation au radiocarbone des macro- et microfossiles (bois, feuilles, pollen, ostracodes, foraminifères...) conservés dans la tourbe, mais aussi la présence de strates sédimentaires minérales (argiles, sables) permettent de reconstituer l'histoire du littoral et de son environnement. L'analyse de ces archives permet par exemple de détecter les intrusions marines cataclysmiques, telles que les tsunamis ou les périodes à forte activité cyclonique, par la présence de lits de sédiments grossiers (sables) arrachés aux fonds marins voisins. Les variations d'abondance de la fraction minérale fine (argiles) sont quant à elles liées au régime d'érosion des bassins-versants. Elles peuvent ainsi traduire des modifications du climat ou de l'occupation humaine. Enfin, des changements d'espèces dominantes, attestés par les fossiles, indiquent le plus souvent des variations de salinité associées à des variations du régime hydrologique (niveau et fréquence d'inondation, prédominance marine ou terrestre des écoulements).

L'analyse d'éléments végétaux fossiles permet de reconstituer l'évolution des lignes de rivage et des types de végétation associés. À gauche, une souche de *Pterocarpus officinalis* (forêt marécageuse) en place sur une tourbe fossile à 5 mètres de profondeur dans le lagon témoigne d'un recul du rivage de plusieurs kilomètres au cours de l'Holocène (Guadeloupe). L'identification des grains de pollen de mangrove (*Rhizophora mangle*, *Conocarpus erectus*) et de forêt marécageuse (*Pterocarpus officinalis*) - à droite, de haut en bas - permet de caractériser la succession des milieux (Guadeloupe).



La mangrove tente de résister

D'autres formations végétales côtières produisent également de la tourbe. C'est le cas des forêts marécageuses qui se développent en eau douce ou saumâtre, en amont des marées les plus hautes. Des mangroves peuvent ainsi succéder dans le temps à ces forêts, au fur et à mesure de l'élévation du niveau de la mer et de son avancée vers l'intérieur des terres. Des dépôts organiques, atteignant parfois 10 mètres d'épaisseur, ont été mis en évidence dans les plaines côtières de la région caraïbe. Leur analyse montre la cinétique de leur mise en place, à la vitesse moyenne de 1 mètre par millénaire, ainsi que la dynamique de succession des formations végétales côtières. Lorsque l'élévation du niveau marin est rapide, dépassant la vitesse d'accumulation des dépôts eux-mêmes, la mangrove et les autres écosystèmes côtiers inondables progressent vers l'intérieur des terres, autant que le permettent le relief et les obstacles dus aux activités humaines. La partie de la mangrove la plus en aval disparaît en provoquant le déplacement du trait de côte vers l'amont. L'accélération de la hausse du niveau des mers constatée depuis plus d'un siècle semble avoir initié un processus de « translation » de la mangrove vers l'intérieur des terres, au détriment des écosystèmes côtiers d'eau douce situés natu-



Disparition progressive de la ceinture de mangrove de cet îlot touché par l'érosion, Guadeloupe.

rellement en amont des mangroves, particulièrement en environnement insulaire. Ce phénomène est accentué par l'affaissement du sol de certains espaces côtiers, qu'il soit d'origine naturelle (tectonique) ou anthropique (pompage d'eau ou d'hydrocarbures dans les plaines deltaïques).

Quand les éléments se déchainent

Le tsunami qui a dévasté la Thaïlande en 2004 ou des ouragans intenses comme Nargis, dans le golfe du Bengale (2008), Hugo et Andrew, dans les Caraïbes (1989 et 1992), ont bien montré que la mangrove constituait une barrière naturelle capable d'atténuer l'énergie destructrice de tels cataclysmes à l'égard des systèmes côtiers, des biens et des personnes situés en amont. Une mangrove préservée et suffisamment étendue constitue en effet un écran capable de freiner le déplacement de ces énormes masses d'eau et de limiter les dégâts causés par le charriage de matériaux transportés par les flots (troncs, sédiments...). Cependant, bien que la mangrove protège dans une certaine mesure le trait de côte lors de ces cataclysmes, les palétuviers sont impuissants pour lutter contre l'érosion du rivage engendrée par



des modifications durables de la direction et de l'énergie de la houle ou des courants côtiers. De telles modifications peuvent résulter de fluctuations climatiques périodiques, mais aussi d'aménagements modifiant durablement la géomorphologie côtière. Dans de telles conditions, les sédiments se désagrègent, les arbres sont déchaussés et s'effondrent. La mer peut alors envahir le littoral.

Par ailleurs, si la présence de mangrove atténue les dégâts causés par les tsunamis et les ouragans, ces cataclysmes n'en constituent pas moins de puissants agents destructeurs pour cet écosystème. Ils sont capables de détruire une grande partie de son couvert végétal et de modifier localement la topographie et l'hydrographie du milieu par le transport de sédiments et la reconfiguration des écoulements naturels. En Guadeloupe, trois ouragans majeurs (vents soutenus de plus de 180 km/h) se sont succédé à 35 années d'intervalle. Le dernier (Hugo, 1989) a détruit jusqu'à 80 % de la mangrove, et il a fallu plus de 20 ans pour qu'elle retrouve son état initial. Dans d'autres territoires de la Caraïbe, la durée moyenne de retour de ces cataclysmes est encore plus rapide. Les mangroves de cette région sont donc en perpétuel renouvellement, avec comme conséquence une limitation de la croissance en hauteur des palétuviers. Ainsi, la voûte forestière ne dépasse jamais 25 mètres dans les mangroves des Antilles et de Floride, alors qu'à l'abri des ouragans, comme c'est le cas en Guyane, les mêmes espèces peuvent constituer des peuplements de 40 mètres de hauteur.

Les conséquences de l'élévation du niveau des océans, et celles du changement climatique en général, seront probablement contrastées suivant les régions du monde. Selon les prévisions des climatologues, l'intensification des ouragans devrait concerner surtout le bassin Atlantique. Par ailleurs, l'augmentation des températures devrait permettre l'expansion de la mangrove vers les plus hautes latitudes, comme cela s'observe déjà dans le sud des États-Unis : les épisodes de gel y devenant rares, la mangrove s'étend vers le nord aux dépens des marais littoraux herbacés. En revanche, dans les régions déjà marquées par une forte aridité, l'accroissement attendu des déficits pluviométriques pourrait entraîner une diminution des superficies de mangrove. En effet, un moindre apport d'eau douce dans des sols déjà chargés en sel en raison de la non-compensation de l'évaporation par les précipitations accroîtrait les surfaces de sols nus où la salinité dépasse le seuil de tolérance pour les palétuviers.

 Rétablissement du couvert forestier d'une mangrove quelques années après le passage d'un ouragan dont témoignent les troncs de palétuviers morts, Guadeloupe.

L'accumulation le long de la côte de sédiments du fleuve Amazone conduit à la mise en place de bancs de vase, rapidement colonisés en moins d'un an, par le palétuvier *Avicennia germinans*.
Sinnamary, Guyane.



FOCUS

Le littoral de Guyane, une dynamique hors norme !

Les quantités phénoménales de sédiments rejetés par le fleuve Amazone et mobilisés par les courants marins, la houle et les marées rendent la mangrove guyanaise particulièrement mouvante.

Le littoral de Guyane, colonisé à près de 90% par la mangrove, est soumis à une dynamique hydrosédimentaire particulièrement intense. Le fleuve Amazone rejette dans l'Atlantique des quantités considérables de sédiments (750 millions de tonnes par an), dont une partie (15 à 20 %) est entraînée vers le nord-ouest sous l'action de la houle et des courants marins. Ces matériaux en suspension dans les eaux côtières ou organisés en bancs circulent le long du littoral, de l'embouchure de l'Amazone au Nord Brésil à celle de l'Orénoque, au Venezuela, constituant ainsi sur 1700 km la plus longue côte vaseuse du monde. Ce système est caractérisé par la migration d'importants bancs de vase, pouvant atteindre 40 kilomètres de long, 15 kilomètres de large et jusqu'à

5 mètres d'épaisseur (soit jusqu'à 3 milliards de mètres cubes), et sur lesquels la mangrove se développe rapidement dès qu'ils se consolident et s'accolent à la côte.

La saisonnalité climatique marquée de la région, liée au déplacement de la zone de convergence intertropicale, rythme ces dynamiques à une échelle annuelle. Des travaux récents viennent par ailleurs de démontrer l'implication de l'oscillation nord-atlantique (NAO) dans la fluctuation des surfaces de mangrove en Guyane. Phénomène à la fois atmosphérique et océanique agissant à plusieurs échelles de temps, la NAO module le climat océanique sur le bassin nord atlantique et au-delà. Au niveau de la ceinture tropicale, ce phénomène provoque



L'action de la houle associée à celle des courants marins érode le sédiment, déchausse les palétuviers dont les troncs s'accroissent en front de mer ou sont entraînés au large. La mangrove recule. Littoral du Centre spatial guyanais, Guyane.

une modification du régime des alizés qui vont alors générer des vagues plus hautes et plus puissantes pendant les années où l'indice NAO est positif ou au contraire, moins hautes et moins puissantes quand celui-ci est négatif. Par l'intermédiaire de l'action des vagues atteignant le littoral de Guyane, la NAO a donc été identifiée comme étant le principal moteur de la dynamique des mangroves de Guyane.

L'action des houles est ainsi bivalente, pouvant être néfaste pour la mangrove lorsqu'elle la frappe de plein fouet en érodant son substrat, ou bénéfique lorsqu'elle génère de nouveaux espaces colonisables par les palétuviers. La mangrove détruite d'un côté n'a alors d'autre choix que de conquérir rapidement de nouveaux espaces favorables apparus ailleurs. Lorsque, sous l'action des houles, une nouvelle vasière est formée par accumulation massive de sédiments au niveau de la côte, la mangrove entreprend de coloniser ces vastes espaces. Dans cette course, c'est le palétuvier *Avicennia germinans* qui est le grand gagnant. Sa domination est visible à travers les vastes peuplements quasiment

monospécifiques qu'il constitue en bordure de mer.

Si la houle contrôle principalement la dynamique des mangroves le long de la côte des Guyanes, l'influence de l'amplitude de la marée n'est pas à négliger, même si le marnage reste modéré (l'amplitude moyenne entre basse mer et haute mer est de l'ordre de 2 mètres). La marée intervient moins dans le transport des sédiments que dans la dissémination des palétuviers. Lors de leur fructification, les diaspores, ou fruits vivipares, qui tombent des arbres se fixent rapidement sur place, dans la vase, ou sont reprises par la mer lors de la marée montante. Une fois dans l'eau, celles-ci voguent au gré des courants, qui les dispersent sur toute l'étendue des vasières nouvellement créées, avec une accumulation préférentielle sur les points hauts topographiques. Ces points hauts constituent des sites de colonisation idéaux puisqu'ils sont plus longtemps émergés et présentent des fentes de dessiccation propices au piégeage des diaspores dérivantes.

Cette photo prise par drone (à gauche) montre l'enchevêtrement des chenaux et sillons découpant la vasière ainsi que les jeunes palétuviers nouvellement établis (*Avicennia germinans*). Le modèle numérique 3D (à droite) permet de visualiser les éléments topographiques de cette vasière ainsi que le relief créé par la mangrove pionnière.



FOCUS

Voyage en trois dimensions dans les méandres des vasières

Les chercheurs ont choisi de prendre de la hauteur, avec les drones, pour étudier les vasières des mangroves et reconstituer en 3D toutes les nuances de leur relief.

Les bancs de vase côtiers, découverts à marée basse, ont une surface qui peut montrer une grande variabilité topographique (barres, chenaux, dépressions, pentes variables, microfalaises...). L'évolution dans le temps de ces surfaces peut être très rapide, comme sur les côtes guyanaises où elle est rythmée par l'alternance des saisons sèches et des saisons humides. L'extension des fronts pionniers de la mangrove sur ces bancs est, quant à elle, influencée non seulement par ces variations topographiques qui modulent la durée d'inondation par les marées, mais aussi par

des organismes vivant dans la vase, comme les crabes. L'action de cette faune, notamment le creusement de terriers, modifie la circulation des eaux sur ces bancs et facilite les échanges de matières entre les marées et la vasière. Dans le même temps, les cavités engendrées par cette bioturbation fragilisent la vase de surface qui s'effondre sur elle-même, créant des dépressions connectées en réseau par des chenaux. Cette microtopographie changeante influe ainsi fortement sur la dynamique d'établissement de la mangrove.



L'étude topographique de ces vasières est nécessaire à la compréhension de la mise en place des palétuviers, et plus généralement à celle de la dynamique du trait de côte. Un problème majeur est la difficulté d'y réaliser les mesures *in situ* communément pratiquées dans d'autres milieux. L'accès y est en effet malaisé, et tout déplacement sur le banc de vase entraîne des modifications de sa topographie.

Le développement récent de la technique optique de photogrammétrie et des moyens d'acquisition d'images à haute résolution permet de contourner ces problèmes, en analysant à distance de grandes étendues, sans perturbation physique du site. Il s'agit de construire des orthophotographies (photographies aériennes très précises) et des modèles numériques de reliefs complexes en trois dimensions, et cela à très haute résolution et à moindre coût.

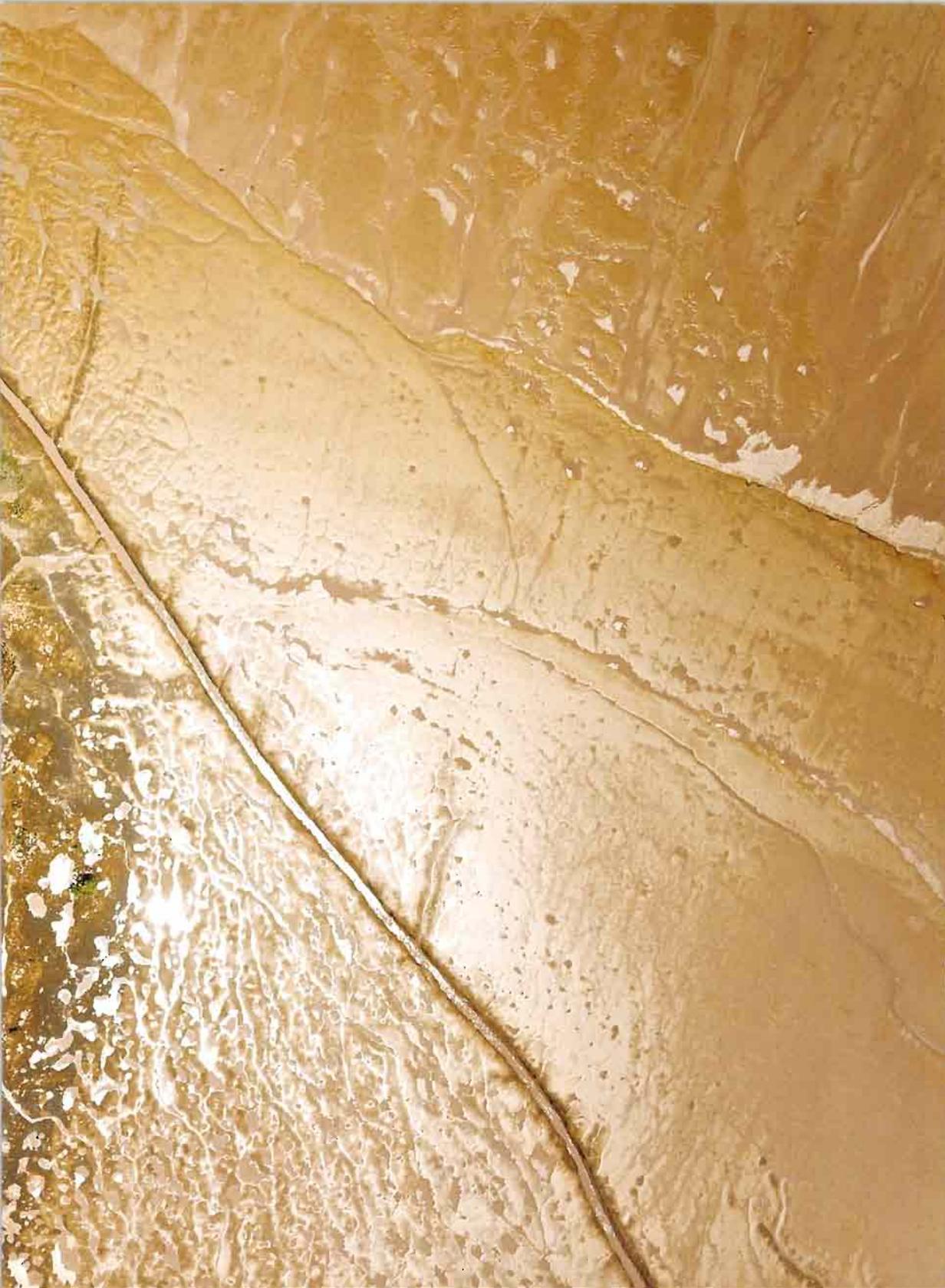
Cette technique a été appliquée en octobre 2015 sur des vasières de Guyane à partir de photographies aériennes prises par drone. La surface couverte est de 1 hectare environ. Le modèle 3D à 1 centimètre de résolution (c'est-à-dire qu'il est possible de voir des formes ayant

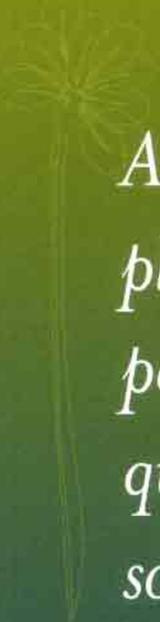
une dimension de 1 centimètre) révèle toute la complexité de la surface de ces terrains : la vasière est entaillée de chenaux plus ou moins étendus, connectant des dépressions marquées. Sa partie la plus élevée est couverte de fentes de dessiccation (craquelures formées à la surface des vasières lorsqu'elles ne sont pas couvertes par la marée pendant plusieurs jours). Grâce à l'humidité qui perdure dans ces microcrevasses entre deux marées, les propagules de palétuviers qui y sont retenues s'établissent avec une meilleure chance de survie qu'ailleurs sur le banc. La précision de l'orthophotographie permet aussi de détecter les terriers de crabes et de déterminer leur taille.

Les résultats obtenus dans cette étude démontrent le potentiel des techniques de photogrammétrie combinées à l'utilisation de drones pour caractériser à une échelle très fine (centimétrique) la variabilité topographique de la surface d'une vasière, pour en identifier précisément les formes et pour mieux caractériser les liens entre la topographie et la colonisation par la mangrove pionnière.



Le long du littoral de Guyane, la mangrove
progressive sur la vase, parcourue de chenaux
de marée plus ou moins importants.
Prise de vue ULM.





*Aussi loin que s'étend le regard, ce n'est plus qu'un banc de vase dont on ne voit pas la fin (...) Nous sentons la pirogue qui se soulève. C'est la vase qui fait soudain le gros dos. Elle ne redescend pas, elle se fige là-haut !
Et nous restons dessus !
Le vent est fort, la vague méchante.
Nous longeons les palétuviers.
Ces palétuviers ! De la fièvre en branches !...*



Albert Londres, *L'homme qui s'évada*, 1928.

Des conflits anciens, un nouvel équilibre nécessaire

Les territoires côtiers offrent à l'homme une multitude de ressources qui l'ont, depuis toujours, poussé à y séjourner ou à s'y établir durablement, en particulier sur les îles. Les premiers témoignages de l'utilisation de la mangrove comme source de nourriture et de bois de feu par les communautés de pêcheurs datent du néolithique. Avec la remontée du niveau marin et la submersion des paléorivages au cours de l'Holocène, une grande partie des traces de cette cohabitation a disparu. Les recherches paléoécologiques menées dans les mangroves des Petites Antilles permettent cependant d'appuyer l'hypothèse d'une sédentarisation de certaines populations amérindiennes dans ces îles il y a plus de quatre mille ans. Cette sédentarisation aurait notamment eu comme conséquence l'extension, au moyen du feu, de vastes étendues herbacées pourvoyeuses de chaume, gagnées en partie sur la mangrove.

Beaucoup plus récemment, la période coloniale a laissé des traces durables dans les paysages côtiers inondables des régions tropicales : creusement de canaux pour le drainage des terres basses et le transport des marchandises (bois, canne à sucre), création d'installations portuaires, défrichements pour la culture du riz ou la mise en place de pâturages... Durant la seconde moitié du xx^e siècle, l'expansion de l'aquaculture intensive et des infrastructures urbaines le long de nombreuses côtes tropicales a causé d'importantes destructions de mangrove, dont la surface mondiale a ainsi fortement reculé en raison de ces activités humaines.

La prise de conscience croissante du rôle de la mangrove dans le maintien de la biodiversité et de la productivité de l'ensemble des écosystèmes côtiers en interaction conduit à des efforts de préservation de plus en plus importants au niveau international. Ces efforts se traduisent par la réhabilitation de sites dégradés, la mise en place de mesures compensatoires en cas d'aménagements déclarés d'utilité publique, une exploitation sylvicole raisonnée, ou encore par la promotion d'activités écotouristiques en mangrove. Le taux de disparition des mangroves en ce début de xx^e siècle est encore trop élevé, mais semble se ralentir depuis quelques années.

Fragment de charbon de bois de palétuvier (*Avicennia marina*) datant du 3^{ème} millénaire avant notre ère, vu au microscope électronique à balayage (MEB). Site archéologique de Tell Abraç, Émirats Arabes Unis.



FOCUS

Les mangroves d'Arabie : une exploitation plurimillénaire

En Oman comme tout au long du golfe Persique, les mangroves sont rares aujourd'hui, mais des sites archéologiques témoignent de leur importance passée et de l'exploitation de leurs ressources.

Les mangroves se développant le long des côtes arides de la péninsule Arabique ont dû apparaître aux populations préhistoriques comme de formidables réserves de verdure dans un environnement largement dépourvu de végétation arborée. En effet, les prospections archéologiques et géomorphologiques menées sur ce littoral ont permis de mettre en évidence l'association quasi systématique des installations humaines avec d'anciennes mangroves. Si les modifications des rives, associées à l'aridification du climat et à l'impact des activités humaines, ont désormais fait disparaître la plupart des mangroves de ses côtes, deux sites néolithiques surplombent encore une mangrove à Ra's al-Hamra, situé à proximité immédiate de Mascate, la capitale du sultanat d'Oman. Cette mangrove a été transformée en réserve naturelle face aux

menaces de l'expansion urbaine. À cet endroit propice, comme ailleurs sur les côtes omanaises et le long du golfe Persique, des populations se sont installées il y a environ sept mille ans afin d'exploiter les riches ressources offertes par les écosystèmes marins et palustres.

Depuis une trentaine d'années, les fouilles archéologiques ont mis au jour des installations, souvent d'architecture rudimentaire, où la subsistance était tournée prioritairement vers la mer. Les descendants de ces premières populations de pêcheurs ont d'ailleurs été connus des voyageurs grecs sous le nom d'ichtyophages ou « mangeurs de poissons ». Si la pêche était effectivement une activité importante, ce dont témoigne la présence de nombreux restes de poissons, d'hameçons en nacre et de poids de



Amas coquillier archéologique, témoignant de l'exploitation passée des ressources marines, côte d'Oman.

filet en pierre, les mangroves faisaient également l'objet d'une exploitation intense.

Les études palynologiques (pollen) et anthracologiques (charbon de bois) indiquent que deux espèces de palétuviers (des genres *Avicennia* et *Rhizophora*) poussaient dans les mangroves préhistoriques, contrairement à la situation actuelle, où seule l'espèce *Avicennia marina* est rencontrée. Le bois de ces deux palétuviers constituait le principal combustible utilisé dans les foyers où l'archéologue le retrouve sous la forme de fragments carbonisés. Par ailleurs, les nombreuses coquilles de mollusques associés au milieu de la mangrove, notamment *Terebralia palustris*, témoignent de leur rôle dans l'alimentation. Sur beaucoup de

sites, ces restes forment de véritables amas où sont entremêlés coquillages, os de poissons et autres vestiges de la vie quotidienne.

Les mangroves des côtes de la péninsule Arabique ont très certainement connu leur plus grande extension entre les VI^e et IV^e millénaires avant notre ère lorsqu'un climat plus humide et des transgressions marines successives ont favorisé la formation de lagunes, localement appelées *khors*. Les ressources végétales et animales de ces « forêts marines » ont continué à être exploitées par les populations côtières jusqu'à la période médiévale, comme en témoignent les études paléoenvironnementales menées sur des sites le long des côtes du golfe Persique, de la mer d'Oman et de la mer Rouge.

GLOSSAIRE

A

Aérenchyme : tissu végétal spongieux dans lequel les cellules sont séparées par des espaces, permettant la circulation de l'air entre les parties émergées et les parties immergées d'une plante. Chez de nombreuses espèces de palétuviers, les racines aériennes et les pneumatophores possèdent un aérenchyme stockant de l'oxygène en situation émergée (marée basse) et le redistribuant vers les extrémités racinaires immergées.

Aérobic : se dit d'un organisme qui a besoin d'oxygène pour se développer (bactérie aérobic, par exemple). Qualifie aussi un milieu comportant de l'oxygène.

Algues : organismes unicellulaires ou pluricellulaires capables de pratiquer la photosynthèse et vivant majoritairement dans un milieu aquatique (marin ou dulcicole). Les algues sont des végétaux formés par un thalle et éventuellement des crampons. Elles sont dépourvues de tiges, de racines, de feuilles et de fleurs.

Allométrique (relation) : loi mathématique qui relie la taille d'un organisme à d'autres caractéristiques le concernant, le diamètre d'un d'arbre à sa biomasse, par exemple.

Alluvions : matériaux solides (argiles, limons, boues, sables ou graviers) transportés par un cours d'eau puis déposés lorsque la pente ou le débit sont insuffisants.

Anaérobic : se dit d'un organisme qui n'a pas besoin d'oxygène pour se développer, comme certaines bactéries. Se dit aussi d'un milieu ne comportant pas d'oxygène.

Autotrophe : organisme capable de générer sa propre matière organique à partir d'éléments minéraux. Il utilise pour cela l'énergie lumineuse soit par photosynthèse, soit par chimiosynthèse chez quelques espèces.

B

Bactérie : organisme vivant dont la structure cellulaire comporte une paroi mais sans noyau ; Les bactéries sont des procaryotes, par opposition aux eucaryotes, dont les cellules ont un noyau.

Barcoding : technique permettant d'identifier rapidement une espèce à partir d'une petite séquence

d'ADN très peu variable et bien distincte de celle d'espèces proches. L'identification est possible en recherchant cette séquence (qualifiée de « barcode » ou de « code-barres ») dans une base de données préalablement alimentée.

Barre (géographie, géomorphologie) : amas de vase ou de sable déposé par un fleuve à son embouchure. Désigne ici un amas de vase (barre vaseuse), formé sous l'action de la houle et des courants marins, déposé à proximité de la côte, et sur lequel la mangrove pourra se développer préférentiellement.

Bassin-versant : portion de territoire qui draine l'ensemble de ses eaux vers un exutoire commun (cours d'eau ou mer).

Benthique (organisme) : désigne l'ensemble des organismes dépendant des fonds aquatiques, subsistant à proximité, sur ou dans un substrat (vase, sable, roche, racine...).

Biodisponibilité (écologie, pédologie) : aptitude d'une substance à être absorbée et assimilée par un être vivant. Celle-ci peut être un élément nutritif, mais aussi un polluant toxique pour les organismes.

Biofilm : association de microorganismes (bactéries, cyanobactéries, champignons, algues unicellulaires) inclus dans une matrice généralement fixée à la surface de toutes sortes de matériaux, adhérant entre eux et à la surface via la sécrétion d'une substance polymérique extracellulaire.

Bioindicateur : organisme ou groupe d'organismes vivants qui indique la « bonne » ou la « mauvaise » santé de l'environnement, qui révèle, par exemple, la présence ou les effets de substances polluantes. Par extension, l'écosystème mangrove, ou certains de ses composants, pourrait être considéré comme un indicateur du « bon état écologique » des masses d'eau environnantes.

Biomasse (écologie) : masse totale des organismes vivants présents à un moment donné dans un biotope particulier. Elle est estimée le plus souvent en unité de surface ou de volume, en tonne de matière sèche par hectare pour une forêt par exemple.

Bioturbation : processus de modification de la structure physique, chimique et biologique d'un sédiment induit par les activités d'organismes benthiques telles que la recherche de nourriture, la construction de galeries, l'excrétion... Le creuse-

ment de terriers et de galeries par les crabes et la méiofaune est par exemple un processus de bioturbation très présent en mangrove. La bioturbation peut aussi être provoquée par les racines de plantes aquatiques ou terrestres.

C

Canopée : strate supérieure des forêts, en contact direct avec l'atmosphère et les rayons du soleil.

Carbone bleu : carbone atmosphérique absorbé et stocké par les écosystèmes côtiers végétalisés tels que les mangroves, les herbiers marins, les marais maritimes.

Chaîne alimentaire ou trophique : succession d'organismes classés en fonction de leur rôle, où le producteur végétal se trouve en début de chaîne et où chaque consommateur mange les organismes du niveau trophique inférieur jusqu'au dernier élément de la chaîne.

Charbon de bois : restes végétaux calcinés conservés dans le sol à l'abri de l'air, dont l'ancienneté peut être datée et le végétal identifié.

Chenal (chenaux) : employé ici dans le sens de chenal ou chenaux de marée. Sillon hydrographique parcourant la vasière nue ou la mangrove, drainant l'eau des marées (montantes et descendantes), ainsi que l'eau issue des bassins-versants.

Chimiosynthèse : réaction biochimique énergétique qui permet à certains organismes de produire de l'énergie, en exploitant celle issue de l'oxydation de composés chimiques (soufre, fer ou manganèse). La chimiosynthèse permet à ces organismes de mener une vie autotrophe. On l'oppose à la photosynthèse, propre aux plantes chlorophylliennes et qui n'a lieu qu'à la lumière.

Code-barres ADN ou barcode : séquence d'ADN caractéristique d'une espèce, autrement dit identique chez tous les individus de cette espèce, et permettant ainsi son identification.

COV (composés organiques volatils) : gaz organiques, d'origine anthropique ou naturelle, qui s'évaporent plus ou moins rapidement à température et pression ambiantes et se retrouvent dans l'atmosphère.

Cuticule : couche externe qui recouvre et protège les parties aériennes des végétaux et le corps de certains invertébrés.

Cyanobactérie : forme ancienne de bactérie datant du précambrien (4,5 md d'années). Elles se distinguent des bactéries par la présence de pigments photosynthétiques. Elles peuvent être unicellulaires ou former des filaments pluricellulaires.

D

Datation au carbone 14 (ou au radiocarbone) : méthode permettant de connaître l'âge d'un échantillon organique (fossile, charbon, bois...) en mesurant la radioactivité naturelle du carbone 14 qu'il contient.

Delta : zone d'accumulation alluviale dans une mer ou dans un lac, de forme souvent triangulaire, plus ou moins saillante, à l'embouchure d'un cours d'eau ou d'un fleuve.

Diaspore : organe (fruit, graine ou spore) susceptible d'être disséminé et de générer de nouvelles plantes. **Synonyme** ici de « propagule ».

E

Endémique : se dit d'une espèce qui n'existe à l'état spontané que dans une zone géographique limitée. Par exemple, le singe nasique est endémique de Bornéo.

Endosymbiose : coopération mutuellement bénéfique entre deux organismes vivants, donc une forme de symbiose, où l'un est contenu par l'autre, le plus souvent à l'intérieur des cellules (à l'opposé de l'ectosymbiose, où l'un vit à la surface de l'autre). L'organisme interne est appelé « endosymbiote ».

Envahissante (espèce) : espèce introduite dans un milieu qui n'est pas son milieu d'origine et qui, en devenant envahissante, peut le perturber. Selon la Convention pour la diversité biologique, les espèces envahissantes ou invasives sont des « espèces non indigènes qui menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces ».

Enzyme : protéine qui accélère les réactions du métabolisme et joue donc un rôle de catalyseur.

Espèce clé ou espèce clé de voûte : espèce ayant un effet sur sa communauté ou son écosystème plus grand que l'effet auquel on pourrait s'attendre d'après son abondance relative ou sa biomasse relative. La perte d'une espèce clé cause de grands changements à la communauté et à l'ensemble de l'écosystème.

Estran : espace littoral situé entre les limites extrêmes des plus hautes et des plus basses marées, autrement dit zone de balancement des marées. Dans les régions tropicales, c'est le site privilégié d'établissement de la mangrove. Synonyme : « zone intertidale ».

Estuaire : partie terminale d'un fleuve plus ou moins évasée dans laquelle entre la marée. C'est une zone de mélange entre eaux douces et eaux marines.

Eucaryote : ensemble des organismes unicellulaires ou pluricellulaires dont les cellules possèdent un noyau et des organites délimités par des membranes. S'oppose à « procaryote ».

F

Foraminifères : protozoaires, ou organismes unicellulaires eucaryotes, possédant un test (sorte de coquille) calcaire. Les foraminifères fossiles, compte tenu de leur diversité et de leur rapidité d'évolution, sont utilisés comme indicateurs de paléoenvironnement. L'analyse de leur composition isotopique (carbone, oxygène) permet de reconstituer la température de la surface de la mer (espèces pélagiques) et l'âge des eaux profondes (espèces benthiques).

Forêt primaire : forêt constituée d'espèces indigènes, pas ou peu perturbée par l'activité humaine au cours d'une très longue période, sauf en ce qui concerne son usage par des communautés locales vivant selon un mode de vie traditionnel. Certaines mangroves peuvent être considérées comme des forêts primaires.

H

Herbier (marin) : prairie sous-marine, composée de plantes à fleurs et non d'algues, et abritant une faune diversifiée.

Holocène : période géologique la plus récente du Quaternaire, s'étendant sur les quelque 12 000 dernières années.

Houle : ensemble d'ondes maritimes superficielles et régulières, qui se propagent sur de très longues distances, par opposition aux vagues formées sur place par des vents locaux.

Houppier : ensemble des branches, des rameaux et du feuillage d'un arbre formé au-dessus de son tronc. Synonyme : « couronne » de l'arbre.

I

Indicateur biologique : voir « bioindicateur ».

Interstitial (eau interstitielle) : contenu dans les interstices des sédiments. L'eau interstitielle est l'eau contenue dans les interstices ou les cavités d'un sol ou d'un sédiment.

Intertidale (zone) : voir « estran ».

Introduite (espèce) : espèce animale ou végétale d'origine étrangère qui a été introduite volontairement ou pas, dans un nouveau milieu.

Invasion biologique : phénomène d'extension d'une espèce végétale ou animale introduite dans un territoire qui n'est pas celui d'origine. Les invasions biologiques sont considérées comme une des causes majeures de l'altération de la biodiversité d'un territoire.

Invasive (espèce) : voir « envahissante ».

Isotope : qualifie les différents types d'un même élément chimique, chacun se distinguant des autres par le nombre de neutrons, mais ayant le même nombre de protons et d'électrons (l'uranium 235 et l'uranium 238 sont deux isotopes de l'uranium).

J

Juvenile : jeune individu présentant une forme d'adulte, sans en avoir généralement la taille, et n'étant pas sexuellement mature.

L

Lagon : étendue d'eau de mer, souvent peu profonde et isolée du large par un récif corallien ou des îles-barrières.

Lagune : étendue côtière d'eau salée, saumâtre ou d'eau douce séparée de la mer par un cordon littoral fermé ou partiellement ouvert.

Larve : forme animale jeune dont la morphologie, et souvent le mode de vie, est très différente de celle de l'adulte.

Lenticelle : pore présent à la surface de l'écorce d'un arbre et permettant les échanges gazeux avec l'atmosphère. Les racines aériennes des palétuviers par exemple possèdent des lenticelles.

Levée : accumulation de sable le long des chenaux de marée.

Lidar : acronyme de *Light detection and ranging*. Technique de mesure à distance fondée sur l'ana-

lyse des propriétés d'un faisceau de lumière rétro-diffusé vers son émetteur. L'intervalle de temps entre les signaux d'émission et de réception permet de déterminer la distance parcourue. Un Lidar aéroporté permet de relever des structures de terrain (topographie) et de végétation, et d'établir des cartographies forestières en 3 dimensions par exemple. Un Lidar terrestre est utilisé de la même façon pour obtenir des images en 3 dimensions d'un arbre.

Litière : ensemble des feuilles mortes et des débris végétaux en décomposition qui couvrent le sol d'une forêt. Dans une mangrove, la litière a la particularité de pouvoir être emportée par les marées.

M

Macroalgues : ensemble des grandes algues (> 1 mm) fixées au fond de l'eau sur un substrat rocheux, à l'exception des sargasses, qui ne sont pas fixées mais libres dans l'eau.

Marnage : dénivelé entre les niveaux d'une marée haute et ceux d'une marée basse successives.

Matière organique : matière produite ou issue d'organismes vivants et composée de carbone et d'azote. S'oppose à la matière minérale.

Méiofaune : ensemble des animaux benthiques de très petites tailles (de 40 à 250 µm). La question de la taille est cependant souvent débattue. Un individu de la méiofaune passant d'une classe de taille à l'autre pour terminer son cycle de vie appartient à la « méiofaune temporaire », contrairement à ceux restant tout leur cycle de vie dans ce compartiment, que l'on appelle « méiofaune permanente ».

Mésolithique : période de la préhistoire intermédiaire entre le Paléolithique et le Néolithique, située entre - 10 000 et - 5 000 av. J.-C.

Métabolite primaire : métabolite synthétisé par l'organisme pour sa croissance et sa reproduction. Les métabolites primaires, comme les acides aminés ou les vitamines, sont communs à tous les organismes vivants et traduisent l'uniformité du monde vivant.

Métabolite secondaire : métabolite dérivant du métabolisme primaire, et qui n'est pas directement impliqué dans les processus de croissance des organismes vivants. Les métabolites secondaires, ou spécialisés, comme les terpènes, les polyphénols

ou encore les phéromones, sont propres à certains types d'organisme et sont l'expression de la diversité du monde vivant.

Métabolome : ensemble des petites molécules retrouvées dans un échantillon biologique donné (sève, plasma, broyat d'un organe...).

Métabolomique : science qui étudie le métabolome.

Métaux lourds : éléments métalliques, dont la masse volumique dépasse 5 g/cm³ (le plomb ou le cadmium, par exemple). Naturellement présents dans l'environnement sous forme de traces, ils peuvent être toxiques lorsqu'ils s'accumulent dans les organismes, engendrant à forte concentration des effets tout au long de la chaîne alimentaire.

Microalgues : ensemble de petites algues (< 1 mm) qui peuvent être en pleine eau ou au contraire fixées sur un substrat.

Minéralisation : transformation de la matière organique en composés minéraux simples, assimilables par les plantes, solubles (azote) ou gazeux (dioxyde de carbone).

N

Naturalisé : qualifie une espèce introduite qui s'est acclimatée à son nouvel environnement et s'y reproduit naturellement.

Néolithique : dernière période de la Préhistoire, située entre - 5 000 et - 3 000 av. J.-C., marquée par l'adoption de l'agriculture et de l'élevage par les groupes humains.

Néoténie : conservation de caractéristiques juvéniles chez les adultes d'une espèce, ou acquisition de la maturité sexuelle chez un organisme qui est encore à un stade larvaire, juvénile ou jeune. Les populations guyanaises du palétuvier *Avicennia germinans* présentent des caractéristiques de néoténie.

Nurserie : ici, zone de la mangrove où grandissent les juvéniles de nombreuses espèces de poissons ou de crustacés.

O

Oscillation nord-atlantique (North Atlantic Oscillation en anglais, d'où le sigle NAO) : phénomène atmosphérique et océanique qui concerne principalement l'Atlantique Nord. Au niveau de la zone

tropicale, ce phénomène provoque une modification du régime des alizés et des caractéristiques des vagues. L'oscillation nord-atlantique est souvent caractérisée par un indice, l'indice NAO.

Ostracodes : crustacés microscopiques d'une très grande diversité et dont les espèces fossiles retrouvées dans les sédiments sont d'excellents indicateurs des événements passés.

P

Paléolithique : première période de la Préhistoire, située entre - 200 000 et - 10 000 av. J.-C., au cours de laquelle les groupes humains étaient exclusivement des chasseurs-cueilleurs.

Pélagique (organisme) : organisme marin vivant dans la colonne d'eau (par opposition à « organisme benthique »).

Période glaciaire : période géologique particulièrement froide de la Terre, au cours de laquelle une part importante des continents est recouverte de glaciers. La fin de la dernière période glaciaire date d'environ 10 000 ans.

Phénologie : étude des événements périodiques dans la vie des organismes et qui sont en relation avec les variations environnementales. S'emploie principalement pour les végétaux (floraison, fructification, feuillaison et chute des feuilles...).

Photogrammétrie : technique permettant de déterminer le volume et les dimensions d'un objet, et donc d'en avoir une représentation en 3 dimensions, à partir de mesures effectuées sur plusieurs photographies de cet objet. La photogrammétrie aérienne utilise des images aériennes (avion, ULM, drone, ballon...) pour restituer un modèle en 3 dimensions d'un territoire.

Photosynthèse : processus biochimique énergétique qui permet aux plantes et à certaines bactéries de fabriquer, à partir de molécules d'eau et de gaz carbonique, de la matière organique en exploitant l'énergie solaire. Les organismes qui utilisent le mécanisme de photosynthèse sont dits « autotrophes », car ils fabriquent des matières organiques à partir de matières inorganiques.

Phylogénie : reconstitution de l'histoire généalogique du monde vivant, par l'étude des relations de

parenté entre espèces ou groupes d'espèces définis par des traits morphologiques et des séquences génétiques similaires.

Pneumatophore : structure racinaire secondaire développée verticalement à partir des racines primaires horizontales d'un arbre et émergeant du substrat (sol, sédiment). Les pneumatophores caractérisent certains arbres de forêt inondée, marécageuse ou de mangrove, et ont une fonction respiratoire.

Pore : voir « lenticelle ».

Procaryote : être vivant dont la structure cellulaire ne comporte pas de noyau. Les bactéries sont des procaryotes.

Production primaire : production de matière organique végétale (biomasse) à partir de matière minérale par l'ensemble des organismes photosynthétiques, ou autotrophes, d'un écosystème.

Production secondaire : consommation de matière organique contenue dans un organisme autotrophe par un organisme hétérotrophe.

Propagule : élément mobile produit par un organisme animal ou végétal, jouant un rôle dans leur dissémination et leur reproduction. Les fruits vivipares de la plupart des palétuviers sont considérés comme étant des propagules.

Protozoaire : organisme unicellulaire eucaryote.

R

Radiocarbone : voir datation au carbone 14.

Recrutement : processus écologique permettant d'intégrer de nouveaux individus à une population végétale ou animale, soit par de nouvelles naissances, soit par l'immigration de jeunes individus.

Réseau trophique : ensemble de chaînes alimentaires reliées les unes aux autres et plus ou moins dépendantes les unes des autres.

Résilience : en écologie, capacité d'un écosystème, d'un habitat, d'une population ou d'une espèce ayant subi une perturbation à retrouver un fonctionnement ou un état comparable à celui qu'il avait avant l'arrivée de cette perturbation. La mangrove est considérée comme ayant un haut niveau de résilience.

S

Sédiment : dépôt laissé par les eaux, les vents, les glaciers et autres agents d'érosion, provenant principalement de la désagrégation des roches. Concernant la mangrove, le terme sédiment est utilisé pour désigner le substrat sur lequel elle se développe, de préférence à celui de sol, car issu de dépôts transportés par les fleuves ou les courants marins, et non formés sur place.

Service écosystémique : biens et services rendus, directement ou indirectement, aux hommes par les écosystèmes et participant à leur bien-être. On distingue les services d'approvisionnement (nourriture, matériaux), de régulation (régulation du climat, des inondations...), les services socioculturels, les services de soutien (production primaire, cycles biogéochimiques). Les mangroves sont reconnues pour les nombreux services écosystémiques qu'elles rendent.

Silt : sédiment meuble dont les particules sont d'une taille généralement comprise entre 4 et 62 micromètres (ou microns).

Symbiose : association entre deux ou plusieurs organismes, qui se rendent des services réciproques (nourriture, abri, défense, etc.). Dans cette relation, un hôte héberge un ou des symbiotes.

T

Tanne : zone d'arrière-mangrove, submergée uniquement par les marées de vives-eaux et présentant une surface dénudée ou avec une végétation éparse de palétuviers à port nain ou arbustif. Un tanne présente souvent une salinité élevée en particulier en saison sèche, où une croûte saline peut se former en surface.

Taxon : terme conceptuel désignant un groupe d'êtres vivants partageant certaines caractéristiques, à partir desquelles est établie leur classification, et sans référence à un niveau systématique déterminé.

Taxonomie : science de la classification des êtres vivants qui a pour objet d'identifier, décrire et nommer les taxons, mais aussi d'étudier les principes et les règles de la classification.

Tourbe : matière organique fossile issue de la décomposition sur place de débris végétaux, en

conditions anaérobies (sans oxygène), dans un milieu saturé en eau.

Traceur isotopique : élément isotopique utilisé pour marquer chimiquement une molécule, afin de suivre son devenir au sein d'une cellule, d'un organisme ou d'un ensemble biologique donné (population, écosystème, etc.).

Très Haute Résolution Spatiale, ou THRS (Imagerie à très haute résolution spatiale) : se dit d'images dont la taille des pixels est plus fine que 4 mètres.

V

Vase : sédiment meuble constitué d'éléments fins (argiles ou limons), mais aussi de matière organique, transporté par l'eau et déposé lorsque le courant est faible (baies, bassins, certaines zones côtières et estuariennes, etc.).

Vasière : étendue littorale émergée ou sous-marine, constituée de vase. En région littorale tropicale, lieu de prédilection pour le développement de la mangrove.

Viviparité : en biologie végétale, mode de reproduction où la germination des graines se produit alors que celles-ci sont encore dans le fruit accroché à la plante-mère. De nombreuses espèces de palétuviers sont vivipares.

Z

Zone de convergence intertropicale ou zone intertropicale de convergence (ZIC) : zone atmosphérique dépressionnaire oscillant de part et d'autre de l'équateur selon un cycle saisonnier, et caractérisée par la convergence de masses d'air chaud et humide portées par les alizés.

AUTEURS

BURGOS Ariadna
Laboratoire Éco-anthropologie et
ethnobiologie (EAE)
CNRS, Paris
www.ecoanthropologie.cnrs.fr

✕ CORMIER-SALEM Marie-Christine
Laboratoire patrimoines locaux et
gouvernance (PALOC)
IRD, Paris
www.paloc.fr

FROMARD François
Laboratoire Écologie fonctionnelle
et environnement (ECOLAB)
CNRS, Toulouse
www.ecolab.omp.eu

GARDEL Antoine
Laboratoire Écologie, évolution,
interactions des systèmes
amazoniens (LEEISA)
CNRS, Guyane - Cayenne
www.guyane.cnrs.fr

HOSSAERT-MCKEY Martine
Institut Écologie et environnement
(INEE)
CNRS, Paris
www.cnrs.fr/inee

IMBERT Daniel
Laboratoire Écologie des forêts de
Guyane (ECFOG)
Université des Antilles,
Pointe-à-Pitre
www.ecofog.gf

LEFLAIVE Joséphine
Laboratoire Écologie fonctionnelle
et environnement (ECOLAB)
Université de Toulouse, Toulouse
www.ecolab.omp.eu

✕ MARCHAND Cyril
Institut de minéralogie, de
physique des matériaux et de
cosmochimie (IMPMC)
IRD, Paris
www.imPMC.upmc.fr

MICHAUD Emma
Laboratoire des sciences de
l'environnement marin (LEMAR)
CNRS, Brest
www-ieuem.univ-brest.fr/LEMAR

✓ PROISY Christophe
Laboratoire Botanique et
modélisation de l'architecture des
plantes et des végétations (AMAP)
IRD, Montpellier
<http://amap.cirad.fr>
Institut français de Pondichéry
(IFP), Pondichéry, Inde
www.ifpindia.org

WALCKER Romain
Laboratoire Écologie fonctionnelle
et environnement (ECOLAB)
Université de Toulouse, Toulouse
www.ecolab.omp.eu

CONTRIBUTEURS

ABDALLAH Kissimati
Pôle Recherche et développement
SIEAM - Syndicat intercommunal
d'eau et d'assainissement de
Mayotte Kaweni - Mayotte
www.sieam.fr

ANTHONY Edward
Centre européen de recherche et
d'enseignement des géosciences
de l'environnement (CEREGE)
Université d'Aix-Marseille,
Marseille
<http://www.cerege.fr/fr>

ASCHENBROICH Adélaïde,
Laboratoire des Sciences de
l'Environnement Marin
UBO, Brest
www.ieuem.univ-brest.fr/LEMAR

BALDY Virginie
Institut méditerranéen de
biodiversité et d'Écologie marine
et continentale (IMBE)
Université d'Aix-Marseille,
Marseille
www.imbe.fr

BOUSQUET-MELOU Anne
Institut méditerranéen de
biodiversité et d'Écologie marine
et continentale (IMBE)
Université d'Aix-Marseille,
Marseille
www.imbe.fr

BRUNIER Guillaume
Laboratoire géosciences océan
(LGO)
CNRS, Vannes
www-ieuem.univ-brest.fr/lgo/fr

CUNY Philippe
Institut méditerranéen
d'océanographie (MIO)
Université d'Aix-Marseille,
Marseille
www.mio.univ-amu.fr

✕ DAVID Gilbert
Laboratoire espace pour le
développement (Espace-Dev)
IRD, Montpellier
www.espace-dev.fr

DEBAINE Françoise
Laboratoire littoral,
environnement, télédétection,
géomatique (LETG)
Université de Nantes, Nantes
letg.cnrs.fr

DIRBERG Guillaume
Laboratoire biologie des
organismes et écosystèmes
aquatiques (BOREA)
MNHN, Paris
borea.mnhn.fr

FERNANDEZ Catherine
Institut méditerranéen de
biodiversité et d'Écologie marine
et continentale (IMBE)
Université d'Aix-Marseille,
Marseille
www.imbe.fr

FLEURY Jules

Centre européen de recherche et d'enseignement des géosciences de l'environnement (CEREGE)
Université d'Aix-Marseille,
Marseille

www.cerege.fr/fr

GASPAR Philippe

Collecte localisation satellites (CLS)

www.cls.fr

GENSAC Erwan

Laboratoire géosciences océan (LGO)

Université de Bretagne-Sud,
Vannes

www-ium.univ-brest.fr/lgo/fr

GREMANT Françoise

Laboratoire Écologie, évolution, interactions des systèmes amazoniens (LEEISA)

CNRS, Guyane - Cayenne

www.guyane.cnrs.fr

GREMANT Pierre

Comité scientifique du Parc national amazonien de Guyane
CNRS, Guyane

www.parc-amazonien-guyane.fr

GROS Olivier

Laboratoire évolution Paris Seine (EPS)

Université des Antilles,

Guadeloupe

calamar.univ-ag.fr/mangroveSAE

ILTIS Jacques

Laboratoire espace pour le développement (Espace-Dev)

IRD, Montpellier

www.espace-dev.fr

KLEIN Judith

Centre pour la biodiversité marine, l'exploitation et la conservation (MARBEC)

IRD, Montpellier

www.umr-marbec.fr/fr

KULBICKI Michel

Laboratoire entropie, labex

« Corail »

IRD, Perpignan

umr-entropie.ird.nc/index.php/home

MEYER Jean-Yves

Délégation à la recherche de Polynésie française, Tahiti,

Polynésie française

MEZZIANE Tarik

Laboratoire biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA)

MNHN, Paris

borea.mnhn.fr

MILITON Cécile

Institut méditerranéen

d'océanographie (MIO)

Université d'Aix-Marseille,

Marseille

www.mio.univ-amu.fr

OLAGOKE Adewole

Laboratoire botanique et modélisation de l'architecture des plantes et des végétations (AMAP)
amap.cirad.fr

Institute of forest growth and forest computer sciences,

Université de Dresde, Allemagne

tu-dresden.de

ROBIN Marc

Laboratoire littoral,

environnement, télédétection,

géomatique (LETG)

Université de Nantes, Nantes

letg.cnrs.fr

ROUSSEAU Yann

Laboratoire Écologie, évolution, interactions des systèmes

amazoniens (LEEISA)

CNRS Guyane - Cayenne

www.guyane.cnrs.fr

SIDIK Frida

IMRO - Institute for marine research and observation

Ministry of marine affairs and fisheries, Perancak, Bali, Indonésie

www.bpol.litbang.kkp.go.id/old/imro/

SUCRE Elliott

Centre pour la biodiversité marine, l'exploitation et la conservation (MARBEC)

www.umr-marbec.fr/fr

Centre universitaire de formation et de recherche de Mayotte, CUFR

Mayotte

www.univ-mayotte.fr

TAUREAU Florent

Laboratoire littoral, environnement, télédétection, géomatique (LETG)

Université de Nantes, Nantes

letg.cnrs.fr

TENGBERG Margareta

Laboratoire archéozoologie, archéobotanique : sociétés, pratiques et environnements (AASPE)

MNHN, Paris

archeozoo-archeobota.mnhn.fr

THOUZEAU Gérard

Laboratoire des sciences de l'environnement marin (LEMAR)

CNRS, Brest

www-ium.univ-brest.fr/LEMAR

VANTREPOTTE Vincent

Laboratoire Écologie, évolution, interactions des systèmes amazoniens (LEEISA)

CNRS, Guyane

www.guyane.cnrs.fr

🌿 Ouvrages généraux

- > Abdallah K., Eymard S., *Atlas des mangroves de Mayotte 2012*, DEAL/SEPR/Unité biodiversité, Mayotte, 2013.
- > Cormier-Salem M. C., *Rivières du Sud : sociétés et mangroves ouest-africaines*, IRD éditions, 1999.
- > Dirberg G., *Rapport bibliographique pour la mise en place d'un indicateur mangrove dans le cadre de la DCE Eaux littorales dans les DOM*, Convention ONEMA/MNHN, 2015.
- > Euzen A., Gaill F., Lacroix D. et Cury P., *L'Océan à découvert*, CNRS éditions, 2017.
- > FAO, *The World's Mangroves 1980-2005*, FAO Forestry Paper 153, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2007.
- > Forget P. M., Hossaert-McKey M. et Poncy O., *Écologie tropicale : de l'ombre à la lumière*, CNRS/le cherche midi, 2015.
- > Hallé F., *La condition tropicale. Une histoire naturelle, économique, et sociale des basses latitudes*, Actes Sud, 2010.
- > Guiral D. et Le Guen R., *Guyane Océane*, IRD Éditions, 2012.
- > Létard R., *L'Enfant de la mangrove*, ISBN 978-2-9531015-0-8, Imprimerie de Guyane, 2007.
- > Rivera-Monroy V. H., Lee S. Y., Kristensen E., Twilley R. R. (editors), *Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective, Structure, Function, and Services*, Springer, 2017.
- > Rollet B., *Bibliography on Mangrove Research (1600-1975)*, Paris, UNESCO, 1981.
- > Roth S. L., and Trumbore C., *The Mangrove Tree: Planting Trees to Feed Families (first edition)*, Lee & Low Books Inc, 2011.
- > Roussel E., *Les Mangroves de l'outremer français*, IFRECOR et Conservatoire du littoral, (non daté).
- > Saenger P., *Mangrove, Ecology, Silviculture and Conservation*, Kluwer Academic Publishers, 2002.
- > Spalding M., Kainuma M. et Collins L., *Atlas mondial des mangroves*, OIBT-ISME, 2011.
- > Taureau F., Robin M. et Debaine F., *Guide méthodologique pour la cartographie des mangroves de l'outre-mer français (version 1)*, IFRECOR, 2015.
- > Tomlinson P. B., *The Botany of Mangroves (second edition)*, Cambridge University Press, 2016.
- > Trousselier M. (coordonné par), *Prospective océan Indien*, « Les Cahiers Prospectives », INEE CNRS, 2017.
- > Virly S., *Atlas des mangroves de Nouvelle-Calédonie*, Zonéco, 2008.

🌿 Articles de revues scientifiques

- > Alongi D. M., "Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests", *Annual Review of Marine Sciences*, vol. 6, 2014, pp. 195-219.
- > Alongi D. M., "The Impact of Climate Change on Mangrove Forests", *Current Climate Change Reports*, vol. 1, 2015, pp. 30-39.
- > Anthony E. J., Gardel A., Gratiot N., Proisy C., Allison M. A., Dolique F., and Fromard F., "The Amazon-Influenced Muddy Coast of South America: A Review of Mudbank- Shoreline Interactions", *Earth-Science Reviews*, vol. 103, 2010, pp. 99-121.
- > Bouillon S., Borges A. V., Castañeda-Moya E., Diele K., Dittmar T., Duke N. C., Kristensen E., Lee S. Y., Marchand C., Middelburg J. J., Rivera-Monroy V. H., Smith T. J., and Twilley R. R., "Mangrove Production and Carbon Sinks: A Revision of Global Budget Estimates", *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 22, 2008.
- > Cannicci S., Burrows D., Fratini S., Smith T. J., Offenberg J., and Dahdouh-Guebas F., "Faunal Impact on Vegetation Structure and Ecosystem Function in Mangrove Forests: A review", *Aquatic Botany*, vol. 89, 2008, pp. 186-200.
- > Collectif, Numéro spécial mangroves, *Bois et forêts des tropiques*, Cirad-Forêt, 2002.

- > Duke N. C., "Oil spill impacts on mangroves: Recommendations for operational planning and action based on a global review", *Marine Pollution Bulletin*, vol. 109, 2016, pp. 700-715.
- > Hutchison J., Manica A., Swetnam R., Balmford A., and Spalding M., "Predicting Global Patterns in Mangrove Forest Biomass", *Conservation Letters*, vol. 7, 2014, pp. 233-240.
- > Lee S. Y., "Mangrove Macrobenenthos: Assemblages, Services, and Linkages", *Journal of Sea Research*, vol. 59, pp. 16-29.
- > Lee S. Y., Primavera J. H., Dahdouh-Guebas F., McKee K., Bosire J. O., Cannicci S., Diele K., Fromard F., Koedam N., Marchand C., Mendelssohn I., Mukherjee N., and Record S., "Ecological Role and Services of Tropical Mangrove Ecosystems: A Reassessment", *Global Ecology and Biogeography*, vol. 23, 2014, pp. 726-743.
- > Nagelkerken I., Blaber S. J. M., Bouillon S., Green P., Haywood M., Kirtom L. G., Meynecke J. O., Pawlik J., Penrose H. M., Sasekumar A., and Sutherland P. J., "The Habitat Function of Mangroves for Terrestrial and Marine Fauna: A review", *Aquatic Botany*, vol. 89, 2008, pp. 155-185.
- > Osland M. J., Feher L. C., Griffith K. T., Cavanaugh K. C., Enwright N. M., Day R. H., Stagg C. L., Krauss K. W., Howard R. J., Grace J. B., and Rogers K., "Climatic Controls on the Global Distribution, Abundance, and Species Richness of Mangrove Forests", *Ecological Monographs*, vol. 87, 2017, pp. 341-359.
- > Ouyang X., Guo F., "Paradigms of Mangroves in Treatment of Anthropogenic Wastewater Pollution", *Science of the Total Environment*, vol. 544, 2016, pp. 971-979.
- > Rog S. M., Clarke R. H., and Cook C. N., "More than Marine: Revealing the Critical Importance of Mangrove Ecosystems for Terrestrial Vertebrates", *Diversity and Distribution*, vol. 23, 2017, pp. 221-230.
- > Sasmito S. D., Murtidharso D., Friess D. A., and Kurnianto S., "Can Mangroves Keep Pace with Contemporary Sea Level Rise? A Global Data Review", *Wetlands Ecology and Management*, vol. 24, 2016, p. 263.
- > Sheaves M., "How Many Fish Use Mangroves? The 75% Rule an ill-Defined and Poorly Validated Concept", *Fish and Fisheries*, vol. 18, 2017, pp. 778-789.
- > Walcker R., Anthony E. J., Cassou C., Aller R. C., Gardel A., Proisy C., Martinez J.-M., and Fromard F., "Fluctuations in the Extent of Mangroves Driven by Multi-Decadal Changes in North Atlantic Waves", *Journal of Biogeography*, vol. 42, 2015, pp. 2209-2219.

🌐 Sites internet Organismes

- <http://www.cnrs.fr/inee/>
- <http://www.conservatoire-du-littoral.fr/>
- <http://www.fao.org/zhc/detail-events/fr/c/1041923/>
- <http://www.fao.org/forestry/mangrove/fr/>
- <http://www.oceanopolis.com>
- <http://www.oeil.cn.fr/natural-environment/la-mangrove>
- <http://www.taaf.fr/-District-des-iles-Eparges->
- <https://pleiades.cnrs.fr/en/search/site/mangrove>
- <https://www.afbiodiversite.fr>
- <https://www.iucn.org/>
- <https://www.labexmer.eu/fr>

Réseaux

- <http://mangroveactionproject.org>
- <http://iucn.fr/outre-mer/>
- <http://www.mangrove.or.jp/english/>
- <http://www.pole-tropical.org/>
- <https://gdr-liga.fr/>
- <https://www.zsl.org/iucn-ssc-mangrove-specialist-group>

Programmes de recherche

- http://amap.cirad.fr/fr/edite_projet.php?projet_id=41
- <https://www-iume.univ-brest.fr/biomango/fr>

ALT Arthur/CNRS p. 59 (haut gauche et droite, centre gauche et droite, bas), 63 (droite)
 AMICE Erwan/CNRS p. 90-91
 BEKER Beatriz p. 52 (centre et droite)
 BIHANNIC Isabelle/université de Bretagne Occidentale p. 84
 BOMBARDE, 1765, document BNF – Gallica p. 119
 BRETON Hervé/collège Victor Schœlcher, Kourou, Guyane p. 44 (gauche et droite), 46, 60-61, 62
 BURGOS Ariadna/MNHN p. 111, 112, 116, 120
 CORMIER SALEM Marie Christine/IRD p. 129 (droite et gauche)
 DESAILLY David/université du Littoral Côte d'Opale p. 88 (source : Images MERIS (ESA), ANR Globcoast)
 FLEURY Jules/université Aix-Marseille p. 97, 148, 150, 151, 152-153
 FORNET Gaëlle/CNRS p. 56
 FROMARD François/CNRS p. 13, 14 (gauche et droite), 15, 17, 18, 19 (gauche), 21, 22, 23, 24, 29, 36, 40, 41, 42-43, 69, 72, 77, 80-81, 85, 87, 92 (gauche et droite), 94, 98, 103, 104-105, 115, 140-141
 GALOP Didier/CNRS p. 144 (droite)
 GARDEL Antoine/CNRS p. 35
 GROS Olivier/université des Antilles p. 55 (droite)

ILTIS Jacques/IRD p. 32, 33, 114
 IMBERT Daniel/université des Antilles p. 142, 144 (gauche), 145, 146
 KERJOUAN Roger p. 37
 KLEIN Judith/IRD p. 51 (droite et gauche)
 LAURENT Melina/université des Antilles p. 55 (gauche)
 LEFLAIVE Joséphine/université de Toulouse p. 109
 MARCHAND Cyril/IRD p. 78, 79 (gauche et droite), 122
 MICHAUD Emma/CNRS p. 52 (gauche), 63 (gauche), 76
 MOREL Jules/Institut français de Pondichéry et université Aix Marseille p. 75 (gauche)
 PONCET Florence/CEDRE p. 100 (gauche et droite)
 PROISY Christophe/IRD p. 19 (droite), 71, 75 D (source : Satellite Geoeye), 125, 149
 OLAGOKE Adewole/IRD p. 75 (gauche)
 RODEZ-BENAVENT Roxane p. 49
 ROUSSEAU Yann/CNRS p. 64, 65, 67
 TENGBERG Margareta/MNHN p. 156, 157
 Université de Nantes, réalisation Délégation Outre-mer - Conservatoire du littoral p. 31
 VAN TRAN Dao/Hanoi National University of Education, Vietnam p. 130
 WALCKER Romain/université de Toulouse p. 26-27 (à partir de Hoekstra et al., 2010 et Giri et al., 2011), p. 89

p. 8 : Henri Michaux, « Premières impressions », *Passages*, Ⓢ Éditions Gallimard, Paris, 1963.
 p. 38 : Aimé Césaire, « La condition-mangrove », *La Poésie*, Le Seuil, Paris, 1994.
 p. 57 : Blaise Cendrars, « Vomito Negro », *Poésies complètes*, Ⓢ Éditions Denoël, Paris, 1944.
 p. 83 : Édouard Glissant, *Traité du Tout-Monde*, Ⓢ Éditions Gallimard, Paris, 1969.
 p. 107 : Amitav Ghosh, *Le Pays des marées*, © Robert Laffont, Paris, 2006.
 p. 127 : Patrick Chamoiseau, *Texaco*, Ⓢ Éditions Gallimard, Paris, 1992.
 p. 154 : Albert Londres, *L'Homme qui s'évada*, Actes Sud, Paris, 1928.

Nous tenons à remercier l'ensemble de l'Institut écologie et environnement du CNRS, et tout particulièrement sa directrice Stéphanie Thiébault, pour sa confiance et son soutien tout au long de la réalisation de ce projet. Un grand merci à Élodie Vignier et Isabelle Poulain pour leur aide constante et efficace dans la logistique, l'organisation des contributions, la recherche et la sélection des illustrations.

Cet ouvrage est le résultat d'un engagement sans faille de la communauté de chercheuses et chercheurs spécialistes des mangroves et investis dans des équipes de recherche françaises du CNRS, de l'IRD, du MNHN et de plusieurs universités de métropole et d'outre-mer. Ils partagent ici, avec bonheur, leurs connaissances et les résultats de leurs travaux les plus récents.

Nous remercions particulièrement toutes celles et ceux qui ont participé à l'illustration de ce livre, en fournissant et en réalisant photographies et cartes.

Le Professeur Francis Hallé, botaniste de renom et grand spécialiste des forêts tropicales, nous a fait l'honneur et l'amitié de rédiger la préface, nous lui en sommes très reconnaissants.

Enfin, ce travail n'aurait jamais pu prendre forme ni aboutir sans le talent et l'efficacité de Véronique Lefebvre, Laurianne Geffroy, Mathilde Damour, Claire Blanchaud, Aline Chabreuil, et de toute l'équipe du cherche midi éditeur.

François Fromard, Emma Michaud et Martine Hossaert-McKey

Cet ouvrage a été achevé d'imprimer chez SEPEC en janvier 2018

ISBN 978-2-7491-5764-1

N° d'édition : 5764

N° d'impression : 08271180108

Dépôt légal : janvier 2018

Première édition



Les papiers utilisés dans cet ouvrage sont issus de forêts responsablement gérées.

MANGROVE

UNE FORÊT DANS LA MER

La mangrove, cette forêt entre terre et mer qui borde les littoraux tropicaux, a longtemps été perçue comme un milieu hostile ou inutile... Elle renvoie aussi à un puissant imaginaire des tropiques qui a inspiré bon nombre de nos plus grands écrivains. Cet écosystème, complexe, abrite les palétuviers capables de vivre les pieds dans l'eau salée, des poissons « gros yeux » pouvant respirer hors de l'eau, des crabes ingénieurs et une multitude de bactéries indispensables au recyclage de la matière organique. Aujourd'hui, confrontée à la crevette-culture, aux coupes de bois, à la pollution mais aussi sous l'emprise directe des changements climatiques, cette mangrove, grignotée de toute part, est en danger.

Cet ouvrage, rédigé par des chercheurs spécialistes du milieu, nous montre combien sa préservation devient un enjeu écologique mondial tant cet écosystème contribue à l'équilibre des littoraux tropicaux et à ceux de la planète tout entière. Sait-on par exemple que ces forêts maritimes jouent le rôle de puits de carbone en absorbant de grandes quantités de CO₂ ? Qu'elles peuvent servir de filtres ou d'éponges face aux pollutions humaines ? Qu'elles constituent un rempart contre les tempêtes ou les tsunamis ? Un livre qui nous invite à poser un regard nouveau sur cette forêt si secrète au cœur des enjeux écologiques tropicaux.

Un ouvrage collectif illustré sous la direction de François Fromard, Emma Michaud, Martine Hossaert-McKey, Institut écologie et environnement (INEE) du CNRS.

Avec Ariadna Burgos, Marie-Christine Cormier-Salem, François Fromard, Antoine Gardel, Martine Hossaert-McKey, Daniel Imbert, Joséphine Leflaive, Cyril Marchand, Emma Michaud, Christophe Proisy, Romain Walcker.

Dans la même collection : *Biodiversité(s), nouveaux regards sur le vivant* ; *Mondes polaires, hommes et biodiversités, des défis pour la science* ; *Écologie chimique, le langage de la nature* ; *Mondes marins, voyage insolite au cœur des océans* ; *Écologie tropicale, de l'ombre à la lumière* ; *Empreinte du vivant, l'ADN de l'environnement* ; *Écologie de la santé, pour une nouvelle lecture de nos maux*.



24,90 € TTC FRANCE
www.cherche-midi.com
ISBN 978-2-7491-5764-1

cherche
midi