UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

Faculté de sciences exactes et naturelles

THÈSE

présentée par

Sophie BRUGNEAUX

Pour obtenir le grade de Docteur en Océanologie

REGULATION DES COMMUNAUTES ALGALES PAR LES MACRO-HERBIVORES DANS LES COMMUNAUTES RECIFALES DES ANTILLES FRANÇAISES

(GUADELOUPE, MARTINIQUE, SAINT BARTHELEMY)

Soutenue le : 6 juillet 2012

Devant le Jury :

Madame Mireille Harmelin-Vivien, Rapporteur, Directeur de recherche CNRS

Monsieur Pierre Lejeune, Rapporteur, Docteur d'Etat, Université de Liège

Monsieur Lionel Reynal, directeur de recherche IFREMER

Monsieur Claude Bouchon, Professeur, Université des Antilles et de la Guyane

Monsieur Max Louis, Professeur, Université des Antilles et de la Guyane

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier très sincèrement Claude Bouchon, qui a été mon directeur de thèse durant ce travail. Merci Claude de m'avoir fait confiance sans réserve et d'avoir accepté d'encadrer ce travail à distance malgré ton emploi du temps plus que chargé.. Merci de m'avoir encouragé durant toutes ces années.

Je remercie chaleureusement Yolande Bouchon-Navaro, pour tous les comptages de poissons, pour ses relectures minutieuses, pour avoir fait tourner des dizaines et des dizaines de fois son logiciel d'analyse canonique (plus de 90 fois tout de même), pour ses conseils, pour sa cafetière toujours allumée, pour sa jovialité.

Merci à tous les deux de votre soutien permanent et de votre amitié. Vous avez toute mon affection.

Je remercie amicalement Max Louis pour ses conseils et son aide.

Beaucoup de personnes ont participé à me donner un peu de ce qui me manquait le plus pour réaliser ce travail : du temps !

- mes deux petits garçons Robin et Morgan tout d'abord, dont les naissances et congés associés m'ont permis de me consacrer, sur de longues durées, à ces travaux,

- la Direction de l'Agence des aires marines protégées pour avoir autorisé un congé parental studieux et surtout Pierre Leca, directeur adjoint, qui a toléré avec beaucoup de bienveillance mes horaires à géométrie variable et qui m'a toujours encouragé à terminer,

- ma maman, pour qui ce travail représente beaucoup et qui a bien voulu garder mes garçons plus souvent qu'à son tour, notamment pendant ma phase de terrain,

- et surtout Alain, à qui j'ai si souvent dit « donne moi encore une demi journée et c'est fini ! ».

Toutes ces personnes m'ont donné des petits morceaux de temps, qui mis bout à bout, m'ont permis d'allonger les journées, de me dédoubler, pour achever après sept ans, cette toute modeste contribution à la science, qui est surtout devenue, au fil des ans, un défi personnel.

Je remercie également les rapporteurs et membres du jury qui ont bien voulu juger ce travail.

Enfin, je remercie mon Homme, Alain, compagnon de vie et de plongées, qui a accepté la plus ingrate et douloureuse tâche de mesurer les oursins Diadème dans leur trou, qui a souvent éclairé mes ignorances en écologie végétale, qui m'a donné beaucoup de temps, et qui m'a poussé à terminer (enfin !) cette thèse. Maintenant tu peux commencer la tienne…

Sommaire

INTRODUCTION **6**

SITUATION DE LA RECHERCHE 8

Les ouragans *8*

Le stress thermique *9*

Les maladies *10*

La diminution de l'herbivorie *11*

L'eutrophisation des eaux côtières *16*

Conclusion *17*

PROBLEMATIQUE DU SUJET DE RECHERCHE 19

CHAPITRE 1 : MATERIEL ET METHODES **22**

LES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES ETUDIES ET LEURS DESCRIPTEURS ECOLOGIQUES 24

Le compartiment benthique non algal *24*

Le compartiment algal *27*

Les herbivores *30*

Les poissons carnivores *38*

LES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT RECIFAL ET LEURS DESCRIPTEURS 41

Le mode hydrodynamique *41*

La complexité de l'habitat *41*

La disponibilité en nutriments *43*

LE TRAITEMENT DES DONNEES 45

les descripteurs synthétiques utilisés *45*

les analyses des données *45*

CHAPITRE 2 : PRESENTATION DES MILIEUX ETUDIES **51**

L'ARC ANTILLAIS 53

Caractéristiques climatiques des petites Antilles *53*

Caractéristiques des masses d'eau du bassin Caraïbe *53*

LA GUADELOUPE 56

Localisation et géographie *56*

Les communautés récifales de la Guadeloupe et État des masses d'eau côtières *56*

Localisation et présentation des sites d'étude *59*

LA MARTINIQUE 62

Localisation et géographie *62*

Caractéristiques des masses d'eau côtières *62*

Les communautés récifales de la Martinique et état des masses d'eau côtières *63*

Localisation et présentation des sites d'étude *67*

SAINT-BARTHELEMY 69

Localisation et géographie *69*

Caractéristiques des masses d'eau côtières *69*

Les communautés récifales de Saint-Barthélémy et état des masses d'eau côtières *70*

Localisation et présentation des sites d'étude *71*

ESTIMATION DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT DANS LES STATIONS ETUDIEES 74

CHAPITRE 3 – ÉTUDE DES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES RECIFAUX 78

CARACTERISATION DES COMMUNAUTES BENTHIQUES RECIFALES ET DES STATIONS ETUDIEES 80

Les stations étudiées en Guadeloupe *80*

Les stations étudiées en Martinique *89*

Les stations étudiées à Saint Barthélémy *93*

LE COMPARTIMENT ALGAL : ETUDE DE LA REPARTITION SPATIALE DES MACROALGUES ENTRE LES STATIONS .. 94

À partir des données de présence-absence spécifique ou générique *94*

À partir des données d'abondance *105*

LE COMPARTIMENT DES MACRO-HERBIVORES 117

Les poissons herbivores *117*

Les oursins *121*

conclusions *132*

COMPARTIMENT DES CARNIVORES-PREDATEURS DES OURSINS 133

Répartition des biomasses de poissons prédateurs autour de la Guadeloupe dans les stations situées à petite profondeur *134*

Répartition des biomasses de poissons prédateurs à -10m sur les stations de Guadeloupe et des Petites Antilles *135*

Conclusions *136*

CHAPITRE 4 : ETUDE DES RELATIONS ENTRE LES COMPARTIMENTS HERBIVORES ET ALGAUX 138

RECHERCHE DES FACTEURS STRUCTURANTS DE L'ABONDANCE ALGALE SUR LES SITES ETUDIES 140

Étude des facteurs de régulation de l'abondance algale en Guadeloupe 142

Recherche des facteurs de régulation de l'abondance algale à l'échelle des Petites Antilles 150

Conclusions 152

RECHERCHE DES FACTEURS STRUCTURANTS DE LA POPULATION D'OURSINS DIADEME SUR LES SITES ETUDIES 154

Étude des facteurs influençant la répartiton des oursins sur l'île de Guadeloupe 155

Approche des facteurs de répartition de l'abondance des oursins à l'échelle des petites Antilles 160

Conclusions 161

CHAPITRE 5 : SYNTHESE ET DISCUSSION 163

SUR LES EXPERIMENTATIONS D'ORDRE METHODOLOGIQUE 164

Pour l'étude du compartiment algal 164

Pour l'étude des compartiments herbivores 166

pour l'estimation des facteurs de l'environnement 168

SUR L'ÉTUDE DU COMPARTIMENT ALGAL 169

Des espèces indicatrices d'eutrophisation au sein des communautés algales récifales ? 169

Dynamique et régulation des abondances de macroalgues 170

SUR L'ÉTUDE DES POPULATIONS D'OURSINS ET DES FACTEURS IMPACTANT LEUR REPARTITION DANS LES ANTILLES FRANÇAISES 184

Comportement et distribution spatiale à petite échelle 184

Facteurs explicatifs de la répartition de la population entre les stations 185

Conclusions et perspectives 193

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 195

ANNEXES 210

LISTE DES FIGURES 224

LISTE DES TABLEAUX 226

LISTE DES ANNEXES 228

Introduction

Une récente analyse globale des résultats des recherches en milieu récifal (« Reefs at risk ») indique que 60 % des récifs coralliens du monde sont en danger de disparition ou dégradés (Bryant *et al.*, 1998 in Mc Manus et Polsenberg, 2004).

Une majorité des chercheurs s'accorde à penser que les récifs coralliens du bassin caraïbe sont les plus sévèrement dégradés (Knowlton, 2001 ; Jackson, 2001 ; Smantz, 2002 ; Pandolfi *et al.,* 2003). En effet, l'analyse des résultats des études menées dans le bassin caraïbe montre que la couverture corallienne des récifs a diminué de 10 % à 50 % en moyenne, soit une perte de 80 % en trois décennies (Gardner *et al.,* 2003). De récents travaux de paléontologie suggèrent que ce déclin n'a pas eu de précédent depuis plusieurs millénaires (Greenstein *et al.,* 1998 *in* Gardner *et al.,* 2003).

Cette diminution de la couverture corallienne est accompagnée le plus souvent d'un développement algal persistant (Knowlton, 2001), traduisant une succession écologique, transition de la dominance corallienne à la dominance algale communément appelée « algal phase shift » par de nombreux auteurs (Hughes, 1994a ; Harvell et *al*., 1999 ; Mc Manus et *al*., 2000 ; Edmunds et Carpenter, 2001 ; Jackson, 2001 ; Smantz, 2002 ; Mc Manus et Polsenberg, 2004 ; Bouchon *et al.,* 2008a).

Parallèlement à cette transition algale, des changements importants ont lieu dans la composition des peuplements coralliens. Les espèces dites bioconstructrices, constitutives de l'architecture des récifs caribéens depuis plusieurs milliers d'années (*Acropora palmata, Montastrea spp*.) disparaissent progressivement au profit d'espèces à croissance rapide, opportunistes et fragiles, moins résistantes à la houle et aux changements de température (*Agaricia agaricites, porites spp*., etc) (Gardner *et al.,* 2003).

L'homogénéité de ces symptômes dans le bassin caraïbe pourrait être due à la petitesse de cette aire géographique, qui concentre pourtant 15 % des récifs mondiaux, et qui les rend ainsi plus sujets à subir massivement les événements perturbants (Connell, 1997).

Découlant de ces constatations, diverses polémiques animent la communauté scientifique. Plusieurs auteurs mettent en garde contre une surestimation des évaluations quantitatives des dégradations du fait d'une concentration des efforts de recherche sur les sites les plus endommagés (Buddemeier et Ware, 2003). Quoi qu'il en soit, une mésestimation ne saurait occulter la réalité des constats effectués par des dizaines de chercheurs dans la Caraïbe (Wilkinson, 2004 ; 2008). D'autre

part, la question de la datation des premiers symptômes de dégradation des récifs caribéens se pose. Leur attribution quasi systématique au développement des activités humaines industrielles dans les années 50 traduit surtout le début des recherches sur les écosystèmes récifaux et certains chercheurs avancent que de nombreux récifs étaient déjà dégradés avant 1900 (Jackson, 1997 ; Pandolfi et *al.,* 2003). Cependant, tous les spécialistes s'accordent sur l'accélération du processus ces dernières décennies et la question fondamentale qui occupe la recherche actuelle est bien celle de l'identification des causes de ce déclin.

Les études successives menées depuis le début des années 50 ont permis d'attribuer ce phénomène à une action synergique de facteurs environnementaux (ouragans, température de la mer, maladies…) et humains (surpêche, hypersédimentation, eutrophisation des eaux côtières, destruction des habitats…), causes qui sont souvent difficiles à hiérarchiser (Gardner *et al.,* 2003) et dont les effets sont à considérer au cas par cas. Mais les recherches, du fait des contraintes liées au milieu marin, sont souvent menées sur des compartiments, parties d'un écosystème, ou encore sur un processus particulier, et permettent difficilement l'analyse systémique de ces phénomènes.

Les Antilles françaises ne font pas exception à cette situation de dégradation générale. Constatée dès les premières études sur le milieu marin en 1984, on estime qu'elle atteint 80 % des communautés coralliennes en Martinique et en Guadeloupe (Chauvaud, 1997 ; Bouchon et Bouchon-Navaro, 2000 ; Bouchon *et al.,* 2008a,b,c).

Ces observations, et surtout la mobilisation nationale engendrée par la création de l'Initiative Française pour les Récifs Coralliens (IFRECOR), ont motivé la mise en place d'un programme de suivi de l'état de santé des communautés coralliennes sur des stations sous-marines de référence à partir de 1999 (5 stations en Guadeloupe, 4 stations en Martinique, 2 stations à Saint Barthélemy). Cependant, l'état des récifs coralliens de ces îles était déjà dégradé lorsque ces études ont commencé, et les résultats actuels (10 ans de recul pour les stations les plus anciennes) privent à la fois la recherche mais également les gestionnaires d'une compréhension des mécanismes et de la cinétique de dégradation des communautés récifales de ces îles.

Parallèlement à cette démarche nationale de préservation des communautés récifales, la nouvelle politique européenne de l'eau, établie par la directive 2000/60/CE (dite Directive Cadre Eau), a fixé des objectifs ambitieux pour la préservation et la restauration de l'état des eaux superficielles et souterraines, y compris les eaux côtières. Obligés quant aux résultats à atteindre, les états membres sont tenus, entre autres, de mettre en place un réseau de surveillance de la qualité des eaux et de parvenir à un bon état écologique de celles-ci à l'horizon 2015. L'état de santé des communautés marines, et notamment récifales, figure parmi les indicateurs de cet état général des eaux côtières. L'objectif à atteindre rend donc nécessaire l'acquisition de connaissances sur les facteurs de

dégradation du milieu marin ainsi qu'une meilleure compréhension des mécanismes de dégradation afin d'envisager la mise en place d'une politique de résorption de ces facteurs.

L'unité de recherche DYNECAR (Dynamique des Écosystèmes Caraibes et Biologie des Espèces Inféodées, EA 926) créée en 1992, s'intéresse particulièrement aux stratégies que développent les groupes fonctionnels récifaux en réponse aux perturbations naturelles et anthropiques. C'est dans ce cadre que s'inscrit ce travail de thèse.

SITUATION DE LA RECHERCHE

Depuis les années 80, de nombreuses recherches menées dans le bassin caraïbe, ont permis de mettre en évidence l'action de différents facteurs de dégradation des communautés récifales. Un état de la connaissance sur l'effet de ces principaux facteurs sur les communautés récifales est présenté ci-après, sans présumer de leur importance hiérarchique. Les facteurs d'ordre physique puis d'ordre biologique sont présentés.

LES OURAGANS

Les ouragans et les houles cycloniques ont pour principaux effets de diminuer la complexité architecturale et le recouvrement corallien (Steneck, 1993). Leur impact est cependant limité à la fois spatialement (aux profondeurs inférieures à 20 m) et temporairement, car les espèces dominant les premiers m ont une capacité de régénération rapide. Les communautés y ont en effet le taux de production organique et inorganique le plus élevé (Gladefelder *et al.,* 1978 et Rogers *et al.,* 1982 *in* Steneck, 1993).

Peu d'études comparatives existent sur l'importance relative de ce facteur sur la dégradation des récifs caraïbes. Un suivi à long terme des récifs coralliens de la Jamaïque montre cependant que l'ouragan Allen (1980) a été la première cause de dégradation de ces récifs, engendrant une perte de 20 à 30 % du recouvrement corallien (Hughes, 1994b). D'autres causes ont progressivement empêché la restauration des peuplements coralliens (mortalité massive des oursins Diadèmes en 1983, ouragan Gilbert en 1988).

Les Antilles françaises sont régulièrement touchées par les phénomènes cycloniques. L'intensité du phénomène dépend de la latitude. Plus on s'élève vers le nord des Antilles, plus le risque que la dépression se transforme en ouragan augmente. Ainsi la Martinique est touchée en

moyenne tous les 10 ans par un ouragan, la Guadeloupe tous les 8 ans et Saint Barthélemy tous les 6 ans[1].

Deux ouragans ont endommagé les peuplements coralliens de Martinique : David (1979) et Allen (1980). Leur effet a surtout été constaté sur les populations d'*Acropora palmata*, anciennement constitutives du récif méridional de la Martinique (Bouchon et *al.,* 2000). Plus récemment, le cyclone Dean (2007) a provoqué d'importantes mortalités coralliennes (pluies et hyper sédimentation).

Quatre ouragans sont réputés avoir durement affectés les écosystèmes côtiers de Guadeloupe et de Saint Barthélémy (Hugo, 1989 ; Luis et Marylin en 1995 ; Lenny, 1999), soit directement soit en générant des houles très fortes provoquant des dommages importants dans les peuplements bioconstructeurs situés entre la surface et 15 m (Bouchon *et al.,* 1991; Bouchon *et al.,* 2008a). Les pluies torrentielles qui les ont accompagnées ont provoqué un ravinement et des apports très importants de matières en suspension. Ces événements ont entraîné un remaniement profond dans la structure de la guilde des bioconstructeurs par une quasi-disparition de l'espèce *Acropora palmata* qui était, avant cette série de cyclones, une des espèces bioconstructrices dominantes dans les Antilles françaises (Lafferty *et al.,* 2004 ; Bouchon *et al.,* 2008a).

À Saint Barthélemy, les ouragans sont probablement le premier facteur responsable du faible développement des récifs coralliens par la destruction directe et la remise en suspension des sédiments du plateau insulaire peu profond (Bouchon *et al.,* 2008a).

Seul l'impact de l'ouragan Hugo sur l'île de Guadeloupe et de l'ouragan Allen sur la Martinique a été étudié (Bouchon et *al.,* 1988 ; Bouchon et *al.,* 1991). Selon les auteurs, et malgré la violence des phénomènes, les communautés récifales (icthyologiques et coralliennes) ont été faiblement impactées. Néanmoins, les capacités de régénération, même si les mortalités coralliennes sont faibles, dépendent du niveau de pression anthropique. Aucun suivi de la capacité de régénération des communautés n'a été mené.

Une augmentation de 5 à 12 % de la fréquence des ouragans est attendue en raison du changement climatique global (Mc Clanahan, 2000).

LE STRESS THERMIQUE

Le stress, notamment thermique, provoque l'expulsion des algues symbiotiques de certains groupes de cnidaires et tout particulièrement des coraux (blanchissement). Lorsque ce stress dure trop longtemps, les organismes meurent.

[1] www.meteofrance.fr

On attribue au stress thermique une part importante des mortalités coralliennes dans l'Indo-Pacifique et la Caraïbe (Hoegh-Guldberg, 1999 *in* Smantz, 2002 ; Bouchon *et al.,* 2008b ; Eakin *et al.,* 2010).

Dans la Caraïbe, les coraux tolèrent une valeur maximale de température de l'eau de mer de 29°C. L'intensité du blanchissement et des mortalités subséquentes sont fonctions de la durée de dépassement de ce seuil et des températures atteintes. Dans la région caraïbe, des blanchissements d'importances inégales ont été observés en 1984, 1987, 1998, 1999 et 2005. En Martinique et Guadeloupe, seules les années 1998 et 2005 ont entraîné des mortalités notables. L'épisode de 1998 a amené 20 à 30 % de mortalité corallienne sur les stations étudiées (Bouchon et *al.*, 2004). Durant l'épisode de 2005, les températures ont dépassé 29°C durant plus de 6 mois avec des pics à 32 °C. Ces températures étaient les plus élevées jamais observées dans cette région depuis 150 ans (Eakin et *al.*, 2010). De fortes mortalités ont été observées dans les Antilles françaises (25 à 52 % de la couverture corallienne) et dans l'ensemble de la région (Bouchon *et al.,* 2008b ; Eakin et *al.,* 2010). Certaines colonies sont mortes immédiatement, d'autres plusieurs mois plus tard (mort lente ou développement de maladies). Certaines colonies mirent deux ans à retrouver un aspect normal (Bouchon et *al.*, 2008b). En Martinique, un suivi de colonies blanchies a permis de mettre en évidence que les espèces constructrices étaient les plus sujettes aux phénomènes de mortalité retardée (Cowan, 2006).

Ce facteur, qui était jusqu'à présent peu impliqué dans le processus de dégradation des communautés récifales caribéennes au regard des autres, va très probablement, avec le réchauffement climatique, accélerer le processus de dégradation actuel (Harvell et *al.*, 2007 ; Eakin et *al.*, 2010).

LES MALADIES

Ces dernières décennies on été marquées par une récente augmentation des maladies affectant les espèces marines. Nouvelles ou préexistantes, avec ou sans changement d'hôtes, elles sont aussi plus virulentes (Harvell *et al.,* 1999). Leur apparition est favorisée par un changement dans les conditions environnementales. Deux conditions semblent jouer un rôle primordial dans leur développement. Tout d'abord les changements climatiques, car ils affectent les propriétés des écosystèmes et rendent les populations plus fragiles et susceptibles de contracter des maladies (El niño, augmentation de la température de la mer…). Ensuite les activités humaines, qui facilitent le transport des espèces marines et de leurs pathogènes, et qui sont également la cause de la dégradation des habitats, de l'apport de polluants et de l'ajout de nouveaux pathogènes par les eaux usées (Harvell *et al.,* 1999 ; Mc Manus et Polsenberg, 2004).

Le bassin caraïbe, notamment par les épidémies qui ont presque décimé les populations de l'oursin *Diadema Antillarum* (en 1983) et de l'Acroporidae *Acropora palmata* en 1977 (Gladfelter, 1982), est devenu un « hot spot » des maladies marines (Harvell *et al.,* 1999, 2007).

Actuellement on ne connaît que sept agents pathogènes responsables sur les vingt maladies identifiées dans cette région affectant les groupes benthiques récifaux (Harvell et *al.*, 2007). Des liens existants entre ces agents pathogènes responsables et des bactéries fécales humaines ont été établis dans le cas de la maladie de la bande noire (Richardson, 1998) et de la maladie de la bande blanche qui a décimé la population *d'Acropora palmata* (Sutherland et *al.*, 2010, 2011). Les recherches menées sur les liens existants entre le développement des maladies et les conditions environnementales mettent également en avant le rôle de la température et de l'eutrophisation de l'eau même si les mécanismes ne sont pas encore compris (Harvell *et al.,* 2007).

À l'heure actuelle, aucune étude n'a été menée pour identifier et quantifier l'importance de chacune de ces maladies dans les Antilles françaises.

LA DIMINUTION DE L'HERBIVORIE

L'herbivorie : Force structurante de l'Écosystème récifal

L'« herbivorie » est un des principaux facteurs affectant la structure des communautés algales et coralliennes, à la fois en composition spécifique et en biomasse (Ogden *et al.,* 1973 ; Ogden et Lobel, 1978 ; Sammarco, 1980 ; Hay, 1981 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Lewis, 1986 ; Birkeland, 1987 ; Morrison, 1988 ; Thacker *et al.,* 2001). Par leurs prélèvements, les herbivores affectent l'abondance du peuplement algal et sa richesse spécifique, l'installation et la survie des coraux ainsi que la survie des autres compétiteurs pour l'espace benthique.

L'intensité de l'herbivorie varie spatialement sur le récif. Dans la Caraïbe, celle-ci est maximale à des profondeurs inférieures à 20 m, et est amoindrie dans les zones battues, comme les crêtes récifales, platiers récifaux ou beachrocks où l'action de la houle les rend difficile d'accès (Ogden, 1976 *in* Hay, 1981 ; Hatcher et Larkum, 1983). De plus, ces habitats sont souvent érodés et de fait proposent moins de refuges contre les prédateurs (Adey, 1977; Adey et Steneck, 1976 *in* Morrison, 1988 ; Mc Cook, 1996).

Dans le bassin Caraïbe, l'espèce d'oursin bioérodeuse *Echinometra lucunter* est caractéristique de ces zones battues. Il réside dans une cupule creusée dans le substrat où il est protégé de la houle, et n'en sort pas. Son action d'herbivore se limite aux algues tapissant sa loge ou aux algues dérivantes.

Cela explique que sur les récifs tropicaux, les communautés algales denses sont naturellement confinées aux zones battues. On constate également que l'intensité du broutage diminue avec la profondeur (Hay, 1981, 1984 ; Morrison, 1988). Cette diminution de l'abondance des peuplements d'herbivores pourrait être due à la baisse de la production primaire et à l'augmentation des prédateurs avec la profondeur (Steneck, 1983).

Le broutage, pour être intense, n'affecte pas toutes les espèces algales également. Son effet résulte de l'équilibre entre les défenses chimiques, structurelles, spatiales et temporelles élaborées par chaque espèce d'algues pour échapper au broutage et les stratégies adaptatives anatomiques, physiologiques et comportementales établies chez les herbivores. (Ogden et Lobel, 1978 ; Carpenter, 1986 ; Coen et Tanner, 1989 ; Solandt et Campbell, 2001 ; Thacker et *al.,* 2001).

Les composants de l'herbivorie

Les modalités de l'herbivorie (intensité, espèces concernées) varient selon la composition des peuplements d'herbivores en espèce et en abondance. Ses deux composants majeurs sont les poissons et les oursins (Ogden et Lobel, 1978 ; Coen et Tanner, 1989 ; Mac Clanahan et *al*., 2002).

- **L'oursin *Diadema antillarum***

Brouteur nocturne important (par son activité et son abondance) et relativement opportuniste en milieu naturel (Randall *et al.,* 1964 ; Ogden *et al.,* 1973 ; Ogden et Lobel, 1978), l'oursin *Diadema antillarum* est, pour de nombreux auteurs, le premier facteur de conservation à un niveau bas de la biomasse algale, à faible profondeur, sur les récifs caraïbes (Ogden *et al*., 1973 ; Sammarco *et al.,* 1974 ; Carpenter, 1981, 1986 ; Sammarco, 1982 ; Ogden et Carpenter, 1987). Pour des raisons inconnues, cet oursin est en effet rare en deçà de 15 m (Morrison, 1988).

Avant sa quasi-disparition lors d'une épizootie intervenue en 1983 (voir paragraphe sur les mortalités massives de l'oursin *Diadema antillarum*), cet animal montrait des densités très variables sur les récifs de la Caraïbe et pouvait atteindre des abondances localement élevées, de 10 à 15 individus par mètre carré, sur les pentes externes récifales et dans les zones d'arrière récif (Randall *et al.,* 1964 ; Bak, 1985 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Hughes *et al.,* 1985 *in* Haley et Solandt, 2001 ; Liddel et Ohlhorst, 1986; Morrison, 1988). Une densité exceptionnelle de 71 individus par mètre carré avait été observée par Sammarco (1980) à la Jamaïque.

Plusieurs facteurs sont susceptibles de jouer un rôle dans la régulation des populations d'oursin Diadème. La qualité de l'habitat, d'une part, dont la complexité architecturale détermine l'existence des cavités nécessaires à leur abris (Carpenter, 1984 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Haley et Solandt, 2001). D'autre part, le mode hydrodynamique joue également un rôle, car les oursins Diadèmes ne peuvent résider dans des habitats très exposés à la houle (Foster, 1987). La densité de prédateurs, représentés par une vingtaine d'espèces de poissons et de gastéropodes (Randall, 1967 ; Ogden et Carpenter, 1987) joue aussi un rôle. Enfin, le recrutement larvaire est aléatoire, car ne dépendant pas des populations locales (Karlson et Levitan, 1990). En revanche, la compétition avec les autres espèces d'échinoides et notamment *Echinometra viridis*, est probablement négligeable du fait de leur différence d'habitat (Lessios et *al*., 1984 *in* Ogden et Carpenter, 1987). En effet, *Echinometra*

viridis se loge dans les petits interstices des colonies coralliennes inaccessibles aux *Diadema antillarum*. Les deux espèces entreraient cependant en compétition lorsqu'elles sont placées dans un même habitat (Williams, 1981).

Comme beaucoup d'échinoides, la taille des populations de *Diadema antillarum* n'est pas densité-dépendante. La plasticité morphologique et physiologique de cet oursin lui permet d'ajuster sa taille et ses dépenses énergétiques afin de couvrir ses besoins vitaux et d'assurer sa reproduction, quelle que soit la disponibilité de la ressource et la densité de population (Levitan, 1989 ; Levitan, 1991).

- **Les poissons herbivores**

Quinze à vingt-cinq pour cent de la diversité spécifique et la biomasse ichtyologique récifale sont constitués par les herbivores représentés, dans la Caraïbe, par quelques taxons spécialisés de par leurs adaptations (physiques et physiologiques) : les familles des Scaridae, des Acanthuridae, des Pomacentridae, des Kyphosidae et des Blennidae (Hay, 1981, 1984).

Pour plusieurs auteurs, cette part importante en herbivores dans la communauté de poissons est une spécificité des récifs coralliens car la consommation des plantes est moins importante en milieu tempéré (Bakus, 1964 ; Randall, 1963 *in* Ogden et Lobel, 1978 ; Hay, 1981).

Contrairement aux oursins, les poissons de récifs sont sélectifs dans leur consommation algale et se nourrissent principalement de gazon n'excédant pas 2 mm de hauteur (Ogden et Lobel, 1978).

L'activité des herbivores est surtout concentrée dans les 20 premiers mètres, où la productivité algale est la plus élevée. Cependant, Morrison (1988) a montré que l'intensité de pâturage était 6 fois plus élevée dans la zone des 6-8 m que dans la zone des 16-18 m sur un récif corallien (Jamaïque, Discovery Bay).

L'abondance relative de chaque groupe de poissons herbivores varie selon l'habitat : les Acanthuridae prédominent dans les profondeurs inférieures à 5 m alors que les Scaridae évoluent plus bas (Bouchon- Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Morrison, 1988).

Plusieurs facteurs déterminent l'abondance ichtyologique sur un récif : la complexité de l'habitat car elle induit la présence d'abris (Robertson *et al.,* 1981 ; Lewis, 1986 ; Grigg, 1994 *in* Smantz, 1997), l'abondance des prédateurs et des compétiteurs (Lewis et Wainwright, 1985), la disponibilité des ressources (Robertson *et al.*, 1981 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Hay et Taylor, 1985), le recrutement des juvéniles (Doherty et Williams, 1988 *in* Williams et Polunin, 2001a).

Les facteurs de diminution de l'herbivorie

- **Les mortalités massives de l'oursin *Diadema antillarum***

Apparue en janvier 1983 à Panama, une maladie causée par un organisme pathogène spécifique à l'espèce *Diadema antillarum* a décimé 90 % des populations de la Caraïbe en un an et demi (Lessios *et al*., 1984). Cette mortalité massive, peut être causée par un *Clostridium sp*., n'épargna aucune population caribéenne. Elle se manifesta par une chute progressive des épines et de l'épiderme, et quelques jours avant la mort, par l'apparition de taches blanches sur le test (Ogden et Carpenter, 1987 ; Bauer et Agerter, 1987 *in* Engman, 2002).

Les résultats expérimentaux concernant le rôle joué par cette espèce sur la régulation de la communauté algale furent rapidement confirmés suite à leur disparition en 1983. De nombreux auteurs rapportèrent d'importantes augmentations de la biomasse algale (de l'ordre de 5 à 20 fois) sur les sites qui étaient normalement pâturés par cette espèce : Jamaïque, Curaçao, Panama, Puerto Rico et Sainte-Croix aux îles Vierges (Ogden et Carpenter, 1987 ; Carpenter, 1985). En quelques mois se développèrent des peuplements persistants de macroalgues dominés par *Dictyota spp., Lobophora sp , sargassum sp.* (Lessios et *al*., 1984 ; Liddel et Ohlhorst, 1986 ; Ogden et Carpenter, 1987 ; Morrison, 1988 ; Edmunds et Carpenter, 2001).

Plusieurs années après cette épizootie et encore aujourd'hui, les densités de *Diadema antillarum* observées restent faibles dans tous les sites étudiés (Hogson, 1999), à la Jamaïque (Morrison, 1988), à Panama (Lessios, 2005), aux Îles Vierges (Lewis et Wainwright, 1985 ; Levitan, 1988 *in* Karlson et Levitan, 1990), en Floride (Chiappone *et al.,* 2002). Les modélisations prédictives réalisées sur la méta-population de *Diadema antillarum* dans la Caraïbe montrent que le taux de recrutement actuel est trop faible pour reconstituer les fortes densités qui prévalaient avant 1983 (Hunte et Younglao, 1988 *in* Karlson et Levitan, 1990). Des augmentations de densité auraient cependant été localement observées à la Barbade (Hunte et Younglao, 1988 *in* Lessios, 2005) et à la Jamaïque (Edmunds et Carpenter, 2001).

Les échinodermes sont connus pour avoir localement des densités très élevées (Sammarco, 1980 ; Aronson et Harms, 1985 *in* Levitan, 1989), une relation inverse entre leur densité et leur taille (Carpenter 1981 ; Hunte *et al*., 1986 *in* Levitan, 1989) et pour subir des mortalités massives (Lessios et *al*., 1984 ; Scheibling 1984 *in* Levitan, 1989 ; Scheibling et Stevenson, 1984 *in* Levitan, 1989). Les agents infectieux dont la propagation est facilitée par des densités élevées, sont donc un facteur de régulation important, si ce n'est le seul, des populations d'échinoderme (Scheibling, 1984 *in* Levitan, 1989).

Compte tenu de ces observations, la raréfaction de l'oursin Diadème est devenue, pour de nombreux auteurs, la principale cause des développements algaux associée aux mortalités de coraux dans la Caraïbe.

- **La pêche des poissons herbivores**

La pêche artisanale tropicale débarque 6 millions de tonnes de poisson par an (Munro, 1996 *in* Hawkins et Roberts, 2004). Souvent perçue comme une activité à petite échelle utilisant des méthodes traditionnelles aux répercussions négligeables, elle fait cependant aujourd'hui appel à l'utilisation d'embarcations motorisées et de matériel moderne, et ses effets ne sont pas négligeables, même à de faibles intensités (Hawkins et Roberts, 2004).

Le premier impact de la pêche sur le peuplement ichtyologique est la diminution de la biomasse des espèces prioritairement ciblées, c'est-à-dire les espèces carnivores et piscivores (Hawkins et Roberts, 2004 ; Friedlander et de Martini, 2002 *in* Hawkins et Roberts, 2004 ; Dulvy *et al.,* 2004). Elle entraîne une diminution de la taille des captures et de la taille des espèces *in situ* (Hawkins et Roberts, 2004 ; Friedlander et de Martini, 2002 *in* Hawkins et Roberts, 2004 ; Mosquera *et al.*, 2000 *in* Hawkins et Roberts, 2004). *In fine*, elle peut conduire à une disparition locale de ces espèces dans le cas des exploitations dites malthusiennes (Roberts, 1995) et altérer la structure de l'écosystème en entraînant une dominance des espèces proies. Cette pression conduit également les espèces à modifier leurs traits de vie et les prélèvements entraînent, comme pour les animaux terrestres une diminution de la diversité spécifique et génétique (Roberts, 1995).

La pêche a également des effets sur le fonctionnement du système récifal (Roberts, 1995 ; Mc Clanahan, 1995). Au-delà de la perte des grands prédateurs, répertoriée dans toute la ceinture tropicale, mais dont on connaît mal les conséquences écosystémiques (Roberts, 1995), les effets les plus dommageables sont la perte d'espèces redondantes et d'espèces clés.

Dans le bassin caraïbe, les pêcheries locales ont toutes décliné après leur intensification survenue dans les années 50 : diminution de la biomasse, diminution des captures par unité d'effort, disparition des poissons de grande taille (Rogers, 1985 ; Hughes, 1994). Mais les effets de la pêche artisanale sur la biomasse pourraient avoir débuté bien avant le développement des pêcheries post-coloniales (Jackson, 2001). L'analyse des données archéologiques sur plusieurs îles a montré en effet une diminution importante de la taille des captures des poissons de récif et une diminution du niveau trophique des captures dès le développement des pêcheries préhistoriques lors des premières colonisations humaines (Wing et Wing, 2001).

Les captures globales de la pêche en Martinique ont été estimées à environ 8100 tonnes en 2008 dont 35% d'espèces côtières (Marquès *et al.,* 2008 *in* Agence des aires marines protégées, 2010). Les principales techniques utilisées pour la pêche côtière sont la nasse (58 %) et les filets maillants de

fond (15 %) (Gobert, 1989). La taille des mailles des filets et des nasses est réglementée par les Affaires Maritimes (maille supérieure à 31 mm). Cependant, le non-respect de ces réglementations entraîne une surexploitation de la plupart des espèces par la capture de trop jeunes poissons. (Gobert, 1989). En Guadeloupe, les captures globales de la pêche sont estimées à entre 3807 et 4791 tonnes en moyenne pour l'année 2008 dont environ 40 % d'espèces côtières (Guyader *et al.,* 2011)

Deux metiers ciblent particulierement les herbivores : le casier et le filet droit, qui capturent respectivement 33 et 48 % d'herbivores. En 2008, le tonnage débarqué estimé de scaridae était de 345 tonnes et celui d'acanthuridae de 63 tonnes en Guadeloupe. La répartion de l'effort de pêche global et par metier indique que l'ensemble de la zone de la barrière du Grand-cul-de-sac Marin est le secteur côtier le plus intensément soumis à la pression de pêche, tous engins confondus, également pour les metiers du casier et du filet (Guyader *et al*., 2011).

L'EUTROPHISATION DES EAUX COTIERES

Effets sur la physiologie du corail

Les expériences en laboratoire, menées à la fois sur des courtes périodes et avec des concentrations très élevées en azote et phosphore par rapport aux concentrations observables dans la nature ont montré une augmentation de la densité des zooxanthelles, de la concentration en chlorophylle$_a$ ainsi qu'une augmentation de la photosynthèse (enrichissement en azote). Ces expériences ne permettent cependant pas d'appréhender les effets à long terme d'une augmentation de nutriments sur les récifs. Une réduction du taux de calcification et du taux de croissance du squelette a également été observée chez certaines espèces sous des conditions d'augmentation de P ou P et N. Les concentrations seuils pour observer des effets sont cependant très variables d'une expérience à l'autre sans doute en raison des variations de conditions expérimentales, notamment du pH (Kinsey et Davies, 1979 ; Mc Guire, 1997 et Ferrier Pages *et al.*, 2000 *in* Smantz, 2002). Enfin, une diminution de la capacité de reproduction du corail (Tomascik, 1991 *in* Smantz, 2002), une inhibition du recrutement et de la survie larvaire corallienne (Birkeland, 1977) ont également été démontrées. Sur du long terme, il est cependant possible que les coraux s'accommodent de ces teneurs élevées et adaptent leurs taux de croissance (Atkinson *et al.,* 1995 *in* Smantz, 2002).

Une expérience *in situ* à long terme, récemment menée sur la grande barrière australienne (projet Effect of Nutrient enrichment on COral REef) a permis d'imposer différentes concentrations en azote et phosphates aux communautés récifales. Une concentration à long terme de 11,5 µmole d'azote et 2,3 µmole de phosphore (avant dilution dans le milieu) a affecté la reproduction du corail. Un traitement plus important (36,2 µmole de N et 5,4 µmole de P), également à long terme, a provoqué des mortalités de coraux, une diminution de la densité du squelette, ainsi qu'une diminution du recrutement larvaire corallien (Koop *et al.*, 2001).

Effets sur la communauté algale

Parce que les algues, comme les autres plantes, peuvent répondre à une augmentation de la disponibilité en nutriments par une augmentation de leur croissance, de nombreux auteurs attribuent, au moins en partie, la transition des communautés coralliennes récifales vers des communautés algales à une augmentation de la disponibilité en nutriments azotés et phosphatés (Hatcher et Larkum, 1983 ; Delgado et Lapointe, 1994 ; Lapointe 1997 ; Smith *et al.*, 2001 ; Jompa et Mc Cook, 2002). C'est le concept du « Bottom up » par opposition au concept du « Top down », qui suggère que le principal facteur de régulation de la biomasse algale est l'herbivorie.

Selon Lapointe (1997), les récifs non perturbés sont caracterisés par des quantités faibles voire indétectables de nutriments inorganiques dissous. Des concentrations de 1µmole d'azote inorganique Dissous et de 0,1 µmole de phosphore réactif soluble, constitueraient les seuils au delà desquels des croissances algales anormales sont observées dans la Caraïbe.

Les résultats des tests en laboratoire ne font cependant pas l'unanimité (Mc Cook *et al*., 1997) et les expériences d'enrichissement des eaux *in situ* présentent des résultats très disparates (Mc Cook, 1996 ; Larkum et Koop, 1997 ; Koop *et al.,* 2001 ; Thacker *et al.,* 2001 ; Smith *et al.,* 2001). Peu d'exemples attestent d'un lien direct et indubitable entre eutrophisation et développement algal tels que des upwelllings dans le golf d'Eilat en 1992 et à Kaneohe bay (Hawaï) à la fin des années 60 (Mac Clanahan *et al.,* 2002).

Effets sur le rapport algue - corail

Les observations de développements algaux dans la Caraïbe sont souvent accompagnées d'une diminution du recouvrement corallien. De ce fait, on attribue intuitivement la mortalité corallienne à la croissance algale en avançant que les algues sont naturellement plus compétitives que le corail et que leur croissance s'effectue au détriment de la croissance corallienne (Lapointe, 1997 ; Jompa et Mc Cook, 2002 ; Smantz, 2002).

CONCLUSION

La question des causes de la dégradation des communautés coralliennes dans la Caraïbe est au centre de nombreuses recherches depuis les années 80.

Plusieurs écoles se sont affrontées, celle de l'herbivorie ou « Top down » qui place ce facteur comme étant le premier responsable de la régulation de la biomasse algale et au sein de laquelle de nombreuses études ont cherché à démontrer le rôle primordial respectif des oursins Diadème et des poissons herbivores, et l'école de l'eutrophisation ou « bottom up » selon laquelle les apports de nutriments causés par le développement des activités humaines est le principal facteur du

développement algal. Dans les deux cas, était communément accepté le fait que le développement algal, quelle que soit son origine, soit la cause directe de la mortalité corallienne constatée parallèlement au développement algal (*algal phase shift*).

Une vision plus pragmatique se dégage depuis quelques années et les recherches actuelles s'orientent vers des analyses plurifactorielles afin d'établir les rôles relatifs de chaque facteur de dégradation (Hatcher et Larkum, 1983 ; Smith *et al.,* 2001 ; Edmunds, 2002 *in* Mc Manus et Polsenberg, 2004 ; Smantz, 2002). De ces expériences récentes se dégage un nouveau paradigme : si les facteurs nécessaires à la croissance algale, dont les nutriments dissous, fixent la biomasse maximale qu'une communauté algale peut atteindre, l'herbivorie en régule l'expression. La capacité d'un récif à digérer une augmentation de ressources dépend donc de l'intégrité de son réseau alimentaire, le trop perçu devant pouvoir circuler et distribuer un surcroît de biomasse à tous les niveaux.

En présence de consommateurs primaires, le taux de consommation s'ajuste. En leur absence, la biomasse s'accumule au niveau des producteurs primaires (Hatcher et Larkum, 1983 ; Smantz, 1997 ; Aronson et Precht, 2000 ; Thacker *et al.*, 2001 ; Smantz, 2002 ; Jompa et McCook, 2002). Hormis pour des valeurs d'enrichissement extrêmes, il est donc peu probable que des valeurs seuils d'azote et de phosphore au delà desquelles une communauté corallienne se dégrade, s'applique universellement. Ces valeurs varient en fonction de la capacité des hétérotrophes à consommer la production primaire.

Selon les rapports de compétitivité propres à chaque espèce, les algues sont alors susceptibles d'entrer en compétition spatiale avec le corail, processus qui sera facilité par l'effet négatif direct des nutriments sur la physiologie du corail ou de tout autre facteur susceptible d'affecter sa survie.

Si la dégradation des récifs caribéens n'est peut-être pas un phénomène récent (Jackson, 1997 ; Pandolfi *et al.*, 2003), force est de constater que celle-ci s'est considérablement accélérée depuis ces dernières décennies, pour des raisons et selon une cinétique sans doute différente selon chaque localité, mais avec pour point de départ commun la disparition des oursins Diadèmes (Gardner *et al.*, 2003) ; en témoigne la focalisation des sujets de recherche depuis les mortalités massives de 1983.

PROBLEMATIQUE DU SUJET DE RECHERCHE

Nous avons vu que les communautés récifales de Guadeloupe et des Antilles françaises en général présentaient des signes de dégradation, malheureusement communs dans la Caraïbe, et qui se manifestent de manière omniprésente par des développements de macroalgues au détriment des coraux.

On peut bien sûr avancer classiquement les facteurs de dégradation cités précédemment et dont le rôle a été démontré dans le déclin des communautés caribéennes. Mais comme nous l'avons vu, chaque localité présente à la fois des caractéristiques de milieu, mais également d'activités anthropiques potentiellement perturbantes, dont les interactions sont à l'origine d'un état écologique donné.

Nous n'exposerons pas ici les raisons de l'importance primordiale des communautés récifales pour les équilibres écologiques et la vie économique des Antilles françaises (pêche, tourisme…). Celles-ci sont communes à une grande majorité des économies insulaires ou côtières tropicales qui bénéficient de la présence de récifs coralliens. Il est capital en soi, mais aussi dans la perspective des obligations françaises à l'égard de ses engagements internationaux, de minimiser les dégradations causées à ces écosystèmes, voire de restaurer leurs fonctionnalités.

Cette perspective rend indispensable l'appréhension des rôles respectifs des différents facteurs de dégradation potentiels.

Les suivis de communautés benthiques ont été récemment mis en place dans les Antilles françaises (environ une décennie). Ces communautés sont probablement en voie de dégradation depuis plusieurs décennies. Cette absence de référence écologique et de recul historique nous prive en partie de connaître leur cinétique d'évolution.

De plus, les dispositifs de mesure et de quantification des différentes sources de dégradation qui pourraient avoir un impact sur les communautés marines sont toujours en cours de constitution (suivi des débarquements et de l'effort de pêche, réseau de mesures des nutriments et des polluants en mer). Le peu de données disponibles rend donc encore difficile toute recherche de corrélations entre le constat d'une dégradation et la recherche de ses causes.

Cette thèse ne prétend pas pallier ces lacunes. Cependant, il est possible, en amont de la détermination du degré de responsabilité de chaque activité humaine, d'étudier les rôles respectifs de certains facteurs sur le développement des communautés de macro algales. L'objectif de ce travail est d'étudier les modalités d'action des deux principales guildes d'herbivores, et dans une moindre mesure de l'eutrophisation, dans la régulation de ces communautés. Il s'attachera à étudier la composition et

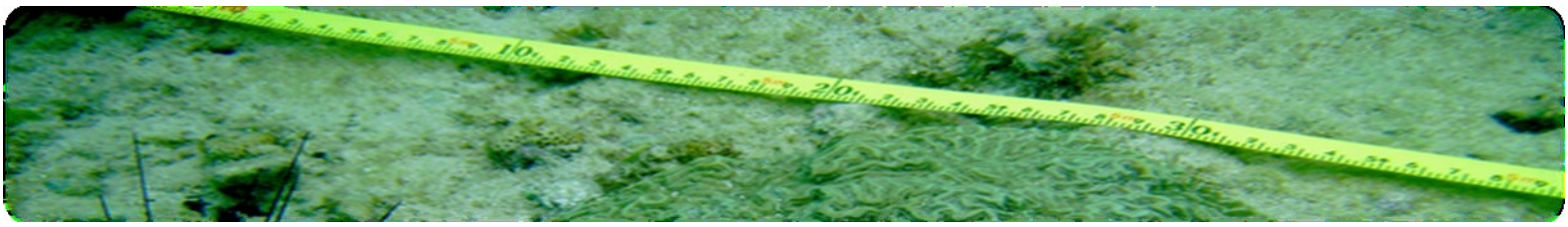
l'organisation des principaux compartiments impliqués dans cette régulation (compartiments algaux et herbivores) pour ensuite étudier les intéractions entre ces compartiments.

Pour ce faire, plusieurs hypothèses ont été avancées au début de ce travail de recherche :

Première hypothèse : la quantification des compartiments impliqués dépend fortement des techniques et estimateurs employés. Dans une étude ayant pour objectif d'étudier les relations entre les compartiments, une mauvaise estimation peut profondément en modifier les résultats. Aussi, plusieurs estimateurs de l'abondance algale et de l'abondance des herbivores ont été testés.

Deuxième hypothèse : les modalités d'intéraction des compartiments étudiés sont susceptibles de varier selon l'échelle considérée. Deux échelles d'analyse seront considérées à titre principal : les variations observables à micro échelle (entre points séparés de quelques mètres) à méso échelle (entre points séparés de plusieurs kilomètres). Une approche sera également menée à une macro échelle (entre îles).

Le chapitre I présentera le matériel et les méthodes employées. Le chapitre II est consacré à la présentation des milieux étudiés. Le chapitre III porte sur l'étude quantitative des compartiments récifaux. Le chapitre IV étudie les relations entre les compartiments des herbivores et des algues. Enfin, le chapitre V présente une discussion et une synthèse des résultats obtenus.



Chapitre 1 : Matériel et Méthodes

LES COMPARTIMENTS BIOLOGIQUES ETUDIES ET LEURS DESCRIPTEURS ECOLOGIQUES

La figure 1 synthétise les relations entre les principaux compartiments biologiques récifaux susceptibles d'influer sur la communauté algale dans sa composition et dans sa biomasse.

Onze stations, localisées en Guadeloupe entre 2 et 5 m de profondeur, ont été étudiées pour le présent travail. Des données antérieurement acquises par l'équipe sur 6 stations réparties sur la Guadeloupe et Saint Barthélemy ainsi que des données relatives à 5 stations réparties en Martinique (mises à disposition par l'Observatoire du milieu marin Martiniquais) ont été ajoutées pour compléter le jeu de données. L'emplacement des stations est donné dans le chapitre suivant qui est consacré à la description du milieu.

LE COMPARTIMENT BENTHIQUE NON ALGAL

Catégories d'organismes benthiques retenues

Compte tenu des objectifs de cette étude, les organismes de la communauté benthique sont caractérisés par leur recouvrement spatial. Les catégories retenues sont adaptées de celles utilisées pour suivre l'évolution des récifs coralliens de English *et al.* (1994), déjà utilisées dans le cadre des études spatiales et temporelles de communautés aux Antilles Françaises (Bouchon *et al.*, 2003) et classiquement utilisées dans les études de communautés benthiques : corail, éponge, autres organismes, sédiment (sable ou vase).

Technique d'étude et échantillonnage

La technique retenue pour mesurer le recouvrement spatial par les organismes benthiques est le Ligne Intercept Transect (LIT).

Une pré-analyse des taux de recouvrement par les grandes catégories benthiques a été réalisée sur des données de recouvrement acquises par Ligne Intercept Transect sur plusieurs sites sous marins de Martinique. Ces données montrent qu'un transect de 10 m est suffisant pour donner une bonne image de la communauté benthique d'un site par grand groupe taxinomique.

Dans les 11 stations étudiées en 2007, les recouvrements par les organismes benthiques ont été mesurés le long de 5 transect-échantillons de 10 m de long, disposés au hasard le long d'une isobathe située entre 2 et 5 m de profondeur. Dans les stations étudiées antérieurement, les recouvrements ont été étudiés sur 6 transect-échantillons, de 10 m de longueur.

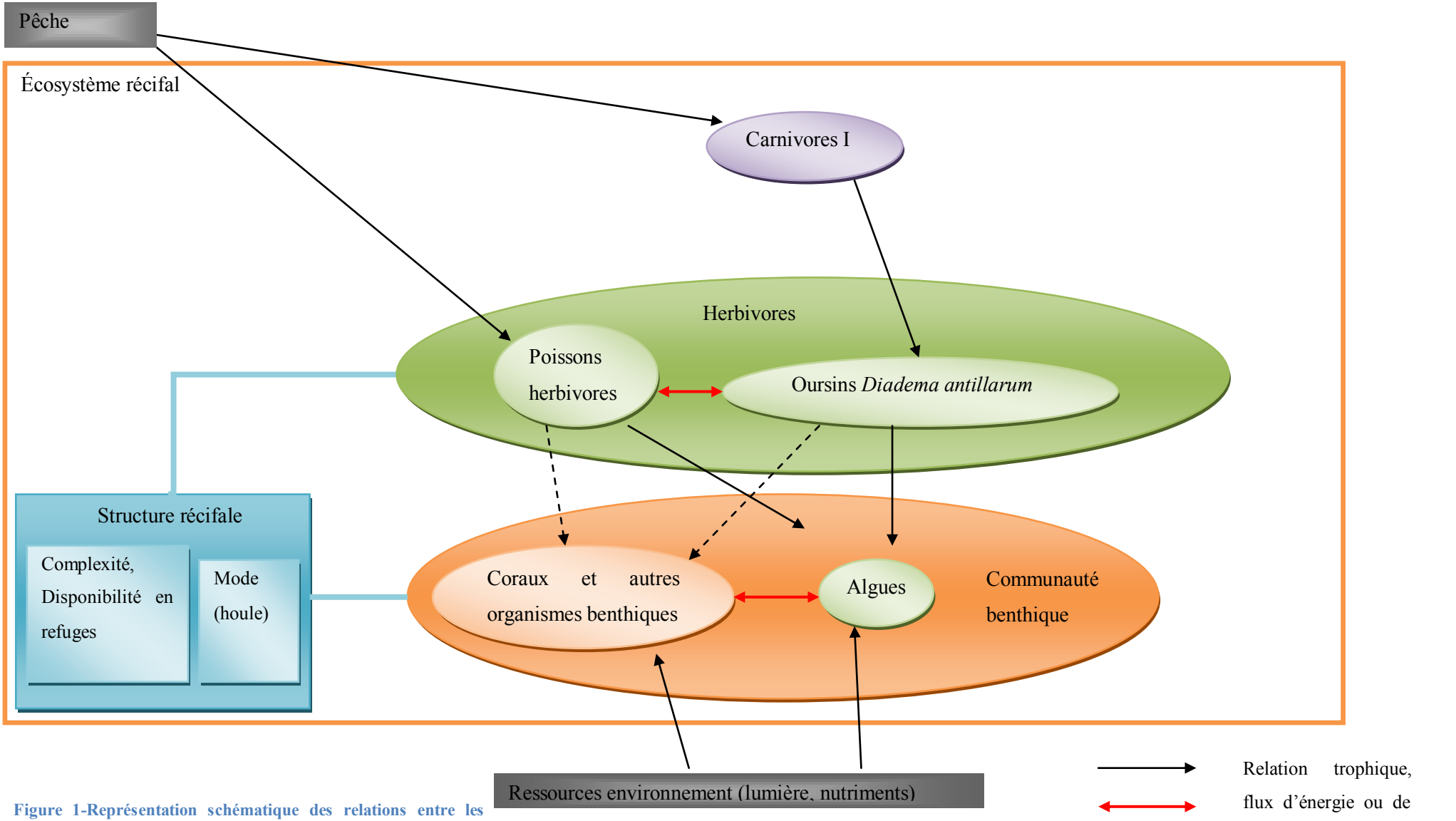


Figure 1-Représentation schématique des relations entre les compartiments récifaux

Échelle des descripteurs

Le compartiment algal des stations a été étudié à deux niveaux dans l'optique de déterminer l'échelle la plus pertinente pour étudier les relations entre les compartiments algaux et herbivores. Le premier niveau d'étude est celui des groupes d'espèces dans l'optique d'une étude fonctionnelle des communautés. La classification basée sur les groupes phylétiques, c'est-à-dire selon leur principale pigmentation a été utilisée.

Tableau I - Catégories retenues pour la caractérisation du compartiment algal

Catégories taxinomiques
Gazon algal
Algues calcaires encroûtantes (mélobésiées)
Macroalgues Ochrophytes (anciennement phéophycées)
Macroalgues Rhodophytes (anciennement Rhodophycées)
Macroalgues Chlorophytes (anciennement Chlorophycées)
Macroalgues Rhodophytes calcaires
Macroalgues Chlorophytes calcaires

Le deuxième niveau d'étude est celui de l'espèce, afin d'étudier la composition spécifique des peuplements algaux au niveau de chaque station. En effet, les espèces de macroalgues développent des stratégies de défense spécifiques. Il en résulte une appétence variable vis-à-vis des différentes familles ou guildes d'herbivores, qu'il peut être important de prendre en compte au-delà des simples catégories morphologiques. Les macro-algues ont donc été déterminées *in situ* ou au laboratoire au niveau du genre et si possible de l'espèce.

Les descripteurs du compartiment algal

Trois descripteurs ont été utilisés comme indicateurs de la biomasse algale, résultante de l'équilibre entre le pâturage et la production algale (Carpenter, 1986).

- **Le recouvrement algal simple**

Les études visant à corréler les phénomènes de pâturage et de production locale algale utilisent le plus souvent le recouvrement algal. Une mesure horizontale et plane du recouvrement algal au niveau centimétrique a été réalisée en même temps que pour les autres catégories d'organismes benthiques, le long des transects.

Cet indice n'est cependant qu'un indicateur partiel de la biomasse algale dans la mesure où il ne traduit que la dimension plane de l'espace occupé par les plants de macroalgues. Il méconnait la densité des algues et leur hauteur.

- **Le recouvrement corrigé par la hauteur des algues**

Sur les 11 stations étudiées en 2007, la hauteur en centimètres de chaque plan ou « patch » de macroalgues (au sens de Renken *et al.*, 2010) rencontrée le long des transects a été mesurée *in situ* à l'aide d'une règle graduée. Cette mesure a été ensuite utilisée pour pondérer le recouvrement plan de chaque patch d'algues afin de calculer un recouvrement algal corrigé par la hauteur selon la formule :

$$\text{Recouvrement corrigé}_{spA} = (\text{Recouvrement simple}) * \text{hauteur}_{spA}$$

- **La biomasse algale**

Une mesure de la biomasse des macroalgues a été réalisée dans chacune des stations étudiées en 2007.

-Technique et échantillonnage

5 quadrats de 2500 cm² (50 cm x 50 cm) en PVC, lestés, ont été jetés au hasard à proximité des 5 transects de mesure du recouvrement des organismes benthiques. Toutes les macroalgues présentes dans l'aire délimitée ont été collectées dans des sacs numérotés puis directement triées au laboratoire par catégorie ou fixées dans de l'éthanol à 70 % pour tri ultérieur (figures 2 et 3).

Une fois triées par catégorie, les algues ont été rincées, égouttées, pesées (mesure du poids frai égoutté) puis placées à l'étuve à 50° jusqu'à poids constant. Une mesure du poids sec a ensuite été réalisée avec une balance de précision (0,0001g).

Figure 2 -Échantillonnage des macroalgues sur les stations

Figure 3 -Tri des algues par espèce en laboratoire

-Mesure de la biomasse du gazon algal

Le gazon algal est composé d'algues trop petites et trop fines pour être individualisées et donc collectées à main nue (hauteur inferieure à 1 cm). Par ailleurs, le prélèvement de ce gazon en même temps que les macroalgues rend son individualisation très délicate durant la phase de tri. Un prélèvement a donc été réalisé sur chaque site, dans un quadrat de 12,5 cm x 12,5 cm, à l'aide d'une « suceuse », reliée à un sac à maille de 0,1 mm de diamètre (figure 4).

Figure 4 - Prélèvement du gazon algal sur les stations à l'aide d'une suceuse

Une fois au laboratoire, le mélange sédiments-algues obtenu a fait l'objet de divers traitements visant à désolidariser les particules minérales et végétales (chauffage avec une solution de NaOH à 300g.l^{-1}, agitateur de particules, séparation gravitationnelle au Ludox). Ces techniques se sont avérées inopérantes. Aucune quantification de la biomasse de gazon algal n'a donc pu être réalisée.

LES HERBIVORES

La productivité algale dans les zones de faible profondeur est déterminée par l'intensité lumineuse (Carpenter, 1985) et la disponibilité en nutriments (Lewis, 1977 *in* Carpenter, 1985). Sa biomasse (« standing crop ») et sa composition spécifique sont contrôlées par l'herbivorie (Ogden *et al*, 1973 ; Ogden et Lobel, 1978 ; Hay, 1981 ; Carpenter, 1984 ; Lewis et Wainwright, 1985 ; Morrison, 1988 ; Littler *et al*., 1992).

À la lumière des recherches précédemment citées, nous avons choisi d'étudier l'impact relatif, sur les stations étudiées, des deux groupes majeurs d'herbivores dont le rôle a déjà été démontré comme étant significatif sur la biomasse et la composition des peuplements algaux dans la Caraïbe (Carpenter, 1986 ; Mc Clanahan *et al*., 2002). Nous ne tiendrons pas compte des micro-herbivores (Amphipodes, Tanaïdes, petits Gastéropodes, Polychètes herbivores…) pour deux raisons : d'une part, ils se nourrissent des épiphytes portées par les macroalgues au cœur desquelles ils trouvent refuges et leur effet sur la biomasse algale a été estimée faible par plusieurs auteurs (Carpenter, 1986 ; Smith *et*

al., 2001), d'autre part, leur mobilité réduite et leur petite taille les placent à une échelle d'étude différente de celle des herbivores de tailles intermédiaires et macro-herbivores auxquels nous nous intéressons. L'étude de leur impact nécessiterait de développer des méthodes particulières.

La guilde des poissons herbivores

- **Technique d'étude et échantillonnage**

Depuis les premiers comptages sous-marins réalisés par Brock (1954), la méthode des comptages visuels s'est rapidement imposée à la fois pour estimer la diversité spécifique et l'abondance d'un peuplement ichtyologique (voir revue des méthodes et de leurs limites dans Bouchon-Navaro, 1997 et plus récemment dans Bozec, 2006).

Plusieurs techniques de comptages visuels ont été progressivement développées : les transects en bande (Brock, 1954 in Bozec, 2006), les parcours aléatoires chronométrés (Thompson et Shmidt, 1977, Jones et Thompson, 1978, Kimmel, 1985 in Bozec, 2006) et les points fixes (Bohnsack et Bannerot, 1986), chaque méthode apportant ses avantages et ses biais.

D'un point de vue général, les biais liés aux comptages visuels sont connus : surestimation des poissons attirés par les plongeurs, sous estimation de ceux qui les fuient et des poissons cryptiques. Ces biais sont cependant minimisés par l'expérience du plongeur et leur constance entre les échantillons (Bozec, 2006).

La méthode utilisée est une variante de la méthode de Brock adaptée à l'étude des poissons récifaux (Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Bouchon-Navaro, 1997) permettant de tenir compte du nombre et de la taille des poissons. Le comptage est réalisé sur une surface de 150 m de long sur 2 m de large, soit 300 m². Bouchon-Navaro (1997) a montré que cette surface constituait une aire minimale suffisante pour l'étude des peuplements de poissons de la Caraïbe. Le comptage est réalisé à la même profondeur que les mesures sur le benthos dans chaque site (Figures 5 et 6).

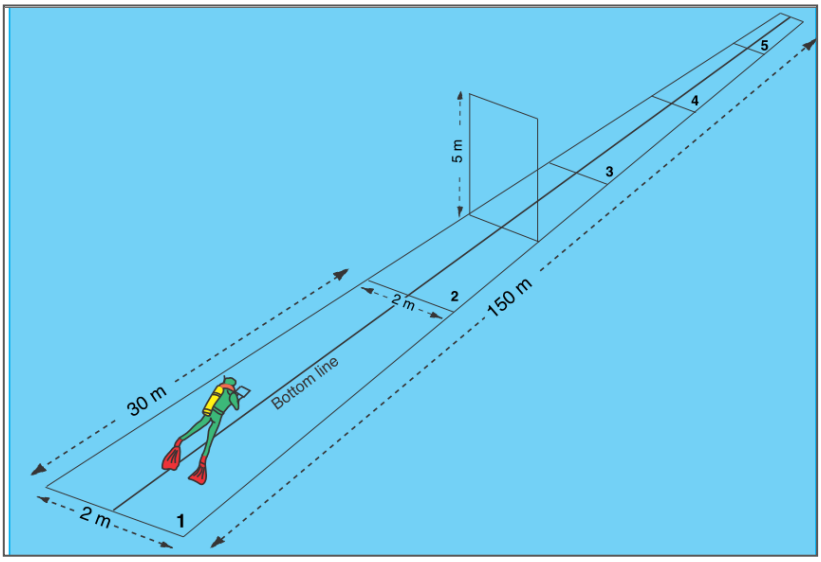


Figure 5 - Représentation schématique de la méthode du transect bande (d'après Bouchon-Navaro, 1997)

Afin de limiter la variabilité des résultats due à d'autres facteurs que ceux étudiés, les comptages ont été réalisés par un seul observateur, à la même profondeur, à la même saison et dans la même tranche horaire (entre 10 h du matin et 15h de l'après midi) sur l'ensemble des stations prises en compte dans le cadre de ce travail (données acquises pour ce travail et données précédemment acquises).

Estimation du nombre de poissons

Le comptage est réalisé selon des classes d'abondance prédéterminées : 1, 2, 3-5, 6-10, 11-30, 31-50, 51-100 individus. L'abondance moyenne retenue pour chaque classe est la médiane de la classe.

Estimation de la taille et de la biomasse des poissons

L'estimation de la taille des individus est réalisée par l'appartenance de l'individu à une classe de taille. Pour la présente étude, sept classes de taille ont été retenues : 0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-30, 30-40, 40-50 cm. Au-delà de 50 cm, la taille du poisson est directement estimée.

Figure 6 - Comptage des poissons herbivores sur les stations d'étude

Les espèces de poissons herbivores prises en compte

La liste des poissons herbivores a été établie à partir de l'analyse des contenus stomacaux sur des échantillons prélevés aux Îles Vierges et à Puerto Rico (Randall, 1967) et des informations de la base de données Fishbase. Le tableau II présente la liste des espèces considérées comme herbivores et

observées sur les stations d'études. À partir de ces éléments, et des données connues concernant le régime alimentaire des espèces dans les Antilles françaises (com.pers.Bouchon-Navaro), un coefficient d'herbivorie a été attribué à chaque espèce :

- 1 pour les espèces considérées comme pouvant se nourrir totalement d'algues ;

- 0,5 pour les espèces considérées comme ne se nourrissant que de 50 % d'algues et qui appartiennent en fait à la catégorie des omnivores.

Tableau II-Liste des poissons herbivores retenus, part des algues dans leur régime alimentaire et estimation du coefficient d'herbivorie affecté à chaque espèce (* d'après Randall (1967) ** Fishbase)

Régime	Famille	espèce	Part d'algues dans régime alimentaire (%)	Algues consommées (observations des contenus stomachaux) (d'après Randall, 1967)	coefficient d'herbivorie
He	Acanthuridae	*Acanthurus bahianus*	91,8 *	*Briopsis, Centroceros, Ceramium, Dictyota, Enteromorpha, Galaxaura, Halimeda, Hypnea, Jania, Sargassum*	1
He	Acanthuridae	*Acanthurus chirurgus*	93,9*	*Amphiroa, Centroceros, Ceramium, Dictyota, Jania, Laurencia, Sargassum*	1
He	Acanthuridae	*Acanthurus coeruleus*	92,8*	*Amphiroa, Centroceros, Ceramium, Caulerpa, Dictyota, Enteromorpha, Galaxaura, Halimeda, Hypnea,*	1
He	Blennidae	*Ophioblennius atlanticus*	99,5*	*algues et detritus: Acanthophora, Amphiroa, Enteromorpha,*	1
Om	Gobiidae	*Gnatholepis thompsoni*	74*	algues et detritus, sable	1
Om	Monacanthidae	*Aluterus scriptus*	34,2*	*Acanthophora, Caulerpa, Amphirora, Dictyota, Hypnea, Laurencia, Halimeda, Valonia*	0,5
Om	Monacanthidae	*Cantherhines pullus*	42,8*	*Amphiroa, Bryopis, Ceramium, Cladophora, Coelothrix, Dictyopteris, Dictyota, Caulerpa, Jania, Padina, Liagora*	0,5
Om	Pomacentridae	*Abudefduf saxatilis*	8,8*	*Dictyota, Dictyopteris, Briopsis, Jania, Hypnea, Ceramium,*	1
Om	Pomacentridae	*Microspathodon chrysurus*	89,3*	*Ceramium, Enteromorpha, Gelidium, Centroceros, Herposyphonia*	1
Om	Pomacentridae	*Stegastes diencaeus*	100**	non spécifié	0,5
Om	Pomacentridae	*Stegastes dorsopunicans*	64**	non spécifié	0,5
Om	Pomacentridae	*Stegastes leucostictus*	28**	non spécifié	0,5
Om	Pomacentridae	*Stegastes sp.*		non spécifié	0,5
Om	Pomacentridae	*Stegastes partitus*	100**	non spécifié	0,5
Om	Pomacentridae	*Stegastes planifrons*	moins de 50**	non spécifié	0,5
Om	Pomacentridae	*Stegastes variabilis*	57**	non spécifié	0,5
He	Scaridae	*Scarus iserti*	100**	non spécifié	1
He	Scaridae	*Scarus taeniopterus*	81,2*	*Enteromorpha, Centroceros, Gelidium,*	1
He	Scaridae	*Scarus vetula*	94*	*Acanthophora spicifera, Centroceros, Gelidium, Laurencia*	1
He	Scaridae	*Sparisoma atomarium*	non spécifié	non spécifié	1
He	Scaridae	*Sparisoma aurofrenatum*	97,8*	*Coelothrix, Gelidium, Herposiphonia,*	1
He	Scaridae	*Sparisoma chrysopterum*	83,2*	*Enteromorpha; Gelidium, Herposiphonia, Laurencia*	1
He	Scaridae	*Sparisoma radians*	12*	*Acanthophora, Dictyota*	1
He	Scaridae	*Sparisoma rubripinne*	92,6*	*Ceramium, Dictyota, Halimeda, Jania, Laurencia, Hypnea, Enteromorpha*	1
He	Scaridae	*Sparisoma viride*	97,3*	*Centroceros, Ceramium, Enteromorpha, Laurencia,*	1

- **Descripteur de la guilde des poissons herbivores : la biomasse**

La biomasse est un descripteur plus juste de la structure trophique d'un peuplement de poissons que les abondances numériques (Bellwood et Alcala, 1988 *in* Mc Clanahan, 1996).Une estimation de la biomasse de chaque espèce d'herbivore sur chaque transect a été calculée grâce à des relations taille-poids préalablement établies par Bouchon-Navaro (1997 et données non publiées).

Relation taille-poids

La relation taille-poids est définie d'après une relation d'allométrie de la forme :

$$W=a*L^b$$

Avec W = masse du poisson en gramme

L = Longueur du poisson en cm

a : constante correspondant à l'ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie ;

b : coefficient d'allométrie généralement voisin de 3 chez les poissons.

Calcul de la biomasse

Pour chaque espèce, la biomasse moyenne pour chaque classe de taille a été calculée grâce à la relation d'allométrie sus-citée. Les longueurs utilisées sont les médianes de chaque classe de taille.

Les espèces herbivores prises en compte pour l'étude sont susceptibles d'avoir une part d'algues différente dans leurs régimes alimentaires respectifs. La biomasse totale de ces espèces est donc un indicateur biaisé de la biomasse « herbivore » susceptible de réguler la biomasse algale sur les sites étudiés. Aussi deux estimations de la biomasse des poissons herbivores ont été calculées :

- une biomasse brute, qui considère que toutes les espèces participent de manière équivalente au broutage des algues :

$$B_H= \Sigma_1^{\ 7} N_i*W_i$$

avec N_i : abondance des individus d'une espèce sur le transect et W_i leur masse moyenne pour chacune des 7 classes de taille ;

- une biomasse pondérée pour chaque espèce, qui tient compte de la part des algues dans le régime alimentaire. La biomasse B_{Hp} est alors pondérée par un coefficient d'herbivorie estimé pour chaque espèce à 1 ou 0,5 ;

B_{Hp}= B*Coef_herb.

La biomasse totale brute ou pondérée des poissons herbivores sur le site est ensuite estimée de la façon suivante :

$B_{H}(T)= \Sigma_{1}^{n} * B$

$B_{Hp}(T)= \Sigma_{1}^{n} * B_{Hp}$

où n est le nombre d'espèces herbivores comptabilisées le long du transect de 150 m.

La guilde des oursins

L'espèce *Diadema antillarum* est le principal composant de cette guilde.

- **Mesure de la densité**

Bien que l'intensité du pâturage exercé par les autres espèces d'Echinoidae soit faible, une estimation de la densité de population a été réalisée pour quatre espèces lorsqu'elles sont rencontrées :

- *Diadema antillarum*

- *Echinometra viridis* et *Echinometra lucunter* pour tenir compte d'un éventuel effet de compétition pour la ressource (Williams, 1981) et également du rôle que pourrait jouer *Echinometra viridis* pour faciliter l'installation des larves de *Diadema antillarum*. (Lessios, 1995 *in* Engman, 2002) ;

- *Tripneustes ventricosus* dont le rôle de précurseur à l'installation de *Diadema antillarum* a été avancé par plusieurs chercheurs (Ogden, 1978 ; Woodley *et al*., 1999 ; Aronson et Precht, 2000 ; Haley et Solandt, 2001).

Techniques de relevé et d'échantillonnage

Un comptage de *Diadema antillarum* a été réalisé dans 5 transect-bandes de 20 m² chacun. Ces transects sont disposés de part et d'autre des transects de 10 m utilisés pour les mesures de recouvrement des organismes benthiques. Toutes les cavités rencontrées sont inspectées (figure 7).

Dans les stations localisées à 10 m de profondeur, les comptages ont été réalisés sur un transect bande de 60 m². Aussi, les résultats obtenus dans 100 m² à petite profondeur ont été ramenés à 60 m² pour des analyses communes avec les stations situées à 10m.

Figure 7 - Comptage des oursins Diadème sur les stations

- **Mesures biométriques sur *Diadema antillarum***

La taille des individus

La taille des individus présents dans chaque station étudiée est un indicateur du dynamisme de la population de l'espèce et notamment de sa capacité de renouvellement.

La présence de juvéniles peut également refléter l'adéquation entre la qualité du substrat de la station étudiée et les besoins larvaires pour la sédentarisation et la croissance des juvéniles (Bak, 1985).

Sur les 11 stations étudiées en 2007, les tests des individus recensés ont été mesurés au millimètre près dans leur plus grand diamètre à l'aide d'un pied à coulisse, comme pratiqué par Carpenter (1984). Au besoin, les individus cryptiques ont été délogés de leur cache (figure 8).

Figure 8 - Mesure de la taille des oursins Diadème à l'aide d'un pied à coulisse

Le comportement

L'espèce *Diadema antillarum* est cryptique durant la journée (Randall et *al.,* 1964). L'oursin sort de sa cache la nuit pour se nourrir, puis retourne dans le même abri avant le lever du soleil (comportement dit de « Homing »). Plusieurs chercheurs ont avancé que ce comportement de protection était dépendant de la pression de prédation. Lorsqu'elle diminue, *Diadema antillarum* augmente son activité diurne pour s'alimenter (Ogden *et al.,* 1973 ; Carpenter, 1984 ; Ogden et Carpenter, 1987).

Sur les 11 stations étudiées en 2007, le comportement de chaque individu, cryptique ou non-cryptique, isolé ou grégaire, a été noté afin d'évaluer la pertinence de ces indicateurs de prédation.

- **Descripteurs de la guilde des oursins**

La densité de *Diadema antillarum* sur un site est l'indicateur le plus fréquemment utilisé pour évaluer l'intensité du pâturage éxercé par l'espèce (Carpenter, 1984, 1986 ; Hay, 1984,1985 ; Lewis, 1985; Morrison, 1988 ; Aronson et precht, 2000 ; Haley et Solandt, 2001). Pourtant, malgré la capacité d'un oursin à faire varier la taille de ses organes et de son squelette en fonction de la disponibilité de nourriture, la capacité de paturâge d'un oursin dépend probablement de sa taille. Aussi deux indicateurs de patûrage par les oursins ont été testés comme descripteurs de leur capacité de patûrage:

- Le nombre d'oursins présents sur les stations (NDA), toutes classes de taille confondues.

- Un indice de paturâge par les oursins (IDA) tel que :

$IDA = \Sigma_1^n (Ni*Ti)$ *avec* i: classe de taille et Ti= médiane de la classe de taille i

LES POISSONS CARNIVORES

Les poissons carnivores (de premier et de deuxième ordre) sont un facteur important de la régulation des herbivores et potentiellement des oursins (Ogden et Carpenter, 1987).

Technique d'étude et échantillonnage

Les poissons carnivores ont été comptés en même temps que les poissons herbivores, selon la même technique et le même plan d'échantillonnage. La taille et de nombre des individus ont été estimés sur chaque transect.

Les espèces de poissons carnivores prises en compte

La liste des poissons carnivores de premier et de deuxième ordre a été établie à partir de l'analyse des contenus stomacaux sur des échantillons prélevés aux Îles Vierges et à Puerto Rico (Randall, 1967) et des données connues concernant le régime alimentaire des espèces dans les Antilles françaises (com. pers. Bouchon-Navaro).

Le tableau III présente la liste des espèces carnivores. Pour chaque espèce a été notée la part d'oursins (dont *Diadema antillarum*) présente dans les contenus stomacaux analysés par Randall (1967). À partir de cette information et d'observations réalisées sur les espèces dans les Antilles françaises (Bouchon-Navaro, données non publiées), un coefficient de prédation sur *Diadema antillarum* a été établi et affecté à chaque espèce. Dans le cadre de ce travail, les espèces de poisson qui étaient susceptibles de se nourrir d'oursins ont été codées 1 (les autres 0).

Tableau III-Liste des poissons carnivores observés sur les stations et coefficient de prédation sur *Diadema antillarum* (*d'après Randall (1967) ** Fishbase)

Régime	espèce	Part d'oursins dans ration alimentaire (dont *Diadema antillarum*) en % d'après Randall, 1967	Coefficient de prédation
Om	*Abudefduf saxatilis*	0	0
C1	*Acanthostracion polygonus*	0	0
C1	*Acanthostracion quadricornis*	0	0
C1	*Amblycirrhitus pinos*	0	0
C1	*Bodianus rufus*	14,4	1
C1	*Calamus calamus*	8,9	1
Om	*Cantherhines macrocerus*	0	0
Om	*Cantherhines pullus*	0,1	1
Om	*Canthigaster rostrata*	3,8	1
C1	*Centropyge argi*	0	0
C1	*Chaetodipterus faber*	Non étudié	0*
C1	*Chaetodon aculeatus*	11,4	0
C1	*Chaetodon capistratus*	0	0
C1	*Chaetodon striatus*	0	0
C1	*Chaetodon ocellatus*	Non étudié	0*
C1	*Chaetodon capistratus*	0	0
C1	*Diodon holacanthus*	11,6	1
C1	*Equetus punctatus*	0	0
C1	*Gobiosoma evelynae*	Non étudié	0*
Om	*Gnatholepis thompsoni*	0	0
C1	*Haemulon carbonarium*	10,9	1
C1	*Haemulon chrysargyreum*	0	0
C1	*Haemulon flavolineatum*	1,5	1
C1	*Haemulon parra*	0	0
C1	*Haemulon plumieri*	12,4	1
C1	*Haemulon sciurus*	8,7	1
C1	*Halichoeres bivittatus*	17,9	1
C1	*Halichoeres garnoti*	3	1
C1	*Halichoeres maculipinna*	0	0
C1	*Halichoeres poeyi*	6,8	1
C1	*Halichoeres radiatus*	19,9	1
C1	*Holacanthus ciliaris*	0	0
C1	*Holacanthus tricolor*	0	0
C1	*Holocentrus adscensionis*	0	0
C1	*Holocentrus rufus*	0	0
C1	*Hypoplectrus sp.*	Non étudié	0*
C1	*Lachnolaimus maximus*	4,6	1
C1	*Lactophrys triqueter*	2,3	1
Om	*Melichtys niger*	0	0
Om	*Microspathodon chrysurus*	0	0
C1	*Mulloidichthys martinicus*	0,4	0
C1	*Neoniphon marianus*	0	0
C1	*Pomacanthus paru*	0	1*
C1	*Pseudopeneus maculatus*	0	0
C1	*Serranus tigrinus*	0	1*
Om	*Stegastes diencaeus*	?	0
Om	*Stegastes dorsopunicans*	Non étudié	0
Om	*Stegastes leucostictus*	0	0
Om	*Stegastes noir*	Non étudié	0
Om	*Stegastes partitus*	Non étudié	0
Om	*Stegastes planifrons*	0	0
Om	*Stegastes variabilis*	Non étudié	0
C1	*Thalassoma bifasciatum*	1,5	1

Descripteur de la prédation : la biomasse de poissons prédateurs

De la même manière que pour les poissons herbivores, une estimation de la biomasse de poissons prédateurs a été calculée, a partir des espèces susceptibles de se nourrir d'oursins Diadème (coeficient 1).

$B = \Sigma_1^7 N_i * W_i$ avec N_i : abondance des individus d'une espèce sur le transect et W_i leur masse moyenne pour chacune des 7 classes de taille.

Puis pour l'ensemble des espèces prédatrices sur un transect : $B(T) = \Sigma_1^n * B$

LES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT RECIFAL ET LEURS DESCRIPTEURS

LE MODE HYDRODYNAMIQUE

L'agitation due à la houle est un facteur de contrôle important pour l'herbivorie. Ce descripteur est estimé pour chacun des sites de manière semi-quantitative (1 : mode calme, 2 : semi battu, 3 : battu) et correspond à une estimation annuelle (com. pers. Bouchon, 2008) (Tableau IV).

LA COMPLEXITE DE L'HABITAT

La complexité de l'habitat, ou plus exactement la disponibilité du récif en abris pour les herbivores (poissons et oursins) conditionne l'impact de la prédation. Il existe une corrélation directe entre la complexité architecturale du récif, la production primaire (Adey et Steneck, 1985 *in* Smantz, 1997), l'abondance et la diversité des guildes d'herbivores (Grigg, 1994 in Smantz, 1997; Johnson *et al.,* 1995 *in* Smantz 1997). L'indicateur généralement utilisé est l'indice de rugosité de Luckurst et Luckurst (1978). Bien qu'étant le plus communément utilisé pour mesurer la complexité de la structure récifale (Alvarez-Filip *et al.,* 2009), celui ci donne une image de la rugosité du substrat sur le site mais n'indique pas la présence de cavités propices à constituer de bons abris pour les herbivores.

Une échelle d'évaluation semi-quantitative de l'habitabilité du substrat pour les herbivores, allant de 1 à 4, a donc été établie pour la présente étude, comme suggérée par Clua (2004) (figure 9). L'habitabilité de chaque station a été estimée visuellement, autour de chaque transect-échantillon pour le benthos. La moyenne des indices obtenus sur les cinq transects de la station a été calculée pour établir l'indice moyen de la station.

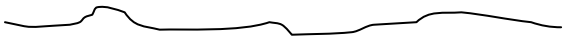
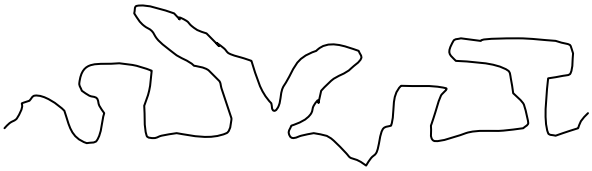
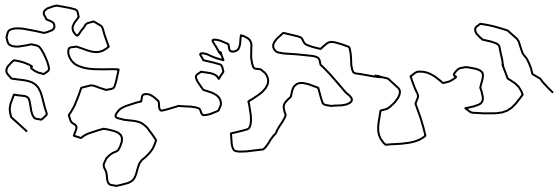
Indice 1 – Le substrat est lisse, sans relief vertical. 	
Indice 2 : Le substrat présente des reliefs verticaux mais ne formant pas de cavités 	
Indice 3 : Le relief forme de petites cavités et légers surplombs ; mais n'est pas complexe 	
Indice 4 : Le relief est complexe. Il forme de nombreuses cavités de forme et de tailles variées 	

Figure 9-Echelle d'habitabilité du substrat

- **Dosage des nitrates et des phosphates sur les sites**

La disponibilité en nutriments (nitrates, phosphates) est susceptible d'influencer la croissance algale. Celle-ci a été mesurée dans les 11 stations étudiées en 2007. Un échantillon de 0,5 litre d'eau a été prélevé sur chaque site d'étude. Les nitrates et phosphates ont été dosés par l'institut Pasteur de Guadeloupe. Les méthodes de dosage des nitrates et des phosphates utilisées par cet organisme ont été décrites par Aminot et Chaussepied (1983).

Compte tenu des faibles valeurs trouvées (proche du seuil de détection des méthodes analytiques), une partie des résultats de ces dosages était probablement entachée d'erreur. Une méthode alternative d'estimation du degré d'eutrophisation des sites a été proposée.

- **Estimation du degré d'eutrophisation sur les sites étudiés**

Compte tenu de la difficulté d'obtenir une estimation fiable de mesure des nutriments dans l'eau, un estimateur du degré d'eutrophisation du milieu a été réalisé à partir d'une estimation du niveau connu de pollution industrielle, domestique et agricole reçu sur chaque site, tel que :

$$P_T = (P_I + P_D + P_A) / 3$$

Le degré de chaque type de pollution risquant d'affecter chaque site a été estimé, à partir de la bibliographie ou à « dire d'expert » (chapitre 2), selon une échelle allant de 1 à 4 :

1 : pollution nulle à faible ;

2 : pollution faible à moyenne ;

3 : pollution moyenne à forte ;

4 : pollution forte.

Le tableau IV récapitule les descripteurs et plans d'échantillonnage mis en œuvre sur l'ensemble des stations prises en compte dans cette étude.

.

Tableau IV-Récapitulatif plans d'échantillonnage et des descripteurs du milieu pour les stations prises en compte dans cette étude.

	G_Dupont_4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Rat_6	M_jtropical_10	M_Banc crique_10	M_Sluce_10	SB_Baleine_10	SB_Coco_10
Date	01/10/2007 (1 relevé)											oct-04	nov-04	sept-04	dec-04	nov-04			nov_05	nov-01	nov-01	nov-06	
Compartiment vivant																							
Oursins	Comptage 5*20m², mesures biométriques, comportement											Comptage 6*10 m²											
Algues	LIT de 5*10 m: recouvrement plan, recouvrement corrigé par la hauteur par : catégories morpho-fonctionnelles, catégories taxinomiques, espèces											LIT de 6*10 m: recouvrement plan par : catégories morpho-fonctionnelles, catégories taxinomiques, espèces										
	biomasse des macroalgues poids frais et sec dans 5 quadrats de 0,25 m²																						
	biomasse de gazon algal sur la station dans 1 quadrat de 0,125 m²																						
Benthos autre que les algues	LIT de 5*10 m: recouvrement par grande catégorie											LIT de 6*10 m: recouvrement par grande catégorie										
Poissons	Comptage dans 300 m²																						
Facteurs de l'environnement																							
Complexité de l'habitat	Estimation du degré de complexité (1 à 4)																						
Mode	Estimation de la force de la houle (1 à 3)																						
Nutriments Nt et Pt	dosage Nt et Pt Estimation bibliographique du degré d'eutrophisation											Estimation bibliographique du degré d'eutrophisation										

LE TRAITEMENT DES DONNEES

LES DESCRIPTEURS SYNTHETIQUES UTILISES

Plusieurs descripteurs synthétiques ou indices ont été calculés pour décrire chacun des compartiments étudiés. Les modalités de calcul de ces descripteurs sont détaillées dans la précédente partie sur les compartiments biologiques étudiés.

LES ANALYSES DES DONNEES

Les données écologiques collectées ont été disposées classiquement dans des tableaux comportant en colonnes les stations ou échantillons étudiés et en lignes les variables mesurées dans chaque station.

Ces variables, qui concernent soit des estimateurs de l'abondance des compartiments à étudier, soit des facteurs de l'environnement, sont de plusieurs types : binaires (données de présence-absence), ordinales (semi-quantitatives ordinales), quantitatives (continues ou non).

Plusieurs types d'analyses de données ont été appliquées : des analyses multivariées dites exploratoires, dont l'objectif est de rechercher une structure dans les tableaux de données (analyse factorielle des correspondances (AFC), classification ascendante hiérarchique (CAH)), et d'autres qui visent à interpréter la structure du tableau de données à l'aide de variables explicatives (analyses canoniques : analyse canonique des correspondances (ACC) et analyse des redondances (ARD)). Enfin des tests de comparaison simples ou multiples et des tests de corrélation ont également été utilisés.

Normalité des données et tests de la représentativité des échantillons

Compte tenu du petit nombre d'échantillons prélevés dans chaque station pour l'estimation des paramètres étudiés, des tests non paramétriques ont été utilisés pour l'étude des corrélations entre séries de données ou pour les tests de comparaison.

L'étude de la représentativité de ces échantillons pour chaque paramètre fait appel à des méthodes dont la validité repose sur l'hypothèse de normalité des données étudiées. Quoique cette normalité des données ne puisse pas être envisagée dans le cadre de cette étude (trop petit nombre d'échantillons), ces techniques (Healy, 1952; Elliot, 1971; Dagnelie, 2007) ont été utilisées à titre indicatif sur les trois estimateurs de l'abondance des macroalgues afin de vérifier à posteriori la validité des échantillonnages réalisés et le bien fondé de l'utilisation de ces résultats dans les différentes analyses. Pour ce faire, les données ont été, le cas échéant, transformées pour accéder à une normalité théorique.

- **Test de normalité et normalisation des données**

Le test de Shapiro-Wilk (1965), bien adapté aux petits échantillons, a été utilisé pour rechercher la normalité dans les valeurs relevées station par station. Lorsque les valeurs ne suivaient pas une distribution normale, celles-ci ont été transformées en utilisant des transformations simples comme préconisé dans Legendre et Legendre (1998) selon l'allure de la distribution des données observées. Les transformations classiques ont été utilisées (racine carré ou cubique, logarythme) et testées à nouveau jusqu'à obtention de données distribuées normalement.

- **La représentativité des échantillons**

Trois méthodes basées sur des seuils de tolérance de variance ont été utilisées pour évaluer *a posteriori* la suffisance du nombre d'échantillons prélevés pour avoir une estimation fiable de chaque estimateur de l'abondance macroalgale dans chaque station.

Les calculs sont réalisés à partir des données normalisées.

La méthode de Healy

On calcule $T_c =$ *(√n)/s

Avec n = nombre de prélevements à effectuer, on fait varier n jusqu'à ce que T_c soit > T_{99} pour = n-1

et s = -) ^{2}/N-1)

-La méthode de Dagnelie

Cette méthode est établie à partir de :

$n = 3,84*\sigma^2 / d^2$ avec $d = 1,96\ \sigma / \sqrt{(n)}$

On considère que d doit être égal à 30% de x pour que les valeurs soient représentatives.

Soit $n = 3,84\ \sigma^2 / 0,09$) $^2 = 42,62\ \sigma^2 /$ ^{2}

-La méthode de Elliott

Pour une distribution normale ou binomiale positive :

$n= \sigma^2/d^2$ $^2 = \sigma^2/(0,2)^2$ $^2 = \sigma^2$ ^{2}

ici d = 0,2

Selon les auteurs, la marge d'erreur tolérée est variable. Elle est de 20 % (d = 0,2) selon Elliott et de 30 % (d = 0,3) pour Dagnelie.

Les méthodes d'ordination et de groupement employées

Des analyses factorielles des correspondances (AFC) ont été utilisées pour représenter les données de présence-absence dans un espace dimensionnel réduit. Cette méthode convient bien aux données binaires, qui sont de même dimension. Le calcul des distances est basé sur la distance du Khi^2.

Afin d'identifier des groupements au sein des stations ou des espèces, des classifications ascendantes hiérarchiques ont été réalisées en utilisant les coordonnées des espèces ou des stations sur les axes factoriels obtenus par l'AFC. Cette méthode, préconisée par Roux (1985 *in* Bouchon, 1996) et mise en œuvre par Bouchon (1996) et Bouchon-Navaro (1997) sur les communautés de coraux et de poissons récifaux, permet de réaliser des groupements affranchis des bruits de fond présents dans le tableau de données. Les groupements ainsi obtenus sont ensuite projetés sur les graphiques de l'AFC.

Ces ordinations ont été réalisées avec le logiciel XL-STAT (2009).

Les analyses canoniques

La recherche de corrélation entre un tableau de données écologiques (données de présence-absence ou données d'abondance des espèces ou catégories d'espèces sur les stations) et un tableau de variables expérimentales qui lui est associé fait appel à des méthodes de régression. Les analyses canoniques permettent d'associer le processus d'ordination des données (AFC, ACP) à des régressions multiples réalisées avec des variables dites explicatives. Ces analyses permettent à la fois de savoir si les variables choisies comme potentiellement explicatives jouent un rôle statistiquement significatif dans la structuration du tableau de données à expliquer, de connaître l'importance relative de leur rôle et enfin de connaître le comportement des données à expliquer par rapport à ces variables. L'analyse canonique des correspondances est le prolongement de l'analyse factorielle des correspondances et l'analyse des redondances est celui de l'analyse en composante principale. Les analyses canoniques sont des ordinations des données à expliquer, également dans un espace réduit, mais sous la contrainte des axes canoniques constitués par la combinaison des variables explicatives (dont l'effet est significatif). Leurs représentations dans l'espace et surtout leur interprétation ne sont donc pas équivalentes à celles des ordinations simples (AFC et ACP) qui sont réalisées sans contrainte (Bouchon-Navaro, 1997).

De la même manière que pour les AFC, une classification ascendante hiérarchique peut être réalisée en utilisant les coordonnées des données à expliquer sur les axes factoriels, afin d'identifier des groupements de données réagissant de la même manière aux variables explicatives entrées dans l'analyse.

Les comparaisons d'échantillons

Plusieurs tests d'hypothèse visant à comparer des échantillons ou à rechercher des corrélations entre des séries de données ont été utilisés dans le présent travail.

Compte tenu du faible nombre d'échantillons « prélevés » pour chaque variable (5 par station), les lois de distribution de ces variables n'ont pu être recherchées. Aussi, en l'absence de distribution normale des valeurs, tous les tests utilisés font appel à la statistique non-paramétrique de rangs ou à des tests par permutations.

- **Le test de corrélation de rangs de Spearman**

Ce test calcule le coefficient corrélation de rangs de Spearman entre deux séries de données pour déterminer l'existence d'une corrélation significative ou non. Ce coefficient utilise les rangs des observations et non leur valeur numérique. Ce test a été utilisé pour étudier la relation entre les estimateurs d'un même compartiment (les 3 estimateurs de l'abondance algale, les 2 estimateurs de l'herbivorie par les oursins) et de manière plus exploratoire, pour rechercher l'existence de lien entre les variables (par exemple entre le nombre d'oursins et la biomasse d'herbivores ou la qualité de l'habitat).

- **L'analyse de variance de rangs de Kruskall-Wallis**

Ce test est utilisé dans la comparaison de plusieurs échantillons indépendants afin de tester si l'ensemble des échantillons appartient à la même population ou s'il existe au moins un couple d'échantillons différents (au sens d'un paramètre de position établi). C'est le pendant non-paramétrique de l'analyse de variance à un facteur. Le test de Friedman est utilisé dans le cas d'échantillons appareillés. En cas de différence significative, des tests de comparaisons multiples permettent d'identifier le ou les échantillons responsables de la différence.

Ce test a été utilisé pour étudier la répartition spatiale de l'abondance macroalgale et la répartition spatiale des oursins entre les stations.

- **Le test de corrélation entre matrices de Mantel**

Ce test calcule la corrélation entre deux matrices. Ce test a été utilisé pour rechercher l'existence d'une corrélation entre la matrice d'abondance des oursins par classe de taille sur les stations et la matrice d'abondance par classe de taille des poissons herbivores ou des poissons carnivores. Ces matrices, dissymétriques au départ, ont été transformées en matrices symétriques de proximité par le calcul de la distance de Bray-Curtis.

Le test consiste à calculer quel coefficient de corrélation serait obtenu si l'on permutait les valeurs observées pour l'une des matrices. La p-value est alors déterminée à partir de la distribution des coefficients obtenus après un nombre fixé de permutations (en pratique : 10 000).

Chapitre 2 : présentation des milieux étudiés

L'étude réalisée porte sur trois îles des Antilles françaises : à titre principal sur l'île de la Guadeloupe et secondairement sur la Martinique et Saint-Barthélemy. Ce chapitre présente le milieu marin de chacune de ces localités ainsi que les stations qui y sont étudiées.

L'ARC ANTILLAIS

Les trois localités étudiées sont réparties sur l'arc des petites Antilles, entre 14°23' et 14°56' de latitude nord, et entre 61°09' et 62°52' de longitude ouest.

CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES DES PETITES ANTILLES

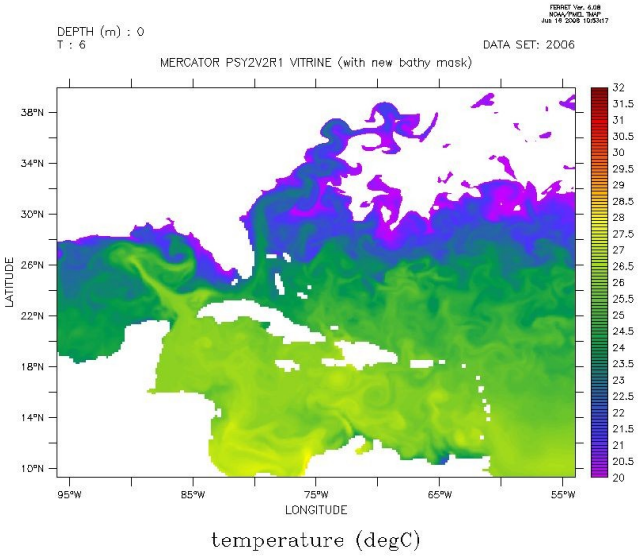
L'arc antillais bénéficie d'un climat de type tropical. Les conditions climatiques sont directement commandées par les positions respectives de l'anticyclone des Açores, et de la Zone de Convergence Inter-Tropicale (Z.C.I.T.).

De juin-juillet à novembre-décembre (saison des pluies ou « hivernage »), l'anticyclone des Açores remonte vers l'Atlantique nord, les alizés diminuent. La Zone inter-tropicale de convergence remonte vers 10° de latitude nord et les îles de la Martinique et de la Guadeloupe sont soumises à des pluies fréquentes et intenses.

De janvier-février à avril-mai (saison sèche ou « carême »), l'anticyclone des Açores s'abaisse en latitude ainsi que la ZITC. Les alizés du nord nord-est sont soutenus et réguliers (30-50 km.h^{-1}). Le climat est relativement sec et moins chaud que durant l'hivernage.

CARACTERISTIQUES DES MASSES D'EAU DU BASSIN CARAÏBE

Température de l'eau de surface



Les eaux sont plus froides durant la première partie de la saison sèche, de janvier à avril. (Agence des aires marines protégées, 2010).

Figure 10- Données Mercator océan/ moyenne hebdomadaire mi février 2006 (carême frais)

À partir du mois de mai, les eaux du bassin se réchauffent progressivement pour atteindre un maximum entre août et octobre. Celui-ci atteint depuis quelques années des températures de 30 °C durant plusieurs semaines (Bouchon, *com.pers.,* 2012).

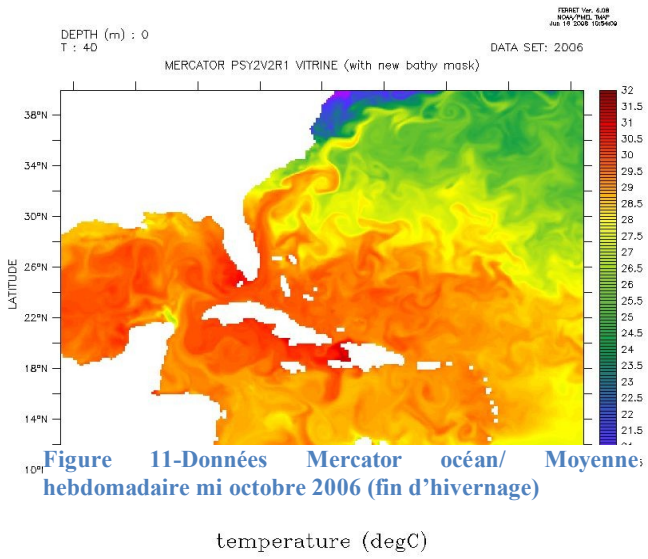


Figure 11-Données Mercator océan/ Moyenne hebdomadaire mi octobre 2006 (fin d'hivernage)

Certaines années, ce plafond est plus élevé et peut parfois excéder les 31 °C (31,9°C en aout 2005 in Kopp, 2007), provoquant des épisodes de blanchissement corallien.

A partir du mois de novembre, les eaux se refroidissent (figures 10 et 11).

Les courants de surface

Le bassin Caraïbe est alimenté par les eaux enrichies et saumâtres du plateau des Guyanes (courant des Guyanes) et par les eaux de l'océan Atlantique (courant de dérive Nord-Équatorial) au travers des îles de l'arc antillais. Le reste du flot bute contre les plateaux insulaires et remonte le long de l'arc par le courant des Antilles (figure 12).

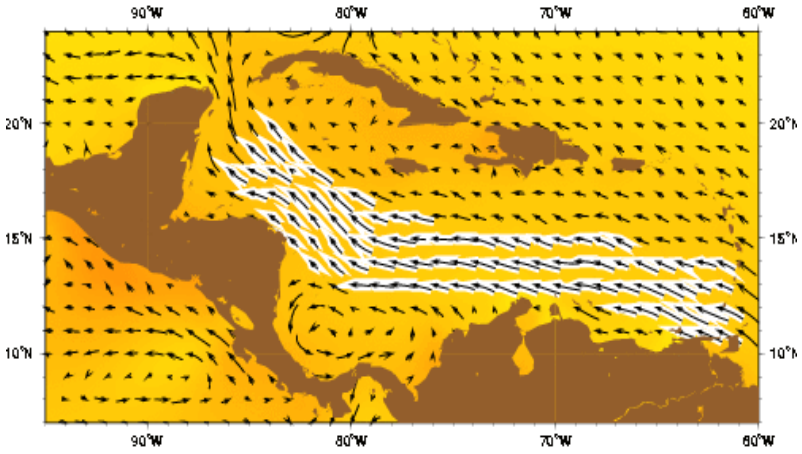


Figure 12-Représentation schématique des courants dans le bassin caraïbe (http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/caribbean/caribbean.html)

Une composante du courant des Guyanes n'entre pas dans le bassin et longe l'arc antillais. Ce courant des Antilles, qui rejoint le courant de Floride au-delà des grandes Antilles, est de faible intensité (env. 10 cm/s) (Agence des aires marines protégées, 2010).

Niveau d'eutrophisation des eaux du bassin caraïbe

- **En saison des pluies (de juin-juillet à octobre-novembre)**

Durant la saison des pluies dans les Petites Antilles, c'est la saison sèche à la latitude des fleuves amazoniens. Les fleuves du plateau guyanais ont un flux relativement faible et sont en partie rétrofléchis vers le contre-courant nord équatorial. Bien que des eaux enrichies par les fleuves pénètrent le bassin caraïbe entre le Venezuela et Grenade, l'Arc Antillais est peu touché durant cette période (figure 13)

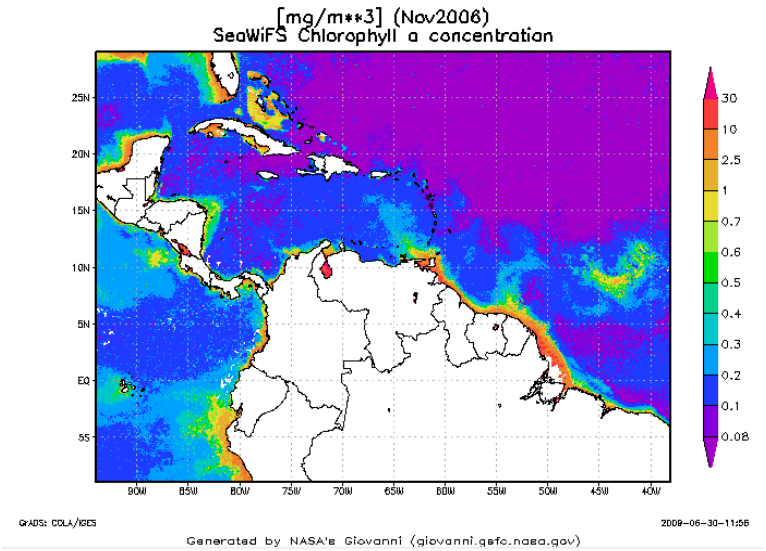


Figure 13-Animation colorimétrique par le Capteur Satellitaire SeaWifs traduisant la concentration en Chlorophylle a (en mg/m3 ou µg/l)

- **En saison sèche (carême)**

Durant cette période, c'est la pleine saison des pluies sur le plateau des Guyanes, le courant des Guyanes apporte des eaux chargées en nutriments dans le bassin Caraïbe et le long de l'Arc Antillais par le courant des Antilles. Les observations colorimétriques par satellite montrent que le panache de chlorophylle$_a$ touche surtout l'Arc Antillais à la fin du carême entre mai et juillet, soit à la fin de la saison des pluies sur le plateau des Guyanes (Figure 14). La Martinique et la Guadeloupe sont touchées presque chaque année et de manière plus intense pour la Martinique (2001, 2003, 2006, 2007), alors que Saint-Barthélemy, situé très au nord, n'est qu'exceptionnellement touchée (2003, 2007).

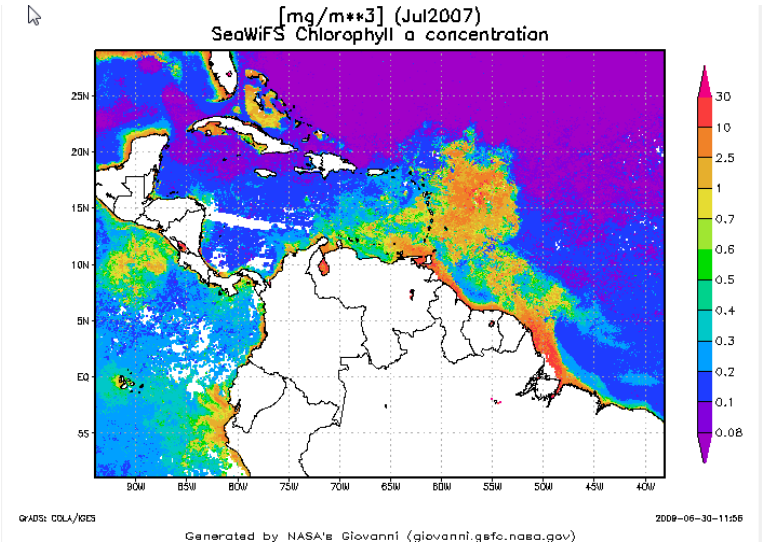


Figure 14-Animation colorimétrique par le Capteur Satellitaire SeaWifs traduisant la concentration en Chlorophylle a (en mg/m3 ou µg/l)

Les eaux des fleuves amazoniens sont caractérisées par une abondance de sels nutritifs (N, P, Si, Fe, Mn) (Lenes *et al.,* 2005 *in* Doray, 2006). Au cours du transport de ces eaux vers les Petites Antilles, l'azote et le silicium sont consommés rapidement. Des fertilisations saisonnières en fer des eaux des Petites Antilles par des poussières en provenance du Sahara ont également été observées (Prospero et Nees, 1986 ; Jickells et *al.*, 1998 ; Lenes et *al.*, 2005 *in* Doray, 2006).

LA GUADELOUPE

LOCALISATION ET GEOGRAPHIE

Située au milieu de l'arc antillais (16°30'N et 61°30' W), l'île de la Guadeloupe est composée de deux parties : la Basse-terre, d'une surface de 950 km², qui est volcanique et montagneuse et la Grande-terre, plateau calcaire et de relief modéré de 570 km². Ces deux îles sont séparées par un bras de mer de 200 m au plus large, la Rivière Salée, qui relie les baies du Petit Cul-de-sac Marin et du Grand Cul-de-sac Marin. La densité de population est élevée mais moindre qu'en Martinique par exemple (environ 250 hab.km^{-2} ; INSEE, 2012).

Le réseau hydrographique pérenne de la Guadeloupe est essentiellement représenté par les 50 rivières de la Basse Terre, maintenues en eau par l'effet du fort relief à l'origine d'une pluviométrie importante.

LES COMMUNAUTES RECIFALES DE LA GUADELOUPE ET ÉTAT DES MASSES D'EAU COTIERES

La Grande Terre

La Grande Terre est constituée d'un plateau calcaire dont le relief est modéré. Sa côte méridionale, soumise aux houles de sud-est est bordée par une ceinture discontinue de récifs frangeants, entre Pointe-à-Pitre et la pointe des Chateaux.

La côte atlantique nord, qui est la côte la plus battue de l'île entre le Moule et la grande Vigie, est essentiellement bordée par des falaises qui plongent abruptement dans la mer. Par endroit, des alignements de grès de plage affleurent le long du rivage et parfois plus loin de la côte, où ils ont servi de support à des constructions calcaires récentes (Battistini et Hinschberger, 1985 ; Battistini et Petit, 1979). Les communautés coralliennes y sont typiques des récifs des côtes atlantiques des Petites Antilles.

Les baies des « culs-de-sac »

- **Le Grand cul-de-sac Marin**

Fermé par une barrière récifale de 30 km de long, le Grand cul-de-sac Marin est une vaste baie de plus de 11 000 ha et dont la profondeur peut atteindre 30 m dans les passes. Construite sur un socle datant du Pléistocène, la barrière récifale actuelle est entrecoupée de passes correspondant aux vallées alluviales formées lors de la dernière régression glaciaire (Battistini et Hinschberger, 1985 ; Guilcher et Marec, 1978). Le lagon délimité par la barrière abrite des herbiers, des mangroves et des petites formations coralliennes lagonaires.

La barrière récifale est entrecoupée de plusieurs passes : la passe à Colas, la passe à Caret, la passe à Fajou et la passe de la Grande Coulée. Guilcher et Marec (1978) ont étudié la correspondance entre les cheminements des anciennes vallées datant de la dernière transgression et les vallées terrestres actuelles :

- la passe à Colas, étroite et encaissée, méandriforme, profonde de 30 m, était durant l'époque glaciaire, l'exutoire de six rivières au moins (canal Perrin, ravine du Coin, ravine Houaromand, ravine Mahault, ravine Sans Nom, ravine du Lamentin) et peut être en partie celui de la rivière a Goyave ;

- la Passe à Caret, moins profonde (maximum 19 m), qui est la continuation de la rivière à Goyave (au moins en partie) et de la ravine Moustique.

Depuis la transgression flandrienne, qui a marqué l'ennoiement de la baie, les passes à Colas, Caret et Fajou sont les principales voies d'entrée des eaux océaniques et la passe de la grande coulée constitue le passage principal des eaux de décharge du lagon (Castaing et *al*., 1984 *in* Bouchon et Laborel, 1990).

L'étude sédimentologique, réalisée en 1978 par Guilcher et Marec en différents points du lagon a montré que l'influence terrigène était réduite à la partie sud-ouest du lagon, aux environs des embouchures des rivières, et principalement à proximité de la rivière à goyave. Selon les auteurs, les sédiments du reste du lagon, malgré l'éloignement de la barrière, seraient quasi exclusivement composés de débris carbonatés issus de la barrière récifale ou des édifices lagonaires, y compris dans les plus grandes passes (Guilcher et Marec, 1978). Ces conclusions seraient principalement expliquées par les techniques d'échantillonnage employées lors de cette étude (com.pers.Bouchon).

Battue en période de houle des secteurs nord et ouest (Battistini et Hinschberger, 1985), la barrière est constituée par un socle ancien sur lequel les constructions actuelles ne forment qu'un placage de quelques mètres d'épaisseur. La pente externe récifale est en pente douce et disparaît sous les sédiments vers 35 m. La zone de front récifal, autrefois caractérisée par des champs d'*Acropora*

palmata (Bouchon et Laborel, 1990) est aujourd'hui occupée par un peuplement corallien dispersé. À partir de 10 m, le taux de recouvrement corallien et la biodiversité sont plus importants.

Localisée à 8 km du fond de la baie, la barrière récifale fait partie d'une masse d'eau différente de celle du fond de baie, moins soumise aux pressions anthropiques, notamment à l'eutrophisation par les apports de nutriments (SDAGE, 2003). Les premiers résultats obtenus pour le suivi biochimique des eaux réalisés en application de la DCE au nord de Port Louis (pointe des Mangles) sont plutôt caractéristiques d'eaux oligotrophes au regard des seuils établis par les recherches dans la Caraïbe (chla : 0,06µg.l^{-1} en moyenne en, Ntot : 0,11 à 0,18 µg.l^{-1}, Ptot : 0,01 à 0,07 µg.l^{-1}). (PARETO et *al.,* 2009). Cependant, les parties de la barrière situées à proximité des communes riveraines et de la culture de la canne à sucre restent potentiellement soumises aux pollutions (Delavigne et Bouchon, 1999 ; SDAGE, 2009).

- **Le Petit cul-de-sac Marin**

Le Petit cul-de-sac Marin est bordé par des récifs frangeants bien développés entre Pointe-à-Pitre et Capesterre-Belle-Eau, également autour des îlets de la baie (îlet à cochon, îlet Gosier).

Situé en aval du bassin agricole de Basse-Terre, le Petit cul-de-sac est soumis à de fortes pressions : agricoles, par la culture intensive de la banane pratiquée sur les bassins versants du sud-est de la Basse-Terre, domestiques et industrielles, par la présence de la zone industrielle de Jarry (Hydrocarbures, métaux lourds, matière organique) et également de pêche (Delavigne et Bouchon, 1999).

La totalité de la baie est estimée en mauvais état biologique (SDAGE, 2009). Les premiers dosages de suivi DCE sur la station de l'îlet Gosier montrent des valeurs élevées indicatrices d'eutrophisation des eaux en Chl_a (0,69 µg.l^{-1} en moyenne pour 2008-2009 dont deux pics à 1,6 et 1,1 µg.l^{-1}) et Ntot (0,19 à 0,36 µg.l^{-1}).

La Basse-Terre

La côte Caraïbe de la Basse-Terre est dépourvue de récifs coralliens. En revanche, en dehors de l'aplomb du volcan de la Soufrière, ses fonds rocheux sont colonisés par une communauté corallienne non bioconstructrice diversifiée.

D'un point de vue général, l'état écologique est considéré moyen sur cette côte en raison des effluents domestiques et agricoles (SDAGE, 2009). Les dosages réalisés dans le cadre de la DCE montrent pour la saison 2008-2009, des résultats moyens caractéristiques d'eaux oligotrophes sur la station du sec de la pointe à Lézard, situé à proximité de la station étudiée à l'Hermitage (Chla : 0,05 µg.l^{-1} n moyenne, avec un pic à 0,2 µg.l^{-1}). Néanmoins, Bacchi (1998) note que cette pointe subit une

importante pression anthropique par les pollutions domestiques (décharge, eaux usées). La pêche y est pratiquée (80 inscrits maritimes en 1998) de manière traditionnelle (Bacci, 1998).

Position des sites étudiés

Les 15 stations d'étude sont été réparties sur 11 sites autour de la Guadeloupe comme suit :

- 7 stations sur 4 sites dans le Grand Cul-de-sac Marin : Port Louis (2), Passe-à-Colas (2), îlet Fajou (2), îlet Caret (1) ;

- 4 stations sur 3 sites de la côte Caraïbe : Pointe Malendure (1), îlet Pigeon (2), Bouillante (1) ;

- 4 stations sur 4 sites dans le Petit Cul-de-sac Marin : îlet cochon, îlet Gosier, Caye à Dupont, îlet Fortune.

Le tableau V et la figure 15 présentent le positionnement des stations étudiées. L'annexe 1 illustre les stations étudiées.

Tableau V- Position des sites étudiés sur l'île de la Guadeloupe

Secteur	Site	Nom de la station	Type géomorphologique	Lattitude	Longitude	profondeur (m)
Petit Cul-de-sac Marin	Caye à Dupont	G_Dupont _4	Pente externe de banc récifal	N 16° 09,581'	W 061° 32,609'	4
Petit Cul-de-sac Marin	Îlet Fortune	G_Fortune_3	Pente externe de récif frangeant	N 16° 09,066'	W 061° 33,375'	3
Petit Cul-de-sac Marin	Îlet Gosier	G_Gosier_3	Pente externe de récif frangeant	N 16° 11,529'	W 061° 29, 3'	3
Petit Cul-de-sac Marin	Îlet Cochon	G_Cochon_4	Pente externe de récif frangeant	N 16° 12,488’	W 061°32,373’	4
Grand cul-de-sac Marin	Îlet Fajou	G_Fajou_3	Pente externe de récif barrière	N 16° 21,315'	W 061° 34,472'	3
Grand cul-de-sac Marin	Îlet Fajou	G_Fajou_10	Pente externe de récif barrière	N 16° 21,648'	W 061° 34,791’	10
Grand cul-de-sac Marin	Port Louis	G_Port Louis_2	Platier de récif frangeant	N 16° 10,015'	W 061° 47,179'	2
Grand cul-de-sac Marin	Port Louis	G_Port Louis_10	Pente externe récifale	N 16 23,881’	W 061° 31,998’	10
Grand cul-de-sac Marin	Passe de l'îlet Caret	G_Caret_4	Bordure de passe	N 16°21,357'	W 061°37,423'	4
Grand cul-de-sac Marin	Passe récif Colas	G_Colas_4	Pente externe de récif barrière	N 16° 21,384'	W 061°33,557'	4
Grand cul-de-sac Marin	Passe récif Colas	G_Colas_10	Passe de récif barrière	N 16 21,576’	W 061° 34,415’	10
Caraïbe	Pigeon	G_Pigeon_5	Communauté non constructrice	N 16° 10,015"	W 061° 47,179'	5
Caraïbe	Pigeon	G_Pigeon_10	Communauté non constructrice	N 16° 10,006’	W 061° 47,482'	10
Caraïbe	Malendure	G_Malendure_4	Communauté non constructrice	N 16° 10,102	W 061°46,394’	4
Caraïbe	Bouillante	G_Bouillante_4	Communauté non constructrice	N 16° 07,337'	W 061°46,315'	4

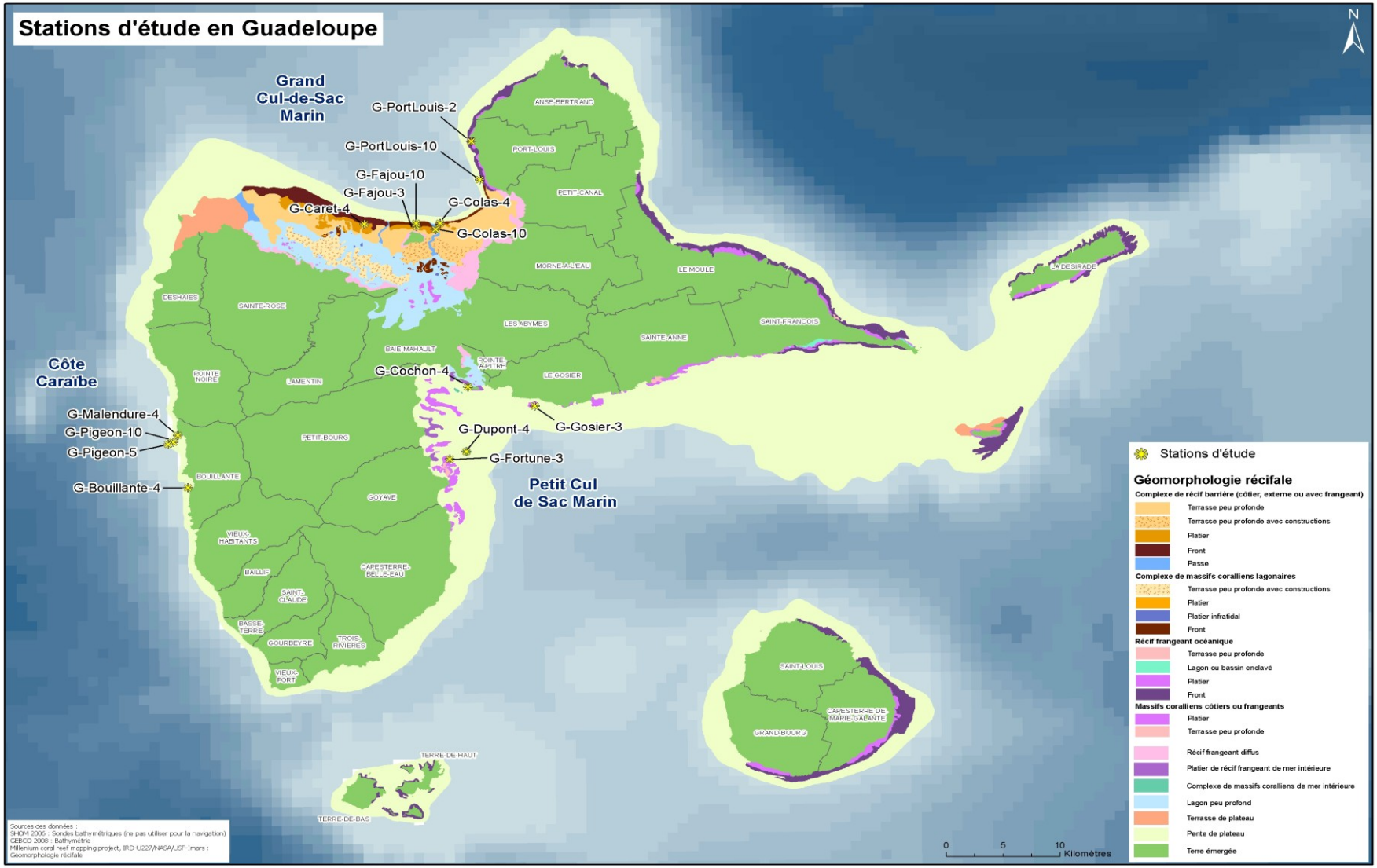


Figure 15-Localisation des stations d'étude en Guadeloupe (réalisation : Neil Alloncle)

LA MARTINIQUE

LOCALISATION ET GEOGRAPHIE

L'île de la Martinique, est située approximativement au milieu de l'Arc Antillais, entre 14°23' et 14°53' de latitude nord, et entre 60°50' et 61°15' de longitude ouest. Cette île de 1100 km² possède un relief volcanique et montagneux au nord, culminant à 1396 m qui reçoit l'essentiel des précipitations (4000 à 4500 mm.an^{-1}). Le sud, de nature calcaire reçoit 1000 à 2000 mm.an^{-1} de pluie. Le réseau hydrographique de l'île est important avec 70 cours d'eau. La densité en habitants de l'île, est très élevée (353 ha.km^{-2}) (Agence des aires marines protégées, 2010).

CARACTERISTIQUES DES MASSES D'EAU COTIERES

Niveau d'eutrophisation des eaux côtières

Les mesures effectuées par le satellite « Seawif » traduisent la régularité interannuelle des apports de chlorophylle$_a$ par le sud du bassin caraïbe à partir du mois de mai (figure 16).

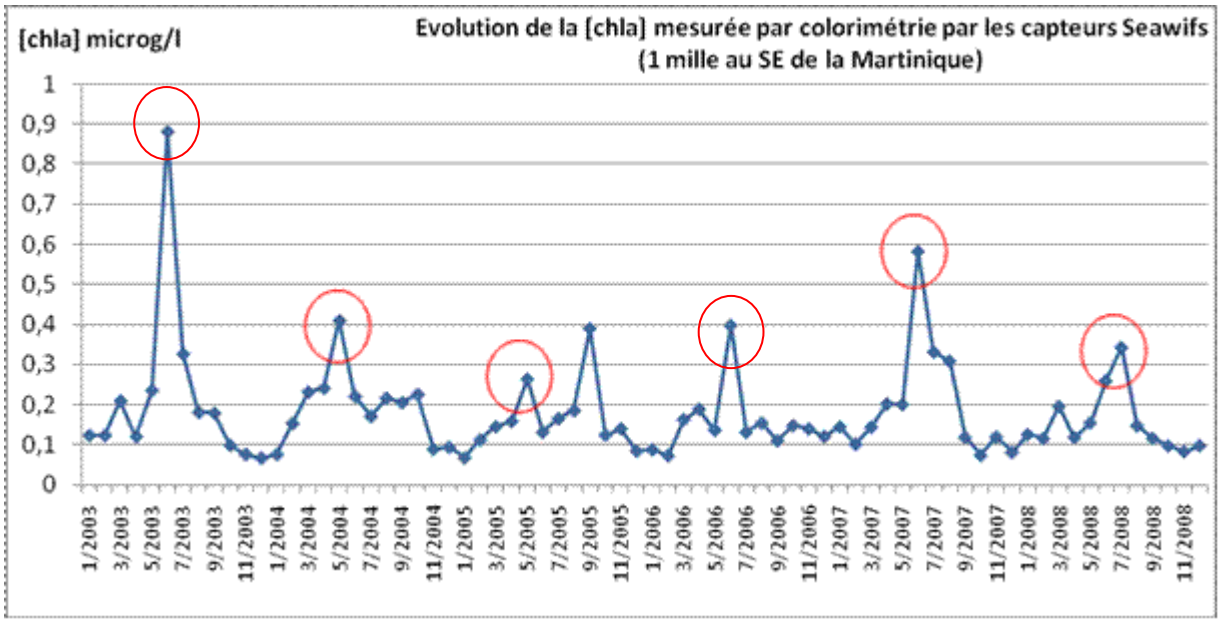


Figure 16-Évolution de la [chla] à 1 mille des côtes de la Martinique

À plus petite échelle, des analyses d'eaux côtières ont été réalisées dans le cadre du suivi des masses d'eau pour la DCE (PARETO et *al.*, 2009) sur des stations de référence et de suivi autour de la Martinique depuis 2007 ou 2008. Les incohérences constatées dans les dosages réalisés, notamment

entre les résultats de Martinique et ceux de la Guadeloupe ne permettent pas de conclure, ni sur le niveau trophique des stations, ni sur la participation des eaux provenant du sud du bassin à ce niveau (Agence des Aires Marines Protégées, 2010).

LES COMMUNAUTES RECIFALES DE LA MARTINIQUE ET ETAT DES MASSES D'EAU COTIERES

La côte caraïbe ou côte sous-le-vent

Mise à part la baie de Fort-de-France, la côte caraïbe de la Martinique est totalement dépourvue de constructions récifales (figure 17). Cette absence résulte sans doute de plusieurs facteurs limitants. Tout d'abord, les constructions pré-Würm, qui servent de socle aux constructions flandriennes ont pu s'enfoncer trop rapidement (Battistini, 1978). Par ailleurs, la morphologie particulièrement pentue des fonds limite les possibilités de colonisation pour les peuplements benthiques de substrat dur (Bouchon et Laborel, 1986). Enfin, les houles cycloniques, et dans la partie nord de l'île, les apports de cendres volcaniques sont également un frein à la croissance corallienne (Bouchon et Laborel, 1986).

Alternant avec des étendues sableuses, une communauté corallienne non bioconstructrice occupe cependant tous les substrats rocheux plus ou moins stables (roches et éboulis) et le recouvrement corallien peut localement être assez important (jusqu'à 25% : Brugneaux *et al.*, 2005).

La plupart des communautés benthiques de substrat dur de cette côte, du Prêcheur au Diamant, sont aujourd'hui dégradées, à des degrés divers, par des développements de macroalgues brunes importants (*Sargassum* spp. *et Dictyota* spp).

Le premier signalement de développement important de macro algues (*Sargassum* sp.*)* sur la côte Caraïbe date de 1987. Compte tenu de la décroissance de la densité et de la taille des plants de *Sargassum* sp. à mesure que les observations s'éloignent de la baie de Fort-de-France vers le sud, les auteurs émettent l'hypothèse d'une pollution provenant de la baie et qui suivrait les courants de marée oscillant du nord au sud de cette côte (Bouchon *et al.,* 1988). Cette hypothèse sera reprise par Littler *et al.* (1992) bien que les résultats de leur expérience ne permettent pas de le démontrer. Par ailleurs, ils ne font pas état des développements algaux, notamment de *Dictyota* spp., vers le nord de la côte caraïbe.

Cette partie de la côte fait l'objet de peu de pressions terrestres, agricoles et industrielles, notamment sur le secteur Belle Fontaine-Case Pilote qui est étudié dans le cadre de la présente étude (site de Fond Boucher). La pêche y est pratiquée de manière peu intensive.

Bien abritée, la Baie de Fort-de-France est pourvue de nombreuses constructions récifales relictuelles. Autrefois sans doute florissantes, celles-ci se sont progressivement envasées en raison des arrivées sédimentaires des rivières Lézarde et Salée et de l'avancée de la mangrove (Battistini, 1978). Ce processus naturel a été sans aucun doute fortement accéléré par les dégradations d'origine humaine, du fait des arrivées sédimentaires massives des deux rivières qui ont augmenté avec le développement des activités sur le bassin versant (déforestation, habitation, agriculture), de la forte réduction de la mangrove, des nombreux travaux (aéroport, port) et enfin des pollutions qui s'y déversent (notamment la décharge de la Trompeuse).

Les hauts-fonds de la baie, déjà décrits par Battistini en 1978, portent toujours des herbiers sur fond de sable ou de vase, mais les communautés coralliennes qui colonisaient l'extrémité des hauts-fonds vers le large, sont aujourd'hui très endommagées. Cet état de dégradation avancée, déjà noté lors d'inventaires réalisés en 1984 (Bouchon et Laborel, 1986), s'est encore, d'après nos observations en 2005, aggravé (Banc Mitan, pointe des Nègres, banc du Gros Îlet) : les peuplements coralliens sont très nécrosés lorsqu'ils existent, l'envasement est important et des Algues Brunes (*Dictyota* sp., *Sargassum* sp.) se développent, ainsi que des tapis de Cyanobactéries.

La côte atlantique ou côte-au-vent

Longtemps considérée comme n'ayant pas de véritables récifs car ceux-ci n'étaient pas classiquement coralliens, la façade atlantique de la Martinique a développé des constructions aujourd'hui reconnues comme formant la plus importante barrière récifale des Petites Antilles. Principalement formée durant l'époque flandrienne, elle s'étend sur le plateau continental entre Sainte-Marie et la pointe sud de l'île, comportant dans sa partie médiane, une double barrière entrecoupée de passes. Cette barrière délimite un lagon dont la profondeur peut atteindre 30 m au nord (Adey et *al.,* 1977).

- **La barrière interne**

Entièrement constituée à l'époque flandrienne, la barrière interne suit de très près le découpage de la côte. Elle est composée de récifs embryonnaires ou frangeants plus ou moins anastomosés et enfermant de nombreuses dépressions d'arrière récif. Des carottages réalisés dans sa matrice à la pointe du Vauclin montrent deux époques distinctes dans l'origine de la construction : par des Acroporidae (*Acropora palmata*) entre 1670 et 600 ans BP puis par des Corallinacées jusqu'à nos jours.

Il semble cependant que sa construction soit uniquement d'origine algale vers le sud, comme le montre un carottage réalisé dans la crête de l'îlet chevalier (Adey *et al.,* 1977).

Aujourd'hui, les dépressions d'arrière-récif, sont occupées par des herbiers de Phanérogames et des peuplements coralliens dispersés, les fronts récifaux sont colonisés par une large bande d'algues molles. À partir de 3-4 m, les pentes externes récifales supportent une communauté corallienne plus ou moins dégradée dont les Acroporidae sont quasiment absents. Les mesures quantitatives de recouvrement réalisées sur l'îlet à Rat, dans la baie du Robert, montrent que le recouvrement corallien varie entre 26 % et 29 % (Brugneaux *et al.,* 2005).

Selon Adey *et al.* (1977), la transition qui s'est réalisée dans le peuplement benthique de la matrice de la barrière interne est probablement due à l'évolution naturelle du récif. Les coraux seraient morts lorsque la croissance verticale récifale les a menés à fleur d'eau. L'érosion de leur squelette par l'action des vagues aurait alors abouti à la structure lisse actuelle. La résorption progressive de la complexité tridimensionnelle récifale, peu propice à l'installation d'une communauté d'herbivores et à leur activité, aurait induit le développement d'une ceinture de macroalgues à faible profondeur. L'auteur relate d'ailleurs la faible abondance de poissons herbivores (*Sparisoma viride* et *Scarus* spp) et des agrégations de *Diadema antillarum* qu'il a observées.

Mc Cook (1996) et Mc Cook *et al.* (1997) attribuent également le développement de *Sargassum sp*. sur la Grande Barrière australienne à un manque d'herbivorie qu'ils mettent en relation avec l'absence de complexité de l'habitat. Ils expliquent en partie la différence d'abondance d'algues entre les sites par une dissémination différentielle des propagules.

Une cause additionnelle du développement massif des sargasses sur les récifs atlantiques des îles des Antilles, dont la Martinique, pourrait être liée à un apport plus important en nutriments dû à un important brassage de l'eau sur ces côtes (Littler et *al.,* 1992). Aucun dosage ou expérience ne permettent d'étayer cette hypothèse.

La côte atlantique ne subit pas les pressions et pollutions de manière homogène. Celles-ci sont surtout concentrées entre la Trinité (baie du Galion) et le Vauclin. La baie du Robert, dans laquelle se situe le site de l'îlet à Rat, est surtout soumise aux pollutions agricoles (culture de banane et canne sur son bassin versant) et domestiques. La pêche y est intensivement pratiquée (Agence des Aires Marines Protégées, 2010).

- **La barrière externe**

Cette construction, qui date principalement de l'époque Flandrienne a sans doute un soubassement datant du pré-Würm et les passes qui la sectionnent correspondent probablement à l'ennoiement des vallées fluviales constituées lors de la dernière régression glaciaire du Würm (Battistini, 1978). La matrice récifale, qui serait strictement d'origine algale depuis plus de 2000 ans répond aux schémas classiques des constructions caribéennes (Adey *et al.,* 1977).

Peu d'observations concernant les peuplements actuels ont été réalisées sur la barrière externe, en raison des très fortes houles qui en limitent l'accès (Bouchon et Laborel, 1986). Les observations d'Adey et *al.* (1977) sur la caye Pinsonnelle, la caye du Vauclin et la caye du Sans Souci, indiquent que celles-ci sont presque totalement colonisées par les macroalgues, les coraux étant concentrés dans les zones d'arrière-récif et sur les fronts récifaux. Les hypothèses émises concernant le développement des macroalgues sur la barrière interne peuvent également être reconduites pour les peuplements de la barrière externe.

La Côte méridionale ou côte Sud de la Martinique

Toute la côte méridionale (du morne Larcher à la pointe de Sainte-Anne) est bordée par un récif frangeant de 800 à 1000 m de largeur, en partie submergé sous 2 à 10 m d'eau, et dont la pente externe plonge jusqu'à des profondeurs pouvant atteindre 70 m (Battistini, 1978).

Sur sa partie sommitale, entre 10 et 3 m, la pente s'adoucit en une vaste plateforme de plusieurs centaines de mètres de large qui s'étend jusqu'à la dépression post récifale. Cette dernière est colonisée par des herbiers de Phanérogames plus ou moins dégradés (envasement et développement d'algues).

Le récif actuel, dont la construction a repris durant la transgression flandrienne, il y a 10 000 ans, est sans doute bâti sur un socle datant de la période interglaciaire pré-Würm. Le retrait des eaux durant la période glaciaire du Würm (entre –80 000 et –10 000 ans BP) aurait engendré le creusement de vallées fluviales à l'origine des passes qui entrecoupent le récif actuel, comme cela a été le cas sur la barrière externe de la côte atlantique.

La communauté récifale est fortement dégradée par l'envahissement des sargasses entre le Morne Larcher et Trois Rivières. Jusqu'en 2005, cette transition algale n'atteignait pas Sainte-Luce et le reste du récif jusqu'à la pointe Borgnèse présentait une communauté benthique à dominance corallienne à fort recouvrement corallien (45 % sur l'ensemble du secteur selon Brugneaux, 2006). Le phénomène de blanchissement de 2005 et le cyclone Dean en 2007 ont fortement endommagé la communauté.

La pointe Borgnèse présente aussi des signes de dégradation importants en raison d'un fort développement de *Dictyota* spp. (25 %) et d'un envasement important provenant du chenal de la baie du Marin. Ce développement de *Dictyota* spp. n'avait pas été noté avant 2000. Les formations récifales allant de Sainte Anne à la pointe sud de l'île n'ont jamais fait l'objet de description des communautés. L'analyse des photographies aériennes, ainsi que nos observations au large de la pointe Dunkerque, indique que les fonds sont occupés par des herbiers de Phanérogames assez dégradés par le développement des Algues Brunes (*Dictyota* spp.*)*. Les petits massifs coralliens, dont on observe les restes de squelette, sont morts et également recouverts d'Algues Brunes.

Le récif de la Pointe Borgnese reçoit des pollutions terrigènes importantes, domestiques et industrielles, en provenance de la baie du Marin (carénage, marina) et de la Rivière Pilote (distillerie). Ce secteur fait l'objet d'un cantonnement de pêche. Le récif de Sainte-Luce est un peu plus éloigné de ces sources de pollution, mais est tout de même susceptible de les recevoir à l'embouchure de la baie du Marin. Enfin, le banc crique, situé dans la baie du Marin, subit pleinement la pollution industrielle et domestique de la baie (Agence des aires marines protégées, 2010).

LOCALISATION ET PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

Position des sites étudiés

Cinq sites ont été étudiés en Martinique, les données utilisées sont issues d'études réalisées dans un autre cadre que celui du présent travail :

-1 site sur la côte atlantique, au milieu de la baie du Robert : le récif frangeant de l'îlet à Rats ;

-3 sites sur la côte méridionale ;

-1 site sur la côte nord Caraïbe.

Le tableau VI et la figure 17 présentent les différents sites étudiés.

Tableau VI-Position des sites étudiés sur l'île de la Martinique

Secteur	Site	Nom de la station	Type géomorphologique	Latitude	longitude	profondeur (m)
Caraïbe	Fond Boucher	M_Fond boucher_10	Communauté corallienne non bioconstructrice	N 14° 39,474	W 61°09,453	10
Sud	Pointe Borgnèse	M_Borgnèse_10	Pente externe de récif frangeant	N 14°26,83'	W 60°54,303'	10
Sud	Banc crique	M_Banc crique_10	Caye	N 14°26,718'	W 60°53,906'	10
Sud	Caye de Sainte Luce	M_Sluce_10	Pente externe de récif frangeant	N 14°27,431'	W 60°55,245'	10
Atlantique	îlet à Rat	M_Rat_6	Pente externe de récif frangeant	N 14°68'	W 60°09'	6

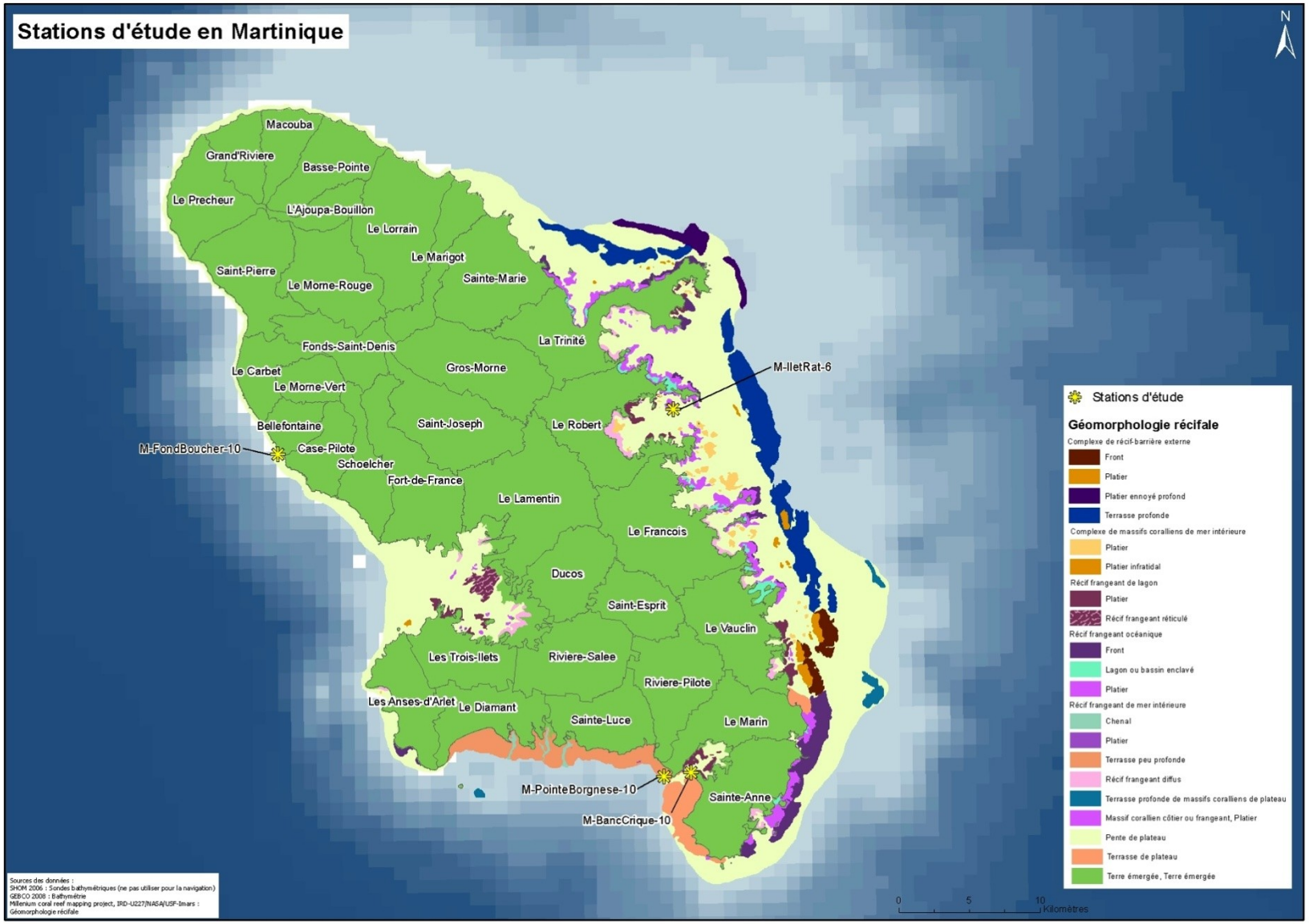


Figure 17-Localisation des stations étudiées en Martinique (réalisation : Neil Alloncle)

SAINT-BARTHELEMY

LOCALISATION ET GEOGRAPHIE

L'île de Saint-Barthélemy est localisée au nord de l'Arc Antillais par 17° 55' N et 62°50' W. Cette petite île de 21 km² est constituée de collines de 302 m d'altitude maximum. Comme Saint-Martin, Saint Barthélemy fait partie des reliefs émergés originaire du Banc d'Anguilla. Il s'agit d'une plate-forme insulaire commune qui constitue le socle des trois îles et dont la profondeur est de l'ordre de 30 m entre Saint-Barthélemy et Saint-Martin, de 20 m entre Saint-Martin et Anguilla. Cette plate-forme devient plus profonde vers le large et se termine par un rebord abrupt vers une centaine de mètres de profondeur. Le fond de ce plateau est constitué par une dalle rocheuse portant des traces d'érosion en cannelure, couverte, selon les zones, d'une couche de sable pouvant atteindre plusieurs mètres d'épaisseur, de galets ou de rhodolithes et présentant de faibles élévations rocheuses occupées par un peuplement corallien peut développé. Sur le plan biologique le trait le plus important de ce plateau insulaire et la présence de rhodolithes et de vastes herbiers de *Thalassia testudinum*, jusqu'à 10 m et de *Syringodium filiforme* descendant à plus de 20 m (Bouchon *et al*., 1986).

L'histoire géologique de Saint-Barthélemy montre une alternance d'évenements volcaniques et de dépots calcaires. Ses côtes sont constituées essentiellement par des roches et falaises actives entrecoupées de baies sédimentaires. L'absence de rivière pérenne entraîne l'absence d'estuaire. Cependant les processus de régulation des côtes au cours des derniers millénaires ont fait que de nombreuses baies sont, au moins en partie, coupées par des cordons sableux qui délimitent des lagunes plus ou moins fermées, parfois de grande taille et d'un grand intérêt écologique (Saint-Jean, Grande-Saline, Grand et Petit Cul-de-sac) (Bouchon *et al*., 1986). Saint-Barthélemy comporte également de nombreux îlots non habités. La climatologie générale est commune à celle des autres îles des Antilles françaises à l'exception des précipitations, qui sont les plus faibles de l'archipel Guadeloupéen (984 $mm.an^{-1}$, Diaz *et al.,* 2003).

CARACTERISTIQUES DES MASSES D'EAU COTIERES

Courantologie côtière

Gréaux (1979), cité par Aussédat (1991) a produit une carte générale des courants côtiers observés autour de Saint-Barthélemy. La composante dominante est un courant d'Est dévié vers le Sud-Ouest par la côte orientale de l'île et remontant vers le Nord-Ouest sur la façade occidentale de l'île (Diaz *et al.*, 2003).

Mode hydrodynamique et houle

L'île est largement soumise aux alizés qui soufflent des secteurs N-E à S-E. Selon Assor (1993 *in* Diaz *et al*., 2003), les houles générées par les alizés sont à 72 % en provenance du Nord-Est et à 20 % du Sud-Est.

Niveau trophique côtier

L'île ne possède pas de cours d'eau pérenne. Le petit nombre d'habitants lié à une gestion efficace des déchets fait que l'eutrophisation des eaux côtières semble y être modérée, à l'exception de certains sites touristiques où les hôtels se sont développés directement sur le cordon littoral.

Transparence de l'eau

Les eaux sont en général très claires autour de Saint-Barthélemy. La transparence de l'eau mesurée au disque de Secchi dans les deux stations étudiées dépassent souvent 40 m (voir Tableau VI).

LES COMMUNAUTES RECIFALES DE SAINT-BARTHELEMY ET ETAT DES MASSES D'EAU COTIERES

D'un point de vue géomorphologique, trois types de formations coralliennes ont été identifiées autour de Saint-Barthélemy (Bouchon et *al.,* 1986) :

- des formations non bioconstructrices sur substrat rocheux : elles sont observables sur tous les fonds rocheux immergés de l'île, le long des côtes rocheuses et autour des îlets (Fourche, Chevreau, Tortue, Tintamarre, Pain-de Sucre, Reef Barrel…). Ces formations laissent intacte la morphologie sous-jacente (dalles, éboulis rocheux, falaises, etc) ;

- des récifs embryonnaires : constitués par l'anastomose de petits massifs coralliens sont rencontrés dans certaines baies de Saint-Barthélemy (ex : Petite-Anse) ;

- Des récifs frangeants peu développés sur petits fonds : (moins de 10 m), essentiellement formés de Millepores et *d'Acropora palmata* ; ils ferment certaines baies (baie de Saint-Jean ; Petit Cul-de-sac) ou relient des îlots au littoral (Tortue).

La faune corallienne comprend pratiquement toutes les espèces présentes en Martinique et en Guadeloupe. À Saint-Barthélemy, les colonies sont de petite taille et la croissance récifale très réduite, à part quelques formations dominées par *Acropora palmata*. Ces peuplements d'*Acropora* montrent des traces de destruction plus ou moins récentes. Il en est de même pour les populations à *Acropora cervicornis* qui ne présentent guère que des individus isolés. À Saint-Barthélemy la faiblesse de la

taille maximum de la plupart des espèces, surtout à l'intérieur de la famille des Mussidae, est une indication de peuplement instable dans le temps, instabilité sans doute liée à l'action des ouragans sur les côtes de ces îles. Lors du passage de ceux-ci, la houle cyclonique remet en suspension les sédiments déposés sur le plateau continental peu profond, ce qui lui confère un caractère particulièrement abrasif vis-à-vis des peuplements coralliens. Par ailleurs, après les passages d'un ouragan, les eaux côtières restent souvent, pendant plusieurs semaines, chargées de particules calcaires très fines qui finissent par sédimenter sur les coraux survivants (Bouchon *et al*., 1986).

Les herbiers de Phanérogames sont bien développés sur les fonds sableux et témoignent d'une dynamique intense (Hily *et al.,* 2010).

Les mangroves sont de faible extension et forment des cordons autour des étangs et lagunes côtières. Une partie du domaine côtier de l'île est protégée par la Réserve Marine de Saint-Barthélemy.

Presque toutes les activités de l'île sont orientées vers le tourisme, qui a engendré à partir des années 80 une forte immigration. De 2176 habitants en 1961, la population est passée à 6852 habitants en 1999 et les projections prévoient plus de 11000 habitants en 2015. Ces activités ont engendré la densification de l'habitat en plusieurs points de la côte ouest, est et nord (frange littorale de Gustavia, Colombier, Flamand, Saint-Jean, Anse des Cayes, Lorient et Grand cul-de-sac) et l'accroissement des pollutions terrigènes associées (effluents domestiques, marinas). Les baies des Petit cul-de-sac et Grand cul-de-sac Marin peuvent également devenir le réceptacle des eaux de ruissellement des bassins versants amont en cas de fortes pluies.

Le sud de l'île subit peu de pressions au niveau du littoral et en mer. L'agriculture et l'industrie sont quasi inexistantes. La pratique de la pêche artisanale est fortement limitée par la ciguatera qui atteint les espèces prédatrices, donc à forte valeur ajoutée. On recense peu de professionnels (27 en 2001) mais la pêche plaisancière est bien développée (Diaz et *al*., 2003).

LOCALISATION ET PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

Position des sites étudiés

Deux stations sont étudiées sur les fonds de Saint Barthélemy :

- une station à la Baleine Pain-de-sucre, dans la Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy ;

- une station, à l'îlet Coco, en dehors de la réserve naturelle.

Le tableau VII et la figure 18 présentent le positionnement des stations étudiées.

Tableau VII-Position des sites étudiés sur l'île de Saint Barthélémy

Secteur	Site	Nom de la station	type géomorphologique	Latitude	Longitude	profondeur (m)
Caraïbe	Baleine du pain de sucre	SB_Baleine_10	Communauté corallienne non bioconstructrice	N 17°53,958’	W 62°52,628’	10
Sud	Îlet Coco	SB_Coco_10_	Communauté corallienne non bioconstructrice	N 17°52,455’	W 62°5248,863’	10

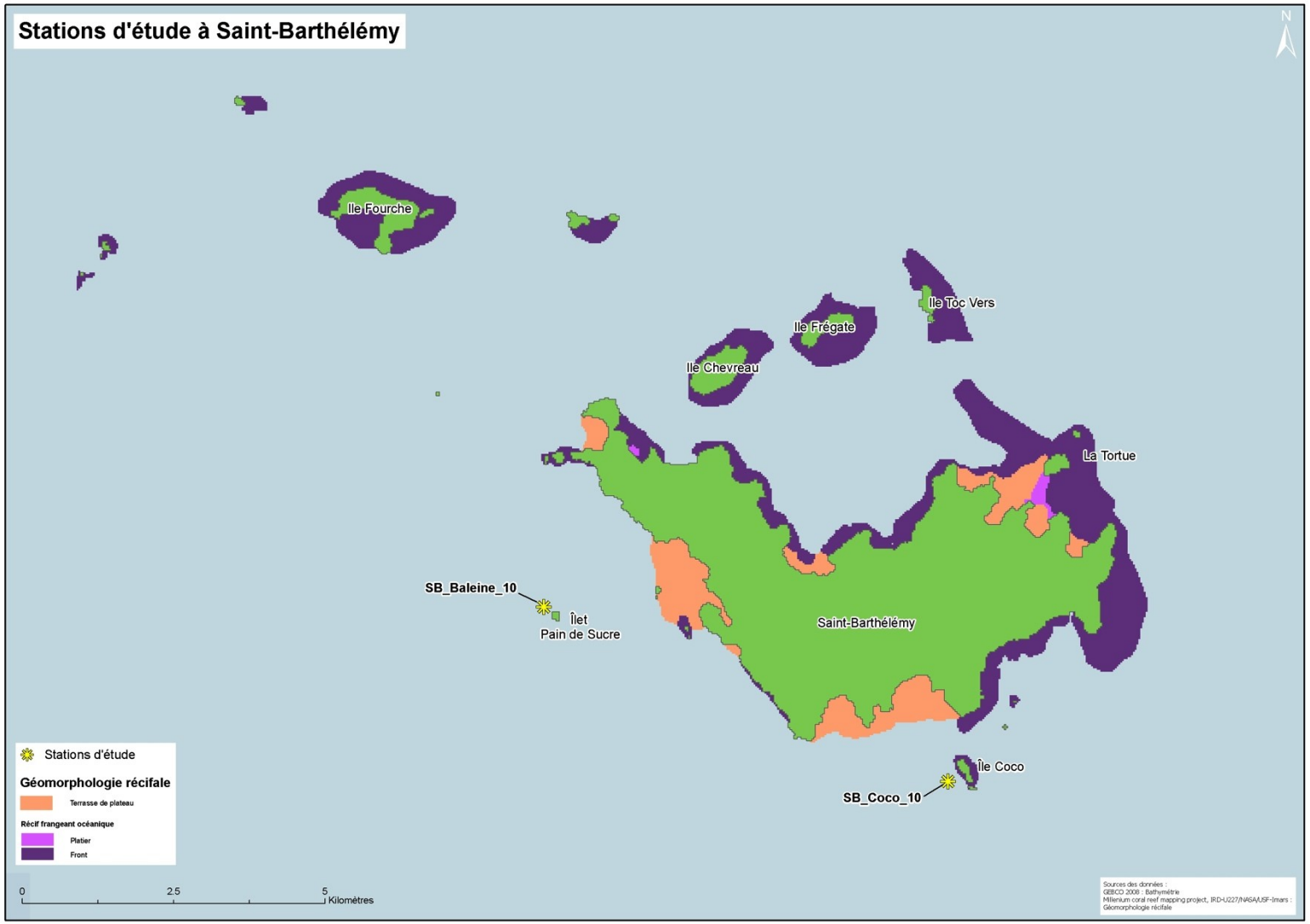


Figure 18-Localisation des stations étudiées à Saint Barthélemy (réalisation : Neil Alloncle)

ESTIMATION DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT DANS LES STATIONS ETUDIEES

Le tableau VIII récapitule les estimations réalisées pour chaque facteur de l'environnement étudié dans les stations.

Ne sont présentées dans le tableau que les estimations par station. Pour le cas de l'habitabilité, la valeur présentée correspond, comme expliqué dans le chapitre 1, à la moyenne des estimations réalisées sur les 5 transect-échantillons pour les stations étudiées dans le cadre de ce travail (11 stations situées entre 3 et 5 m de Guadeloupe). Les valeurs prises sur chaque échantillon sont présentées en annexe 2. Les valeurs attribuées pour les autres stations correspondent à une estimation visuelle réalisée pour l'ensemble de la station.

Les résultats des dosages de nitrates et phosphates réalisés sur les stations de Guadeloupe sont également présentés en annexe à titre indicatif (annexe 3). Ces valeurs n'ont pas été utilisées lors du traitement des résultats en raison de l'incohérence de certains dosages (notamment ilet Cochon).

Afin d'étudier les corrélations entre ces variables, une série d'analyses en composantes principales a été menée. Ces analyses ont permis de réduire le nombre de variables à utiliser dans les analyses visant à étudier les relations entre les paramètres d'estimation quantitative des compartiments biologiques (algues, oursins) et les facteurs du milieu. Elles ont conduit à évincer les trois indicateurs séparés de pollution au profit de celui concernant la pollution totale en raison de leurs fortes corrélations. Cinq variables descriptives du milieu sont retenues : l'indice de pollution totale, la transparence de l'eau, le mode hydrodynamique, la profondeur et l'habitabilité du substrat. La figure 19 et le tableau IX synthétisent les résultats de l'ACP.

Tableau VIII- Estimation des variables environnementales dans les stations étudiées

	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Rat_6	SB_Baleine_10	SB_Coco_10	M_Banc crique_10	M_Sluce_10
Habitabilité	2,0	2,2	3,0	2,0	4,0	2,2	3,4	2,0	3,0	3,0	3,4	3	4	3	3	2	3	3	3	2	1	3
Mode hydrodynamique	3	3	3	3	1	2	3	1	2	1	3	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1
Transparence de l'eau (m)	22	17	22	20	33	11	14	24	7	18	24	28	23	24	21	15	22	8	45	47	20	22
Indice de pollution domestique	2	2	1	3	1	3	2	3	4	2	1	1	1	1	3	1	4	4	1	1	4	3
Indice de pollution agricole	4	4	1	2	1	3	2	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1	3	1	1	1	1
Indice de pollution industrielle	2	2	1	3	1	1	2	1	4	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	4	2
Indice de pollution totale	2,7	2,7	1,0	2,7	1,0	2,3	2,0	1,7	3,3	1,3	1,0	1,0	1,0	1,0	2,3	1,0	3,0	2,7	1,0	1,0	3,0	2,0

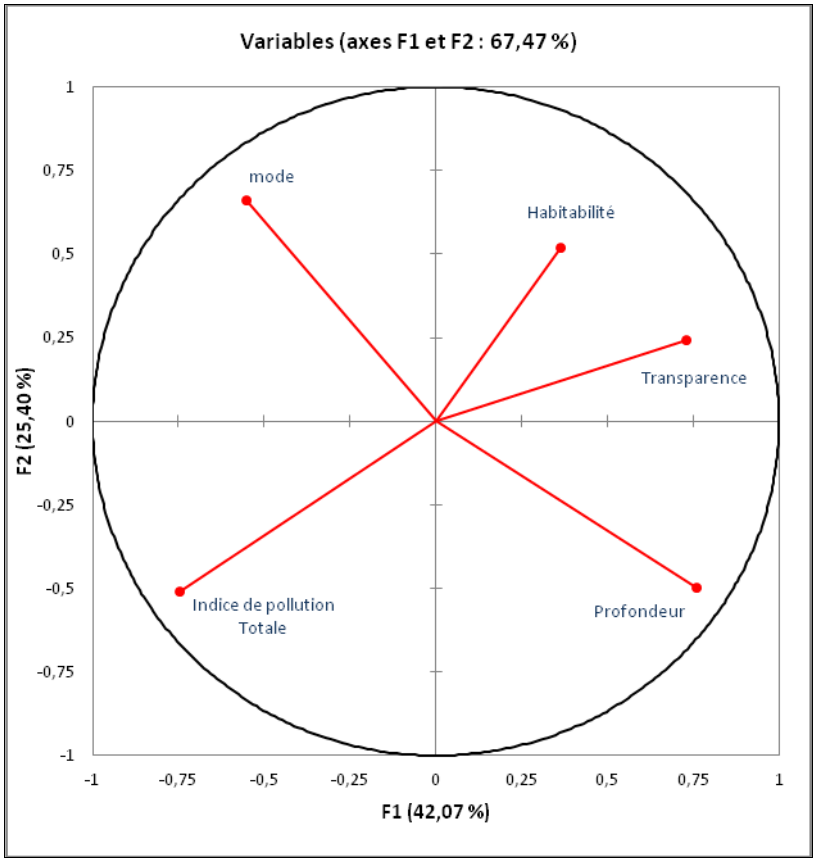


Figure 19-Projection des variables sur les axes de l'ACP

Tableau IX- Résultats des tests de corrélation entre les variables de l'environnement (coefficient de Bravais-Pearson)

Variables	Habitabilité	mode	Transparence	Indice de pollution totale (I_pol_tot)	Profondeur
Habitabilité	1	-0,080	**0,053**	-0,390	**0,038**
mode	-0,080	1	-0,071	0,108	-0,588
Transparence	**0,053**	-0,071	1	-0,574	0,418
Indice de pollution totale	-0,390	0,108	-0,574	1	-0,264
Profondeur	**0,038**	-0,588	0,418	-0,264	1
Les valeurs en gras sont statistiquement significatives (niveau de probabilité alpha ≤ 0,05)					

Certaines des variables conservées montrent néanmoins des corrélations. Le mode battu est inversement corrélé à la profondeur, car les stations en mode battu sont toujours à faible profondeur. La transparence de l'eau et la profondeur sont également corrélées, probablement en raison de la

remise en suspension des sédiments dans les petites profondeurs. Enfin, la transparence et l'indice de pollution montrent une corrélation inverse. Les stations étudiées à fort indice de pollution sont souvent situées dans des milieux où la matière en suspension est importante.

Chapitre 3 – Étude des compartiments biologiques récifaux

CARACTERISATION DES COMMUNAUTES BENTHIQUES RECIFALES ET DES STATIONS ETUDIEES

LES STATIONS ETUDIEES EN GUADELOUPE

Le secteur du Grand cul-de-sac Marin

Le Grand Cul-de-sac Marin est fermé au nord par une barrière récifale entaillée par quatre passes principales (passes à Colas, à Fajou, à Caret et passe de la Grande Coulée). Elle est surmontée de trois îlets (Colas, Fajou, Caret). Les stations étudiées sont disposées sur les platiers récifaux, dans les passes et sur la pente externe de la barrière.

- **La barrière récifale au niveau de l'îlet Fajou**

Deux stations ont été étudiées sur la barrière récifale au niveau de l'îlet Fajou.

La première est placée sur la partie supérieure de la pente externe récifale (à -3 m de profondeur). Le substrat est composé de squelettes d'*Acropora palmata* morts formant une architecture tridimensionnelle complexe alternant avec des sillons sableux. Cette zone très battue apparaît comme intensivement pâturée (pas de macroalgues) et est colonisée à 75 % par du gazon algal et des Mélobésiées. Peu de colonies coralliennes ont été répertoriées (figure 20).

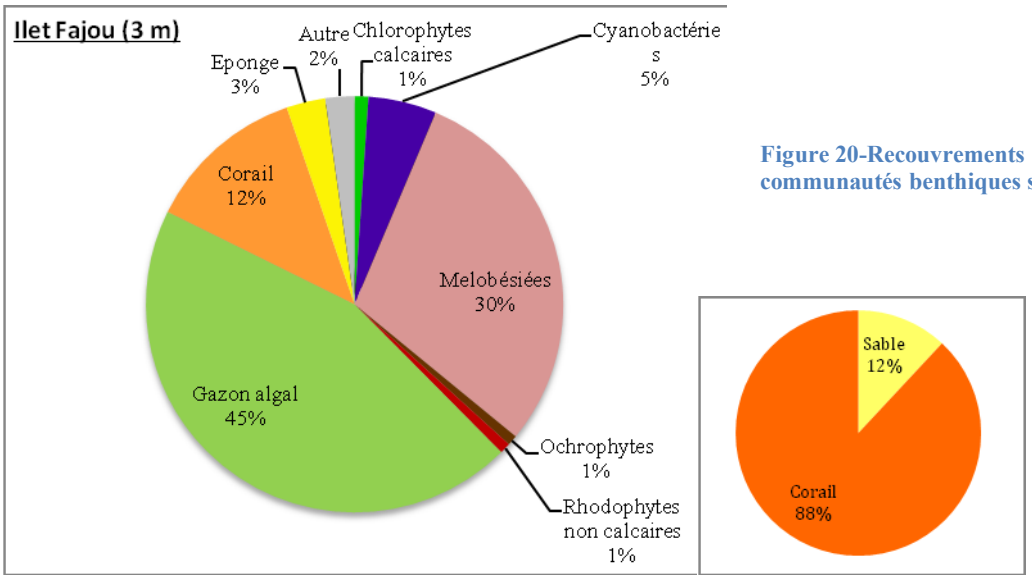


Figure 20-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Fajou_3

L'autre station est située sur la pente externe à -10 m, où le peuplement corallien est bien développé (35% de recouvrement). Le gazon algal représente une part importante de la communauté algale (37%) mais les macroalgues sont également bien développées (15%) (figure 21).

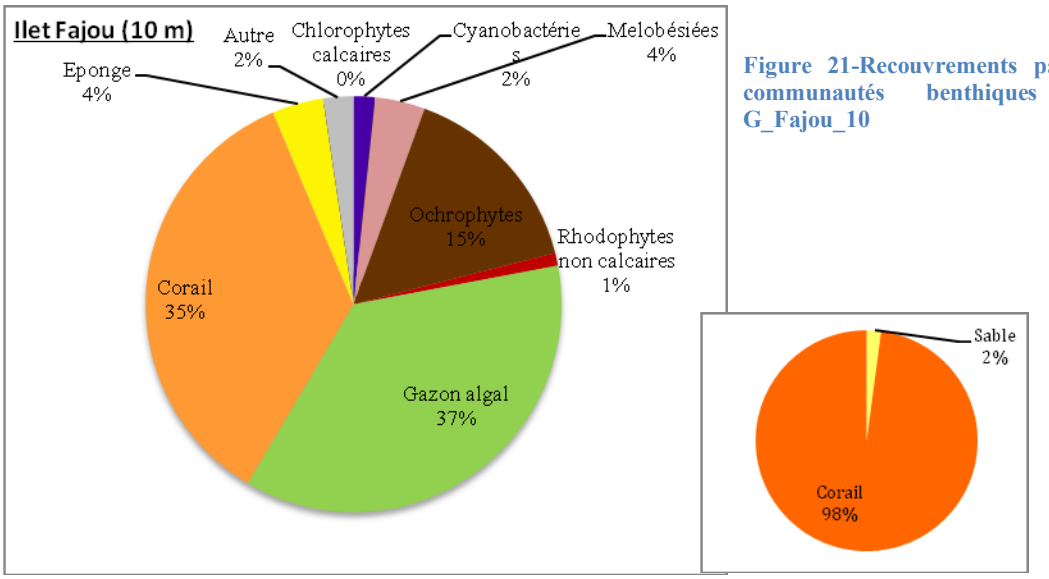


Figure 21-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Fajou_10

- **Port-Louis**

Deux stations ont été également étudiées à Port-Louis. Près du rivage une dalle calcaire arasée, vestige d'un ancien récif frangeant, descend en pente douce jusqu'à -8 m et est partiellement recouverte d'une couche de sable (35 % à -2 m). Cet affleurement corallien mort sert de support à une communauté benthique surtout composée d'algues (80 % du recouvrement total par les organismes vivants) et d'abri à un peuplement abondant d'oursins Diadème. Les Rhodophytes, Ochrophytes et Cyanobactéries sont particulièrement abondantes. À la rupture de pente, les fonds deviennent moins ensablés et à partir de -10 m, une communauté corallienne est bien développée. Les macroalgues sont moins abondantes et le peuplement corallien beaucoup plus important (figures 22 et 23).

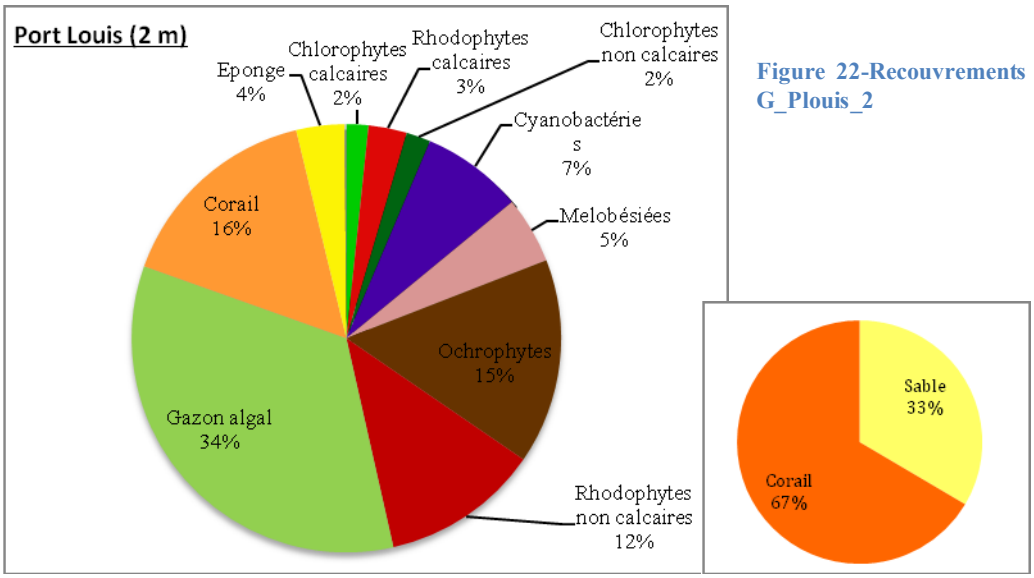


Figure 22-Recouvrements benthiques sur G_Plouis_2

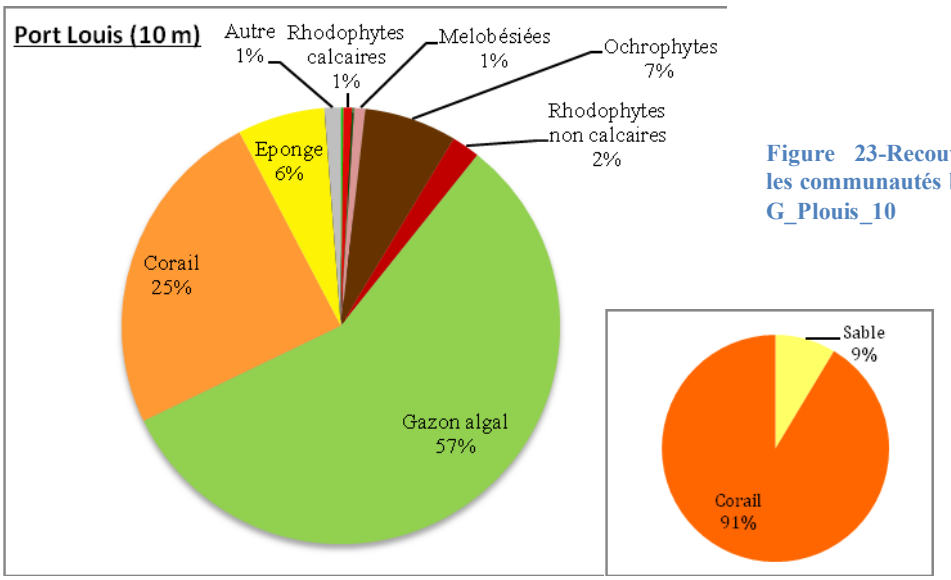


Figure 23-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Plouis_10

- **La Passe à Caret**

La passe à Caret est large d'une centaine de mètres et ses rives sont peu pentues. La station d'étude a été établie sur son flanc Est. Les substrats rocheux sont colonisés par une communauté corallienne à dominante algale, entièrement recouverte d'une fine couche de sédiments vaseux et par des Cyanobactéries (la détermination des organismes nécessite un nettoyage). Le peuplement corallien qui subsiste, composé d'espèces constructrices (*Montastrea annularis, M. faveolata*) est peu abondant mais forme un relief encore complexe. Le reste de la communauté benthique est dominé par les macroalgues calcifiées (16%) ou non (16%) et par le gazon algal (16%).

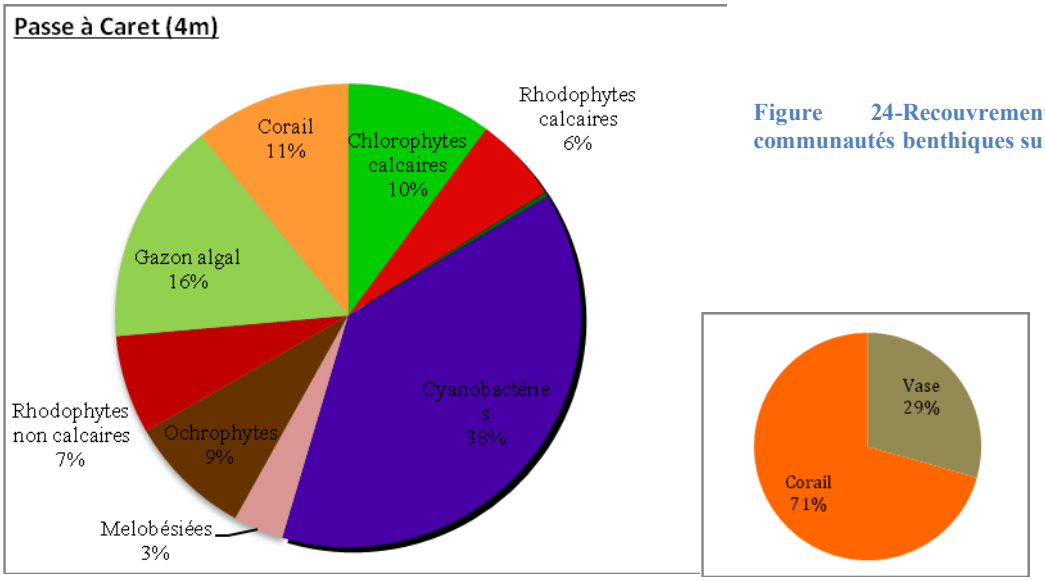


Figure 24-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Caret_4

- **La passe à Colas**

La passe à Colas est large d'environ 300 m et ses flancs sont abrupts. La première station est située à la sortie de la passe sur la pente externe récifale (-3 à -5 m). Le substrat est composé, comme à l'îlet Fajou, de squelettes *d'Acropora palmata* morts, colonisés par une communauté algale encroutante (plus de 95% du recouvrement par les organismes vivants). Les macroalgues sont recouvertes d'une couche de Cyanobactéries (Figure 25).

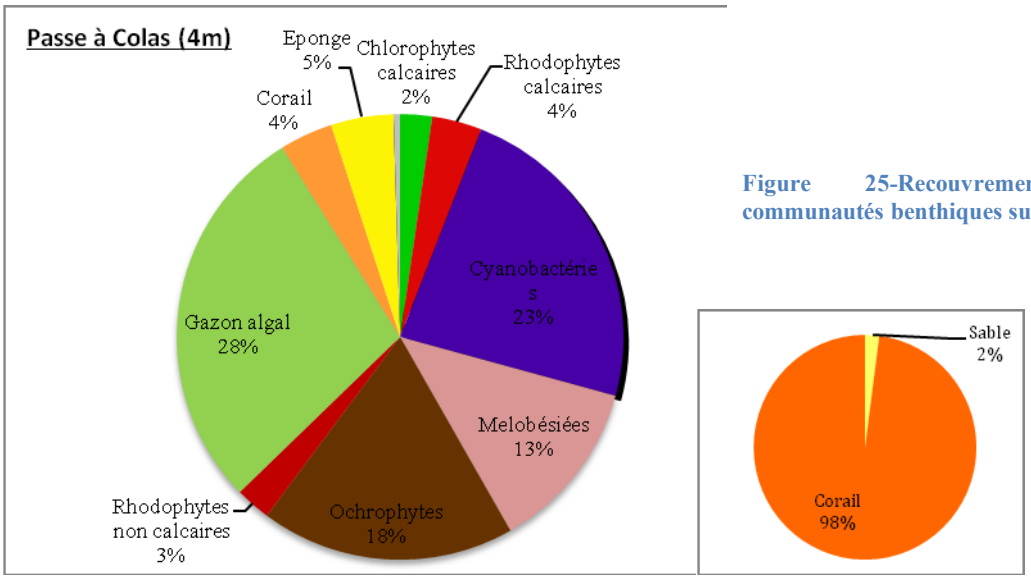


Figure 25-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Colas_4

À la seconde station, située à -10 m dans la passe, la communauté benthique est également dominée par les algues (gazon algal, Ochrophytes, Cyanobactéries) mais le peuplement corallien est plus développé (figure 26).

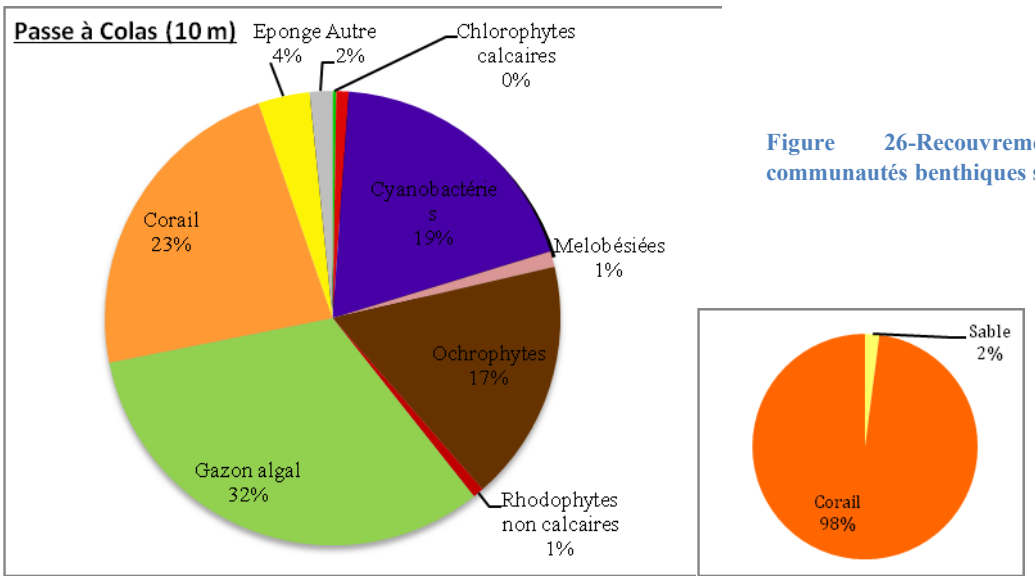


Figure 26-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Colas-10

La côte Caraïbe

- **L'îlet Pigeon**

L'îlet pigeon est situé à 1 km au large de la plage de Malendure. Il présente sur sa façade est une pente rocheuse basaltique colonisée par une communauté corallienne non bioconstructrice.

À -5 m, le peuplement corallien est bien développé (27%) et la communauté algale est principalement composée de gazon algal (43%) et de Mélobésiées (14%). Les macroalgues sont quasiment absentes à l'exception d'Algues Rouges calcifiées. La station apparaît intensivement pâturée. On note cependant le développement de maladies sur les coraux et de quelques Cyanobactéries (Figure 27).

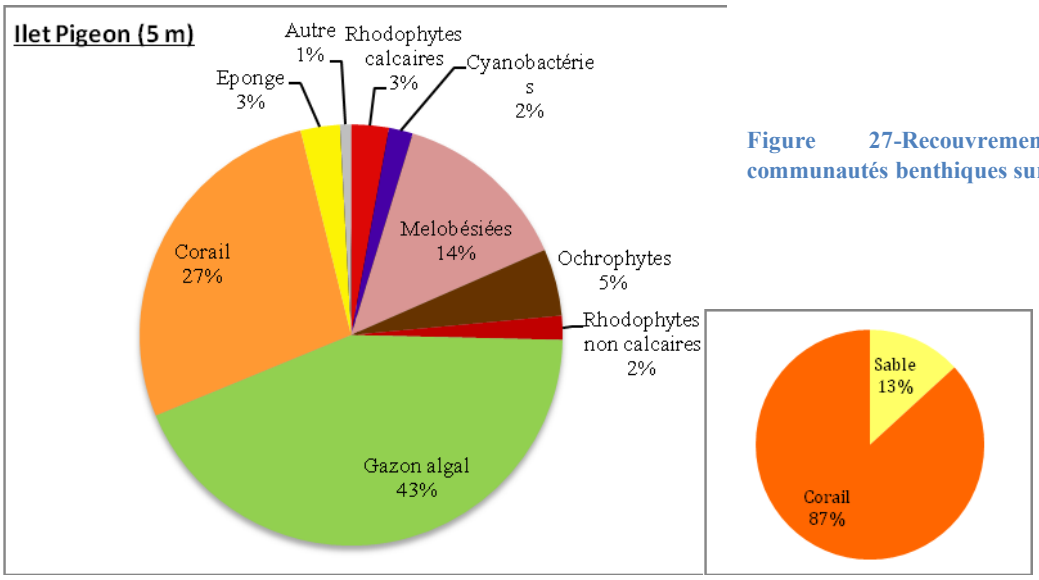


Figure 27-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Pigeon_5

À -10 m, le peuplement corallien est également bien développé (22 %), le peuplement algal est dominé par le gazon algal (57%) (Figure 28).

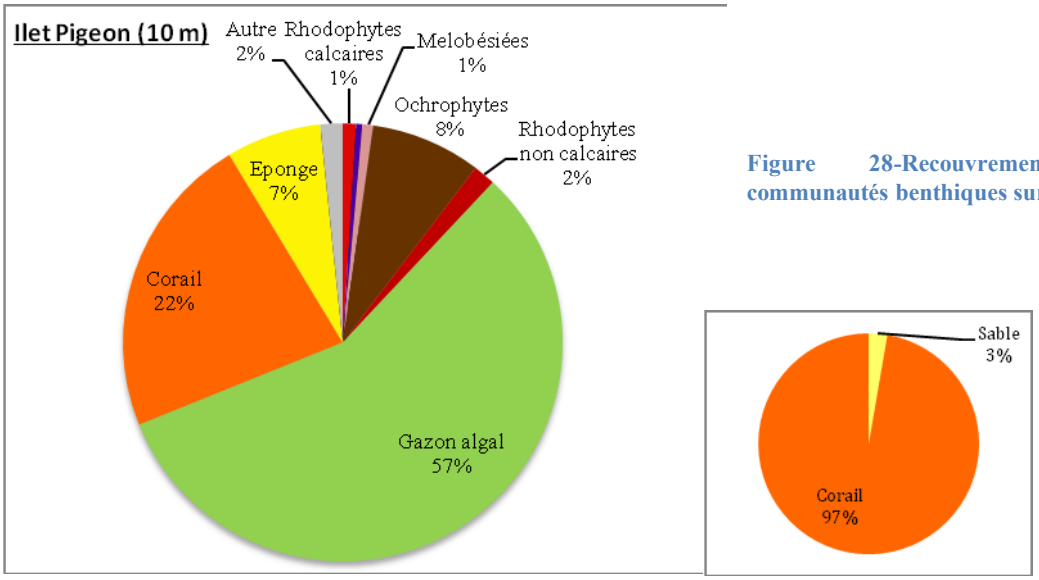


Figure 28-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Pigeon_10

- **Pointe de Malendure**

Le substrat de la pointe de Malendure se présente comme une travée volcanique sous-marine d'une quinzaine de mètres de hauteur, colonisée par une communauté corallienne encroûtante recouverte, sur sa partie sommitale, d'une fine pellicule de sédiments vaseux. Les macroalgues sont peu développées (23%) et la communauté vivante est dominée par le gazon algal (33%) et les éponges (18%) (Figure 29).

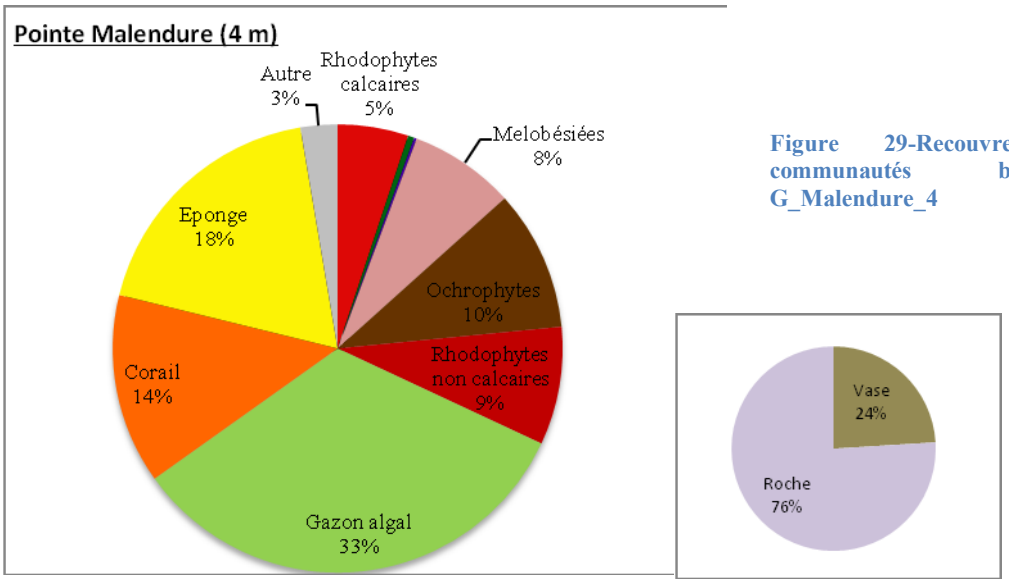


Figure 29-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Malendure_4

- **Bouillante (pointe de l'Hermitage)**

Comme sur la station de la pointe de Malendure, le substrat de cette station est formé par la continuité sous marine des roches volcaniques littorales. Le substrat rocheux n'est pas recouvert de vase et la communauté benthique est largement dominée par les algues (gazon algal 50% et Mélobésiées 12%). On note que les macroalgues, notamment les algues brunes, sont plus développées sur cette station qu'à Malendure ou à Pigeon pour une même profondeur (20%). Cependant celles-ci sont rases et apparaissent fortement pâturées. Le peuplement corallien est peu important (Figure 30).

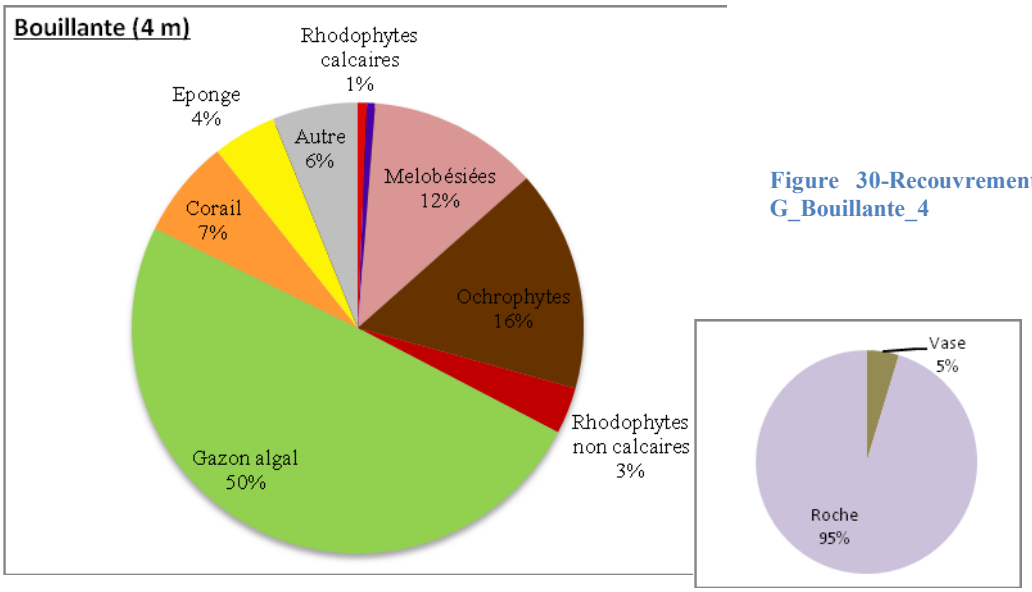


Figure 30-Recouvrements benthiques sur G_Bouillante_4

Secteur du petit Cul-de-sac Marin

- **La caye à Dupont**

La station est placée sur le sommet de la pente externe d'un banc récifal situé à 3 km au large du bourg de Goyave. La communauté corallienne, installée sur un substrat bioconstruit, est largement dominée par les algues (gazon algal 48%, Mélobésiées 21%) et les gorgones, quoique leur présence se traduise peu en termes de recouvrement horizontal (7%). Les Ochrophytes sont peu abondantes (Figure 31).

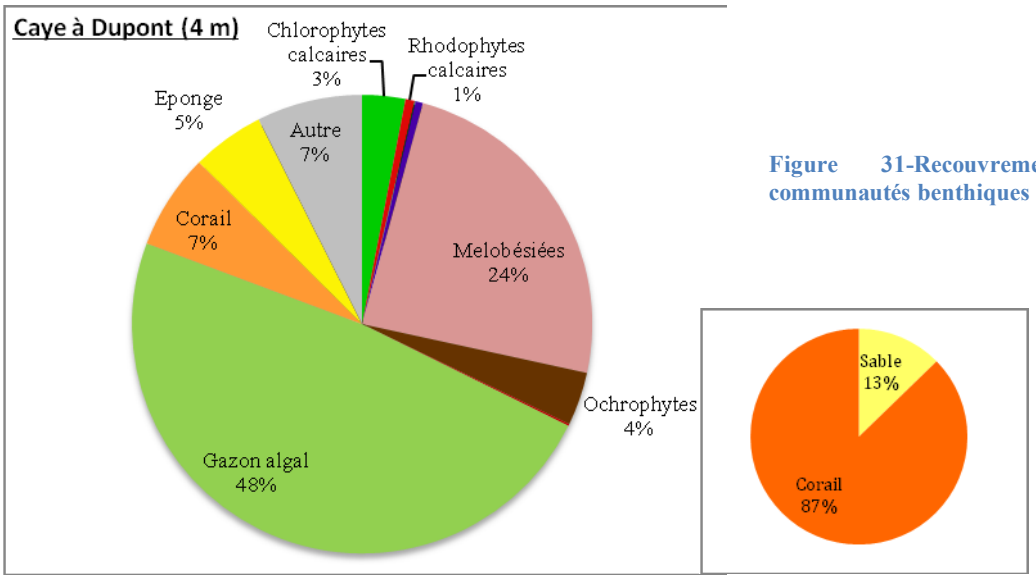


Figure 31-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Dupont_4

- **L'îlet Fortune**

La station est positionnée sur la pente externe du récif frangeant de l'îlet Fortune. La communauté benthique, installée sur un substrat récifal est également fortement dominée par les algues et les gorgones. Les macroalgues brunes sont beaucoup plus développées que sur la caye à Dupont (22%). On note la présence plus importante des macroalgues calcifiées (11%) (Figure 32).

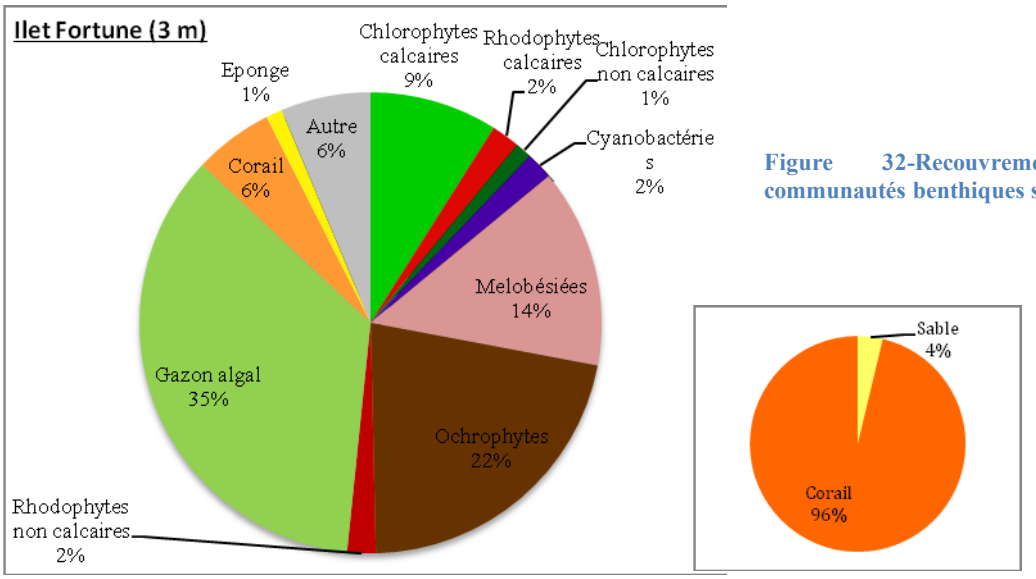


Figure 32-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Fortune_3

- **L'îlet Gosier**

La station est située sur un récif frangeant face au Bourg de Gosier, sur le littoral sud de la Grande-Terre. Le récif possède un platier constitué d'une dalle corallienne arasée (squelettes *d'Acropora palmata* très érodés) et très ensablée. La communauté benthique dominée par les algues (87%) et surtout par le gazon algal (58%), présente une part importante d'Algues Rouges non calcifiées et non pâturées (*Liagora sp.* et *Ganonema sp.*). Les Ochrophytes, peu abondantes paraissent être intensivement pâturées (Figure 33).

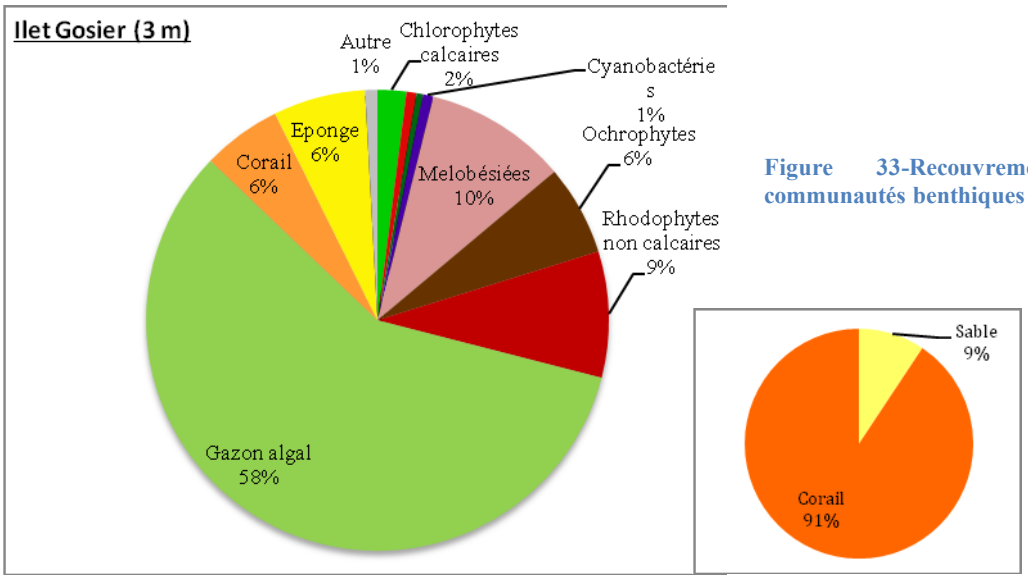


Figure 33-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Gosier_3

- **L'îlet Cochon**

L'îlet Cochon est situé au fond du petit Cul-de-sac, à proximité de la zone industrielle portuaire de Jarry, en face de l'agglomération de Pointe-à-Pitre. L'îlet est bordé par un récif frangeant étroit dont la communauté benthique est recouverte par une couche de sédiments vaseux et de Cyanobactéries. Sous ces couches, subsiste une communauté composée essentiellement d'algues (gazon algal et Ochrophytes), de gorgones encroûtantes et de Zoanthaires (16%) (Figure 34).

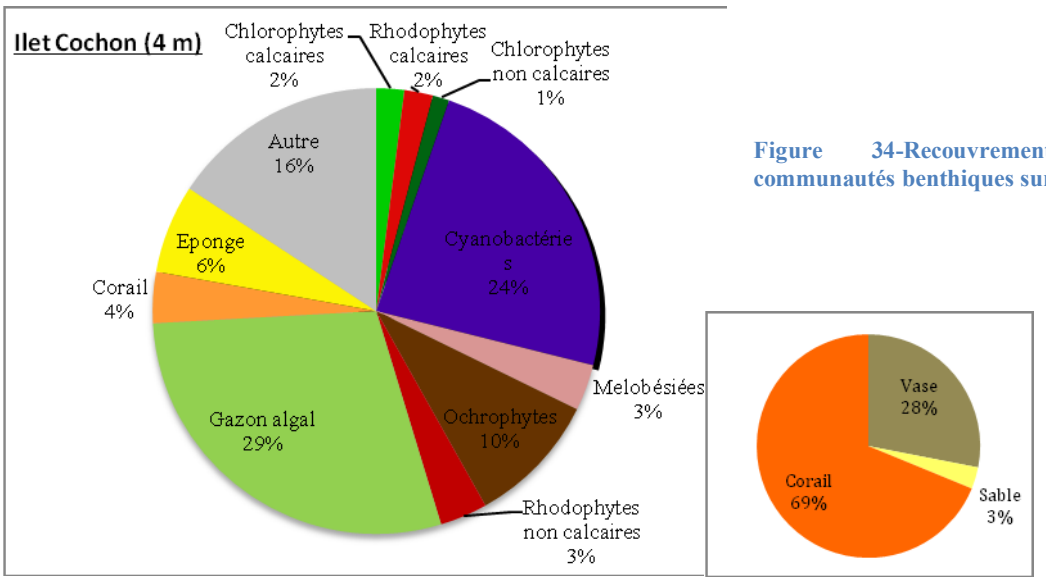


Figure 34-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Cochon_4

LES STATIONS ETUDIEES EN MARTINIQUE

- **Le site de Fond Boucher**

La station étudiée est située sur une pente rocheuse volcanique accore colonisée par une communauté corallienne non bioconstructrice qui recouvre un substrat au relief simple. La communauté est dominée par le gazon algal, les coraux et les éponges. Les macroalgues sont quasiment absentes à cette profondeur bien qu'elles soient abondantes à 15 m, particulièrement le genre *Sargassum* sp.

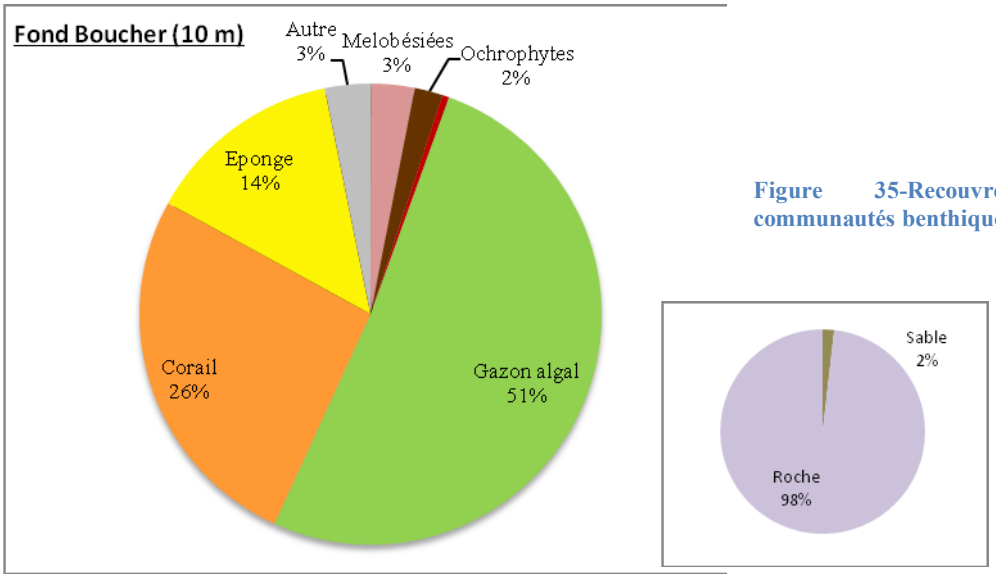


Figure 35-Recouvrements par les communautés benthiques sur M_FBoucher_10

- **Le site de l'îlet à rats**

La station étudiée est localisée sur la pente externe du récif frangeant de l'ilet à 4 m de profondeur. Vers 8 metres, la pente disparait sous les sédiments vaseux. Le substrat est composé de colonies de *Montastrea* sp., mortes pour la majorité, dont les squelettes sont colonisées par des espèces non constructrices, principalement du genre *Porites*. La communauté est dominée par les algues (toutes catégories confondues) avec une forte proportion d'algues calcaires. Ces taux de recouvrement ne tiennent pas compte du fait que le gazon algal est en partie recouvert de Cyanobactéries. Contrairement aux mesures réalisées sur les stations de Guadeloupe, le recouvrement partiel par les Cyanobactéries ou par des sédiments vaseux n'a pas été comptabilisé.

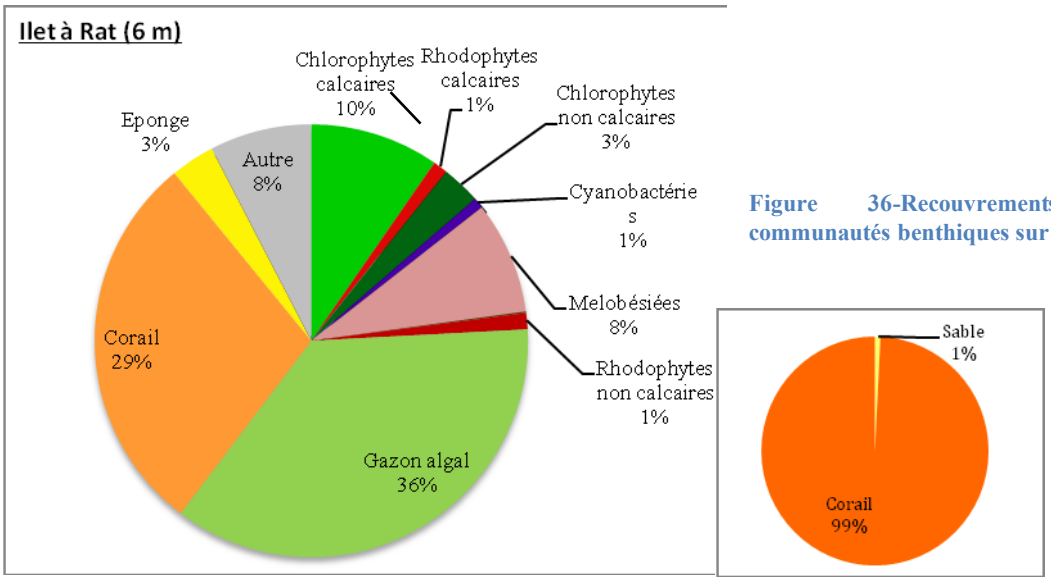


Figure 36-Recouvrements par les communautés benthiques sur M_Rat_6

- **Le Banc Crique**

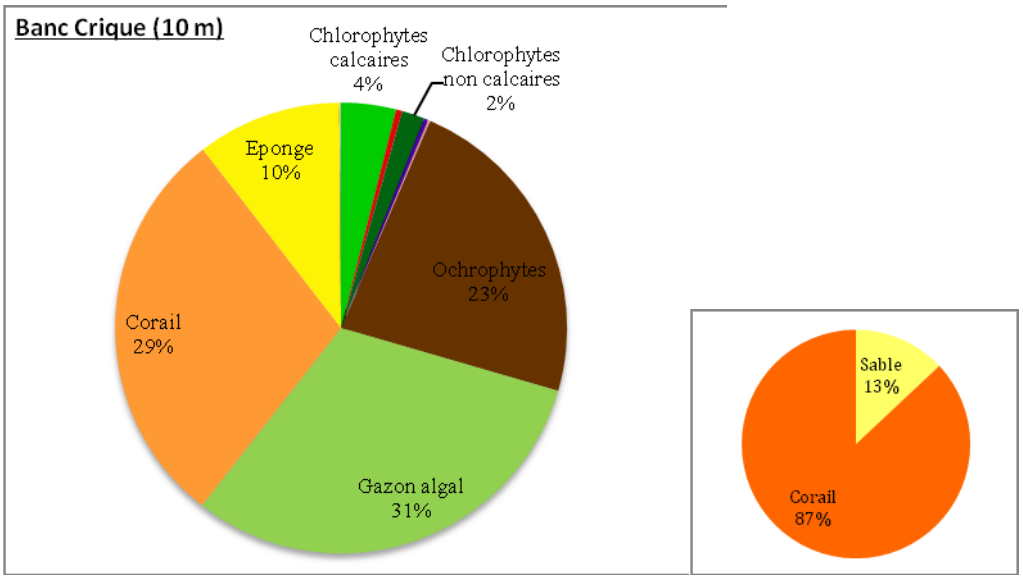


Figure 37- Recouvrements par les commuanutés benthiques sur M_Bcrique_3

La station est localisée sur la pente de ce haut fond situé à la sortie de la baie du Marin. Cette baie encaissée subit l'influence de l'agglomération du Marin et de la marina. Le substrat est majoritairement corallien. La communauté benthique est dominée par la communauté algale (dont 23% d'Ochrophytes).

- **La pointe Borgnèse**

La station est localisée sur le sommet de la pente externe récifale au large de la pointe Borgnèse. Le fond, corallien, est principalement composé de grandes colonies de *Montastrea annularis* et *M. faveoata* Alternant avec des petites vasques de sédiments détritiques, mais la communauté est dominée par les algues, notamment les Ochrophytes, qui sont très développées (24%) (figure 38).

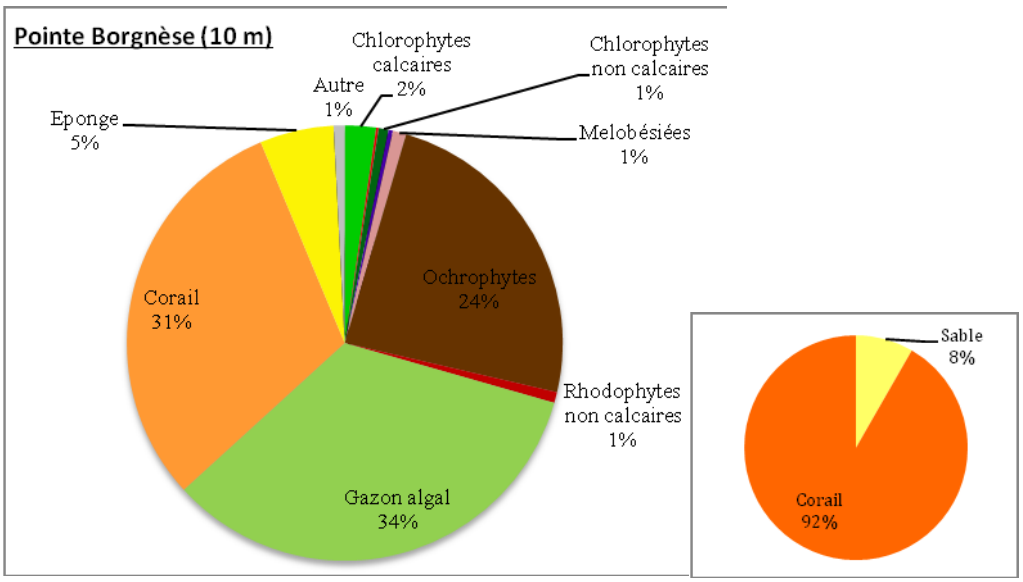


Figure 38-Recouvrements par les commuanutés benthiques sur M_PBorgnèse_10

- **Récif de Sainte Luce**

La station est localisée au sommet de la pente externe du récif dit de la « grande Caye ». Le peuplement corallien y est particulierement abondant. La communauté, dominée par le gazon algal et le corail (89%) est d'une exceptionnelle vitalité. Les Cyanobactéries et Ochrophytes sont quasiment absentes (figure 39).

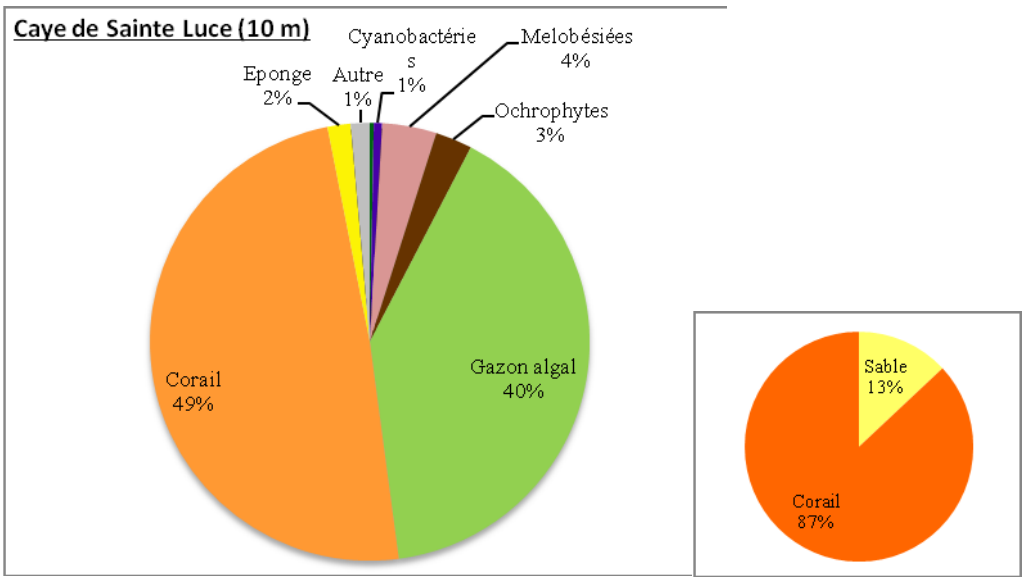


Figure 39-Recouvrements par les communautés benthiques sur M_SLuce_10

- **Baleine du Pain-de-sucre**

La station est positionnée sur une pente rocheuse entre 10 et 12 m de fond (figure 40). La communauté est très largement dominée par le gazon algal (35%) et les Ochrophytes (35%). On note l'importance des éponges (11%).

Ce site est protégé par la réserve naturelle. Seule la pêche à la ligne y est autorisée.

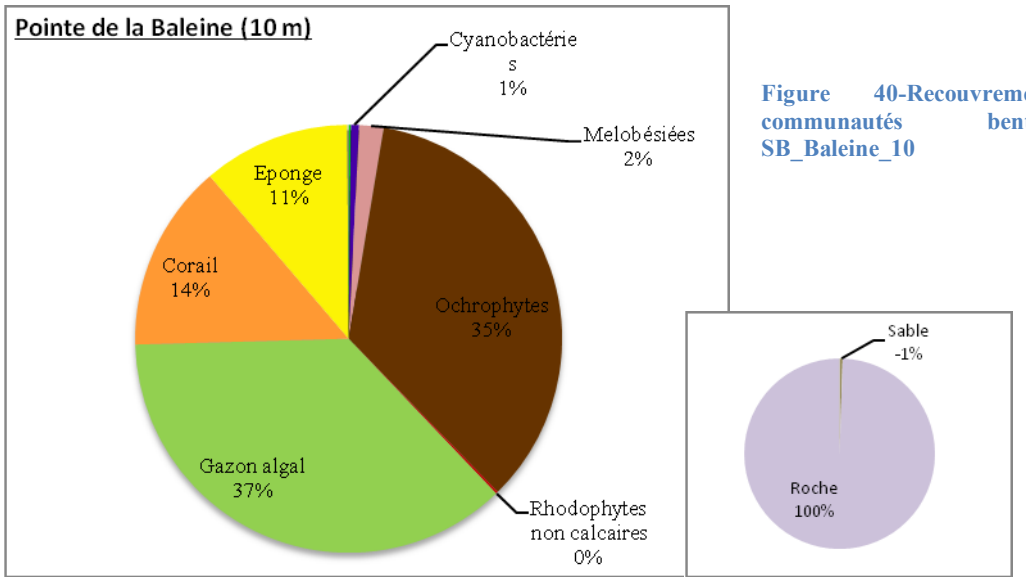


Figure 40-Recouvrements par les communautés benthiques sur SB_Baleine_10

- **L'îlet Coco**

Cette station est également localisée sur un fond rocheux à 10 m de profondeur. La composition de la communauté est analogue à celle de la station précédente avec une forte dominance du gazon algal (44%) et des Ochrophytes (34%).

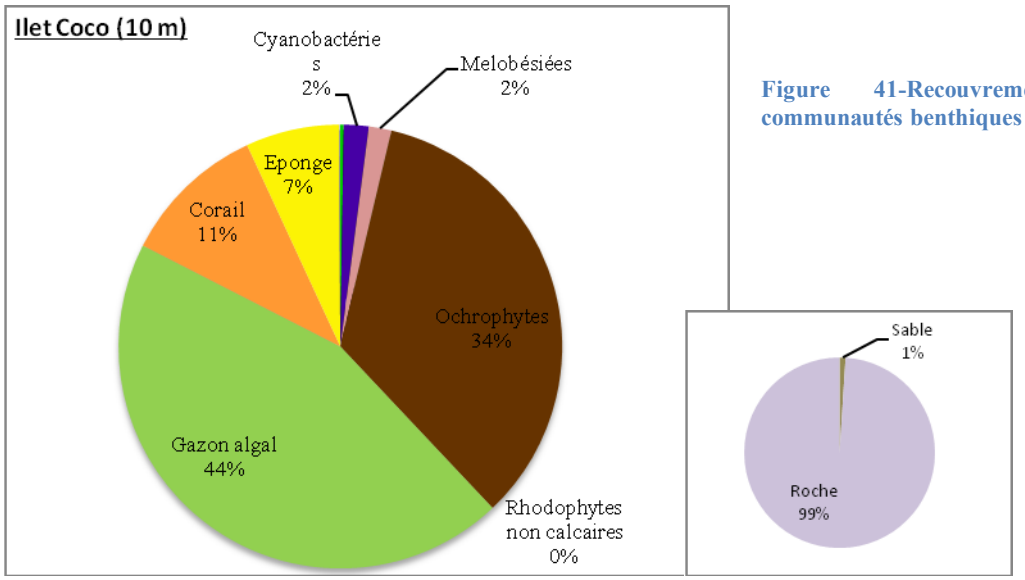


Figure 41-Recouvrements par les communautés benthiques sur SB_Coco_10

LE COMPARTIMENT ALGAL : ETUDE DE LA REPARTITION SPATIALE DES MACROALGUES ENTRE LES STATIONS

À PARTIR DES DONNEES DE PRESENCE-ABSENCE SPECIFIQUE OU GENERIQUE

Réaliser un inventaire des espèces de macroalgues et déterminer leur distribution dans les stations étudiées en Guadeloupe n'est pas l'objet de ce travail doctoral. Néanmoins, un effort de détermination de toutes les espèces rencontrées a été mené. A partir de ces résultats qualitatifs (les données d'abondances ont été collectées par catégories d'espèces seulement), nous présentons quelques élements sur la répartition des macroalgues.

La détermination des espèces de macroalgues est souvent délicate, notamment pour les plus petits spécimens, dont la taille avoisine le centimètre (seuil de distinction admis pour séparer les macroalgues du gazon algal). Malgré le soin apporté à la détermination des espèces, des erreurs sont possibles. Aussi, les analyses statistiques ont été réalisées après suppression des espèces présentant des difficultés d'identitification.

De plus, la détermination *in situ* des espèces, dans les stations de -3 à -5 m et dans les stations à -10 m a été réalisée par deux personnes différentes. La part de variabilité liée à l'observateur n'étant pas nulle (détermination parfois réalisée à un niveau taxonomique différent, risque d'erreurs de détermination), l'étude de la répartition des espèces de macroalgues a été *ab initio* réalisée séparément pour les deux profondeurs étudiées.

Espèces observées sur les sites situés entre -3 et -5 m

Quarante-huit espèces d'algues distinctes ont été observées sur les 11 sites étudiés lors de ce présent travail, tous échantillons et techniques confondus (observations sur transect et hors transect, prélèvements dans les quadrats). Parmi ces Algues, 38 ont pu être déterminées au niveau du genre ou de l'espèce. Compte tenu des erreurs possibles dans la détermination, les richesses spécifiques observées dans les stations d'étude sont présentées ici à titre indicatif.

La plus forte richesse spécifique est observée dans la passe à Caret (25 espèces) et les plus faibles sur le platier de l'îlet à Fajou (4 espèces) et à l'îlet Pigeon (10 espèces) où les communautés algales sont réduites à l'état de gazon. À une plus grande échelle, la répartition de la diversité macroalgale montre des différences d'une côte à l'autre de l'île : le nombre total d'espèces observées

dans le Grand Cul-de-sac Marin (36) et dans le Petit cul-de-sac Marin (30) est sensiblement supérieur au nombre d'espèces observées sur la côte caraïbe (20 espèces).

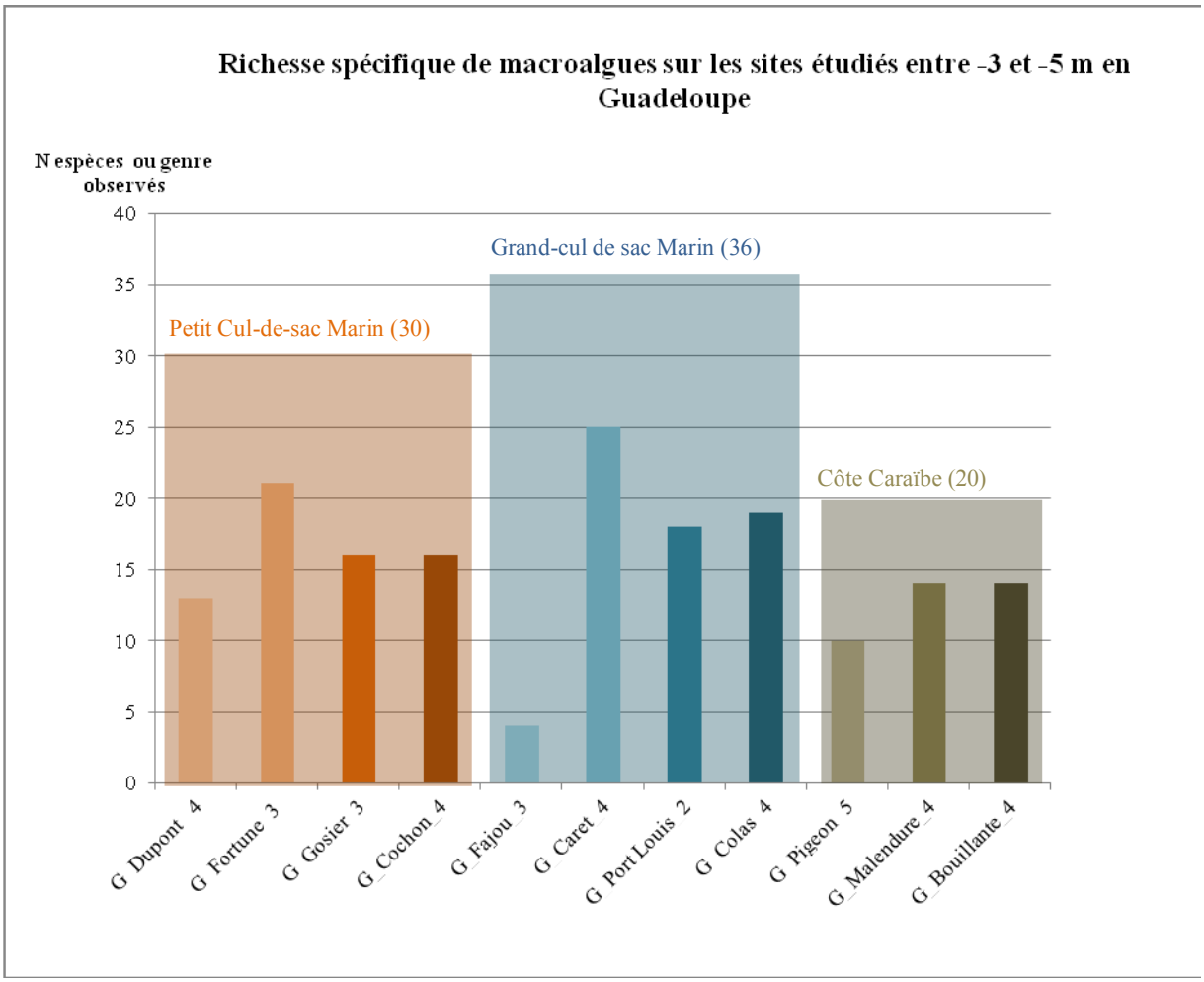


Figure 42-Richesse spécifique macroalgale observée sur les stations étudiées en Guadeloupe à petite profondeur (Indication du nombre total d'espèces observées par secteur géographique)

Plusieurs catégories d'espèces peuvent être distinguées selon leur occurrence dans les stations étudiées. On peut distinguer :

- des genres ubiquistes, qui sont présents dans toutes les stations (ex : *Dictyota*) ;

- des espèces ou genres communs, présents dans au moins la moitié des stations. Cette catégorie concerne 11 espèces observées (notamment *Halimeda tuna, Halimeda opuntia, Galaxaura sp., Gelidiella acerosa, Gelidielopsis variabilis*) ;

- également des espèces rares, qui ne sont présentes que sur un très petit nombre de stations (1 ou 2). Cette catégorie représente plus de la moitié des espèces observées.

Afin d'explorer la structuration spatiale des données de présence-absence des algues dans les différentes stations étudiées, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée. L'ordination est réalisée à partir des données de présence-absence de 29 espèces identifiées avec certitude (9 espèces présentant des risques d'erreurs de détermination ont été retirées), dont 21 espèces actives (8 espèces considérées comme étant rares, car présentes sur une seule station, ont été traitées comme espèces supplémentaires) sur 10 stations. En effet, la station Fajou_3 étant quasiment dépourvue d'algues a été considérée comme station supplémentaire dans l'analyse car la stratégie d'échantillonnage adoptée ne permet pas de donner une idée satisfaisante de son peuplement. L'annexe 4 présente la liste des 29 espèces retenues pour réaliser l'analyse.

Dans un deuxième temps, deux classifications ascendantes hiérarchiques ont été réalisées à partir des coordonnées standardisées des stations et des algues sur les deux premiers axes factoriels de l'AFC (calcul des distances euclidiennes, algorithme de Ward). Les groupements ainsi obtenus ont été projetés sur les graphiques de la distribution des espèces et des stations (figures 43 et 44).

Les deux premiers axes expliquent un peu plus de 53 % de la variance totale des observations (32,4 % sur l'axe 1 et 20,7 % sur l'axe 2).

La projection des groupements issus des classifications sur les axes factoriels montrent la concordance entre 3 groupes de stations et trois groupes d'espèces d'algues :

- un premier groupe est composé des 3 stations de la côte caraïbe : la projection des espèces permet de voir que ce groupe est caractérisé par la présence de *Lobophora variegata* et de *Caulerpa brachypus*. Ces stations se situent également à l'opposé du groupe formé par les Chlorophytes calcifiées (*Halimeda tuna, Halimeda opuntia*) alors qu'elles sont systématiquement présentes sur les stations de la côte atlantique. Elles sont aussi caractérisées par une faible représentation des Caulerpales (présentes sur un seul site) ;

- un deuxième groupe isole les deux stations du fond du petit cul de sac Marin (Gosier_3 et Cochon_4) du reste des stations étudiées sur la côte atlantique. Ces stations sont caractérisées par la présence de Chlorophytes non calcaires (caulerpales) et de deux espèces de Liagoracea (*Ganonema* sp et *Liagora* sp) ;

- un troisième groupe réunit le reste des stations de la côte atlantique, l'algorithme n'ayant pas retenu comme optimal la troncature séparant ce groupe en deux. Ce groupe comprend les trois stations situées à proximité du centre du graphe, caractérisées par les espèces communes, qui participent peu à la définition des axes (*Galaxaura, Dictyota* sp*., Halimeda* sp*., Amphiroa* sp*, Hypnea* sp.). Les deux stations de la barrière atlantique sont isolées en raison du poids important de l'espèce *Sargassum* sp., qui n'a été observée que sur ces deux stations.

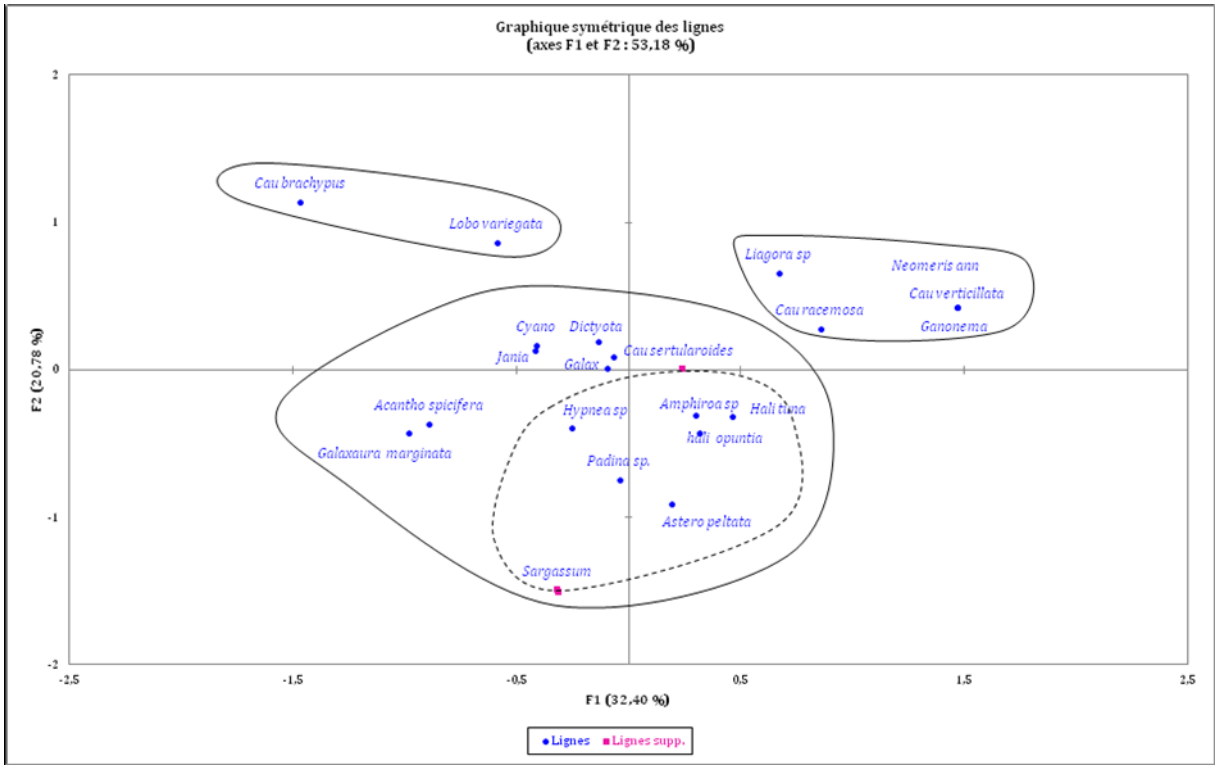


Figure 43-Projection des espèces sur le premier plan factoriel de l'AFC

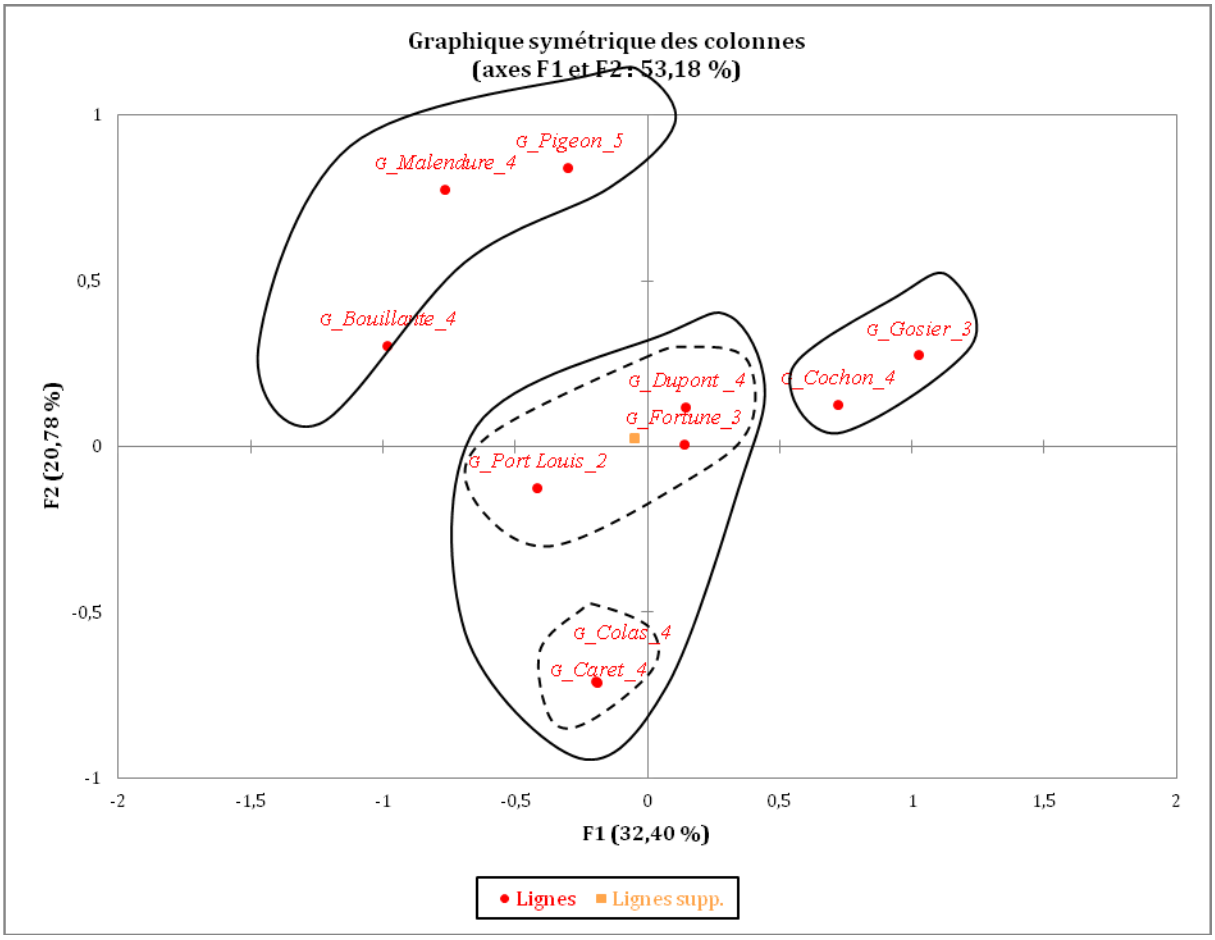


Figure 44-Projection des stations sur le premier plan factoriel de l'AFC

Afin de rechercher les facteurs de l'environnement pouvant expliquer la répartition des espèces de macroalgues dans les stations étudiées, une analyse canonique des correspondances (CCA) a été réalisée entre la matrice station-espèce utilisée pour réalisée l'AFC (21 espèces actives, 10 stations actives) et une matrice de 5 variables environnementales caractérisant chaque station. Une variable est de type qualitatif (le mode hydrodynamique), une est semi-quantitative (la pollution totale) et trois variables sont quantitatives (le nombre d'oursins Diadème, la biomasse de poissons herbivores et la transparence de l'eau).

Les deux premiers axes factoriels expliquent 47,9% de l'analyse canonique (axe 1 : 27,6 % et axe 2 : 20,3 %).

Le tableau ci-dessous présente les coefficients canoniques qui définissent la contribution des variables testées sur les deux premiers axes canoniques ainsi que les résultats des tests par permutation.

Tableau X- Résultat de l'analyse canonique des correspondances sur les données de présence des macroalgues sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe

Variables explicatives	Coefficients canoniques		Tests par permutation
	Axe 1	Axe 2	
Mode Calme	0,9	-0,39	P=0,01
Pollution	-0,66	-0,64	P=0,01
Mode Battu	-0,59	0,4	n.s.
Mode Semi Battu	-0,19	-0,09	n.s.

Sur l'ensemble des modalités des variables testées dans l'analyse, deux ont une influence statistiquement significative sur la structure du tableau de données : la modalité « mode calme » et la variable « pollution ».

Le premier axe canonique, qui explique 27, 6% de la variance totale, est bien défini par le mode calme (r=0,9). Il est également inversement corrélé à la pollution. Ceci s'explique par le fait que les stations de mode calme, situées sur la côte abritée de l'île sont aussi les moins soumises aux pollutions terrigènes. Elles ont toutes été qualifiées par un indice de pollution faible. Le deuxième axe est plutôt déterminé par l'indice de pollution (r= -0,64). Le fait que les modes battus et semi battus n'aient pas une influence significative sur la répartition des espèces semble indiquer que les espèces sont sensibles à des modes d'agitation prononcés (l'eau est calme ou ne l'est pas). L'observation de la projection des centroïdes de ces deux variables sur le plan factoriel montre d'ailleurs que les modes

battus et semi battus sont très proches l'un de l'autre et par contre très éloignés du centroïde marquant le mode calme, qui définit l'axe 1 (figure 45).

De la même manière que pour l'AFC, une classification hiérarchique ascendante a été réalisée à partir des coordonnées des espèces sur les axes canoniques (calcul des distances euclidiennes, algorithme de Ward). Les groupes obtenus on été projetés sur le premier plan factoriel canonique. Ceux-ci diffèrent en partie des groupements obtenus par l'ordination sans contrainte réalisée précédemment, tout du moins pour les espèces non structurantes contribuant peu à la définition des axes. Les stations sont projetées sur le plan factoriel à titre indicatif.

Le groupe formé par les espèces *Neomeris annulata, Caulerpa racemosa, Caulerpa verticillata et Ganonema* sp., déjà identifié par l'AFC est confirmé par l'analyse canonique. Il contribuerait fortement à la définition de l'axe pollution dans un sens positif. L'espèce *Liagora* sp. ne fait par contre plus partie de ce groupe d'espèces de milieu « pollué ». Cela traduit le fait que cette espèce a été également observée sur une station classée comme non polluée (Pigeon_5). Ce groupe d'espèces concerne l'ensemble des stations du Petit Cul-de-sac Marin qui ont toutes été caractérisées par un niveau de pollution important.

Le groupe formé par les espèces *Caulerpa brachypus* et *Lobophora variegata*, mis en avant par l'ordination simple comme un groupe bien distinct caractérisant les 3 stations de la côte caraïbe, définit bien l'axe mode calme et donc toujours les stations de la côte Caraïbe. La classification hiérarchique postérieure à l'analyse canonique les inclut en revanche dans un groupe plus large d'espèces opportunistes se répartissant selon un mode calme à semi battu et un niveau de pollution plutôt faible.

Enfin, le troisième groupe d'espèces se situe à l'opposé du mode calme donc, selon un mode hydrodynamique semi-battu à battu, avec un niveau de pollution faible à moyen. Il regroupe les espèces d'algues calcifiées (*Halimeda* sp. et *Amphiroa* sp.) à l'exception des deux espèces du genre *Galaxaura*, et les Sargasses.

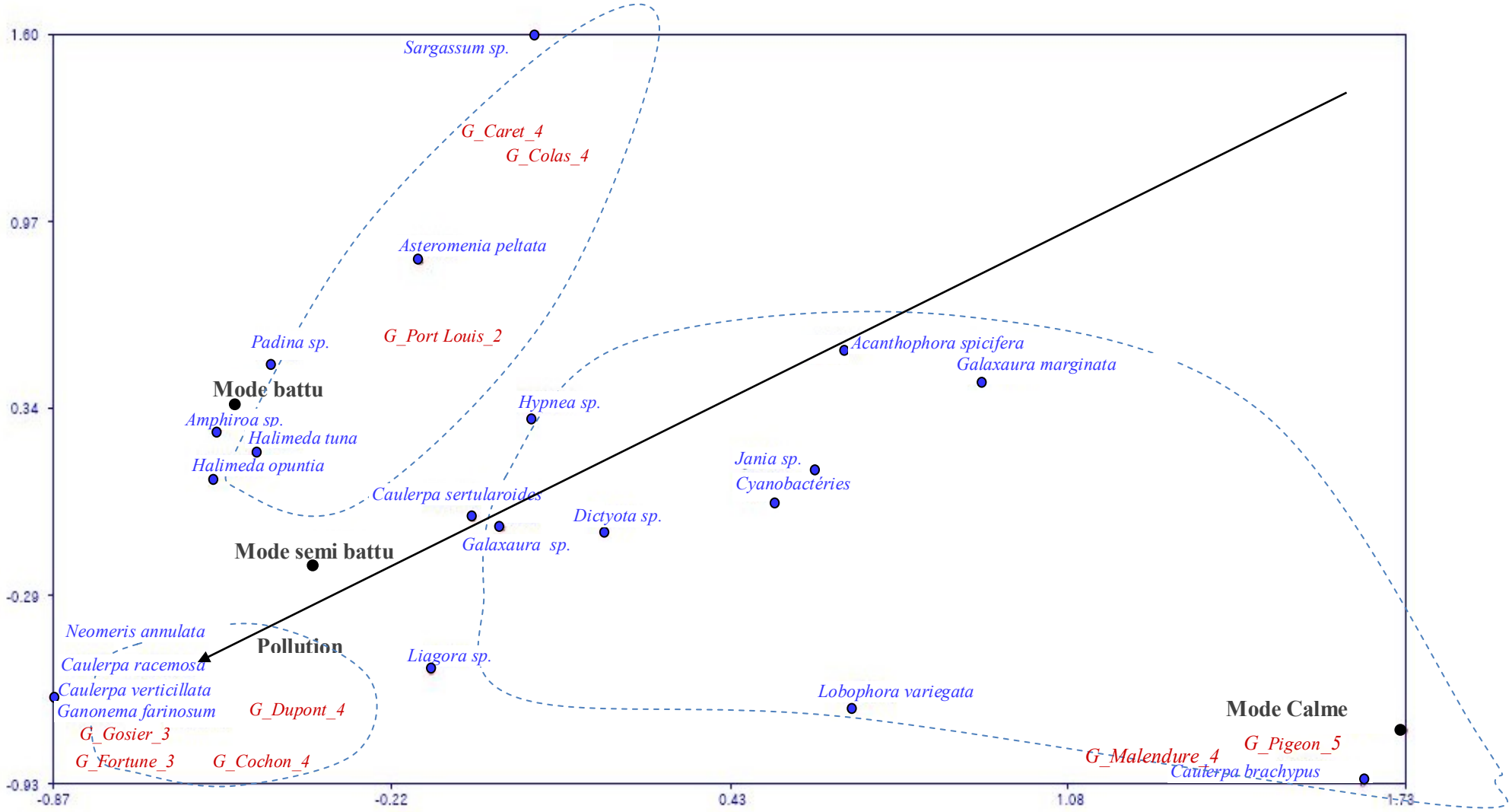


Figure 45- Projection des espèces observées à petite profondeur sur les premiers axes canoniques. Les stations ont également été projetées sur le plan factoriel

Espèces observées sur les sites étudiés à -10 m

Les résultats concernant le peuplement algal des stations étudiées à -10m sont présentés ci-dessous. Une recherche des facteurs de l'environnement pouvant structurer la répartition des espèces est également présentée.

Trente sept espèces distinctes ont été identifiées au niveau du genre ou de l'espèce dans les stations étudiées à -10 m sur les trois îles (Guadeloupe, Martinique, Saint Barthélémy). Le nombre d'espèces observées en Guadeloupe et Martinique est sensiblement le même (28 et 27 espèces) alors que le nombre d'espèces observées à Saint-Barthélemy est très inferieur (figure 46). Ceci peut être en partie dû au petit nombre de stations et d'habitats prospectés dans cette île. Les deux stations étaient en effet localisées sur un même type d'habitats (pente rocheuse) alors que les stations étudiées sur les deux autres îles étaient situées dans des habitats plus diversifiés (pente rocheuse, pente externe récifale, banc récifal).

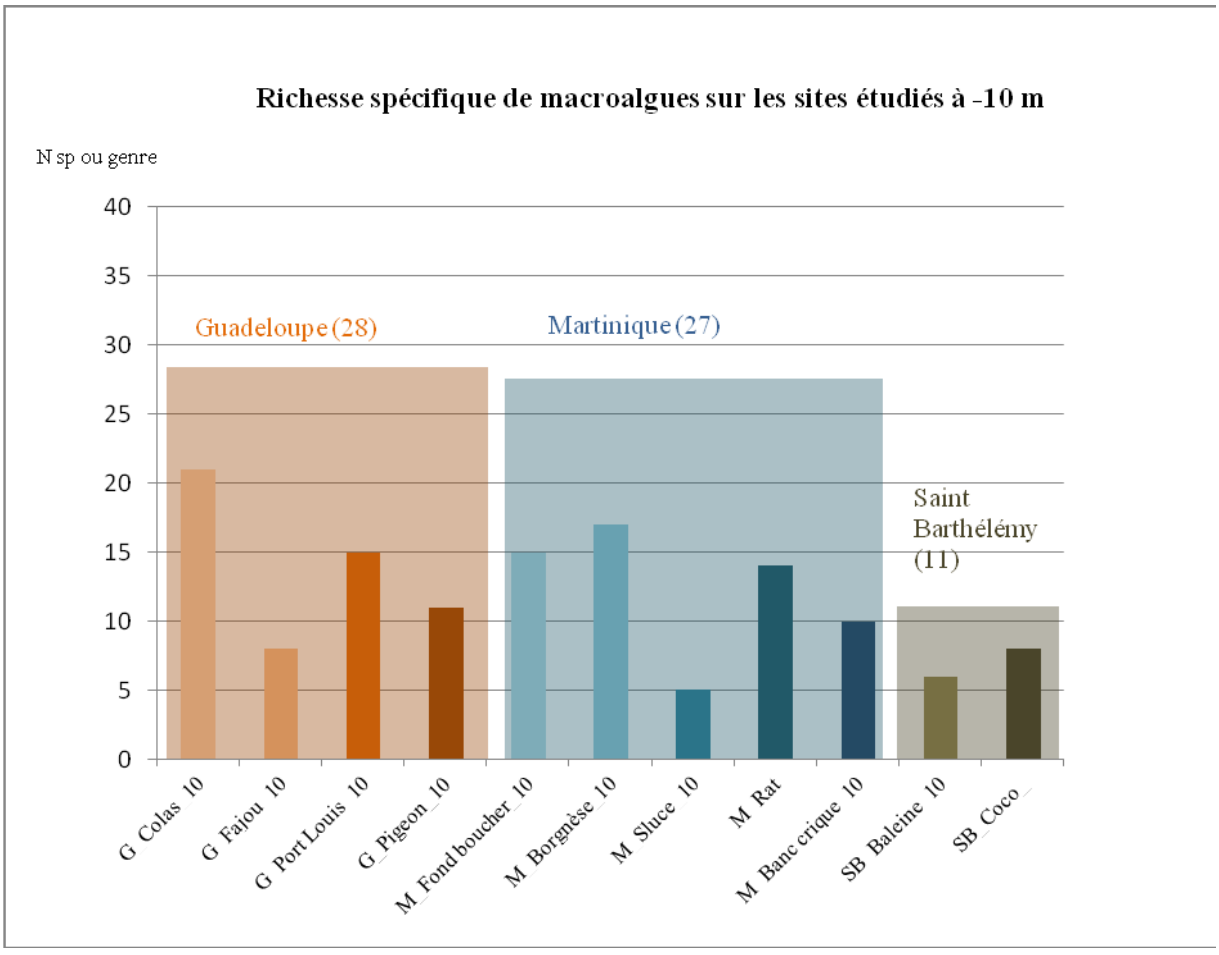


Figure 46-Richesse spécifique macroalgale observée sur les stations étudiées à -10m dans les Antilles françaises. (Indication du nombre total d'espèces identifiées par île)

On note notamment l'absence de Rhodophytes calcaires et de Chlorophytes dans ces deux stations.

À l'instar des stations étudiées à faible profondeur autour de la Guadeloupe, une analyse factorielle et une analyse canonique des correspondances ont été réalisées avec les données obtenues sur les stations localisées à -10 m. Ces deux analyses ont été réalisées sur la matrice de présence-absence des macroalgues (29 espèces) sur 9 stations (les stations M_Banc crique_10 et M_Sluce_10 sont exclues de l'analyse car la communauté algale y a été étudiée de manière trop superficielle). L'annexe 5 présente les données de présence-absence prises en compte pour l'analyse. Les espèces présentant des risques d'erreur de détermination ont été exclues de l'analyse. Les espèces rares, qui ne sont présentes que sur une station (8 espèces) ont été traitées comme espèces supplémentaires, donc sans poids dans l'analyse.

Pour l'analyse canonique des correspondances (CCA), une matrice de 5 variables environnementales a été testée : le mode hydrodynamique, la pollution, la transparence de l'eau, le nombre d'oursins *Diadema antillarum* observés dans les stations, ainsi la biomasse de poissons herbivores présente.

Les résultats de l'analyse canonique montrent que seule la variable pollution explique de manière significative une part de la répartition qualitative des espèces (26 %). Cette variable constitue à 91,66 % l'axe canonique principal (figure 47). Il est en effet vraisemblable que l'agitation de l'eau ne soit plus un facteur structurant à 10 m de profondeur.

Afin de regrouper les espèces, une classification hiérarchique a également été réalisée à partir des coordonnées canoniques des espèces. Les groupes ainsi obtenus sont projetés sur le graphique. Les résultats de la classification font apparaître 3 groupements :

- un premier groupe d'espèces réunit principalement les espèces de Chlorophytes non calcifiées (Caulerpales). Ce groupe participe le plus à l'axe déterminé par la pollution. Ce résultat est cohérent avec les résultats de l'analyse menée sur les données de présence-absence à -3 m, qui mettaient aussi en avant la concordance entre les espèces de Caulerpales présentes à cette profondeur et la pollution. On remarque que l'espèce *Caulerpa racemosa*, identifiée comme une espèce de milieu pollué à -3 m, ne fait pas partie de ce groupe à -10 m. Il est possible que cette variation soit issue d'une mésestimation du degré de pollution attribué à chaque station ;

- à l'opposé de ce groupe, un groupe d'espèces qui serait plutôt caractéristique d'eau pure et caractérisé par quelques espèces de Rhodophytes observées uniquement dans ces stations : *Kallymenia limminghii, Spyridia hypnoides, Martensia pavonia* ;

- entre les deux, un groupe d'espèces contribuant peu à la formation de l'axe et donc plus indépendant de l'indice de pollution.

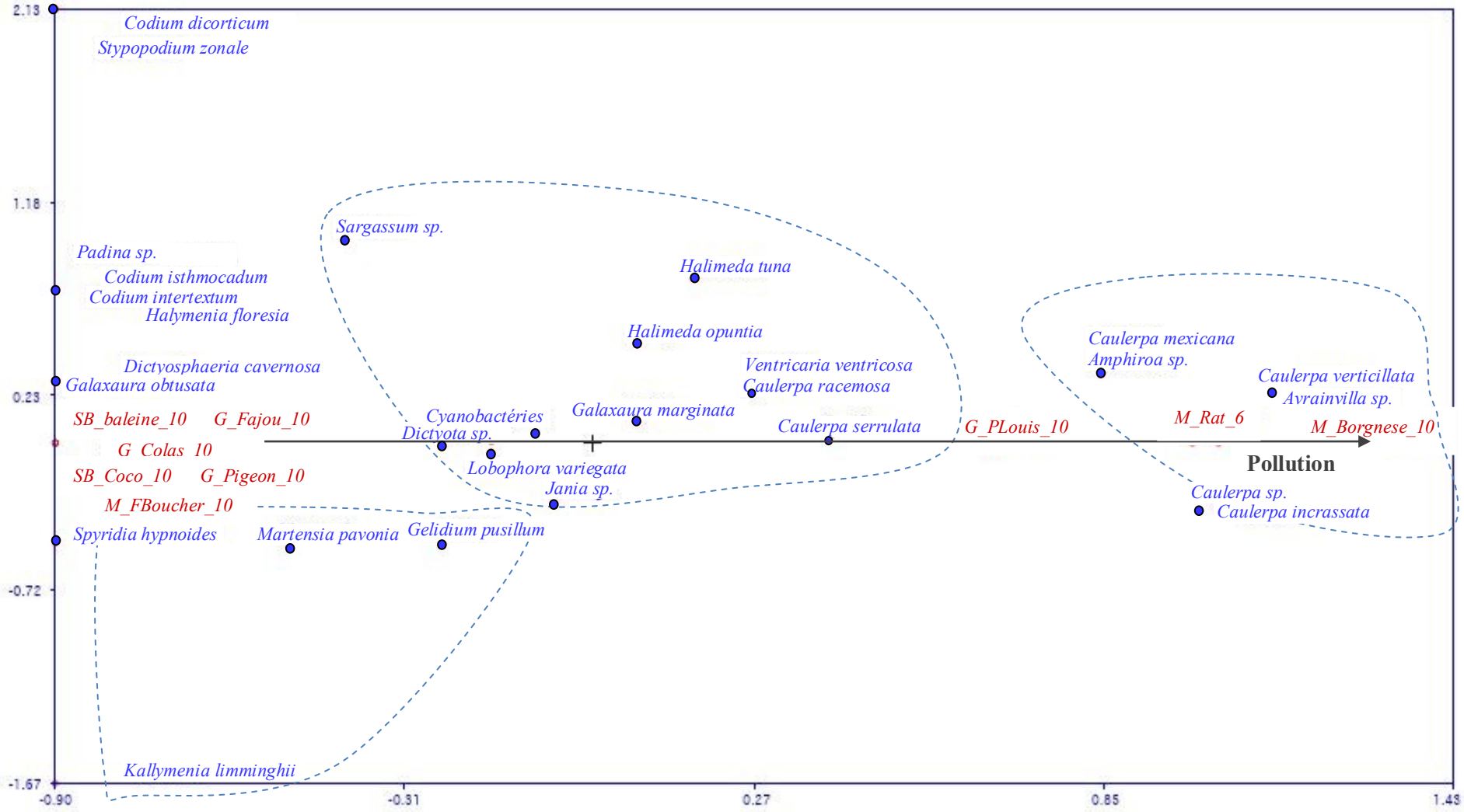


Figure 47-Projection des espèces observées à -10 m et des stations sur le premier plan factoriel de la CCA. Les stations ont également été projetées sur le plan factoriel

Conclusions

L'analyse des matrices de présence-absence des macroalgales sur les sites étudiés montre que, deux des facteurs environnementaux étudiés jouent un rôle significatif dans la répartition des espèces : Le mode hydrodynamique (dans le sens où les espèces sont sensibles à la tranquillité de l'eau) et la pollution pour les stations situées dans les petites profondeurs, et la pollution seule à plus grande profondeur (-10 m). Les autres variables testées, notamment l'intensité de l'herbivorie (poissons et oursins) et la transparence de l'eau n'influencent pas la répartition qualitative des espèces observées.

Les résultats des analyses montrent que dans les stations étudiées, certaines espèces sont caractéristiques du mode hydrodynamique battu (*Halimeda tuna et opuntia, Amphiroa* sp.*, Padina* sp.*, Asteromenia peltata, Sargassum* sp.) alors que d'autres sont plutôt caractéristiques des modes calmes (surtout *Caulerpa brachypus et Lobophora variegata*).

L'interprétation de la corrélation entre la variable pollution et la répartition des espèces aux deux profondeurs est plus délicate dans la mesure où la valeur prise par la variable a été arbitrairement fixée pour chaque station, indépendamment de toute mesure réelle réalisée dans le milieu. Une mésestimation du degré réel de pollution est donc possible. Néanmoins, les groupements d'espèces issus de l'ordination simple, donc sans la contrainte liée à cette variable, sont cohérents avec les résultats de l'analyse sous contrainte pour les espèces structurantes. De plus, les analyses réalisées sur les données aux deux profondeurs montrent des concordances pour la plupart des espèces qu'elles ont en commun. Certaines espèces semblent notamment montrer un lien important avec la pollution (*Halimeda incrassata, Caulerpa verticillata, Caulerpa mexicana, Caulerpa racemosa, Ganonema farinosum*).

Les analyses montrent également qu'un noyau important d'espèces ubiquistes, se satisfont de conditions environnementales variées et sont observées dans presque toutes les stations (Cyanobactéries*, Dictyota* sp.*, Galaxaura* sp.*, Hypnea* sp.*, Jania* sp.*….)*

L'abondance des macroalgues a été estimée à partir de trois techniques dans chacune des 11 stations étudiées à faible profondeur en Guadeloupe : le recouvrement mesuré par une seule dimension horizontale appelé le recouvrement plan (R_plan), le recouvrement corrigé par la hauteur des plants appelé le recouvrement corrigé (R_corrigé), et le poids frais macroalgal (biomasse). Sur les autres stations (stations à -10m en Guadeloupe, en Martinique et à Saint Barthélémy), l'abondance des macroalgues a été estimée à partir du recouvrement sur une seule dimension.

Présentation et comparaison des résultats issus de trois techniques de mesure de l'abondance macroalgale

L'annexe 6 et les figures 48 à 50 présentent les données d'abondance des macroalgues obtenues par les trois techniques utilisées sur les 11 stations étudiées en Guadeloupe à faible profondeur (-3 à -5 m). On a retiré les Cyanobactéries, les algues calcaires encroûtantes et le gazon algal car l'abondance de ces trois catégories n'a pas pû être estimée par les trois techniques à la fois.

- **Préalable : vérification de la représentativité de l'échantillonnage pour les trois estimateurs**

Les contraintes techniques inhérentes au travail en plongée n'ont pas permis de prélever plus de 5 échantillons pour chaque estimateur de l'abondance macro-algale dans chacune des stations étudiées. Ce travail visant notamment à rechercher les corrélations existant entre le compartiment algal et d'autres compartiments biologiques à l'échelle des stations, il apparait nécessaire de vérifier que l'échantillonnage réalisé donne une image représentative du compartiment algal de la station étudiée.

Aussi une vérification, *a posteriori*, de la représentativité de ce nombre d'échantillons a été réalisée à partir de la distribution des valeurs mesurées pour chaque paramètre du compartiment macroalgal sur chacune des 11 stations.

Différentes méthodes permettent de vérifier la fiabilité de l'échantillonnage. Ces méthodes ont été développées pour des données normalement distribuées. Malgré le petit nombre d'échantillons, un test de Shapiro-Wilk a été utilisé pour vérifier la normalité des distributions dans chaque station. Le cas échéant, des transformations ($\log_{10}$, Arcsin) ont été réalisées sur les données brutes pour accéder à la normalité. Les séries de valeurs testées et les résultats pour chaque série sont présentés dans le tableau XI.

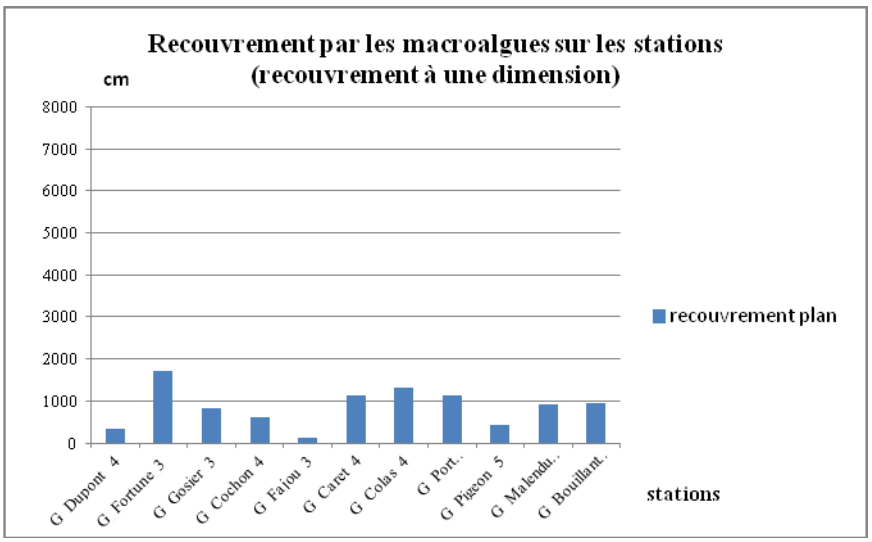


Figure 48-Recouvrement macroalgal algal plan sur les stations de Guadeloupe à petite profondeur (en cm)

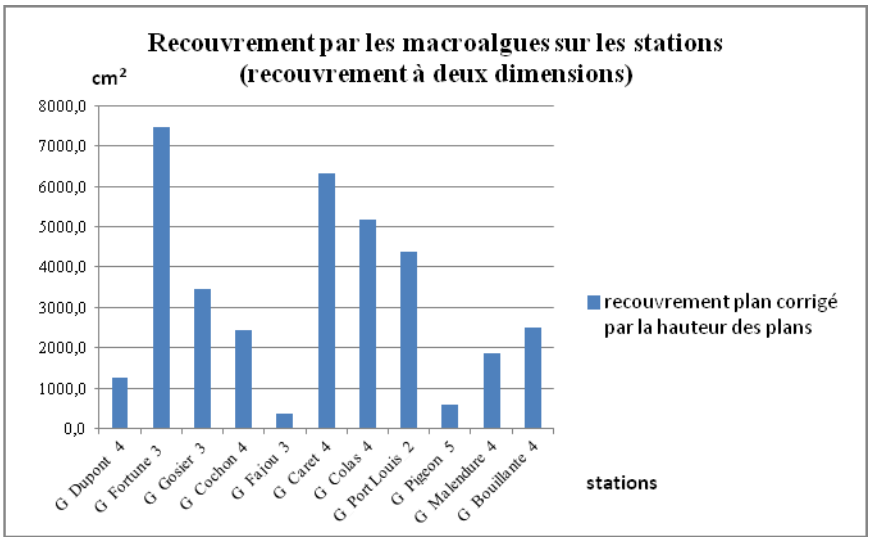


Figure 49-Recouvrement macroalgal pondéré par la hauteur des plants sur les stations de Guadeloupe à petite profondeur (en cm)

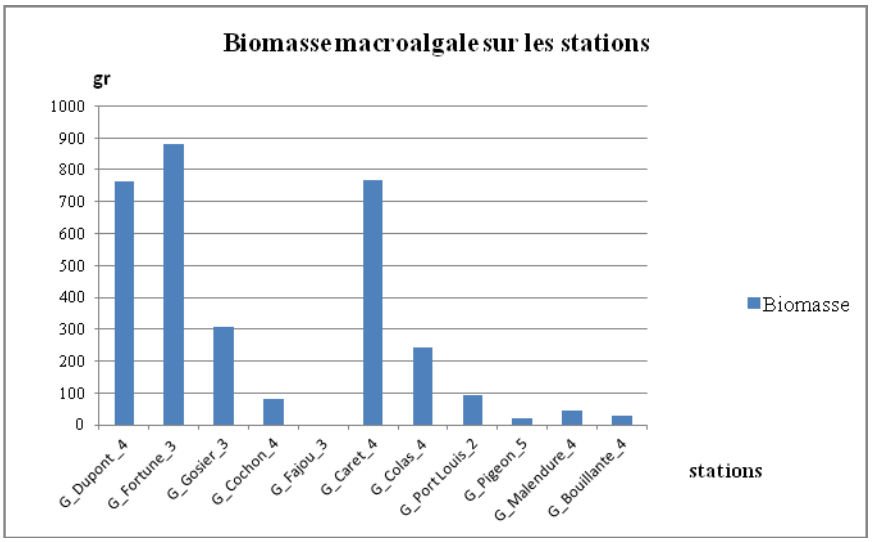


Figure 50-Biomasse macroalgale (en g de poids frais)

Tableau XI - Résultat du Test de Shapiro-Wilk (p<0,05) sur les données de recouvrement plan, corrigé par la hauteur et de biomasse sur chaque station- données brutes et transformées

Série testée	p-value
Recouvrement_plan_macroalgues_G_Dupont	p=0,044
Log_{10} (1+ Recouvrement_plan_macroalgues_G_Dupont)	p=0,476
Biomasse_G_Dupont	p=0,443
Recouvrement_corrigé_ macroalgues_G_Dupont	p=0,019
Log_{10}(1+ Recouvrement_corrigé_ macroalgues_G_Dupont)	p=0,39
R_plan_macroalgues_G_Fortune	p=0,202
R_corrigé_ macroalgues_G_Fortune	p=0,335
Biomasse_ macroalgues_G_Fortune	p=0,353
R_plan_macroalgues_G_Fajou	p=0,173
R_corrigé_ macroalgues_G_Fajou	p=0,732
R_plan_macroalgues_G_Gosier	p=0,796
R_corrigé_ macroalgues_G_Gosier	p=0,151
Biomasse_ macroalgues_G_Gosier	p=0,154
R_plan_macroalgues_G_Pigeon	p=0,028
Arsin(R_plan_ macroalgues_G_Pigeon)	p=0,052
R_corrigé_ macroalgues_G_Pigeon	p=0,401
Biomasse_ macroalgues_G_Pigeon	p=0,314
R_plan_macroalgues_G_Portlouis	p=0,948
R_corrigé_ macroalgues_G_Portlouis	p=0,308
Biomasse_ macroalgues_G_Portlouis	p=0,369
R_plan_ macroalgues_G_Caret	p=0,808
R_corrigé_ macroalgues_G_Caret	p=0,529
Biomasse_ macroalgues_G_Caret	p=0,219
R_plan_ macroalgues_G_Malendure	p=0,408
R_corrigé_ macroalgues_G_Malendure	p=0,15
Biomasse_ macroalgues_G_Malendure	p=0,07
R_plan_ macroalgues_G_Cochon	p=0,257
R_corrigé_macro_Cochon	p=0,264
Biomasse_Cochon	p=0,025
Log_{10} (1+Biomasse_cochon)	p=0,696
R_plan_macro_Bouillante	p=0,242
R_corrigé_macro_Bouillante	p=0,664
Biomasse_Bouillante	p=0,272
R_plan_macro_Colas	p=0,631
R_corrigé_macro_Colas	p=0,627
Biomasse_Colas	p=0,821

Toutes les distributions de valeurs brutes testées répondent à la loi normale sauf les recouvrements plan et corrigé de G_Dupont_4, le recouvrement plan de G_Pigeon_4, le poids frais de G_Cochon_4. Les quatre séries ont été transformées pour accéder à la normalité.

Trois méthodes visant à estimer le nombre minimal d'échantillons ont ensuite été appliquées sur les données brutes normales ou normalisées. Les méthodes de Healy, de Dagnelie et d'Elliott sont présentées dans le chapitre relatif au traitement des données. Les tableaux XII à XIV présentent les résultats des trois méthodes sur chaque station et pour chaque estimateur de l'abondance macroalgale.

Quel que soit l'estimateur étudié, on constate que les méthodes de Dagnelie et d'Elliott, dont les marges d'erreur tolérées sont respectivement de 30 % et de 20 % proposent un nombre plus élevé d'échantillons minimums que le test de Healy. En effet, à l'exception de la station G_Dupont_4, le nombre d'échantillons proposé par la méthode de Healy pour le recouvrement plan et le recouvrement corrigé par la hauteur sont équivalents et en deçà du nombre d'échantillons prélevés pour l'étude de l'abondance macroalgale. Les résultats sont plus mitigés pour le paramètre biomasse, pour lequel le nombre d'échantillons proposé est souvent plus important en raison d'une hétérogénéité plus grande des résultats obtenus par échantillon.

Ce résultat appelle deux remarques. D'une part, il est probable que la surface échantillonnée pour l'estimation de la biomasse des macroalgues ne soit pas suffisante sur certaines stations, notamment sur G_Fajou_3, où les échantillons prélevés pour la mesure de la biomasse ne comportaient aucune macroalgue, alors qu'elles étaient présentes le long des transects et donc relevées par les deux estimateurs de l'abondance macroalgale par le recouvrement.

D'autre part, les méthodes de Dagnelie et d'Elliott, dont les marges d'erreur sont généralement acceptées dans la littérature (Plante et *al.,* 1983), conduisent à une estimation du nombre d'échantillons plus élevé que le nombre d'échantillons prélevé pour l'étude, sur la plupart des stations étudiées, pour les estimateurs Recouvrement corrigé par la hauteur des plants et Biomasse de Macroalgues. L'échantillonnage réalisé pour l'estimateur Recouvrement plan (à une dimension) est celui pour lequel les résultats sont le moins sujet à caution.

Tableau XII-Nombre d'échantillons proposés par les méthodes de Healy, Dagnelie et Eliott pour les données de Recouvrement plan macroalgal

méthode	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4
Healy	18	3	4	3	2	3	3	3	3	3	3
Dagnelie	28	3	31	4	1	16	6	11	11	3	10
Elliott	16	16	18	2	1	9	3	6	6	2	6

Tableau XIII- Nombre d'échantillons proposés par la méthode de Healy, Dagnelie et Eliott pour les données de recouvrement corrigé par la hauteur macroalgale

méthode	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4
Healy	8	2	3	2	3	3	3	3	3	3	3
Dagnelie	28	4	38	5	24	20	19	18	17	4	11
Elliott	19	19	23	3	14	12	11	11	10	2	7

Tableau XIV- Nombre d'échantillons proposés par la méthode de Healy, Dagnelie et Eliott pour les données de Biomasse de macroalgues

méthode	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4
Healy	3	3		3	6	4	3	4	7	5	3
Dagnelie	32	22		16	33	37	9	36	1	26	1
Elliott	19	13		9	19	22	6	21	1	15	1

- **Étude de la relation entre le recouvrement horizontal des macroalgues et le recouvrement corrigé par la hauteur des plants**

Le mode de calcul du recouvrement corrigé (longueur de chaque patch de macroalgues multipliée par sa hauteur mesurée) induit une corrélation *ab initio* entre ces deux indicateurs de l'abondance macroalgale.

Afin d'étudier la relation entre le recouvrement horizontal des macroalgues, toutes catégories confondues, sur une station, et la hauteur de celles-ci, plusieurs tests de corrélation de rangs de Spearman ($p<0,05$) ont été réalisés entre : le nombre de *patchs* de macroalgues, la hauteur moyenne des *patchs* de macroalgues, le recouvrement total par les macroalgues (cumul des intercepts) et la longueur moyenne des intercepts horizontaux ou *patchs*, sur les stations présentant des macroalgues (53 échantillons). Le tableau XV en présente les résultats.

Tableau XV-Résultats des tests de corrélation de rangs de Spearman entre longueur et hauteur des patchs de macroalgues

Tests	p-value	r
Hauteur moyenne des patchs vs Longueur totale sur l'échantillon	< 0,0001	0,74
Nombre de patchs vs Longeur totale sur l'échantillon	< 0,0001	0,809
Longueur moyenne des patchs vs Longueur totale sur l'échantillon	0,005	0,384

La relation entre le recouvrement total et la longueur moyenne des patchs, d'une part et le nombre de patchs, d'autre part, révèle que la croissance horizontale de la communauté macroalgale se produit de deux manières et ce, toutes catégories confondues : d'une part les patchs s'allongent, et d'autre part de nouveaux patchs apparaissent.

Ce résultat est cohérent avec les modes de croissance et de propagation connus chez les algues : elles peuvent accroître leurs thalles en fabricant de nouveaux tissus (Steneck et Dethier, 1994), se reproduire et créer de nouveaux plants par l'implantation de propagules (Carpenter, 1990c).

La corrélation entre la hauteur moyenne des patchs d'algues et le recouvrement total sur une station nous indique que cette croissance horizontale s'accompagne d'une croissance verticale des plants. En d'autres termes lorsque le recouvrement macroalgal est élevé sur une station, comme c'est

le cas pour les stations de G_Fortune_3, G_Caret_4 et G_Colas_4, les plants de macroalgues ont une hauteur élevée. A contrario, lorsque le recouvrement horizontal total est faible sur une station (G_Pigeon_5, G_Fajou_5), les macroalgues sont conservées à un bas niveau (figures 48 et 49).

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène. Tout d'abord, l'élargissement des patchs, et probablement leur densification par fabrication de nouveaux tissus, peut augmenter la compétition entre les plants pour accéder à la lumière. Les plants développant une croissance verticale de la canopée ou fabricant des tissus en périphérie ou produisant et disséminant des propagules leur permettant de s'implanter hors des patchs déjà denses, seront avantagés dans leur recherche d'énergie lumineuse si les espèces sont héliophiles (Carpenter, 1990c, Steneck et Dethier 1994). Cet avantage est plus important chez les espèces filamenteuses et feuillues qui sont structurellement simples. Leur ratio surface/volume est plus élevé et tous leurs tissus sont photosynthetiques (Carpenter, 1990c).

En ce sens, une recherche de corrélation a été réalisée entre la hauteur moyenne des patchs de macroalgues toutes catégories confondues et la transparence de l'eau dans les stations. Le test de corrélation de rangs de Spearman montre une relation inverse significative (p-value <0,001 ; r = -0,516). Ce résultat indique que dans les stations où l'eau est trouble, les plants de macroalgues ont une hauteur de canopée plus élevée. Ceci tend à corroborer ce lien entre la hauteur de la canopée et la disponibilité en lumière. Les macroalgues à port érigé, capables de se développer vers la lumière pourraient avoir un avantage sur les sites où la turbidité est importante.

La hauteur moyenne des patchs de macroalgues montre également l'existence d'une corrélation significative avec le mode hydrodynamique (p-value=0,001, r = 0,439), ce qui n'est pas le cas du recouvrement horizontal total (p-value > 0,5). Plus le mode hydrodynamique est agité, plus la hauteur des algues, quelle que soit la catégorie, est importante. L'agitation de l'eau ne présente par contre pas de corrélation avec le recouvrement horizontal algal total. La relation existant entre l'agitation de l'eau et la capacité photosynthetique des algues a déjà été observée chez les espèces composant le gazon algal (Carpenter, 1990c). Plus recemment, Renken *et al.* (2010) ont démontré ce lien pour l'espèce *Dictyota pulchella,* dont l'abondance est estimée par le diamètre moyen des patchs, augmente en mode battu. Sur les stations étudiées, ni la longueur moyenne des patchs de macroalgues (toutes catégories confondues) ni la longueur moyenne des patchs d'Ochrophytes (*Dictyota* spp) n'ont de lien significatif avec le mode hydrodynamique (p-value non significative avec le test de Spearman à p<0,05).

- **Relation entre les estimations du recouvrement algal et les estimations de la biomasse macroalgale**

La figure 51 présente les résultats d'abondance par les trois estimateurs sur les 55 échantillons, après transformation logarithmique pour les affranchir de leurs unités respectives.

Des coefficients de corrélation de rangs de Spearman ont été calculés entre les trois séries de valeurs (tableau XVI). Les résultats indiquent une meilleure corrélation entre les trois séries de valeur à l'échelle des échantillons qu'à l'échelle des stations.

Tableau XVI-Résultat du test de corrélation de rang de Spearman

	Coef_corrélation	p value
R_plan versus Biomasse (11 stations)	0,536	0,091
R_corrigé versus Biomasse (11 stations)	0,755	**0,010**
R_plan versus Biomasse (55 échantillons)	0,501	**0,0001**
R_corrigé versus Biomasse (55 échantillons)	0,622	**<0,0001**

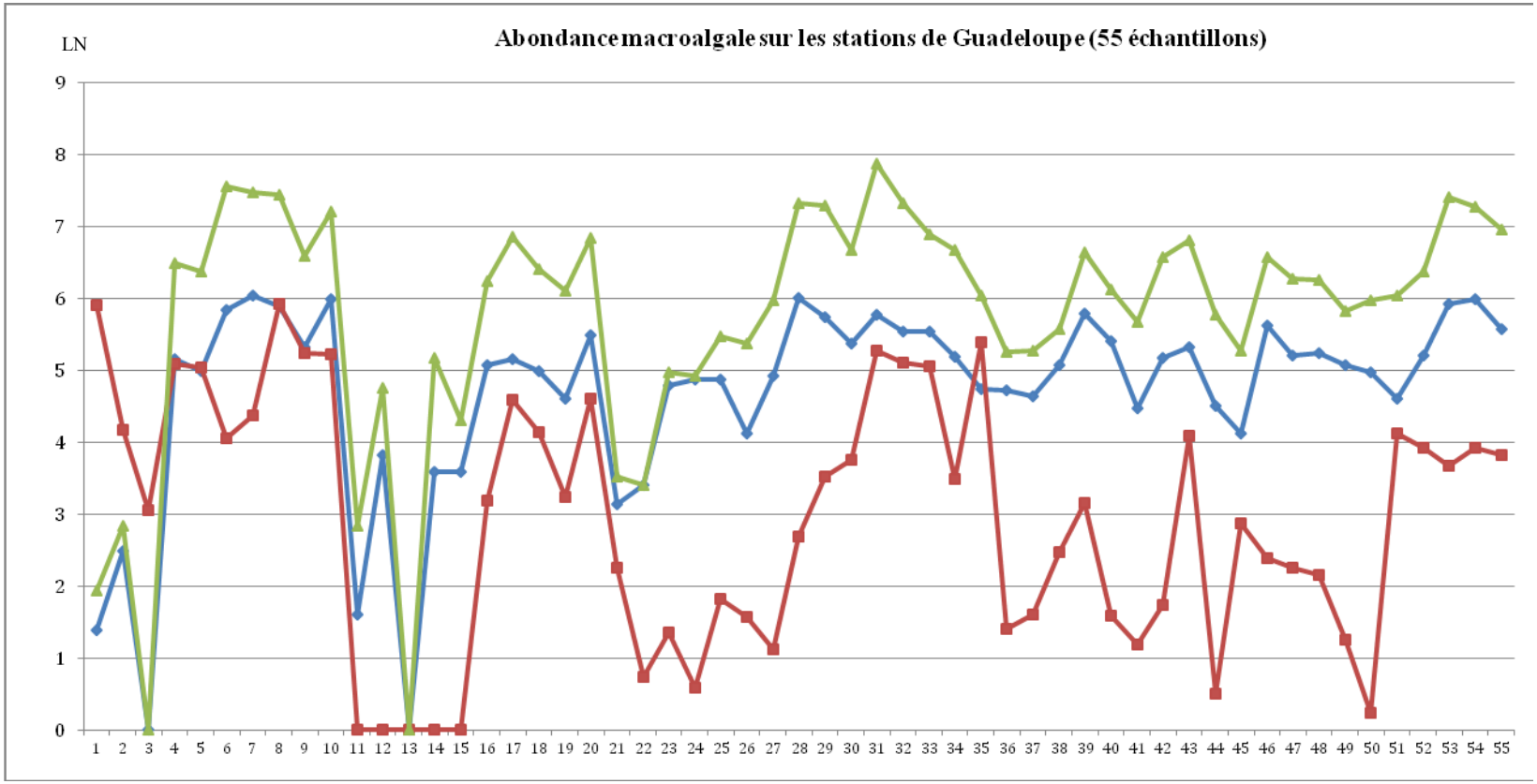


Figure 51- Estimation de l'abondance macroalgale par les trois estimateurs étudiés sur les 55 échantillons de Guadeloupe

D'un point de vue théorique, d'une part le recouvrement horizontal corrigé par la hauteur des plants devrait représenter un estimateur plus proche de la biomasse macroalgale, comme déjà observé par Steneck et Dethier (1994) et d'autre part, l'estimateur biomasse devrait conduire à une estimation plus proche de l'abondance réelle des macroalgues que les deux estimateurs liés au recouvrement.

Les corrélations résultant des tests de Spearman font apparaître à l'échelle des échantillons, les deux estimateurs de l'abondance macroalgale calculés à partir du recouvrement sont significativement correlés à la biomasse macroalgale. Les trois estimateurs de l'abondance sont donc étroitement corrélés.

Malgré cela, plusieurs difficultés sont apparues lors des mesures de la biomasse macroalgale, principalement lors des pesées en poids frais et sec (chapitre 5). De plus, les résultats des tests réalisés sur la représentativité des échantillonnages pour l'estimateur Biomasse ont montré que pour ce dernier, le nombre d'échantillon prélévé n'était globalement pas suffisant.

Présentation des résultats d'abondances algales dans les stations étudiées

La figure 52 illustre les recouvrements algaux tels que mesurés sur les stations étudiées par l'estimateur du recouvrement à une seule dimension. Les recouvrements sur l'ensemble des stations sont présentés en annexe (annexe 7).

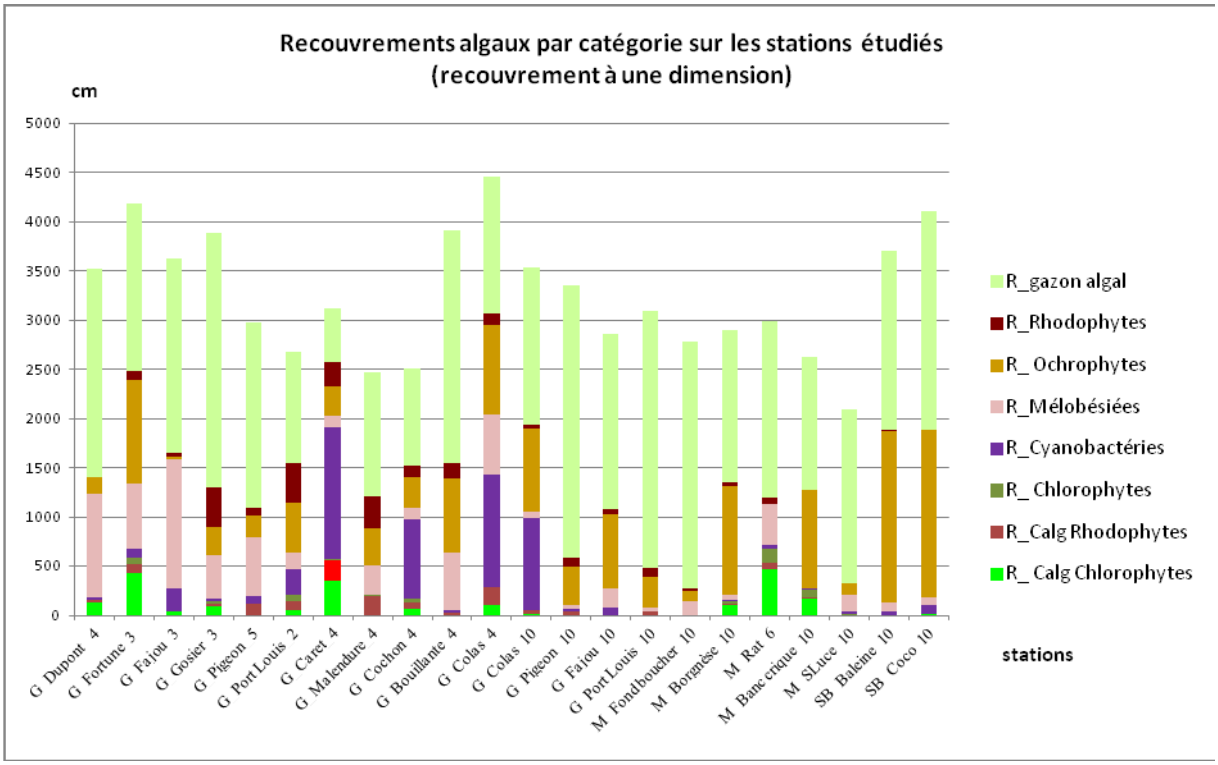


Figure 52-recouvrements algaux mesurés sur les stations étudiées dans les trois îles

- **Par strate de profondeur**

La moyenne des recouvrements algaux, toutes catégories confondues, est de 3397 cm par station à petite profondeur et de 3098 cm par station à 10 m (sur 5000 cm).

Afin de rechercher l'existence d'une différence significative dans les recouvrements algaux entre les deux strates de profondeur, un test de comparaison d'échantillons de Mann-Whitney a été réalisé entre les recouvrements par catégorie et toutes catégories confondues des 11 stations à petite profondeur et des 11 stations étudiées à 10 m de profondeur. Les résultats du test indiquent l'absence de différence significative entre les recouvrements algaux globaux aux deux profondeurs. En revanche, on observe une différence entre les recouvrements de Mélobésiées, de Rhodophytes calcaires, et de Rhodophytes (tableau XVII). Les premières sont significativement plus abondantes aux petites profondeurs (p-value= 0,001 et p-value=0,004) et les Rhodophytes sont plus abondantes à - 10 m (p-value = 0,002).

Tableau XVII-Résultat du test de comparaison de distributions de Mann-Withney entre les profondeurs de 3 et 10 m

	p-value
R_Calg Chloro (Chlorophytes calcaires)	0,314
R_Calg Rhodo (Rhodophytes calcaires)	**0,004**
R_Chlorophytes	0,738
R_Melobésiées	**0,001**
R_Pheophycées	0,365
R_Rhodophytes	**0,002**
R_Turf	0,243
R_Macroalgues	1,000

- **Variations spatiales**

<u>À l'échelle intra-station</u>

Afin d'étudier la variabilité spatiale du recouvrement de chaque catégorie algale au sein des stations étudiées en Guadeloupe à petite profondeur, une analyse de variance de rang de Kruskall-Wallis a été réalisée sur les données de recouvrement.

Les résultats de cette analyse indiquent l'existence d'une différence plus importante entre les recouvrements par les macroalgues au niveau inter-stations qu'au sein d'une même station ($p<0,001$). Cela traduit vraissemblablement une relative homogénéité dans les conditions environnementales influençant la communauté algale à l'échelle de chaque station étudiée (herbivorie, nutriments, lumière, mode océanographique).

A l'échelle inter-station

Cinq stations montrent des recouvrements algaux importants : G_Colas_4, G_Fortune_3, G_Gosier_3, G_Bouillante_4, SB_Baleine_10 et SB_coco_10.

À titre indicatif, les moyennes des recouvrements à une même profondeur ont été calculées, toutes stations confondues, pour les trois îles (figure 53). Quoique d'interprétation délicate du fait d'un nombre différent de stations étudiées par île, ces résultats suggèrent une augmentation du recouvrement algal moyen au fur et à mesure que l'on remonte vers le nord de l'arc antillais. La déclinaison de ces moyennes par grande catégorie montre que cette augmentation serait due à une augmentation du recouvrement par les Ochrophytes.

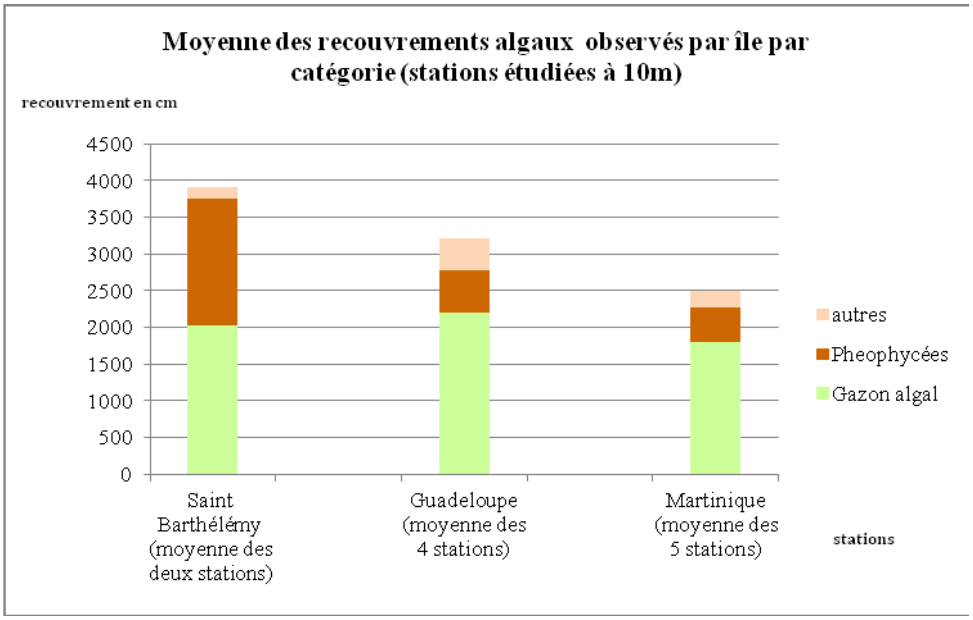


Figure 53-Moyenne des recouvrements par catégorie algale observée par île pour les stations étudiées à 10 m de profondeur

Conclusions

L'évaluation *a posteriori* du nombre minimal d'échantillons à prélever pour l'étude quantitative du compartiment macroalgal sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe montre que l'échantillonnage réalisé pour estimer les variables recouvrement ou recouvrement corrigé par la hauteur est suffisant sur presque toutes les stations. En revanche, le nombre d'échantillons prélevés pour estimer la biomasse en poids frais macroalgal ne l'est pas.

L'étude des relations entre la hauteur de la canopée et le recouvrement par les macroalgues sur les stations indique que la hauteur des patchs est étroitement liée au recouvrement horizontal occupé par les macroalgues sur les stations. La hauteur moyenne des patchs de macroalgues est également liée à la transparence et au mode d'agitation de l'eau.

Enfin, l'estimateur de la biomasse macroalgale ne sera pas conservé pour la suite de cette étude comme descripteur pertinent du compartiment macroalgal, en raison des difficultées liées à la mesure de ce paramètre.

La comparaison des recouvrements algaux sur l'ensemble des stations montre que, à l'échelle d'une station, les recouvrements montrent une faible variabilité entre les échantillons.

La comparaison des recouvrements algaux entre les stations situées à faible profondeur et à -10 m montre l'absence de différence significative entre les deux profondeurs.

Enfin, l'observation des recouvrements algaux entre les trois îles étudiées suggère une augmentation des recouvrements algaux et plus particulièrement des Ochrophytes en direction du nord de l'arc antillais.

LE COMPARTIMENT DES MACRO-HERBIVORES

LES POISSONS HERBIVORES

Quatorze espèces de poissons herbivores stricts, c'est-à-dire ne consommant que des algues, et 11 espèces omnivores, c'est-à-dire susceptibles de présenter au moins 10 % d'algues dans leur alimentation, ont été observées sur l'ensemble des stations étudiées. L'annexe 8 présente les biomasses estimées pour chacune des espèces présentes dans chaque station.

Les stations de petite profondeur de Guadeloupe

La figure 54 montre que la biomasse des herbivores au sens large et la biomasse des herbivores corrigée par un coefficient d'herbivorie, qui tient compte du régime alimentaire de chaque espèce, ne présentent pas de différences notables sur les stations de petite profondeur (-3 à -5 m). Cela

est dû au fait que les espèces omnivores, notamment les Pomacentridae du genre *Stegastes* ne représentent qu'une faible biomasse à cette profondeur.

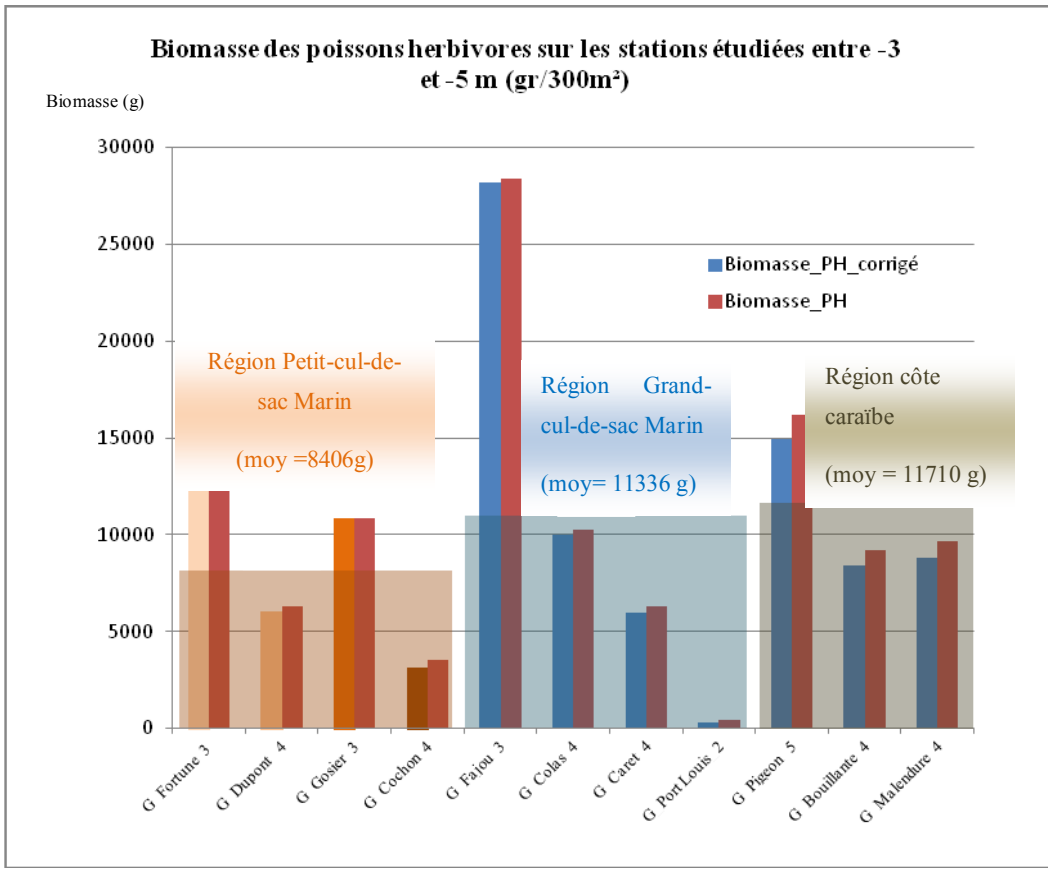


Figure 54-Biomasses de poissons herbivores corrigées et non corrigées sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe et par région, observées en octobre 2007

Les côtes Caraïbe et du Grand Cul-de-sac Marin présentent les plus fortes biomasses moyennes de poissons herbivores (11710 g et 11336 g.300 m^{-2}). Les biomasses de la région du Petit Cul-de-sac Marin sont nettement inférieures.

On note également des écarts importants au sein de chaque zone avec notamment les plus fortes et plus faibles biomasses d'herbivores rencontrées dans le Grand Cul-de-sac Marin (331g.300m^{-2} à Port Louis et 28 208 g.300 m^{-2} à Fajou). Les deux stations montrant les plus fortes biomasses de poissons herbivores sont situées dans le cœur du Parc National de la Guadeloupe (Fajou et Pigeon). Cet effet réserve sur les peuplements de poissons herbivores de Guadeloupe (abondance, biomasse, sex ratio) a déjà été mis en évidence par Kopp (2007).

Les stations de Guadeloupe et des Petites Antilles à -10 m

La figure 55 présente les biomasses observées dans les stations situées à -10 m pour l'ensemble des stations étudiées dans les Petites Antilles (Guadeloupe, Martinique et Saint-Barthélemy).

À l'instar des stations de faible profondeur, l'affectation d'un coefficient d'herbivorie à chaque espèce ne modifie pas de manière notable l'estimation de la biomasse de poissons herbivores.

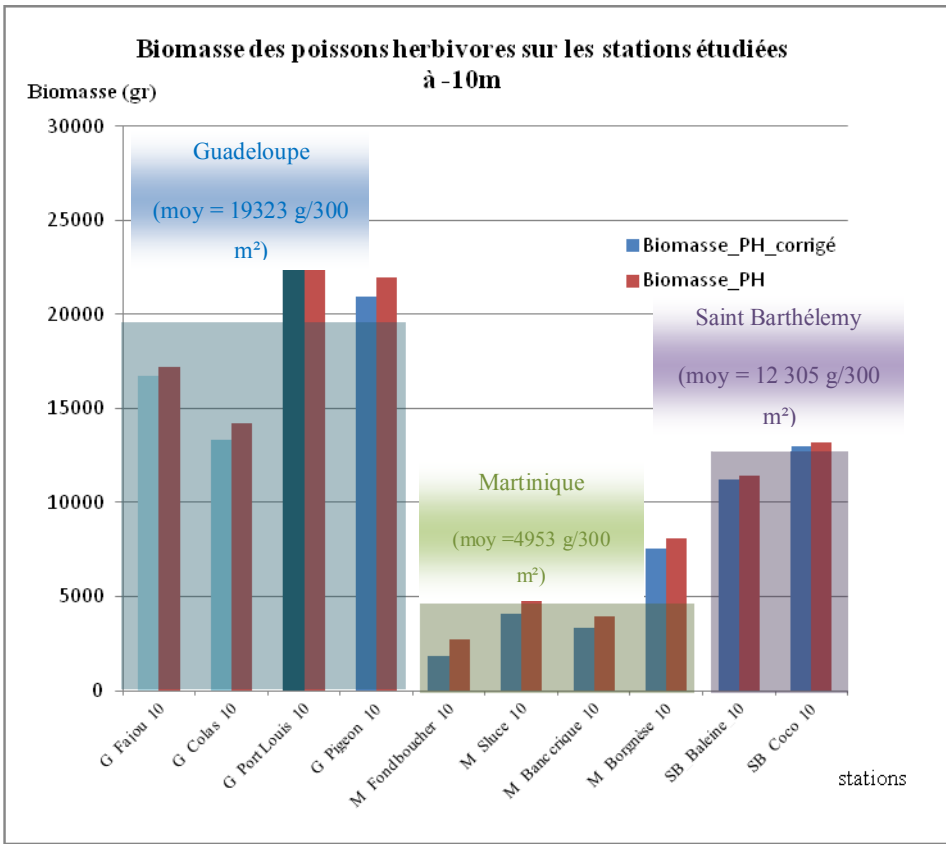


Figure 55-Biomasses de poissons herbivores corrigées et non corrigées selon le régime alimentaire sur les stations situées à -10 m dans les trois îles antillaises. Indication de la biomasse moyenne par île.

À une même profondeur, la biomasse moyenne de poissons herbivores observée dans les stations échantillonnées en Guadeloupe est nettement supérieure aux moyennes calculées pour les deux autres îles. La comparaison de ces trois niveaux potentiels d'herbivorie est délicate dans la mesure où les moyennes présentées résultent d'un nombre différent de stations échantillonnées par île. Néanmoins ces résultats ponctuels sont cohérents avec les données interannuelles obtenues sur ces stations (com. pers. Yolande Bouchon-Navaro).

Il convient de souligner le niveau particulièrement faible des biomasses d'herbivores sur les stations de Martinique, notamment celles de Fond Boucher, Sainte Luce et du Banc-Crique. Le niveau le plus élevé correspond à une station située dans une zone de cantonnement de pêche au moment des échantillonnages (Pointe Borgnèse).

Les espèces observées

L'annexe 9 présente les données de comptage pour l'ensemble des stations étudiées dans les trois îles. Deux espèces ont été rencontrées : *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) et *Echinometra viridis* Agassiz (1863), potentiellement compétiteurs pour la ressource. La dernière espèce n'a été observée en nombre important qu'uniquement dans la station du Banc Crique en Martinique.

Étude des cohortes de taille et d'âge de Diadema antillarum sur les stations de Guadeloupe à petite profondeur

La taille des oursins a été mesurée sur les stations situées à faible profondeur en Guadeloupe (10 stations entre -2 et -5 m). Les figures 56 à 65 présentent les effectifs par classe de taille dans chaque station.

- **Répartition spatiale des classes de taille autour de la Guadeloupe**

Une analyse de variance de rangs de Kruskall-Wallis suivie par des tests de comparaisons multiples par paire (procédure de Dunn, correction de Bonferroni) a été réalisée sur les données de classes de taille pour les 10 stations abritant des oursins.

Le test sépare deux types de profil de répartition des classes de taille autour de la Guadeloupe (p-value = 0,0001). Un groupe est caractérisé par les stations Fajou_3, Malendure_4, Colas_4, qui sont les trois stations possédant le plus petit nombre d'oursins et dont deux ne possèdent que des individus de petites tailles. L'autre groupe est représenté par G_Port Louis_2, qui est caractérisé par un plus grand nombre d'oursins et une répartition plus étendue des classes de taille, avec notamment des grandes tailles.

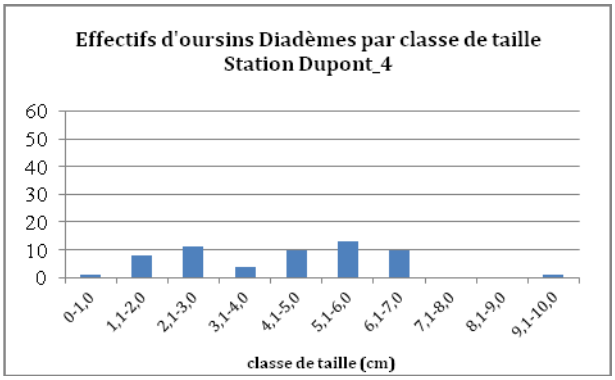


Figure 56-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Dupont_4 (N/100 m²)

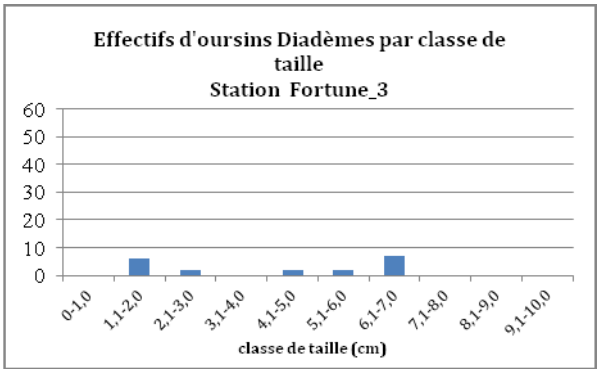


Figure 57- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Fortune_3 (N/100 m²)

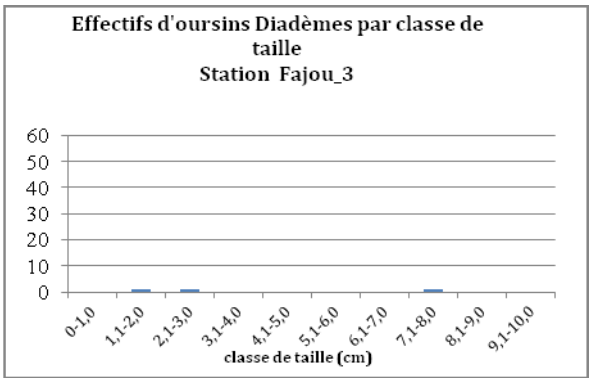


Figure 58- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Fajou_3 (N/100 m²)

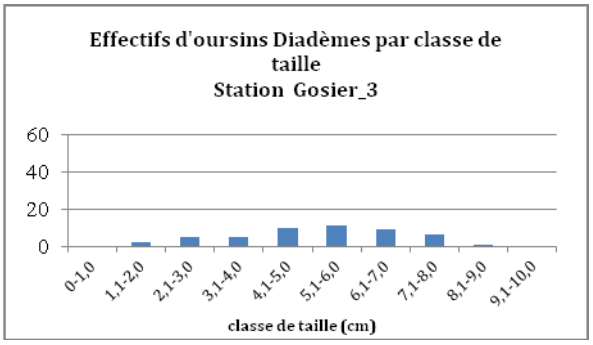


Figure 59- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Gosier_3 (N/100 m²)

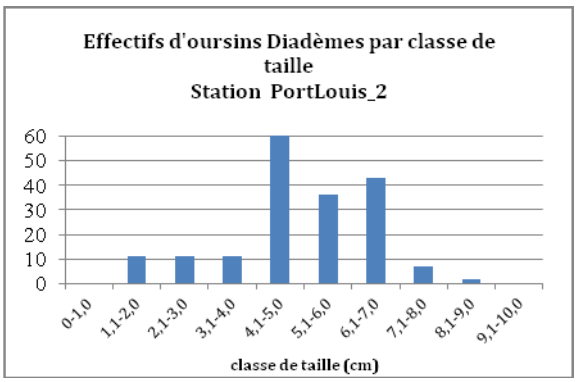


Figure 60- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Port Louis_2 (N/100 m²)

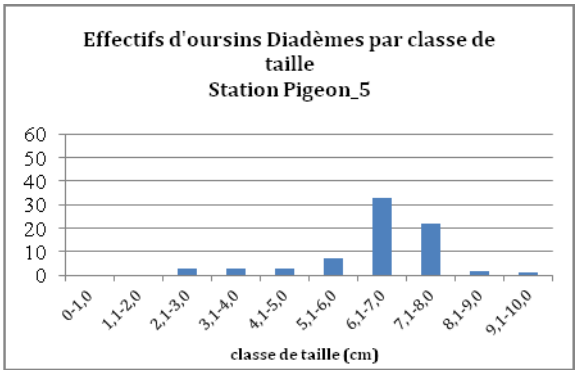


Figure 61- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Pigeon_5 (N/100 m²)

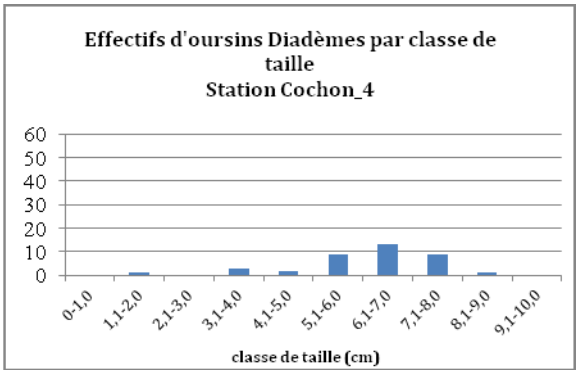


Figure 62-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Cochon_4 (N/100 m²)

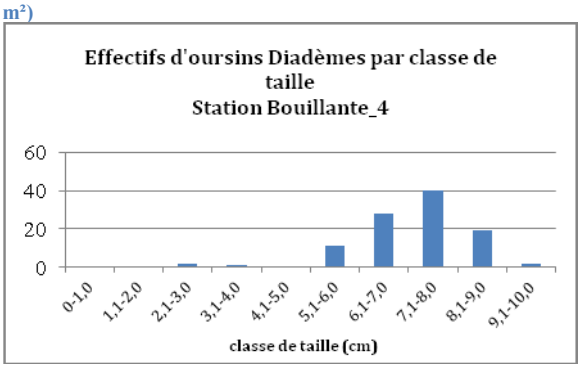


Figure 63-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Bouillante_4 (N/100 m²)

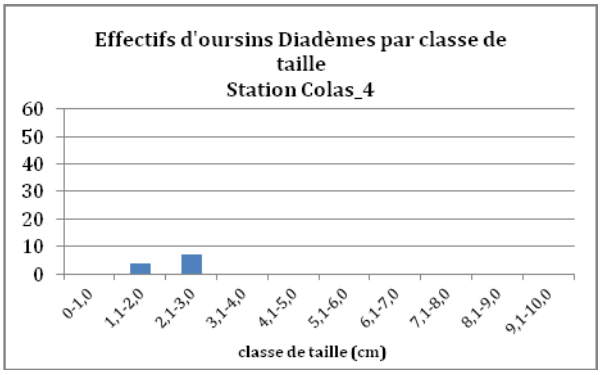


Figure 64-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Colas_4 (N/100 m²)

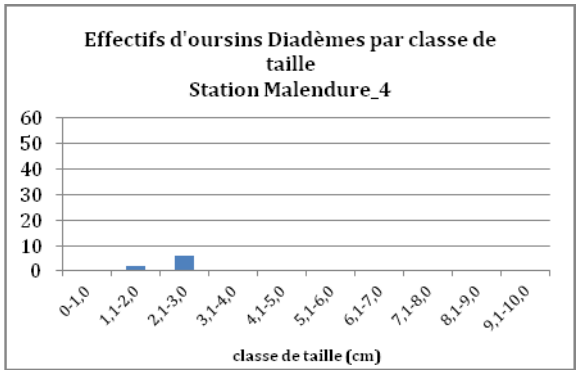


Figure 65- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Malendure_4 (N/100 m²)

- **Isolement des cohortes et essai d'estimation des classes d'âge**

Plusieurs recherches ont montré la capacité des oursins Diadème à modifier la taille de leurs organes et de leur squelette selon la disponibilité alimentaire (Ebert, 1980 ; Levitan, 1989 et 1991). De ce fait, il est possible qu'à une classe de taille ne corresponde pas une même cohorte d'âge selon les stations.

L'analyse des fréquences de taille pour l'isolement des cohortes a donc été réalisée séparemment pour chaque station lorsque les effectifs étaient suffisants, c'est à dire pour les stations de Port Louis (n=181), Pigeon (n=74), Bouillante (n=103), Caye à Dupont (n=60), Gosier (n=49).

Le nombre de classes de taille a été établi à partir de la méthode de Sturges (1926), soit :

Nombre de classes de taille = 1 + (3,3*log n) avec n = nombre total d'individus dans l'échantillon.

Considérant le résultat calculé à partir de la station Gosier comme étant le plus limitatif du fait du plus petit nombre d'oursins, il a été choisi, pour représenter les oursins des 5 stations, 7 classes de taille (tableau XVIII).

Tableau XVIII-Calcul du nombre de classes de taille optimal pour chaque station

	Bouillante	Caye à Dupont	Port-Louis	Pigeon	Gosier
Nb individus	103	58	181	74	49
Nb classes	7,6 soit 8	6,8 soit 7	8,5 soit 8	7,2 soit 7	6,6 soit 7

Le nombre de sous-populations dans chaque station a été recherché grâce au logiciel FISAT II de la FAO. L'algorithme utilisé consiste à séparer la distribution des fréquences de taille en ses

composantes gaussiennes par une application du concept du maximum de vraisemblance sur 200 itérations. Pour les 5 stations prises en compte, une seule cohorte a pu être déterminée sur chacune d'elles. Les résultats sont présentés dans les figures 66 à 70.

La taille du mode identifié varie entre 4,1 cm et 7,1 cm selon la station. Pour expliquer cela, deux hypothèses peuvent être avancées : D'un côté, il est possible que les taux de croissance soient suffisemment différents d'une station à l'autre pour que cela se traduise par un décalage dans les modes alors même que les individus auraient été recrutés au même moment. D'un autre côté, les taux de croissance mensuelle pourraient être équivalents quelle que soit la station et donc la ressource alimentaire. Dans ce cas, à ces cohortes de taille pourraient correspondre plusieurs periodes annuelles de recrutement.

Les auteurs s'accordent sur le fait que la taille et l'âge de l'individu sont assez bien corrélés durant la première année de vie de l'oursin (Martin Moe, Ken Nedimyer, com.pers., 2010). Aussi, pour le présent travail, nous avançons l'hypothèse que la ressource alimentaire, malgré des profils algaux différents d'une station à l'autre (voir chapitre précédent), est suffisamment abondante pour ne pas engendrer de différentiel dans les taux de croissance des oursins Diadème.

Bouillante		
Moyenne	Ecart-type	Effectif
7,07	1,17	103

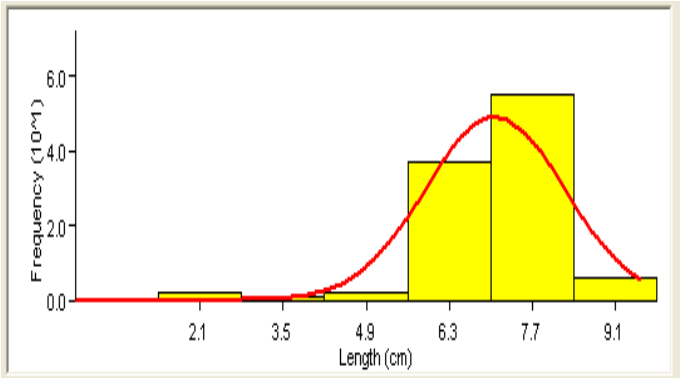


Figure 66- Isolement des cohortes de taille sur la station de Bouillante

Caye à Dupont		
Moyenne	Ecart-type	Effectif
4,06	1,49	60

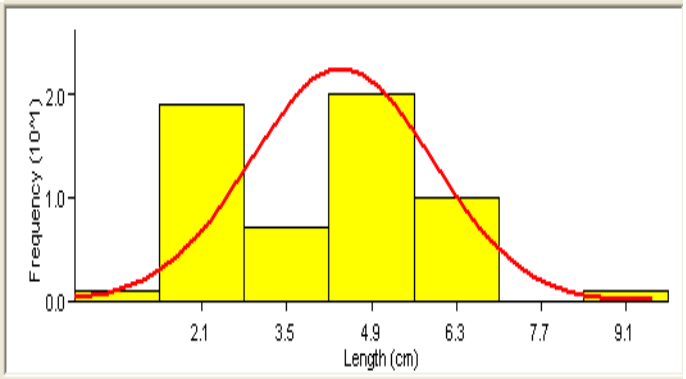


Figure 67-Isolement des cohortes de taille sur la station de Dupont

Port-Louis		
Moyenne	Ecart-type	Effectif
4,86	1,59	181

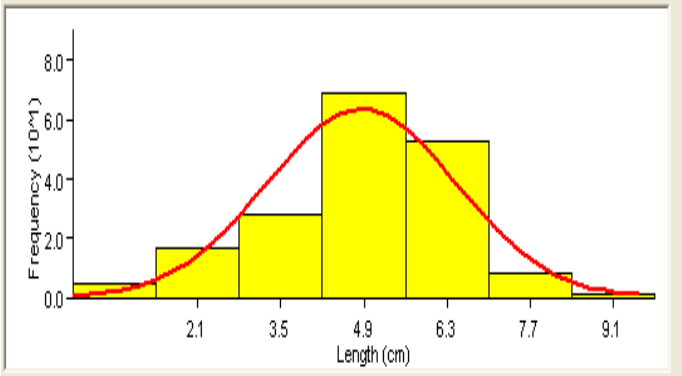


Figure 68-Isolement des cohortes de taille sur la station de Port Louis

Pigeon		
Moyenne	Ecart-type	Effectif
6,34	1,44	74

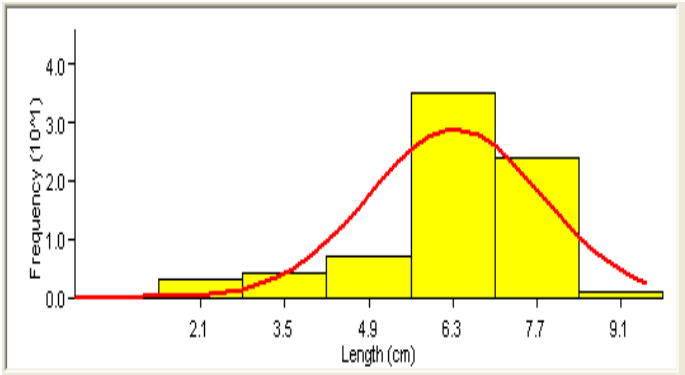


Figure 69-Isolement des cohortes de taille sur la station de Pigeon

Gosier		
Moyenne	Ecart-type	Effectif
5,1	1,67	49

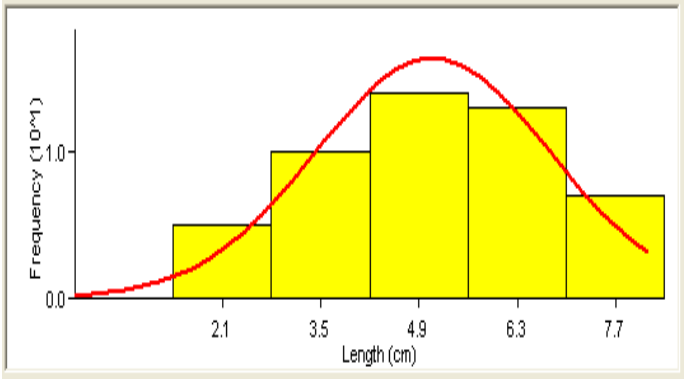


Figure 70-Isolement des cohortes de taille sur la station de Gosier

Le tableau XIX regroupe les principaux éléments connus concernant la croissance de l'oursin Diadème dans la Caraïbe. Ces éléments portent sur les taux de croissance des deux premières années. Aucun élément concernant les taux de croissance des classes d'âge ultérieures n'a pu être recensé dans la littérature. Cela s'explique sans doute par le fait que les classes d'âge 3 et 4 montrent des croissances très variables et fortement dépendantes des conditions de milieu.

Tableau XIX- connaissances actuelles sur la croissance de l'espèce *Diadema antillarum*

Classe d'âge (an)	Vitesse de croissance (cm/mois)	Taille de la classe d'âge (cm)	Références
1	0,32 à 0,35 0,35 à 0,46	1 à 3, max. 3,5	Lewis, 1966 ; Bauer, 1976, Idrisi et *al*., 2003 Martin Moe (com.pers.) en bassin
2	0,18 à 0,14	3 à 5, moy 5	Lewis, 1966 ; Bauer, 1976
3	?	?	
4		Max 10 cm	Lewis, 1966

À partir de ces éléments, et en émettant l'hypothèse d'un taux de croissance comparable pour tous les individus, une estimation de l'âge de chaque cohorte a été réalisée (tableau XX).

Les cohortes identifiées pourraient correspondre à des cohortes d'âge 2 à 3 ans. En appliquant les taux de croissance connus, et malgré les incertitudes liées aux taux de croissance au-delà de 2 ans, les cohortes identifiées auraient été recrutées entre août 2005 et novembre 2006.

Ces résultats appellent plusieurs remarques. D'une part, les recrutements auraient lieu selon deux pics saisonniers (juillet-août et novembre-décembre). Ces recrutements correspondraient à des pontes ayant eu lieu 4 à 8 semaines auparavant (Eckert, 1998 ; Bak, 1985 ; Moe, com. pers., 2010), soit une première période de ponte allant de juin à juillet et un deuxième pic de ponte allant de octobre à novembre. D'autre part, si on observe l'existence de pics réguliers de recrutement entre août 2005 et novembre 2006, ces recrutements ne concernent pas toutes les stations de manière homogène. En effet, chaque station ne serait concernée que par un pic de recrutement. Cela pourrait s'expliquer par le type de recrutement constaté pour cette espèce, qui n'est pas lié aux densités locales mais qui est issu des pontes d'autres populations situées en amont des stations par rapport aux courants qui les concernent (Karlson et Levitan, 1990).

Les observations effectuées sur les dates de ponte ou de maturation des gonades montrent une grande variabilité temporelle dans la Caraïbe. La ponte peut montrer un étalement sur l'année comme

observé aux Îles Vierges (Randall et *al.*, 1964) avec ou sans pic saisonnier comme observé à Curaçao (Randall et *al.*, 1964 et Bak, 1985) ou être saisonnière avec une ou deux périodes marquées hivernale (novembre à janvier) et estivale (mars à avril) comme observé aux Bermudes, en Floride, à la Barbade, Curaçao, Puerto Rico (Mortensen, 1931 *in* Randall et *al.*, 1964 ; Bauer, 1976 ; Lewis, 1966 ; Randall et *al.*, 1964 ; Bak, 1985). Les estimations concernant la présente étude correspondraient aux observations réalisées sur deux pics saisonniers quoique les périodes ne soient pas exactement celles qui ont été observées ailleurs.

Tableau XX- Estimation de la période de recrutement pour les deux cohortes de taille

Taux de croissance	mois	Estimation de la taille (cm)	Caye à Dupont	Gosier et Port Louis	Pigeon	Bouillante
Année 1	1	0,35	nov-06	juil-06	déc-05	août-05
0,35 cm/mois	2	0,7	déc-06	août-06	janv-06	sept-05
	3	1,05	janv-07	sept-06	févr-06	oct-05
	4	1,4	févr-07	oct-06	mars-06	nov-05
	5	1,75	mars-07	nov-06	avr-06	déc-05
	6	2,1	avr-07	déc-06	mai-06	janv-06
	7	2,45	mai-07	janv-07	juin-06	févr-06
	8	2,8	juin-07	févr-07	juil-06	mars-06
	9	3,15	juil-07	mars-07	août-06	avr-06
	10	3,5	août-07	avr-07	sept-06	mai-06
	11	3,85	sept-07	mai-07	oct-06	juin-06
	12	4,2	oct-07	juin-07	nov-06	juil-06
Année 2	1	4,4		juil-07	déc-06	août-06
0,18 cm/mois	2	4,6		août-07	janv-07	sept-06
	3	4,8		sept-07	févr-07	oct-06
	4	5		oct-07	mars-07	nov-06
	5	5,2			avr-07	déc-06
	6	5,4			mai-07	janv-07
	7	5,6			juin-07	févr-07
	8	5,8			juil-07	mars-07
	9	6			août-07	avr-07
	10	6,2			sept-07	mai-07
	11	6,4			oct-07	juin-07
	12	6,6				juil-07
Année 3	1	6,74				août-07
0,14 cm/mois	2	6,88				sept-07
	3	7,02				oct-07

Étude de la répartition des oursins Diadème et de leur comportement dans les stations étudiées

- **Présentation des résultats d'abondance numérique**

L'observation de la figure 71 montre que l'abondance des oursins est très variable entre les stations. Elle atteint son maximum à M_Fond Boucher_10 (3,18 individus.m$^{-2)}$ et à G_Port Louis_2 (1,8 individus.m^{-2}). La densité moyenne dans les stations situées à -10 m et entre -2 et -5 m est quasiment identique toutes îles confondues (0,49 ± 0,09 *vs* 0,5 ± 0,16 individus.m^{-2} en moyenne).

À l'échelle de la Guadeloupe la densité moyenne observée à -10 m est sensiblement inférieure à la densité moyenne observée entre -2 et -5 m (0,04 ± 0,03 vs 0,49 ± 0,09 individus.m^{-2}). En Guadeloupe, les densités varient de 0 à 1,8 individus.m^{-2}. En Martinique, elles varient de 0,13 à 3,18 individus.m^{-2}. À profondeur équivalente, la densité moyenne des oursins par station est nettement supérieure en Martinique (1,06 ± 0,47 individus.m^{-2} à -10 m de profondeur *vs* 0,04 ± 0,03 individus.m^{-2} en Guadeloupe et 0,03 ± 0,04 individus.m^{-2} à Saint Barthélémy).

Seules les données acquises dans le cadre de cette thèse (11 stations situées à petite profondeur en Guadeloupe) permettent de séparer les résultats de comptage à l'échelle des échantillons de 10 m². Aussi le détail des dénombrements par échantillon est présenté uniquement pour ces stations (figure 71).

Les résultats par échantillon de 10 m² montrent que la distribution spatiale au sein d'une zone restreinte peut être plus ou moins variable ; par exemple à Port Louis où l'on retrouve dans le même secteur la plus grande et la plus petite valeur d'abondance. Une analyse de variance de rangs de Kruskall- Wallis (p=0,05) montre que cette variation d'abondance entre les cinq échantillons d'une même station est supérieure à la variation d'abondance entre les stations.

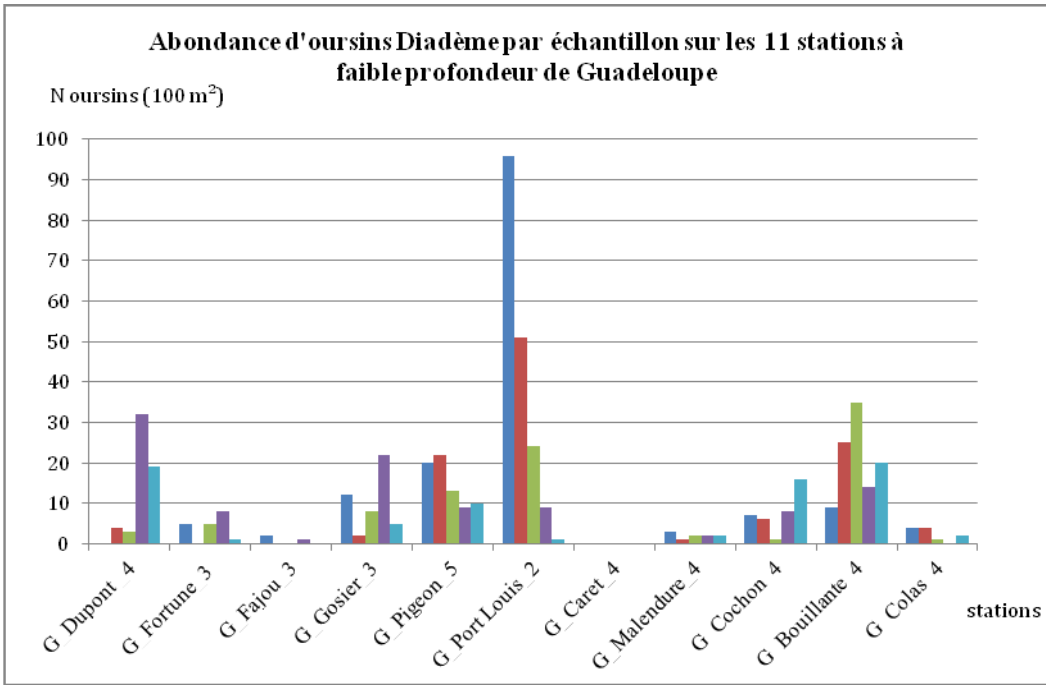


Figure 71-Résultat des estimations d'abondance par échantillon sur les stations à petite profondeur de Guadeloupe

- **Étude du comportement des oursins dans leur habitat**

Afin d'étudier le comportement des oursins dans leur habitat, des recherches de corrélations ont été menées (test de corrélation de rangs de Spearman) entre les variables qualifiant leur comportement (grégaire ou individuel, cryptique ou non cryptique) et plusieurs variables de leur environnement : le nombre d'oursins Diadème présents, le mode hydrodynamique, l'habitabilité estimée du substrat à l'égard des oursins et la biomasse des prédateurs d'oursins Diadème.

Compte tenu de l'importante variabilité dans la répartition des abondances au sein d'une même station, ces corrélations ont été recherchées au niveau des échantillons. Le tableau XXI présente les résultats des tests de corélation.

Il existe des corrélations inverses, statistiquement significatives, entre le nombre total d'oursins Diadème et le pourcentage de la population à adopter un comportement cryptique ($p < 0{,}001$; $r = -0{,}5$) et individuel ($p = 0{,}003$; $r = -0{,}43$). Autrement dit, plus les oursins sont nombreux, plus forte est la proportion de ces oursins à, d'une part, ne pas se cacher et, d'autre part, à adopter un comportement grégaire.

Tableau XXI-Résultat des tests de corrélation de rangs de Spearman à l'échelle des échantillons (avec DA : oursins Diadème)

Séries testées	**Echelle/jeu de données**	**p value**	**r**
Nombre de DA *versus* habitabilité	Stations/11 stations	0,676	-0,144
Nombre de DA *versus* habitabilité	Stations/ 22 stations	0,299	-0,231
Nombre de DA *versus* habitabilité	Echantillons/50 (tous sauf G_Caret_4) (50)	**0,05**	**0,367**
Nombre de DA *versus* mode hydrodynamique	Echantillons/50 (tous sauf G_Caret_4) (50)	**0,004**	**-0,402**
Nombre de DA *versus* % DA cryptiques[(1)]	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	**<0,001**	**-0,5**
Nombre de DA *versus* % DA individuels[(2)]	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	**0,003**	**-0,43**
% DA cryptiques *versus* %DA individuels[(2)]	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	**<0,001**	**0,314**
% DA cryptiques[(1)] *versus* habitabilité	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	0,449	-0,115
Nombre de DA cryptiques *versus* habitabilité	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	**0,025**	**0,318**
% DA cryptiques[(1)] *versus* mode hydrodynamique	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	0,975	0,005
Nombre de DA cryptiques *versus* mode hydrodynamique	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	**0,003**	**-0,41**
%DA cryptiques[(1)] *versus* biomasse de prédateurs	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	0,725	0,054
Nombre de DA cryptiques *versus* biomasse de prédateurs	Echantillons /Échantillons avec oursins (45)	0,802	

[(1)]Pourcentage d'oursins Diadème adoptant un comportement cryptique [(2)] Pourcentage d'oursins Diadème adoptant un comportement individuel (et non grégaire).

Des corrélations ont également été recherchées entre le comportement cryptique des oursins et d'autres variables de leur environnement susceptibles d'engendrer cette conduite (habitabilité, prédateurs, mode hydrodynamique). Il apparaît que la proportion d'oursins Diadème cryptiques n'est pas directement liée à l'habitabilité au niveau de l'échantillon (p = 0,449). Par contre, le nombre total d'oursins Diadème qui présente un comportement cryptique est significativement corrélé à cette habitabilité. Une interprétation peut être que plus le nombre de caches augmente plus le nombre d'oursins pouvant se cacher augmente. Cela traduit vraissemblablement la capacité de charge du milieu. Tant que des caches sont disponibles (ici évaluée par l'indicateur habitabilité), les oursins les occupent. Néanmoins, le nombre de caches étant limité dans certaines stations où les oursins dépassent

cette capacité de charge (sur les stations où l'habitabilité est faible), une proportion d'individus potentiellement importante, parfois plus importante que la proportion d'oursins cryptiques, peut être dans l'obligation d'adopter un comportement grégaire de protection et non cryptique, comme le montre la corrélation significative existant entre les pourcentages de la population à être à la fois grégaire et non cryptique ($p < 0,001$).

À l'inverse, pour les échantillons où la disponibilité des caches est supérieure à la quantité d'oursins présents, une partie des caches est encore disponible et tous les oursins présents sont cryptiques.

Une corrélation négative existe également entre le nombre d'oursins à adopter un comportement cryptique et le mode hydrodynamique ($p = 0,003$). Il est peu probable que les oursins montrent une tendance à sortir de leurs abris lorsque l'agitation de l'eau est très importante. En revanche, il est possible que le nombre total d'oursins présents, et par voie de conséquence le nombre d'oursins cryptiques, diminue lorsque le mode hydrodynamique augmente. Cette hypothèse semble être confirmée par les résultats du test de Spearman entre le nombre total d'oursins et le mode ($p = 0,004$; $r = - 0,402$).

La présence de prédateurs ne semble pas avoir d'effet sur le comportement des oursins que se soit en nombre total ($p = 0,802$) ou en pourcentage ($p = 0,725$).

Les recherches de corrélations entre la présence de caches et le nombre total d'oursins présents sur les stations suggèrent qu'à plus grande échelle (celle d'une station), la disponibilité des caches n'influence pas la présence des oursins dans les stations. En revanche, la présence de caches est signicativement liée au nombre d'oursins présents dans les échantillons, c'est-à-dire à une échelle plus petite. Cela semble indiquer que les oursins montrent une tendance à se regrouper au sein de chaque station, sur les portions d'habitats où les caches sont disponibles.

Miller *et al.* (2007) ont mis en avant un comportement de grégarité des juvéniles (diamètre inferieur à 20 mm) avec les adultes (diamètre > 49 mm). Ce comportement permettrait aux plus jeunes de se protéger des prédateurs grâce aux radioles des adultes. Un test de corrélation de Spearman a été réalisé entre les abondances du groupe de taille inferieur à 20 mm et superieur à 49 mm. Aucune corrélation significative entre les distributions des jeunes oursins et celle des adultes n'a pû être mise en évidence.

Sur le compartiment des poissons herbivores

En Guadeloupe, les comptages réalisés à petite profondeur montrent que les plus fortes biomasses sont localisées dans le Grand Cul-de-sac Marin et sur la côte Caraïbe, dans des zones protégées du Parc National de la Guadeloupe.

La comparaison des mesures de biomasse à même profondeur entre les trois îles étudiées indique que les biomasses présentes sur les stations étudiées en Martinique sont particulièrement faibles.

La comparaison entre deux estimateurs de la biomasse d'herbivores, que sont la biomasse totale et la biomasse pondérée par un coeficient lié au régime alimentaire, montre qu'il n'y a pas de différence significative entre ces deux variables. Cela est probablement dû à la faible biomasse des espèces omnivores sur les stations étudiées.

Sur le compartiment des oursins

Le compartiment des oursins est principalement représenté par les oursins Diadème dans les stations étudiées. Très peu d'individus d'autres espèces, potentiellement compétitrices pour la ressource, ont été rencontrés. Les comptages réalisés sur les stations sont en accord avec les données d'abondances relevées dans la littérature pour le bassin Caraïbe.

L'étude de leur comportement, à l'échelle des stations et des échantillons situés à petite profondeur en Guadeloupe, suggère que les oursins se regroupent sur les portions d'habitat où l'habitabilité est la plus importante. Dans ces zones, les oursins adoptent un comportement individuel et cryptique sans relation apparente avec d'autres facteurs que la disponibilité des caches. Lorsqu'ils doivent rester exposés par manque d'abri, ils adoptent un comportement grégaire et se regroupent en amas.

L'analyse des répartitions des tailles montre l'existence de deux principaux types de station : les stations ayant peu d'oursins, principalement de petite taille et les stations ayant un nombre élevé d'oursins, de toutes tailles.

L'étude des cohortes, réalisée sur les stations ayant un nombre suffisant d'oursins montre que chaque station est caractérisée par une répartition unimodale des tailles d'oursins et que ces modes varient d'une station à l'autre. À ces modes pourraient correspondre des cohortes d'âge différent dans l'hypothèse où les taux de croissance de l'oursin seraient identiques sur les stations étudiées. Si tel était le cas, ces cohortes seraient issues de recrutements différents, espacés de 6 mois.

COMPARTIMENT DES CARNIVORES-PREDATEURS DES OURSINS

Cinquante-deux espèces de poissons carnivores de premier ordre ou omnivores ont été observées dans les stations étudiées. Parmi ces espèces, 18 ont été considérées comme pouvant potentiellement se nourrir de *Diadema antillarum* (tableau XXII). Le tableau constituant l'annexe 10 présente les biomasses pour chacune de ces espèces dans chaque station étudiée.

Tableau XXII- Espèces susceptibles d'éxercer une pression de prédation sur *Diadema antillarum*.

Famille	espèce
Canthigasteridae	*Canthigaster rostrata*
Diodontidae	*Diodon holacanthus*
Labridae	*Bodianus rufus*
Labridae	*Halichoeres bivittatus*
Labridae	*Halichoeres garnoti*
Labridae	*Halichoeres poeyi*
Labridae	*Halichoeres radiatus*
Labridae	*Lachnolaimus maximus*
Labridae	*Thalassoma bifasciatum*
Monacanthidae	*Cantherhines pullus*
Ostraciontidae	*Lactophrys triqueter*
Haemulidae	*Haemulon flavolineatum*
Haemulidae	*Haemulon carbonarium*
Haemulidae	*Haemulon plumieri*
Haemulidae	*Haemulon sciurus*
Chaetodontidae	*Pomacanthus paru*
Serranidae	*Serranus tigrinus*
Sparidae	*Calamus calamus*

REPARTITION DES BIOMASSES DE POISSONS PREDATEURS AUTOUR DE LA GUADELOUPE DANS LES STATIONS SITUEES A PETITE PROFONDEUR

La figure 72 présente la répartition de l'abondance des poissons prédateurs potentiels des oursins par espèce dans les stations étudiées en Guadeloupe à faible profondeur.

À l'exception de la station de Malendure (G_Malendure_4), la biomasse des poissons susceptibles de consommer des oursins Diadème varie entre 215 g.300 m^{-2} et 1305 g.300 m^{-2} par station. La biomasse très élevée présente à Malendure (plus de 7000 g.300 m^{-2}) est due au passage d'un banc important *d'Haemulon sciurus* le jour du comptage.

On n'observe pas de différence majeure d'une région à l'autre de la Guadeloupe mais d'importants écarts d'une station à l'autre. En dehors de la station de Malendure, quatre stations dépassent le seuil de 1000 g.300 m^{-2} : G_Dupont, G_Caret, G_Port Louis et G_Pigeon.

Seize espèces potentiellement prédatrices d'oursins ont été observées sur les stations à petite profondeur. Leur biomasse varie fortement d'une station à l'autre. On remarque que les deux stations disposant des plus fortes biomasses sont également dotées du nombre d'espèces le plus important : 9 espèces à G_Pigeon et 12 espèces à G_Malendure (figure 72). Certaines stations sont caractérisées par des biomasses moyennes à élevées (superieures à 1000g.300 m^{-2}) et présentent une diversité spécifique faible en prédateurs ou une dominance pondérale d'une ou deux espèces. C'est le cas de G_Dupont, qui est dominée en abondance par *Halichoeres garnoti* et de G_Port Louis qui est dominée par *Halichoeres bivittatus* et *Thalassoma bifasciatum*.

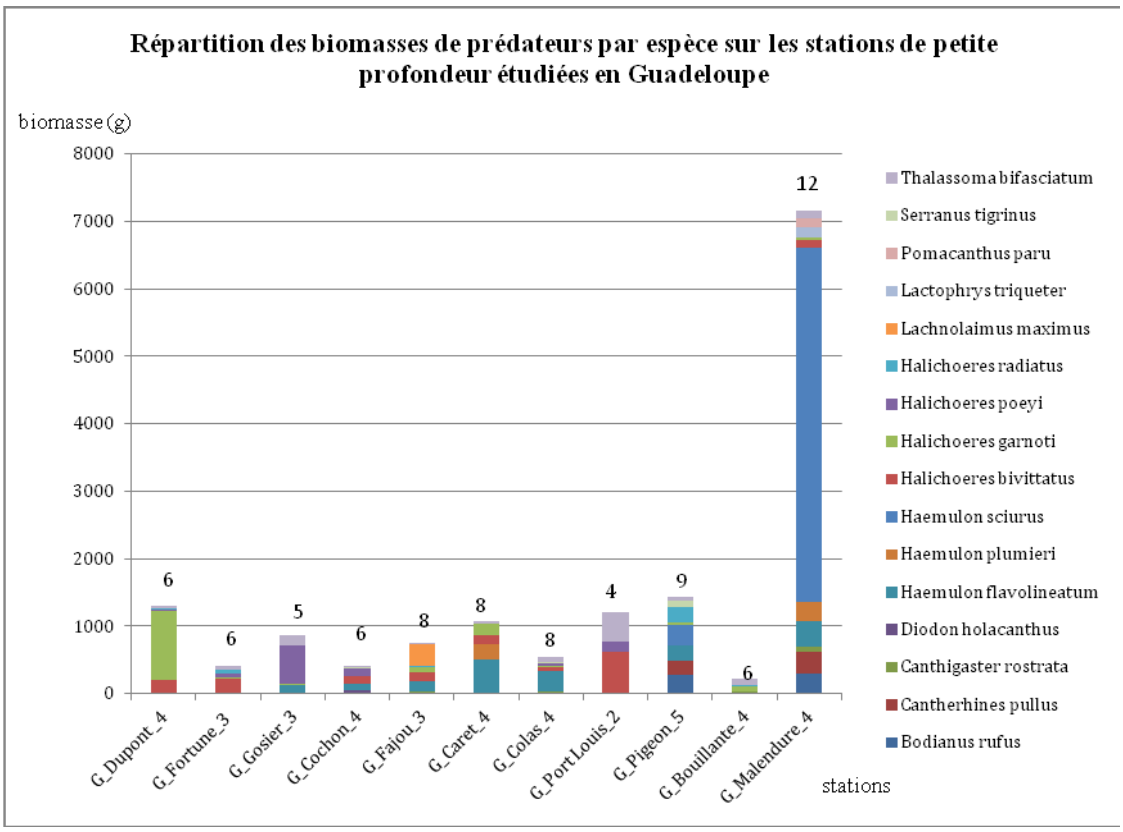


Figure 72-Biomasses des poissons prédateurs sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe par espèce observées en octobre 2007. Indication du nombre d'espèces total sur chaque station.

REPARTITION DES BIOMASSES DE POISSONS PREDATEURS A -10M SUR LES STATIONS DE GUADELOUPE ET DES PETITES ANTILLES

La figure 73 présente les biomasses d'espèces potentiellement prédatrices d'oursins Diadème par espèce présentes dans les stations étudiées à -10 m de profondeur. Toutes localisations confondues, celles-ci varient entre 4,7 g et 5161 g.300 m^{-2}.

Dans les stations de Guadeloupe, la biomasse moyenne est de 1816 g.300 m^{-2} avec les plus fortes biomasses observées à la passe à Colas (3640 g.300 m^{-2}) et les plus faibles à port Louis (460 g.300 m^{-2}). Ces biomasses sont du même ordre de grandeur que celles qui ont été observées à plus petite profondeur. En revanche, pour une même zone récifale, on peut observer des variations importantes. C'est notamment le cas de Port-Louis où la biomasse de prédateurs à - 10 m est faible (460 g) alors qu'elle est élevée à - 3 m (1196 g) et également pour le secteur de Fajou et de la passe à Colas où, inversement, les biomasses de prédateurs sont plus élevées à -10 m (respectivement 1681 g et 3641 g.300 m^{-2}) qu'à -3 m (respectivement 546g et 749 g.300 m^{-2}).

Les biomasses observées à Saint-Barthélemy sont situées entre 1000 et 1800 g.300 m^{-2}.

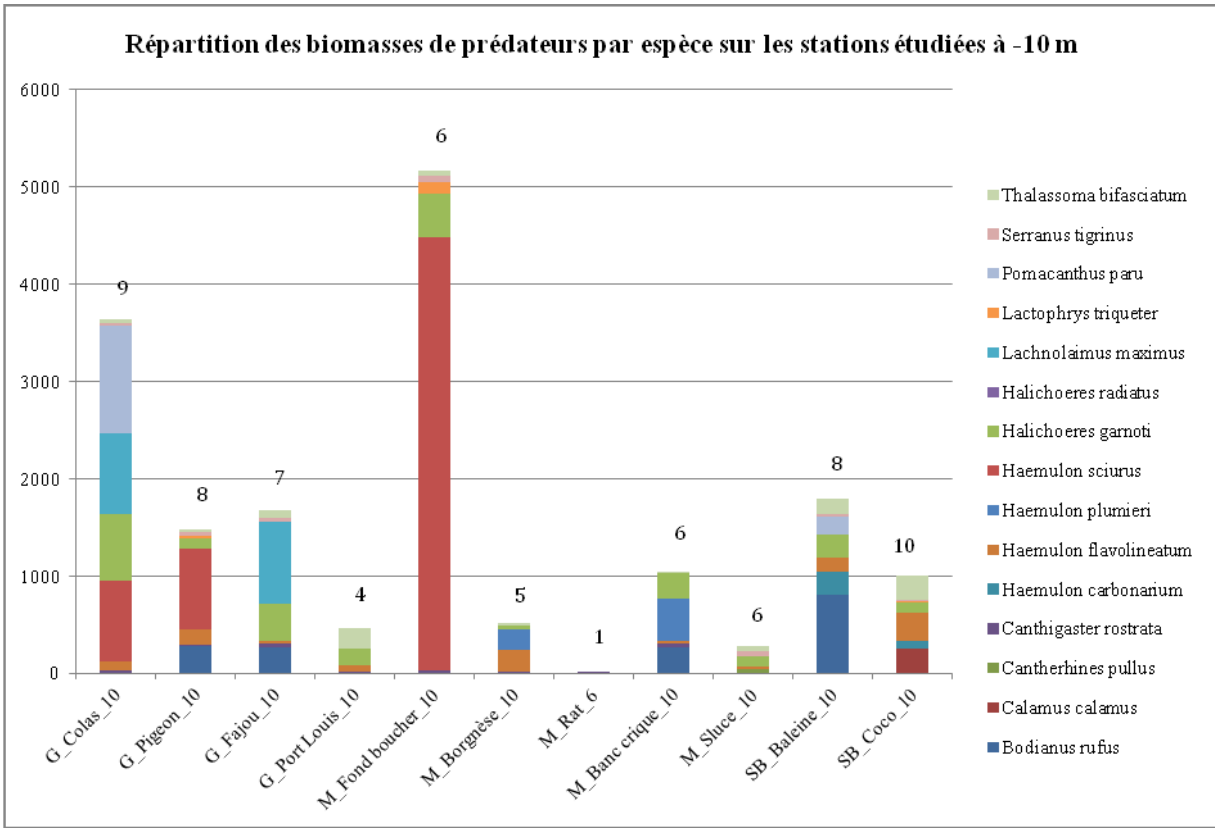


Figure 73-Biomasses des poissons prédateurs sur les stations à -10m de Guadeloupe par espèce observées en octobre 2007. Indication du nombre d'espèces total sur chaque station.

À l'instar des biomasses observées pour les poissons herbivores, les biomasses de prédateurs d'oursins en Martinique sont faibles si l'on exclut la station de Fond Boucher (450 g.300 m^{-2} en moyenne). Cette station est en effet caractérisée par une biomasse élevée (5161 g.300 m^{-2}) en raison du passage d'un banc de *Haemulon sciurus* sur la station lors du comptage. Sept familles de prédateurs potentiels ont été observées. Quinze espèces ont été observées dans les stations. On observe une répartition plus équitable des biomasses spécifiques à l'exception de la station de Fond Boucher en Martinique (M_Fondboucher_10) où *Haemulon sciurus* domine pondéralement. Un test de comparaison de distribution de Mann-Withney montre que les biomasses aux deux profondeurs toutes îles confondues ne sont pas significativement différentes à $p<0,05$. (p-value = 0,69).

CONCLUSIONS

Deux familles de poissons potentiellement prédatrices dominent ce groupe fonctionnel : les Haemulidae et les Labridae. Les biomasses observées vont de 215g à 1305 g.300 m^{-2} dans les stations de petites profondeurs de Guadeloupe et de 4,7 à 5161 g.300 m^{-2} dans les stations à situées à -10 m sur

l'ensemble des stations étudiées. L'impact de ces prédateurs sur les oursins Diadèmes sera traité dans le chapitre suivant.

Chapitre 4 : étude des relations entre les compartiments herbivores et algaux

RECHERCHE DES FACTEURS STRUCTURANTS DE L'ABONDANCE ALGALE SUR LES SITES ETUDIES

Afin d'étudier l'impact de différents facteurs biotiques et abiotiques sur l'abondance des différentes catégories algales dans les stations étudiées, plusieurs analyses des redondances (RDA) ont été réalisées entre les matrices d'abondance algale et des matrices de facteurs susceptibles d'expliquer la répartition de ces abondances.

Les analyses ont été conduites à trois niveaux :

- à l'échelle des transect-échantillons de Guadeloupe (55 échantillons répartis sur les 11 stations étudiées à petite profondeur),
- à l'échelle des stations de Guadeloupe (11 stations étudiées à petite profondeur en Guadeloupe et 15 stations de profondeur variable en Guadeloupe) et
- à l'échelle des petites Antilles (22 stations réparties sur les îles de Guadeloupe, Martinique et Saint Barthélémy).

Les analyses des redondances ont été réalisées sur 2 matrices d'abondance algale selon la disponibilité des données à chaque échelle :

- matrice 1 : recouvrement algal plan;

- matrice 2 : recouvrement algal corrigé par la hauteur des plants ;

Le tableau XXIII synthétise l'ensemble des matrices d'abondance algale utilisées ainsi que les différentes variables explicatives testées dans le cadre de ces analyses :

Tableau XXIII- Synthèse des matrices utilisées pour les analyses de redondances sur l'abondance algale

Jeu de données	11 stations de Guadeloupe (1 profondeur)	15 stations de Guadeloupe (deux profondeurs)	55 échantillons de Guadeloupe (11 stations*5 échantillons) – 1 profondeur	22 stations (Guadeloupe, Martinique, Saint Barthélémy)-deux profondeurs
Matrices d'abondance algale à expliquer	Matrice 1, 2	Matrice 1	Matrice 1, 2	Matrice 1
Variables explicatives testées	-Nombre d'oursins Diadème (NDA) ou Indice d'herbivorie (IDA) -Biomasse des poissons herbivores - Mode calme, battu, semi battu -transparence -Indice de pollution	- Nombre d'oursins Diadème (NDA) -Biomasse des poissons herbivores - Mode calme, battu, semi battu -transparence -Indice de pollution -profondeur	-Nombre d'oursins Diadème (NDA) ou Indice d'herbivorie (IDA) -Biomasse poissons herbivores - Mode calme, battu, semi battu -transparence -Indice de pollution	- Nombre d'oursins Diadème (NDA) -profondeur -Biomasse poissons herbivores - Mode calme, battu, semi battu -transparence -Indice de pollution

Analyse des facteurs à l'échelle de l'île de la Guadeloupe (inter-stations)

La recherche des facteurs pouvant influencer l'abondance algale (estimée par le recouvrement) entre les 15 stations de Guadeloupe (toutes profondeurs confondues) a été réalisée sur la matrice de recouvrement plan des algues (la seule disponible à cette échelle). Huit facteurs explicatifs ont été testés : l'indice de pollution sur les stations, la transparence de l'eau, les modes hydrodynamiques calme, battu et semi battu, la biomasse de poissons herbivores, le nombre d'oursins Diadème, la profondeur. Le nombre d'oursins Diadème est testé alternativement à l'indice de pâturage par les oursins Diadème (IDA). Les résultats concernant ces deux variables sont identiques.

Les résultats de l'analyse réalisée sont résumés dans le tableau XXIV.

Une analyse a également été réalisée sur les données d'abondance des stations de petite profondeur seulement (11 stations). Les résultats de cette analyse ne sont pas détaillés ci-dessous mais sont présentés en annexe (Annexe 11).

Les résultats de l'analyse réalisée sur les données d'abondance sur les 15 stations de Guadeloupe montrent que les deux premiers axes factoriels expliquent 38 % de la variance totale de l'analyse (dont 22 % pour le premier axe).

L'ensemble des variables considérées pour l'analyse explique 66 % de la variance des données d'abondance et les trois variables significatives (mode, biomasse de poissons herbivores, profondeur) expliquent 55 % de cette variance. La pollution peut être considérée comme marginalement significative. L'axe 1 est principalement expliqué par la biomasse des poissons herbivores ($r = 0,72$). Le test par permutations n'est pas significatif pour le premier axe mais l'analyse globale est significative.

Deux variables environnementales montrent un effet significatif sur les recouvrements algaux : le mode hydrodynamique et la profondeur. Sur les 11 stations à petite profondeur, seul le mode hydrodynamique montre un effet significatif (annexe 11).

Tableau XXIV-Résultat des analyses canoniques des redondances réalisée sur les 15 stations peu profondes de Guadeloupe : p-value

Matrice d'abondance macroalgale / Facteurs de l'environnement	Matrice 1 1 dimension p-value
Indice de pollution	0,084 (marginalement significatif)
Transparence	ns
Mode hydrodynamique Calme	**0,02**
Biomasse de Poissons herbivores	**0,002**
Indice de pâturage par les oursins Diadème	ns
Mode hydrodynamique Battu	ns
Profondeur	**0,033**
Résultats globaux : Variance expliquée par les variables sélectionnées (p<0,05) variance expliquée par Axe 1 variance expliquée par Axe 2	 55% 22% 16%

L'observation de la projection des groupes taxinomiques algaux sur le plan factoriel composé par les premiers axes canoniques montre que les fortes abondances de Chlorophytes calcaires, de Cyanobactéries et de Mélobésiées sont particulierement liées au mode hydrodynamique et montrent une opposition au mode calme. Ce résultat corrobore le lien préssenti entre la présence des algues vertes calcaires et le mode battu (chapitre précédent) (figure 74). Le lien avec les Mélobésiées, également confirmé par une recherche de corrélation entre les deux facteurs (p = 0,05), a déjà été décrit par Littler et Littler (1985). Il n'est cependant pas apparent lorsque seules les stations de petite profondeur sont considérées. L'abondance des autres catégories d'Algues semble moins sensible aux variations du mode hydrodyamique.

La profondeur a également un rôle significatif sur les abondances algales, lorsque l'analyse porte sur les stations étudiées aux deux strates de profondeur. Les Chlorophytes calcaires, les Mélobésiées et les Cyanobactéries sont liées aux petites profondeurs. Ces résultats confirment les tests de comparaison précédemment réalisés entre catégories d'abondances algales aux deux strates de profondeurs, toutes îles confondues, pour les Mélobésiées et les Cyanobactéries. Ces résultats

confirment aussi par défaut l'absence de lien entre la profondeur ou le mode hydrodynamique et le recouvrement en Ochrophytes et gazon algal.

Les biomasses des poissons herbivores s'opposent aux fortes abondances de macroalgues et plus particulièrement les Rhodophytes, Rhodophytes calcaires et Chlorophytes. En revanche, la biomasse des poissons herbivores montre un lien positif avec les recouvrements de gazon algal.

Cyanobactéries, algues Chlorophytes calcaires et Mélobésiées semblent être indépendantes de la biomasse de poissons herbivores. Ces résultats sont confirmés par l'analyse portant sur les 11 stations à petite profondeur (annexe 11).

A contrario, la biomasse des poissons herbivores montre une corrélation étroite avec les recouvrements importants de gazon algal aux deux profondeurs, et avec les Mélobésiées aux petites profondeurs.

L'indice de pollution contribue de manière marginalement significative aux abondances algales ($p = 0,08$). On peut en effet observer une tendance indiquant l'effet de ce facteur sur la répartition des abondances algales lorsque toutes les stations de Guadeloupe sont prises en considération. L'indice de pollution tend à être positivement lié à l'abondance des Chlorophytes et des Cyanobactéries. On retrouve, avec les indices d'abondance algale, la relation pressentie entre la pollution et la présence d'espèces de Chlorophytes molles, déjà observée dans les analyses portant sur les données de présence-absence. La projection des recouvrements algaux sur les axes canoniques indique également que les recouvrements importants de gazon algal sont opposés aux fortes pollutions.

La projection des stations sur le premier axe canonique (principalement lié au facteur relatif à la biomasse des poissons herbivores) permet de différencier deux groupes de stations : les stations dans lesquelles la biomasse de poissons herbivores a un impact significatif sur l'abondance algale (G_Fajou_10, G_Pigeon_10 et G_Plouis_10, G_Fajou_3 avec, dans une moindre mesure, G_Pigeon_5) et les stations sur lesquelles le pâturage exercé par les poissons n'a pas d'effet notable sur l'abondance des algues (G_Dupont_4, G_Caret_4, G_Plouis_2, G_Cochon_4, G_Colas_4, G_Fortune_5 ,G_Gosier_3). Pour ces sept stations, la pollution a un rôle positif significatif sur l'abondance des algues.

Enfin, les résultats globaux des analyses réalisées sur les matrices de recouvrement plan et de recouvrement corrigé des algues montrent qu'à cette échelle, le taux de variance expliqué par les analyses est légèrement meilleur lorsqu'on travaille avec un descripteur de l'abondance des algues qui tient compte de leurs deux dimensions dans l'espace. Cependant, l'utilisation de l'un ou l'autre indice de recouvrement ne modifie pas la contribution des variables testées. Ces résultats rejoignent l'étude comparée des deux types de recouvrements algaux, dans laquelle il avait été démontré que l'apport d'une deuxième dimension dans l'estimation de l'abondance des macroalgues était de faible importance (chapitre précédent).

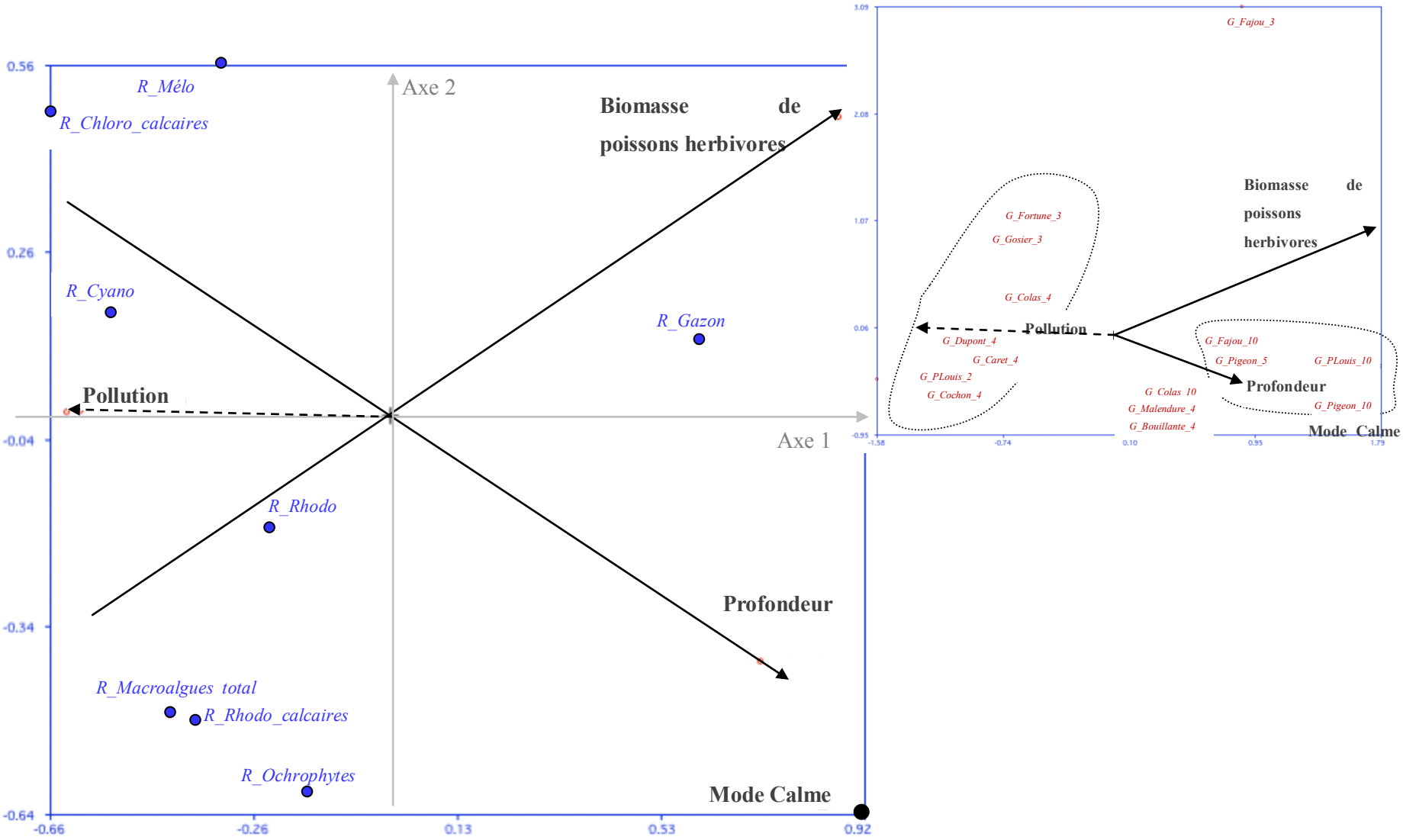


Figure 74- Projection des recouvrements algaux des 15 stations de Guadeloupe sur les axes canoniques et projection des stations (encart)

Analyse des facteurs à l'échelle des stations (intra-stations)

Des analyses ont ensuite été réalisées à une plus petite échelle que les stations, en isolant les données d'abondance algale et les valeurs prises par les variables testées dans chaque transect-échantillon des 11 stations étudiées à petite profondeur en Guadeloupe (les données par échantillon n'étant pas disponibles pour les stations situées à -10 m). L'intérêt de ces analyses réside d'une part, dans l'augmentation de la puissance des tests statistiques par la multiplication du nombre d'échantillons traités (55 *versus* 11 ou 15) et d'autre part, dans le changement d'échelle de réflexion. Le tableau XXV synthétise les résultats des analyses de redondance ainsi réalisées.

Tableau XXV-Résultats des analyses canoniques de redondances réalisées sur les 55 échantillons de petite profondeur de Guadeloupe

Matrices macroalgales testées / Variables	Matrice 1 1 dimension	Matrice 2 2 dimensions
Indice de pollution	**0,008**	**0,001**
Transparence	**0,001**	**0,005**
Mode Calme	**0,001**	**0,001**
Biomasse de Poissons herbivores	0,156 marginalement significatif	0,116 marginalement significatif
Indice de pâturage par les oursins Diadème (IDA)	**0,052**	**0,056**
Mode Battu	**0,039**	0,087 marginalement significatif
Résultats globaux : variance expliquée par les variables testées Variance expliquée par les variables sélectionnées ($p<0,05$) variance expliquée par Axe 1 variance expliquée par Axe 2	 39% 37% 20,2% 10,4%	 36% 38% 20,4% 9,1%

Les analyses réalisées à partir des matrices de recouvrements algaux ou de recouvrements algaux corrigés par la hauteur des plants présentent des résultats quasiment identiques à la fois en termes de variance totale expliquée par les variables explicatives entrées dans l'analyse (entre 39 et 36

%), et en termes d'identification des variables ayant une influence significative sur la structure des données d'abondance algale. Cela rejoint les résultats des analyses réalisées à l'échelle des stations. Tous les tests globaux par permutation sur la signification des analyses et des premiers axes sont significatifs.

Les résultats de l'analyse sur les recouvrements algaux non corrigés (matrice 1) sont discutés. La figure 75 illustre la projection des catégories algales sur les axes canoniques et le tableau XXVI présente les coefficients canoniques de chaque variable significative.

Les deux premiers axes factoriels expliquent respectivement 20,2 % et 10,4 % de la variance totale. Le premier axe est surtout défini par la pollution (r = 0,6), le taux de pâturage des oursins et la transparence de l'eau (r = -0,6). Le deuxième axe est défini par les modes hydrodynamiques calme (r = 0,7) et battu (r = -0,8). Cinq variables ont une influence significative sur la matrice d'abondance des algues et expliquent 37 % de la variance contenue dans la matrice : les modes hydrodynamiques calme et battu, la transparence de l'eau, la pollution et l'indice de pâturage par les oursins Diadème (Indice DA).

Les deux variables concernant le nombre d'oursins Diadème et l'indice de pâturage par les oursins Diadème (IDA) qui fait intervenir la taille des oursins, ont été utilisées alternativement dans les matrices explicatives. L'utilisation des deux variables fournit les mêmes résultats.

Tableau XXVI-Résultats de l'analyse canonique des redondances sur les données d'abondance des macroalgues sur les stations à petite profondeur de Guadeloupe, à l'échelle des stations : coefficients canoniques des variables significatives

Variables explicatives	Coefficients canoniques	
	Axe 1	Axe 2
Indice de pollution	0,61	-0,11
Transparence	-0,58	-0,08
Mode Calme	-0,6	0,71
Indice de pâturage par les oursins Diadème (IDA)	-0,43	0,00
Mode Battu	0,26	-0,84

Le mode hydrodynamique, de la même manière que pour l'analyse réalisée sur les abondances à plus grande échelle (entre les stations), a une influence significative sur la répartition quantitative des algues. L'observation du graphe montre que l'abondance des Chlorophytes calcaires est plus importante en milieu battu. Des tests de corrélation de rangs de Spearman entre les catégories algales

et le mode hydrodynamique montrent que ce dernier a un effet positif sur les abondances de Chlorophytes calcaires (p-value < 0,001), des Cyanobactéries (p-value = 0,022) et des Mélobesiées (p-value = 0,05).

La transparence de l'eau participe à l'explication de la variance de manière statistiquement significative, contrairement à l'analyse précédente. Cette différence peut être due à une augmentation de la puissance du test avec le nombre plus important d'échantillons. La projection des catégories d'algues montre que la transparence de l'eau a un impact positif sur les recouvrements de mélobésiées et de gazon algal et un impact négatif sur les recouvrements de Chlorophytes molles et de cyanobactéries.

L'influence des oursins est significative (IDA) sur les peuplements algaux à cette échelle d'analyse (transect-échantillons) contrairement à l'analyse précédente réalisée à l'échelle des stations. Deux hypothèses peuvent être avancées. Tout d'abord, cela peut s'expliquer par l'augmentation de la puissance statistique de l'analyse réalisée (55 stations *versus* 11 ou 15). Ensuite, cela peut aussi traduire un impact différent des oursins selon l'échelle considérée dans les analyses. Cette possibilité sera discutée ultérieurement.

L'observation du graphique (figure 75) montre une opposition entre les recouvrements importants en Chlorophytes calcifiées et en Cyanobactéries et les abondances élevées d'oursins.

A l'instar des poissons herbivores, les oursins sont plus nombreux dans les secteurs où les recouvrements par le gazon algal et les Mélobésiées sont élevés et semblent indifférents à la présence des autres catégories macroalgales.

L'indice de pollution affecté à chaque station montre ici un lien significatif avec la répartition des abondances algales. Ce résultat confirme la tendance observée dans l'analyse à l'échelle des stations de Guadeloupe concernant le lien positif existant entre les Chlorophytes, les Cyanobactéries et l'indice de pollution. Les Chlorophytes calcaires présentent également au niveau des stations un lien positif avec l'indice de pollution. Dans cette dernière analyse, il apparaît également une opposition entre l'indice de pollution et les recouvrements élevés en gazon algal et en Mélobésiées.

.

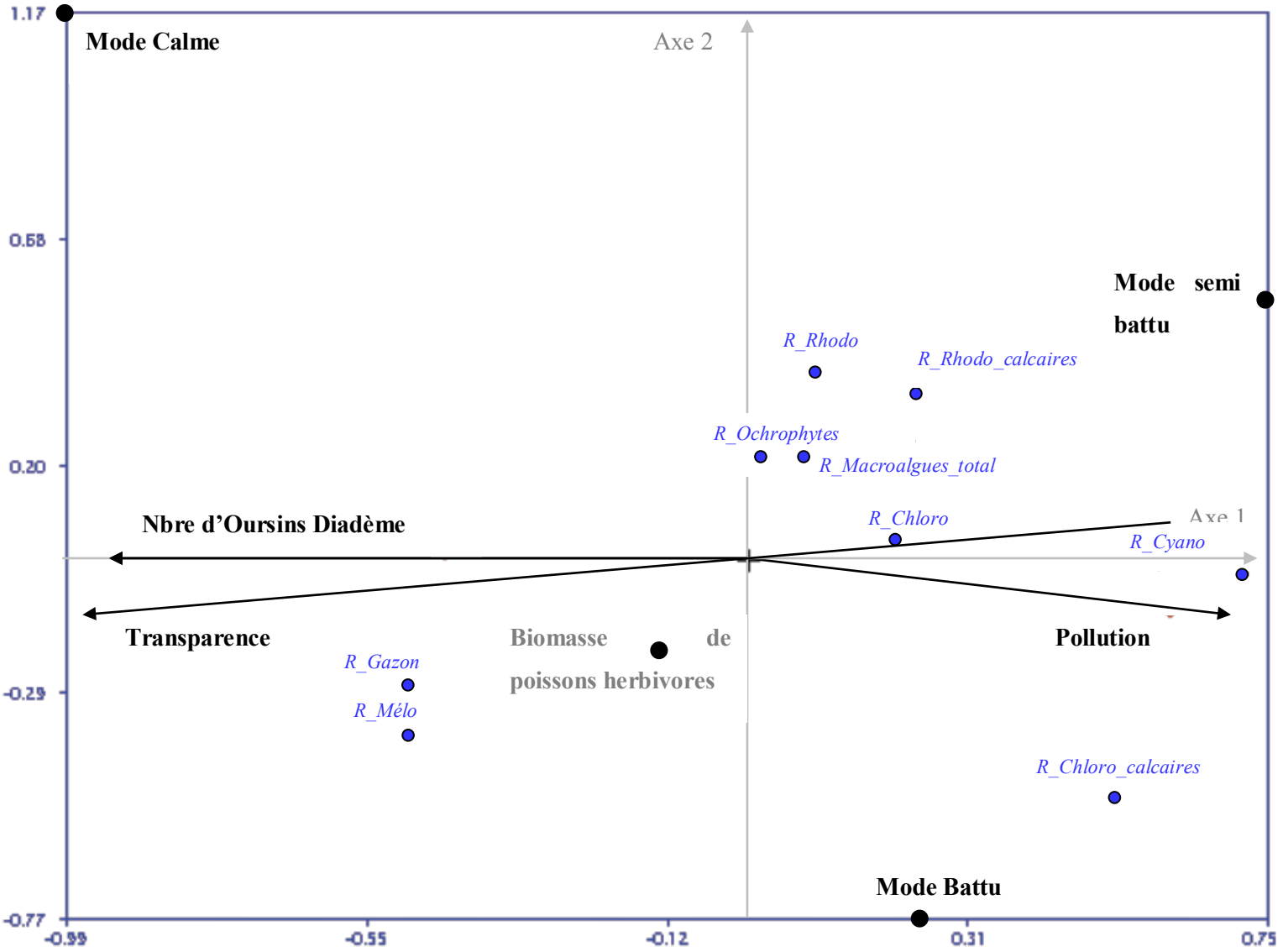


Figure 75-Projection des résultats de l'analyse canonique portant sur les 55 échantillons de Guadeloupe (recouvrement plan)

RECHERCHE DES FACTEURS DE REGULATION DE L'ABONDANCE ALGALE A L'ECHELLE DES PETITES ANTILLES

Afin d'identifier les facteurs régulant l'abondance algale à l'échelle de l'Arc antillais, une analyse canonique des redondances a été réalisée entre la matrice des abondances de macroalgues mesurées sur les 22 stations étudiées à l'échelle des Petites Antilles et une matrice de variables explicatives. Les résultats de l'analyse sont présentés dans le tableau XXVII.

Tableau XXVII- Résultats de l'analyse canonique des redondances réalisées sur les données d'abondance algale des 22 stations (Martinique, Guadeloupe, Saint Barthélemy).

Matrice d'abondance macro algale testée / Variables	Matrice 1 1 dimension/ typologie taxinomique p-value
Indice de pollution	**0,001**
Transparence de l'eau	0,064 marginalement significatif.
Mode hydrodynamique calme	**0,018**
Biomasse de poissons herbivores	ns
Nombre d'oursins Diadème	ns
Profondeur	**0,004**
Mode battu	ns
Résultats globaux : variance expliquée par les variables testées Variance expliquée par les variables sélectionnées (p<0,05) variance expliquée par Axe 1 variance expliquée par Axe 2	 60% 46% 21,4% 13,5%

La figure 76 présente la projection des abondances algales et des variables significatives sur les premiers axes canoniques. Le test sur le premier axe et le test global sont significatifs.

Les variables testées expliquent 57 % de la variance du tableau de données. Le premier axe canonique, qui rassemble 21,4 % de cette variance, est principalement expliqué par la profondeur (r = - 0,59) et la transparence de l'eau (r = - 0,6), l'axe 2 par l'indice de pollution (r = 0,65).

De la même manière qu'à l'échelle des stations de Guadeloupe, le mode hydrodynamique calme (p = 0,02) et la profondeur (p = 0,004) participent de manière significative à l'explication de la variance. A cette échelle, l'indice de pollution (p = 0,001) et la transparence de l'eau (p = 0,06), déjà apparues comme étant significatives à l'échelle des échantillons, sont également significatives à cette échelle. Des tests de corrélation de rangs de Spearman entre les recouvrements algaux et le mode hydrodynamique montre que sont opposés au centroïde « mode calme » les Mélobésiées, les Cyanobactéries et les Chlorophytes calcaires (p-value respectivement de 0,016 ; < 0,0001 ; 0,002), à l'instar des deux analyses précédentes. Ces résultats confirment ceux des analyses réalisées à l'échelle de la Guadeloupe.

De la même manière que pour les stations de Guadeloupe uniquement, les résultats de cette analyse confirment l'effet de la profondeur sur les abondances des mêmes catégories algales : les Cyanobactéries, les Algues calcifiées et également les Rhodophytes sont surtout présentes à petite profondeur.

La transparence de l'eau contribue de manière marginale à l'explication de la variance dans cette analyse (p = 0,06). Elle s'oppose surtout aux macroalgues calcaires, alors que le gazon algal et les Ochrophytes sont plus abondants en eau claire.

L'indice de pollution montre ici un lien significatif avec la répartition des abondances algales. Ce lien concerne les Chlorophytes molles, comme dans les précédentes analyses, mais aussi les Chlorophytes calcifiées. Ce dernier groupe n'était pas apparu comme ayant un lien déterminant avec l'indice de pollution dans les précédentes analyses.

Contrairement aux résultats de l'analyse réalisée sur les stations de Guadeloupe, la biomasse des poissons herbivores n'a pas d'effet significatif sur la répartition spatiale des abondances algales lorsque les stations de Martinique et Saint-Barthélemy sont prises en compte.

A l'instar de l'analyse portant sur l'étude des abondances algales à l'échelle des stations de Guadeloupe, les oursins Diadème n'ont pas d'influence significative sur les abondances algales à l'échelle de l'ensemble des stations étudiées sur l'arc antillais.

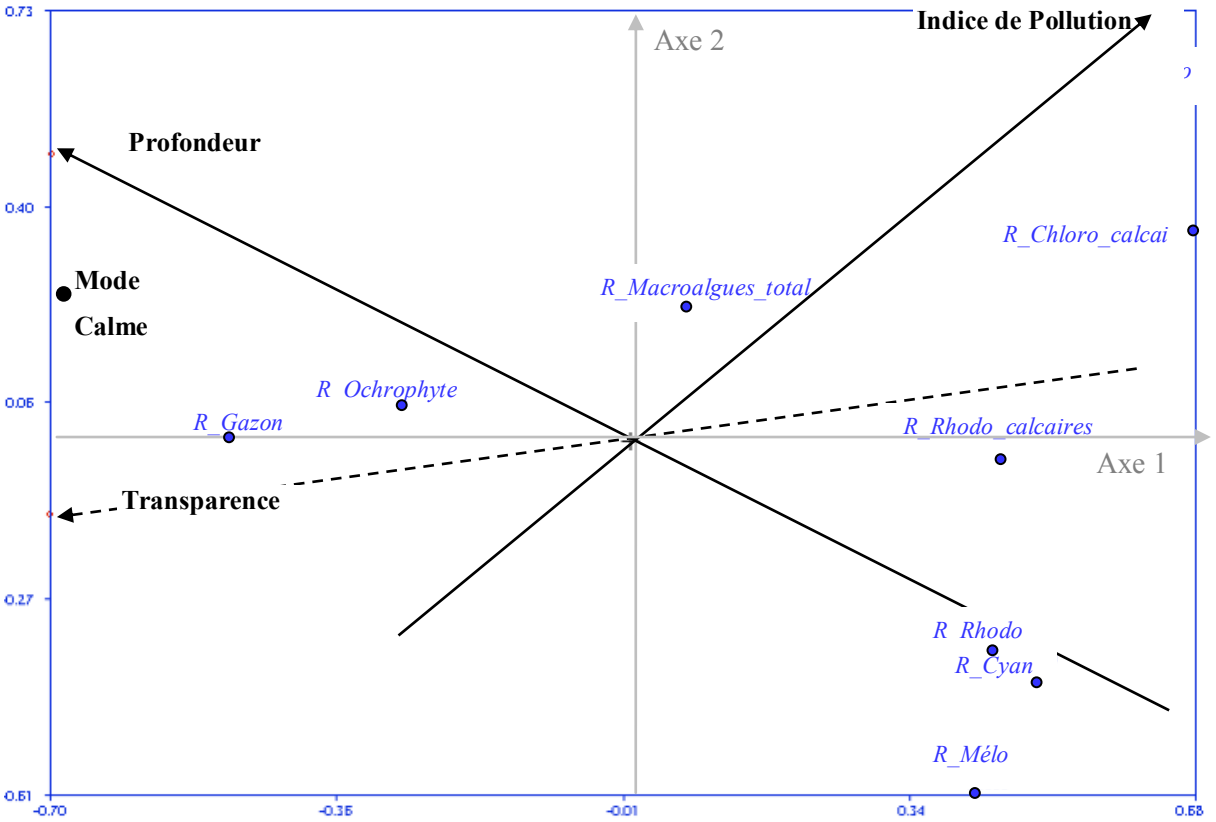


Figure 76 - Résultats de l'analyse canonique réalisée sur 22 stations (recouvrement algal à une dimension)

CONCLUSIONS

Les analyses canoniques réalisées sur les différents jeux de données concernant les abondances algales, permettent de tirer plusieurs conclusions et d'émettre des hypothèses.

D'un point de vue méthodologique tout d'abord, ces analyses confirment l'absence d'intérêt d'utiliser comme estimateur de l'abondance macroalgale, un recouvrement qui tiendrait compte d'une deuxième dimension. Ensuite, l'utilisation d'un indice de pâturage par les oursins Diadème, tenant compte du nombre et de la taille des individus, sur les stations, n'apporte pas d'informations supplémentaires. Ce point sera discuté ultérieurement.

Ces analyses ont également permis d'identifier les facteurs de l'environnement qui agissent sur les abondances de macroalgues sur les stations étudiées :

- les analyses réalisées ont permis d'identifier quatre facteurs de l'environnement ayant un impact sur les recouvrements algaux : le mode hydrodynamique, la profondeur, la transparence de l'eau, la pollution ;

- Les deux guildes d'herbivores étudiées semblent avoir un impact différent sur le peuplement algal de Guadeloupe, les oursins ont une influence significative à petite échelle (inférieure à l'échelle d'une station) et les poissons une action à l'échelle des stations. À l'échelle de la Guadeloupe, seule l'action des poissons herbivores à un impact significatif sur l'abondance algale ;

-enfin, l'analyse réalisée à l'échelle de l'ensemble des stations étudiées sur les trois îles des Antilles françaises, révèle que les guildes d'herbivores ne semblent pas avoir d'influence sur l'abondance macro algale à cette échelle. Seules les variables liées à l'environnement abiotique participent de manière significative à l'explication de l'abondance algale, dont l'indice de pollution.

RECHERCHE DES FACTEURS STRUCTURANTS DE LA POPULATION D'OURSINS DIADEME SUR LES SITES ETUDIES

À l'instar de l'étude réalisée sur les matrices d'abondances algales, plusieurs analyses ont été réalisées sur des matrices descriptives de la population d'oursins Diadème afin de rechercher les facteurs pouvant influencer leur répartition en abondance et en classes de taille, sur les sites étudiés, à différentes échelles.

Des analyses de redondance ont été réalisées sur les matrices de taille à l'échelle intra et inter-stations en Guadeloupe et des recherches de corrélations simples (test de corrélation de rangs de Spearman) ont été réalisées sur les données d'abondance aux trois échelles d'analyse (intra et inter-stations en Guadeloupe, Antilles françaises) comme le résume le tableau XXVIII.

Pour les analyses réalisées à l'échelle des échantillons, la station Caret a été retirée de l'analyse en raison de l'absence d'oursins sur cette station.

Tableau XXVIII- Synthèse des analyses réalisées sur les données descriptives du compartiment des oursins Diadème

données	Matrice des tailles d'oursins	Nombre d'oursins
Analyse réalisée	Analyse canonique des redondances	Test de corrélation de rangs de Spearman
Echelle	-50 transect-échantillons de Guadeloupe à petite profondeur	-50 transect-échantillons de Guadeloupe à petite profondeur -11 stations de Guadeloupe à petite profondeur -15 stations de Guadeloupe -22 stations (Guadeloupe, Martinique, Saint-Barthélemy)
Matrice explicative 1	- Recouvrement algal -transparence de l'eau -biomasse de prédateurs d'oursins -Indice de Pollution -Habitabilité du fond -Biomasse de poissons herbivores -Mode hydrodynamique calme, semi-battu, battu	- Recouvrement algal -transparence de l'eau -biomasse de prédateurs d'oursins -Indice de Pollution -Habitabilité du fond -Biomasse de poissons herbivores -Mode hydrodynamique calme, semi-battu, battu

Les résultats des analyses réalisées sur les matrices de données d'oursins à l'échelle des stations et des échantillons sont présentés dans les tableaux XXIX et XXX.

Les tests par permutations sur les analyses globales et les premiers axes des analyses de redondance réalisées sur les matrices des tailles sont tous significatifs.

Le tableau XXX présente les résultats des analyses réalisées à l'échelle des 15 stations de Guadeloupe (toutes profondeurs confondues). À l'échelle des 11 stations de petite profondeur de Guadeloupe, aucune corrélation avec les variables testées n'a pu être mise en évidence. Ces analyses ne sont donc pas présentées.

À l'échelle des 15 stations de Guadeloupe, seul l'indice de pollution a montré un lien significatif avec la distribution des abondances d'oursins entre les stations. Compte tenu du petit nombre d'échantillons, il est possible que la variabilité de l'abondance d'oursins entre les stations ne soit pas assez marquée pour identifier l'influence de facteurs explicatifs à cette échelle, notamment pour les variables semi quantitatives telles que le mode hydrodynamique et l'habitabilité des fonds. L'analyse des redondances réalisée sur la matrice des classes de taille montre néanmoins l'influence de deux facteurs sur la répartition des tailles dans les 11 stations à petite profondeur : l'habitabilité du substrat et plus marginalement la biomasse de prédateurs.

Ces deux facteurs sont également identifiés dans les analyses réalisées à plus petite échelle (50 échantillons de Guadeloupe abritant des oursins).

Les résultats des analyses portant sur les données à l'échelle des 50 transect-échantillons sont détaillés dans le tableau XXX. La figure 77 illustre les résultats de l'analyse des redondances sur la matrice des tailles d'oursins. Le nombre total d'oursins a également été projeté sur les axes canoniques (donnée mise en facteur supplémentaire dans l'analyse).

Tableau XXIX-Résultats des analyses réalisées à l'échelle des stations de Guadeloupe

Matrices à expliquer / Variables testées	Nombre d'oursins 15 stations	Matrice des fréquences de taille 11 stations
	p-value r	p-value
Mode hydrodynamique battu	ns	ns
R_gazon algal	ns	ns
Habitabilité du fond	ns	**0,015**
Indice de Pollution	**0,021** 0,59	n.s.
Biomasse_poissons_prédateurs	ns	0,071 marginalement significatif
Résultats globaux : variance expliquée par les variables testées Variance expliquée par les variables sélectionnées (p<0,05) variance expliquée par Axe 1 variance expliquée par Axe 2		91% 62% 48,7% 12,6%

Tableau XXX-Résultats des analyses réalisées à l'échelle des 50 échantillons de Guadeloupe (à l'exception de la station G_Caret_4 qui n'abrite pas d'oursins)

Matrices à expliquer / Variables sélectionnées	Nombre d'oursins P value r	Fréquence de taille P value
Mode hydrodynamique battu (Mode_B)	**0,005** -0,391	**0,004**
Recouvrement en gazon algal (R_Turf)	**0,01** 0,36	**0,003**
Mode hydrodynamique semi battu	ns	**0,001**
Habitabilité	**0,049** 0,28	ns
Recouvrement en Chlorophytes calcaires (R_CalgChloro)	ns	**0,056**
Recouvrement en Cyanobactéries (R_Cyano)	ns	ns
Biomasse des poissons herbivores	0,08. -0,24	ns
Biomasse des prédateurs (Biompred)	ns	0,06 marginalement significatif
Transparence de l'eau	ns	**0,01**
Résultats globaux : variance expliquée par les variables testées Variance expliquée par les variables sélectionnées (p<0,05) variance expliquée par Axe 1 variance expliquée par Axe 2		56% 44% 30 % 13,5 %

A l'échelle des transect-échantillons, les modes hydrodynamiques battu (et semi battu pour les tailles) ont une influence à la fois sur l'abondance des oursins et sur leur structuration en taille. La corrélation négative observée entre l'agitation de l'eau et les abondances d'oursins a déjà été identifiée lors de l'étude sur le comportement des oursins. L'influence du mode hydrodynamique sur la répartition des tailles se traduit par une opposition des plus grandes tailles d'oursins aux centroïdes marquant le mode agité.

L'habitabilité du substrat a une influence significative sur la répartition des abondances mais ne montre pas de lien avec la répartition des fréquences de taille. Le lien existant entre l'habitabilité du substrat et le nombre d'oursins présents a déjà été identifié dans le chapitre précédent.

Les abondances d'oursins n'ont pas de lien avec le recouvrement en Chlorophytes calcaires. En revanche, le recouvrement en Chlorophytes calcaires participe à expliquer les répartitions de fréquence de taille. Des tests de corrélation de Spearman entre le recouvrement des Chlorophytes calcifiées et les différentes fréquences de tailles montrent que les tailles supérieures à 6 cm, *ie.* La classe de taille 7 est significativement opposée aux abondances de cette catégorie algale ($p = 0,03$, coef. corr = -0,29). Cette opposition ne joue pas pour les plus petites tailles (classes 1 et 2) et un test de corrélation réalisé avec celles-ci (< 2cm) montre une tendance inverse, quoique marginalement significative ($p = 0,07$, coef. corr. = 0,24).

Les taux de recouvrement élevés en gazon algal ont également un rôle significatif dans l'explication de la répartition des abondances d'oursins comme cela a déjà été mis en évidence dans les analyses visant à expliquer les recouvrements algaux à l'échelle des transect-échantillons. Les résultats montrent que le recouvrement en gazon algal influe également sur la répartition des tailles d'oursins à cette échelle. L'observation des centroïdes marquant les strates de taille montre que les grandes tailles d'oursins sont liées aux taux de recouvrement en gazon algal élevés. Des tests de corrélation de rangs de Spearman réalisés entre chaque strate de taille et le recouvrement en gazon algal pour chaque transect-échantillon montrent que cette corrélation existe jusqu'à la classe de taille 6 soit de 5 à 6 cm de diamètre inclus. En deça, l'abondance de chaque strate de taille n'est plus liée à la quantité de gazon algal dans les transect-échantillons. Ce résultat est à considérer avec circonspection du fait de la dominance de ce groupe de taille sur les stations étudiées.

L'abondance des oursins montre une opposition marginalement significative ($p = 0,08$) avec la biomasse de poissons herbivores à l'échelle des stations. Il apparaît que cette opposition n'a pas de relation avec la répartition des tailles d'oursins.

Enfin, l'analyse réalisée fait apparaître que la biomasse des poissons prédateurs a un rôle marginalement significatif ($p = 0,06$) sur la répartition en strates de taille des oursins aux deux échelles étudiées en Guadeloupe. L'observation de la projection des classes de taille sur les axes canoniques

suggère que les prédateurs sont plutôt présents sur les stations où les plus petites classes de taille sont observées et qu'ils sont au contraire opposés aux stations où les plus grandes tailles sont observées.

Afin de rechercher des liens entre les classes de taille d'oursins et les espèces de poissons prédateurs présents, une analyse de redondance a été réalisée à l'échelle des transect-échantillons pour rechercher les espèces de poissons prédatrices pouvant expliquer ce phénomène (biomasse de seize espèces). Les résultats indiquent que le test global est globalement significatif (p=0,05) et que le test sur le premier axe ne l'est que marginalement (p=0,06). Seule l'espèce *Thalassoma bifasciatum* montre un impact significatif sur la répartition en taille. L'observation de la projection des classes de tailles sur les axes canoniques montre que cet impact est significatif sur les tailles intermédiaires. Ce résultat semble plutôt contradictoire avec le résultat précédent qui faisait apparaître une opposition entre les plus grandes tailles d'oursins et les biomasses de prédateurs. De plus, compte tenu de la taille de l'espèce, il est peu probable que ce petit labre puisse consommer des oursins Diadème de grande taille.

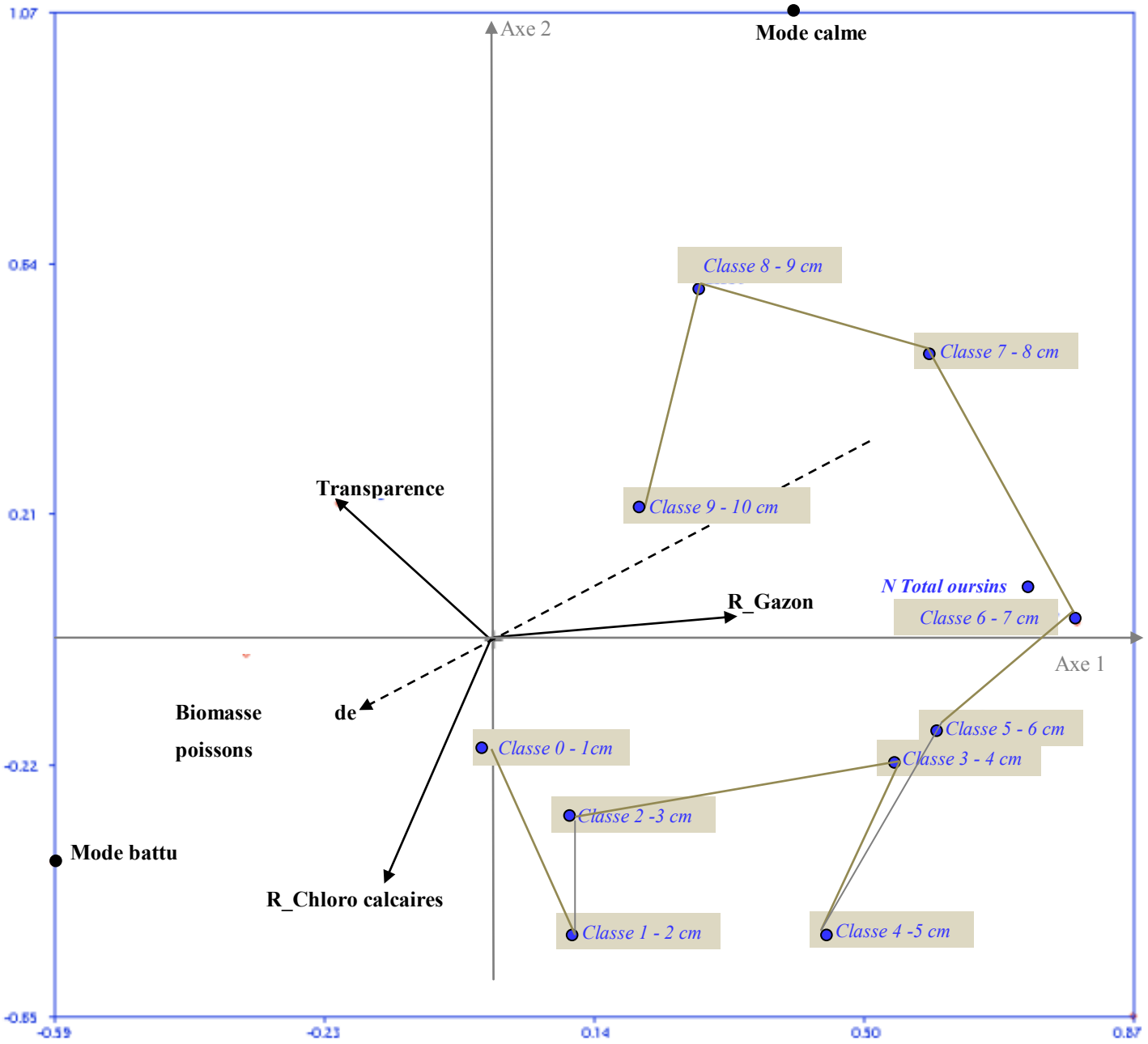


Figure 77- Projection des résultats de l'analyse canonique portant sur les classes de taille d'oursins Diadème à l'échelle des échantillons étudiés en Guadeloupe

Afin de rechercher les facteurs pouvant expliquer les différences d'abondance d'oursins entre les stations des trois îles antillaises, une série de tests de spearman a été réalisée entre le nombre d'oursins présents dans les stations et une série de variables environnementales caractérisant ces stations. Les variables environnementales testées et les résultats sont donnés dans le tableau XXXI.

Tableau XXXI - résultats des tests de corrélation de rangs de Spearman réalisés entre les abondances d'oursins Diadème et les variables environnementales dans les stations des Petites Antilles

Variables significatives	p-value	r
Mode battu	0,06 marginalement significatif	-0,4
Indice de pollution	0,07 marginalement significatif	0,391
Transparence	**0,047**	-0,4
Recouvrement en Cyanobactéries	0,06 marginalement significatif	-0,4
Biomasse des poissons herbivores	**0,012**	-0,5
Recouvrement en Chlorophytes calcaires	0,08 marginalement significatif	0,382

Le rôle de plusieurs facteurs, déjà apparus déterminant à une plus petite échelle est confirmé (marginalement pour certains) : Le mode hydrodynamique, la biomasse des poissons herbivores, l'indice de pollution, le recouvrement en Chlorophytes calcaires et la transparence de l'eau jouent un rôle significatif sur la répartition des abondances à l'échelle de l'ensemble des îles étudiées, à l'instar des analyses à plus petite échelle.

Les résultats montrent que l'opposition entre les biomasses de poissons herbivores et les abondances d'oursins est plus forte à l'échelle des stations des Antilles qu'à une échelle récifale sur l'île de Guadeloupe.

Le recouvrement en gazon algal ne participe pas à l'explication des abondances d'oursin sur les stations à cette échelle d'analyse, de la même manière que les abondances d'oursins n'expliquaient pas non plus le recouvrement en gazon algal à l'échelle des Antilles.

Le recouvrement en Cyanobactéries semble également être opposé aux abondances élevées d'oursins.

A l'instar de l'analyse réalisée à l'échelle des stations de Guadeloupe, le nombre d'oursins est positivement lié à l'indice de pollution. Il apparait ici également inversement corrélé à la transparence de l'eau.

CONCLUSIONS

Les analyses réalisées ont permis d'identifier plusieurs facteurs abiotiques et biotiques influençant la répartition des abondances ou des classes de taille d'oursins aux différentes échelles étudiées.

Quatre facteurs abiotiques ont été identifiés : le mode hydrodynamique, l'habitabilité du substrat, la pollution et la transparence de l'eau.

- Comme déjà identifié dans le chapitre précédent, les fortes abondances d'oursins sont opposées au mode battu à l'échelle des transect-échantillons et des petites Antilles. A l'échelle des transect-échantillons de Guadeloupe, le mode battu montre une opposition significative aux plus grandes tailles d'oursins.
- Les liens entre l'habitabilité du substrat et les abondances d'oursins ont déjà été étudiés au chapitre précédent. Les analyses portant sur la répartition des classes de taille montrent que l'habitabilité n'a pas d'effet à l'échelle des transect-échantillon mais qu'elle est liée à la présence de grandes tailles à l'échelle des stations de Guadeloupe.
- L'indice de pollution montre un lien positif avec les abondances d'oursins à l'échelle des stations de guadeloupe et des îles antillaises. Il n'influence pas la répartition des tailles d'oursins.
- Enfin, la transparence de l'eau montre une opposition aux fortes abondances d'oursins à l'échelle des stations réparties sur les trois îles.

Cinq facteurs biotiques montrent également une influence significative sur la répartition des oursins Diadème:

- Le recouvrement par le gazon algal est positivement lié à l'abondance des oursins et à leur répartition en tailles. Les plus grandes tailles sont liées aux recouvrements élevés en gazon algal.
- Le recouvrement par les Chlorophytes calcaires montre une influence sur la répartition des classes de taille mais pas sur la répartition des abondances. Il montre une opposition avec les grandes tailles (supérieures à 6 cm de diamètre) et au contraire, une corrélation marginale positive avec les plus petites (inférieures à 2 cm).

- Les biomasses de poissons herbivores montrent une opposition aux abondances d'oursins mais pas avec leur répartition en taille.
- Il existe un lien marginal entre la biomasse de prédateurs et la répartition des tailles d'oursins (à l'échelle des 11 stations et des transect-échantillons de Guadeloupe), particulierement avec les plus petites tailles d'oursins. Les recherches de corrélation entre la répartition des classes de taille et la biomasse par espèce prédatrice présente n'a pas fournit de résultat probant.
- Enfin, les analyses réalisées à l'échelle des îles des Antilles montrent que les recouvrements élevés de Cyanobactéries sont opposés aux fortes abondances d'oursins.

Chapitre 5 : Synthèse et Discussion

SUR LES EXPERIMENTATIONS D'ORDRE METHODOLOGIQUE

Un des objectifs de ce travail était de tester différentes techniques d'études et d'évaluer la pertinence des indicateurs classiquement utilisés pour évaluer l'état ou l'importance des compartiments biologiques dans les études de communautés récifales. Pour ce faire, plusieurs indicateurs et techniques ont été mis au point et testés.

POUR L'ETUDE DU COMPARTIMENT ALGAL

Techniques et indicateurs utilisés pour quantifier le compartiment algal

Trois indicateurs visant à estimer l'abondance macroalgale ont été testés dans le cadre de ce travail :

- un indicateur de la biomasse macroalgale présente sur les stations : le poids frais égoutté ;

- deux indicateurs faisant appel au recouvrement horizontal par les algues : la mesure du recouvrement plan à une dimension, classiquement utilisée dans les études en milieu récifal et la mesure du recouvrement selon deux dimensions.

- **La biomasse**

La mesure de la biomasse en poids frais s'est avérée être une opération délicate à réaliser. D'une part, l'arrachage complet des plants et la mise en sac sous l'eau est une opération difficile. De nombreuses espèces sont trop fines pour être arrachées et sont donc comptabilisées à défaut dans la catégorie du gazon algal alors que la taille de leur plant ne correspond pas à cette catégorie (ex : *Néomeris annulata, Caulerpa bracchypus, Gelidiella* sp.*, Gelidielopsis* sp.).

D'autre part, l'égouttage peut représenter une source d'erreurs dans la mesure où la rétention d'eau dépend en partie de la forme des plants, à temps d'égouttage équivalent. Pour y pallier, une pesée du poids sec (à poids constant) a également été réalisée. Cet indicateur a cependant été abandonné car les résultats en gramme de poids sec traduisent mal la biomasse en poids frais. En effet, une fois sec, les plants d'algues à squelette calcaire pèsent plus lourd que les plants d'algues molles en raison de la persistence de leur squelette.

Enfin, dans notre cas d'espèce, les tests réalisés pour évaluer la représentativité des résultats issus des pesées ont montré que le nombre d'échantillons prélevés sur la plupart des stations (5 quadrats de 1m²) n'était pas suffisant pour donner une image représentative de l'abondance algale. Ce dernier élement pourrait être pallié par une augmentation du nombre des échantillons-quadrats sur chaque station étudiée néanmoins, compte tenu des difficultés rencontrées et des différentes sources

d'erreurs possibles, l'utilisation de cet indicateur a été abandonnée dans le cadre de cette thèse et il semble difficile de le mettre en œuvre pour les études de communautés benthiques.

Cette technique de prélèvement (arrachage des plants) ne permet pas de prélever le gazon algal. Aussi, pour ce compartiment, la roche a été grattée à l'aide d'une spatule devant l'orifice d'aspiration d'une suceuse à air comprimé et le mélange sédiment-gazon a été recueilli dans le filet de la suceuse. Plusieurs techniques ont ensuite été mises en œuvre pour désolidariser les algues du gazon du sédiment dans le but de mesurer directement ou indirectement la masse du gazon (attaque acide du sédiment corallien, attaque à la potasse des algues, flottaison différentielle…). Aucune de ces méthodes ne s'est révélée efficace.

- **Les mesures de recouvrement du substrat**

L'apport de la dimension verticale des plants de macroalgues pour quantifier le compartiment des macroalgues sur les stations a été testé. De manière inattendue, les résultats des analyses multivariées faisant intervenir alternativement les mesures de recouvrement à une seule dimension et les mesures de recouvrement pondérées par la hauteur de la canopée ont montré des résultats équivalents dans la recherche des facteurs explicatifs de l'abondance algale sur les stations. L'hypothèse de départ selon laquelle une estimation de l'abondance macroalgale par la prise en considération des dimensions horizontale et verticale serait différente et peut être plus représentative de l'abondance réelle qu'une estimation basée sur une seule dimension, s'est donc avérée fausse.

La mesure de la hauteur de la canopée algale n'apporte donc pas d'information supplémentaire pour quantifier le compartiment macroalgal dans le cadre d'analyses visant à comparer les relations entre les compartiments de plusieurs stations.

Il est possible que la dimension verticale apporte une information quantitativement trop faible sur les stations étudiées et que les variations de hauteur des plants soient masquées par la variabilité des dimensions horizontales. Sa prise en compte pourrait s'avérer pertinente pour l'étude quantitative des peuplements algaux lorsque ceux-ci sont caractérisés par une canopée plus haute.

Une autre hypothèse envisageable est que la hauteur de la canopée soit corrélée à la taille des patchs de macroalgues. L'analyse de la corrélation entre les deux dimensions n'est pas possible à l'échelle des intercepts sur transect car au moins une des dimensions, la hauteur d'algue, est plafonnée par la taille maximale que peut prendre un plant de macroalgues. *De facto*, la relation entre ces deux dimensions ne peut pas être linéaire. L'étude de la relation entre la hauteur moyenne de la canopée et le recouvrement global sur les stations, par catégorie ou toutes catégories confondues, a permis de s'affranchir de cette difficulté. Les tests réalisés entre la hauteur moyenne de la canopée et la longueur totale de transect occupée par les macroalgues sur les stations à petite profondeur se sont avérés significatifs quelle que soit la catégorie taxinomique étudiée. En d'autres termes, la canopée est faible

dans les stations disposant d'un recouvrement horizontal peu étendu et elle est plus importante dans les stations montrant un recouvrement macroalgal important. Le sens écologique de cette hypothèse sera discuté ultérieurement.

Plusieurs études récentes se sont interessées aux modalités de la croissance algale et notamment à la hauteur et à la forme de la canopée en relation avec les facteurs de l'environnement (Renken *et al.*, 2010 ; Yniguez *et al.*, 2010). Mais aucun de ces travaux n'a cherché à établir de relations entre les dimensions horizontale et verticale du compartiment algal et par voie de conséquence n'a établi s'il existait un intérêt ou non à utiliser une seconde dimension pour estimer l'abondance du compartiment macroalgal. Il est néanmoins possible que la corrélation observée sur les stations de Guadeloupe à faible profondeur, ne soit pas généralisable à tous les cas de figure. Des estimations de la hauteur de canopée ont été réalisées sur plusieurs stations récifales dans l'océan Indien dans le cadre du programme CORDIO (Coastal Oceans Research and Development in the Indian Ocean)**.** Les premiers résultats semblent indiquer que les deux dimensions ne sont pas toujours corrélées sur les stations (com.pers. Obura, résultats non publiés, 2011). Il est néanmoins tout à fait possible que cela provienne d'une différence importante dans la technique d'acquisition des données : estimée visuellement « à dire d'expert » sur l'ensemble d'une station (sans mesure quantitative) dans l'Océan Indien et quantitativement mesurée par patch de macroalgues dans le cadre de cette étude.

Si la prise en compte de la hauteur de la canopée n'apporte pas d'information supplémentaire pour quantifier le compartiment macroalgal, l'étude des différentes dimensions des patchs algaux sur les stations a, en revanche, permis de mettre en évidence les modalités d'influence de plusieurs facteurs de l'environnement sur les macroalgues.

Il est à noter que d'un point de vue statistique, le recouvrement des macroalgues considérées s'est avéré être homogène à l'échelle des stations étudiées, soit une centaine de mètres de longueur (variance entre les échantillons plus faible qu'entre les stations).

POUR L'ETUDE DES COMPARTIMENTS HERBIVORES

Deux guildes d'herbivores ont été étudiées de façon quantitative dans le but d'estimer leurs capacités à réguler le compartiment macroalgal : les oursins Diadème et les poissons herbivores.

Indicateur de la capacité de pâturage des oursins Diadème

Deux indicateurs de la capacité de pâturage des oursins ont été testés : le nombre d'oursins sur la station en postulant que la capacité de pâturage des oursins est proportionnelle à leur abondance totale et un indice prenant en compte la taille de chaque oursin rencontré, en postulant que chaque individu possédait une capacité de pâturage qui dépende de sa taille. De manière un peu surprenante, les résultats obtenus sur les onze stations étudiées en Guadeloupe ont montré que les deux indices

étaient étroitement corrélés et que l'on n'explique pas mieux le contrôle exercé par les oursins sur les macroalgues en pondérant le nombre d'oursins par leur taille.

Bien que les oursins détiennent la capacité de modifier la taille de squelette en fonction de la disponibilité en nourriture, il est néanmoins improbable qu'un oursin de petit diamètre de test ait la même capacité de pâturage qu'un oursin de plus de 8 cm de diamètre. D'ailleurs, les résultats des analyses multivariées ont montré un lien significatif entre les grandes tailles d'oursins et les recouvrements élevés de gazon algal (mais pas avec les macroalgues).

Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les stations étudiées en Guadeloupe se répartissent selon deux profils en termes de population d'oursins et que ces deux profils ne permettent peut être pas de différencier des capacités de pâturage par la taille des individus présents. En effet, les tests réalisés ont identifié un type de station caractérisé par peu d'oursins et ceux-ci de petite taille et un autre caractérisé par de nombreux d'oursins (à la fois petits et grands). Il est donc possible que les différences portant sur les abondances soient suffisantes à elles seules pour différencier la capacité d'herbivorie sur ces stations.

Dans le cas de figure des stations étudiées autour de la Guadeloupe, le nombre d'oursins est donc un estimateur suffisant pour quantifier la capacité de pâturage sur les stations. L'utilisation du paramètre de pondération constitué par la taille des individus pourrait cependant s'avérer intéressant pour différencier des pressions de pâturage sur des stations présentant des profils d'abondance d'oursins plus diversifiés, notamment dans le cadre de comparaisons inter îles.

Indicateur de la capacité d'herbivorie des poissons herbivores

Deux indicateurs de la capacité d'herbivorie des poissons herbivores ont également été testés. Un indicateur tenant compte de la biomasse des individus mais pas du régime alimentaire précis, postulant que les poissons omnivores et herbivores sont susceptibles de se nourrir intégralement d'algues, et un indicateur tenant compte à la fois de la biomasse des individus et de la proportion d'algues dans le régime alimentaire, préalablement connu pour chaque espèce. Dans ce deuxième cas, le poids des individus était pondéré par un coefficient de 0 ; 0,5 ou 1 selon leur régime alimentaire.

Les résultats ont montré l'existence d'une forte corrélation entre ces deux indices sur les stations étudiées. Ce résultat provient probablement du fait que les espèces omnivores dont le régime alimentaire comporte peu d'algues, étaient peu abondantes en biomasse dans le peuplement d'herbivores étudié.

L'habitabilité du substrat

L'utilisation d'un indice d'habitabilité du substrat lié à la présence de caches adéquates pour les oursins Diadème a donné de bons résultats à la fois pour étudier le comportement de l'espèce dans son habitat, mais également comme facteur expliquant la répartition des abondances et des classes de taille d'oursins sur les stations étudiées en Guadeloupe. Ce type d'indice est effectivement mieux adapté au comportement des oursins que la mesure linéaire de la rugosité de Luckurst et Luckurst (1978).

La généralisation d'un indice de ce type comme facteur lié à la répartition des oursins Diadème nécessiterait d'affiner les cotations attribuées ainsi que des tests de calibrage entre observateurs pour minimiser la part de subjectivité dans l'attribution des cotations.

Une autre piste, non suivie dans le cadre de ce travail, pourrait être l'utilisation d'imagerie à haute résolution (maximum 50 cm) issue de capteurs satellitaires ou aéroportés. En effet, les recherches actuelles, liées aux traitements de ce type d'images montrent qu'il est possible d'en extraire, en association avec des données bathymétriques, des informations morphométriques sur les paysages récifaux (Collin, 2010).

L'enrichissement des eaux en nutriments

Les dosages de nitrates et de phosphates réalisés sur les stations d'étude se sont avérés comporter des erreurs, vraissemblablement liées à la faible sensibilité de la méthode d'analyse utilisée par l'organisme chargé des dosages. De manière générale, des difficultés dans la réalisation de dosages de paramètres d'enrichissement des eaux (Ntot, Ptot, Chlorophylle a) ont été également constatées en Guadeloupe pour les mesures effectuées dans le cadre de la DCE (PARETO et *al.*, 2009). Pour y pallier, dans le cadre de la présente étude, des indices de pollution ont été établis sur la base de la bibliographie existante, validée à dire d'expert. Les valeurs prises par ces indices par station sont grossières mais elles ont permis d'avancer quelques explications quant aux facteurs de l'environnement pouvant jouer un rôle significatif dans la répartition des abondances algales et des oursins Diadème.

Pour le futur, il est indispensable de pouvoir disposer de mesures fiables des nutriments dans les eaux côtières pour mener à bien ce type d'étude.

SUR L'ÉTUDE DU COMPARTIMENT ALGAL

DES ESPECES INDICATRICES D'EUTROPHISATION AU SEIN DES COMMUNAUTES ALGALES RECIFALES ?

L'identification des espèces macroalgales présentes sur les stations, même réalisée de manière non exhaustive, a permis de rechercher les liens existant entre les facteurs de l'environnement et la présence de certaines espèces. Deux facteurs de l'environnement ont montré un lien significatif avec la répartition des espèces inventoriées : le mode hydrodynamique et la pollution. Malgré l'utilisation d'une variable pollution dont les valeurs semi-quantitatives ont été déterminées approximativement, les résultats des différentes analyses menées concordent pour indiquer que le groupe des caulerpales présente un lien interessant avec la pollution-eutrophisation : les espèces *Caulerpa verticillata* et *Caulerpa mexicana* auraient une affinité pour les eaux enrichies, ainsi que *Caulerpa racemosa* (lien fort à 3 m mais moins à 10 m). *Caulerpa serrulata* semble plus ubiquiste et *Caulerpa bracchypus* sera plutôt présente en eau oligotrophe. Le groupe des Liagoracea, notamment l'espèce *Ganonema farinosum*, semble également montrer un lien avec la pollution.

Des tests de productivité algale réalisés par Delgado et Lapointe (1994) montrent que les macroalgues molles sont en général plus réactives aux apports brefs et massifs de nutriments que les algues calcaires. Quelques expériences semblent montrer que la réponse des algues à une augmentation des nutriments est spécifique (Lapointe 1997 ; McCook, 1999). La productivité algale devient maximale à une concentration déterminée pour chaque espèce. Au delà de ce seuil, il y a une saturation du taux de croissance même si l'algue poursuit sa consommation pour constituer des réserves. Cette réponse dépendrait également du lieu de prélèvement de l'algue (Lapointe *et al.*, 1987). Une espèce prélevée dans un site eutrophe, comme la mangrove, ne sera pas limitée par l'apport de nutriments contrairement à une algue prélevée sur une pente récifale éloignée des sources d'eutrophisation.

La capacité de *Caulerpa racemosa, Caulerpa verticillata* (mais aussi *Caulerpa bracchypus* et *Codium isthocladum*) à répondre à des apports de nutriments par des « flashs » de nutriment ou de matière organique liés à des épisodes pluvieux a notamment été mise en évidence par Lapointe (2010). Les Chlorophytes sont d'ailleurs d'une manière générale de bons indicateurs de la qualité trophique des eaux, notamment les ordres des ulvales et des Bryopsidales (Lapointe et *al.,* 2010).

Le groupe des Liagoracea est également suspecté d'être favorisé par les teneurs élevées en nutriments. Des blooms ont déjà été observés sur les communautés récifales de Guadeloupe, suite au passage de l'ouragan Hugo en 1989. Ceux-ci furent attribués à deux phénomènes concommitents : la

libération de l'espace benthique et la remise en suspension des nutriments contenus dans les sédiments par la houle cyclonique (Bouchon et *al.,* 1991).

L'étude des liens entre les facteurs de l'environnement et l'abondance de ces espèces n'a pas pu être réalisée dans le cadre de ce travail mais des liens significatifs ont été observés entre les recouvrements élevés de Chlorophytes (qui sont principalement représentées par les Bryopsidales du genre *Caulerpa* sur les stations étudiées) et l'indice de pollution appliqué aux stations dans toutes les analyses réalisées. Aussi, un travail plus ciblé sur la recherche des facteurs de l'environnement liés à l'abondance de ces espèces pourrait permettre de clarifier leur intérêt comme indicateur du niveau d'eutrophisation des eaux et plus précisemment de l'état de santé du milieu au regard du niveau trophique des eaux. Cette approche présenterait l'intérêt de s'affranchir du rôle des herbivores sur l'état de santé du milieu puisque ceux-ci ne consomment pas les Caulerpales (Mc Clanahan et *al.* 2002). Cela necessite en tout état de cause des mesures adéquates et fiables du degré d'eutrophisation des eaux (DIN, SRP, $Chlo_a$), qu'il ne nous a pas été possible d'obtenir dans le cadre de ce travail.

Deux autres groupes d'algues ont montré des liens avec l'indice de pollution dans une partie des analyses réalisées seulement : les abondances de Chlorophytes calcaires et les Cyanobactéries. Pour ce qui est des Cyanobactéries, il est possible que l'hétérogéneité des résultats soit lié à un artéfact de mesure. En effet, la présence de Cyanobactéries dans la communauté benthique (souvent de minces filaments recouvrants), n'a pas été prise en compte exactement de la même façon sur les stations qui ont été décrites dans le cadre de ce travail et sur les stations décrites dans le cadre de recherches anterieures par l'équipe. Il est donc possible que ces variations aient entaché les résultats. Ce groupe est bien connu pour se développer en présence de nutriments azotés et phosphatés (Paul, 2008).

Concernant les Chlorophytes calcaires, plusieurs travaux ont mis en évidence leur réactivité face à l'eutrophisation, et plus particulièrement à l'enrichissement en azote (Lapointe et *al.,* 1987 Delgado et Lapointe, 1994).

A contrario, les autres groupes sont apparus indifférents aux indices de pollution, notamment le groupe des Ochrophytes, dont les recouvrements sont très élevés aux Antilles françaises. Le cas particulier des *Dictyota* sp. sera abordé dans un paragraphe consacré.

DYNAMIQUE ET REGULATION DES ABONDANCES DE MACROALGUES

Les macroalgues représentent entre 2 à 49 % des recouvrements au sein des communautés benthiques étudiées. Une recherche des facteurs ayant un impact significatif sur la dynamique et la répartition des abondances algales a été menée grâce à des recherches de corrélations (simples et multiples). Ces analyses ont été réalisées à plusieurs échelles spatiales afin d'identifier des différences dans l'impact des facteurs à différentes échelles (entre les stations de Guadeloupe, entre les transect-échantillons des stations de Guadeloupe, entre les stations de trois îles de l'Arc Antillais).

L'étude de la relation entre la hauteur de la canopée moyenne sur une station et le recouvrement macroalgal a montré que ces deux dimensions de croissance étaient toujours étroitement corrélées. Pour autant, les analyses et tests réalisés montrent que ces deux dimensions ne réagissent pas de la même manière aux facteurs de l'environnement biologiques ou abiotiques.

Le rôle des facteurs abiotiques sur l'abondance algale : mode hydrodynamique, profondeur, transparence de l'eau, pollution

Aux trois échelles étudiées, le mode hydrodynamique s'est avéré être un élement fondamental dans l'explication des taux de recouvrement de macroalgues sur les stations étudiées. Trois catégories algales au moins lui sont positivement liées : les Chlorophytes calcaires, les Cyanobactéries et les Mélobésiées atteignent leurs plus forts recouvrements dans les modes battus.

La relation existant entre l'agitation de l'eau et les paramètres de croissance des plantes aquatiques en général est connue depuis longtemps (Schumacher et Whitford, 1965 ; Conover, 1968). Ce phénomène trouve son explication originelle dans un principe de mécanique des fluides selon lequel un corps baignant dans un fluide est entouré par une fine couche à forte viscosité (Schlichting et Gersten, 2000). Cette couche est réduite par les turbulences, permettant ainsi d'accroître la diffusion des substances (oxygène, nutriments, dioxyde de carbone) entre le milieu ambiant et les cellules de la plante. Cette relation a notamment été constatée sur les espèces composant le gazon algal (Carpenter, 1990c) et plus récemment sur le diamètre des « patchs » de l'espèce de Phéophycée *Dictyota pulchella* (Renken *et al.*, 2010).

Dans le cadre du présent travail, les recouvrements de trois catégories algales seulement montrent un lien positif significatif avec ce facteur et les Ochrophytes n'en font pas partie. Il est possible que cette différence soit due à la profondeur, les recouvrements d'Ochrophytes étant sensiblement plus faibles aux profondeurs que nous avons étudiées (-3 m versus -10 m pour l'équipe de Renken). Cette relation observée par Renken et al. (2010) entre le diamètre des patchs d'Ochrophytes et le mode hydrodynamique est probablement à pondérer selon la hauteur des algues et la rigueur du mode. En effet, des observations sur les récifs de Guadeloupe (com.pers.Bouchon) montrent qu'en période de fortes houles, les plants de *Dictyota* se décrochent. Ceci pourrait induire une relation négative entre les deux paramètres.

En revanche, les analyses réalisées entre la hauteur moyenne de la canopée des macroalgues et l'indice d'agitation de l'eau ont révélé l'existence d'un lien positif significatif avec toutes les catégories algales sur les stations étudiées en Guadeloupe à petite profondeur.

Selon les espèces et leurs modalités de croissance respectives, il est possible que cette augmentation de croissance puisse se traduire horizontalement et (ou) verticalement. Yniguez *et al.* (2010) ont en effet récemment modélisé la croissance de plusieurs espèces de macroalgues et montré

qu'elles étaient capables d'adapter leur forme de croissance selon les paramètres du milieu. Compte tenu de l'importance que revêt le mode hydrodynamique à faible profondeur, il est possible que cette relation soit différente pour les stations plus profondes. En l'absence de données sur les hauteurs de canopée sur les stations situées à -10 m, il n'est pas possible d'y tester l'influence de ce paramètre sur la hauteur de la canopée. Dans le cas des Chlorophytes calcaires, l'aération de l'eau favorise particulièrement l'incorporation du calcium (Starck, 1969 ; pour l'espèce *Halimeda opuntia*). Un lien entre l'abondance des Cyanobactéries et l'hydrodynamisme a également été observé à la Réunion dans le cadre du programme ARISOCYA (com.pers. Zubia, 2012).

Indépendamment de ce phénomène de couche de diffusion limite, les Chlorophytes calcaires, notamment *Halimeda opuntia*, sont aussi probablement avantagées par leur forme résistante, difficilement arrachable par la houle.

Deux de ces catégories (Cyanobactéries et Chlorophytes calcaires), se sont également avérées être particulierement abondantes dans les petites profondeurs. Ceci peut être pour partie en lien avec l'hydrodynamisme mais peut aussi être liée à d'autres facteurs comme la disponibilité en lumière ou la température.

Le rôle de la disponibilité en lumière, approchée par le facteur transparence de l'eau, n'est pas apparu de manière claire dans la mesure où les analyses qui ont tenu compte des stations à deux profondeurs différentes (-3 m et -10 m), ont retenu ce facteur comme ayant un rôle marginal sur les recouvrements algaux horizontaux. L'analyse réalisée sur l'ensemble des stations aux deux profondeurs identifie les recouvrements de Chlorophytes molles et de Chlorophytes calcaires comme marginalement corrélés négativement à la transparence de l'eau. L'ensemble des stations étudiées étant localisées à moins de 12 m de profondeur, il est possible que, malgré une turbidité importante sur certaines stations, la lumière soit toujours suffisante pour ne pas être un facteur limitant vraiment l'extension horizontale des algues, sauf à constituer un facteur d'inhibition lorsque celle-ci est trop élevée aux petites profondeurs. Les Cyanobactéries sont connues pour avoir développé des résistances au rayonnement ultra-violet et des capacités à se développer à des températures élevées (Paul, 2008). Les stations étudiées en Guadeloupe à petite profondeur ont d'ailleurs été échantillonnées au mois d'octobre, période où la température de l'eau est maximale aux Antilles.

Si la transparence de l'eau n'a pas d'effet prédominant sur la propagation horizontale des macroalgues aux profondeurs étudiées, ce facteur s'est avéré avoir un effet négatif significatif sur la hauteur moyenne de la canopée, quelque soit la catégorie algale étudiée. Plus l'eau est turbide, plus les plants de macroalgues ont une hauteur élevée sur les stations. Comme déjà étudié et démontré pour les plantes terrestres, les algues présentent la capacité de modifier leur morphologie selon les conditions de milieu. Lorsque les algues se trouvent en milieu turbide, elles privilègient probablement leur croissance vers le haut pour augmenter leurs chances d'accéder à la lumière (Carpenter, 1990c,

Steneck et Dethier, 1994). Cela peut expliquer en partie la corrélation élevée constatée entre l'occupation horizontale par les macroalgues et la hauteur moyenne de la canopée sur les stations. Au fur et à mesure que le recouvrement horizontal et la densité des plants augmentent, il est possible que soit la croissance verticale soit la rupture de continuité par l'implantation de nouveaux patchs (observée dans nos résultats), soient des stratégies pour éviter l'ombrage exercé par les plants voisins. Ces stratégies semblent concerner toutes les catégories algales, ce qui tend à indiquer que ces groupes sont constitués d'espèces héliophiles strictes.

Cette relation entre la turbidité et la hauteur moyenne de la canopée algale pourrait aussi traduire un lien entre la pollution du milieu (fortement corrélée à la turbidité) et la productivité algale, dans la mesure où l'indice de pollution est très lié à la turbidité du milieu sur les stations étudiées en Guadeloupe. Néanmoins, des tests de corrélation de rangs de Spearman réalisés entre la hauteur des catégories de macroalgues et l'indice de pollution fixé sur les stations indiquent l'existence d'un lien significatif pour deux catégories seulement : les Chlorophytes molles, dont le recouvrement horizontal est également lié à la pollution, et les Ochrophytes, dont le recouvrement horizontal sur les stations ne lui est pas lié. Comme déjà établi dans la partie précédente, plusieurs études ont déjà rapporté des liens entre l'abondance de cette catégorie algale, notamment le genre *Caulerpa* et l'eutrophisation.

Le rôle des facteurs biotiques : impact des herbivores selon l'échelle spatiale considérée

L'impact de deux guildes d'herbivores a été testé sur les abondances algales (les oursins Diadème et les poissons herbivores). Les analyses ont été réalisées à trois échelles spatiales : en Guadeloupe à l'échelle des stations étudiées (portion de récif de 100 à 150 m de long), à une échelle plus petite que les stations (des transect-échantillons de 10 m de long) et à l'échelle des stations entre trois îles des Antilles françaises.

En Guadeloupe, les deux guildes d'herbivores ont un impact significatif sur les recouvrements algaux. Les résultats des analyses réalisées suggèrent que cet impact n'a pas lieu à la même échelle spatiale. En effet, les abondances de poissons herbivores permettent d'expliquer les variations de recouvrements algaux entre de grands secteurs de récifs (100 à 150 m) alors que les abondances d'oursins expliquent les variations d'abondances algales lorsqu'on compare de petits secteurs (environ 10 m).

Ce différentiel d'échelle peut trouver une explication dans les traits de vie de ces deux groupes. Les oursins Diadème ont une mobilité limitée et leur distribution spatiale au sein d'une station est associée, comme nous l'avons vu dans l'étude de leur distribution spatiale (chapitre 4), à la qualité de leur habitat à une petite échelle (regroupement des individus dans les secteurs de récifs à forte habitabilité). De ce fait, leur stratégie alimentaire se limite à pâturer ce qui se trouve à proximité

de leur abris (Edmunds et Carpenter, 2001 ; Miller *et al.,* 2007). S'ils sont peu nombreux sur les stations, leur action de pâturage sera spatialement limitée à une petite zone autour de leur cache. Ce pâturage concentré autour des abris peut permettre d'expliquer des variations d'abondance algale entre deux secteurs de petite taille (transect-échantillons) dotés d'une habitabilité différente mais il peut être masqué à une plus grande échelle lorsque les données de recouvrements algaux des transect-échantillons sont agrégées pour caractériser le recouvrement sur l'ensemble d'une station.

A cette petite échelle, les oursins Diadème se concentrent sur les secteurs où le gazon algal et les algues encroûtantes calcaires sont dominants. Leur abondance est opposée aux recouvrements importants de Chlorophytes calcaires et de Cyanobactéries mais semble indifférente à la présence des autres catégories macroalgales, notamment à celle des Ochrophytes. Ces résultats confirment en partie les expériences portant sur les choix alimentaires de l'espèce qui ont montré un certain évitement vis-à-vis des macro-algues coriaces riches en phénols et tanins ou encore vis-à-vis des algues calcaires (Ogden *et al.,* 1973 ; Littler *et al.* 1983 ; Morrison, 1988 ; Solandt et Campbell, 2001). Cependant, l'indifférence montrée pour les autres catégories macroalgales s'oppose à l'idée selon laquelle les oursins Diadème pallient leur faible mobilité en adoptant une stratégie alimentaire généraliste, équilibrant ainsi leur régime en consommant des sources algales variées pour contrebalancer la faible valeur nutritive de certaines (Randall et Starck, 1964 ; Ogden et Lobel, 1978 ; Littler *et al.*, 1983 ; Solandt et Campbell, 2001).

Leur opposition par rapport aux Chlorophytes calcaires (*Halimeda opuntia, Halimeda tuna*) peut traduire une absence de consommation, cependant la prise en considération des classes de taille des oursins a montré que cette opposition ne joue pas sur toutes les tailles comme nous le verrons ultérieurement.

À plus grande échelle, celle d'une zone récifale d'une centaine de mètres, l'abondance des oursins n'explique pas les variations d'abondance algale et seule l'influence du pâturage éxercé par les poissons herbivores est perceptible. Deux familles ont une consommation algale élevée sur les communautés récifales de Guadeloupe, les Scaridae et les Acanthuridae et plus particulierement les deux espèces *Sparisoma viride* et *Acanthurus coeruleus* (Kopp, 2007). Ces deux familles adoptent un comportement de recherche alimentaire mobile *a contrario* d'autres familles plus sédentaires comme les Pomacentridae. Ils parcourent de plus grandes distances sur le récif à la recherche de leur nourriture. Cette mobilité leur permet de sélectionner plus précisemment leur nourriture au contraire des oursins (Randall et Starck, 1964 ; Ogden et Lobel, 1978).

Ces deux familles de poissons herbivores sont également dominantes sur les stations étudiées (figure 79).

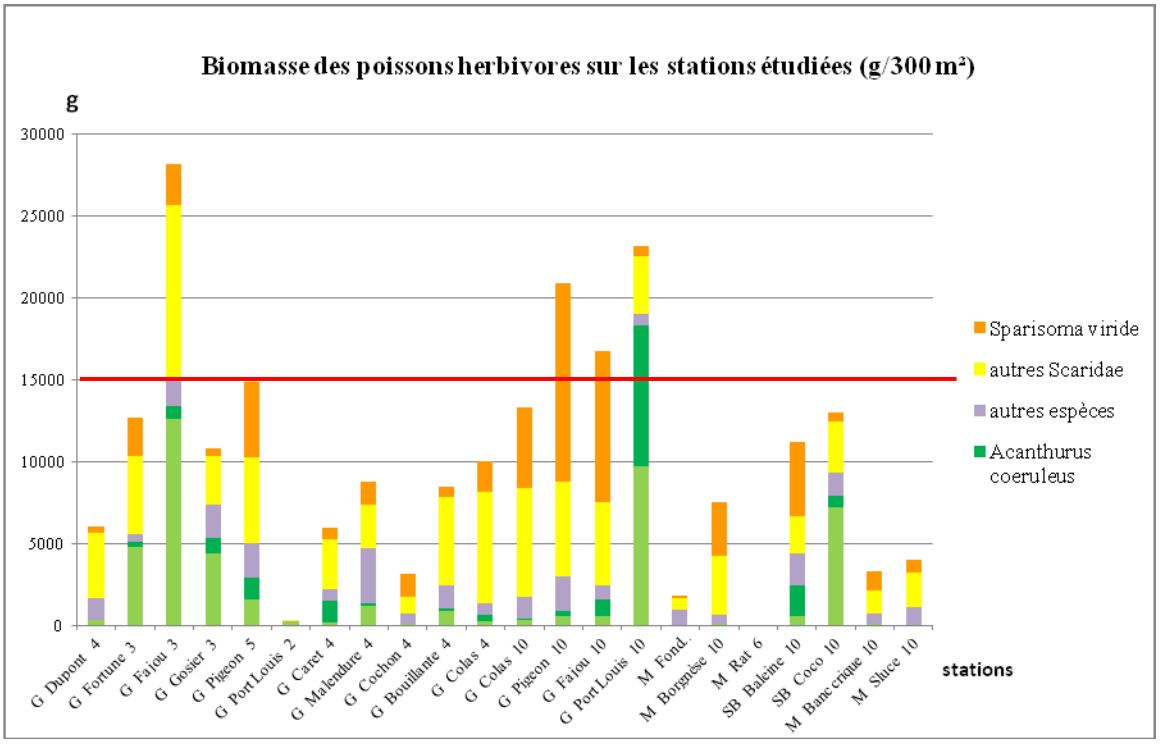


Figure 78-Biomasse des poissons herbivores sur les stations étudiées (seuil limite de paturâge significatif)

Le pâturage exercé par ces espèces mobiles de poisson est probablement uniformémement réparti entre les échantillons d'une station, en tout cas suffisamment pour ne pas engendrer de différence significative entre les abondances algales des transect-échantillons d'une même station. En revanche, les stations étant relativement éloignées les unes des autres, et donc fréquentées par des individus différents, le pâturage différentiel qui s'éxerce sur chaque station peut vraissemblablement expliquer les variations d'abondance algale observées entre les stations.

A l'instar de celles des oursins Diadème, les fortes biomasses de poissons herbivores sont localisées à proximité des recouvrements importants de gazon algal et de Mélobésiées. Ce préférendum alimentaire des poissons herbivores est connue de manière générale (Ogden et Lobel, 1978 ; Mc Clanahan, 2000) et a déjà été démontré par Kopp (2007) sur les récifs de la Guadeloupe.

Les abondances de poissons herbivores sont également opposées aux recouvrements élevés de Rhodophytes et de Chlorophytes et apparaissent sans lien avec les autres catégories de macroalgues. L'opposition aux recouvrements élevés de Chlorophytes est confortée par une opposition aux hauteurs moyennes élevées de Chlorophytes, qui sont dans notre cas d'espèce surtout composées de représentants du genre *Caulerpa*. Cette opposition peut traduire un rejet alimentaire à l'encontre de ce genre, comme déjà constaté lors d'experiences de choix alimentaires (Ogden et Lobel, 1978 ; Morrison, 1988).

In fine, aucun recouvrement de macroalgues n'est apparu positivement lié aux fortes abondances d'herbivores, quelle que soit la catégorie algale et la guilde d'herbivores. L'examen des hauteurs moyennes de macroalgues confirme l'absence de lien significatif entre les variations de hauteur de la canopée et la pression de pâturage exercée par les herbivores des deux guildes. Le cas particulier des Ochrophytes sera examiné ultérieurement.

Il est donc possible d'affirmer que sur nos stations, les deux guildes d'herbivores étudiées ne consomment préférentiellement que le gazon algal. Les autres catégories algales sont laissées de côté tant que l'abondance de nourriture favorite suffit à alimenter les espèces présentes. Cette hypothèse est confirmée par une récente experimentation sur le préférendum alimentaire des poissons herbivores menée en Guadeloupe. Un comptage de *bites* (coups de dents) sur différents faciès algaux a montré que les faciès à débris coralliens (recouverts par du gazon algal) et de substrats durs à gazon algal étaient sujets à une pression de pâturage beaucoup plus élévée que les faciès à macroalgues (Kopp, 2007). Le faciès à Chlorophytes calcaires montre une pression intermédiaire, que Kopp attribue à une consommation accidentelle lorsque les poissons prélèvent les épiphytes sur les articles calcaires des *Halimeda*. Les macroalgues, notamment les Ochrophytes, ne sont consommées qu'en dernier ressort, lorsque la quantité de gazon algal n'est plus suffisante pour alimenter les individus résidents. Il est par ailleurs probable que les poissons herbivores, grâce à leur mobilité, parcourent une certaine distance pour rechercher cette nourriture favorite plutôt que de se nourrir des macroalgues établies à proximité et dont la frondaison est déjà trop importante pour être consommée (Duffy et Hay, 1990 *in* Kopp, 2007). Par voie de conséquence, ces macroalgues poursuivent leur croissance sans plus de régulation de pâturage. Leur consommation n'interviendrait que si les biomasses de poissons herbivores sont suffisamment élevées sur des secteurs assez vastes pour que la distance à parcourir pour avoir une pâture favorite non consommée par d'autres herbivores représente un coût plus important que la consommation de macroalgues moins appétantes à proximité. Dans ce sens, une récente experience a montré que la fréquentation du récif par les poissons herbivores et leur comportement alimentaire (nombre de *bites* par unité de surface) augmentaient lorsque la canopée des macroalgues était réduite au profit du gazon algal (Mc Clanahan, 2000).

La recherche des facteurs explicatifs des recouvrements algaux à l'échelle des stations de Guadeloupe a montré que quatre des stations étudiées présentent un niveau de pâturage suffisamment élevé pour avoir un impact significatif sur les recouvrements algaux : G_Fajou_10, G_Pigeon_10 et G_Plouis_10, G_Fajou_3 et dans une moindre mesure G_Pigeon_5 (figure 80). Ces quatre stations sont aussi celles qui abritent les plus importantes biomasses de poissons herbivores. La figure 79 montre que l'abondance limite en deça de laquelle les poissons herbivores ne parviennent plus à avoir un impact significatif sur les recouvrements algaux, se situe autour de 15 kg de poissons herbivores pour une surface de 300 m². En effet, aucune des stations abritant une abondance inférieure ne montre

de régulation significative des abondances algales par les herbivores. La figure 80 montre qu'à ces quatre stations ne correspondent pas les plus faibles abondances algales observées toutes catégories confondues. Par contre, ces stations abritent de fortes abondances de gazon algal et sont caractérisées par un faible niveau de pollution. Sur ces stations, les poissons herbivores parviennent vraissemblablement à maintenir leur pâture de gazon algal.

Pour autant, sur ces stations « régulées », l'abondance macroalgale est certes plus faible que sur les autres stations mais pas nulle (G_Fajou_10). Ceci suggère que si les biomasses de poissons herbivores sont les plus élevées de Guadeloupe, elles ne sont pas nécessairement suffisamment importantes pour réduire au plus bas l'abondance des macroalgues. À noter que ces stations, à l'exception de celle de Port-Louis, sont situées dans le Parc National de la Guadeloupe. Ceci conforte les résultats de Kopp (2007) quant à l'effet positif des réserves de pêche sur les biomasses de poissons herbivores et démontre que la régulation des abondances macroalgales est plus importante dans les zones protégées.

Sur les autres stations de Guadeloupe, les niveaux de pâturage par les poissons sont insuffisants pour maintenir une « pâture» de gazon algal. Cette absence de régulation par les poissons herbivores n'induit pas necessairement les abondances algales les plus élevées (figure 80), comme c'est le cas sur la station de la caye à Dupont ou au fond du Petit cul-de-sac Marin (G_Dupont_3, G_Cochon_4). Néanmoins, la plupart d'entre elles montrent des recouvrements de macroalgues importants (G_Fortune_3, G_Colas_4, G_PLouis_2, G_Caret_4). Ces stations sont caractérisées à la fois par un faible niveau d'herbivorie par les poissons, un fort indice de pollution et un mode hydrodynamique battu (figure 74). Il est probable que sur les deux stations à faible taux d'herbivorie et présentant de faibles couvertures macroalgales, d'autres facteurs régulant la croissance macroalgale soient à l'œuvre, notamment la très forte turbidité dans le fond du Petit cul-de-sac Marin et la densité importante d'oursins sur la Caye à Dupont (bien que les oursins n'aient pas d'impact significatif sur les recouvrements de gazon algal à cette échelle).

La question de l'adéquation entre la biomasse d'herbivores et un excédent de macroalgues à consommer peut conduire à s'intérroger sur la taille optimale des aires marines protégées. Comme déjà proposé par de nombreux auteurs, la taille d'une aire protégée doit dépendre du comportement et de la mobilité des espèces à protéger (Palumbi, 2004 ; Gell et Roberts, 2003), notamment pour avoir plus de chance de protéger l'espèce durant ces déplacements (Roberts et *al.*, 2003). Nos résultats suggèrent que la taille de l'aire protégée outre la protection directe des espèces, pourrait avoir un impact sur le comportement alimentaire des poissons herbivores. Il est en effet possible, qu'en densité élevée, les poissons à mobilité moyenne soit contraint de s'alimenter d'une ressource moins appétante (macroalgues) si le coût énergétique d'aller plus loin rechercher leur nourriture favorite est trop élevé. Une aire protégée suffisemment grande pourrait permettre de réaliser un forçage de leur pâturage à des espèces macroalgales habituellement peu consommées.

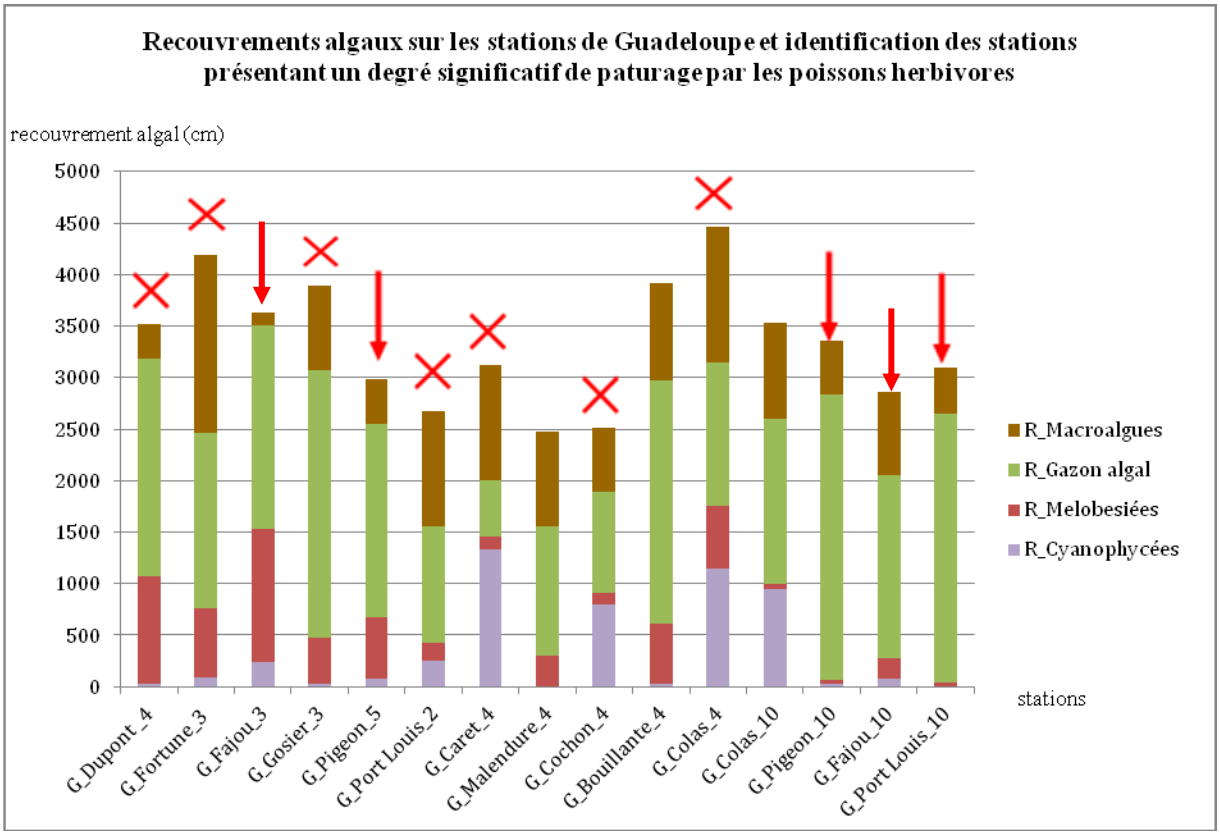


Figure 79-Recouvrements algaux sur les stations de Guadeloupe. Localisation des stations concernées par un pâturage significatif (flèche) et non significatif (croix)

L'analyse des données sur les trois îles des Antilles françaises montre que lorsque les données de Martinique et de Saint Barthélémy sont prises en compte, l'abondance des poissons herbivores n'a plus aucun impact sur la structure des abondances algales sur les stations. L'absence de relation entre les biomasses d'herbivores et les abondances algales a été recemment constatée par Rousseau (2010) en Martinique. Dans la présente étude, les données d'abondance de poissons herbivores caractérisant les stations de Martinique et de Saint Barthélémy révèlent des biomasses faibles (chapitre 3), bien inférieures au seuil de détection de l'effet de cette guilde sur les stations de Guadeloupe.

Nous suggérons que le pâturage exercé par les poissons herbivores sur ces stations est trop faible pour expliquer des variations algales sur ces deux îles alors qu'il joue un rôle significatif dans les stations étudiées en Guadeloupe (à faible profondeur et toutes profondeurs confondues). Nos résultats montrent également une tendance à l'augmentation des recouvrements algaux, et notamment d'Ochrophytes le long de l'Arc Antillais vers Saint Barthélémy. Compte tenu de l'effet des poissons herbivores sur les abondances algales en Guadeloupe, on aurait pu s'attendre à observer les recouvrements algaux les plus faibles en Guadeloupe. Or, les recouvrements algaux sur les stations de Martinique notamment, sont faibles (M_Fboucher_10 et M_Borgnèse_10).

Le nombre de stations étudiées en Martinique était trop faible pour rechercher les facteurs ayant un rôle significatif sur les recouvrements algaux de cette île en particulier. Cependant, les densités d'oursins y sont sensiblement plus importantes qu'en Guadeloupe et il est possible qu'elles aient un impact significatif sur certaines stations (notamment M_FBoucher_10).

In fine, à l'échelle des trois îles étudiées, seuls les facteurs de régulation abiotiques, dont l'indice de pollution, semblent avoir un effet sur les variations d'abondances macroalgales à grande échelle.

Le cas particulier des Dictyotales

Le genre *Dictyota* est responsable de la quasi-intégralité des recouvrements d'Ochrophytes en Guadeloupe et dans les Antilles françaises (Bouchon et *al.,* 2002, 2008a).

Quelle que soit l'échelle envisagée, les résultats de la présente étude montrent tout d'abord une absence de lien significatif entre la présence ou l'abondance de ce groupe d'espèces mesurée par le recouvrement horizontal et le degré de pollution. Ces résultats, compte tenu du mode de détermination des indices de pollution, sont à considérer avec précaution. Néanmoins, la plupart des travaux cherchant à établir la réaction des *Dictyota* face à un enrichissement des eaux tendent vers ces conclusions (Delgado et Lapointe, 1994 ; Littler *et al.*, 2006 ; Sotka et Hay, 2009).

Une récente expérience a permis de constater que les poissons herbivores consomment plus activement les thalles de *Dictyota sp*. soumis à un enrichissement en nutriments (Sotka et Hay, 2009). Selon les auteurs, ces thalles pourraient soit présenter une appétance accrue vis-à-vis des poissons qui les choisiraient pour bénéficier d'un apport alimentaire supplémentaire, soit subir une réduction de leurs défenses chimiques en raison de l'enrichissement. Aucune différence de concentration en azote ou phosphore n'a pu cependant être détectée dans les tissus de ces algues (Sotka et Hay, 2009). Une autre hypothèse, qui n'est pas proposée par les auteurs, serait que l'enrichissement de l'eau provoque un développement plus important des épiphytes qui sont préferentiellement consommées par les poissons. Cette augmentation de consommation pourrait, sur les sites présentant une eutrophisation, donner l'illusion d'une absence de lien entre la pollution et l'abondance des Ochrophytes sur ces sites. *A priori*, ce cas de figure pourrait induire un lien significatif entre l'abondance des *Dictyota sp*. et l'abondance des poissons herbivores.

Les résultats des analyses multivariées menées montrent une absence de lien entre l'abondance mesurée par le recouvrement horizontal de ces algues et le stock d'herbivores, quelle que soit la guilde, quelle que soit l'échelle de travail ou la profondeur considérée, sur les stations étudiées dans le cadre de ce travail.

En revanche, un test de Spearman réalisé entre la hauteur moyenne des intercepts sur les transects de *Dictyota sp*. et la biomasse de poissons herbivores montre une corrélation inverse

significative entre ces deux variables (p-value < 0,0001, r = - 0,55). Ce résultat pourrait suggérer que les poissons herbivores, bien que se montrant incapables de réguler le recouvrement horizontal des Ochrophytes, pâturent tout de même la canopée. Ce « picorage » n'exclut pas la possibilité que les plants, sur les sites caractérisés par une eutrophisation du milieu, soient d'ailleurs plus appétants (en raison de la présence d'épiphytes ou non). Une comparaison de la pression de pâturage par comptage des *bites* sur plusieurs faciès algaux des communautés récifales de Guadeloupe a montré que les faciès d'algues brunes étaient très peu prisés par les poissons herbivores en comparaison des autres faciès présents sur les récifs (Kopp, 2007). Néanmoins, cette experience comparative n'a pas été réalisée dans des stations soumises à différents degrés d'eutrophisation.

Une autre hypothèse serait que les plants de *Dictyota* sp. adoptent une forme plus compacte, plus courte, pour échapper au pâturage sur les stations où la biomasse d'herbivores constitue une pression importante comme cela a été constatée par Lewis et *al.* (1987) sur l'espèce *Padina jamaicensis*.

Les oursins Diadème ne montrent pas non plus de lien, ni avec l'abondance des *Dictyota* sp. mesurée par le recouvrement horizontal (analyses canoniques et test de Spearman), ni avec la hauteur moyenne des intercepts (test de Spearman). Les *Dictyota* sont connues pour produire des substances répulsives (Murugan et *al.,* 2011). Pour autant, les expériences de choix alimentaire ne fournissent pas de résultats unanimes quant à un évitement franc des *Dictyota,* même si ce groupe n'est jamais la première algue consommée (Littler *et al.*, 1983 ; Morrison, 1988 ; Solandt et Campbell, 2001). Les résultats sont aussi mitigés pour les poissons herbivores (Hay *et al.*, 1987 ; Mc Clanahan *et al.*, 2002).

Dans notre cas d'espèce, il est vraisemblable que l'absence significative de consommation des *Dictyota,* malgré leur abondance sur certains sites, résulte de la présence d'une ressource alimentaire plus appétante et en quantité suffisamment importante pour couvrir les besoins des deux guildes d'herbivores (gazon algal).

Cette conclusion appelle deux remarques :

Tout d'abord, de nombreux travaux ont montré que les sites sur lesquels la pression d'herbivorie était très importante, l'abondance macroalgale était maintenue à un faible niveau toutes catégories confondues (Ogden *et al,.* 1973 ; Sammarco *et al*., 1974 ; Carpenter, 1981, 1986 ; Ogden et Carpenter, 1987). Les Dictyotales font partie des espèces paturées lorsque la densité d'herbivores, au moins d'oursins Diadème est trop élevée pour se satisfaire des espèces les plus appétantes. En effet, d'une part cette espèce est dotée d'une mâchoire puissante. Ces oursins sont techniquement capables de pâturer toutes les algues et en densité très élevée, ils réduisent la communauté algale à un peuplement de Corallinacées encroûtantes (Carpenter, 1981, Steneck, 1982 *in* Ogden et Carpenter, 1987). D'autre part, leur extraction expérimentale de sites habituellement pâturés provoque le développement de peuplements de macroalgues, dont la composition varie selon la disponibilité des

spores et la préexistence des plantules sur les sites étudiés (Ogden et Carpenter, 1987), qui sont notamment composés d'algues brunes peu appétantes telles que *Dictyota* spp., *Lobophora* spp., *Sargasssum* spp., *Padina jamaicensis, Turbinaria turbinata,* (Sammarco *et al.,* 1974 ; Hay et Taylor, 1985 ; Carpenter, 1986 ; Ogden et Carpenter, 1987 ; Morrison, 1988 ; Haley et Solandt, 2001). Il est donc très probable que l'abondance des Ochrophytes serait réduite si la capacité d'herbivorie dépassait la quantité de nourriture préférée disponible.

Par ailleurs, il est aussi possible que les micro-herbivores, non étudiés dans ce travail, puissent jouer un rôle significatif sur l'abondance de ce groupe algal. Hay *et al.* (1987) ont en effet suggéré que les Amphipodes et les Polychètes, qui ont une préférence alimentaire marquée pour les *Dictyota* sp. , pourraient pâturer de manière non négligeable ce groupe algal, notamment l'espèce *Pseudamphithoides incurvaria* connue pour être spécialisée sur *Dictyota bartayresii* à Belize. Leur faible mobilité, à l'instar de certains insectes terrestres, expliquerait leur spécialisation alimentaire. Une expérience menée sur un récif de Hawaï a cependant montré que leur impact n'était pas suffisamment important pour réguler les abondances des algues molles ou calcifiées (Smith *et al.*, 2001).

Renken *et al.* (2010) ont récemment montré que la taille des patchs de *Dictyota pulchella* était variable dans l'année, avec notamment une période de réduction de recouvrement possiblement due à un évènement de leur histoire de vie (mortalité au moment de la reproduction). Ils ont aussi montré une forte influence de l'agitation de l'eau sur le diamètre des patchs, celui-ci étant supérieur en mode battu. Les données du présent travail, pour les stations situées entre -3 et -5 m de profondeur, ne corroborent pas ces résultats quant à un lien entre le recouvrement horizontal par les *Dictyota* sp. et le mode hydrodynamique. Ce résultat doit être cependant considéré avec précaution compte tenu de la faible sensibilité d'un test de corrélation de rangs entre une variable numérique et une variable ordinale semi quantitative (Bouchon, com.pers.). En revanche, il existe un lien significatif entre l'agitation de l'eau et la hauteur moyenne des patchs de *Dictyota* sp. (p-value = 0,008, r = 0,373). Cette relation positive, qui a été aussi établie pour l'ensemble des macroalgues toutes catégories confondues, est probablement liée au phénomène de couche de diffusion limite, comme expliquée précedemment. Cette théorie trouve néanmoins sa limite lorsque les turbulences deviennent suffisamment fortes pour arracher les plants (Bouchon, com.pers.).

En l'absence de données sur les hauteurs de « patchs » sur les stations situées à -10 m, il n'est pas possible de tester l'influence de ce facteur sur les stations plus profondes. Cependant, il ne semble pas avoir d'influence sur la répartition des abondances macroalgales dans les analyses canoniques réalisées sur les stations à -10 m.

La hauteur moyenne des « patchs » d'Ochrophytes montre également un lien significatif négatif avec la transparence de l'eau ($p < 0,0001$, $r = -0,632$). Cette relation, aussi démontrée pour les

macroalgues en général, pourrait être due à un phototropisme des thalles dont la croissance serait dirigée vers la lumière en milieu turbide (chapitre 4).

Contrairement aux autres catégories algales, la hauteur moyenne des « patchs » d'Ochrophytes est significativement liée à l'indice de pollution ($p = 0,006$; $r = 0,369$). Le facteur transparence de l'eau pourrait, au moins pour partie et pour cette catégorie algale, cacher une relation entre la productivité primaire verticale des plants et l'eutrophisation du milieu. Il est en effet possible que l'enrichissement du milieu ait une influence sur la croissance verticale des plants de Dictyotales sans pour autant accroître la croissance horizontale ou la dissémination des plants car l'extension horizontale est soumise à la compétition pour l'occupation du substrat des autres catégories algales et groupes benthiques.

Les *Dictyota* présentent des avantages sélectifs intéressants en comparaison d'autres groupes. Elles sécrètent des substances réduisant leur appétance (phénols, tanins), disposent de thalles érigés et complexes difficilement arrachables par une simple bouchée de poisson herbivore et peuvent rapidement réconstituer les tissus prélevés (Steneck et Dethier, 1994). Nos résultats suggèrent que les thalles montrent une capacité de croissance verticale en relation avec la disponibilité de la lumière, du mode hydrodynamique et peut être aussi avec la disponibilité en nutriments. Nos observations sur d'autres stations que celles étudiées pour le présent travail ont montré que le groupe des Dictyotales est susceptible d'engendrer des hauteurs de canopée importantes (plus de 10 cm). Cette augmentation de la hauteur de la canopée pourrait provoquer un ombrage plus important et défavoriser la croissance de jeunes pousses si celles-ci sont héliophiles.

À ces stratégies de maximisation de la capture de la lumière peuvent s'ajouter des propriétés physiologiques particulières. Herren *et al.* (2006 *in* Renken *et al*., 2010) ont en effet récemment montré la capacité de *Dictyota menstrualis* à se reproduire par fragmentation. Des fragments de thalles arrachés par la houle ont en effet la capacité de se réattacher au substrat sous 24 heures. Kremer (1981 *in* Carpenter, 1990c) a également montré que certaines algues brunes, dont les fucales, sont capables de fixer le carbone par β-carboxylation, voie alternative au cycle de Calvin, indépendemment de la présence de lumière. Cette capacité, qui n'a pas été démontrée pour les *Dictyota* sp., permet à ces algues de fixer le carbone et donc de produire des tissus dans des environnements faiblement lumineux comme des eaux turbides.

Ces caractères morpho-physiologiques sont susceptibles de représenter autant d'avantages sélectifs permettant aux Dictyotales d'entrer en compétition avec d'autres groupes benthiques pour occuper l'espace avec succès. Des tests de corrélation de rangs de Spearman entre les recouvrements de Dictyotales et ceux de corail, de gazon algal et de Mélobésiées sur les stations à petite profondeur montrent que seules les abondances de Dictyotales et de Mélobésiées sont marginalement négativement corrélées (p-value = 0,09 ; r = - 0,23), suggérant que le développement de ce groupe

algal à faible profondeur n'est pas nettement lié à un avantage compétitif sur le corail ou le gazon algal pour occuper l'espace à petite profondeur. Ces mêmes tests réalisés avec les données acquises sur les stations situés à -10 m, montrent également une relation négative marginale, mais cette fois entre le recouvrement par le corail et celui des Dictyotales (p-value = 0,076 ; r = -0,564). Les rapports de compétition entre les coraux et les algues sont dépendants des espèces et font encore l'objet de nombreuses discussions (Mc Cook *et al.,* 2001 ; Smantz, 2002 ; Williams et Polunin, 2001). Cette relation était classiquement présentée au profit du corail lorsque celui-ci est en présence de gazon algal (Jompa et Mc Cook, 2002), mais des études récentes montrent que le gazon algal, notamment dans un contexte d'enrichissement des eaux, peut altérer les capacités photosynthétiques des coraux et croître au détriment de ce groupe (Vermeij *et al.*, 2010). L'issue générale de la compétition avec les macroalgues est mieux connue, plusieurs experiences ayant montré qu'elle tournait en la défaveur des coraux lorsque ceux-ci étaient au contact de Dictyotales ou de Chlorophytes calcaires (Lirman, 2000 ; Nugues et *al.,* 2004). L'issue de la compétition dépend également de la morphologie des espèces coralliennes, les espèces massives telles que *Porites astreoides* ou *Montastrea annularis,* qui présentent de nombreuses portions mortes semblent particulierement vulnérables (Lirman, 2001). Les conditions de milieu, tels que les nutriments, l'éclairement et le taux d'herbivorie influencent sans doute également ce rapport (Mc Cook, 2001 ; Mc Cook *et al*., 2001). Le mécanisme entraînant la mortalité du corail est encore mal compris mais une expérience récente a montré que le carbone organique dissous, produit par les algues (notamment les algues vertes), pourrait induire une activité plus importante des communautés microbiennes, provoquant ainsi des mortalités coralliennes (Smith *et al.*, 2006). Il est possible que ce soit le cas pour ce groupe des Dictyotales.

Il est aussi possible, et ce cas de figure est souvent privilégié dans la littérature, que les Dictyotales, occupent les espaces laissés vacants sur le substrat notamment suite à des mortalités coralliennes causées par d'autres facteurs. Une fois installée, la communauté algale aura par contre un effet négatif sur la réinstallation du corail en empêchant l'installation ou le développement des jeunes recrues (Lirman, 2001 ; Mc Cook *et al.*, 2001, Kuffner *et al.*, 2006). Les causes de mortalité sont nombreuses et les maladies du corail se sont particulièrement développées depuis quelques décennies dans le bassin Caraïbe. Quoique leur impact n'ait pas été quantifié dans les Antilles françaises, leur importance a été relatée (Bouchon *et al.*, 2008). Les deux hypothèses ne sont pas antinomiques et peuvent agir en synergie. Dans les deux cas, ces maladies, permettant de libérer de l'espace, couplées à des caractères morpho-physiologiques performants dans la compétition avec les autres groupes benthiques, associées enfin, à une absence de régulation dite « top-down » (pâturage), offre un terrain particulierement favorable aux Dictyotales pour occuper l'espace récifal.

SUR L'ÉTUDE DES POPULATIONS D'OURSINS ET DES FACTEURS IMPACTANT LEUR REPARTITION DANS LES ANTILLES FRANÇAISES

COMPORTEMENT ET DISTRIBUTION SPATIALE A PETITE ECHELLE

Le peuplement d'oursins épigés rencontré sur les communautés récifales étudiées en Guadeloupe est très majoritairement représenté par l'espèce *Diadema antillarum*. Les tests de variabilité réalisés sur les abondances de ces oursins entre les stations étudiées ont montré que leur distribution n'était pas homogène sur les stations. Ce résultat confirme un mode de distribution aggrégatif, en « patch », déjà bien connu (Randall et Starck, 1964). Ce constat nous a amené à étudier le comportement des oursins dans leur habitat à la plus petite échelle spatiale disponible (transect-échantillon de 20 m²). A cette échelle, des recherches de corrélation ont été réalisées entre les paramètres descriptifs de leur comportement (isolé ou grégaire, cryptique ou non) et plusieurs variables suceptibles de pouvoir expliquer leur comportement social (habitabilité des fonds, présence de prédateurs, mode hydrodynamique).

La présente étude suggère qu'à faible profondeur (moins de 5 m), les oursins se regroupent sur de petites surfaces d'habitat (transect-échantillon), là où l'habitabilité est la plus importante. Sur ces secteurs, ils occupent toutes les caches disponibles. Lorsqu'il n'y a plus de caches disponibles, ils se regroupent à découvert.

On aurait pu s'attendre à observer ce comportement de recherche d'abris systématique dans les secteurs où les prédateurs des oursins étaient abondants. Des modifications de comportement en fonction du niveau de prédation ont déjà été observées (Carpenter, 1984 et Ogden et Carpenter, 1987). Dans les secteurs où la prédation était faible, les auteurs ont observé une activité alimentaire diurne alors qu'en temps normal (avec un niveau de prédation suffisamment élevé), ils se cachent durant la journée et ne se nourrissent que la nuit. Sur les stations étudiées, ce comportement n'a pas montré de lien avec l'indicateur de biomasse des prédateurs. Aucun lien avec le mode hydrodynamique n'a pu être décelé non plus. Le comportement cryptique ne semble guidé que par la seule disponibilité des abris. Selon Carpenter (1984), l'oursin Diadème est capable d'évaluer la qualité de son abri en fonction de l'ombre que les parois répandent sur leur test. Il est possible que cette évaluation suffise à engendrer un comportement de fidelité en raison de la concurrence exercée par des congénères.

Comme dit précédemment, les résultats de tests de corrélation de rangs sur des variables semi-quantitatives ayant peu de modalités, comme le mode hydrodynamique, sont à considérer avec précaution.

FACTEURS EXPLICATIFS DE LA REPARTITION DE LA POPULATION ENTRE LES STATIONS

Plusieurs facteurs de l'environnement abiotiques ou biotiques participent à l'explication des variations d'abondance ou à la répartition des tailles d'oursins entre les stations étudiées.

Impact des facteurs abiotiques : le mode hydrodynamique, l'habitabilité, la pollution

Le mode hydrodynamique exerce une influence à la fois sur la répartition des abondances d'oursins et sur leur distribution en taille. Les abondances d'oursins sont apparues négativement corrélées au mode battu. Cette opposition a déjà été observée (Foster, 1987; Renken *et al*., 2010). Il peut y avoir plusieurs raisons à cela :

- l'agitation de l'eau limite très probablement le recrutement des juvéniles en mode battu en rendant plus difficile la pose des larves pour leur métamorphose, induisant ainsi une abondance plus faible sur les stations situées en mode battu. Malheureusement, ce paramètre n'a pas pu être étudié dans le cadre de ce travail ;

-elle peut aussi avoir un impact secondaire sur une partie de la population présente : les plus grandes tailles d'oursins dans la mesure où ceux-ci ont plus de prise à la houle et peuvent, au regard de la longeur de leurs radioles, avoir plus de mal à trouver des abris sur les substrats à faible habitabilité. Les analyses réalisées sur la répartition des tailles ont effectivement montré une opposition des plus grandes tailles au centroïde marquant le mode agité. Elles ont également montré que les grandes tailles étaient plus abondantes sur les stations à forte habitabilité. L'hypothèse la plus parcimonieuse est probablement que les plus grandes tailles d'oursins ne parviennent pas à se maintenir sur les stations battues sauf si la station présente une habitabilité importante. En revanche, la présence d'abris n'a pas de lien direct avec l'abondance totale des oursins sur les stations. Elle aura uniquement un effet sur le maintien des grandes tailles sur ces secteurs.

Les seules stations de mode battu qui aient été étudiées sont localisées sur le sommet de la pente externe de la barrière du Grand Cul-de-sac Marin (ilet Fajou, Passe à Caret, Passe à Colas). La structure du fond au niveau de ces trois stations est composée de squelettes d'*Acropora palmata* qui forment une matrice complexe. Il n'est pas impossible que certaines classes de taille utilisent cette dernière pour se cacher en profondeur et échappent, au moins partiellement, au comptage, donnant ainsi l'illusion d'une corrélation négative entre le mode de l'abondance des oursins ou entre le mode et la présence des classes de taille les plus grandes. Weil *et al.* (2005) ont rapporté que des individus de petite taille pouvaient vivre très profondement enfouis dans ces superstructures durant la journée (jusqu'à 8 à 10 m de profondeur). Pour autant, il est peu probable que les plus gros individus puissent pénétrer complètement dans la matrice en raison de la longueur de leurs radioles.

Les modalités d'impact du mode hydrodynamique sur l'abondance des oursins sur les stations étudiées restent donc incertaines. L'influence de ce facteur n'est d'ailleurs apparue significative que pour une partie des tests réalisés (pas à l'échelle des stations de Guadeloupe). Il peut y avoir plusieurs raisons à cela. D'une part, les comptages d'abondance sur les stations ont été réalisés, en raison de contraintes techniques, de jour. Or, les oursins Diadème sont connus pour avoir une activité alimentaire donc une mobilité principalement nocturne (Ogden *et al.,* 1973). Les comptages réalisés de jour, quoique communément utilisés pour les études relatives aux oursins Diadème, donnent une image partielle de l'abondance réelle des populations qui risque d'être d'autant plus biaisée que l'architecture du fond est complexe et que des individus peuvent se soustraire aux comptages. D'autre part, les données sur les structures de taille ont été acquises sur un nombre limité de stations (11), ce qui limite la puissance statistique des tests. Enfin, les deux indicateurs utilisés pour mesurer l'habitabilité et le mode hydrodynamique manquent clairement de finesse. Leur codage sur très peu de modalités rend difficile l'identification d'effets significatifs.

Il a été montré que la disponibilité de caches (habitabilité) sur les stations était liée à l'abondance des oursins à petite échelle. L'étude n'a curieusement pas montré de lien avec l'abondance totale des oursins à une plus grande échelle (stations de Guadeloupe et stations réparties sur l'Arc Antillais). Cela suggère, dans la mesure où les données d'abondance d'oursins peuvent être considérées comme représentatives des abondances réelles, que si la disponibilité des abris influence le comportement des oursins (se regrouper sur les secteurs où les caches sont nombreuses et s'y cacher lorsque celles-ci sont disponibles), elle n'a pas d'impact sur l'abondance totale, c'est-à-dire le recrutement des jeunes oursins sur les stations ou sur leur survie à l'exception des plus grands individus. Il est probable que le très faible nombre d'individus de grande taille explique ce dernier phénomène.

Le succès d'implantation des larves et leur mortalité postérieure à l'implantation peuvent effectivement ne pas être liés à la présence de caches. En effet, si les jeunes oursins sont très cryptiques (Bak, 1985), leur petite taille les autorise à s'abriter dans de petits interstices à une toute autre échelle que celle du critère d'habitabilité retenu pour les adultes pour le présent travail. Il est d'ailleurs rare d'observer de très jeunes stades de moins d'un centimètre de diamètre de test et leur préférendum en termes d'habitat n'a jamais fait l'objet de travaux ciblés.

L'indice de pollution s'est révelé être positivement corrélé avec les abondances d'oursins et participe à expliquer la répartition des abondances à l'échelle de la Guadeloupe et des trois îles. Cette relation est corroborée par la relation négative existant entre la transparence de l'eau et les fortes abondances d'oursins. Aucun élement n'a pu être trouvé dans la littérature concernant l'effet positif d'un enrichissement en matière minérale ou organique sur les oursins Diadème. Au contraire, cette espèce tolère mal la présence de matière en suspension et des sédiments en raison de l'absence de nourriture qui est liée à la sédimentation et de l'effet abrasif des sédiments sur les radioles (Ogden et

Carpenter, 1987). En revanche, les stations à fort indice de pollution sont localisées dans des secteurs où la circulation de l'eau se fait mal, plutôt en mode abrité et dans des baies. Cette relation entre les abondances et la pollution peut d'une part traduire la tendance déjà établie à une augmentation des abondances en mode abrité et d'autre part traduire l'existence de conditions de courant favorables à la sédentarisation des jeunes recrues dans ces secteurs plutôt fermés (courants plus lents, gyres).

Impact des facteurs biotiques : la ressource alimentaire, la compétition, la prédation

La population d'oursins Diadème montre des liens forts avec deux groupes algaux : le gazon algal et les Chlorophytes calcaires. L'abondance des oursins Diadème est significativement liée aux recouvrements importants de gazon algal à petite échelle (transect-échantillons) et plus particulierement les plus grandes tailles, dont la capacité de pâturage est très certainement proportionnelle à la taille. A cette échelle, nos résultats montrent d'une part que le gazon algal est la principale ressource alimentaire des oursins Diadème sur les stations étudiées et que d'autre part, leur répartition n'est pas influencée par la distribution des autres catégories algales. A plus grande échelle, sur de plus larges secteurs récifaux (station), l'abondance des oursins n'est pas expliquée par la ressource alimentaire.

La disponibilité de nourriture ne constitue pas ici un facteur de régulation des abondances ou de la répartition en taille des oursins entre les stations. Cette disponibilité de nourriture favorite pourrait être entretenue par la présence de l'espèce. En effet, Carpenter (1986) a montré que *Diadema antillarum* pouvait induire une augmentation de la productivité algale d'un facteur de 3 à 5. Deux hypothèses, sans doute non exclusives, ont été avancées. D'une part le broutage permettrait de réduire la hauteur de la canopée et donc d'augmenter les radiations lumineuses et d'autre part, les pelotes fécales des oursins pourraient apporter jusqu'à 31 % des besoins en azote des algues (Carpenter, 1986; Ogden et Carpenter, 1987), leur permettant ainsi de stocker plus de nutriments que leurs besoins immédiats (Lehman et Scavia, 1982 *in* Carpenter, 1986).

Bak (1985) a suggéré que la présence de gazon algal pouvait influencer le recrutement des jeunes oursins car constituant un habitat favorable. Sur les stations étudiées ici, aucun lien n'est apparent entre les plus petites tailles d'oursins et le recouvrement en gazon algal, seules les plus grandes tailles montrent ce lien, suggérant plutôt une relation de nature alimentaire. Néanmoins, très peu d'oursins juvéniles ont été observés.

Un lien est également apparu exister entre les recouvrements en Chlorophytes calcaires sur les stations et la population d'oursins Diadème. La force et l'origine de ce lien restent néanmoins incertaines. En effet, les résultats des analyses de corrélations multiples (RDA) visant à expliquer les recouvrements algaux et les tests de corrélation visant à rechercher les facteurs influençant la répartition des abondances d'oursins ont montré des résultats différents quand au lien entre ces deux

paramètres. L'opposition entre l'abondance des oursins et les recouvrements de cette catégorie d'algues n'est apparue significative qu'à petite échelle sur les stations de Guadeloupe dans l'analyse de corrélations visant à expliquer les recouvrements de macroalgues mais pas dans les tests de corrélation simple visant à expliquer la répartition des abondances d'oursins à cette échelle. Cette absence de correspondance dans les résultats peut provenir de la nature différente des analyses utilisées (analyse de corrélation multiple dans le premier cas *versus* analyse de corrélation simple dans le deuxième). Parallèlement une corrélation positive est apparue entre ces deux paramètres dans l'analyse réalisée à l'échelle des trois îles antillaises.

Quand à l'origine de ce ce lien, il est tout d'abord fortement possible qu'il cache en partie l'opposition déjà identifiée entre le mode battu et l'abondance des oursins puisque les algues Chlorophytes calcaires ont une abondance fortement corrélée au mode battu. Cependant, un lien est également apparu à la même échelle entre les recouvrements de Chlorophytes calcaires et la répartition des classes de taille des oursins (opposition des grandes tailles d'oursins et des recouvrements importants de Chlorophytes calcaires). Un évitement d'origine alimentaire est possible et même probable, dans la mesure où les espèces de cette catégorie qui ont été rencontrées sur les stations sont notoirement peu appétantes pour les oursins Diadème (Morrison, 1988, Solandt et Campbell, 2001). Faiblement nutritives du fait de leur forte teneur en carbonate de calcium, ces algues, et notamment *Halimeda opuntia,* contiennent des métabolites toxiques (Ogden et Lobel, 1978 ; Paul et Van Alstyne, 1988 ; Solandt et Campbell, 2001). Cependant, l'analyse par classe de taille a montré que cette opposition concernait les plus grandes tailles d'oursins et que pour les plus petites tailles, la relation, quoique non significative, tendait à s'inverser. Il est possible qu'au-delà de la répulsion alimentaire, il existe un évitement d'ordre mécanique du fait de la difficulté des oursins de grandes tailles à se déplacer sur ces algues rigides érigées. Les plus petites tailles pourraient au contraire trouver refuge dans l'enchevêtrement des articles pour lutter contre la houle ou la prédation. Les observations réalisées lors du prélevement d'*Halimeda opuntia* montrent que de nombreux organismes y trouvent refuges (Annélides, ophiures…). Il est délicat de conclure car peu d'individus de petite et de grande taille ont été observés sur les stations mais ce rôle d'abris pour les petits organismes et les juvéniles a déjà été avancé (Steneck et Testa, 1997) et mériterait une investigation particulière sur les communautés récifales des Antilles.

A l'instar de l'opposition aux recouvrements de Chlorophytes calcaires, les abondances d'oursins ont montré, dans une partie des analyses, une opposition aux recouvrements importants de Cyanobactéries (à l'échelle des stations des Antilles). Cette relation, marginalement significative, peut aussi cacher l'opposition au mode battu, dans la mesure où les Cyanobactéries se sont révélées être plus abondantes à petite profondeur en milieu battu. Il n'a pas été possible d'identifier les espèces rencontrées sur les stations étudiées mais il faut noter que certaines espèces sont connues pour jouer un rôle inhibiteur dans la fixation des larves de corail (Kuffner *et al.,* 2006). L'impact des Cyanobactéries

sur le recrutement des oursins Diadème n'a pas été étudié mais pourrait constituer une piste de réflexion intéressante dans la mesure où leur développement est observé sur un nombre conséquent de stations sans que l'origine de cette croissance soit bien comprise.

Une opposition, marginale à petite échelle (transect-échantillons) en Guadeloupe, mais significative à l'échelle de l'ensemble des stations des Antilles, est apparue entre les abondances d'oursins et les biomasses de poissons herbivores.

Cette opposition a déjà été observée par de nombreux auteurs et est attribuée à un évitement physique des poissons, principalement les familles des Scaridae et des Acanthuridae, vis-à-vis des oursins en raison de la longueur de leurs piquants (Carpenter, 1986 ; Ogden et Carpenter, 1987 ; Ogden *et al.,* 1973 ; Hay et Taylor, 1985 ; McClanahan *et al.,* 1996). Les poissons éviteraient les secteurs de récifs, où les oursins Diadème se concentrent, ici les transects-échantillons à forte habitabilité. Cette exclusion physique engendre une compétition dans l'occupation de l'espace benthique et de fait une concurrence pour l'accès à la ressource alimentaire. A l'inverse, seule l'espèce de Pomacentridae *Stegastes planifrons* serait capable de tenir l'oursin à l'écart de son territoire durant la journée (Williams, 1981 ; Ogden et Carpenter, 1987). Pour Carpenter (1986), le recouvrement des aires de nutrition n'est cependant que partiel puisque de nombreuses zones accessibles aux poissons ne le sont pas aux oursins Diadèmes.

Nos résultats montrent que cette opposition n'a pas de relation avec la répartition des tailles d'oursins, suggérant un évitement constant, quelle que soit la taille des oursins présents. Ceci peut être dû à la longueur des radioles qui reste importante même chez les juvéniles d'oursins Diadème.

Cette opposition n'a pas été constatée à l'échelle des stations de Guadeloupe mais uniquement lorsque les stations des autres îles (Martinique et Saint Barthélémy) sont prises en compte. Ceci peut s'expliquer par des abondances d'oursins trop faibles en Guadeloupe pour générer une compétition observable sur les stations. Sur cette île, la compétition n'est observable qu'à petite échelle, entre les transect-échantillons. En revanche, l'opposition spatiale s'est avérée significative lorsque les traitements ont pris en compte les stations des deux autres îles, très probablement en raison de densités d'oursins plus élevées en Martinique (1,06 individus.m^{-2} à -10 m de profondeur en Martinique *vs.* 0,04 individus.m^{-2} en Guadeloupe). En Martinique, les densités de poissons herbivores observées sur les stations sont aussi plus faibles qu'en Guadeloupe. Etant de profils opposés aux stations de Guadeloupe sur ces deux paramètres, elles constituent des points extrêmes permettant d'identifier l'opposition entre les deux guildes.

La figure 81 permet de mettre en évidence l'opposition résidant entre les deux séries de données une fois log-transformées.

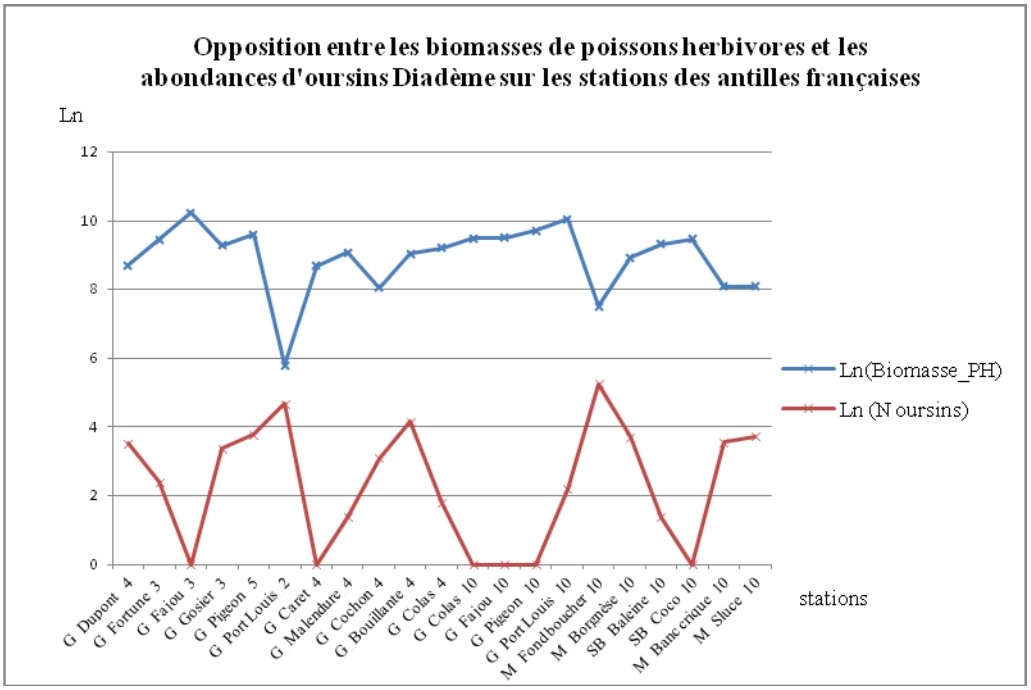


Figure 80-Opposition entre les abondances des deux guildes d'herbivores sur les stations des Antilles françaises

Ce travail ne permet pas de tester ces hypothèses, en raison d'un nombre trop faible de stations en Martinique mais il est possible que sur cette île, contrairement à la Guadeloupe, les densités d'oursins Diadème soient suffisamment élevées sur certaines stations pour engendrer un évitement des poissons herbivores, expliquant les indicateurs de biomasse plus faibles sur celles-ci (notamment à Fond Boucher et sur le récif de Saint-Luce).

Des experiences d'exclusion d'oursins Diadème de zones récifales ont montré une augmentation des densités et du pâturage par les poissons herbivores notamment les Acanthuridae, et des densités trop élevées d'oursins sont connues pour générer une exclusion des poissons herbivores (Ogden *et al.,* 1973 ; Williams, 1981 ; Hay et Taylor, 1985). Ceci appelle deux remarques :

D'une part, un retrait des oursins des secteurs où la compétition est forte pourrait permettre, théoriquement, un retour des poissons herbivores (McClanahan *et al.,* 1996). Tester cette hypothèse est particulièrement dangereuse car elle implique que les poissons herbivores aient la capacité de répondre à cette levée de compétition. Cette situation s'est techniquement déjà produite lorsqu'en 1983, les stocks d'oursins Diadème ont été décimés. Pour autant, les densités de poissons herbivores ne se sont pas révélées plus importantes avec les conséquences que nous connaissons sur les développements algaux (Hughes, 1994 ; Steneck, 1993). Compte tenu de l'intensification toujours plus élevée de la pêche, il est très peu probable que les stocks de poissons herbivores puissent répondre différemment aujourd'hui (Mc Clanahan, 2000 ; Haley et Solandt, 2001). De plus, les poissons ne pourraient sans doute que partiellement compenser l'action de *Diadema antillarum* compte tenu des

différentes caractéristiques des communautés algales résultant de leur action de pâturage (Haley et Solandt, 2001). D'autre part, cette compétition spatiale pourrait avoir *in fine* un effet bénéfique sur la régulation des macroalgues soit en forçant les poissons herbivores à quitter des territoires déjà paturés par des oursins (en densité élevée) et à se nourrir plus loin, engendrant ainsi une extension progressive du pâturage soit en les forçant à se nourrir d'algues moins appétantes, pour les moins mobiles.

Enfin, nos résultats font apparaître l'existence d'une relation significative entre la répartition des classes de taille d'oursins et la biomasse d'espèces de poissons potentiellement prédatrices. Ce résultat suggère que les espèces prédatrices se maintiennent à proximité des plus petites tailles d'oursins et restent au contraire éloignées des plus grandes tailles. Ceci peut traduire un intérêt alimentaire ou plus indirectement un intérêt commun pour un facteur de l'environnement. Une recherche de l'espèce responsable de ce lien n'a pas donné de résultats probants. Cette relation n'est en effet apparue que dans une partie des tests et elle n'est pas corroborée par un lien entre la biomasse de prédateurs et l'indicateur d'abondance des oursins.

S'il s'agit d'une relation trophique, il est cependant probable que plus qu'une espèce donnée, une classe de taille particulière de poissons soit responsable de cette prédation (taille de la bouche adaptée). Cette recherche de corrélation n'a pas pu être menée dans le cadre de ce travail et mériterait d'être approfondie dans des recherches ultèrieures.

De nombreux auteurs supposent aujourd'hui que les densités élevées d'oursins localement observées avant les mortalités massives de 1983 sur les récifs de la Caraïbe étaient liées à une trop faible abondance de leurs prédateurs. Ce lien poisson prédateur – échinoderme proie, où la diminution des poissons prédateurs a été concomitante d'une augmentation de l'abondance d'oursins a également été observé au Kenya et en Australie (Ormond *et al.*, 1991 *in* Roberts, 1995 ; Dulvy *et al.*, 2004). La prééminence de cet oursin traduisait donc vraissemblablement un déséquilibre des relations prédateur-proie due à une pêche récifale intensive (Woodley, 1979 *in* Ogden et Carpenter, 1987 ; Hay, 1981, 1984 ; Levitan, 1992 ; Hughes, 1994 ; Mc Clanahan, 1996 ; Roberts, 2005) et peut expliquer que la diminution de l'abondance de poissons herbivores soit longtemps passée inaperçue dans l'écosystème récifal car ces deux groupes, oursins et poissons herbivores, remplissaient des rôles fonctionnels similaires (Hawkins et Roberts, 2004). En milieu récifal, les espèces redondantes sont nombreuses malgré de petites différences entre leurs niches écologiques. De ce fait, une diminution d'abondance de certaines de ces espèces peut ne pas avoir d'effets notables tant qu'il en subsiste assez pour remplir leur fonction dans l'écosystème (Lawton et Brown, 1993 *in* Roberts, 1995).

Pourquoi des densités faibles d'oursins Diadème aux Antilles françaises ?

Les abondances d'oursins observées dans les stations étudiées sont faibles. Seules quelques stations (G_PLouis_2 et M_Fboucher_10) abritent des densités supérieures à 3 individus.m^{-2}. Les

récentes études quantitatives sur les oursins Diadème réalisées dans la Caraïbe (tableau XXXII) montrent que les densités observées au cours de cette étude dans les Antilles françaises sont du même ordre de grandeur que les observations réalisées dans le reste du bassin.

Tableau XXXII-Densités d'oursins Diadème récemment observées dans le bassin caraibe

Localités	Densités observées	années	référence
Sainte-Croix	0,02 à 3,17	2004	Miller *et al*., 2007
Floride	0,01	2000	Chiappone *et al*, 2002
Jamaïque	0 à 0,02	Entre 1995 et 2000	Haley et Solandt, 2001
Puerto Rico	0,8 à 1,55	2001	Weil *et al.*, 2005

En partie pour des raisons inhérentes aux protocoles utilisés (comptage des oursins et des poissons prédateurs de jour engendrant une incertitude sur les abondances réelles de ces deux groupes), le rôle des facteurs testés pour expliquer la répartition des oursins Diadème ne peut pas être déterminé de manière catégorique. Les résultats obtenus tendent néanmoins à montrer que parmi ces facteurs, le mode hydrodynamique, la présence de Cyanobactéries, l'indice de pollution (et la transparence de l'eau qui lui est liée), la biomasse des poissons herbivores, la biomasse de prédateurs pouvaient, au moins en partie, expliquer les variations de densité entre les stations. Cependant d'autres facteurs sont probablement à l'œuvre, peut être extrinsèques aux sites étudiés.

La variabilité du recrutement sur les stations n'a pas pu être étudiée dans ce travail. Cet élément est pourtant une pierre angulaire dans la compréhension des variations de densités d'oursins. Les oursins Diadème ont une période de vie larvaire pélagique longue de plusieurs semaines. Durant cette phase, les larves sont soumises aux aléas de la vie pélagique, dont la circulation courantologique, qui peut les amener ou non à proximité des stations étudiées. Le mode hydrodynamique peut alors avoir un effet sur la possibilité qu'ont les larves de se poser pour effecter leur transformation. Très peu d'études ont été réalisées sur le recrutement des oursins Diadème *in situ*. Bak (1985) a montré que le recrutement des post larves sur les sites étudiés était indépendant de la présence d'autres larves mais qu'il était lié à la qualité du substrat, notamment à la présence de gazon algal. Ce phénomène n'a pas été mis en évidence dans notre étude, peut être en raison du peu de juvéniles observés. Mais il apparaît essentiel de pouvoir dimensionner l'apport larvaire sur les stations d'études et leur fréquence. L'estimation de l'âge des cohortes observées sur les stations étudiées tend à montrer que le recrutement est erratique et faible. Ce résultat s'accorde avec la dynamique de population connue et actuelle de l'espèce dans le bassin Caraïbe. Selon les modélisations réalisées, le taux de recrutement actuel serait trop faible pour atteindre à nouveau des densités élevées à moins d'un auto-recrutement au sein de chaque population locale (Karlson et Levitan, 1990 ; Hunte et Younglao, 1988 in Karlson et

Levitan, 1990). Plusieurs observations montrent cependant que des densités assez élevées peuvent être atteintes (Edmunds et Carpenter, 2001) dont celles observées au cours de la présente étude.

Il est également essentiel de savoir dans quelle mesure les communautés récifales des Antilles possèdent la capacité d'acceuillir les larves (habitat) et les jeunes stades. Les juvéniles sont connus pour être cryptiques, pour autant leur préférendum en termes d'habitat et de ressource alimentaire restent méconnus. Nos résultats suggèrent un attrait particulier pour les Chlorophytes calcaires du genre *Halimeda*, cette piste devra être étudiée. Compte tenu de la capacité des oursins à adapter leur croissance somatique à la disponibilité de la ressource et à la densité de leur population, l'impact des profils algaux des communautés récifales existantes sur la croissance des oursins devra également être étudié.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Notre travail a permis en premier lieu de tester la faisabilité et la pertinence de plusieurs indicateurs visant à dimensionner les différents compartiments que nous souhaitions étudier (macroalgues, herbivores). Plusieurs d'entre eux ont apporté des résultats intéressants et/ou necessiteraient d'être approfondis et testés dans d'autres situations (indicateur d'habitabilité du substrat pour les oursins, indicateur d'herbivorie tenant compte de la taille des individus pour les oursins). Pour ce qui concerne le compartiment algal, l'indicateur lié au recouvrement algal horizontal (une seule dimension) s'est avéré aussi informatif qu'un indicateur tenant compte de la hauteur des plants d'algues, pour dimensionner le compartiment macroalgal. En revanche, l'étude des dimensions horizontales et verticales de ce compartiment a permis d'étudier les modalités de croissance des macroalgues en fonction des paramètres de l'environnement. L'indicateur biomasse, qui comporte de nombreux biais, et qui a été en conséquence abandonné en cours d'étude, nous semble difficile à mettre en œuvre en tant qu'indicateur d'abondance. Pour ce qui est des indicateurs de prédation et d'herbivorie par les poissons, la pondération opérée selon le régime alimentaire n'a pas apporté d'information supplémentaire par rapport à des indicateurs de biomasse simple. Enfin, les mesures réalisées de jour pour dimensionner les indicateurs d'abondance des oursins et des prédateurs des oursins représentent une source de mésestimation potentielle qu'il faudra réduire dans des études ulterieures par des mesures nocturnes.

En second lieu, une approche du peuplement algal par station a permis d'identifier plusieurs espèces d'algues qui pourraient être utilisées comme bioindicateur d'eutrophisation. Ces premiers résultats devront être confirmés par des analyses plus ciblées, faisant intervenir une quantification plus précise du degré d'eutrophisation ainsi que des mesures d'abondance de ces espèces d'algues.

Dans un troisième temps, notre travail a permis de dimensionner l'impact d'une série de facteurs sur les abondances algales, principalement en Guadeloupe et secondairement à l'échelle de

trois îles antillaises. Les résultats des travaux menés ont permis de mettre en avant le rôle du mode hydrodynamique, de la transparence de l'eau, de la pollution-eutrophisation, et des deux guildes d'herbivores étudiées dans la régulation des abondances algales sur les récifs de Guadeloupe. Ils ont permis de montrer d'une part que ces deux guildes avaient un impact sur les abondances de gazon algal mais aucun impact sur l'abondance des macroalgues, notamment les Ochrophytes. D'autre part ils ont permis de différencier l'impact des deux principales guildes d'herbivores selon l'échelle spatiale considérée et de montrer qu'en Guadeloupe, seule la guilde des poissons herbivores a un impact sur l'abondance algale à l'échelle récifale. Sur quelques stations, les poissons herbivores sont suffisamment abondants (plus de 15 kilogrammes pour 300 m²) pour maintenir une pâture de gazon algal. En revanche, la guilde des oursins Diadème ne permet pas actuellement d'exercer un contrôle sur les abondances algales à l'échelle récifale mais uniquement à une plus petite échelle, sur les petits secteurs de récifs où ils se concentrent. Ce faisant notre étude a mis en avant l'importance de l'échelle d'étude pour ces deux groupes fonctionnels (transect-échantillon, station, île).

Enfin, nous avons étudié le comportement des oursins à petite échelle et étudié les facteurs influençant leur répartition en abondance et en taille. Nos résultats ont montré que le mode hydrodynamique, l'habitabilité du substrat, l'abondance de gazon algal, de Cyanobactéries, de Chlorophytes calcaires, la biomasse des poissons herbivores et la biomasse de prédateurs étaient susceptibles influencer cette répartition selon l'échelle spatiale considérée. Plusieurs facteurs, dont le rôle n'a pas été ou que partiellement étudié nécessiteront d'être précisemment appréhendés : il s'agit de l'abondance des Chlorophytes qui a montré une relation certaine mais encore mal comprise avec les oursins (notamment avec leur répartition en taille), l'abondance des prédateurs, dont l'influence pourrait être exercée par des classes de taille particulières et enfin, les modalités de recrutement des post larves d'oursins dans les communautés récifales des Antilles françaises (saisonnalité, facteurs limitant..), facteur particulièrement important pour une meilleure compréhension de la répartition géographique des abondances de l'espèce.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adey W. H., Adey P.J., Burke R., Kaufman L., 1977. The Holocene reef systems of eastern Martinique, French West Indies. Atoll. Res. Bull., 218: 40 p.

Agence des aires marines protégées, 2010. Analyse régionale de Martinique, synthèse des connaissances, 157p.

Alvarez-Filip L., Dulvy N.K., Gill J.A., Coté I.M., Watkinson A.R., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs : region-wide declines in architectural complexity. Proc. R.Soc.B., 7p.

Aminot A., Chaussepied M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin.Centre national pour l'exploitation des océans, 395p.

Aronson, R. B. and W. F. Precht. 2000. Herbivory and algal dynamics on the coral reef at Discovery Bay, Jamaica. Limnology and Oceanography 45: 251-255.

Aronson, R. B. and W. F. Precht. 2001. Evolutionary paleoecology of caribbean coral reefs. In : Allmon WD, Bottjer DL (eds). Evolutionary paleoecology : the ecological context of macroevolutionary change. Colombia University Press, New York, pp-171-233.

Bacci J., 1998. Etude des sources de pollution du Littoral de la côte sous le vent de la Guadeloupe. CEMINAG, UAG, 63p.

Bak R.P.M., 1985. Recruitment patterns and mass mortalities in the sea urchins Diadema antillarum. Proc.of the 5th Inter.Cor.Reef Congress, Tahiti, 5: 267-272.

Bakus G.J., 1964. The effects of fish-grazing on invertebrate evolution in shallow tropical waters. . Occ. Pap. Allan Hancock Fdn 27 : 1-29.

Battistini R., 1978. Les récifs coralliens de la Martinique. Comparaison avec ceux du sud ouest de l'Océan Indien. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 16 (2): 157-177.

Battistini R., Hinschberger F., 1985. La morphologie des côtes au vent de Grande Terre et de Marie Galante. Bull.Assoc.Géogr.Franç., Paris, 2: 85-92.

Battistini R., Petit M., 1979. Récifs coralliens, constructions algaires et arrecifes à la Guadeloupe, Marie Galante et la Désirade. Atoll Research Bulletin, 234: 8p.

Bauer J.C., 1976. Growth, aggregation, and maturation in the echinoid Diadema antillarum.Bull.Mar.Sci.63 (2):443-451.

Birkeland C., 1987. Nutrient availability as a major determinant of differences among coastal hard substratum communities in different regions of the tropics. In C.Birkeland (Ed.), Comparison between Atlantic and Pacific tropical coastal system (pp.1-26). Paris: UNESCO Division of Marine Science.

Bohnsack J.A, Bannerot S.P., 1986. A Stationary Visual Census Technique for Quantitatively Assessing Community Structure of Coral Reef Fishes, NOAA Technical Report NMFS 41, 21p.

Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Laborel J., Laborel-Deguen F., Lamy D., Louis M., Philippot V., Vacelet J., 1986. Mission ECORECIF : étude des biocénoses marines côtières des îles de Saint Barthelemy, Saint-Martin et Anguilla. Rapport UAG, 21 p.

Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Louis M., 1988. A first record of a Sargassum Outbreak in a Caribbean Coral reef Ecosystem. Proc. 41st Gulf and Carib. Fisher. Instit., 171-187.

Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Imbert D., Louis M., 1991. Effets de l'ouragan Hugo sur les communautés côtières de Guadeloupe (Antilles françaises). Ann. Inst. Oceanogr., Paris, 67 (1): 5-33.

Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., 2000. L'état des récifs coralliens dans les Antilles Françaises. Martinique, Guadeloupe, Saint Barthélemy, Saint Martin. An 2000, 24p

Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Louis M. 2002. Les écosystèmes marins côtiers. Martinique et Guadeloupe. Pages 21-43. In : La pêche aux Antilles. Édition de l' IRD, Paris, 299 p.

Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Louis M., 2003. Manuel technique d'étude des récifs coralliens de la région Caraïbe, version provisoire. UAG, 57 p.

Bouchon C., Laborel J., 1986. Les peuplements coralliens des côtes de la Martinique. Ann. Inst. Océanogr. Paris, 62 (2): 199-237.

Bouchon C., Miller A., Bouchon-navaro Y., Portillo P., Louis M., 2004. Status of coral reefs in the French Caribbean islands and the other islands of the Western Antilles, pp 493-507 in Wilkinson C. (ed.): Status of coral reefs of the World, vol.2, AIMS, 257p.

Bouchon C., Portillo P., Louis M., Mazeas F., Bouchon-Navaro Y, 2008a. Evolution récente des récifs coralliens des îles de la Guadeloupe et de Saint-barthélemy. Revue d'écologie (Terre et Vie), 63: 45-65.

Bouchon C., Portillo P., Bouchon-Navaro Y, Louis M., Hoetjes P., Brathwaite A., Roach R., Oxenford H., O'Farell S., Day O., 2008b. Status of coral reefs of the lesser Antilles after the 2005 coral bleaching event, 85-105 in Wilkinson C., Souter D., 2008. Status of Caribbean coral reefs after

bleaching and hurricanes in 2005. Global coral reef monitoring network, and reef and rainforest research center, Townsville, 152 p.

Bouchon C., Portillo P., Bouchon-Navaro Y, Louis M., Hoetjes P, De Meyer K., Macrae D., Armstrong H., Datadin V., Harding S., Mallela J., Parkinson R., Van Bochove J.W., Wynne S., Lirman D., Herlan J., Baker A., Collado L., Nimrod S., Mitchell J., Morrall C., Isaac C., 2008. Status of coral reefs of the lesser Antilles: the French west indies, the Netherlands Antilles, Anguilla, Antigua, Grenada, Trinidad and Tobago, p.265-280 in Status of coral reefs of the world 2008, 298p.

Bouchon-Navaro Y., 1997. Les peuplements ichtyologiques récifaux des Antilles, distribution spatiale et dynamique temporelle. Thèse, Université des Antilles et de la Guyane, 242p. + annexes.

Bouchon-Navaro Y., Harmelin-Vivien, 1981. Quantitative distribution of herbivorous reef fishes in in the gulf of Aqaba (red sea). Marine Biology, 63: 79-86.

Bozec, 2006. Les poissons des récifs coralliens de Nouvelle Calédonie : estimations d'abondance, relations habitat-poissons, relations trophiques, indicateurs écologiques. Thèse de doctorat, Université Paris VI, 324p.

Brugneaux S., Peres C., 2005. Contribution aux inventaires de Faune et de Flore marines. Le récif Méridional. Observatoire du Milieu Marin Martiniquais, 96p.

Brugneaux S., Peres, C., Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Portillo P., Louis M., 2005. Suivi de l'état de santé des récifs coralliens de la Martinique - Campagnes 2004 -Fort de France : Observatoire du Milieu Marin Martiniquais : 43p.

Brugneaux S., 2006. ZNIEFF mer, le récif méridional de la Martinique, Synthèse. Observatoire du Milieu Marin Martiniquais, 120p.

Bruno J.F., Petes L.E., Harvell C.D., Hettinger A., 2003. Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. Ecology letters, 6 (12): 1056-1061.

Bruckner A., Bruckner R.J., 1997. Emerging infections on the reefs. In Proceedings of the 8th international coral reef symposium. 1: 601-606.

Buddemeier R.W., Ware J.R., 2003. Coral reef decline in the Caribbean. Science, 302: 391-392.

Carpenter R.C., 1981. Grazing by Diadema antillarum philippi an dits effects on the benthic algal community. J. Mar. Res., 39: 747-765.

Carpenter R.C., 1984. Predator and population density control of homing behaviour in the Caribbean echinoid Diadema antillarum. Marine Biology, 82: 101-108.

Carpenter R.C., 1985. Relationships between primary production and irradiance in coral reef algal communities. Limnology and oceanography, 30: 784-793.

Carpenter R.C., 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. Ecol. Monogr., 56 (4): 345-363.

Carpenter R.C., 1990a. Mass Mortality of Diadema antillarum. I: Long term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. Mar.Biol., 104: 67-77

Carpenter R.C., 1990b. Mass Mortality of Diadema antillarum. II: effect on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. Mar.Biol., 104: 79-86.

Carpenter R.C., 1990c. Competition among marine macroalgae, a physiological perspective. A minireview. J.Phycol., 26: 6-12.

Chiappone M., Swanson D.W. , Miller S.L., Smith S.G., 2002. Large-scale surveys on the Florida Reef Tract indicate poor recovery of the long-spined sea urchin Diadema antillarum. Coral reefs, 21: 151-155.

Chauvaud S., 1997. Cartographie par télédétection à haute résolution des biocénoses marines côtières de la Guadeloupe et de la Martinique. Estimation de la biomasse et de la production primaire des herbiers à Thalassia testudinum. Thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale, 242 p.

Clua E., 2004. Influence relative des facteurs écologiques et de la pêche sur la structuration des stocks de poissons récifaux dans six pêcheries du royaume des Tonga (Pacifique sud), thèse de doctorat, EPHE, 226p.

Coen L.D., Tanner C.E., 1989. Morphological variation and differential susceptibility to herbivory in the tropical brown alga Lobophora variegata. Marine Ecology Progress series, 54: 287-298

Collin A., 2010. Cartographie des habitats du paysage récifal et modélisation de la diversité spécifique à Moorea (Polynésie française) via l'imagerie Worldview2, 121p + annexes.

Connell J.H., 1997. Disturbance and recovery of coral assemblages. Coral Reefs, 16 (Suppl.): 101-113.

Conover J. T, 1968. The importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism. Botanica mar., 11: 1-9.

Cowan C., 2006. Coral Bleaching and disease : Recovery and mortality on Martinique reefs following the 2005 Caribbean bleaching event. University of Newcastle upon Tyne, Msc in tropical coastal management. 24p.

Dagnelie P., 2007. Statistique théorique et appliquée. Tome 1. Statistique descriptive et bases de l'inférence statistique. Bruxelles, De Boeck, 511 p.

Delavigne S., Bouchon C., 1999. Dégradation des communautés coralliennes des récifs de Guadeloupe. Rapport d'études, 45p.

Delgado, O., Lapointe B.E., 1994. Nutrient limited productivity of calcareous versus fleshy macroalgae in a eutrophic, carbonate-rich tropical marine environment. Coral Reefs, 13:151-159.

Diaz N., Grelon D., Lakhia J., 2003. Plan de gestion de la reserve naturelle marine de Saint Barthélémy, Réserve Naturelle Marine de Saint Barthélémy, Direction Régionale de l'Environnement Guadeloupe, 78p.

Doray M., 2006. L'agrégation de thons de sub-surface au sein du système [DCP ancré – macronecton – environnement- pêche] en Martinique : étude hiérarchique par méthodes acoustiques, optiques et halieutiques. Thèse de doctorat, 424p.

Dulvy N.K., Freckleton R.P., Polunin N.V.C., 2004. Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. Ecology letters, 7: 410-416.

Eakin C. M. et *al.,* 2010. Caribbean corals in crisis. Record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *Plos one*, 5 (11): 9p.

Ebert T.A., 1980. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. *Bull.mar.Sci*. 30: 467-474.

Eckert G.L., 1998. Larval development, growth and morphology of the sea urchin Diadema antillarum. Bull. Mar.Sci. 63 (2): 443-451.

Edmunds P.J., Carpenter R.C., 2001. Recovery of Diadema antillarum reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. Proc. Natl. Acad.Sci., USA. 98 (9): 5067-5071.

English S., Wilkinson C., Baker V., 1994. Survey manual for tropical marine resources. Australian Institute for Marine Science, Townsville, 368p.

Engman J., 2002. Mass mortality in Diadema antillarum (Echinodermata: Echinoidea): a large-scale natura. *http://jrscience.wcp.muohio.edu*: 7p.

Foster S.A., 1987. The relative impacts of grazing by Caribbean coral reef fishes and Diadema : effects of habitat and surge. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 105: 1-20.

Frontier S., Pichod-Viale D., 1991. Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. Collection d'Ecologie, 21. Ed.Masson, 391p.

Gardner T.A., Coté I.M., Gill J.A, Grant A., Watkinson A.R., 2003. Long term region wide declines in Caribbean corals. Science, 301: 958-960.

Gell F.R., Roberts C.M., 2003. Benefits beyond bounderies : the fishery effects of marine reserves. Trends in Ecology and Evolution, 18 : 448-455.

Gobert B., 1989. Effort de pêche et production des pêcheries artisanales martiniquaises.- Doc. scientifique Pôle Caraïbe, No. 22, 98 p.

Gobert B., 1991. Eléments d'évaluation de l'état des ressources en poissons du plateau insulaire martiniquais.- Document scientifique No. 31, 73 p.

Gladfelter W.B., 1982. White band disease in Acropora palmata : implications for the structure and growth of shallow reefs. Bull.Mar.Sc, 32 (2): 639-643.

Guilcher A., Marec A., 1978. Le récif barrière et le lagon du Grand cul de sac Marin (Guadeloupe, Antilles françaises) : Géomorphologie et sédiments. Oceanologica acta : 435-444

Guyader, O., Berthou, P., Reynal, L., Demanèche, S., Bruneau, M., Bellanger, M., Angin, B., Merrien, C., Guegan, F., Lespagnol, P., Pitel, M., Jézéquel, M. Leblond, E., Daurès, F. 2011. Situation de la pêche en Guadeloupe en 2008: Rapport du projet pilote Système d'Informations Halieutiques Guadeloupe 2007- 2009, Ifremer-SIH-2011/02/28, 83 p.

Haley M.P., Solandt J.L., 2001. Population fluctations of he sea urchins Diadema antillarum and Tripneustes ventricosus at Discovery Bay, Jamaica: a case of Biological succession? Caribbean Journal of Science, 37 (3-4): 239-245.

Harvell C.D., Kim K., Burkholder J.M., Colwell R.R., Epstein P.R., Grimes D.J., Hofmann E.E., Lipp E.K., Osterhaus A.D., Overstreet R.M., Porter R.W., Smith G.W., Vasta G.R., 1999. Emerging marine diseases- Climate links and anthropogenic factors. Science 285: 1505-1510.

Harvell D., 2007. Coral desease, environnemental drivers, and the balance between coral and microbial associates. Oceanography, 20 (1), 24p.

Hatcher B.G., Larkum A.R.O., 1983. An experimental analysis of factors controlling the standing crop of the epilithic algal community on a coral reef. Journal of experimental Marine Biology and Ecology 69: 85-96.

Hay M.E., 1981. Spatial patterns of grazing intensity on a Caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution. Aquatic Botany, 11: 97-109

Hay M.E., 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: Are previous results typical? Ecology, 65: 446-454.

Hay M.E. et al., 1987. Chemical defense against different marine herbivores: are amphipods insects equivalents ? Ecology, 68 (6): 1567-1580.

Hay M.E., Taylor P.R., 1985. Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. Oecologia, 65: 591-598.

Hawkins J.P., Roberts C.M., 2004. Effects of artisanal fisheries on Caribbean coral reefs. Conservation Biology, 18: 215-226.

Healy M.J.R., 1952. Some statistical aspects of anthropometry. J.of R. of Statis Soc. B, 14: 164-184.

Hily C., Duchêne J., Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Gigou A., Payri C., Védie F, 2010. Les herbiers de phanérogames marines de l'outre mer français. Hily C., Gabrié C., Duncombe M., coord. IFRECOR, Conservatoire du littoral, 140p.

Hodgson G., 1999. A global assessment of human effects on coral reefs. Marine Pollution Bulletin, 38: 345-355.

Hughes, T.P., A.H. Baird, D.R. Bellwood, M. Card, S.R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J.B.C. Jackson, J. Kleypas, J.M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S.R. Palumbi, J.M. Pandolfi, B. Rosen, J. Roughgarden, 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. Science, 301: 929-933.

Hughes T.P., 1994a. Catastrophes, Phase shifts, and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551.

Hughes, T.P., 1994b. Coral reef degradation: a long-term study of human and natural impacts. In: Ginsburg, R.N. (Ed.), Proceedings of the Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs: Health, Hazards and History; Symposium, Miami, University of Miami: 208–213.

Idrisi N., Capo T.R., Serafy J.E., 2003. Postmetamorphic growth and metabolism of long-spined black sea urchin (Diadema antillarum) reared in the laboratory. Mar.Fresh.Behav. Physiol., 0 (0): 1-9.

Impact Mer, Pareto Ecoconsult, 2009. Directive Cadre européenne sur l'Eau. Définition de l'état de référence pour les Masses d'Eau de Transition de la Martinique. Années 2007/2008. Rapport final, DIREN Martinique, 154p.

Jackson T.P., 1997. Reefs since Colombus. Proc.8th Int.Coral Reef Symp., 1: 97-106.

Jackson J.B.C., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science, 293: 629-637.

Jompa J., Mc Cook L.J., 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (Porites cylindrica) and a brown alga (Lobophora variegata). Limnol. Oceanogr., 47 (2): 527-534.

Karlson R.H., Levitan D.R., 1990. Recruitment-limitation in open populations of Diadema antillarum: an evaluation. Oecologia, 82: 40-44.

Kinsey D.W., Davies P.J., 1979. Effects of elevated nitrogen and Phosphorus on coral reef growth. Limnol.Oceanogr., 24(5): 935-940.

Knowlton N., 1992. Thresholds and multiple states in coral reef dynamics. Amer.Zool., 32: 674-682.

Knowlton N., 2001. The future of coral reefs. Proc. Natl. Acad. Sci., 18 (10): 5419-5425.

Kopp D., 2007. Les poissons herbivores dans l'écosystème récifal des Antilles. Thèse de doctorat. Université des Antilles et de la Guyane, 198 p.

Koop, K., Booth, D., Broadbent, A., Brodie, J., Bucher, D., Capone, D., Coll, J., Dennison, W., rdman, M., Harrison, P., Hoegh-Guldberg, O., Hutchings, P., Jones, G. B., Larkum, A.W.D., O'Neill, J., Steven, A., Tentori, T., Ward, S., Williamson, J., Yellowlees, D. 2001. ENCORE : the effect of nutrient enrichment on coral reefs. Synthesis of results and conclusions. Marine Pollution Bulletin, 42 (2): 91-120.

Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS, 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. Marine Ecology Progress Series, 323: 107-117.

Lafferty K.D., Porter J.W., Ford S.E., 2004. Are dideases increasing in the ocean? Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 35: 31–54.

Lapointe B.E., Littler M.M., Littler D.S., 1987. A comparison of nutrient –limited productivity in macroalgae from a caribbean barrier reef and from a mangrove ecosystem. Aquatic Botany, 28: 243-255.

Lapointe B.E., 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. Limnol. Oceanogr. 42: 1119-1131.

Lapointe B.E., Barile P.J., Yentsch C.S., Littler M.M., Littler D.S., Kakuk B., 2004. The relative importance of nutrient enrichment and herbivory on macroalgal communities near Norman's Pond Cay, Exumas Cays, Bahamas: a "natural" enrichment experiment. J.Exp.Mar.Biol.Ecol., 298: 275-301.

Lapointe B.E., Langton R., Bedford B.J., Day O., Hu C., Potts A., 2010. Land based nutrient enrichment of the Bucoo Reef complex and fringing coral reefs of Tobago, West Indies. Marine pollution Bulletin, 60: 334-343.

Lapointe B.E., Bedford B.J., 2010. Ecology and nutrition of invasive Caulerpa brachypus f. parvifolia blooms on coral reefs off southeast Florida, U.S.A.Harmful algae, 9: 1-12.

Larkum W.D., Koop K., 1997. ENCORE: algal productivity and possible paradigm shifts. In Proceedings of the 8th international coral reef symposium, 1: 881-884.

Larkum, A.W.D., Koch, E.C. and Kühl, M. 2003. Diffusive boundary layers and photosynthesis of the epilithic algal community of coral reefs. Marine Biology, 142: 1073-1082.

Lessios H.A., Roberton D.R., Cubit J.D., 1984. Spread of Diadema Mass mortality through the Caribbean. Science, 226: 335-337.

Lessios H.A., 1988. Mass mortality of diadema antillarum in the Caribbean: What have we learned? Ann.Rev.Ecol. Syst., 19: 371-393.

Lessios H.A., Garrido M.J., Kessing B.D., 2001. Demographic history of Diadema antillarum a keystone herbivore on Caribbean reefs. Proc. R. Soc.Lond., 268: 1-7.

Lessios H.A, 2005. Diadema antillarum populations in Panama twenty years following mass mortality. Coral Reefs, 24: 125-127.

Levitan D.R., 1989. Density –dependent size regulation in Diadema antillarum: effects on fecundity and survivorship. Ecology, 70 (5): 1414-1424.

Levitan D.R., 1991. Skeletal changes in the test of sea uchin Diadema antillarum in response to food limitation. Mar. Biol., 111: 431-435.

Levitan D.R., 1992. Community structure in times past: influence of human fishing pressure on algal-urchin interactions. Ecology, 73 (5), 1597-1605.

Lewis J.B., 1966. Growth and breeding in the tropical echinoid Diadema antillarum philippi. Bull.Mar.Sci., 16: 151-158.

Lewis S.M., Wainwright P.C., 1985. Herbivore abundance and grazing intensity on a caribbean coral reef. J.Exp.Mar.Biol. Ecol., 87: 215-228.

Lewis S.M., 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a caribbean reef community. Ecological Monographs, 56 (3): 183-200.

Lewis S.M., Norris J.N., Searles R.B., 1987. The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. Ecology, 68 (3): 636-641.

Liddell W.D., Ohlhorst S.L., 1986. Changes in th benthic community composition following the mass mortality of Diadema in Jamaica. J.Exp.Mar.Biol. Ecol., 95: 271-278.

Lirman D., 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and incresased algal biomass on coral survivorship and Growth. Coral reefs, 19 (4): 392-399.

Littler M.M., Littler D.S., 1984. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. Progress in phycological research. Biopress. Bristol., 3: 323-364

Littler M.M., Taylor P.R., Littler D.S., 1983. Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. Coral reefs, 2: 111-118.

Littler M.M., Littler D.S., 1985. Factors controlling relative dominance of primary producers on biotic reefs. Proc.of the 5th Intern. Reef Congr, Tahiti., 4: 35-39.

Littler, M. M., D. S. Littler, Lapointe B.E. 1992. Modification of Tropical Reef Community Structure Due to Cultural Eutrophication: the Southwest Coast of Martinique. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, 1: 335-343.

Littler, M. M., D. S. Littler, Brooks B.L., 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: bottom up eutrophication and top-down herbivory. Harmful algae, 5: 565-585.

Luckurst B.E., Luckurst K., 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. Mar.Biol., 49 : 317-323.

Miller R.J., Adams A.J., Ebersole J.P., Ruiz E., 2007. Evidence for positive density-dependent effects in recovering Diadema populations. J..Exp.Mar.Biol, 349 : 215-222.

Mc Clanahan, T. R., 1992. Resource utilization, competition and predation : a model and example from coral reef grazers. Ecol. Model., 61: 195-215.

Mc Clanahan, T. R., 1995. Harvesting in an uncertain world: impact of resource competition on harvesting dynamics. Ecol. Model., 80: 21-26.

Mc Clanahan T.R., 2000. The near future of coral reefs. Environnemental conservation, 29 (3) : 24p.

Mc Clanahan T.R., Kamukuru A.T., Muthiga, N.A., Yebio, M.G., Obura D., 1996. Effects of sea urchins reductions on algae coral and fish population. Conservation Biology 10: 136-154.

Mc Clanahan T.R., Cokos, B.A., Sala E., 2002. Algal growth and species composition under experimental control of herbivory, phosphorus and coral abundance in Glovers reef, Belize. Marine Pollution Bulletin, 44 (6): 441-451.

Mc Clanahan T.R., Hendrick V., Rodrigues M.J. et Polunin N. V. C., 1999. Varying responses of herbivorous and invertebrate feeding fishes to macroalgal reduction on a coral reef. Coral Reefs, 18: 195-203.

Mc Clanahan T.R., Polunin N.V.C., Done T.J., 2002b. Ecological states and the resilience of coral reefs. Conserv.Ecol., 6: 18p.

Mc Clanahan, T.R., Bergman, K., Huitric, McField, M., M. Elfwing, T., Nyström, M., Nordermer, I. 2000. Responses of fishes to algal reductions on patch reefs of Glovers Reef, Belize. Marine Ecology Progress Series, 206: 283-296

Mc Cook J.L., 1996. Effects of herbivores and water quality on sargassum distribution on the central Great barrier Reef: Cross shelf transplants. Mar. Ecol.Prog. Ser., 139: 179-192.

Mc Cook J.L., 1999. Macroalgae, nutrient and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the great barrier reef. Coral reefs, 18: 1-11.

Mc Cook J.L., 2001. Competition between coral and algal turfs along a gradient of terrestrial influence in the nearshore central Great Barrier Reef. Coral Reefs, 19: 419-425.

Mc Cook J.L., Jompa J., Diaz-Pullido, G., 2001. Competition between coral and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. Coral reefs, 18: 1-11.

Mc Cook J.L., Price I.R., Klump D.W., 1997. Macroalgaes on the GBR: causes or consequences, indicators or model of reef degradation ? Proc. 8th Int Coral Reef Sym, 2: 1851-1856.

Mc Manus J.W., Menez L.A.B., Reyes K.N.K., Vergara S.G., Alban M.C., 2000. Coral reef fishing and coral-algal phase shifts: implications for global reef status, ICES Journal of Marine *Science*, 57 (3): 572-578.

Mc Manus J W, Polsenberg J F, 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. Progress in Oceanography, 60: 263-279.

Morrison D., 1988.Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. Ecology, 69 (5): 1367-1382.

Murugan A., Begum MS, Ramasamy MS, Raja P., 2011. Antifouling and antipredatory activity of natural products of the seaweeds Dictyota dichotoma and Chaetomorpha linoides. Nat. Prod.Res.

Nugues, M.M., Delvoye, L. and R.P.M. Bak, 2004. Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga Halimeda opuntia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 278: 103-114.

Ogden J.C., Brown R.A., Salesky N., 1973. Grazing by the echinoid Diadema antillarum Philippi: Formation of Halos around West Indian patch reefs. Science, 182 : 715-717

Ogden J.C, Carpenter R.C, 1987. Long-spined black sea urchin. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (South Florida). Biological Report, 82: 17p.

Ogden J.C., Lobel P., 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. Env.Biol.Fish., 3 (1) : 49-63.

Palumbi S. R., 2004. Marine reserves and ocean neighborhoods: The Spatial Scale of Marine Populations and Their Management. Annu. Rev. Environ. Resour., 29: 31–68.

PARETO, IMPACT MER, ARVAM, ASCONIT, R.N. SAINT MARTIN, 2009. Directive cadre sur l'eau : définition de l'état de référence et du réseau de surveillance pour les masses d'eau littorales de la Guadeloupe. Rapport de synthèse des deux années de suivi (2007-2009). Rapport final, 107p.

Pandolfi J.M., 2003. Global trajectories of the long term decline of coral reef ecosystems. Science, 301: 955-958.

Paul V.J., Van Alstyne K.L., 1988. Antiherbivore defenses in Halimeda. Proc. Of the 6th Coral Reef Symposium, Australia, 3: 133-137.

Piazzi L. ; Meinezc A. ; Verlaque M. ; Akcali B. ; Antolic B. ; Argyrou M. ; Balata D. ; Ballesteros E. ; Calvo S. ; Cinelli F. ; Cirik S. ; Cossu A. ; D'Archino R. ; Djellouli A.S. ; Javel F. ; Lanfranco E. ; Mifsud C. ; Pala D. ; Panayotidis P. ; Peirano A. ; Pergent G. ; Petrocelli A. ; Ruitton S. ; Zuljevic A. ; Ceccherelli G., 2005. Invasion of Caulerpa racemosa var. cylindracea (caulerpales, chlorophyta) in the Mediterranean sea: an assessment of the spread. Cryptogamie. Algologie. 2005, 26 (2), 189-202.

Paul V.J., 2008. Global warming and cyanobacteria harmful algae blooms. State of the science and research needs. Advances in experimental medicine and biology., 619: 239-257.

Plante R., Frontier S., Le Loeuff P, Reys J.-P., 1983. Stratégies d'échantillonnage et fluctuations naturelles dans des écosystèmes benthiques. Deux exemples en milieu tropical **in**: Cabioch, L. et al. (Ed.) (1983). Fluctuation and Succession in Marine Ecosystems: Proceedings of the 17th European Symposium on Marine Biology, Brest, France, 27 September-1 October 1982. Oceanologica Acta, Spec. vol. 1983: 153-157.

Randall J.E., Shroeder R.E., Starck W.A., 1964. Notes on the biology of the echinoid Diadema antillarum. Carib. J. Sci., 4.

Randall J.E., 1967. Food habits of reef fishes of the west indies. Stud. Trop. Oceanogr., 5: 665-847.

Renken H., Mumby P.J., Matsikis I., Edwards H.J., 2010. Effects of physical environmental conditions on the patch dynamics of Dictyota pulchella and Lobophora variegate on Caribbean coral reefs. Marine Ecology Progress Series, 403: 63-74.

Richardson L., 1998. Coral diseases: What is really known? Trends Ecol. Evol. 13: 438-443.

Roberts C.M., 1995. Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. Conservation biology, 9: 988-995.

Roberts C M., Branch G, Bustamante R H., Castilla J C., Dugan J, Halpern B S., Laerty K D., Leslie H, Lubchenco J, McArdle D, Ruckelshaus M, Warner R R., 2003. Application of ecological criteria in selecting marine reserves and developing reserve networks. *Ecological Applications*. 13 (1): 215-228.

Robertson D.R., Polunin N.V.C., 1981. Coexistence: symbiotic sharing of feeding territories and algal food by some coral reef fishes from the western Indian Ocean. Marine Biology, 62: 185-195.

Rogers C.S., 1985. Degradation of Caribbean and western Atlantic coral reefs and decline of associated fisheries. Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti, 6: 491-496.

Rose, C.S., Risk, M.J., 1985. Increase in Cliona delitrix infestation of Montastrea cavernosa heads on an organically polluted portion of the Grand Cayman fringing reef. Marine Ecology, 6 (4): 345-363.

Sammarco P.W., Levinton J.S., Ogden J.C., 1974. Grazing and control of community structure by Diadema antillarum (philippi) (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. J.Mar.Res., 32: 47-53.

Sammarco P.W., 1980. Diadema and its relationship to coral spat mortality : grazing, competition, and biological disturbance. J.exp.Biol.Ecol., 45: 245-272.

Sammarco P.W., 1982. Effects of grazing by by Diadema antillarum philippi on algal diversity and community structure. J.Exp.Mar.Biol. Ecol, 65: 83-105.

Sammarco P.W., 1985. The Great Barrier Reef vs. the Caribbean: Comparisons of grazers , coral recruitment patterns and reef recovery. Proceedings of the 5th International Coral reef Congress, Tahiti, 4: 391-397.

Sary S., Oxenford H.A., Woodley J.D., 1997. Effects of a trap mesh size on an overexploited coral reef fishery at discovery bay, Jamaica. *Mar.* Ecol. Prog.Ser, 154: 107-120.

Schlichting H., Gersten K., 2000. Boundary layer theory. 8th revised and enlarged edition, 770p.

Schumacher, G. J., Whitford L. A., 1965: Respiration and 32p uptake in various species of freshwater algae as affected by current. J. Phycol. 1: 78-80.

SDAGE, 2003. Schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux de Guadeloupe. Comité de bassin de la Guadeloupe, 152p.

SDAGE, 2009. Schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux. Guadeloupe 2010-2015. Comité de bassin de la Guadeloupe, 5 cahiers, 386p.

Solandt J.L., Campbell A.C., 2001. Macroalgal feeding characteristics of the sea urchin Diadema antillarum Philippi at Discovery Bay, Jamaica. Caribbean Journal of Science, 37 (3-4): 227-238.

Sotka E.E., Hay M.E., 2009. Effects of herbivores, nutrient enrichment and their interactions on macroalgal proliferation on coral growth. Coral reefs, 28: 555-568.

Smantz A.M., 1997. Nutrient effects on coral reefs : a hypotesis on the importance of topographic and trophic complexity to reef nutrient dynamics. Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., 2: 1527-1532.

Smantz A.M., 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? Estuaries, 25 (4): 743-766.

Smith J.E., Smith C.M., Hunter C.L., 2001. An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on Hawaiian reef. Coral Reefs, 19: 332-342.

Smith J.E., Shaw M., Edwards R.A., Obura D., Pantos O., Sala E., Sandin S.A., Smriga S., Hatay M., Rohwer F.L., 2006. Indirect effects of algae on coral: algae mediated microbe induced coral mortality. *Ecology letter*, 9: 11p.

Steneck, R.S., 1983. Quantifying herbivory on coral reefs: just scratching the surface and still biting off more than we can chew. Pages 103-111 in M.L. Reaka editor. The ecology of deep and shallow coral reefs. Symposia series for undersea research. Volume 1. Office of Undersea Research, NOAA, Rockville, Maryland, USA.

Steneck, R.S., 1993. Is herbivore loss damaging to refs than hurricanes? Case studies from two Caribbean reef systems (1978-1988). In R.N. Ginsberg (ed.) Proc. Colloq. Glob. Aspects Coral Reefs: Health, Hazards and History, pp.220-226. Rosentiel School of Marine and Atmospheric Science, Miami, U.S.A.

Steneck, R.S., Dethier M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities, Oikos, 69: 476-498.

Steneck R.S., Watling L., 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs : a fonctional group approach. Mar.Biol., 62 : 299-319.

Steneck R.S., Testa V., 1997. Are calcareous algae important to reefs today or in the past? Symposium summary. Proc. 8th Int Coral Reef Sym, 1: 685-688.

Sturges H. A., 1926. The choice of a class interval. *J. American Statistical Association*: 65–66.

Sutherland P.K., Porter J.W., Turner J.W., Thomas B.J., Looney E.E., Luna T.P., Meyers M.K., Futch J.C., Lipp E.K., 2010. Human sewage identified as likely source of white pox disease of the threatened Caribbean elkhorn coral, Acropora palmata. Env.Microb., 12 (5): 1122-1131.

Sutherland KP, Shaban S, Joyner JL, Porter JW, Lipp EK, 2011. Human Pathogen Shown to Cause Disease in the Threatened Eklhorn Coral *Acropora palmata*. *PLoS ONE* 6(8): e23468. doi:10.1371/journal.pone.0023468

Thacker R.W., Ginsburg D.W., Paul V.J., 2001. Effects of herbivores exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. Coral Reefs, 19: 318-329.

Vermeij, M.J.A., I. van Moorselaar, S. Engelhard, C. Hörnlein, S. M. Vonk and P. M. Visser, 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS ONE*.

Weil E., Torres J.L., Ashton M., 2005. Population characteristics of the sea urchin Diadema antillarum in la Paguera, Puerto Rico, 17 years after the mass mortality event. Rev.Biol. Trop, 53(3): 219-231.

Wiliams A.H., 1981. An analysis of competitive interactions in a patchy back-reef environment. Ecology, 62 (4): 1107-1120.

Williams I.D., Polunin N.V.C., 2001a. Large scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid depth reefs in the Caribbean. Coral Reefs, 19: 358-366.

Williams I.D., Polunin N.V.C., 2001b. Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. Mar.Ecol.Progr.Ser., 222: 187-196.

Wilkinson C., 2004. Status of coral reefs of the world: 2004. Global coral reef monitoring network, Australian Institute of marine Science, Townsville, Queensland, Australia.

Wilkinson C., 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global coral reef monitoring network, Australian Institute of marine Science, Townsville, Queensland, Australia.

Wing S. R., Wing E. S., 2001. Prehistoric fisheries in the Caribbean. Coral Reefs, 20: 1-8.

Woodley J.D., 1999. Sea urchin exert top-down control of macroalgae on Jamaican coral reefs (1). Coral Reefs, 18: 192.

Woodley J.D., Gayle P.M.H., Judd N., 1999. Sea urchin exert top-down control of macroalgae on Jamaican coral reefs (2). Coral Reefs. 18: 193.

Yniguez A., Mc Manus J.W., Collado-Vides L., 2010. Capturing the dynamics in benthic structures : environmental effects on morphology in the macroalgal genera Halimeda and Dictyota. Mar. Ecol. Prog. Ser., 411 : 17-32.

ANNEXES

Annexe 1- Illustrations des stations étudiées en Guadeloupe

Côte Caraïbe-

Îlet Pigeon (5 m)

Côte Caraïbe-

Pointe de Malendure (4 m)

Côte Caraïbe-

Bouillante

Petit Cul-de-sac marin

Pente externe du récif de la

Caye à Dupont (4m)

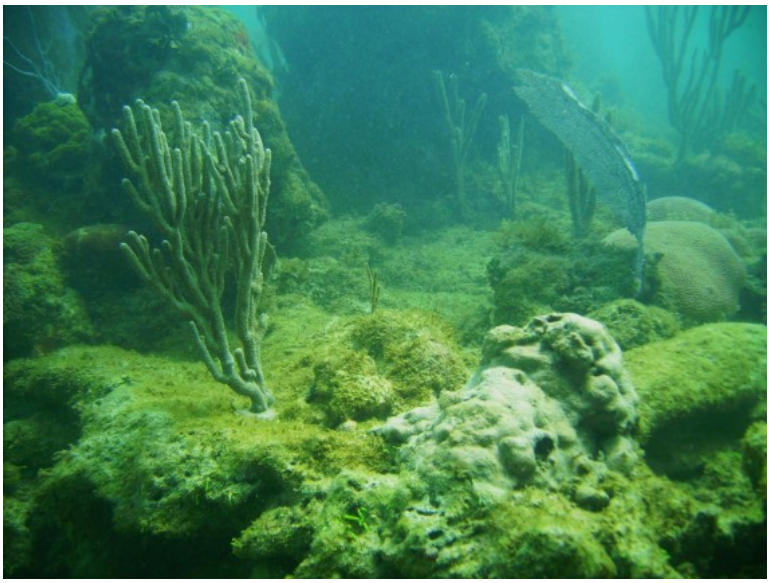
Petit Cul-de-sac marin

Pente externe de l'îlet

Fortune (3 m)

Petit Cul-de-sac marin

Îlet Gosier (3m)



Petit Cul-de-sac marin

Îlet Cochon (3 m)

Grand Cul-de Sac Marin

Pente externe de la barrière

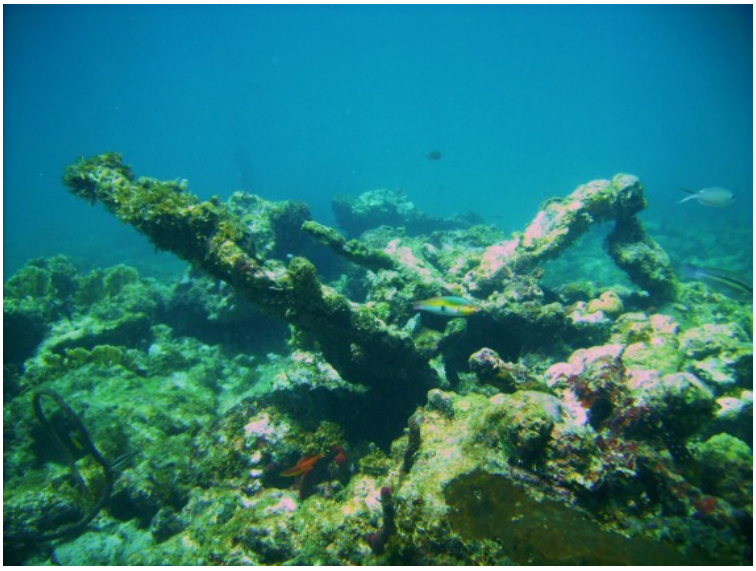
de l'îlet Fajou (3m)

Grand Cul-de Sac Marin

Port Louis (2 m)

Grand Cul-de Sac Marin

Passe à Caret (4 m)



Grand Cul-de Sac Marin

Pente externe de la barrière

(4 m)

Annexe 2-Estimation de l'habitabilité du substrat autour de chaque transect-échantillon

Transect	Habitabilité
Dupont_1	2
Dupont_2	2
Dupont_3	2
Dupont_4	2
Dupont_5	2
Fortune_1	2
Fortune_2	1
Fortune_3	2
Fortune_4	3
Fortune_5	3
Fajou_1	4
Fajou_2	3
Fajou_3	2
Fajou_4	3
Fajou_5	3
Gosier_1	2
Gosier_2	1
Gosier_3	2
Gosier_4	3
Gosier_5	2
Pigeon_1	4
Pigeon_2	4
Pigeon_3	4
Pigeon_4	4
Pigeon_5	4
Port_louis_1	3
Port_louis_2	3
Port_louis_3	2
Port_louis_4	2
Port_louis_5	1

Transect	Habitabilité
Caret_1	1
Caret_2	4
Caret_3	4
Caret_4	4
Caret_5	4
Malendure_1	2
Malendure_2	2
Malendure_3	2
Malendure_4	2
Malendure_5	2
Cochon_1	3
Cochon_2	3
Cochon_3	3
Cochon_4	3
Cochon_5	3
Bouillante_1	3
Bouillante_2	3
Bouillante_3	3
Bouillante_4	3
Bouillante_5	3
Colas_1	4
Colas_2	4
Colas_3	3
Colas_4	3
Colas_5	3

Annexe 3-Résultat des dosages de nitrates et de phosphates par l'institut pasteur de Guadeloupe sur les stations de Guadeloupe

	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4
Date	06/10	07/10	08/10	09/10	11/10	13/10	14/10	15/10	16/10	17/10	18/10
Nitrates (µmol.l^{-1})	0,450	0,160	0,250	0,480	0,080	0,130	0,250	ξ	ξ	ξ	0,050
Phosphates (µmol.l^{-1})	ξ	0,020	0,020	0,020	ξ	0,020	0,020	ξ	ξ	0,300	0,060

Annexe 4-Liste des macroalgues observées sur les stations étudiées en Guadeloupe entre -3 et -5 m

Espèce	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4
Dictyota sp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cyanobactéries	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Galaxaura sp.	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1
Jania sp.	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Halimeda opuntia	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1
Halimeda tuna	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Hypnea sp	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1
Lobophora variegata	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
Caulerpa sertularoides	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
Caulerpa racemosa	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Liagora sp	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Amphiroa sp	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1
Acanthophora spicifera	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Asteromenia peltata	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
Caulerpa verticillata	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Sargassum sp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Galaxaura marginata	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Ganonema farinosum	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Neomeris annulata	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Padina sp.	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Caulerpa brachypus	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Caulerpa cupressoides	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Galaxaura subverticillata	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gracilaria damaecornis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Halimeda incrassata	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hydropuntia cornea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Kallymenia limminghii	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Martensia pavonia	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Penicillus dumetosus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Annexe 5-Présence- absence des macroalgues sur les stations à 10m

espèce	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	SB_Baleine_10	SB_Coco_	M_Rat_6
Dictyota sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cyanobactéries	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Lobophora variegata	1	1	1	1	0	1	1	1	1
Jania sp.	1	1	1	1	1	1	0	0	1
halimeda opuntia	1	0	0	1	0	1	1	1	1
Martensia pavonia	1	1	1	0	1	1	1	0	0
Gelidium pusillum	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Spyridia hypnoides	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Caulerpa racemosa	1	0	0	1	1	1	0	0	1
Ventricaria ventricosa	1	0	0	1	1	1	0	0	1
Galaxaura marginata	1	0	0	1	1	1	0	0	0
Halimeda tuna	1	0	0	0	0	1	0	1	1
Sargassum sp	1	0	0	0	1	0	0	1	1
Caulerpa serrulata	1	0	0	1	0	1	0	0	0
Amphiroa sp	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Avrainvilla sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Caulerpa mexicana	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Caulerpa sp	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Caulerpa verticillata	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Halimeda incrassata	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Kallymenia limminghii	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Codium dicorticum	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Codium intertextum	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Codium isthmocladum	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Dictyosphaeria cavernosa	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Galaxaura obtusata	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Halymenia floresia	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Padina sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Stypopodium zonale	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Annexe 6- Estimation de l'abondance macroalgale sur les stations entre 3 et 5 m de Guadeloupe

	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4
biomasse poids frais (g)	610,5	879,9	0,0	307,0	18,6	94,2	766,5	44,2	66,7	28,9	242,6
R_plan macroalgues (cm)	1410	2485	1655	1299	1101	1546	2577	1215	1527	1556	3073
R_corrigé macroalgues	2341	8241	1915	3945,5	1255	4808,5	7775,5	2174,75	3348	3117	6920,5

Annexe 7- Recouvrements algaux sur les stations étudiées (recouvrement plan en cm)

	R_Calg Chloro	R_ Calg Rhodo	R_Chloro	R_ cyano	R_Melo	R_ pheophycées	R_Rhodo	R_ Gazon algal
G_Dupont _4	132	28	3	23	1054	164	6	2112
G_Fortune_3	431	96	56	91	672	1043	96	1703
G_Gosier_3	89	31	20	32	448	282	397	2595
G_Cochon_4	67	69	40	801	112	321	117	982
G_Fajou_3	47	0	0	233	1303	35	37	1970
G_Caret_4	356	210	12	1336	120	302	241	542
G_Port Louis_2	55	96	61	254	168	516	396	1130
G_Colas_4	113	177	0	1143	613	902	125	1392
G_Pigeon_5	0	125	0	79	594	223	80	1883
G_Malendure_4	0	193	17	7	289	385	324	1260
G_Bouillante_4	0	31	0	28	581	757	159	2364
G_Fajou_10	0,00	0,00	0,00	80,83	190,83	757,50	48,33	1785,83
G_Port Louis_10	8,33	30,00	5,83	0,00	37,50	311,67	95,83	2610,83
G_Colas_10	12,50	43,33	0,00	941,67	55,00	845,00	38,33	1601,67
G_Pigeon_10	0,00	47,50	0,00	21,67	38,33	395,00	80,00	2770,00
M_Fond boucher_10	0,00	0,00	1,67	0,00	149,17	96,67	23,33	2520,00
M_Borgnèse_10	105,83	8,33	33,33	15,00	45,83	1105,00	36,67	1548,33
M_Banc crique_10	170,83	19,58	70,83	12,50	8,33	1000,83	0,00	1351,25
M_SLuce_10	0,00	0,00	12,50	26,67	174,58	118,33	0,00	1759,58
M_Rat_6	476,67	54,17	144,17	39,17	418,33	5,83	60,00	1793,33
SB_Baleine_10	8,33	0,00	0,00	30,83	91,67	1744,17	8,33	1825,83
SB_Coco_10	12,49	0,00	0,00	89,91	82,42	1707,45	0,00	2221,10

Annexe 8-Biomasse de poissons herbivores sur les stations étudiées (g)

Régime	Famille	Espèce	Coef_herb	G_Dupont_4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Rat_6	SB_Baleine_10	SB_Coco_10	M_Banc crique_10	M_Sluce_10
Om	Pomacentridae	*Abudefduf saxatilis*	1	63,5	0	50,8	341,4	190,5	0	63,5	2171,7	0	127	127	254	0	63,5	0	0	0	0	63,5	952,5	0	0
He	Acanthuridae	*Acanthurus bahianus*	1	279,6	1045,6	12052,	4186,4	1609,9	179,8	162,5	1182,9	62,7	850,9	228,2	331	553	552	1752,4	0	99,3	0	544,4	7225,5	66,2	33,1
He	Acanthuridae	*Acanthurus chirurgus*	1	73,8	3754,9	593,3	247,7	0	0	0	36,9	23,7	0	0	0	0	0	7998	0	0	0	0	0	0	0
He	Acanthuridae	*Acanthurus coeruleus*	1	0	331	766,5	873,6	1311,8	0	1316,1	147,7	13,3	169,4	427,5	114	347,6	1014,1	8555,6	42,7	19,6	0	1915,6	706,6	0,7	0,7
Om	Monacanthidae	*Cantherhines pullus*	0,5	0	0	0	0	106,3	0	0	159,45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19,95
Om	Gobiidae	*Gnatholepis thompsoni*	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
He	Kyphosidae	*Kyphosus sectatrix*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	703,6	0	0	0	0	0	1407,2	0	0	0
He	Balistidae	*Mellichtys niger*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	332,7	102,3	0	0	0	0	0	0	0	0
Om	Pomacentridae	*Microspathodon*	1	1002	185,1	1316	1675,8	624,7	0	414,4	360,4	299,4	518,9	356,9	172,5	57,5	287,5	0	57,5	0	0	287,5	287,5	0	172,5
He	Blennidae	*Ophioblennius atlanticus*	1	0	0	60,8	0	0	0	0	0	7,6	22,8	7,6	0	0	0	0	0	0	0	0	7,6	0	0
He	Scaridae	*Scarus iserti*	1	802	810,2	2066,5	45,8	396,4	0	1318,2	276,6	194	1146,9	1713,4	2104,8	553,2	1568,8	1159,3	0	1426	0	71,2	113	771,5	912,4
He	Scaridae	*Scarus taeniopterus*	1	269,4	0	4168,8	0	2444	0	0	738,4	0,5	2362,2	2972	681,2	1801,7	439	38,4	29,6	281,9	0	377,7	320,9	9	375,7
He	Scaridae	*Scarus vetula*	1	0	0	1737,3	0	627	0	322,2	0	80,4	304,5	756,6	0	813,8	1225,7	107,4	0	344,7	0	1118,3	1285,2	0	0
He	Scaridae	*Sparisoma atomarium*	1	30	7,5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	153,6	0	7,5	0	0	0	0	0	0	61,9	0
He	Scaridae	*Sparisoma aurofrenatum*	1	2450,1	781,2	2598,1	1849,9	1552,5	0,7	1058,1	1032,4	310,2	793,4	1297,8	3710,8	2681	1834,2	2290,8	626,6	1533,7	0	700,1	1371,7	622,1	830,3
He	Scaridae	*Sparisoma chrysopterum*	1	303,6	735,9	87,1	0	243,2	73,6	94,7	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
He	Scaridae	*Sparisoma rubripinne*	1	185,3	2452,8	0	1101	0	0	204,6	635,1	389,9	799,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
He	Scaridae	*Sparisoma viride*	1	378,6	2363,4	2555,4	477,6	4607,3	0	753,3	1436,1	1378,8	591,3	1869,3	4881,4	12133,	9173,3	600,3	214,8	3322,3	0	4521,9	532,5	1151,1	830,3
Om	Pomacentridae	*Stegastes diencaeus*	0,5	0	0	4,05	0	0	0	0	0	0,9	2,7	0	0	0	77,4	0	0	0	0	14,25	7,8	0	0
Om	Pomacentridae	*Stegastes dorsopunicans*	0,5	0	0	38,7	24	244,2	7,2	0	26,25	31,8	379,2	6	0	0	25,8	77,4	0	25,8	0	12	37,8	0	0
Om	Pomacentridae	*Stegastes leucostictus*	0,5	0	0	1,35	0	0,9	10,05	0	6	6	6,45	12	244,65	0	116,1	307,8	0	60	0	13,35	19,35	0	0
Om	Pomacentridae	*Stegastes noir*	0,5	168,9	259,35	0	0	0	6	6	0	313,8	0	133,35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Om	Pomacentridae	*Stegastes partitus*	0,5	47,1	0	111,6	0	933,6	51	21	607,2	0	368,4	82,2	186,9	956,4	51,3	25,5	871,2	25,8	0	165,6	121,5	186	614,4
Om	Pomacentridae	*Stegastes planifrons*	0,5	0	0	0	0	13,35	0	256,35	0	0	0	0	475,35	6	185,7	277,35	0	417,15	0	0,45	0	432,45	276,45
Om	Pomacentridae	*Stegastes variabilis*	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0,9	0	6	12

Annexe 9 - Résultat des comptages d'oursins sur les stations étudiées (N sur 60m²)

Stations	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Banc crique_10	M_Rat_6	SB_Baleine_10	SB_Coco_	M_Sluce_10
N_*Diadema_antillarum*	34	11	1	29	44	108	0	4	22	64	6	0	1	0	9	191	41	35	8	4	0	42

Annexe 10-Biomasses de poissons prédateurs des oursins Diadèmes sur les stations étudiées

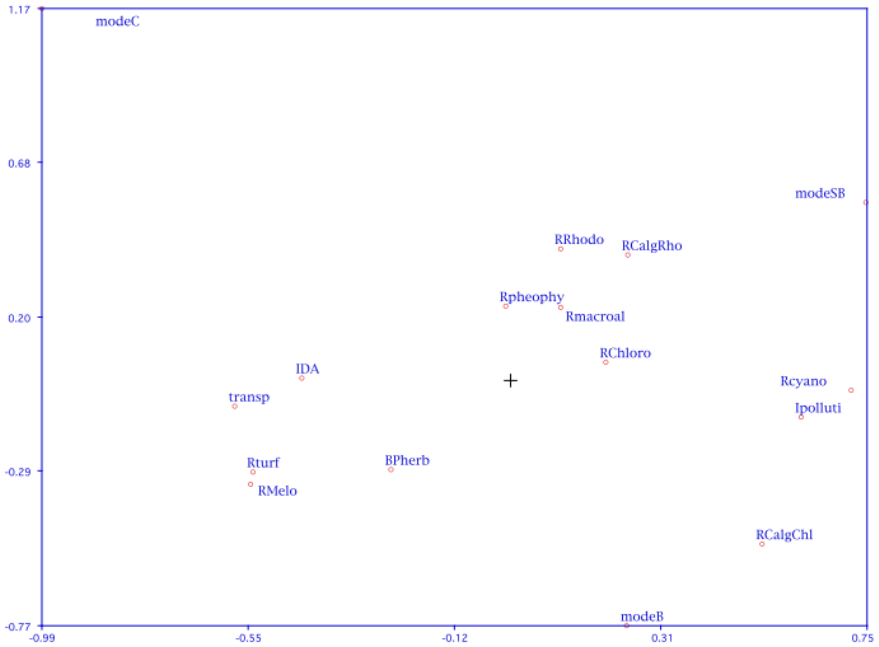
Espèce	Coefficient prédation	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Rat_6	SB_Baleine_10	SB_Coco_10	M_Banc crique_10	M_Jtropical_10	M_Sluce_10
Abudefduf saxatilis	0	63,5	0	50,8	341,4	190,5	0	63,5	2171,7	0	127	127	254	0	63,5	0	0	0	0	63,5	952,5	0	0	0
Acanthostracion polygonus	0	0	0	0	0	321	0	0	0	0	0	0	0	124,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acanthostracion quadricornis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	113,9	0	0	0	0
Amblycirrhitus pinos	0	0	0	0	0	11,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23,2	0	0	0	0	0	0	0
Bodianus rufus	1	0	0	0	0	267,4	0	0	299,2	0	0	0	0,4	273,8	267	0	0	0	0	801,4	0,8	267	0	0
Calamus calamus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	247,7	0	0	0
Cantherhines macrocerus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	577,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cantherhines pullus	1	0	0	0	0	212	0	0	319	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39,9
Canthigaster rostrata	1	4,7	18,7	32,7	0	10,1	0	4,7	76,2	0	24,2	28,7	23,4	23,4	42,1	14,1	28,9	14,1	4,7	9,4	4,7	37,6	0	4,7
Centropyge argi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chaetodipterus faber	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3653,3	0	0	0	0	0	0

Espèce	Coefficient prédation	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Rat_6	SB_Baleine_10	SB_Coco_10	M_Banc crique_10	M_Jtropical_10	M_Sluce_10
Chaetodon aculeatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11,9	0	0	0	0	0	0	0	0	11,9	11,9	0	0	0
Chaetodon capistratus	0	0	0	26,6	0	212,8	0	13,3	66,5	26,6	282,2	13,3	26,6	53,2	0	0	26,6	0	0,9	106,4	79,8	13,3	0	13,3
Chaetodon ocellatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,7	0	0
Chaetodon striatus	0	0	0	0	0	0	0	0	60,6	12,6	12,6	133,8	121,2	0	0	0	0	0	0	0	121,2	12,6	0	242,4
Diodon holacanthus	1	0	0	0	20,4	0	0	0	0	40,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Equetus punctatus	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gobiosoma evelynae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,4	0	0	0
Gnatholepis thompsoni	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Haemulon carbonarium	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	230,1	77,1	0	0	0
Haemulon chrysargyreum	0	0	0	0	0	133,6	0	0	133,6	0	1603,2	66,8	0	0	66,8	47	66,8	0	0	0	133,6	117,5	0	0
Haemulon flavolineatum	1	0	0	149	106,4	223,5	0	490,1	372,5	101,1	0	298	101,1	149	26,6	74,5	0	223,5	0	149	298	26,6	0	26,6
Haemulon parra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6495,2	0	0	0	0	0	0	0
Haemulon plumieri	1	0	0	0	0	0	0	237	298,8	0	0	0	0	0	0	0	0	219,8	0	0	0	439,6	0	0
Haemulon sciurus	1	0	0	0	0	302,7	0	0	5249,8	0	0	0	830,6	830,6	0	0	4455,7	0	0	0	0	0	0	0
Halichoeres bivittatus	1	193,8	210	131,1	0	0	615,3	138,3	108,3	124,5	11	60,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Halichoeres garnoti	1	1030,1	16,5	82,9	11	33,6	0	157,5	27,7	0	80,3	27,8	677,8	114,7	383,7	171,6	438,1	29,6	0	242,1	98,3	255,3	0	106,5
Halichoeres maculipinna	0	133,8	171,8	175,6	0	78,1	0,6	115,9	22,9	5,5	13,1	81,7	0,3	0	39	0	0	0	0	16,8	50	0	0	0
Halichoeres poeyi	1	5,5	44,6	0	567,4	0	149,5	5,5	0	111,3	0	27,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Halichoeres radiatus	1	30,8	56,4	23,1	15,4	239,3	0	0	7,7	0	7,7	7,7	0	0	0	0	0	0	0	0	7,7	0	0	0
Holacanthus ciliaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	440,6	0	0	0	0
Holacanthus tricolor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13,2	0	0	0	152,2	0	0	0	0
Holocentrus adscensionis	0	0	0	0	0	0	0	114,2	114,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Holocentrus rufus	0	0	50,6	101,2	42	128,8	0	50,6	151,8	0	0	128,8	50,6	50,6	0	0	157,3	151,8	455,4	50,6	50,6	50,6	0	71,6
Hypoplectrus sp (marron)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38,6	0	0	0	0
Lachnolaimus maximus	1	0	0	305,2	0	0	0	0	0	0	0	0	834	0	834	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Espèce	Coefficient prédation	G_Dupont _4	G_Fortune_3	G_Fajou_3	G_Gosier_3	G_Pigeon_5	G_Port Louis_2	G_Caret_4	G_Malendure_4	G_Cochon_4	G_Bouillante_4	G_Colas_4	G_Colas_10	G_Pigeon_10	G_Fajou_10	G_Port Louis_10	M_Fond boucher_10	M_Borgnèse_10	M_Rat_6	SB_Baleine_10	SB_Coco_10	M_Banc crique_10	M_Jtropical_10	M_Sluce_10
Lactophrys triqueter	1	0	0	0	0	0	0	0	160,3	0	0	0	0	19,1	0	0	128,1	0	0	0	1,9	0	0	0
Melichtys niger	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	332,7	102,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Microspathodon chrysurus	0	1002	185,1	1316	1675,8	624,7	0	414,4	360,4	299,4	518,9	356,9	172,5	57,5	287,5	0	57,5	0	0	287,5	287,5	0	0	172,5
Mulloidichthys martinicus	0	0	0	0	0	54,8	0	0	987,6	0	0	0	0	622,2	0	54,8	19,4	54,8	0	0	232,8	19,4	0	54,8
Neoniphon marianus	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0	0	21	5,5	0	84	0	21	0	0	21	26,5	0	0
Pomacanthus paru	1	0	0	0	0	0	0,35	0	130,6	0	0	0	1104,4	0	0	0	0	0	0	184,1	0	0	0	0
Pseudopeneus maculatus	0	0	64,2	238,6	269,2	87,2	23	110,2	151,4	0	128,4	151,4	64,2	0	189,9	0	238,6	0	0	23	64,2	23	0	0
Serranus tigrinus	1	0	0	7,15	0	91,05	0	6,7	0	6,7	6,7	20,1	26,8	46,9	45,3	0	58,7	0	0	26,8	13,4	0	0	45,3
Stegastes diencaeus	0	0	0	8,1	0	0	0	0	0	1,8	5,4	0	0	0	154,8	0	0	0	0	28,5	15,6	0	0	0
Stegastes dorsopunicans	0	0	0	77,4	48	488,4	14,4	0	52,5	63,6	758,4	12	0	0	51,6	154,8	0	51,6	516	24	75,6	0	0	0
Stegastes leucostictus	0	0	0	2,7	0	1,8	20,1	0	12	12	12,9	24	489,3	0	232,2	615,6	0	120	24	26,7	38,7	0	0	0
Stegastes noir	0	337,8	518,7	0	0	0	12	12	0	627,6	0	266,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stegastes partitus	0	94,2	0	223,2	0	1867,2	102	42	1214,4	0	736,8	164,4	373,8	1912,8	102,6	51	1742,4	51,6	25,2	331,2	243	372	0	1228,8
Stegastes planifrons	0	0	0	0	0	26,7	0	512,7	0	0	0	0	950,7	12	371,4	554,7	0	834,3	2751,3	0,9	0	864,9	0	552,9
Stegastes variabilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	12	0	0	0	0	0	1,8	0	12	0	24
Thalassoma bifasciatum	1	40,8	72,6	28,8	141,3	51,6	431,7	32,4	98,7	20,7	85,2	75,6	43,2	25,2	82,8	199,8	51,6	25,8	0	151,8	258,9	6,3	0	56,4

Annexe 11-Résultat des analyses canoniques des redondances réalisées sur les 11 stations à petite profondeur de Guadeloupe : p-value et projection sur les axes canoniques des résultats de l'analyse de la matrice 1

Matrice d'abondance macroalgale / Facteurs de l'environnement	Matrice 1 : 1 dimension p-value	Matrice 2 : 2 dimensions p-value
Indice de pollution	0,149	0,19
Transparence	ns	ns
Mode Calme	**0,001**	**0,001**
Biomasse de Poissons herbivores	**0,027**	**0,001**
Indice DA ou Nombre DA	ns	ns
Mode Battu	ns	ns
Résultats globaux : variance expliquée par les variables testées Variance expliquée par les variables sélectionnées (p<0,05) variance expliquée par Axe 1 variance expliquée par Axe 2	 75% 55% 37,8% 17,8%	 79% 62% 42% 20,6 %



LISTE DES FIGURES

Figure 1-Représentation schématique des relations entre les compartiments récifaux 26
Figure 2 -Échantillonnage des macroalgues sur les stations 29
Figure 3 -Tri des algues par espèce en laboratoire 29
Figure 4 - Prélèvement du gazon algal sur les stations à l'aide d'une suceuse 30
Figure 5 - Représentation schématique de la méthode du transect bande (d'après Bouchon-Navaro, 1997) 31
Figure 6 - Comptage des poissons herbivores sur les stations d'étude 32
Figure 7 - Comptage des oursins Diadème sur les stations 37
Figure 8 - Mesure de la taille des oursins Diadème à l'aide d'un pied à coulisse 37
Figure 9- Echelle d'habitabilité du substrat 42
Figure 10- Données Mercator océan/ moyenne hebdomadaire mi février 2006 (carême frais) 53
Figure 11-Données Mercator océan/ Moyenne hebdomadaire mi octobre 2006 (fin d'hivernage).....54
Figure 12-Représentation schématique des courants dans le bassin caraïbe (http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/caribbean/caribbean.html) 54
Figure 13-Animation colorimétrique par le Capteur Satellitaire SeaWifs traduisant la concentration en Chlorophylle a (en mg/m3 ou µg/l) 55
Figure 14-Animation colorimétrique par le Capteur Satellitaire SeaWifs traduisant la concentration en Chlorophylle a (en mg/m3 ou µg/l) 55
Figure 15-Localisation des stations d'étude en Guadeloupe (réalisation : Neil Alloncle).....61
Figure 16-Évolution de la [chla] à 1 mille des côtes de la Martinique.....62
Figure 17-Localisation des stations étudiées en Martinique (réalisation : Neil Alloncle).....68
Figure 18-Localisation des stations étudiées à Saint Barthélemy (réalisation : Neil Alloncle).....73
Figure 19-Projection des variables sur les axes de l'ACP 76
Figure 20-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Fajou_3.....80
Figure 21-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Fajou_10.....81
Figure 22-Recouvrements benthiques sur G_Plouis_2 81
Figure 23-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Plouis_10.....82
Figure 24-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Caret_4 82
Figure 25-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Colas_4.....83
Figure 26-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Colas-10 84
Figure 27-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Pigeon_5.....84
Figure 28-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Pigeon_10.....85
Figure 29-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Malendure_4.....85
Figure 30-Recouvrements benthiques sur G_Bouillante_4.....86
Figure 31-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Dupont_4.....87
Figure 32-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Fortune_3 87
Figure 33-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Gosier_3 88
Figure 34-Recouvrements par les communautés benthiques sur G_Cochon_4 89

Figure 35-Recouvrements par les communautés benthiques sur M_FBoucher_10 89
Figure 37- Recouvrements par les commuanutés benthiques sur M_Bcrique_3.....91
Figure 36-Recouvrements par les communautés benthiques sur M_Rat_6.....90
Figure 38-Recouvrements par les commuanutés benthiques sur M_PBorgnèse_10 92
Figure 39-Recouvrements par les communautés benthiques sur M_SLuce_10 92
Figure 40-Recouvrements par les communautés benthiques sur SB_Baleine_10.....93
Figure 41-Recouvrements par les communautés benthiques sur SB_Coco_10 93
Figure 42-Richesse spécifique macroalgale observée sur les stations étudiées en Guadeloupe à petite profondeur (Indication du nombre total d'espèces observées par secteur géographique).....95
Figure 43-Projection des espèces sur le premier plan factoriel de l'AFC 97
Figure 44-Projection des stations sur le premier plan factoriel de l'AFC 97
Figure 45- Projection des espèces observées à petite profondeur sur les premiers axes canoniques. Les stations ont également été projetées sur le plan factoriel 100
Figure 46-Richesse spécifique macroalgale observée sur les stations étudiées à -10m dans les Antilles françaises. (Indication du nombre total d'espèces identifiées par île).....101
Figure 47-Projection des espèces observées à -10 m et des stations sur le premier plan factoriel de la CCA. Les stations ont également été projetées sur le plan factoriel 103
Figure 48-Recouvrement macroalgal algal plan sur les stations de Guadeloupe à petite profondeur (en cm) 106
Figure 49-Recouvrement macroalgal pondéré par la hauteur des plants sur les stations de Guadeloupe à petite profondeur (en cm).....106
Figure 50-Biomasse macroalgale (en g de poids frais) 106
Figure 51- Estimation de l'abondance macroalgale par les trois estimateurs étudiés sur les 55 échantillons de Guadeloupe 113
Figure 52-recouvrements algaux mesurés sur les stations étudiées dans les trois îles 114
Figure 53-Moyenne des recouvrements par catégorie algale observée par île pour les stations étudiées à 10 m de profondeur.....116
Figure 54-Biomasses de poissons herbivores corrigées et non corrigées sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe et par région, observées en octobre 2007 118
Figure 55-Biomasses de poissons herbivores corrigées et non corrigées selon le régime alimentaire sur les stations situées à -10 m dans les trois îles antillaises. Indication de la biomasse moyenne par île. 119
Figure 56-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Dupont_4 (N/100 m²).....122
Figure 57- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Fortune_3 (N/100 m²) 122
Figure 58- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Fajou_3 (N/100 m²) 122
Figure 59- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Gosier_3 (N/100 m²) 122
Figure 60- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Port Louis_2 (N/100 m²) 122
Figure 61- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Pigeon_5 (N/100 m²) 122
Figure 63-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Bouillante_4 (N/100 m²) 122
Figure 64-Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Colas_4 (N/100 m²) 123
Figure 65- Effectifs d'oursins Diadème par classe de taille Station Malendure_4 (N/100 m²) 123
Figure 66- Isolement des cohortes de taille sur la station de Bouillante 125

Figure 67-Isolement des cohortes de taille sur la station de Dupont.....125
Figure 68-Isolement des cohortes de taille sur la station de Port Louis.....125
Figure 69-Isolement des cohortes de taille sur la station de Pigeon.....125
Figure 70-Isolement des cohortes de taille sur la station de Gosier.....125
Figure 71-Résultat des estimations d'abondance par échantillon sur les stations à petite profondeur de Guadeloupe.....129
Figure 72-Biomasses des poissons prédateurs sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe par espèce observées en octobre 2007. Indication du nombre d'espèces total sur chaque station.....135
Figure 73-Biomasses des poissons prédateurs sur les stations à -10m de Guadeloupe par espèce observées en octobre 2007. Indication du nombre d'espèces total sur chaque station.....136
Figure 74- Projection des recouvrements algaux des 15 stations de Guadeloupe sur les axes canoniques et projection des stations (encart).....145
Figure 75-Projection des résultats de l'analyse canonique portant sur les 55 échantillons de Guadeloupe (recouvrement plan).....149
Figure 76 - Résultats de l'analyse canonique réalisée sur 22 stations (recouvrement algal à une dimension).....152
Figure 77- Projection des résultats de l'analyse canonique portant sur les classes de taille d'oursins Diadème à l'échelle des échantillons étudiés en Guadeloupe.....159
Figure 78-Biomasse des poissons herbivores sur les stations étudiées (seuil limite de paturâge significatif).....175
Figure 79-Recouvrements algaux sur les stations de Guadeloupe. Localisation des stations concernées par un pâturage significatif (flèche) et non significatif (croix).....178
Figure 80-Opposition entre les abondances des deux guildes d'herbivores sur les stations des Antilles françaises.....190

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I - Catégories retenues pour la caractérisation du compartiment algal.....27
Tableau II-Liste des poissons herbivores retenus, part des algues dans leur régime alimentaire et estimation du coefficient d'herbivorie affecté à chaque espèce (* d'après Randall (1967) ** Fishbase).....34
Tableau III-Liste des poissons carnivores observés sur les stations et coefficient de prédation sur *Diadema antillarum* (*d'après Randall (1967) ** Fishbase).....40
Tableau IV-Récapitulatif plans d'échantillonnage et des descripteurs du milieu pour les stations prises en compte dans cette étude.....44
Tableau V- Position des sites étudiés sur l'île de la Guadeloupe.....60
Tableau VI-Position des sites étudiés sur l'île de la Martinique.....67
Tableau VII-Position des sites étudiés sur l'île de Saint Barthélémy.....72
Tableau VIII- Estimation des variables environnementales dans les stations étudiées.....75
Tableau IX- Résultats des tests de corrélation entre les variables de l'environnement (coefficient de Bravais-Pearson).....76

Tableau X- Résultat de l'analyse canonique des correspondances sur les données de présence des macroalgues sur les stations de petite profondeur de Guadeloupe 98
Tableau XI - Résultat du Test de Shapiro-Wilk ($p<0,05$) sur les données de recouvrement plan, corrigé par la hauteur et de biomasse sur chaque station- données brutes et transformées 107
Tableau XII-Nombre d'échantillons proposés par les méthodes de Healy, Dagnelie et Eliott pour les données de Recouvrement plan macroalgal 109
Tableau XIII- Nombre d'échantillons proposés par la méthode de Healy, Dagnelie et Eliott pour les données de recouvrement corrigé par la hauteur macroalgale 109
Tableau XIV- Nombre d'échantillons proposés par la méthode de Healy, Dagnelie et Eliott pour les données de Biomasse de macroalgues 109
Tableau XV-Résultats des tests de corrélation de rangs de Spearman entre longueur et hauteur des patchs de macroalgues 110
Tableau XVI-Résultat du test de corrélation de rang de Spearman....112
Tableau XVII-Résultat du test de comparaison de distributions de Mann-Withney entre les profondeurs de 3 et 10 m 115
Tableau XVIII-Calcul du nombre de classes de taille optimal pour chaque station....123
Tableau XIX- connaissances actuelles sur la croissance de l'espèce *Diadema antillarum* 126
Tableau XX- Estimation de la période de recrutement pour les deux cohortes de taille....127
Tableau XXI-Résultat des tests de corrélation de rangs de Spearman à l'échelle des échantillons (avec DA : oursins Diadème) 130
Tableau XXII- Espèces susceptibles d'éxercer une pression de prédation sur *Diadema antillarum*. 133
Tableau XXIII- Synthèse des matrices utilisées pour les analyses de redondances sur l'abondance algale 141
Tableau XXIV-Résultat des analyses canoniques des redondances réalisée sur les 15 stations peu profondes de Guadeloupe : p-value 143
Tableau XXV-Résultats des analyses canoniques de redondances réalisées sur les 55 échantillons de petite profondeur de Guadeloupe....146
Tableau XXVI-Résultats de l'analyse canonique des redondances sur les données d'abondance des macroalgues sur les stations à petite profondeur de Guadeloupe, à l'échelle des stations : coefficients canoniques des variables significatives 147
Tableau XXVII- Résultats de l'analyse canonique des redondances réalisées sur les données d'abondance algale des 22 stations (Martinique, Guadeloupe, Saint Barthélemy). 150
Tableau XXVIII- Synthèse des analyses réalisées sur les données descriptives du compartiment des oursins Diadème 154
Tableau XXIX-Résultats des analyses réalisées à l'échelle des stations de Guadeloupe 156
Tableau XXX-Résultats des analyses réalisées à l'échelle des 50 échantillons de Guadeloupe (à l'exception de la station G_Caret_4 qui n'abrite pas d'oursins)....156
Tableau XXXI - résultats des tests de corrélation de rangs de Spearman réalisés entre les abondances d'oursins Diadème et les variables environnementales dans les stations des Petites Antilles 160
Tableau XXXII-Densités d'oursins Diadème récemment observées dans le bassin caraibe....192

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1- Illustrations des stations étudiées en Guadeloupe.....211
Annexe 2-Estimation de l'habitabilité du substrat autour de chaque transect-échantillon.....215
Annexe 3-Résultat des dosages de nitrates et de phosphates par l'institut pasteur de Guadeloupe sur les stations de Guadeloupe.....216
Annexe 4-Liste des macroalgues observées sur les stations étudiées en Guadeloupe entre -3 et -5 m.....216
Annexe 5-Présence- absence des macroalgues sur les stations à 10m.....217
Annexe 6- Estimation de l'abondance macroalgale sur les stations entre 3 et 5 m de Guadeloupe.....218
Annexe 7- Recouvrements algaux sur les stations étudiées (recouvrement plan en cm).....218
Annexe 8-Biomasse de poissons herbivores sur les stations étudiées (g).....219
Annexe 9 - Résultat des comptages d'oursins sur les stations étudiées (N sur 60m²).....220
Annexe 10-Biomasses de poissons prédateurs des oursins Diadèmes sur les stations étudiées.....220
Annexe 11-Résultat des analyses canoniques des redondances réalisées sur les 11 stations à petite profondeur de Guadeloupe : p-value et projection sur les axes canoniques des résultats de l'analyse de la matrice 1.....223

Résumé

Une étude des facteurs influençant la composition et la répartition spatiale des abondances algales dans les communautés récifales des Antilles françaises et plus spécifiquement de Guadeloupe a été réalisée. Le rôle joué par les oursins Diadème est plus particulièrement étudié. Les principaux compartiments des communautés récifales et les facteurs d'influence susceptibles de jouer un rôle dans la régulation du compartiment algal ont été dimensionnés sur 22 stations des Antilles françaises. Pour cela plusieurs indicateurs ont été testés. Après une description de chaque compartiment biotique (algues, herbivores, prédateurs), une recherche des facteurs influençant les caractéristiques du compartiment algal a été menée à trois échelles spatiales, à l'aide d'analyses statistiques non paramétriques, notamment des analyses canoniques des redondances et des correspondances. Puis, une recherche des facteurs influençant la répartition des Oursins Diadème a été également menée. Si les deux guildes d'herbivores étudiées (poissons et oursins Diadème) ont un impact significatif sur l'abondance de gazon algal, seuls les poissons herbivores ont la capacité d'exercer cette influence à l'échelle des récifs de Guadeloupe et cette influence ne s'étend pas aux autres catégories algales, notamment aux Ochrophytes. A l'échelle de l'ensemble des îles étudiées, les analyses effectuées n'ont pas permis de mettre en évidence l'influence des herbivores sur la régulation des abondances algales. Les oursins Diadèmes sont en faible densité dans les îles antillaises étudiées. Plusieurs facteurs susceptibles de participer à leur répartition en taille et en abondance sont identifiés.

Mots clefs : Antilles françaises, Guadeloupe, Herbivorie, Oursin Diadème, Macroalgues, Poissons herbivores

Abstract

A study of factors influencing the composition and spatial distribution of algal abundance in the French Caribbean reef communities and more specifically in Guadeloupe was conducted. The role of *Diadema* sea urchins was particularly studied. For that, 22 stations in the French Antilles were selected and several indicators tested. After a description of each biotic compartment (algae, herbivores, predators), a search for factors influencing the characteristics of the algal compartment was conducted at three spatial scales, using non-parametric statistical analyses, including canonical correspondence analyses (CCA) and redundancy analyses (RDA). Then a search for the factors influencing the distribution of *Diadema* sea urchins was also conducted. If the two guilds of herbivores (*Diadema* sea urchin and fish) have a significant impact on the abundance of algal turf, only herbivorous fish was found to have an influence in the reefs of Guadeloupe and that influence was not observed on other algal groups, including Phaeophyceae. At the scale of all the islands, the analyses did not enable to show the influence of herbivores in the regulation of algal abundance. The density of sea urchins was found to be low in the studied sites. Several factors likely to influence their distribution in size and their abundance were identified.

Key words : French Antilles, Guadeloupe, herbivory , Diadema sea urchin, Macroalgae, herbivorous fish