



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : [http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints ID : 8644](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints/ID/8644)

To cite this version :

Jugant, Sophie. *Importance des récifs coralliens pour les poissons récifaux : exemple des Demoiselles (Pomacentridae), dans l'archipel des Maldives*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2012, 142 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

IMPORTANCE DES RECIFS CORALLIENS POUR LES POISSONS RECIFEAUX : EXEMPLE DES DEMOISELLES (POMACENTRIDAE), DANS L'ARCHIPEL DES MALDIVES

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

JUGANT Sophie, Anne, Josette
Née, le 29 Octobre 1987 à BEZIERS (34)

Directeur de thèse : M. Jacques DUCOS de LAHITTE

JURY

PRESIDENT :
M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Jacques DUCOS de LAHITTE
M. Jean-Yves JOUGLAR

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : M. A. MILON

Directeurs honoraires : M. G. VAN HAVERBEKE.
M. P. DESNOYERS

Professeurs honoraires :

M. L. FALIU	M. J. CHANTAL	M. BODIN ROZAT DE MENDRES NEGRE
M. C. LABIE	M. JF. GUELFY	M. DORCHIES
M. C. PAVAU	M. EECKHOUTTE	
M. F. LESCURE	M. D.GRIESS	
M. A. RICO	M. CABANIE	
M. A. CAZIEUX	M. DARRE	
Mme V. BURGAT	M. HENROTEAUX	

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
M. **BRAUN Jean-Pierre**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **CORPET Denis**, *Science de l'Aliment et Technologies dans les Industries agro-alimentaires*
M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
M. **EUZEBY Jean**, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
M. **SAUTET Jean**, *Anatomie*
M. **TOUTAIN Pierre-Louis**, *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 1^o CLASSE

M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 2^o CLASSE

Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **DUCOS Alain**, *Zootchnie*
M. **DUCOS DE LAHITTE Jacques**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mme **TRUMEL Catherine**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants.*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
Mme **TROGELER-MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie (disponibilité à cpt du 01/09/10)*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*
M. **DASTE Thomas**, *Urgences-soins intensifs*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
Mlle **PASTOR Mélanie**, *Médecine Interne*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales*
Mlle **TREVENNEC Karen**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
M **VERSET Michaël**, *Chirurgie des animaux de compagnie*

REMERCIEMENTS

A Monsieur le Professeur Gérard CAMPISTRON

Professeur des Universités

Praticien Hospitalier

Physiologie-Hématologie

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse.
Hommages respectueux.

A Monsieur le Professeur Jacques DUCOS de LAHITTE

Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Parasitologie et maladies parasitaires

Qui a accepté d'encadrer la réalisation de ce travail.
Qu'il trouve ici l'expression de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A Monsieur le Docteur Jean-Yves JOUGLAR

Maître de Conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour.

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.
Qu'il trouve ici l'expression de toute notre gratitude.

REMERCIEMENTS PERSONNELS

A mes parents, à qui j'aimerais, un jour, pouvoir rendre ne serait-ce qu'un millième de tout ce qu'ils m'ont donné.

A ma mère: Merci pour ton soutien, ton amour, tes conseils et tout ce que tu m'as donné pendant toutes ces années. Une maman forte, sans l'abnégation de qui, je n'aurais, peut-être, jamais connu les plus beaux endroits sur Terre et sans qui, cette thèse sur le fabuleux monde sous-marin des Maldives, ne serait pas. Merci pour cette idée merveilleuse que tu as eue, un jour, de nous amener là-bas.

A mon père: Merci pour ton amour et ta générosité sans limite. Merci d'avoir été là en toutes circonstances et d'avoir éclairé mes dures soirées à Serviam. Pour l'homme et le père extraordinaire que tu es. Contrairement à ce que tu sembles croire parfois, tu as fait de ma vie un long fleuve tranquille et sans toi, je n'en serais pas là. Je te dois tant.

A mon frère, Sébastien, mon modèle: Merci d'avoir joué ton rôle de grand frère discrètement mais sûrement. Merci pour nos belles années à la maison, nos chamailleries et nos fou-rires. Je compte sur toi pour que nos futures vies professionnelles laissent toujours une place à notre complicité : j'y tiens énormément.

Puisse cette thèse vous rendre fiers de moi.

A Pierre, toi qui m'as permis d'être aujourd'hui la jeune femme épanouie que je suis. Merci pour ces moments de bonheur partagés, pour ton soutien sans faille dans les moments difficiles, pour ton aide dans mes prises de décision difficiles ;) , pour ta générosité, ton enthousiasme et ta douceur au quotidien, pour ton amour tout simplement.

Merci au météorologue avisé que tu es, pour sa contribution à la dernière partie de cette thèse et ses nombreuses relectures.

A Foxy, la plus belle: pour tes épaules et ton hyperactivité. Tu es le fidèle compagnon dont je rêvais depuis si longtemps.

A mon parrain, Jean Paul, Dominique et Eva: merci pour votre présence tout au long de ces années.

A mes grands-parents, mes oncles et tantes, mes cousins et cousines.

A mes amis perpignanais, pour toute votre amitié, pour les moments inoubliables passés ensemble et qui valent de l'or. On s'était dit rendez-vous dans 10 ans et c'est avec grand bonheur que je constate 10 ans plus tard, que rien n'a changé.

A Lola : my person, merci d'avoir été là chaque jour, à chaque instant, pendant toutes ces années. Merci pour ta sincérité, ta sensibilité, ta droiture, ta gentillesse et notre complicité. Je suis heureuse de t'avoir dans ma vie. Il nous reste encore de belles pages à écrire... Tu es vraiment une pépite !

« Celui qui diffère de moi, loin de me léser, m'enrichit », A. de St Exupéry

A Aurélie : merci pour ces années sur la même longueur d'onde, camarade. Hasta siempre !

A Vincent : à mon petit Vincent, toi qui as illuminé nos belles années.

A Romain, pour la fidélité de ton amitié, à **Laurent, Brice, Céline, Laurie**.

A mes amies parisiennes :

A Marine : sans ton soutien et ton amitié, j'aurais sûrement craqué entre deux courses aux desserts ou entre deux DM de physique. Merci d'être toujours là ! Une amitié comme la tienne est rare... Pourvu que ça dure !

A Clémence et Camille

A mes amis toulousains :

A Edith et Tanguy : Je ne saurais dire à quel point vous êtes de bonnes personnes, des amis fidèles, généreux et droits. Ces 5 années, sans vous, n'auraient jamais été les mêmes. MERCI d'être ce que vous êtes! Je vous souhaite le meilleur pour la suite, vous le méritez.

A Anaïs et Géraldine, pour votre amitié, votre simplicité et votre naturel, vous qui avez rendu plus folles les soirées toulousaines, pour tous ces moments de fiesta partagés.

A Sandra et Cécile.

Aux aiglones et leurs coachs successifs pour ces belles années de foot, pour ce maillot que j'aime tant, pour votre bonne humeur, pour vos dribbles endiablés et grosses saucisses, pour notre 3^{ème} place à Paris et notre finale gagnée. Il serait trop long de tous vous citer, mais chacune et chacun d'entre vous gardera toujours une place particulière dans mon cœur d'aiglone. Merci à toutes et à tous!

A Clément, mon doc préféré, merci pour ton amitié, tes conseils qui m'ont permis de faire les bons choix dans mes premiers pas de véto. Tu as été un doc génial et surtout, tu es ami génial. Merci pour nos aprem/soirées grimp', les bonnes vieilles booms, et tous les bons moments passés ensemble.

A mes docs qui m'ont montré la voie: Shyk, pour ton accueil à La Primaube, Bibi, Pépé, Vincent et tous les autres.

A M. Galzin: Merci pour votre accueil chaleureux et votre aide lorsque cette thèse n'en était qu'à son commencement.

A toute l'équipe de la Croix Bleue qui, la première, m'a donné goût au métier de vétérinaire et qui a fini de me convaincre que la canine pouvait m'intéresser. Merci pour votre accueil, votre gentillesse et votre bonne humeur !

A tout le service d'ophtalmologie de l'ENVT: Merci pour ce beau début d'année, tant enrichissant d'un point de vue humain que professionnel. Je crois que cette année va passer beaucoup trop vite...

A Mr Régnier : Merci pour votre bienveillance et la passion communicative avec laquelle vous nous transmettez, chaque jour, votre précieux savoir.

A Jean-Yves, Valentina et Sylvain : Merci pour votre disponibilité, votre pédagogie, vos conseils avisés et surtout votre bonne humeur quotidienne.

A Jennifer et Simon, mes coéquipiers de choc : Merci pour l'enthousiasme avec lequel vous travaillez chaque jour et votre humour de chaque instant.

A tous ceux que j'ai oubliés ou qu'il serait trop long de citer ici.

A ceux qui aiment la mer et la respectent.

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES	9
LISTE DES FIGURES	12
LISTE DES PHOTOGRAPHIES	13
LISTE DES ANNEXES	14
LEXIQUE	14
INTRODUCTION	15

I. GÉNÉRALITÉS : QU'EST-CE QU'UN RÉCIF CORALLIEN ?..... 19

A. POSITION TAXONOMIQUE DES CORAUX.....	19
1. <i>Classification.....</i>	19
a) Les octocoralliaires	22
b) Les hexacoralliaires.....	22
c) Histoire et évolution des coraux et des récifs coralliens	23
2. <i>Identification.....</i>	24
a) Identification des coraux mous	24
b) Identification des coraux durs	25
B. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES CORAUX.....	28
1. <i>Structure et morphologie des coraux.....</i>	28
a) Coraux durs	28
b) Coraux mous	29
2. <i>Biologie et cycle de vie des coraux.....</i>	29
a) Reproduction	29
b) Facteurs déterminants dans la croissance des coraux.....	30
c) Nutrition	32
3. <i>Importance de la symbiose avec les zooxanthelles (coraux hermatypiques)</i>	32
C. LES DIFFERENTS TYPES DE RECIFS CORALLIENS.....	34
1. <i>Répartition géographique des récifs coralliens.....</i>	34
2. <i>Les récifs frangeants.....</i>	36
3. <i>Les récifs barrières.....</i>	36
4. <i>Les atolls.....</i>	37

II. MODE DE VIE DES POISSONS RÉCIFAUX ET IMPORTANCE DES RÉCIFS CORALLIENS 41

A. CYCLE BIOLOGIQUE ET REPRODUCTION DES POISSONS RECIFAUX.....	41
1. <i>Ponte et dispersion</i>	41
2. <i>Colonisation.....</i>	43
3. <i>Installation.....</i>	43
4. <i>Recrutement.....</i>	44
B. LA RECHERCHE D'UN HABITAT DANS LE RECIF	44
1. <i>Distribution verticale.....</i>	44
2. <i>Distribution horizontale</i>	46

C.	LES COMPORTEMENTS ALIMENTAIRES DES POISSONS CORALLIENS	48
1.	<i>Les Herbivores</i>	48
2.	<i>Les Omnivores</i>	49
3.	<i>Les Carnivores</i>	49
4.	<i>Variabilité de l'alimentation</i>	49
D.	RELATIONS ENTRE LES POISSONS ET LES CORAUX : QUELLE IMPORTANCE DES RECIFS CORALLIENS POUR LES POISSONS RECIFEAUX ?.....	50
E.	CAS PARTICULIERS DE POISSONS ETROITEMENT LIES AUX RECIFS CORALLIENS (EXCEPTE LES DEMOISELLES).....	56
1.	<i>Les Gobiidae</i>	56
a)	Gobiodon.....	56
b)	Paragobiodon.....	58
2.	<i>Les Chaetodonidae</i>	59
III.	LES DEMOISELLES ET LES RÉCIFS CORALLIENS DE L'ARCHIPEL DES MALDIVES	65
A.	L'ARCHIPEL DES MALDIVES	65
1.	<i>Histoire et formation des Maldives</i>	66
2.	<i>Formation des récifs de l'archipel : les différentes théories</i>	66
3.	<i>Etat actuel de l'archipel</i>	67
4.	<i>Espèces de coraux présentes dans l'archipel</i>	67
B.	LA PLACE DES DEMOISELLES DANS L'ECOSYSTEME DES MALDIVES.....	68
1.	<i>Que sont les Demoiselles ?</i>	68
a)	Les espèces regroupées sous l'appellation « Demoiselles »	68
b)	Position taxonomique.....	68
(1)	Classification.....	68
(2)	Identification	69
c)	Répartition géographique	69
(1)	Les Demoiselles dans le monde	69
(2)	Les Demoiselles dans l'archipel des Maldives	70
d)	Les particularités biologiques des Demoiselles	72
(1)	Organisation sociale	72
(2)	Reproduction	72
(3)	Association symbiotique du poisson-clown et de l'anémone de mer	73
2.	<i>Description des principales espèces de Demoiselles observées aux Maldives</i>	75
C.	QUEL HABITAT?	89
1.	<i>Lieu de vie des juvéniles</i>	89
2.	<i>Lieux de vie des adultes</i>	91
D.	QUELLE ALIMENTATION ?	94
E.	QUEL TYPE DE REPRODUCTION ?	95
IV.	QUELLES ÉVOLUTIONS POUR CETTE RELATION ?	99
A.	LES FACTEURS INFLUENÇANT L'ECOSYSTEME	99
1.	<i>Le climat</i>	99

a)	Le phénomène El Niño.....	100
b)	Les tsunamis.....	102
2.	<i>L'activité humaine</i>	103
a)	La pêche.....	103
b)	Le tourisme.....	104
c)	L'industrie.....	104
B.	CONSEQUENCES SUR LES POPULATIONS DE CORAUX ET DE DEMOISELLES AUX MALDIVES	105
1.	<i>Conséquences sur les coraux des Maldives</i>	105
2.	<i>Conséquences sur les poissons et les Demoiselles des Maldives</i>	109
a)	Les effets à court terme.....	110
b)	L'influence du comportement alimentaire sur la réponse des poissons à la dégradation corallienne.....	112
c)	Les effets à long terme.....	114
C.	SOLUTIONS ENVISAGEES ET RESULTATS OBTENUS.....	117
1.	<i>Enjeux économiques</i>	117
2.	<i>Récifs artificiels et transplantations</i>	117
3.	<i>Aires marines protégées</i>	118
4.	<i>Autres législations mises en place</i>	120
	CONCLUSION.....	121
	BILBIOGRAPHIE.....	124
	ANNEXES.....	135

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Cnidaire (type polype)	19
Figure 2: Cnidoblastes et leurs cnidocystes au repos et dévaginés	20
Figure 3 : L'embranchement des cnidaires	21
Figure 4: Schéma d'un octocoralliaire	22
Figure 5: Schéma d'un hexacoralliaire.....	22
Figure 6: Coupe transversale de polypes coralliens.....	28
Figure 7: Squelette calcaire d'une colonie	28
Figure 8: Cycle de vie des coraux	30
Figure 9: Répartition mondiale des récifs coralliens.....	34
Figure 10: Les différentes constructions récifales formées à partir d'une île volcanique	35
Figure 11: Coupe schématique d'un récif	35
Figure 12: Récif frangeant.....	36
Figure 13: Récif barrière	36
Figure 14: Atoll	37
Figure 15 : Distribution verticale des poissons sur le récif.	46
Figure 16 : Domaines vitaux des poissons des récifs coralliens.....	48
Figure 17: Localisation géographique des Maldives.....	65
Figure 18 : Principaux genres de coraux observés aux Maldives.....	68
Figure 19: Distribution des demoiselles à travers le monde.....	70
Figure 20 : Espèces de Pomacentridae identifiées aux Maldives.....	71
Figure 21: Importance relative des familles de plus de 15 espèces aux Maldives	71
Figure 22: Relation entre le nombre de <i>Dascyllus aruanus</i> s'installant sur une semaine en fonction du volume (m ³) de coraux vivants finement branchus.	90
Figure 23: Occupation des colonies coralliennes par <i>Dascyllus aruanus</i> à Heron Island selon la morphologie des colonies.	93
Figure 24: Caractéristiques des colonies coralliennes selon leur morphologie.....	93
Figure 25 : Comparaison des moyennes mensuelles des températures de surface de l'eau entre 1950 et 1998 (carrés noirs) et 1998 (carrés blancs) dans les atolls centraux des Maldives	102
Figure 26 : Comparaison des taux de recouvrement corallien dans différents atolls des Maldives entre 1998 et 1999.....	106
Figure 27 : Physionomie des récifs coralliens de différentes îles, dans différents atolls des Maldives en 2000 et 2001.....	107
Figure 28 : Evolution du pourcentage de recouvrement corallien sur plusieurs îles des Maldives, entre 1997 et 2009.....	108
Figure 29 : Evolution de l'abondance moyenne des poissons de plusieurs groupes trophiques sur coraux vivants, blanchis, ou érodés.....	112

LISTE DES PHOTOGRAPHIES

Photo 1 a et b: <i>Alcyonnidae</i> , <i>Sacrophyton sp</i>	24
Photo 2 a et b : Morphologie branchue - <i>Acropora sp</i>	25
Photo 3 : Morphologie colonnaire.....	25
Photo 4 a, b et c : Morphologie massive - <i>Porites sp</i> (a), <i>Platygyra sp</i> ou corail cerveau (b), <i>Favia sp</i> (c)	26
Photo 5 : Morphologie encroûtante.....	26
Photo 6 : Morphologie foliacée	26
Photo 7 : Morphologie libre (<i>Fungia sp</i>).....	26
Photo 8 : Morphologie turbinée (<i>Turbinaria sp</i>).....	26
Photo 9 : Morphologie digitée (<i>Pocillopora sp</i>).....	27
Photo 10 a, b et c: Morphologie tabulaire (<i>Acropora hyacinthus</i>)	27
Photo 11 : <i>Amphiprion nigripes</i> et <i>Dascyllus trimaculatus</i> dans leur anémone de mer <i>Heterakis magnifica</i>	74
Photo 12 : <i>Dascyllus aruanus</i>	75
Photo 13 : <i>Dascyllus carneus</i>	76
Photo 14 : <i>Dascyllus trimaculatus</i>	76
Photo 15 : <i>Lepidozygus tapeinosoma</i>	77
Photo 16 : <i>Chromis viridis</i>	78
Photo 17 : <i>Chromis dimidiata</i>	78
Photo 18 : <i>Chromis ternatensis</i>	79
Photo 19 : <i>Chromis delta</i>	80
Photo 20 : <i>Abudefduf septemfasciatus</i>	80
Photo 21 : <i>Abudefduf sordidus</i>	81
Photo 22 : <i>Chrysiptera biocellata</i>	81
Photo 23 a et b : <i>Chrysiptera brownriggi</i>	82
Photo 24 : <i>Chrysiptera glauca</i>	83
Photo 25 a et b: <i>Chrysiptera unimaculata</i>	83
Photo 26 : <i>Pomacentrus pavo</i>	84
Photo 27 : <i>Pomacentrus philippinus</i>	84
Photo 28 : <i>Stegastes fasciolatus</i>	85
Photo 29 a et b : <i>Amphiprion clarkii</i>	86
Photo 30 : <i>Amphiprion nigripes</i>	86
Photo 31 : <i>Amphiprion sebae</i>	87
Photo 32 : <i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>	88
Photo 33 : Banc de <i>Dascyllus aruanus</i> autour d'un pâté corallien <i>Acropora</i>	91
Photo 34 a et b : Bancs de <i>Chromis viridis</i> autour de massifs coralliens <i>Acropora</i>	91

LISTE DES ANNEXES

<u>Annexe 1</u> : Liste des poissons corallivores, classés par famille, et leur dépendance vis-à-vis des coraux	135
<u>Annexe 2</u> : Associations entre plusieurs espèces du genre <i>Gobiodon</i> et leur habitat. Mise en relation entre la disponibilité spatiale des habitats et l'abondance des espèces de <i>Gobiodon</i> sur plusieurs zones et localités du récif de Lizard Island (Australie).....	139
a/ Abondance de différentes espèces de <i>Gobiodon</i> , adultes et juvéniles en fonction de l'espèce de coraux considérée (genre <i>Acropora</i>).....	139
b/Mise en relation entre l'abondance de différentes espèces de <i>Gobiodon</i> et l'abondance des différentes espèces de coraux les plus fréquemment habitées sur 3 zones distinctes du récif : le platier, la crête et la pente.....	140
c/ Mise en relation entre l'abondance de différentes espèces de <i>Gobiodon</i> et l'abondance des différentes espèces de coraux les plus fréquemment habitées sur 3 zones distinctes du récif : exposée, modérément exposée et protégée.....	140
<u>Annexe 3</u> : Schéma de l'archipel des Maldives.....	141
<u>Annexe 4</u> : Statistiques concernant les atolls, faros et plateformes océanique de l'archipel des Maldives.....	142

LEXIQUE

Benthique : relatif aux grandes profondeurs

Démersal : vivant près du fond des mers et des océans

Hermatypique: constructeur de récifs

Holoplancton : forme de plancton qui regroupe l'ensemble des organismes qui resteront planctoniques toute leur vie.

Méroplancton : forme de plancton constitué de phases larvaires qui ne font partie du plancton que temporairement.

Pélagique : vivant en pleine mer.

Sessile : se dit d'un organisme qui vit attaché ou fixé au substrat.

Transect : ligne virtuelle ou physique mise en place pour étudier un phénomène, définissant une zone sur laquelle on comptera les occurrences du phénomène étudié.

Vagile : se dit d'un organisme, mobile, qui évolue librement dans son environnement mais qui n'a pas la capacité de nager.

INTRODUCTION

A ce jour, près de 30 000 espèces de poissons sont connues dans le monde et représentent la moitié des vertébrés actuellement identifiés. Des recensements des populations de poissons ont permis de déterminer la répartition des individus dans les océans : 50% des poissons vivent sur 17% de la surface des océans. Parmi eux, il existerait près de 4000 espèces de poissons récifaux. En effet, les récifs coralliens représentent l'écosystème marin où la diversité en espèces de poissons est la plus riche. Ils occupent 15% des littoraux mondiaux et se répartissent inégalement en zone intertropicale. Les grands récifs coralliens du monde sont situés dans l'Indo-Pacifique et l'Atlantique Ouest, l'Est du Pacifique et de l'Atlantique étant très peu recouverts de formations coralliennes. L'Océan Indien compte à lui seul près de 5500 espèces de poissons soit 18,3 % des espèces de poisson recensées dans le monde et 20 % des récifs coralliens mondiaux. Il comporte plusieurs îles connues pour leurs récifs coralliens riches et d'une grande diversité telles que la Réunion, Madagascar, les Seychelles, l'île Maurice, Mayotte ou encore les nombreuses îles de l'archipel des Maldives. Ces dernières représentent à elles seules, 3,14% de la surface totale des récifs coralliens mondiaux. On y dénombre 1122 espèces de poissons dont 904 espèces de poissons récifaux.

Les schémas de répartition des populations de poissons soulignent une augmentation accrue de la densité de population aux abords et au sein de ces zones récifales. Les écosystèmes coralliens regroupent et créent des conditions favorables au développement de nombreuses espèces marines et terrestres. Les récifs sont par ailleurs à l'origine du développement d'une centaine de pays dans le monde, notamment les pays insulaires, tels les Maldives. Bien souvent, ces récifs se trouvent être la principale ressource de ces îles. Ils jouent à la fois un rôle social, économique et culturel. Ils sont une ressource alimentaire mais aussi une protection mécanique pour les îles. Offrant des paysages sous-marins d'une beauté fascinante, les récifs coralliens occupent également une place importante dans le développement du tourisme grâce à la richesse de la faune qui les peuple. Les enjeux de la préservation de l'équilibre entre les poissons de récifs et les récifs vont donc au-delà de la simple préservation des espèces : c'est aussi un enjeu économique national pour bon nombre de pays.

Il s'agira ici de mettre en lumière les liens entre les poissons récifaux et les récifs coralliens, expliquant une telle répartition des populations de poissons, mais aussi de souligner tous les facteurs pouvant influencer des variations de dynamique des populations de poissons.

Les demoiselles (*Pomacentridae*) sont de petits poissons étroitement liés aux récifs. Nous verrons donc comment, dans l'archipel des Maldives, ces poissons sont associés aux récifs coralliens. Nous suivrons également l'évolution de leur relation avec les coraux et mettrons en lumière les facteurs qui ont pu et pourront encore agir sur cette relation. En effet même s'ils sont capables de repeuplement et de recolonisation, les coraux restent d'une grande vulnérabilité face aux perturbations brutales du milieu dans lequel ils évoluent (climat, activité humaine). Bien que leur réaction face à de telles variations soit imprévisible, il semble

indispensable, pour assurer leur protection et leur conservation, de bien comprendre les liens entre les différents acteurs des écosystèmes coralliens.

Cette thèse développera ainsi quatre parties. La première définira en détail ce que sont les coraux et ce qu'est un récif corallien. La seconde partie sera consacrée aux particularités biologiques des poissons récifaux et permettra de mettre en évidence l'importance des récifs coralliens pour plusieurs familles de poissons récifaux (à l'exception des demoiselles). Dans un troisième temps, cette thèse soulignera l'importance des récifs coralliens pour les poissons demoiselles et inscrira cette relation étroite dans l'archipel des Maldives. Enfin, dans une quatrième et dernière partie, il sera question, au travers de l'étude de l'influence des perturbations climatiques et anthropiques sur les récifs et les Demoiselles, de suivre l'évolution de la relation entre Demoiselles et récifs coralliens des Maldives.

Première partie

GÉNÉRALITÉS :

QU'EST-CE QU'UN RÉCIF CORALLIEN ?

I. GÉNÉRALITÉS : QU'EST-CE QU'UN RÉCIF CORALLIEN ?

A. Position taxonomique des coraux

1. Classification

Le corail est un animal invertébré de l'embranchement des cnidaires (appelés au XVIIIème siècle par les naturalistes « animaux plantes »). Les cnidaires sont des Métazoaires diploblastiques à symétrie radiale (Radiaires). Ils ont une forme de sac à double paroi qui s'organise autour d'une cavité gastro-vasculaire centrale : l'archentéron. Cette cavité joue à la fois le rôle d'estomac et d'intestin ; son unique ouverture jouant quant à elle, à la fois le rôle de bouche et d'anus. La double paroi du sac est constituée de deux feuillets accolés et emboîtés : un feuillet externe issu de l'ectoderme (figure 1) et un feuillet interne issu de l'endoderme (figure 1). Entre ces deux feuillets se trouve une couche granulo-fibreuse, la mésoglée (figure 1), qui peut être dépourvue de cellules (Hydraires) ou parcourue par des cellules migratrices (Anthozoaires). La symétrie radiale du corps s'organise autour de l'axe apico-basal de l'animal, et est une symétrie d'ordre pair (4 ou 6). Cette symétrie radiale peut néanmoins évoluer en symétrie bilatérale. Le système nerveux est en forme de plexus à la base de chacun des feuillets. Les cnidaires ne possèdent pas de tête différenciée, cependant une couronne de tentacules entoure la cavité centrale.

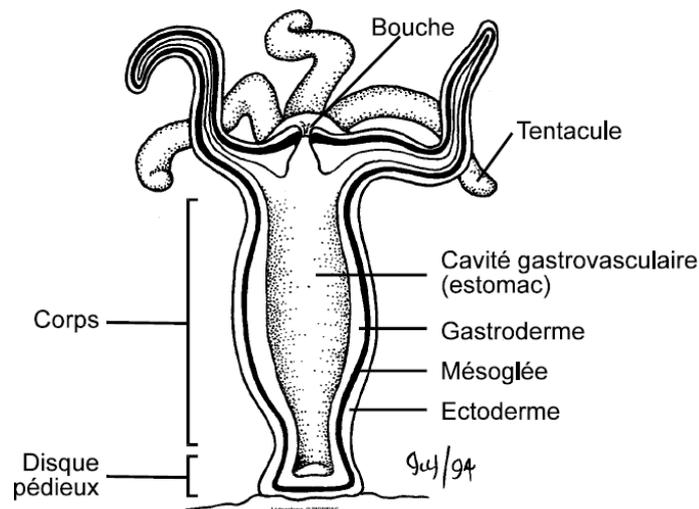


Figure 1 : Cnidaire (type polype)

(d'après Houseman, Biodidac, Université d'Ottawa)

Les cnidaires qui ne possèdent pas d'appareil respiratoire, circulatoire ou excréteur, sont, en revanche, dotés d'organes des sens : les cnidoblastes (ou cnidocytes). Abondantes dans l'ectoderme des tentacules, ces cellules sont la caractéristique fondamentale des cnidaires de par leur caractère urticant.

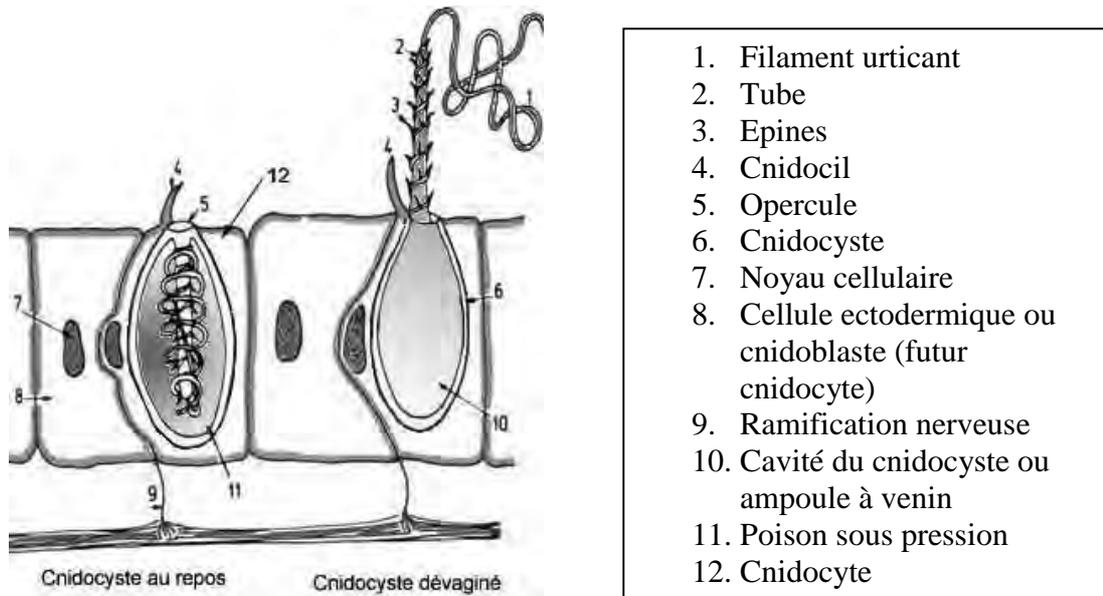


Figure 2: Cnidoblastes et leurs cnidocystes au repos et dévaginés

(d'après Robin, 1997)

Ces cellules différenciées possèdent une capsule ovoïde à double paroi ou cnidocyste contenant un poison urticant. La paroi externe de la capsule est interrompue au pôle apical et forme un opercule. En regard de cet opercule la paroi interne s'invagine et forme un filament urticant qui, au repos, baigne dans une toxine, l'actino-congestine. Ce filament a la capacité de se dégainer en passant par l'opercule et peut ainsi se dérouler à l'extérieur du cnidoblaste. En effet, les cellules sont dotées d'un filament cytoplasmique mobile : le cnidocil. Lorsqu'un corps étranger (une proie par exemple) touche ce cnidocil, l'opercule s'ouvre et le filament se dévagine et se déroule. Les épines dont il est muni déchirent les tissus de la proie et le filament s'enfonce telle une aiguille qui inoculerait un venin.

D'un point de vue taxonomique, l'embranchement des Cnidaires est divisé en 4 classes (figure 3) :

- Scyphozoaires (méduses de grande taille se reproduisant par scissiparité)
- Cubozoaires (méduses apparaissant par métamorphose)
- Hydrozoaires (alternance de polypes et de méduses apparaissant par bourgeonnement)
- Anthozoaires (polypes uniquement : coraux et anémones)

Les Anthozoaires (coraux durs, coraux mous, anémones), strictement marins, se distinguent des trois autres classes par l'absence de stade médusoïde (stade libre) dans leur cycle biologique (Erhenberg, 1831 d'après Kayal, 2011). Ils vont donc rester à l'état de polype (stade fixé) tout au long de leur vie. Ces polypes pourront vivre en colonie (coraux) ou isolés (anémones). La classe des Anthozoaires est la classe la plus importante des Cnidaires puisqu'elle regroupe près de 7000 espèces actuelles ou fossiles sur environ 10000 Cnidaires.

La plupart des coraux, notamment les coraux constructeurs de récifs (scléactinaires, plus de 200 espèces recensées) font partie des anthozoaires. Seuls les coraux de feu ou *Millepora* (Hydrocoralliaires) font partie des Hydrozoaires. La classe des Anthozoaires comporte deux sous classes : les octocoralliaires (ou alcyonidés, gorgonidés, corallidés) qui présentent une symétrie octoradiaire et les hexacoralliaires (ou zoanthaires) qui présentent une symétrie de type 6 ou multiple de 6. C'est parmi les hexacoralliaires que figure l'ordre des Scléactinaires, coraux dit « constructeurs de récifs » par leur capacité à synthétiser leur exosquelette en carbonate de calcium (aragonite). Ces coraux scléactinaires sont ceux rencontrés classiquement dans les récifs coralliens et à l'origine de leur formation. Nous insisterons donc particulièrement sur cet ordre, les autres étant beaucoup plus rares et d'importance moindre dans les récifs coralliens.

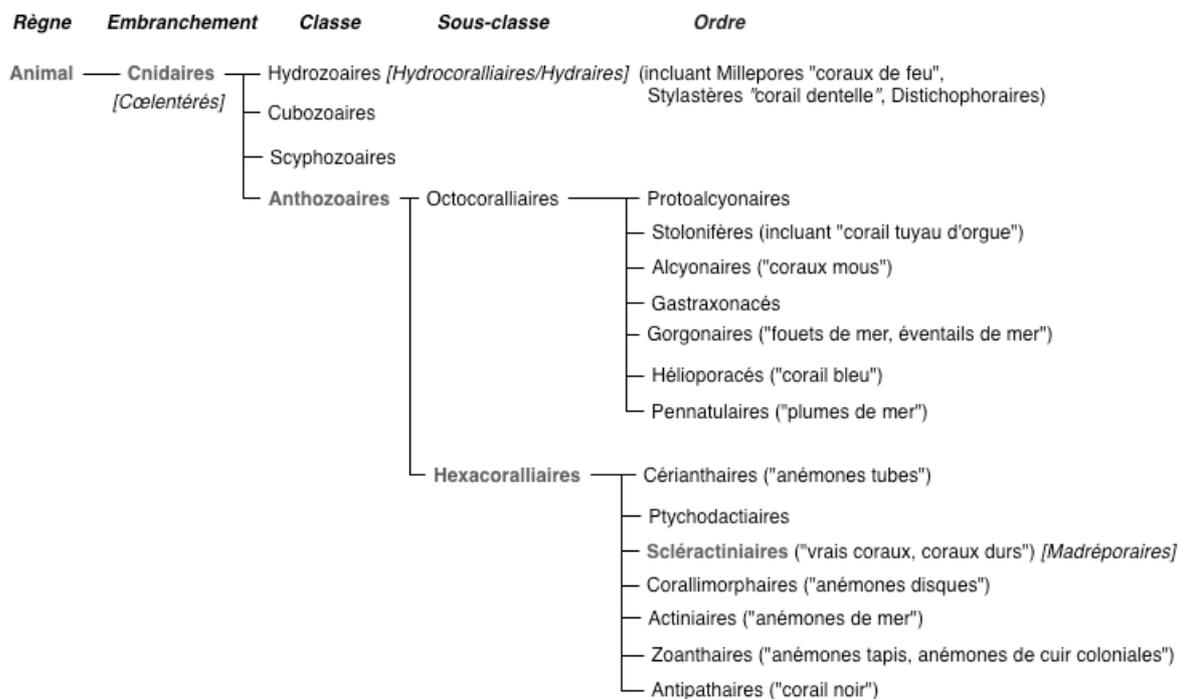


Figure 3 : L'embranchement des cnidaires

(d'après IREMIA - <http://coraux.univ-reunion.fr>)

Comme nous l'avons expliqué précédemment, les anthozoaires restent au stade polype tout au long de leur vie et voient donc leur organisation évoluer. Une invagination de l'ectoderme forme le pharynx, aplati latéralement et confère une symétrie bilatérale au polype. Au sein de la cavité gastro-vasculaire, l'ectoderme forme des plis qui délimitent des cloisons. En région distale (antérieure), ces cloisons se soudent au pharynx et forment ainsi des loges. A chaque loge est associé un tentacule : on a donc n cloisons, n loges et n tentacules.

a) Les octocoralliaires

Il s'agit donc de polypes à 8 cloisons, 8 loges et 8 tentacules (figure 4).

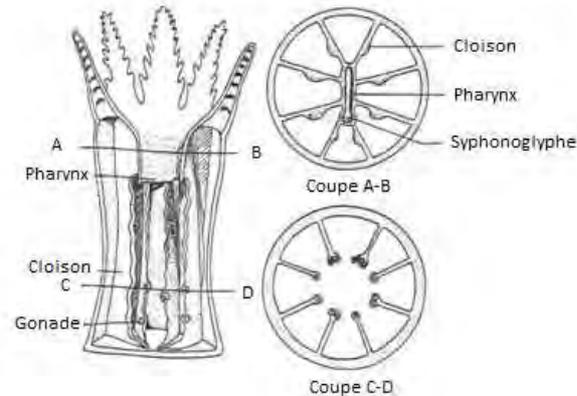


Figure 4: Schéma d'un octocoralliaire

(d'après <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-2-diploblastiques>)

Les octocoralliaires sont caractérisés par des tentacules à deux rangées de pinnules et munis de cnidoblastes. Le pharynx est ovoïde et se termine à une extrémité par une gouttière ciliée dont les cils permettent de faire progresser les particules alimentaires dans la cavité gastrique : le siphonoglyphe.

Les octocoralliaires sont organisés en colonies d'individus semblables. Dans la colonie, les différents polypes sont unis par les évaginations tubulaires appelées stolons.

Ils regroupent principalement les alcyonidés, les gorgonidés et les corallidés ; mais aussi les helioporidés, pennatulidés, stonolifères et autres protalcyonnaires.

b) Les hexacoralliaires

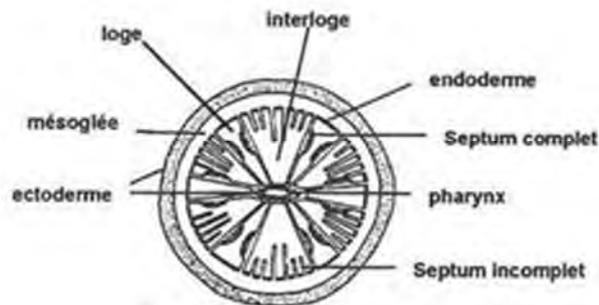


Figure 5: Schéma d'un hexacoralliaire

(d'après <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-2-diploblastiques>)

Les hexacoralliaires possèdent des tentacules non munis de pinnules. Ils se distinguent de tous les autres cnidaires par la présence de cnidocytes non pénétrants et agglutinants (spirocystes).

Jeunes, les Hexacoralliaires ont toujours 6 tentacules. Mais ce nombre peut doubler plusieurs fois au cours de leur vie. De nouveaux tentacules peuvent se mettre en place,

toujours moins saillants que les précédents, et s'intercalant régulièrement avec les anciens. Cela correspond à la mise en place de septa incomplets entre les septa complets (figure 5) Ils regroupent principalement les scléactinaires (coraux durs, accompagné d'un squelette calcaire), actinaires (anémones de mer), corallinomorphes et antipathaires, mais aussi les cérianthaires, edwardsiides et autres zoanthaires

c) Histoire et évolution des coraux et des récifs coralliens

La symétrie radiaire, caractéristique des cnidaires serait une conséquence du mode de vie des polypes sessiles qui doivent faire face à leur environnement de tous les côtés. Même si des tailles très variables et des formes élaborées ont pu être observées, en colonies notamment, il semblerait que cette symétrie radiale ne confère qu'un potentiel limité. En effet, tout comme les échinodermes (autres radiaires), les cnidaires n'ont pas donné naissance à d'autres taxons.

Les travaux menés par Glaessner dès 1962 sur la faune d'Ediacara (fin du précambrien) a permis d'identifier des créatures médusoïdes et à allure foliacée comme étant des formes ancestrales de Cnidaires.

Les premières traces de barrière de corail mènent à environ 560 millions d'années (début du Cambrien). Il s'agirait en fait de récifs construits par des archéocyathidés (des éponges fossiles) : il s'agirait donc de récifs spongiaires plus que de récifs coralliens mais ces récifs se seraient développés dans les mêmes conditions.

Les hexacoralliaires sont connus depuis la fin du Trias (200 millions d'années).

Selon A. Mojetta (1995), de la fin du Cambrien au début de l'Ordovicien, les récifs coralliens semblent avoir disparu de la surface du globe. Au début de l'Ordovicien, les récifs coralliens réapparaissent donc progressivement. S'en suivent trois vagues d'expansion importante des récifs (à l'Ordovicien, au Silurien et au Dévonien). Ces récifs associent des Stomatoporidés (éponges), des Tabulés (Anthozoaires à symétrie d'ordre 12) et des tétracoralliaires (coraux constructeurs disparaissant à la fin du Permien). Ces récifs ont pu recouvrir jusqu'à 5 millions de km² (contre seulement 280 000 km² aujourd'hui) avec un taux de croissance de 200 m par million d'année. Mais à la fin du Dévonien, l'extension de ces récifs a été considérablement réduite, ne couvrant alors plus que 1000 km². Ceci s'explique par la dérive des continents et donc la modification des courants marins ayant entraîné une baisse de la température des eaux, défavorable au développement des coraux. Les récifs coralliens vont connaître une nouvelle extension au Secondaire avec l'ouverture de nouveaux océans (dislocation de la Pangée) et une augmentation des températures de l'eau par modification des courants marins. L'extension des coraux restera possible jusqu'à environ 11 millions d'années et l'apparition de deux grandes provinces coralliennes : les Caraïbes et l'Indo-Pacifique. Au cours du Quaternaire, les récifs coralliens ont continué d'évoluer selon les variations du niveau de la mer (alternance de périodes glaciaires et interglaciaires)

2. Identification

On peut classer les coraux selon trois grandes catégories : les coraux durs à squelette calcaire (scléactinaires et millepora), les coraux mous sans squelette (alcyonnaires) et les coraux souples à squelette corné (gorgones et antipathaires). Par souci de clarté et de concision, nous utiliserons la classification simplifiée coraux mous / coraux durs et nous nous intéresserons, par la suite, principalement à deux ordres des octocoralliaires et hexacoralliaires : les alcyonnaires (coraux mous) et scléactinaires (coraux durs).

a) Identification des coraux mous :

Il s'agit principalement des alcyonnaires (octocoralliaires) et l'on peut distinguer 7 familles selon Grassé (1987) : les *Alcyoniidae*, les *Asterospiculariidae*, les *Nephtheidae*, les *Archicaulidae*, les *Nidaliidae*, les *Maasellidae* et les *Xeniidae* (photo 1 a et b).

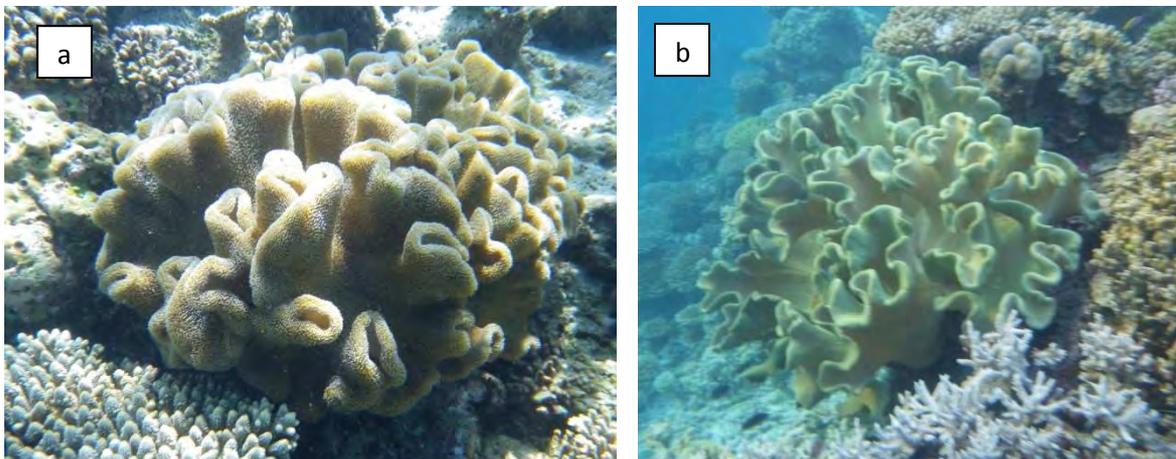


Photo 1 a et b: *Alcyonidae*, *Sacrophyton* sp
Photos Sophie Jugant

Il s'agit de colonies plus ou moins charnues formées par la juxtaposition de polypes englobés à leur base par une substance gélatineuse appelée coenenchyme. On distingue dans ces colonies une région basale (le pied) et une région apicale, fertile (le capitule). Selon Grassé (1987) on peut parfois observer des sortes de racines aplaties ou un pied encroûtant discoïde. Cependant, aux vues de la grande variabilité de leur morphologie, notamment en fonction des facteurs environnementaux, il existe encore, de nos jours, une certaine confusion dans leur classification. Des coraux morphologiquement très ressemblants peuvent parfois appartenir à des familles voire des ordres différents.

La seule technique permettant actuellement d'identifier les coraux mous est l'observation microscopique des spicules (éléments squelettiques calcaires). Ces spicules sont prélevés à la base des colonies et sur les ramifications.

b) Identification des coraux durs

Il s'agit principalement des scléactinaires (anthozoaires hexacoralliaires). Les scléactinaires sont généralement constitués de deux parties : une partie vivante et contractile composée d'un ou plusieurs polypes et un squelette calcaire, le polypier, lui-même composé d'un ou plusieurs polypières.

On pourra distinguer plusieurs types de morphologie des colonies coralliennes (Sprung et Delbeek, 1997) :

-Branchue : caractérisée par la présence de pousses digitées ou branches buissonnantes (photos 2 a et b). Relativement fragiles, on les retrouve surtout en milieu calme (ex : *Acropora sp*)

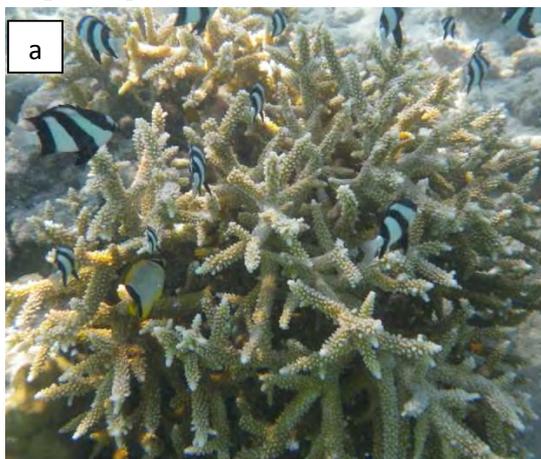


Photo 2 a et b : Morphologie branchue - *Acropora sp*
Photos de Sophie Jugant

-Columnaire : formation de colonnes ascendantes (photo 3). Exemple : *Porites sp*



Photo 3 : Morphologie columnaire
Photos de Sophie Jugant

-Massive : colonies épaisses et globuleuses qui, bien que plus solides que les précédentes, ne supportent pas les violents déferlements et se trouvent donc en zone peu agitée (photos 4 a, b et c). Parmi les coraux à morphologie massive on retrouve notamment le « corail cerveau » (*Favia sp*), de forme ronde, pouvant aller jusqu'à un mètre de diamètre et recouvert de circonvolutions.

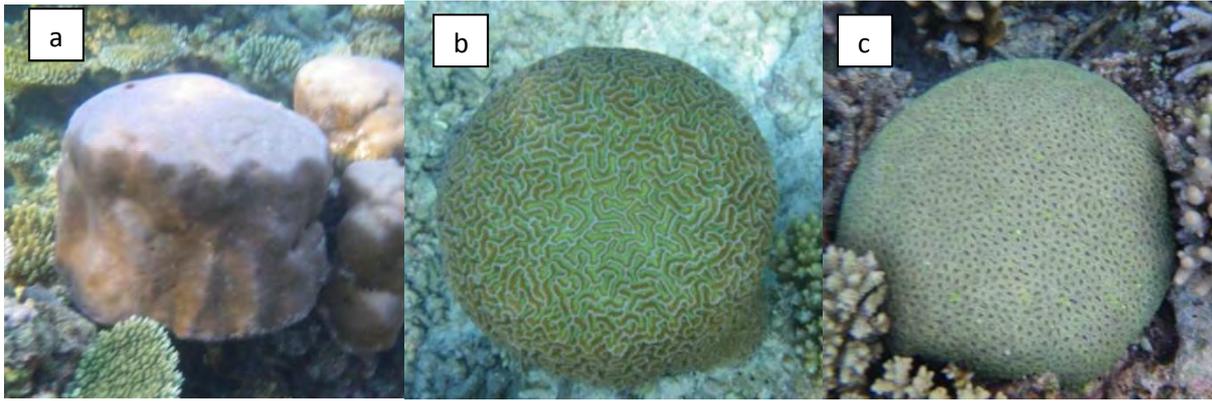


Photo 4 a, b et c : Morphologie massive - *Porites sp* (a) *Platygyra sp* ou corail cerveau (b), *Favia sp* (c)
Photos de Sophie Jugant

-Encroûtante : formation de lames qui enveloppent le substrat et y adhèrent fortement (photo 5). Fragiles, on les retrouve dans les fonds de lagon ou les baies abritées (ex : *Porites*)



Photo 5 : Morphologie encroûtante
Photo de Sophie Jugant



Photo 6 : Morphologie foliacée
Photo d'après <http://vieocean.free.fr>

-Foliacée : formation de feuilles ou de spirales (photo 6). Exemple : *Turbinaria reniformis*.

-Libre : Il s'agit d'un polype solitaire ou d'une colonie simplement posée sur un substrat dur ou sur du sable (photo 7). Exemple: *Fungia sp*.



Photo 7 : Morphologie libre (*Fungia sp*)
Photo de Sophie Jugant



Photo 8 : Morphologie turbinée (*Turbinaria sp*)
D'après <http://commons.wikimedia.org>

-Turbinée : la colonie a une forme d'entonnoir (photo 8) Exemple: *Turbinaria sp*

-Digitée : la colonie présente des ramifications épaisses et cette morphologie est présente sur les crêtes récifales (photo 9).



Photo 9 : Morphologie digitée (*Pocillopora sp*)
Photo de Sophie Jugant

-Tabulaire : Ils forment des tables en profondeur ce qui leur offre une plus grande capacité à capter lumière et nutriments (photos 10 a, b et c).

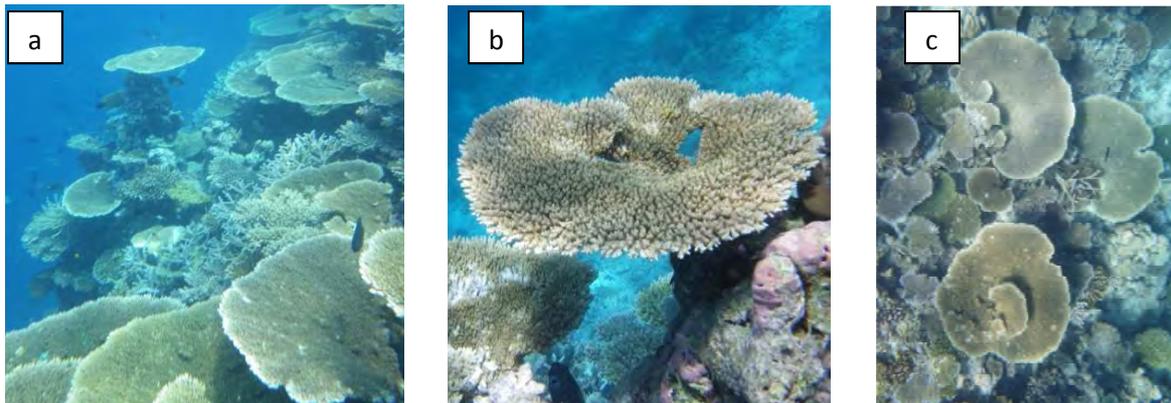


Photo 10 a, b et c: Morphologie tabulaire (*Acropora hyacinthus*)
Photos Sophie Jugant

Cependant, là encore, si ces critères peuvent permettre de reconnaître certains coraux, ils permettent surtout d'émettre des suppositions plus que d'identifier clairement une famille de coraux. De plus, les coraux peuvent évoluer d'une forme morphologique à une autre au cours de leur croissance. Il n'y a pas de classification idéale. On pourra utiliser les classifications de J.P. Chevalier pour les scléactinaires actuels et cénozoïques et celle de L. Beauvais pour les mésozoïques (d'après J. Vimal 2007). Ces classifications sont basées sur l'étude du squelette : morphologie, anatomie, éléments radiaires, histologie.

On distingue 54 familles de scléactinaires réparties en 11 sous-ordres : *Stylophyllina*, *Pachytecallina*, *Dystichophyllina*, *Archaeocaeniina*, *Archaeofungiina*, *Stylinina*, *Dendrophylliina*, *Fungiina*, *Faviina*, *Meandriina* et *Caryophyllina*.

B. Biologie et écologie des coraux

1. Structure et morphologie des coraux

Les récifs coralliens sont constitués de coraux coloniaux. Au sein de ces colonies, l'unité de base est le polype, que nous avons décrit dans la partie A. Pour rappel il s'agit d'une petite amphore qui possède une unique ouverture, la bouche, bordée de tentacules. Ces tentacules sont munis de filaments urticants (cnidocyte) qu'ils sont capables de dévagner pour chasser leur proies ou se défendre. Un polype peut mesurer de quelques millimètres à quelques centimètres. Les polypes d'une même colonie sont issus les uns des autres et restent liés entre eux.

a) Coraux durs

Ils reposent sur un squelette calcaire extérieur aux tissus vivants (un exosquelette) qu'ils élaborent tout au long de leur vie : le polypier (figure 6). Cet exosquelette est constitué de loges calcaires appelées polypiérites ou corallites sur lesquelles reposent les polypes. Ils sont formés par les calcicoblastes de l'ectoderme inférieur responsables de la précipitation des carbonates de calcium. Chaque polypiérite est constitué à sa base d'une lame calcaire : le plancher, sur lequel s'élève verticalement la muraille. La partie apicale du polypiérite est quant à elle appelée calice (figure 7) : c'est la petite loge proprement dite dans laquelle repose le polype. La muraille et le plancher délimitent une cavité appelée lumen. Ce lumen est prolongé par des lames verticales ou septes, qui peuvent elles-mêmes se prolonger hors du lumen par des côtes (figure 7). Au long de la croissance des coraux, la muraille s'allonge verticalement, étirant ainsi les parties molles du polype. Petit à petit celui-ci se rétracte vers le haut et met en place un nouveau plancher. Plusieurs auteurs comparent ce système à un immeuble (le squelette) dont seul le dernier étage (le calice) est occupé.

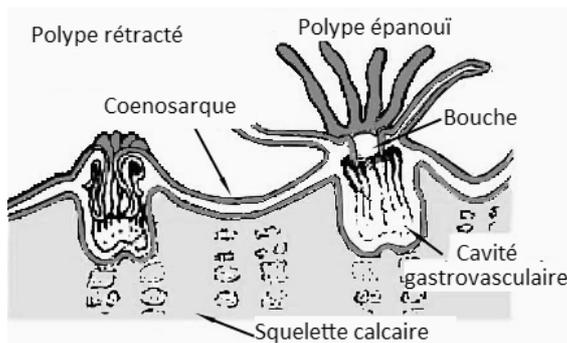


Figure 6: Coupe transversale de polypes coralliens

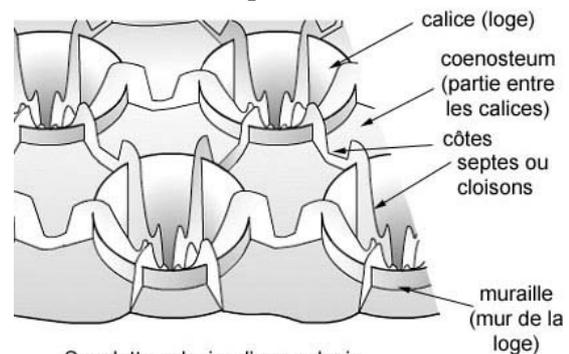


Figure 7: Squelette calcaire d'une colonie

(d'après IREMIA - <http://coraux.univ-reunion.fr>)

Au sein des colonies de coraux, les murailles sont reliées entre elles par des éléments calcaires pour former le coenosteum.

La forme, l'organisation, la disposition des calices les uns par rapport aux autres est caractéristique de l'espèce de corail et donc utilisée pour les identifier.

Dans les récifs coralliens, les polypes scléactinaires sont liés entre eux par un tissu de liaison appelé coenosarque. Il y a ainsi continuité entre les cavités gastro-vasculaires des différents polypes. C'est ce coenosarque qui élabore ce coenosteum.

b) Coraux mous

Chez les coraux mous, l'ensemble des polypes d'une même colonie sont reliés entre eux par un tissu : le coenenchyme. Le squelette est, quant à lui, réduit à un ensemble d'éléments calcaires isolés, intracellulaires : les sclérites. Elles sont produites par des cellules spécialisées ayant migré dans la mésoglée et qui se chargent de granulations calcaires : les scléroblastes. Ces sclérites sont primordiales dans l'identification des espèces de coraux mous. Par ailleurs, les polypes communiquent entre eux grâce à un système de canaux endodermiques parcourant la mésoglée de la colonie : le solénia.

2. **Biologie et cycle de vie des coraux**

a) Reproduction

La reproduction des coraux peut être sexuée ou asexuée.

La **reproduction asexuée** peut avoir lieu plusieurs fois tout au long de l'année, notamment si les conditions sont propices à la croissance et à la colonisation du milieu. La reproduction est de type asexuée chez la quasi-totalité des individus. Parmi les modes de reproduction asexuée, on trouve :

-la fragmentation : c'est le procédé le plus courant. Selon Sprung et Delbeeck (1997), elle peut se faire de différentes façons.

-par étranglement de fragments de 5 à 8 polypes, qui tombent ensuite sur le substrat et s'y fixent.

-par segmentation de l'extrémité d'une branche, via le développement accru d'algues filamenteuses qui compriment le polype jusqu'à segmentation

-par segmentation spontanée de polypes individuels (*Xenia* et *Anthelia*)

-le bourgeonnement à la base de la colonie et la croissance d'un bourgeon au contact de la colonie mère qui finit par se détacher sous son propre poids et donner naissance à une nouvelle colonie.

-la scissiparité : c'est une division transversale ou longitudinale (séparation du capitule et du pédoncule)

-la lacération du pied : c'est un détachement d'une partie du tissu de la base au cours d'un déplacement d'une colonie sur le substrat.

Cependant une **reproduction sexuée** peut avoir lieu de manière saisonnière ou tout au long de l'année selon les individus et les conditions du milieu. Les coraux sont pour la plupart hermaphrodites, les cellules sexuelles se différenciant à partir de cellules de l'endoderme. Bien qu'elle permette un brassage génétique et une dispersion à longue distance, la reproduction sexuée n'est pas la plus courante à cause notamment de l'incertitude concernant

la rencontre des gamètes. En effet, la fécondation peut avoir lieu dans la cavité gastro-vasculaire mais aussi dans le milieu extérieur, ce qui nécessite la synchronisation des fraies.

Il existe trois types de fécondation :

- la ponte en eau libre des gamètes mâles et femelles par les colonies des sexes respectifs, suivie d'une fécondation externe (*Alcyonidés, Acropora*).
- la fécondation interne dans les cavités gastriques suivie d'une maturation interne de la larve dans des chambres endodermiques spécialisées. Les spermatozoïdes émis dans le milieu extérieur migrent jusqu'à la cavité gastrique d'un autre polype, attirés par des phéromones.
- la fécondation interne suivie d'une incubation externe de la larve

Les larves obtenues sont appelées pré-planula dans les 48 premières heures puis planula vers le 4^{ème} jour. Ce sont des larves sphériques et ciliées qui voyagent dans le plancton. Sept jours après la fécondation, la larve tombe au fond de l'eau, se fixe au substrat, se métamorphose (creusement du pharynx, développement des tentacules..) et évolue en polype à l'origine de la future colonie. L'extension de la colonie à partir de ce premier polype se fait ensuite par reproduction asexuée.

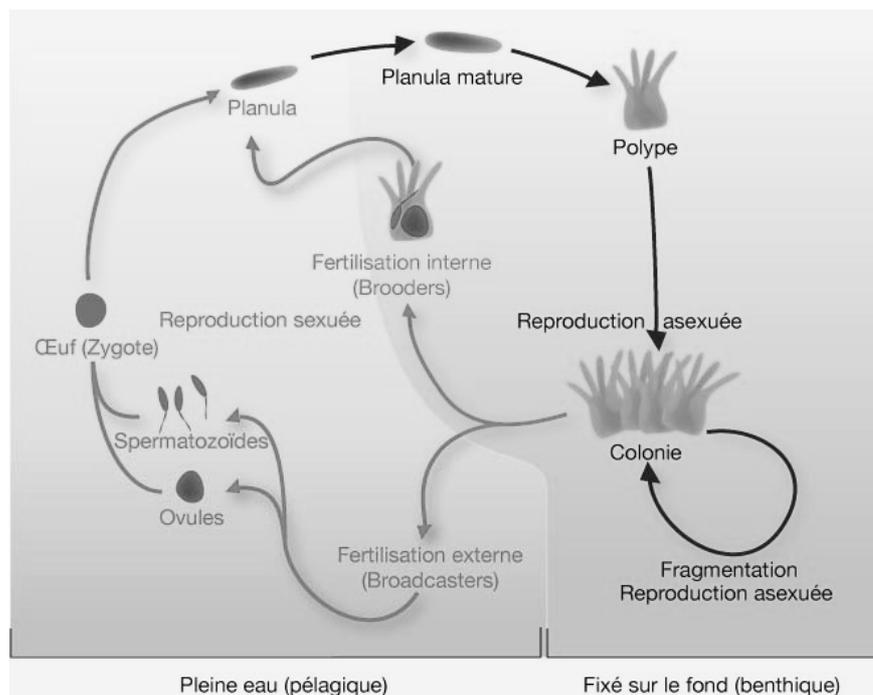


Figure 8: Cycle de vie des coraux
(d'après IREMIA - <http://coraux.univ-reunion.fr>)

b) Facteurs déterminants dans la croissance des coraux

La répartition et le développement des coraux, et donc des récifs coralliens, sont étroitement liés à plusieurs facteurs environnementaux :

-La profondeur :

La profondeur dans son sens premier, à savoir l'augmentation de la pression hydrostatique n'a que peu d'influence sur le développement des coraux. Ce sont plutôt des

facteurs qui évoluent avec la profondeur qui vont influencer sur le développement des coraux. Les coraux scléactinaires hermatypiques (en symbiose avec des algues, les zooxanthelles) trouvent des conditions favorables à leur extension dans des profondeurs n'excédant pas les 20 m. Même s'il est possible d'observer des coraux jusqu'à 50 m on observe une nette diminution du recouvrement en scléactinaires au-delà de 20 m. En effet, la forte sédimentation qui « étouffe » les polypes et le faible renouvellement de l'eau freinent fortement le développement des coraux. Par ailleurs, une émergence supérieure à 3 h étant généralement fatale (sauf exception), la limite supérieure de croissance des coraux se situe généralement à mi-chemin entre les niveaux de marée haute et de marée basse. Enfin, à l'augmentation du facteur profondeur s'associe généralement à une diminution de l'intensité lumineuse, de la température et de l'exposition aux vagues. Autant de facteurs qui, comme nous allons le voir, jouent un rôle important dans le développement des coraux

-La lumière :

Comme nous allons le développer par la suite, les coraux vivent en symbiose avec des algues, les zooxanthelles qui ont besoin de lumière pour la réalisation de leur photosynthèse. Le taux de croissance des coraux hermatypiques (coraux en symbiose avec les zooxanthelles) dépend donc indirectement de la lumière du soleil (Wijsman-Best, 1972). Les coraux se développeront donc majoritairement dans des eaux peu profondes et transparentes (un excès de particules en suspension inhibe la croissance des coraux).

-La température :

Les études de Wijsman-Best (1972) ont montré que la croissance des coraux était ralentie à une température de l'eau inférieure à 18°C. Elle est optimale pour une température comprise entre 25 et 29°C, ce qui explique aisément la répartition intertropicale des récifs coralliens. Au sein de cette zone intertropicale, les coraux ne sont d'ailleurs pas présents sur les façades occidentales des continents qui sont longées par des courants froids. Au-delà de 30°, les coraux hermatypiques expulsent les zooxanthelles. De plus, plus les eaux sont chaudes et moins elles sont oxygénées.

-La salinité :

L'optimum se situe à 35 ‰ mais les coraux peuvent tolérer des salinités variant entre 27 et 40‰.

-La sédimentation :

La construction des récifs peut être perturbée voire inhibée par d'importants apports terrigènes. Les coraux peuvent être étouffés par l'excès de dépôts de sable, de vase ou de toute autre particule terrigène sur les polypes.

-Les facteurs hydrodynamiques :

La houle (dépendant directement de la force et de la direction du vent), les marées, les courants déterminent également la présence ou l'absence de coraux et la morphologie des récifs. Une agitation correcte permet une bonne oxygénation de l'eau, un renouvellement du plancton (Wijsman-best, 1972) et évite un excès de sédimentation. Les coraux privilégient la

colonisation des côtes exposées au vent et disparaissent des zones non exposées qui sont généralement envasées ou ensablées. La répartition des différentes formes de colonies coralliennes évolue donc selon l'hydrodynamisme du milieu.

-Circulation d'eau

L'activité métabolique du polype se traduit par les échanges gazeux de la respiration (absorption d'O₂ et rejet de CO₂).

En l'absence d'appareil respiratoire proprement dit, les échanges gazeux (notamment l'apport en oxygène) et minéraux sont établis par des mécanismes de circulation d'eau. Ces mécanismes sont assurés par les cils responsables d'un mouvement de l'eau appelé courant ciliaire. Ces courants peuvent être au nombre de deux chez les coraux mous, ou bien plus nombreux et capables de s'inverser, chez les coraux durs. Au-delà de l'oxygénation de la colonie, cette circulation d'eau permet l'élimination des filaments muqueux vers l'extérieur de la colonie.

c) Nutrition

Les coraux mous se nourrissent principalement de phytoplancton. Le zooplancton est une proie moins intéressante pour ces coraux car trop mobile. En effet, la capacité d'ingestion de proies actives est limitée par le manque d'efficacité des cnidoblastes (Sprung et Delbeek, 1997)

Pour les coraux durs, la principale source alimentaire est le zooplancton. Le phytoplancton n'est pas consommé par les coraux durs en milieu naturel. Ils consomment également des matières organiques ou minérales dissoutes dans l'eau via les microvillosités de l'ectoderme. La capture de plancton est permise par le fonctionnement des tentacules munis de leur cnidocytes (mécanisme vu dans le I/ A/1))

A cela s'ajoute la capacité des coraux à sécréter un mucus à leur surface, via les cellules de l'ectoderme. Ce mucus se charge en particules alimentaires qui sont ensuite menées jusqu'à la bouche par des mouvements ciliaires ou tentaculaires. De plus, ce mucus peut être colonisé par des bactéries, substrat du zooplancton. Les coraux sont capables d'ingérer 3 à 20% de ces bactéries et leur taux d'assimilation peut atteindre 80%. Ainsi, la prédation fournit au polype les protides et les lipides nécessaires.

Cependant, les eaux tropicales dans lesquelles évoluent certains coraux sont bien trop pauvres et ne peuvent couvrir que 10 à 20% des besoins énergétiques des coraux. Ces besoins sont alors comblés (notamment en glucides) grâce à l'association symbiotique qu'ils entretiennent avec les zooxanthelles. Les coraux qui bénéficient de cette association sont autotrophes et donc également capables de chasser des proies.

3. Importance de la symbiose avec les zooxanthelles (coraux hermatypiques)

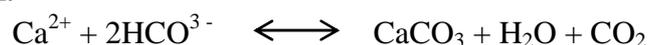
En 1978, Bouchon mettait en évidence un parallélisme entre le pourcentage d'éclairement des coraux et le pourcentage de recouvrement du substrat en scléactinaires. A l'instar des végétaux qui nécessitent un certain degré d'éclairement pour se développer, les

coraux scléactinaires ont donc, eux aussi, besoin de lumière. Cela s'explique par leur association symbiotique avec des algues : les zooxanthelles. Il s'agit de dinoflagellés photosynthétiques. Ces zooxanthelles sont des micro-algues unicellulaires du genre *Symbodium*. S'il a longtemps été admis que les zooxanthelles associées aux scléactinaires étaient de l'espèce *Symbodium microadriaticum*, Trench et Blanck (1987) ont montré par des techniques d'électrophorèse, qu'il existait de nombreuses espèces. A ce jour 80 espèces ont été référencées et de nombreuses espèces n'ont pu être identifiées. De 10 µm de diamètre environ, ces micro-algues sont généralement brunes, jaunes ou vertes. On les retrouve regroupées par deux ou trois, dans des vésicules (symbiosome), à l'intérieur des cellules de l'endoderme.

Ces algues peuvent se retrouver dès les stades les plus précoces dans les coraux. Elles peuvent être directement transmises par la colonie mère en cas de reproduction asexuée ou ingérées par le stade larvaire en pleine eau en cas de reproduction sexuée. Grâce à leur haute capacité de multiplication (doublement de la population en dix jours), elles peuvent atteindre des densités importantes dans les tissus de leur hôte. Certains auteurs estiment cette densité entre 1 million et 5 million par cm². Elles représentent donc une forte biomasse végétale stockée par les polypes : on atteint chez *Pocillopora damicornis* 45 à 60 % de la biomasse en protéines du corail selon A. Ferry et F. Trentin.

La notion de relation symbiotique entre coraux et zooxanthelles implique que l'un comme l'autre retire un bénéfice de cette relation. En effet, les coraux sont un milieu de vie stable, offrant aux zooxanthelles un abri, face aux variations des conditions du milieu, aux sédimentations et aux prédateurs. Le polype représente pour ces algues, une source d'éléments minéraux plus concentrée qu'en milieu libre (eau libre). Le polype fournit donc des déchets azotés et phosphatés, et un complément en carbone via l'émission de CO₂ au cours de la respiration. La source principale de carbone étant, pour les zooxanthelles, les hydrogencarbonates dissous dans l'eau de mer. En contrepartie et grâce aux nutriments qu'il leur a fourni, le polype va bénéficier de la production de matière organique et notamment glucidique engendrée par le métabolisme des zooxanthelles. Par ailleurs, la réalisation de la photosynthèse par les zooxanthelles produit un dégagement de dioxygène facilitant la respiration du polype. En effet, les eaux chaudes dans lesquelles baignent les coraux sont généralement peu concentrées en dioxygène du fait de la faible solubilité du dioxygène qui, de plus, diminue avec l'augmentation de température.

De surcroît, l'utilisation par les zooxanthelles du dioxyde de carbone fourni par le corail favorise la précipitation des carbonates de calcium et donc l'élaboration du squelette calcaire du polype. Il y a déplacement de l'équilibre chimique dans le sens de la formation de carbonates de calcium.



Enfin, les zooxanthelles fabriqueraient même des vitamines et des hormones utilisées par le polype (Crossland et Barnes, 1977, d'après Grasse et al 1997).

Cette symbiose permet donc un recyclage local de la matière et explique les capacités des coraux à se développer dans des milieux oligotrophes.

D'autres coraux dit ahermatypiques ne participent pas à la « construction » du récif et n'établissent pas de symbiose avec les algues. Ils ne sont donc pas limités par la luminosité et ont des exigences écologiques moindres. Leur aire de répartition est plus vaste puisqu'ils peuvent vivre à n'importe quelle profondeur. Cependant leur taux de croissance est bien inférieur à celui des coraux hermatypiques. Il s'agit de coraux hétérotrophes.

C. Les différents types de récifs coralliens

1. Répartition géographique des récifs coralliens

Les récifs coralliens sont des constructions édifiées par les coraux, s'élevant du fond des océans vers la surface.

Les récifs coralliens couvrent 284 300 km² (Spalding et al, 2001) soit 15% de la surface des fonds océaniques mondiaux de 0 à 30 m mais seulement 0,17% de la surface des fonds océaniques mondiaux. Les côtes de plus d'une centaine de pays en sont recouvertes (soit 1,2% des côtes continentales mondiales).

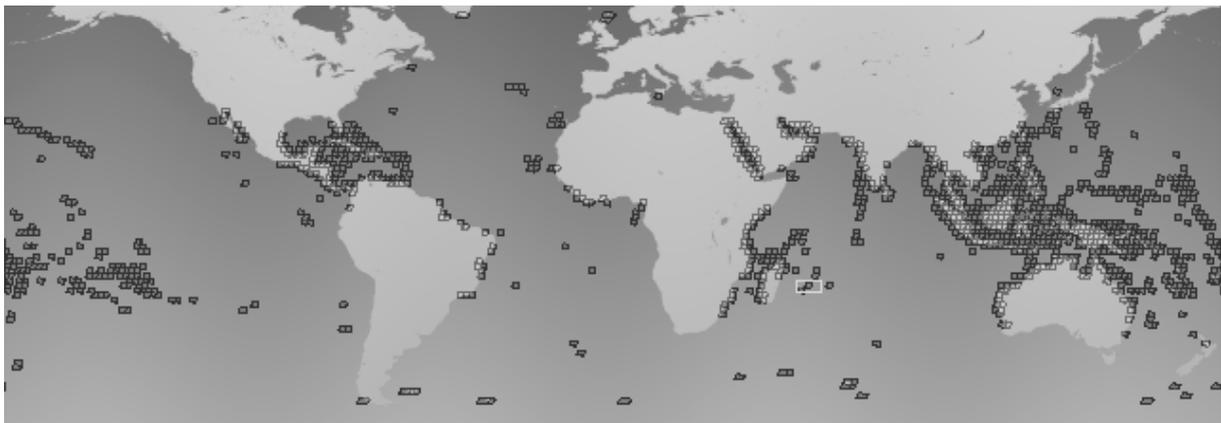


Figure 9: Répartition mondiale des récifs coralliens
(d'après MGRMP - <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/landsat.pl?t=IMaRS&path=152&row=74>)

Comme on peut le voir sur cette carte (figure 9), l'océan Pacifique est particulièrement riche en récifs coralliens : il regroupe 40% des récifs mondiaux. L'océan indien quant à lui possède 20% des récifs mondiaux contre 8% dans la région Caraïbes-Atlantique. Les plus vastes régions coralliennes du globe sont l'Indonésie (51 020 km²), l'Australie (48 960 km²), et les Philippines (25 060 km²).

Il existe plusieurs types de récifs, subissant l'influence plus ou moins marquée des terres émergées qu'ils bordent. On distingue trois types de construction récifale :

- les récifs frangeants
- les récifs barrière
- les atolls

Deux processus de formation des récifs sont connus. Certains récifs se développent autour d'îles volcaniques, issues de points chauds et correspondent à des niveaux d'évolution

différents (3 étapes chronologiques, figure 10). D'autres récifs, pré-continentaux se forment en bordure d'un continent et ne sont pas amenés à être immergés ou à évoluer en atoll. C'est le cas en Nouvelle-Calédonie et sur la Grande barrière de corail australienne.

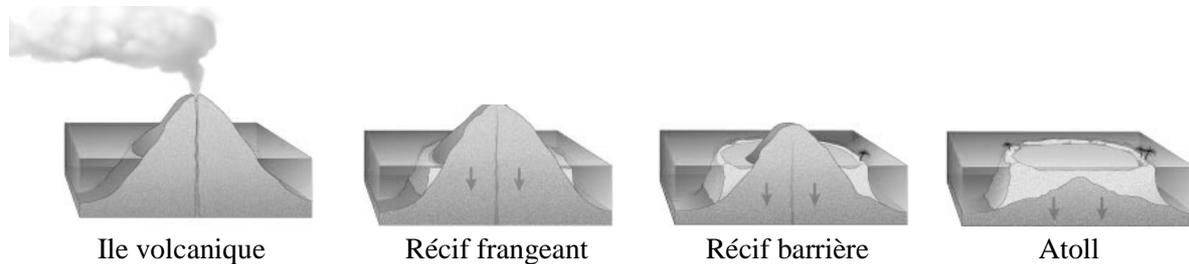


Figure 10: Les différentes constructions récifales formées à partir d'une île volcanique
(d'après http://fr.wikipedia.org/wiki/R%C3%A9cif_corallien)

Les récifs coralliens sont basés sur deux types de substrat. Le premier type de substrat est l'ensemble des coraux qui édifient les récifs, déterminent leur structure et constituent un substrat dur de carbonates de calcium pouvant accueillir une faune riche et diversifiée. Le second type de substrat correspond aux dépôts sableux issus de l'érosion du substrat dur de carbonate de calcium, particulièrement abondants dans les lagons. Ces dépôts sableux accueillent eux aussi une importante faune vivant sur ou dans le sable ou encore dans les algueraies ou herbiers ayant colonisé la zone. Ces zones sableuses sont d'ailleurs parfois associées à des mangroves ou des forêts de palétuviers.

Les différentes parties d'un récif sont (figure 11):

- le lagon (lorsqu'il est présent) : alternance d'ilots coralliens et d'herbiers sur un substrat sableux ou de débris coralliens, de quelques centimètres à quelques mètres de profondeur.
- le platier du récif : plateau horizontal, peu profond (jusqu'à 1 m)
- la crête récifale : partie du récif qui marque la transition entre le platier et le tombant du récif, de 0,5 à 2 m de profondeur. C'est une zone de déferlement qui est exposée à marée basse.
- la pente récifale ou tombant du récif : de 2 à 20 m de profondeur, forte pente, avec possibles terrasses

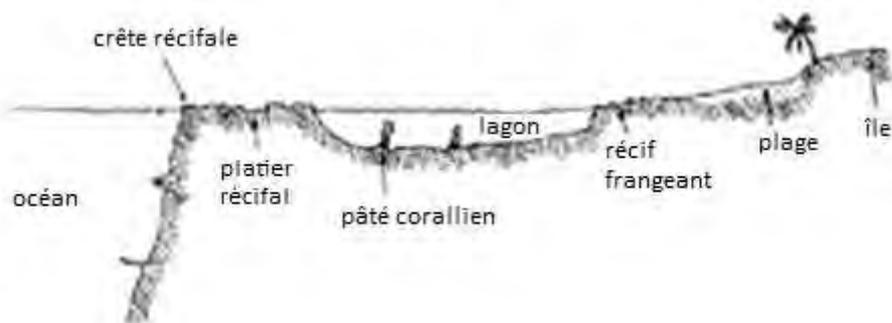


Figure 11: Coupe schématique d'un récif
(d'après GUERIN F. : <http://www.sous-la-mer.com>)

2. Les récifs frangeants

Les récifs frangeants sont les plus simples des récifs coralliens. Il s'agit d'une jeune formation corallienne formée contre une terre émergée. Selon son stade d'évolution, elle peut être accolée à la côte ou séparée d'elle par un chenal étroit de quelques dizaines de mètres de large et de quelques centimètres à mètres de profondeur. Ce chenal appelé dépression d'arrière-récifs est parfois appelé à tort « lagon » (figure 12).

Lorsque le platier récifal est en continuité directe avec le littoral, il constitue une plate-forme (également appelé "récif-tablier") assimilable à un récif frangeant embryonnaire.

Ils peuvent évoluer en récif barrière et se développent autour de la terre émergée au fur et à mesure que la masse volcanique disparaît dans l'océan.



Figure 12: Récif frangeant

(d'après A. Bourgue <http://www2.ggl.ulaval.ca/personnel/bourque/s3/vie.oceans.html>)

3. Les récifs barrières

Les récifs barrières se trouvent plus au large du littoral et constituent, comme leur nom l'indique, une « barrière » protégeant la côte des vagues et des courants. Ces récifs s'édifient en progressant petit à petit vers le large. Entre le littoral et le récif, se constitue un lagon de plusieurs mètres à plusieurs kilomètres de large, et de 10 à 70 mètres de profondeur (figure 13). Parfois un petit récif frangeant s'intercale entre le récif barrière et la côte. Sur le récif barrière, il n'est pas rare de voir se former de petites îles coralliennes séparées par des interruptions dans le récif, souvent profondes : les passes. Leur formation est généralement due à une baisse de la salinité de l'eau en regard d'une ancienne embouchure de fleuve. Elles peuvent aussi correspondre à des zones de déchirure du récif permettant l'évacuation des eaux du déferlement, comme c'est le cas sur de nombreuses îles de Polynésie.

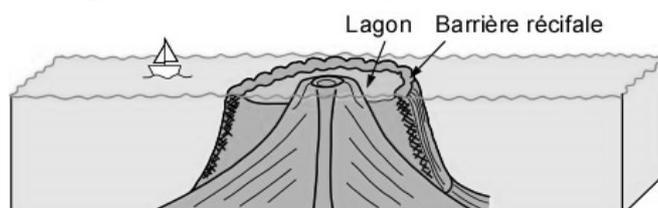


Figure 13: Récif barrière

(d'après A. Bourgue <http://www2.ggl.ulaval.ca/personnel/bourque/s3/vie.oceans.html>)

4. Les atolls

Les atolls sont des couronnes récifales, indépendantes du continent, entourant un lagon sans île centrale. Ces couronnes ont une largeur n'excédant pas, en général, une centaine de mètres et un diamètre de quelques kilomètres à une dizaine de kilomètres. Sur cette couronne récifale se trouvent des îles émergentes de quelques mètres seulement de hauteur. Ces îles sont constituées de carbonates de calcium, de sable et de matériaux coralliens accumulés par les vagues.

Au centre, le lagon est de profondeur très variable (jusqu'à une centaine de mètres) et dépend du diamètre de l'atoll. Il communique avec les eaux de l'océan par des passes ou par le déferlement des vagues sur des récifs submergés de la couronne récifale (figure 14).

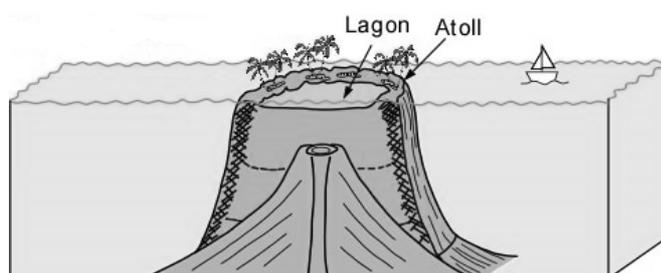


Figure 14: atoll

(d'après A. Bourgue <http://www2.ggl.ulaval.ca/personnel/bourque/s3/vie.oceans.html>)

Les atolls sont en fait les sommets émergés d'édifications coralliennes qui se sont développées autour d'une île volcanique qui s'est enfoncée au cours du temps.

Enfin, une autre forme de récifs, les faros, peut être observée dans certaines régions du globe. Il s'agit de petits récifs annulaires, d'un kilomètre de diamètre maximum, entourant un lagon peu profond et se groupant de façon à former un grand atoll. On les retrouve notamment dans le Nord de l'archipel des Maldives, dans l'Océan Indien.

Deuxième partie

MODE DE VIE DES POISSONS RÉCIFAUX ET IMPORTANCE DES RÉCIFS CORALLIENS

II. MODE DE VIE DES POISSONS RECIFAUX ET IMPORTANCE DES RECIFS CORALLIENS

A. Cycle biologique et reproduction des poissons récifaux

Le cycle de vie de la plupart poissons coralliens est un cycle complexe dans lequel alternent une phase larvaire pélagique (en haute mer) et une phase benthique (près des fonds) pour les juvéniles et les adultes. Nous allons dans cette partie décrire les différentes étapes du cycle biologique des poissons récifaux.

Au moment de la reproduction, les œufs ou les larves peuvent être déposés dans l'océan et rejoindre des zones pélagiques par des processus hydrodynamiques ou une dispersion active, tandis que d'autres continuent de se développer sur le lieu de ponte. Une fois leur développement terminé et leur compétence acquise, les larves reviennent en zone benthique pour coloniser un récif et s'installer. Elles sont ensuite recrutées par des populations adultes et finissent leur développement jusqu'au stade adulte, capable de se reproduire.

1. Ponte et dispersion

Les poissons récifaux ont une très forte fécondité : une centaine à plusieurs milliers d'œufs sont émis à chaque ponte. Plusieurs types de pontes sont possibles chez les poissons coralliens. Certaines espèces sont vivipares ou ovovivipares et donnent donc naissance à un petit déjà formé (moins de 2% des espèces). Mais la stratégie de reproduction la plus courante est l'oviparité. La diversité des modalités de reproduction et de ponte a d'ailleurs des conséquences, non négligeables, sur les caractéristiques des œufs et des larves, et influe sur les capacités de survie, de dispersion et donc de colonisation des larves. (Johannes 1978 et Juncker 2005). Tout d'abord on distingue les poissons pondeurs pélagiques des pondeurs démersaux.

➤ **Pondeurs pélagique (68% des espèces) :**

-Les pondeurs pélagiques peuvent pondre dans le lagon, en petits groupes ou couples, au crépuscule, lorsque la luminosité et donc la visibilité diminue pour bon nombre de prédateurs. Ce sont des œufs qui ont une bonne capacité de flottabilité, ce qui limite les risques de prédation benthique. En revanche ces œufs subissent une forte dérive passive vers les récifs ce qui les expose à d'importants risques de prédation par des prédateurs planctonophages. C'est le cas des *Scaridae*, *Pomacanthidae* ou des *Chaetodonidae* par exemple.

-Les pondeurs pélagiques migrants, quant à eux, pondent regroupés en bancs dans des zones qui favorisent le déplacement des gamètes ou des zygotes vers des zones pélagiques. Ce procédé permettrait de diminuer le risque de prédation des adultes pondeurs par effet de banc. Mais cela confère aussi certains avantages quant aux chances de survie des gamètes ou des zygotes. En effet, la ponte en groupe permet la libération d'un très grand nombre d'œufs dans l'eau : les prédateurs sont saturés. De plus ces poissons synchronisent leur ponte avec des

courants sortants ce qui facilite l'évacuation des œufs vers le large. C'est le cas des *Acanthuridae*, *Carangidae* et des *Mugilidae*. La ponte en groupe est aussi un facteur de hausse de la fertilité puisque la rencontre en gamètes est facilitée. Ces comportements de reproduction associés aux caractéristiques de ponte (flottabilité des œufs, système natatoire et capacités sensorielles des larves nuls, vie pélagique >35 jours) favorisent la dispersion de la progéniture.

➤ **Pondeurs démersaux (31% des espèces) :**

Il s'agit des poissons qui pondent des œufs et les maintiennent au niveau du récif jusqu'à éclosion. On distingue les pondeurs démersaux benthiques des pondeurs d'œufs incubés.

-Les pondeurs démersaux benthiques déposent leurs œufs sur les branches de coraux à l'aide de filaments adhésifs (*Pomacentridae*), sur le sable, ou dans les interstices coralliens (*Ballistidae*). **Pour les pondeurs démersaux benthiques, l'abondance et la diversité des récifs coralliens est nécessaire aux reproducteurs. Les récifs leur offrent un substrat primordial pour les œufs, de la ponte à l'éclosion. Cette période critique sera d'autant plus facilitée que le milieu offre de nombreux sites de ponte, suffisamment complexes pour protéger les œufs des prédateurs.**

-Les pondeurs d'œufs incubés pondent leurs œufs dans des poches formées par les nageoires pelviennes du mâle (*Syngnathidae*) ou dans la bouche du mâle (*Apogonidae*).

Contrairement aux larves des pondeurs pélagiques, celles des pondeurs démersaux (benthiques ou incubés) sont dotées d'un système sensoriel développé. Peu après l'éclosion, elles peuvent d'ores et déjà s'orienter dans la colonne d'eau et se réunir en bancs de larves (*Blennidae*, *Pomacentridae*). Leur capacité natatoire leur permet de se maintenir près des récifs. La durée de la phase pélagique est aussi plus courte (15 à 30 jours).

La phase de dispersion pélagique vécue par les larves (qu'il s'agisse de larves issues de pondeurs pélagiques ou de pondeurs démersaux) est une phase critique du cycle de vie des poissons coralliens. En effet, le taux de mortalité des larves durant cette phase a été estimé à 99% par Doherty (1983). Cependant elle confère quelques avantages aux larves comme aux adultes. Tout d'abord, en étant dispersées au large, les larves évitent la forte prédation planctonophage récifale. De plus, les dépenses énergétiques au large sont moindres comparées à celle engendrées dans les récifs : la larve dépense moins d'énergie en se laissant dériver vers le large qu'en faisant face aux eaux récifales agitées. De la même façon, en restant à proximité du récif, les larves ont un risque accru de projection sur les crêtes récifales. Par ailleurs, les larves, en milieu pélagique, n'exploitent pas les mêmes ressources trophiques que les adultes vivants dans les récifs et n'entrent donc pas en compétition avec eux. Enfin, il pourrait également s'agir d'une adaptation stratégique des espèces face à l'instabilité environnementale (Doherty 1985). L'étalement des différentes phases du cycle dans différents environnements permet de faire face aux importantes perturbations pouvant mener à l'extinction d'une espèce.

2. Colonisation

Une fois la compétence des larves acquise et donc la phase de dispersion achevée, les larves entrent en phase de colonisation. Cette étape marque, pour certaines, le retour au milieu benthique. La colonisation peut se faire par allo-recrutement (apport de larves originaires d'un autre récif) ou par auto-recrutement (retour des larves dans leur population d'origine).

Le modèle de colonisation par **allo-recrutement** est généralement associé aux populations de poissons dont les larves sont susceptibles d'être dispersées par le courant. Il peut s'agir de larves de poissons qui s'associent avec les algues dérivantes comme celles de *Sebastes thompsoni* (Kokita et Omori 1999), de larves dotées d'adaptations morphologiques facilitant la dérive etc...

Le modèle de colonisation par **auto-recrutement** est, quant à lui, associé à des populations de poissons dont le comportement des adultes reproducteurs favoriserait le retour des larves. En effet, selon Sinclair (1988), certains adultes attendraient la mise en place de certaines conditions environnementales et notamment courantologiques telles que la formation de gyres pour se reproduire. Il a été montré, à Hawaii que c'est de décembre à juin, alors que se met en place une renverse des courants favorisant les zones de rétention autour des îles, que l'activité de reproduction de bon nombre de poissons est maximale. Ce modèle concerne principalement les larves possédant des capacités natatoires leur permettant de lutter contre la dispersion. Ce modèle est, de plus, le seul modèle permettant d'expliquer le maintien de populations endémiques de poissons autour de certaines îles.

L'étape de colonisation, étape de courte durée, est une étape de forte transition pour les larves qui passent du milieu océanique au milieu récifal (variations de température, de salinité). Pour un certain nombre de poissons, c'est à cette étape qu'a lieu une métamorphose morphologique et physiologique des larves. Ils s'adaptent ainsi rapidement à leur nouvel environnement. Cependant certaines larves semblent avoir déjà effectué leur métamorphose quand elles colonisent les récifs (*Holocentridae*, *Mullidae*).

3. Installation

Vient ensuite la phase d'installation au cours de laquelle les juvéniles doivent trouver un habitat. C'est une étape délicate du cycle de vie des poissons récifaux, marquée par une forte mortalité. En 2000, Wanthiez et Thollot ont évalué entre 80 et 90% le taux de mortalité après avoir suivi, pendant 13 mois, *Chromis fumea* (*Pomacentridae*) sur un récif artificiel de Nouvelle Calédonie. En effet, les juvéniles doivent faire face à de nombreuses contraintes. La migration et la prédation tout d'abord, qui sont qualifiées de processus de post-installation, à l'origine d'une mortalité de 9 à 20% dans les premiers jours (Doherty et al. 2004, Mellin 2007). La recherche d'un habitat est, de plus, conditionnée par la disponibilité des ressources alimentaires, les populations déjà installées (compétition, prédation, facilitation) et la disponibilité d'un habitat adapté (dimensions, complexité, qualité, nature).

Là encore, les récifs coralliens offrent un milieu très propice à l'installation des juvéniles. La richesse trophique qui caractérise les récifs ainsi que la diversité des habitats qu'ils peuvent proposer sont autant d'avantages pour les juvéniles. De par leur complexité et leur diversité, les coraux représentent des habitats adaptés à de nombreux types de poissons.

4. Recrutement

Le recrutement est l'étape d'intégration des juvéniles dans la population adulte. Elle survient quelques mois à années après la phase d'installation et correspond à l'acquisition d'une maturité sexuelle ainsi que du comportement et de l'habitat des populations adultes.

Deux hypothèses peuvent expliquer les variations des populations de juvéniles recrutées et donc l'étendue des populations adultes. La première considère que les ressources du milieu ne sont jamais complètement utilisées : le stock de population adulte ne serait limité que par l'approvisionnement du récif en larves (Doherty, 1981). La seconde hypothèse considère au contraire que les ressources sont limitées et que, de ce fait, le nombre de larves est limité par les compétitions intra ou inter spécifiques.

B. La recherche d'un habitat dans le récif

Bien que très mobiles, les poissons occupent au sein du récif un habitat déterminé, acquis au cours de l'étape de recrutement et, ont donc, une place précise dans le récif. On décrit la position et la distribution des poissons dans le récif selon deux axes : vertical et horizontal.

1. Distribution verticale

Les espèces s'étant adaptées aux différents types d'habitats disponibles au cours de l'évolution, les poissons d'un récif occupent tout l'espace qui est à leur disposition. Comme nous l'avons dit précédemment, la distribution des poissons est bien précise, y compris sur l'axe verticale où toutes les strates sont occupées.

On peut définir des strates et y associer précisément des espèces selon leur mode de vie et leur habitat selon Harmelin-Vivien (1979) et Harmelin-Vivien et Galzin (2000) (figure 15):

-Espèces vivant en rapport avec les sédiments :

1. vivant dans le sédiment

- a. ayant un terrier (*Gobiidae*)
- b. sans terrier (*Ophichthidae, Trichonotidae*)

2. vivant à la surface du sédiment

- a. posés sur le fond ou pouvant légèrement s'enfouir (*Torpedinidae, Bothidae, Soleidae*, le Synodontidé *Tylorosus crocodilus*)
- b. nageant au-dessus du fond (le Mullidé *Parupeneus multifasciatus*, *Lethrinidae, Labridae*)

-Espèces vivant en rapport avec les formations coralliennes :

3. vivant à l'intérieur des cavités du récif

- a. cryptofaune sensu stricto (*Pseudogrammidae, Pseudochromidae, Plesiopidae, Ophiidae, Congrogadidae*)
- b. utilisant les cavités comme abris temporaires (*Serranidae, Scorpaenidae, Apogonidae, Muraenidae*, l'Holocentridé *Adioryx spinifer, Pempheridae*)

4. vivant à la surface du récif :

- a. posés sur le fond ou restant en étroit rapport avec lui (*Blennidae, Tripterygiidae, Pomacentridae, Scorpaenidae*, le Cirrhitidé *Paracirrhites hemistictus, Synodontidae*)
- b. associés à des invertébrés (*Gobiodon, Paragobiodon, Caracanthus, Taenionotus, Chromis, Dascyllus aruanus, Amphiprion clarkii, Dascyllus, Cottogobius yongei, Lepadichthys* sur crinoïdes, *Fierasfer* sur holothuries)

5. nageant autour du récif ou des formations construites récifales (ces trois catégories sont en fonction de la distance d'éloignement du récif à laquelle évoluent généralement les espèces).

- a. restant à proximité des formations coralliennes (*Labridae, Caetodonidae, Chaetodon quadrimaculatus, Forcipiger Longirostris, Scaridae, Acanthuridae, Acanthurus achilles, Pomacentridae, Ballistidae, Tetraodontidae*)
- b. s'éloignant à plus de 2 ou 3 m du récif (le Pomacentridé *Abudefduf sparoides, Zanclus cornutus, A. saxatilis, A. sexfasciatus, Chromis simulans, C. ternatensis*)
- c. espèces nectobenthiques à grand rayon d'action (*Caesioidae, Lutjanidae, Lutjanus Kamsmira, Gnathodentex aurolineatus, Nasidae, Scaridae*)

-Espèces vivant toujours en pleine eau :

6. espèces péri-récifales :

- a. vivant sous la surface (*Hemiramphidae, Tylosuridae*)
- b. occupant toute la colonne d'eau (*Carangidae, Caranx melampygyus*, le Sphyraenidé *Sphyraena barracuda*, Sélaciens)

7. espèces pélagiques : le sélacien *Manta birostris, Carcharhinus amblyrhynchos, Thunnidae, Clupaeidae, Engraulidae, Carangidae*.

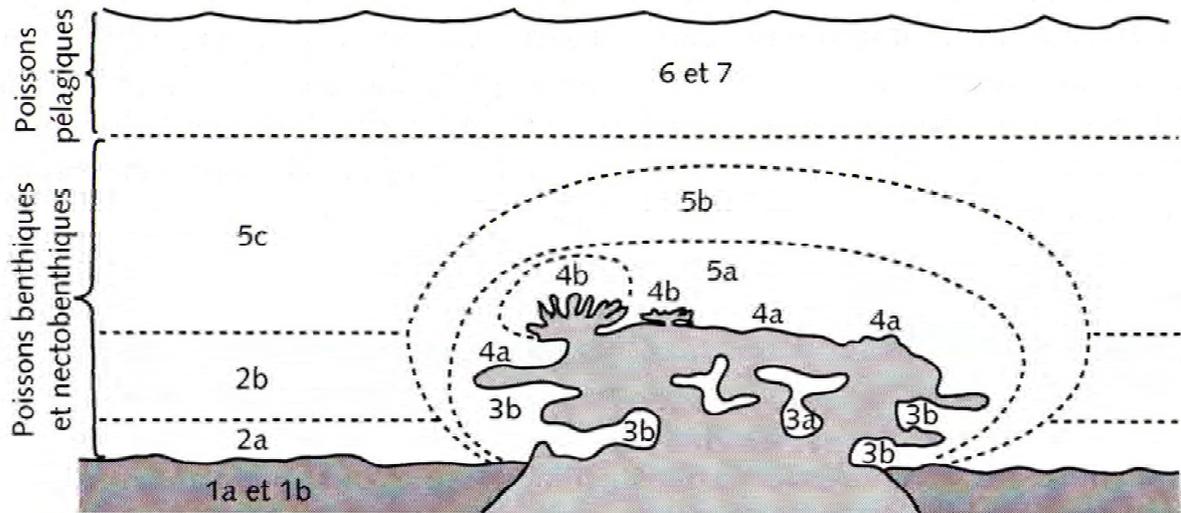


Figure 15 : Distribution verticale des poissons sur le récif.
 Selon Harmelin-Vivien (1979) et Harmelin-Vivien et Galzin (2000)
 Les numéros des strates sont définis ci-dessus

Cependant cette notion de distribution verticale est à nuancer et reste très schématique : une espèce peut passer d'une strate à une autre au cours de son développement, de son cycle de vie ou de son nyctémère.

2. Distribution horizontale

La distribution horizontale des poissons est dépendante des conditions hydrodynamiques mais aussi de divers facteurs récifaux tels que la topographie du substrat, la diversité des habitats, l'architecture du milieu, la richesse de couverture des coraux etc...

A l'échelle d'un simple pâté corallien, les composantes horizontales et verticales ont, toutes deux, autant d'importance. L'habitat est très complexe et hétérogène. De ce fait on n'observe pas un poisson corallien type ni un peuplement à proprement parler. En effet, les poissons récifaux présentent, face à cette complexité du milieu, des réponses morphologiques, biologiques et comportementales très variées (hétérogénéité de taille des espèces, de taille des territoires vitaux, de forme des territoires vitaux etc...). Il est donc impossible de définir un peuplement type du pâté corallien.

A l'échelle des zones morphologiques et des paysages, on peut distinguer différents peuplements de poissons puisque la composante horizontale prédomine sur la composante verticale. On relève le faible nombre d'espèces ubiquistes mais un grand nombre d'espèces restreintes à un biotope. On peut donc distinguer différentes zones sur une coupe théorique verticale de récif corallien, à chaque zone étant associé un peuplement caractéristique. Par exemple, sur un récif frangeant et barrière à *Tiahura, Moorea* (Polynésie), selon Galzin et Legendre (1987) puis Galzin et Harmelin vivien (2000) :

-Les herbiers littoraux sont peuplés en majorité par les *Gobiidae* et les Apodes (murènes, *Ophichthidae*)

-Les récifs frangeants se singularisent par un peuplement d'espèces sédentaires type *Pomacentridae* ou *Serranidae* et jouent le rôle, pour bon nombre de juvéniles, de nursery (recrutement) et de nourricerie (grossissement).

-Les lagons et chenaux permettent simplement une voie de communication avec les peuplements de l'océan.

- Les récifs barrières sont peuplés par une faune ichtyologique importante et variée. On y observe de grands bancs d'*Acanthuridae*, de *Mullidae*, de *Scaridae* mais aussi de nombreux *Pomacentridae*, *Chaetodonidae*, *Holocentridae*, *Serranidae* etc...

-Le front récifal est quant à lui occupé par des espèces capables de supporter une possible émergence (*Blenniidae*) ou à la recherche d'une eau agitée et très oxygénée (*Pomacentridae*, *Gobiidae*, *Acanthuridae*, *Scaridae*).

-La pente externe est, dans ses 15 premiers mètres peuplée par des espèces nombreuses et variées : *Acanthuridae*, *Blenniidae*, *Balistidae*, *Scaridae*, *Serranidae*, *Labridae* mais aussi des espèces pélagiques telles que les requins, barracudas et carangues. Au-delà de 15 mètres, le peuplement est bien moins diversifié et s'amenuise petit à petit. Persistent quelques zooplanctonophages. La présence d'autres espèces dépend notamment de la persistance ou non des coraux à cette profondeur.

- Le peuplement très profond, beaucoup moins étudié, et donc moins connu, serait surtout composé de *Serranidae*, *Lutjanidae* et *Lethrinidae*.

A l'échelle de l'édifice récifal dans sa totalité, on peut donc observer deux « supra-peuplements » bien distincts : le peuplement des pentes externes et le peuplement des platiers et lagons. Selon Galzin et Harmelin-Vivien, (2000), il existe, en Polynésie Française, une plus grande similarité entre les supra-peuplements de pente externe d'îles éloignées qu'entre les supra-peuplements de pente externe et de platier d'une même île. Ceci a également été montré sur la Grande barrière de corail d'Australie (Williams 1982). Dans l'Océan Indien, on distingue un troisième supra-peuplement : le supra-peuplement des herbiers épi-récifaux de phanérogames marines (Chabanet 1997).

Les études de Galzin et Harmelin-Vivien (2000) ont montré que les domaines vitaux des espèces sont réduits et que 90% des espèces vivent dans un territoire n'excédant pas 20 m², qu'il s'agisse de sable, de trous ou de pourtours de récifs de moins de 20 m². Les 10% restants correspondent aux espèces vivant dans le pourtour de récifs de plus de 20 m², en pleine eau ou sous la surface de l'eau (figure 16).

Le graphique ci-dessous reprend les domaines vitaux des poissons des récifs coralliens numérotés de 1 à 7 et correspondants à ceux décrits dans la partie (II/B/1)i/distribution verticale)

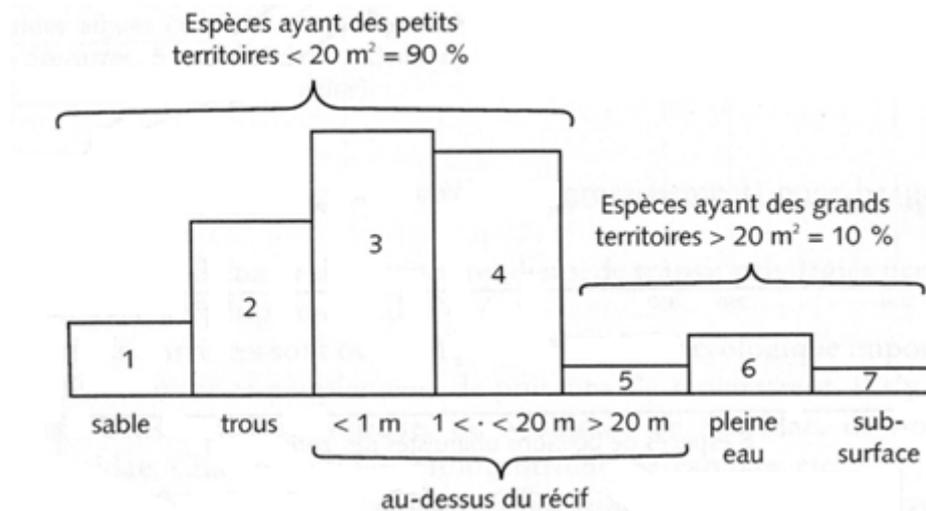


Figure 16 : Domaines vitaux des poissons des récifs coralliens
 Les chiffres de 1 à 7 représentent les domaines décrits dans la partie II/B.1)
 D'après Harmelin-Vivien et Galzin (2000)

C. Les comportements alimentaires des poissons coralliens

Les régimes alimentaires des poissons coralliens peuvent varier selon les espèces, la taille des poissons, la période de l'année et le biotope. On peut définir ces régimes alimentaires selon le type d'aliments consommés : 75% des espèces sont carnivores, 15% sont herbivores et 10% sont omnivores. On définit également un rythme d'alimentation. Ce rythme d'alimentation dépend du rythme nyctéméral. On distingue :

- les poissons à activité strictement diurne (75% des espèces ichtyologiques récifales)
- les poissons à activité principalement nocturne
- les poissons à activité maximale crépusculaire
- les poissons à activité non dépendante de la lumière

Il y a donc, au crépuscule, un « relais » des espèces diurnes qui commencent à chercher un abri pour la nuit et cèdent leur place aux espèces nocturnes.

Rythme d'alimentation et régimes alimentaires sont en fait étroitement liés. Selon Galzin et Harmelin-Vivien(2000) :

1. Les Herbivores

Les herbivores se nourrissent exclusivement de végétaux, d'algues ou de phanérogame marines. Tous les herbivores sont strictement diurnes. On distingue parmi les herbivores :

- les **racleurs de gazon algal** qui raclent les substrats coralliens morts ou les sédiments et ingèrent donc, en complément des algues, du calcaire issu du substrat. On compte parmi eux les *Scaridae*, les *Acanthuridae* et les *Blennidae*.

-les **brouteurs de grandes algues ou de phanérogames marines** qui n'ingèrent pas le calcaire. Ce sont des *Acanthuridae*, des *Siganidae*, des *Kyphosidae*, certains *Scaridae*.

2. Les Omnivores

Les omnivores sont capables d'assimiler aussi bien des végétaux que des animaux. Selon les espèces, la proportion entre les aliments végétaux et animaux sont très variables. Tous sont diurnes et on citera pour exemple les *Pomacentridae* (*Abudefduf*, poissons d'anémone), les *Chaetodonidae*, les *Monacanthidae*, les *Gobidae* et les *Blennidae*.

3. Les Carnivores

Les carnivores regroupent toutes les espèces nocturnes ainsi que quelques espèces diurnes. Les carnivores nocturnes consomment de grosses proies (crustacés, poissons, céphalopodes) tandis que les carnivores diurnes s'alimentent quant à eux principalement de polychètes, de crustacés, de mollusques, d'échinodermes. On répartit les carnivores en trois grandes classes:

- les **carnivores diurnes** peuvent être zooplanctonophages (*Chromis*, *Caesio*, *Anthias*), benthophages brouteurs d'invertébrés sessiles, dont les corallivores (*Chaetodon*, *Pomacanthus*), ou vagiles (*Labridae*, *Pseudochromidae*, *Mullidae*), nettoyeurs se nourrissant d'ectoparasites ou de débris de peau sur les autres poissons (*Labroides*, juvéniles de certains *Chaetodonidae*) ou encore piscivores (*Synodontidae*, *Blennidae* faux nettoyeurs)

-Les **carnivores nocturnes** peuvent être zooplanctonophages (*Holocentridae*, *Apogonidae*, *Pempheridae*), méroplanctonophages (consommation de larves). D'autres sont benthophages, chassant des proies vagiles la nuit et vivant cachés, en bancs, dans les cavités des récifs le jour (*Holocentridae* : *Adioryx* et *Holocentrus*, *Lutjanidae*, *Gaterinidae*, *Mullidae*, *Scorpaenidae*, *Apogonidae*, *Priacanthidae*, *Ophiidae*, *Muraenidae*). Certains carnivores nocturnes sont piscivores (*Serranidae*, requins, grosses murènes)

-Les **carnivores actifs jour et nuit**, y compris ayant un pic d'activité au crépuscule sont tous piscivores ou à tendance piscivore (*Serranidae*, *Apodes*, carangues, requins, *Platycephalidae*).

4. Variabilité de l'alimentation

Cette alimentation connaît des variations temporelles de types nyctémérales, saisonnières, ontogéniques et des variations spatiales selon la richesse des ressources du milieu.

En effet, au cours du nyctémère, le comportement des proies et donc leur accessibilité va varier. Il existe d'étroites relations entre le comportement des poissons et celui de leurs proies. Certaines proies sont ainsi disponibles en permanence : c'est le cas des végétaux, des invertébrés sessiles, de l'holoplancton qui seront généralement capturés le jour. D'autres ne sont disponibles que la nuit (c'est le cas du méroplancton) ou seront capturées par des

prédateurs différentes jour et nuit (invertébrés migrants). Les céphalocordés par exemple vivent enfouis dans le sédiment le jour et seront capturés à ce moment-là par des *Mullidae* fouillant le sédiment. La nuit tandis qu'ils sont en pleine eau, ils pourront être capturés par des *Holocentridae* planctonophages (Harmelin-Vivien 1979).

Par ailleurs, l'alimentation d'un individu varie au cours de son cycle de vie et selon sa taille. Les larves de poissons sont généralement planctonophages puis voient leur alimentation évoluer lorsqu'elles passent au stade juvénile en phase d'installation. A l'âge adulte on observe une corrélation entre la taille du poisson et la taille de la proie. Les petits prédateurs chassent de petites proies, nombreuses et sans carapaces dures tandis que les gros prédateurs chassent des proies moins nombreuses, plus grandes et plus dures (carapaces, coquilles etc...)

Il existe cependant des exceptions à ces variations de régimes alimentaires selon les facteurs présentés. L'alimentation ne varie pas chez un petit nombre de spécialistes stricts, quelle que soit leur taille ou leur répartition sur le récif : *Chaetodon trifascialis* et *Chaetodon trifasciatus* par exemple sont des brouteurs exclusifs de polypes scléactinaires.

D. Relations entre les poissons et les coraux : quelle importance des récifs coralliens pour les poissons récifaux ?

L'étude du cycle biologique, des régimes alimentaires et des différents types d'habitats des poissons récifaux nous permet déjà, intuitivement, de percevoir l'importance que peuvent avoir ces récifs coralliens pour les poissons qui les peuplent. Un équilibre et des liens étroits sont établis entre ichtyo-faune et coraux. En effet, la grande problématique qui accompagne les poissons tout au long de leur vie est : « comment s'alimenter tout en restant à l'abri des prédateurs ? ». Selon Allen (1975), le nombre d'espèces sur une portion de récif reflète la disponibilité alimentaire et la diversité de l'habitat. Habitat et alimentation sont donc les principaux domaines dans lesquels les récifs coralliens jouent un rôle primordial.

Comme nous avons pu le voir précédemment, les récifs coralliens jouent un rôle important dans le cycle biologique de ces poissons récifaux. Tout d'abord, plus de la moitié du cycle de vie se déroule dans les récifs (phase benthique). Ils leur offrent, par ailleurs, un lieu abrité pour se reproduire et surtout pondre (pour les pondreurs démersaux benthiques). Certains d'entre eux vont même passer une phase très critique, de la ponte à l'éclosion, en association avec des coraux (œufs liés par un filament aux branches coralliennes). L'abondance, le développement et la diversité des coraux sont autant de points clés qui vont faciliter cette période critique et permettre au plus grand nombre d'arriver à éclosion. De plus, l'abondance, la diversité et la richesse trophique des récifs offre également des conditions indispensables à l'installation des larves de poissons, vulnérables. Alors que cette étape du cycle est une des étapes les plus délabrantes pour les populations de poissons, les qualités des colonies coralliennes offrent des chances supplémentaires aux larves de trouver abri et alimentation dans les récifs. Enfin, il semblerait, selon certains biologistes, que la disponibilité et la diversité des coraux soit le facteur limitant du recrutement. On comprend alors toute l'importance que peut avoir le récif dans la régulation des populations et le maintien d'un équilibre indispensable à l'harmonie des populations de poissons coralliens.

Mais les récifs coralliens sont également primordiaux dans leur rôle d'habitat pour les poissons qui, justement, peuplent les récifs. Comme nous l'avons vu, certains poissons vivent en étroite relation avec le récif (strates 3, 4, 5 figure 15). Ce sont les espèces vivant :

-à l'intérieur des cavités du récif : crypto-faune sensu stricto ou utilisant les cavités comme abris temporaires.

-à la surface du récif : posés sur le fond (ou restant en étroite rapport avec lui) ou associés à des invertébrés.

- autour du récif et nageant autour des formations construites récifales.

Ainsi certains poissons vivent littéralement dans les anfractuosités du récif, jour et nuit, se mettant ainsi à l'abri des prédateurs (*Gobiidae*). D'autres vivent dans les cavités et crevasses récifales le jour et n'en sortent que la nuit pour chasser. Enfin d'autres espèces vivent toujours à proximité des polypes coralliens mais ne s'en servent pour se cacher et se replier qu'en cas d'alerte (*Pomacentridae*). Par cet aspect, les coraux ont donc une fonction écologique. Selon Kayal (2011), les coraux scléactinaires sont tout d'abord à l'origine de l'édification des récifs coralliens et donc les bio-constructeurs des habitats de nombreuses espèces. Ils déterminent ainsi la présence, la taille, la forme des colonies et contribuent de ce fait à la complexité des habitats rendus disponibles. C'est principalement cette complexité qui joue un rôle écologique fondamental puisqu'elle permet la régulation des populations et communautés. En effet, elle favorise les micro-habitats qui sont des refuges face aux stress environnementaux et facilitent le chevauchement des niches écologiques tout en maintenant une forte biodiversité.

Enfin les coraux sont parfois utilisés par les petits poissons comme modèle de mimétisme leur permettant de se camoufler, se protégeant ainsi des prédateurs. C'est le cas par exemple d'*Oxymonacanthus longirostris* qui se fixe, à la tombée de la nuit, sur les coraux du genre *Acropora* et utilise la forme de son corps et sa livrée pour passer inaperçu vis-à-vis des prédateurs (Brooker, 2011).

Les coraux sont également une source alimentaire représentant un maillon inamovible du réseau trophique. Ils sont à l'origine d'une production primaire en énergie influant sur tout le réseau (Kayal, 2011). En effet, grâce à l'activité photosynthétique menée par les zooxanthelles qui sont symbiotiquement associées aux coraux, ces derniers peuvent assimiler cette énergie et la transmettre au reste de la chaîne trophique via les processus de prédation sur les coraux. De plus, grâce à leurs caractéristiques, les récifs très peuplés, regroupent tous types de poissons et entraînent une forte promiscuité entre proies et prédateurs. C'est donc une riche source alimentaire, que ce soit pour les piscivores qui trouveront de nombreuses proies, les zooplanctonophages, les brouteurs d'invertébrés ou pour les herbivores brouteurs de gazon algal qui trouveront une forte densité en zooplancton, en coraux et en algues. Beukers et Jones ont d'ailleurs montré en 1997 que le taux de mortalité des poissons était inversement proportionnel au pourcentage de couverture en coraux à structure complexe. Leurs expériences en laboratoire menées avec trois prédateurs (*Pseudochromis fuscus*, *Cephalopholis boenak* et *Thalassoma lunare*) ont montré que les prédateurs avaient plus de mal à capturer leur proies dans des coraux complexes de types *Acropora nasula* et *Pocillopora damicornis* que dans des coraux simples du type *Acropora nobilis*. Après deux

mois d'expérience, il restait autant de proies dans les récifs complexes habités par les prédateurs que dans les récifs peu complexes non habités par des prédateurs. Ainsi même si les récifs coralliens sont des milieux à risque pour les petits poissons, qui sont bien souvent les proies des piscivores vivants à proximité du récif, la complexité de l'habitat ainsi fournie est suffisante pour leur permettre de vivre relativement protégés.

A cela s'ajoute l'importance des récifs coralliens pour les poissons corallivores. En effet, 128 espèces de poissons corallivores faisant partie de 11 familles différentes ont été recensées, dont 69 espèces appartenant à la famille des *Chaetodonidae* (J. Cole 2008). On peut citer parmi ces onze familles les *Labridae*, les *Tetraodontidae*, les *Balistidae*, les *Monacanthidae*, les *Pomacentridae*, les *Scaridae*. Chacune de ces familles compte entre sept et dix espèces corallivores (Annexe 1). Cependant, ces espèces corallivores ne représentent que 5% environ des espèces de la famille. Seuls les *Chaetodonidae* comportent plus de 50% de corallivores. Parmi les poissons corallivores, on distingue les corallivores obligatoires ou corallivores stricts des corallivores facultatifs. On définit les corallivores obligatoires comme des poissons dont le régime alimentaire se compose d'au moins 80% de coraux. Cela représente approximativement un tiers des corallivores.

Les corallivores ciblent préférentiellement les coraux scléactinaires (coraux durs); seules quelques espèces telles que *Chaetodon mellanotus* ont une préférence pour des alcyonnaires (coraux mous). La survie des corallivores et surtout des corallivores obligatoires est donc hautement dépendante des coraux. Ils peuvent présenter une plus ou moins grande spécialisation envers une ou plusieurs espèces de coraux, ce qui les rend plus ou moins fortement dépendants de ces coraux. Si certaines espèces sont cependant capables d'adapter leur alimentation aux changements environnementaux tels que la couverture corallienne ou la présence de compétiteurs, ce n'est pas le cas des espèces très spécialisées (ex : *Chaetodon trifascialis*, cf partie III.E.2)). Ces dernières ont un régime alimentaire moins souple. Une étude à *Johnston Atoll* (Pacifique Nord) a montré que *Chaetodon trifascialis* se nourrissait exclusivement d'*Acropora cythera* lorsque ceux-ci étaient très abondants (91,9%). Lorsqu'*Acropora cythera* ne représentait plus que 0,32% du couvert corallien, l'alimentation était encore composée à 82,7% d'*Acropora cythera* (Irons 1989).

Au moins à petite échelle, la distribution et l'abondance des corallivores sont ainsi limitées par la disponibilité des proies coralliennes. L'importance de la corrélation entre l'abondance en corallivores et la couverture corallienne semble d'ailleurs plus forte lorsque la couverture corallienne est peu importante. McIlwain et Jones (1997) ont montré que la couverture corallienne expliquait à 75% les variations d'abondance d'un labre corallivore strict (*Labrychtis unilineatus*).

Au-delà de ces perceptions, plusieurs équipes de biologistes ont pu mettre en évidence et prouver scientifiquement l'existence d'une relation forte entre coraux et poissons récifaux. Différents paramètres des récifs coralliens ont été testés et leur influence sur divers paramètres des populations de poissons évaluée.

L'effet du pourcentage de recouvrement en corail vivant isolé de tout autre paramètre a été testé sur le nombre d'espèces de poissons et d'individus en 1984 par Bell et Galzin. Un recensement des poissons sur une série de récifs à complexité structurale équivalente (*Acropora*, *Pocillopora*, *Porites*) mais avec différentes proportions de recouvrement en corail

vivant, a été réalisé à Tuamotu (Polynésie). Cette étude a été menée sur 13 sites, à pourcentage de recouvrement en corail vivant de 0%, <2%, de 2 à 5%, de 5 à 10% ou >10%.

Sur les 115 espèces recensées :

- 68% soit 78 espèces ont été recensées en présence de corail vivant mais sont absentes des sites où il n'y a pas de corail vivant. La distribution de ces espèces est aussi influencée par le degré de recouvrement en corail vivant puisque parmi ces 78 espèces, 29 n'ont été retrouvées que sur les sites de haut recouvrement en corail vivant (>5%)

- 39% soit 33 espèces ont été recensées indifféremment en présence ou en l'absence de corail vivant.

- 3% soit 4 espèces n'ont été recensées que sur les sites sans corail vivant.

Il semble donc que plusieurs espèces nécessitent un seuil minimal de recouvrement en corail vivant et ne rejoignent pas leur communauté si celui-ci n'est pas suffisant. Si pour certaines espèces telles que les *Chaetodonidae* cela s'explique par leur régime alimentaire corallivore strict, cela reste inexplicable pour d'autres espèces telle que les *Labridae*. L'hypothèse principale serait que leurs proies, elles, en seraient dépendantes.

Ils ont également pu mettre en évidence une augmentation du nombre d'espèces/250 m² et du nombre total d'espèces (densité d'espèces et richesse d'espèces) positivement corrélée à l'augmentation du pourcentage de recouvrement en corail vivant. La relation entre l'augmentation du nombre d'individus/250 m² et l'augmentation du recouvrement en corail vivant existe également mais est quant à elle moins nette.

Enfin de faibles changements dans le recouvrement en corail vivant entraînent une augmentation significative de la richesse en espèces et de l'abondance en poissons.

En 1994, P. Chabanet et son équipe ont étudié les relations entre les peuplements benthiques (peuplements fixés représentés principalement par les coraux) et ichtyologiques (peuplements de poissons) en milieu corallien et ont recherché des relations entre plusieurs descripteurs de chacun de ces compartiments. Les descripteurs utilisés pour le compartiment benthique sont : le nombre d'espèces coralliennes, le nombre de colonies coralliennes, la taille des colonies coralliennes, la diversité, le pourcentage de recouvrement en corail vivant, le pourcentage de recouvrement en matériel détritique, le pourcentage de recouvrement en algues, le pourcentage de recouvrement en alcyonnaires, le pourcentage de recouvrement en coraux branchus, le pourcentage de recouvrement en coraux massifs, le pourcentage de recouvrement en coraux encroûtants. Les descripteurs utilisés pour le compartiment ichtyologique sont : le nombre total d'individus, le nombre d'espèces de poissons, la diversité, le nombre d'individus herbivores, le nombre d'individus omnivores, le nombre d'individus brouteurs d'invertébrés sessiles, le nombre d'individus carnivores, le nombre d'individus planctonophages. Ils ont ainsi pu partitionner le compartiment benthique pour dégager des types de substrats et relier paramètres benthiques et ichtyologiques.

Leur étude s'est déroulée sur le complexe de Saint Gilles / La Saline, île de la Réunion. Différents secteurs d'étude et stations ont été déterminés (dans les passes, sur le platier ou sur la pente de chaque secteur). Chaque station a été échantillonnée, par observation visuelle le long d'un transect de 50 m. Les différents individus ichtyologiques et benthiques

ont ainsi été recensés pour chaque station puis ont été caractérisés par les descripteurs énoncés ci-dessus.

Quatre types de zones ont été, de cette façon, mis en évidence :

- La première zone appelée unité bio-construite de platier non perturbée associe sur les platiers de récifs un peuplement corallien riche et diversifié (nombreuses colonies, nombreux coraux branchus...) à un peuplement ichtyologique diversifié, principalement des omnivores et brouteurs d'invertébrés sessiles. Il s'agit d'une zone « témoin » représentant la constitution classique du platier récifal.
- La seconde, l'unité bio-construite perturbée, associe une abondance d'algues et un faible recouvrement en coraux vivant à de nombreux herbivores. C'est une zone peu riche et peu diversifiée en espèces de coraux et poissons.
- La troisième, l'unité bio-construite de pente non-perturbée est située sur la pente externe des récifs. Elle regroupe des peuplements coralliens riches et diversifiés (notamment d'importants massifs encroûtants, signe de profondeur) et un peuplement en poissons riche et diversifié également (carnivores et planctonophages principalement). Il s'agit d'une zone « témoin » représentant la constitution classique d'une pente externe de récif.
- Enfin la dernière zone, l'unité bio-construite de passes, est caractérisée par un fort recouvrement détritique, pauvre en coraux et en algues, associé à une abondance en poissons planctonophages.

On a donc une association entre un schéma corallien particulier et des peuplements de poissons particuliers. Ils ont ainsi pu mettre en évidence que **la richesse et la diversité des populations de poissons** étaient corrélées à **tous les descripteurs coralliens** (la morphologie des coraux, la richesse et la diversité des espèces coralliennes, le taux de recouvrement en corail ou en algue). Il apparaît donc clairement que **la vitalité des peuplements coralliens est indispensable pour préserver des peuplements de poissons riches et diversifiés**. En revanche, **l'abondance des poissons** n'est corrélée **qu'à certains descripteurs**, uniquement dans certains types de milieux. La densité en peuplements de poissons n'est limitée par le pourcentage de recouvrement en corail vivant qu'en zone bio-construite perturbée. Ainsi, il apparaît que les relations entre les populations de coraux et de poissons changent **selon les conditions du milieu** (zone géomorphologique, perturbation du milieu). C'est la notion d'espèces bio-indicatrices : à un environnement donné correspondent des espèces de coraux et de poissons données qui répondent à des caractéristiques bien précises. Ces espèces sont le reflet de la santé du récif. Par exemple, l'unité bio-construite de platier non perturbée est propice au développement de coraux du genre *Acropora* qui affectionnent des eaux claires et bien oxygénées. Et ce type de coraux est peuplé en priorité par des espèces spécialisées en termes d'habitat ou d'alimentation. Il s'agit de *Pomacentridae* tels que *Chromis viridis* ou *Plectroglyphidodon dickii* qui sont des espèces vivant et se réfugiant dans des colonies coralliennes branchues vivantes. Mais aussi de *Chaetodonidae* tels que *Chaetodon trifasciatus* qui est une espèce à alimentation spécialisée, qui se nourrit exclusivement de polypes coralliens et qui est très sensible aux changements du milieu. En revanche, l'unité bio-construite perturbée est propice au développement de coraux plus massifs et résistants au stress physique (vents forts, cyclone) ou chimique (eaux riches en éléments nutritifs). Ce sont

par exemple les coraux *Montipora circumvallata* ou *Synarea iwayanensis*. Il s'agit d'espèces de coraux ubiquistes et surtout opportunistes qui profitent de la disparition d'espèces coralliennes qui ne supportent pas les conditions limites du milieu. Les espèces de poissons de la zone perturbée sont des poissons au régime alimentaire plus flexible tels que *Chateodon lunula* (omnivore) ou les Acanthuridae (poissons chirurgiens), herbivores stricts qui broutent les algues filamenteuses et charnues que l'on retrouve fréquemment dans ces zones.

Cependant ces conclusions ont parfois été controversées selon les auteurs et les premiers travaux menés sur ce sujet se sont avérés contradictoires. De manière générale, la plupart des auteurs (Luckhurst, 1978, Hixon 1989) sont d'accord pour relier richesse du peuplement de poissons et complexité architecturale du milieu. C'est sur le sujet des liens entre l'abondance en poisson et les caractéristiques physiques du substrat que les résultats ne concordent pas tous. Selon Luckhurst 1978, et Bouchon 1987, la richesse et la diversité spécifique des coraux n'influent pas sur la richesse spécifique et l'abondance des peuplements de poissons mais la richesse spécifique et l'abondance des peuplements de poissons est corrélée à l'abondance des coraux. Ces différences de résultats peuvent s'expliquer par le choix de la zone géomorphologique dans laquelle se déroulent les études.

Il apparaît donc que les caractéristiques du milieu corallien influencent fortement la richesse et la diversité des populations de poissons. La morphologie des coraux, la richesse et la diversité des espèces coralliennes présentes dans le milieu, ou encore l'importance de la couverture corallienne du milieu, sont autant de caractéristiques du milieu récifal. Elles déterminent la nature de l'habitat, sa diversité, sa complexité, son étendue et donc sa disponibilité pour les populations de poissons. Mais ces facteurs déterminent également la diversité, l'accessibilité et l'abondance des sources alimentaires de certains régimes. Ainsi, tous ces facteurs sont capables d'influencer le taux de recrutement des populations de poissons, la diversité des espèces et, plus généralement, la dynamique des populations ichthyologiques. L'observation des espèces de poissons bio-indicatrices nous donne ainsi des informations quant à la composition et la santé du récif.

E. Cas particuliers de poissons étroitement liés aux récifs coralliens (excepté les demoiselles)

Pour la plupart des auteurs, les poissons récifaux ou poissons coralliens correspondent à l'ensemble des poissons que l'on rencontre dans les récifs coralliens. Cependant, certains auteurs ne considèrent comme étant des poissons récifaux, que les poissons qui sont strictement liés aux scléactinaires vivants. Il s'agit des poissons qui dépendent étroitement des coraux, que ce soit pour leur habitat ou leur alimentation et qui sont considérés comme des espèces bio-indicatrices du récif. Ces poissons strictement récifaux ne représentent qu'1% de l'ichtyo-faune d'un récif.

Les poissons considérés comme poissons récifaux stricts par leur habitat sont des *Gobiidae* (genre *Gobiodon* ou *Paragobiodon*), des *Pomacentridae* (*Chromis* ou *Dascyllus*), des *Caracanthidae* (*Caracanthus*)

Les poissons considérés comme poissons récifaux stricts par leur alimentation font partie de la famille des *Chaetodonidae* (*C. trifasciatus*, *C. meyeri*, *C. bennetti*, *C. lunulatus*, *C. plebeius*, *C. trifascialis*) et des *Monacanthidae* (*Oxymonacanthus longirostris*, *Oxymonacanthus halli*). Il s'agit de poissons strictement corallivores. Ils ont une spécialisation alimentaire très poussée, et sont, de ce fait, fortement dépendants de la vitalité du corail.

Nous allons voir des exemples de *Gobiidae* (strictement récifaux par leur habitat) et de *Chaetodonidae* (strictement récifaux par leur alimentation)

1. Les Gobiidae

La famille des *Gobiidae* est une des plus grandes familles de poissons, regroupant des espèces qui sont généralement de petite taille (< 10 cm). Ils sont dépourvus de vessie natatoire et sont donc de mauvais nageurs, qui vivent généralement sur le substrat ou à proximité. Parmi eux, certaines espèces du genre *Gobiodon* ou du genre *Paragobiodon* sont considérées comme étant des poissons habitants obligatoires des coraux, et donc, strictement inféodés à cet habitat. Généralement ces espèces du genre *Gobiodon* habitent des coraux branchus de la famille des *Acroporidae*. Ils font donc partie des poissons les plus spécialisés sur le récif.

a) Gobiodon

Plusieurs études ont été réalisées sur la relation entre les gobies et leur habitat. Parmi elles, l'étude menée par Munday en 1997 a examiné les associations entre plusieurs espèces du genre *Gobiodon* et leur habitat, et a cherché à mettre en relation la disponibilité spatiale et temporelle des habitats et l'abondance des espèces de *Gobiodon*, sur plusieurs zones et localités du récif de *Lizard Island* (Australie). Ces trois localités différaient par leur exposition au vent : une zone exposée au Sud, une zone modérément exposée au Nord, une zone protégée à l'Ouest. Sur chaque localité, les observations et recensements ont été menés sur 3 sites, allant de la crête à la pente récifale. Dans cette étude, 8 espèces de *Gobiodon* ont été prises en compte, 6 étant facilement identifiables *in situ* (*G. axillaris*, *G. histrio*, *G.*

micropus, *G. okinawae*, *G. quinquestrigatus*, *G. rivulatus*), les deux autres ayant été regroupées sous le terme « autres » (*G. unicolor* et *G. oculolineatus*). Au total, 38 espèces d'*Acropora* ont été identifiées sur le site, 11 comme étant un habitat de *Gobiodon*. La distribution des espèces de *Gobiodon* parmi les coraux *Acropora* a été comparée à la fréquence de distribution des toutes les colonies d'*Acropora* afin de déterminer si les *Gobiodon* utilisaient certaines espèces de coraux de manière disproportionnée par rapport à leur disponibilité.

Tout d'abord, il ne semble pas y avoir de différence significative entre la distribution des juvéniles et celle des adultes. Les différences observées pour *Gobiodon axillaris* reposent, principalement, sur le fait que les juvéniles peuplent des *Acropora gemmifera* peu peuplés par les adultes (annexe 2.a).

En ce qui concerne les coraux utilisés, chaque espèce de *Gobiodon* utilise plusieurs espèces d'*Acropora* (jusqu'à 10 espèces d'*Acropora*) mais n'occupe jamais des colonies mortes. Parmi ces espèces d'*Acropora*, pour toutes les espèces de *Gobiodon*, il se détache une espèce de corail occupée de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité. Pour chaque espèce de *Gobiodon*, on a donc une espèce d'*Acropora* préférentiellement utilisée pour habitat comme on peut le voir sur les graphiques, annexe 2.a). Par exemple, on note l'habitat préférentiel de *Gobiodon micropus* dans *Acropora loripes*.

A l'échelle d'une zone récifale, les espèces de *Gobiodon* semblent se répartir en fonction de leurs coraux préférentiels. En effet, la distribution de la plupart des espèces de *Gobiodon* sur les différentes zones (pente ou crête récifale) est positivement corrélée à l'abondance des espèces de coraux les plus fréquemment habitées (annexe 2.b)). Par exemple, l'abondance de *G. micropus* est corrélée avec l'abondance d'*Acropora loripes*. *G. micropus* est plus abondante sur la pente récifale, lieu où l'on retrouve le plus d'*Acropora loripes*. Il est en de même pour *G. rivulatus* et *A. gemmifera* sur le platier du récif. En revanche, ce n'est pas le cas pour *G. axillaris* fortement corrélé aux coraux sur le platier du récif alors que c'est sur la crête récifale que l'on retrouve le plus d'*A. nasuta* et *A. millepora*, les deux espèces d'*Acropora* préférentiellement utilisées pour habitat.

Cependant à l'échelle de l'île, la distribution de la plupart des espèces de *Gobiodon* sur les différents sites (exposé, modérément exposé, protégé) n'est pas aussi clairement corrélée à l'abondance des espèces de coraux. Par exemple, l'abondance de *G. histrio* et *G. quinquestrigatus* est corrélée à l'abondance relative d'*A. nasuta* dans les différentes zones (annexe 2.c)). En effet, ces deux espèces sont plus abondantes en zone protégée qu'en zone exposée relativement à la disponibilité d'habitat. En revanche, c'est l'inverse qui est observé pour *G. axillaris* qui est plus abondant en zone exposée et modérément protégée qu'en zone protégée, relativement à la disponibilité en coraux. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que *G. histrio*, *G. quinquestrigatus* et *G. axillaris* visent les mêmes coraux (*A. nasuta*). Une compétition s'installe entre ces espèces et c'est *G. histrio*, qui est de taille plus grande, qui semble l'emporter sur *G. axillaris*.

Par ailleurs, cette étude a été menée entre mars 1995 et février 1996. Une très forte augmentation du nombre d'*Acanthaster planci* en 1995 a entraîné une forte diminution du nombre de colonies coralliennes vivantes à Lizard Island. Il s'agit d'une étoile de mer fortement invasive de la classe des *Valvatida* se nourrissant exclusivement de coraux et donc à fort potentiel destructeur. De nouvelles observations et recensements menés en janvier 1996

sur les trois sites Nord (exposition modérée) ont permis de déterminer la réponse des *Gobiodon* à la diminution de la disponibilité de leur habitat. En effet, une diminution du nombre total de *Gobiodon* a été observée sur les trois sites à exposition modérée, correspondant au déclin de la couverture corallienne. De plus, l'importance de la diminution des espèces de *Gobiodon* observée est apparue fortement liée à l'importance de la diminution des espèces coralliennes. Par exemple, sur les trois sites, le nombre de *Gobiodon* a diminué significativement, alors même que c'est la zone récifale sur laquelle a été enregistrée la plus grosse perte corallienne. Cette étude permet donc de mettre en évidence une association étroite entre l'abondance spatiale et temporelle de *Gobiodon* et l'abondance des espèces coralliennes les plus fréquemment habitées. Il apparaît également que la disponibilité de l'habitat peut influencer, au-delà de leur simple présence ou absence, l'abondance relative et la dynamique des populations de poissons à habitat spécialisé.

D'autres auteurs (notamment Sale, 1994) ont montré que la disponibilité de l'habitat était relativement peu importante et peu déterminante dans l'abondance des espèces de poissons récifaux. Il semblerait donc que cette association serait plus ou moins forte selon les espèces. C'est pour les espèces les plus spécialisées que la relation entre abondance des poissons et disponibilité de l'habitat va apparaître comme évidente.

Pour expliquer les différences notées pour *G. axillaris*, *G. histrio* ou *G. quiquestrigatus* dont l'abondance est moins nettement associée à la disponibilité de l'habitat, on peut émettre l'hypothèse de l'intervention d'autres facteurs pouvant influencer les dynamiques de population tels que la compétition intra-spécifique, l'installation etc..

b) Paragobiodon

En 1994, Kuwamura et son équipe ont publié une étude sur la relation entre un gobie et son hôte corallien et plus précisément sur les dynamiques de population des deux espèces. Il s'agit cette fois-ci de l'autre genre des gobies qui dépendent fortement des coraux, le genre *Paragobiodon*. Les observations ont permis de mettre en évidence que cette espèce *Paragobiodon echinocephalus* n'habite que les coraux *Stylophora pistillata* qui ne sont pas habités par d'autres espèces de *Paragobiodon*, excepté quelques juvéniles de *Paragobiodon melanosomus*. Par ailleurs, *Paragobiodon* pond des œufs adhésifs aux branches de coraux et le « nid » est gardé pendant 5 jours par le parent mâle. *Stylophora pistillata* est donc pour *Paragobiodon echinocephalus* non seulement un habitat mais aussi un lieu de reproduction et de ponte.

Des observations, des recensements et des prélèvements de coraux et de poissons ont permis de mettre en relation les dynamiques de population des gobies et des coraux hôtes. Tout d'abord, il a été montré que le nombre total de gobies augmente en été et en automne (résultat du recrutement des juvéniles) et diminue en hiver et au printemps. Le nombre de coraux habités par des gobies est relativement stable tout au long de l'année mais présente tout de même de légères variations concordantes avec celles du nombre total de gobies à savoir une augmentation en été et à l'automne et une diminution en hiver et au printemps. Ceci s'explique par le fait que les juvéniles choisissent souvent de s'installer dans des coraux plus petits que ceux déjà utilisés par les adultes. Cependant, le taux de croissance des petits

coraux (de 2,5 à 5 cm) n'est que de 2 à 3 cm par an. Ainsi, si un jeune poisson s'installe dans ces petits coraux, le corail ne sera pas assez grand pour lui permettre d'y pondre lorsque le poisson aura atteint sa taille à la reproduction (17mm). **L'abondance en grands coraux (dans lesquels les *Paragobiodon* peuvent s'installer après avoir quitté de trop petits coraux) peut donc limiter l'entrée en reproduction de la population de *Paragobiodon*.**

Par ailleurs, plus les coraux *Stylophora pistillata* sont grands, plus leur taux d'occupation par *Paragobiodon echinocephalus* approche les 100%. Les petits coraux de moins de 5 cm sont rarement habités et ceux de moins de 10 cm sont rarement des lieux de reproduction. En effet, les petits coraux ne sont probablement pas une source suffisante de nourriture et constituent pas des endroits stables et suffisamment grands pour s'abriter et se reproduire. Ainsi des changements dans la population corallienne peuvent influencer l'abondance des gobies. Quand le nombre de coraux de plus de 5 cm augmente, le nombre de gobies ne diminue pas en hiver ni à l'automne (comme c'est le cas habituellement). La tendance habituelle est donc freinée par cette augmentation du nombre de grands coraux. De même, le nombre de gobies occupant un même corail est également positivement corrélé à la taille de ce corail. Ainsi quand le nombre de grands coraux diminue, le taux d'occupation des petits coraux augmente. Face à la disparition de grands coraux, les gobies se trouvent contraints de partir à la recherche d'une nouvelle colonie corallienne et de faire face à une haute pression de prédation.

Le nombre de grands gobies (>30 cm) est également corrélé à la taille des coraux (>15 cm). L'augmentation ou la diminution du nombre de grands gobies correspondent respectivement à une augmentation ou une diminution du nombre de grands coraux. Le nombre et la taille maximale des *Paragobiodon echinocephalus* sont donc corrélés à la taille du corail hôte *Stylophora pistillata*.

Les coraux représentent donc pour les *Paragobiodon* non seulement un habitat les mettant à l'abri des prédateurs, mais aussi un lieu de reproduction (déterminant l'entrée en reproduction ou non) et un lieu de ponte. Ils déterminent la dynamique des populations de *Paragobiodon*.

2. Les Chaetodonidae

Les *Chaetodonidae* ou poissons-papillons représentent une part importante de l'ichtyo-faune des récifs coralliens tropicaux et font partie des quelques espèces qui peuvent avoir une alimentation spécialisée constituée de coraux scléactinaires. De manière générale, les poissons papillons peuvent se nourrir d'algues, de coraux scléactinaires et alcyonnaires, d'hydrozoans, d'éponges, de polychètes et de crustacés. Mais plusieurs espèces se nourrissent en priorité, si ce n'est exclusivement, de coraux scléactinaires. On peut ainsi définir trois types d'alimentation chez les poissons papillons. Les corallivores stricts qui ne se nourrissent que de coraux scléactinaires, les corallivores facultatifs qui se nourrissent principalement de coraux scléactinaires mais peuvent compléter leur régime alimentaire avec d'autres

invertébrés sessiles et les non corallivores qui ne se nourrissent que rarement de coraux scléactinaires. Parmi les espèces les plus sélectives, *Chaetodon trifascialis* ne consomme que les coraux du genre *Acropora* et plus particulièrement *Acropora hyacinthus*. Cette espèce de coraux (*Acopora hyacinthus*), est l'espèce la plus ciblée par la plupart des *Chaetodonidae* corallivores, suivie par *Pocillopora damicornis* (Pratchett 2005). On peut également citer comme *Chaetodon* corallivores stricts : *Chaetodon meyeri*, *Chaetodon bennetti*, *Chaetodon lunulatus*, *Chaetodon plebeius*, *Chaetodon andamanensis*, *Chaetodon austriacus*, *Chaetodon baronessa*, *Chaetodon larvatus*, *Chaetodon multicinctus*, *Chaetodon octofasciatus*, *Chaetodon ornatissimus*, *Chaetodon reticulatus*, *Chaetodon semilarvatus*, *Chaetodon triangulum*, *Chaetodon zanzibariensis*, *Chaetodon trifasciatus*...

Plusieurs études (Pratchett 2005, Irons 1989) ont montré que les poissons-papillons pouvaient être très sélectifs concernant leur alimentation même lorsque de nombreuses proies coralliennes sont disponibles. En 2007, Pratchett et son équipe ont suivi 14 espèces de poissons-papillons se nourrissant de coraux scléactinaires, à quatre reprises, durant la journée, sur des périodes de 3 minutes et des distances de 2 à 3 m (*Lizard Island, Great Barrier reef*). Ils ont dénombré et recensé de cette façon le nombre de morsures portées par chaque individu sur un corail scléactinaire ou un autre invertébré, et ont comparé ces résultats à la proportion des différents coraux disponibles. Les 14 espèces étudiées ont consommé un total de 89 proies différentes, dont 72 étaient des coraux scléactinaires d'espèces variées. *C. trifascialis* présente la plus haute sélectivité alimentaire en consommant *Acropora hyacinthus*, quasiment à l'exclusion de tout autre corail scléactinaire. *C. baronessa* présente également une haute sélectivité en ne consommant quasiment que des coraux *Acropora* et *Pocillopora damicornis*. De manière plus générale à l'exception de *C. aureofasciatus*, les poissons-papillons se nourrissent d'*A. hyacinthus*, et de *P. damicornis* de manière disproportionnée par rapport à leur disponibilité.

Les *Chaetodonidae* se nourrissant également de coraux mous ou d'autres invertébrés, bien que présentant une sélectivité moins grande pour les coraux scléactinaires ont, eux aussi, présenté une consommation d'*Acropora* et *P. damicornis* disproportionnée par rapport à leur disponibilité.

Cette étude montre donc que les *Chaetodonidae* présentent une haute sélectivité dans leur alimentation et consomment certains coraux de manière disproportionnée par rapport à leur disponibilité, *Chaetodon trifascialis* étant l'espèce la plus spécialisée. L'une des hypothèses concernant cette sélectivité pour ces espèces de coraux est la possible haute qualité nutritionnelle ou haute valeur calorique de ces coraux, mais cette hypothèse n'a pas été prouvée (Tricas 1985). Les autres hypothèses sont la plus grande accessibilité et facilité à se nourrir par la morphologie de ces coraux ou la diminution des défenses de ces coraux.

Ainsi l'abondance et la distribution de certaines espèces de poissons-papillons vont être conditionnées par la répartition et la disponibilité des coraux scléactinaires. La relation entre *Chaetodonidae* et coraux a été étudiée à plusieurs reprises et il a été montré que **l'abondance des *Chaetodonidae* et la richesse en espèces de *Chaetodonidae* était très fortement liée au recouvrement en corail vivant** (Bozec 2005). Des travaux d'observation et de recensement ont été menés par Bozec en 2005, à *Sainte-Marie Bay* et *Grande Rade Bay*

(Nouvelle-Calédonie). Ces deux stations présentaient des caractéristiques différentes : Sainte-Marie Bay est une zone principalement à fond « dur » (rochers, substrat sous-jacent) avec un recouvrement important en coraux branchus et algues brunes, tandis que *Grande Rade bay* est une zone principalement à fond « mou » (sable fin ou grossier). Dix-sept espèces de *Chaetodonidae* ont été recensées sur ces deux stations, dont quatre strictement corallivores, quatre corallivores facultatives, les espèces restantes étant omnivores. Il a été mis en évidence, par cette étude, une corrélation entre l'abondance des *Chaetodonidae* et la couverture en coraux branchus d'autant plus grande qu'il s'agissait de *Chaetodonidae* strictement corallivores ou de corallivores facultatifs. Les *Chaetodonidae* ont été rarement observés dans les zones de pauvre couverture biotique (zones de sables grossier). **Comme Bell et Galzin l'ont montré pour plusieurs espèces de poissons, il existe également une corrélation entre recouvrement en corail vivant et abondance et diversité d'espèces de *Chaetodonidae*. Au-delà du recouvrement en corail vivant ce serait même l'abondance des grands coraux branchus qui serait un facteur indispensable au développement d'une riche communauté de *Chaetodonidae*.**

Des variations spatiales de distribution ont cependant été observées pour plusieurs espèces. *C. bennetti* était associé, par exemple associé à des grands lits d'*Acropora*. En revanche, *C. lunulatus*, *C. plebeius* et *C. melannotus* étaient plutôt associés à une riche couverture corallienne dominée par les petits coraux branchus. De telles différences peuvent s'expliquer par des **préférences alimentaires spécifiques**. Ayant développé des adaptations comportementales et morphologiques pour se nourrir de corail, les poissons-papillons corallivores seraient donc de bons indicateurs de la santé du récif (notion d'espèce bio-indicatrice) et permettraient de nous alerter, par exemple, de dommages importants sur le récif. Cependant il ne faut pas oublier que d'autres facteurs tels que le recrutement peuvent avoir une forte incidence sur l'abondance des poissons-papillons dans une zone donnée.

Enfin, selon leur composition, les coraux avec lesquels les juvéniles se nourrissent peuvent avoir une **influence sur leur croissance et leur condition physique**. Des comparaisons ont été effectuées entre des poissons-papillons (*Chaetodon plebeius*) nourris 26 jours avec différents coraux (Berumen et Pratchett 2008). Nourris avec les coraux qu'ils préfèrent et pour lesquels ils sont spécialisés, *Acropora hyacinthus* et *Pocillopora damicornis*, les juvéniles ont une bonne croissance. En revanche, nourris avec *Porites cylindrica*, les juvéniles s'épuisent, et présentent une contraction le long de la ligne latérale. Leur croissance est négative.

Il en est de même pour les adultes. Les comparaisons des états corporels effectuées à *Lizard Island* (Australia) sur *Chaetodon lunulatus* et *Chaetodon baronessa* sur le front récifal et l'arrière récif ont montré de grandes variations (Berumen 2005). En effet, sur le front du récif, les coraux consommés préférentiellement et pour lesquels ces poissons sont spécialisés, *Acropora hyacinthus* sont présents en grande quantité. Les poissons disposent donc de proies coralliennes abondantes. En revanche sur l'arrière-récif, les *Acropora hyacinthus* manquent et sont remplacés par *Acropora intermedia* et *Porites spp.* Sur l'arrière-récif, *Chaetodon lunulatus* et *Chaetodon baronessa* sont donc contraints de consommer un plus grand échantillon de proies coralliennes. Les observations effectuées ont montré que la condition physiologique de *Chaetodon lunulatus* et de *Chaetodon baronessa* était plus mauvaise sur

l'arrière-récif que sur le front du récif, reflétant ainsi la quantité et la qualité des proies disponibles dans les différents habitats. La condition physiologique de ces poissons est évaluée par une estimation de la proportion de tissu hépatique occupé par des vacuoles intracellulaires. Cela reflète en effet les réserves lipidiques du foie qui sont les principales réserves énergétiques des poissons.

Les variations de disponibilité des proies coralliennes peuvent donc avoir des effets significatifs sur la condition physiologique de ces poissons coralliens et l'état de forme qui en découlent, tout autant que sur leur abondance et diversité d'espèces. Les coraux sont donc pour les *Chaetodonidae* une source alimentaire dont l'abondance et la qualité est indispensable. De plus, comme pour d'autres genres et espèces de poissons, leur architecture leur fournit de nombreux abris.

Troisième partie

LES DEMOISELLES ET LES RÉCIFS CORALLIENS
DE L'ARCHIPEL DES MALDIVES

III. LES DEMOISELLES ET LES RÉCIFS CORALLIENS DE L'ARCHIPEL DES MALDIVES

A. L'archipel des Maldives

Les Maldives sont un état insulaire situé à environ 450 km au Sud de l'Inde et à environ 600 km au Sud-Ouest du Sri Lanka. Elles sont entourées, au Nord par les Laquedives (*Laccadive Island*), un archipel d'îles indiennes et au Sud par l'archipel des Chagos (territoire britannique de l'Océan Indien).

Les nombreuses îles qui constituent l'archipel des Maldives s'étendent sur 823 km du Nord au Sud, de la latitude 7°06'N à la latitude 00°45'S, et sur 130 km d'Est en Ouest, de la longitude 72°33'E à la longitude 73°47'E, au Nord de l'Océan Indien central (Wells 1988). 86% de ces îles ne s'élèvent pas à plus d'un mètre d'altitude.

La superficie cumulée des terres émergées des Maldives est de 227,45 km² sur les 90 000 km² de superficie totale du pays, terres et mer incluses. Cette surface totale inclue la superficie des lagons des atolls dont la plupart sont trop profonds pour permettre aux coraux de se développer.



Figure 17: Localisation géographique des Maldives (d'après I.C.C.S., 2006)

Les Maldives n'ont été réellement étudiées que depuis 1840 et sont considérées comme un très bon modèle démontrant la réponse des récifs à l'environnement océanique (I.C.C.S., 2006). Les premières études cartographiques menées sur les récifs coralliens des Maldives datent de 1834, établies par le Capitaine britannique Robert Moresby (Naseer et Hatcher, 2004).

1. Histoire et formation des Maldives

La formation de l'Océan Indien débuta il y a 150 millions d'années. A cette époque l'Inde faisait encore partie du super continent correspondant à l'actuelle Afrique, Amérique du Sud et Australie : le Gondwana. Les mouvements de tectonique des plaques firent se séparer l'Inde de Madagascar et de l'Afrique et poussèrent petit à petit l'Inde vers le Nord. Cette plaque passa au-dessus du point chaud de la Réunion. Ainsi fut formé, sur le plancher océanique, un chapelet de reliefs volcaniques sous-marins qui suivit la plaque Indienne dans son déplacement vers le Nord. Leur déplacement s'arrêta lorsque la plaque indienne rentra en collision avec la plaque asiatique. En effet, aux vues de la structure et de l'âge des basaltes étudiés par Duncan et Hargraves en 1990, la dorsale des Maldives qui s'étend de l'archipel des Chagos aux Laquedives, serait passée au-dessus de ce point chaud de la Réunion (I.C.C.S., 2006). Le tracé du passage de la plaque sur le point chaud s'aligne à partir des Trapps du Decan en passant par les Laquedives, les Maldives, les îles Chagos, le plateau des Mascareignes, l'île Maurice et enfin la Réunion sous laquelle persiste encore aujourd'hui le point chaud.

Alors que les volcans formés par le passage de la plaque sur le point chaud s'enfonçaient petit à petit sous l'eau, les dépôts coralliens s'accumulaient sur les sommets et cratères, formant ainsi après des millions d'années des îles coralliennes persistantes sur les sommets des montagnes sous-marines.

2. Formation des récifs de l'archipel : les différentes théories

La première théorie concernant la formation des récifs des Maldives a été émise par **Charles Darwin** (1889) dans la section « Atolls of Maldivia Archipelago – the Great Chagos Bank » de son livre « The structure and distribution of coral reefs » (I.C.C.S. 2006). Darwin reconnaissait qu'il était difficile, aux vues de leur organisation et de leur structure géologique, d'inscrire individuellement les faros des Maldives dans un modèle d'évolution « récif frangeant → récif barrière → atoll ». Il suggérait plutôt que les Maldives aient pu se former sur une chaîne de montagne en subsidence, les atolls se formant sur les sommets de la montagne. Mais la structure et l'organisation des atolls des Maldives, formant une double chaîne dans le centre de l'archipel alors qu'une simple dorsale sous-marine s'élève du plancher océanique, a soulevé de nombreux débats.

Gardiner (1902) pensait quant à lui que les récifs des Maldives s'étaient formés depuis la surface d'un plateau sous-marin nivelé par les courants océaniques et les marées. Il suggéra que les récifs s'accroissaient vers l'extérieur, de tous les côtés, agrandissant ainsi le lagon. Il suggéra également que les atolls résultaient de la fusion de récifs par leurs bords et du creusement, de l'érosion de l'intérieur des récifs.

La théorie des systèmes d'atolls imbriqués avec des îles de Hans Hass en 1962 (d'après Goethel, 1998) part du principe que les colonies coralliennes croissent en surface et latéralement. Ainsi, au fil du temps, le diamètre d'un atoll augmente et les conditions (circulation d'eau limitée) deviennent difficiles pour les polypes les plus centraux. Ceux-ci meurent, laissant place, au centre de l'atoll, à une lagune qui va s'éroder au fil du temps. Les

aléas climatiques vont briser la ceinture corallienne et y créer des passes, permettant ainsi un renouvellement de l'eau de la lagune. Ce renouvellement permet de relancer le développement corallien. Et ce processus se répétant plusieurs fois pourrait être à l'origine de la formation des Maldives

Aucune théorie n'a aujourd'hui prouvé sa supériorité par rapport aux autres. Des phénomènes distincts pourraient être à l'origine de la formation de la double chaîne d'atolls, de la simple chaîne d'atoll et des faros, le tout sous l'influence variable des courants océaniques.

3. Etat actuel de l'archipel

L'archipel est constitué de 16 atolls, 5 faros et 4 plateformes récifales océaniques (récifs dépourvus de lagons profonds et exposés à l'océan) (annexe 3). Au sein des Maldives, la profondeur de l'eau n'excède pas la centaine de mètres mais chute rapidement jusqu'à un millier de mètres dans l'océan alentour. La profondeur des lagons oscille généralement entre 30 et 80 m.

Les données les plus précises dont on dispose à ce jour concernant l'étendue des récifs coralliens des Maldives sont le résultat des travaux de quantification par imagerie satellite de Naseer et Hatcher (2004). Selon eux, les Maldives possèdent plus de 2000 récifs coralliens distincts dont certains de plus d'un hectare pour une surface totale de 4500 km² de récifs (annexe 4):

-529 récifs bordent les 16 atolls (3221,4 km² de récifs)

-5 récifs bordent les 5 faros océaniques (451,7 km² de récifs)

-4 récifs forment les 4 plateformes récifales océaniques (28,85 km² de récifs)

-Les récifs restants, 1500 environ (soit 791,92 km² de récifs), sont des massifs récifaux ponctuels « éparpillés » sur les lagons des atolls. Le nombre de récifs est très variable selon les atolls puisqu'il peut aller de seulement 7 récifs dans l'atoll de Seenu jusqu'à 268 récifs dans l'atoll d'Ari.

4. Espèces de coraux présentes dans l'archipel

Les genres de coraux scléactinaires couramment observés dans les récifs coralliens des Maldives sont recensés figure 18 (liste non exhaustive).

Les genres *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites* et *Favia* sont les plus représentés aux Maldives (d'après Baumeister, 1997).

Stylophora	Seriatopora	Pocillopora	Acropora	Anacropora
Montipora	Pachyseris	Cycloseris	Cnetactis	Herpolitha
Fungia	Heliofungia	Goniopora	Porites	Favia
Favites	Goniastrea	Diplostrea	Platygira	Leptoria
Echinopora	Galaxea	Lobophyllia	Mycedium	Echinophylla
Oxypora	Plerogyra	Dendrophyllia	Tubastrea	Turbinaria

Figure 18 : Principaux genres de coraux observés aux Maldives (d'après Baumeister, 1997)

B. La place des Demoiselles dans l'écosystème des Maldives

1. Que sont les Demoiselles ?

a) Les espèces regroupées sous l'appellation « Demoiselles »

Les Demoiselles sont des poissons récifaux de la famille des *Pomacentridae*, ordre des Perciformes, sous-ordre des Percoides. La famille des *Pomacentridae* regroupe plusieurs sous-familles: les *Amphiprioninae* (poissons-clown), les *Chrominae* (genres *Chromis* et *Dascyllus*), les *Lepidozyginae* (demoiselles fusiliers) et les *Pomacentrinae* (la majorité des espèces de demoiselles). Pour la plupart des auteurs (Sale et Allen notamment) les Demoiselles sont tous les poissons de la famille des *Pomacentridae* même si les *Amphiprioninae* sont parfois considérés comme une sous-famille à part aux vues des particularités des poissons-clowns.

Nous nous intéressons, dans cette thèse, principalement aux Demoiselles en tant que *Chrominae*, *Lepidozyginae* et *Pomacentrinae*. En effet, il s'agit ici d'étudier l'importance des récifs coralliens et plus précisément des coraux pour les poissons récifaux. Or les poissons-clowns (*Amphiprioninae*) sont des poissons qui, certes vivent aux abords des récifs, mais qui sont associés par symbiose à des actiniaires (anémones de mer) et non à des coraux. Les poissons-clowns seront donc évoqués par la suite dans cette thèse mais ne feront pas l'objet d'une attention aussi poussée que les autres espèces de *Pomacentridae*.

b) Position taxonomique

(1) Classification

Les Demoiselles sont des poissons vertébrés de la super-classe des ostéichthyens : il s'agit de poissons dotés d'un squelette osseux (par opposition aux poissons chondrichthyens ou cartilagineux tels que certains requins et raies). Leur peau est recouverte d'écailles osseuses plates et de glandes sécrétant un mucus à la surface de la peau. Ils possèdent également quatre ou cinq paires de branchies qui sont recouvertes par un opercule osseux appelé ouïe. La fente branchiale ainsi formée présente une unique ouverture sur l'extérieur orientée vers l'arrière, derrière l'ouïe. Ils possèdent par ailleurs une vessie natatoire, organe permettant aux poissons

d'équilibrer leur flottabilité et de se maintenir sans effort à la profondeur de leur choix. Ils font partie de la classe la plus vaste des ostéichthyens, les Actinoptérygiens, car leurs nageoires sont soutenues par des pièces basales et organisées autour de nombreux rayons. Leur squelette complètement ossifié et leurs écailles fines et chevauchantes (type élasmoïde) permettent de les classer dans l'infra-classe des téléostéens, infra-classe la plus vaste. Les téléostéens comprennent trente ordres dont les perciformes (ordre le plus vaste des vertébrés). Parmi eux, les *Pomacentridae* mais aussi bon nombre d'espèces rencontrées sur les récifs (Serranidés, Lutjanidés, Chaetodonidés, Pomacanthidés, Scaridés, Blennidés, Gobiidés etc..). Ces Perciformes sont caractérisés par des poissons généralement épineux, dotés de deux nageoires dorsales, la première étant épineuse, la seconde à rayons mous. Les nageoires pelviennes et les nageoires pectorales sont très rapprochées. Le corps est généralement comprimé latéralement et les mâchoires sont fortes et munies de dents bien développées. Les demoiselles font partie du sous-ordre des percoïdes, sous-ordre ayant pour type la perche. Les percoïdes sont caractérisés par des écailles dures, une bouche munie de dents sur le vomer, sur l'os palatin, sur les mâchoires, sur les arcs branchiaux et sur les os pharyngiens. Ils possèdent également des nageoires au nombre de sept ou huit.

(2) Identification

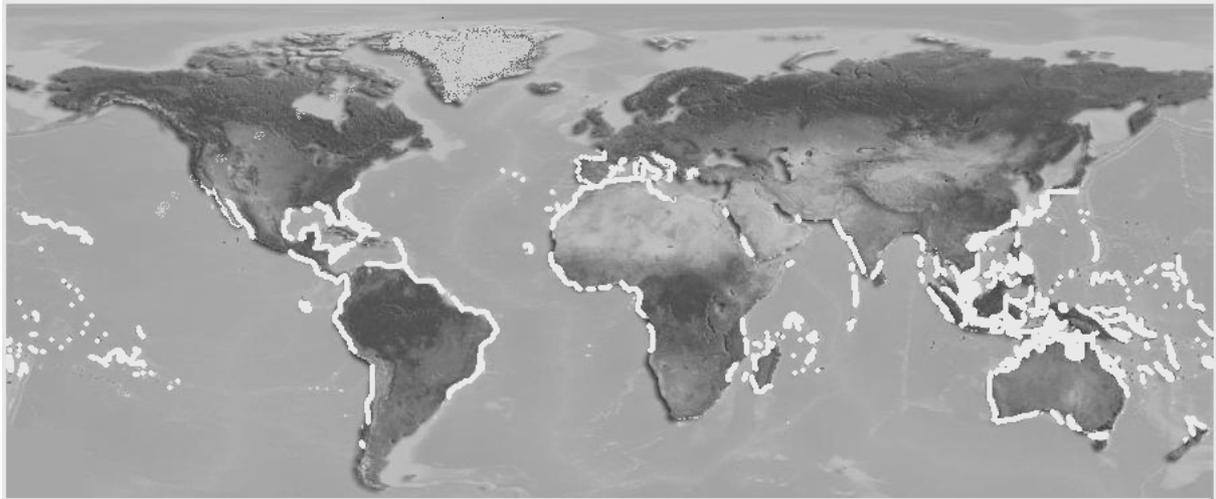
Les *Pomacentridae* ont un corps aplati latéralement, recouvert d'assez grandes écailles qui s'étendent sur tout le corps, jusqu'aux nageoires. La nageoire dorsale est longue et continue. La ligne latérale est ininterrompue et la bouche, petite, est située à l'extrémité de la tête. Les Demoiselles sont dotées d'une narine de chaque côté de la tête (certaines Demoiselles possèdent également un petit orifice derrière la première narine). Les couleurs des Demoiselles sont très variables, brillantes ou ternes. Les jeunes sont parfois plus colorés que les adultes.

Même s'il n'existe pas de clé d'identification bien définie, plusieurs critères morphologiques peuvent être utilisés pour distinguer les Demoiselles. Parmi ces critères on retrouve notamment : la forme du corps, la livrée, la forme et la taille des nageoires, le nombre d'épines et de rayons de chaque nageoire.

c) Répartition géographique

(1) Les Demoiselles dans le monde

Le lieu de vie des Demoiselles concerne principalement les eaux tropicales chaudes et tempérées. La plupart de ces poissons vivent dans ou aux abords des récifs coralliens. C'est dans l'Indopacifique que sont recensées le plus d'espèces de Demoiselles. Cependant certaines d'entre elles vivent dans des eaux plus tempérées comme la Méditerranée. La castagnole ou demoiselle bleue (*Chromis chromis*) par exemple, est un poisson très courant sur la côte Nord de la Méditerranée, qui vit en bancs au-dessus des fonds rocheux. La carte ci-dessous (figure 19) montre la répartition des Pomacentridae (en blanc) dans les mers et océans du monde.



**Figure 19: Distribution des demoiselles à travers le monde
(d'après www.fishbase.com)**

Le facteur influençant le plus la distribution des Demoiselles est la disponibilité de lieux leur permettant de se cacher. En effet, ces poissons, petits, ne sont pas dotés d'armes redoutables pour se défendre de leurs prédateurs comme peuvent l'être les poissons-chirurgiens par exemple. Leur seul atout est leur rapidité et leur capacité à se cacher dans des endroits étroits (trous, failles, crevasses). La plupart des Demoiselles, de par leur association aux récifs coralliens, peuplent des eaux peu profondes (moins de 20 m). Seules quelques espèces telles que les *Chromis Struhsakeri* font exception et vivent à des profondeurs bien plus importantes (jusqu'à 250 m)

(2) Les Demoiselles dans l'archipel des Maldives

Aux Maldives sont recensées 1122 espèces de poissons dont 904 espèces de poissons récifaux. Parmi ces espèces récifales, 57 espèces de *Pomacentridae* ont été identifiées (www.fishbase.com). Aucune n'est endémique ou menacée mais toutes sont fortement dépendantes des récifs coralliens. C'est une des familles les plus importantes aux Maldives.

Les 57 espèces de *Pomacentridae* identifiées aux Maldives sont recensées, figure 20 (en gras, figurent les poissons clowns):

<i>Abudefduf notatus</i>	<i>Abudefduf saxatilis</i>	<i>Abudefduf septemfasciatus</i>
<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	<i>Abudefduf sordidus</i>	<i>Abudefduf vaigiensis</i>
<i>Amblyglyphidodon batunai</i>	<i>Amblyglyphidodon indicus</i>	<i>Amblyglyphidodon leucogaster</i>
<i>Amphiprion clarkii</i>	<i>Amphiprion nigripes</i>	<i>Amphiprion sebae</i>
<i>Chromis agilis</i>	<i>Chromis atripectoralis</i>	<i>Chromis cinerascens</i>
<i>Chromis delta</i>	<i>Chromis dimidiata</i>	<i>Chromis elerae</i>
<i>Chromis flavipectoralis</i>	<i>Chromis lepidolepis</i>	<i>Chromis nigroanalis</i>
<i>Chromis nigrura</i>	<i>Chromis opercularis</i>	<i>Chromis pembae</i>
<i>Chromis ternatensis</i>	<i>Chromis viridis</i>	<i>Chromis weberi</i>
<i>Chromis xanthura</i>	<i>Chromis xouthos</i>	<i>Chromis xutha</i>
<i>Chrysiptera biocellata</i>	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	<i>Chrysiptera glauca</i>
<i>Chrysiptera unimaculata</i>	<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>Dascyllus carneus</i>
<i>Dascyllus reticulatus</i>	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>Lepidozygus tapeinosoma</i>
<i>Neopomacentrus azysron</i>	<i>Neopomacentrus cyanomos</i>	<i>Neopomacentrus sororius</i>
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	<i>Plectroglyphidodon imparipennis</i>	<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	<i>Pomacentrus caeruleus</i>	<i>Pomacentrus chrysurus</i>
<i>Pomacentrus indicus</i>	<i>Pomacentrus nagasakiensis</i>	<i>Pomacentrus pavo</i>
<i>Pomacentrus philippinus</i>	<i>Pristotis obtusirostris</i>	<i>Stegastes albifasciatus</i>
<i>Stegastes fasciolatus</i>	<i>Stegastes nigricans</i>	<i>Stegastes punctatus</i>

Figure 20 : Espèces de Pomacentridae identifiées aux Maldives (d'après www.fishbase.com)

Lorsqu'on compare l'importance relative, en termes de nombre d'espèces, des familles les plus importantes (famille de plus de 15 espèces de poissons), on s'aperçoit que les Pomacentridae occupent la 4^{ème} position. En effet, il s'agit de la famille qui comprend le plus d'espèces après les Gobiidae, les Labridae et les Serranidae (figure 21).

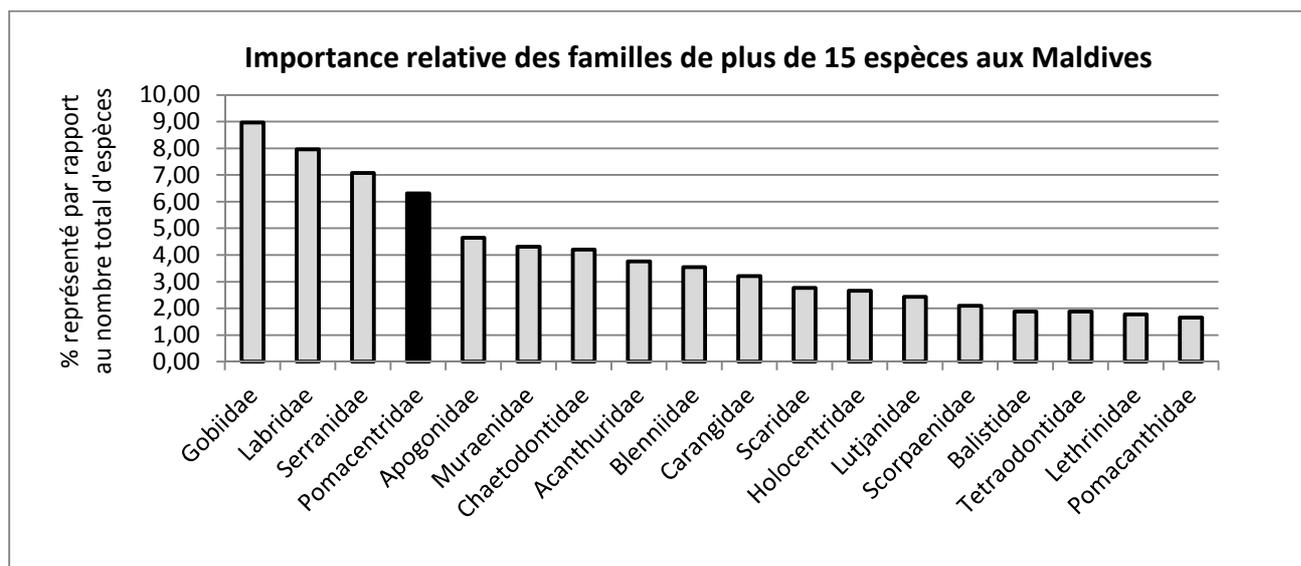


Figure 21: Importance relative des familles de plus de 15 espèces aux Maldives (d'après les données de www.fishbase.com)

d) Les particularités biologiques des Demoiselles

Il est particulièrement intéressant d'étudier les demoiselles pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les espèces de demoiselles partagent plusieurs caractéristiques avec la plupart des poissons récifaux (larves planctoniques, préférences d'installation, stades sédentaires au récif, population structurée en stades). De plus, leur taille et leur système d'organisation les a rendues abordables pour de nombreuses études démographiques.

(1) Organisation sociale

Les Demoiselles peuvent, selon les espèces, vivre selon trois types d'organisation sociale :

- en banc : C'est le cas des zooplanctonophages qui se nourrissent sur le récif. Se regrouper en plus grand nombre est un gage de sécurité face aux prédateurs piscivores. Le plus souvent ces demoiselles ont toutes le même statut social dans le banc et il y a peu de conflits entre individus, sauf éventuellement pendant la saison de la reproduction.

- en territoires individuels : C'est le cas des herbivores et des omnivores. Chaque individu défend son territoire et les territoires sont côte à côte. De ce fait, ils forment une sorte de grande mosaïque constituée de plusieurs territoires individuels. Ils défendent ainsi leurs ressources alimentaires, leur abris, leurs lieux de ponte contre des individus con-spécifiques ou hétéro-spécifiques, mais surtout contre ceux qui représentent des compétiteurs trophiques. Ainsi la richesse en territoires habitables d'un récif détermine la force de cette mosaïque de territoires individuels. Plus le milieu offre une grande diversité et un grand nombre d'habitat, plus les Demoiselles peuvent renforcer leur sécurité. Ainsi, plus le territoire global défendu est grand, plus les individus et les territoires situés au centre sont protégés, puisque tout prédateur devra faire face à une nuée de demoiselles défendant leur territoire.

- en territoires de groupe : C'est le cas de zooplanctonophages, le genre *Dascyllus* et les *Amphiprioninae* principalement. Ils défendent en groupe un même territoire contre les con-spécifiques ou tout individu cherchant abri dans leur habitat (on peut par exemple évoquer le cas des *Dascyllus aruanus* défendant une tête de corail). Ils sont donc fortement liés à leur territoire, qu'ils défendent ardemment.

(2) Reproduction

Les Demoiselles font partie des poissons pondreux démersaux benthiques, comme nous l'avons vu précédemment.

Le mâle prépare un nid sur un substrat adapté, le défend des autres mâles et y attire les femelles pour s'y reproduire. Il y garde ensuite les œufs et les ventile plusieurs jours jusqu'à éclosion. Chez les espèces territoriales, les nids sont établis sur des territoires permanents : la présence de nids est associée à la présence d'adultes. Les espèces non-territoriales, quant à elles, sont capables d'établir leur nid dans des zones où elles n'ont pas l'habitude d'évoluer. Les œufs sont déposés sur les branches coralliennes et y sont fixés par des filaments adhésifs

Chez les *Dascyllus*, les œufs sont déposés sur le substrat et fertilisés de manière externe. Les larves éclosent et entrent dans le plancton après trois jours. L'installation débute après 4 semaines environ et serait facilitée par la présence de con-spécifiques sur les coraux qui émettent des signaux olfactifs. Cette étape serait également facilitée au printemps/hiver austral, lorsque les cycles lunaires sont plus marqués. A l'installation, la queue et le pédoncule caudal sont nets et se pigmenteront dans les 7 jours qui suivent l'installation.

(3) Association symbiotique du poisson-clown et de l'anémone de mer

Comme nous l'avons vu précédemment, les demoiselles comptent parmi elles les poissons clown (*Amphiprioninae*), célèbres pour leur association symbiotique avec des anémones de mer. Les anémones de mer sont des organismes invertébrés de l'ordre des Actinaires qui peuplent les récifs coralliens. Dans la classification, on retrouve les anémones aux côtés des coraux scléactinaires, dans l'embranchement des Cnidaires, la classe des Anthozoaires, la sous classe des Hexacoralliaires.

Le poisson-clown, mais également d'autres demoiselles ne faisant pas partie des *Amphiprioninae*, telles que les juvéniles *Dascyllus trimaculatus*, vivent en symbiose avec certaines espèces d'anémones de mer. En effet, les poissons d'anémones sont des poissons territoriaux, n'évoluant qu'à courte distance de leur anémone hôte, afin de pouvoir de s'y retirer rapidement en cas de danger. L'anémone leur confère la protection requise et leur est vitale. Les poissons d'anémones étant des poissons qui ne sont pas dotés de bonnes capacités natatoires, ils trouvent refuge face aux prédateurs dans les tentacules urticants des anémones. Tout comme les coraux, les anémones font partie des cnidaires (cf partie I) et sont capables, via leur tentacules, d'injecter une substance urticante à tout organisme étranger qui entre en contact avec elle. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer l'absence de sensibilité des poissons d'anémones à ces tentacules urticants. Il semblerait que les poissons d'anémones, baissant en permanence dans les tentacules urticantes, ingèrent la matière mucilagineuse produite par l'anémone et ne soient plus considérés comme étrangers par l'anémone. Il est également possible que les poissons d'anémones soit dépourvus des substances biochimiques de la peau provoquant la réaction urticante. Ils peuvent de ce fait vivre en lien étroit avec les anémones. En échange, ils défendent leur territoire et donc défendent l'anémone de ses prédateurs (poissons papillons et poissons lime notamment). Ils nettoient également les impuretés de leur hôte.

D'un point de vue social les poissons-clowns vivent en société organisée. Il n'y a toujours qu'une seule femelle par groupe, qui est l'animal le plus grand et dominant. Le deuxième plus grand est un mâle qui assure la reproduction avec la femelle. C'est le couple dominant. Les autres poissons-clowns ont une place hiérarchiquement inférieure, sont tous des mâles et leur croissance est limitée. Lorsque la femelle dominante meurt, le mâle, numéro deux de la hiérarchie atteint la maturité sexuelle et change de sexe en quelques jours pour devenir la femelle dominante. L'un des petits mâles prend alors la place laissée vacante par l'ancien mâle dominant.

Au cours de la reproduction, c'est au mâle de préparer le substrat au pied de l'anémone et de le nettoyer afin que la femelle puisse y déposer les œufs (environ 250 œufs). Le mâle doit alors les garder et les nettoyer, une semaine, jusqu'à éclosion. Immatures à leur naissance, les larves restent généralement dans l'anémone et profitent de la protection qu'elle confère tant qu'ils n'ont pas acquis les fonctions nécessaires. Le plus souvent, ils rejoignent ensuite le groupe des mâles inférieurs dans la hiérarchie.

Chaque espèce de poisson-clown peut être associée à une ou plusieurs espèces d'anémones de mer. On parle d'une espèce d'anémone primaire, qui représente l'habitat préférentiel, le plus fréquent pour une espèce de poisson-clown donnée. Les espèces d'anémones secondaires sont les anémones dans lesquelles l'espèce de poisson-clown peut s'établir si elle n'a pas pu peupler une anémone primaire. *Amphiprion clarkii*, par exemple, a été recensé dans les dix anémones de mer symbiotiques (des genres *Stichodactyla* et *Heterakis* notamment) et peut même se réfugier temporairement dans des coraux durs branchus du genre *Acropora*. *Amphiprion nigripes* vit quant à lui uniquement dans l'anémone *Heterakis magnifica*.



Photo 11 : *Amphiprion nigripes* et *Daseyllus trimaculatus* dans leur anémone de mer *Heterakis magnifica*
Photo de Sophie Jugant

2. Description des principales espèces de Demoiselles observées aux Maldives

Si 57 espèces de Demoiselles ont été recensées aux Maldives (www.fishbase.com), certaines demeurent peu courantes et rarement rencontrées dans l'archipel. Le *Marine Research Center* des Maldives dans son catalogue des poissons des Maldives, ne retient qu'une vingtaine de Demoiselles, les plus fréquemment rencontrées. Il s'agit ici de vous présenter les caractéristiques anatomiques et biologiques permettant d'identifier des Demoiselles couramment observées aux Maldives (M.R.C., 2003 et MICHAEL, 2008) :

a) *Dascyllus aruanus* :



Photo 12 : *Dascyllus aruanus*
(D'après <http://eol.org/pages/216752/overview>)

Noms communs : *Humbug dascyllus*, *three bar dascyllus*, Demoiselle à queue blanche, demoiselle noire et blanche

Nom local: *Muraka mas*

Taille maximale : 8 cm

Distribution géographique: Mer Rouge, Indo-Pacifique : à l'Est jusqu'aux îles Marquise et Tuamotu, au Nord jusqu'au Sud du Japon et au Sud jusqu'aux îles Lord Howe et Rapa

Caractéristiques anatomiques : C'est poisson de forme triangulaire, court, large. Il est blanc avec trois bandes verticales noires reliées entre elles par une zone noire sur la nageoire dorsale. La première bande noire barre la tête depuis le haut de la nageoire, couvre le front et ne laisse en blanc que la bouche et l'espace inter-oculaire. La seconde bande noire passe derrière les pectorales, translucides, et colore les nageoires pelviennes qui sont bordées d'une fine ligne bleue électrique. La troisième descend jusqu'à la nageoire anale. La queue est claire et translucide mais peut être colorée chez le mâle reproducteur et la post-larve. La nageoire dorsale est munie de 12 épines et de 11 à 13 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 11 à 13 rayons.

Habitat et biologie : Il habite les lagons et les platiers récifaux jusqu'à 12 m de profondeur. On le retrouve généralement en groupe de 3 à 25 autour des têtes de massifs coralliens branchus (*Pocillopora damicornis* et *Stylophora* pour les juvéniles et *Acropora cuneata*, *A. pulchra*, *A. surculosa*, *A. hebes* pour les adultes) dans lesquelles ils trouvent refuge lorsque des prédateurs approchent et la nuit. Bien souvent il s'agit de colonies coralliennes branchues isolées dans le lagon plus que sur le récif à proprement parler où la pression de prédation est

plus forte. C'est un des Pomacentridae très étroitement liés à leur habitat corallien. Il se nourrit de zooplancton chassé dans la colonne d'eau autour du massif corallien habité.

b) *Dacysyllus carneus*



Photo 13 : *Dacysyllus carneus*
(D'après <http://eol.org/pages/213608/overview>)

Nom commun : *Indian Dacysyllus*

Nom local: *Dehgalhi murakamas*

Taille maximale : 7 cm

Distribution géographique: de la côte Est de l'Afrique à la mer de Java (Iles Seribu), jusqu'au Mozambique au Sud et au Sri Lanka au Nord

Caractéristiques anatomiques : poisson trapu au dos arqué, de couleur beige clair à crème. La tête est légèrement plus foncée et est séparée du reste du corps par une bande verticale brune à hauteur de l'insertion des nageoires pectorales. Les nageoires pelviennes, anale et les $\frac{3}{4}$ antérieurs de la bordure externe de la nageoire dorsale sont noirs. Les replis labiaux sont bleus à violets et la nageoire caudale, translucide, possède également des reflets bleutés.

La nageoire dorsale est munie de 12 épines et de 14 à 16 rayons, la nageoire anale est munie de 2 épines et de 13 à 14 rayons.

Habitat et biologie : On le trouve sur les pentes récifales jusqu'à 40 m, généralement regroupés en petits bancs autour de colonies coralliennes d'*Acropora* ou *Pocillopora*. Il se nourrit de plancton. Peu d'informations sont disponibles sur son mode de vie mais il est très proche de *Dacysyllus reticulatus* que l'on retrouve très fréquemment dans le Pacifique.

c) *Dacysyllus trimaculatus*



Photo 14 : *Dacysyllus trimaculatus*
(D'après http://eol.org/data_objects/21018109)

Noms communs : Dascyllus à trois points, demoiselle domino

Nom local: *kalhu murakamas*

Taille maximale : 14 cm

Distribution géographique: la Mer Rouge, l'Indo Pacifique, de l'Afrique aux îles Line et Pitcairn, du Japon aux îles Lord Howe.

Caractéristiques anatomiques : Corps noir à marron foncé ponctué de trois points blancs, particulièrement marqués chez les juvéniles. L'un se situe sur la tête, entre les deux yeux. Les deux autres se situent de chaque côté du corps, en face latérale, sous la nageoire dorsale. Chez l'adulte, le point situé sur la tête disparaît et les deux autres s'atténuent. La nageoire dorsale possède 12 épines et de 14 à 16 rayons, la nageoire anale est munie de 2 épines et de 14 à 15 rayons.

Habitat et biologie : Il habite dans les lagons ou sur le récif à proprement parler, de 1 à 55 m de profondeur. On observe souvent les juvéniles partager une anémone de mer avec des poissons clown mais on les trouve également cachés dans les coraux plats tels que *Heliofungia actiniformis* ou dans les oursins *Diadema*. Ils vivent en groupes et restent généralement associés à une même anémone ou colonie corallienne sur une longue période. Les adultes quant à eux vivent préférentiellement dans les coraux branchus, seuls ou en petits groupes. Ils se nourrissent d'algues et de copépodes (plancton).

d) *Lepidozygus tapeinosoma*



Photo 15 : *Lepidozygus tapeinosoma*
D'après «Damsel-fishes & Anemone fishes – Scott W. Michael »

Nom commun: Demoiselle fusilier

Nom local: *Bureki*

Taille maximale: 10 cm

Distribution géographique: Indo-Pacifique, de l'Est de l'Afrique aux îles Line, Marquises, Tuamotu et Pitcairn

Caractéristiques anatomiques : Le corps est allongé, la nageoire caudale très fourchue. Le dos est olive à violacé, les nageoires dorsale et anale sont marrons violacées barrées de stries obliques oranges. Les trois derniers rayons de la nageoire dorsale sont d'un orange soutenu. Les nageoires pectorales et pelviennes sont roses. La nageoire dorsale est munie de 12 épines et de 14 à 15 rayons, la nageoire anale est munie de 2 épines et de 15 à 16 rayons.

Habitat et biologie : On le trouve le plus souvent au sommet des pentes récifales ou sur le tombant du récif jusqu'à 25 m de profondeur et plus rarement dans des petites colonies dans les lagons. Ses caractéristiques anatomiques (corps allongé et nageoire caudale très fourchue) lui confèrent de grandes qualités de rapidité. Ils se regroupent en grands bancs pouvant aller

jusqu'à 300 individus. Ils utilisent le mimétisme avec notamment *Pseudanthias olivaceus*, *Pseudanthias bartlettorum* ou encore *Pseudanthias tuka* pour se protéger des prédateurs. Il se nourrit de zooplancton.

e) *Chromis viridis*



Photo 16 : *Chromis viridis*
D'après «Damsel fishes & Anemone fishes – Scott W. Michael »

Nom commun : Chromis bleu vert

Nom local: *Nilamehi*

Taille maximale : 10 cm

Distribution géographique: Indo Pacifique, de la Mer Rouge jusqu'à la Polynésie Française et des îles Ryukus jusqu'à la Nouvelle Calédonie.

Caractéristiques anatomiques : De couleur bleu-vert, hachuré de blanc ventralement, il est ponctué d'une petite zone plus pâle, aux couleurs « passées » au-dessus des nageoires pectorales. Il présente une ligne bleue du museau à l'œil. La nageoire caudale est fourchue. La nageoire dorsale est munie de 12 épines et de 9 à 10 rayons, la nageoire anale est munie de 2 épines et 10 à 12 rayons

Habitat et biologie : On le retrouve dans les lagons, sur les colonies coralliennes isolées, sur le platier du récif ainsi que sur la pente et le tombant du récif, de 1,5 m à 12 m de profondeur. Ils se regroupent par centaines voire milliers. Ils sont souvent associés à de larges massifs d'*Acropora*. C'est un planctonophage (copépodes, larves de crevettes, polychètes, œufs de poissons) qui ne s'éloigne généralement pas de plus de 3 mètres du corail dans lequel il s'abrite. Leur régime alimentaire change au cours de l'année pour devenir plus omnivore l'été.

f) *Chromis dimidiata*



Photo 17 : *Chromis dimidiata*
(D'après <http://eol.org/pages/209021/overview>)

Nom commun : *Twotone Chromis*

Nom local: *Ehkibadhon nilamehi*

Taille maximale : 9 cm

Distribution géographique: Mer Rouge et Indo Pacifique, de l'Est de l'Afrique à la Thaïlande et jusqu'à Durban

Caractéristiques anatomiques : La nageoire caudale est fourchue et chaque lobe se termine par un rayon filamenteux. La tête et la moitié antérieure du corps sont marron foncé à noires et la moitié postérieure est blanche, sans transition entre les deux parties. On note la présence d'un point noir, plus sombre que le corps, à la base des nageoires pectorales. La nageoire dorsale est munie de 12 épines et de 12 rayons, la nageoire anale est munie de 2 épines et de 12 rayons.

Habitat et biologie : On le trouve sur les pentes récifales jusqu'à 36 m de profondeur ou autour de monticules de débris coralliens sur le plat du récif. Il peut vivre seul, en petits groupes de 10 individus environ ou en grands bancs. Il est principalement zooplanctonophage.

g) *Chromis ternatensis*



Photo 18 : *Chromis ternatensis*
(D'après http://eol.org/data_objects/21023979)

Nom commun : *Ternate chromis*

Nom local: *Lonu Lunboa*

Taille maximale : 10 cm

Distribution géographique: De la mer Rouge aux îles Samoa et des îles Ryukus jusqu'à la Nouvelle Calédonie.

Caractéristiques anatomiques : Les membranes de la portion épineuse de la nageoire dorsale ne sont pas incisées. La nageoire caudale est fourchue et les lobes sont très allongés. Les adultes sont bruns dorés. Les juvéniles sont olive sur le dos et la tête, jaunes pâles sur les flancs et le ventre. Les nageoires pectorales sont pâles à transparentes. Les rayons du centre de la queue sont jaune pâle et les lobes de la queue sont marrons. La nageoire dorsale est munie de 12 à 13 épines et de 10 à 12 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 10 à 12 rayons.

Habitat et biologie : Elle vit dans les lagons et sur la pente et le tombant du récif, de 2 à 36 m de profondeur (le plus souvent de 10 à 20 m). On la trouve également dans les zones de courant ou dans les grosses colonies de coraux ramifiés, en petits ou grands bancs. Elle se nourrit de zooplancton.

h) *Chromis delta*



Photo 19 : *Chromis delta*
(D'après http://eol.org/data_objects/21023930)

Nom commun : *Deep reef chromis*

Nom local: *Fun nilamehi*

Taille maximale : 9 cm

Distribution géographique: des Maldives jusqu'aux Iles Fidji, au Nord jusqu'à Taiwan et la Péninsule d'Izu, au Sud jusqu'au nord de la Grande Barrière de corail et Vanuatu.

Caractéristiques anatomiques : Le corps est gris-marron sombre, le ventre est gris bleuté, le pédoncule caudal est barré d'une large bande blanche précédée par une bande noire plus étroite. Un point noir colore la base de la nageoire pectorale.

Habitat et biologie : Il vit sur les pentes de récifs, à l'entrée des grottes, entre 10 et 80 m et peut être seul, en petits ou en grands groupes.

i) *Abudefduf septemfasciatus*



Photo 20 : *Abudefduf septemfasciatus*
(D'après http://eol.org/data_objects/21024113)

Nom commun : Sergent major à sept bandes

Nom local: *Gui burandha*

Taille maximale : 19 cm

Distribution géographique: De l'Est de l'Afrique aux îles Line et du Japon à la côte Est de l'Australie

Caractéristiques anatomiques : Le corps est aplati avec de grandes écailles, la ligne latérale n'est pas continue. Le corps est jaune très pâle à marron strié pas des bandes sombres. La nageoire dorsale épineuse est bordée de noir. Les nageoires pectorales sont claires mais présentent un point noir à leur base. Les nageoires caudale et pelviennes sont grisâtres. La

nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 12 à 14 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 11 à 13 rayons.

Habitat et biologie : On le trouve dans les lagons, dans les baies près de gros rochers, dans le platier des récifs. Il évolue entre 1 et 3 m de profondeur. Il est solitaire et défend son territoire avec agressivité. Il se nourrit d'algues, de polychètes et de larves de crevettes.

j) *Abudefduf sordidus*



Photo 21 : *Abudefduf sordidus*
(D'après http://eol.org/data_objects/11754233)

Nom commun : Sergent à point noir.

Nom local: *burandha*

Taille maximale : 20 cm

Distribution géographique: Mer rouge, Indo Pacifique : de l'Est de l'Afrique au groupe Pitcairn et aux îles hawaïennes, et du Japon au Nord jusqu'à l'Australie au Sud.

Caractéristiques anatomiques : Il présente 3 rangées d'écailles sur l'opercule. Le premier rayon de la nageoire pelvienne est allongé de longueur égale à celle de la tête. Le corps est de couleur brune, plus pâle sous le ventre. Cinq bandes verticales jaunâtres barrent le corps. Il présente une selle noire sur le pédoncule caudal, juste derrière la nageoire dorsale et une tache noire à la base de la nageoire pectorale. La nageoire pelvienne est grisâtre et la nageoire caudale est marron. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 14 à 16 rayons, la nageoire anale est munie de 2 épines et de 13 à 15 rayons.

Habitat et biologie : Il vit près de gros rochers, sur les pentes de monticules de débris, près des débarcadères, à des profondeurs n'excédant pas 3 m. Il se nourrit d'algues et d'invertébrés et défend activement son territoire d'algues.

k) *Chrysiptera biocellata*



Photo 22 : *Chrysiptera biocellata*.
(D'après <http://eol.org/pages/994448/overview>)

Nom commun : Demoiselle à deux points

Nom local: *Dhanbaa*

Taille maximale : 9 cm

Distribution géographique: de la côte africaine à l'Ouest aux îles Line à l'Est et des îles Ryukus au Nord à la Nouvelle Calédonie au Sud.

Caractéristiques anatomiques : La nageoire pectorale est plus courte que la nageoire pelvienne. Le premier rayon de la nageoire pelvienne est allongé. Les épines de la nageoire dorsale sont de taille croissante vers l'extrémité caudale de la nageoire. La couleur est variable. Le corps est généralement brun-gris et plus pâle sous le ventre. Les adultes sont plus sombres et plus ternes. Ils sont ponctués de petits points bleus, épars sur le dos et la tête. Deux points noirs, plus gros, marquent l'extrémité postérieure de la nageoire dorsale. Cette dernière est munie de 13 épines et 12 à 14 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 13 à 14 rayons.

Habitat et biologie : Il habite les lagons, généralement à proximité d'amas de détritiques ou de petites pierres jusqu'à 5 m de profondeur. Il peut être solitaire ou vivre en groupe.

l) *Chrysiptera brownriggi*

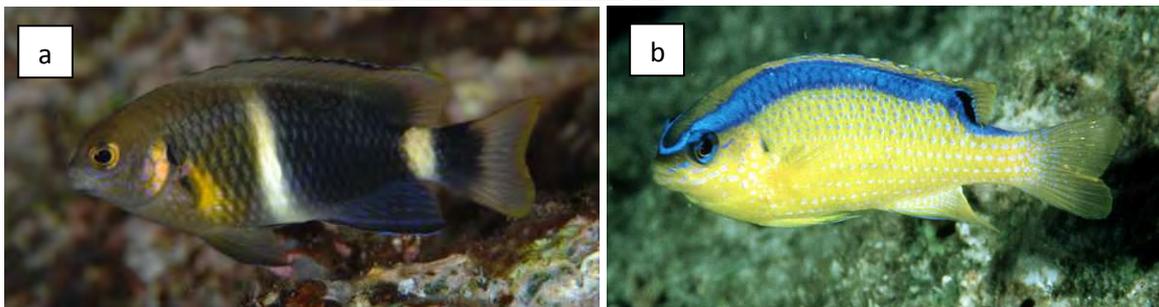


Photo 23 a et b : *Chrysiptera brownriggi*
(D'après <http://eol.org/pages/215411/media>)

Nom commun : *Surge Demoiselle*

Nom local: *Faiga koshaa dhanbaa*

Taille maximale : 8 cm

Distribution géographique: de l'Afrique aux îles Société et Marquises. Du Japon au Nord à l'Australie au Sud

Caractéristiques anatomiques : Deux types de couleurs sont connues pour cette demoiselle. Elle peut être marron foncée avec deux barres blanches sur le corps et le pédoncule caudal ainsi qu'une barre jaune sur l'opercule. Les nageoires sont également jaunes. L'autre variété de *Chrysiptera brownriggi* est jaune avec une bande bleue allant du sommet de l'œil au pédoncule caudal et qui peut être interrompue sous la partie postérieure de la nageoire dorsale. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 12 à 13 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 11 à 13 rayons.

Habitat et biologie : On la trouve le plus souvent dans des zones récifales peu profondes et exposées jusqu'à 2 m de profondeur. Elle se nourrit de zooplancton et nage en eaux moyennes pour se nourrir. On peut les trouver seules ou en groupes.

m) *Chrysiptera glauca*



Photo 24 : *Chrysiptera glauca*
(D'après http://eol.org/data_objects/8566710)

Nom commun : demoiselle grise

Nom local: *alhi dhanbaa*

Taille maximale : 10 cm

Distribution géographique: de l'Afrique à l'Ouest aux îles Line et Pitcairn et du Japon au Nord à l'Australie au Sud.

Caractéristiques anatomiques : Le corps est gris clair lumineux à bleu pâle et porte une légère coloration jaune sous le ventre. Les juvéniles possèdent des lignes bleu électrique sur la tête. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 12 à 13 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 12 à 13 rayons.

Habitat et biologie: Il habite les récifs frangeants exposés, les platiers des récifs ou les plages de sable, jusqu'à 2 m. Il se nourrit d'algues filamenteuses, de petits invertébrés benthiques et de larves de poissons. On les trouve seuls, en duos ou trios.

n) *Chrysiptera unimaculata*

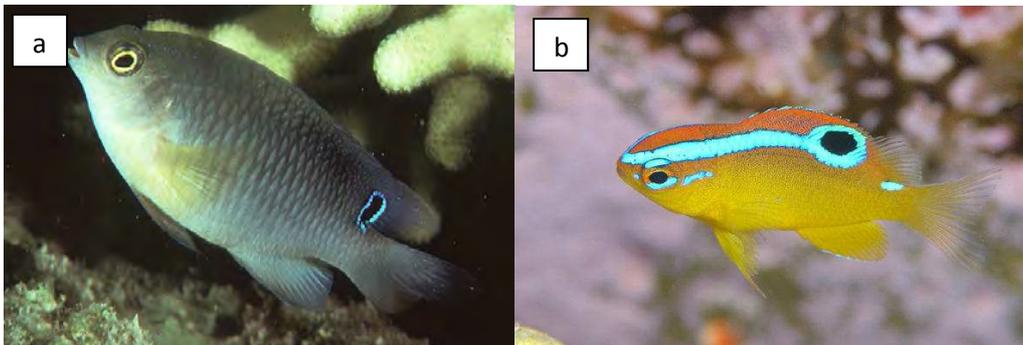


Photo 25 a et b: *Chrysiptera unimaculata*
D'après <http://www.eol.org>

Nom commun : Demoiselle à un point

Nom local: *Dhonkaru dhanbaa*

Taille maximale : 8 cm

Distribution géographique: Mer Rouge et Indo Pacifique : de l'Afrique aux îles Fidji, des îles Ryukus au Nord à la Grande barrière de Corail

Caractéristiques anatomiques : La nageoire caudale est légèrement fourchue, avec des lobes arrondis. Il est généralement brun foncé avec des nageoires pectorales jaunes. Un point noir marque la base des rayons postérieurs de la nageoire dorsale. Les juvéniles sont

principalement jaunes, avec une bande bleue le long du dos et un point noir sur la nageoire dorsale. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et 13 à 14 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 12 à 14 rayons.

Habitat et biologie : On le trouve dans les lagons et sur les platiers des récifs jusqu'à 2 m, souvent dans des crevasses ou dans les zones détritiques. Son alimentation est constituée principalement d'algues filamenteuses et de macro-algues.

o) *Pomacentrus pavo*



Photo 26 : *Pomacentrus pavo*
(D'après http://eol.org/data_objects/21024620)

Noms communs: *peacock damselfish, sapphire damsel*

Nom local: *Hunike*

Taille maximale : 11 cm

Distribution géographique: de l'Afrique aux Tuamotu et de Taiwan au Nord de l'Australie.

Caractéristiques anatomiques : La nageoire pelvienne est allongée, les rayons des nageoires dorsale et anale sont allongés également. Les lobes de la nageoire caudale sont pointus. Le corps est gris bleuté, plus lumineux sous le ventre. Les écailles de la tête portent de petits points jaunes. Une petite tache noire marque le bord de l'opercule. La nageoire caudale est sombre. Les nageoires pectorales et pelviennes sont transparentes. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 12 à 14 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 12 à 14 rayons.

Habitat et biologie: On le trouve sur les récifs frangeants ou dans les lagons entre 1 et 16 m, généralement en petits groupes de 4 à 6 individus. Il se nourrit de zooplancton, de petits poissons et d'algues filamenteuses.

p) *Pomacentrus philippinus*



Photo 27 : *Pomacentrus philippinus*
(D'après <http://eol.org/pages/212096/overview>)

Nom commun : Demoiselle des Philippines

Nom local: *Dhon nigoo dhanbaa*

Taille maximale : 9 cm

Distribution géographique: des Maldives à l'Australie et des îles Ryukus au Nord-Ouest de l'Australie et à la Nouvelle Calédonie.

Caractéristiques anatomiques: Le corps est noir bleuté et la nageoire caudale est jaune orangée. Un large point noir marque la base de la nageoire pectorale. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 14 à 15 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 14 à 16 rayons.

Habitat et biologie : Il vit dans les lagons, sur les pentes externes des récifs de 1 à 12 m de profondeur. Aux Maldives, on le trouve plus couramment entre 10 et 40 m de profondeur. Il vit le plus souvent en groupes.

q) *Stegastes fasciolatus*



Photo 28 : *Stegastes fasciolatus*
(D'après http://eol.org/data_objects/8614775)

Nom commun: *Pacific gregory*

Nom local: *Rongu dhanbaa*

Taille maximale : 15 cm

Distribution géographique: de l'Est de l'Afrique aux îles hawaïennes et des îles Ryukus au Nord aux îles Lord Howe et Kermadec au Sud

Caractéristiques anatomiques : Le corps est marron foncé avec des écailles aux contours noirs. Il y a un petit point noir au-dessus de la base de la nageoire pectorale et des petits points violacés sur la tête et le ventre. Les nageoires dorsale, caudale et anale sont bordées de jaune. Chez les juvéniles, le pédoncule caudal et la nageoire caudale sont souvent jaunes. La nageoire dorsale est munie de 13 épines et de 15 à 17 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 12 à 14 rayons.

Habitat et biologie : Il vit dans des habitats rocheux ou sur les récifs à des profondeurs allant généralement jusqu'à 5 m. Cependant certains peuvent vivre jusqu'à 30 m. Il se nourrit d'algues et de copépodes. Il est très territorial et agressif envers les poissons de son espèce avec lesquels il est en compétition.

r) *Amphiprion clarkii*

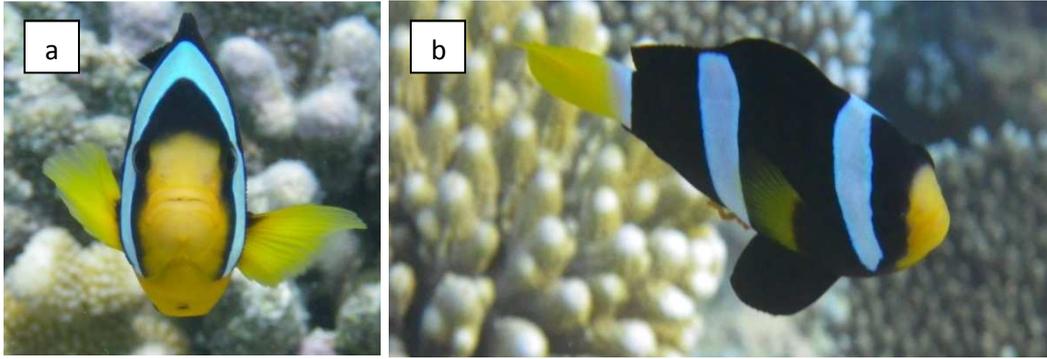


Photo 29 a et b : *Amphiprion clarkii*
Photo de Sophie Jugant

Nom commun : poisson clown de Clark

Nom local: *Maagandu mas*

Taille maximale : 12 cm

Distribution géographique: Indo-Pacifique (golfe d'Arabie, Fidji, Japon, Maldives, Grande Barrière de Corail australienne)

Caractéristiques anatomiques : La nageoire dorsale est munie de 10 à 11 épines et de 14 à 17 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 12 à 15 rayons. La livrée est dans les tons noirs barrée de trois bandes blanches traversant la tête, le corps et la base de la queue. Les nageoires, le ventre et la tête sont jaune-orangé. La proportion de noir et d'orange est très variable d'un individu à un autre.

Habitat et biologie : Ils habitent les lagons, et les pentes externes des récifs jusqu'à 55 m. Ils vivent en association symbiotique avec des anémones de mer. On n'observe généralement qu'un couple d'adultes accompagné éventuellement de juvéniles dans une même anémone. Ils sont omnivores.

s) *Amphiprion nigripes*

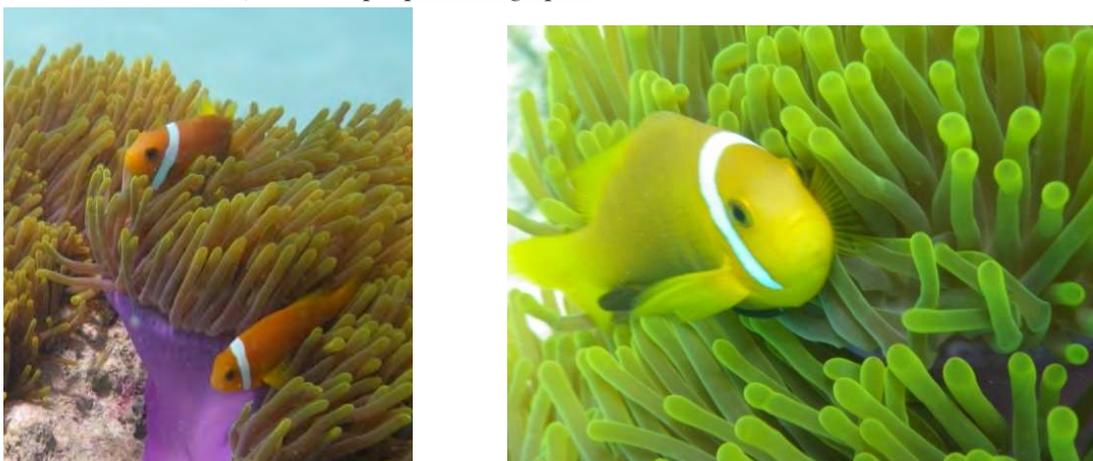


Photo 30 : *Amphiprion nigripes*
Photos Sophie Jugant

Nom commun: Poisson-clown des Maldives

Nom local: *Dhivehi maagandumas*

Taille maximale : 9 cm

Distribution géographique: Maldives et Laquedives. Plus rarement au Sri Lanka

Caractéristiques anatomiques : La nageoire pectorale est plus courte que la tête et la nageoire pelvienne est elle-même légèrement plus courte que la nageoire pectorale. Le corps est orange avec une pointe de noir sur la partie ventrale de la poitrine. Les nageoires pelviennes et anale sont noires. Les nageoires dorsale, caudale et pectorales sont jaunes. La nageoire dorsale est munie de 10 à 11 épines et de 17 à 18 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 13 à 15 rayons.

Habitat et biologie : On les trouve généralement sur le bord des récifs et toujours associés à de grandes anémones de mer *Heteractis magnifica*. Omnivores, ils se montrent agressifs envers les poissons qui se nourrissent sur les anémones.

t) *Amphiprion sebae*



Photo 31 : *Amphiprion sebae*
«Damsel-fishes & Anemone fishes – Scott W. Michael »

Noms communs : Poisson-clown sebae

Nom local: *Saiboanu mas*

Taille maximale : 12 cm

Distribution géographique: Maldives, Laquedives, Sri Lanka, Inde, Java

Caractéristiques anatomiques : Le corps présente, sur fond noir, deux bandes blanches transverses, sur la tête et le corps. La seconde s'étend à l'arrière sur la nageoire dorsale. La nageoire caudale est jaune. La livrée est très proche de celle d'*Amphiprion clarkii* : elle s'en distingue par l'extension de la bande blanche la plus caudale sur la nageoire dorsale et l'absence d'une troisième bande blanche à la base de la queue. La nageoire dorsale est munie de 10 à 11 épines et de 14 à 17 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 13 à 14 rayons.

Habitat et biologie : On les trouve généralement sur le bord des récifs, de 2 à 35 m et toujours associés à de grandes anémones de mer *Stichodactyla haddoni*. Omnivores, ils se montrent agressifs envers les poissons qui se nourrissent sur les anémones.

u) Plectroglyphidodon johnstonianus



Photo 32 : *Plectroglyphidodon johnstonianus*
(d'après <http://eol.org/pages/212068/overview>)

Noms communs : Demoiselle de Johnston

Taille maximale : 14 cm

Distribution géographique: Indo-pacifique de l'Afrique de l'Est aux Iles Hawaï et Marquises en passant par les Maldives et jusqu'aux îles Ryukus au Nord.

Caractéristiques anatomiques : Le corps est jaunâtre et caractérisé par une large bande noire sur la partie caudale du corps et à la base de la queue qui peut cependant parfois être réduite à l'état de simple trace. La nageoire dorsale est munie de 12 épines et 17 à 19 rayons. La nageoire anale est munie de 2 épines et de 16 à 18 rayons.

Habitat et biologie : On trouve les adultes sur les crêtes récifales, dans des habitats riches en coraux, entre 1 et 18 mètres de profondeur. Ils sont très souvent associés à des têtes coralliennes *Acropora*, *Stylophora* ou *Pocillopora*. Ils se nourrissent de polypes coralliens et vivent généralement en solitaire. Les œufs, démersaux adhèrent au substrat.

Il ressort de la description de ces espèces que bon nombre d'entre elles ont un habitat bien défini sur le récif, et sont décrites comme y étant clairement associées. C'est le cas des demoiselles du genre *Dascyllus*. Qu'il s'agisse de *D. aruanus*, *D. carneus* ou *D. trimaculatus*, elles sont décrites comme vivant uniquement en groupe autour de massifs coralliens branchus:

-du genre *Pocillopora* ou *Stylophora*; pour *D. carneus* et pour les juvéniles *D. aruanus*.

- du genre *Acropora* ; pour les adultes *D. aruanus*, *D. carneus*.

De la même façon, les *Chromis viridis* et les *Dascyllus trimaculatus* adultes ont également pour habitat des coraux branchus, sans qu'une espèce corallienne particulière ne soit mise en avant.

D'autres espèces sont plutôt décrites comme étant associées à une zone du récif :

- *Abudefduf septemfasciatus*, *Chrysiptera brownriggi*, *Chrysiptera glauca*, *Chrysiptera unimaculatus* sur le platier du récif.

- *Chromis delta*, *Chromis ternatensis*, *Chromis dimidiata*, *Lepidozygus tapeinosoma* sur la pente récifale.

Une minorité d'espèces, en revanche, n'est pas particulièrement associée à un type de coraux ou à une zone du récif. C'est le cas d'*Abudefduf sordidus* et *Chrysiptera biocellata*.

Une seule de ces principales espèces rencontrées aux Maldives apparaît comme fortement liée aux coraux du fait de son alimentation : *Plectroglyphidodon johnstonianus*, seul corallivore obligatoire recensé.

Nous allons revenir sur les caractéristiques et l'importance de l'habitat des demoiselles et sur leurs ressources alimentaires dans la suite de cette partie.

C. Quel habitat?

1. Lieu de vie des juvéniles

La phase d'installation est une phase critique pour les juvéniles. Ils sont exposés à un environnement complexe et dangereux dans lequel ils doivent rapidement choisir un habitat parmi les nombreux substrats potentiels tout en prenant compte des compétiteurs et prédateurs présents. Il apparaît ainsi clairement que la survie des juvéniles est liée à la quantité et à la qualité des refuges et des habitats présents dans le milieu. Il a été observé que les Pomacentridae sont généralement inféodés à un type de substrat (Chabanet 1997). Les juvéniles de *Dascyllus flavicaudus*, *Dascyllus aruanus* sont étroitement associés à des coraux finement branchus par exemple alors que les juvéniles d'*Amphiprion* et de *Dascyllus trimaculatus* sont quant à eux étroitement associés aux anémones de mer (Holbrook 2001). De la même façon, les *Chromis viridis* par exemple, sont, de manière générale, observés en bancs, au-dessus de massifs coralliens vivants et branchus, tels que *Porites rus*, *Acropora spp* et *Pocillopora spp*. Ils sont très actifs la journée et passent la nuit, immobiles, cachés au cœur d'une colonie corallienne. Les juvéniles âgés de 3 jours post-installation passent la majorité de leur temps dans une zone à distance de 10 à 50 cm de leur colonie corallienne. Plus âgés

(16 jours post-installation), ils s'éloignent plus souvent de leur colonie corallienne et peuvent passer jusqu'à 93% de leur temps au-delà de 50 cm de leur refuge (Juncker 2005). L'une des hypothèses permettant d'expliquer cet éloignement avec l'âge est le fait que cela permet d'éviter aux plus âgés d'entrer en compétition trophique avec les plus jeunes qui occupent la zone trophique la plus proche de la colonie corallienne. En effet, les juvéniles plus âgés, sont doté d'une capacité natatoire et d'une musculature plus développée, et sont capables de se replier rapidement en cas de menace, ce que ne peuvent pas faire les plus jeunes. Ils vont donc chercher leur alimentation plus loin dans la colonne d'eau.

Selon Juncker (2005), l'habitat influence le comportement de juvéniles *Chromis viridis*, âgés de 3 jours post-installation, qui se maintiennent proches des colonies coralliennes vivantes, mais se tiennent plus éloignés des colonies coralliennes mortes ou de colonies artificielles. En revanche, les juvéniles à 16 jours post-installation, quel que soit l'habitat, s'en tiennent plus éloignés. Or, la mortalité des juvéniles évolue dans le même sens que le pourcentage de temps passé à plus de 50 cm du refuge. Ainsi, la mortalité des juvéniles *Chromis viridis* varie significativement selon la nature de l'habitat : elle est selon l'étude de Juncker (2005), pour des juvéniles *Chromis viridis* de 3 jours post installation, de 78,9% sur des *Porites rus* morts, mais seulement de 23,3% à 28,9% sur des colonies coralliennes vivantes.

Par ailleurs, la demoiselle à trois bandes, *Dascyllus aruanus* s'installe généralement sur des têtes de *Pocillopora* vivantes sur le sable, et le volume de ces coraux par surface de récif est un très bon indice de la variation spatiale de l'abondance des nouvelles recrues. Une corrélation forte a été mise en évidence entre nombre de *D. aruanus* recrutés et volume de *Pocillopora* (figure 22).

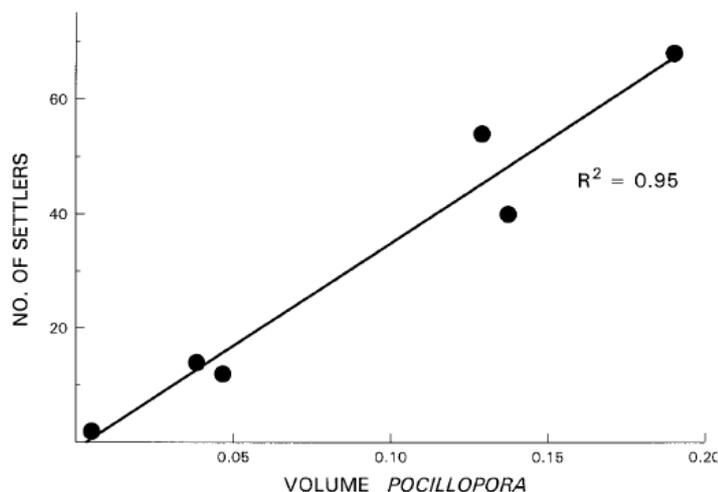


Figure 22: Relation entre le nombre de *Dascyllus aruanus* s'installant sur une semaine en fonction du volume (m³) de coraux vivants finement branchus.

Selon les observations de Holbrook 2000, les variations du nombre de recrues s'installant s'explique par la quantité d'habitats adaptés disponibles. Ainsi sur six sites de contrôle dotés d'un nombre insuffisant de coraux aucune installation n'a eu lieu.

La disponibilité et la qualité de l'habitat (espèces de coraux, corail vivant ou mort) détermine donc la survie des juvéniles au cours de leur installation. Ainsi la phase d'installation, bien que n'étant qu'une courte étape du cycle de vie des poissons récifaux, détermine la structure et la dynamique des populations adultes. Le succès du recrutement est donc dépendant de l'adaptation des juvéniles aux habitats disponibles. Il est important de souligner que les juvéniles s'adaptent difficilement à des habitats coralliens morts ou artificiels et qu'une forte mortalité y est associée. La dégradation de l'habitat naturel peut donc s'avérer catastrophique pour de telles espèces inféodées aux récifs coralliens. Les projets de repeuplement des récifs et de mise en place de structures artificielles vont donc devoir essayer de s'adapter à cette caractéristique de certaines espèces.

2. Lieux de vie des adultes

L'habitat des demoiselles adultes est variable selon les espèces. Certaines espèces sont généralement observées seules ou en bancs, évoluant autour d'une colonie corallienne (le plus souvent des coraux branchus). C'est le cas de *Chromis viridis* et *Dascyllus aruanus* notamment.



Photo 33 : Banc de *Dascyllus aruanus* autour d'un pâté corallien *Acropora*
Photo Sophie Jugant



Photo 34 a et b : Bancs de *Chromis viridis* autour de massifs coralliens *Acropora*
Photos de Sophie Jugant

D'autres vivent en bancs aux abords des récifs mais ne sont pas associés à une colonie en particulier. C'est le cas du genre *Abudefduf* par exemple. Adulte, *Dascyllus trimaculatus* n'est pas étroitement associé avec un type de coraux particulier le jour et s'abrite la nuit dans des crevasses selon les opportunités qui lui sont présentées.

Les demoiselles à queue jaune, *Dascyllus flavicaudus* ont, quant à elles, un comportement intermédiaire, à mi-chemin entre celui de *Dascyllus aruanus* et celui de *Dascyllus trimaculatus*. Elles vont chercher leur nourriture en hauteur dans la colonne d'eau mais restent très nombreuses près des coraux branchus *Montipora* où elles s'abritent la nuit. Du fait de ces stratégies d'habitat, les liens entre les adultes et les juvéniles peuvent être forts pour les *Dascyllus aruanus*, possibles pour les *Dascyllus flavicaudus* et impossibles pour les *Dascyllus trimaculatus*.

Quels facteurs font d'une colonie corallienne un habitat adapté ?

Des corrélations significatives ont été mises en évidence entre le nombre d'espèces de poissons présentes et le nombre d'individus total d'une part, et onze paramètres caractérisant le récif d'autre part. Ces onze paramètres sont le nombre de formes de coraux durs, la couverture du substrat par des coraux durs, des coraux mous, des algues coralliennes, des micro-éponges, du gazon algal, des coraux morts et du sable, l'aire des surfaces verticales, la surface du surplomb et la complexité topographique (Ormond, 1996). Les poissons concernés sont des demoiselles de 21 espèces différentes (études menées en Mer Rouge)

Les demoiselles *Dascyllus aruanus* ne sont rencontrées que dans des coraux branchus ou lobés, le plus souvent localisés dans des bancs de sable ou en bordure des bancs de sable. Les observations de *Dascyllus aruanus* (Holbrook 2000) à *Heron Island* ont mis en évidence que seuls les coraux finement branchus, les coraux à branches épaisses, les coraux à branches épaisses lobées ou les coraux lobés étaient peuplés par ces espèces de poissons avec des taux d'occupation respectifs de 5,6%, 38,6%, 8,8%, 0,2% (figure 23). Aucun des coraux massifs et plats ne sont habités par *Dascyllus aruanus*. Ces résultats sont à relier aux caractéristiques des abris conférées par la forme des branches. En effet, les coraux finement branchus présentent des espaces étroits entre les branches et peu variables. Il s'agit donc d'abris, certes profonds, mais très étroits, et qui ne sont donc pas accessibles pour tous. Les coraux à branches épaisses présentent des crevasses plus profondes entre les branches. Les coraux lobés présentent quant à eux des branches beaucoup plus épaisses et la surface « habitable » dans la colonie est réduite (figure 24). Il a été ainsi observé que 67% des adultes *Dascyllus aruanus* occupaient les coraux épais branchus et que seuls 22% des adultes *Dascyllus aruanus* occupaient les coraux finement branchus. La répartition est inversée chez les jeunes recrues *Dascyllus aruanus*: 81% d'entre elles occupent des coraux finement branchus, 15 % d'entre elles occupent des coraux épais branchus (Holbrook 2000). Les juvéniles occupent en première intention les coraux avec des espaces étroits entre les branches (*Pocillopora*) alors que les stades supérieurs, sub-adultes et adultes, occuperont préférentiellement des abris plus larges (*Acropora*). Selon sa taille, l'abri sera plus ou moins efficace contre les prédateurs.

Morphologie	massifs	plats	Branches fines	Branches épaisses	Branches épaisses-lobées	Lobés
% d'occupation	0	0	5,6	38,6	8,8	0,2
nombre	482	266	936	422	1063	503

Figure 23: Occupation des colonies coralliennes par *Dascyllus aruanus* à Heron Island selon la morphologie des colonies.
(d'après Holbrook, 2000)

Morphologie	nombre	Profondeur des branches	Distance entre les branches	Diamètre des branches
Branches fines	38	9,7	1,3	0,9
Branches épaisses	71	20,4	3,1	0,8
Branches épaisses à lobées	26	16,8	3,3	2,5
lobés	9	14,6	2,9	3,2

Figure 24: Caractéristiques des colonies coralliennes selon leur morphologie
(d'après Holbrook, 2000)

La taille des colonies coralliennes entre également en jeu. Bien que très nombreuses les petites colonies coralliennes (<0,1m de diamètre) ne sont presque jamais habitées par les demoiselles à trois bandes, tout comme les très grandes colonies (>5m), même si celles-ci sont peu nombreuses. Les colonies les plus peuplées par les demoiselles à trois bandes sont les colonies de 0,5 à 5 m de diamètre (occupées dans plus de 73% des cas).

Toutes ces observations soulignent que plusieurs facteurs (forme, taille, localisation, espace entre les branches) déterminent si une colonie est un habitat adapté pour une espèce de demoiselle donnée.

Ainsi, la taille, la structure branchue et la localisation (proximité du sable ou non) des colonies coralliennes sont les facteurs permettant de déterminer si un habitat est adapté ou non aux différents stades de *Dascyllus aruanus* (Holbrook, 2000). La disponibilité des habitats adaptés aux demoiselles reflètent de ce fait généralement la densité de ces poissons (Holbrook, 2000). La diversité spatiale de l'abondance des *D. aruanus* à l'installation s'explique en grande partie par les habitats disponibles. Cela suggère que, les variations spatiales, en termes d'abondance, peuvent s'établir dès l'installation sans qu'il n'y ait de variation spatiale dans l'arrivée des larves.

De la même façon, l'abondance d'adultes *Dascyllus trimaculatus* et *Dascyllus flavicaudus* est positivement et linéairement corrélée à la disponibilité de coraux ou anémones usuellement habités par ces espèces. (Holbrook 2000)

Les demoiselles peuvent être associées à différentes zones du récif mais certaines espèces ne sont observées que dans une zone précisément (Ormond 1996). Il y a donc une association régulière entre des espèces données et des zones du récif données. Ainsi, certaines espèces de demoiselles sont associées spécifiquement avec des substrats récifaux bien déterminés (ou micro-habitats). Ces associations d'espèces de demoiselles avec des zones spécifiques données, peuvent refléter à la fois la sélection du lieu par les larves au moment de l'installation et les mouvements des juvéniles et des adultes.

Dans les récifs coralliens, les demoiselles doivent faire face à la dangerosité du milieu, peuplé de prédateurs. Par exemple, *Epinephelus merra*, *Pteroisradiata*, *Pterois antennata* et *Scorpaenopsis diabolus* sont des poissons piscivores connus comme étant des prédateurs des demoiselles.

Les récifs coralliens offrent donc un lieu de vie et un abri aux poissons demoiselles afin de faire face aux prédateurs. Si le choix d'un habitat adapté est le premier moyen dont disposent les demoiselles pour se prémunir des attaques de leurs prédateurs, elles possèdent également des stratégies de défense basées sur leur comportement.

Certaines espèces de *Pomacentridae* se regroupent de façon à former une mosaïque territoriale. Il s'agit d'un ensemble de territoires contigus occupés à long terme par un individu. Chaque partie de la mosaïque est occupée par un seul individu, mâle ou femelle, qui défend sa zone. Ce type de comportement a été observé chez plusieurs espèces de demoiselles : *Stegastes albifasciatus*, *Chrysiptera leucopomas*, *Chrysiptera amabilis*, *Stegastes lividus*, *Stegastes nigricans*, *Dascyllus aruanus*, *Chrysiptera biocellatus*, *Chrysiptera glaucus* (Donaldson 1984)

Ainsi lorsque des prédateurs ou des poissons, menaçant leur territoire trophique, et donc leurs ressources alimentaires, tentent de s'introduire dans la mosaïque, les demoiselles tentent de les faire fuir. Pour cela, la demoiselle occupant le territoire dans lequel le prédateur s'est introduit, s'élève au-dessus de la zone, s'agite, puis s'approche du prédateur (généralement du côté du dos ou des flancs mais jamais du côté de la tête). Les demoiselles des territoires contigus se joignent à la première et s'approchent du prédateur. Elles tournent autour du poisson en s'agitant, tournant sur elles-mêmes, épines dorsales dressées, pour le faire fuir.

D. Quelle alimentation ?

La plupart des demoiselles sont omnivores avec une proportion d'alimentation végétale variable d'une espèce à l'autre. Parmi les demoiselles, on compte aussi des carnivores zooplanctonophages (*Chromis*) et des corallivores. L'analyse du contenu stomacal des *Chromis* a effectivement montré la présence en masse de copépodes, d'amphipodes, de crevettes, de polychètes et autres invertébrés (d'après Michael, 2008). Aux Maldives, seul *Plectroglyphidodon johnstonianus* est recensé comme corallivore obligatoire. Son régime est constitué exclusivement de coraux *Acropora*, *Montipora*, *Pocillopora* et *Porites*. Excepté pour cette espèce, l'importance des coraux pour les demoiselles, d'un point de vue strictement alimentaire, est donc moins évidente que cela n'a pu l'être pour les *Chaetodonidae*.

Les demoiselles herbivores se nourrissent principalement de micro-algues, filamenteuses car elles ne possèdent pas de dents adaptées ni d'organe de digestion adapté aux macro-algues.

Par ailleurs, il a été démontré, d'après Michael (2008), que plusieurs espèces de demoiselles sont capables de s'adapter en fonction de la disponibilité des aliments dans le milieu. Par exemple, lorsque le milieu s'appauvrit en zooplancton, *Abudefduf vagiensis* est capable de moduler son alimentation et de se nourrir majoritairement d'algues benthiques.

Les Demoiselles ont l'habitude de défendre farouchement leur territoire vis-à-vis des compétiteurs trophiques et arrivent donc à préserver, sur le territoire, un milieu riche en algues (Feitosa, 2012). L'équilibre entre les demoiselles et les colonies coralliennes est parfois fragile. En effet, certaines espèces de demoiselles détruisent même en partie les coraux de leur territoire pour permettre un développement accru des algues dont elles se nourrissent. Si la défense de leur territoire par les demoiselles a un effet positif sur les coraux branchus tels que *Pocillopora*, les pincements répétés perpétués par les Demoiselles peuvent être très néfastes pour des coraux foliacés tels que *Pavona sp.* Cependant la présence des Demoiselles permet de repousser les prédateurs de larves coralliennes des colonies coralliennes. Ainsi le développement corallien est favorisé. Certaines espèces de Demoiselles (*Dascyllus aruanus*, *Acanthochromis polyacanthus*, *Stegastes nigricans*) vont même défendre leurs colonies coralliennes d'un prédateur comme *Acanthaster spp* en le repoussant avec agressivité. De plus, les demoiselles circulant dans les colonies coralliennes ont pour avantage de permettre une meilleure circulation de l'eau dans la colonie, favorisant ainsi les échanges entre corail et milieu environnant.

L'alimentation de la plupart des espèces de *Pomacentridae* n'est donc pas strictement dépendante du récif comme c'est le cas pour les *Chaetodonidae*. Aux Maldives, seule une espèce est considérée comme corallivore obligatoire et est donc dépendante des récifs. Pour les autres espèces, herbivores, omnivores ou zooplanctonophages, les récifs fournissent des milieux riches en micro-algues dont le développement est, de surcroît, favorisé par le comportement des Demoiselles.

E. Quel type de reproduction ?

Comme évoqué précédemment, les *Pomacentridae* sont des pondeurs démersaux benthiques. Selon les observations d'Ormond (1995), plusieurs espèces de demoiselles ont des sites préférentiels de ponte. Les nids de demoiselles de plusieurs espèces suivies présentes aux Maldives (*Abudefduf sordidus*, *Abudefduf vagiensis*, *Amblyglyphidodon leucogaster*, *Chromis atripectoralis*, *C. weberi*, *Chrysiptera biocellata*, *Chrysiptera Unimaculata*, *Chrysiptera spp*, *Dascyllus trimaculatus*, *Pomacentrus philippinus*) ont été retrouvés principalement sur la partie antérieure du platier du récif et en bordure du récif mais jamais sur le sable directement. Si certaines espèces semblent pondre indifféremment sur quelques sites de ces deux zones, il a été observé qu'*Abudefduf sordidus* ne pondait que sur la bordure du récif. Au-delà des préférences observées sur le choix d'une zone dans le récif, des

préférences de substrat ont également été notées. C'est le cas par exemple d'*Abudefduf vagiensis* qui choisit d'installer son nid dans 76% des cas sur la paroi de blocs coralliens.

Par ailleurs, courtiser les femelles et protéger les œufs des prédateurs sont deux activités très coûteuses en termes d'énergie pour les mâles. Pour les espèces territoriales, mener à bien ces deux activités signifie d'une part laisser leur territoire et exposer leur site de frai aux menaces potentielles, et d'autre part, s'exposer soi-même aux prédateurs. La qualité de l'habitat influencerait les choix des espèces territoriales. En effet, sur des territoires de mauvaise qualité, les mâles passeraient plus de temps à courtiser les femelles, qu'auprès des prédateurs pour défendre leurs œufs. A l'inverse, sur des territoires de haute qualité, ils passeraient plus de temps à défendre les œufs qu'à courtiser les femelles (Leese, 2009).

Pour les *Pomacentridae*, pondreurs démersaux benthiques, l'abondance, la qualité et la diversité des récifs coralliens sont primordiales au moment de la reproduction. Les récifs leur offrent un substrat indispensable pour les œufs, de la ponte à l'éclosion. La présence de nombreux sites de ponte, suffisamment complexes pour protéger les œufs des prédateurs, facilite le déroulement de cette phase du cycle biologique.

Quatrième partie

QUELLES ÉVOLUTIONS POUR CETTE
RELATION ?

IV. QUELLES ÉVOLUTIONS POUR CETTE RELATION ?

A. Les facteurs influençant l'écosystème

L'écosystème récifal et les relations entre les poissons et les coraux sont un équilibre fragile et qui peut, sous l'effet de facteurs extérieurs, être dégradé. Bien souvent ces dégradations s'avèrent irréversibles ou très longues à régénérer. Les facteurs capables d'influencer les coraux sont, comme nous avons pu le voir, la profondeur, les sédiments, la lumière, la température, la salinité et la circulation d'eau. Ainsi tout élément capable de faire varier l'un de ces paramètres représente un danger pour les colonies coralliennes. Il s'agit bien souvent de dégradations naturelles, même si l'activité de l'homme peut également être impliquée.

1. Le climat

Le blanchissement (ou blanchiment) des coraux est un phénomène dû à l'expulsion massive de zooxanthelles hors de la colonie corallienne. Le mécanisme d'expulsion de ces algues est encore peu connu mais ses effets, eux, le sont. En l'absence de zooxanthelle et de la symbiose qui s'était mise en place, les coraux ne peuvent plus bénéficier des éléments habituellement produits par les algues. En effet, comme nous l'avons vu dans la partie I.B.3), les zooxanthelles sont indispensables à l'édification du squelette calcaire, l'évacuation du CO₂ et la formation de glucides. Ils utilisent alors leurs réserves jusqu'à épuisement. La croissance squelettique s'arrête, la teneur en carbone et azote diminue, la gamétogénèse est inhibée. Certaines colonies peuvent ainsi survivre quelques mois si elles ne sont pas recouvertes par des algues filamenteuses mais une recolonisation par les zooxanthelles devient rapidement indispensable.

A l'origine de l'expulsion des zooxanthelles, plusieurs facteurs peuvent être mis en cause. Un stress thermique et une élévation locale de température de 3 à 4°C peut suffire à déclencher le rejet des zooxanthelles. Une élévation de 6°C quant à elle détermine la mortalité des coraux (Faure, 1994). D'autres auteurs évoquent le rayonnement solaire et un excès d'UV qui activeraient certaines enzymes des zooxanthelles, provoquant l'augmentation d'O₂ dans les tissus coralliens, jusqu'à une dose toxique, voire létale, pour la colonie. Cependant aucune donnée disponible ne permet de connaître la situation du point de vue du rayonnement solaire, au moment du blanchiment massif de 1998, et de l'y relier (Edwards 2001).

Ainsi, la température de l'eau doit être supérieure à 18 °C et inférieure à 30°C pour permettre le développement des coraux et des zooxanthelles, pour un optimum entre 25 et 29°C. A l'heure actuelle, la plupart des colonies coralliennes vivent déjà à des températures très proches des températures maximales supportables. La situation est d'autant plus inquiétante que le réchauffement climatique est évalué à +0,16°C/ 10 ans (Edwards, 2001). A ce rythme-là, un blanchissement de masse des coraux pourrait avoir lieu d'ici 2030 (si un autre évènement de type El Niño ne l'a pas provoqué d'ici là).

La pluie est aussi un facteur climatique qui joue un rôle dans le déséquilibre de l'écosystème corallien. Les eaux de pluie sont souvent chargées en sédiments et particules en suspension qui viennent recouvrir les coraux, colmatant les mécanismes ciliaires et asphyxiant le corail. De plus les zooxanthelles quittent la colonie corallienne par manque de luminosité. Les colonies blanchissent également sous cet effet et deviennent incapables de se développer. D'après G. Faure (1994) les coraux de type « massif », à calices superficiels (*Porites sp* par exemple), résistent mieux à ce type de dégradation alors que des coraux tabulaires aux calices étroits et profonds sont plus vite colmatés par les sédiments et plus vite dégradés (exemple : *Acropora sp*).

De plus, les modifications de l'équilibre du carbone dans l'eau, résultantes des augmentations du CO₂ dans l'atmosphère altèrent le potentiel de calcification des coraux. Une calcification plus lente signifie la formation plus lente d'un squelette moins solide. Cela met en jeu l'intégrité du récif et augmente le risque de bio-érosion.

Par ailleurs, autre conséquence du réchauffement climatique, l'élévation du niveau des mers est l'une des menaces les plus fortes pour tout l'archipel des Maldives. Lorsqu'on sait que la hauteur moyenne terrestre des îles est inférieure à 1 mètre, on comprend aisément, que les Maldives pourraient rapidement disparaître sous les eaux, en cas de hausse du niveau de la mer. Cela menace aussi les coraux, qui face à une augmentation trop rapide du niveau de la mer pourraient ne pas croître suffisamment pour se maintenir en surface, et donc, disparaître.

a) Le phénomène El Niño

El Niño est le nom donné par les marins péruviens, dès le 19^e siècle, aux courants marins chauds qui apparaissent régulièrement à la période de Noël. Ce phénomène océanique est couplé à une composante atmosphérique : l'ensemble est appelé « El Niño Southern oscillation » (ENSO). Il est associé à des pluies intenses sur l'Océan Pacifique Centre et Est. Plusieurs phénomènes El Niño ont affecté les océans aux cours des dernières décennies. Les événements El Niño les moins marqués ont eu pour conséquence une augmentation de 1°C des températures de surface des mers et un impact très limité sur la pêche. En revanche, certains événements ont eu des conséquences bien plus importantes sur le climat et la vie marine, en 1972-1973, 1982-1983, 1998-1999 notamment.

En temps normal, des hautes pressions sont observées dans le Sud-Est du Pacifique alors que de basses pressions sont observées en Indonésie. Les alizés (vents de surface) soufflent du Nord-Est et du Sud-Est et repoussent les eaux chaudes de surface, par rotation de la Terre, respectivement, vers l'Indonésie et le nord de l'Australie. Cela est à l'origine d'une augmentation du niveau de la mer dans le Pacifique-Ouest et d'une diminution dans le Pacifique-Est. A l'Est, il y a alors remontée des eaux froides, profondes, et chargées en nutriments et plancton pour compenser ce déficit : c'est l'« up-welling ». Par ailleurs les alizés se chargent en vapeur d'eau et engendrent des pluies importantes en Indonésie, et laissent place à la sécheresse dans le Pacifique-Est (Beltrando 2004).

Les années El Niño, les trajets des alizés se trouvent modifiés entre janvier et mars, perturbant cet équilibre. Les nuages et les pluies s'installent dans le Pacifique-Est, sur les côtes de l'Amérique latine et l'Indonésie s'assèche. Un réchauffement important des eaux du Pacifique Centre et Est y est associé. Ce phénomène a des répercussions sur le climat mondial, perturbant la circulation atmosphérique aux latitudes tropicales (Beltrando 2004). Dans les années 90, des conséquences d'El Niño dans l'Océan Indien et l'Océan Atlantique ont été mises en évidence. Puis, en 2010, une équipe de chercheurs (Izumo, 2010) a émis l'hypothèse qu'El Niño pourrait trouver son origine dans l'Océan Indien. Une oscillation de température des eaux de surface de l'Océan Indien amorcerait quelques mois auparavant la modification du régime des alizés dans l'Océan Pacifique.

Le premier El Niño marquant et pour lequel des données ont été relevées est celui de 1982-1983 : des changements d'intensité et de direction des vents ont été observés ainsi qu'une élévation du niveau de la mer allant jusqu'à 25 cm (d'après <http://www.ifremer.fr>) et une augmentation de température de l'eau de +5°C dans le Pacifique central. D'importantes pluies y furent associées, sur les continents, en région intertropicale pendant 6 mois. Le seul incident El Niño ayant eu un effet aux Maldives avant 1998, a eu lieu en 1987. Son effet sur l'archipel des Maldives fut globalement modéré mais, très localisé et très délabrant sur certains récifs.

En 1998, par ce même phénomène d'ENSO, associé au réchauffement climatique global observé depuis plusieurs années, pendant plusieurs mois, les eaux tropicales ont connu une augmentation de la température de surface entre +3°C et +5°C. Cela a touché les océans Pacifique, Indien, les Caraïbes, la mer Rouge, et le Golfe Persique. La surface mondiale des océans colonisée par les coraux aurait diminué de 10% par rapport à 1997.

Aux Maldives, des températures de surface de l'eau approchant 31,5°C ont été relevées entre Avril et Juin 1998 (figure 25), et le blanchissement des coraux a été observé jusqu'à 30 m de profondeur. L'écart de température maximal noté par rapport aux températures moyennes relevées depuis 1950 est de +2,1°C (Edwards 2001). Certains auteurs évoquent même des températures allant jusqu'à 33°C (Allison, 1998 d'après Rufin-Soler, 2007). Au mois de mai, la couche supérieure de température s'étendait jusqu'à 15 m de profondeur. Le graphique ci-dessous montre l'évolution des températures de surface de la mer sur l'année 1998 (carrés blancs) comparée aux moyennes de température sur les 50 années précédentes (carrés noirs) dans les atolls centraux de l'archipel (figure 25).

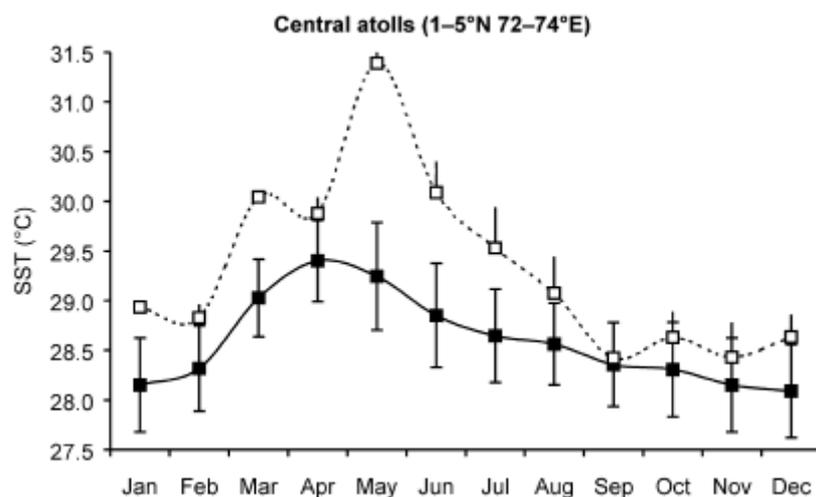


Figure 25 : Comparaison des moyennes mensuelles des températures de surface de l'eau entre 1950 (carrés noirs) et 1998 (carrés blancs) dans les atolls centraux des Maldives (D'après Edwards 2001)

Le début du blanchissement des coraux a été observé au début du mois d'Avril et a connu son effet maximal entre fin Avril et mi-Mai, lorsque les températures de surface de la mer oscillaient entre 30°C et 31,5°C.

D'après Zahir (1998), 50 à 98 % des coraux sont morts dans l'ouest et le centre de l'Océan Indien. L'archipel des Maldives a été particulièrement touché puisqu'il a été évalué que 90% à 98% des coraux des Maldives sont morts suite à cet épisode. Quelques mois plus tard, les coraux étaient recouverts de gazon algal, rendant impossible la régénération des coraux. La récupération dépend de l'évolution des quelques fragments épargnés et de l'installation et du recrutement des larves planula. Dix-huit mois, plus tard, sur la plupart des récifs évalués, les premiers signes de recrutement coralliens ont pu, tout de même, être mis en évidence, mais à un taux très faible. En 1999, les observations faites ont montré que la plupart des coraux morts avait été érodés, ne formant plus que des tas de gravats, venant parfois s'échouer sur les plages. Les premières évaluations menées aux îles Chagos ont montré une diminution de l'abondance et de la diversité des poissons de récifs de 25%. Nous verrons en détail les conséquences observées sur les récifs coralliens et les populations de poissons dans la partie suivante (IV, B).

b) Les tsunamis

Les tsunamis sont des ondes océaniques à l'origine d'une immense vague qui vient généralement déferler sur les rivages des continents. La formation de cette onde est due au mouvement rapide d'un grand volume d'eau suite à un phénomène géologique sous-jacent. Il peut s'agir d'un séisme de magnitude supérieure à 6,3 sur l'échelle de Richter, d'une éruption volcanique ou d'un glissement de terrain sous-marin par exemple. Ces vagues, d'une grande puissance sont capables de se propager sur des milliers de kilomètres et toucher plusieurs continents.

Les tsunamis véhiculent une énergie considérable qui leur confère une grande force destructrice au moment de l'afflux mais aussi du reflux du tsunami. Ils sont ainsi capables d'élever le niveau de la mer de plusieurs mètres au-dessus des terres, et ce, pendant plusieurs dizaines de minutes.

Ils sont à l'origine d'une forte érosion mécanique des parties antérieures des récifs coralliens qui font office de barrière de sécurité pour le continent. Il en découle une forte baisse du taux de recouvrement corallien (inférieur à 5 à 20%). Les coraux majoritairement détruits sont ceux qui sont le moins adaptés par leur forme ou leur surface d'attache (tabulaires, branchus ou digités par exemple). Par ailleurs, dans les jours qui suivent le retrait du tsunami, une turbidité de l'eau s'installe pendant plusieurs semaines, de même que des polluants ont pu être ramenés en mer. Ces deux facteurs sont également à l'origine de la destruction de la faune sous-marine. Les Maldives furent touchées en 2004 par le tsunami qui a affecté toute l'Asie du Sud suite à un séisme de magnitude 9.1 à 9.3 au large de Sumatra (Indonésie). En effet, les Maldives sont, du fait de leur géographie, particulièrement vulnérables face à ce type d'évènement climatique. Pour rappel, 86% des îles Maldiviennes ne dépassent pas 1 m d'altitude. Face à une montée des eaux de 1 à 2 mètres, on comprend aisément que l'archipel ait été dévasté. Ainsi, 187 des 200 îles habitées furent envahies par les eaux, dont plus d'une soixantaine d'îles, dans leur intégralité. C'est 57% de la surface habitée de l'archipel qui fut submergée. Par ailleurs, la structure du territoire en archipel d'îles multiplie les surfaces côtières exposées. Enfin leur situation géographique, isolée au cœur de l'océan indien ne permet pas une protection et un freinage des ondes océaniques par d'autres terres alentours (Magnan, 2006).

2. L'activité humaine

a) La pêche

Les pêcheries récifales ont des caractéristiques très variables car les écosystèmes exploités sont d'une grande diversité. Si les pêches de loisir ou de subsistance ont peu d'effet sur les écosystèmes récifaux, ce n'est pas le cas des pêches professionnelles. De manière générale, les espèces les plus ciblées dans les récifs sont les *Serranidae*, *Lutjanidae*, *Lethrinidae*, *Holocentridae*, *Mullidae*, *Acanthuridae*, *Scaridae* ainsi que les invertébrés (crustacés, mollusques etc..). Les *Pomacentridae* peuvent quant à eux être la cible de pêches à visée ornementale mais dans une mesure moindre. Certaines espèces récifales (fusilier, poisson cardinal) sont également pêchées afin de fournir des appâts pour la pêche au thon (Anderson et Waheed, Bay of Bengal program, 1992). Sont également visés, les poissons pélagiques ou semi pélagiques pouvant se rapprocher des pentes récifales (thons, bonites, carangues, requins). Jusqu'aux années 90, les récifs furent préservés aux Maldives en raison d'une pêche ciblée principalement sur le thon et espèces similaires. Les principales espèces de thons pêchées sont le thon à nageoire jaune, le thon à nageoire bleue et la bonite à ventre rayé, espèces pélagiques. De 1986 à 1989, les quatre espèces de thon les plus pêchées représentaient 94% de la pêche totale des Maldives (Anderson et Waheed, Bay of Bengal program, 1992). Cette espèce étant la cible n°1, les pêches avaient principalement lieu hors

des zones récifales. Ce n'est que très récemment que des poissons et crustacés de récif sont devenus une alimentation plus populaire. Ainsi, le développement des récifs a pu se faire sans frein pendant des générations. Les Maldives restent cependant un consommateur, majoritairement de thon mais aussi un exportateur de cette même espèce, notamment au Japon, en Thaïlande et en Europe.

Les techniques de pêche sont très diversifiées et peuvent être plus ou moins néfastes pour les récifs : harpons, fusils sous-marins, filets, lignes, pièges, voire explosifs. Cette dernière technique est évidemment la plus destructrice.

La pêche, exploitée intensivement, est une des causes de détérioration des écosystèmes coralliens. L'étude des rendements de pêcheries récifales de 49 îles sur le globe a montré que 57% de ces îles dépassaient le rendement maximal durable (Brenier, 2009). La pêche cause également des dégâts non négligeables sur les habitats et la structure des récifs. Cela a, non seulement des conséquences directes sur les coraux, les poissons et autres organismes qui les peuplent mais aussi, indirectement sur la capacité de ces organismes à faire face à d'éventuelles perturbations du milieu par des facteurs extérieurs.

Cependant, aux Maldives, la pêche des poissons récifaux est considérée comme relativement durable (Solandt et Wood, 2008). En effet, les estimations ont mis en avant que les poissons récifaux prédateurs comme les mérus et les vivaneaux étaient particulièrement nombreux aux Maldives en comparaison avec d'autres récifs de l'Indo Pacifique. Dans les années 1970, le développement massif du tourisme et la demande croissante du marché en poissons récifaux a modifié la structure des populations de poissons sur les récifs proches des atolls les plus visités et les plus peuplés. Face à cela, le gouvernement Maldivien a établi depuis 1995, plus de 30 aires marines protégées afin de limiter ce phénomène. Cependant les moyens développés par le gouvernement pour s'assurer du respect de ces règlements sont encore faibles (Solandt et Wood, 2008).

b) Le tourisme

Le développement des hôtels « resort » aux Maldives, destinés aux étrangers est une des raisons du développement de la pêche. Si le thon est la base de l'alimentation aux Maldives, ce n'est pas le cas des repas servis dans ces hôtels. C'est une des raisons du développement des pêches récifales. Ce phénomène, associé à la population croissante des Maldives ne pourra que faire augmenter cette demande.

c) L'industrie

L'extraction des colonies de coraux scléactinaires à des fins industrielles se pratiquait encore aux Maldives dans les années 90 (Faure, 1994), notamment dans l'atoll de Malé Nord. Utilisés pour la fabrication de chaux, la construction de routes et d'aménagements aéroportuaires, les coraux extraits laissaient place à un substrat nu et au développement de peuplements coralliens ou algaux de substitution. Aux Maldives, l'extraction des coraux à des fins industrielles est considérée comme le plus néfaste fait de l'homme envers les récifs. A ce jour, cependant, cette pratique serait en phase de disparaître. En effet, d'après Shepherd et Warwick (1992), alors que le taux de recouvrement corallien varie entre 11 et 60% sur les

zones non concernées par l'extraction, celui-ci est inférieur à 5% sur les zones d'extraction. Cependant, les coraux branchus ne sont pas concernés car non adaptés à cette utilisation. Au-delà des coraux retirés, cette pratique est néfaste par le dépôt de sédiments qu'elle engendre. Le recouvrement corallien est d'autant plus long à se mettre en place par la suite. Shepherd et Warwick ont montré en 1992, que 16 espèces de poissons dont les *Chromis sp* étaient moins abondantes suite à l'extraction corallienne sur les zones concernées.

De même, les eaux usées, qu'elles soient d'origine industrielles ou domestiques représentent une source riche en ions phosphates, nitrates, en détergents et en sédiments potentiels. Autant de facteurs pouvant déstabiliser l'équilibre corallien (inhibition de la calcification par un excès en phosphate) et favoriser la mise en place d'espèces compétitrices telles que les algues benthiques qui vont alors affecter les processus de nutrition, de croissance et de survie des coraux, en bloquant la lumière notamment.

B. Conséquences sur les populations de coraux et de Demoiselles aux Maldives

1. Conséquences sur les coraux des Maldives

En 1998, près de 98% des coraux sont morts aux Maldives, en surface, et 50% sont morts en profondeurs. Cet évènement a eu des conséquences jusqu'à 50 m de profondeur. De grandes étendues récifales, notamment de platiers récifaux ont été touchées et les coraux, blanchis et morts furent brisés par l'action mécanique des vagues et la bio-érosion. Les programmes d'évaluation des coraux, mis en place suite à cet évènement, ont montré que la régénération des coraux et la récupération d'une telle diversité d'espèce était lente.

L'étude d'H. Zahir menée aux Maldives en 1998 et 1999, suite au blanchissement massif des coraux a tenté d'évaluer la situation dans plusieurs régions (Haa Dhaal, Male, Ari, Vaavu et Addu Gaaf Alif). Les récifs choisis sont volontairement des récifs pour lesquels des données antérieures sont disponibles afin de pouvoir établir des comparaisons. Il en est de même pour la localisation sur lesdits récifs, en l'occurrence généralement le sommet récifal. La méthode des transects est, ici encore, utilisée. Alors que les taux de recouvrement coralliens évalués avant l'épisode de blanchiment étaient de 37,4% (*Gan, Khoothoo, Bandos, Udhafushi, Kudhahaa, Rasfari, Embudu*) à 46,5% (*Vaavu, Thuvaru, Maduvvaree*) selon les sites; ils sont, en 1998, de 2,1% en moyenne (de 1 à 3,1% selon les atolls, figure 26). Les récifs autrefois recouverts de coraux branchus se sont donc retrouvés dominés par un substrat inerte ne portant qu'un faible pourcentage de matière corallienne vivante. Les coraux de type *Acropora, Pocillopora, Montipora* sont les plus touchés (Loch 2002, Rufin-Soler 2007 et Zahir 1998), alors que les *Porites* et *Pavona* bien qu'eux aussi touchés par une forte mortalité, semblent avoir mieux survécu. Par ailleurs, selon Edward et al. 2001, il en fut de même pour les coraux mis en place sur structures artificielles, visant à favoriser le développement des colonies coralliennes, qui avaient été installées entre 0,8 et 1,5 m de profondeur. Ainsi, 98% des coraux branchus mis en place sur des structures artificielles en 1990 sont morts en 1998 alors que la plupart des coraux massifs ont survécu.

En 1999, le taux de recouvrement corallien est en moyenne de 1,9% (variant entre 0,33 et 3,04% selon les atolls, figure 26). Le blanchiment des coraux a donc divisé par un facteur 20 le taux de recouvrement corallien dans les atolls évalués. L'évolution dans les 6 mois qui ont suivi a été variable selon les atolls. En effet, 3 des 5 sites évalués un an après ont montré un taux de recouvrement corallien plus bas qu'un an auparavant, juste après l'épisode de blanchiment. Les deux sites restants présentaient un taux de recouvrement corallien plus haut (figure 26).

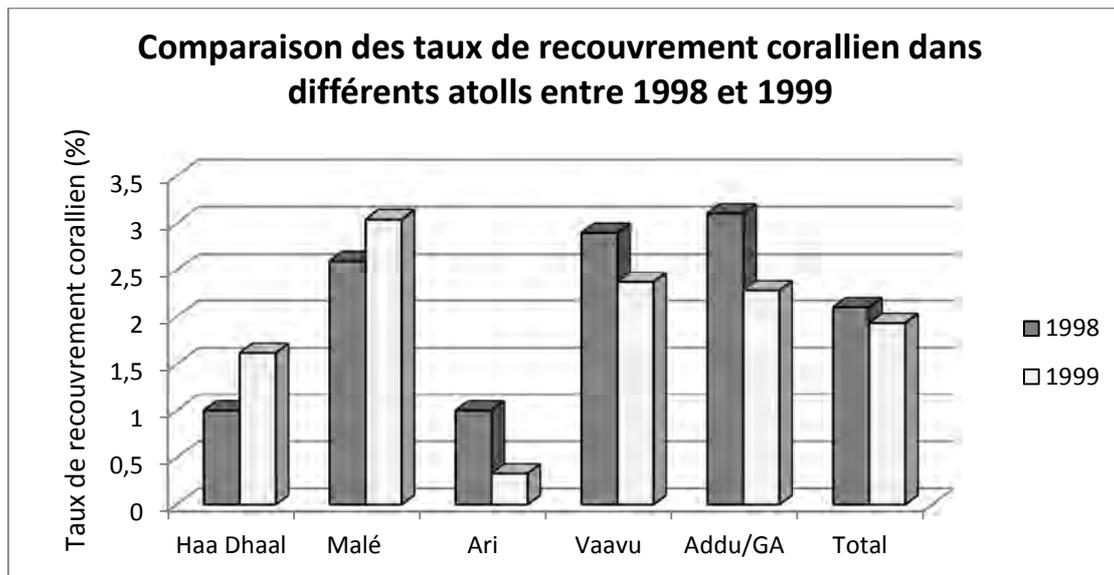


Figure 26 : Comparaison des taux de recouvrement corallien dans différents atolls des Maldives entre 1998 et 1999 (d'après Zahir, 1998)

Cependant, les chercheurs ont tout de même pu observer, en 1999 des signes de recolonisation et de recrutement, notamment par *Acropora*. Le processus de récupération, bien qu'encore peu efficace était donc déjà en place un an après. D'après Rajasuryia et Zahir (2000), les Maldives sont dotées d'un bon potentiel de récupération en comparaison avec le Sri Lanka, le Bangladesh et certaines régions de l'Inde par exemple.

En 2000 et 2001, Rufin-Soler et son équipe (2007) ont observé et décrit la physionomie des pentes récifales, sur plusieurs îles de différents atolls et à différentes profondeurs. Là encore, l'ampleur des dommages causés en 1998 est encore évidente mais des signes d'amélioration sont perçus. Par exemple, si la mortalité corallienne était encore très forte à *Aidhoo (Baa)*, *Galhu Falhu (Malé Nord)* *Kandhulhudhoo (Raa)* ou *Maamunagoo (Raa)*, un début de croissance corallienne est noté à *Kiki Reef (Malé Nord)* ou à *Gan (Seenu)*. Ils ont d'ailleurs mis en évidence que l'atoll de *Seenu* (également appelé *Addu*), le plus au Sud de l'archipel avait été particulièrement épargné par le phénomène de blanchiment de 1998 avec des zones où 100% des coraux étaient vivants en 2001 (figure 27).

Année	Atoll	Île	Profondeur	Physionomie
2000	Baa	Aidhoo	10-15 m	90 % morts
2000	Baa	Goidhoo	10-18 m	50 % morts
2000	Male' nord	Galhu Falhu	25 m	80-90 % morts
2000	Male' nord	Kiki reef		Début de croissance corallienne
2001	Baa	Dhigu Thila	20 m	80 % morts
2001	Raa	Kandhulhudhoo	20-25 m	90 % morts
2001	Raa	Maamunagoo	6 m	80-90 % morts
2001	Seenu	Gan		50 % morts – présence de nombreuses repousses
2001	Seenu	Kandu Huraa	4-30 m	Forte couverture corallienne vivante
2001	Seenu	Aboohuraa	20-40 m	100 % vivants
2001	Seenu	Nord-ouest du lagon	0-20 m	100 % vivants
2001	Seenu	Nord-ouest du lagon	20 m	Début de croissance corallienne

Figure 27 : Physionomie des récifs coralliens de différentes îles, dans différents atolls des Maldives en 2000 et 2001. (d'après Rufin-Solier, 2007)

Alors qu'en 1994, les récifs coralliens étudiés par Edwards (2001) et Schumacher (2005) se composaient à 95% de coraux branchus et à 5% de coraux massifs, la tendance s'est totalement inversée suite au blanchissement des coraux de 1998. En effet, en 1998 les coraux branchus ne représentaient plus que 3% des coraux totaux contre 97% de coraux massifs et le taux de recouvrement coralliens s'est vu divisé par 20. La répartition des espèces coralliennes a donc été totalement bouleversée. Le recrutement et l'installation de jeunes coraux qui s'en est suivie a principalement concerné les *Pavona* (*Agariciidae*) et dans une moindre mesure d'*Acropora* et *Pocillopora* (Schumacher 2005). Des coraux tubulaires de l'espèce *Tubastrea micranthus* ont également fait leur apparition (Loch 2002)

D'autres études ont été menées à plus long terme afin d'envisager l'évolution des coraux suite à un tel évènement (Loch 2004, Solandt et Wood, 2008). Le tableau suivant (figure 28) montre l'évolution des taux de recouvrement corallien sur différentes îles des Maldives entre 1997 et 2009. On note, pour les 4 îles pour lesquelles des données relevées avant l'évènement de blanchissement corallien sont disponibles, la forte chute du taux de recouvrement dans les mois ou l'année suivante. En 1999, si la situation est en voie d'amélioration sur certaines îles, d'autres telles que *Finney* voient leur taux de recouvrement corallien, encore diminuer. Cela est la conséquence à moyen terme du blanchissement. Ainsi la récupération se fait, sur chaque île, très progressivement. En 2004, soit 6 ans après l'épisode de blanchissement, aucune île ne semble avoir pu atteindre une récupération totale du taux de recouvrement.

	1997/1998 pré- blanchiment	1998	1999	2000	2002	2003	2004	2009
Site récifal	% recouvrement corallien							
Hondaafushi		1,6	0,5	0,9	1,7	3,1		39
Finney		0,7	0,1	0,3	1,4	2,5		19
Hirimaradhoo		0,7	0,3	0,4	1,1	1,1		7,5
Feydhoofinolhu		1,7	2,3	1,8	1,9			
Bandos	37,25	1,9	7,6	5	6,9			37
Udhafushi	38,9	1,3	1,5	2,1	2,9			19
Fesdhoo		3,3	3,8	9,9	22,1		27,2	59,4
Maayaafushi		0,6	0,9	1,5	2,7		4,8	23
Velidhoo		0,2	0,2	0,7	2,3		2,3	38
Ambaraa		1,2	0,9	3,2	2,9	4,8		25
Wattaru		2,8	2,4	2,7	3,7	5		21
Foththeyo		5	2,7	4,1	5	9,7		39
Gan	41,6	4	4,5	5	12,9		17	18
Villingili		4,3		9,2	13,2			58
Koodoo	27,8	1	2,3		6			

Figure 28 : Evolution du pourcentage de recouvrement corallien sur plusieurs îles des Maldives, entre 1997 et 2009 (d'après Zahir, 1998, Solandt et Wood, 2008 et Zahir et Quin, 2010)

D'après Loch, (2004), la vitesse de croissance aurait nettement augmenté en 2001 (+6,1 colonies/m² de récif/an) puis stagné en 2002 (+0,7 colonie/m² de récif/an). Cela corrobore les résultats regroupés dans le tableau figure 28. Si une amélioration nette des taux de recouvrement corallien est notable entre 2000 et 2002, ceux-ci semblent freiner entre 2002 et 2003. Cependant ceci n'a pas pu être relié à un évènement quelconque. Le recrutement des larves planula et donc le renouvellement des coraux et le développement du récif seraient soumis aux changements climatiques. De nouveaux évènements, peu marqués tels qu'un léger réchauffement des eaux de surface en 2003, ou le tsunami en 2004, ont également pu ralentir la vitesse de récupération des colonies coralliennes. De plus, face à des coraux affaiblis, les vagues et la bio-érosion finissent de détruire les colonies coralliennes. Les organismes brouteurs de coraux en retirent le CaCO₃ plus vite que le temps nécessaire à la colonie affaiblie pour se reformer.

Cependant, selon Lasagna (2008), le développement des coraux scléactinaires n'est pas menacé par les populations de coraux mous, d'algues ou d'éponges qui auraient pu prendre le pas sur des coraux en quantité moindre et à développement ralenti.

Le tsunami de 2004 est le second principal phénomène naturel ayant perturbé les récifs coralliens des Maldives. Ses dommages furent localisés surtout autour des îles habitées: effondrement de bâtiments détériorant les coraux, dépôt de sable, sédiments et gravats qui étouffent les coraux, etc... Suite à cet épisode, les taux de recouvrement corallien ont été évalués entre 4 et 12 % mais étaient encore en cours de récupération depuis 1998.

Des équipes australiennes et maldiviennes ont également évalué le statut de 124 récifs coralliens sur 7 atolls des Maldives au début de l'année 2005 (Zahir et Allison 2005). L'objectif était d'évaluer la nature et l'importance des effets du tsunami sur les récifs et d'observer d'éventuels changements géomorphologiques. Les dommages causés par le

tsunami sont considérés comme mineurs mais leur association avec le blanchissement des coraux de 1998, elle, est inquiétante. Dans les atolls de *Raa* et *Baa* par exemple, 22% des coraux étaient renversés, 17% présentaient des branches cassées et 52% des coraux étaient recouverts de sédiments empêchant un recrutement futur. Dans les atolls de Malé, *Meemu Vaavu* et *Vattaru*, des coraux ont également été arrachés, et de nombreux amas de gravats et de sable furent observés. Les atolls de *Thaa* et *Laamu* ont connu des dommages très limités (moins de 1% des coraux cassés). De même les dommages furent mineurs dans l'atoll d'*Ari* et de *Felidhe*. Ce qui inquiète les chercheurs est principalement la faible vitesse de récupération des coraux depuis 1998.

Cependant les derniers résultats sont plutôt positifs. En 2008, la couverture corallienne oscillait selon les îles entre 10 et 80%. Les coraux *Acropora* recommençaient à prendre le dessus et sur certaines îles, un rétablissement équivalent à la situation antérieure à 1998 aurait été atteint (Tamelander, 2008). De plus, il semblerait que certaines colonies coralliennes possèdent des capacités et des stratégies d'adaptation. Elles seraient capables de mettre en place une résistance au blanchissement et auraient de bonnes capacités de récupération (Rufin-Soler, 2007 et Zahir et Quin 2010). En effet, à de plus hautes températures, les coraux pourraient être capables de mettre en place de nouvelles associations symbiotiques avec des algues tolérant la chaleur. Par exemple, en 1998, des récifs survécurent au Kenya, au Panama et dans le Golfe Arabe, laissant penser qu'ils étaient associés à des zooxanthelles tolérantes à la chaleur. Il a été montré que ces colonies coralliennes contenaient plus de zooxanthelles de type D que de type C, non tolérant à la chaleur (Baker et al 2004 d'après Zahir et Quin, 2010). Il a été démontré que les coraux *Acropora millepora* étaient capables d'augmenter leur température maximale tolérable de 1 à 1,5°C par exemple, en passant du type d'algue C au type D. Cependant les conditions dans lesquelles les coraux peuvent changer de type d'algue est encore inconnu.

Si certains auteurs tels que Spalding (2002) auraient personnellement remarqué le déclin d'anémones et de coraux mous après 1998, en comparaison avec les coraux durs, peu d'études semblent s'être penchées sur le devenir des anémones de mer après 1998 et sur l'influence d'une augmentation de température des eaux de surface. D'après Saenz-Agudelo (2011), des anomalies hautes de température de surface de l'eau en Papouasie Nouvelle-Guinée furent responsables du blanchiment des anémones jusqu'à 6 m de profondeur et concernèrent 35% des anémones. Si la mortalité de ces anémones est restée modérée, leur taille fut largement diminuée.

2. Conséquences sur les poissons et les Demoiselles des Maldives

Les facteurs qui peuvent influencer la structure des communautés de poissons sont encore sujets à débat. L'approvisionnement en recrues et leur survie pendant les phases larvaires sont les facteurs-clés pour certains auteurs. Pour d'autres, il s'agit des facteurs influençant la phase post-installation tels que la compétition pour les ressources (habitat et alimentation), la prédation et les perturbations (Spalding et Jarvis 2002). Les coraux

représentent, comme nous l'avons vu précédemment, une nurserie, un lieu de ponte, d'éclosion et de recrutement pour de nombreuses espèces. L'habitat choisi par un poisson ou un groupe est caractérisé par un équilibre parfaitement adapté entre protection vis à vis des prédateurs et des sources d'alimentation. La structure de l'habitat a donc un rôle clé dans la mise en place des populations de poissons, le recrutement, la compétition et la prédation. Les changements climatiques et les modifications apportées au récif sont capables de bouleverser voire de faire disparaître ces lieux. Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, plusieurs événements naturels et climatiques ont eu pour conséquences, depuis 1998 de faire fortement baisser le taux de recouvrement corallien (divisé par 20), supprimant ainsi de nombreux lieux de vie des Demoiselles.

Si beaucoup d'études ont été publiées jusqu'alors sur l'effet du blanchiment sur les colonies coralliennes dans le monde, peu d'études concernent l'effet de ce même blanchiment corallien sur les populations de poissons. Cependant, comme évoqué dans la partie II, la densité en poissons récifaux est corrélée à la couverture corallienne vivante (Bell et Galzin 1984) et à la complexité topographique (Luckhurst et Luckhurst 1978). La distribution et l'abondance des poissons de récifs sont déterminées par la disponibilité d'un habitat adapté et des préférences d'habitat des larves qui s'installent. D'après Edwards (1992), la perte de ces deux éléments par un phénomène de blanchiment ou par extraction corallienne entraîne une diminution du nombre d'individus et d'espèces de poissons récifaux. Alors que la perte de la couverture corallienne vivante est une conséquence à court terme du blanchiment corallien, la perte de la complexité topographique en est plutôt un effet à long terme. Nous allons par la suite distinguer les effets à court et long terme du blanchiment corallien sur les populations de poissons.

a) Les effets à court terme

L'augmentation des températures, du pH, des courants, affecte les poissons de récifs sur leurs **performances individuelles**, et leur **dynamiques de recrutement**. En effet, l'augmentation de température de l'eau perturbe aussi la physiologie des poissons et leur comportement, surtout pendant la phase larvaire. Elle favorise ainsi, la survie des larves mais cela peut avoir des effets négatifs sur la reproduction : le recrutement sera encore plus imprévisible, avec plus de recrutements de qualité mais aussi plus d'échecs (Munday et Jones 2008).

Par ailleurs, le premier effet du blanchiment est le **changement dans la composition des communautés** de poisson récifaux et la **perte de diversité**. Les poissons dépendants des coraux comme les *Pomacentridae* (Demoiselles) ou les *Chaetodonidae* en souffrent évidemment plus rapidement et leur abondance décline (Munday et Jones 2008). Les coraux habituellement privilégiés par bon nombre de Demoiselles comme lieux de vie, sont, comme nous l'avons évoqué dans la partie III. C., des coraux branchus. Il peut s'agir des coraux *Acropora* pour les adultes, des coraux *Pocillopora* pour les recrues et juvéniles et des coraux

Montipora parfois utilisés la nuit. Ce sont précisément les espèces les plus touchées par le blanchissement. Alors que les coraux branchus représentaient 95% des colonies coralliennes, ils ne représentent plus que 3% des coraux après 1998. Il a été montré que les coraux les plus touchés étaient les *Acropora*, les *Pocillopora*, et les *Montipora*, ceux-là même privilégiés par plusieurs espèces de Demoiselles (*Dascyllus* notamment).

Sur la Grande Barrière de corail australienne, en 1998, le même processus qu'aux Maldives a eu lieu suite à El Niño à savoir un blanchiment des coraux et une diminution du taux de recouvrement en coraux vivants. Des évaluations de la distribution des adultes et du recrutement de *Pomacentridae* en 1993-1995 et 1999 y ont été faites. Elles ont montré un **faible recrutement** des poissons associés au corail, sur les sites blanchis, modifiant la diversité des espèces et la structure d'assemblages des recrues. Par exemple, en 1999, les recrues *Chromis viridis* sont absentes des sites évalués, parallèlement à la disparition de nombreuses têtes coralliennes *Acropora*. En comparaison avec 1993-1995, les **densités d'adultes** qui n'entretiennent pas de relation étroite avec les coraux tels que *Pomacentrus wardii*, *Pomacentrus moluccensis*, et *Chrysiptera rollandi* en 1999 **ont baissé** sur les sites blanchis mais pas sur les sites vivants (Booth et Beretta 2002). Cela suggère les effets délétères d'une température de surface supérieure à la normale sur l'assemblage des demoiselles au travers des changements engendrés sur la couverture corallienne vivante.

Cependant, la réponse des populations de poissons habitant le récif dépend de l'importance de la dégradation, de la couverture corallienne initiale, et de l'importance de la relation entre le poisson et le corail. En effet, d'après Garpe (2006), Syms, en 1998 a montré que si le taux de recouvrement corallien diminue de 20% il n'y a pas de conséquence sur les poissons. En revanche, s'il diminue de 40%, la structure des associations de poissons se trouve perturbée et modifiée. De même, Booth et Beretta (2002) ont souligné, dans leur étude sur la Grande Barrière de corail, que s'il n'y avait pas de relation significative entre la couverture corallienne et la densité des *Pomacentridae* avant le blanchiment corallien, celle-ci était évidente suite au blanchiment. Les effets de la couverture corallienne ne sont visibles que quand celle-ci est très basse. Les modifications opérées dans un premier temps sont parfois subtiles (Riegl 2002). Malgré des changements massifs concernant la couverture benthique, les changements concernant la totalité des structures des communautés de poissons sont limités dans les deux années qui suivent le blanchiment (Riegl 2002 et Spalding et Jarvis 2002). Par ailleurs, il est parfois difficile de faire la part des choses entre ce qui est imputable à la variabilité spatiale et temporelle naturelle et ce qui est imputable à un évènement particulier. En revanche des changements significatifs sont observés dans ce laps de temps pour un certain nombre d'espèces, généralement dépendantes des coraux comme habitat ou source d'alimentation et donc spécialisées (Spalding et Jarvis 2002, Munday 2004). C'est le cas par exemple des *Chaetodonidae*, *Gobiidae* et de quelques *Pomacentridae*. Certaines espèces spécialisées sont même menacées d'extinction dans certaines régions du globe. En effet, le déclin de l'abondance en corail mène à un déclin d'abondance des poissons habitants obligatoires des coraux, d'autant plus marqué que les populations initiales des espèces touchées sont relativement réduites, comparées à des populations de poissons généralistes (Munday 2004). A l'heure actuelle, il n'y a pas d'extinction totale de poissons récifaux

rapportée même si le statut de certaines espèces est considéré comme critique (*Azurina eupalama* ou Demoiselle des Galapagos par exemple). Dans certaines localités, des espèces de poissons spécialistes se sont éteintes (ex : *Gobiodon* en Papouasie Nouvelle Guinée) mais on ne peut pas parler d'extinction globale de l'espèce puisqu'ils ont été retrouvés sur d'autres régions du globe.

En ce qui concerne les anémones et les poissons d'anémones, il semblerait que les conséquences du blanchiment des anémones, ses effets démographiques sur les espèces de poissons qui y sont associées, leur recrutement, leur survie et leur reproduction soient peu connus (Saenz-Agudelo, 2011). Il a tout de même été mis en évidence une baisse de la production d'œufs par les poissons d'anémones, ainsi qu'une baisse du taux de recrutement (Saenz-Agudelo, 2011).

b) L'influence du comportement alimentaire sur la réponse des poissons à la dégradation corallienne

La réponse des poissons au blanchiment dépend notamment de leur régime alimentaire. Le substrat généralement bouleversé par les phénomènes de blanchiment est un facteur influençant l'effet du blanchiment. En effet, une fois morts, les coraux sont envahis et recouverts par un gazon algal. Puis, au fil du temps, les coraux sont érodés et réduits en gravats. Ainsi les poissons herbivores sont beaucoup plus abondants suite au blanchiment (couverture des coraux par un gazon algal) mais vont eux aussi diminuer au fil des années, parallèlement à l'érosion des habitats.

L'établissement de groupes fonctionnels de poissons, en fonction de leur régime alimentaire et de leur habitat par exemple, permet de distinguer les réponses des populations de poissons face au blanchiment corallien. Selon Riegl 2002 leurs réponses sont en fait le reflet du changement de substrat, d'une structure de corail vivant avec une faune invertébrée abondante, à une structure de corail mort avec des algues en grandes quantités.

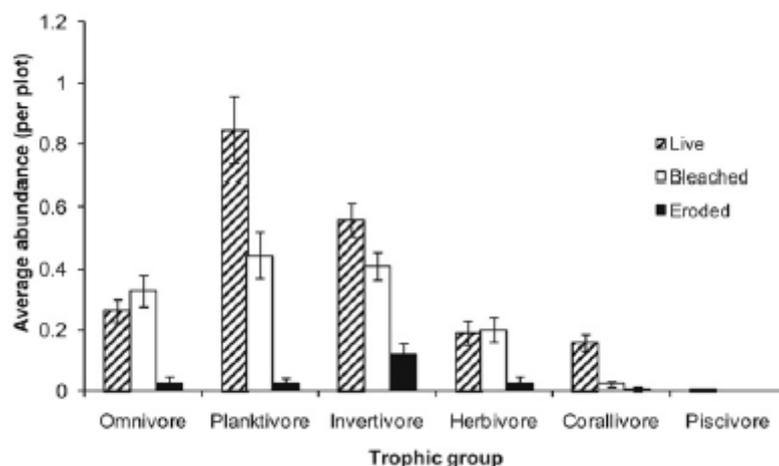


Figure 29 : Evolution de l'abondance moyenne des poissons de plusieurs groupes trophiques sur coraux vivants, blanchis, ou érodés (d'après Yahia 2011)

Ce graphique (figure 29) étudie la réponse des différents groupes trophiques observés par Yahia (2011) suite au blanchiment corallien.

Seuls les omnivores et les herbivores seraient plus abondants sur des coraux blanchis que sur des coraux sains. Les demoiselles qui pourraient donc être concernées par une augmentation de leur abondance suite au blanchiment corallien sont *Abudefduf* et les poissons clown (omnivores), et *Stegastes*, *Plectroglyphidodon lacrymatus* et *Chrysiptera* (herbivores). Les autres groupes trophiques (planctivores, invertivores, corallivores et piscivores) sont tous moins abondants suite au blanchiment. En revanche, lorsque les coraux sont érodés, quel que soit le groupe trophique considéré, une nette diminution de l'abondance des poissons est relevée.

Les corallivores obligatoires tels que *Plectroglyphidodon johnstonianus* (seule demoiselle corallivore obligatoire recensée aux Maldives) ou facultatifs sont en fait, dans un premier temps, plus abondants à la mort du corail (Garpe 2006, Cole et Pratchett 2009). En revanche, lorsque celui-ci commence à s'éroder, les corallivores déclinent peu à peu jusqu'à, parfois, disparaître complètement (Garpe 2006, Cole et Pratchett 2009, Spalding et Jarvis 2002).

Si les corallivores sont toujours présents quand les coraux meurent, c'est parce qu'au cours de leur blanchiment, les coraux produisent un mucus, induit par le stress, hautement calorifique (Cole et Pratchett, 2009). L'alimentation accrue au début du blanchiment à cause de cette production de mucus est d'ailleurs un facteur d'exacerbation de la dégradation des coraux. Cependant, après quelques jours, une fois les coraux complètement blanchis, les corallivores deviennent moins abondants sur les coraux blanchis que sur les coraux sains. Cela laisse supposer que l'effet de la structure de l'habitat n'est pas non plus suffisant par rapport à l'alimentation pour ce groupe trophique. Les coraux blanchis sont, après quelques jours, considérés comme des gravats (Yahia 2011). Tout ceci reste cependant à nuancer car la réponse de chaque espèce corallivore dépend également de son degré de spécialisation.

De même, comme évoqué précédemment, les Herbivores territoriaux (*Stegastes*, *Chrysiptera*, *Plectroglyphidodon lacrymatus*) augmentent à la mort des coraux jusqu'à être deux fois plus nombreux en raison de la mise en place d'une couverture algale sur les coraux puis disparaissent quand les coraux sont érodés (Garpe 2006, Riegl 2002).

Par ailleurs, dans les études mettant en jeu les réponses des poissons de plusieurs catégories trophiques par rapport au blanchiment et à l'érosion corallienne, il a été mis en évidence que des espèces de *Pomacentridae* (demoiselles) telles que *Plectroglyphidodon dickii*, *Plectroglyphidodon johnstonianus*, *Pomacentrus lacrymatus*, *Pomacentrus mollucensis*, *Dascyllus carneus*, *Pomacentrus caeruleus* faisaient partie des espèces les plus sensibles aux dégradations coralliennes (Garpe 2006, Spalding et Jarvis 2002).

Ainsi, si à court terme toutes les catégories trophiques ne semblent pas menacées par le blanchiment corallien, c'est principalement à long terme que des conséquences néfastes sur l'abondance des populations de poissons peuvent être mises en lumière. En effet, au travers des différentes études, il ressort qu'au-delà de la mort du corail c'est surtout son érosion qui influence les populations de poisson. C'est donc surtout la complexité de l'habitat qui joue un rôle majeur.

c) Les effets à long terme

Il faut rester prudent quant aux résultats obtenus pour des études menées à court terme (Spalding et Jarvis 2002, Garpe 2006, Yahia 2011 et Belwood 2006).

En effet, Garpe (2006) a mis en évidence d'importantes différences entre les observations relevées 6 mois et 6 ans après le blanchiment corallien de 1998 sur un récif de Tanzanie (*Tutia reef*). Ainsi, 6 mois après le blanchiment corallien, l'abondance et la richesse taxonomique des poissons ont augmenté sur l'un des sites étudiés mais pas sur l'autre. En revanche, 6 ans après le blanchiment corallien, l'abondance et la richesse taxonomique ont diminué sur les 2 sites étudiés. Il faut donc suivre les populations de poissons à long terme pour pouvoir tirer des conclusions concernant l'effet d'un évènement comme El Niño.

En effet, comme nous l'avons expliqué précédemment, suite à leur blanchiment, les coraux se retrouvent couverts de gazon algal, ce qui empêche le recrutement de nouveaux coraux. La complexité structurale des colonies reste préservée pendant plusieurs mois voire années puis disparaît petit à petit du fait de l'érosion naturelle. Les coraux finissent en gravats et laissent place à des macro-algues qui empêchent le recrutement de nouveaux coraux. Cependant des coraux morts peuvent encore abriter d'importantes populations de poissons tant que la complexité structurale est préservée. Mais c'est l'absence de croissance et de recrutement qui entraîne l'érosion du corail mort et la perte de cette complexité structurale. Ceci a des effets préjudiciables sur toute la communauté de poissons. Ainsi les effets à long terme pour les populations de poissons sont plus dramatiques qu'à court terme.

Par exemple, dans son étude, Garpe (2006) a comparé l'évolution de colonies coralliennes en Tanzanie entre 1997 et 2004. Sur 32 colonies coralliennes présentes en 1997, 28 sont mortes en 1998. Les 4 colonies restantes possédaient un taux de recouvrement en corail vivant de 28%. Quelques mois seulement après le blanchiment, le relief des colonies mortes était encore de 9,9 à 14,2cm. En 2004, ces colonies ont évolué : les colonies déjà mortes en 1998 s'étaient érodées et ne présentaient plus qu'un relief compris entre 3,3 et 3,6 cm. Les 4 colonies encore vivantes en 1998, quant à elles, sont mortes mais pas encore érodées. Il y a donc une dégradation progressive des colonies coralliennes suite au blanchiment. Certaines colonies qui pouvaient encore abriter et alimenter des poissons immédiatement après le blanchiment ne le peuvent plus plusieurs années après. Les modifications de l'assemblage des populations de poissons était les mêmes en 2004, dans les 4 zones qui se sont dégradées lentement, qu'en 1998, dans les 28 zones qui se sont dégradées rapidement. Les effets du blanchiment des coraux persistent donc à long terme. Ainsi 6 ans après le blanchiment et la perte de complexité engendrée, l'abondance des poissons habitants de coraux a été réduite à néant dans les zones érodées et toutes les espèces ont diminué, de même que l'abondance totale et la richesse d'espèces, atteignant des valeurs bien inférieures aux valeurs de référence de 1997.

Certains auteurs ont tenté de reproduire ce phénomène artificiellement en transplantant des coraux blanchis, vivants et érodés sur une zone sableuse. En 24 h, les deux premières sortes de coraux sont colonisées par des poissons : une augmentation de l'abondance des

poissons et de leur diversité est observée et peu de différences sont à noter entre les deux types de coraux implantés. En revanche le corail érodé présente une abondance et une diversité en poissons bien moindre. **Ainsi la structure physique et la complexité de l'habitat ont un effet sur l'assemblage des poissons. Cependant, les changements de santé n'affectant pas la structure du corail, tel que le blanchiment, n'ont pas forcément, quant à eux, d'effet immédiat. A long terme, la mortalité en masse des coraux et leur érosion affectent donc l'abondance des poissons et leur richesse taxonomique** (Garpe, 2006).

D'autre part, certains poissons sont fortement associés aux coraux et leur choix d'habitat est déterminé à l'installation: ces poissons sont fortement affectés par les perturbations de leur habitat. Au départ El Niño a eu des effets mineurs sur les poissons sauf sur la réduction de spécialistes du corail et le rapide déclin de l'abondance des corallivores. A long terme, ses effets sont plus généralisés. En effet, une étude a pu mettre en évidence qu'à long terme, certaines demoiselles faisaient partie des espèces les plus touchées par les dégradations coralliennes et des moins résistantes aux perturbations. Entre 1992 et 2004 l'espèce la plus touchée sur la Grande Barrière de corail australienne est *Pomacentrus moluccensis* dont l'abondance a diminué de 83%. En revanche une espèce de demoiselle peu spécifique comme *Neopomacentrus bankieri* a vu son abondance augmenter de 138% (Belwood 2006). Les communautés pré-blanchiment dominées par plusieurs espèces habitantes des coraux ou associées. (*P. moluccensis*, *gobiodon*, *paragobiodon*) et peu d'herbivores ont laissé place aux communautés post-blanchiment dominées par de très abondants planctivores à habitats généralistes tels que *N. bankieri* qui pourraient être capables de supporter un blanchiment futur.

Il convient également, pour juger de l'effet à long terme du blanchiment corallien, de tenir compte de l'espérance de vie des espèces considérées. En effet, la plupart des poissons inclus dans les recensements vivent 10 à 20 ans. Ainsi, pour les petites espèces avec de forts taux de turnover, on peut distinguer les variations interannuelles et les réponses au blanchiment. En étudiant ces espèces, l'effet de stock des espèces à longue espérance de vie est supprimé. Il est alors possible de mettre en lumière les échecs de recrutement et les déclin habituellement masqués par la présence d'individus à longue espérance de vie. La persistance des individus observée dans certaines études n'est en fait que la conséquence de l'adaptation de ces espèces qui changent d'habitat ou utilisent des réserves. Mais lorsqu'on ne considère que des espèces à la longévité maximale d'un an, on souligne donc l'effet du blanchiment sur la vie entière de l'espèce (installation, recrutement, juvénile, adulte) (Belwood 2006). Ainsi, si une espèce à longévité de quelques mois va mettre 3 ans à se réorganiser on peut imaginer, qu'une espèce à longévité de 5 à 20 ans va mettre plusieurs décennies à se réorganiser. L'effet complet du blanchiment de 1998 sur ces espèces à longue espérance de vie n'a donc probablement pas encore délivré toutes conséquences. (Belwood 2006). Et ce, d'autant plus que la récupération des populations de poisson dépend directement de la récupération des coraux, elle-même soumise aux aléas naturels.

Peu d'études ont donc cherché à évaluer l'état et l'évolution des populations de demoiselles aux Maldives. Les seules observations faisant état du devenir des populations de poissons aux Maldives concernent l'évolution des poissons toutes espèces confondues ou se concentrent sur les espèces les plus fortement associés aux récifs (*Chaetodon* par exemple). L'abondance et la richesse d'espèce des *Chaetodonidae* sont directement corrélées à la couverture corallienne et les deux atolls (*Ari et Addu*) qui ont la plus large couverture corallienne, ont le plus de poissons (Zahir, 2010). Globalement une diminution de l'abondance et de la richesse d'espèces de tous poissons confondus est rapportée. Une faible abondance en prédateurs et une forte abondance en herbivores est notée en 2009, comme c'est le cas dans d'autres régions du monde. La synthèse des informations concernant l'état des récifs coralliens et des populations de poissons de l'archipel ainsi que la réponse des espèces de demoiselles au blanchiment corallien sur d'autres régions du globe permettent d'extrapoler et de supposer une évolution et un devenir similaire à ce qui a pu être observé sur la Grande Barrière de corail australienne, en Tanzanie ou en Papouasie. A savoir que, les différentes études tendent à montrer que les espèces les plus étroitement associées aux récifs coralliens, qu'il s'agisse de corallivores ou d'espèces habitantes strictes des colonies coralliennes, subissent les conséquences à court et surtout à long terme, du réchauffement climatique, des phénomènes El Niño et du blanchiment corallien. Plusieurs espèces de demoiselles font partie des espèces de poissons les plus sensibles aux dégradations coralliennes, notamment, *Plectroglyphidodon johnstonianus*, corallivore obligatoire. De même, les espèces qui, comme *Chromis viridis* sont hautement dépendantes de l'utilisation d'un habitat adapté au moment du recrutement et de l'installation sont plus fortement touchées. On peut fortement supposer que, comme partout, leur abondance et leur diversité a diminué. Enfin, leur statut dépend aussi de la récupération des coraux au fil du temps.

Rares sont également les études traitant de l'influence de l'extraction corallienne sur les poissons. Celle de Dawson et Warwick (1992) a mis en évidence l'effet de l'extraction corallienne aux Maldives. Seize espèces dont les *Chromis* se sont avérées moins abondantes. Cela touche les planctivores, les herbivores et les omnivores. Les espèces les plus touchées sont celles qui nécessitent un habitat complexe. Comme nous l'avons évoqué à plusieurs reprises, la diminution de la couverture en corail vivant a pour conséquence une diminution de l'abondance et de la diversité des poissons (Bell et Galzin 84). Il en est de même pour la perte de la diversité topographique (Luckhurst 1978). Cependant, globalement, l'effet des extractions coralliennes sur les populations de poissons est bien moindre en comparaison avec les effets du réchauffement climatique ou de phénomènes type El Niño.

C. Solutions envisagées et résultats obtenus

1. Enjeux économiques

Les Maldives sont un pays entièrement construit sur des récifs coralliens et sont considérées comme le pays le plus dépendant des écosystèmes coralliens au monde. Les coraux sont essentiels, aux Maldives, notamment pour le tourisme et la pêche côtière. Le marché de la pêche a continué de progresser malgré les dégradations des récifs observées depuis 1998, et malgré une diminution des prises en raison du déséquilibre de l'écosystème en 1999. Ceci s'explique par le fait que la principale cible de la pêche aux Maldives est le thon, une espèce pélagique.

Le tourisme fut également affecté par les événements naturels survenus jusqu'à ce jour (El Niño, tsunami, réchauffement climatique). En effet, les Maldives sont une destination phare pour les plongeurs du monde entier. Les opérateurs touristiques ont vu cette catégorie de touristes fortement diminuer dans les années qui ont suivi les événements marquants comme El Niño ou le tsunami de 2004. Cependant, ces pertes ont pu être compensées par le développement d'une autre catégorie de touristes et le travail effectué pour attirer un nouveau type de clientèle : lune de miel, notamment.

La valeur des récifs coralliens des Maldives est estimée entre 100 000 et 600 000 \$/km²/an. Le coût estimé de la mise en place d'aires marines protégées n'est que de 775\$ /km²/an. En revanche, le coût de l'installation de digues de béton autour de Malé, la capitale, suite aux dégradations naturelles fut de 10 millions \$/km² (I.C.C.S., 2006).

La préservation des récifs coralliens et de la faune qui les peuple est donc clairement primordiale pour l'économie du pays. Plusieurs programmes d'évaluation des récifs sont mis en place afin d'établir une surveillance régulière, notamment par le « Marine Research Center », institut de recherche des Maldives dépendant du gouvernement. Des mesures sont également prises afin de protéger au maximum les récifs et de faire face aux dégradations : implantation de coraux artificiels, établissements d'aires marines protégées, législations sur la pêche etc...

2. Récifs artificiels et transplantations

La création de récifs artificiels consiste à insérer, dans une zone où l'écosystème corallien a été dégradé, par exemple, un substrat adapté à une recolonisation corallienne rapide. C'est une pratique couramment utilisée aux Maldives (*Banyan Tree Global Foundation*). Il peut s'agir de blocs de calcaire, de modules de béton ou de céramique, des structures métalliques maillées porteuses de brucite ou d'aragonite. Ils permettent notamment de rétablir rapidement une complexité topographique et un substrat stable pour l'installation de nouveaux coraux, mais aussi de réduire la forte pression exercée par les plongeurs sur les sites naturels les plus fréquentés. Elles peuvent également être le lieu de transplantation de coraux. Les récifs artificiels permettent la mise en place de coraux dont la diversité est comparable à ce qui est observé en milieu naturel (S. Clarck, 2000). De plus, il s'agit de lieux

particulièrement attrayants pour les poissons et qui se trouvent donc rapidement peuplés par une certaine diversité de poissons.

Cependant, l'effet du blanchiment sur les coraux de récifs artificiels a été étudié entre 1990 et 1994 (S. Clark, 2000). La réponse au blanchiment fut la même à savoir une mortalité partielle à totale touchant principalement des espèces branchues alors que les coraux massifs se sont rétablis rapidement. Les coraux de récifs artificiels ne sont donc pas des coraux plus résistants au blanchiment mais permettent de relancer le développement des coraux dégradés et de repeupler les récifs détruits.

Cette technique est particulièrement utilisée aux Maldives puisqu'elle permet de rétablir plus rapidement des récifs coralliens attrayants pour les plongeurs et les touristes. De plus, comme évoqué précédemment, ce système permet de diversifier les sites de plongée, notamment pour protéger les sites naturels les plus riches et les plus visités.

La transplantation de coraux a pour but de favoriser le rétablissement des coraux par l'intégration de coraux sains sur une zone dégradée et de rétablir les espèces appauvries. Elle consiste en un prélèvement minimal de coraux en zone donneuse saine à partir desquels des transplants sont obtenus et mis en place en zone dégradée. Plusieurs options sont envisageables avec la possibilité d'une culture voire d'une nurserie des coraux en dehors du récif puis d'une transplantation sur site dégradé. La technique la moins coûteuse reste la transplantation directe d'une colonie prélevée d'un site sain, sur un site dégradé. Plusieurs technique d'attaches sur le nouveau récif sont possibles (époxy, ciment, fils, auto-adhésion) et dépendent du substrat disponible, de la taille des transplants et de l'exposition du lieu aux courants et aux vagues. Ces transplantations permettraient de faire face aux limites du recrutement naturel des coraux et à leur grande variabilité d'année en année.

Cependant l'efficacité de la transplantation est encore sujette à débat puisque certains auteurs pensent qu'elle ne peut être utilisée qu'en dernier ressort sur une zone où le recrutement ne se fait plus naturellement. Grimsditch (2006) et Adger (2005), pensent qu'il s'agit d'une technique coûteuse qui ne peut être efficace à long terme et à grande échelle puisqu'elle ne permet que de combler artificiellement les dégâts causés par des dégradations localisées. De plus les réponses aux transplantations coralliennes sont fortement dépendantes du site de transplantation, de leur profondeur et des conditions environnantes (qualité de l'eau, luminosité, stabilité du substrat).

3. Aires marines protégées

Les aires marines protégées (AMP) sont les moyens de protection des récifs coralliens et de développement de résilience des écosystèmes les plus développés dans le monde. Elles permettent en effet de limiter les effets anthropogéniques pouvant perturber les récifs: pollution, dommages causés par les bateaux et les plongeurs, sédimentation, surpêche et pêche destructrice. C'est la diminution de ces sources directes de stress qui contribuent à développer la résilience des coraux contre le blanchiment. La bonne santé des coraux et de leurs larves, sont essentielles pour leur rétablissement suite à des dégradations (I.C.C.S 2006 et Grimsditch 2006).

Bien qu'en 1998, le blanchiment corallien se soit étendu à de larges zones (98% des coraux aux Maldives), il laisse, lors d'évènements mineurs, des zones entières de coraux en bonne santé. La protection et le suivi de ces zones de persistance des coraux sont particulièrement intéressants puisqu'elles sont un élément clé de la résilience au blanchiment corallien. Dans l'idéal, une AMP, devrait contenir de grandes et résistantes colonies coralliennes, associant des espèces à croissance lente et rapide, mais aussi inclure un large éventail de structures capables de fournir des lieux adaptés aux différentes étapes de vie des poissons. Plusieurs facteurs devraient être régulièrement contrôlés : couverture corallienne, exposition des coraux à marée basse, températures de surface, force des courants, turbidité de l'eau, mouvement des poissons, tourisme etc... De plus ces aires sont généralement protégées des perturbations anthropiques soit en interdisant toute activité d'extraction (pêche, extraction corallienne, plongée, bateau), soit en limitant les activités humaines et en les encadrant de façon à respecter au maximum lieu.

Aux Maldives, 32 AMP sont déclarées par le traité environnemental des Maldives et administrées par le « Ministry of home affairs, housing and environment ». Les 15 premiers sites furent déclarés en 1995 puis 10 autres sites en 1999, un site en 2004, 3 sites en 2006 et enfin 3 sites en 2009. Toutes ces aires correspondent à des sites importants pour le tourisme. La législation y interdit l'ancrage des bateaux sauf en cas d'urgence, l'extraction des coraux et du sable, le dépôt d'ordures, le retrait d'un quelconque élément naturel ou créature vivante, la pêche à l'exception de la pêche avec appât vivant et toute autre activité qui pourrait endommager l'aire marine protégée ou la vie marine qui y est associée. Il s'agit donc de lieux de sûreté permettant de maintenir la biodiversité

Cependant, aux Maldives, malgré l'implication de plus en plus forte du gouvernement, la gestion des AMP ne fait pas figure de modèle. Le manque de moyens financiers et humains limite la prise en charge et la surveillance de ces zones. Il s'agit généralement de petits sites sur lesquels aucune évaluation spécifique de la biodiversité n'est réalisée sauf pour quelques espèces (requins, raies). Ce n'est que depuis 1998 que, pour quelques récifs, un plan de surveillance a été mis en place. Depuis septembre 2003, de nouveaux projets de surveillance des récifs ont été établis sur 3 nouvelles îles. Mais cela reste minime pour les 32 AMP des Maldives qui ne sont pas activement gérées. La contrainte majeure aux Maldives est le fait que les informations qui permettent de suivre à long terme l'évolution des paramètres environnementaux et de la biodiversité ne sont pas stockées.

Les autorités savent que des efforts sont encore attendus afin de s'assurer du bon fonctionnement de ces AMP. Une coopération entre le gouvernement, les agences internationales, les opérateurs touristiques de même que la participation et le soutien des communautés locales semblent être la clé du succès (Zahir, 2005)

4. Autres législations mises en place

Plusieurs entités du gouvernement sont impliquées dans la gestion des ressources coralliennes :

- Marine Research Centre of the Ministry of Fisheries, Agriculture and Marine Resources
- The Environment Section of the Ministry of Home Affairs, Housing and Environment
- Ministry of Construction and Public Works
- Maldives Water and Sanitation Authority
- Ministry of Tourism

Elles ont contribué notamment à mettre en place une gestion contrôlée des pêches. Le gouvernement Maldivien souhaite favoriser les pêcheries durables. Une restriction du matériel de pêche autorisé, des taxes sur les permis de pêche, des contrôles des prises sont imposés sur certains sites. D'autre part des zones ont été interdites à la pêche. L'objectif actuel est de limiter la surpêche, diversifier la pêche au thon mais aussi développer des appâts artificiels ou des cultures d'appâts afin d'éviter la pêche aux appâts dans les récifs. Un meilleur monitoring et une meilleure analyse des données de la pêche sont attendus. La loi sur les pêcheries des Maldives et le traité de protection et préservation environnementale sont en place depuis 1987 et 1993, respectivement.

Par ailleurs, une liste des espèces marines protégées a également été établie. Elle concerne, les tortues marines, les coraux noirs, les tritons géants, les requins baleines, les poissons Napoléon, les dauphins, les baleines, les homards, les bénitiers géants.

Enfin, les régulations spécifiques quant à l'extraction corallienne ont été introduites en 1992.

CONCLUSION

Comme nous avons pu le mettre en évidence tout au long de ce travail, les récifs coralliens jouent un rôle primordial dans le cycle biologique des poissons récifaux et tout au long de leur vie, notamment dans les phases les plus critiques. Les récifs coralliens peuvent offrir un lieu à l'abri des prédateurs pour se reproduire et pondre. L'abondance, la bonne santé, la complexité et la diversité des coraux peuvent déterminer le nombre d'œufs arrivant à éclosion mais aussi le recrutement et l'installation des stades les plus vulnérables. La richesse trophique des récifs ainsi que la complexité structurale qui les caractérisent sont autant de facteurs qui font d'eux des lieux de vie adaptés à de nombreuses espèces de poissons.

A chaque type de récif et portion de récif correspondent, une morphologie, des conditions environnementales (température, courants, luminosité, oxygénation), une diversité des espèces coralliennes et des conditions trophiques (recouvrement algal, faune, plancton) qui définissent un cadre adapté à la vie et à la survie d'espèces données, ou de différents stades de vie. Les caractéristiques du milieu corallien sont déterminantes pour la richesse et la diversité des populations de poissons mais aussi pour la dynamique de leurs populations. C'est le cas pour les espèces de poissons les plus étroitement liées aux récifs (*Chaetodonidae*, *Gobidae*, *Pomacentridae*...). Les Demoiselles, qu'elles vivent à la surface du récif ou autour des constructions récifales, ont un habitat en rapport avec les formations coralliennes. Certaines d'entre elles sont même qualifiées d'habitantes des récifs, mettant ainsi en avant la très étroite relation qui les lie. Par exemple, la taille, la structure branchue, la localisation d'une colonie corallienne peuvent déterminer si une colonie corallienne est adaptée ou non à une espèce donnée de Demoiselle. De plus, l'alimentation des Demoiselles, quel que soit leur régime alimentaire (omnivores, herbivores, zooplanctonophages, corallivores facultatifs ou obligatoires) est abondante dans les récifs. On comprend alors toute l'importance que peut avoir le récif dans la régulation des populations et le maintien d'un équilibre indispensable à l'harmonie des populations de Demoiselles.

Les Maldives et leurs 4500 km² de récifs sont une région du globe où les récifs coralliens sont des plus riches, tant en coraux qu'en poissons. Les Demoiselles sont une des familles les plus importantes de l'archipel. Bon nombre des Demoiselles observées aux Maldives dépendent étroitement des récifs, qu'il s'agisse de *Dacysyllus aruanus* nécessitant un habitat complexe qu'il défend activement, de *Plectroglyphidodon johnstonianus*, corallivore obligatoire, ou encore de *Chromis viridis* pour qui la disponibilité d'un habitat adapté et de qualité est indispensable pendant les phases de recrutement et d'installation.

Plusieurs phénomènes, naturels ou du fait de l'homme, ont été ou sont responsables de la dégradation des récifs coralliens. Les principales menaces qui pèsent à ce jour sur les récifs coralliens des Maldives, et donc directement ou indirectement sur les Demoiselles qui peuplent l'archipel, sont : le réchauffement climatique, les phénomènes El Niño, les tsunamis, l'extraction corallienne et la surpêche. Le réchauffement climatique associé au phénomène El Niño est considéré comme le plus destructeur et le plus néfaste à ce jour. On retiendra principalement aux Maldives le phénomène El Niño de 1998 et le tsunami de 2004 comme faits marquants et de grande importance.

En effet, 98% des coraux de l'archipel furent détruits en 1998 ayant des conséquences à court et long terme sur les Demoiselles. Du fait de la mort des coraux par blanchiment puis de leur érosion après plusieurs années, le recrutement, l'abondance et la richesse de nombreuses espèces des poissons ont diminué ; les plus touchés étant les poissons fortement associés aux récifs, comme les Demoiselles. Seuls les herbivores semblent avoir tiré profit de ce type de dégradations suite au recouvrement algal des coraux morts. Il en ressort que les conséquences de ce type de phénomènes se révèlent persistantes à long terme et que la récupération des coraux et donc des populations ichthyologiques, dépendent de la capacité des coraux à se développer à nouveau. Ceci est soumis aux aléas climatiques pouvant survenir une nouvelle fois avant un rétablissement complet de l'écosystème.

Les moyens mis en œuvres aux Maldives pour protéger au maximum cet écosystème tels que les récifs artificiels, les transplantations coralliennes, les aires marines protégées semblent intéressants et prometteurs, mais pour l'instant freinés par un manque de moyens humains et financiers.

AGRÈMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, **Jacques DUCOS de LAHITTE**, Enseignant-chercheur, de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **Sophie JUGANT** intitulée « *Importance des récifs coralliens pour les poissons récifaux : exemple des demoiselles (Pomacentridae), dans l'archipel des Maldives.* » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 22/10/2012
Professeur **Jacques DUCOS de LAHITTE**
Enseignant chercheur
de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
Le Directeur de l'École Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur **Alain MILON**




Vu :
Le Président du jury :
Professeur **Gézaud CAMPISTRON**

Professeur **G. CAMPISTRON**
SERVICE PHYSIOLOGIE-HEMATOLOGIE
FACULTE PHARMACIE
35, Chemin des Maraichers
31062 TOULOUSE CEDEX 4
Tél. : 05.62.25.68.20
Fax : 05.62.25.98.15

Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur **Bertrand MONTHUBERT**




Mademoiselle **JUGANT Sophie**
a été admis(e) sur concours en : 2007
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 30/6/2011
a validé son année d'approfondissement le : 12/07/2012
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

BIBLIOGRAPHIE

THESES:

- BOUCHON C. (1978)
Etude quantitative des peuplements à base de Scléactinaires d'un récif frangeant de l'île de La Réunion (Océan Indien). Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Océanographie, Université d'Aix Marseille II, 144p

- BRENIER A. (2009)
Pertinence des approches participatives pour le suivi écosystémique des pêcheries récifales. Thèse de doctorat, discipline océanologie Biologique- Université de Paris VI et Université de Tuléar. p222

- CHABANET P. (1994)
Etude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichtyologiques sur le complexe récifal de St-Gilles/la Saline (Ile de la Réunion). Thèse Doctorat, Université d'Aix-Marseille III. 235 p.

- GARPE K. (2007)
Effects of habitat structure on tropical fish assemblages. Doctoral dissertation, Department of Zoology- Stockholm University. p39

- HARMELIN-VIVIEN M.L. (1979)
Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : Ecologie et relations trophiques. Thèse de doctorat ès-Sciences. Université d'Aix-Marseille II, 165 pp.

- KAYAL M. (2011)
Dynamique des populations de coraux scléactinaires en milieu insulaire fragmenté (Polynésie française) : importance des traits d'histoire de vie, susceptibilité aux perturbations naturelles, et implications pour la trajectoire des populations et la résilience des récifs coralliens. Thèse de doctorat spécialité Océanologie Biologique et Environnement Marin – Université de Perpignan et EPHE. p36

- JUNCKER M. (2005)
Approvisionnement en larves de poissons du lagon de Wallis (Pacifique Sud). Thèse de doctorat spécialité écologie marine – Université de Nouvelle-Calédonie. p286

- MELLIN C. (2007)
Sélection de l'habitat à l'installation et utilisation de l'habitat post-installation chez les poissons récifaux-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Thèse de doctorat spécialité Océanologie Biologique et Environnement Marin – Université Paris VI et EPHE. p214

- VIMAL J. (2007)
Physiopathologie des coraux.
Thèse de doctorat vétérinaire, Université Claude Bernard à Lyon. p121

ARTICLES:

- ADGER W.N., ARNELL N.W., TOMPKINS E.L. (2005)
Successful adaptation to climate change across scales. *Global Environmental Changes*, **15**, 77-86.
- AULT T.R., JOHNSON C.R. (1998)
Relationships between habitat and recruitment of three species of damselfish (Pomacentridae) at Heron Reef, Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **223**, 145-166.
- BELL J.D., GALZIN R. (1984)
Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology-Progress series*, **15**, 265-274
- BELLWOOD D.R., HOEY A.S, ACKERMAN J.L, DEPCZYNSKI M. (2006)
Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology*, **12**, 1587–1594,
- BERUMEN M.L., PRATCHETT M.S., McCORMICK M.I. (2005)
Within-reef differences in diet and body condition of coral-feeding butterflyfishes (Chaetodonidae). *Marine Ecology-Progress series*, **287**; 217-227
- BERUMEN M.L., PRATCHETT M.S. (2008)
Tradeoffs associated with dietary specialisation in corallivorous butterflyfishes (Chaetodonidae: *Chaetodon*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **62**: 989-994.
- BEUKERS J.S., JONES G.P. (1997)
Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*. **114**: 50–59
- BOOTH D.J, BERETTA G.A (2002)
Changes in a fish assemblage after a coral bleaching event. *Marine Ecology Progress Series*. **245**: 205-212
- BOZEC Y.M, DOLEDEC S., KUBLICKI M. (2005)
An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs: chaetomid fishes in New Caledonia. *Journal of fish biology*. **66**, 966-982
- BROOKER R.M., MUNDAY P.L., JONES G.P. (2011)
Coral obligate filefish masquerades as branching coral. *Coral Reefs*, **30** (3). p. 803
- CHABANET P., FAURE G. (1994)
Interrelations entre peuplements benthiques et ichtyologiques en milieu corallien. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Science de la vie, Ecologie*, **317**, 1151-1157
- CHABANET P., RALAMBONDRAINY H., AMANIEU M., FAURE G., GALZIN R. (1997)
Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs*, **16**, 2, 93-102

- COLE A.J., PRATCHETT M.S, JONES G.P. (2008)
Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and fisheries*, **9**, 286-307
- COLE A.J., PRATCHETT M.S, JONES G.P. (2009)
Effects of coral bleaching on the feeding response of two species of coral-feeding fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **373**, 11–15
- DAWSON SHEPHERD A.R., WARWICK R.M., ROBERT CLARKE K., BROWN B.E. (1992)
An analysis of fish community responses to coral mining in the Maldives. *Environmental Biology of fishes*, **33**: 367-380
- DOHERTY P.J. (1983)
Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. *Marine Biology*, **75**: 215-224.
- DOHERTY P.J., WILLIAMS D.M.C.B., SALE P. F. (1985).
The adaptive significance of larval dispersal in coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **12**, 81-90
- DOHERTY P. J., DUFOUR V., GALZIN R., HIXON M. A., MEEKAN M. G., PLANES, S. (2004)
High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology*, **85**, 2422-2428.
- DONALDSON T. J. (1984)
Mobbing behavior by *Stegastes albifasciatus* (Pomacentridae), a territorial Mosaic Damselfish. *Japanese Journal of Ichthyology*, **31**, 3, 345-348
- EDWARDS A.J., CLARCK S., ZAHIR H., RAJASURIYA A., NASEER A., RUBENS J. (2001)
Coral bleaching and mortality on artificial and natural reefs in Maldives n 1998, sea surface temperature anomalies and initial recovery. *Marine Pollution Bulletin*, **42**, 1, 7-15
- FEITOSA J.L.L., CONCENTINO A.M., TEIXEIRA S.F., FERREIRA B.P. (2012)
Food resource used by two territorial damselfish (Pomacentridae: *Stegastes*) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. *Journal of Sea Research*, **70** : 42–49
- GALZIN, R., P. LEGENDRE (1987)
The fish communities of a coral reef transect. *Pacific Science*, **41**: 158–165.
- GARDINER JS (1902)
The formation of Maldives. *The Geographical Journal* **19**:277–301
- GARPE K.C., YAHYA S.A.S., LINDAHL U., ÖHMAN M.C. (2006)
Long-term effects of the 1998 coral bleaching event on reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series.* , **315**, 237–247

- GLAESSNER M. (1962)
Precambrians fossil. *Biological Reviews*, **37**, 467-494
- HARMELIN-VIVIEN M., GALZIN R. (2000).
Écologie des poissons des récifs coralliens. *Oceanis* **26**: 465–495.
- HIXON M.A., BEETS J.P. (1989)
Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reefs. *Bulletin of Marine Science*, **44**: 666–680.
- HOLBROOK S.J., FORRESTER G.E., SCHMITT R.J. (2000)
Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia*, **122**: 109-120
- IRONS D.K. (1989)
Temporal and areal feeding behavior of the butterflyfish *Chaetodon trifascialis*, at Johnston Atoll. *Environmental Biology of Fishes*, **25**: 187-193
- IZUMO T., VIALARD J., LENGAIGNE M., DE BOYER MONTEGUT C., BEHERA S. K., LUO J-J., CRAVATTE S., MASSON S., YAMAGATA T. (2010)
Influence of the Indian Ocean Dipole on following year's El Niño. *Nature Geoscience*, **3** (3), 168-172
- JOHANNES R.E. (1978)
Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fishes* **3**: 65-84
- JUNCKER M., WANTIEZ L., LECCHINI D., GALZIN R. (2005)
Effets de l'habitat sur le comportement et la mortalité des juvéniles de *Chromis viridis* (Pomacentridae), *Cybium*, **29** (1) : 3-12
- KOKITA T. & M. OMORI, (1999)
Long distance dispersal of larvae and juvenile rockfish, *Sebastes thompsoni*, with drifting seaweed in the Tohoku area, North-West Pacific, estimated by analysis of otolith microstructure. *Bulletin of Marine Science*, **65**: 105-118.
- KUWAMURA T., YOGO Y., NAKASHIMA Y. (1994)
Population dynamics of goby *Paragobiodon echinocephalus* and host coral *Stylophora pistillata*. *Marine Ecology Progress Series* **103**: 17–23.
- LASAGNA R., ALBERTELLI G., GIOVANNETTI E., GRONDONA M., MILANI A., MORRI C., BIANCHI C. N. (2008)
Status of Maldivian reefs eight years after the 1998 coral mass mortality, *Chemistry and Ecology*, **24**, S1, 67-72
- LOCH K., LOCH W., SCHUHMACHER H., SEE W.R. (2002)
Coral recruitment and regeneration on a Maldivian reef 21 month after the coral bleaching event of 1998. *Marine Ecology*, **23**(3): 219-236

- LOCH K., W.LOCH, H. SCHUHMACHER, W.R. SEE (2004)
Coral recruitment and regeneration on a Maldivian reef four years after the coral bleaching event of 1998.Part 2: 2001-2002. *Marine Ecology*, **25**(2): 145-154
- LUCKHURST E. AND LUCKHURST K. (1978)
Analysis of the Influence of Substrate Variables on Coral Reef Fish Communities. *Marine Biology* , **49**, 317-323
- MAGNAN A. (2006)
L'évacuation des populations aux Maldives après le tsunami du 26 décembre 2004. *Mappemonde*, **84** (4) p18
- McILWAIN J.L., JONES G.P. (1997)
Prey selection by an obligate coral feeding wrasse and its response to small scale disturbance. *Marine Ecology Progress Series* **155**: 189-198
- MUNDAY P. L., JONES G.P., CALEY M.J. (1997)
Habitat specialisation and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Marine Ecology progress series* , **152**: 227-239
- MUNDAY P.L., JONES G.P., PRATCHETT M.S., WILLIAMS A.J. (2008)
Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries*, **9**, 261–285
- NASEER A., HATCHER B.G. (2004)
Inventory of the Maldives' coral reefs using morphometrics generated from Landsat ETM+ imagery. *Coral Reefs* **23**: 161-168
- ORMOND R.F.G., ROBERTS J.M., JAN R.Q. (1996)
Behavioral differences in microhabitat used by damselfishes (Pomacentridae): implications for reef fish biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* , **202**: 85-95
- PRATCHETT M.S. (2005)
Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology* **148**: 373-382
- PRATCHETT M.S. (2007)
Dietary selection by coral-feeding butterflyfishes (Chaetodonidae) on the great barrier reef, Australia. *The raffles bulletin of zoology*, Supplement No. 14: 171-176
- B. RIEGL (2002)
Effects of the 1996 and 1998 positive sea-surface temperature anomalies on corals, coral diseases and fish in the Arabian Gulf (Dubai, UAE). *Marine Biology*, **140**: 29–40
- RUFIN-SOLER C. ET LABOREL J. (2007)
Le phénomène du blanchiment et ses conséquences sur les récifs maldiviens. *Annales de géographie*, **1**, n° 653, 88-104.
- SAENZ-AGUDELO P., JONES G.P., THORROLD S.R., PLANES S. (2011)
Detrimental effects of host anemone bleaching on anemonefish populations. *Coral Reefs* **30**, 2 : 497-506

- SALE P.F., GUY J.A., STEEL W. J. (1994)
Ecological structure of assemblages of coral reef fishes on isolated patch reefs. *Oecologia*, **98**:83-99

- SCHUHMACHER H., LOCH K., LOCH W., SEE W.R. (2005)
The aftermath of coral bleaching on a Maldivian reef-a quantitative study, *Facies*, **51**: 80-92

- SPALDING M.D., JARVIS G.E. (2002)
The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Marine Pollution Bulletin*, **44**, 309–321

- TRENCH R.K., BLANK R.J. (1987)
Symbiodinium microadriaticum Freudenthal, *S. goreauii* sp. nov., *S. kawagutii* sp. nov. and *S. pilosum* sp. nov.: Gymnodinioid dinoflagellate symbionts of marine invertebrates. *Journal of Phycology*. **23**, 3: 469-481

- WANTIEZ L. ET P. THOLLOT (2000)
Settlement, post-settlement mortality and growth of the damselfish *Chromis fumea* (Pisces: Pomacentridae) on two artificial reefs in New Caledonia (SW Pacific Ocean). *Journal of the Marine Biological Association of UK*, **80** : 1111-1118.

- WELLINGTON G.M., VICTOR B.C. (1985)
El Niño mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population
Oecologia, **68**: 15-19

- WIJSMAN-BEST M. 1972. Systematics and ecology of New Caledonian Faviinae (Coelenterata – Scleractinia). *Contribution to Zoology*. **42**: 3-90

- WILLIAMS D.McB. (1982)
Patterns in the distribution of fish communities across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **1**: 35-43.

- YAHYA S.A.S., GULLSTRÖM M., ÖHMAN M.C., JIDDAWI N.S., ANDERSSON M. H., MGAYA Y.D., LINDAHL U. (2011)
Coral bleaching and habitat effects on colonisation of reef fish assemblages: An experimental study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **94**, 16-23

ARTICLES EN LIGNE :

- DUVAT VI, MAGNAN A. (2010)
Des archipels en péril. Les Maldives et les Kiribati face au changement climatique.
Vertigo, **10**, n° 3, décembre 2010, <http://vertigo.revues.org/10594> consulté le 14/09/2012

- LEESE J., SNEKSER J.L., GANIM A., ITZKOWITZ M. (2009)
Assessment and decision-making in a Caribbean damselfish: nest-site quality influences prioritization of courtship and brood defence. *Biology Letters- Animal behavior*, <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/5/2/188.full>

ACTES DE CONGRES, COMMUNICATIONS ET MONOGRAPHIES:

- ANDERSON R.C., WAHEED Z., RASHEED M., ARIF A. (1992)
Reef fish resources survey in the Maldives, Phase II – Bay of Bengal Program- BOBP/WP/80, Madras 1992, Food and agriculture organization of the united nation. p54

- BOUCHON C., BOUCHON-NAVARO Y., LOUIS M., LABOREL J. (1987)
Influence of the degradation of coral assemblages on the fish communities of Martinique (French West Indies). *Proceedings of the 38th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. Trois-Ilets, Martinique, Novembre 1985, **38**: 452-468

- CLARK S. (2000)
Evaluation of succession and oral recruitment in Maldives. Coral Reef degradation in the Indian Ocean. Status report and project presentation 2000. CORDIO, SAREC Marine Science Program, Department of Zoology, Stockholm, p187-193

- CLARK S. (2000)
Impacts of bleaching on coral communities on artificial reef structures in Maldives. Coral Reef degradation in the Indian Ocean. Status report and project presentation 2000. CORDIO, SAREC Marine Science Program, Department of Zoology, Stockholm. p169-175

-DOHERTY P.J. (1981)
Coral reef fishes: Recruitment limited assemblages. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium*. 18-22 mai 1981. Manila, pp. 465-470.

- EDWARDS A., CLARK S. (1992)
Re-establishment of reef fish populations on a reef flat degraded by coral quarrying in the Maldives. *Proceedings of 7th International Coral Reef Symposium*, 22-27 Juin 1992, Guam (Micronesia), Vol 1, 593-600

- EDWARDS A., GOMEZ E.D. (2007).
Reef restoration concepts and guidelines: making sensible management choices in the face of uncertainty. *Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Programme: St Lucia, Australia*. iv + 38 pp

- GRIMSDITCH G.D., SALM R.V. (2006)
Coral reef resilience and resistance to bleaching. IUCN, Gland, Switzerland. 52pp

-HOLBROOK S.J., SCHMITT R.J. (2001)
Population regulation of coral reef fishes. Final Report of research authorization Numbers 256/MIDCR et 257/MIDCR, 26 mai 1999, University of California, Santa Barbara, p6

- I.C.C.S. (2006)
Vulnerability and adaptation assessment of the Maldives' coral reefs. The very first draft. August 2006. Integrated climate change strategy. Republic of the Maldives.
- M.R.C. (2003)
Fishes of the Maldives. Marine Research Centre, Ministry of Fisheries, Agriculture and Marine Resources. Republic of Maldives. 420 pages
- RAJASURIYA A., ZAHIR H., MULEY E.V., SUBRAMANIAN B.R., VENKATARAMAN K., WAFAR M.V.M., MUNJURUL HANNAN KHAN S.M., WHITTINGHAM E. (2000)
Status of coral reefs in South Asia: Bangladesh, India, Maldives and Sri Lanka. In: Wilkinson, C. (ed). Status of Coral Reefs of the World: 2000, Australian Institute of Marine Science Cape Ferguson, Queensland, p. 95-115.
- SINCLAIR M. (1988)
Marine Populations: an Essay on Population Regulation and Speciation. University of Washington Press, Seattle and London, 252 pp.
- SOLANDT J.L, WOOD C. (2008)
Maldives reef survey, June 13-30th 2008. Marine conservation society. June 13-30th 2008. Ross on Wye, UK.
- TAMELANDER J., RAJASURIYA A. (2008)
Status of coral reefs in South Asia: Bangladesh, Chagos, India, Maldives, Sri Lanka. In: Wilkinson, C. (ed). Status of Coral Reefs of the World: 2008. Global coral reef monitoring network and rainforest research center, Townsville, Australia, 119-129
- TRICAS T.C. (1985)
The economics of foraging in corallivorous butterflyfishes of Hawaii. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti, 27 Mai-1er Juin 5*: 409-414
- VAN DER KNAAP M., WAHEED Z., SHAREEF H., RASHEED M. (1991)
Reef fish resources survey in the Maldives, Phase I- Bay of Bengal Program- BOBP/WP/64. Madras 1992, Food and agriculture organization of the united nation. p54
- ZAHIR H. (2000)
Status of the coral reefs of the Maldives after the bleaching event in 1998. Coral Reef degradation in the Indian Ocean. Status report and project presentation 2000. CORDIO, SAREC Marine Science Program, Department of Zoology, Stockholm. p 64-68
- ZAHIR H., ALLISON W., DEWS G., GUNN J., RAJASURYIA A., SOLANDT J.L., SWEATMAN H., TAMELANDER J., THOMPSON A., WAKEFORD M. (2005)
Post-tsunami status of the coral reef of the Islands and Atolls of the Maldives. In Wilkinson C. (Ed): Status of coral reefs in tsunami affected countries: 2005. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Queensland. p111-123
- ZAHIR H., QUINN N., CARGILIA N. (2010)
Assessment of Maldivian coral reefs in 2009 after natural disasters. Marine Research Centre. Ministry of Fisheries and Agriculture, Malé, Republic of Maldives

LIVRES:

- ALLEN G.R. (1975)
Damselfishes of the South Seas, New Jersey, TFH Publications, 237p, ISBN 0876660340

- BAUMEISTER W. (1997)
Guide de la faune sous-marine-Mer Rouge et Océan Indien : Les invertébrés. Eugen Ulmer Eds. 320p. ISBN : 2-84138-085-8

- BELTRANDO G. (2004)
Les climats : processus, variabilité et risques. Collection U Géographie. Armand Colin, Paris. 266p. ISBN : 2-200-26238-8

- FAURE G. (1994)
Principales dégradations de l'écosystème récifal. In *Actualité scientifique : Environnement en milieu tropical*. p85-97. Editions ESTEM, Paris, ISBN 2-909455-26-2

- GOETHEL H. (1998)
Guide de la faune sous-marine-Mer Rouge et Océan Indien : Les poissons. Eugen Ulmer Eds. 336p. ISBN 13 : 9782841380954

- GRASSE P.P., DOUMENC D., BEAUVAIS L., CHEVALIER J.P., HERBERTS C., LAFUSTE J., SEMENOFF-TIAN-CHANSKY P., SHELTON G.A.B., TIFFON Y., TIXIERDURIVault A., VAN-PRAET M. (1987)
Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome3 Volume 3 : Cnidaires Anthozoaires. MASSON, Paris, 859 pp, ISBN 13 : 9782225746680

- MICHAEL S.W.(2008)
Damselfishes & Anemone fishes: The Complete Illustrated Guide to Their Identification, Behaviors, and Captive Care Publisher, TFH Pubns Inc, 1e Edition, 256p, ISBN-13: 978-1890087975

- MOJETTA A.(1995)
Récifs coralliens: initiation à la plongée. Gründ, 168p, ISBN 978-2700034097

- ROBIN B., PETRON C., RIVES C. (1997)
Les coraux. Nouvelle-Calédonie, Tahiti, Réunion, Antilles. Les Éditions du Pacifique, Singapour, p144, ISBN ISBN : 981-204-776-X

- SPALDING M., RAVILIOUS C., GREEN E.P.(2001)
World atlas of coral reefs. University of California Press, 1e Edition, 416p, ISBN-13: 978-0520232556

- SPRUNG J., DELBEECK J.C. (1997)
The Reef Aquarium, Vol 2: A comprehensive guide to the identification and care of tropical marine invertebrates, 1e edition, Floride, Ricordea Publishing, 546p, ISBN: 1883693136

INTERNET:

- *Banyan Tree Global Foundation* [en ligne]. Disponible sur : http://www.banyantreeglobalfoundation.com/our_focus/environment/marine_conservation/soft_coral_transplantation (consulté le 26/09/2012)

- BOURGUE A. Département de Géologie et de génie géologique. Université de Laval, Québec. *La vie dans les Océans* [en ligne] Disponible sur : <http://www2.ggl.ulaval.ca/personnel/bourque/s3/vie.oceans.html> (consulté le 25/11/2011)

- *Commission environnement et biologie subaquatiques DORIS : Données d'observation pour la reconnaissance et l'identification de la faune et la flore subaquatiques* [en ligne]. Disponible sur <http://doris.ffessm.fr> (consulté le 22/10/2011)

- Cours de Biologie et Géologie en ligne. Filière BGTU Cours licence 3. Biologie animale. Chapitre 2 : les diploblastiques [en ligne]. Disponible sur <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-2-diploblastiques/> . (consulté le 12/09/2011)

- EOL : Encyclopedia of life – Global access to knowledge about life on earth [en ligne]. Disponible sur <http://eol.org> (consulté le 06/10/2012)

- *Environmentant Protection Agency – Republic of the Maldives, Ministry of Environment and Energy. Protected areas* [en ligne]. Disponible sur <http://epa.gov.mv/> (consulté le 17/09/2012)

- FERRY A., TRENTIN F., TROADEC R., CRESTEY N., BARRERE A., CHABANET P. *Aspects de la biologie des coraux constructeurs de récifs* [en ligne]. Disponible sur : <http://vieoceane.free.fr/paf/pafcadre.html> (consulté le 10/09/2011)

- FROESE R., PAULY D. *FishBase* [en ligne]. Disponible sur <http://www.fishbase.org> (consulté le 10/10/2011).

- GUERIN F. - *Unité Mixte de Recherche CNRS - Université Bordeaux 1. Ecosystème corallien*. Disponible sur <http://www.sous-la-mer.com/modules.php?name=News&file=article&sid=54>. (consulté le 18/09/2012)

- HOUSEMAN J.G., Département de biologie, Université d'Ottawa. Biodidac. *Cours de zoologie en ligne. Les Cnidaires*. p37-47 [en ligne]. Disponible sur <http://biodidac.bio.uottawa.ca/documents/%5CFran%E7ais%5CZoologie%5CNotes%20de%20cours%5CAcrobat/Bio2525.Lab.v2.pdf> (consulté le 12/08/2011)

- IREMIA - Université de La Réunion. *Base de connaissance sur les coraux des Mascareignes* [en ligne]. Disponible sur <http://coraux.univ-reunion.fr> (consulté le 21/09/2012)

-Laboratoire de Physique des Océans (DRO/LPO)- Unité mixte de recherche CNRS-IFREMER-UBO n° 6523 –*Cours d’océanographie. L’Océan en mouvement- El Nino* [en ligne]. Disponible sur :<http://www.ifremer.fr/lpo/cours/elnino/index.html>. (consulté le 14/09/2012)

-MGCRMP Millenium Global Coral Reef Mapping Project: *Millenium Coral Reef Landsat Archive* [en ligne]. Disponible sur:
<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/landsat.pl?t=IMaRS&path=152&row=74> (consulté le 13/09/2012)

-Wikipedia – Récif corallien [en ligne]. Disponible sur
http://fr.wikipedia.org/wiki/R%C3%A9cif_corallien . (consulté le 09/11/2011)

ANNEXES

Annexe 1 : liste des poissons corallivores, classés par famille, et leur dépendance vis-à-vis des coraux. D'après Cole (2008)

Species	Diet ¹	Distribution	Evidence ²	Reference
Balistidae				
<i>Balistapus undulatus</i> *	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960), Lieske and Myers (2001), McClanahan <i>et al.</i> (2005)
<i>Balistoides viridescens</i> *	F	Red Sea, Indo-Pacific	Aneq	Lieske and Myers (2001)
<i>Rhinecanthus aculeatus</i> *	F	Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960)
<i>Melichthys niger</i> *	F	All regions	Gut	Hobson (1974)
<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i> *	F	Red Sea, Indo-Pacific	Aneq	Lieske and Myers (2001)
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	F	East Pacific	Aneq	Glynn (2004)
<i>Sufflamen fraenatum</i> *	F	Indo-Pacific	Gut	Kulbicki <i>et al.</i> (2005)
Blenniidae				
<i>Ecsenius bicolor</i>	F	Indo-Pacific	Obs	Randall (1974), Carlson (1992)
<i>Exallias brevis</i> *	O	Indo-Pacific	Gut	Hobson (1974), Sano <i>et al.</i> (1984)
Chaetodontidae				
<i>Chaetodon adiergastos</i>	F	West Pacific	Aneq	Michael (2004), Froese and Pauly (2008)
<i>Chaetodon andamanensis</i>	O	East Indian	Aneq	Michael (2004), Froese and Pauly (2008)
<i>Chaetodon argentatus</i> †	F	West Pacific	Gut	Sano (1989)
<i>Chaetodon aureofasciatus</i> †	O	Indo-Pacific	Obs	Pratchett (2005), Michael (2004)
<i>Chaetodon auriga</i> †	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Bouchon-Navaro (1986), Harmelin-Vivien (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon auripes</i>	F	West Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984)
<i>Chaetodon austriacus</i>	O	Red Sea	Gut	Bouchon-Navaro (1986), Wrathall <i>et al.</i> (1992), Righton <i>et al.</i> (1998), Alwany <i>et al.</i> (2003)
<i>Chaetodon baronessa</i>	O	East Pacific	Gut	Anderson <i>et al.</i> (1981), Sano (1989), Pratchett (2005), Berumen <i>et al.</i> (2005)
<i>Chaetodon bennetti</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Sano <i>et al.</i> (1984), Sano (1989)
<i>Chaetodon blackburnii</i> †	F	Indian	Aneq	Harmelin-Vivien (1989), Michael (2004)
<i>Chaetodon capistratus</i>	F	Caribbean	Gut	Birkeland and Neudecker (1981), Gore (1984), Lasker (1985), Neudecker (1985), Pitts (1991)
<i>Chaetodon citrinellus</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Bouchon-Navaro (1986), Harmelin-Vivien (1989), Sano (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon collare</i>	F	Red Sea, Indian Ocean	Aneq	Allen <i>et al.</i> (1998), Michael (2004), Kuitert (2002)
<i>Chaetodon daedalma</i>	F	NW Pacific	Gut	Sano (1989), Michael (2004)
<i>Chaetodon decussatus</i>	F	Indian	Aneq	Allen <i>et al.</i> (1998), Michael (2004)
<i>Chaetodon ophippium</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon falcula</i>	F	Indian	Obs	McClanahan <i>et al.</i> (2005)
<i>Chaetodon fasciatus</i> †	F	Red Sea	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1982)
<i>Chaetodon flavirostris</i>	F	Pacific	Aneq	Allen <i>et al.</i> (1998), Kuitert (2002)
<i>Chaetodon fremblii</i>	F	Hawaii	Aneq	Lieske and Myers (2001), Michael (2004)
<i>Chaetodon gardineri</i>	F	West Indian	Aneq	Michael (2004)
<i>Chaetodon guttatissimus</i>	F	Indian	Aneq	Allen <i>et al.</i> (1998), Lieske and Myers (2001)
<i>Chaetodon interruptus</i> *†	F	Indian	Aneq	Allen <i>et al.</i> (1998)
<i>Chaetodon kleini</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Sano (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon larvatus</i>	O	Red Sea	Gut	Zakeria <i>et al.</i> (2002)
<i>Chaetodon leucopleura</i>	F	West Indian	Aneq	Michael (2004)
<i>Chaetodon lineolatus</i>	F	Indo-Pacific	Aneq	Lieske and Myers (2001), Froese and Pauly (2008)
<i>Chaetodon lunula</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Harmelin-Vivien (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon lunulatus</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Sano (1989), Cox (1994), Pratchett <i>et al.</i> (2004), Berumen <i>et al.</i> (2005), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon melannotus</i> †	O	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Bouchon-Navaro (1986), Alino <i>et al.</i> (1988, 1992), Sano (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon melapterus</i> †	O	Red Sea	Gut	Zakeria <i>et al.</i> (2002)

Species	Diet ¹	Distribution	Evidence ²	Reference
<i>Chaetodon mertensii</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien (1989)
<i>Chaetodon mesoleucos</i>	F	Red Sea	Gut	Zekeria <i>et al.</i> (2002)
<i>Chaetodon meyeri</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Sano (1989)
<i>Chaetodon multicinctus</i>	O	Hawaii	Gut	Tricas (1985, 1989a,b), Cox (1994), Aeby (2002), Gochfeld (2004)
<i>Chaetodon nigropunctatus</i>	F	Red Sea	Anec	Allen <i>et al.</i> (1998), Michael (2004)
<i>Chaetodon nippon</i> †	F	Pacific	Gut	Sano (1989)
<i>Chaetodon ocellatus</i>	F	Caribbean	Anec	Pitts (1991), Michael (2004)
<i>Chaetodon ocellicaudus</i> †	O	West Pacific	Anec	Allen <i>et al.</i> (1998), Froese and Pauly (2008)
<i>Chaetodon octofasciatus</i>	O	Indo-Pacific	Anec	Allen <i>et al.</i> (1998), Michael (2004)
<i>Chaetodon omatissimus</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Reese (1977), Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Sano (1989), Cox (1994)
<i>Chaetodon oxycephalus</i>	F	Indo-Pacific	Anec	Allen <i>et al.</i> (1998), Lieske and Myers (2001)
<i>Chaetodon paucifasciatus</i> †	F	Red Sea	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1982)
<i>Chaetodon polewensis</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983)
<i>Chaetodon plebeius</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Sano (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon punctatofasciatus</i> †	O	Indo-Pacific	Gut	Sano (1989)
<i>Chaetodon quadrimaculatus</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Hourigan <i>et al.</i> (1988)
<i>Chaetodon rafflesi</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Sano (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon rainfordi</i> †	O	West Pacific	Obs	Pratchett (2005, 2007)
<i>Chaetodon reticulatus</i>	O	Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Michael (2004)
<i>Chaetodon semilarvatus</i>	O	Red Sea	Gut	Zekeria <i>et al.</i> (2002)
<i>Chaetodon speculum</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Sano (1989), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon triangulum</i>	O	Indian	Anec	Allen <i>et al.</i> (1998), Michael (2004)
<i>Chaetodon tricinatus</i>	F	Lord Howels.	Obs	Kuiter (1996)
<i>Chaetodon trichrous</i>	F	Society Is.	Obs	Randall (2005)
<i>Chaetodon trifascialis</i>	O	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Reese (1981), Harmelin-Vivien (1989), Irons (1989), Sano (1989), Alwany <i>et al.</i> (2003), Pratchett (2005), Samways (2005)
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	O	Indian	Gut	Harmelin-Vivien (1989)
<i>Chaetodon ulietensis</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Bouchon-Navaro (1986), Sano (1989), Pitts (1991), Pratchett (2005)
<i>Chaetodon unimaculatus</i> †	O	Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Cox (1986, 1994) Wylie and Paul (1989), Sano (1989), Pratchett (2005, 2007)
<i>Chaetodon vagabundus</i> †	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro (1983), Sano <i>et al.</i> (1984), Harmelin-Vivien (1989)
<i>Chaetodon xanthocephalus</i>	F	Indian	Gut	Harmelin-Vivien (1989), Michael (2004)
<i>Chaetodon xanthurus</i>	F	Pacific	Anec	Michael (2004)
<i>Chaetodon zanzibariensis</i>	O	West Indian	Obs	Samways (2005), Froese and Pauly (2008)
<i>Fordipiger flavissimus</i>	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Bouchon-Navaro (1986)
<i>Heniochus acuminatus</i>	F	Indo-Pacific	Anec	Michael (2004)
<i>Heniochus chrysostomus</i> †	F	Indo-Pacific	Gut	Bouchon-Navaro (1986), Sano (1989)
<i>Heniochus intermedius</i>	F	Red Sea	Gut	Bouchon-Navaro (1986), Zekeria <i>et al.</i> (2002)
<i>Heniochus singularis</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Sano (1989)
<i>Heniochus varius</i>	F	Pacific	Gut	Allen <i>et al.</i> (1998), Sano (1989)
Gobiidae				
<i>Gobiodon citrinus</i>	O	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984)
<i>Gobiodon okinawae</i>	F	West Pacific	Gut	P.L. Munday (personal communication)
<i>Paragobidon echinocephalus</i>	F	Indo-Pacific	Anec	Pattern (1974)
Labridae				
<i>Diproctacanthus xanthurus</i>	O	West Pacific	Obs	Randall 1974; Cole (unpublished data)
<i>Labrichthys unilineatus</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), McIlwain and Jones (1997)

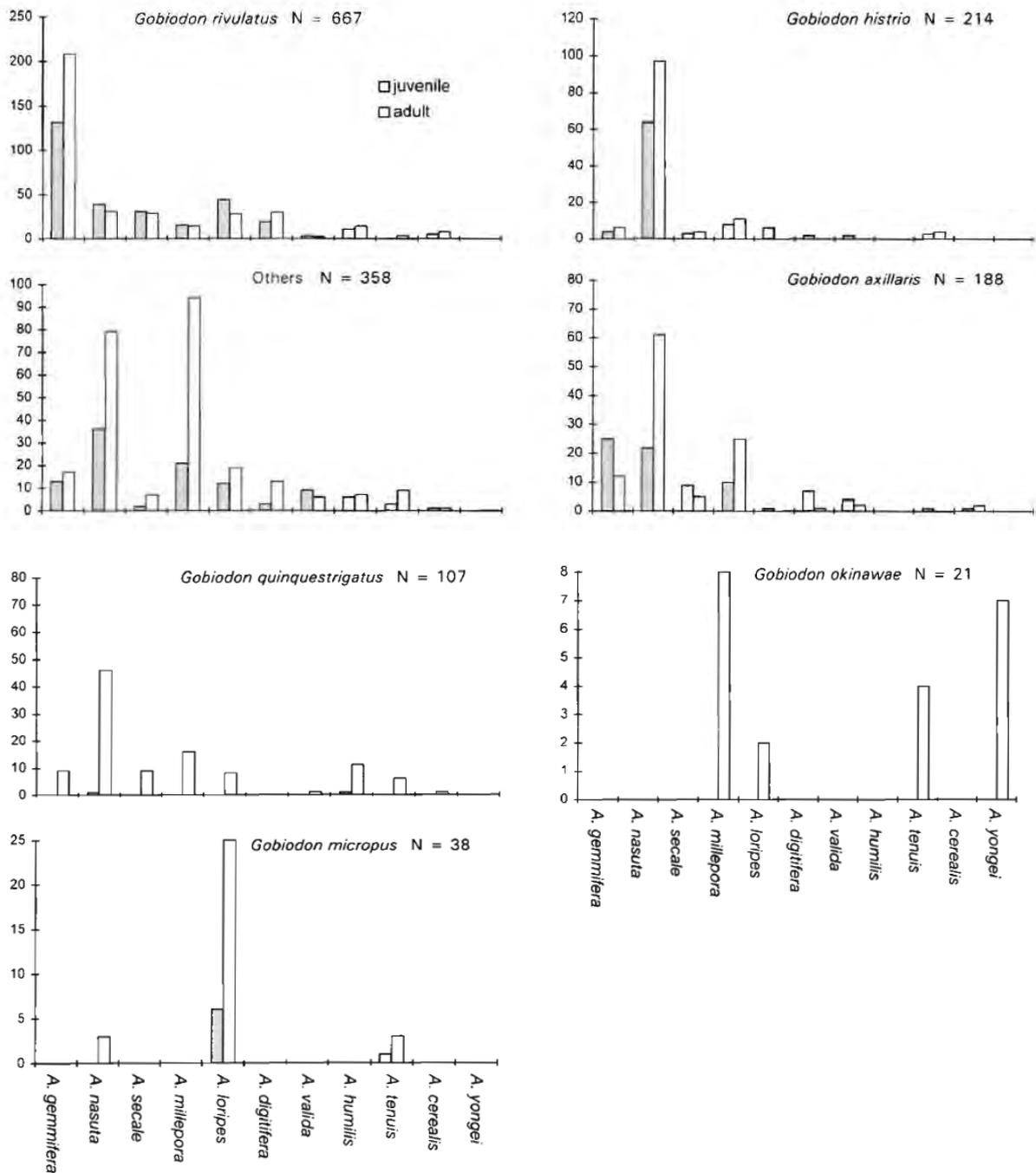
Species	Diet ¹	Distribution	Evidence ²	Reference
<i>Labropsis alleni</i>	O	West Pacific	Obs	Randall 1974; Cole (unpublished data)
<i>Labropsis australis</i>	O	West Pacific	Anec	Randall (2005), Froese and Pauly (2008)
<i>Labropsis manabei</i>	O	Indo-pacific	Anec	Randall (1981)
<i>Labropsis micronesica</i>	F	West Pacific	Anec	Parenti and Randall (2000)
<i>Labropsis polynesica</i>	F	East Pacific	Anec	Parenti and Randall (2000)
<i>Labropsis xanthonota</i>	O	Indo-Pacific	Anec	Lieske and Myers (2001), Froese and Pauly (2008)
<i>Larabicus quadriineatus</i>	O	Red Sea	Obs	Randall (1974, 1986)
<i>Choerodon graphicus*</i>	F	SW Pacific	Gut	Kulbicki <i>et al.</i> (2005)
Monacanthidae				
<i>Aluterus scriptus</i>	F	All regions	Gut	Randall (1967, 2005)
<i>Cantherhines dumerilii*</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960), Randall (1974), Jayewardene and Birkeland (2006)
<i>Cantherhines macrocerus</i>	F	Caribbean	Gut	Randall (1967)
<i>Cantherhines pullus</i>	F	Caribbean	Gut	Randall (1967)
<i>Cantherhines sandwichiensis</i>	F	East Pacific	Anec	Lieske and Myers (2001), Froese and Pauly (2008)
<i>Oxymonacanthus halli</i>	O	Red Sea	Anec	Lieske and Myers (2001), Froese and Pauly (2008)
<i>Oxymonacanthus longirostris</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960), Kokita and Nakazono (2001), Lieske and Myers (2001)
<i>Pervagor spilosoma</i>	F	Hawaii	Gut	Randall (1967), Hobson (1974)
Ostraciidae				
<i>Ostracion cubicus*</i>	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Moyer and Sano (1987)
<i>Lactoria diaphana*</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Moyer and Sano (1987)
Pomacanthidae				
<i>Centropyge multispinus</i>	F	Indo-Pacific	Anec	Garpe <i>et al.</i> (2006), Froese and Pauly (2008)
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	F	Caribbean	Anec	Allen <i>et al.</i> (1998), Froese and Pauly (2008)
Pomacentridae				
<i>Cheiloprius labiatus</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Randall (1974), Sano <i>et al.</i> (1984)
<i>Neoglyphidodon melas</i>	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Lieske and Myers (2001)
<i>Microspathodon chrysurus</i>	F	Caribbean	Gut	Randall (1967), Lieske and Myers (2001), Froese and Pauly (2008)
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Randall (1974), Sano <i>et al.</i> (1984)
<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Sano <i>et al.</i> (1984), Macdonald (1981)
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	F	East Pacific	Anec	Wellington (1982), Glynn (2004)
<i>Stegastes leucostictus</i>	F	Caribbean	Gut	Randall (1967)
<i>Stegastes variabilis</i>	F	Caribbean	Gut	Randall (1967)
Scaridae				
<i>Bolbometopon muricatum*</i>	F	Red Sea, Indo-Pacific	Obs	Bellwood and Choat (1990), Bellwood <i>et al.</i> (2003), Lieske and Myers (2001)
<i>Cetoscarus bicolor*</i>	F	Indo-Pacific	Obs	Bellwood and Choat (1990)
<i>Chlorurus microthinos*</i>	F	Indo-Pacific	Obs	Bellwood and Choat (1990)
<i>Chlorurus strongylocephalus*</i>	F	Indian	Obs	McClanahan <i>et al.</i> (2005)
<i>Sparisoma aurofrenatum*</i>	F	Caribbean	Anec	Miller and Hay (1998), Rotjan and Lewis (2005)
<i>Sparisoma viride*</i>	F	Caribbean	Obs	Bruggemann <i>et al.</i> (1994), Miller and Hay (1998), Rotjan and Lewis (2005)
<i>Scarus coelestinus*</i>	F	Caribbean	Gut	Randall (1967, 1974)
<i>Scarus guacamaia</i>	F	Caribbean	Obs	Glynn (1973)
Tetraodontidae				
<i>Arothron hispidus*</i>	F	Red Sea, Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960), Randall (1974)
<i>Arothron meleagris*</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Randall (1974), Glynn <i>et al.</i> (1972), Guzman and Robertson (1989), Guzman and Lopez (1991)
<i>Arothron nigropunctatus*</i>	O	Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960), Randall (1974), Sano <i>et al.</i> (1984)
<i>Arothron reticularis*</i>	F	Indo-Pacific	Anec	Froese and Pauly (2008)
<i>Arothron stellatus*</i>	F	Red Sea, Indo-Pacific	Anec	Lieske and Myers (2001)
<i>Canthigaster amboinensis*</i>	F	Indo-Pacific	Gut	Allen and Randall (1977)

Species	Diet ¹	Distribution	Evidence ²	Reference
<i>Canthigaster margaritata</i> *	F	Red Sea, Indo-Pacific	A nec	Lieske and Myers (2001)
<i>Canthigaster solandri</i> *	F	Indo-Pacific	Gut	Hiatt and Strasburg (1960), Allen and Randall (1977), Froese and Pauly (2008)
<i>Canthigaster valentine</i> *	F	Red Sea, Indo-Pacific	Obs	McClanahan <i>et al.</i> (2005), Froese and Pauly (2008)

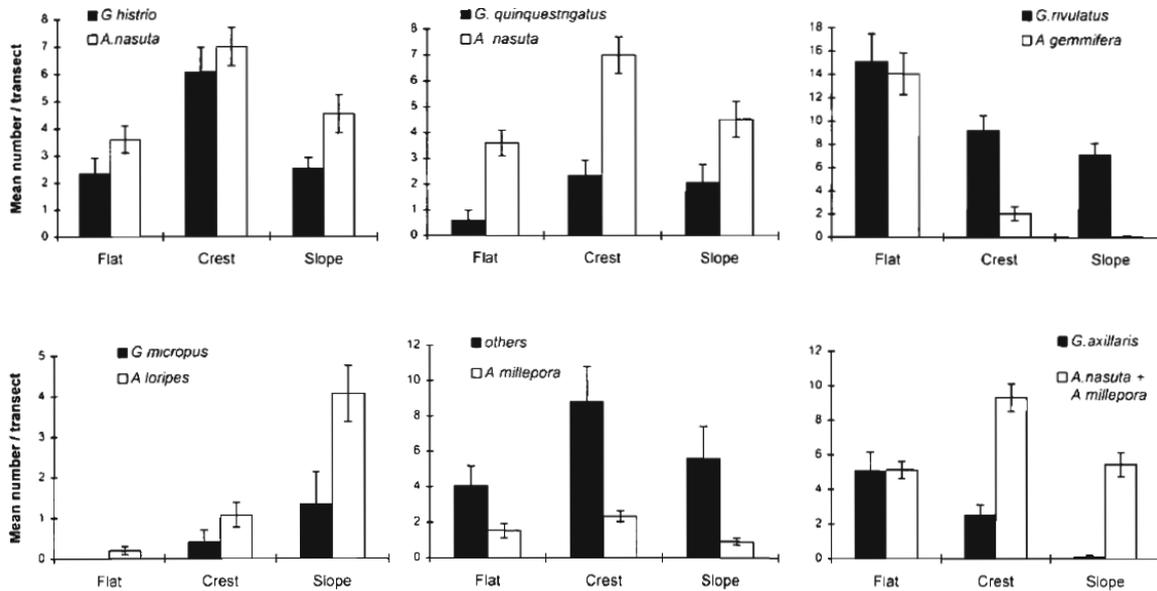
¹Diet: O indicates obligate corallivore and F indicates facultative corallivore: *Ingests skeletal material and †includes soft coral in diet.
²Evidence: Obs, observations only; gut, observations and gut analysis; anecd, anecdotal evidence, including species descriptions from ID (identification) books and fishbase.

Annexe 2 : Associations entre plusieurs espèces du genre *Gobiodon* et leur habitat. Mise en relation entre la disponibilité spatiale des habitats et l'abondance des espèces de *Gobiodon* sur plusieurs zones et localités du récif de Lizard Island (Australie). D'après Munday (1997)

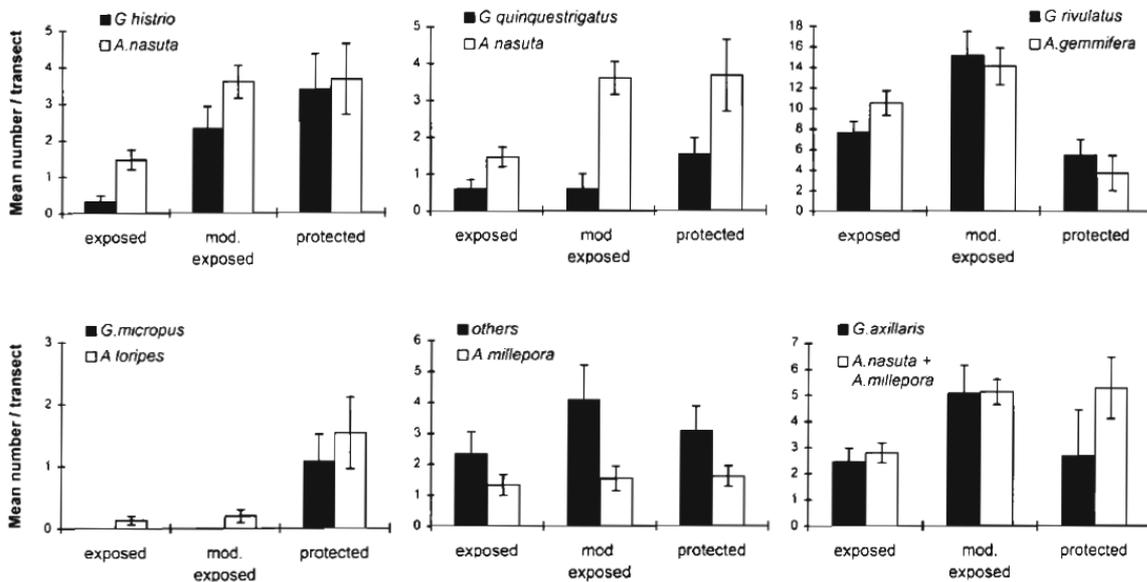
a/ Abondance de différentes espèces de *Gobiodon*, adultes et juvéniles en fonction de l'espèce de coraux considérée (genre *Acropora*)



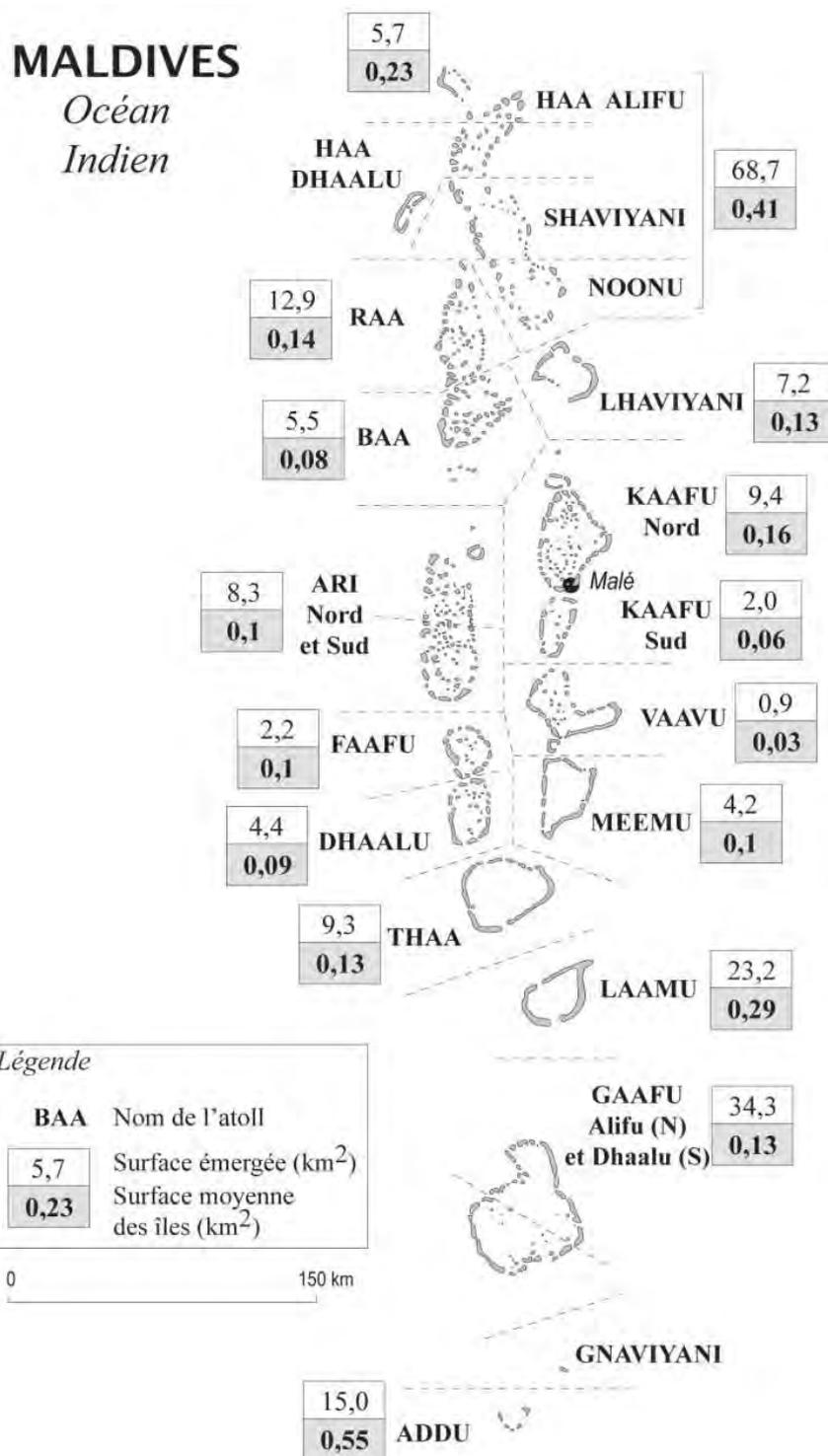
b/Mise en relation entre l'abondance de différentes espèces de Gobiodon et l'abondance des différentes espèces de coraux les plus fréquemment habitées sur 3 zones distinctes du récif : le platier, la crête et la pente.



c/ Mise en relation entre l'abondance de différentes espèces de Gobiodon et l'abondance des différentes espèces de coraux les plus fréquemment habitées sur 3 zones distinctes du récif : exposée, modérément exposée et protégée.



Annexe 3 : Schéma de l'archipel des Maldives (d'après Duvat, 2010)



Annexe 4 : Statistiques concernant les atolls, faros et plateformes océanique de l'archipel des Maldives. (d'après I.C.C.S, 2006)

MAJOR CORAL REEF STRUCTURES	Total surface area (km ²)	No. of Reefs	Reef area (km ²)	Reef Island area (km ²)
<u>Complex Atolls (16):</u>				
Ihavandhippolhu	289.81	30	119.50	5.70
Haa	3788.71	164	500.70	68.70
Raa	1184.31	155	223.50	12.90
Baa	1126.95	105	262.90	5.50
Lhaviyani	701.42	84	158.00	7.20
North Male	1568.18	189	349.00	9.40
South Male	536.33	112	175.60	2.00
Ari	2271.75	268	489.40	8.30
Faafu	597.15	86	151.30	2.20
Dhaalu	736.46	98	179.40	4.40
Vaavu	1090.97	203	251.10	0.92
Meemu	983.92	111	197.30	4.20
Thaa	1695.79	154	243.70	9.30
Laamu	884.63	56	203.70	23.10
Gaafu	3278.59	210	437.90	34.30
Seenu	157.22	7	70.32	15.00
<u>Oceanic Faros (5):</u>				
Makunudhoo	142.48	1	142.48	0.96
Goidhoo	112.61	1	112.61	2.20
Gaafaru	88.05	1	88.05	0.19
Rasdhoo	61.84	1	61.84	0.62
Vattaru	46.72	1	46.72	0.01
<u>Oceanic platform reefs (4):</u>				
Alifushi	4.38	1	4.38	0.71
Kaashidhoo	9.54	1	9.54	2.89
Thoddoo	4.75	1	4.75	1.62
Foahmulah	10.18	1	10.18	5.13
MALDIVES TOTAL	21372.72	2041	4493.85	227.45