

Clipperton



Clipperton

environnement et biodiversité d'un microcosme océanique

Loïc Charpy* (coordinateur)

(*) IRD, UR 167 - Centre d'Océanologie de Marseille
rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille - France
loic.charpy@univmed.fr

Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle
IRD Éditions

Cette publication constitue le volume **68** de la collection Patrimoines Naturels

Directeur de la publication : Bertrand-Pierre Galey
Directeur général du Muséum national d'Histoire naturelle

Rédacteur en chef : Jacques Trouvilliez
Secrétaire de rédaction : Gwénaëlle Chavassieu

Photos 1^{re} de couverture :

a
b
c

 a : vue cocoteraie, lagon et Pacifique (photo C. Fresser)
b : fous masqués (photo L. Charpy)
c : vue aérienne intégrale de l'atoll (photo C. Fresser)

Photos 4^e de couverture :

d	e	f	g
---	---	---	---

 d : *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860 (photo L. Charpy)
e : fous masqués (photo L. Charpy)
f : échantillon de corail du genre *Pocillopora* (photo J.-F. Flot)
g : *Hymenocera picta* Dana, 1852 (photo G.-R. Allen)

Design : Catherine Lasnier

ISSN 1281-6213
ISBN MNHN 978-2-85653-612-4
ISBN IRD 978-2-7099-1660-8

© Publications scientifiques du MNHN, Paris ; IRD, Marseille - 2009

Cet ouvrage doit être référencé comme suit :
CHARPY L. (coord.) 2009. — *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; IRD, Marseille, 420 p. (Patrimoines naturels ; 68).

Table des matières

PRÉFACE	7
Fondation Total	
INTRODUCTION	9
De la découverte de l'île de Clipperton à nos jours	11
Jean-Louis Étienne	
Les grands questionnements et les expéditions scientifiques	17
Loïc Charpy, Marie-Josée Langlade	
L'ÎLE	21
Origine, situation et traits morphologiques généraux de l'île	23
Jean Trichet	
Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée	29
Françoise Bourrouilh-Le Jan	
Variations du niveau de la mer et du lagon	49
Laurent Testut, Gwénaële Jan, Antoine Guillot, Stéphane Calmant	
Un site test pour le mouvement tectonique absolu de la plaque Pacifique	55
Stéphane Calmant, Nicolas Bergeot, Marie-Noëlle Bouin	
Contexte océanographique	61
Martine Rodier, Loïc Charpy	
Biogéochimie du lagon	67
Loïc Charpy, Martine Rodier, Gérard Sarazin	
LES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES	81
Le picoplancton photosynthétique	83
Loïc Charpy, Gérald Gregori, Martine Rodier	
Les virus planctoniques du lagon	89
Yvan Bettarel	
Les micro-algues	93
Alain Couté, Caroline Loez-Bley, Catherine Perrette-Gallet	
Le zooplancton	111
Marc Pagano	
Les punaises marines <i>Halobates</i>	119
Romain Garrouste, Lanna Cheng	
LES COMMUNAUTÉS DE LA PENTE EXTERNE ET DU PLATIER	127
La flore marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie de l'île	129
Claude Payri, Jean-Louis Menou, Antoine N'Yeurt	
Les poissons	143
Philippe Béarez, Bernard Séret	
Les coraux	155
Jean-François Flot, Mehdi Adjeroud	
Les crustacés décapodes et stomatopodes, inventaire, écologie et zoogéographie	163
Joseph Poupin, Jean-Marie Bouchard, Laurent Albenga, Régis Cleva, Margarita Hermoso-Salazar, Vivianne Solís-Weiss	
En encadré : présence de deux sous-espèces de crevette <i>Alpheus lottini</i> à Clipperton	172
Alain Van Wormhoudt	

Les mollusques	217
Kristie-L. Kaiser	
Les échinodermes	235
Francisco-A. Solís-Marín, Alfredo Laguarda Figueras	
Les annélides polychètes de la cryptofaune benthique associée au corail mort	249
Vivianne Solís-Weiss, Pablo Hernández Alcántara	
Les bryozoaires	271
Jean-Loup d'Hondt	
LE MILIEU TERRESTRE	277
Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et dulcaquicoles	279
Alain Couté, Romain Garrouste	
Existe-t-il un transport pollinique vers Clipperton?	297
Denis-Didier Rousseau, Patrick Schevin, Jackie Ferrier, Marie-Pierre Ledru, Danielle Duzer	
La faune des insectes	309
Romain Garrouste, Christophe Hervé	
Les arachnides	325
Christophe Hervé, Romain Garrouste	
Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre <i>Gecarcinus planatus</i> Stimpson, 1860 (Decapoda : Brachyura)	333
Jean-Marie Bouchard, Joseph Poupin	
Les reptiles terrestres ou comment survivre en devenant "vampires"	347
Ivan Ineich, Sandrine Berot, Romain Garrouste	
L'avifaune et l'écologie des oiseaux marins	381
Henri Weimerskirch, Matthieu Le Corre, Charles-André Bost, Lisa T. Ballance, Robert L. Pitman	
Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques	393
Olivier Lorvelec, Michel Pascal	

Les communautés

de la pente externe
et du platier





Les coraux

Jean-François Flot, Mehdi Adjeroud

Résumé

Clipperton est un îlot d'origine corallienne. Afin d'étudier la taxonomie des coraux qui s'y trouvent, 105 échantillons ont été récoltés en plongée depuis la surface jusqu'à 52 m de profondeur et des relevés ont été conduits en neuf stations de trois sites représentatifs. Moins d'espèces sont observées que lors de précédentes études et des incertitudes taxonomiques subsistent concernant la délimitation des espèces de certains genres. Le nombre d'espèces de coraux au sens large présentes à Clipperton est compris entre 14 et 22, une diversité très faible qui contraste avec des taux de recouvrement relativement élevés, indicateurs d'un état de bonne santé du récif. Enfin, une forte hétérogénéité spatiale des assemblages coralliens à l'échelle de l'atoll est observée, qui traduit probablement des différences de traits d'histoire de vie et de préférences écologiques entre les espèces.

Abstract

Clipperton is a coral island. In order to study the taxonomy of the corals present around this island, 105 samples were collected from the surface down to 52 m depth using SCUBA, and transects were analyzed at nine locations of three representative study sites. Less species were observed than in previous reports and taxonomical uncertainties remain concerning species delimitations in some genera. The number of species of corals sensu lato present in Clipperton appears to lie somewhere between 14 and 22, a very low figure that contrasts with a relatively high coral coverage indicating a good state of health for the reef. Also, the coral assemblages appear to be spatially heterogeneous at the scale of the island, probably due to differences in life history traits and ecological preferences between the species.

INTRODUCTION

L'île de Clipperton est en grande partie constituée d'une accumulation de squelettes carbonatés de coraux, ce qui s'observe aisément sur une coupe naturelle de la partie superficielle de l'îlot (Fig. 156) ; seul le "rocher" témoigne encore de la structure volcanique d'origine qui a permis la colonisation initiale par les coraux. Pendant longtemps, Clipperton fut d'ailleurs considéré comme l'unique récif corallien véritable du Pacifique est : on pensait que les coraux des côtes sud-américaines, des Galápagos et des îles Revillagigedo, malgré leur abondance locale, ne formaient pas de récifs coralliens à proprement parler, c'est-à-dire des bioconstructions structurées de carbonate de calcium (Glynn *et al.* 1972 ; Dana 1975 ; Cortés 1997). Même si l'existence de récifs coralliens dans ces autres localités est maintenant reconnue, Clipperton reste un des îlots coralliens les plus isolés au monde, et le plus à l'est du Pacifique (Sachet 1962 ; Salvat *et al.* 2008). Pour ces raisons, l'étude de sa faune corallienne est d'un grand intérêt systématique et biogéographique.

Les principaux organismes à l'origine de cette prodigieuse accumulation de carbonate de calcium sont les coraux qui font l'objet du présent chapitre. Après avoir passé en revue les différentes espèces recensées à Clipperton et esquissé les problèmes posés par leur taxonomie, nous aborderons une partie de leur écologie en examinant la structure des communautés et les schémas de répartition des principales espèces.



Figure 156 : coupe naturelle de la partie superficielle de Clipperton (la plupart des fragments visibles proviennent de coraux du genre *Pocillopora*).
*Natural section of the superficial part of Clipperton (most visible fragments belong to corals of the genus *Pocillopora*).*

LES CORAUX : DÉFINITIONS ET APERÇU HISTORIQUE

Au cours des siècles le terme "corail" a été utilisé dans des sens divers, mais la plupart des auteurs actuels limitent son étendue aux seuls cnidaires qui sécrètent un squelette externe massif composé de carbonate de calcium (Yonge 1968), excluant de cette manière les "coraux mous" et autres octocoralliaires peu ou pas calcifiés tels que les gorgones. Les coraux au sens large comprennent alors des hydrozoaires tels que *Millepora* spp. (corail de feu), des octocoralliaires entièrement calcifiés tels que *Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758) (corail rouge), *Heliopora coerulea* (Pallas, 1766) (corail bleu), et *Tubipora musica* Linnaeus, 1758 (orgue de mer), et les coraux *sensu stricto* (scléactiniaires, également appelés madréporaires). Ces derniers sont majoritaires et, avec les anémones de mer, les zoanthaires et les corallimorphes, constituent le groupe des hexacoralliaires. Hexacoralliaires et octocoralliaires font partie des anthozoaires, "animaux-fleurs" dont la nature animale ne fut, pour les coraux, établie qu'au XVIII^e siècle par Peyssonnel. Parmi les scléactiniaires, certains établissent des relations symbiotiques avec des algues dinoflagellées capables de photosynthèse (zooxanthelles) : c'est notamment le cas de la plupart des coraux tropicaux.

Dès la première édition du *Systema naturae* (1735), Linné plaçait les "orties de mer", autrement dit les anémones, dans le groupe vaste et hétérogène des zoophytes. Dans les éditions ultérieures, les coraux étaient rangés parmi les lithophytes et appartenaient pour la plupart au genre *Madrepora* (d'où le terme "madréporaires" qui les désigne encore aujourd'hui). Au cours du siècle suivant, de nombreux auteurs (notamment Pallas 1766; Forskål 1775;



Figure 157 : photographie sous-marine d'un corail du genre *Pocillopora*, prise à 10m de profondeur sur le récif de Clipperton et montrant les tentacules déployés.

Underwater photograph of a coral belonging to the genus Pocillopora, taken at a depth of 10m on the reef of Clipperton and showing its tentacles extended.



Figure 158 : photographie d'un échantillon de corail du genre *Pocillopora* ramené à l'air libre lors de l'expédition. Les tentacules sont rétractés et forment de petits cercles colorés entourant la bouche de chaque polype (diamètre d'un polype : environ 2mm).

Photograph of a Pocillopora coral sample that was brought back to the surface during the expedition. Tentacles are retracted and form small colored circles surrounding the mouth of each polyp (polyp diameter: about 2 mm).

Ellis & Solander 1786; Esper 1794-1806; Lamarck 1816; Ehrenberg 1834) décrivent de nouvelles espèces d'anthozoaires et créèrent de nouveaux genres. Ainsi Lamarck dans son *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (1816) distingue-t-il 18 genres de "polypiers lamellifères". Il faudra cependant attendre les travaux de Dana (1846) aux États-Unis, puis ceux de Milne Edwards (1857-1860) en France pour que la classification actuelle des coraux voie le jour, au moins dans ses grandes lignes. Cette classification apparaît dans sa forme la plus aboutie dans les monographies de Vaughan & Wells (1943) puis de Wells (1956). Une révision récente (Veron & Stafford-Smith 2000) distingue 800 espèces de coraux tropicaux, repartis en 110 genres et 18 familles.

La plupart des coraux sont des organismes coloniaux, c'est-à-dire qu'ils se composent d'une répétition d'organismes génétiquement identiques produits par bourgeonnement (reproduction asexuée) et restant en contact les uns avec les autres (Jackson & Coates 1986). Parfois, l'unité de base, appelée polype, est si petite qu'elle est difficilement reconnaissable à l'œil nu (*Pocillopora*, Fig. 157 et Fig. 158). D'autres espèces possèdent de larges polypes (*Tubastrea*, Fig. 159), voire un seul très grand (*Fungia*). Ceci pose le problème de la définition de l'individu chez les coraux, d'autant qu'une colonie peut se fragmenter, par exemple sous l'effet des vagues ou de la prédation : chaque fragment, s'il survit, redonnera alors une colonie génétiquement identique à la colonie d'origine (Heyward & Collins 1985; Lirman 2000).



Figure 159: photographie d'une colonie de *Tubastrea coccinea* prise à Clipperton par 35 m de profondeur, montrant les polypes aux tentacules rétractés (diamètre d'un polype: environ 2 cm).

Photograph of a *Tubastrea coccinea* colony taken at Clipperton at 35 m depth, showing the polyps with retracted tentacles (polyp diameter: about 2 cm).

SYSTÉMATIQUE DES CORAUX DE CLIPPERTON

Au cours de l'expédition, nous avons examiné un grand nombre de colonies coralliennes et récolté 105 échantillons entre la surface et 52 m de profondeur. Ces échantillons comprenaient, pour chaque colonie, un petit fragment squelettique, un extrait d'ADN et de nombreuses photographies sous-marines afin de garder trace de la morphologie de la colonie et de son environnement immédiat. En raison de leur petite taille, les fragments collectés seront régénérés rapidement par chaque colonie et ne devraient avoir aucun impact négatif sur leur survie.

Les coraux les plus fréquemment observés appartiennent à trois genres: *Porites*, *Pocillopora* et *Pavona*. Les coraux du genre *Porites* (Fig. 160) sont souvent massifs (ce qui leur vaut le surnom de "patates de corail") et peuvent atteindre plusieurs mètres de diamètre. De croissance lente, ils se sont révélés des sources très importantes d'informations paléoclimatologiques, car leur squelette enregistre les variations des conditions environnementales tout au long de sa croissance (Gagan *et al.* 1994; Alibert & McCulloch 1997; Linsley *et al.* 1999). Quatre espèces difficiles à déterminer sont présentes à Clipperton: *Porites arnaudi* Reyes-Bonilla & Carricart-Ganivet, 2000; *P. australiensis* Vaughan, 1918; *P. lobata* Dana, 1846 et *P. lutea* Milne Edwards & Haime, 1860. La première, *P. arnaudi*, n'a jusqu'à présent été observée que dans la partie la plus orientale de l'océan Pacifique (Mexique, Clipperton, îles Revillagigedo) alors que les trois dernières espèces sont présentes dans toute la province Indo-Pacifique, c'est-à-dire des côtes orientales de l'Afrique aux côtes occidentales de l'Amérique.



Figure 160: photographie d'une colonie corallienne du genre *Porites* (Clipperton, profondeur 28 m).

Photograph of a coral colony belonging to the genus *Porites* (Clipperton, 28 m depth).



Figure 161: *Pocillopora effusus* (Clipperton, profondeur 10 m).

Pocillopora effusus (Clipperton, 10 m depth).



Figure 162 : *Pocillopora elegans* (Clipperton, profondeur 26 m).
Pocillopora elegans (Clipperton, 26 m depth).

Les coraux du genre *Pocillopora* présentent quant à eux une variabilité morphologique très importante à Clipperton (Fig. 161 à Fig. 163), ce qui a conduit à des divergences notables d'un auteur à l'autre quant au nombre d'espèces de ce genre présentes à cet endroit du globe : trois espèces selon Hertlein & Emerson (1957), une ou deux selon Glynn *et al.* (1996), trois selon Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla (1999), et six espèces en nous basant sur la morphologie des échantillons que nous y avons récoltés : *P. effusus* Veron, 2000 ; *P. elegans* Dana, 1846 ; *P. eydouxi* Milne Edwards & Haime, 1860 ; *P. meandrina* Dana, 1846 ; *P. verrucosa* (Ellis & Solander, 1786) et *P. woodjonesi* Vaughan, 1918.



Figure 164 : *Pavona maldivensis* (Clipperton, profondeur 12 m).
Pavona maldivensis (Clipperton, 12 m depth).



Figure 165 : colonie mobile de *Pavona varians* (Clipperton, profondeur 18 m).
Mobile colony (corallith) of *Pavona varians* (Clipperton, 18 m depth).



Figure 163 : *Pocillopora meandrina* (Clipperton, profondeur 10 m).
Pocillopora meandrina (Clipperton, 10 m depth).

Le genre *Pavona* est représenté à Clipperton par trois espèces : *P. maldivensis* (Gardiner, 1905) ; *P. minuta* Wells, 1954 et *P. varians* Verrill, 1864 (Fig. 164 et Fig. 165). La présence d'une quatrième espèce de ce genre (*P. gigantea* Verrill, 1869) est mentionnée dans l'une des premières publications traitant des coraux de Clipperton (Durham & Barnard 1952), mais plus jamais par la suite : cette espèce est donc très rare à Clipperton, voire ne s'y trouve plus actuellement. Une espèce d'un genre voisin, *Leptoseris scabra* Vaughan, 1907, est en revanche relativement abondante (Fig. 166). Deux autres espèces de corail fréquemment observées à Clipperton sont *Millepora exaesa* Forskål, 1775 et *Tubastrea coccinea* Lesson, 1836 (Fig. 159). Enfin, *Psammocora superficialis* Gardiner, 1898 et une espèce indéterminée du genre *Astrangia* sont également présentes mais rares. Toutes les espèces de coraux présentes à Clipperton sont des scléactiniaires (coraux *sensu stricto*) à l'exception de *Millepora exaesa*. Cette dernière appartient au groupe des hydrozoaires qui comprend également certaines méduses, parenté se manifestant notamment par la puissance de ses cellules urticantes (cnidoblastes) qui lui valent le surnom de "corail de feu". À l'exception d'*Astrangia* sp. et de *Tubastrea coccinea*, tous les coraux de Clipperton hébergent dans leurs tissus des zooxanthelles. D'autre part, nous avons pu observer de nombreuses colonies coralliennes mobiles, appartenant aux genres *Porites*, *Pocillopora*, et *Pavona* (Fig. 165) :



Figure 166 : *Leptoseris scabra* (Clipperton, profondeur 29 m).
Leptoseris scabra (Clipperton, 29 m depth).

ces "coraux qui roulent", appelés *coralliths* en anglais (Glynn 1974; Pichon 1974; Scoffin *et al.* 1985; Lewis 1989; Dullo & Hecht 1990; Riegl *et al.* 1996; Rodríguez-Martínez & Jordán-Dahlgren 1999) se sont révélés particulièrement abondants à Clipperton.

En plus des espèces précédemment citées, des traces de coraux fossiles indiquent que la biodiversité corallienne de Clipperton a varié au cours du temps. Ainsi un fragment squelettique érodé appartenant au genre *Balanophyllia* a-t-il été trouvé par 650 m de profondeur au large de l'atoll (Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla 1999). Du fait de l'isolement important de Clipperton, il se pourrait que certaines espèces rarement observées telles que *Pavona gigantea* ou *Psammocora superficialis* n'y soient présentes que par intermittence, au gré d'événements de colonisation ou d'extinction dépendant du hasard et des changements climatiques affectant les courants marins. Des restes de squelettes de coraux sont également présents dans le lagon (voir chapitre "Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée"). Du temps où le lagon était ouvert sur l'océan, il est possible que cet habitat, très différent des pentes coralliennes extérieures, ait été colonisé par des espèces distinctes de celles rencontrées aujourd'hui à Clipperton.

Cependant la taxonomie des coraux, traditionnellement fondée sur la morphologie du squelette calcaire, est en train d'être bouleversée par les résultats d'études moléculaires (Romano & Palumbi 1996; Romano & Cairns 2000; Cuif *et al.* 2003; Fukami *et al.* 2004). La liste d'espèces présentée ici, à partir de la morphologie des colonies rencontrées, ne reflète donc sans doute pas la réalité. Ainsi, d'après une étude génétique (Flot 2007) il n'y aurait en fait que deux espèces du genre *Pocillopora* à Clipperton, présentant chacune des morphologies variées. On sait que la morphologie des coraux est affectée par de nombreux facteurs tels que la lumière, la sédimentation, les courants, la température, la profondeur, la salinité, les interactions avec d'autres organismes (prédation, compétition, symbiose), la topographie du substrat et même la gravité (Randall 1976; Meroz *et al.* 2002). On parle d'écomorphose pour qualifier ces transformations morphologiques en fonction de l'environnement de croissance. Il se pourrait également qu'une partie de cette diversité morphologique soit sous contrôle génétique: la variété des formes refléterait alors la diversité génétique au sein d'une espèce. Des études moléculaires plus poussées seront nécessaires afin de trancher entre ces deux hypothèses.

STRUCTURE ET RÉPARTITION SPATIALE DES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES

Les coraux sont rarement distribués aléatoirement au sein des récifs (Done 1983; Adjeroud 1997) et les assemblages d'espèces se caractérisent généralement par une forte structuration spatiale, gouvernée par une variété de facteurs physiques et biologiques d'intensité variable et qui interagissent à différentes échelles spatio-temporelles (Quinn & Dunham 1983; Karlson & Hurd 1993; Karlson *et al.* 2004). Parmi ces facteurs, deux catégories sont distinguées:

- les facteurs extrinsèques, comprenant les facteurs abiotiques (substrat, hydrodynamisme, hydrologie, etc.), les interactions biologiques (prédation, com-

pétition spatiale, etc.) et les perturbations de grandes ampleurs, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique;

- les facteurs intrinsèques, relatifs aux traits d'histoire de vie des espèces, comme les stratégies reproductives, les capacités de dispersion larvaire et les processus de recrutement.

Dans le cadre de notre étude sur les communautés coralliennes de Clipperton, l'objectif a été de caractériser l'hétérogénéité spatiale à plusieurs échelles (entre sites différemment exposés, et selon un gradient de profondeur), et de mettre en évidence les schémas de zonation des assemblages d'espèces. Neuf stations d'étude (Fig. 167) ont été réparties sur la pente externe autour de l'atoll, en trois sites (A, B et C) différemment exposés aux houles dominantes, et à trois profondeurs (6, 12 et 18 m) présentant un gradient de lumière et d'hydrodynamisme. À chaque station, les colonies coralliennes ont été identifiées au niveau générique et comptées à l'intérieur de trois transects couloirs, larges de 1 m et longs de 10 m, parallèles entre eux et à la ligne de rivage. En complément, les pourcentages de recouvrement des genres ont été obtenus en notant systématiquement les colonies présentes à l'aplomb de cent points marqués tous les 25 cm le long de trois transects de 25 m de longueur.

La richesse générique varie d'un site et d'une station à l'autre: trois à quatre genres sont recensés par station. Tandis que les genres *Pavona* et *Porites* sont observés aux neuf stations, *Pocillopora* est absent à l'une d'elles et *Leptoseris* n'a été observé qu'aux stations situées à 18 m de profondeur (Fig. 168).

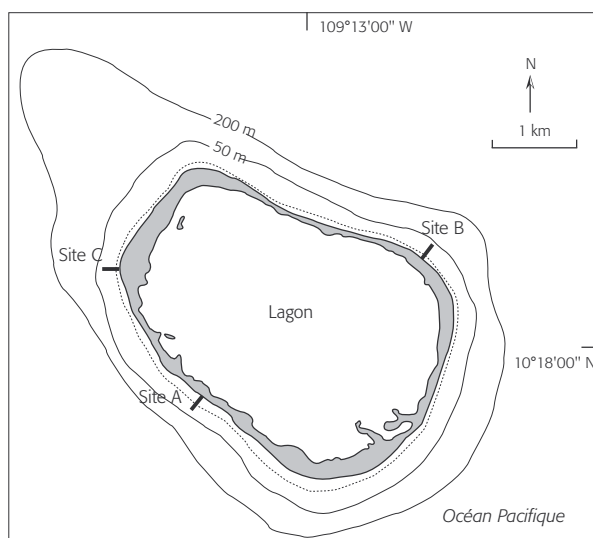


Figure 167: localisation des trois sites d'étude (A, B et C) mis en place sur la pente externe de l'atoll de Clipperton.

Localization of the three study sites (A, B and C) set up on the outer reef slope of the atoll of Clipperton.

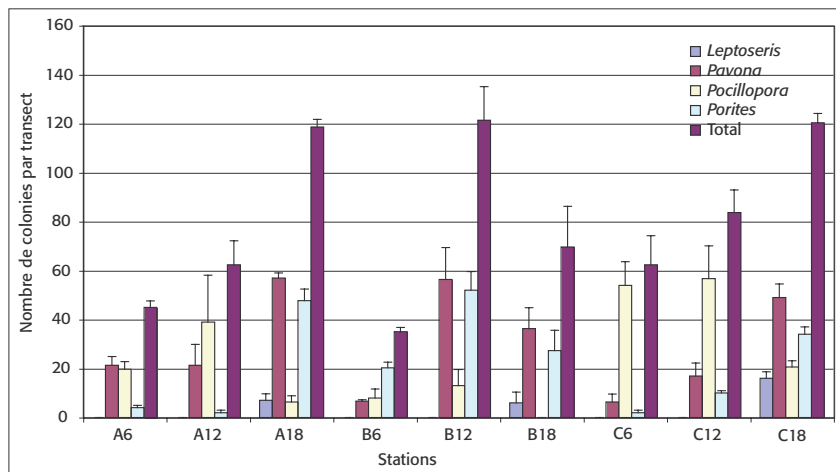


Figure 168 : abondance des principaux genres aux neuf stations d'étude établies autour de Clipperton. Les barres d'erreur représentent les écarts-types. Abundance of the main genera at the nine study stations set up around Clipperton. Error bars represent standard deviations.

Pavona, *Pocillopora* et *Porites* sont les genres les plus abondants (jusqu'à 5,7 colonies par mètre carré), alors que *Leptoseris* est largement moins représenté (moins de 1,6 colonies par mètre carré).

L'abondance des colonies (tous genres confondus) est comprise entre 3,5 et 12,1 colonies par mètre carré. Sur les sites A et C l'abondance des colonies augmente avec la profondeur. En revanche, sur le site B, les valeurs maximales d'abondance sont enregistrées à 12 m de profondeur. Mais sur les trois sites, les abondances sont nettement inférieures aux faibles profondeurs.

Ce schéma de répartition spatiale (abondances minimales à 6 m de profondeur, et maximales à 12 ou 18 m selon les sites) se retrouve pour les genres *Pavona* et *Porites*. En revanche, sur chacun des trois sites d'étude, *Pocillopora* se distingue par des abondances plus élevées aux stations de 6 et 12 m de profondeur qu'aux stations de 18 m où les abondances sont nettement inférieures, voire nulles, comme au site B.

Les pourcentages de recouvrement du substrat en corail vivant (tous genres confondus), en fonction des variations bathymétriques sont sensiblement contrastés entre les trois sites d'étude (Fig. 169). À chaque site, les valeurs maximales sont enregistrées à 18 m (sites A et C) ou 12 m (site B) de profondeur, et les plus faibles valeurs à 6 m (sites B et C) ou 12 m (site A). Le genre *Porites* présente les plus forts recouvrements (jusqu'à 69,3%), *Pavona* et *Pocillopora* occupent des surfaces relativement

importantes, souvent supérieures à 10%. En revanche, *Leptoseris* ne représente qu'une très faible proportion du recouvrement corallien (moins de 1% à une seule des neuf stations). Les recouvrements en *Porites* et *Pavona* sont généralement plus importants à 12 et 18 m de profondeur qu'à 6 m ; à l'inverse, les colonies de *Pocillopora* occupent des surfaces plus importantes à 6 et 12 m de profondeur.

Dans la partie supérieure de la pente externe récifale (moins de 30 m de profondeur), nos relevés quantitatifs indiquent que les coraux les plus fréquents sont *Porites*, *Pocillopora* et *Pavona*. À des profondeurs plus importantes (de 30 à 60 m), des observations qualitatives montrent que les espèces *Pavona varians*, *Tabastrea coccinea* et *Leptoseris scabra* dominent les assemblages. Quant aux coraux du genre *Astrangia*, on les rencontre dans des environnements cryptiques et peu visibles tels que sous les rebords de colonies massives de coraux des genres *Porites* et *Pavona*.

Ainsi, nos résultats mettent en évidence une forte hétérogénéité spatiale des assemblages coralliens à l'échelle de l'atoll. La répartition des différents genres de coraux, et par conséquent leur abondance et leur recouvrement, varient significativement avec la profondeur et selon les différents sites. Les schémas de répartition spatiale des trois principaux genres (*Pavona*, *Pocillopora*, *Porites*) sont distincts, et traduisent probablement des traits d'histoire de vie et des préférences écologiques caractéristiques.

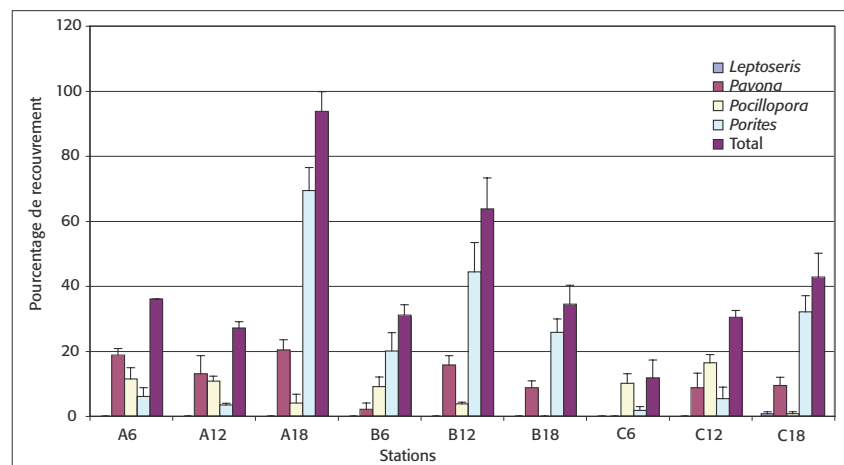


Figure 169 : pourcentages de recouvrement des principaux genres aux neuf stations d'étude établies autour de Clipperton. Les barres d'erreur représentent les écarts-types. Percentages of cover for the main genera at the nine study stations set up around Clipperton. Error bars represent standard deviations.

CONCLUSIONS

Les travaux antérieurs (Durham & Barnard 1952; Hertlein & Emerson 1957; Glynn *et al.* 1996; Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla 1999; Reyes

Bonilla & Carricart-Ganivet 2000) et les résultats de nos prospections de 2005 ont permis de mieux connaître les coraux de Clipperton, et de dégager

certains traits caractéristiques des communautés coralliennes des pentes externes de l'atoll. L'ensemble des prospections met clairement en évidence la diversité remarquablement faible des coraux de Clipperton : à ce jour, seules 21 espèces de scléractiniaires, appartenant à 10 genres, ont été signalées à Clipperton (Tab. XXXIV). Parmi celles-ci, quatre sont extrêmement rares ou ne s'y trouvent plus à l'heure actuelle; de plus les données moléculaires suggèrent que les six espèces morphologiques du genre *Pocillopora* pourraient se réduire à deux... C'est bien moins que les 168 espèces de scléractiniaires de 51 genres répertoriées sur les récifs de la Polynésie française (Pichon 1985). Les observations de Glynn *et al.* (1996) et celles effectuées en 2005 montrent que parmi les taxons présents à Clipperton, seules quelques-uns (*Porites* spp., *Pocillopora* spp., *Pavona minuta* et *P. varians*) sont communément observés et contribuent de manière significative au recouvrement en corail vivant et, par conséquent, à la bioconstruction récifale. Les autres espèces sont peu abondantes et rarement observées.

Cette diversité étonnamment faible peut s'expliquer essentiellement par trois facteurs :

- l'éloignement de Clipperton par rapport au centre de diversité maximale et au centre de dispersion des espèces, tous deux situés dans la région Indo-Malaise (région délimitée au nord par l'archipel des Ryukyu, à l'ouest par l'Indonésie et à l'est par la Papouasie Nouvelle-Guinée) ;
- l'isolement régional de Clipperton, distant de 1 280 km des côtes mexicaines, de 2 400 km des îles Galápagos, de 4 000 km des îles Marquises et de 4 950 km d'Hawaï ;
- la petite taille de son écosystème récifal, avec une pente externe d'une surface inférieure à quatre kilomètres carrés et ne présentant pas une grande diversité d'habitats.

Malgré cette faible diversité, les pourcentages de recouvrement en corail vivant (entre 11 % et 93 %) sont relativement élevés en comparaison d'autres écosystèmes coralliens du Pacifique central comme ceux de Polynésie française (Adjeroud 1997) ou même du Pacifique ouest comme la Grande Barrière de Corail (Harriott & Banks 2002). Ces forts pourcentages de recouvrement et d'abondance semblent témoigner d'une bonne santé des coraux. De plus, on observe beaucoup de colonies de grandes tailles (donc âgées), et peu de coraux morts. Il apparaît donc que l'écosystème récifal de Clipperton n'a pas souffert, au moins au cours des dernières années, de perturbations de grande ampleur telles que les cyclones ou les épisodes de blanchissement de coraux. Bien entendu, il ne s'agit là que de résultats préliminaires, et seul un suivi à long terme, avec des prospections interannuelles, permettra de déterminer avec précision l'état de santé du milieu corallien et son évolution (Salvat *et al.* 2008).

Tableau XXXIV : liste des espèces de coraux signalées à ce jour à Clipperton.

† espèces très rares ou ne se trouvant plus à Clipperton à l'heure actuelle. * coraux n'hébergeant pas de zooxanthelles dans leurs tissus¹(Durham & Barnard, 1952),²(Hertlein & Emerson, 1957),³(Glynn, Veron & Wellington, 1996),⁴(Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla, 1999),⁵(Reyes Bonilla & Carricart-Ganivet, 2000),⁶(nos observations).

List of the coral species reported to date at Clipperton.

† species that are either very rare or are no longer found at Clipperton.

* corals that do not host zooxanthellae in their tissues

¹(Durham & Barnard, 1952),²(Hertlein & Emerson, 1957),³(Glynn, Veron & Wellington, 1996),⁴(Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla, 1999),⁵(Reyes Bonilla & Carricart-Ganivet, 2000),⁶(our observations).

Phylum Cnidaria Hatschek, 1888
Classe Anthozoa Ehrenberg, 1834
Ordre Scleractinia Bourne, 1900
Famille Agariciidae Gray, 1847
<i>Leptoseris scabra</i> Vaughan, 1907 ^{3,4,6}
<i>Pavona maldivensis</i> (Gardiner, 1905) ^{3,4,6}
<i>P. minuta</i> Wells, 1954 ^{3,4,6}
<i>P. varians</i> Verrill, 1864 ^{1,2,3,4,6}
† <i>P. gigantea</i> Verrill, 1869 ^{1,2}
Famille Caryophylliidae Gray, 1847
† <i>Cyathoceras</i> sp. ²
† <i>Paracyathus</i> sp. ²
Famille Dendrophylliidae Vaughan & Wells, 1943
† <i>Balanophyllia</i> sp. ⁴
* <i>Tubastrea coccinea</i> Lesson, 1836 ^{3,4,6}
Famille Pocilloporidae Lamarck, 1816
<i>Pocillopora effusus</i> Veron, 2000 ^{3,4,6}
<i>P. elegans</i> Dana, 1846 ⁶
<i>P. eydouxi</i> Milne Edwards & Haime, 1860 ⁶
<i>P. meandrina</i> Dana, 1846 ^{2,4,6}
<i>P. verrucosa</i> (Ellis & Solander, 1786) ^{2,6}
<i>P. woodjonesi</i> Vaughan, 1918 ⁶
Famille Poritidae Gray, 1842
<i>Porites arnaudi</i> Reyes-Bonilla & Carricart-Ganivet, 2000 ^{4,5,6}
<i>P. australiensis</i> Vaughan, 1918 ^{4,6}
<i>P. lobata</i> Dana, 1846 ^{3,4,6}
<i>P. lutea</i> Milne Edwards & Haime, 1860 ^{4,6}
Famille Rhizangiidae D'Orbigny, 1851
* <i>Astrangia</i> sp. ⁴
Famille Siderastreidae Vaughan & Wells, 1943
<i>Psammocora superficialis</i> Gardiner, 1898 ^{4,6}
Classe Hydrozoa Owen, 1843
Ordre Milleporina Hickson, 1901
Famille Milleporidae Fleming, 1828
<i>Millepora exaesa</i> Forskål, 1775 ^{3,4,6}

REMERCIEMENTS

Un grand merci à J.-L. Étienne et à Septième Continent pour avoir organisé cette expédition et financé la participation de l'un d'entre nous (J.-F. Flot). La participation de M. Adjeroud a, quant à elle, reçu le soutien

financier du WWF-France. Nos remerciements vont également à toute l'équipe de l'expédition ainsi qu'à l'équipage du *Rara Avis*, voilier de l'association du père Jaouen, qui nous a amenés sur l'île.

- ADJEROUD M. 1997. — Factors influencing spatial patterns on coral reefs around Moorea, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series* 159 : 105-119.
- ALIBERT C.-A. & MCCULLOCH M.-T. 1997. — Strontium/calcium ratios in modern *Porites* corals from the Great Barrier Reef as a proxy for sea surface temperature: Calibration of the thermometer and monitoring of ENSO. *Paleoceanography* 12(3) : 345-364.
- CARRICART-GANIVET J.-P. & REYES-BONILLA H. 1999. — New and previous records of scleractinian corals from Clipperton Atoll, eastern Pacific. *Pacific Science* 53(4) : 370-375.
- CORTÉS J. 1997. — Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16 supplement : 539-546.
- CUIF J.-P., LECOINTRE G., PERRIN C., TILLIER A. & TILLIER S. 2003. — Patterns of septal biomineralization in Scleractinia compared with their 28S rRNA phylogeny: a dual approach for a new taxonomic framework. *Zoologica Scripta* 32(5) : 459-473.
- DANA J.-D. 1846. — *United States Exploring Expedition. Vol. VII. Zoophytes.* C. Sherman, Philadelphia, 740 p.
- DANA T.-F. 1975. — Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs. *Marine Biology* 33(4) : 355-374.
- DONE T.-J. 1983. — Coral zonation: its nature and significance, in BARNES D.-J. (Ed.), *Perspectives on coral reefs.* Brian Clouston, Manuka : 107-147.
- DULLO W.-C. & HECHT C. 1990. — Corallith growth on submarine alluvial fans. *Senckenbergiana Maritima* 21(1) : 77-86.
- DURHAM J.-W. & BARNARD J.-L. 1952. — Stony corals of the eastern Pacific collected by the *Velero III* and *Velero IV.* *Allan Hancock Pacific Expeditions* 16 : 1-110.
- EHRENBERG C.-G. 1834. — *Die Corallenthiere des Rothen Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet.* Gedruckt in der Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften, Berlin, 156 p.
- ELLIS J. & SOLANDER D. 1786. — *The natural history of many curious and uncommon zoophytes, collected from various parts of the globe.* White & Son, London, 208 p.
- ESPER E.J.C. 1794-1806. — *Fortsetzungen der Pflanzenzithiere in Abbildungen nach der Natur mit Farben erleuchtet nebst Beschreibungen.* Raspische Buchhandlung, Nürnberg, 533 p.
- FLOT J.-F. 2007. — *Vers une taxonomie moléculaire des coraux du genre Pocillopora.* Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 154 p.
- FORSKÅL P. 1775. — *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientale observavit.* Mölleriaulae Typographi, Hauniae, 164 p.
- FUKAMI H., BUDD A.-F., PAULAY G., SOLÉ-CAVA A., CHEN C.-A., IWAO K. & KNOWLTON N. 2004. — Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature* 427 : 832-835.
- GAGAN M.-K., CHIVAS A.-R. & ISDALE P.-J. 1994. — High-resolution isotopic records from corals using ocean temperature and mass-spawning chronometers. *Earth and Planetary Science Letters* 121(3-4) : 549-558.
- GLYNN P.-W. 1974. — Rolling stones among the scleractinian: mobile corallith communities in the Gulf of Panama, in CAMERON A.-M., CABBELL B.-M., CRIBB A.-B., ENDEAN R., JELL J.-S., JONES O.-A., MATHER P. & TALBOT F.-H. (Eds), *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium. Vol. 2.* The Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia : 183-200.
- GLYNN P.-W., STEWART R.-H. & MCCOSKER J.-E. 1972. — Pacific coral reefs of Panamá: Structure, distribution and predators. *International Journal of Earth Sciences* 61(2) : 483-519.
- GLYNN P.-W., VERON J.-E. & WELLINGTON G.-M. 1996. — Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2) : 71-99.
- HARRIOTT V.-J. & BANKS S.-A. 2002. — Latitudinal variation in coral communities in eastern Australia: a qualitative biophysical model of factors regulating coral reefs. *Coral Reefs* 21(1) : 83-94.
- HERTLEIN L.-G. & EMERSON W.-K. 1957. — Additional notes on the invertebrate fauna of Clipperton Island. *American Museum Novitates* 1859 : 1-9.
- HEYWARD A.-J. & COLLINS J.-D. 1985. — Fragmentation in *Montipora ramosa*: the genet and ramet concept applied to a reef coral. *Coral Reefs* 4(1) : 35-40.
- JACKSON J.-B.-C. & COATES A.-G. 1986. — Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 313(1159) : 7-22.
- KARLSON R.-H. & HURD L.-E. 1993. — Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms. *Coral Reefs* 12(3) : 117-125.
- KARLSON R.-H., CORNELL H.-V. & HUGHES T.-P. 2004. — Coral communities are regionally enriched along an oceanic biodiversity gradient. *Nature* 429(6994) : 867-870.
- LAMARCK J.-B. D. M. D. 1816. — *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie. Tome second.* Verdière, Paris, 568 p.
- LEWIS J.-B. 1989. — Spherical growth in the Caribbean coral *Siderastrea radians* (Pallas) and its survival in disturbed habitats. *Coral Reefs* 7(4) : 161-167.
- LINNÉ C. 1735. — *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice disposita per classes, ordines, genera, & species.* Theodore Haak, Lugduni Batavorum (Leiden), 11 p.
- LINSLEY B.-K., MESSIER R.-G. & DUNBAR R.-B. 1999. — Assessing between-colony oxygen isotope variability in the coral *Porites lobata* at Clipperton Atoll. *Coral Reefs* 18(1) : 13-27.
- LIRMAN D. 2000. — Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 251(1) : 41-57.
- MEROZ E., BRICKNER I., LOYA Y., PERETZMAN-SHEMER A. & ILAN M. 2002. — The effect of gravity on coral morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 : 717-720.
- MILNE EDWARDS H. 1857-1860. — *Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits.* Roret, Paris, 1 519 p.
- PALLAS P.-S. 1766. — *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis.* Hagæ (F. Varrentrapp), 451 p.
- PICHON M. 1974. — Free living scleractinian coral communities in the coral reefs of Madagascar, in CAMERON A.-M., CABBELL B.-M., CRIBB A.-B., ENDEAN R., JELL J.-S., JONES O.-A., MATHER P. & TALBOT F.-H. (Eds), *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium. Vol. 2.* The Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia : 173-182.
- PICHON M. 1985. — Scleractinia, in DELESALLE B., GALZIN R. & SALVAT B. (Eds), *Proceedings of The Fifth International Coral Reef Congress. Tahiti, 27 May - 1 June 1985.* Vol. 1 : 399-403.
- QUINN J.-F. & DUNHAM A.-E. 1983. — On hypothesis testing in ecology and evolution. *The American Naturalist* 122(5) : 602-617.
- RANDALL R.-H. 1976. — Some problems in reef coral taxonomy. *Micronesica* 15(1) : 151-156.
- REYES BONILLA H. & CARRICART-GANIVET J.-P. 2000. — *Porites arnaudi*, a new species of stony coral (Anthozoa: Scleractinia: Poritidae) from oceanic islands of the eastern Pacific Ocean. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113 : 561-571.
- RIEGL B., PILLER W.-E. & RASSER M. 1996. — Rolling stones: First report of a free living *Acropora anthocercis* (Brook) from the Red Sea. *Coral Reefs* 15(3) : 149-150.
- RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ R.-E. & JORDÁN-DAHLGREN E. 1999. — Epibiotic and free-living *Porites astreoides*. *Coral Reefs* 18(2) : 159-161.
- ROMANO S.-L. & CAIRNS S.-D. 2000. — Molecular phylogenetic hypotheses for the evolution of scleractinian corals. *Bulletin of Marine Science* 67(3) : 1 043-1 068.
- ROMANO S.-L. & PALUMBI S.-R. 1996. — Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics. *Science* 271(5249) : 640-642.
- SACHET M.-H. 1962. — Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.
- SALVAT B., ADJEROUD M. & CHARPY L. 2008. — Les récifs coralliens de Clipperton. *Revue d'Ecologie* 63 : 179-187.
- SCOFFIN T.-P., STODDART D.-R., TUDHOPE A.-W. & WOODROFFE C. 1985. — Rhodoliths and coralloliths of Muri Lagoon, Rarotonga, Cook Islands. *Coral Reefs* 4(2) : 71-80.
- VAUGHAN T.-W. & WELLS J.-W. 1943. — Revision of the sub-orders, families and genera of the Scleractinia. *Geological Society of America Special Paper* 44 : 1-363.
- VERON J. & STAFFORD-SMITH M. 2000. — *Corals of the world.* 3 Vols. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 1 382 p.
- WELLS J.-W. 1956. — Scleractinia, in MOORE R.-C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence : 328-444.
- YONGE C.-M. 1968. — Review lecture: Living corals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 169(1017) : 329-344.