

La flore marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie de l'île

Claude Payri, Jean-Louis Menou, Antoine N'Yeurt

Résumé

Les algues marines des pentes externes et des platiers de Clipperton ont été étudiées au cours de 18 plongées réalisées tout autour de l'île, entre la surface et jusqu'à 60 m de profondeur, ainsi qu'à partir de prélèvements réalisés à pied sur les platiers récifaux externes qui ceinturent l'île. Au total, près d'une centaine de spécimens ont été récoltés et étalés en herbier sec pour constituer une collection de référence qui sera déposée, après son étude, dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Soixante et une espèces ont été récoltées et identifiées ce qui porte à 83 le nombre d'espèces connues pour Clipperton. Les résultats, issus d'analyses morphologique des spécimens, confirment Clipperton dans l'aire biogéographique Indo-Pacifique avec 75% des espèces très largement réparties dans le Pacifique ouest et central, et 4% originaire du Pacifique est. Près de 14% des taxons n'ont pu être identifiés au niveau spécifique et pourraient renfermer des espèces nouvelles pour la science voire endémiques.

Abstract

The marine flora of the reef flats and outer slopes of Clipperton were studied by SCUBA from the surface down to a depth of 60m and reef walks on 18 sites distributed around the island. About 100 samples of algae have been collected and pressed as herbarium specimens which will be deposited at the MNHN in Paris. Sixty one species have been identified, increasing the number of species recorded from Clipperton to 83. The results of morphological analyses confirm that the algal flora of Clipperton belongs to the Indo-Pacific biogeographical area with 75% of the species widely distributed in the West and Central Pacific and 4% species from the East Pacific side. About 14% of the species are not yet identified and could be species new science or endemic.

INTRODUCTION

L'île de Clipperton constitue la plus grande formation corallienne du Pacifique est (Glynn *et al.* 1996) et le seul atoll ou plus exactement presqu'atoll de cette région (Sachet 1960) en raison du "rocher", vestige de l'activité volcanique à l'origine de l'île. Cette île occupe une position singulière à la frontière entre les provinces biogéographiques Indo-Pacifique et Panaméenne. Ces deux provinces biogéographiques étant séparées par la barrière Pacifique est (BPE) située par 120°W. La pauvreté relative des faunes coralliennes situées à l'est de cette barrière s'explique à la fois par l'isolement qui a suivi la fermeture de l'isthme de l'Amérique centrale et par l'éloignement de plusieurs milliers de kilomètres de la région Indo-ouest Pacifique, considérée comme la région la plus riche en espèces. Ekman (1953) considérait cette BPE comme la barrière à la dispersion larvaire la plus efficace au monde voire comme étant une barrière infranchissable. L'analyse biogéographique menée sur les coraux de la région est du Pacifique par Glynn & Ault (2000) a montré les fortes affinités entre l'Est et le Centre du Pacifique, amenant à reconsidérer la BPE plutôt comme une passerelle entre les deux provinces. L'île de Clipperton représente ainsi dans le cadre d'analyse biogéographique l'indispensable maillon pour étudier la connectivité entre, d'une part, le Pacifique est

et, d'autre part, le Pacifique central et ouest.

Étudier la flore marine de Clipperton répondait à un double objectif :

- contribuer à augmenter la connaissance patrimoniale de ce groupe biologique ;
- rechercher les affinités biographiques avec les régions environnantes.

À notre connaissance, les premiers travaux consacrés à la flore algale de Clipperton sont anciens. Ce sont ceux de Taylor (1939) et de Dawson (1957) qui font état de 17 taxons comprenant six espèces de cyanobactéries et trois espèces dont la description est douteuse. L'expédition scientifique pluridisciplinaire organisée par la Scripps en 1958 a été l'occasion de nouvelles récoltes étudiées par Dawson (1959a), dont la liste a été reprise dans la monographie de Sachet (1962) dédiée à Clipperton. Ces travaux font état de 30 espèces marines et de 14 espèces terrestres et d'eau douce. Plus tard, Dizerbo & Gilly (1970) signalent *Ulva lactuca*. Les différentes missions françaises ou étrangères qui se sont succédées au cours des 30 dernières années n'ont pas considéré la flore algale (Glynn 1996; Jost & Andréfouët 2006). Au total et avant la présente étude, la flore algale marine de Clipperton comptait 48 espèces dont six cyanobactéries.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations et les prélèvements des organismes ont été réalisés par les deux premiers auteurs dans

20 stations dont 18 sur la pente externe et deux sur les platiers. Elles sont réparties tout autour de l'île,

entre la surface et jusqu'à 60 m de profondeur et sur les platiers récifaux externes qui ceignent l'île (Fig. 118 et Tab. XXXI).

Les prélèvements ont été réalisés en plongée autonome à l'air comprimé. La durée moyenne des plongées était de l'ordre de 65 mn ce qui représente un effort d'échantillonnage comparable d'une station à l'autre. Pour les platiers et récifs affleurants, les collectes ont été réalisées à pied à marée basse. Les zones d'étude ont été présélectionnées en fonction des possibilités de navigation et en couvrant autant possible la diversité des types d'habitats (type géomorphologique, exposition à la houle et aux vents dominants).

Pour les besoins des études taxonomiques, plusieurs spécimens d'un même taxon ont été prélevés et photographiés *in situ* chaque fois que cela a été possible. Ils ont été pressés en herbar et des fragments représentatifs conservés au formol 5% en eau de mer tamponnée pour l'étude anatomique différée. Les études anatomiques ont été réalisées à l'aide d'un microscope Olympus BH2 équipé d'un appareil photographique numérique Camedia. Les collections de références sont déposées au centre IRD de Nouméa et seront transférées à terme dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Le positionnement des stations prospectées ainsi que les indications sur la géomorphologie et la diversité biologique du site sont donnés dans le tableau XXXI.

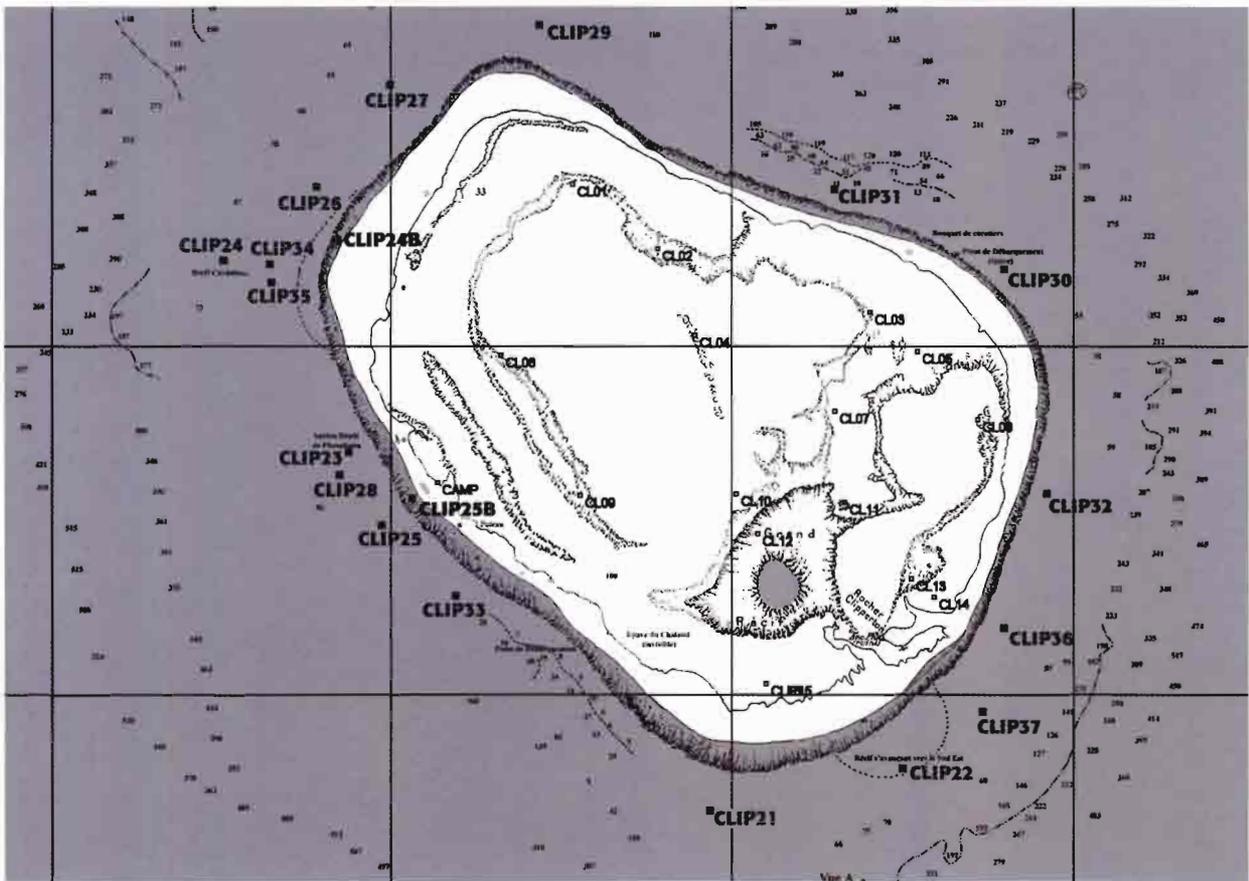


Figure 118 : emplacement des stations prospectées dans le lagon et sur les pentes externes de l'île de Clipperton (les stations du lagon ne sont pas étudiées dans ce travail).

Mapping of the sampling sites in the lagoon and on the outer slope of Clipperton Island (the lagoon sites are not studied here).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

*** Une flore marine pauvre

Soixante et un taxons ont été récoltés dont 51 identifiées jusqu'à l'espèce. Neuf espèces n'ont pu être identifiées à partir du matériel disponible, un taxon appartenant aux céramiales (Rhodophyta) nous est complètement inconnu et pourrait être un genre nouveau. Ces taxons sont répartis en 40 Rhodophyta (algues rouges), 16 Chlorophyta (algues vertes) et quatre Phaeophyceae (algues brunes) (Tab. XXXII); nous n'avons pas pris en compte dans cette étude les cyanobactéries. Les espèces identifiées par les travaux antérieurs et

repris par Sachet (1962) sont reportées au tableau XXXII. Sur les 36 espèces précédemment récoltées, 22 n'ont pas été retrouvées durant notre campagne et finalement seulement 11 espèces sont communes à l'ensemble des travaux. En combinant les résultats du présent travail avec ceux des études antérieures, la richesse spécifique de l'île de Clipperton s'élève à 83 espèces dont 49 sont nouvelles pour la région, l'ensemble réparti en 61% de Rhodophyta, 27% de Chlorophyta et 13% de Phaeophyceae, aucune phanérogame marine n'a été récoltée sur les platiers ou les pentes externes de l'atoll.

Tableau XXXI : description des sites prospectés sur de l'île de Clipperton / Description of sampling sites in Clipperton Island.

Station	Date	Latitude	Longitude	Situation	Habitat	Prof. mini. (m)	Prof. maxi. (m)	Description géomorphologique	Remarques
Clip 21	5/01/04	10° 17,039'	109° 13,015'	Pointe sud du récif	Pente externe	13	45	Fond plat à 13 m, avec forte couverture de scléactiniaires vivants, puis tombant en pente rapide de 15 jusqu'à environ 50 m.	Peu d'espèces de coraux, mais pratiquement 100% de recouvrement.
Clip 22	6/01/04	10° 17,154'	109° 12,429'	Bord sud-est du récif	Pente externe	9	55	Fond corallien en pente douce de 9 à 15 m, puis pente moyenne de 15 à 20 m avec quelques cuvettes de débris et sable grossier et scléactiniaires vivants. Ensuite, tombant très construit, en pente rapide de 20 à 55 m.	Forte couverture corallienne, fonds très sombres.
Clip 23	7/01/04	10° 18,096'	109° 14,072'	Bord ouest du récif	Pente externe	10	14	Fond corallien en pente douce de 9 à 14 m avec cuvettes, blocs et sable grossier.	Beaucoup d'échinides et algues calcaires abondantes.
Clip 24	8/01/04	10° 18,661'	109° 14,432'	Bord ouest	Pente externe	12	48	Plateau à 15-18 m avec <i>Porites</i> et <i>Pocillopora</i> , puis tombant pratiquement vertical de 20 à 50 m.	Forte couverture corallienne, fonds très sombres.
Clip 24B	8/01/04	10° 18,661'	109° 14,432'	Bord sud	Platier interne	0,5	0,8	Platier affleurant, d'environ 50 m de largeur, avec gros blocs arrachés et madrépores vivants "micro-atoll".	Station observée à pied. Nombreux Holothuridae.
Clip 25	8/01/04	10° 17,879'	109° 14,982'	Bord ouest du récif	Pente externe	15	55	Plateau à 18-20 m avec <i>Porites</i> vivants et massifs détritiques, puis tombant pratiquement vertical de 20 à 50 m à forte couverture corallienne.	Plongée de nuit, mise à l'eau sur le bord du tombant.
Clip 26	9/01/04	10° 18,870'	109° 14,138'	Bord nord-ouest du récif	Pente externe	14	52	Plateau peu large, puis tombant en pente forte jusqu'à 52 m, ensuite plaine de sable blanc gris, avec gros débris coralliens en pente très douce.	<i>Conus tessulatus</i> .
Clip 27	10/01/04	10° 19,164'	109° 13,903'	Pointe nord-ouest du récif	Pente externe	18	42	Plateau en pente douce de 10-20 m avec <i>Porites</i> vivants et massifs détritiques, puis tombant pratiquement vertical de 20 à 50 m à forte couverture corallienne.	Mise à l'eau à la verticale du tombant, remontée sur le platier jusqu'à 10 m.
Clip 28	10/01/04	10° 18,029'	109° 14,106'	Bord ouest du récif	Pente externe	14	43	Pente forte de 18 à plus de 50 m forte couverture de scléactiniaires.	Plongée de nuit.
Clip 29	11/01/04	10° 19,331'	109° 13,440'	Pointe nord du récif	Pente externe	13	57	Plateau en pente douce avec blocs et formations de <i>Porites</i> vivants de 12 à 15 m, puis zone en pente rapide très dégradée avec madrépores cassés et cuvettes de débris de 15 à 25 m. Ensuite tombant en pente très forte de scléactiniaires bien vivants jusqu'à 55 m puis fond en pente rapide de sable et débris grossiers	Mise à l'eau sur fonds de 15 m, au bord du tombant.
Clip 30	12/01/04	10° 18,608'	109° 12,058'	Bord nord-ouest du récif	Pente externe	14	46	Bord du plateau en pente rapide de 12 à 20 m avec grosses formations de <i>Porites</i> vivants, puis tombant subvertical de 25 à plus de 45 m.	Mise à l'eau sur fonds de 13 m, beaucoup de corallines.
Clip 31	13/01/04	10° 18,847'	109° 12,565'	Bord nord du récif	Pente externe	14	52	Plateau balayé par la houle, très dégradé entre 10 et 15 m avec nombreuses formations coralliennes cassées, puis zone d'éboulis de blocs plus ou moins importants, fortement recouverts de cyanobactéries entre 15 et 25 m. Ensuite pente forte de scléactiniaires vivants.	Couverture cyanobactérienne importante.
Clip 32	14/01/04	10° 18,951'	109° 14,957'	Bord est du récif	Pente externe	10	44	Plateau à 10 à 13 m avec nombreux <i>Pocillopora</i> , puis pente moyenne principalement constituée de <i>Porites lobata</i> et quelques <i>Pocillopora</i> .	

Station	Date	Latitude	Longitude	Situation	Habitat	Prof. mini. (m)	Prof. maxi. (m)	Description géomorphologique	Remarques
Clip 33	14/01/04	10° 17,669'	109° 13,766'	Bord ouest-sud-ouest du récif	Pente externe	3	9	Bord du plateau situé immédiatement avant la zone de déferlement. Fond de dalle, striées de sillons de 1 à 2 m de profondeur, perpendiculaires au récif. Nombreuses colonies de <i>Pocillopora</i> compactes.	<i>Caulerpa</i> .
Clip 34	15/01/04	10° 18,648'	109° 14,292'	Bord ouest de l'île	Pente externe	3	30	Plateau bien vivant, mais avec nombreux coraux cassés, puis tombant en pente moyenne, avec principalement des <i>Porites</i> .	
Clip 35	15/01/04	10° 18,595'	109° 14,286'	Bord ouest de l'île	Pente externe	12	72	Plateau assez large (env. 100m), puis tombant en pente forte en éperon sillon, avec <i>Porites</i> vivants et gros blocs en éboulis, ensuite pente moyenne de sable fin avec gros débris.	Peu de vie apparente sur le sable, une espèce de <i>Chaetodan</i> non reconnue à 70 m.
Clip 36	16/01/04	10° 17,553'	109° 12,099'	Sud-sud-est de l'île	Pente externe	11	29	Plateau avec <i>Pocillopora</i> et pente bien vivante avec très beau <i>Porites</i> .	<i>C. galapagensis</i> au palier.
Clip 37	17/01/04	10° 17,318'	109° 12,178'	Sud-est de l'île	Pente externe	11	35	Plateau avec quelques <i>Pocillopora</i> et <i>Porites</i> vivants, mais surtout gros blocs détritiques couverts de gazon de cyanos et débris fixes, puis pente en éboulis de blocs couverts de <i>Lobophora</i> encroûtantes avec quelques formations de <i>Porites</i> vivants.	

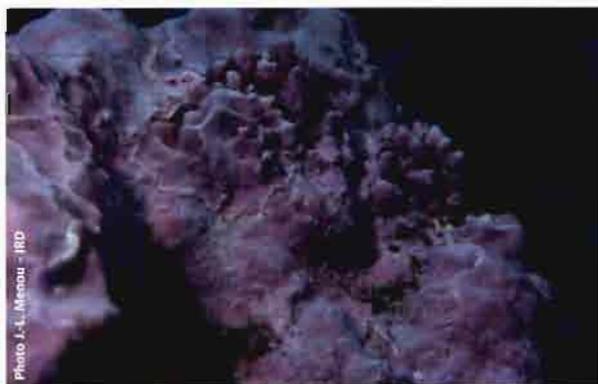


Figure 119: complexe de corallinacées.
Coralline algae complex.



Figure 120: gazon d'algues rouges.
Red algal turf.

... Une flore riche en algues rouges

La flore algale de Clipperton est caractérisée par l'exubérance des algues rouges calcaires appartenant aux corallinacées (Fig. 119) et inversement par la taille discrète et la faible abondance des algues molles. Ces dernières forment, pour la majorité, des gazons épars ou des tapis très ras fixés sur les roches calcaires; un certain nombre d'entre elles ont été trouvées en épiphytes sur d'autres algues. Les formes les plus grandes et les plus communes parmi les espèces recensées sont les algues brunes *Lobophora variegata* et *Dictyopteris repens*, qui se répartissent depuis la surface jusqu'au bas de la pente externe (50 m), les amas roses de filaments enchevêtrés d'algues rouges (Fig. 120) telles que *Asparagopsis taxiformis* (forme *Falkenbergia*), *Lejolisea pacifica*, *Hypnea spinella*, *Griffithsia pacifica* et *Jania* sp., ou encore les petites touffes vert-bouteille de *Bryopsis pennata* et *B. hypnoides*.

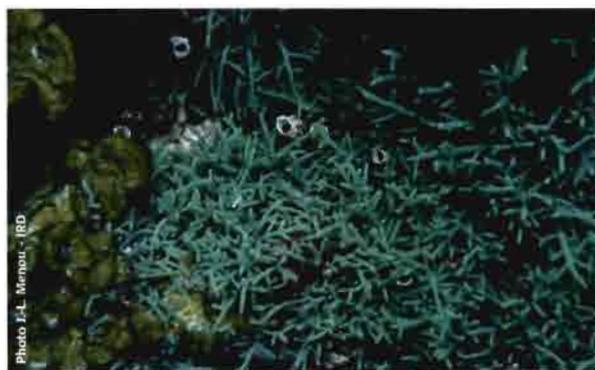


Figure 121: *Caulerpa racemosa*.

Dans les petits fonds et sur le platier ouest de l'île, une forme de *Caulerpa racemosa* (Fig. 121) développe des colonies décimétriques au pied des micro-atolls de *Porites*. Les blocs de coraux des platiers sont généralement recouverts de feutrages rouge-brun renfermant

un complexe d'algues rouges cérariales (*Ceramium* sp., *Polysiphonia* sp.) et d'algues vertes *Ulva clathrata*, *Chaetomorpha californica* et *Bryopsis* sp.

Les algues calcaires corallinacées forment, à Clipperton comme dans la plupart des îles du Pacifique, un bourrelet externe bien développé. Les espèces de corallinacées dominantes appartiennent aux Mastophoridae avec les genres *Hydrolithon*, *Neogoniolithon*, dont *Hydrolithon* cf. *marschallense* et *H. onkodes* (Fig. 122) – ce dernier étant très largement répandu dans l'Indo-Pacifique et représentant le principal élément constructeur des marges récifales des atolls du Pacifique central et sud. *Neogoniolithon rugulosum* (Fig. 123), commune aux Hawaii, est également très commune à Clipperton. Ces espèces se distribuent en général dans les biotopes les plus éclairés et dominent le paysage dans l'étage supérieur de la pente externe (jusque vers 10m) où elles résistent mieux que les coraux aux mouvements de la houle et au déferlement des vagues. Ces algues se raréfient avec la profondeur, laissant la place aux coraux; toutefois, sous les surplombs et dans les anfractuosités, on trouve un autre genre bien représenté, aux couleurs rouge à lie de vin: *Titanoderma* sp. (Fig. 124) dont la surface est ornée de remarquables spirales correspondant au dépôt successif des couches cellulaires. Plusieurs corallinacées articulées ont été récoltées dont *Jania capillacea*, *J. tenella* et *Amphiroa anceps*. *Jania longiarthra*, signalée par Sachet (1962), n'a pas été récoltée. L'abondance particulièrement inhabituelle des *Hypnea* et des *Jania* avait été remarquée par Dawson (1959b) dans les collections de la Scripps, et cet auteur avait rapproché cette flore de celle de l'atoll de Palmyra situé dans les îles de la Line.

... Une flore à la croisée du Pacifique ouest et est

Pour établir les affinités biogéographiques de la flore marine de Clipperton nous avons considéré d'une part la distribution des espèces en trois grandes rubriques: cosmopolites, Indo-Pacifique, océan Pacifique, et analysé d'autre part le nombre de taxons partagés avec les îles ou les côtes littorales

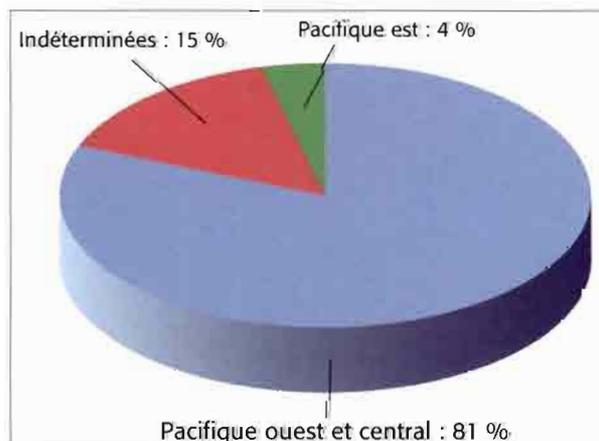


Figure 125: affinités biogéographiques de la flore algale de Clipperton.
Biogeographical affinities of the algal flora of Clipperton.

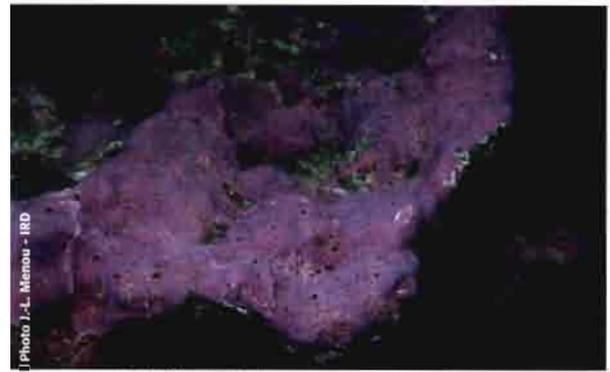


Figure 122: *Hydrolithon onkodes*.



Figure 123: *Neogoniolithon rugulosum*.



Figure 124: *Titanoderma* sp2.

les plus proches (Hawaii et Polynésie française, pour la partie ouest Pacifique; côte ouest des États-Unis, Revillagigedo, Mexique et Panama pour la région est Pacifique; Caraïbes). Les données synthétisées au tableau XXXII sont issues du système d'information "algaebase: listing the world algae" (www.algaebase.org).

L'étude morphologique des espèces qui composent la flore algale de Clipperton montre un mélange d'espèces provenant des deux côtés de la BEP. Toutefois, près de 75% des espèces sont largement distribuées dans l'Indo-Pacifique et plus précisément 81% dans le Pacifique ouest et central, contre 4% seulement restreintes au Pacifique est (incluant la région californienne, le Mexique et l'Amérique centrale); les 15% restant étant les espèces indéterminées qui renferment peut-être quelques taxons endémiques (Fig. 125).

Un tiers des espèces de Clipperton ont une très large répartition dans le monde (Tab. XXXII), ce qui reflète la distribution cosmopolite des espèces avant la fermeture

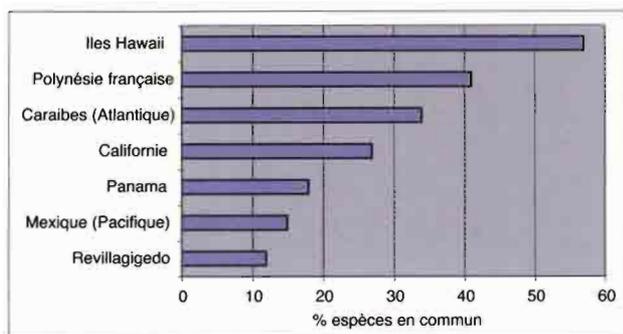


Figure 126: pourcentage d'espèces d'algues marines de Clipperton en commun avec une sélection de régions tropicales choisies dans le Pacifique et la zone Caraïbe.

Percentage of Clipperton algal species shared with various localities and islands in the Pacific and Caribbean areas.

de l'isthme de Panama il y a environ trois millions d'années (Coates & Obando 1996).

L'affinité avec le Pacifique central est forte puisque la plupart des espèces d'algues de Clipperton sont présentes aux îles Hawaii (57%) et en Polynésie française (41%); 34% sont présentes dans la zone Caraïbes, 27% sur la côte californienne et 15 et 18% respectivement sur les côtes Mexicaines et de l'Amérique centrale. Finalement il n'y a que 12% des espèces de Clipperton qui se retrouvent à Revillagigedo (Tab. XXXII et Fig. 126). Ces résultats corroborent ceux de Glynn & Ault (2000) qui ont montré que la faune corallienne de Clipperton avait une forte affinité avec celle des îles du Pacifique central notamment les îles hawaïennes et l'atoll de Johnston.

••• Quelques remarques sur la géomorphologie et la flore associée

••• Couronnes émergées et platiers

La couronne émergée de Clipperton est un ensemble de terrasses plus ou moins marquées et constituées de débris coralliens grossiers indurés dans lesquels on reconnaît des branches de *Pocillopora* et des formes plus massives de *Porites*. Les plages qui bordent cette couronne sont inégalement réparties autour de l'île; elles sont tantôt constituées de sable grossier à fin et bien développées, comme dans les parties ouest et nord-est de l'île, ou au contraire étroites et formées de débris grossiers comme au Sud-Est.

Les platiers qui s'étendent entre le bas de plage et l'océan sont relativement étroits et très peu profonds, ils portent dans certains secteurs (platiers nord-ouest, est et sud-est) la marque des tempêtes successives avec l'accumulation de massifs coralliens pluri-métriques, arrachés à la pente externe et déposés sur le platier, et par endroit jusqu'au bord de plage. Dans la partie sud et ouest on note de très beaux dépôts de *beach-rock*.

Dans la zone supra-littorale, le sable est marqué par la présence de nombreux terriers d'un crabe ocyptide, tandis que des Grapsidae (deux ou trois espèces) courent sur les blocs coralliens. Sur ces

derniers, on note quelques algues vertes ulvales (*Ulva lobata*, *U. clathrata*) et un feutrage vert de *Cladophora* et *Bryopsis* ou rouge de céramiales (*Ceramium* sp., *Polysiphonia* sp.) et des encroûtements d'une algue brune *Ralfsia hancokii*.

Le platier récifal montre une géomorphologie différente en fonction de l'exposition. Il est quasiment absent sur la côte nord. Sur la côte ouest, il s'agit d'un platier étroit, peu profond, occupé par un ensemble réticulé de micro-atolls de *Porites*, auxquels se mêlent quelques *Pocillopora* dont la croissance en hauteur est limitée à la profondeur du platier (20-40 cm). La surface de ces tables coralliennes est mortifiée en raison du balancement des marées alors que la zone périphérique est vivante, on y note un encroûtement d'algues calcaires, notamment *Hydrolithon onkodes*. Sur les côtes est et sud, le platier est une dalle arasée, très peu construite, généralement occupée par un tapis épais de tubes de vers retenant le sable et auxquels se mélangent un gazon d'algues vertes *Chlorodesmis caespitosa* et de nombreuses cyanobactéries. Dans les petites cuvettes s'accumulent des débris coralliens recouverts entièrement ou partiellement par des algues encroûtantes et formant de petits rhodolithes de *Peyssonnelia* sp. ou de *Sporolithon*.

Les accumulations sédimentaires des platiers ouest supportent une forte concentration d'une Holothurie noire *Holothuria* cf. *atra*. C'est également dans cette zone que l'on a récolté la *Caulerpa racemosa* qui forme d'épais coussins à la base des micro-atolls de *Porites*.

De manière générale le platier, lorsqu'il existe, se termine à la frange océanique par une zone légèrement surélevée compacte, découverte à marée basse et essentiellement construite par un complexe de corallinacées dominé par *Hydrolithon onkodes*. Toutefois, l'encroûtement algaire est fortement érodé (polychètes, mollusques, etc.) et recouvert par un feutrage algal riche en céramiales (algues rouges) et en thalles bruns de *Lobophora variegata* (en forme d'éventail, Fig. 127) ou de *Hincksia mitchelliae* (filamenteux). Dans les anfractuosités

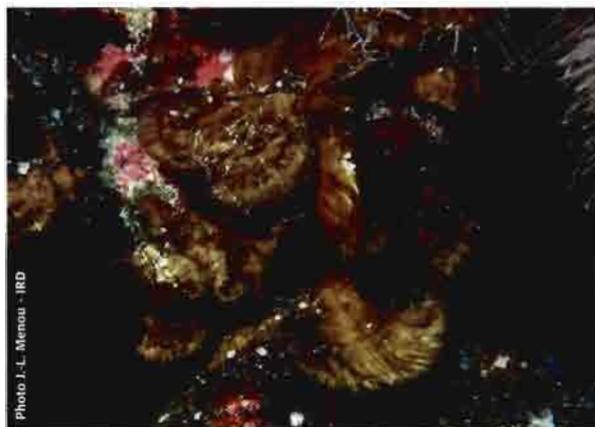


Figure 127: *Lobophora variegata*.



Figure 128: pente externe - 5m / Outer slope, 5m deep.



Figure 129: pente externe - 10m / Outer slope, 10m deep.



Figure 130: pente externe - 40m / Outer slope, 40m deep.



Figure 131: pente externe - 60m / Outer slope, 60m deep.

on note éventuellement des algues vertes *Chaetomorpha antenina* et *Bryopsis* sp. et quelques rares colonies de *Galaxaura filamentosa*. Cette zone est très comparable aux platiers externes des autres atolls du Pacifique.



Figure 132: *Lithothamnium* sp.

*** Le récif externe

Au-delà du front récifal et tout autour de l'île, on note un complexe récifal typique de pente externe où les coraux sont parfaitement développés. Deux genres dominent nettement *Porites* et *Pocillopora*. La faible diversité des coraux doublée de la rareté voire l'absence de faune épigée, gorgones, éponges, alcyonaires, contribue à la monotonie du paysage. Toutefois la couverture corallienne est importante et le taux de corail vivant varie depuis la surface jusqu'à 60m de profondeur entre 15% et 70%.

De manière générale les pentes externes de Clipperton montrent une topographie relativement constante tout autour de l'île et on peut schématiquement reconnaître trois horizons principaux (Figs 128-131):

- 0-10 m : partie haute du talus, qui correspond à une plate-forme plus ou moins rainurée. La base des éperons s'étendant jusque vers 15m. C'est la zone la plus battue de l'édifice, elle est soumise à un ressac constant même dans les zones les moins exposées. C'est aussi la zone la plus éclairée et la moins chargée en particules, où la couverture corallienne est la plus faible (10 à 25%) et celles en algues calcaires la plus forte (> 50%). Ces algues forment un glaciais important mais encroûtent également les débris coralliens pour former des nodules algaires, ou rhodolithes. Sur la côte ouest, on a noté la présence de la *Caulerpa racemosa*, très abondante sur les platiers situés au-dessus. On note en outre des gazons algaux qui supportent l'activité des herbivores tels que les poissons Acanthuridae, et plusieurs échinidés;
- 15-40m : pente plus ou moins inclinée se terminant sur une banquette vers 40m. C'est la zone qui présente sur les côtes exposées des marques importantes de tempête, avec le déplacement de blocs coralliens, notamment vers 15m au niveau de l'épaule. Outre l'horizon "perturbé", il s'agit d'un ensemble corallien cohérent formé de grosses patates métriques de *Porites* et de *Pocillopora*. Le taux de recouvrement corallien est élevé, et dans les zones non perturbées il dépasse 70% en corail vivant. Cet horizon est caractérisé par de très nombreuses

Tableau XXXII: liste des espèces d'algues marines récoltées à Clipperton durant cette expédition et par Sachet (1962). La présence des espèces dans d'autres localités et leurs affinités biogéographiques sont également indiquées. Les données proviennent de *algaebase* (Guiry & Guiry 2008). *: Dizerbo & Gilly (1970).

Genres	Espèces	Auteurs	Présente étude	Sachet 1962	Cosmopolites
<i>Boodleopsis</i>	<i>pusilla</i>	(F.S. Collins) W.R. Taylor, A.B. Joly & Bernatowicz	x		
<i>Bryopsis</i>	<i>hypnoides</i>	J.V. Lamouroux	x		x
<i>Bryopsis</i>	<i>pennata</i>	J.V. Lamouroux	x		x
<i>Bryopsis</i>	sp.		x		
<i>Caulerpa</i>	<i>racemosa</i>	(Forsskål) J. Agardh	x	x	x
<i>Chaetomorpha</i>	<i>antenina</i>	(Bory de Saint-Vincent) Kützing		x	
<i>Chaetomorpha</i>	<i>californica</i>	F.S. Collins	x		
<i>Chlorodesmis</i>	<i>caespitosa</i>	J. Agardh	x		
<i>Chlorodesmis</i>	sp.		x		
<i>Cladophora</i>	<i>liniformis</i>	Kützing	x		
<i>Cladophora</i>	<i>perpusilla</i>	Skottsberg & Levring		x	
<i>Cladophora</i>	sp.		x		
<i>Cladophora</i>	sp.			x	
<i>codium</i>	<i>geppiorum</i>	O.C. Schmidt		x	
<i>Derbesia</i>	<i>attenuata</i>	E.Y. Dawson		x	
<i>Derbesia</i>	<i>marina</i>	(Lyngbye) Kjellman	x		x
<i>Derbesia</i>	<i>tenuissima</i>	(Moris et De Notaris) P.L. Crouan & H.M. Crouan	x		x
<i>Phyllocladon</i>	<i>anastomosans</i>	(Harvey) Kraft & M.J. Wynne	x		
<i>Ulva</i>	<i>californica</i>	Wille in Collins, Holden & Setchell	x		
<i>Ulva</i>	<i>clathrata</i>	(Roth) C. Agardh	x	x	x
<i>Ulva</i>	<i>flexuosa</i>	Wulfen	x		x
<i>Ulva</i>	<i>lactuca</i>	Linnaeus		x*	
<i>Ulva</i>	<i>lobata</i>	(Kützing) Harvey		x	
<i>Chnoospora</i>	<i>implexa</i>	J. Agardh	x		
<i>Colpomenia</i>	<i>sinuosa</i>	(Mertens ex Roth) Derbès & Solier		x	x
<i>Dictyopteris</i>	<i>delicatula</i>	J.V. Lamouroux		x	
<i>Dictyopteris</i>	<i>repens</i>	Okamura	x	x	
<i>Feldmannia</i>	<i>indicus</i>	(Sonder) Womersley & A. Bailey		x	
<i>Feldmannia</i>	<i>irregularis</i>	(Kützing) G. Hamel		x	
<i>Hincksia</i>	<i>mitchelliae</i>	(Harvey) P.C. Silva	x		x
<i>Lobophora</i>	<i>variegata</i>	(Lamouroux) Womersley ex Oliveira	x	x	
<i>Ralfsia</i>	<i>hancockii</i>	E.Y. Dawson	x		
<i>Sphacelaria</i>	<i>rigidula</i>	Kützing		x	x
<i>Sphacelaria</i>	sp.			x	
<i>Acrochaetium</i>	<i>hypneae</i>	(Børgesen) Børgesen	x		
<i>Acrochaetium</i>	<i>subseriatum</i>	Børgesen		x	
<i>Amphiroa</i>	<i>anceps</i>	(Lamarck) Decaisne	x		
<i>Antithamnionella</i>	<i>elegans</i>	(Berthold) J.H. Price & D.M. John in J.H. Price, D. John, & Lawson	x		x
<i>Asparagopsis</i>	<i>taxiformis</i>	(Delile) Trevisan de Saint-Léon	x		x
<i>Callithamnion</i>	<i>catalinense</i>	E.Y. Dawson	x		

Table XXXII: checklist of marine algae from Clipperton, collected during the present study and from Sachet (1962). Distribution of the species within selected areas and biogeographical affinities are indicated. Data from algaebase (Guiry & Guiry 2008). *: Dizerbo & Gilly (1970).

Indo-Pacifique	Pacifique	Polynésie française	Hawaïi	Ouest USA	Caraïbes	Revillagigedo	Panama	Mexique Pacifique
	X		X					
X	X		X	X			X	
X	X	X	X				X	
X	X	X	X				X	
X	X	X	X	X	X		X	
				X				
X	X		X				X	
	X				X			
	X							
X	X	X						
X	X							
X	X	X	X	X	X		X	
X	X		X					
X	X	X	X		X		X	
				X				
X	X	X	X		X			
X	X	X	X	X	X	X	X	
X	X			X				
X	X	X	X					
X	X	X	X	X	X			
X	X	X	X		X	X	X	
X	X	X	X					
X	X	X	X		X			
X	X	X	X	X	X	X	X	
				X				
X	X	X	X		X			X
X	X	X	X	X	X			X
X	X	X	X	X	X	X	X	X
				X				

Genres	Espèces	Auteurs	Présente étude	Sachet 1962	Cosmopolites
<i>Ceramiales</i>	gen. nov. ?		x		
<i>Ceramium</i>	<i>codii</i>	(H. Richards) Mazoyer	x		x
<i>Ceramium</i>	<i>cupulatum</i>	Womersley		x	x
<i>Ceramium</i>	<i>flaccidum</i>	(Harvey ex Kützing) Ardissonne	x		x
<i>Ceramium</i>	<i>vagans</i>	P.C. Silva	x		
<i>Ceramium</i>	<i>macilentum</i>	J. Agardh		x	
<i>Erythrotrichia</i>	<i>carnea</i>	(Dillwyn) J. Agardh	x	x	x
<i>Fosliella</i>	<i>paschalis</i>	(M. Lemoine) Setchell & N.L. Gardner		x	
<i>Galaxaura</i>	<i>filamentosa</i>	R. Chou	x		
<i>Gelidiella</i>	<i>hancockii</i>	E.Y. Dawson	x		
<i>Gelidiella</i>	<i>machrisiana</i>	E.Y. Dawson	x		x
<i>Gelidiella</i>	sp.		x		
<i>Gelidium</i>	sp.		x		
<i>Gloiocladia</i>	<i>iyomensis</i>	(Okamura) R.E. Norris	x		
<i>Griffithsia</i>	<i>pacifica</i>	Kylin	x		
<i>Herposiphonia</i>	<i>nuda</i>	Hollenberg	x		
<i>Heterosiphonia</i>	<i>crispella</i>	(C. Agardh) M.J. Wynne	x		x
<i>Heterosiphonia</i>	<i>secunda</i>	(C. Agardh) Ambronn		x	x
<i>Hydrolithon</i>	<i>marschallense</i>	W.R. Taylor	x	x	
<i>Hydrolithon</i>	<i>onkodes</i>	(Heydrich) D. Penrose et Woelkerling	x	x	
<i>Hydrolithon</i>	<i>reinboldii</i>	(Weber-van Bosse & Foslie) Foslie	x		
<i>Hypnea</i>	<i>spinella</i>	(C. Agardh) Kützing	x	x	x
<i>Hypoglossum</i>	<i>simulans</i>	M.J. Wynne, Price et Ballantine	x		
<i>Isabbottia</i>	sp.		x		
<i>Jania</i>	<i>capillacea</i>	Harvey	x	x	
<i>Jania</i>	<i>longiarthra</i>	E.Y. Dawson		x	
<i>Jania</i>	<i>tenella</i>	(Kützing) Grunow	x	x	
<i>Lejolisea</i>	<i>pacifica</i>	Itono	x		
<i>Lithophyllum</i>	<i>prototypum</i>	(Foslie) Foslie	x		
<i>Lithothamnion</i>	sp.		x		
<i>Lomentaria</i>	<i>baileyana</i>	(Harvey) Farlow	x		x
<i>Mesophyllum</i>	<i>erubesens</i>	(Foslie) M. Lemoine	x		
<i>Neogoniolithon</i>	<i>rugulosum</i>	Adey, Townsend et Boykins	x		
<i>Pneophyllum</i>	<i>confervicola</i>	(Kützing) Y.M. Chamberlain		x	x
<i>Polysiphonia</i>	<i>ferulacea</i>	Suhr ex J. Agardh		x	x
<i>Polysiphonia</i>	<i>homoia</i>	Setchell et N.L. Gardner	x		
<i>Polysiphonia</i>	<i>mollis</i>	J.D. Hooker et Harvey	x	x	
<i>Polysiphonia</i>	<i>sertularioides</i>	(Grateloup) J. Agardh	x		x
<i>Polysiphonia</i>	<i>subtilissima</i>	Montagne		x	x
<i>Spirocladia</i>	<i>barodensis</i>	Børgesen	x		
<i>Sporolithon</i>	sp. 1		x		
<i>Sporolithon</i>	sp. 2		x		
<i>Titanoderma</i>	sp.		x		

murènes (quatre ou cinq espèces) dont la plus fréquente est *Gymnothorax dovii* qui se déplacent en eau libre. C'est le domaine des poissons carnivores, tels que lutjans, loches. Les requins (*Carcharinus albimarginatus*) fréquentent préférentiellement la tranche bathymétrique 30-50 m, tandis que *C. galapagensis*, moins fréquent (trois observations), a été rencontré dans l'horizon supérieur. La flore, essentiellement calcaire, s'amenuise avec la profondeur, et on note également un remplacement d'espèces : *Hydrolithon onkodes* notamment disparaît au profit de *Lithothamnion* (Fig. 132), *Sporolithon* et *Mesophyllum* sous les surplombs et dans les anfractuosités. Les algues molles, rouges (*Asparagopsis taxiformis*, *Hypnea tenella* et *Griffithsia pacifica*) et brunes (*Lobophora variegata* et, en moindre abondance, *Dictyopteris repens*), fréquentes dans la zone des 15 m, disparaissent quasiment au-delà de 40 m ;

• 40-60 m : au-delà de la rupture de pente à 40 m, le tombant se poursuit avec la même inclinaison et en moyenne jusque vers 55 m, sauf sur la côte ouest-sud-ouest où le bas de la pente se situe à 70 m. Au bas du tombant on observe une banquette d'accumulation sédimentaire plus ou moins inclinée recouverte de sable et débris coralliens. Cet horizon est sombre, en raison d'une forte absorption de la lumière par les imposantes masses coralliennes et la rareté des cuvettes sableuses. Le taux de corail vivant est encore très élevé, tandis que la flore algale (essentiellement *Asparagopsis taxiformis*) s'est raréfiée tout comme la faune benthique d'invertébrés et de poissons.

••• Le lagon

Les communautés biologiques actuelles du lagon, sont essentiellement constituées de plantes à fleurs d'eau douce et saumâtre, trois des quatre espèces citées par Sachet (1962) ont été retrouvées, il s'agit de *Pomatogeton pectinatus* (qui était en graine lors de notre mission), *Ruppia maritima* et *Najas marina* var. *latifolia*. *Zostera marina* n'a pas été récoltée au cours de cette mission. Le fond du lagon est envahi par une "algue verte" *Chara* et un ensemble de cyanobactéries filamenteuses qui se développent sur les tiges des végétaux ou en tapis en association avec d'autres micro-organismes bactériens. Cette végétation abondante contraste avec les vestiges des communautés coralliennes, blocs de *Porites* morts en place, nombreuses coquilles vides de bivalves, témoins biologiques du lien qui a jadis existé entre le lagon et l'océan. C'est à l'évidence l'enrichissement permanent en nutriments du lagon à partir du guano produit par les milliers d'oiseaux qui fréquentent l'île qui entretient la luxuriance de la végétation aquatique. Les apports d'eau de mer semblent très limités et, durant notre mission, nous les avons observés au niveau du "rocher". C'est à cet endroit d'ailleurs que nous avons noté la présence de poissons carangidés. Les observations sur la flore du lagon ont été reprises dans les travaux de cartographie des habitats lagunaires à partir d'images IKONOS (Jost & Andréfouët 2006). La flore phanérogamique du lagon est composée d'espèces à très large répartition et communes sur les côtes du Pacifique est. On peut raisonnablement penser que ces espèces ont pour origine le Pacifique est, et qu'elles ont été transportées par les oiseaux marins.

DISCUSSION

Avec moins de 100 espèces, la flore marine de Clipperton appartient à la catégorie "*species poor flora*" établie par Bolton (1994). Nos prospections ont doublé le nombre de taxons d'algues marines connues de Clipperton. Toutefois un tiers seulement des espèces signalées dans les travaux antérieurs ont été retrouvées. La majeure partie des espèces signalées par Sachet (1962) étaient de petite taille voire étaient des épiphytes, ce qui explique qu'elles aient pu échapper à notre prospection. En revanche, les deux algues brunes *Chnoospora implexa* et *Colpomenia sinuosa* et l'algue verte *Codium geppiorum* très repérables par leur taille n'ont pas été échantillonnées en 2004. Cette absence peut être en partie expliquée par le caractère saisonnier de ces espèces présentes plutôt en été (Payri 1987) alors que notre campagne a eu lieu en hiver (janvier) ; la mission de la Scripps en 1958 avait eu lieu à la fin de l'été.

L'effort de prospection n'est probablement pas la cause de cette apparente pauvreté. Plusieurs genres tels que *Halimeda*, *Microdictyon*, *Dictyosphaeria*, *Avrainvillea* généralement très répandus et abondants dans l'Indo-Pacifique, en particulier dans les atolls mais aussi dans le Pacifique est, n'ont pas été observés à Clipperton. La faible diversité d'habitats, essentiellement restreints à la pente et aux platiers externes, l'absence d'habitat lagunaire marin sont sans doute une raison sérieuse pour expliquer la faible richesse spécifique. Mais plus encore la faible taille des habitats disponibles doublée d'un fort isolement de l'île pourrait être à l'origine de l'absence d'une partie des taxons à très large répartition en affectant notamment leur recrutement. Finalement cette relative pauvreté résulterait de l'isolement par la distance du lointain Pacifique ouest et des conditions climatologique et océanographique par le proche Pacifique est.

CONCLUSION

La contribution majeure de notre étude est une meilleure connaissance des pentes externes. En effet, les moyens d'investigation et notamment la

prospection en scaphandre autonome nous a permis d'explorer un éventail d'habitats plus large que celui échantillonné par les missions antérieures, et

notamment ceux situés le long des pentes externes jusqu'à la terrasse sableuse située vers 55 m ; en conséquence, nos récoltes renferment comme attendu un certain nombre d'espèces qui n'étaient pas encore signalées à Clipperton et qui, pour certaines d'entre elles, sont peut-être nouvelles pour la science. Une étude taxonomique plus importante et d'autres échantillons seront nécessaires pour confirmer ces premières conclusions et décrire le cas échéant les nouveaux taxons.

Comparativement aux autres atolls et presqu'atolls du Pacifique, l'île de Clipperton apparaît très originale avec l'histoire singulière de son lagon, isolé depuis plus d'un siècle et demi du contexte océanique environnant. Toutefois, le complexe récifal qui s'est développé le long du littoral et sur les pentes externes montre des caractères géomorphologiques tout à fait comparables à ceux des autres atolls du

Pacifique. La faible richesse spécifique enregistrée dans tous les groupes confirme le gradient biogéographique d'appauvrissement en espèces entre l'ouest et l'est du Pacifique. L'absence totale de certains groupes d'algues est peut-être à relier à l'isolement de l'île, tout comme l'endémisme décrit pour le groupe des poissons (Robertson 1996) ou des échinodermes (Lessios *et al.* 1996).

Enfin, le mélange d'espèces entre l'Ouest et l'Est du Pacifique, montré pour d'autres groupes zoologiques et notamment pour les coraux (Glynn & Ault 2000), les poissons (Robertson & Allen 1996), les échinodermes (Lessios *et al.* 1996) est confirmé pour la flore marine. Cette caractéristique souligne l'originalité biologique de Clipperton et peut-être son rôle "relais" dans la dispersion et la colonisation des espèces à travers le plus grand océan du monde.

- BOLTON J.-J. 1994. – Global seaweed diversity: patterns and anomalies. *Botanica Marina* 36 : 241-246.
- COATES A.-G. & OBANDO J.-A. 1996. – The geologic evolution of the Central American isthmus, in JACKSON J.-B.-C., BUDD A.-F. & COATES A.-G. (Eds), *Evolution and environment in tropical America*. Univ Chicago Press, Chicago, London : 21-56.
- DAWSON E.-Y. 1957. – Notes on Eastern Pacific insular marine algae. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 8 : 1-8.
- DAWSON E.-Y. 1959a. – Some algae of Clipperton island and The Danger Islands. *Pacific Naturalist* 1(7) : 1-8.
- DAWSON E.-Y. 1959b. – Changes in Palmyra Atoll and its vegetation through the activities of Man, 1913-1958. *Pacific Naturalist* 1(2) : 1-51.
- DIZERBO A.-H. & GILLY R. 1970. – Un *Ulva lactuca* L. (Chlorophycees, Ulvaceae) de l'atoll de Clipperton (Pacifique nord). *Revue Algologique* 1 : 90-91.
- EKMAN S. 1953. – *Zoogeography of the sea*. Sidgwick and Jackson, London, 417 p.
- GLYNN P.-W. (Ed.) 1996. – Coral reefs of the eastern Pacific. *Coral reefs*, special issue 15(2), 147 p.
- GLYNN P.-W. & AULT J.-S. 2000. – A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19 : 1-23.
- GLYNN P.-W., VERON J.-E. & WELLINGTON G.-M. 1996. – Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2) : 71-99.
- GUIRY M.-D. & GUIRY G.-M. 2008. – *AlgaeBase version 4.2*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. (consulté le 05 mai 2008).
- JOST C. & ANDRÉFOUËT S. 2006. – Review of long term natural and human perturbations and current status of a remote atoll of the Eastern Pacific, Clipperton Atoll (Île de La Passion). *Pacific Conservation Biology* 12(3) : 207-217.
- LESSIOS H., KESSING B.-D., WELLINGTON G.-M. & GRAYBEAL A. 1996. – Indo-Pacific echinoids in the tropical eastern Pacific. *Coral Reefs* 15 : 133-142.
- PAYRI C.-E. 1987. – Zonation and seasonal variation of the commonest algae on Tiahura reef (Moorea Island, French Polynesia). *Botanica Marina* 30 : 141-149.
- ROBERTSON D.-R. 1996. – *Holacanthus limbaughi*, and *Stegastes balswini*, endemic fishes of Clipperton island, tropical eastern Pacific. *Coral Reefs* 15 : 132.
- ROBERTSON D.-R. & ALLEN G.-R. 1996. – Zoogeography of the shorefish fauna of Clipperton Atoll. *Coral Reefs* 15 : 121-130.
- SACHET M.-H. 1960. – Histoire de l'île de Clipperton. *Cahiers du Pacifique* 2 : 1-32.
- SACHET M.-H. 1962. – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4th series 31(10) : 249-307.
- TAYLOR R.-W.-M. 1939. – Algae collected on the presidential cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(9) : 1-18.

Payri Claude, Menou Jean-Louis, N'Yeurt Antoine. (2009).

La flore marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie de l'île.

In : Charpy Loïc (coord.). Clipperton : environnement et biodiversité d'un microcosme océanique.

Paris (FRA) ; Marseille : MNHN ; IRD, (68), 129-141.

(Patrimoines Naturels ; 68). ISBN 978-2-85653-612-4