

UNIVERSITE DE LA REUNION
U.F.R. SCIENCES ET TECHNOLOGIES
LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE MARINE

THESE
Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION
Discipline : Ecologie Marine

Présentée par
Dorothee TADDEI

**TRANSFERT DE MATIERE ET D'ENERGIE DANS LES
SEDIMENTS D'UN COMPLEXE RECIFAL ANTHROPISE
(ÎLE DE LA RÉUNION, OCEAN INDIEN)**

Soutenue le 6 juin 2006 à l'Université de La Réunion devant la commission d'examen composée de :

Pr. Émérite Chantal CONAND
Pr. Jacques CLAVIER
Dr. Guy BOUCHER
Pr. Associé Ron JOHNSTONE
Dr. Pascale CUET
Dr. Patrick FROUIN
Dr. Jean BLANCHOT

Université de la Réunion
Université de Bretagne Occidentale
CNRS - M.N.H.N.
Directeur CMS, Université de Queensland
Université de la Réunion
Université de la Réunion
IRD - la Réunion

Directrice de thèse
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Invité

UNIVERSITE DE LA REUNION
U.F.R. SCIENCES ET TECHNOLOGIES
LABORATOIRE D'ECOLOGIE MARINE

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION
Discipline : Ecologie Marine

Présentée par
Dorothee TADDEI

**TRANSFERT DE MATIERE ET D'ENERGIE DANS LES
SEDIMENTS D'UN COMPLEXE RECIFAL ANTHROPISE
(ÎLE DE LA RÉUNION, OCEAN INDIEN)**

Soutenue le 6 juin 2006 à l'Université de La Réunion devant la commission d'examen composée de :

Pr. Émérite Chantal CONAND
Pr. Jacques CLAVIER
Dr. Guy BOUCHER
Pr. Associé Ron JOHNSTONE
Dr. Pascale CUET
Dr. Patrick FROUIN
Dr. Jean BLANCHOT

Université de la Réunion
Université de Bretagne Occidentale
CNRS - M.N.H.N.
Directeur CMS, Université de Queensland
Université de la Réunion
Université de la Réunion
IRD - la Réunion

Directrice de thèse
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Invité



À cette vie qui grandit un peu plus chaque jour en moi

AVANT-PROPOS

REMERCIEMENTS

Le grand moment est enfin arrivé, celui des remerciements. Il marque la fin de ce passionnant travail qui m'aura tenue en haleine pendant plus de 3 ans, mais il représente surtout un regard tourné vers l'avenir puisqu'il symbolise le point de départ vers toutes les surprises et les joies que m'apportera, je l'espère, la Recherche. C'est avec mes sentiments les plus chaleureux et les plus sincères que je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont accompagnée lors de ce parcours initiatique.

*Je tiens tout d'abord à remercier le **Professeur émérite Chantal Conand** pour m'avoir accueillie dans le laboratoire d'Ecologie Marine de l'Université de La Réunion, dont elle était directrice à mon arrivée, et d'avoir accepté de diriger ce travail de thèse. Plus particulièrement, je tiens dans ces quelques lignes à témoigner toute ma gratitude envers ses multiples encouragements, son soutien et son écoute de tous les instants. Je lui suis reconnaissante de sa présence dans les derniers moments de la rédaction.*

*J'adresse mes remerciements les plus chaleureux au **Professeur Jacques Clavier** qui, depuis la maîtrise, m'a suivie et m'a orientée. Merci d'avoir accepté de diriger cette thèse et d'avoir été présent, malgré la distance, tout au long de ce travail. Sans vos recommandations et vos conseils avisés, ce travail ne serait pas ce qu'il est.*

*Mes remerciements s'adressent également à **Patrick Frouin** qui est à l'origine de ce sujet de thèse et qui me suit depuis mon stage de DEA. Je tiens tout d'abord à le remercier pour m'avoir fourni les moyens de mener ce travail à terme, de m'avoir confié cette recherche et et aussi pour son soutien dans cette aventure.*

*Je souhaite vivement remercier **Guy Boucher** et **Ron Johnstone**, rapporteurs de cette thèse de corriger et de juger la qualité de ce travail.*

*Je souhaite remercier **Pascale Cuet** pour l'intérêt qu'elle a porté à ce travail tout au long de ces années, pour ce qu'elle m'a appris et pour nos nombreux échanges. Merci d'avoir accepté de participer au jury de cette thèse*

*J'adresse mes remerciements à **Jean Blanchot** pour sa participation au jury de cette thèse, et également pour sa gentillesse, sa disponibilité et ses conseils avisés concernant les bactéries.*

*C'est également au **Professeur Henrich Bruggemann** que je tiens à exprimer mes remerciements pour m'avoir permis de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions possibles, au laboratoire d'Ecologie Marine de l'Université de La Réunion.*

*Je tiens à remercier vivement les membres du laboratoire d'Ecologie Marine de l'Université de la Réunion, qui m'ont accompagnée au cours de ces quatre années passées à leur côté, et également à **Françoise Leriche**, secrétaire du département de biologie, pour sa joie de vivre et ses ondes positives.*

*Mes remerciements s'adressent à **Jean Pascal Quod** pour m'avoir accueillie à l'ARVAM et à **Jean Turquet** qui m'a aidée lors des observations de diatomées.*

*Dans ces quelques lignes, il est important de remercier les membres du LEMAR à l'IUEM (Université de Bretagne Occidentale) pour m'avoir accueillie et facilité mon travail lors de mes multiples passages dans ce laboratoire. Je pense plus particulièrement à **Annick Masson** qui m'a fait découvrir les joies du CHN, et qui m'a épaulée dans ces analyses fastidieuses. Je souhaite aussi remercier les secrétaires, **Rose-Marie Mével**, **Geneviève Cohat***

pour leur joie de vivre et leurs petits coups de mains toujours très utiles. Mes remerciements s'adressent également à Marie Josée Langlade, Loïc Charpy, Isabelle Biégala, Elisabeth Alliot pour leur accueil à la station marine d'Endoume, sans eux et sans Jean Blanchot, les comptages de bactéries en cytométrie auraient été impossibles. Ce fût également l'occasion pour moi de découvrir cette somptueuse station marine et sa calanque.

C'est avec beaucoup de sentiments que je tiens à remercier Yves Montel pour m'avoir fait part de ses conseils techniques et également pour sa bonne humeur partagée avec Jean Blanchot. Marco, je te remercie également pour tous les coups de mains, indispensables, dans le labo de chimie et sur le terrain (prélèvements en musique !).

J'ai également bénéficié de l'aide d'innombrables stagiaires, qui m'ont apporté un grand soutien tant sur le terrain qu'au laboratoire. Je veux citer ici, Sybille Cavaciutti et Christine Payet, mes premières stagiaires de maîtrise avec lesquelles j'ai pu partager les difficultés des expérimentations cloches, qu'elles trouvent en ces quelques lignes l'expression de ma gratitude pour leur efficacité et soutien sans faille. Je pense aussi à Charlotte Roby qui s'est profondément investie dans les analyses de laboratoire et sur le terrain. Je tiens également à remercier Andréa Downing (es-tu en Australie ?), Alexandre Cérou, François Beudard, mais aussi Elisabeth, Emmanuelle (les deux !), Jérôme et Alexandre pour leurs coups de mains dans les manips hydro.

Ces quelques lignes sont dédiées à mes collègues, et avant tout amies, Gwenaëlle, Flora et Perrine qui ont contribué à la réussite de ce travail. Je n'oublierai pas ma chère Karine avec qui nous avons partagé des moments extraordinaires, en commençant par le congrès d'Okinawa, la fabuleuse aventure de Juan de Nova, puis le congrès de Maurice ... j'en laisse certainement de côté ! Merci Joanna pour tes encouragements et tes coups de mains de fin de parcours (en ce jour du 4 mai, je veux encore et encore te remercier !).

Je pense également à mes amis du laboratoire de géologie, pour tous les bons moments et cafés partagés, pour leur soutien et leurs conseils. Je tiens plus particulièrement à remercier Francky pour son aide indispensable lors des manips métabolisme (même après avoir crevé un pneu, installé les cloches avec seulement quatre bras et son lot de difficultés, tu restes motivé !). Je tiens aussi à remercier sincèrement Emmanuel pour son soutien.

Je n'oublie pas l'un de facteurs essentiel de la réussite : mes amis. Thierry, Sylvie (merci encore pour tes corrections d'anglais), Stéphane et Philippe les deux acolytes, et surtout Marie qui a beaucoup compté dans la réussite de ce travail (ses petits coups de pouces et ses bonnes idées !). Tu m'as apporté tant et je trouve que notre petit bout de chemin s'achève bien trop tôt. Mes remerciements se tournent aussi vers mes amis brestois, Joëlle, Sorcha, Pierrot (merci de m'avoir accueillie dans votre maison du bonheur lors de mes multiples passages), Jonathan (grand merci pour son appui et ses conseils avisés au début de ce travail), Sophie (ah ! les bootstraps, qu'aurais-je fait sans tes explications ?), Briva, Pierre et surtout Ben, Juju, Nono et Caro. Je pense souvent à vous avec nostalgie.

Ces quelques lignes sont également l'occasion pour remercier ma famille, second facteur essentiel, mais non des moindres. Sans eux je n'y serais jamais arrivée ! Merci de m'avoir toujours encouragée et de m'avoir aidée à trouver ma voie. Je tiens à leur témoigner toute ma reconnaissance, du plus profond de mon cœur (et plus particulièrement à ma maman) pour leur soutien sans faille lors des trois derniers mois. Et je ne peux oublier Solenn. Tu occupes une place finale mais cruciale dans cette aventure, tu as été mon petit bout de paradis dans les moments les plus difficiles et tu seras pour longtemps je l'espère mon océan de bonheur, grand merci.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION..... 3

CHAPITRE 1 : ENVIRONNEMENT ET CARACTERISATION DU SITE D'ÉTUDE..... 9

1. CADRE GENERAL : L'ILE DE LA REUNION	- 11 -
1.1. Environnement géographique	- 11 -
1.2. Climatologie	- 12 -
1.2.1. Régime saisonnier	- 12 -
1.2.2. Vents.....	- 12 -
1.2.3. Température de l'air.....	- 12 -
1.2.4. Pluviométrie	- 13 -
1.3. Océanographie	- 13 -
1.3.1. Marées	- 13 -
1.3.2. Houles.....	- 13 -
1.3.3. Courants	- 14 -
1.3.4. Physicochimie des eaux océaniques.....	- 14 -
2. CARACTERISATION DES STATIONS D'ETUDE.....	- 15 -
2.1. Géomorphologie récifale.....	- 16 -
2.1.1. L'ensemble fronto-récifal.....	- 16 -
2.1.2. L'ensemble épi-récifal.....	- 18 -
2.1.3. L'ensemble post-récifal.....	- 18 -
2.2. État des connaissances sur les caractéristiques physicochimiques des eaux et sédiments récifaux de La Saline	- 19 -
2.2.1. Hydrologie.....	- 19 -
2.2.2. Les stations d'étude.....	- 21 -
2.3. Actualisation des connaissances	- 23 -
2.3.1. Matériel et méthode.....	- 24 -
2.3.2. Résultats	- 39 -
2.3.3. Discussion	- 56 -

CHAPITRE 2 : FLUX D'ÉNERGIE DANS LES SÉDIMENTS 642

1. INTRODUCTION	- 64 -
2. MATERIEL ET METHODE.....	- 66 -
2.1. Modalités d'échantillonnage.....	- 66 -
2.2. Analyses.....	- 68 -
2.2.1. Mesure de la concentration en carbone inorganique dissous total (DIC).....	- 68 -
2.2.2. Calcul des productions nette et brute, de la respiration et de la calcification.....	- 70 -
2.2.3. Calcul des productions et calcification annuelles.....	- 73 -
2.3. Analyse statistique	- 74 -
3. FLUX DE CARBONE A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT.....	- 75 -
3.1. Métabolisme	- 75 -
3.1.1. Respiration mesurée <i>in situ</i>	- 75 -
3.1.2. Courbes production - irradiance	- 77 -
3.1.3. Production journalière	- 83 -
3.2. Calcification	- 87 -
3.2.1. Calcification horaire.....	- 87 -
3.2.2. Calcification journalière	- 89 -
3.3. Bilan annuel.....	- 90 -

3.4. <i>Variation journalière de la respiration benthique dans les sédiments coralliens</i>	- 94 -
4. DISCUSSION	- 106 -

CHAPITRE 3 : FLUX DE MATIÈRE DANS LES SÉDIMENTS- 89 -

1. INTRODUCTION	- 121 -
2. ROLE DE LA MACROFAUNE	- 123 -
2.1. <i>Matériel et Méthode</i>	- 123 -
2.1.1. Modalités d'échantillonnage	- 123 -
2.2.2. Analyse numérique.....	- 124 -
2.2. <i>Variabilité à court terme des communautés de macrofaune</i>	- 125 -
2.3. <i>Variabilité spatio-temporelle à large échelle des communautés de macrofaune</i>	- 134 -
2.3.1. Approche globale	- 135 -
2.3.2. Approche spatio-temporelle	- 137 -
2.4. <i>Discussion</i>	- 144 -
3. ROLE DES HOLOTHURIES.....	- 150 -
3.1. <i>Matériel et Méthodes</i>	- 150 -
3.1.1. Choix des espèces.....	- 150 -
3.1.2. Activités liées à la nutrition.....	- 151 -
3.1.3. Taux d'ingestion et de bioturbation.....	- 152 -
3.1.4. Nutrition des holothuries	- 152 -
3.2. <i>Activités liées à la nutrition</i>	- 154 -
3.2.1. Vitesse de déplacement	- 154 -
3.2.2. Suivi éthologique.....	- 155 -
3.3. <i>Taux d'ingestion et de bioturbation</i>	- 156 -
3.4. <i>Nutrition des holothuries – importance du microbenthos</i>	- 168 -
3.4.1. <i>Holothuria atra</i>	- 168 -
3.4.2. <i>Holothuria leucospilota</i>	- 183 -
3.5. <i>Discussion</i>	- 186 -
4. CONCLUSIONS	- 191 -

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS- 121 -

1. LE ROLE DE RETENTION DU COMPARTIMENT SEDIMENTAIRE	- 199 -
1.1. <i>La place du compartiment sédimentaire au sein de l'écosystème récifal</i> -	199 -
1.2. <i>Les hétérotrophes dans les sédiments</i>	- 201 -
2. L'HYDRODYNAMISME : FACTEUR LIMITANT.....	- 203 -
3. L'ENRICHISSEMENT EN ELEMENTS NUTRITIFS	- 206 -
4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	- 208 -

LITTÉRATURE CITÉE- 197 -

LISTES DES TABLEAUX ET FIGURES

ANNEXES

INTRODUCTION

Les récifs coralliens font partie des écosystèmes les plus productifs, diversifiés et complexes de la planète (Birkeland 1997; Sorokin 1990). Localisés dans la zone inter-tropicale, ils représentent la plus vaste construction jamais édifiée par des organismes vivants à la surface de la terre, où leur surface avoisine 600 000 km² (Smith 1978). L'existence de tels édifices tient à la capacité des coraux hermatypiques, en association avec les zooxanthelles, à précipiter le calcium dissous dans l'eau de mer (Gattuso et al. 1999; Hatcher 1997). La croissance des récifs coralliens est sous la dépendance de facteurs physiques (érosion mécanique, dissolution ...) et biotiques, où la production photosynthétique, stimule la calcification (Al-Horani et al. 2003; Gattuso et al. 1999; Samll et Adey 2001). Ainsi, la balance entre production et destruction du matériel inorganique est étroitement liée à la production et à la dissolution du matériel organique, processus en intime interaction sur de multiples échelles de temps et d'espaces (Hatcher 1997). Dans ces écosystèmes coralliens, la production brute (production liée à l'activité photosynthétique), peut atteindre 21 gC m⁻² j⁻¹ (Gattuso et al. 1998; Kinsey 1985b) alors que les écosystèmes tempérés dominés par des macroalgues, considérées comme très productives, ont une production de l'ordre de 5 gC m⁻² j⁻¹ (Gattuso et al. 1998; Martin et al. 2005). Néanmoins, dans les récifs, la respiration est du même ordre de grandeur que la production brute (Erez 1990; Falter et al. 2001; Kinsey 1985b) et conduit à un équilibre entre la production des organismes autotrophes et la décomposition par les hétérotrophes. Par conséquent, la production nette, résultat de ces processus antagonistes, est souvent proche de zéro (Hatcher 1990).

Malgré leur potentiel de production élevé, les récifs coralliens sont, dans la majeure partie des cas, baignés par des eaux pauvres en éléments nutritifs (Crossland 1983). De plus, la productivité de ces eaux océaniques est négligeable (Kinsey 1985b). Ainsi, ces écosystèmes, et plus particulièrement les atolls du Pacifique, ont souvent été décrits comme « an oasis in a desert ocean » Odum (1971). Les auteurs se sont longuement interrogés sur la capacité de ces systèmes à maintenir une productivité élevée dans un environnement aussi pauvre. L'efficacité des processus de recyclage en éléments nutritifs et la diminution des pertes entre niveaux trophiques ont rapidement été mises en évidence (Crossland 1983). Les travaux, plus récents, d'Atkinson (1992) et de Charpy (2001) ont démontré que malgré des concentrations aussi faibles dans les eaux océaniques, des flux d'eau importants étaient suffisants pour alimenter des organismes doués d'une capacité d'assimilation très efficace.

Un récif corallien est composé d'une multitude de compartiments source d'hétérogénéité spatiale importante (Hatcher 1990). Le compartiment le plus étudié à ce jour est le platier récifal (Atkinson 1992; Barnes et Chalker 1990; Barnes et Lazar 1993; Kraines et

al. 1997), avec une attention toute particulière portée aux scléractiniaires (Al-Horani et al. 2003; Gattuso et al. 1999; Mioche 1998). Le compartiment sédimentaire a, en revanche, été très peu étudié (Boucher et al. 1998; Clavier et Garrigue 1999; Yap et al. 1994) et pourtant la production brute peut y atteindre $3 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Par ailleurs, il constitue un lieu de stockage et de transformation intense de la matière organique (Hansen et al. 1992; Rasheed et al. 2004; Wild et al. 2005b; Wild et al. 2004b). Hatcher (1997a) qualifie ce compartiment « d'estomac » du récif où la production excédentaire, originaire des compartiments plus productifs (platier, macroalgues), y est décomposée. Parce qu'il est proche du rivage et qu'il se situe en eaux peu profondes, le compartiment sédimentaire des lagons ou des arrière-récifs (récifs frangeants) représente une zone particulière, jouant un rôle de tampon, pour les apports terrigènes dans les îles hautes urbanisées (Dahlgren et Marr 2004; Frouin 2000). L'augmentation des rejets liés à une activité humaine croissante sur la frange littorale conduit à un enrichissement en éléments nutritifs, particuliers et aussi en contaminants chimiques (Cuet 1989; Grigg et Dollar 1990). Ce compartiment constitue donc un site très actif, assurant des flux conséquents à l'interface eau-sédiment. Ainsi son rôle dans les cycles biogéochimiques du carbone (Yates et Halley 2006), de l'azote (Johnstone et al. 1989) et du phosphate n'est pas à négliger.

Le maintien d'une productivité élevée est possible grâce à l'efficacité des processus de recyclage. Une des voies importantes de ce recyclage est celle qui passe par le réseau trophique de la faune des sédiments dont les principaux acteurs sont les microorganismes, la méiofaune, la macrofaune ou encore la mégafaune avec les holothuries par exemple (Alongi 1990; Uthicke et Klumpp 1997). Les recherches sur le benthos de la zone tropicale sont peu nombreuses comparées à celles des milieux tempérés (Alongi 1989c), pourtant, la faune des récifs coralliens se distingue par des densités et de biomasses élevées (Alongi 1990; Chardy et Clavier 1988; Frouin et Hutchings 2001; Riddle 1988b). Les holothuries sont également des invertébrés très répandus dans les milieux coralliens (Bakus 1973; Conand 1989; Yamanouti 1939). Leur régime alimentaire, psammivore, induit de la bioturbation et leur confère ainsi un rôle essentiel dans le fonctionnement des substrats meubles (Hammond 1983; Moriarty 1982; Uthicke 1999).

À la Réunion, l'étude spécifique de ces substrats a débuté très récemment (Mondon 2001), même si différents auteurs se sont attachés à travailler sur certaines espèces de macroalgues (Naim 1993a; Semple 1997) ou d'holothuries (Conand et Mangion 2002; Conand et al. 2002). Par ailleurs, le récif frangeant de Saint-Gilles - La Saline doit faire face depuis une trentaine d'années à une perturbation anthropique croissante (Conand 2002a) qui

se traduit, entre autre, par un enrichissement en éléments nutritifs des eaux récifales (résurgences d'eaux douces) conduisant parfois à des états d'eutrophisation (Cuet et al. 1988; Naim et al. 2000). Il devient donc important de caractériser et de préciser le rôle joué par ce compartiment, encore peu connu à la Réunion, dans le fonctionnement d'un récif anthropisé.

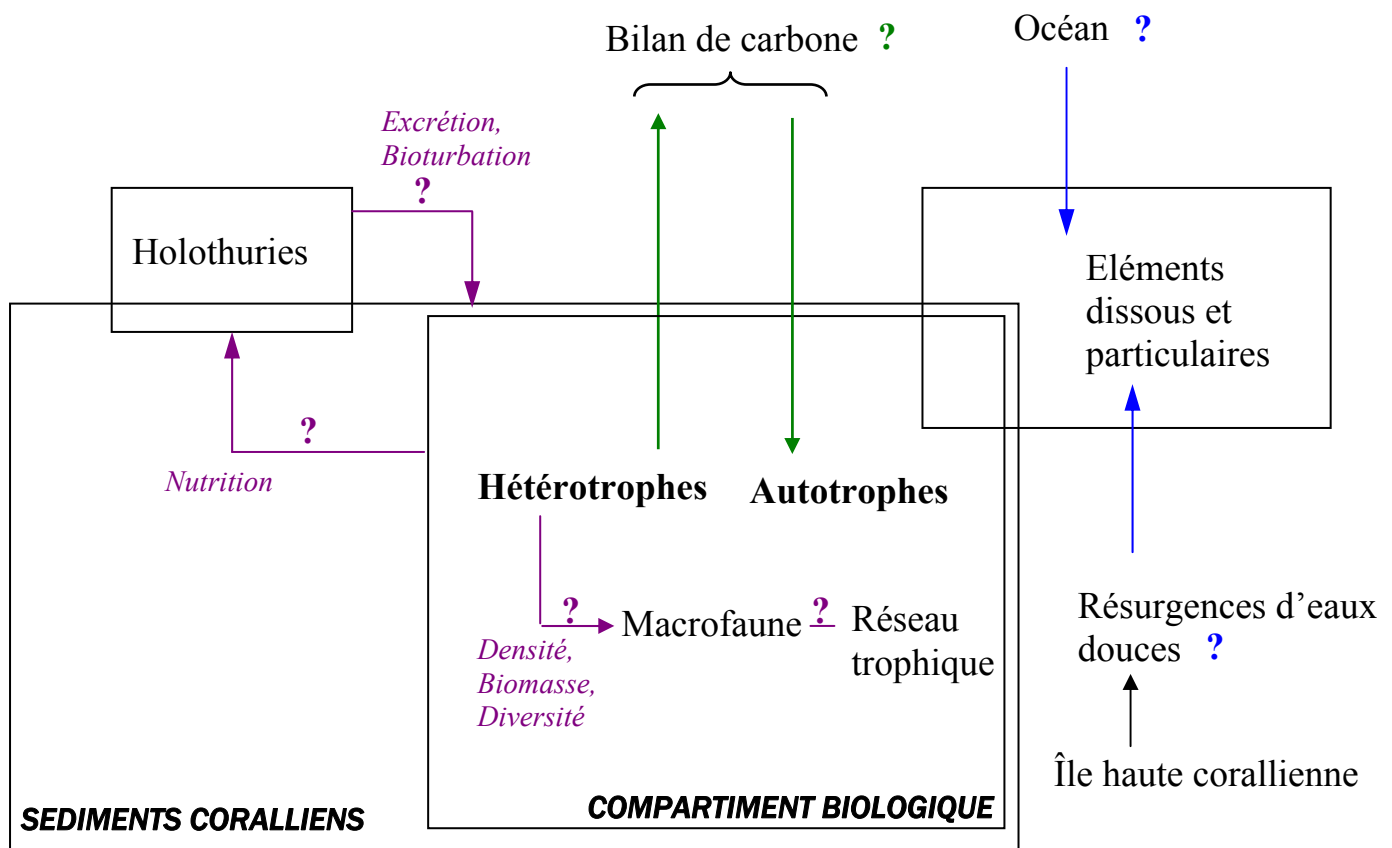
À la lumière de ces connaissances générales, le présent travail a pour objectif d'évaluer la place des sédiments dans le devenir de la matière et dans le transfert d'énergie au sein de l'écosystème récifal, et sa réponse aux perturbations d'origine anthropique. Afin d'atteindre ces objectifs, il a tout d'abord été nécessaire de caractériser, d'un point de vue physicochimique, la zone d'étude (chapitre 1). Le travail s'est ensuite focalisé plus spécifiquement sur le compartiment sédimentaire, en mesurant le métabolisme et la calcification afin d'en établir son statut trophique (chapitre 2). Enfin, une attention toute particulière a été apportée à la composante biologique des sédiments pour en déterminer la fonction dans le cycle de la matière et de l'énergie (chapitre 3).

Le chapitre 1, après avoir présenté le récif de La Saline, fera l'objet d'une réactualisation des informations concernant les caractéristiques physicochimiques de la zone d'étude. Cette approche novatrice, pour le site étudié, intégrera le compartiment sédimentaire et la colonne d'eau. Elle permettra de répondre à deux questions (indiquées sur la figure 1) :

- L'enrichissement en éléments nutritifs, lié aux activités anthropiques, du milieu récifal est-il toujours aussi important ?
- Quelle est la variabilité spatio-temporelle des caractéristiques physicochimiques des sédiments et des eaux du récif ?

Le chapitre 2 abordera le métabolisme et la calcification dans les sédiments par la mesure des flux de carbone à l'interface eau-sédiment. Cette approche synthétique permettra d'établir l'état trophique de ce compartiment en appréhendant les échelles d'espace et de temps. Une attention particulière sera apportée au problème de l'évaluation de la respiration journalière pour l'estimation du bilan en carbone. Les questions posées sont (figure 1) :

- Le compartiment sédimentaire est-il autotrophe ou hétérotrophe ?
- Quelle est la variabilité spatio-temporelle de ce statut trophique au sein du complexe récifal étudié ?



Chapitre 1 : Caractérisation du site d'étude et enrichissement

Chapitre 2 : Flux d'énergie dans les sédiments récifaux : métabolisme et calcification

Chapitre 3 : Transfert de matière dans le réseau trophique : rôle de la faune

Figure 1 : Problématique de la thèse : détail des principales questions posées, précisées par des points d'interrogation, sur le fonctionnement des substrats meubles récifaux de la Réunion. Les couleurs font référence aux différents chapitres dans lesquels seront traitées ces questions.

Le chapitre 3 détaillera la composante biologique des sédiments, par l'étude de la macrofaune (chapitre 3.1) et de la mégafaune avec les holothuries (chapitre 3.2), et permettra d'en évaluer l'importance en termes de structure (biomasse, densité, diversité) et de fonction (groupe trophique) sur les transferts de matière (figure 1). Ce chapitre sera abordé selon trois questions principales :

- Quelle est l'importance et la variabilité spatio-temporelle des communautés de macrofaune dans les sédiments ?
- Quelle quantité de matière transite par les holothuries et existe-t-il une variabilité entre les deux espèces les plus communes (*Holothuria atra* et *Holothuria leucospilota*) ?

- Quel est l'impact du mode de nutrition des holothuries sur les flux de carbone et les transferts de matière dans les sédiments ?

Enfin, une synthèse permettra de croiser les résultats les plus probants, afin d'établir un schéma de fonctionnement du compartiment sédimentaire de La Saline et plus généralement du milieu récifal.

CHAPITRE 1

ENVIRONNEMENT ET CARACTERISATION DU SITE D'ÉTUDE



Photographie D. Taddei

« Le récif de La Saline vue depuis St-Leu »

1. CADRE GENERAL : L'ILE DE LA REUNION

1.1. ENVIRONNEMENT GEOGRAPHIQUE

Située dans l'Océan Indien à 300 km au nord du tropique du Capricorne, l'île de la Réunion (53°32' E ; 21°70' S) fait partie, avec les îles Maurice et Rodrigues de l'archipel des Mascareignes (figure 2). Séparées par des profondeurs supérieures à 4000 m, ces trois îles constituent des unités géologiques et topographiques distinctes (Montaggioni 1978). Les îles Maurice et la Réunion trouvent leur origine dans l'existence d'un point chaud localisé à environ 300 km au sud-ouest de cette dernière (Bonneville et al. 1988), quant à Rodrigues son origine reste incertaine à l'heure actuelle.

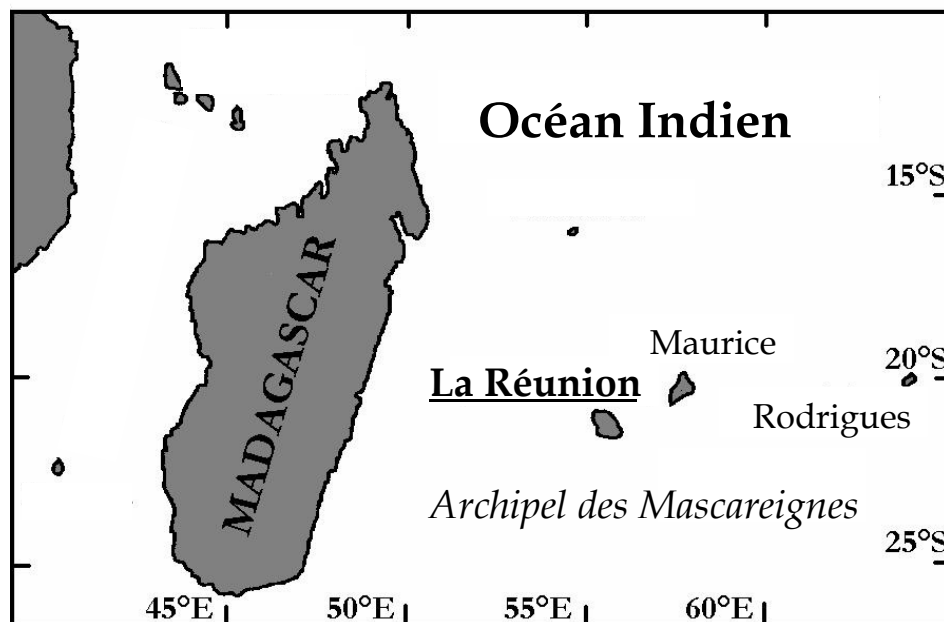


Figure 2 : Localisation géographique de l'île de La Réunion dans l'archipel des Mascareignes.

L'île de la Réunion correspond à un grand volcan, de forme elliptique (70 sur 50 km, 210 km de linéaire côtier), dont la superficie de la partie émergée atteint 2 512 km². Elle est entièrement constituée de coulées basaltiques et s'est édifiée à partir d'un complexe volcanique à deux sommets. Point culminant de l'île avec ses 3 069 mètres de haut, le Piton des Neiges est localisé dans la partie centrale. Il est apparu il y a 2.1 millions d'années, son activité a cessé il y a 20 000 ans. Plus au sud, le Piton de la Fournaise (2 631 m) est le volcan actif de la Réunion. Son activité a débuté il y a environ 530 000 ans.

Le relief accidenté de l'île est dû à des encaissements importants (cirques de Cilaos, Mafate et Salazie) et les pentes externes des deux volcans sont façonnées par un dense réseau

hydrographique comprenant des ravines espacées en moyenne de 300 m (Join 1991). Ainsi, la Réunion présente les caractéristiques géographiques d'une île haute tropicale.

1.2. CLIMATOLOGIE

1.2.1. REGIME SAISONNIER

L'île de la Réunion bénéficie d'un climat de type tropical humide avec l'alternance de deux saisons : une saison chaude et humide appelée été austral allant de décembre à avril et une saison fraîche et sèche, ou hiver austral s'étalant de mai à novembre (Météo France 2006). Cependant, l'île étant très éloignée des masses continentales, les caractéristiques du climat tropical y sont sensiblement modifiées par l'effet régulateur des masses d'eaux océaniques (Faure et Montaggioni 1980). Ainsi, les saisons sont très atténuées (absence de véritable saison sèche) malgré la situation de l'île à la limite extrême de la zone tropicale.

1.2.2. VENTS

L'île de la Réunion est localisée dans la zone des alizés de sud-est, vents dirigés par l'anticyclone semi-permanent de l'océan Indien (Météo France 2006). Durant la saison chaude, l'anticyclone s'éloigne vers le sud et les alizés faiblissent : un courant de nord-est est alors prédominant et les périodes de calme plus fréquentes. Cependant, de janvier à mars, un régime cyclonique peut se superposer au régime général, les vitesses des vents atteignent alors jusqu'à 70 m.s^{-1} . Au cours des campagnes d'échantillonnage, le cyclone le plus dévastateur a été Dina (janvier 2002) puisque l'œil est passé près des côtes de la Réunion. Les cyclones Guillaume (février 2002), Harry (mars 2002), Gerry (février 2003) et la forte tempête tropicale Darius (décembre 2003) sont passés entre 200 et 400 km au large des côtes et ont causé peu ou pas de dégâts.

1.2.3. TEMPERATURE DE L'AIR

Le littoral de l'île bénéficie de températures moyennes annuelles de l'air élevées (de l'ordre de 24.3°C). Les mois le plus chaud et le plus froid correspondent respectivement à juillet et à février, l'amplitude thermique annuelle moyenne est de 5 à 7°C .

1.2.4. PLUVIOMETRIE

Le caractère montagneux accusé de la Réunion est à l'origine d'une nette dissymétrie du régime pluviométrique entre le versant oriental humide (3000 à 4000 mm d'eau en moyenne par an), dit 'au vent', et la région occidentale plus sèche (500 à 1000 mm d'eau en moyenne par an), dite 'sous le vent', où se localisent les récifs coralliens (Robert 1980). Hormis celle de Saint-Gilles, les rivières dans l'ouest de l'île ne coulent que de manière sporadique et lors de fortes pluies. Cependant, en période cyclonique, le déversement de ces ravines peut avoir un impact non négligeable sur les formations coralliennes, en accroissant la turbidité des eaux et la sédimentation (Chabanet et al. 2005; Letourneur et al. 1993).

1.3. OCEANOGRAPHIE

1.3.1. MAREES

Dans le bassin des Mascareignes, la marée océanique est de type semi-diurne. L'amplitude maximale atteinte lors des marées de vives eaux est de 0.95 m (Piton 1992). Le marnage est donc faible et les phénomènes de marée sont fréquemment masqués par l'effet des facteurs météorologiques, tels que la direction et l'intensité du vent, l'état de la mer ou la pression atmosphérique.

1.3.2. HOULES

Les récifs coralliens de la Réunion sont exposés à des contraintes hydrodynamiques importantes avec trois grands types de houle. Durant toute l'année, l'île reçoit une houle de très faible à forte amplitude, créée par les alizés des secteurs est et est-sud-est, ce sont les houles d'alizés. Durant la saison fraîche, étant donné la prépondérance des alizés, l'île est exposée à l'action des houles de grande amplitude (au maximum 3.50 m). En saison chaude, ce type de forte houle peut s'observer ponctuellement à la suite d'un renforcement des alizés. Lorsque la direction générale des alizés s'établit au sud-est, la houle aborde le récif par le sud, lorsque leur direction générale s'établit à l'est, elle atteint le récif par le nord (Gabrié et Montaggioni 1986). Durant la saison chaude, une houle cyclonique (direction nord et nord-est) se surimpose au régime général. Le passage de dépressions tropicales ou de cyclones génère une houle violente dont l'amplitude moyenne est de l'ordre de 4 m. Cette houle, en arrachant des blocs de dimension métrique jusqu'à une profondeur de 15-20 m, est susceptible

de modifier profondément le récif (Bouchon 1978). Les aggravations les plus nettes et les plus soudaines de l'état de la mer sont dues à l'apparition des houles australes (direction sud-ouest) générées par la formation de dépressions polaires aux alentours de l'île Marion (3000 km au sud-ouest de l'archipel des Mascareignes). D'une amplitude maximale de 8 m (3 m en moyenne), elles peuvent se manifester toute l'année. Leur durée n'excède généralement pas 48 heures. Le déferlement, toujours important sur les récifs, devient alors extrêmement violent. Au même titre que les houles cycloniques, les houles australes jouent un rôle majeur dans l'évolution des formes du relief littoral.

1.3.3. COURANTS

Ils se forment à la suite de l'interaction de la houle, du vent et de la marée. L'existence d'orientations particulières en fonction de l'heure peut donner naissance à des courants et inverser ou faire disparaître ceux déjà présents. Ainsi, au large du complexe récifal de Saint-Gilles - La Saline, les courants de marée prennent un aspect alternatif caractéristique. Lors de la marée montante, les courants ont une vitesse comprise entre 0.2 et 0.3 m.s⁻¹ et suivent une direction parallèle à la côte vers le nord ; de la même façon en marée descendante les courants (0.1 à 0.2 m.s⁻¹) longent la côte mais cette fois vers le sud (Cuet 1989).

1.3.4. PHYSICOCHIMIE DES EAUX OCEANIQUES

La température des eaux de surface a été enregistrée à la station du Port (nord-ouest de l'île) avec un pas de temps horaire, depuis 1993. La température moyenne annuelle atteint 25.8°C avec une tendance à long terme du réchauffement des eaux, deux saisons et deux intersaisons se distinguent (Conand et al. soumis) :

- janvier - avril, saison chaude avec des températures moyennes allant de 26.7 à 29°C ;
- mai - juin, période de refroidissement ;
- juillet - novembre, saison hivernale où les températures sont comprises entre 22.9 et 24.7 °C ;
- novembre - décembre, période de réchauffement.

Les eaux baignant l'île de la Réunion sont pauvres en sels nutritifs et en matériels particuliers (Leroy et Barbaroux, 1980), constat confirmé en 2005 par les données du Réseau National d'Observation (Chiffolleau et al. 2005) présentées dans le tableau 1.

Tableau 1 : Paramètres physicochimiques des eaux océaniques de sub-surface localisées à 1 mille au large du récif de l'Hermitage. Les valeurs correspondent à la moyenne de 12 mois (\pm écart-types). Chl : chlorophylle, COP : carbone organique particulaire, PSS : Pratical Salinity Scale. D'après Chiffolleau et al. (2005).

<i>Chl a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	<i>COP</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	<i>Salinité</i> (PSS)	<i>Silicium</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	<i>NO₃+NO₂</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	<i>NH₄</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	<i>PO₄</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)
0.21 \pm 0.11	150.12 \pm 86.69	34.98 \pm 0.08	2.35 \pm 0.27	0.06 \pm 0.04	0.11 \pm 0.07	0.12 \pm 0.05

2. CARACTERISATION DES STATIONS D'ETUDE

Les récifs coralliens réunionnais sont essentiellement localisés sur la côte ouest (sous le vent) et forment une ceinture discontinue d'une superficie de 12 km² (figure 3). La Réunion possède quatre récifs qui sont de type frangeant¹ au sens de Battistini et al. (1975) ; du nord vers le sud, ce sont : le complexe récifal de Saint-Gilles – La Saline, les récifs de Saint-Leu, de l'Etang-Salé et de Saint Pierre.



Figure 3 : Localisation des récifs coralliens.

L'étroitesse du plateau continental (7 km), la climatologie et la présence de ravines à faible débit annuel conditionnent la localisation occidentale des formations coralliennes. Partout ailleurs, la côte est bordée de plages de sable noir d'origine volcanique, de plages de galets apportés par les rivières ou de falaises abruptes, plongeant dans la mer.

¹ Récif formé contre une terre émergée, non récifale, ou contre un récif émergé, directement accolé à la côte ou juste séparé d'elle par un chenal étroit.

Le complexe récifal de Saint-Gilles – La Saline constitue la plus importante formation récifale de l'île ; soit 48 % de la surface totale des platiers récifaux réunionnais (Naim et al. 2000). Il s'étend sur 9 km depuis le port de Saint-Gilles jusqu'à la passe de Trois Bassins. La passe de l'Hermitage, résultat de la confluence des ravines de La Saline et de l'Hermitage, scinde ce complexe en deux : le récifs de Saint-Gilles au nord et le récif de La Saline au sud. Ces ravines, localisées dans la partie la plus sèche de l'île, ont un fonctionnement très réduit.

Le récif de La Saline étant l'objet de cette étude, seule la partie sud du complexe récifal sera détaillée. Plus de précisions pourront être apportées par les travaux de Bouchon (1978), Faure (1982) et Pichon (1971) qui ont largement décrit les formations récifales des Mascareignes (Bouchon 1978; Faure 1982; Pichon 1971).

2.1. GEOMORPHOLOGIE RECIFALE

Du large vers la côte, trois ensembles s'individualisent sur le récif (figure 4), l'ensemble fronto-récifal, épi-récifal et post-récifal. Les substrats meubles étudiés ici sont localisés dans les deux derniers ensembles.

2.1.1. L'ENSEMBLE FRONTO-RECIFAL

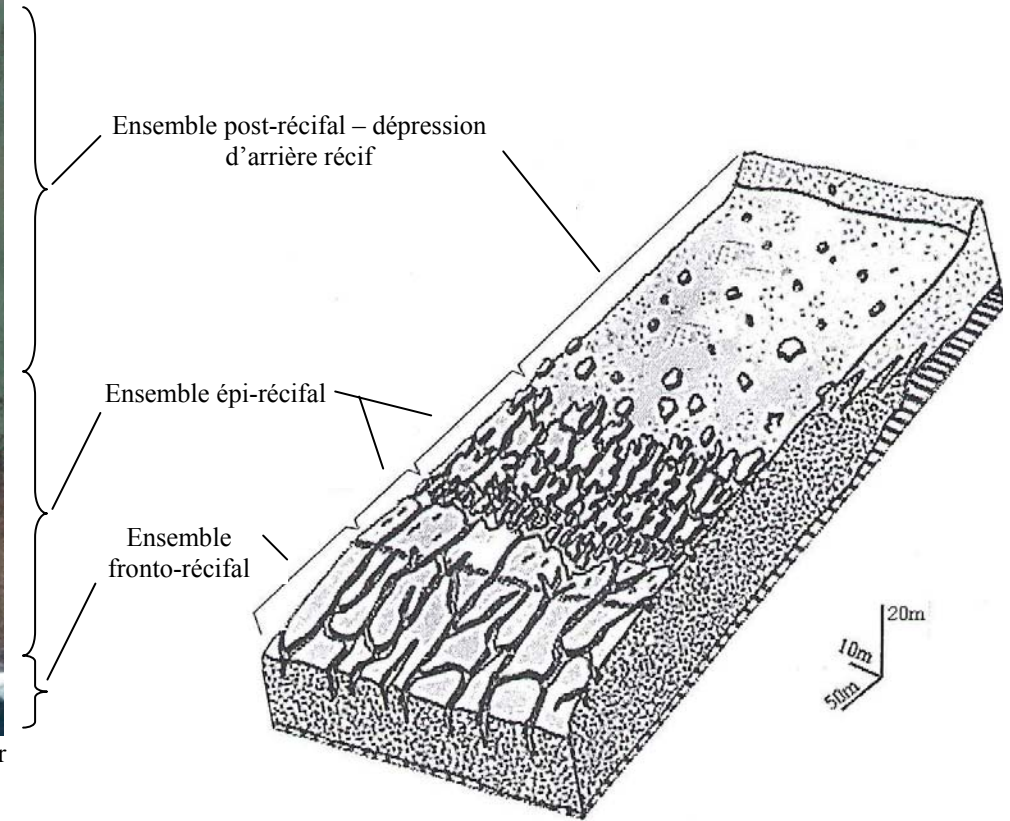
Egalement appelé pente externe, l'ensemble fronto-récifal correspond à la partie antérieure du récif toujours immergée. Essentiellement composé de constructions coralliennes et de dépôts sédimentaires, il se subdivise en deux ensembles.

La zone morphorécifale (ou zone d'accrétion frontale à organisation radiaire) est présente à la partie supérieure allant du niveau des basses mers de vives eaux à – 25 m. Elle est constituée d'une alternance de crêtes bioconstruites (éperons, partie active et constructive du récif) et de dépressions (sillons) disposées perpendiculairement au front récifal, en continuité directe avec les avancées organogènes et les rainures de l'ensemble épirécifal (Faure 1982).

La zone morphostructurale (ou zone pérécifale) correspond à la partie inférieure de la pente externe ; elle est, pour le récif de La Saline, essentiellement représentée par la dalle volcanique à revêtement organogène (Faure 1982). L'activité des Madréporaires est réduite et ne parvient pas à masquer la dalle volcanique qui sert d'assise au récif.



Photographie E. Cordier



d'après (Chabanet 1994)

Figure 4 : Géomorphologie du récif, radiale Planch'Alizé.

2.1.2. L'ENSEMBLE EPI-RECIFAL

L'ensemble épi-récifal, composé de deux unités, représente la partie émergée aux basses mers de vives eaux et englobe les platiers récifaux et les accumulations sédimentaires s'y rapportant.

Faisant face à la pente externe, le platier externe est exposé au déferlement des vagues. Il représente une frange relativement compacte, formée de colonies coralliennes et d'algues encroûtantes. Il est accidenté par des couloirs et des cuvettes peu profonds, ou par de larges rainures en communication avec les sillons externes.

Le platier interne se subdivise en deux sous-unités : le platier à alignements transversaux et le platier à éléments coralliens dispersés. Le platier à alignements transversaux d'une largeur moyenne de 150 m, se compose de travées bioconstruites séparées par des couloirs sableux. Ces derniers sont orientés perpendiculairement au front récifal et leur profondeur n'excède pas 1.50 m (Faure 1982). L'ensemble des stations étudiées en 'platier' lors de notre travail a été échantillonné dans cette zone. L'ensemble épi-récifal, nettement différencié de La Saline, se définit par un isolement progressif des travées vers l'arrière-récif. Le platier à éléments coralliens dispersés, deuxième sous-unité, composé de colonies coralliennes éparses (diamètres inférieur à 1 m) s'étend sur une largeur d'environ 60 m. Le taux de recouvrement ne dépasse pas 20 à 40 %, avec des formes coralliennes massives, encroûtantes ou branchues (Faure 1982). Une troisième sous-unité apparaît par endroit, comme à la station Club Med (figure 5), entre les ensembles épi et post-récifaux : le platier nécrosé. Les colonies coralliennes, présentant une faible vitalité, sont souvent envahies par des algues calcaires. Les parties nécrosées sont secondairement colonisées par les algues molles et partiellement recouvertes par des accumulations sédimentaires.

2.1.3. L'ENSEMBLE POST-RECIFAL

Egalement appelé dépression d'arrière-récif (DAR), l'ensemble post-récifal constitue une zone peu profonde (1 à 2 m) s'étendant sur 200 à 300 m de large. Elle représente une zone hétérogène composée d'accumulations sédimentaires et accidentée par des constructions coralliennes éparses ayant pris naissance à partir des affleurements de la dalle calcaire d'origine corallienne².

² Soubassement bio-construit arasé et très induré, souvent apparent entre les poches de rétention sableuses (Chabanet et al. 1993).

Les constructions coralliennes voient leur nombre augmenter de la plage vers le large ; elles peuvent s'anastomoser et s'intégrer au platier interne. La dépression d'arrière-récif est caractérisée par un faible taux d'accumulation de sédiments (Naim et al. 2000). Ces derniers sont de nature essentiellement biodétritique et issus de débris coralliens ou algaux. Face à la plage, les sédiments sont homogènes ; ils s'enrichissent ensuite en éléments de plus en plus grossiers en direction du platier. Les banquettes monospécifiques de phanérogames marines (*Syringodium isoetifolium*) restent rares et très localisées. Quatre stations ont été échantillonnées dans cette DAR (figure 5).

Cette organisation est générale à l'ensemble du récif de La Saline, elle se modifie cependant à l'approche de la passe de Trois Bassins. Les ensembles épi et post-récifaux se rétrécissent peu à peu, pour ne former qu'une frange limitée d'une soixantaine de mètres. Dans cette zone, il ne subsiste qu'un platier récifal en mode battu précédé d'une étroite zone sédimentaire parsemée de colonies coralliennes. Cette description correspond aussi à la station Camp Miliare (figure 5).

2.2. ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES CARACTERISTIQUES PHYSICOCHIMIQUES DES EAUX ET SEDIMENTS RECIFaux DE LA SALINE

2.2.1. HYDROLOGIE

L'eau océanique de la couche de surface baignant les pentes externes pénètre dans le récif à la faveur du déferlement. Le récif de La Saline, orienté sud-est - nord-ouest, reçoit les houles australes pratiquement de front, mais apparaît plus à l'abri des houles cycloniques d'orientation nord à nord-est. Les courants intra-récifaux présentent un schéma de circulation des eaux caractéristique (Faure et Montaggioni 1980) : une fois entrée dans le récif, l'eau océanique circule par les couloirs et les rainures du platier ; une partie de cette masse d'eau est directement évacuée par les sillons qui entaillent la bordure du platier (courant de « back wash ») ; la partie la plus importante de la masse d'eau transite au travers du platier, pénètre dans la zone d'arrière récif et détermine des courants littoraux parallèles à la côte ; le retour vers le large est subordonné à la morphologie récifale et s'effectue par l'intermédiaire de passes, fausses passes et criques externes à déversoirs où s'établissent des courants de vidange pouvant atteindre 3 à 5 nœuds (Faure 1982). Par fortes houles, les trains d'onde successifs

arrivent directement sur la plage et les courants ne compensent que très difficilement l'apport d'eau, le niveau augmentant alors de 1 à 1.50 m dans la dépression d'arrière-récif (Faure 1982).

La faible profondeur des eaux favorise des fluctuations importantes de la température au cours du cycle nycthéral (Bouchon, 1978).

Des salinités (34.8 PSS en moyenne dans la dépression d'arrière-récif) inférieures à celles des eaux océaniques superficielles sont imputables à la décharge de la nappe phréatique ou au ruissellement des eaux en saison des pluies (Cuet, 1989).

Hormis lors de fortes pluies ou de cyclones, la turbidité reste minimale : 67 % de l'énergie lumineuse incidente est présente à 1 mètre de profondeur dans la zone de l'arrière-récif de Saint-Gilles (Bouchon 1978).

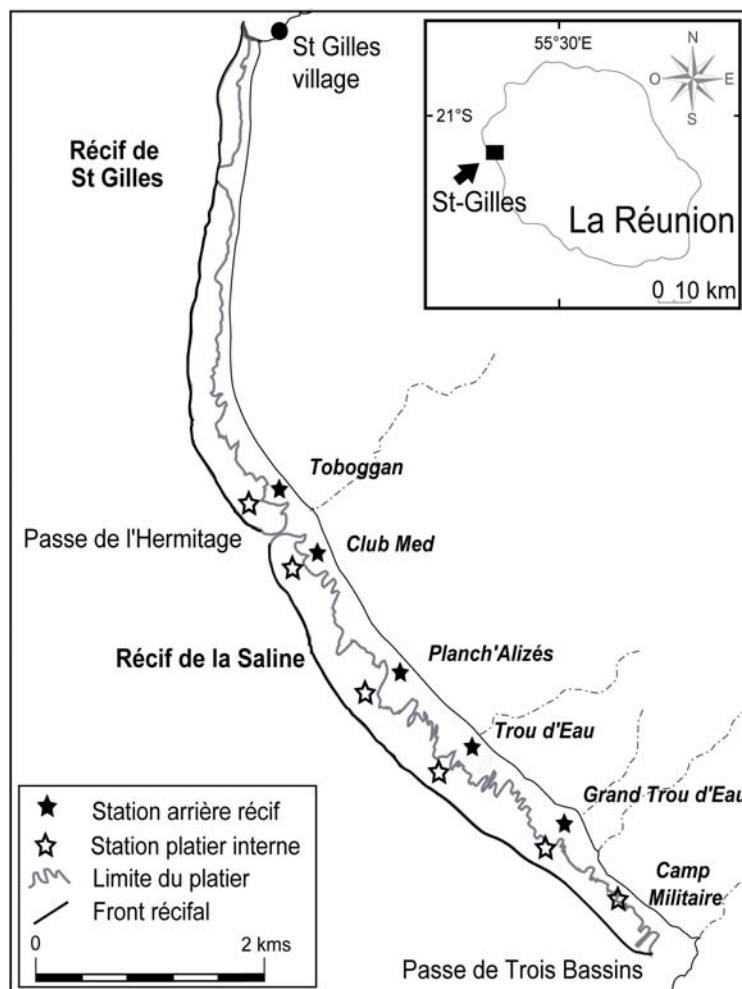


Figure 5 : Localisation des stations étudiées.

2.2.2. LES STATIONS D'ETUDE

Pour la présente étude, cinq radiales (figure 5) ont été étudiées correspondant à un total de 11 stations localisées sur le platier (platier interne de l'ensemble épi-récifal) et dans la dépression d'arrière-récif du récif de Saint-Gilles - La Saline. La description de ces radiales présentée ci dessous repose principalement sur les travaux de Cuet et al (1988) et Naim et al (2000).

Radiale Club Med - Le platier de Club Med est composé, majoritairement, par des scléactiniaires (*Acropora formosa*) dégradés, recouverts par des gazons algaux et des macroalgues, essentiellement *Gracilaria crassa*. Les gazons algaux du récif, composés essentiellement de Rhodophycées filamenteuses (Céramiales) associées à des Chlorophycées (*Cladophora socialis*, *Entéromorpha clathrata*) et des Cyanophycées du genre *Lynbya* (Lison De Loma 2000) sont des algues pérennes. Il n'est pas rare de rencontrer des coraux massifs du genre *Porites* et *Montipora*. Dans la dépression d'arrière-récif, d'importantes formations coralliennes sont présentes localement. Les densités et biomasses des communautés de macrofaune ne sont pas très fortes (41 ind 0.1 m⁻² et 383 g 0.1 m⁻² respectivement) par rapport à Trou d'Eau (97 ind 0.1 m⁻² et 0.5 g 0.1 m⁻², Mondon 2001) Cette unité géomorphologique est soumise à un courant sud-nord : les eaux se dirigent vers la passe de l'Hermitage, pour être évacuées dans le milieu océanique. La zone de bord de plage est probablement influencée par l'extension des résurgences d'eau douce qui ont lieu dans la station Planch'Alizé plus au sud.

Radiale Planch'Alizé - Le platier de Planch'Alizé est largement dominé par des acropores (*Acropora formosa*) en très en mauvais état (Mioche et Cuet 1999). On y trouve une population importante de *Stegastes nigricans*, espèce inféodée aux gazons algaux. À titre de référence, seulement 34 % des coraux sont vivants sur les transects réalisés dans le platier (Naim 1993a). Au niveau des alignements transversaux larges, seules les parties latérales sont vivantes. Les parties supérieures aplanies qui émergent à marée basse prennent l'aspect d'un sommet arasé, souvent recouvert par la Phaeophycée encroutante, *Lobophora variegata*. La dépression d'arrière-récif est sujette à un développement algal qui peut être important en été (Naim 1993a). Dans cette unité géomorphologique, les densités et biomasses de communautés de macrofaune sont relativement peu élevées (34 ind 0.1 m⁻² et 0.3 g 0.1 m⁻² respectivement) et équivalentes à celles de Club Med arrière-récif (Mondon 2001). Elle se caractérise également par des concentrations élevées en nitrates+nitrites et silicium, témoignant de

l'impact des résurgences d'eaux douces souterraines. Cette eau est en partie évacuée par un déversoir présent en platier. La radiale de Planch'Alizé est considérée comme la zone la plus dégradée du récif (Conand 2002a). Ce site a fait l'objet d'une attention particulière lors de l'épisode de blanchissement de 1998, où une mortalité de 10 % a été enregistrée sur les platiers récifaux (Conand et al. 2000). Cependant, les travaux de Quod et Bigot (2000) ont pu mettre en évidence l'impact modéré de cet épisode puisqu'ils ont observé une régénération des zones dégradées.

Radiale Trou d'Eau - Les communautés coralliennes sont en bonne santé et florissantes sur le platier de Trou d'Eau, avec un taux de calcification relativement élevé (6 à 10.6 kgCaCO₃ m⁻² an⁻¹) par rapport à d'autres platiers (Conand et al. 1997). Elles sont dominées par une espèce, *Acropora formosa*, qui présente par endroits des signes de dégradation relatifs aux épisodes de blanchissement de plus en plus fréquents à La Réunion (Conand et al. 2000). Les communautés de macrofaune, dans les sédiments, se répartissent selon un gradient côte - large où les densités et biomasses diminuent et la diversité augmente (Mondon 2001). Un courant d'eau océanique entre à cet endroit et les photographies aériennes indiquent l'existence, sur ce platier, d'une ligne de partage des eaux : une partie longe la plage vers le nord pour être évacuée par la passe de l'Hermitage ; la seconde partie longe la plage vers le sud pour regagner le milieu océanique via la passe de Trois Bassins. Aucune influence des résurgences d'eau douce n'a été décelée en platier et en arrière-récif. Le platier de cette radiale sert de référence non dégradée dans le récif de La Saline (Chazottes et al. 2002; Conand 2002).

Radiale Grand Trou d'Eau - Le platier de Grand Trou d'Eau, en mauvaise santé, est principalement composé de macro-colonies de *Pavona divaricata* dégradées. La dépression d'arrière-récif est fortement affectée par le déversement des eaux douces, des salinités inférieures à 33 y ont été enregistrées (Cuet et al. 1988). Ces eaux douces se dirigent préférentiellement vers le sud en raison de la courantologie intra-récifale. Cependant une partie sera également évacuée par un déversoir présent dans le platier plus au sud.

Camp Militaire - Dans cette portion du récif, le platier récifal de Camp Militaire touche presque la plage. Les communautés coralliennes sont diversifiées et dominées par des coraux branchus. Le gazon algal est également présent et entre en compétition avec ces coraux pour l'espace. Cette radiale est potentiellement influencée par les résurgences d'eaux

douces en raison de la courantologie intra-récifale. Des dessalures importantes ont été enregistrées.

Radiale Toboggan - Localisée dans le récif de Saint-Gilles, au nord de la passe de l'Hermitage, la radiale Toboggan est l'équivalente de celle de Trou d'Eau. Le platier récifal représente une mosaïque d'espèces dominée par des acropores (*Acropora formosa*). Quelques coraux massifs comme *Montipora circumvallata* peuplent également ce platier. Naim (1993b) a dénombré environ 69 % de coraux vivants sur le transect réalisé dans le platier interne qui est parcouru par un courant océanique entrant (Mioche et Cuet 1999). Dans l'arrière-récif, les communautés de macrofaune sont semblables à celles du platier de Trou d'Eau (Mondon 2001), elles présentent des densités et biomasses peu élevées (10 ind 0.1 m⁻² et 115 g 0.1 m⁻²). Les eaux récifales, ainsi que les eaux douces souterraines se caractérisent par des concentrations en éléments dissous relativement faibles (Chabanet et al. 1995; Mioche 1998).

2.3. ACTUALISATION DES CONNAISSANCES

Plusieurs études remettent en cause les effets de l'enrichissement du milieu en éléments nutritifs sur l'état de santé du récif (Koop et al. 2001; Szmant 2002). Cependant, les mesures des concentrations en éléments dissous (nitrates, ammonium, phosphates ...) ou particulaires (carbone particulaire, chlorophylle ...) dans la colonne d'eau s'avèrent essentielles pour apprécier la qualité de l'eau et ont souvent été mises en relation avec le degré de perturbation des communautés benthiques récifales ; elles sont encore couramment employées (Adina et al. 2006; Cuet et al. 1988; Fabricius 2005; Lapointe et al. 2004). Les sédiments, au rôle intégrateur, représentent également un compartiment de choix dans la caractérisation du milieu récifal : leur composition reflète les apports sur une échelle temporelle plus large que dans la colonne d'eau. À La Réunion, les sédiments ont rarement été pris en compte pour caractériser l'écosystème récifal (Mondon 2001), et jamais sur deux saisons avec autant de stations. La teneur en chlorophylle *a* fournit une estimation de la quantité de microphytobenthos (Alongi 1989c). Ainsi, cette biomasse reflète la production primaire benthique. La matière organique, produite localement ou sédimentée, est consommée par les organismes hétérotrophes (Alongi et al. 2006). Elle conditionne la structure des communautés (Bolam et al. 2004) et donc de flux à l'interface eau-sédiment. Elle constitue également un indicateur d'enrichissement du milieu. La granulométrie représente un facteur essentiel dans la répartition de la faune et de la flore benthiques (Dale 1974; Le Loch' 2004;

Mitbavkar et Anil 2002), et conditionne également les flux à l'interface eau-sédiment (Kristensen 1993). Les taux de matière organique, particules fines, chlorophylle *a*, ainsi que la granulométrie des sédiments sont autant d'indices permettant de rendre compte de l'état de perturbation du milieu (Frouin 1996; Frouin 2000). De fait, pour analyser finement l'état d'une station d'étude, il est judicieux d'adopter cette double échelle d'intégration en prélevant à la fois au sein des sédiments et de la colonne d'eau.

Dans le cadre du développement de la connaissance du compartiment sédimentaire, ce chapitre a pour objectif de :

- caractériser les sédiments et la colonne d'eau des diverses stations d'étude,
- détecter d'éventuels états de perturbation des facteurs physicochimiques pour les mettre, par la suite, en relation avec la structure des communautés ([chapitre 3](#)) et le métabolisme de ces dernières ([chapitre 2](#)).

2.3.1. MATERIEL ET METHODE

2.3.1.1. Plan d'échantillonnage

Eaux récifales - La caractérisation physicochimique des eaux récifales a été réalisée sur cinq radiales : Toboggan, Club Med, Planch'Alizé, Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau ; et sur la station de Camp Militaire (figures 5 et 6). Sur chacune, deux stations ont été sélectionnées, la première sur le platier interne et la seconde en dépression d'arrière-récif. Le site de Camp Militaire fait exception puisque une seule station a été échantillonnée en raison de l'étroitesse de la zone récifale. Cette station, localisée à environ 20 mètres du bord, se caractérise par un réseau de colonies coralliennes plus dense que ce qui est observé généralement dans la dépression d'arrière-récif. La radiale de Toboggan n'a pas été étudiée d'un point de vue métabolique ; cependant, c'est la seule dont la structure des communautés benthiques est identique à celle de Trou d'Eau (Naim com. pers.). Le choix de cette radiale supplémentaire a donc été fait pour mieux caractériser l'environnement physicochimique des stations non dégradées. Les stations destinées à la caractérisation des sédiments (ce chapitre), à l'étude du métabolisme des communautés benthiques ([chapitre 2](#)), de la structure de la macrofaune et des peuplements d'holothuries ([chapitre 3](#)) sont présentées dans la figure 5.

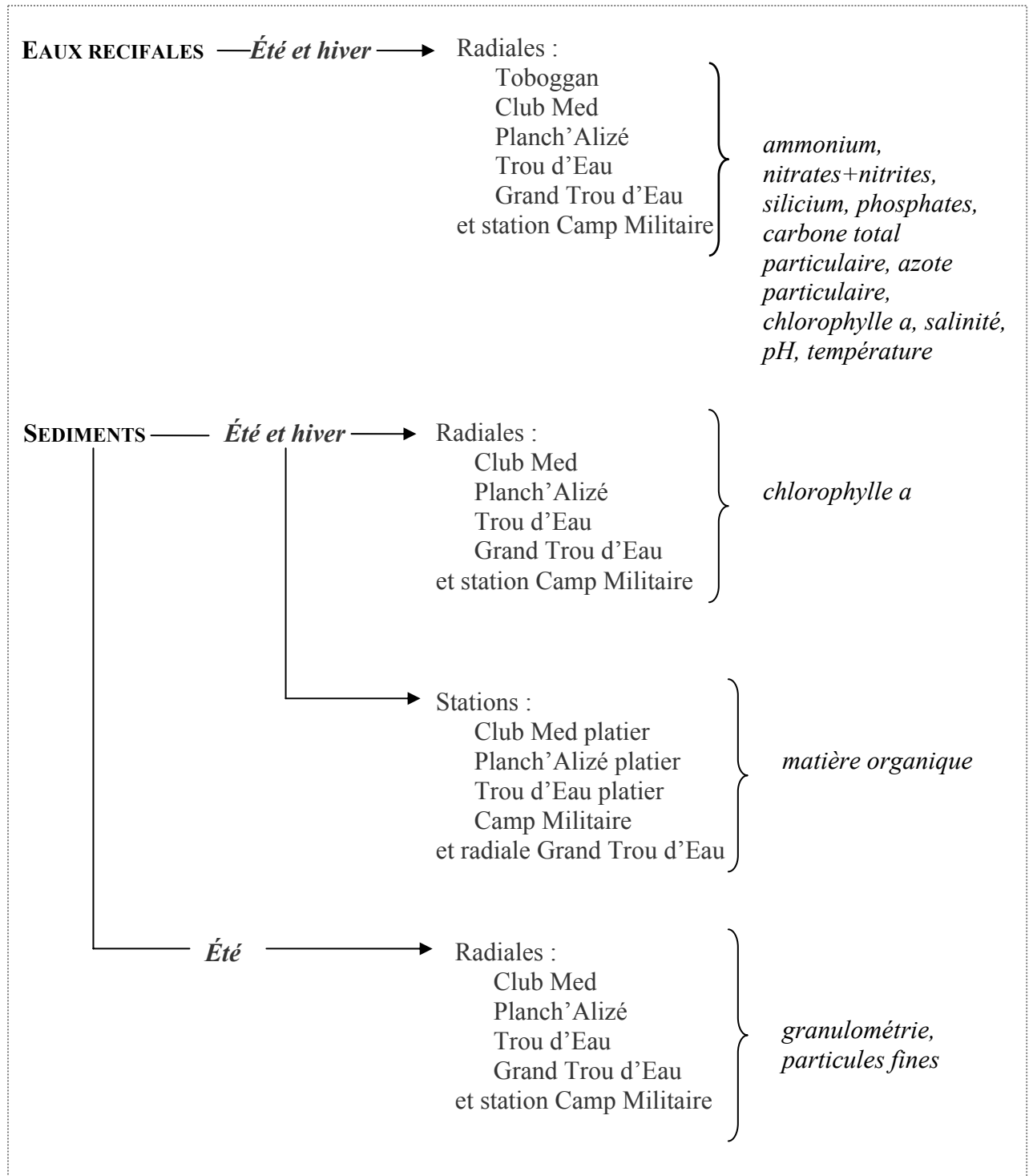


Figure 6 : Résumé du plan d'échantillonnage adopté pour caractériser les sites d'étude.

Afin de déceler la présence d'une influence terrigène sur le récif, l'échantillonnage a été optimisé en tenant compte des effets de la marée et de la saison, tout en minimisant les effets d'autres facteurs tels que la lumière ou l'heure de prélèvement. Pour cela, sur chaque

station, trois réplicats par saison (été et hiver) à marée basse et trois réplicats par saison à marée haute ont été échantillonnés.

Tous les prélèvements ont été effectués dans des conditions d'éclairement identiques. Les heures de prélèvements ont ainsi été fixées trois heures avant et trois heures après le pic d'éclairement (12h45 en été et 12h08 en hiver) par jour de beau temps. Les six heures séparant les deux points de prélèvement correspondent donc à un demi cycle de marée. Les jours de prélèvement ont simplement été choisis en fonction de la concordance de l'étale de marée avec l'heure prédéfinie (tableau 2). Grâce à un effectif important de manipulateurs sur le terrain, toutes les radiales ont été échantillonnées en simultanément.

Tableau 2 : Calendrier des prélèvements pour l'analyse des eaux récifales. Les heures de prélèvement sont à 9h45 et à 15h45 en été et de 9h08 et 15h08 en hiver. MB : marée basse ; MH : marée haute.

	<i>Eté 2004</i>			<i>Hiver 2004</i>		
	8 avril	13 avril	23 avril	20 août	3 sept	20 sept
<i>Matin</i>	MB	MH	MB	MB	MB	MB
<i>Après midi</i>	MH	MB	MH	MH	MH	MH

Sédiments - Lors des mesures du métabolisme à l'interface eau-sédiment ([chapitre 2](#)), des échantillons de sédiments ont été prélevés pour quantifier le pourcentage de matière organique et les teneurs en chlorophylle *a* (figure 6). L'étude granulométrique et des particules fines repose sur le même échantillonnage spatial, mais ne concerne que la saison estivale.

Des prélèvements ponctuels ont été réalisés dans l'arrière-récif de Planch'Alizé (été 2004) pour déterminer la répartition verticale de la chlorophylle *a*, du carbone organique particulaire, de l'azote particulaire et de la concentration en bactéries dans les deux premiers centimètres de sédiments.

2.3.1.2. Modalités de prélèvement

Eaux récifales - Les échantillons d'eau de mer ont été prélevés en sub-surface face au courant. En effet, Cuet (1989) a démontré l'absence de stratification verticale des eaux récifales. Chaque contenant (plastique), préalablement nettoyé avec du détergent sans phosphates et rincé 3 fois à l'eau ultra-pure (MilliQ-Plus), a fait l'objet d'une seconde série de rinçages juste avant l'échantillonnage avec l'eau du milieu.

Un flacon de 2 L a permis d'échantillonner l'eau destinée aux mesures de nitrates+nitrites, d'ammonium, de silicium et de salinité. Le carbone et l'azote particuliers ont été prélevés dans un bidon de 20 L. Pour la mesure du pH, l'eau a été échantillonnée au moyen de deux seringues de 100 mL pour éviter le contact avec l'atmosphère. La chlorophylle, pigment sensible à la lumière, a été échantillonnée dans un flacon de 500 mL recouvert de papier aluminium. Enfin, la température de l'eau récifale a été mesurée à l'aide de thermomètres de précision.

Une fois prélevés, les échantillons stockés au frais en glacière et à l'abri de la lumière ont été rapidement ramenés au laboratoire, en vue de leur conditionnement et stockage avant analyse.

Sédiments - Pour chacun des paramètres matière organique, chlorophylle *a* et particules fines, trois carottes (diamètre : 2.9 cm) ont été prélevées dans chacune des trois enceintes benthiques présentes à chaque station, soit un total de neuf répliqués par station. Les cinq premiers centimètres ont été conservés. La granulométrie a été déterminée à partir de trois carottes (diamètre : 4.3 cm) prélevées dans chaque station. Concernant l'étude de la répartition verticale de la chlorophylle *a*, de la teneur en carbone organique particulaire et en azote particulaire et de la concentration en bactéries, cinq carottes (diamètre : 2.9 cm) ont été prélevées et séparées en quatre tranches horizontales de 0.5 cm d'épaisseur. Pour chaque niveau, les cinq échantillons de sédiments de chacune des tranches ont été regroupés, ceci afin d'obtenir une quantité suffisante de matériel à analyser. Une fois homogénéisés, les sédiments ont été partagés en cinq répliqués.

2.3.1.3. Conditionnement et conservation des échantillons

Tous les échantillons d'eau de mer destinés à l'analyse des éléments dissous ont été filtrés. Les eaux destinées aux analyses des éléments nutritifs (nitrates+nitrites, ammonium et phosphate) ont été passées sur des filtres Whatmann GF/C (0.45 µm), sauf pour l'analyse du silicium où elles ont été passées sur des filtres HA Millipore (0.45 µm). Le carbone et l'azote particuliers, ainsi que la chlorophylle *a*, ont été récupérés sur des filtres Whatmann GF/F 47 mm (0.7 µm).

Ammonium - 50 mL ont été introduits dans un flacon en verre, préalablement rincé trois fois avec l'échantillon, puis 1.5 mL de réactif R1 (solution de phénol-nitroprussiate) et 1.5 mL de réactif R2 (solution alcaline d'hypochlorite) ont été ajoutés, en prenant soin

d'homogénéiser entre les deux ajouts. Les échantillons ont été stockés à température ambiante et à l'obscurité. La méthode suivie pour la préparation des réactifs R1 et R2 (Koroleff 1969) est celle proposée par Aminot (1983). Aucune correction de la salinité n'a été apportée.

Les flacons destinés au dosage de l'ammonium ont été nettoyés avant chaque série de prélèvements, en les remplissant d'eau ultra-pure, et en ajoutant les réactifs.

Nitrates+nitrites et phosphate - L'eau de mer a été stockée au congélateur (-20°C) dans des flacons verre de 100 mL préalablement nettoyés à l'acide chlorhydrique et rincés à l'eau ultra-pure (Aminot et Chaussepied 1983).

Silicium - L'eau de mer conditionnée dans des flacons plastiques de 50 mL à usage unique a été stockée au frais à 4°C pour éviter la polymérisation du silicium (Macdonald et al. 1986).

Salinité - Des flacons en verre de 125 mL à bouchon étanche ont été remplis presque totalement (en laissant une bulle d'air) et stockés à température ambiante dans l'obscurité et en position verticale (Aminot et Chaussepied 1983).

pH - L'eau de mer a été introduite (à l'aide d'un tuyau en Tygon de faible diamètre) au fond d'un flacon en verre de 100 mL muni d'un bouchon à rodage conique en minimisant les turbulences et en évitant la formation des bulles d'air. Lors de l'introduction, le flacon a été rincé par débordement d'une fois son volume. 25 µl de poison (HgCl₂ à saturation) ont été introduits (Doe 1994) puis l'échantillon a été stocké au frais et à l'obscurité (maximum 48 heures) dans l'attente d'analyse.

Chlorophylle a, carbone et azote particuliers des eaux récifales - La chlorophylle contenue dans 500 ml d'eau de mer a été passée sur un filtre Whatmann (GF/F 47 mm). Ce filtre a ensuite été conservé à -80°C jusqu'à son analyse. Une pré-filtration a été réalisée sur 200 µm afin d'éliminer les particules les plus grosses qui, par leur distribution aléatoire, faussent les résultats (Aminot et Chaussepied 1983; Lorrain et al. 2003).

Le carbone et l'azote particuliers ont été collectés après filtration (GF/F 47 mm) de 3 L d'eau de mer. Les filtres ont été préalablement calcinés à 450°C pendant 4 h. Une pré-filtration a également été réalisée sur 200 µm. Les composés solubles inorganiques ou organiques du carbone et de l'azote sont susceptibles d'interférer, soit par leur présence dans l'eau piégée

dans la matrice du filtre, soit par adsorption sur les filtres. Ainsi, en fin de filtration, le filtre a été rincé par introduction successive de deux fois 2 mL de Na₂SO₄ (45 g L⁻¹) puis stocké à -20°C (Aminot et Chaussepied 1983). Par la suite ces échantillons, ont été analysés au LEMAR (UMR 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer).

Chlorophylle *a*, matière organique, carbone et azote particulaires des sédiments -

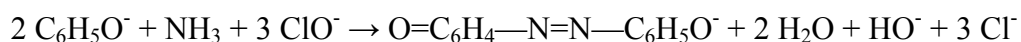
Les sédiments destinés à l'analyse de la chlorophylle *a*, de la matière organique, du carbone et de l'azote particulaires ont été stockés dans des piluliers distincts à -20°C. Le nettoyage des piluliers utilisés pour les analyses de carbone et azote particulaires a fait l'objet d'une attention particulière afin d'éviter les contaminations. Ils ont été nettoyés avec du détergent puis ils ont subi un lavage d'une nuit à l'acide chlorhydrique (1 M). Enfin, toute trace de matière organique a été éliminée par un passage au four à 500°C pendant 4 h.

Bactéries - Le conditionnement des échantillons destinés à l'étude des bactéries a été réalisé directement sur le terrain. Environ 1 mL de sédiments a été déposé dans un cryotube contenant 1 mL de formol (préalablement filtré sur 0.2 µm) à 4%, tamponné avec du borax à saturation (Velji et Albright 1986). Après 15 min d'attente, l'échantillon a été congelé dans de l'azote liquide (Marie et al. 1999). Les cryotubes ont été préalablement décontaminés par un lavage au détergent. Le matériel utilisé lors des analyses des bactéries a été nettoyé avec de l'eau ultra-pure filtrée sur 0.2 µm.

Granulométrie et particules fines - Les sédiments ont été stockés à -20°C.

2.3.1.4. Analyse de l'azote ammoniacal

La méthode utilisée (Aminot 1983), basée sur celle développée par Koroleff (1969), permet de mesurer la totalité de l'azote ammoniacal, soit l'ammoniac NH₃ et l'ammonium NH₄⁺. Dans les eaux marines, l'ammonium est très prédominant, c'est pourquoi le terme ammonium sera employé par la suite pour désigner l'azote ammoniacal. Cette méthode est une application à l'eau de mer de la réaction de Berthelot :



L'ammoniac forme tout d'abord un monochloramine avec l'hypochlorite en milieu légèrement basique. Ce composé nouvellement formé, réagit ensuite avec le phénol en présence d'un excès d'hypochlorite pour former le bleu d'indophénol absorbant à 630 nm. La réaction est accélérée par le nitroprussiate.

Cette méthode est valable pour des concentrations en ammonium de 0.05 à 50 $\mu\text{mol L}^{-1}$, la précision de la mesure est meilleure que $\pm 5\%$ (Koroleff 1969).

Les échantillons ont été dosés 24 h après l'introduction des réactifs (2.3.1.3. Conditionnement et conservation des échantillons). Les mesures d'absorbance ont été effectuées à l'aide d'un spectrophotomètre (Uvikon 922 KOMTRON) à 630 nm avec une cuve de trajet optique de 10 cm. Les concentrations ont été calculées en tenant compte des blancs de turbidité (eau de mer sans adjonction des réactifs) et des blancs de réactifs (Aminot 1983).

2.3.1.5. Analyse des autres éléments nutritifs

Les nitrates+nitrites, les phosphates et le silicium ont été analysés sur une chaîne d'analyse automatique (AUTOANALYSEUR II Bran + Luebbe), selon les méthodes mises au point par Tréguer et Le Corre (1975).

Nitrates+nitrites - Le principe de cette méthode repose sur le dosage des ions nitrites NO_2^- obtenus par réduction quantitative des ions nitrates NO_3^- . La réduction est réalisée par passage de l'échantillon sur une colonne de cadmium traité au cuivre (Wood et al. 1967). Les nitrites sont dosés selon la réaction de Griess décrite dans Aminot et Kerouel (2004) : ils réagissent avec un premier amine aromatique (sulfanilamide) pour former un diazoïque qui est couplé à un second amine aromatique (N-naphtyl-éthylènediamine) pour produire un colorant rose (Bendschneider et Robinson 1952). La mesure réalisée correspond donc à la somme des ions nitrates+nitrites.

Cette méthode est valable pour une gamme de concentrations de 0.05 à 20 $\mu\text{mol L}^{-1}$. La précision de l'analyse est de l'ordre de $\pm 0.05 \mu\text{mol L}^{-1}$.

Phosphate - La mesure de cet élément, présent à 90 % sous forme HPO_4^{2-} et à 10 % sous forme PO_4^{3-} , repose sur la méthode de Murphy et Riley (1962). En présence d'antimoine (III), les ions phosphates réagissent avec le molybdate d'ammonium pour former un complexe

phosphomolybdique, lui-même réduit par l'acide ascorbique. Cette forme réduite a un maximum d'absorbance à 885 nm.

La gamme des concentrations mesurables par cette méthode s'étend de 0.02 à 28.00 $\mu\text{mol L}^{-1}$. La précision des mesures est de l'ordre de $\pm 0.01 \mu\text{mol L}^{-1}$.

Silicium - Cet élément est présent dans l'eau de mer sous deux formes. Pour un pH de 8.2, l'acide orthosilicique Si(OH)_4 représente 95 % et sa forme ionisée SiO(OH)_3^- 5 %. Le dosage de cet élément a été réalisé d'après la méthode de Mullin et Riley (1955) adaptée par Strickland et Parsons (1972). Le dosage³ colorimétrique est fondé sur la formation d'un complexe silicomolybdique qui est réduit en « bleu de molybdène » par une solution de métol et de sulfite de sodium.

Cette méthode s'applique dans la gamme de concentrations de 0.10 à 120.00 $\mu\text{mol L}^{-1}$, la précision est de l'ordre de $\pm 0.05 \mu\text{mol L}^{-1}$.

2.3.1.6. Mesure de la salinité

La salinité des échantillons a été déterminée par méthode conductimétrique au moyen d'un salinomètre à induction (Yeo-Cap Mark IV). L'eau de mer est introduite dans une cellule où elle forme un anneau conducteur mettant en liaison deux transformateurs. La tension ainsi créée est mesurée. Le protocole utilisé est celui décrit par Aminot et Kerouel (2004). Un étalon primaire d'eau de mer standard (IAPSO Standard Seawater) a été utilisé pour chaque série de mesure.

Cette méthode est valable pour une gamme de salinités de 2 à 42 (PSS)⁴. La précision de l'analyse est indiquée par le constructeur à ± 0.003 .

La salinité a été calculée selon la relation de Wooster et al. (1969) à partir de la température et du rapport de conductivité mesuré entre l'échantillon et l'étalon primaire d'eau de mer standard, en tenant compte de la dérive de l'appareil.

³ Il est important de noter que seules les formes mono- et dimères réagissent avec les ions molybdates dans les conditions du dosage. L'acide orthosilicique a tendance à former des polymères qui ne sont donc pas comptabilisés. L'expression « silicium réactif » est souvent employée pour noter cette distinction.

⁴ La salinité fait maintenant référence à l'Echelle de Salinité Pratique de 1978 (Practical Salinity Scale 1978 ou **PSS78**). Cette échelle est utilisée officiellement depuis le 1^{er} janvier 1982. L'ancienne unité exprimant les salinités en ‰ a été remplacée par un nombre sans dimension puisqu'il est calculé à partir d'un rapport de conductivité. La mention PSS faisant suite à cette valeur sans dimension fait référence à l'utilisation de cette échelle.

2.3.1.7. Mesure du pH

Le pH de l'eau de mer est principalement influencé par le système des carbonates (CO_2 , HCO_3^- et CO_3^{2-}). La modification des concentrations en CO_2 due à la respiration, à la photosynthèse ou encore aux échanges air-océan entraîne une modification du pH, au même titre que les changements de concentrations en CO_3^{2-} dus aux phénomènes de précipitation ou de dissolution des carbonates. La méthode électrochimique utilisée ici est celle décrite par Doe (1994).

La mesure est fondée sur la différence des potentiels mesurés en plongeant successivement une électrode (électrode de pH combiné dans le cas présent) dans une solution standard de TRIS/HCl [hydroxyméthyl aminométhane] de pH connu, pH(TRIS), et la solution X dont on désire mesurer le pH(X). Le pH se calcule comme :

$$pH(X) = pH(TRIS) + \frac{E_{TRIS} - E_X}{a}$$

avec :

E_{TRIS} : potentiel de l'électrode dans la solution S

E_X : potentiel de l'électrode dans la solution X

a : réponse de l'électrode

Le TRIS/HCl en association avec un deuxième tampon, l'AMP/HCl [2-aminopyridine] (Doe 1994) préparés dans de l'eau de mer synthétique (fabrication détaillée en Annexe 1) permet de calculer la réponse de l'électrode. Les pH de ces deux tampons sont fonction de la température et sont fournis par Doe (1994).

$$a = \frac{E_{AMP} - E_{TRIS}}{pH(S)_{TRIS} - pH(S)_{AMP}}$$

avec :

E_{AMP} : potentiel de l'électrode dans le tampon AMP

E_{TRIS} : potentiel de l'électrode dans le tampon TRIS

pH(S) : pH du tampon considéré

La réponse de l'électrode ne doit pas être différente de plus de 0.3 % de N, la valeur idéale de Nernst (Doe 1994):

$$N = \frac{RT \ln 10}{F}$$

avec :

R : constante thermodynamique (8.1343 J K⁻¹ mol⁻¹)

T : température absolue (T = t°C + 273.15)

F = valeur du faraday (96 487 C mol⁻¹)

La précision théorique de la mesure est de ± 0.003 unités pH.

Le pH a été mesuré sous agitation constante, à température constante (bain thermostaté) avec un pHmètre Orion (modèle 940) muni d'une électrode de Ross.

2.3.1.8. Analyse du carbone et de l'azote particulaires

Les analyses du carbone et de l'azote particulaires des eaux récifales et des sédiments ont été réalisées à l'aide d'un auto-analyseur CHN. Le principe de cette méthode repose sur l'analyse par chromatographie des produits de combustion.

Une capsule d'étain contenant l'échantillon est injectée, sous hélium, dans un tube pour une combustion sous oxygène à 900°C. Une oxydation complémentaire est réalisée sur des catalyseurs et les halogènes sont piégés. Sur le parcours, un deuxième tube permet une réduction des oxydes d'azote en N₂ et le piégeage de l'oxygène en léger excès. Les composés présents dans l'hélium sont alors N₂, CO₂ et H₂O. Le mélange gazeux passe ensuite dans une colonne de déshydratation pour éliminer l'eau présente. Les composés restants, c'est-à-dire C et N, sont séparés par chromatographie puis détectés sur un catharomètre.

Ce dernier comporte une voie de référence et une voie de mesure. Tout déséquilibre entre ces deux voies entraîne une variation de tension au niveau de la sortie du signal. La voie de référence est balayée par de l'hélium pur, alors que la voie de mesure est balayée par le mélange gazeux qui sort du circuit analytique. La composition du gaz de mesure change au cours du temps, puisque les produits à doser vont sortir les uns après les autres de la colonne de chromatographie. Cette variation de la composition du gaz passant dans la voie de mesure provoque des déséquilibres successifs du détecteur. Ce sont ces variations du signal que l'on utilise pour calculer les concentrations en azote (qui sort en premier) puis en carbone.

Eaux récifales - Les filtres ont été décongelés puis déshydratés par un passage à l'étuve (60°C) durant 12 h avant d'être encapsulés dans une fine pellicule d'étain et analysés (NC 2500 Thermoquest).

Seul le carbone total particulaire (C_t) a été analysé. Le C_t et le carbone organique particulaire (C_{org}) sont très bien corrélés sur différentes stations présentant des conditions hydrodynamiques différentes (Cuet, com. pers) : la fraction organique a été estimée à 79 % pour les récifs réunionnais (régression linéaire modèle 2, $r^2 = 0.67$). Dans le cadre général d'une simple caractérisation des stations étudiées, l'analyse du C_{org} (impliquant une seconde mesure précédée d'une étape de décarbonatation) n'a donc pas été effectuée.

Sédiments – Les sédiments ont été lyophilisés pendant 24h puis broyés le plus finement possible à l'aide d'un mortier en agate. Les échantillons ont été analysés au CREMA (L'Houmeau), où un traitement à l'acide chlorhydrique a été effectué afin de décarbonater les échantillons avant l'encapsulation.

Seul le C_{org} a été analysé, afin d'évaluer la quantité de matériel organique présent dans les sédiments.

2.3.1.9. Analyse la matière organique totale dans les sédiments

Les cinq premiers centimètres de sédiment ont été séchés à l'étuve (60°C, 48 h) et pesés (précision 0.001 g). Le poids de matière organique totale a été obtenu par la méthode de calcination au four : 3 h à 550°C (Frouin 1996). La teneur en matière organique est exprimée en pourcentage du poids sec.

2.3.1.10. Analyse de la chlorophylle *a* des eaux récifales et des sédiments

Deux techniques sont couramment utilisées, la mesure de la fluorescence au fluorimètre sera employée pour doser les pigments de la colonne d'eau et la mesure de l'absorbance au spectrophotomètre sera dédiée aux analyses des sédiments.

La chlorophylle *a* des eaux récifales - Après décongélation, la chlorophylle *a* déposée sur les filtres a été extraite dans 6 mL d'acétone Analyapur à 90 %. Un broyage manuel a été réalisé pour augmenter le rendement de l'extraction avant le stockage des extraits durant 12 heures à 4°C dans l'obscurité. L'extrait a ensuite été centrifugé (5 minutes à 2000 tr min⁻¹) puis passé au fluorimètre (Turner 700), lui-même étalonné à partir d'une solution mère de chlorophylle *a* (Sigma) préalablement dosée au spectrophotomètre par la méthode de Lorenzen (1967).

La méthode utilisée est celle de Welschmeyer (1994) qui utilise une lampe à vapeur de mercure « bleue » à 438 nm et des filtres interférentiels à bande passante étroite (~10 nm) à 438 nm (excitation) et 680 (émission).

$$[Chla] = \frac{KF_0v}{V_f}$$

avec :

[Chla] en mg L⁻¹

K = coefficient d'étalonnage

F₀ = mesure de fluorescence

v = volume d'acétone utilisé

V_f = volume d'eau de mer filtrée

La précision est de l'ordre de ± 15 %.

La chlorophylle a des sédiments – Elle a été dosée selon la méthode de Lorenzen (1967). Après décongélation, l'extraction des pigments a été réalisée au moyen de 10 mL d'acétone (Analypur) à 90 % durant 12 h à 4°C et dans l'obscurité. L'extrait a été centrifugé (10 min à 3000 tr min⁻¹). Le surnageant issu de la centrifugation a été prélevé et passé au spectrophotomètre (Uvikon 922 KOMTRON). Deux mesures d'absorbance ont été réalisées à 750 et 665 nm dans une cuve de trajet optique de 1 cm.

Cette méthode s'applique à toutes concentrations en prenant soin de ne mesurer que des absorbances comprises entre 0.2 et 0.8.

Le calcul de la concentration en chlorophylle s'effectue d'après la formule :

$$[Chla] = \frac{26.73(A_{665}^{na} - A_{665}^a)}{L}$$

avec :

[Chla] en mg L⁻¹

A₆₆₅^{na} = absorbance avant acidification

A₆₆₅^a = absorbance après acidification

L = longueur du trajet optique (cm)

La concentration en mg m⁻² est obtenue grâce à la formule :

$$Q_{Chla} = [Chla] \frac{V}{S}$$

avec :

S = surface du carottier (m²)

V = volume d'acétone utilisé pour extraction (L)

2.3.1.11. Comptage des bactéries des sédiments

L'analyse des bactéries dans les sédiments a nécessité la mise au point d'une technique d'extraction qui a été inspirée des travaux de Velji et Albright (1993), Epstein et Rossel (1995) et de Torréton et al. (1997). Le comptage a ensuite été réalisé par cytométrie. Les détails de cette analyse, décrits dans le troisième chapitre, ont fait l'objet d'une publication ([paragraphe 3.4](#)).

2.3.1.12. Granulométrie et quantification des particules fines

La granulométrie - L'ensemble du sédiment prélevé a été séché à l'étuve (60°C) pendant 48 heures. Après avoir été pesé (précision 0.001 g), il a été passé sur une colonne de tamis, montée sur une machine à vibrer pendant 30 min. Les tamis constituant la colonne ont des mailles carrées de : 4 ; 2 ; 1 ; 0,5 ; 0,250 ; 0,125 et 0.063 mm.

Le poids dans chacune des classes de taille a permis de tracer la courbe des fréquences cumulées (Chevillon 1990; Gout 1991). La taille moyenne du sédiment (T_m), définie par Folk et Ward (1957) est obtenu à partir du calcul des tailles moyennes des particules (x en mm) aux pourcentages cumulés 16, 50 et 84. Ces tailles moyennes sont ensuite transformées en unité phi (x en φ) selon la formule établie par Krumbein (1936) :

$$x[\varphi] = -\frac{\log(x[mm])}{\log(2)}$$

et utilisées dans la formule suivante :

$$T_m = \frac{\varphi_{16} + \varphi_{50} + \varphi_{84}}{3}$$

Les particules fines - Les cinq premiers centimètres ont été séchés à l'étuve (60°C) pendant 48 h. Le sédiment pesé (précision 0.001 g) a ensuite été lavé sur un tamis de maille de 63 μm. La fraction restante (sans particules fines), a été pesée (précision 0.001 g) après avoir été séchée à 60°C pendant 48 h. La différence des pesées, exprimée en pourcentage, représente la teneur en particules fines.

2.3.1.12. Analyse numérique

- Analyses en composantes principales

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées sur les données des eaux récifales. Elles traitent des tableaux croisant des individus (observations) et des variables numériques qualitatives⁵. Cette approche permet une analyse exploratoire du jeu de données, ciblée aussi bien sur les individus que sur les variables étudiées. Elle permet de mettre en évidence des groupes homogènes d'individus ou à l'inverse des individus extrêmes. Elle a aussi pour objectif de préciser les liaisons qui existent entre les variables (corrélation positive ou négative), et consiste à résumer l'ensemble des variables par un petit nombre de variables synthétiques appelées ici composantes principales. Ces voies exploratoires ne sont pas indépendantes. La démarche ici sera de classer des groupes d'individus en fonction de deux ou plusieurs variables formant une composante principale (appelée également facteur).

Les ACP normées, réalisées ici, reposent sur le centrage et la réduction des données ce qui élimine les problèmes de variables aux unités différentes. Deux nuages de points représentant respectivement les lignes (individus) et les colonnes (variables) du tableau sont construits et représentés sur des graphiques dont les axes sont les facteurs. Il y a autant de facteurs qu'il y a de variables. Les observations en lignes sont représentées sur des plans factoriels, la proximité entre deux points s'interprète comme une ressemblance. Les variables en colonnes sont représentées sur un plan factoriel délimité par un cercle de corrélation. Les coordonnées d'une variable s'interprètent comme des coefficients de corrélation (Pearson) témoignant de la contribution de celle-ci à la formation du facteur. Du fait des relations de transition entre les plans factoriels des individus et des variables, les interprétations des axes factoriels sont menées simultanément par la superposition des deux représentations.

L'analyse en composantes principales « classique » prend simultanément en compte les variations temporelles et la typologie des stations. Pour mieux définir les caractéristiques des stations, l'ACP offre la possibilité de ne tenir compte que de l'effet 'station' (« partial normed PCA » ou ACP partielle intragroupe) ou que de l'effet 'conditions de prélèvements' (« within groups normalized PCA » ou ACP partielle normée par groupe).

Dans l'ACP partielle intragroupe, les données sont centrées par bloc et normalisées par colonne. Les coordonnées des variables sont des coefficients de corrélation partielle

⁵ Par opposition l'AFC (Analyse Factorielle des Correspondances) traite des tableaux de fréquence et l'ACM (Analyse des Correspondantes Multiples) s'applique à des tableaux croisant des individus et des variables qualitatives.

éliminant l'effet de la variable qui définit le groupe, ici, la variabilité temporelle. Dans l'ACP partielle normée par groupe, les données sont centrées et normalisées par bloc (groupes de lignes). Les coordonnées des variables correspondent à la moyenne des corrélations à l'intérieur de chacun des groupes (ici, les stations).

Ces deux variantes de l'ACP intragroupes correspondent donc à des points de vue différents, pouvant conduire à des observations complémentaires. Toutes les ACP ont été réalisées avec le logiciel ADE4 téléchargeable gratuitement sur le site <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html>.

- Régression linéaire, analyses de variance et comparaison de moyennes

Des régressions linéaires de modèle 2 ont été réalisées sur les données des eaux récifales. Ce modèle a été choisi pour calculer l'équation de la droite car les deux variables sont aléatoires. Les calculs ont été réalisés selon la méthode de l'axe majeur réduit qui autorise, dans le cas présent, la régression de variables d'unités différentes (Legendre et Legendre 1998).

Des analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées sur les concentrations en phosphate et C_t et sur l'ensemble des données benthiques (matière organique, chlorophylle a , particules fines, bactéries, carbone organique et azote particulaires). L'homoscédasticité a été vérifiée par un test de Levene (Scherrer 1984). Si cette condition n'était pas respectée, les données ont été transformées par une fonction $\text{Log}_{10}(x+1)$ ou double racine carrée. L'ANOVA est assez robuste pour permettre de s'affranchir de données normales (Underwood 1981). Le test de comparaisons multiples de Newman et Keuls est réalisé *a posteriori* afin de comparer les moyennes des échantillons (Scherrer 1984).

Un test de Kruskal-Wallis, puis un test *a posteriori* des comparaisons multiples bilatérales ont été réalisés lorsque les variances n'étaient pas homogènes. Enfin, des tests U de Mann-Whitney ont permis de comparer les moyennes de deux échantillons indépendants.

2.3.2. RESULTATS

2.3.2.1. Les eaux récifales

- Analyse globale

À l'échelle du récif de Saint-Gilles - La Saline, les concentrations moyennes en nutriments dissous et matériels particuliers, ainsi que la salinité, la température et le pH moyens calculés pour l'ensemble de la campagne de prélèvement figurent dans le tableau 3. Les résultats des tests U de Mann-Whitney relatifs à la variabilité saisonnière y sont également reportés. Quelle que soit la saison, le silicium constitue l'élément nutritif dissous majoritaire dans les eaux récifales de Saint-Gilles La Saline ($3.05 \mu\text{mol L}^{-1}$), les concentrations des autres éléments nutritifs étant toutes inférieures à $1 \mu\text{mol.L}^{-1}$.

Tableau 3 : Concentrations moyennes (\pm écart-type) par saison et annuelles en éléments nutritifs dissous, en carbone total et azote particuliers, en chlorophylle *a*, salinité, température et pH moyens dans les eaux récifales de La Saline pour l'ensemble de la campagne de prélèvements. Entre parenthèses : nombre de répliquats. *Chl a*: chlorophylle *a*, *C_t*: carbone total particulière, *N*: azote particulière, *NH₄*: ammonium, *NO₃+NO₂*: nitrates+nitrites, *PO₄*: phosphates, *PSS*: Practical Scale Salinity, *Si*: silicium, *T*: température. *p*: probabilité que les deux saisons soient significativement différentes (test U de Mann-Whitney) est précisée à la suite des deux moyennes (n.s. si non significatif).

	<i>Eté</i>	<i>Hiver</i>	<i>p</i>	<i>Moyenne annuelle</i>
<i>NH₄</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.43 ± 0.15 (66)	0.28 ± 0.14 (66)	< 0.001	0.35 ± 0.16 (132)
<i>NO₃+NO₂</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.88 ± 1.24 (66)	0.30 ± 0.36 (66)	< 0.001	0.59 ± 0.96 (132)
<i>Si</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	3.74 ± 3.68 (66)	2.36 ± 1.20 (66)	< 0.01	3.05 ± 2.81 (132)
<i>PO₄</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.09 ± 0.02 (66)	0.08 ± 0.02 (65)	< 0.001	0.09 ± 0.02 (131)
<i>C_t</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	8.62 ± 2.02 (52)	8.05 ± 2.89 (46)	n.s.	8.35 ± 2.47 (98)
<i>N</i> ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	0.58 ± 0.18 (66)	0.55 ± 0.24 (66)	n.s.	0.56 ± 0.22 (132)
<i>C_t/N</i>	15.67 ± 2.72 (52)	14.41 ± 2.66 (46)	< 0.01	15.08 ± 2.75 (98)
<i>Chl a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0.23 ± 0.08 (66)	0.14 ± 0.04 (64)	< 0.001	0.18 ± 0.08 (130)
<i>Salinité</i> (PSS)	35.00 ± 0.16 (65)	35.04 ± 0.13 (65)	n.s.	35.02 ± 0.15 (130)
<i>pH</i>	8.19 ± 0.10 (66)	8.14 ± 0.09 (66)	< 0.01	8.17 ± 0.10 (132)
<i>T</i> ($^{\circ}\text{C}$)	28.61 ± 2.51 (62)	24.71 ± 1.13 (66)	< 0.001	26.60 ± 2.74 (128)

Les concentrations en éléments nutritifs dissous (ammonium, nitrates+nitrites, silicium phosphates), présentent des variations saisonnières marquées, avec des valeurs moyennes significativement plus importantes en été qu'en hiver. La chlorophylle *a* est le seul composant du matériel particulaire qui montre une variabilité temporelle. Sa teneur est significativement plus élevée durant l'été. Comme les teneurs en carbone total et azote particuliers, la salinité ne présente pas de variation significative entre les deux saisons. Enfin, la température et le pH des eaux récifales augmentent de façon significative en été.

L'ensemble des ACP présentées ci-dessous va s'attacher à décrire la variabilité temporelle (échelle saisonnière) et la variabilité spatiale entre les onze sites d'étude (les platiers et les arrière-récifs de Toboggan, Club Med, Planch'Alizé, Trou d'Eau et de Grand Trou d'Eau, et enfin la station Camp Militaire) pour les paramètres physicochimiques des eaux récifales.

- Variation saisonnière et hétérogénéité spatiale de premier ordre :

La première ACP, normée, a été réalisée sur les moyennes saisonnières calculées par station et par état de la marée (trois valeurs par station).

Le cercle des corrélations et la projection des données selon les facteurs F1 et F2 sont présentés dans les figures 7 et 9 respectivement. L'inertie des deux premiers facteurs totalise 59.2 % de l'inertie totale (figure 7). Seul le plan de représentation F1- F2 sera conservé dans cette analyse, il synthétise plus d'informations que les 9 autres facteurs restants. Le troisième facteur ne représente plus que 14.8 % de l'inertie totale, et seuls le carbone total et l'azote particulaires lui sont clairement associés.

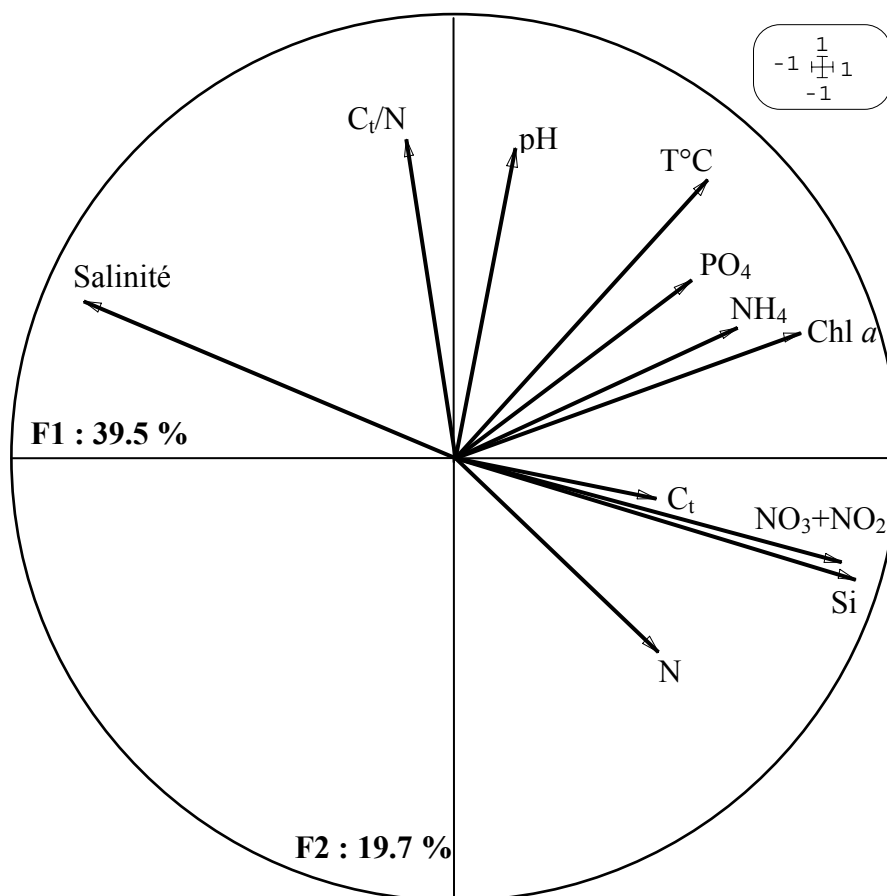


Figure 7 : ACP normée, cercle des corrélations des variables selon les facteurs F1 et F2. Abréviations : se référer au tableau 3.

Toutes les variables, exceptés le pH et le rapport C_t/N, sont corrélées au facteur F1 (tableau 4). En particulier, les nitrates+nitrites, la salinité et le silicium présentent un coefficient de corrélation supérieur à 0.8 avec F1 et sont donc trois des principales variables qui participent à la formation de ce facteur, suivies par la chlorophylle *a*.

Tableau 4 : Coordonnées des variables actives (coefficient de corrélation de Pearson entre les facteurs F1 et F2 et les différentes variables ; sur fond gris : $p < 0.001$).

	<i>F1</i>	<i>F2</i>
<i>Ammonium</i>	-0.65	0.32
<i>Nitrate+nitrite</i>	-0.86	-0.26
<i>Chlorophylle a</i>	-0.77	0.25
<i>Salinité</i>	0.83	0.38
<i>Silicium</i>	-0.90	-0.30
<i>Phosphates</i>	-0.47	0.44
<i>pH</i>	-0.14	0.73
<i>Azote particulaire (N)</i>	-0.49	-0.36
<i>Carbone total particulaire (C_t)</i>	-0.48	-0.00
<i>C_t/N</i>	0.11	0.71
<i>Température</i>	-0.57	0.62

Par ailleurs, le cercle des corrélations (figure 7) met en évidence de fortes corrélations entre ces trois variables. La régression linéaire (modèle 2) réalisée entre les nitrates+nitrites et le silicium montre que ces deux variables sont fortement liées : r^2 est égal à 0.89 (droite (nitrate+nitrite) = f(silicium), pente de la droite [a] : 0.35 ; ordonnée à l'origine [b] : - 0.48). La salinité est corrélée négativement avec les nitrates+nitrites et également avec le silicium (figure 8).

Dans le plan factoriel F1 - F2 (figure 9.1), le premier facteur permet de séparer deux ensembles de stations. Le premier se compose des arrière-récifs de Grand Trou d'Eau et Planch'Alizé (points e et i de la figure 9.1). Il se caractérise par les concentrations les plus élevées en nitrates+nitrites, en silicium et en chlorophylle *a*, et les plus faibles salinités. Les valeurs de ces paramètres dans arrière-récifs de Grand Trou d'Eau et Planch'Alizé, en été et en hiver, sont précisées dans le tableau 5. Les stations restantes forment le deuxième ensemble (toutes les autres lettres de la figure 9.1) qui présente des concentrations moins élevées en nitrates+nitrites, en silicium et en chlorophylle *a* et des salinités plus importantes.

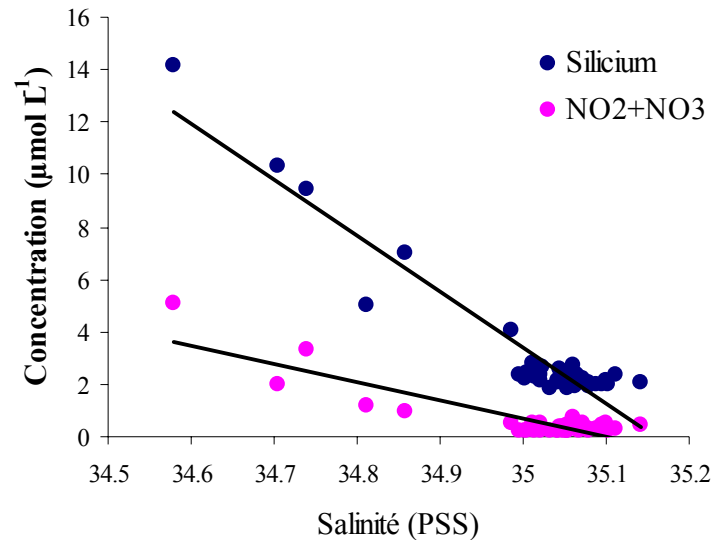


Figure 8 : Corrélations (modèle 2) entre le silicium et la salinité ($N = 44$) et entre les nitrates+nitrites et la salinité ($N = 44$) dans les eaux récifales de La Saline. Les moyennes ont été calculées en fonction de la saison, de la station et de l'état de marée (3 valeurs par stations). (nitrates+nitrites) = $f(\text{salinité})$ avec $a = -7.92 \pm 0.58$; $b = 277.85$ et $r^2 = 0.77$. (silicium) = $f(\text{salinité})$ avec $a = -22.49$; $b = 760.60$ et $r^2 = 0.91$.

Le pH, le rapport C_t/N et la température sont corrélés positivement au facteur F2 (tableau 4, figure 7). Ce facteur permet, d'une part, de faire la discrimination entre les stations échantillonnées en été, situées au-dessus de l'axe des abscisses caractérisées par des valeurs plus élevées du pH et du rapport C_t/N , et celles échantillonnées durant l'hiver, localisées en dessous de ce même axe (figure 9.2). Cette variabilité saisonnière est confirmée par le test U de Mann-Whitney réalisé sur les variables pH, C_t/N et température (tableau 3).

Tableau 5 : Concentrations moyennes (\pm écart-type) en nitrates+nitrites, en silicium, salinité moyenne des eaux récifales et teneurs en chlorophylle a des sédiments moyens dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau. Pour chaque saison $N = 6$, sauf pour la chlorophylle a, $N = 9$.

	Planch'Alizé arrière-récif		Grand Trou d'Eau arrière-récif	
	Été	Hiver	Été	Hiver
Nitrates+nitrites ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	1.49 ± 1.05	0.31 ± 0.10	4.19 ± 1.77	0.21 ± 0.02
Silicium ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	8.67 ± 4.66	2.07 ± 0.08	11.77 ± 4.86	2.34 ± 0.21
Salinité (PSS)	34.78 ± 0.20	35.06 ± 0.12	34.66 ± 0.19	35.01 ± 0.12
Chlorophylle a ($\mu\text{g m}^{-2}$)	82.26 ± 30.52	61.31 ± 12.85	68.84 ± 8.96	19.13 ± 6.14

D'autre part, ce facteur F2 marque une séparation entre les prélèvements effectués à marée haute (points 2 et 4, figure 9.2), et ceux réalisés à de marée basse (1 et 3, figure 9.2) : les pH, les rapports C_t/N et les températures sont les plus élevés lors de la haute mer. Il convient toutefois de signaler que la majeure parties des prélèvements effectués à marée haute ont été réalisés dans l'après-midi (cas de tous les prélèvements effectués en hiver, et de deux

des trois effectués en été). C'est donc une variation journalière qui se superpose sur le facteur F2 à la variabilité saisonnière.

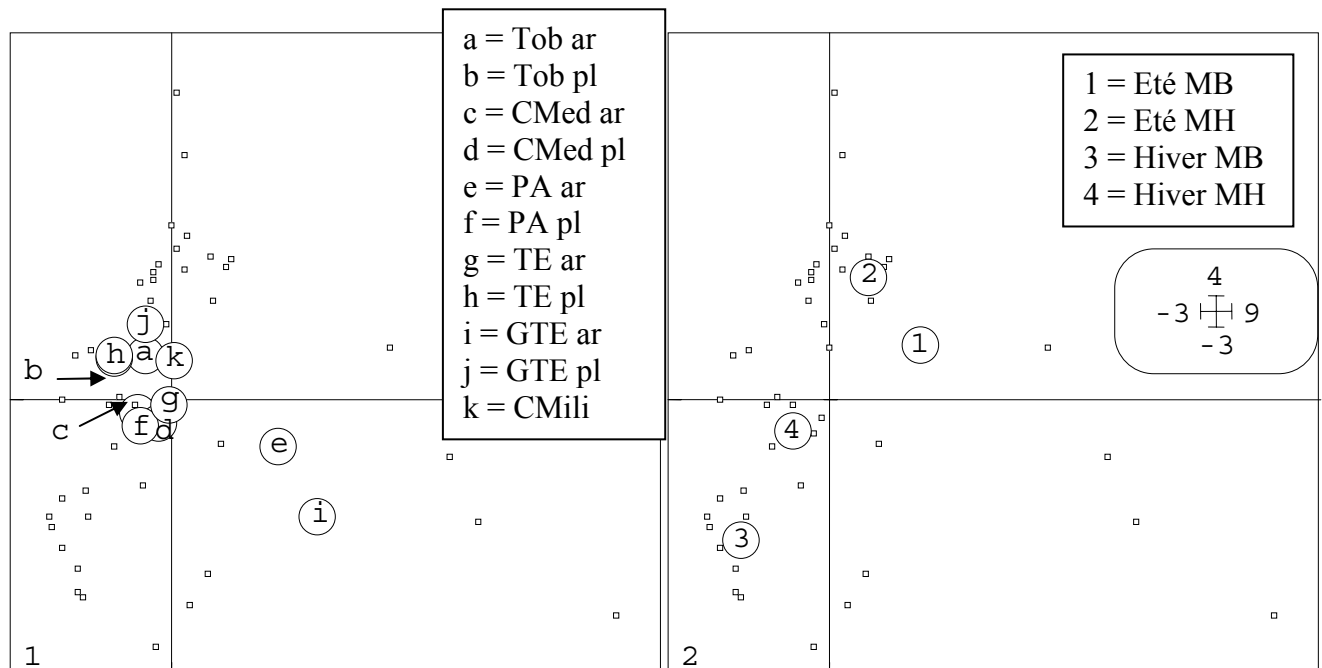


Figure 9 : ACP normée, projection des données (se référer au tableau 3) dans le plan factoriel F1 - F2 (respectivement 39.5 + 19.7 % de l'inertie totale). Chaque carré correspond à la moyenne par station, saison et par état de la marée (trois valeurs). Les lettres (figure 9.1.) représentent le barycentre des stations et les chiffres (figure 9.2) les barycentres des conditions de prélèvements (marée et saison). CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan. ar : arrière-récif, pl : platier, MB : marée basse, MH : marée haute.

Pour conclure, en tenant compte de la projection des données dans le plan F1 - F2, le résultat de cette première ACP peut se résumer ainsi :

- une variabilité saisonnière, (1) avec en été des salinités plus faibles associées à des concentrations en nitrates+nitrites et silice plus importantes, (2) avec des pH, des rapports C/N et températures plus fortes en été et à marée basse (c'est-à-dire l'après-midi),
- une variabilité spatiale, de première ordre, avec les arrière-récifs de Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau qui se caractérisent par les salinités les plus faibles et les concentrations en silicium et nitrates+nitrites les plus fortes, et ce, quelles que soient les conditions de prélèvements (saison ou état de la marée).

- Variabilité spatiale de second ordre

L'ACP intragroupe présente la possibilité, selon la méthode de calcul utilisée, de s'affranchir d'une condition particulière. Dans cette ACP partielle intragroupe, la variabilité

temporelle (échelle saisonnière) a été écartée pour ne prendre en compte que les conditions « état de la marée » et « station ». L'objectif est de détecter des différences à l'intérieur du lot de stations fortement regroupées dans l'ACP normée (concentrations faibles en silicium et nitrates+nitrites et salinités élevées figure 9.1).

Le cercle des corrélations et la projection des données selon les facteurs F1 et F2 sont présentés dans les figures 10 et 11 respectivement. L'inertie des deux premiers facteurs totalise 55.6 % de l'inertie intragroupe (figure 10), et seul le plan de représentation F1 - F2 sera conservé dans cette analyse.

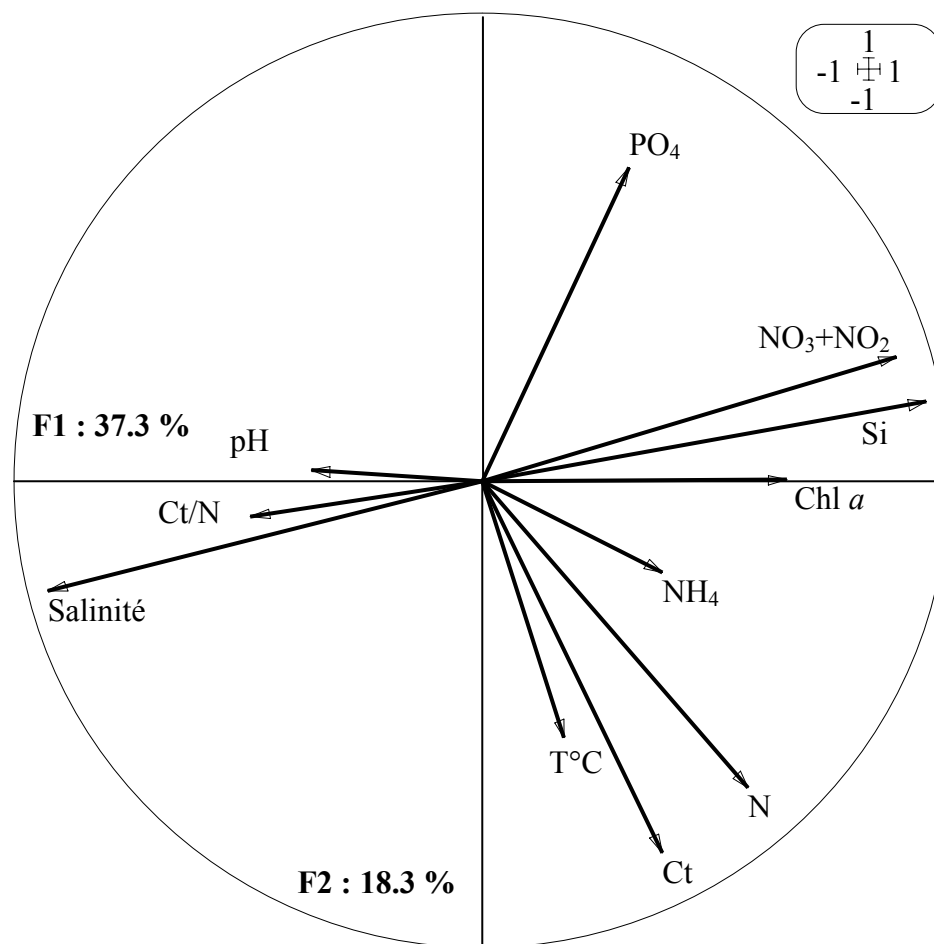


Figure 10 : ACP partielle intragroupe (variabilité temporelle écartée), cercle des corrélations des variables selon les facteurs F1 et F2. Abréviations : se référer au tableau 3.

Tout comme lors de l'ACP normée, le premier facteur F1 est corrélé positivement aux nitrates+nitrites et silicium, et négativement à la salinité (figure 10, tableau 6). On retrouve également, dans cette analyse, la corrélation entre les nitrates+nitrites et le silicium, ainsi que la corrélation négative de chacune de ces deux variables avec la salinité.

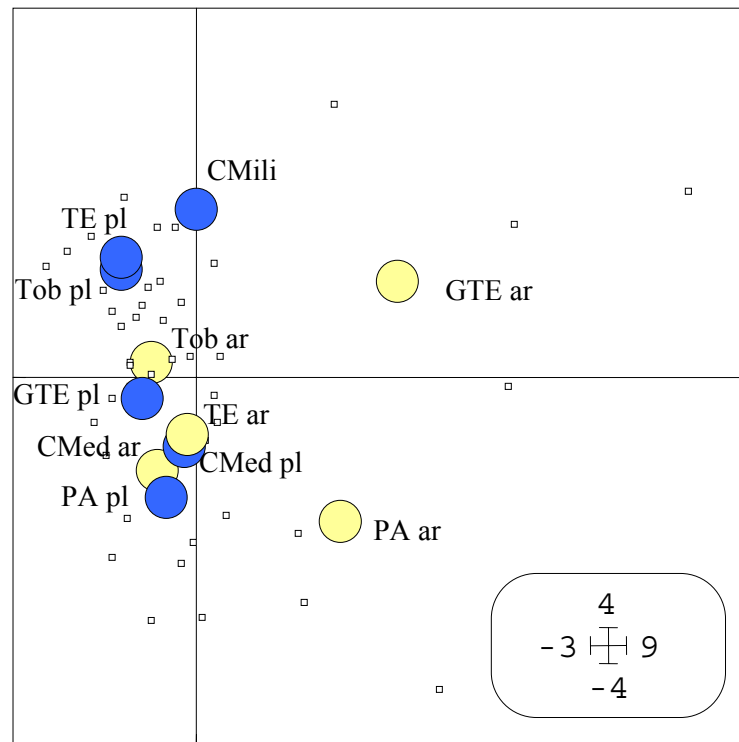


Figure 11 : ACP partielle intragroupe (variabilité temporelle écartée), projection des données (se référer au tableau 3) dans le plan factoriel F1 - F2 (respectivement 37.3 + 18.3 % de l'inertie totale). Chaque carré correspond à la moyenne par station, saison et par état de la marée (trois valeurs). Les points représentent le barycentre des stations, les platiers sont de couleur bleue et les arrière-récifs de couleur jaune. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan, ar : arrière-récif et pl : platier.

L'interprétation de ce facteur F1 sera la même que celle proposée pour le facteur F1 de l'ACP normée. Cependant, le facteur F2 apporte des informations complémentaires qui vont permettre de faire une distinction plus fine entre les stations.

Tableau 6 : ACP partielle intragroupe (variabilité temporelle écartée), coordonnées des variables actives (coefficient de corrélation de Pearson modifié entre les facteurs F1 et F2 et les différentes variables ; sur fond gris : $p < 0.001$).

	<i>F1</i>	<i>F2</i>
<i>Ammonium</i>	0.39	-0.20
<i>Nitrate+nitrite</i>	0.89	0.27
<i>Chlorophylle a</i>	0.65	0.00
<i>Salinité</i>	-0.92	-0.24
<i>Silicium</i>	0.95	0.17
<i>Phosphates</i>	0.32	0.67
<i>pH</i>	-0.36	0.02
<i>Azote particulaire (N)</i>	0.57	-0.66
<i>Carbone total particulaire (C)</i>	0.39	-0.79
<i>C/N</i>	-0.49	-0.08
<i>Température</i>	0.18	-0.55

La deuxième composante (F2) est corrélée positivement aux phosphates et négativement au carbone total particulaire (C_t) et à l'azote total particulaire (N, tableau 6). Le cercle des corrélations (figure 10) met en évidence une corrélation positive entre le C_t et le N. Cette relation est confirmée par la régression linéaire de modèle 2 (figure 12).

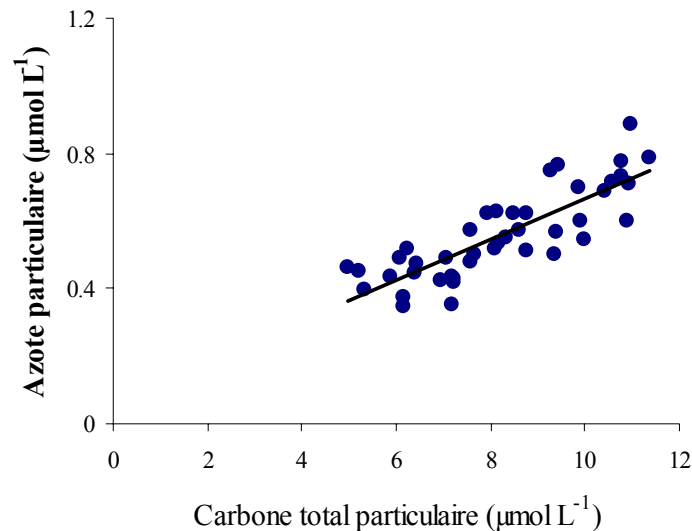


Figure 12 : Corrélation (modèle 2) entre le carbone total particulaire et l'azote total particulaire ($N = 44$) dans les eaux récifales de La Saline. Les moyennes ont été calculées en fonction de la saison, de la station et de l'état de marée (trois valeurs). (azote particulaire) = $f(\text{carbone total particulaire})$ avec $a = 0.07$ et $r^2 = 0.69$.

Le facteur F2 permet de distinguer Camp Militaire, Trou d'Eau platier, Toboggan platier et Grand Trou d'Eau arrière-récif des autres stations (figure 11). L'ANOVA à deux facteurs (station x marée) réalisée sur le C_t met en évidence des concentrations significativement plus faibles aux stations Camp Militaire, Trou d'Eau platier et Toboggan platier (tableau 7). Le tableau 8 présente le résultat de l'ANOVA à deux facteurs (station x marée) effectuée sur les concentrations en phosphates, elle confirme l'hétérogénéité spatiale. Les arrière-récifs de Grand Trou d'Eau et de Planch'Alizé, regroupés dans l'ACP normée (figure 9.1) sont dissociés en raison des concentrations plus importantes mesurées dans l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau.

Tableau 7 : Analyse de variance à deux facteurs réalisée sur les concentrations en carbone total particulaire (C_t). ddl : degrés de liberté ; F : statistique de Fisher ; p : probabilité. ^a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$. CMili : Camp Militaire, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan, ar : arrière-récif et pl : platier.

	ddl	F	p	Groupes homogènes ^a
Station	10	3.356	0.001	TE pl, Tob pl, CMili < PA ar
Marée	1	0.106	0.746	-
Station x Marée	10	0.315	0.975	-

Ce traitement statistique met également en évidence la présence d'eau plus concentrée en phosphates à marée haute qu'à marée basse (tableau 8). Le dernier groupe, qui se compose des stations restantes (figure 11), présente des concentrations peu élevées en phosphates et à l'inverse des concentrations importantes en C_t et N.

Tableau 8 : Analyse de variance à deux facteurs réalisée sur les concentrations en phosphates. *ddl* : degrés de liberté ; *F* : statistique de Fisher ; *p* : probabilité. ^a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$. *CMed* : Club Med, *CMili* : Camp Militaire, *GTE* : Grand Trou d'Eau, *PA* : Planch'Alizé, *ar* : arrière-récif et *pl* : platier.

	<i>ddl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>Groupes homogènes</i> ^a
<i>Station</i>	10	3.125	0.002	CMili, GTE ar > CMed ar, PA pl, GTE pl
<i>Marée</i>	1	13.172	< 0.001	marée haute > marée basse
<i>Station x Marée</i>	10	0.879	0.555	-

En conclusion, en tenant compte de la projection des données (normées par groupe) dans le plan factoriel F1 - F2, cette ACP intragroupe permet de faire une séparation de second ordre, avec trois ensembles de stations :

- Planch'Alizé arrière-récif qui se définit comme une station dont les eaux récifales, légèrement dessalées, présentent des concentrations élevées en silicium et en nitrates+nitrites ; Grand Trou d'Eau arrière-récif montre les mêmes spécificités mais aussi une concentration en phosphates plus élevée,

- Trou d'Eau platier, Toboggan platier et Camp Militaire sont des stations qui se caractérisent par des eaux récifales plus salées, riches en phosphates et pauvres en C_t , N, nitrates+nitrites,

- Toboggan arrière-récif, Grand Trou d'Eau platier, Club Med arrière-récif, Club Med platier, Planch'Alizé platier, Trou d'Eau arrière-récif, se définissent comme des stations aux eaux récifales chargées en C_t et N, mais dont les concentrations en phosphates, nitrates+nitrites et silicium sont faibles.

Cette analyse met également en évidence une corrélation positive entre C_t et N, et une variation des concentrations en phosphates selon l'état de marée.

- Comportement de l'azote particulaire

Cette deuxième ACP intragroupe, dite partielle normée par groupe, s'attache à ne rechercher la source de variabilité due qu'aux conditions de prélèvement et à la saison, elle

permet de s'affranchir de l'effet station. Le but de cette ACP est de détecter les sources de variations non encore observées.

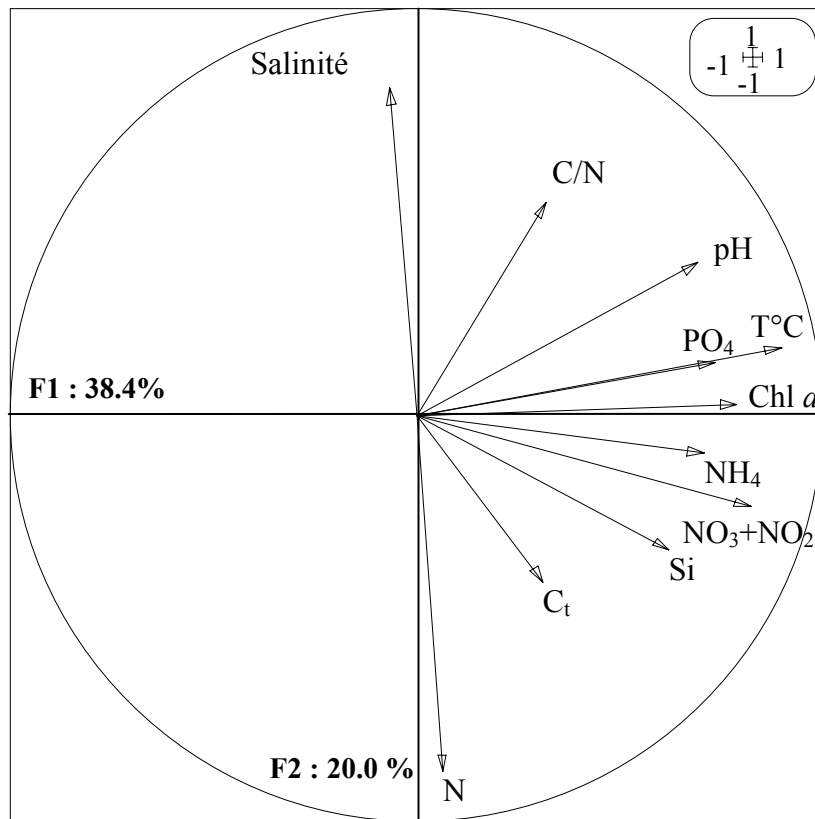


Figure 13 : ACP intragroupe, partielle normée par groupe, (variabilité de la station écartée) cercle des corrélations des variables selon les facteurs F1 et F2. Abréviations : se référer au tableau 3.

Le cercle des corrélations et la projection des données selon les facteurs F1 et F2 sont présentés dans les figures 13 et 14 respectivement. L'inertie des deux premiers facteurs totalise 58.4 % de l'inertie intragroupe (figure 13).

Le facteur F1 est corrélé à la température, à la chlorophylle *a* et à tous les éléments nutritifs dissous (figure 13, tableau 9). Cette analyse s'avère intéressante puisque dans ce plan de représentation, les éléments dissous, et en particulier les nitrates+nitrites, ne sont pas associés à la salinité, comme lors des ACP précédentes. Les stations se distinguent selon ce facteur F1 en fonction de la saison (figure 14) : toutes les concentrations en éléments nutritifs dissous et la teneur en chlorophylle *a* sont plus élevées en été, résultat confirmé par les comparaisons des moyennes (tableau 3).

Tableau 9 : ACP intragroupe, partielle normée par groupe, (variabilité de la station écartée), coordonnées des variables actives (coefficient de corrélation de Pearson modifié entre les facteurs F1 et F2 et les différentes variables ; sur fond gris : $p < 0.001$).

	F1	F2
<i>Ammonium</i>	0.71	-0.09
<i>Nitrate+nitrite</i>	0.82	-0.22
<i>Chlorophylle a</i>	0.79	0.03
<i>Salinité</i>	-0.06	0.80
<i>Silicium</i>	0.62	-0.33
<i>Phosphates</i>	0.73	0.13
<i>pH</i>	0.69	0.37
<i>Azote particulaire (N)</i>	0.07	-0.88
<i>Carbone total particulaire (C_t)</i>	0.31	-0.41
<i>C_t/N</i>	0.32	0.52
<i>Température</i>	0.90	0.17

La salinité et le N contribuent à la formation du facteur F2. Les stations sont très dispersées le long de ce facteur, cependant en été il est possible de distinguer les marées hautes aux salinités plus importantes et aux N plus faibles, des marées basses aux caractéristiques opposées.

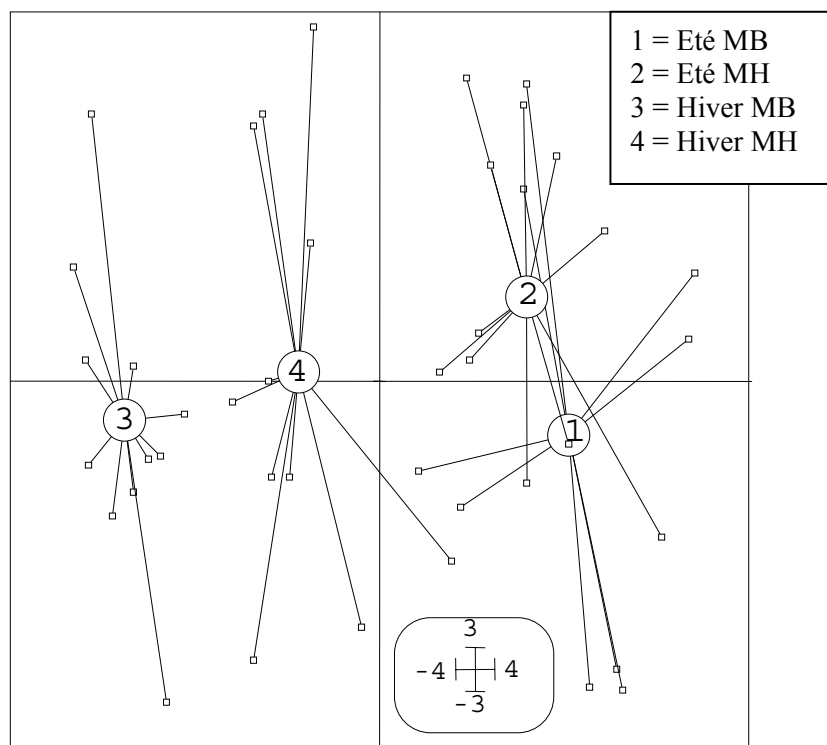


Figure 14 : ACP intragroupe, partielle normée par groupe, (variabilité de la station écartée), projection des données (se référer au tableau 3) dans le plan factoriel F1 - F2 (respectivement 38.4 + 20.0 % de l'inertie totale). Chaque carré correspond à la moyenne par station, saison et par état de la marée (trois valeurs). Les points représentent le barycentre des stations. MB : marée basse, MH : marée haute.

La salinité et le N contribuent à la formation du facteur F2. Les stations sont très dispersées le long de ce facteur, cependant en été il est possible de distinguer les marées hautes aux salinités plus importantes et aux N plus faibles, des marées basses aux caractéristiques opposées.

En résumé, cette ACP permet de confirmer l'existence d'une variabilité saisonnière, et de mettre en évidence, en été, un apport en azote particulaire, non pas originaire du milieu océanique, mais associé aux faibles salinités lors de la marée basse.

2.3.2.2. Caractéristiques physiques des sédiments

La granulométrie est l'étude de la distribution des particules de sédiment selon leur taille. Le calcul de la taille moyenne (T_m) donne les résultats présentés dans le tableau 10 :

Tableau 10 : Taille moyenne (T_m) et type de sédiment (selon la classification de Wentworth, 1922) dans les différentes stations.

	Taille moyenne (ϕ)	Taille moyenne (mm)	Type
<i>Club Med platier</i>	0.54	0.688	Sable grossier
<i>Club Med arrière-récif</i>	-0.01	1.007	Sable très grossier
<i>Planch'Alizé platier</i>	0.34	0.790	Sable grossier
<i>Planch'Alizé arrière-récif</i>	0.44	0.737	Sable grossier
<i>Trou d'Eau Platier</i>	0.51	0.702	Sable grossier
<i>Trou d'Eau arrière-récif</i>	1.06	0.480	Sable moyen
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	0.84	0.559	Sable grossier
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	0.87	0.547	Sable grossier
<i>Camp Militaire</i>	1.46	0.363	Sable moyen

La majorité des stations présente une taille moyenne de grain correspondant à une sable de type grossier selon la classification de Wentworth (1922). Les stations de Club Med arrière-récif, aux sables très grossiers, et Camp Militaire et Trou d'Eau arrière-récif, aux sables moyens, font cependant exception. Les courbes de répartition des différentes classes granulométriques de chacune des stations d'étude (non présentées) montrent un seul mode centré sur le type de sable correspondant (par exemple la courbe de répartition d'un sable de type grossier aura un mode compris entre 0.5 et 1 mm). Seul l'arrière-récif de Club Med présente deux modes ; celui des sables très grossiers (1 à 2 mm) et celui des sables fins (0.125 à 0.25 mm).

Cette relative hétérogénéité entre les stations, visible pour la taille moyenne des grains, se précise en étudiant la fraction des particules fines (ANOVA à un facteur [station], données transformées en log [x+1], ddl = 8 ; F = 31.28 ; p < 0.001). Les teneurs en particules fines sont en général le reflet de l'hydrodynamisme, ces particules sont les premières à être remises en suspension et exportées. Leur teneur moyenne dans les sédiments du récif est égale à 2.21 ± 0.96 %. Les platiers, proches de la zone de déferlement, présentent des teneurs en particules fines significativement plus faibles que dans les arrière-récifs (tableau 11). Les platiers de Trou d'Eau et Planch'Alizé, lieu préférentiel d'échanges avec le milieu océanique (chapitre 2, point 2.2.2), montrent les valeurs significativement les plus faibles. À l'intérieur du groupe des arrière-récifs, Planch'Alizé se distingue de façon significative des autres par sa forte teneur en particules fines. Avec un taille moyenne de grains inférieure à l'ensemble des autres stations (tableau 10), Camp Militaire fait cependant partie du groupe des platiers aux faibles teneurs en particules fines, où elle occupe une position intermédiaire entre les platiers de Planch'Alizé et Trou d'Eau et ceux de Grand Trou d'Eau et Club Med.

Tableau 11 : Teneur en particules fines (< 0.63 μ m) pour chacune des stations (N = 9). Les groupes homogènes (test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$) sont réunis par des accolades.

	<i>Particules fines (%)</i>	
<i>Planch'Alizé arrière-récif</i>	4.60 \pm 1.60	}
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	2.89 \pm 0.38	
<i>Club Med arrière-récif</i>	2.63 \pm 0.30	}
<i>Trou d'Eau arrière-récif</i>	2.52 \pm 0.40	
<i>Club Med platier</i>	2.08 \pm 0.32	}
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	1.99 \pm 0.33	
<i>Camp Militaire</i>	1.68 \pm 0.10	}
<i>Trou d'Eau platier</i>	1.49 \pm 0.42	
<i>Planch'Alizé platier</i>	1.44 \pm 0.19	}

2.3.2.3. Matière organique des sédiments

Les teneurs en matière calcinée, assimilée à la matière organique totale, sont présentées dans le tableau 12. À La Saline, la matière organique représente environ 3.36 ± 0.68 % de la masse des sédiments. Elle ne montre pas de différence significative entre l'été et l'hiver (test U Mann-Whitney ; U = 1730 ; N = 123 ; p = 0.50).

Les teneurs en matière organique présentent une variabilité spatiale (Kruskal-Wallis ; N = 80, H = 44.87 ; p < 0.001). Trois ensembles de stations s'opposent (tableau 12) : l'arrière-récif de Club Med avec la teneur la plus importante, les arrière-récifs de Planch'Alizé et Trou

d'Eau qui présentent des teneurs en matière organique intermédiaires et enfin, les autres stations aux teneurs les plus faibles.

Tableau 12 : Teneur moyenne (\pm écart-type) en matière organique pour chacune des stations. Les groupes homogènes (test des comparaisons multiples, $\alpha = 0.05$) sont réunis par des accolades qui se réfèrent aux moyennes annuelles. * : prélèvements réalisés en 2001. Entre parenthèses : nombre de réplicats.

	<i>Eté</i>	<i>Hiver</i>	<i>Moyenne</i>
<i>Club Med arrière-récif*</i>	5.27 \pm 0.64 (5)		5.27 \pm 0.64 (5)
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	4.43 \pm 0.71 (5)		4.43 \pm 0.71 (5)
<i>Trou d'Eau arrière-récif*</i>	4.43 \pm 0.15 (5)		4.43 \pm 0.15 (5)
<i>Camp Militaire</i>	3.14 \pm 0.30 (9)	3.56 \pm 0.23 (9)	3.35 \pm 0.34 (18)
<i>Trou d'Eau platier</i>	3.51 \pm 0.57 (9)	3.20 \pm 0.15 (9)	3.36 \pm 0.43 (18)
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	3.16 \pm 0.31 (9)	3.57 \pm 0.17 (9)	3.36 \pm 0.32 (18)
<i>Club Med platier</i>	3.16 \pm 0.43 (9)	3.10 \pm 0.28 (9)	3.13 \pm 0.35 (18)
<i>Planch'Alizé platier</i>	2.71 \pm 0.68 (9)	3.03 \pm 0.11 (9)	2.87 \pm 0.50 (18)
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	2.83 \pm 0.24 (9)	3.06 \pm 0.26 (9)	2.94 \pm 0.27 (18)

2.3.2.4. Microalgues benthiques

La teneur moyenne en chlorophylle *a* dans les sédiments du récif de La Saline atteint 33.74 \pm 25.23 mg m⁻².

En été, les teneurs (39.37 \pm 28.74 mg m⁻²) sont significativement plus importantes qu'en hiver (28.11 \pm 19.76 mg m⁻², test U Mann-Whitney ; U = 2598 ; N = 162 ; p = 0.002). Elles présentent également une variabilité significative entre les différentes stations d'étude, en été (Kruskal-Wallis ; N = 81, H = 69.62 ; p < 0.001) et en hiver (ANOVA ; ddl = 8 ; F = 26.94 ; p < 0.001). Quelle que soit la saison, les teneurs dans l'arrière-récif sont significativement supérieures à celles des platiers (figure 15), sauf en hiver où la station Grand Trou d'Eau arrière-récif fait la transition entre ces deux unités géomorphologiques. En été comme en hiver, l'arrière-récif de Planch'Alizé présente les teneurs les plus élevées ; la charge en chlorophylle *a* est significativement différente de toutes les autres en été. Sur le platier de cette même station, la teneur en chlorophylle *a* atteint une valeur intermédiaire entre celles des platiers et des arrière-récifs.

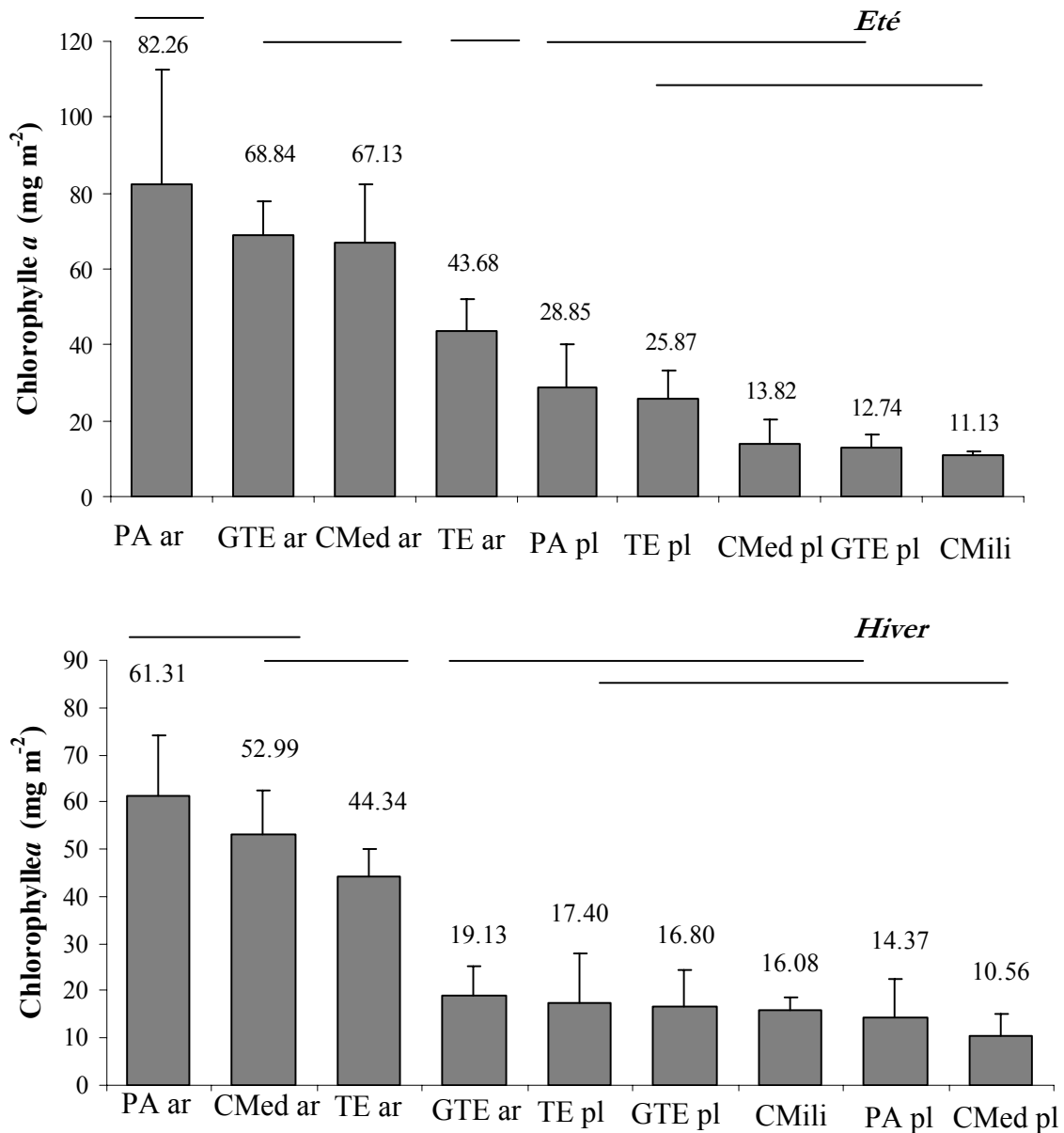


Figure 15 : Concentrations en chlorophylle a dans les différentes stations en été et en hiver. Les barres verticales représentent l'écart-type, les valeurs correspondent aux moyennes pour chacune des stations. Les traits horizontaux symbolisent les groupes homogènes (été : test des comparaisons multiples bilatérales, $\alpha = 0.05$; hiver : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$). CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan, ar : arrière-récif, pl : platier.

Nous avons pu observer, parmi les microalgues benthiques, une dizaine de formes différentes. Deux diatomées, souvent rencontrées au sein des peuplements, ont été identifiées comme *Amphora sp.*, famille des Cymbellaceae, et *Berkeleya sp.*, de la famille des Naviculaceae (figure 16). La présence de dinoflagellés n'a été observée que ponctuellement.

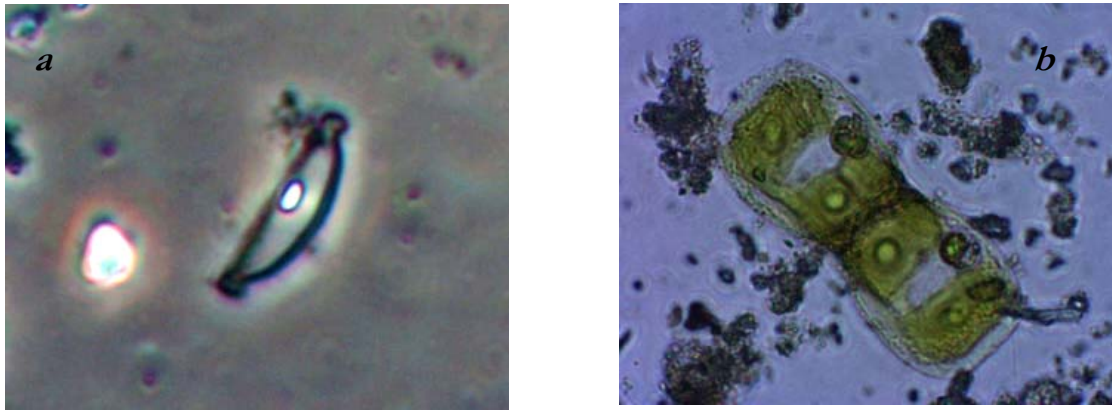


Figure 16 : Diatomées peuplent les sédiments du récif de La Saline : frustule vide de *Amphora* sp. de la famille des Cymbellaceae (a) et *Berkeleya* sp. de la famille des Naviculaceae (b). Photographie : D. Taddei - ARVAM.

2.3.2.5. Répartition verticale de la chlorophylle *a*, du carbone organique et de l'azote particuliers et de l'abondance bactérienne dans les sédiments

La variabilité spatiale verticale au sein des sédiments a également été étudiée pour les paramètres : chlorophylle *a*, carbone organique et azote particuliers ainsi que l'abondance bactérienne.

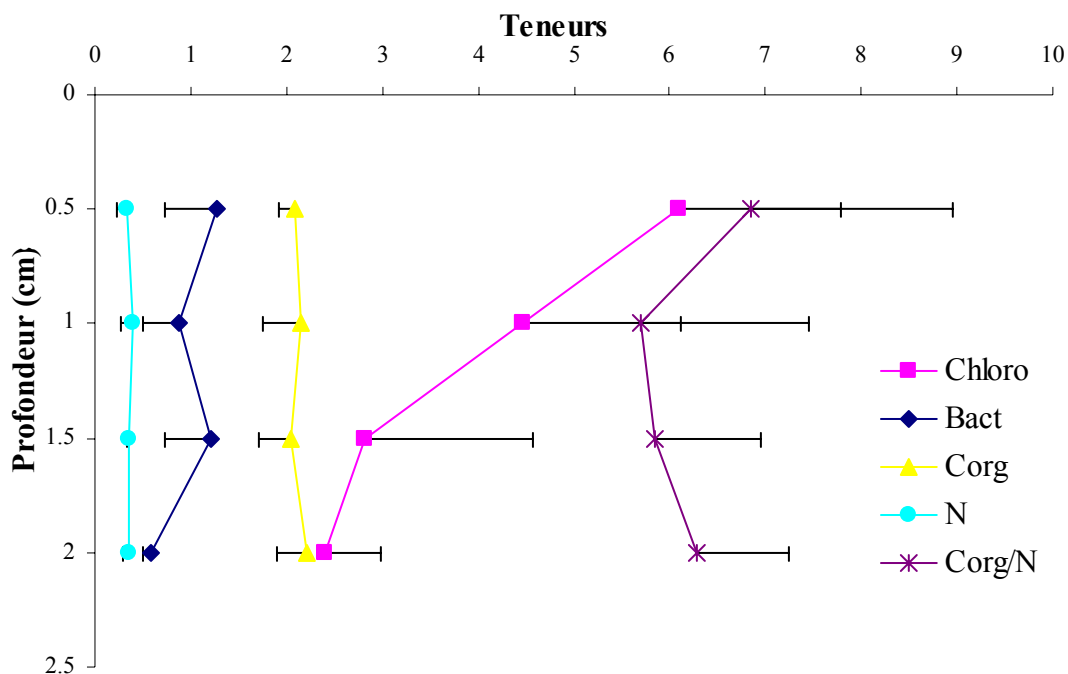


Figure 17 : Évolution des teneurs en chlorophylle *a* (*Chloro*, µg g⁻¹), en carbone organique particulaire (*C_{org}*, µg mg⁻¹), en azote particulaire (*N*, µg mg⁻¹), du rapport en carbone organique particulaire sur l'azote particulaire (*C_{org}/N*) et de l'abondance bactérienne (*Bact*, 10⁷ cellules g⁻¹) dans les deux premiers centimètres de sédiment de l'arrière-récif de Planch'Alizé. Les barres horizontales (positives ou négatives) correspondent aux écarts types.

Cette étude a été motivée par l'intérêt porté à la nutrition des holothuries ([chapitre 3](#)) qui d'après, nos observations, se nourrissent sur les deux premiers centimètres du sédiment. La figure 17 présente l'évolution de ces teneurs dans les deux premiers centimètres.

L'ANOVA à un facteur (profondeur) indique que les teneurs en carbone organique et azote particuliers restent stables dans les deux premiers centimètres de sédiment (tableau 13).

Tableau 13 : Analyses de variances à un facteur (profondeur) réalisées sur les concentrations en chlorophylle *a*, en carbone organique (C_{org}) et azote (*N*) particuliers). *ddl* : degrés de liberté ; *F* : statistique de Fisher ; *p* : probabilité.

	<i>ddl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Chlorophylle <i>a</i>	3	2.940	0.065
Bactéries	3	2.995	0.062
C_{org}	3	0.314	0.815
<i>N</i>	3	1.353	0.647

L'interprétation est plus difficile pour la teneur en chlorophylle *a*, la valeur de *p* étant très légèrement supérieure au seuil des 5 % : la teneur montre une décroissance avec la profondeur. Il en est de même pour les bactéries dont l'abondance présente des pics opposés à chaque tranche successive de 0.5 cm. Enfin, la valeur du rapport C_{org}/N ne présente pas de différence significative dans les deux premiers centimètres de sédiment (test de Kruskal-Wallis ; $N = 20$; $H = 1.263$; $p = 0.738$).

2.3.2.6. Synthèse sur paramètres mesurés des sédiments

À l'échelle du récif de La Saline, le sédiment est de type grossier sauf à Camp Militaire et Trou d'Eau (sable moyen) et à Club Med arrière-récif (sable très grossier). Les teneurs en particules fines dans les arrière-récifs sont généralement supérieures à celles des platiers, et plus particulièrement à celles mesurées à Planch'Alizé. Les teneurs en matière organique sont stables d'une saison à l'autre, en revanche, l'hétérogénéité spatiale est marquée avec des teneurs plus élevées dans les arrière-récifs, sauf à Grand Trou d'Eau (valeur la plus faible). La chlorophylle *a* montre une hétérogénéité spatio-temporelle significative, avec des teneurs plus importantes en été. Quelle que soit la saison, elles sont généralement supérieures dans les arrière-récifs, par rapport aux platiers. Enfin, les teneurs en carbone organique et azote particuliers, en chlorophylle *a* et les abondances bactériennes apparaissent stables dans les deux premiers centimètres de sédiments.

2.3.3. DISCUSSION

La masse d'eau océanique bordant les récifs coralliens, ainsi que les eaux récifales sont pauvres en matériel dissous et particulaire (Crossland 1983; Lewis 1977). Cependant, les îles hautes bordées par des édifices coralliens se démarquent de ce constat. Dans une telle configuration géologique, l'érosion associée au ruissellement est accrue, surtout pendant la saison des pluies. Les éléments particuliers ou dissous, drainés par les eaux douces viennent alors enrichir les eaux récifales. Ces apports terrigènes peuvent être d'origine naturelle (Schrimm et al. 2004) ou anthropique (Frouin 2000; Hunter et Evans 1995), apportés par les rivières ((Frouin 1996) ou encore par les résurgences d'eau douce (Adina et al. 2006; Cuet 1989; Umezawa et al. 2002). Les récifs frangeants de la Réunion, île haute, sont soumis à ces deux types d'apports terrigène. Ils font face à une urbanisation croissante, avec aujourd'hui plus de 750 000 habitants concentrés sur la frange littorale dont une fraction importante localisée aux abords des plages coralliennes (Conand 2002a). L'augmentation de la population et l'utilisation accrue de fertilisants pour les besoins agricoles sont généralement responsables de l'eutrophisation en milieu côtier (Cloern 2001). Le récif de La Saline, suivi depuis plus de trente ans, était caractérisé dans les années 1970 par une communauté corallienne florissante où les algues molles étaient rares (Bouchon 1978; Faure 1982). Par la suite, les travaux de Guillaume et al. (1983) ont permis de mettre en évidence, en 1983, une dégradation brutale des peuplements de scléactiniaires. À la même époque, Cuet et al (1988) et Cuet (1989) ont réalisé une des premières études portant sur les caractéristiques physicochimiques des eaux récifales en relation avec des résurgences d'eaux douces. Ils ont pu démontrer l'existence de zones aux eaux riches en éléments nutritifs, conséquence directe de la percolation des eaux douces chargées en éléments dissous. Les concentrations en nitrates+nitrites qu'ils ont mesurées en dépression d'arrière-récif atteignent $2.5 \mu\text{mol L}^{-1}$, et celles des eaux douces souterraines dans ce même secteur $247 \pm 42 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Cuet 1989). La même étude rapporte des concentrations en silicium ($10 \mu\text{mol L}^{-1}$) et phosphates ($0.32 \mu\text{mol L}^{-1}$) nettement plus élevées que celles du milieu océanique. Chabanet et al (1995) ont également enregistré de fortes concentrations en nitrates dans l'arrière-récif de Planch'Alizé. Toutefois, des travaux plus récents ont fait état d'une diminution de ces apports (Chazottes et al. 2002; Mioche et Cuet 1999). Mioche (1998) a mesuré des concentrations en nitrates+nitrites nettement plus faibles ; elles ne dépassent pas $0.49 \mu\text{mol L}^{-1}$ dans les eaux de Planch'Alizé arrière-récif, en saison intermédiaire, en relation avec des eaux douces véhiculant des quantités moins importantes de nitrates+nitrites (23 à $95 \mu\text{mol L}^{-1}$). Cette

diminution par rapport aux années 1980 se confirme puisque, durant notre étude, nous avons mesuré des concentrations de l'ordre de $0.59 \pm 96 \mu\text{mol L}^{-1}$ pour l'ensemble des eaux récifales de Saint-Gilles - La Saline. Au-delà de la seule mesure des nitrates+nitrites, les concentrations moyennes annuelles des différents paramètres mesurés dans la colonne d'eau (ammonium, silicium, carbone total particulaire ...), présentés dans le tableau 3 confirment cette tendance à la diminution de la charge en éléments dissous. Elles correspondent à celles classiquement mesurées dans des eaux récifales saines (Crossland 1983) et sont éloignées de celles qui caractérisent le récif dégradé de Kaneohe Bay (Hunter et Evans 1995; Smith et al. 1981). Les milieux eutrophisés se définissent également par des concentrations en phosphates supérieures à $1 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Smith et al. 1981). Celles mesurées dans le récif de Saint-Gilles - La Saline, de l'ordre de $0.09 \pm 0.02 \mu\text{mol L}^{-1}$, permettent de classer ces eaux comme oligotrophes. Concernant les sédiments, la confrontation avec des données antérieures n'est pas possible, car leur étude a débuté en 2001. Cependant, la comparaison avec la littérature ne vient pas contredire les tendances observées dans la colonne d'eau. Les teneurs en matière organique sont généralement considérées comme indicatrices du niveau de perturbation de l'écosystème (Frouin 2000; Pearson et Rosenberg 1978). Elles sont largement inférieures à celles rapportées par Frouin (1996) dans la zone perturbée du port du lagon de Tahiti (13 % contre 3.17 ± 0.42 % dans notre étude) et s'apparentent à ce qu'il a mesuré dans les stations de platier interne (4 %), loin des sources de pollution. Les teneurs en chlorophylle *a* dans les sédiments du récif de La Saline ($33.74 \pm 25.23 \text{ mg m}^{-2}$) sont également faibles, par rapport à celles mesurées dans d'autres récifs coralliens (Clavier et Garrigue 1999). Les valeurs rapportées par Heil et al. (2004) dans les sédiments du récif sain de Heron Island (Grande Barrière australienne) sont comprises entre 92 et 995 mg m^{-2} . La biomasse phytobenthique du récif de La Saline entre dans la gamme des valeurs trouvées dans les atolls (8 à 12 mg m^{-2} à Tikehau, Charpy et Charpy-Roubaud 1990). Finalement, à l'échelle globale du récif de La Saline, aucun signe évident de perturbation n'a été décelé. Les paramètres étudiés, dans les eaux et dans les sédiments, ne permettent pas d'identifier, à cette échelle globale, les états de dégradation du passé, l'étude de nouveaux paramètres est sans doute nécessaire pour mieux caractériser ce récif (étude biochimique, pesticides, métaux lourds ...). À la lumière de ces résultats, on peut aisément penser qu'il y a eu des modifications des apports terrigènes ces vingt dernières années, en réponse à la mise en place d'un réseau d'assainissement collectif, et probablement à une utilisation raisonnée des fertilisants sur les aires agricoles. Cependant, divers signes de dégradation des communautés benthiques sont visibles à l'heure actuelle (Chazottes et al. 2002; Mioche 1998) et suggèrent que les perturbations sont bien réelles. Tout

d'abord, certaines zones du récif, comme Planch'Alizé, présentent des recouvrements en macroalgues particulièrement importants en période estivale. Semple (1997) considère que la biomasse algale de certaines zones de La Saline sont comparables à celles du récif perturbé de Kaneohe Bay (Smith et al. 1981). Ensuite, des indices métaboliques tels le rapport de la production brute à la respiration et celui de la production brute à la calcification viennent confirmer l'état de perturbation (Mioche 1998). Enfin, Chazottes et al. (2002) ont clairement démontré, pour certains secteurs dégradés du récif de La Saline, l'influence des fortes concentrations en éléments nutritifs sur la diminution de la bioérosion, conséquence directe de la modification du recouvrement en macroalgues et algues calcifiantes. Durant notre étude, des observations qualitatives ont permis de confirmer l'état de dégradation par endroit (recouvrement algal, vitalité corallienne). C'est à cette échelle spatiale que les perturbations sont visibles. La deuxième partie de cette discussion s'attachera donc à détailler la mosaïque de stations qui constitue le récif de La Saline.

À l'échelle globale

Localisés dans la zone intertropicale, les récifs coralliens sont sujets à de faibles variations de température (Osborne 2000) ; ainsi les fluctuations saisonnières sont moins marquées qu'en milieu tempéré. Cependant, les variations des paramètres physicochimiques des eaux récifales et des sédiments démontrent bien l'existence d'une variabilité entre les saisons au sein du récif de Saint-Gilles - La Saline. Les éléments dissous (ammonium, nitrates+nitrites, silicium, phosphate), la chlorophylle *a*, le rapport du carbone total particulaire à l'azote particulaire (C_T/N), la température et le pH des eaux récifales sont, en été, significativement plus élevés qu'en hiver (tableau 3). L'analyse exploratoire de l'ensemble du jeu de données confirme cette tendance. L'ACP normée (figure 9) sépare nettement les prélèvements collectés en été et en hiver. Il est important de noter que la variation saisonnière du pH n'est pas : (1) un artefact lié à la mesure, puisque toutes les valeurs ont été calculées à 25°C ; (2) liée à de la variabilité journalière, puisque tous les prélèvements ont été réalisés à la même heure de la journée, en été comme en hiver. Ce dernier constat est également valable pour les autres paramètres. La variation saisonnière reflète donc l'activité biologique des communautés autotrophes, plus soutenue en été. La matière produite est probablement de qualité différente en été, puisque le rapport C_T/N dans la colonne d'eau varie de façon significative entre les deux saisons. Cette variabilité saisonnière

est également visible dans les sédiments dont les teneurs en chlorophylle *a* sont supérieures en été, reflet d'une production primaire benthique plus importante à cette saison.

Le récif de Saint-Gilles - La Saline est aussi soumis, en été, à l'influence de la marée. En condition de marée haute, les salinités les plus élevées traduisent une entrée d'eau océanique plus importante qu'à marée basse. L'opposition entre salinité et azote particulaire dans le cercle des corrélations de l'ACP intragroupe (partielle normée par groupe, figure 14) indique probablement que du matériel particulaire riche en azote est préférentiellement produit dans le récif.

À l'échelle intra-récifale

L'analyse croisée des caractéristiques physicochimiques des eaux et des sédiments permet de dégager l'existence d'une variabilité spatiale, entre les deux unités géomorphologiques. Les stations de platier, et plus particulièrement Trou d'Eau, Toboggan et Camp Militaire, témoignent de l'influence des eaux océaniques. Les teneurs en carbone total et azote particulaire et les concentrations en nitrates+nitrites y sont plus faibles qu'en arrière-récif. La chlorophylle *a* et la matière organique des sédiments montrent également des teneurs inférieures en platier. Ce sont des stations où les particules fines, reflet de l'hydrodynamisme et donc du déferlement de la houle, sont peu abondantes. De plus, les platiers de Trou d'Eau et de Toboggan sont connus pour être un lieu préférentiel d'entrée d'eau océanique (Cuet 1989; Mioche 1998). En ce qui concerne Camp Militaire, l'étroitesse de la zone bioconstruite en fait une station également soumise à des apports d'eau océanique importants. Par ailleurs, ces stations se distinguent par leur concentration en phosphates plus élevées (ACP partielle intragroupe, figure 11). Avec des concentrations pouvant atteindre $0.25 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Chiffolleau et al. 2005), les eaux océaniques représentent une source de phosphate plus probable pour le récif (Atkinson 1992; Charpy 2001) aux concentrations plus faibles ($0.09 \pm 0.02 \mu\text{mol L}^{-1}$). Dans notre étude, cet apport océanique est confirmé par des concentrations significativement plus importantes à l'intérieur du récif, lorsque l'influence océanique est maximale c'est-à-dire à marée haute.

L'arrière-récif, proche du rivage, présente des caractéristiques opposées. L'influence terrestre n'est cependant pas homogène dans cette unité géomorphologique. Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau se définissent comme des stations (1) riches en nitrates+nitrites, en silicium et en chlorophylle *a* des sédiments, et (2) soumises aux dessalures (tableau 5). Cuet (1989) a

mis en évidence le rôle clé du silicium comme traceur des eaux douces issues de la nappe phréatique contenant environ 1.3 mmol L^{-1} (Grunberger 1989 in Naim et al. 2000). Dans notre étude, les fortes concentrations en silicium corrélées aux faibles salinités ($r^2 = 0.91$, figure 8) permet de confirmer cette entrée d'eau douce. L'existence de ces résurgences est conditionnée par la géomorphologie du récif. L'épaisseur et /ou la perméabilité des formations détritiques détermine l'importance de l'alimentation de la nappe des sables par l'aquifère basaltique (Join 1991). Dans la région de La Saline, l'aquifère basaltique se trouve normalement en communication directe avec le milieu marin au-delà de la crête récifale (Join et al. 1988). Cependant, la faible épaisseur des formations détritiques des arrière-récifs de Grand Trou d'Eau et de Planch'Alizé, favorise la percolation des eaux douces souterraines, plus riches en éléments nutritifs (Mioche 1998). Ces résurgences se traduisent par un transfert d'éléments nutritifs d'origine terrestre vers le milieu récifal, comme en témoigne la corrélation entre les nitrates+nitrites et le silicium ($r^2 = 0.77$; figure 8). Par ailleurs, ces apports suivent une évolution saisonnière (Cuet 1989), et sont plus soutenus en été, lors de la saison des pluies (figure 9.2, tableau 5). Leur influence est également fonction de la hauteur d'eau (Lewis 1987) : elle est très bien perceptible à marée basse pendant l'été (point 1 figure 9.2). En revanche en hiver ce schéma fonctionne beaucoup moins bien. L'incohérence entre l'état de la marée et l'influence terrigène en hiver (point 3 figure 9.2) s'explique aisément par le forçage hydrodynamique. En effet à la Réunion, le marnage, de faible amplitude, est masqué par l'effet des facteurs météorologiques tels l'intensité du vent et l'état de la mer qui sont plus soutenus en hiver. Les entrées d'eau océanique peuvent alors être conséquentes quel que soit l'état de la marée. Même si les apports en éléments dissous ne sont pas suffisants pour être décelés à l'échelle globale du récif de La Saline, comme cela a été discuté précédemment, ils peuvent avoir des effets importants à l'échelle de la station. On peut raisonnablement penser que les communautés coralliennes sont bien adaptées à de faibles concentrations en éléments nutritifs et qu'un apport, même limité, n'est pas sans conséquence. Les macroalgues et le microphytobenthos sont en effet capables de profiter d'un apport intermittent d'éléments nutritifs (Abel et Drew 1985; Done 1992; Linares 2006). La production primaire dans les sédiments est certainement stimulée par les nitrates+nitrites et le silicium, constituant majeur du frustule des diatomées, apportés par les eaux douces. En réponse, nous avons mesuré des biomasses phytobenthiques nettement supérieures dans les zones les plus exposées aux apports terrestres (Heil et al. 2004), et plus spécialement dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Grand Trou d'Eau. Ainsi, les résurgences contribuent très certainement au budget de l'azote de l'écosystème récifal (Umezawa et al. 2002).

L'apport de phosphates par les eaux océaniques est confirmé par l'absence de corrélation entre cet élément et le silicium : il ne trouve probablement pas son origine dans les eaux douces qui percolent comme cela a déjà été mis en évidence aux Barbades (Lewis 1987). La consommation en phosphates dans les écosystèmes récifaux est directement liée à la production nette des communautés pas l'intermédiaire du rapport C:P des producteurs primaires (Atkinson 1992). Ainsi, dans le récif, une concentration plus faible en phosphate va de pair avec une augmentation du matériel particulaire témoin d'une activité autotrophique importante. La radiale de Planch'Alizé (points les plus négatifs sur le facteur F2 de l'ACP partielle intragroupe, figure 11) en est un bon exemple. L'arrière-récif reçoit des eaux pauvres en phosphate et chargées en matériel particulaire, qui ont longuement transité sur le récif et principalement le long de la plage. Une partie de cette masse d'eau continue de se déplacer vers la passe de l'Hermitage, tandis que l'autre partie est évacuée vers le milieu océanique par le déversoir présent dans le platier de Planch'Alizé. Ainsi, Planch'Alizé platier et Club Med arrière-récif (station la plus proche de la passe) présentent des caractéristiques similaires vis-à-vis du phosphate, du C_t et N ; elles sont regroupées sur le plan factoriel F1-F2 de la figure 11. Par ailleurs, les plus fortes températures ont été enregistrées sur la radiale de Planch'Alizé ($> 27.5^\circ\text{C}$) indiquant la présence d'une eau ayant longuement circulé dans le récif. Le cas de Grand Trou d'Eau arrière-récif est plus surprenant, car en plus de subir un enrichissement en azote par les eaux souterraines, elle présente des concentrations élevées en phosphate. L'hypothèse d'un enrichissement en phosphates par les résurgences est à écarter pour les raisons évoquées précédemment, et surtout parce que ce n'est pas à marée basse que les plus fortes concentrations ont été mesurées. Par ailleurs, cette station, tout comme Camp Militaire et Grand Trou d'Eau platier, ne répond pas de façon classique à l'alternance des saisons : dans les sédiments, des teneurs plus importantes en matière organique ont été mesurées en hiver. Cela concerne également la biomasse phytobenthique de Camp Militaire et Grand Trou d'Eau platier.

Conclusion

Cette étude constitue une approche novatrice pour le récif de Saint-Gilles - La Saline, puisque jusqu'à présent les environnements sédimentaires n'avaient jamais été étudiés en regard des caractéristiques physicochimiques des eaux récifales. Elle a permis, grâce à la prise en compte de deux compartiments aux échelles d'intégration différentes, de mettre en évidence : (1) une variabilité saisonnière des caractéristiques physicochimiques de eaux

récifales et des sédiments ; (2) un état de perturbation limité, même si les résurgences d'eau douce sont confirmées ; (3) une double influence terrestre - océanique qui, en association avec l'hydrodynamisme, conditionne l'hétérogénéité spatiale intra-récifale où les nitrates+nitrites, le silicium et salinité reflètent l'apport terrestre et les phosphates celui d'origine océanique ; (4) un fonctionnement particulier de la partie sud du récif de La Saline (de Grand Trou d'Eau à Camp Militaire) vis-à-vis des phosphates, de la matière organique et de la chlorophylle *a* des sédiments. En conclusion, le récif de Saint-Gilles - La Saline se définit comme une mosaïque d'environnements contrastés ayant probablement un effet déterminant sur la structure des communautés d'organismes.

CHAPITRE 2

FLUX D'ÉNERGIE DANS LES SÉDIMENTS



« Enceinte benthique »

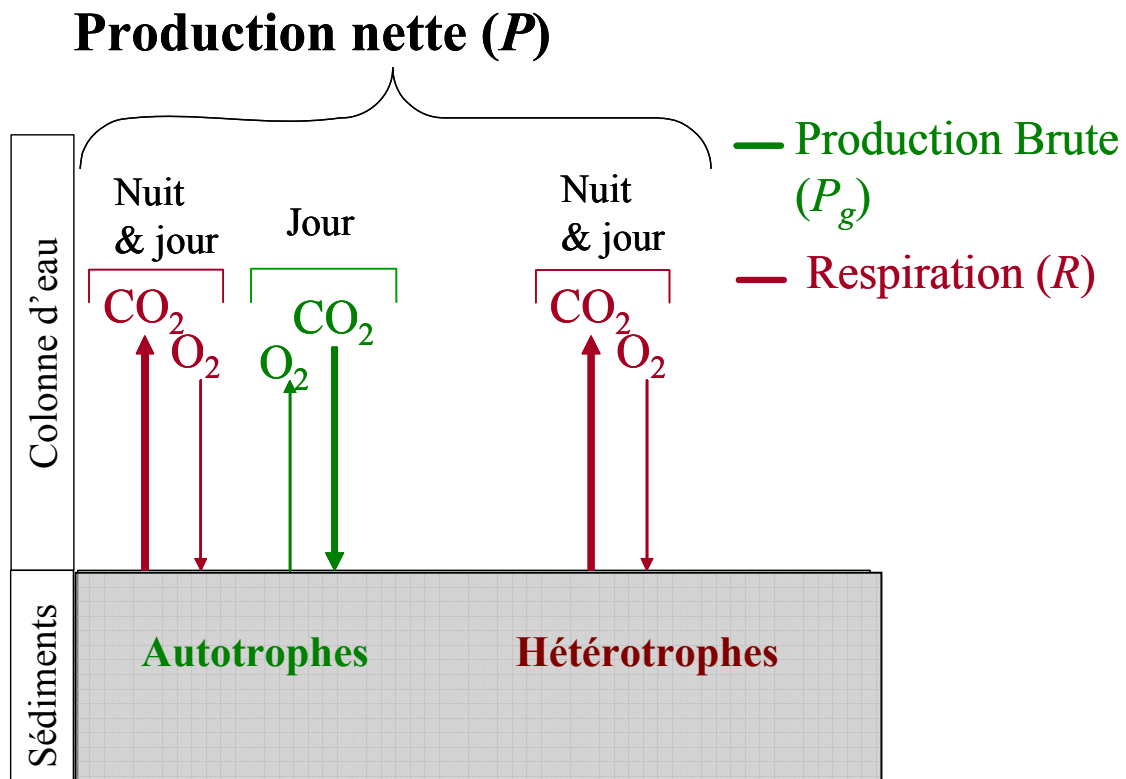
Photographie : D. Taddei

1. INTRODUCTION

L'essentiel des connaissances actuelles concernant la productivité des récifs coralliens a été acquis sur les platiers (Kinsey 1985a), et dépasse largement le nombre d'études consacrées aux substrats meubles. Cependant, le compartiment sédimentaire participe activement aux processus de transformation de la matière organique (Alongi et al. 2006), et joue un rôle non négligeable dans le métabolisme récifal. Même si la matière organique produite sur les platiers récifaux constitue une importante source d'énergie pour le récif, il s'avère que les sédiments peuvent être également productifs (Boucher et al. 1998; Suzumura et al. 2002). Le rôle joué par ce compartiment dans la productivité global est d'autant plus important dans les récifs coralliens où les sédiments couvrent de larges surfaces (Gattuso et al. 1998). Ainsi les études sur ce sujet sont de plus en plus nombreuses et essentiellement concentrées dans l'Océan Pacifique : la Grande Barrière en Australie (Johnstone et al. 1989; Kinsey 1985b), les atolls ou îles hautes de Polynésie (Boucher et al. 1998; Charpy et Charpy-Roubaud 1990), la Nouvelle Calédonie (Boucher et al. 1994a; Clavier et Garrigue 1999) les Philippines (Yap et al. 1994) ou encore la Floride (Yates et Halley 2003).

La quantification indirecte des processus de production et de dégradation de la matière organique se base sur la mesure des changements de concentrations de l'oxygène ou du carbone des eaux environnant les communautés étudiées. Leur équilibre dépend des activités photosynthétique et respiratoire. Cette méthode, par comparaison aux mesures directes de croissances ou de dégénérescence à l'échelle de l'organisme, présente l'avantage de se placer à une échelle systémique et fournit donc une vision globale des processus étudiés. Les mesures du métabolisme passent par l'estimation de la production nette qui représente le résultat de deux processus antagonistes, la production brute et la respiration (figure 18). Ces mesures permettent donc d'estimer, à l'échelle de la journée, l'importance relative de la production de matière organique liée à l'activité des autotrophes par rapport à sa consommation par les hétérotrophes. Ainsi, le système étudié sera considéré comme autotrophe si la production brute excède la respiration, et à l'inverse, il sera hétérotrophe. Dans le premier cas, le système représente une source de matière organique exportable vers des systèmes moins productifs, alors que dans le second cas, il sera considéré comme un puits. Le traceur de la production choisi dans cette étude est le carbone. Il présente un avantage certain, par rapport à l'oxygène ou à d'autres éléments chimiques, puisqu'il est le composant dominant de tout matériel organique, qu'il est universel à tous les processus de

production et de décomposition et enfin, il est facilement convertible en énergie (Hatcher 1997).



Si $P_g > R \rightarrow$ Système **Autotrophique**

Si $P_g < R \rightarrow$ Système **Hétérotrophique**

Figure 18 : Évaluation de la production nette et du statut trophique des sédiments.

D'un point de vue méthodologique, le calcul du bilan en carbone s'accompagne d'un degré d'incertitude relatif à l'estimation de la respiration journalière. Cette dernière est classiquement mesurée de façon ponctuelle et extrapolée sur la journée en la considérant comme constante sur 24 heures (Forja et al. 2004; Gazeau et al. 2004; Yates et Halley 2003), alors qu'elle peut présenter des fluctuations, comme par exemple entre le jour et la nuit (Revsbech et Jorgensen 1981; Wenzhöfer et Glud 2004). Une surestimation ou une sous-estimation de la respiration conduit nécessairement à une évaluation incorrecte du bilan métabolique, et ainsi à des erreurs d'interprétation sur statut trophique du compartiment étudié. Il est donc important d'estimer correctement la respiration journalière en étudiant ses variations à court terme.

À la Réunion, des bilans en carbone ont été réalisés à l'échelle globale (communautés benthiques et colonne d'eau) selon la méthode des flux et plus spécifiquement sur les scléactiniaires (Mioche 1998; Mioche et Cuet 1999), mais aucune étude spécifique au compartiment sédimentaire n'avait encore jamais été entreprise.

Ce travail a pour premier objectif d'établir le bilan en carbone et le statut trophique du compartiment benthique meuble du récif de La Saline en mesurant les flux à l'interface eau-sédiment selon un échantillonnage spatio-temporel. Les résultats seront interprétés à l'aide des caractéristiques physicochimiques des stations établies au [chapitre 1](#). Dans un second temps, une attention tout particulière sera donnée à l'estimation de la variation à court terme de la respiration dans les sédiments. Ces deux objectifs peuvent se détailler selon les questions suivantes :

- Quel est le bilan en carbone du compartiment sédimentaire sur une année dans le récif de La Saline ?
- La variabilité spatio-temporelle du métabolisme est-elle en accord avec les caractéristiques physicochimiques du site d'étude ?
- Existe-il une variation à court terme de la respiration dans les sédiments ?

2. MATERIEL ET METHODE

2.1. MODALITES D'ECHANTILLONNAGE

Le bilan en carbone des sédiments du récif de la Saline a été estimé sur la base d'un échantillonnage spatio-temporel. Au cours de l'hiver (2003 et 2004) et de l'été (2004), les flux à l'interface eau-sédiment ont été mesurés sur six stations (figure 19) :

- les platiers de Club Med, Planch'Alizé, Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau,
- l'arrière récif de Grand Trou d'Eau,
- Camp Militaire.

Ces stations viennent compléter l'échantillonnage qui a été initié par le laboratoire avant le début de cette thèse. Les données préalablement acquises dans les arrière-récifs de Club Med, Planch'Alizé et de Trou d'Eau en été 2001 et hiver 2002 ont ainsi été intégrées

pour permettre d'établir un bilan en carbone et une synthèse sur le fonctionnement du récif de La Saline. L'ensemble des résultats est présenté dans le [paragraphe 3](#).

Une étude complémentaire, présentée dans le [paragraphe 3.4](#) sous forme de publication, a été menée dans l'arrière-récif de Planch'Alizés pour étudier la variabilité à court terme de la respiration des sédiments durant l'été 2003.

L'environnement physicochimique des stations a été caractérisé au [chapitre 1](#).

De plus amples détails sont reportés dans la section matériel et méthode du [paragraphe 3.4](#), cependant, afin de faciliter la lecture un rappel est fait ici.

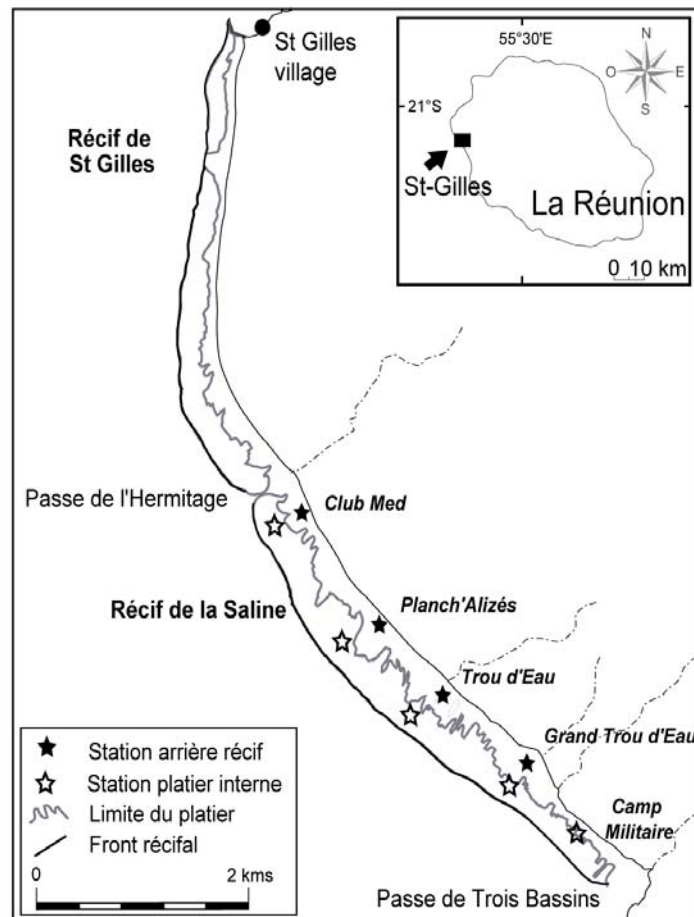


Figure 19 : Localisation des stations d'étude.

Sur chacune des stations, trois enceintes benthiques (figure 20), représentant trois réplicats, ont permis d'effectuer chaque jour plusieurs incubations de 60 minutes environ. Lors d'une incubation, les variations de la concentration en oxygène, de la température et de

la salinité dans l'eau circulante (2 L min^{-1}) ont été mesurées au moyen d'une sonde multiparamètre (YSI 6920). En parallèle, de l'eau a été prélevée à l'intérieur de l'enceinte aux temps initial et final, à l'aide de seringues, pour mesurer la concentration en carbone inorganique dissous total (DIC¹).

Des dômes transparents ont été utilisés lors de l'échantillonnage spatio-temporel afin de mesurer la production nette en journée et la respiration la nuit. Un luminomètre (sonde UWQ 5177 munie d'un enregistreur Li-1400), placé dans l'une des trois enceintes, a permis d'enregistrer en continu le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR : 400 à 700 nm) au niveau du fond. Lors de l'étude portant sur la variation de la respiration à court terme, des dômes opaques ont été utilisés.

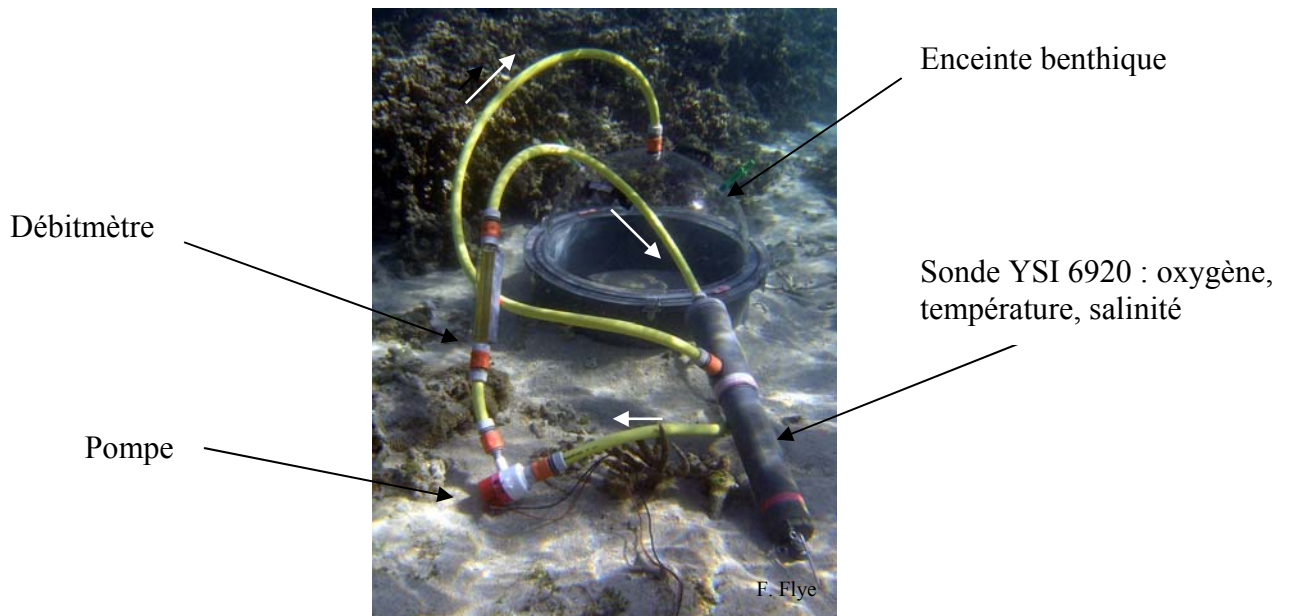


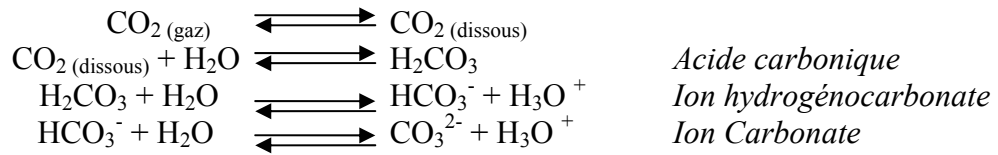
Figure 20 : Dispositif expérimental permettant de mesurer les flux à l'interface eau-sédiment. Les flèches blanches indiquent le sens de circulation de l'eau. La pompe est alimentée par une batterie située à la surface.

2.2. ANALYSES

2.2.1. MESURE DE LA CONCENTRATION EN CARBONE INORGANIQUE DISSOUS TOTAL (DIC)

Le dioxyde de carbone en phase aqueuse est présent sous plusieurs formes. Une fois dissous dans l'eau, il donne l'acide carbonique qui, lui-même, se dissocie spontanément en ions hydrogénocarbonate et carbonate :

¹ Des symboles anglo-saxons ont été choisis par soucis de cohérence avec ceux utilisés dans les publications présentées dans ce manuscrit.



Il s'établit alors un équilibre entre les différentes formes en fonction du pH. Celui de l'eau de mer étant proche de 8, la forme qui prédomine est l'hydrogénocarbonate, puis le carbonate et enfin la forme dissoute du dioxyde de carbone et l'acide carbonique. La teneur en carbone inorganique dissous total de l'eau de mer (appelé ici DIC¹ (Zeebe et Wolf-Gladrow 2001)) est égale à la somme des concentrations des trois formes du carbone inorganique dissous.

$$\text{DIC} \equiv \Sigma \text{CO}_2 = [\text{CO}_2]_{(\text{dissous})} + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}]$$

Le DIC peut être obtenu à partir de deux des paramètres du système des carbonates (Copin-Montégut 1989). Comme dans de nombreuses études en milieu benthique (Clavier et al. 1994; Forja et al. 2004; Martin et al. 2005; Ortega et al. 2002; Oviatt et al. 1986), il sera quantifié à partir des mesures de l'alcalinité totale (TA) et du pH. Le logiciel développé par Lewis et Wallace (1998) a été utilisé pour réaliser les calculs (logiciel téléchargeable gratuitement sur le site <http://cdiac.ornl.gov/oceans/co2rprt.html>). Les constantes de dissociation de l'acide carbonique choisies sont celles définies par Roy et al (1993).

L'alcalinité totale, selon Dickson (1981), correspond à la quantité d'acide fort, en milliéquivalent, nécessaire à la neutralisation d'un kilogramme d'eau de mer et s'exprime selon :

$$\text{TA} = [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B}(\text{OH})_4^-] + [\text{OH}^-] + [\text{HPO}_4^{2-}] + 2[\text{PO}_4^{3-}] + [\text{H}_3\text{SiO}_4^-] + [\text{NH}_3] + [\text{HS}^-] - [\text{H}^+]_{\text{F}} - [\text{HSO}_4^-] - [\text{H}_2\text{S}] - [\text{H}_3\text{PO}_4]$$

Avec $[\text{H}^+]_{\text{F}}$ la concentration d'ions hydrogène libres dans l'échantillon

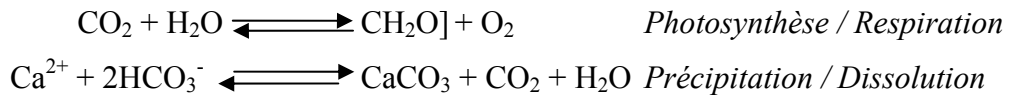
Nous avons déterminé l'alcalinité totale par un titrage potentiométrique, réalisé au moyen d'un titrateur automatique (Radiometer TIM 865), à la température constante de 25°C.

¹ Le carbone inorganique dissous total peut être aussi symbolisé par TCO₂ et C_T dans la littérature.

Cette méthode repose sur le dosage d'un sous-échantillon d'eau de mer filtrée sur GF/C (20 mL), par une solution d'HCl à 0.01 mol L⁻¹ (force ionique équivalente à celle de l'eau de mer, Annexe 2). La variation du pH au cours du dosage a été mesurée au moyen d'une électrode de pH combinée (électrode de Ross). La méthode électrochimique utilisée a été décrite dans le chapitre 1 (2.3.1.7. [Mesure du pH](#)).

2.2.2. CALCUL DES PRODUCTIONS NETTE ET BRUTE, DE LA RESPIRATION ET DE LA CALCIFICATION

Les processus de respiration, de photosynthèse et de calcification modifient les concentrations des différentes espèces chimiques du système des carbonates. La photosynthèse et la dissolution des carbonates consomment du dioxyde de carbone, à l'inverse, la respiration et la précipitation en produisent :



La figure 21 illustre l'influence de ces processus sur le TA et le DIC. D'après l'équation de la réaction, la précipitation du carbonate de calcium diminue à la fois le TA et le DIC. Pour chaque mole de CaCO₃ précipitée, une mole de carbone et une mole de l'ion Ca²⁺ doublement chargé positivement sont ôtées du milieu, conduisant ainsi, à une diminution de TA et du DIC dans un rapport de 2 pour 1. La précipitation de CaCO₃ entraîne en parallèle une augmentation du CO₂, et donc une diminution du pH (figure 21). La respiration augmente le DIC en produisant du CO₂ ce qui induit une acidification du milieu. A l'inverse, la diminution du DIC due à la consommation de CO₂ durant la photosynthèse provoque une augmentation du pH de l'eau de mer. Les processus de respiration et de photosynthèse modifient le pH sans affecter le TA.

La variation du DIC durant une incubation ne dépend pas seulement de l'activité biologique (production et utilisation de carbone organique) mais aussi des phénomènes de précipitation et de dissolution du carbonate de calcium. Le flux de carbone dû à l'activité biologique (ΔDIC), a donc été calculé en enlevant à la variation du DIC la moitié de la variation de TA (méthode de l'anomalie d'alcalinité, Gattuso et al. 1999; Smith et Kinsey 1978) :

$$\Delta DIC = \frac{(DIC_f - DIC_i)v}{s\Delta t} - g \quad [1]$$

$$g = \frac{\Delta TA v}{2s\Delta t} \quad [2]$$

avec :

ΔDIC : flux de carbone inorganique dissous total dû à l'activité biologique en $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

g : calcification en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

DIC : concentration du carbone inorganique dissous total au temps final (DIC_f) et au temps initial (DIC_i) en mmol L^{-1}

ΔTA : différence des TA entre le temps final de l'incubation et son temps initial en meq L^{-1}

v : volume d'eau emprisonné dans l'enceinte benthique en L

s : surface de sédiment à l'intérieur de l'enceinte en m^2

Δt : temps de l'incubation en h

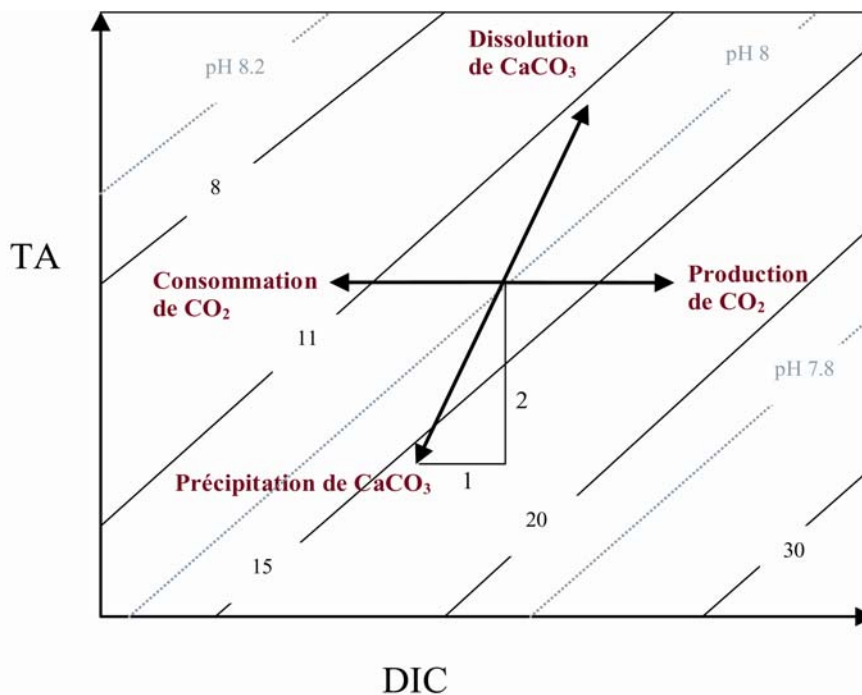


Figure 21 : Influence des processus de respiration, de photosynthèse et de calcification sur l'alcalinité totale (TA) et sur la concentration en carbone inorganique dissous total (DIC). Les lignes continues et en pointillés indiquent, respectivement, la concentration en CO_2 dissous ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) et le pH. D'après Zeebe et Wolf-Gladrow (2001).

2.2.2.1. Flux de carbone

La production horaire (p) est fonction de l'irradiance (I). La courbe pI ainsi obtenue permet d'intégrer les flux sur 24 heures et donc d'estimer la production journalière. Des

modèles tangentiels (Barnes et Lazar 1993) ou bien de simples calculs de moyennes par tranche horaire (Atkinson et Grigg 1984) ont été employés pour expliquer cette relation. Dans le présent travail, le choix s'est orienté vers le modèle exponentiel déjà utilisé par de nombreux auteurs (Boucher et al. 1998; 1999; Gattuso et al. 1996; Martin et al. 2005) :

$$p = p_{\max} \left(1 - \exp\left(\frac{-I}{I_K}\right) \right) + r \quad [3]$$

avec :

p : production nette des communautés en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$

p_{\max} : production nette maximale des communautés en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$

I : irradiance en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

I_K : irradiance optimale (irradiance pour laquelle la pente initiale de la courbe intercepte l'asymptote horizontale) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

r : respiration des communautés (production nette nocturne) en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$

L'intérêt final porte alors sur le calcul de ces flux horaires intégrés sur 24 heures. Pour construire la courbe journalière (Kinsey 1978b), les valeurs de productions sont estimées avec un pas de temps d'une minute à partir de l'équation de la courbe pI et de la valeur de l'irradiance moyenne pour chacune des minutes. L'irradiance moyenne a été calculée à partir de l'ensemble des valeurs recueillies sur une saison. L'intégration de cette courbe permet de chiffrer la production nette journalière, appelée production excédentaire des communautés (P) (Gattuso et al. 1998) ; mais aussi la respiration journalière des communautés (R), considérée comme constante sur 24 h (Forja et al. 2004), qui correspond à l'intégration de la courbe au-dessous de l'axe des abscisses. Enfin, la production brute journalière des communautés (P_g) est obtenue selon la formule :

$$P_g = P - R$$

L'ensemble de ces valeurs journalières est exprimé en $\text{mmolC m}^{-2} \text{j}^{-1}$.

2.2.2.2. Flux de carbonate de calcium

L'équation [2] fait référence aux flux horaires de carbonate de calcium (g). Par convention, un résultat positif traduit une précipitation de CaCO_3 , un résultat négatif une dissolution. La relation entre calcification et lumière est beaucoup moins évidente que celle existant pour le carbone. Plusieurs méthodes de calcul ont donc été utilisées pour obtenir

l'estimation de la calcification journalière : la régression non linéaire basée sur le modèle exponentiel ([4], Boucher et al. 1998), la régression linéaire ([5], Gattuso et al. 1997; Gattuso et al. 1996) ou de simples calculs de calcification moyens durant le jour et la nuit (Atkinson et Grigg 1984).

$$g = g_{\max} \left(1 - \exp\left(\frac{-I}{I_K}\right) \right) + g_{\text{nuit}} \quad [4]$$

avec :

g : calcification nette en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$
 g_{\max} : calcification nette maximale en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$
 I : irradiance en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 I_K : irradiance optimale (irradiance pour laquelle la pente initiale de la courbe intercepte l'asymptote horizontale) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 g_{nuit} : calcification nocturne en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

$$g = aI + g_{\text{nuit}} \quad [5]$$

avec :

g : calcification nette en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$
 a : pente de la droite
 I : irradiance en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 g_{nuit} : calcification nocturne en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

Dans le cas des régressions (courbe et droite gI), les flux horaires intégrés sur 24 h ont permis d'estimer la calcification nette journalière G ($\text{mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), en sommant les g calculées, pour un pas de temps de une minute, à partir de l'équation gI et de la valeur de l'irradiance moyenne pour chaque minute de la journée. Les G_{nuit} et G_{jour} correspondent à la somme des valeurs de g à l'obscurité et à la lumière respectivement.

Dans le troisième calcul, G a été obtenue en multipliant chacune des moyennes de calcification diurne (g_{jour}) et nocturne (g_{nuit}) par, respectivement, le nombre d'heures de jour et de nuit (12 h dans les deux cas).

2.2.3. CALCUL DES PRODUCTIONS ET CALCIFICATION ANNUELLES

Les productions et calcifications à l'échelle de l'année ont été calculées à l'aide des données de lumière (PAR calculée à partir du rayonnement global fourni par Météo France) et des équations des courbes pI et gI pour chacune des saisons et des stations.

La calibration entre l'irradiance mesurée au fond (PAR) et le rayonnement global a été effectuée avec les données des deux campagnes d'échantillonnage, en condition de beau temps (hiver 2003 et été 2004), et les données mesurée par Météo France à la station de Trois Bassins (n°97415590). Les valeurs de rayonnement global ont été transformées en irradiance (400 à 700 nm) selon la formule :

$$I_{TB} = A \frac{1000.Rg}{3600} B$$

avec,

I_{TB} : Irradiance constituée par le PAR mesurée à la station de Trois Bassins en $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$

A : facteur de conversion égal à 4.6 en $\mu\text{mol photon joule}^{-1}$ (Mccree 1981)

Rg : rayonnement global en $\text{joule cm}^{-2} \text{h}^{-1}$

B : pourcentage du PAR dans le rayonnement global, 50 % (Nobel 1999)

Les productions nette, brute et les respirations, ainsi que les calcifications nette, de jour et de nuit ont été estimées pour chacune des heures de la journée puis sommées par saison. Les saisons sont celles établies par Conand et al. (soumis) avec un été du 1^{er} décembre au 31 mai, et un hiver du 1^{er} juin au 30 novembre.

2.3. ANALYSE STATISTIQUE

La comparaison des courbes pI a été réalisée à partir de la méthode employée par Martin et al. (2005). Elle permet de vérifier si les variances expérimentales de deux courbes pI sont statistiquement identiques grâce à la technique du ré-échantillonnage. Pour ce faire, les bootstraps (Efron et Tibshirani 1993) adaptés aux régressions non linéaires ont été utilisés (Blanchard et al. 1997).

Les productions journalières ont été comparées avec un test t. Les moyennes de ces productions ont été calculées à partir 500 valeurs tirées aléatoirement dans le jeu de données recréé à partir de paramètres p_{max} , I_K et r (méthode de Monte Carlo).

Un test de Kruskal-Wallis a permis de comparer les productions journalières des différentes stations. Enfin, des tests U de Mann-Whitney et de Wilcoxon ont permis de comparer, respectivement, les moyennes de deux échantillons indépendants et dépendants.

3. FLUX DE CARBONE A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT

3.1. METABOLISME

3.1.1. RESPIRATION MESUREE IN SITU

Les valeurs moyennes de productions nettes des communautés mesurées *in situ* de nuit (respiration) pour chaque station, en été et en hiver, sont présentées dans le tableau 14. La respiration moyenne est égale à $4.46 \pm 2.01 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, et ne montre pas de variation significative entre les deux saisons (test U Mann-Whitney ; $U = 1321$; $N = 109$; $p = 0.34$).

Tableau 14 : Moyenne des valeurs de respiration mesurées *in situ* (\pm erreur type) pour chacune des stations en été et en hiver. Entre parenthèses : nombre de répliqués. Les groupes homogènes (test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) sont réunis par des accolades. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que le quotient respiratoire est égal à 1.

<i>Eté</i>	<i>Respiration (mmolC m⁻² h⁻¹)</i>	
<i>Club Med arrière-récif*</i>	9.1 ± 0.5 (6)	
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	7.2 ± 0.9 (6)	
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	5.5 ± 0.6 (3)	
<i>Planch'Alizé platier</i>	4.8 ± 0.5 (6)	
<i>Club Med platier</i>	4.0 ± 0.5 (6)	
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	4.0 ± 0.4 (6)	
<i>Trou d'Eau platier</i>	3.6 ± 0.4 (6)	
<i>Camp Militaire</i>	3.2 ± 0.4 (6)	
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	2.4 ± 0.3 (6)	
<i>Hiver</i>	<i>Respiration (mmolC m⁻² h⁻¹)</i>	
<i>Camp Militaire</i>	5.9 ± 0.9 (6)	
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	5.3 ± 0.5 (6)	
<i>Club Med arrière-récif*</i>	5.3 ± 0.4 (6)	
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	4.3 ± 0.3 (6)	
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	4.1 ± 0.6 (6)	
<i>Club Med platier</i>	3.9 ± 0.3 (6)	
<i>Trou d'Eau platier</i>	3.4 ± 0.5 (9)	
<i>Planch'Alizé platier</i>	3.3 ± 0.3 (6)	
<i>Trou d'Eau arrière-récif*</i>	2.0 ± 0.3 (6)	

Cependant la comparaison saisonnière à l'échelle des stations met en évidence une variabilité. Pour les platiers récifaux, la respiration mesurée à Planch'Alizé en été est significativement plus importante que celle mesurée en hiver (test U de Mann-Whitney, $N = 12$; $U = 5$; $p = 0.04$). La fluctuation saisonnière est plus marquée dans les arrière-récifs : les valeurs de respirations sont significativement plus élevées en été à Planch'Alizé (test U de

Mann-Whitney, $N = 12$; $U = 3$; $p = 0.015$) et Club Med (test U de Mann-Whitney, $N = 12$; $U = 0$; $p = 0.002$). Enfin, Camp Militaire montre une variation saisonnière significative de la respiration, mais avec une valeur plus importante en hiver (test U de Mann-Whitney, $N = 12$; $U = 3$; $p = 0.015$). Les respirations mesurées *in situ* diffèrent significativement entre les stations en été (Kruskal-Wallis ; $H = 33.73$; $N = 51$; $p < 0.001$) et en hiver (Kruskal-Wallis ; $H = 28.86$; $N = 60$; $p < 0.001$).

➤ En été, d'un point de vue statistique, les respirations des arrière-récifs de Club Med et de Planch'Alizé sont significativement supérieures à celles de Camp Militaire et Trou d'Eau arrière-récif. Les autres stations présentent des valeurs intermédiaires. L'arrière-récif se caractérise par un gradient croissant de respiration de Trou d'Eau vers Club Med. Les respirations, plus faibles, sont homogènes sur les platiers y compris Camp Militaire, avec, une respiration cependant inférieure dans l'arrière-récif de Trou d'Eau.

➤ En hiver, l'opposition entre les arrière-récifs et les platiers disparaît, les respirations sont beaucoup plus homogènes. La radiale de Trou d'Eau et le platier de Planch'Alizé présentent des respirations significativement plus faibles qu'à Camp Militaire. Il est à noter que l'arrière-récif de Trou d'Eau présente à nouveau la respiration significativement la plus faible. Les autres stations montrent des valeurs intermédiaires avec des valeurs en platier relativement proches (excepté Grand Trou d'Eau). Le gradient dans l'arrière-récif observé en été entre Trou d'Eau et Club Med, est également visible à cette saison, même s'il n'est pas significatif. En revanche, un gradient apparaît dans la partie du sud récif avec des respirations croissantes de Trou d'Eau arrière-récif vers Camp Militaire. Cette dernière station montre un comportement radicalement opposé entre les deux saisons.

En résumé, la moyenne des respirations mesurées *in situ* ne diffère pas significativement entre les deux saisons. Cependant, les valeurs mesurées en été sur la radiale de Planch'Alizé et l'arrière-récif de Club Med sont significativement plus élevées qu'en hiver. Camp Militaire montre également une variation saisonnière mais avec des respirations significativement plus fortes en hiver. À l'échelle des stations, l'opposition entre les arrière-récifs (valeurs généralement plus élevées) et les platiers récifaux est moins marquée en hiver. L'arrière-récif de Trou d'Eau présente la respiration la plus faible, quelle que soit la saison, alors que la respiration de Camp Militaire, proche de celles mesurées dans les platiers durant l'été, s'apparente aux arrière-récifs en hiver. Enfin, le gradient croissant des respirations entre Trou d'Eau et Club Med est visible aux deux saisons avec en hiver un second gradient entre Trou d'Eau et Camp Militaire.

3.1.2. COURBES PRODUCTION - IRRADIANCE

Le tableau 15 présente les valeurs des paramètres des courbes production - irradiance (pI) obtenues en été et en hiver pour chacune des stations. En été, les productions nettes maximales des communautés (p_{max}) varient entre -4.5 à Camp Militaire et -17.8 $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$ à Club Med arrière-récif. En hiver, la gamme de variations, plus restreinte, va de -6.7 à Trou d'Eau arrière-récif, à -12.0 $\text{mmol m}^{-2} \text{j}^{-1}$ à Club Med arrière-récif. Les irradiances maximales (I_K) s'étalent de 224 à 677 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Camp Militaire et Planch'Alizé arrière-récif respectivement) en été, et de 83 à 623 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Grand Trou d'Eau arrière-récif et Planch'Alizé platier respectivement) en hiver. Les respirations (r) les plus faibles et les plus fortes sont respectivement égales, en été à 2.3 (Trou d'Eau arrière-récif) et 9.3 $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (Club Med arrière-récif), et en hiver à 1.6 (Trou d'Eau arrière-récif) et 6.1 $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (Camp Militaire). Enfin les coefficients de corrélation, r^2 , sont tous supérieurs à 0.80, sauf à Camp Militaire, où, en hiver, la relation entre la lumière et la production est moins forte ($r^2 = 0.61$).

Les respirations mesurées *in situ* et les respirations données par le modèle ne sont pas significativement différentes (test de Wilcoxon ; $N = 18$; $Z = 20$; $p = 0.84$). La relation linéaire est exposée dans la figure 22, le r^2 est égal à 0.97. La pente de la droite n'est pas significativement différente de un (test Z , $p = 0.67$) et l'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de zéro (test Z , $p = 0.70$).

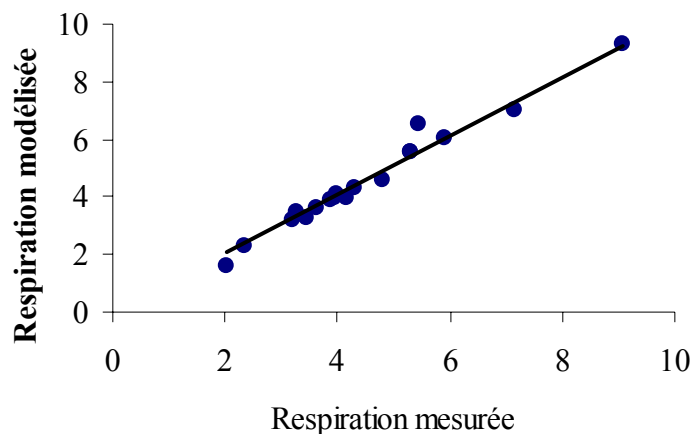


Figure 22 : Corrélation entre les respirations ($\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) mesurées *in situ* (moyenne par station et par saison) et celles fournies par la modèle ($p = p_{max} (1 - \exp(-I/I_K)) + r$). ($\text{respiration modélisée} = f(\text{respiration mesurée})$ avec $a = 1$ et $r^2 = 0.97$).

Les figures 23 et 24 présentent les courbes pI pour chacune des stations à chacune de saisons. Les résultats des bootstraps réalisés sur les courbes pI , détaillés en Annexe 3, montrent l'existence d'une variabilité saisonnière puisque les courbes de huit des neuf stations étudiées sont significativement différentes entre les deux saisons. Seule la courbe pI de Club Med platier en été est semblable à celle de l'hiver. Les valeurs des paramètres p_{max} (production nette maximale des communautés), I_K (irradiance optimale) et r (respiration des communautés) des huit autres stations sont généralement plus élevées en été.

Les courbes pI présentent une variabilité spatiale très nette, quoique un peu moins prononcée en été qu'en hiver (tableau 15).

➤ En été, les courbes des arrière-récifs de Club Med et de Planch'Alizé ne sont pas significativement différentes, c'est également le cas des arrière-récifs de Planch'Alizé et de Grand Trou d'Eau. On retrouve le même chevauchement avec les couples Club Med platier / Trou d'Eau platier et Trou d'Eau platier / Trou d'Eau arrière-récif. Les courbes pI de trois stations restantes (Planch'Alizé platier, Grand Trou d'Eau platier et Camp Militaire) sont significativement différentes de celles des huit autres stations.

Les paramètres des courbes pI , en été, ont été analysés en rapport avec les concentrations de plusieurs paramètres physicochimiques présentés dans le [chapitre 1](#) : chlorophylle a , silicium, nitrates+nitrites et salinités (figure 25). Les r^2 , tous supérieurs à 0.5, sont plus élevés avec les respirations (tableau 16). Les p_{max} (valeurs absolues) et les r augmentent avec l'élévation des teneurs en chlorophylle a , des concentrations en silicium, en nitrates+nitrites (seulement r) dans la colonne d'eau et avec une diminution des salinités. Aucune relation n'a pu être décelée entre les paramètres des courbes pI et les teneurs en chlorophylle a et en matière organique dans les sédiments, toutefois, les p_{max} et r les plus élevés vont de pair avec des biomasses phytobenthiques élevées (cas des arrière-récifs de Planch'Alize, Club Med et Grand Trou d'Eau).

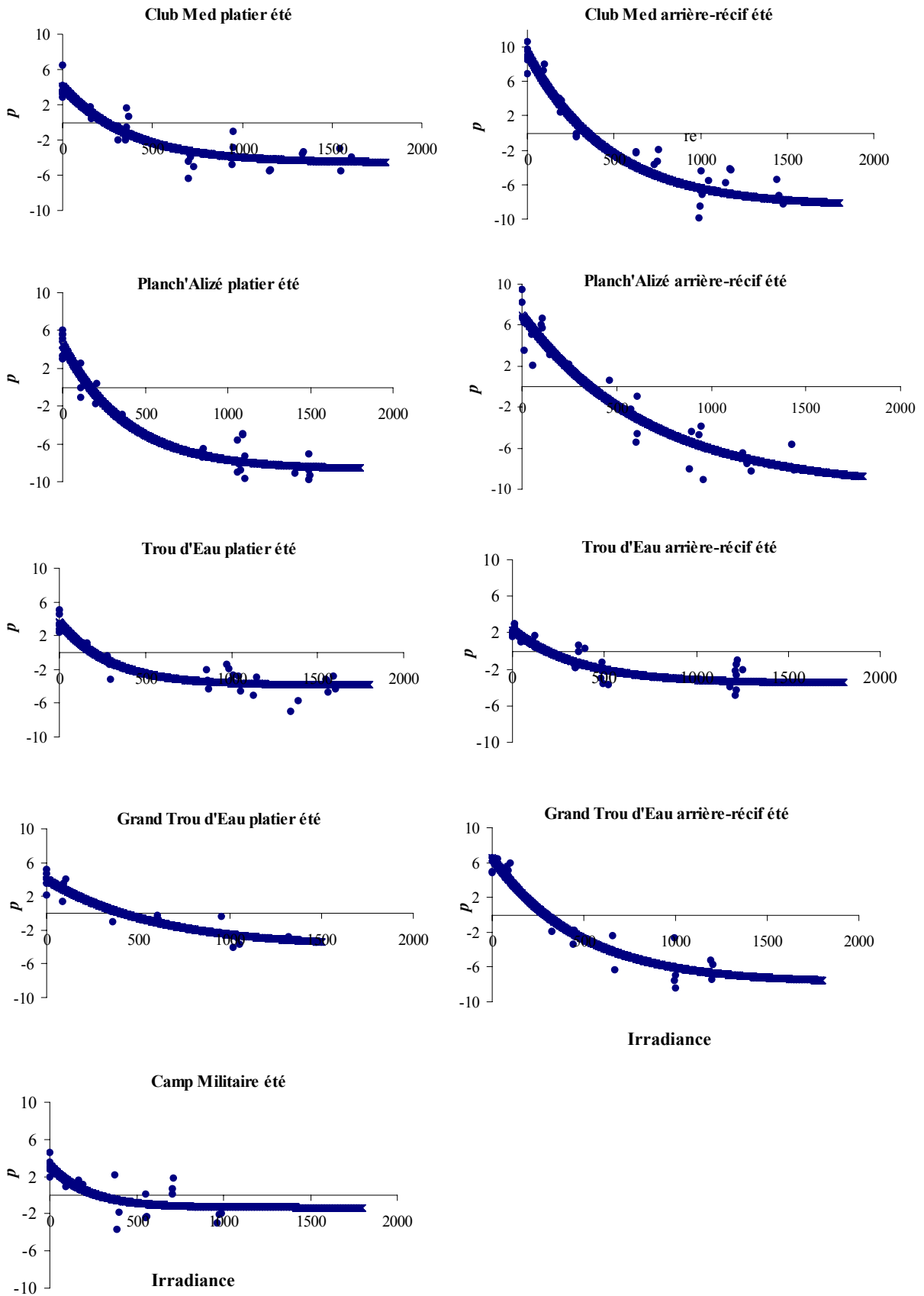


Figure 23: Courbes production (p en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) - irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour chaque station en été.

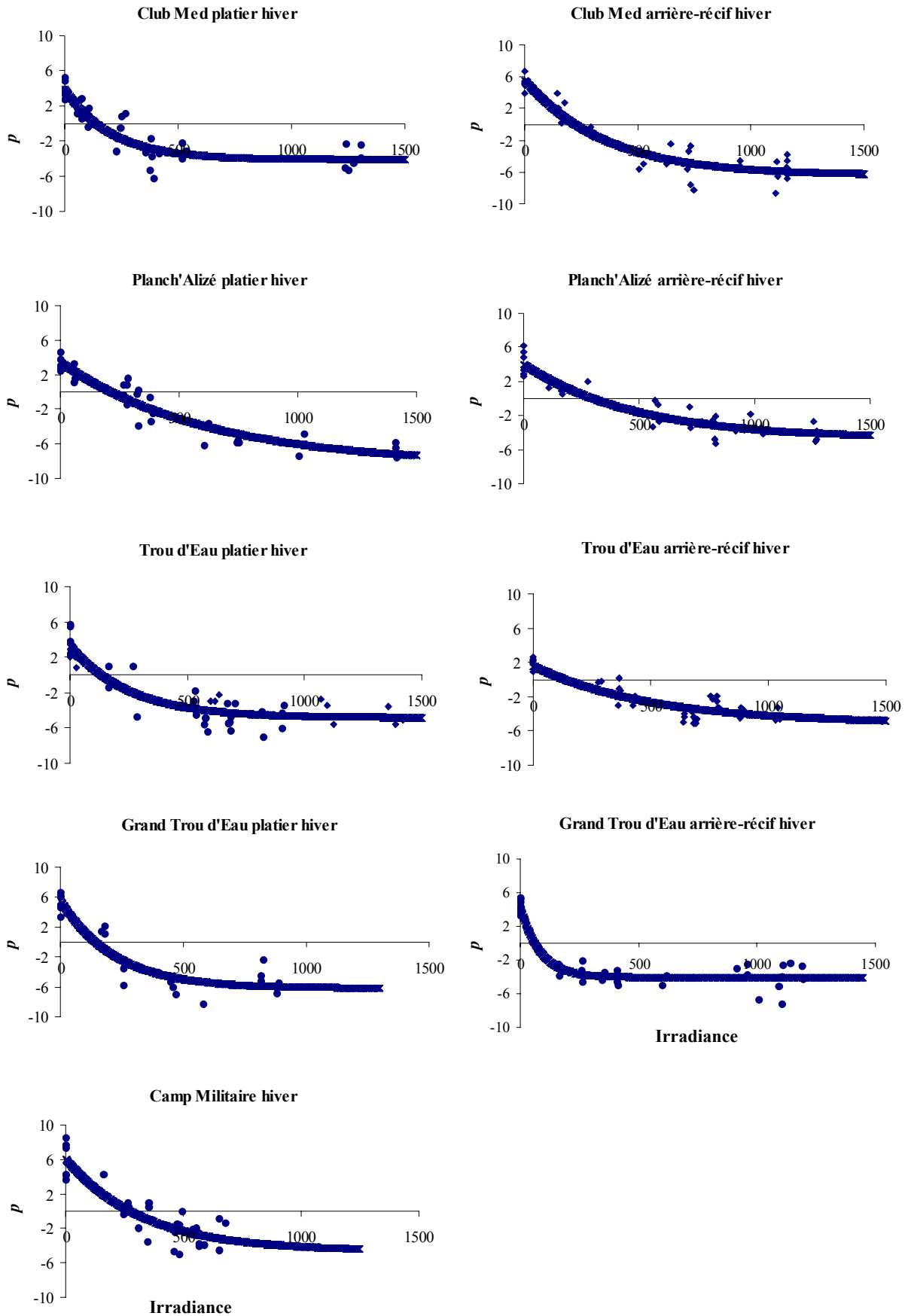


Figure 24: Courbes production (p en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) - irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour chaque station en hiver.

Tableau 15: Valeurs moyennes (\pm erreur type) des paramètres p_{max} (production nette maximale des communautés), I_K (irradiance optimale) et r (respiration des communautés) des courbes production - irradiance ($p = p_{max} (1 - \exp(-I/I_K)) + r$) pour chacune des stations en été et en hiver. Les groupes homogènes (bootstraps seuil 5 %, résultats présentés en Annexe 3) sont réunis par des accolades. r^2 : coefficient de corrélation, N : nombre d'échantillons. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients photosynthétique et respiratoire sont égaux à 1.

Été	p_{max} (mmolC m ⁻² h ⁻¹)	I_K (μmol m ⁻² s ⁻¹)	r (mmolC m ⁻² h ⁻¹)	r^2	N
<i>Club Med arrière-récif*</i>	-17.8 ± 1.2	465 ± 102	9.3 ± 0.8	0.91	36
<i>Planch'Alizé arrière-récif *</i>	-16.9 ± 2.2	677 ± 210	7.0 ± 0.7	0.91	29
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	-14.4 ± 1.2	480 ± 116	6.5 ± 0.6	0.92	24
<i>Planch'Alizé platier</i>	-13.3 ± 0.7	389 ± 75	4.6 ± 0.6	0.93	32
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	-8.0 ± 1.2	602 ± 230	4.0 ± 0.4	0.89	22
<i>Club Med platier</i>	-8.7 ± 0.7	374 ± 82	4.1 ± 0.6	0.84	32
<i>Trou d'Eau platier</i>	-7.5 ± 0.6	295 ± 76	3.6 ± 0.6	0.84	30
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	-5.9 ± 0.7	368 ± 107	2.3 ± 0.4	0.80	34
<i>Camp Militaire</i>	-4.5 ± 0.9	224 ± 144	3.2 ± 0.6	0.61	22
Hiver	p_{max} (mmolC m ⁻² h ⁻¹)	I_K (μmol m ⁻² s ⁻¹)	r (mmolC m ⁻² h ⁻¹)	r^2	N
<i>Club Med arrière-récif*</i>	-12.0 ± 0.7	355 ± 60	5.6 ± 0.5	0.91	41
<i>Camp Militaire</i>	-10.6 ± 2.0	324 ± 141	6.1 ± 0.7	0.80	30
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	-11.7 ± 1.2	220 ± 61	5.5 ± 0.8	0.87	22
<i>Planch'Alizé platier</i>	-11.9 ± 1.2	623 ± 135	3.4 ± 0.4	0.90	34
<i>Planch'Alizé arrière-récif *</i>	-8.8 ± 0.8	487 ± 119	4.0 ± 0.4	0.88	40
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	-8.4 ± 0.5	83 ± 25	4.3 ± 0.4	0.91	33
<i>Trou d'Eau platier</i>	-8.2 ± 0.6	256 ± 68	3.3 ± 0.5	0.84	42
<i>Club Med platier</i>	-8.0 ± 0.7	204 ± 43	3.9 ± 0.5	0.82	36
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	-6.7 ± 1.1	505 ± 188	1.6 ± 0.4	0.80	41

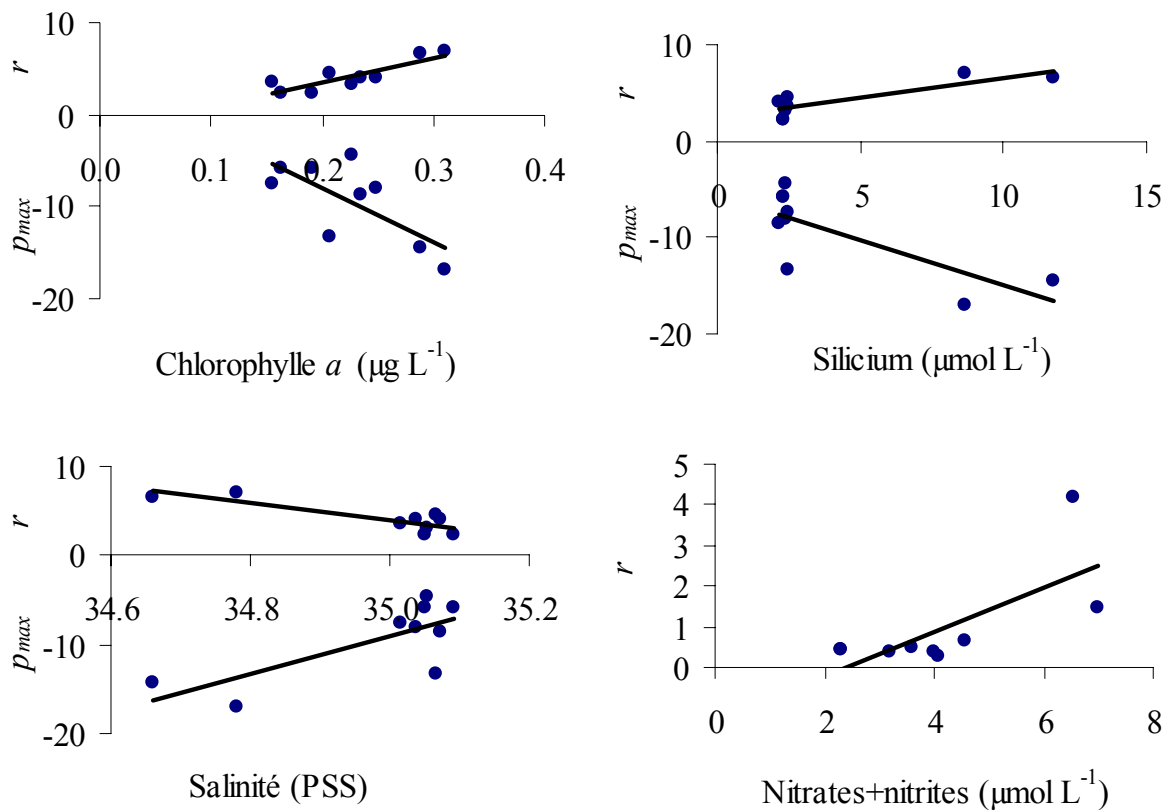


Figure 25: Relation entre la production nette maximale (p_{max} en $mmolC\ m^{-2}\ h^{-1}$) et la respiration (r en $mmolC\ m^{-2}\ h^{-1}$) des communautés des sédiments (moyennes estivales par station) et les teneurs moyennes ($N = 9$) en chlorophylle a , silicium, nitrates+nitrites et salinités des eaux récifales ([chapitre 1](#)) en été. Les paramètres des régressions linéaires sont précisés dans le tableau 16.

➤ Concernant l'hiver, les courbes pI des platiers de Trou d'Eau et Club Med demeurent similaires (tableau 15). En revanche, à cette saison, c'est Camp Militaire qui présente une courbe pI non significativement différente de celle de Club Med arrière-récif (et non plus Planch'Alizé arrière-récif, comme c'était le cas en été).

Tableau 16 : Paramètres des régressions linéaires réalisées entre la production nette maximale (p_{max}) et la respiration (r) des communautés des sédiments et les teneurs en chlorophylle a , silicium, nitrates+nitrites et salinités des eaux récifales ([chapitre 1](#)) en été ($N = 9$). a : pente de la droite, b : ordonnée à l'origine. * : $p < 0.05$, $p < 0.01$.

	p_{max} ($mmolC\ m^{-2}\ h^{-1}$)			r ($mmolC\ m^{-2}\ h^{-1}$)		
	a	b	r^2	a	b	r^2
Chlorophylle a ($\mu g\ L^{-1}$)	-59.6	4.0	0.51*	26.8	-1.9	0.73**
Silicium ($\mu mol\ L^{-1}$)	-0.9	-5.6	0.58*	0.4	2.5	0.73**
Salinité (PSS)	21.4	-759.4	0.56*	-9.3	330.6	0.74**
Nitrates+nitrites ($\mu mol\ L^{-1}$)	-	-	-	0.94	3.3	0.52*

Les courbes pI des autres stations restantes sont significativement différentes de celles des quatre autres stations. Les paramètres diffèrent significativement entre elles et des groupes Trou d'Eau platier / Club Med platier et Camp Militaire / Club Med arrière-récif. Les paramètres des courbes pI , à cette saison, ne présentent pas de relation correcte (r^2 trop faibles) avec les paramètres physicochimiques de la colonne d'eau et des sédiments.

En résumé, les respirations mesurées *in situ* sont similaires à celles données par le modèle. Les courbes pI sont significativement différentes à l'échelle des stations et des saisons, où les paramètres p_{max} , I_K et r montrent des valeurs généralement plus élevées en été, excepté à Club Med platier qui ne présente pas de variation saisonnière. Durant cette saison, les arrière-récifs de Club Med, Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau se distinguent de Camp Militaire. En hiver, Camp Militaire est, cette fois, regroupé avec Club Med arrière-récif et s'oppose à Trou d'Eau arrière-récif. Quelle que soit la saison, les courbes pI de Trou d'Eau platier ne sont pas significativement différentes de celle de Club Med platier. p_{max} (valeurs absolues) et r sont corrélés positivement à la chlorophylle a , au silicium, aux nitrates+nitrites (seulement r) et négativement à la salinité, en été seulement. Aucune relation n'a pu être établie entre les paramètres des courbes pI et les teneurs en matière organique et de chlorophylle a dans les sédiments.

3.1.3. PRODUCTION JOURNALIERE

3.1.2.1. Variabilité saisonnière

Les productions nettes, les respirations et les productions brutes journalières des communautés, appelées P , R et P_g respectivement, calculées à partir des courbes pI et de l'irradiance moyenne mesurée à l'interface eau-sédiment, sont présentées le tableau 17.

Tableau 17 : Moyenne (\pm erreur type) des productions nettes (P), brute (P_g) et des respirations journalières (R) des communautés, en $\text{mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, toutes stations confondues. $N = 9$ pour chacune des saisons et $N = 18$ pour la moyenne annuelle. p : probabilité que les deux saisons soient significativement différentes est précisée à la suite des deux moyennes. ^a : test t , ^b : test U de Mann-Whitney.

	Eté	Hiver	p	Moyenne annuelle
P	30.1 ± 8.4	33.1 ± 7.0	0.79 ^a	31.6 ± 5.4
P_g	-88.3 ± 11.9	-67.2 ± 5.8	0.73 ^b	-77.9 ± 7.0
R	118.8 ± 17.8	100.3 ± 11.1	0.30 ^b	109.6 ± 10.5
P_g/R	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.40 ^a	0.7 ± 0.1

À l'échelle du récif de La Saline, il n'y a pas de variation significative de P , R et P_g entre les deux saisons (tableau 17) où les valeurs moyennes atteignent respectivement 31.6, 109.6 et $-77.9 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Les sédiments sont hétérotrophes avec un rapport de la production brute à la respiration égal à 0.7.

Néanmoins, les tests t réalisés sur les P des deux saisons pour une même station mettent en évidence l'existence d'une variabilité au seuil $p = 0.05$, excepté à Trou d'Eau arrière-récif. Club Med platier ne montre pas de variabilité entre les saisons comme l'indique le résultat des tests statistiques réalisés sur les courbes pI . En effet, les ensembles déterminés à partir des comparaisons des courbes pI (bootstraps) ont été conservés dans l'analyse des productions journalières, si deux courbes ne présentent pas de différence significative, les performances métaboliques des stations (ou des saisons) ne sont pas différentes, ainsi nous pouvons considérer les P , R et P_g comme non significativement différents entre les deux stations (ou saison).

Les P , R et P_g pour chacune des stations et des saisons sont présentés dans le tableau 18. Les P , en été, varient de -6.2 à $77.7 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sur le platier de Planch'Alizé et l'arrière-récif de Club Med respectivement. En hiver, les stations sont hétérotrophes avec un P maximum de $70.6 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à Camp Militaire, et un P proche de l'équilibre à Trou d'Eau arrière-récif ($0.4 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). La respiration la plus forte a été mesurée, en été, dans l'arrière-récif de Club Med ($223.7 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et la plus faible à Trou d'Eau arrière-récif ($55.7 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). En hiver, les R minimales et maximales ont été enregistrés respectivement à Trou d'Eau arrière-récif ($38.2 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et à Camp Militaire ($145.2 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Les P_g s'étalent de -45.0 à $-145.9 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Camp Militaire et Club Med arrière-récif respectivement) en été, et de -37.7 à $-94.5 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Trou d'Eau arrière-récif et Grand Trou d'Eau platier respectivement) en hiver.

Les P les plus élevées, donc déficitaires, ont été mesurées durant l'été dans les arrière-récifs. Les P les plus importantes en hiver ont été mesurées dans les platiers et à Camp Militaire. Bien que dans ces platiers les différences soient significatives entre les deux saisons, les valeurs estivales et hivernales (tableau 18) restent très proches, sauf à Planch'Alizé platier. À titre d'exemple, les valeurs de P à Trou d'Eau sont égales à $16.33 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en été et à $16.44 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en hiver.

Tableau 18 : Production nette journalière des communautés (P), respiration journalière des communautés (R) et production brute journalière des communautés (P_g), en $\text{mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, pour chacune des stations en été et en hiver. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients respiratoire et photosynthétique sont égaux à 1.

<i>Été</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P_g</i>	<i>P_g/R</i>
<i>Planch'Alizé platier</i>	-6.2	109.2	-115.4	1.1
<i>Club Med arrière-récif*</i>	77.7	223.7	-145.9	0.7
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	49.8	167.5	-117.7	0.7
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	40.5	157.0	-116.4	0.7
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	36.4	95.5	-59.0	0.6
<i>Camp Militaire</i>	31.3	76.3	-45.0	0.6
<i>Club Med platier</i>	21.5	97.7	-76.2	0.8
<i>Trou d'Eau platier</i>	16.3	86.6	-70.3	0.8
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	3.8	55.7	-51.9	0.9

<i>Hiver</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P_g</i>	<i>P_g/R</i>
<i>Camp Militaire</i>	70.6	145.2	-74.6	0.5
<i>Club Med arrière-récif*</i>	53.0	133.7	-80.7	0.6
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	45.5	95.8	-50.2	0.5
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	38.5	133.0	-94.5	0.7
<i>Club Med platier</i>	27.6	93.1	-65.5	0.7
<i>Planch'Alizé platier</i>	23.7	82.6	-58.8	0.7
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	22.3	102.7	-80.4	0.8
<i>Trou d'Eau platier</i>	16.4	79.0	-62.5	0.8
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	0.4	38.2	-37.7	1.0

3.1.2.1. Variabilité spatiale

Pour chacune des saisons, les regroupements établis lors des comparaisons statistiques des courbes pI (tableau 15) ont été conservés. Pour confirmer ou redessiner ces ensembles, en fonction des valeurs journalières obtenues, des tests t ont été réalisés, les résultats sont présentés dans le tableau 19. Il est à noter que les valeurs de P ne sont pas tout à fait identiques à celles présentées dans le tableau 18 en raison des tests statistiques effectués : pour les réaliser, nous avons utilisé une simulation de Monte Carlo pour recréer un jeu de données en générant 500 valeurs de P à partir des paramètres de la courbe pI .

Les P varient significativement entre les stations en hiver et en été (Kruskal-Wallis, $N = 4509$; $p < 0.001$).

En été, nous retrouvons les mêmes ensembles de stations que ceux obtenus lors de la comparaison des courbes pI . Par conséquent, les P , R et P_g ne sont pas significativement

différents à l'intérieur des groupes : Club Med arrière-récif / Planch'Alizé arrière-récif, Planch'Alizé arrière-récif / Grand Trou d'Eau arrière-récif, Grand Trou d'Eau platier / Club Med platier et Club Med platier / Trou d'Eau platier. L'arrière-récif présente le degré d'hétérotrophie le plus important, excepté à Trou d'Eau. Cette station, avec Trou d'Eau platier présente des P similaires à ceux des platiers et à celui de Camp Militaire. Le platier de Grand Trou d'Eau montre un P proche des arrière-récifs, alors que le platier de Planch'Alizé est autotrophe. Tous les P sont significativement différents de zéro (test t).

Tableau 19 : Résultats des tests statistiques réalisés sur les moyennes (\pm erreur type) des productions nettes journalières des communautés en $\text{mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, calculées à partir des 500 valeurs produites par la méthode statistique de Monte Carlo, entre les stations pour chacune des saisons. Les accolades réunissent les groupes homogènes au seuil $p = 0.05$ (test t). * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients respiratoire et photosynthétique sont égaux à 1.

<i>Eté</i>	<i>Production nette journalière</i>	
<i>Club Med arrière-récif*</i>	76.1 \pm 0.5	} } } } } } }
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	50.2 \pm 0.4	
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	38.7 \pm 0.4	
<i>Planch'Alizé platier</i>	-5.8 \pm 0.3	
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	35.8 \pm 0.3	
<i>Club Med platier</i>	22.3 \pm 0.3	
<i>Trou d'Eau platier</i>	17.4 \pm 0.3	
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	8.1 \pm 0.2	
<i>Camp Militaire</i>	31.2 \pm 0.4	}
<i>Hiver</i>	<i>Production nette journalière</i>	
<i>Camp Militaire</i>	67.5 \pm 0.5	} } } } } }
<i>Club Med arrière-récif*</i>	51.9 \pm 0.3	
<i>Planch'Alizé arrière-récif*</i>	46.2 \pm 0.3	
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	37.3 \pm 0.5	
<i>Club Med platier</i>	28.4 \pm 0.3	
<i>Planch'Alizé platier</i>	23.1 \pm 0.3	
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	21.8 \pm 0.3	
<i>Trou d'Eau platier</i>	16.5 \pm 0.3	
<i>Trou d'Eau arrière-récif *</i>	7.5 \pm 0.3	}

En hiver, en accord avec les résultats des bootstraps, l'ensemble Camp Militaire / Club Med arrière-récifs présentent des P , R et P_g non significativement différents. Les résultats des test t réalisés sur les P permettent de distinguer Club Med platier / Planch'Alizé platier / Grand Trou d'Eau arrière-récif / Trou d'Eau platier. Tous les P sont significativement différents de zéro (test t).

En résumé, il n'y a pas de variation saisonnière des P , R et P_g moyens pour l'ensemble de la zone d'étude. Cependant, à l'échelle des stations, les P montrent des variations temporelles significatives avec des arrière-récifs plus hétérotrophes en été. À cette saison, les P se regroupent de la même façon que les courbes pI . En hiver, les ensembles sont également similaires à ceux des courbes pI , exception faite de l'ensemble Club Med platier / Planch'Alizé platier / Grand Trou d'Eau arrière-récif / Trou d'Eau platier. Quelle que soit la saison, on observe un gradient d'hétérotrophie croissant dans l'arrière-récif de Trou d'Eau vers Club Med, qui est également présent dans la partie du sud du récif en hiver, de Trou d'Eau arrière-récif vers Camp Militaire.

3.2. CALCIFICATION

3.2.1. CALCIFICATION HORAIRE

Dans la majorité des stations, l'irradiance permet d'expliquer les variations de la calcification horaire. Le tableau 20 indique les valeurs des paramètres de ces relations. Cependant, le modèle exponentiel utilisé précédemment pour les calculs des productions (paragraphe 3.1 de ce chapitre) n'est pas toujours le mieux approprié pour décrire la relation irradiance - calcification. Des régressions linéaires ont parfois été préférables (platier de Club Med et de Trou d'Eau en hiver et Grand Trou d'Eau arrière-récif en été). Enfin le calcul des moyennes journalières a parfois été réalisé.

Les flux sont significativement différents entre le jour et la nuit en été (test t ; $t = 2.38$; $dl = 158$; $p < 0.05$), la précipitation atteint $0.93 \pm 0.23 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ la journée et $-0.08 \pm 0.57 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ la nuit. En hiver, la dissolution diurne ($-0.90 \pm 0.23 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) est significativement plus importante que celle de la nuit ($-1.80 \pm 0.39 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, test U de Mann-Whitney ; $U = 1907$; $N = 193$; $p < 0.001$).

➤ En été, les platiers de Trou d'Eau, de Grand Trou d'Eau et Camp Militaire présentent des moyennes de calcification nocturne (g_{nuit}) négatives, mais non significativement différentes de zéro (tableau 20). Sur ces stations, la nuit, il y a donc équilibre entre la précipitation et la dissolution. Pour l'ensemble des stations, la journée, la calcification est supérieure à zéro, indiquant une précipitation des carbonates en présence de lumière, sauf en été à Grand Trou d'Eau platier ($g_{jour} = -0.87 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Dans cette dernière, bien que la moyenne horaire de la calcification soit significativement différente de zéro, elle en est proche.

Tableau 20 : Valeur des paramètres des relations calcification - irradiance selon le modèle exponentiel ($g = g_{max} (1 - \exp(-I/I_K) + g_{nuit})$) ou linéaire ($g = aI + g_{nuit}$) pour chacune des stations en été et en hiver, avec g_{max} : calcification nette maximale des communautés ($\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), I_K : irradiance optimale ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_{nuit} : calcification nocturne des communautés ($\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), a : pente de la droite ($\text{mmolCaCO}_3 \mu\text{molphoton}^{-1}$). En cas d'absence de relation calcification - irradiance, des moyennes journalières (g_{jour}) et nocturnes (g_{nuit}), en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, ont été réalisées ; et testée significativement pas rapport à zéro, avec * : moyenne significativement différente de zéro (test de Kolmogorov-Smirnov au seuil $p < 0.01$). Une valeur positive indique une précipitation alors qu'une valeur négative une dissolution.

<i>Eté</i>				<i>r²</i>	<i>N</i>
<i>Club Med platier</i>	$g_{max} = 3.12 (0.70)$	$I_k = 584.70 (357.53)$	$g_{nuit} = -0.36 (0.45)$	0.74	13
<i>Planch'Alizé platier</i>	$g_{max} = 2.78 (0.37)$	$I_k = 220.66 (81.88)$	$g_{nuit} = -0.98 (0.33)$	0.87	11
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	$a = 1.19 \cdot 10^{-6}$		$g_{nuit} = -1.7968$	0.66	8
<i>Trou d'Eau platier</i>	$g_{jour} = 0.96 (0.37)^*$		$g_{nuit} = -1.33 (0.42)$		27 (jour) ; 5 (nuit)
<i>Grand Trou d'eau platier</i>	$g_{jour} = -0.87 (0.54)^*$		$g_{nuit} = -1.04 (0.44)$		17 (jour) ; 5 (nuit)
<i>Camp Militaire</i>	$g_{jour} = 2.01 (0.88)^*$		$g_{nuit} = -0.91 (0.52)$		17 (jour) ; 6 (nuit)
<i>Hiver</i>				<i>r²</i>	<i>N</i>
<i>Planch'Alizé platier</i>	$g_{max} = 3.1 (0.76)$	$I_k = 109.8 (86.4)$	$g_{nuit} = -2.21 (0.74)$	0.48	11
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	$g_{max} = 2.98 (0.63)$	$I_k = 120.03 (93.83)$	$g_{nuit} = -0.82 (0.49)$	0.75	12
<i>Club Med platier</i>	$a = 1.00 \cdot 10^{-6}$		$g_{nuit} = -0.69$	0.80	12
<i>Trou d'Eau platier</i>	$a = 0.72 \cdot 10^{-6}$		$g_{nuit} = -0.99$	0.69	15
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	$g_{jour} = 2.16 (4.76)^*$		$g_{nuit} = -2.91 (1.84)^*$		16 (jour) ; 6 (nuit)
<i>Camp Militaire</i>	$g_{jour} = -1.10 (2.75)$		$g_{nuit} = -3.67 (3.17)^*$		24 (jour) ; 6 (nuit)

➤ En hiver, Camp Militaire montre également une tendance à la dissolution la journée ($g_{\text{jour}} = -1.10 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), cependant la moyenne calculée n'est pas significativement différente de zéro (tableau 20).

3.2.2. CALCIFICATION JOURNALIERE

Les calcifications journalières nette, diurne et nocturne, appelées respectivement G , G_{jour} et G_{nuit} (tableaux 21 et 22), ont été calculées à partir de l'irradiance moyenne mesurée à l'interface eau-sédiment et des courbes ou droites calcification - irradiance.

Dans le cas où la relation entre irradiance et calcification n'était pas bonne, les calcifications horaires diurne (g_{jour}) et nocturne (g_{nuit}) ont été multipliées par 12 (photopériode) pour obtenir G_{jour} et G_{nuit} . G correspond à leur somme. La calcification moyenne journalière nette est égale à $-8.9 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, où les processus de dissolution nocturne ($-15.7 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) l'emportent sur les processus de précipitation diurne ($6.8 \text{ mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

L'analyse statistique réalisée sur les calcifications, toutes stations confondues, met en évidence une variabilité saisonnière seulement pour les G_{nuit} , avec, en été, des valeurs significativement plus faibles qu'en hiver (tableau 21). Cependant, le test donne un p , égal à 0.04, proche du seuil de significativité.

Tableau 21 : Moyenne (\pm erreur type) des calcifications journalières nettes (G), nocturnes et diurnes (G_{nuit} et G_{jour}), en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, toutes stations confondues. $N = 6$ pour chacune des saisons et $N = 12$ pour la moyenne annuelle. p : probabilité que les deux saisons soient significativement différentes (test t) est précisée à la suite des deux moyennes.

	<i>Eté</i>	<i>Hiver</i>	<i>p</i>	<i>Moyenne</i>
G	-3.0 ± 6.6	-13.8 ± 7.3	0.16	-8.9 ± 5.3
G_{nuit}	-7.5 ± 3.5	-22.6 ± 6.0	0.04	-15.7 ± 4.1
G_{jour}	4.5 ± 4.8	8.8 ± 4.3	0.89	6.8 ± 3.1

Le tableau 22 présente les valeurs G , G_{nuit} et G_{jour} pour chaque station et chaque saison. G varie, en été, de 24.2 à $-22.5 \text{ mmol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Camp Militaire et Grand Trou d'Eau arrière-récif respectivement) et de 7.6 à $-44.0 \text{ mmol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en hiver (Grand Trou d'Eau arrière-récif et Camp Militaire respectivement). L'analyse descriptive des calcifications par saison montre que Camp Militaire, Trou d'Eau platier et Club Med platier présentent une calcification nette positive en été, les trois autres stations restantes ayant des

valeurs négatives. En hiver, seule la station Grand Trou d'Eau arrière-récif présente une calcification nette positive, alors qu'elle était négative en été.

Tableau 22 : Calcifications journalières nettes (G), nocturnes et diurnes (G_{nuit} et G_{jour}), en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, pour chacune des stations en été et en hiver.

<i>Eté</i>	<i>G</i>	<i>G_{nuit}</i>	<i>G_{jour}</i>
<i>Camp Militaire</i>	24.2	0	24.2
<i>Trou d'Eau platier</i>	11.5	0	11.5
<i>Club Med platier</i>	7.4	-4.3	11.7
<i>Planch'Alizé platier</i>	-1.2	-11.8	10.6
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	-10.4	0	-10.4
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	-22.4	-21.2	-1.2
<i>Hiver</i>	<i>G</i>	<i>G_{nuit}</i>	<i>G_{jour}</i>
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	7.6	-9.9	17.5
<i>Club Med platier</i>	-1.6	-8.3	6.6
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	-8.9	-34.9	26.0
<i>Trou d'Eau platier</i>	-11.6	-11.89	0.2
<i>Planch'Alizé platier</i>	-24.3	-26.6	2.3
<i>Camp Militaire</i>	-44.0	-44.0	0

En été, les valeurs de G_{nuit} ne sont pas différentes de zéro (Camp Militaire, Trou d'Eau platier et Grand Trou d'Eau platier) et la valeur la plus forte est mesurée à Grand Trou d'Eau arrière-récif avec $-21.2 \text{ mmol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. En hiver, elles sont toutes négatives et fluctuent entre $-8.3 \text{ mmol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à Club Med platier et -44.0 à Camp Militaire. Enfin, à cette saison, les G_{jour} sont tous supérieurs à zéro, avec un maximum de $26.0 \text{ mmol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à Grand Trou d'Eau platier, et varient entre 24.2 et $-1.2 \text{ mmol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en été (Camp Militaire et Grand Trou d'Eau arrière-récif respectivement).

En résumé, quelle que soit la saison, il y a une différence significative entre les flux horaires diurnes et nocturnes, où durant la journée, en été seulement, il y a de la précipitation. Concernant la calcification journalière, seule la dissolution est significativement plus forte en hiver ($p = 0.004$). À l'échelle des stations, on observe de la dissolution sauf en été à Camp Militaire, Trou d'Eau platier, Club Med platier et en hiver à Grand Trou d'Eau arrière-récif.

3.3. BILAN ANNUEL

Les valeurs d'irradiance, calculées à partir des données de rayonnement global fournies par Météo France (station Trois Bassins), ont permis d'estimer les productions et

calcifications annuelles. L'intercalibration entre les données d'irradiance, mesurée *in situ*, par le luminomètre, et celles fournies par Météo France a été réalisée pour les jours de beau temps afin de connaître le pourcentage exact de lumière qui arrive sur le fond dans les enceintes benthiques.

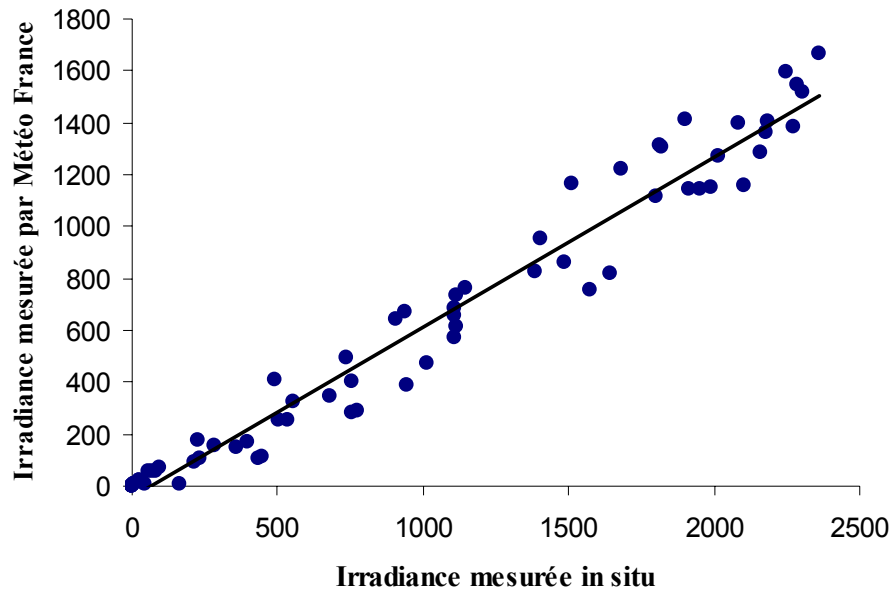


Figure 26 : Corrélation (modèle 2) entre les irradiances ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mesurées *in situ* et celles fournies par Météo France. (Irradiance mesurée par Météo France) = $f(\text{Irradiance mesurée in situ})$ avec $a = 0.66$ et $r^2 = 0.97$.

Le coefficient de corrélation, r^2 , est égal à 0.97, et 66 % de l'irradiance mesurée en surface atteint le fond (figure 26). La lumière mesurée à la station de Trois Bassins est représentative de celle mesurée avec le luminomètre pour l'ensemble du récif et pour les deux saisons. En effet, la pente et l'ordonnée à l'origine de la droite (Irradiance mesurée par Météo France) = $f(\text{Irradiance mesurée in situ})$, établie pour l'ensemble du récif (toutes les stations, deux saisons), ne sont pas significativement différents de celles de la figure 26 (test Z, pente : $p = 0.86$ et ordonnées à l'origine : $p = 0.90$).

Tableau 23 : Moyenne (\pm erreur type) des productions saisonnières nettes (P), brutes (P_g) et des respirations (R) des communautés, toutes stations confondues. $N = 9$ pour chacune des saisons et $N = 18$ pour la moyenne annuelle. p : probabilité que les deux saisons soient significativement différentes est précisée à la suite des deux moyennes. ^a : test t, ^b : test U de Mann-Whitney.

	Eté (gC m^{-2})	Hiver (gC m^{-2})	p	An ($\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$)
P	63.6 ± 20.5	35.8 ± 13.6	0.28 ^a	99.4 ± 21.7
P_g	-197.3 ± 29.9	-184.6 ± 13.0	0.86 ^b	-381.9 ± 25.4
R	260.9 ± 39.0	220.4 ± 24.4	0.39 ^a	481.3 ± 38.3
P_g/R	0.8 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.16 ^a	0.8 ± 0.1

Les productions annuelles dissociées en production estivale et hivernale sont présentées dans le tableau 23 pour l'ensemble du récif et par station dans le tableau 24. L'arrière-récif de Trou d'Eau, est, sur l'année, autotrophe avec une production nette égale à $-12.0 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$; il s'oppose à Club Med arrière-récif qui est la station la plus déficitaire ($257.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La production brute la plus faible a également été mesurée dans l'arrière-récif de Trou d'Eau ($-218.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et la plus forte à Grand Trou d'Eau arrière-récif ($-542.7 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). Enfin, les arrière-récifs de Trou d'Eau et Club Med s'opposent, une fois encore, par leur respiration (206.1 contre $784.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, respectivement).

Tableau 24 : Production nette des communautés (P), respiration des communautés (R) et production brute des communautés (P_g) en été, en hiver et pour l'année. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients respiratoire et photosynthétique sont égaux à 1.

		Été (gC m^{-2})	Hiver (gC m^{-2})	An ($\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$)
Trou d'Eau platier	P	41.0	8.3	49.3
	P_g	-149.2	-165.1	-314.3
	R	190.3	173.4	363.7
Planch'Alizé platier	P	-3.3	7.0	3.7
	P_g	-243.1	-174.3	-417.4
	R	239.8	181.3	421.1
Club Med platier	P	53.8	35.1	88.9
	P_g	-160.7	-169.4	-330.1
	R	214.5	204.5	419.0
Grand Trou d'Eau arrière-récif	P	1.8	25.8	27.6
	P_g	-342.9	-199.8	-542.7
	R	344.7	225.6	570.3
Grand Trou d'Eau Platier	P	86.5	46.2	132.7
	P_g	-123.2	-245.8	-369.0
	R	209.8	292.0	501.8
Camp Militaire	P	71.5	116.5	188.0
	P_g	-96.1	-202.4	-298.5
	R	167.6	318.9	486.5
Trou d'Eau arrière-récif*	P	12.8	-24.8	-12.0
	P_g	-109.5	-108.6	-218.1
	R	122.3	83.8	206.1
Planch'Alizé arrière-récif*	P	122.9	36.0	158.9
	P_g	-245.0	-174.3	-419.3
	R	367.9	210.3	578.2
Club Med arrière-récif*	P	185.1	72.1	257.2
	P_g	-306.1	-221.5	-527.6
	R	491.2	293.6	784.8

Les sédiments du récif de La Saline, à l'échelle de l'année, sont soumis à de la dissolution nette, égale à $-186.8 \pm 88.8 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. La dissolution en été est plus faible ($-85.1 \pm 147.1 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$) qu'en hiver ($-101.8 \pm 86.7 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$), cependant cette différence n'est pas significative (test t, $t = 0.10$; $dl = 10$; $p = 0.92$). Le rapport de la production brute à la calcification est égal à 6.3 ± 3.9 sur l'année et il n'y pas de différence significative entre l'été (4.3 ± 2.3) et l'hiver (7.8 ± 5.3 ; test U de Mann-Whitney, $U = 36$; $N = 12$; $p = 0.70$).

Tableau 25 : Calcification nette (G) et rapport de la production brute des communautés (P_g) à la calcification en été, en hiver et pour l'année.

	<i>Eté</i> ($\text{gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$)		<i>Hiver</i> ($\text{gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$)		<i>An</i> ($\text{gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$)	
	G	P_g/G	G	P_g/G	G	P_g/G
<i>Trou d'Eau platier</i>	-9.8	15.3	-5.1	32.4	-14.8	21.2
<i>Planch'Alizé platier</i>	65.0	3.7	-369.1	0.5	-304.1	1.4
<i>Club Med platier</i>	246.0	0.7	-301.9	0.6	-55.9	5.9
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	-790.4	0.4	210.6	-0.9	-579.8	0.9
<i>Grand Trou d'Eau Platier</i>	-50.3	2.4	-19.8	12.4	-70.1	5.3
<i>Camp Militaire</i>	29.0	3.3	-125.7	1.6	-96.7	3.1

Le tableau 25 montre les calcifications nettes par station pour chacune des saisons, ainsi que le rapport de la production brute à la calcification nette. En été, trois stations présentent un bilan en carbonates positif, Camp Militaire, Planch'Alizé platier et Club Med platier avec la valeur maximale ($246.0 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$). À cette saison, la dissolution la plus élevée a été enregistrée dans l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau ($-790.4 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$). En hiver, toutes les stations présentent un bilan négatif en carbonate, avec un maximum à Planch'Alizé platier ($-369.1 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$), excepté Grand Trou d'Eau arrière-récif ($210.6 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2}$). Enfin, la dissolution la plus forte, et le plus fiable rapport P_g/G sur l'année ont été mesurés dans l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau ; et l'inverse dans le platier de Trou d'Eau.

3.4. VARIATION JOURNALIERE DE LA RESPIRATION BENTHIQUE DANS LES SEDIMENTS CORALLIENS

Variation journalière de la respiration benthique dans les sédiments des récifs coralliens (Île de La Réunion, Océan Indien)

Jacques Clavier, Laurent Chauvaud, Pascale Cuet, Clémentine Esbelin, Patrick Frouin, Dorothée Taddei, Gérard Thouzeau

Article soumis à Journal of Experimental Marine Biology and Ecology (2006)

Résumé - Les mesures de flux d'oxygène et de carbone inorganique dissous total (DIC) à l'interface eau-sédiment, obtenues à partir d'enceintes benthiques, ont permis d'évaluer la variation à court terme de la respiration des communautés (CR) dans les sédiments de l'arrière récif de la Réunion (Océan Indien). La CR benthique présentait un cycle journalier entre des concentrations minimales (6h) et maximales (18h) d'oxygène et de DIC avec, respectivement, un rapport de 2.8 et 3.8. La CR moyenne a été observée à midi et minuit. L'évolution des flux pendant les expériences était corrélée positivement à la concentration en oxygène dans l'eau environnante, et non pas à la variation de température pendant les expériences. Sur ces fonds, localisés dans des zones côtières peu profondes et recevant des apports en nutriments, la forte production primaire pendant la journée permet d'accroître l'énergie disponible pour les communautés en place et, en conséquence, stimule la respiration benthique. Dans la zone d'étude, les communautés benthiques sont donc soumises à des conditions environnementales variables sur 24 heures, avec des situations de sursaturation en oxygène la journée, et des conditions d'hypoxie modérées à la fin de la nuit. Une fluctuation de ce type peut être un paramètre conditionnant la composition des communautés présentes.

Mots clés : Dioxyde carbone, récif corallien, métabolisme, oxygène, respiration, sédiments

Diel variation of benthic respiration in a coral reef sediment (Reunion Island, Indian Ocean)

Abstract - Oxygen and total dissolved inorganic carbon (DIC) fluxes at the water-sediment interface were assessed using benthic chambers to assess short-term variation of community respiration (CR) in back reef sediments of Reunion Island (Indian Ocean). Benthic CR showed a clear daily cycle between minimal (6 h) and maximal concentrations (18 h), with an

increase in oxygen and DIC fluxes of 2.8- and 3.8-fold, respectively. Average CR was observed at midday and midnight. The evolution of fluxes was positively related to oxygen concentration in ambient water, but not to temperature evolution during the experiments. In shallow coastal benthic areas with high nutrient inputs, high primary production during the day enhances the energy available for community metabolism and therefore increases benthic respiration. In the studied area, the benthic communities are, therefore, under short-term variable environmental conditions with oxygen supersaturation during the day, and moderate hypoxic conditions at the end of the night. Such fluctuation can be a selective parameter contributing to the exclusion of sensitive species and the adaptation of others.

Key words: carbon dioxide, coral reef, metabolism, oxygen, respiration, sediments

INTRODUCTION

Continental margins are the most active sites of biogeochemical processes in the ocean (Middelburg et al. 2005), and the benthic communities of shallow shelf environment contribute significantly to ecosystem organic matter mineralization and CO₂ fluxes (Borges 2005; Gazeau et al. 2004). In sediment areas, the organic matter supplied by benthic primary production and sedimentation from the water column undergoes intensive consumption by benthic organisms, mostly bacteria (Smith 1973). This metabolic activity generates fluxes of dissolved oxygen, inorganic carbon and nutrients across the water-sediment interface (Berelson et al. 1998; Forja et al. 2004).

Coral reef sediments are mainly composed of biogenic sands originated from coral reef and autochthonous benthic organisms, with terrigenous components near the shore (Chevillon 1996). Even if organic matter produced by the reef can be a significant source of energy (Wild et al. 2004a; Wild et al. 2004c), in situ production by benthic micro- and macroalgal communities is the dominant source of carbon in the shallow parts of tropical lagoons (Heil et al. 2004; Kinsey 1985b). Along barrier reefs, where oligotrophic waters prevail, benthic gross primary production and benthic community respiration (CR) are balanced, indicating potentially autotrophic benthic communities (Boucher et al. 1998). Nevertheless, the magnitude of the respiration increases with terrestrial and/or anthropogenic influences, leading to heterotrophy of sediment communities in less pristine ecosystems (Clavier et Garrigue 1999). Accurate estimations of CR are a prerequisite to understand the functioning of benthic components of coral reefs and other coastal areas (Wenzhofer et al. 2002). CR estimates are often derived from sampling at the seasonal time scale, but unaware of short-term variations, even if respiration might be lower at night than during day time

(Revsbech et Jorgensen 1981; Wenzhöfer et Glud 2004). It is therefore important to determine the short-term variability of CR, to identify the factors controlling benthic metabolism, and to point out the consequences on the structure and the functioning of the coastal ecosystems.

The aim of this study was to measure hourly fluctuations of oxygen consumption and CO₂ release by benthic communities in coral reef sediments to characterize the magnitude of diel variability of benthic metabolism. The results are related to environmental parameters, such as macrofauna activity and oxygen concentration in water.

MATERIAL AND METHODS

Study site

Experiments were carried out at the tropical Reunion Island, Indian Ocean (figure 27). Major coral reefs of the island are restricted to the western and southern coasts. The study site is located on the back reef zone of Saint Gilles-La Saline fringing reef, the most important reef of Reunion Island (9 km long; maximal width 500 m). Situated about 50 m down the beach, the experimental area has a depth varying from 1.0 to 1.5 m, according to tidal level. The sediment is composed of sand scattered with coral fragments, covering limestone. The experiments were conducted in January 2003, during the warm season, when swell-driven exchanges with oceanic waters and related hydrodynamics in the back reef were minimal.

Experimental design

Oxygen and total dissolved inorganic carbon (DIC) fluxes at the water-sediment interface were assessed using benthic chambers made of 0.2 m² cylindrical PVC tubes pushed into the sediment down to the underlying hard ground (ca. 10 cm) and covered with dark acrylic domes (Boucher et Clavier 1990). The total volume varied from 66 to 69 L depending upon the depth of insertion. The enclosed water was homogenized by a recirculating pump adjusted to a fixed flow rate of 2 L min⁻¹, the minimum value to ensure a good mixing of water into the enclosures. Multiparameter probes (YSI 6920) measured oxygen concentration and percentage of saturation, temperature and salinity in the recirculating flow. The recorded values were sampled every second and averaged per minute. At the beginning of the incubations, the absolute oxygen concentrations were verified with Winkler titration to calibrate the probe values. Water samples were collected within the enclosures with 100 mL polyethylene syringes at the beginning and end of incubations to determine silicate concentration, pH and total alkalinity (TA). Outside water was admitted through a tap during sampling to avoid interstitial water release from the sediment.

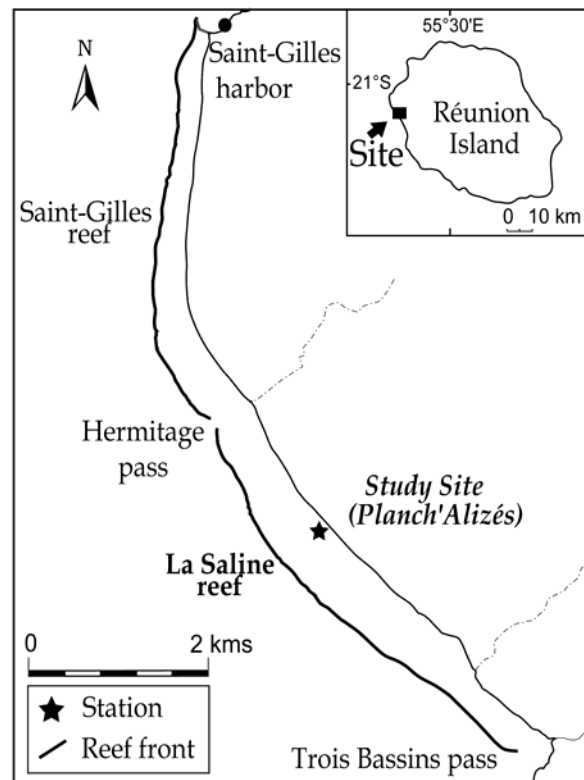


Figure 27 : Location of the sampling station in Reunion Island.

Dark incubations were carried out during 60 min. with three enclosures operated simultaneously, and began at 1:00, 3:30, 6:00, 9:45, 13:30, 17:30, 20:00 and 22:30, each day. The domes were removed for 1.5 h between successive experiments to restore ambient conditions and organic matter exchanges at the water-sediment interface. Water samples were simultaneously collected outside the enclosures at a depth of 0.5 m to follow up the fluctuations of dissolved oxygen in ambient water (Winkler titration). At the daytime, clear domes were used three times for one hour (at 8:30, 12:15 and 16:00) to estimate net benthic primary production. A LI-COR quantum sensor (LI-192SA) was deployed inside one of the clear hemispheres to record the amount of actual photosynthetically active radiation (PAR, 400-700 nm) available for the enclosed photosynthetic organisms. Experiments were conducted on two days (January 21-22 and 24-25) and the enclosures were moved between the two sets of experiments, providing 6 independent respiration values for each sampling hour.

At the end of each set of experiments, six sediment cores (\varnothing 28 mm) were sampled by hand within each enclosure. Three were used to assess total organic matter, porosity, grain size distribution and photosynthetic pigments content in the top centimetre of sediment. The

three additional samples were fixed in Lugol's iodine to identify the major groups of microalgae. The enclosed sediment was then collected down to the underlying hard ground, with an airlift suction sampler with 1 mm square mesh, and preserved in 4 % formalin for macrofauna identification and quantification.

Processing of samples

The pH values were measured potentiometrically on the total hydrogen ion concentration (mol kg SW^{-1}) pH scale, using a Ross combination electrode (Orion 81-03) calibrated against tris/HCl and 2-aminopyridine/HCl buffers in synthetic seawater. Sensitivity in determining the pH was ± 0.002 pH units (Doe 1994). TA was measured potentiometrically at 25°C on 20 mL sub-samples (usually 4 replicates) filtered on Whatman GF/C membranes, using a Radiometer TitrLab 865 titrator (inflection point titration). Mean standard deviation of replicate measurements was less than $\pm 0.003 \text{ mEq.L}^{-1}$. Silicate concentrations were measured in duplicate on samples filtered on Millipore HAWP membranes, using an AutoAnalyseur II (Bran + Luebbe). The total dissolved inorganic carbon concentration (DIC, mmol L^{-1}) was calculated using pH, TA, temperature, salinity, silicate and phosphate concentrations (Lewis et Wallace 1998). We used a phosphate concentration of $0.1 \mu\text{mol kg SW}^{-1}$ corresponding to mean value on La Saline fringing reef (Chazottes et al. 2003). The net photosynthetic production in carbon derives from DIC calculations during incubation adjusted for the surface and the volume of the enclosure. Values were corrected from half the TA variation to take into account the effects of carbonate dissolution and precipitation, as the method appears to be applicable in coral reef systems (Gattuso et al. 1999). We obtained the DIC variation related to community respiration (ΔDIC ; $\text{mmol C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Total community oxygen consumption ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) was computed by linear regression of the 60 mean oxygen concentrations recorded every minute during the incubations.

In the laboratory, photosynthetic pigments were measured on frozen sediment samples, after acetone extraction for 18 h at 5°C. After centrifugation, optical densities of the extracts were assessed on a spectrophotometer at 750 and 665 nm. Total organic matter was determined by weight loss between sediment samples dried at 60°C for 48 h and ignited at 450°C for 4 h. Abundance of benthic microalgae was assessed by counting cells under a phase contrast microscope, after rinsing sediment 4 times with filtered sea water. Results are expressed in number of living cells by sediment dry mass unit (cells g^{-1}). Macrofauna was sorted from the sediments and individuals were identified, counted and weighed. Wet weight was converted into ash free dry weight (Ricciardi et Bourget 1998).

ANOVA's were performed to test temporal homogeneity of oxygen flux and Δ DIC during a day. The least significant difference (LSD) test was used to separate possible sets of homogeneous data (Sokal et Rohlf 1981). Normality of the data (Shapiro and Wilk test) and homogeneity of variances (Bartlett test) were checked prior to analysis. The non parametric Kruskal-Wallis test was used when the data did not fulfil these requirements. Mann & Whitney U-test was then performed to separate homogeneous groups of values.

RESULTS

Environmental parameters

The average water temperature during the experiments was 28.9°C (SD 1.1) and the average salinity was 34.48 (SD 0.14), without significant difference between day and night for both parameters (t tests, $P > 0.05$). Hydrodynamics was very low on the study site, without noticeable surge influence. The chlorophyll a content of sediment did not differ significantly between the enclosures (ANOVA, $P = 0.85$) with an average of 47.38 mg Chl *a* m⁻² (SD 18.07). Microphytobenthos was mainly composed of diatoms, with a mean abundance of 933 cells g⁻¹ (SD 767). The sediment was composed of coarse sand with a mean grain size of 0.41 (Φ scale), a silt content of 4.6 % and a porosity of 44.6 %. The mean percentage of organic matter was 4.32 % (SD 0.32). Macrobenthos biomass was 1.24 g AFDW m⁻² (SD 0.63), with 32 taxa dominated by the Actinarian *Edwardsia* sp., Enteropneusts, and Amphipods.

Evolution of oxygen concentration

The evolution of oxygen concentration in the water column displayed a clear daily cycle (figure 28) with minimal values at 6 AM 3.5-fold lower than maximal concentrations at 6 PM. The minimal concentration corresponded to an oxygen saturation of 45 %. Water was supersaturated with oxygen by the end of the day with formation of bubbles at water saturation over 160 %. Maximal values were therefore an underestimation of the potential oxygen concentration.

Metabolic fluxes

Oxygen consumption under dark condition ranged from 1.51 to 6.50 mmol O₂ m⁻² h⁻¹, with an average of 3.88 mmol O₂ m⁻² h⁻¹ (SD 1.26). Δ DIC ranged from 0.26 to 9.46 mmol C m⁻² h⁻¹, with an average of 3.79 mmol C m⁻² h⁻¹ (SD 2.43). The community respiratory quotient (CRQ= Δ DIC/O₂ consumption) estimated from the whole set of data using mean

geometric regression was 0.94 ($R^2=0.61$) and did not significantly differ from 1 (Z test, $P<0.05$).

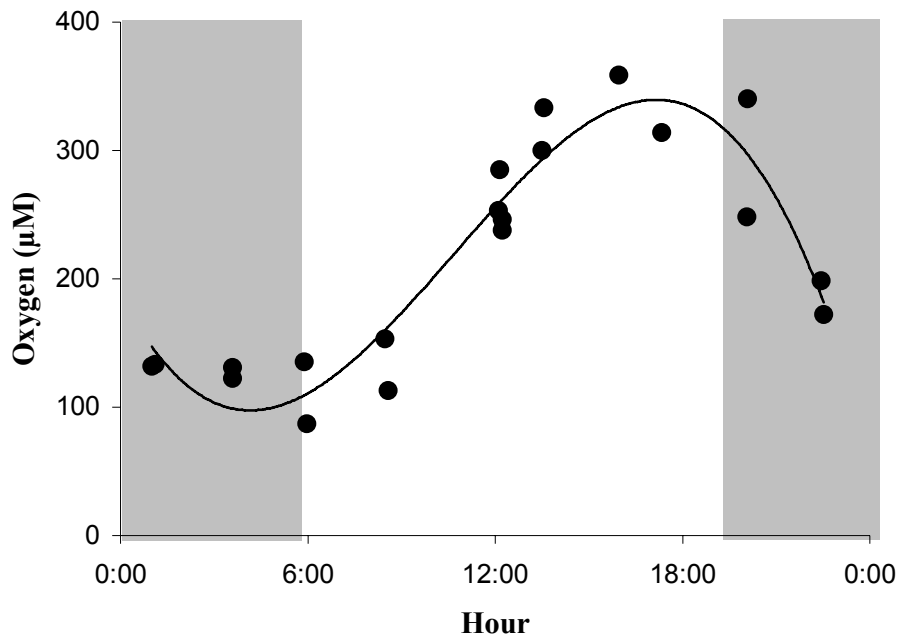


Figure 28: Daily evolution of oxygen concentration in ambient water. Night is indicated by shaded areas.

Community respiration in oxygen (figure 29) varied significantly according to the hour of the day (ANOVA, $P<0.01$). LSD test indicates three groups corresponding to 1) maximum values for incubation beginning at 17:30 and 20:00, 2) minimum values for incubations beginning at 3:30, 6:00 and 9:45, and 3) intermediate fluxes for other hours. The ratio between maximal and minimal oxygen fluxes was 2.8. Similarly, Δ DIC (figure 29) varied significantly between sampling hours (Kruskal-Wallis test, $P<0.01$) and values at 6:00 were significantly lower than those at 17:30 (Mann-Whitney test, $P<0.01$). The ratio between maximal and minimal values was 3.8. These results demonstrate a clear diel cycle with maximal CR by the end of the day and minimum CR by the end of the night, both in oxygen and carbon.

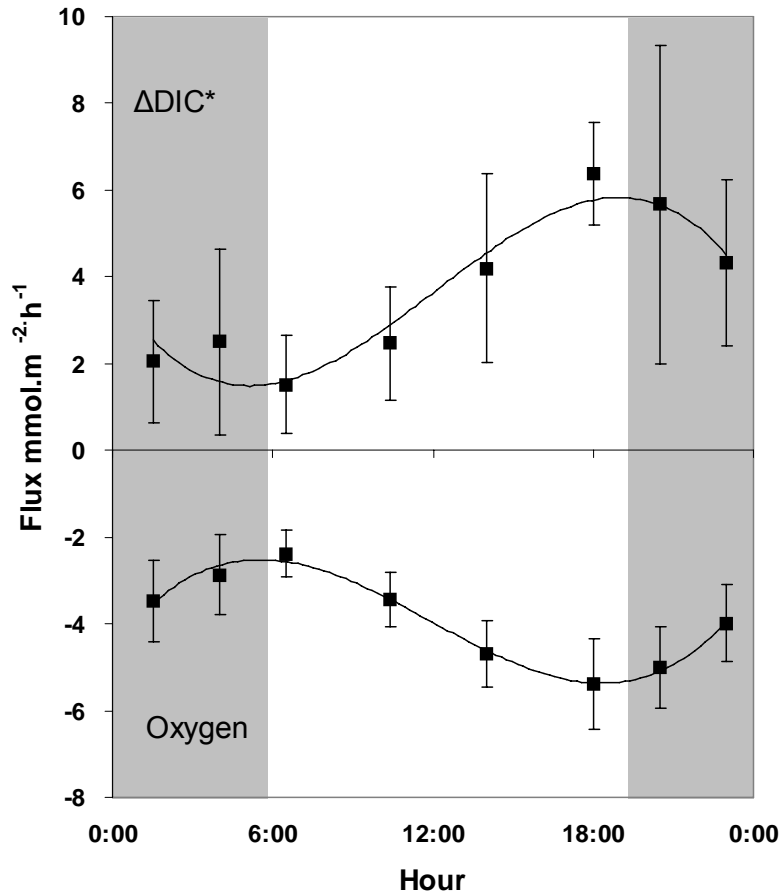


Figure 29 : Daily evolution of community respiration in dissolved inorganic carbon (Δ DIC) and oxygen. Vertical bars correspond to SD. Night is indicated by shaded areas.

Carbon and oxygen fluxes at the water-sediment interface were positively related to oxygen concentration in ambient water at the beginning of the incubations (figure 30), both for oxygen ($R^2=0.91$) and Δ DIC ($R^2=0.89$). There was no correlation between CR and temperature ($R^2=0.10$).

Table 26 : Net dissolved oxygen and DIC fluxes ($\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) and average irradiance in ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), during incubations with clear domes. SD are in parentheses.

<i>Incubation time</i>	<i>Oxygen flux</i>	<i>ΔDIC</i>	<i>Irradiance</i>
8h30 – 9h30	5.22 (3.52)	-4.22 (3.48)	905
12h15 – 13h15	8.91 (3.68)	-7.39 (3.92)	1282
16h – 17h	0.60 (5.21)	0.54 (3.46)	360

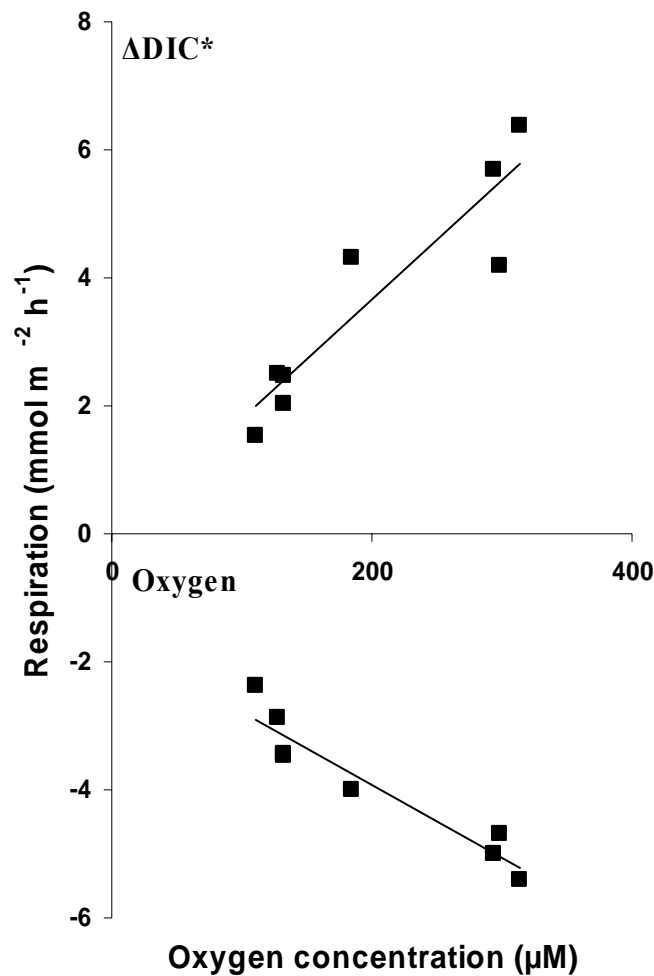


Figure 30: Relationships between respiration and oxygen concentration in ambient water. Lines indicate linear regression between parameters.

During the series of incubations with clear domes, the net mean oxygen and carbon fluxes (table 26) varied markedly over the diel period with maximum fluxes at midday when light intensity was maximal, and near-zero production at 16-17h.

DISCUSSION

The pore-water in sandy sediment can be advected and mixed by hydrodynamic forces driven by waves and bottom currents (Precht et al. 2004; Reimers et al. 2005). The related transport of dissolved substances can greatly exceed molecular diffusion by pressure difference at the water-sediment interface (Huettel et Webster 2001). Under such conditions, benthic chambers can alter solute exchange rates by suppressing the pressure gradients in the top layers of the sediment (Jahnke et al. 2005). Hydrodynamic was very low during our experiments without noticeable surge effects. Consequently, transport processes induced by bottom current–

sediment interactions were slight in intensity. Therefore, the measured fluxes mainly result from diffusive exchanges. Advective fluxes were only related to the currents induced by the recirculating pump which was adjusted to the minimal value allowing reliable records by multiparameter probes. In back reef sediments with high porosity, significant advective fluxes may occur during heavy swell conditions when the area is subject to wave actions and current velocity. Advection promotes respiration processes in the sediments, particularly by forcing oxygen in pore-water (Janssen et al. 2005). Thus, our data have to be regarded as minimal metabolic fluxes at the water-sediment interface.

In the study area, photosynthetic activity generated an increase in oxygen concentration in ambient water until 18:00 with an oxygen concentration close to or over saturation. Conversely, the CR induced low oxygen concentration at night. A similar diel variation in oxygen concentration was observed for tropical seagrass beds in SE-Asia (Gacia et al., 2005). This feature suggests a relative confinement of water, allowing a modulation in oxygen concentration of oceanic water flowing above the reef, with a mean O_2 concentration of $214 \pm 10 \mu\text{M}$ ($103 \pm 3\%$ of oxygen saturation; ECOMAR/ARVAM, unpub.). This situation is similar to metabolism in closed systems, like tidal pool (Little et Kitching 1996). During incubations, the decrease of oxygen concentration inside the benthic chambers was linear, independently of the initial oxygen concentration. This response may be related to diffusive properties (Arega et Lee 2005), but it can also suggest adaptation of the benthic organisms to moderate hypoxic condition (oxygen saturation lower than 30%), without decrease of oxygen uptake.

Net oxygen and DIC fluxes at the water-sediment interface are the consequences of both community primary production and respiration effects. With regards to primary production, macrophytes were absent from the enclosures and plant production originated from microphytobenthic activity. Microphytobenthos was mainly composed of diatom as observed in most coral reef sediments (Heil et al. 2004). The photosynthetic production can also derive from phytoplankton but, in very shallow coastal water, resuspension of microphytobenthos account for the bulk of plant cells in the water column (Guarini et al. 1998). As shown by the three sets of experiments in clear domes, a significant primary production was promoted by the high irradiances reaching the sediment surface in the very shallow back reef. A part of the net primary production is used to increase microphytobenthic biomass, enhancing plant respiration. This process may account for the observed variation in

metabolism. It is however compensated by mortality and emigration after resuspension of algae, not assessed here.

The average CR was high compared to other coastal areas (Forja et al. 2004; Gazeau et al. 2004; Middelburg et al. 2005). CR can be related to microphytobenthos activity, but bacterial metabolism is also considered as a major component of benthic metabolism (Arnosti et Holmer 2003). As macrobenthos biomass was relatively low and cannot account for the observed CR (Boucher et Clavier 1990), we assume that bacteria played an important role in the studied area. Temperature was not correlated to respiration, metabolic substrate availability, characterized by the high organic matter content of the sediment, must be the major determinant for bacterial activity. Benthic diatoms excrete large quantities of extracellular polymeric substances (EPS) composed predominantly of carbohydrate-rich polymers (Underwood et al. 2004). The amount of excreted material by diatoms is enhanced by high irradiance and may reach 75 % of the fixed C (Wolfstein et al. 2002). The availability of such a labile organic matter can account, together with microalgal respiration, for the short-term close coupling we observed between community primary production and CR.

Macrofauna respiration is not a significant direct contributor to benthic metabolism when macrobenthic biomass is low to moderate (Boucher et Clavier 1990; Nakamura 2003), but it is likely to play an indirect role in CR by bioturbation (Ehrenhauss et al. 2004; Wenzhöfer et Glud 2004). Endofauna activity facilitates the penetration of oxygen by sediment mixing (Roy et al. 2005). This is evident for dominant burrowing taxa found in the station. Actinians, mainly represented by *Edwardsia sp.*, are found in sediments up to 5-6cm depth; they reach surface for feeding but retract swiftly in the sediment when stimulated. Amphipod bioturbation activity enhances oxydizing of surface layer (Tuominen et al. 1999). Enteropneusts are also known to rework large volume of sediment (Suchanek et Colin 1986).

Oxygen penetration in the sediment, hence aerobic metabolism, is therefore related to organic input, bioturbation and oxygen concentration in the overlaying water. An increase in oxygen concentration in the water can enhance microbial aerobic activity by expanding the volume of sediment involved in oxygen respiration (Epping et Jorgensen 1996). A stimulation of plant respiration with increasing oxygen concentration has also been established for macroalgae (Dromgoole 1978) and a similar response may be expected for microphytes. Moreover, we used dark enclosures to assess CR and our values may be underestimated during maximum irradiance as plant respiration is light-enhanced (Epping et Jorgensen 1996; Langdon et al. 2003).

Energy budget estimates in sediment communities require information on the balance between carbon input by primary production and fluxes of particulate matter, and carbon output by organism respiration. In coastal environments, these budgets are generally calculated on a daily basis and extrapolated to a seasonal or an annual scale. The results are then used in ecosystem models without regards to the errors resulting from variations over shorter time scales (Grant 1986). Accurate estimates of short-term carbon metabolism fluctuations are therefore of major importance. Primary production varies according to irradiance, and is generally assessed for an hourly basis and added up for the day time. CR, on the other hand, is often regarded as constant and extrapolated for 24-h (Forja et al. 2004; Gazeau et al. 2004). In coastal zones, hourly variations of temperature, irradiance and hydrodynamics stimulate biological rhythms with flexible associated energy fluxes. A constant CR is therefore unlikely to occur at such a time scale. Dubious CR estimates from 24-h extrapolation may lead to misinterpretation of energy status of ecosystems, principally when carbon input is nearly balanced by respiration.

In Reunion, CR showed a clear daily cycle with values at the end of the day (18h) 2.8 and 3.8-fold higher than fluxes at the end of the night (6h) for oxygen and DIC, respectively. Average CR was obtained at midday and midnight. Daily CR would be, therefore, underestimated when calculated from experiments undertaken in the morning and overestimated when derived from measures carried out in the afternoon, or just after sunset.

Temporal variations in dissolved oxygen concentration occur in coastal water (Bensoussan et al. 2004; Odum et al. 1963; Richards 1965; Webster et al. 2002) and they can be an indicator of eutrophication (Viaroli et Christian 2004). Reunion reefs are subjected to increased nutrient input from the land (Naim 1993) mainly through submarine groundwater discharge (Chazottes et al. 2003). In shallow back reef areas where irradiance is high, nutrient supply enhances primary production, with a related increase in water oxygen concentration during the day. Plant matter is then a source of energy available to heterotrophic organisms whose activity promotes the CR, leading to hypoxia at night. Both phenomena result in large fluctuation of water oxygen concentration. Therefore, we suggest that CR variations at the water-sediment interface can be an indicator of eutrophication in areas sheltered from hydrodynamic forces.

The average oxygen saturation in the back reef waters was close to 100% suggesting a global condition of normoxia. However, the benthic communities of the back reef areas are subjected to short-term variable environmental conditions with oxygen supersaturation during the day, and moderate hypoxic conditions at the end of the night. Hypoxia is defined as

occurring when oxygen concentration declines to 60-90 μM (Dauer et al. 1992; Ritter et Montagna 1999), but metabolic activity of benthic organisms can be altered when the percentage of oxygen saturation is below 80 % (Harris et al. 1999). This can be a selective parameter contributing to the exclusion of the more sensitive species (Richmond et al. 2006; Wu 2002) and adaptation of others (Gray et al. 2002; Levin 2003; Nilsson et Ostlund-Nilsson 2004). In area with long water residence time, eutrophication can indirectly influence benthic biodiversity (Diaz 2001; Ritter et Montagna 1999) by inducing short-term hypoxic conditions at the end of the night. The increasing frequency of hypoxic events may be recognized as a driving force determining the evolution of structure and composition of biological communities in Reunion back reef (Cuet et al. 1988; Naim 1993).

Acknowledgements - We are grateful to James E. Cloern for his comments and correction of the English text. We thank Jonathan Flye Sainte-Marie for technical assistance, Pierre Huonnic for determination of diatoms, and Adeline Pouget for estimation of diatom abundance. This study was supported by the French Ministry of Research's Action Concertées Incitatives-Jeunes Chercheurs Program (ACI-PECTEN) and ACI-ECCO (Dynamics of Littoral Microalgal Communities).

4. DISCUSSION

5.1. Statut trophique des sédiments

Les substrats meubles des récifs réunionnais sont, par endroits, peuplés par des macroalgues (Naim 1993; Semple 1997) et des phanérogames marines, mais ils sont essentiellement composés de sédiments accompagnés de débris coralliens et dépourvus de ces macrovégétaux. Dans ces zones, le microphytobenthos, souvent dominé par les diatomées benthiques (Suzumura et al. 2002; Uthicke et Klumpp 1997), constitue le principal producteur primaire. La chlorophylle *a* est un bon indicateur de sa biomasse (Alongi 1989c; Mitbavkar et Anil 2002). Les teneurs (présentées au [chapitre 1](#)), mesurées lors de l'étude des flux à l'interface eau-sédiment, sont égales à $33.74 \pm 25.23 \text{ mg m}^{-2}$. Bien que la biomasse des producteurs primaires soit modérée, la production brute des sédiments du récif, $-78 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, est assez élevée et en accord avec les valeurs classiquement rapportées dans la littérature (Boucher et Clavier 1990; Boucher et al. 1998; Kinsey 1985b; Payri 2000; Uthicke et Klumpp 1998). Dans les sédiments de Lizard Island (Grand Barrière), la production brute varie de $-6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en hiver à $-29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ en été (Moriarty et al. 1985). Charpy-Roubaud,

(1988) a calculé, à une profondeur de 5 m, une production de l'ordre de $-39 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ dans les sédiments d'atoll.

À l'échelle du récif, la demande énergétique des hétérotrophes dans les sédiments ($R = 110 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) est supérieure à ce que les producteurs primaires fournissent. La production nette, déficitaire est égale à $32 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, ce qui est du même ordre de grandeur que celles rapportées par Kinsey (1985b) dans les fonds sableux du récif de Myrmidon et dans sa synthèse (Kinsey 1985a) regroupant les résultats de nombreux travaux portant sur le métabolisme de l'écosystème récifal. Le rapport de la production brute à la respiration est un bon indice pour estimer le statut trophique du système étudié (Eyre et Ferguson 2002). Quelle que soit la saison, le compartiment sédimentaire du récif de La Saline est hétérotrophe, avec un rapport P_g/R égal à 0.8 (moyenne annuelle). Même si certains auteurs ont pu établir une production excédentaire de matière organique dans les sédiments (Boucher et al. 1998; Charpy-Roubaud 1988; Suzumura et al. 2002), ils sont depuis longtemps reconnus pour représenter le compartiment puits de l'écosystème récifal (Clavier et Garrigue 1999; Hatcher 1990; Kinsey 1985b; Yap et al. 1994; Yates et Halley 2003) alimenté par les platiers qui présentent, très souvent, une production nette excédentaire (Gattuso et al. 1998; Hatcher 1990; Hatcher 1997; Yap et al. 1994) ou par le milieu terrestre (Clavier et Garrigue 1999; Yates et Halley 2003). Le cas du lagon de Nouvelle Calédonie illustre parfaitement l'impact des apports terrestres sur le fonctionnement des sédiments : le rapport P_g/R supérieur à 1 dans la zone récifale proche de la barrière, devient inférieur à l'unité dans le lagon, en zone côtière (Clavier et Garrigue 1999). À la Réunion, avec une urbanisation croissante et une population concentrée sur la frange littorale (Conand 2002a), les apports d'origine terrestre ne sont pas à exclure. Cependant, les faibles teneurs en carbone total ($100 \mu\text{g L}^{-1}$) et azote particuliers ($7.84 \mu\text{g L}^{-1}$) mesurées dans la colonne d'eau, et leur absence de variation entre l'été, saison des pluies, et l'hiver (chapitre 1) indiquent une influence terrestre limitée. La matière qui alimente les sédiments est probablement produite à proximité des zones d'étude, comme en témoigne le rapport C_{org}/N des sédiments. De l'ordre de 6 dans les deux premiers centimètres des sédiments (chapitre 1), il est inférieur au rapport généralement mesuré dans cette catégorie de substrat (Tyson 1995). Cela suggère que le matériel organique présent est fortement labile. Les développements de macroalgues et de cyanophycées, (Naim 1993; Semple 1997), ou l'injection de fèces d'herbivore, tel que les poissons *Stegastes nigricans* ou l'oursin *Tripneustes gratilla* (Lison De Loma 2000), sont autant de sources qui peuvent alimenter et enrichir les zones de sédiments et ainsi entretenir leur hétérotrophie. Les

scléactiniaires constituent également un compartiment source important, en raison d'une production abondante de mucus facilement exportable (de 10 à 117 mgC m⁻² h⁻¹ pour *Acropora millepora*, Wild et al. 2005a). Avec un rapport C_{org}/N de l'ordre de 8 à 14, ce matériel organique, une fois sédimenté, est responsable de l'augmentation des flux de carbone et d'oxygène, ce qui témoigne d'une dégradation active, dans les substrats meubles, par les organismes benthiques (Wild et al. 2004b).

Variation spatio-temporelle des flux de carbone à l'interface eau-sédiment

- Variation temporelle

Classiquement, la production brute suit une variation saisonnière (Clavier et Garrigue 1999; Hatcher 1990; Johnstone et al. 1990; Uthicke et Klumpp 1998) en réponse à une augmentation des températures et de l'intensité de l'énergie lumineuse (Littler et Arnold 1980; Littler et al. 1979). Ce constat n'est cependant pas généralisable à l'ensemble des milieux coralliens. Par exemple, Atkinson et Grigg (1984) n'ont pas discerné de variation saisonnière de la production des sédiments, dans le lagon de French Frigate Shoals (Hawaii). Dans les Philippines, les variations de la production des sédiments ne sont pas liées à la saison mais à la fluctuation des apports en éléments nutritifs (Yap et al. 1994). À l'échelle du récif de La Saline, même si les courbes *pI* diffèrent significativement entre les deux saisons, les productions et respirations journalières, ainsi que les respirations mesurées *in situ* ne sont pas différentes entre l'été et l'hiver. Imperceptibles à l'échelle de l'écosystème, des variations temporelles sont toutefois visibles à l'échelle de la station pour les *P* (sauf dans l'arrière-récif de Trou d'Eau et dans le platier de Club Med) et pour quelques valeurs de respirations mesurées *in situ*. Cependant, ces variations ne vont pas toutes dans le même sens, c'est-à-dire une augmentation des valeurs en été. C'est, par exemple, le cas à Camp Militaire qui présente en hiver une production nette plus forte qu'en été, alors que l'inverse a été mesuré à Club Med arrière-récif (figure 31). Par conséquent, malgré un métabolisme relativement stable à l'échelle globale, si certaines stations montrent des fluctuations temporelles, elles sont très probablement dues à des facteurs dont l'échelle de variation est inférieure à la saison. Ainsi, le métabolisme semble moins contrôlé par des facteurs tels que la température et répond plus rapidement à des modifications environnementales à court terme (intensité et direction de la houle ...).

- Variation spatiale et importance de la courantologie

Tenant compte des ces variations temporelles à l'échelle de la station, une analyse par saison a été entreprise. Pour chacune d'entre elles, les productions nettes, brutes et les respirations journalières montrent des différences dans l'espace.

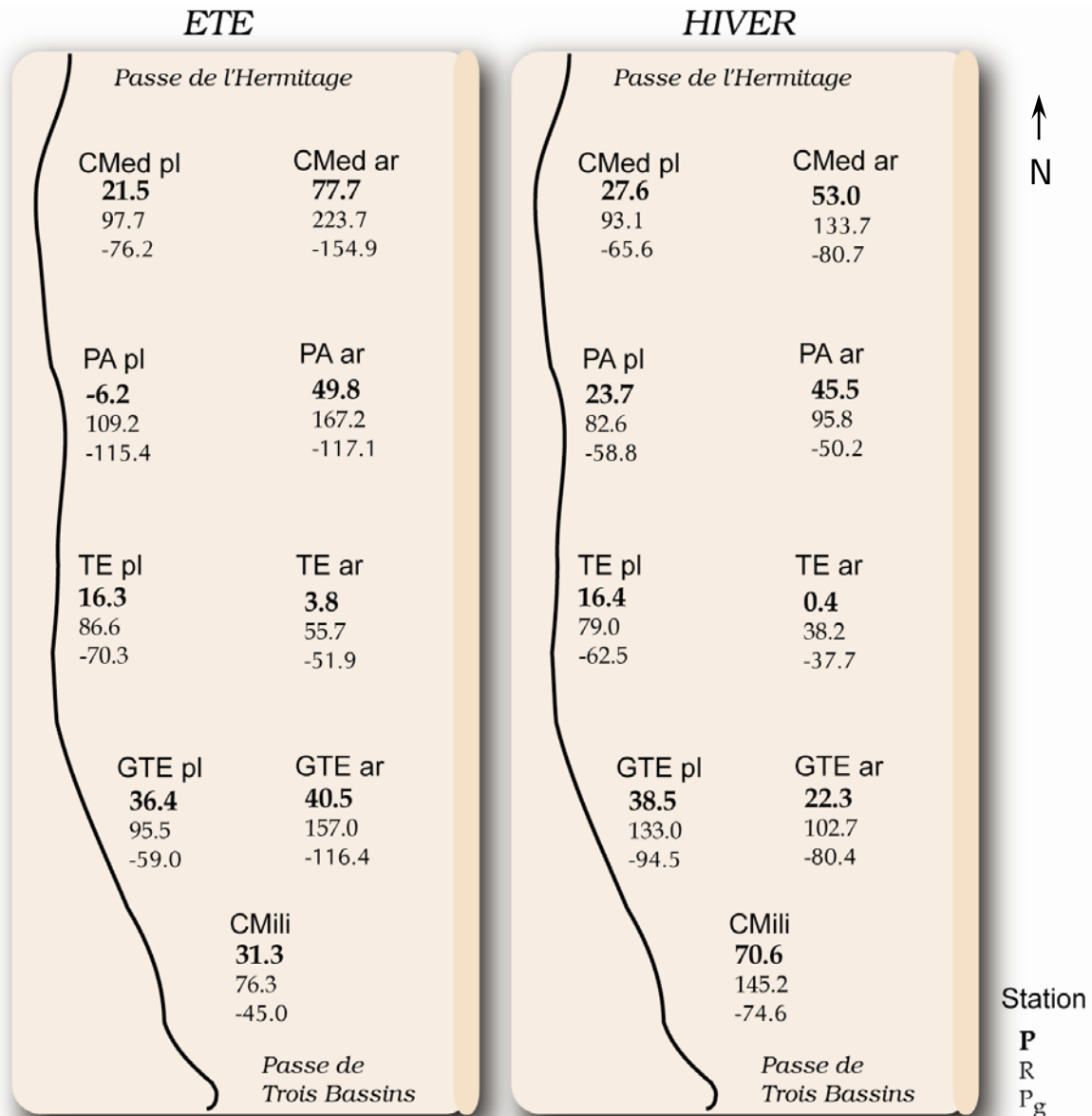


Figure 31 : Répartition spatio-temporelle des productions nettes (P), brutes (P_g) et des respirations (R) journalières des sédiments en $\text{mmol m}^{-2} \text{j}^{-1}$ dans le récif de La Saline.

En été, les productions et les respirations les plus importantes ont été mesurées dans les arrière-récifs, sauf à Trou d'Eau (figure 31). En arrière-récif, elles se distribuent dans l'espace selon un gradient croissant allant de Trou d'Eau vers Club Med. Par opposition, les

productions et les respirations les plus faibles ont été enregistrées sur la radiale de Trou d'Eau. Cette organisation, entre les valeurs les plus fortes et les plus faibles, coïncide avec la courantologie récifale (Cuet 1989). En effet, l'eau océanique pénètre à l'intérieur du récif préférentiellement dans la zone du platier de Trou d'Eau et transite jusque dans l'arrière-récif. Cette masse d'eau, se sépare ensuite en deux unités, l'une se déplaçant vers le nord et l'autre vers le sud. Au cours de leur transit, ces eaux vont progressivement se charger en matériel particulaire et dissous comme cela a été évoqué au [chapitre 1](#). Par ailleurs, la relation entre le p_{max} des sédiments et la teneur en chlorophylle a dans la colonne d'eau (figure 25) met également en évidence, malgré l'hétérotrophie du milieu, que les sédiments représentent une source de matériel exportable par la colonne d'eau. En conséquence, les productions et les respirations sont accrues dans les arrière-récifs de Club Med et de Planch'Alizé localisées en fin de parcours. De plus, les résurgences d'eaux douces (Cuet et al. 1988) qui percolent dans l'arrière-récif de Planch'Alizée apportent des éléments nutritifs dissous comme les nitrates+nitrites et le silicium ([chapitre 1](#), Cuet 1989) qui vont stimuler la production primaire (Clavier et al. 2005; Dizon et Yap 1999; Umezawa et al. 2002) et donc la production de matière. En plus de recevoir des eaux récifales en provenance de Trou d'Eau, l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau est également soumis à la décharge de la nappe phréatique ([chapitre 1](#)). Les productions et la respiration y sont similaires à celles mesurées à Planch'Alizé arrière-récif. Une partie des eaux présentes dans l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau est évacuée par le déversoir localisé dans son platier (station dégradée) et une autre partie est évacuée par la passe de Trois Bassins (sud du récif). Les stations de Grand Trou d'Eau platier et de Camp Militaire aux productions nettes intermédiaires entre les arrière-récifs et les platiers sont probablement le reflet de cette courantologie. Les productions et les respirations ne sont pas aussi élevées qu'à Club Med arrière-récif, équivalent de Camp Militaire dans la partie nord du récif, en raison : (1) de l'étroitesse de la zone bioconstruite et par conséquent de la prédominance de l'influence océanique et (2) d'un parcours plus bref des eaux dans la partie sud du récif.

En hiver, l'hétérotrophie est généralement supérieure en arrière-récif, comme cela est le cas en été. Dans cette zone, on retrouve le gradient croissant de productions et de respirations entre Trou d'Eau et Club Med. Ce gradient est également présent entre Trou d'Eau arrière-récif et Camp Militaire (cette station montre, à cette saison, des productions et des respirations similaires à Club Med arrière-récif). Le platier de Grand Trou d'Eau se

caractérisé par des productions et respirations équivalentes à celles des arrière-récifs, ce qui confirme la présence de déversoirs actifs dans cette zone.

En conclusion, la variabilité spatiale du métabolisme dans les sédiments, en été comme en hiver, apparaît être contrôlée : (1) par la courantologie du récif qui conditionne les apports de matière et d'éléments nutritifs nécessaires aux communautés en place, entretenant ainsi l'hétérotrophie du milieu, (2) par des apports d'éléments nutritifs d'origine terrestre (résurgences d'eau douce) qui stimulent localement la production brute.

- Cas particulier et importance de l'hydrodynamisme

Sur l'ensemble de la zone d'étude, deux stations présentent des comportements particuliers : Planch'Alizé platier est autotrophe en été, et le métabolisme de Camp Militaire est accru en hiver.

Le statut d'autotrophie à Planch'Alizé est paradoxal car ce platier se définit comme un des plus dégradés (Mioche et Cuet 1999; Naim 1993), et présente un rapport P_g/R global (benthos et colonne d'eau) inférieur à l'unité (Mioche 1998). Ce paradoxe entre le métabolisme des sédiments et le caractère dégradé de cette station trouve, en partie, son explication dans le facteur hydrodynamique. La présence d'un déversoir emprunté par les eaux de l'arrière-récif pour rejoindre le milieu océanique et les teneurs en particules fines, les plus faibles des sédiments du récif, témoignent d'un courant localement important. Ainsi, les sédiments y seraient constamment remaniés impactant négativement les microorganismes en place (Moreno et Niell 2004), ce qui se traduit à Planch'Alizé par de faibles teneurs en chlorophylle *a* et, plus particulièrement, en matière organique par rapport aux autres stations ([chapitre 1](#)). La forte P_g , équivalente à celle des arrière-récifs, s'explique vraisemblablement par un apport en éléments nutritifs issu de la nitrification, qui a lieu entre l'arrière-récif et le platier (Mioche et Cuet 1999). Sa valeur, supérieure à R , serait certainement liée à la technique de mesure, les enceintes benthiques, qui ne permet pas de prendre en compte le facteur hydrodynamique (même si un courant permanent y est maintenu). Ainsi dans de telles conditions, nous avons pu déceler le potentiel élevé de production de cette station qui, en réalité, ne serait pas forcément responsable d'un état d'autotrophie, puisque dans des conditions normales, la biomasse phytobenthique est vraisemblablement remise en suspension et évacuée. Un biais dans la mesure ou un positionnement des enceintes en marge du déversoir sont également possibles, cependant l'hypothèse proposée est renforcée par une valeur de production nette faible ($-6.19 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) qui témoigne d'un statut d'autotrophie

très relatif. En hiver, cette station bascule dans un état d'hétérotrophie, avec une chute importante de la production brute par rapport à l'été. Cette diminution pourrait être une simple réponse à l'absence de nitrification en hiver comme l'a démontré Mioche (1998).

L'hydrodynamisme permet également d'expliquer les productions et la respiration moins importantes mesurées à Camp Militaire en été. À cette saison, lors des deux jours d'échantillonnage, nous avons pu observer des conditions hydrodynamiques plus intenses que la normale, avec un brassage des sédiments relativement conséquent. De plus, la direction moyenne du vent, de 320° (données Météo France) était exceptionnelle par rapport à la normale (192°). En hiver, les vents étaient orientés à 230°. La houle, aurait donc atteint le récif préférentiellement par le nord en été, ce qui souligne les conditions particulières d'échantillonnage qui seraient peut être responsables des productions estivales plus faibles. Par ailleurs, les fortes productions et respirations en hiver pourraient être également induites par des résurgences d'eaux douces. Sans avoir pu en déceler la présence lors de la caractérisation physicochimique des eaux récifales ([chapitre 1](#)), nous avons pu observer des écoulements d'eaux douces en bas de plage. Le caractère saisonnier ou la répartition hétérogène de ces écoulements auraient également pu biaiser notre échantillonnage.

Estimation de la respiration journalière

La respiration moyenne mesurée dans les sédiments du récif de La Saline, de l'ordre de 109.6 mmolC m⁻² j⁻¹, est assez élevée (Boucher et al. 1994a; Boucher et al. 1998) mais toutefois proche des valeurs rapportées par Kinsey (1985a). L'essentiel des travaux portant sur l'estimation des productions nettes dans les sédiments (Atkinson et Grigg 1984; Forja et al. 2004; Gazeau et al. 2004) ou pour l'ensemble de l'écosystème récifal (Yates et Halley 2003) considère la respiration horaire, mesurée généralement en début de nuit, comme constante sur 24 heures. La fluctuation journalière de la respiration a été démontrée dans les sédiments de La Saline ([paragraphe 3.4](#) de ce chapitre). Les causes de cette variabilité sont multiples et rappelées ici de façon synthétique. Au cours de la journée, l'évolution de la lumière influence à la fois la production primaire et la respiration des autotrophes (Langdon et al. 2003). L'activité des hétérotrophes accroît également les flux de carbone en réponse à l'augmentation : (1) de la biomasse des producteurs primaires, et par conséquent de leur produit d'excrétion telles que les exopolysaccharides (EPS, Hoskins et al. 2003; EPS, Underwood et al. 2004), qu'ils consomment ; (2) des apports de matière organique, tels que le mucus sécrété par le coraux, en quantité plus importante la nuit (Crossland 1987). Enfin,

l'augmentation des teneurs en oxygène accroît probablement sa pénétration par diffusion, plus en profondeur, dans les sédiments et stimule d'autant le métabolisme aérobie (Epping et Jorgensen 1996; Revsbech et Jorgensen 1981).

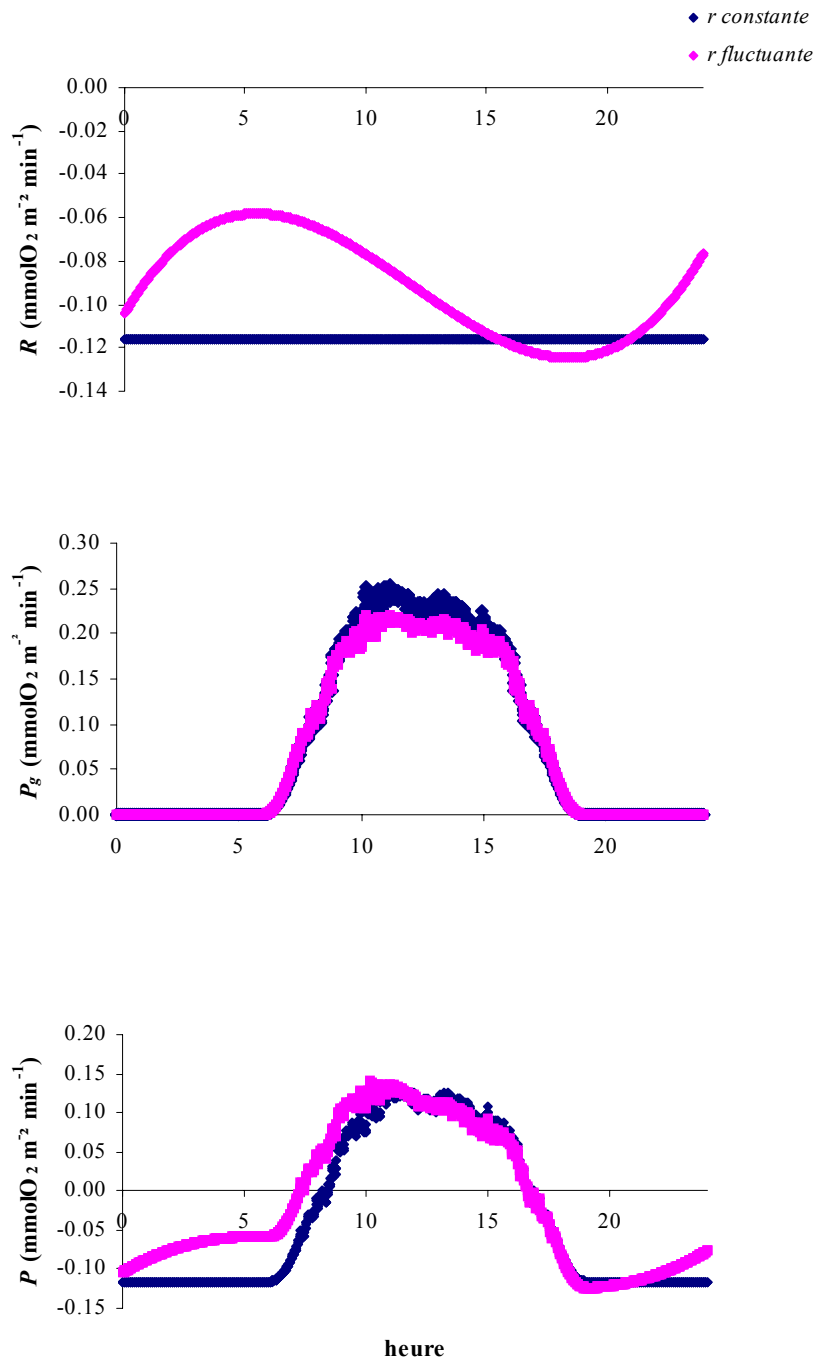


Figure 32 : Comparaison des courbes journalières de productions brute et nette en fonction de l'évolution de la respiration sur 24 h, arrière-récif de Planch'Alizé en été.

Nous avons pu montrer que la respiration présente un cycle journalier, avec rapport atteignant 3.8 pour le carbone, et 2.8 pour l'oxygène, entre les flux maximum, à 18 h, et les flux minimum, à 6 h. Ainsi, considérer la respiration constante sur 24 h à partir de l'extrapolation d'un flux mesuré en début de nuit revient donc à surestimer la respiration et donc à sous estimer la production brute. Disposant des mesures effectuées dans l'arrière-récif de Planch'Alizé (flux à la lumière et à l'obscurité) en été, une comparaison des valeurs des productions et de la respiration journalières tenant compte de l'évolution de la respiration horaire sur 24 h, a été réalisée avec les résultats précédemment présentés (respiration horaire constante). À partir de la respiration mesurée entre 20 h et 21 h (flux d'oxygène), nous avons construit une courbe d'évolution de la respiration en fonction du temps (figure 32) basée sur celle proposée dans le [paragraphe 3.4](#) (figure 29). Les productions brutes ont été déduites des productions nettes mesurées *in situ* et des valeurs de respiration issues de la courbe (figure 32). Ainsi, une courbe production brute - irradiance a été construite à partir du modèle exponentiel ($p_g = p_{max} (1 - \exp(-I/I_K))$) et de la lumière moyenne mesurée à l'interface eau-sédiment (tableau 27). Le coefficient de corrélation atteint 0.88.

Tableau 27 : Valeurs moyennes (\pm erreur type) des paramètres p_{max} (production brute maximale des communautés en $\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$), I_K (irradiance optimale $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la courbe production brute - irradiance ($p_g = p_{max} (1 - \exp(-I/I_K))$) tenant compte de la fluctuation de la respiration sur 24 h. Comparaison de productions nettes (P), brute (P_g) et des respirations (R) journalières des communautés en $\text{mmolO}_2 \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$. Exemple des flux en oxygène mesurés en été à Planch'Alizé arrière-récif.

	p_{max}	I_K	r^2	P	P_g	R	Pb/R
<i>r constante</i>	-	-	-	-49.77	117.75	-167.52	0.70
<i>r fluctuante</i>	13.83 ± 1.33	487.2 ± 120.6	0.88	-20.29	111.18	-131.47	0.85

Enfin, les respiration et production brute journalières ont été intégrées sur 24 h, la production nette étant égale à la somme des deux. Avec cette méthode de calcul, qui tient compte de la fluctuation de la respiration sur 24 h, la respiration journalière diminue de 22 % et la production brute de 6 %, induisant une production nette moins déficitaire qui est donc plus proche de l'état d'équilibre même si le statut d'hétérotrophie est conservé. Toutefois cette méthode de calcul a ses limites. Elle porte tout d'abord sur l'évolution de la respiration sur 24 h où les valeurs des concentrations présentent un décalage entre minuit et 23h59 (figure 32). Cela témoigne d'une variabilité dans l'évolution qui ne permet pas, pour l'instant, d'établir un cycle journalier précis de la respiration. Par ailleurs, la valeur de respiration mesurée entre 20 h et 21 h, lors de l'étude spécifique de la variation de la respiration, est plus

faible que celle qui a été mesurée lors de l'étude de la variabilité spatio-temporelle des flux à l'interface eau-sédiment dans l'arrière-récif de Planch'Alizé. Cela implique que durant les deux études les conditions étaient probablement différentes et que l'évolution de la respiration proposée ici n'est pas forcément transposable à d'autres conditions. Lors de chaque échantillonnage, il serait alors préférable de mesurer, en parallèle, l'évolution de la respiration et les flux à la lumière en multipliant le nombre d'enceintes benthiques. Ce travail présente des limites mais il reste néanmoins original par la prise en compte d'un phénomène biologique systématiquement écarté dans les études de productivité.

L'arrière-récif de Planch'Alizé est une station particulière, en raison de sa forte productivité et des apports d'éléments nutritifs par les résurgences d'eau douce. Il se définit comme un milieu à tendance eutrophe, dans certaines conditions, où l'ampleur de la fluctuation de l'oxygène au cours d'une journée est assez exceptionnelle par rapport aux autres stations du récif (Cuet com. pers). Aussi, était-il délicat d'appliquer la méthode de calcul présentée ci-dessus à l'ensemble des données recueillies lors de l'échantillonnage spatio-temporel.

Calcification

Les sédiments du récif de La Saline sont soumis principalement à la dissolution ($-0.89 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), même si la précipitation du carbonate de calcium est parfois observée pendant la journée. Boucher et al. (1998) ont estimé la contribution des sédiments à la calcification du récif barrière de Tiahura (Moorea, Polynésie Française), et ont également mesuré un flux positif la journée et négatif la nuit qui résulte en une dissolution nette sur 24 h de l'ordre de $-0.24 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. À la Réunion, Conand et al. (1997) ont observé, en été, dans l'arrière-récif de Trou d'Eau, une dissolution nette équivalente à $-9 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Enfin, une étude plus récente (Yates et Halley 2006) fait état d'une précipitation nette, mais faible ($0.11 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) dans le parc national de la Baie de Biscayne en Floride et d'une dissolution nette dans le récif pollué de South Molokai en Hawaii ($-0.31 \text{ gCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

La méthode d'anomalie d'alcalinité (Gattuso et al. 1999; Smith et Kinsey 1978) a été utilisée pour déterminer les flux de carbone liés à l'activité biologique et par conséquent, la calcification qui correspond à la moitié du flux d'alcalinité. Le principe de cette méthode repose sur l'hypothèse que seuls les phénomènes de précipitation et de dissolution des carbonates affectent le flux d'alcalinité. Cependant, d'autres phénomènes peuvent modifier ces flux tels que la nitrification et la sulfato-réduction (Kinsey 1978a; Kristensen et al. 1991) :

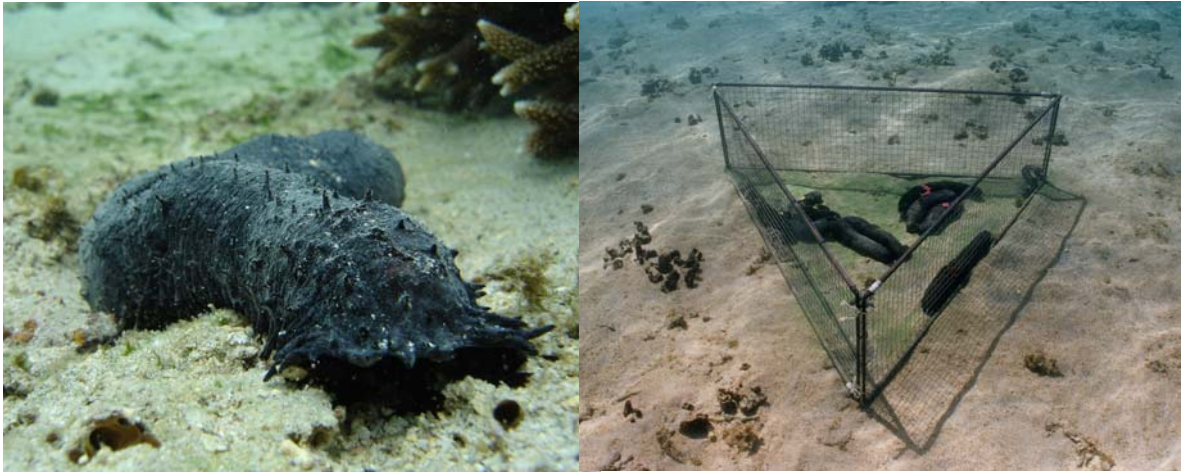
la production d'une mole de NO_3 et de H_2S fait, respectivement, baisser et augmenter l'alcalinité de 2 eq. Toutefois, cette méthode reste une référence en récif corallien (Gattuso et al. 1999), même si elle a été contestée (Chisholm et Barnes 1998). L'application de l'anomalie d'alcalinité pour estimer les flux de carbone et de carbonate est plus délicate dans les sédiments, où le métabolisme lié au soufre et à l'azote ne sont pas toujours négligeables (Kinsey 1978a). Durant notre étude, les flux d'éléments nutritifs n'ont pas été quantifiés, aussi, il n'est pas encore possible d'évaluer l'importance de ces processus pour les sédiments du récif de La Saline. Cependant, Mioche et Cuet (1999) ont réalisé des mesures de métabolisme global et ont démontré que la nitrification était négligeable dans trois des quatre stations qu'elles ont étudiées, indiquant une influence probablement limitée de ce processus dans les sédiments. Seul le platier de Planch'Alizé, aux propriétés particulières et qui n'est pas représentatif de l'ensemble du récif, présente un flux positif de nitrates, en été et en saison intermédiaire. Différents auteurs rapportent des productions de nitrates très faibles voire insignifiantes dans les sédiments de récifs coralliens (Boucher et Clavier 1990; Johnstone et al. 1989). La sulfato-réduction, au contraire, peut modifier les flux d'alcalinité de façon significative, surtout lorsque les flux de carbonate de calcium sont faibles (Kinsey 1978a). En effet, la matière organique non oxydée par l'oxygène en surface peut être minéralisée en profondeur par les bactéries sulfato-réductrices (Charpy-Roubaud et al. 1996; Holmer et al. 2001). Même si cette méthode, sans y inclure l'estimation systématique des processus de nitrification et de sulfato-réduction, présente un certain degré d'incertitude, elle est actuellement employée pour les sédiments de récifs coralliens (Atkinson et Grigg 1984; Boucher et al. 1998; Yates et Halley 2003; Yates et Halley 2006). De plus, elle paraît bien adaptée dans le récif de La Saline. D'une part, nous avons pu observer un phénomène de précipitation la journée et de dissolution surtout la nuit. Ainsi, les organismes tels que les foraminifères, qui peuvent représenter jusqu'à 12 % de la masse du sédiment de La Saline (Montaggioni 1981), ou les algues calcaires (Payri 2000) sont capables, au même titre que les scléactiniaires (Al-Horani et al. 2003), de précipiter le carbonate de calcium en présence d'énergie lumineuse. La nuit, la dissolution pourrait être simplement due à une acidification du milieu, directement liée à la production de dioxyde de carbone généré par la dégradation de la matière organique (Alongi et al. 2006) ou encore à la bioérosion (Chazottes et al. 2002; Conand et al. 1997). D'autre part, la comparaison des courbes pI établies à partir des flux de carbone inorganique total était de moins bonne qualité que celles intégrant la calcification. Par exemple, à Planch'Alizé platier, en hiver, le r^2 n'est que de 0.65 contre 0.90 lorsque la moitié du flux d'alcalinité est retranché du flux de carbone inorganique total.

Conclusion

En conclusion, nous avons pu établir le statut d'hétérotrophie pour l'ensemble des sédiments du récif de La Saline, avec, à une échelle globale, une absence de variabilité saisonnière. À une échelle plus fine, les fortes variabilités spatiales, et dans une moindre mesure, les variabilités temporelles, témoignent de l'hétérogénéité du milieu, ce qui nous amènent à considérer comme d'autres auteurs (Chazottes et al. 2002; Conand 2002a; Cuet 1989; Cuet et al. 1988; Lison De Loma 2000; Mioche 1998) le récif de La Saline comme une mosaïque de systèmes au fonctionnement très contrasté. Le statut d'hétérotrophie n'est pas fortement lié à l'influence terrigène et reflète essentiellement la courantologie récifale. Enfin, ce travail a permis d'apporter des éléments de discussion sur l'application, parfois délicate, des méthodes employées pour estimer le métabolisme et la calcification en récif corallien et plus spécifiquement dans les sédiments.

CHAPITRE 3

FLUX DE MATIÈRE DANS LES SÉDIMENTS



Photographies : J Flye

« Détail de *Holothuria leucospilota* lors de l'ingestion de luminophores »

1. INTRODUCTION

Lieu de stockage, de transformation et de production, le compartiment sédimentaire joue un rôle important dans le cycle de la matière et de l'énergie (Alongi et al. 2006) où la composante biologique occupe une place centrale. La matière organique peut être produite sur place (Boucher et al. 1998) et / ou importée (Clavier et Garrigue 1999). Elle est ensuite consommée par les hétérotrophes et son évolution sera liée au réseau trophique. La faune benthique, dans les sédiments, est classiquement composée de microzoobenthos (Ducklow 1990; Hansen et al. 1987), de meiofaune, de macrofaune (Frouin et Hutchings 2001; Moriarty et al. 1985) et de mégafaune (Conand et al. 2003).

Les connaissances sur les biocénoses sédimentaires des récifs de la Réunion sont rares, hormis quelques travaux portant sur la structure des communautés et la reproduction des holothuries (Conand 1996; Conand 2004; Conand et Mangion 2002). Une seule étude a été menée sur la structure des communautés de macrofaune (Mondon 2001). Les résultats initiaux issus de ces travaux ont constitué une base de réflexion utile pour la mise en place de notre recherche. Nous avons choisi d'étudier plus particulièrement la macrofaune et les holothuries de la mégafaune.

La structure des communautés de la macrofaune et plus généralement du réseau trophique benthique des récifs coralliens sont encore mal connues, surtout lorsque l'on se réfère aux connaissances sur les milieux tempérés (Alongi 1989b; Alongi 1989c). Cependant, différents auteurs se sont intéressés à détailler ces communautés et rapportent généralement qu'elles sont riches et abondantes (Alongi 1989c; Chardy et al. 1988; Chardy et Clavier 1988; Frouin 1996; Frouin 2000; Riddle et al. 1990). La macrofaune présente en outre l'avantage de pouvoir être utilisée pour traduire les états de perturbation de l'écosystème marin (Frouin 2000). Les polychètes de la famille de capitellidés constituent, par exemple, de bons indicateurs d'enrichissement en matière organique (Frouin 1996; Pearson et Rosenberg 1978). Cette particularité présente un avantage certain dans la problématique de cette thèse dont un des volets porte sur les réponses à l'enrichissement nutritif du milieu récifal. Les communautés de macrofaune seront ainsi abordées au travers des paramètres classiquement étudiés (Diaz 1992; Pearson et Rosenberg 1978) : la richesse taxinomique (la richesse spécifique n'étant pas toujours accessible), la diversité (calcul d'indice), la biomasse, la densité et le groupe trophique.

Les holothuries de l'ordre des Aspidochirotidés sont des organismes fréquemment rencontrés dans les récifs coralliens (Conand 1989; Conand et Mangion 2002; Yamanouti 1939). La majorité d'entre elles vivent à la surface du sédiment, rares sont celles qui s'enfouissent complètement (Massin 1982a), et se nourrissent en ingérant de grandes quantités de sable pour en extraire le contenu organique : diatomées, bactéries et détritiques (Moriarty 1982; Uthicke 1999; Yingst 1976). Ainsi, ces échinodermes, psammivores, présentent une activité de nutrition susceptible d'affecter profondément le devenir de la matière organique dans les substrats meubles. La nutrition des holothuries peut être envisagée sous deux angles complémentaires. D'une part, le 'brouillage', c'est-à-dire le prélèvement de matière organique pour en extraire l'énergie nécessaire (Hammond 1983; Uthicke 1999; Webb et al. 1977), va avoir des conséquences sur les flux de matière en termes de stockage de transformation et de recyclage. D'autre part, la 'mécanique' de la nutrition induit un remaniement des sédiments, également appelé bioturbation. Elle a pour conséquence de modifier la stabilité du substrat (Massin 1982b), de détruire la stratification des sédiments (Bakus 1973) pour en oxygéner les couches plus profondes.

Le premier objectif de cette partie est de décrire le compartiment benthique par l'étude de la **macrofaune** :

- Quelles populations composent la macrofaune sur le récif de La Saline ?
- Existe-t-il une variabilité spatiale et temporelle (à court terme et saisonnière) de la structure des communautés de macrofaune ?
- Quels sont les espèces et les groupes trophiques dominants ?

Le deuxième objectif est de préciser le rôle joué par les **holothuries** dans le cycle du carbone du récif en étudiant plus spécifiquement le 'brouillage' :

- Quelle est la quantité de carbone prélevée et assimilée par les holothuries ?
- De quelle nature est ce carbone ?

Pour répondre à la première question, il a tout d'abord été nécessaire de mesurer la quantité de sédiments ingérée par ces organismes psammivores. Ainsi, le taux d'ingestion à l'échelle de la journée a été évalué et les activités liées à la nutrition, telles que les déplacements ou la profondeur de collecte des grains, ont été caractérisées. Ensuite, la quantité de carbone prélevée et assimilée a été quantifiée. Le recoupement de ces informations a été élargi à l'échelle populationnelle (mesure de densités des holothuries). Ces études sont détaillées dans [les paragraphes 3.2 et 3.3](#) de ce chapitre.

Pour répondre à la deuxième question, la quantification des microalgues et des bactéries dans la composition du bol alimentaire des holothuries a fait l'objet d'une étude spécifique développée dans le [paragraphe 3.4](#). Pour mener à bien ce travail, il a été nécessaire, au préalable, de mettre au point une technique d'extraction et de comptage des bactéries des sédiments ([paragraphe 3.4.1](#)).

2. ROLE DE LA MACROFAUNE

2.1. MATERIEL ET METHODE

2.1.1. MODALITES D'ECHANTILLONNAGE

La macrofaune réunit l'ensemble des individus retenus par un tamis de maille de 1 mm. La constitution des complexes récifaux réunionnais ainsi que la présence de nombreux blocs et de débris coralliens dans les sédiments imposent des contraintes influençant le choix de l'engin de prélèvement. La faible profondeur des eaux rend impossible l'emploi d'une benne. De même l'utilisation d'un carottier s'est avérée moins efficace, car rapidement stoppé par les débris volumineux présents dans les sédiments. Ainsi, pour l'échantillonnage de la macrofaune, la technique de la suceuse à air comprimé s'est imposée.

Le plan d'échantillonnage et la méthodologie employée pour étudier la variabilité à court terme des communautés de macrofaune sont décrits dans la publication du [paragraphe 2.2](#).

La variabilité spatio-temporelle à large échelle (stations x saisons) des communautés de macrofaune a été étudiée conjointement au métabolisme, aussi, six stations ont été échantillonnées en hiver (2003) et en été (2004) : les platiers de Club Med, Planch'Alizé, Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau arrière-récif et Camp Militaire ; ainsi que l'arrière-récif de Planch'Alizé lors de l'étude de la variation temporelle à court terme de la respiration en février 2002 ([chapitre 1](#) figure 5). Le contenu de chaque enceinte benthique (0.2 m²), trois par station, a été collecté.

Les modalités de tri, de conservation et de détermination des échantillons sont décrites dans le [paragraphe 2.2](#). Les biomasses ont été déterminées par lots d'individus de même taxon. Ils ont été séchés à l'étuve (60°C) pendant 48 h, puis pesés (PS). Après avoir été

calcinés au four à la température de 550°C pendant 3 h (Frouin 1996), les échantillons ont été à nouveau pesés pour en déterminer le poids calciné (PC). La différence (PS-PC) donne une estimation du poids sec sans cendres (PSSC) exprimé en g.

2.2.2. ANALYSE NUMÉRIQUE

2.2.1. Mesure de la diversité

L'indice de diversité de Shannon-Wiener est fréquemment utilisé dans la littérature, il se calcule selon la formule :

$$H' = -\sum (p_i) \times (\log_2(p_i))$$

Avec p_i : fréquence de l'espèce i dans l'échantillon

Cet indice est élevé lorsque les espèces sont présentes avec la même fréquence dans l'échantillon. H' est nul lorsqu'il n'existe qu'une unique espèce.

2.2.2. Analyse spatio-temporelle

L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour mettre en évidence les différences entre les stations en termes de densité et de la biomasse moyenne. L'homoscédasticité a été vérifiée par un test de Levene. Les données sont parfois transformées selon la formule racine ou double racine carrée. Lorsque cette transformation ne permettait pas de respecter les conditions d'utilisation de l'ANOVA, l'analyse a été réalisée avec un test de Kruskal-Wallis. Le test de comparaisons multiples de Newman et Keuls a été réalisé *a posteriori* afin de détecter les sources de variation dans le groupe d'échantillons. Des tests t ont permis de comparer deux moyennes, son équivalent non paramétrique, le test U de Mann-Whitney, a également été utilisé.

L'analyse de lien entre les paramètres environnementaux et la faune, encore appelée BioEnv, a été développée par Clarke et Ainsworth (1993) et Clarke et Warwick (1994). Elle permet de mesurer la corrélation de plusieurs paramètres environnementaux avec la faune et d'en détecter le lien le plus fort. Deux matrices de dissimilarité sont calculées, une première relative à la faune avec une distance de Bray-Curtis et une seconde entre les paramètres environnementaux à partir d'une distance euclidienne. La liaison entre ces deux matrices, basée sur les rangs de similarité, est calculée avec un coefficient de Spearman modifié. La procédure BioEnv a été réalisée avec le logiciel PRIMER développé par le laboratoire de Plymouth (Clarke et Warwick 1994).

2.2. VARIABILITE A COURT TERME DES COMMUNAUTES DE MACROFAUNE

Variabilité temporelle à court terme des communautés récifales de la macrofaune benthique (La Réunion, océan indien)

Dorothee Taddei & Patrick Frouin

Article publié dans Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium, Okinawa, pp 1877 - 1882. 2006

Résumé - La variabilité temporelle à court terme (2 mois) et à l'échelle inter-annuelle, de la macrofaune benthique a été étudiée sur un récif frangeant de la Réunion. Les analyses à court terme ont été effectuées sur les données de densité totale, et sur certains taxa, échantillonnés durant la saison humide 2002, peu après le cyclone Dina. La variabilité est décrite en utilisant un échantillonnage temporel hiérarchisé. Les fluctuations temporelles ont été considérées aux échelles du jour, de la semaine et du mois. La comparaison inter-annuelle a été menée sur des échantillons de macrofaune récoltés en saison humide de 2001 et 2002 à la même station. Une ANOVA à plan imbriqué a permis de démontrer, quelle que soit l'échelle de temps considérée, la stabilité des communautés. En revanche, la variabilité temporelle à l'échelle du mois est décelable pour des niveaux taxinomiques inférieurs. Les teneurs en particules fines et en matière organique ont été analysés sur les échantillons collectés à la même occasion que la faune. Les caractéristiques granulométriques restent inchangées alors que les teneurs en matière organique diminuent à l'échelle du mois. Cependant, ces facteurs sont insuffisants pour expliquer la variabilité à court terme de la macrofaune. Cette étude suggère que 1) l'écosystème des récifs frangeants est résistant à des perturbations comme des cyclones modérés et que cette stabilité est liée à une faible richesse taxinomique, et que 2) certains taxa montrent une variabilité à court terme, suggérant que les analyses en utilisant des niveaux taxinomiques inférieurs sont nécessaires pour obtenir une information plus exacte sur la variabilité temporelle.

Mots clés : Macrofaune, sédiment, variabilité temporelle à court terme, échantillonnage, récif corallien

Short-term temporal variability of macrofauna reef communities (Reunion Island, Indian Ocean)

Abstract - Temporal variability at short-term scale (2 months) and inter-annual scale for benthic macrofauna was studied in a fringing reef at Reunion Island. Short-term temporal analysis was performed on total density, and on selected taxa sampled in 2002 rainy season shortly after DINA cyclone. Variability is described using nested hierarchical sampling design. Temporal fluctuations were considered at day, week and month scales. Inter-annual comparison was done on samples of macrofauna taken during rainy seasons 2001 and 2002, at the same station. Nested ANOVA showed that communities remained stable at all scales considered. In contrast, analysis at lower taxonomic levels highlighted significant differences between months. Fine sediments and organic matter load were quantified concurrently with the same temporal sampling. The latter decreased and grain size remained steady. However, these factors were insufficient to explain macrofauna short-term variability. The study suggests that 1) the fringing reef ecosystem is resistant to disturbance like moderate cyclones and this stability is related to low species richness, and that 2) some taxa show short-term fluctuation, suggesting analysis using lower taxonomic levels are necessary to obtain more accurate information on temporal variability.

Key words: Macrofauna, sediment, short-term temporal variability, sampling, coral reef

INTRODUCTION

Ecosystems are naturally heterogeneous and processes which generate natural variability that operate over different scales of time and space (Levin 1988). However, temporal variability has been generally less studied than spatial variability. Moreover, most temporal studies focus on a large scale, seasonal or annual for instance, and short-term variability is often ignored. Nevertheless, abundances and distributions can change markedly over periods of days, months, decades, *etc.*, (Aberg et Pavia 1997; Bolam et al. 2004; Morrissey et al. 1992; Olabarria et Chapman 2002; Omundsen et al. 2000; Santos et Simon 1980). This variability can be due either to biological processes like predation, competition or recruitment (Connell et Keough 1985), or to environmental events such as storms and cyclones (Underwood 1999).

In many coral reef studies, short-term temporal variations are rarely taken into account. The implications of these variations have rarely been adequately addressed in study

of changes in fauna over longer time-scales. Without knowledge of the presence or absence of variations at smaller scales, comparison across longer time-scale may be confounded (Underwood 1991). This is equivalent to the more widely recognized problem of the confounding effect of small-scale spatial variations on larger scale-scale comparisons. Comparing the level of a variable in one month with that of another based on one day of sampling in each month is the temporal equivalent of comparing one site with another on the basis of one sample taken in each. It is then necessary to know whether short temporal variability in communities is significant lower then larger temporal variability (e.g. season, year).

This consideration is particularly important in tropical environment where seasonality is often not clearly marked as in temperate regions (Osborne 2000). Small scale temporal variation (including perturbation) can therefore prevail. Obviously, we are not able to make any process hypothesis on community dynamics if the pattern of variations is not understood. Consequently, to determine the extent of temporal variability in macrofauna community structure, the present study focused on changes in abundance over three short-temporal scales: month, week and day. A further component of this study was to assess the influence of a climatic disturbance (DINA cyclone) on community dynamics.

MATERIAL AND METHODS

Study Site

Reunion Island (21°S, 55°E) is located at 800 km east from Madagascar in the southwestern Indian Ocean (Figure 33). This study was conducted in the back reef area of Trou d'Eau site, a fringing reef (9 km long, up to 500 m wide, 1 to 1.5 m depth) located on the west coast. This part of the reef complex is subject to oceanic water entrance.

Sampling methods

The sediment samples were collected in March and April 2002 during the rainy season. To detect temporal heterogeneity, a hierarchical sampling design nesting three temporal scales (month, week and day) was used (Figure 34). The Trou d'Eau back reef was sampled for two days randomly selected in each of the four consecutive weeks in a month, and repeated for two consecutive months (March and April). The benthic communities were sampled on a total of 16 days.

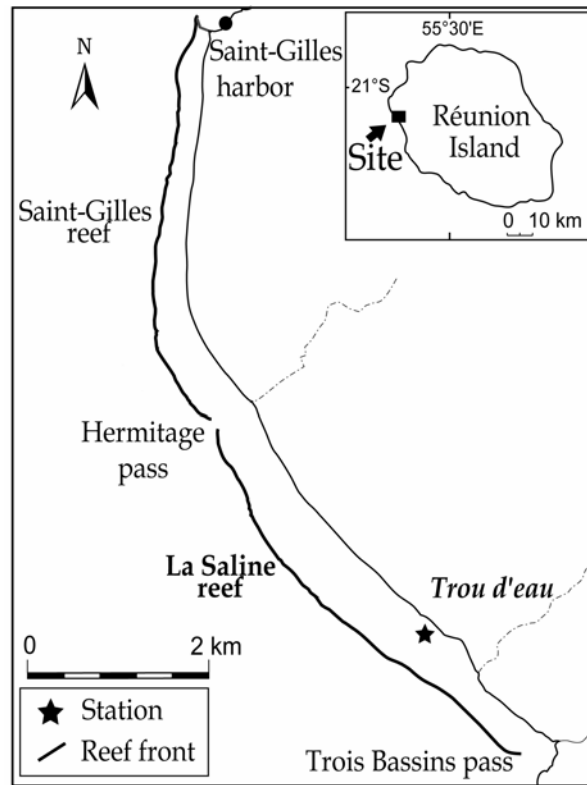


Figure 33 : Location of the study site in Saint-Gilles - La Saline fringing reef (Reunion Island).

Sediments were sampled using an air lift system. Five replicates 0.1 m² and 15 cm deep (maximum depth reached by macrofauna) were taken on each day of sampling. Samples were fixed in 5% formalin in seawater and sieved through on 1 mm mesh.

		March 2002							
Week		1		2		3		4	
Day		1(5)	2(6)	3(16)	4(17)	5(20)	6(22)	7(28)	8(31)
		April 2002							
Week		5		6		7		8	
Day		9(3)	10(4)	11(10)	12(11)	13(18)	14(21)	15(23)	16(24)

Figure 34: Hierarchical temporal sampling design nesting month, week and day scales. In the last line: the date for each month.

All organisms were collected and stored in 70% alcohol. Identification of macrofauna was done to the lowest taxonomic level referring to the available literature; a particular attention was drawn on Polychaetes (Abel et Drew 1985). Most specimens were used to create the first reference collection to improve knowledge on soft-bottom macrofauna. Sediment samples were collected concurrently using core (2.9 cm diameter; 5 cm deep), silt clay and

organic matter determined. On each day, 3 replicates of each factor were sampled. Silt fraction was expressed as dry weight after wet sieving using a 63 μm sieve. Amount of organic matter was assessed by difference between dry weight (48 h, 60°C) and ash weight (3 h, 550°C) as in Frouin (2000). Total grain size data were determined from three replicates (4.3 cm diameter, 5 cm deep) collected on February 24th 2002. Sediment mean size was calculated using formula from Folk and Ward (1957). Wave height was measured continuously at a neighboring site, facing the same direction as study site. Three data were randomly chosen in order to obtain a mean value of the maximum wave height for each day of sampling. A long-term temperature study in La Saline coral reef (1.5 km north from our sampling site) has been carried out by the laboratory for several years. The data were continuously recorded by sensor and we performed an average daily temperature using three randomly chosen values.

Data analysis

Shannon-Wiener diversity index (H') was chosen to assess diversity. To test contribution of each of the three temporal scales (month, week and day) to densities and environmental factors data variability a 1-way nested analysis of variance was carried out. This method is appropriate when sampling units are sub-divided into smaller components (Underwood 1981). Homogeneity of variance was examined using Levene's test and homoscedasticity was obtained by $\log(x + 1)$ or double square root transformations. The assumption of normality was analysed using a Kolmogorov-Smirnov's test. The Newman & Keuls multiple comparisons test was used to detect significant differences between groups of samples (Scherrer 1984). To test relationships between macrofauna and environmental factors variations, BioEnv analysis (Clarke et Ainsworth 1993; Clarke et Warwick 1994) was carried out using PRIMER software. This method looks for the best matches between biotic data and environmental variable using spearman rank correlation. For inter-annual comparison, we used the results obtained by Frouin (unpublished data) at the same sampling station during year 2001 rainy season. A Mann-Whitney U test was used to detect significant variations on densities.

RESULTS

Community structure

Overall, 119 species were identified. Annelida taxa were dominant (45% of the total number of taxa), followed by Mollusca (28%) and Arthropoda (12%) as presented in Table 28. Among them, 46% were recorded only once. A total of 16 600 specimens were collected:

87% were Cnidaria (Actiniaria, Edwardsiidae), 10% Annelida and 2% Mollusca. Density ranged from 35 to 568 individuals per 0.1 m², with a mean of 207.4 ind.0.1 m⁻². The mean number of taxa per 0.1 m² was 11, and ranged from 3 to 21. H' ranges from 0.74 to 1.97 during the period of the study.

Table 28: Density and taxa richness of macrofauna at Trou d'Eau station in back reef area. Ind: individual, m⁻²: per square meter, Nb: number of taxa per phylum.

Phylum	Density		Taxa	
	Ind.0.1 m ⁻²	%	Nb	%
<i>Cnidaria</i>	180.39	86.93	6	4.96
<i>Annelida</i>	21.51	10.37	55	45.46
<i>Mollusca</i>	3.98	1.92	34	28.10
<i>Arthropoda</i>	0.69	0.33	15	12.40
<i>Hemichordata</i>	0.30	0.14	1	0.83
<i>Echinodermata</i>	0.23	0.11	4	3.31
<i>Porifera</i>	0.19	0.09	1	0.83
<i>Platyhelmintha</i>	0.18	0.08	2	1.65
<i>Sipuncula</i>	0.03	0.01	2	1.65
<i>Chordata</i>	0.03	0.01	1	0.83

Scales of variation

During the 2002 rainy season, densities varied from 116 to 281 individuals per 0.1 m² (Figure 35). However, a nested one-way ANOVA shows no significant difference at day ($p = 0.072$), week ($p = 0.789$) and month ($p = 0.539$) scales.

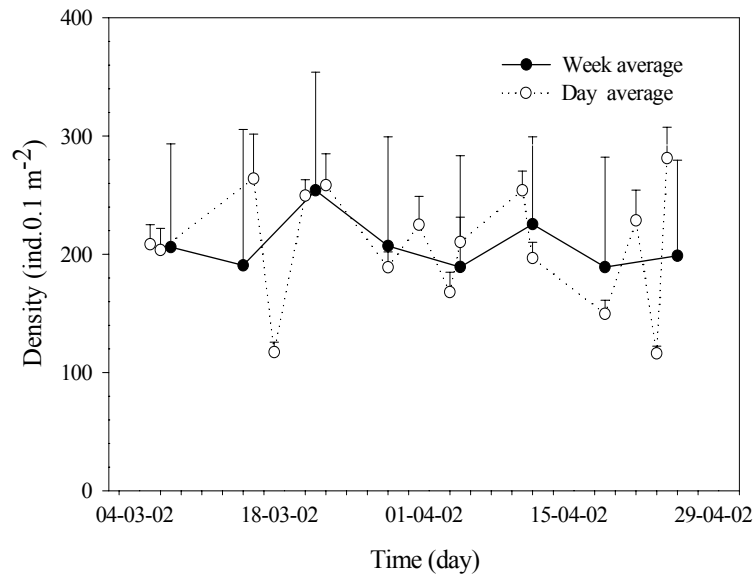


Figure 35: Variations in mean density for weeks and days. Ind.: individual, m⁻²: per square meters. Vertical bars are for standard errors.

Comparison between rainy seasons in 2001 and 2002 did not show any significant variability ($p = 0.652$, U test). When considering higher taxonomic levels, no significant difference is recorded regardless of time scale, except for Gastropoda ($p = 0.01$) and Arthropoda ($p = 0.002$) which showed a significant decrease from March to April (Table 29). Comparison with 2001 data shows no significant density difference for Arthropoda ($p = 0.41$) but a significant increase for Gastropoda ($p = 0.008$).

Table 29: Results of a nested analysis of variance for Arthropoda and Gastropoda. Degrees of freedom = 64; p is for p -value ; F is the Fisher ratio; a : double square root transformation ; b : Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$.

	Scale	F	p	Groups ^b
<i>Arthropoda</i> ^a	Day	0.83	0.583	-
	Week	1.41	0.225	-
	Month	9.58	0.002**	March \neq April
<i>Gastropoda</i>	Day	1.75	0.103	-
	Week	1.61	0.158	-
	Month	6.94	0.011*	March \neq April

Relationships with environmental factors

During 2002 rainy season, silt clay content in medium sand [according to Wentworth's scale (1922) with mean grain size=0.47 mm] remained low and stable whatever the time scale (day, $p = 0.30$; week, $p = 0.58$; month, $p = 0.25$) with a mean of $2.92 \pm 0.58\%$. The average organic matter content was $3.62 \pm 0.72\%$: a nested one-way ANOVA shows significant decrease in April ($p < 0.001$). Over the studied period the daily water temperature decreased by 4°C (March 6th: 30°C ; 24th April: 26°C). This is related to seasonal variability, progressively shifting from rainy to dry season. Moreover, some swell events reaching respectively 4.5 m and 1.9 m height were recorded in the third and the sixth week of the experiment: these were indirect consequences of distant cyclones Hary and Ikala. The median height was 1.2 m for March and 1.0 m for April. At the end of January 2002 a cyclone called Dina had a more direct impact on the island and generated high swell (up to 6.2 m) disturbing reef waters and sediments; *Acropora* colonies were partly broken as a result of increase wave activity. The BioEnv analysis did not detect any significant relationships between macrofauna total densities and silt clay, organic matter, temperature and swell variables (highest rank correlation is 0.316). Performing the BioEnv analysis on Arthropoda or Gastropoda taxa revealed the same absence of effect (rank correlation 0.096 and 0.129 respectively) for all these environmental variables.

DISCUSSION

This study found macrofauna communities with densities of $207.4 \text{ ind.}0.1\text{m}^{-2}$ which is an average value for coral reefs when compared to data reviewed by Alongi (1989b), which range from 45 to $718 \text{ ind.}0.1\text{m}^{-2}$. However, these communities in shallow reef sediments are not diverse, with a strong dominance by Edwardsiidae (Actiniaria). When considering total densities for macrofauna, no significant variability was observed during the study period. This is surprising as organic matter content, usually a major factor controlling macrobenthic structure (Pearson and Rosenberg 1978), and decreasing temperatures changes significantly at monthly scale with lower values in April, close to the end of the rainy season. In the same way, the two peaks in swell data recorded from March to April did not induce significant variability in macrofauna total densities regardless of scale. Moreover, the densities of macrofauna were not significantly different between the 2001 and 2002 rainy seasons despite the action of the cyclone Dina (swell up to 6.2 m high) just one month before our study in 2002. This suggests strong hydrodynamical events such as moderate cyclones do not impact macrofauna communities in Reunion Island. Therefore this ecosystem may remain unchanged in the face of perturbation (i.e. resistant) or, if change occurs, exhibit resilience by returning to its original state after perturbation (Naeem 2002). Such stability contrasts with other coral reefs ecosystem less resistant to perturbations (Harborne et al. 2001).

Controversial debate exists on diversity-stability relationships (Karlson et Hurd 1993; Loreau et al. 2001; Naeem 2002). Over the course of this debate, the prevailing view is 'insurance' hypothesis in which diversity begets stability (McCann 2000). However, Pfisterer and Schmid (2002) results contrast with the 'insurance' hypothesis: according to these authors species-poor systems were both more resistant and more resilient than species-rich systems. They suggest that complementarity among species in a diverse ecosystem could be its downfall when faced with perturbation. This hypothesis on system functioning could apply to the species-poor sediments in Reunion Island. A one month delay for communities to recover from cyclone Dina is fast but realistic according to Riddle (1988a) results (e.g. 6 weeks recovery time). Macrofauna communities in Reunion Island are poor and dominated by Actiniaria (counting for 87% of total macrofauna) and are then in the scope of Pfisterer and Schmid hypothesis. The low taxa richness leads to a positive capacity for ecosystem to limit environmental threats and therefore to remain stable (i.e. resistant) regardless of perturbations like a cyclone. If resistance and resilience do account for the macrofauna stability in soft-bottom of Reunion Island we suggest resistance is more important. Several results support this

assertion. First, the two higher swell episodes observed during our experiment had no significant immediate or delayed effect on community structure or densities. Another swell episode about 4.5 m high (mean data over 24h) was also recorded on the 12th of March and was not followed by any significant modification of the community structure or abundance, as shown by test results. Second, a particular resistance to sediment scraping by wave action could be due to the physical structure of the back reef sediments in the study site. This geomorphological unit covered with medium sand indeed includes very large bioclasts giving a unified subsurface layer: we observed the water flow removed only few millimetres or centimetres at the surface but did not affect the underlying layer with large fragments. Then soft-bottom physical structure could contribute to this stability. Third, the macrofauna characterised by mobile populations could escape removal by burrowing deeper into the sediments. Such phenomena was observed for Actiniaria collection: these invertebrates have their body in the deeper layer of sediment (> 6 cm) with large bioclasts and are able to retract their tentacles to escape surface perturbation. So Actiniaria behaviour could be a major factor for system stability.

The stability of macrofauna communities largely depend on the dominant Actiniaria populations which remained stable throughout the study, as most of the other populations, and especially Annelida, the most diversified taxa. Understanding why the suspension-feeding populations dominate macrobenthos in sediments and maintain such high abundances requires further research at the water column interface. However, when focusing on less representative taxa such as Arthropoda or Gastropoda, short-term variability occurs: densities decrease during the study. BioEnv analyses reveal rank correlations inferior to 0.129, suggesting no effect of swell, temperature and organic or fine sediment loads on the abundance of Arthropoda and Gastropoda. Therefore the decreasing densities can not be related to these four variables, and depend on other factors such as inter- and intraspecific relationships: competition (Underwood 1984), predation, recruitment (Menge et Sutherland 1987), behaviour (Crowe 1999) or the quality of organic matter in sediments which may change throughout the season. Arthropoda and Gastropoda in sediments from Reunion reefs could also not be negatively sensitive to moderate cyclone effects as densities do not decrease when compared to those collected in 2001 at the same months. This result supports for the resistance hypothesis.

This study about short scale temporal sampling showed stable macrobenthic communities in reef sediments from Reunion, thus indicating that any study focusing on seasonality of these macrobenthic communities does not need a sampling design that takes into account short term variability (day, week or month). This contrasts with some other studies on temporal variability in benthic assemblages, where short-term temporal variability (day, week or month) is often larger than seasonal or internannual variability (Morrisey et al. 1992; Underwood et Chapman 1998) but is consistent with other results as those of Olabaria and Chapman (2002) for instance. Nevertheless, studies focusing on particular taxa such as Arthropoda or Gastropoda in Reunion Island would need to establish a sampling design considering variability at a monthly scale. The sampling design is tightly dependent on the objective of the study. These results also point to the need to work at the lower taxa levels to discriminate significant variation in abundance over time.

Finally, this work brought interesting results. First poorly diverse communities are responsible for stability of the system and resist to strong physical disturbances as moderate cyclones. Second, none of the usual factors controlling community structure (fine sediment load, organic matter content, temperature), appear to have significant effect on these assemblages: moreover, strong catastrophic hydrodynamics (cyclone) which should play an important role in structuring soft-bottom macrobenthos in narrow and shallow reefs in Reunion, did not impact these communities. Third this stability allows light random sampling design for temporal studies at seasonal scale (e.g. one sampling date per season). Our next research objectives are to broaden the study to encompass larger scales: dry season and interannual comparisons.

Acknowledgements - We thank Dr. Jay for Gastropoda identification and the two reviewers, Dr. Pat Hutchings and Dr. Toru Nakamori, for English correction and helpful comments, which improved the original manuscript. This research was financially supported by the Conseil Regional de la Réunion and Fond Social Européen.

2.3. VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE A LARGE ECHELLE DES COMMUNAUTES DE MACROFAUNE

Cette section traite de la variabilité des communautés dans l'espace, au travers de l'étude des six stations, et dans le temps, pour deux saisons.

2.3.1. APPROCHE GLOBALE

2.3.1.1. Groupes taxinomiques

L'échantillonnage à large échelle spatio-temporelle a permis de dénombrer 1 380 individus sur 8.4 m² de surface prospectée, appartenant à 134 taxons (tableau 30). La densité moyenne, toutes stations et saisons confondues, est de 32.86 individus[ind] 0.2 m⁻² pour une biomasse moyenne de 0.059 g 0.2m⁻². La diversité couvre 9 phyla différents répartis de façon hétérogène au sein des communautés. Les phyla se décomposent en 67 familles, comprenant 95 genres différents. La liste n'est pas exhaustive car certains organismes n'ont pas été identifiés jusqu'à l'espèce. La liste des taxons récoltés figure en annexe 4.

Tableau 30 : Densité, biomasse et nombre de taxons, par phylum, pour les différentes campagnes de prélèvements. Nb : nombre.

Phylum	Densité moyenne		Biomasse moyenne		Richesse Taxinomique	
	Ind 0.2m ⁻²	%	g 0.2m ⁻²	%	Nb taxons	%
<i>Annelida</i>	8.98	27.3	0.011	17.9	52	38.8
<i>Cnidaria</i>	14.26	43.4	0.011	18.2	8	6.0
<i>Arthropoda</i>	7.07	21.5	0.015	25.5	37	27.6
<i>Echinodermata</i>	0.07	0.2	4.1 10 ⁻⁶	0.0	3	2.2
<i>Hemichordata</i>	0.76	2.3	0.005	9.3	1	0.7
<i>Mollusca</i>	1.31	4.0	0.016	27.2	23	17.2
<i>Platyhelmintha</i>	0.19	0.6	3.1 10 ⁻⁴	0.6	2	1.5
<i>Sipuncula</i>	0.07	0.2	2.5 10 ⁻⁴	0.4	3	2.2
<i>Chordata</i>	0.12	0.4	0.001	0.9	4	3.0
<i>Indéterminé</i>	0.02	0.1	-	-	1	0.7
Total	32.86	100.0	0.059	100.0	134	100

L'essentiel des densités est réparti sur quatre phyla : les cnidaires (actiniaires uniquement), les annélides (polychètes uniquement), les arthropodes (crustacés décapodes uniquement) et les mollusques (bivalves et gastéropodes). Les phyla restants ne représentent que 3.8 % de faune.

Les cnidaires et les annélides exposent également des biomasses élevées (18.2 et 17.9 % de la biomasse totale respectivement) mais restent inférieures à celles des mollusques et des arthropodes (27.2 et 25.5 %).

Enfin, le phylum des annélides est le plus diversifié avec 38.8 % des taxons récoltés. Les arthropodes et les mollusques ont une contribution à la richesse taxinomique également importante (27.6 et 17.2 % respectivement).

2.3.1.2. Groupes trophiques

L'analyse des régimes trophiques permet d'aborder la communauté sous un aspect plus fonctionnel (tableau 31). Cinq types de régimes ont été définis (Frouin 2000):

- Suspensivores : capture de particules en suspension dans la colonne d'eau
- Carnivores : carnivores stricts, omnivores et nécrophages
- Dépositivores non sélectifs : ingestion des sédiments sans distinction
- Dépositivores sélectifs : ingestion de particules triées
- Herbivores
- Indéterminé qui comprend les organismes dont le niveau de détermination n'est pas assez précis pour indiquer le mode d'alimentation.

Les suspensivores constituent le groupe trophique dominant en terme de densité (45.0 %). Ces derniers comprennent essentiellement les cnidaires dont *Edwardsia sp3* est le taxon majoritaire (40 % des suspensivores). La biomasse des suspensivores représente 20 %, mais n'est pas la plus élevée. Cependant, *Edwardsia sp3* joue encore un rôle important dans la composition de la macrofaune puisqu'elle représente 12 % de la biomasse totale.

Même si les densités des carnivores ne sont pas très fortes (15 %), ce groupe trophique est majoritaire en terme de biomasse (53 %) et de richesse taxinomique (37.3 %, plus forte valeur mesurée). La biomasse est principalement due à trois taxons : *Portunus cf. longispinosus* (arthropode crustacé) pour 16 % de la biomasse totale, *Hebra horrida* et *Conus coronatus* (mollusques gastéropodes) pour 8 % chacun. Les 47 taxons restants dans le groupe trophique des carnivores ne représentent que 21 % de la biomasse totale.

Tableau 31 : Densité, biomasse et nombre de taxons par groupe trophique pour les différentes campagnes de prélèvements. Nb : nombre.

Groupe trophique	Densité moyenne		Biomasse moyenne		Richesse Taxinomique	
	ind 0.2m ⁻²	%	g 0.2m ⁻²	%	Nb taxons	%
<i>Carnivores</i>	4.93	15.0	0.031	53.0	50	37.3
<i>Herbivores</i>	0.64	2.0	0.002	3.4	11	8.2
<i>Dépositivores non sélectifs</i>	1.60	4.9	0.007	12.6	7	5.2
<i>Dépositivores sélectifs</i>	10.69	32.5	0.005	8.6	45	33.6
<i>Suspensivores</i>	14.79	45.0	0.012	20.0	16	11.9
<i>Indéterminé</i>	0.21	0.7	0.001	2.5	5	3.7
Total	32.86	100.00	0.059	100.0	134	100.0

Les dépositores sélectifs représentent respectivement 32.5 et 8.6 % de densité et de la biomasse totale. La richesse taxinomique des dépositores sélectifs arrive en deuxième position (33.6 %) suivie par les suspensivores (11.9 %).

En résumé, les 1 380 individus récoltés se répartissent entre 134 taxons. Les densités et biomasses sont respectivement égales à 32.86 ind 0.2 m⁻² et 0.059 g 0.2m⁻². Les annélides, les cnidaires, les arthropodes et les mollusques sont les phyla dominants de la macrofaune en termes de densité, de biomasse et de richesses taxinomique. Les suspensivores représentent le groupe trophique ayant les densités les plus élevées, cependant l'essentiel de la biomasse et de la richesse taxinomique sont dus aux carnivores.

2.3.2. APPROCHE SPATIO-TEMPORELLE

2.3.2.1. Densités

- Groupes taxinomiques

La répartition des densités par phylum pour chacune des stations est détaillée dans la figure 36. Les quatre phyla dominants, les annélides, les arthropodes, les cnidaires et les mollusques, sont présents dans toutes les stations.

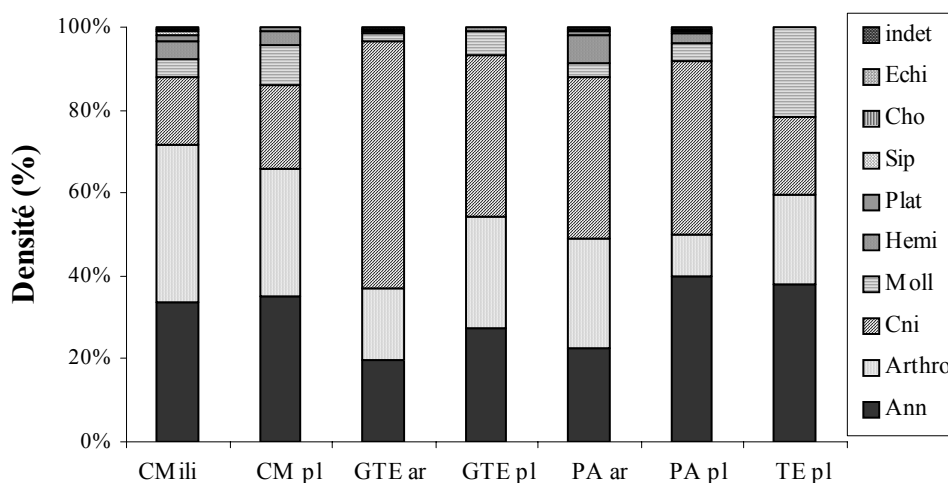


Figure 36 : Densité moyenne relative des phyla par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Echi : Echinodermata, Cho : Chordata, Sip : Sipuncula, Plat : Plathelmynta, Hemi : Hemichordata, Moll : Mollusca, Cni : Cnidaria, Arthro : Arthropoda, Ann : Annelida.

Les annélides sont mieux représentées dans les substrats meubles des platiers (jusqu'à 40 % des individus à Planch'Alizé) que dans les arrière-récifs où ils comptent au maximum

pour 23 % (Planch'Alizé arrière-récif). Les densités des arthropodes sont dominantes à Camp Militaire (38 %). Les cnidaires représentent 60 % des individus dans l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau qui s'opposent aux valeurs plus faibles de Camp Militaire (16 %), de Trou d'Eau (19 %) et Club Med (20 %) platier. Enfin, les mollusques sont dominants sur le platier de Trou d'Eau (22 %) et moins bien représentés dans les autres stations (< 10 %).

La diversité au sein de chaque station en été et en hiver a été calculée à partir des densités de la macrofaune et résumée par l'indice H' de Shannon-Wiener (figure 37). Les communautés de macrofaune peuplant les sédiments du récif de La Saline apparaissent peu diversifiées, avec un H' moyen de 2.71.

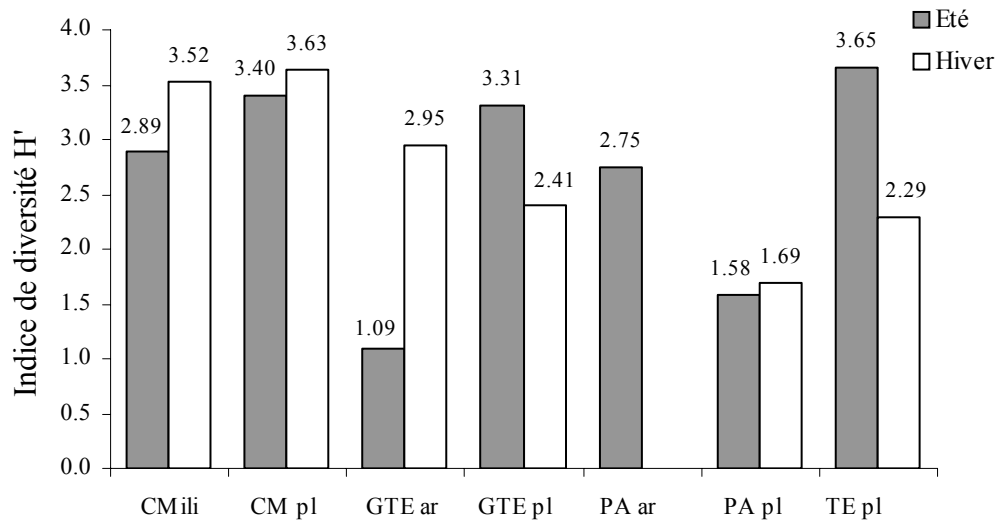


Figure 37 : Valeurs des indices de diversité H' (Shannon-Wiener) pour chaque station en été et en hiver. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier.

À l'échelle de la station, les H' sont généralement supérieurs à 2, sauf dans deux cas : Grand Trou d'Eau arrière-récif et Planch'Alizé platier. L'arrière-récif de Grand Trou d'Eau, en été, est dominé par une espèce, *Edwardsia sp3* (cnidaire actiniaire), qui compte pour 62 % de la densité totale. Une deuxième espèce de moindre importance, *Aonides oxycephala* (annélide polychète), contribue également à la diminution de l'indice de diversité ($H' = 1.09$), puisqu'elle représente 9 % de la densité totale à cette saison. En hiver, ces deux espèces dominent encore le peuplement, mais ne représentent plus que 53 % de la densité totale (contre 71 % en été), le H' est par conséquent plus fort (2.95). Le platier de Planch'Alizé présente la même particularité, c'est-à-dire un H' faible (1.58), en raison de la dominance de ces deux mêmes espèces dans le peuplement : *Edwardsia sp3* compte pour 24 % de la densité

totale et *Aonides oxycephala* pour 18 %. En hiver, il est important de remarquer que le faible H' n'est dû qu'à une espèce : *Edwardsia sp3* (60 %).

Les densités moyennes à chaque station et pour chaque saison sont exposées dans le tableau 32. Ces densités en été (53.57 ± 50.56 ind 0.2 m^{-2}) sont, en général, supérieures à celles de l'hiver (14.17 ± 14.23 ind 0.2 m^{-2}), cette différence est significative (test U Mann-Whitney ; $U = 75$; $N = 39$; $p < 0.001$). Une analyse de variance à un facteur (station) sur les densités, après transformation racine carrée, montre une différence significative en été (ddl = 6 ; $F = 17.73$; $p < 0.001$) et en hiver (ddl = 5 ; $F = 6.63$; $p = 0.006$).

En été, les densités les plus fortes ont été mesurées dans l'arrière-récif de Grand Trou d'Eau (152.3 ± 38.2 ind 0.2m^{-2}). Il se distingue significativement des platiers de Trou d'Eau, Club Med et Grand Trou d'Eau. Les stations restantes présentent des densités intermédiaires.

En hiver, les différences sont moins marquées. L'arrière-récif de Grand Trou d'Eau présente encore les densités les plus fortes (36.0 ± 8.2 ind 0.2m^{-2}), et s'oppose, avec Club Med platier, à Grand Trou d'Eau platier caractérisé par de faibles densités (2.7 ± 3.6 ind 0.2m^{-2}).

Tableau 32 : Densité moyenne (\pm écart-type) par station en été et en hiver. Les accolades réunissent les groupe homogènes (test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$). Transformation racine carrée.

<i>Eté</i>	<i>Densité moyenne (ind 0.2m^{-2})</i>	
<i>Trou d'Eau platier</i>	7.0 ± 3.6	}
<i>Club Med platier</i>	8.0 ± 3.6	
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	28.0 ± 9.5	}
<i>Camp Militaire</i>	51.3 ± 32.9	
<i>Planch'Alizé arrière-récif</i>	61.7 ± 13.4	}
<i>Planch'Alizé platier</i>	66.7 ± 19.5	
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	152.3 ± 38.3	}
<i>Hiver</i>	<i>Densité moyenne (ind 0.2m^{-2})</i>	
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	2.7 ± 2.1	}
<i>Trou d'Eau platier</i>	5.3 ± 4.2	
<i>Camp Militaire</i>	6.0 ± 3.0	}
<i>Planch'Alizé platier</i>	11.7 ± 13.4	
<i>Club Med platier</i>	23.3 ± 13.3	}
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	36.0 ± 8.2	

Quelle que soit la saison, les stations aux fortes densités se caractérisent essentiellement par des abondances très élevées de l'espèce *Edwardsia sp3* et *Aonides oxycephala*. Par exemple à Grand Trou d'Eau arrière-récif, les densités pour ces deux espèces atteignent 48.2 ± 52.5 et $9.7 \pm 5.8 \text{ ind } 0.2\text{m}^{-2}$, respectivement en été et en hiver ; alors qu'elles sont égales à 0.2 ± 0.4 et $1.7 \pm 1.9 \text{ ind } 0.2\text{m}^{-2}$, respectivement en été et en hiver.

- Groupes trophiques

La figure 38 détaille la répartition des groupes trophiques, en terme de densité, dans chacune des stations. Les suspensivores sont dominants dans les arrière-récifs de Grand Trou d'Eau (61 % de la densité totale) et de Planch'Alizé (40 %), et sur les platiers de Grand Trou d'Eau (44 %) et de Planch'Alizé (45 %). Ce groupe trophique est majoritairement composé d'actiniaires dont les densités spécifiques peuvent parfois être élevées (*Edwardsia sp3*). Les dépositivores sélectifs représentent plus de la moitié de la densité totale à Camp Militaire (58 %). La contribution de ce régime trophique dans les autres stations est relativement homogène (24 à 35 %). Les carnivores comptent pour 10 à 20 % de la densité totale sauf à Trou d'Eau platier et Camp Militaire, où leur importance atteint respectivement 41 et 32 %. Enfin, la contribution de l'ensemble des groupes trophiques restants (y compris les indéterminés) à la densité totale par station n'excède pas 15 %.

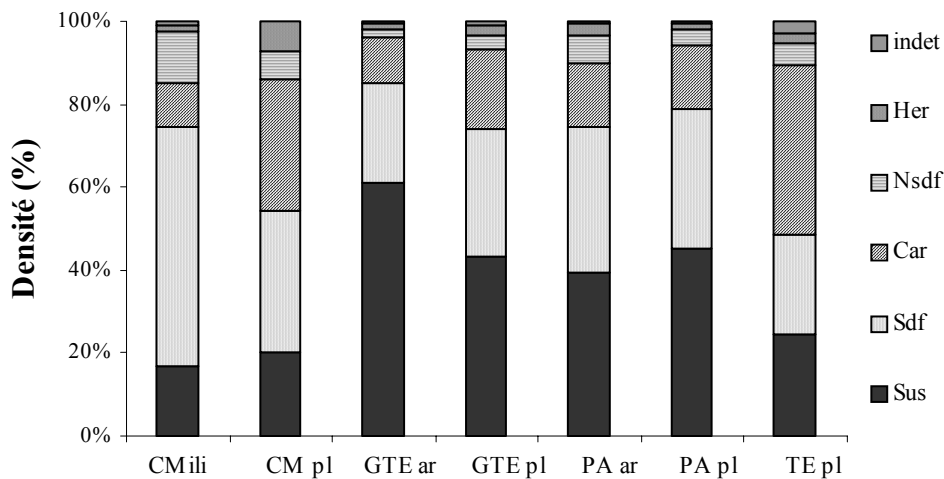


Figure 38 : Densité moyenne relative des groupes trophiques par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Her : herbivores, Nsdf : dépositivores non sélectifs, Car : carnivores, Sdf : dépositivores sélectifs, Sus : suspensivores.

2.3.2.2. Biomasse

- Groupes taxinomiques

Les biomasses relatives pour chaque phylum par station sont illustrées dans la figure 39. Les mollusques qui ne représentent que 4 % de la densité totale constituent la biomasse majoritaire, ce sont donc des individus de grande taille. Ils constituent plus de la moitié de la biomasse mesurée à Trou d'Eau platier (67 %).

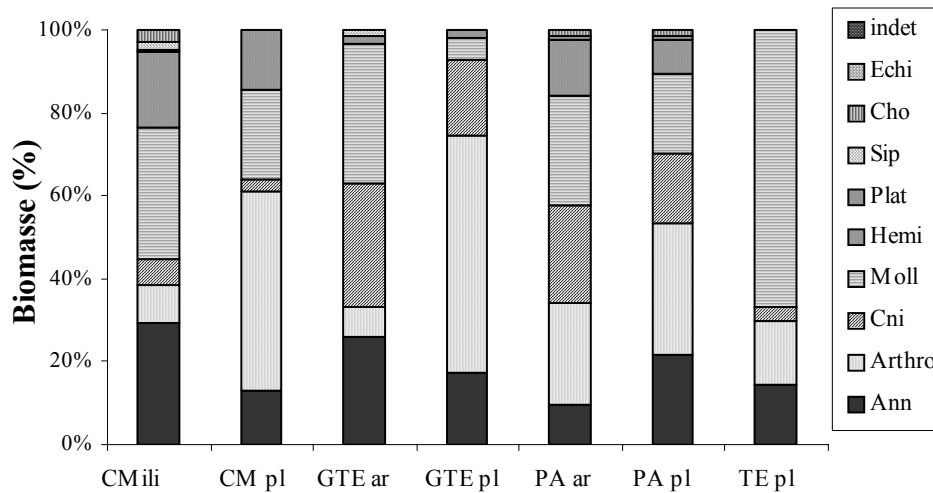


Figure 39 : Biomasse moyenne relative des phyla par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Echi : Echinodermata, Cho : Chordata, Sip : Sipuncula, Plat : Plathelmynta, Hemi : Hemichordata, Moll : Mollusca, Cni : Cnidaria, Arthro : Arthropoda, Ann : Annelida.

Les arthropodes dominent les communautés sur les platiers de Grand Trou d'Eau et Club Med, leurs biomasses représentent respectivement 57 et 48 % de la biomasse totale. La plus faible contribution des cnidaires à la biomasse totale a été mesurée sur les platiers de Club Med et de Trou d'Eau et à Camp Militaire. La biomasse des annélides est relativement homogène entre les stations (de 15 à 30 % de la biomasse totale), sauf à Planch'Alizé où elle n'atteint que 9 %.

Les biomasses moyennes à chaque station et pour chaque saison sont exposées dans le tableau 33. Les biomasses en été sont significativement plus fortes ($0.090 \pm 0.085 \text{ g } 0.2\text{m}^{-2}$) qu'en hiver ($0.033 \pm 0.043 \text{ g } 0.2\text{m}^{-2}$; test t; $t = 2.59$; $ddl = 37$; $p = 0.014$). Une analyse de variance à un facteur (station) sur les biomasses (transformation double racine carrée) révèle une différence significative en été entre les stations ($ddl = 6$; $F = 4.05$; $p = 0.016$) et en hiver ($ddl = 5$; $F = 7.46$; $p = 0.002$). En été, les regroupements sont moins marqués qu'avec les

densités. Cependant, on retrouve l'ensemble des platiers de Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau et Club Med qui présentent des biomasses faibles (inférieures à $0.005 \text{ g } 0.2\text{m}^{-2}$) ; il s'oppose à Planch'Alizé arrière-récif ($0.231 \pm 0.108 \text{ g } 0.2\text{m}^{-2}$). En hiver, les biomasses montrent une hétérogénéité spatiale similaire à celle des densités, avec des différences plus marquées : les biomasses de Club Med platier et de Grand Trou d'Eau arrière-récif sont significativement plus fortes que celles des autres stations.

Tableau 33 : Biomasse moyenne (\pm écart-type) par station en été et en hiver. Les accolades réunissent les groupe homogènes (test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$). Transformation double racine carrée.

<i>Eté</i>	<i>Biomasse moyenne (g 0.2m^{-2})</i>
<i>Trou d'Eau platier</i>	0.032 ± 0.026
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	0.037 ± 0.025
<i>Club Med platier</i>	0.047 ± 0.041
<i>Camp Militaire</i>	0.056 ± 0.002
<i>Planch'Alizé platier</i>	0.110 ± 0.095
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	0.114 ± 0.057
<i>Planch'Alizé arrière-récif</i>	0.231 ± 0.108
<i>Hiver</i>	<i>Biomasse moyenne (g 0.2m^{-2})</i>
<i>Grand Trou d'Eau platier</i>	0.005 ± 0.007
<i>Trou d'Eau platier</i>	0.004 ± 0.003
<i>Camp Militaire</i>	0.008 ± 0.003
<i>Planch'Alizé platier</i>	0.016 ± 0.014
<i>Grand Trou d'Eau arrière-récif</i>	0.079 ± 0.060
<i>Club Med platier</i>	0.085 ± 0.028

- Groupes trophiques

La figure 40 présente, pour chacune des stations d'étude, la répartition relative des biomasses de chaque groupe trophique. La biomasse des carnivores, par rapport à la biomasse totale, est dominante dans cinq des six stations, avec un maximum de 81 % à Trou d'Eau platier. La station Camp Militaire où les déposivores sélectifs contribuent le plus à la biomasse totale (36 %) fait exception. Dans une moindre mesure, les suspensivores sont également bien représentés et plus particulièrement dans les stations (platier et arrière-récif) de Planch'Alizé et de Trou d'Eau (> 23 %). Enfin, les déposivores non sélectifs ont des biomasses importantes à Camp Militaire (28 %) et à Club Med (22 %), dans les autres stations leur contribution ne dépasse pas 14 %.

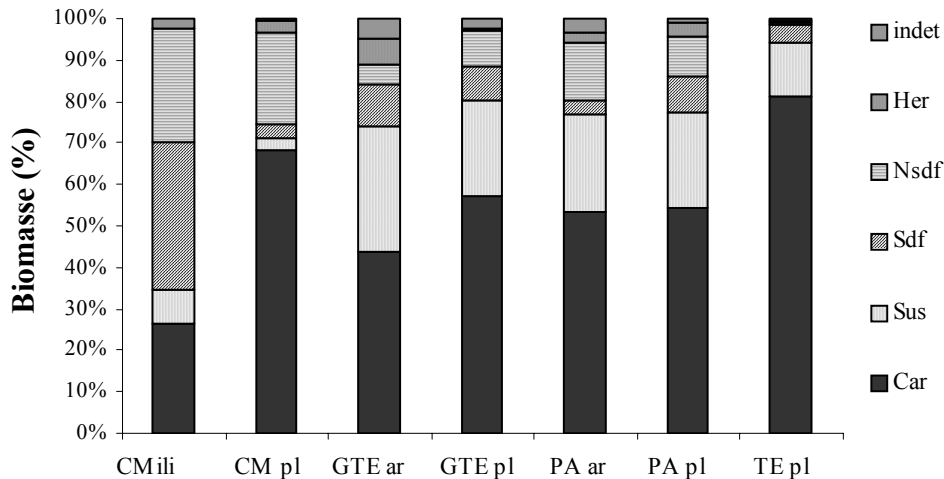


Figure 40 : Biomasse moyenne relative des groupes trophiques par station. *CMed* : Club Med, *CMili* : Camp Militaire, *GTE* : Grand Trou d'Eau, *PA* : Planch'Alizé, et *TE* : Trou d'Eau. *ar* : arrière-récif, *pl* : platier. *indet* : indéterminé, *Her* : herbivores, *Nsdf* : déposivores non sélectifs, *Car* : carnivores, *Sdf* : déposivores sélectifs, *Sus* : suspensivores.

Une analyse plus détaillée a été menée par groupe trophique afin d'identifier la source de la variabilité spatio-temporelle de la biomasse mise en évidence précédemment. La variation temporelle est essentiellement due au groupe trophique dominant, les carnivores. Leur biomasse en été ($0.048 \pm 0.066 \text{ g } 0.2 \text{ m}^{-2}$) est significativement plus importante qu'en hiver ($0.017 \pm 0.031 \text{ g } 0.2 \text{ m}^{-2}$; test U Mann-Whitney; $U = 256$; $N = 39$; $p = 0.004$). En revanche, la variabilité spatiale de la biomasse ne semble pas être expliquée par chacun des quatre principaux groupes trophiques (carnivore, suspensivore, déposivore sélectif et non sélectif). Chacune de leur biomasse ne montre aucune variation spatiale significative quelle que soit la saison, sauf en été pour les déposivores sélectifs. Leur biomasse est significativement plus importante à Camp Militaire par rapport aux autres stations en été (ANOVA à un facteur [station], $ddl = 6$; $F = 5.25$; $p = 0.005$, test post-hoc de Newman-Keuls avec $\alpha = 5 \%$).

2.3.2.3. Interaction environnement – macrofaune

L'analyse BioEnv n'a pas permis de détecter l'existence d'une corrélation entre les treize paramètres environnementaux (ammonium, nitrates+nitrites, chlorophylle *a*, salinité, silicium, phosphates, pH, température, carbone total particulaire, azote particulaire, rapport du carbone total à l'azote particulaires dans la colonne d'eau, et chlorophylle *a* et matière organique totale des sédiments : données du [chapitre 1](#)) et la macrofaune. Toutefois, la

corrélation la plus élevée a été obtenue pour la matière organique totale des sédiments avec les densités ($r^2 = 0.29$) et les biomasses ($r^2 = 0.25$).

En résumé, 96 % de la densité et 89 % de la biomasse sont dus aux phyla des annélides (polychètes), des cnidaires (actiniaires), des arthropodes (crustacés) et des mollusques (bivalves et gastéropodes). Ces derniers présentent des densités faibles par rapport à leur biomasse, témoignant d'une taille individuelle importante. La diversité est faible, et plus particulièrement à Grand Trou d'Eau arrière-récif et Planch'Alizé platier, en raison de la dominance de *Edwardsia sp3* (actiniaire) et dans une moindre mesure de *Aonides oxycephala* (polychète spionidé). Les densités et les biomasses sont plus élevées en été, cette différence (pour les biomasses) étant essentiellement due à l'évolution des carnivores. En été, les platiers de Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau et Club Med montrent les plus faibles densités et biomasses et s'opposent à Grand Trou d'Eau arrière-récif (en densités) et à Planch'Alizé arrière-récif (en biomasses). En hiver, les platiers de Club Med et de Grand Trou d'Eau arrière-récif montrent les densités et les biomasses les plus élevées. Chacune des biomasses des quatre groupes trophiques dominants ne permet pas d'expliquer les variabilités spatiales observées. Aucune corrélation n'a pu être établie entre les treize paramètres environnementaux étudiés (colonne d'eau et sédiments) et les biomasses et densités de macrofaune.

2.4. DISCUSSION

Caractéristiques générales de la macrofaune

Les sédiments du récif de La Saline présentent une macrofaune relativement pauvre, avec 134 taxons identifiés. Il faut cependant noter que cette richesse spécifique, correspondant au nombre total de taxons recensés pendant la période d'étude, est une valeur minimale. En effet, l'identification de certains taxons, comme les amphipodes, s'est cantonnée à des niveaux taxinomiques supérieurs. Toutefois cette étude, en raison de sa large prospection (8.2 m²) et de la méthode d'extraction employée, a permis d'augmenter le nombre de taxons recensés à la Réunion, puisque Mondon, en 2001, n'avait récolté et identifié que 64 taxons (tamis 1 mm). Les comparaisons des caractéristiques de la faune réunionnaise à la littérature sont rendues difficiles par des différences dans les modalités d'échantillonnage, notamment au niveau de la maille utilisée. Il faut donc les considérer avec précaution. Ainsi, avec une

surface échantillonnée de 4.8 m² et pour une maille de 1 mm, Bos (1998) a dénombré 266 taxons dans la baie de Sainte Marie (Nouvelle-Calédonie). Gout (1991) a établi des valeurs de H' (indice de Shannon-Wiener) pouvant atteindre 5.7 sur des fonds de Nouvelle Calédonie, à faible teneur en particules fines. Pour les récifs frangeants de Tahiti, Frouin (1996) a étudié des communautés très diversifiées, avec un H' de 5.5, pour une étude réalisée avec un tamis de 2 mm. Ainsi, avec un H' moyen égal à 2.71 et 134 taxons, les communautés de macrofaune sont peu diversifiées.

La densité moyenne de la macrofaune estimée par notre échantillonnage atteint seulement 33 ind 0.2 m⁻², elle est la moitié de celle rapportée par Mondon (2001) avec 34 ind 0.1 m⁻². Ces deux campagnes d'échantillonnage se veulent complémentaires et n'ont pas été ciblées sur les mêmes zones géomorphologiques, ce qui explique cette différence. Alors que celle de Mondon (2001) s'est focalisée sur les arrière-récifs, nous avons élargi la zone prospectée à de nombreux platiers du récif de La Saline, et en particulier aux zones de sédiment grossier et parfois instable qui ne favorisent pas un développement de fortes populations. Il est également envisageable que l'expérimentation sur le métabolisme, préalable à l'échantillonnage de la faune, puisse perturber la faune sous-jacente et ainsi affecter les prélèvements. Au-delà du récif réunionnais, une comparaison plus large, montre que les densités en général sont plus fortes. Ainsi Long et Poiner (1994) ont enregistré, au nord de l'Australie, une moyenne de 203 ind m⁻² sur une maille de 1 mm (La Saline : 165 ind m⁻²). Chardy et al. (1988) ont trouvé des densités de 41 à 220 ind m⁻² en Nouvelle Calédonie, sur 2 mm. À Tahiti, Frouin et Hutchings (2001) ont calculé, pour une maille de 2 mm, une densité moyenne de 449 ind m⁻². Alongi (1989b) dans sa revue sur l'écologie des substrats meubles des récifs coralliens, expose des densités variant en été, de 449 à 7181 ind m⁻² dans les sédiments de récifs coralliens. Enfin, Riddle (1988b) a enregistré une densité record avec une tamis de 0.5 mm dans le récif de Rib (Grand Barrière, Australie) qui atteint 43 690 ind m⁻². Finalement, les densités rapportées dans la présente étude font partie des plus faibles.

Les biomasses moyennes établies dans cette étude (tableau 34) sont également inférieures à celles rapportées par Mondon (2001) à La Saline. Même si cet auteur a travaillé dans les arrière-récifs, la comparaison est délicate puisque les biomasses ont été estimées non pas par calcination, mais à partir des poids secs alcoolisés de matière fraîche. L'utilisation de facteurs de conversion entraîne des imprécisions. Toutefois, une comparaison avec les

données de la littérature, détaillée dans le tableau 34, confirme que les biomasses mesurées à la Réunion font partie des plus faibles enregistrées dans les systèmes tropicaux (Chardy et Clavier 1988).

Tableau 34 : Comparaison de biomasses (poids secs) mesurées à la Réunion à celles d'autres sites.

<i>Lieu</i>	<i>Biomasse de macrofaune</i>	
<i>Tahiti (Polynésie française)</i>	0.2 à 4.4 g m ⁻²	(Frouin 2000)
<i>Mururoa (Polynésie française)</i>	0.4 à 2 g m ⁻²	(Villiers et al. 1987)
<i>Nouvelle Calédonie</i>	7.9 à 14.8 g m ⁻²	(Chardy et Clavier 1988)
	0.9 à 16 g m ⁻²	(Bos 1998)
	0.8 à 1.6 g m ⁻²	(Boucher et Clavier 1990)
<i>Atoll d'Uvéea</i>	0 à 14.4 g m ⁻²	(Garrigue et al. 1998)
<i>Davies Reef (Grande Barrière, Australie)</i>	2 à 15 g m ⁻²	(Riddle et al. 1990)
<i>La Réunion</i>	0.09 à 4.77 g m ⁻²	(Mondon 2001)
<i>La Réunion</i>	0.02 à 1.16 g m ⁻² (0.004 à 0.231 g 0.2 m ⁻²)	cette étude

Alongi (1989b) présente les communautés de macrofaune des récifs coralliens comme les plus diversifiées et les plus abondantes par rapport aux écosystèmes tempérés. Avec une biomasse moyenne de 0.059 g 0.2m⁻² et une densité moyenne de 33.8 ind 0.2m⁻², l'écosystème sédimentaire du récif de La Saline présente cependant des communautés de macrofaune à densité faible, avec les biomasses parmi les plus faibles enregistrées dans la zone intertropicale.

La pauvreté enregistrée par rapport aux autres récifs pourrait s'expliquer par le fait que ces études ont été menées dans des aires biogéographiques différentes. L'écosystème récifal réunionnais est jeune (8 500 ans) et présente une géomorphologie encore rudimentaire. La couche de sédiment y est peu développée, ce qui n'est probablement pas favorable au développement de communautés complexes. De plus, ce récif est soumis à un hydrodynamisme marqué (Cordier et al. 2005) qui induit un effet probablement négatif sur les communautés de macrofaune. En effet, selon Dexter (1992), les valeurs de diversité (H') et de richesse spécifique diminuent lorsque l'exposition au courant croît. Coleman et al. (1997) montrent également que des sédiments soumis à un fort hydrodynamisme offrent moins de niches écologiques, et donc moins de diversité. De plus, en provoquant une instabilité du sédiment, l'hydrodynamisme est défavorable au recrutement et au développement de la macrofaune et inhibe l'expansion des communautés benthiques (Riddle 1988b). La taille des

grains est un facteur qui permet d'expliquer la biomasse de la macrofaune, ainsi dans des conditions de forts hydrodynamisme, les biomasses sont faibles (Rodil et Lastra 2004). Seules des espèces résistantes à ce forçage physique pourraient s'installer sur dans ce type de substrat. C'est cette hypothèse qui a été choisie pour expliquer la structure de la macrofaune à la Réunion, avec les actiniaires des sables (*Edwardsia sp3*) comme taxon particulièrement illustratif. En effet, il a été montré (paragraphe 2.2) que les densités de macrofaune dans l'arrière-récif de Trou d'Eau, essentiellement composée d'actiniaires des sables, restaient inchangées après le passage d'un cyclone (Dina 2002) et stables à l'intérieur d'une même saison, cela, également après des épisodes de houle. Finalement, la structure des communautés de macrofaune semble répondre au facteur hydrodynamique, ce qui leur confère une certaine résistance dans des conditions particulièrement soutenues et permet d'expliquer les faibles biomasses mesurées.

Variabilité spatio-temporelle

L'étude spécifique réalisée dans l'arrière-récif de Trou d'Eau montre que les communautés de macrofaune sont stables à l'intérieur d'une même saison, qu'elles ne répondent pas à une évolution intra-saisonnière de certaines conditions environnementales (houle, température, matière organique), et qu'elles sont résistantes face à des perturbations telles que les tempêtes tropicales. Ces points ont été discutés dans le paragraphe 2.2. Ce constat nous a donc permis d'alléger l'échantillonnage visant à étudier la variation temporelle à plus large échelle, en nous contentant ensuite d'un seul prélèvement par saison. Il est apparu que les communautés de macrofaune sont plus abondantes en été qu'en hiver. Les biomasses suivent la même tendance. Ce résultat est original puisque les rares études menées sur le sujet rapportent, en général, une absence de variabilité saisonnière (Alongi et Christoffersen 1992). Par ailleurs, cette variabilité n'est expliquée par aucun des treize paramètres environnementaux étudiés (faible coefficient de corrélation, procédure BioEnv), et plus particulièrement par les indicateurs employés classiquement dans ce genre d'étude comme les teneurs en matière organique ou en chlorophylle dans les sédiments (Benton et al. 2002; Ramey et Snelgrove 2003).

La présente étude a également permis de dégager une différence entre les arrière-récifs et les platiers. Cette dualité se traduit par des biomasses et des densités supérieures à proximité de la côte. L'évolution de la structure des communautés de macrofaune selon un

gradient côte - large est bien illustrée par l'étude de Mondon (2001) réalisée sur trois stations, le long de la radiale de Trou d'Eau. Même si aucune relation significative n'a pu être établie entre la faune et les paramètres environnementaux, il est important de préciser que dans la majorité des cas, les fortes teneurs en matière organique ou en chlorophylle dans les sédiments, ou les fortes concentrations en éléments nutritifs dans la colonne d'eau, ont été mesurées dans les arrière-récifs. Ainsi, de faibles gradients de concentration pourraient être des facteurs secondaires permettant d'expliquer l'hétérogénéité spatiale liée à la structure géomorphologique du récif. Les communautés répondraient alors à des micro-effets environnementaux non perceptibles avec les techniques classiques d'échantillonnage.

L'absence d'influence de tels facteurs a déjà été soulignée par différents auteurs. Riddle (1988b), explique que les paramètres environnementaux ne permettent d'expliquer ni la variabilité ni la stabilité. De même, Quijon et Jaramillo (1993) ont pu démontrer le rôle limité de tels paramètres sur la structure de la communauté. Par conséquent, les causes de cette variabilité doivent être recherchées ailleurs. Les traits de vie des communautés (sélection du site par les larves, mode de nourriture et mobilité) peuvent influencer sur leur distribution (Gimenez et Yannicelli 2000). Selon Alongi et Christoffersen (1992), d'autres facteurs comme les perturbations physiques (l'hydrodynamisme en particulier), la disponibilité en nourriture et dans une moindre mesure la prédation, influencent aussi la structure des peuplements de la macrofaune.

Fonctionnement trophique des communautés de macrofaune

La macrofaune montre une variabilité spatiale significative. Cependant, il apparaît qu'aucun des quatre principaux groupes trophiques (suspensivores, carnivores, dépositivores sélectifs et non sélectifs) ne reflète cette hétérogénéité spatiale (en terme de biomasse). De ce fait, une approche globale du fonctionnement trophique des communautés a été entreprise. À l'échelle du récif de La Saline, les suspensivores, essentiellement représentés par les actiniaires, dominent les communautés. Cependant, en terme de biomasse, descripteur de choix pour cette étude puisqu'il reflète le transfert et le stockage de la matière au sein du réseau trophique, ce sont les carnivores qui sont majoritaires sur toutes les stations, excepté Camp Militaire. La dominance de ce groupe trophique témoigne d'un enrichissement limité en matière organique et d'une communauté mature et stable (Frouin 1996; Frouin 2000). En effet, les travaux de cet auteur ont permis de mettre en évidence une relation entre l'apport en

matière organique et la succession trophique dans les sédiments du lagon anthropisé de Tahiti ; les carnivores sont prépondérants dans le récif barrière où l'influence océanique prédomine sur les apports d'origine terrestre. Les communautés sont donc régies par des relations de prédation. Ainsi, le compartiment sédimentaire se définit, grâce à l'étude de la structure des communautés de la macrofaune, comme un milieu peu assujéti aux apports de matière organique et ne présentant pas de signes concrets de perturbations. Seule la station de Camp Militaire fait exception puisque les dépositives y sont prépondérants, toutefois la teneur en matière organique ne vient pas confirmer cette tendance. Par ailleurs, cet état de non perturbation est confirmé par une analyse détaillée des taxons, et plus particulièrement par les annélides polychètes qui constituent de bons indicateurs en milieu dégradé (Frouin et Hutchings 2001). Ce groupe taxinomique ne représente pas une part majoritaire de la biomasse et de l'abondance au sein de la faune (18 et 28 % respectivement). De plus, les densités dans les platiers, sous influence océanique, sont supérieures à celles des arrière-récifs. Le taxon des capitellidés indicateur de milieux perturbés (Newell et al. 1997; Pearson et Rosenberg 1978) n'a été rencontré que 28 fois au cours de la présente étude. Ce sont les polychètes de la famille des spionidés qui dominent sur l'ensemble du récif (14 % de l'ensemble des individus comptabilisés). Ces dernières sont reconnues comme espèce ubiquiste (Pearson et Rosenberg 1978).

Conclusion

Ce travail est la deuxième étude importante menée sur la macrofaune des sédiments récifaux à la Réunion et s'avère utile pour la caractérisation et la compréhension de l'écosystème récifal. Cette étude a permis de confirmer la pauvreté du compartiment benthique sédimentaire et les faibles abondances et biomasses des communautés. Cette structure reflète certainement la réponse des communautés à un important hydrodynamisme auquel est sujet le récif. Cette hypothèse est renforcée par le phénomène de stabilité qui se traduit par la résistance des communautés face à des perturbations modérées comme les tempêtes tropicales. Enfin, la composition taxinomique et l'importance du groupe trophique des carnivores en association avec des teneurs en matière organique relativement faibles dénotent la présence d'une communauté non perturbée qualifiée de mature et stable où les relations biotiques sont régies par les phénomènes de prédation.

3. ROLE DES HOLOTHURIES

3.1. MATERIEL ET METHODES

3.1.1. CHOIX DES ESPECES

Au sein du récif de Saint-Gilles - La Saline, deux espèces d'holothuries de la famille des Holothuriidae dominant largement les substrats meubles des arrière-récifs et des platiers (Conand et Mangion 2002) : *Holothuria atra* et *Holothuria leucospilota*. Leurs densités peuvent atteindre, selon les sites, 6.6 ind m⁻² et 1 ind m⁻², respectivement. *Stichopus chloronotus*, qui a été l'objet de nombreuses études à la Réunion (Conand 2002b) et dans le monde (Klinger et al. 1994; Uthicke 1994; Yamanouti 1939), est également présente sur les récifs mais à des densités inférieures. Ce sont donc les deux espèces dominantes *H. atra* et *H. leucospilota* qui ont été préférées, elles partagent également des préférences écologiques.

Petite holothurie noire, *H. atra* (famille des Holothuriidae, tableau 35) a un corps plus ou moins cylindrique aux extrémités arrondies. Généralement recouverte d'une fine pellicule de sable, elle est reconnaissable à des zones circulaires dépourvues de sédiment, alignées sur les flancs de l'animal (figure 41). Le tégument exsude un liquide rouge quand il est frotté. Elle est très présente dans tout l'Indo-Pacifique tropical (Clark et Rowe 1971; Conand 1989; Conand et al. 2003; Yamanouti 1939).

Tableau 35 : Classification des holothuries *Holothuria atra* et *Holothuria leucospilota*.

<i>Embranchement</i>	Echinodermata
<i>Sous-embranchement</i>	Eleutherozoa
<i>Classe</i>	Holothuroidea
<i>Ordre</i>	Aspidochirotida
<i>Famille</i>	Holothuriidae

À la Réunion, elle peuple préférentiellement la dépression d'arrière-récif, sur du sable ou des débris coralliens, mais également les rares herbiers localisés dans la dépression d'arrière-récif de Planch'Alizés ou de Club Med et parfois le platier externe où les densités inférieures et les individus plus grands (Conand 1996). Cette espèce est particulièrement intéressante par sa très large répartition sur l'ensemble des complexes récifaux réunionnais, mais surtout par l'existence d'une population bien particulière localisée dans la dépression

d'arrière-récif du site de Planch'Alizé. Comme l'ont montré Conand et Mangion (2002), cette population possède des caractéristiques spécifiques comme une densité élevée, associée à une taille et à un poids individuel réduits qui témoignent d'une reproduction asexuée par scission étudiée précédemment par Conand (2004) et Jaquemet et al. (1999).

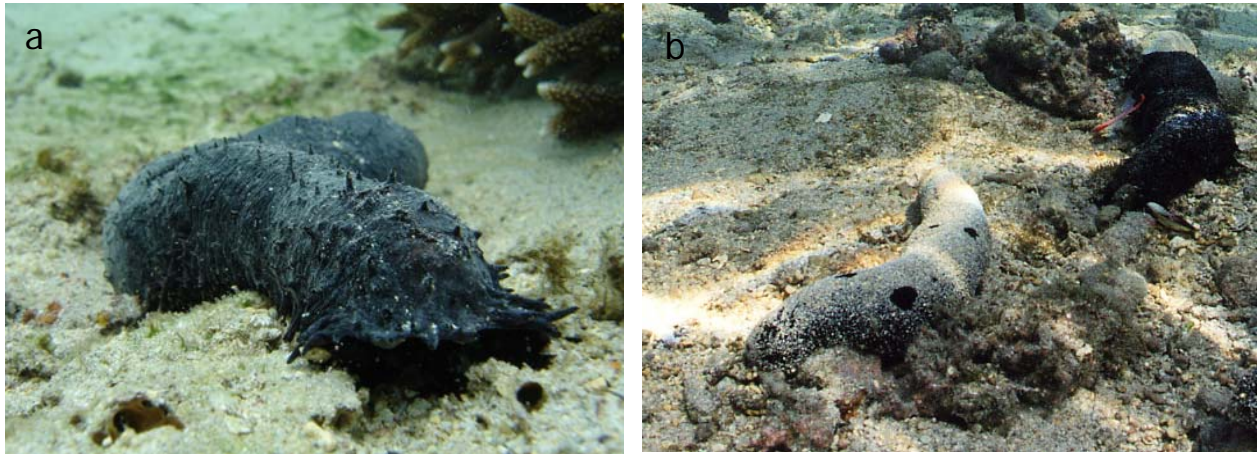


Figure 41 : *Holothuria leucospilota* (a) et *Holothuria atra* (b) de l'arrière-récif de Planch'Alizé.

Proche de *H. atra* par sa couleur uniformément noire, *Holothuria leucospilota* s'en distingue par une taille généralement plus importante et par un corps plus allongé et légèrement effilé aux extrémités. Son tégument porte des nombreux podia et papilles (figure 41). A la différence d'*H. atra*, elle expulse des tubes de cuvier qui sont particulièrement longs et étroits (Conand 1989). Elle peuple la zone Indo-Pacifique tropicale, de l'ouest de l'Océan Indien et la Mer Rouge jusqu'à l'ouest du Pacifique (Clark et Rowe 1971). Elle se développe classiquement dans les eaux peu profondes des récifs. Elle a souvent l'extrémité postérieure du corps cachée dans les anfractuosités de la roche, du récif ou sous des débris divers. Cette espèce, beaucoup moins connue que la première, a été l'objet de différentes d'études (Klinger et al. 1993; Massin et Doumen 1986; Ong Che 1990) en particulier sa multiplication sexuée et asexuée (Drumm et Loneragan 2005; Purwati et Luong-Van 2003).

3.1.2. ACTIVITES LIEES A LA NUTRITION

Cette étude menée dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Trou d'Eau a été réalisée durant l'été 2003, conjointement à celle portant sur les mesures du taux d'ingestion et de bioturbation.

3.1.2.1. Vitesse de déplacement

Afin de connaître les distances parcourues par les holothuries, six individus de chaque espèce ont été marqués avec des implants dermiques en plastique introduit avec une aiguille. Il a été montré (Conand 1989) et observé par nos soins, que ce marquage n'affecte ni les mouvements ni le comportement des individus qui reprennent une attitude naturelle de nutrition après quelques minutes seulement. Ce ne sont pas les marques les plus efficaces (Purcell et al. 2006), mais elles sont suffisantes pour une étude réalisée à l'échelle de la journée. La distance linéaire entre le piquet de repérage et l'holothurie correspondante est mesurée toutes les heures, pour *H. atra* et toutes les deux heures pour *H. leucospilota*, pendant 24 h. Il est fort probable que les individus ne se déplacent pas en ligne droite. Cependant, ces données représentent une estimation de la distance minimale parcourue par chaque individu en un temps donné.

3.1.2.2. Suivi éthologique

Un suivi comportemental des holothuries a été réalisé, en parallèle des mesures des vitesses de déplacement, pendant 15 min toutes les deux heures. Ce suivi n'a pu être effectué que sur un individu par espèce sur chaque site. Le codage comportemental a été mis en place suite à des observations préalables en aquarium. Ainsi, différents comportements et paramètres ont été observés tels que le déplacement du corps, le mouvement des tentacules et l'expulsion des fèces. Un état initial a été effectué à chaque début d'observation, puis seules les variations de cet état ont été notées en précisant le temps.

3.1.3. TAUX D'INGESTION ET DE BIOTURBATION

Cette étude a fait l'objet d'une publication, les détails des matériels utilisés et des méthodes employées y sont décrits dans la section correspondante ([paragraphe 3.2](#)).

3.1.4. NUTRITION DES HOLOTHURIES

Après avoir évalué les volumes de sédiment ingéré par les holothuries, cette dernière expérimentation s'attache à définir la quantité de carbone ingérée et assimilée, et de détailler sa composition pour différents stades de la nutrition (figure 42) :

- 1 - le compartiment Sed, localisé sous les tentacules de l'holothurie,

- 2 - le compartiment intestin antérieur, appelé 'foregut' (FG)⁸
- 3 - le compartiment intestin postérieur, le 'hindgut' (HG) et,
- 4 - les fèces (Fe).

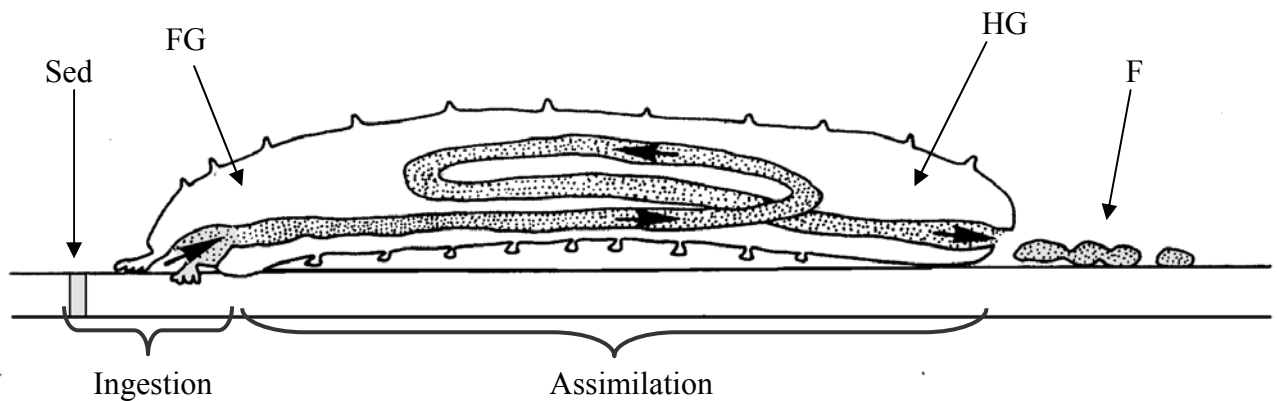


Figure 42 : Localisation des différents compartiments étudiés durant l'activité de nutrition des holothuries dépositrices. Sed : sédiments présents sous les tentacules, FG : 'foregut' ou tube digestif antérieur, HG : 'hindgut' ou tube digestif postérieur et Fe : fèces. D'après Conand (1994).

Neuf individus de chacune des deux espèces ont été prélevés et disséqués dans chaque site d'étude. Le choix des individus a été fait en fonction de la présence de fèces fraîches à proximité de l'anus. Celles-ci ont été récoltées, ainsi qu'une carotte de sédiment (1.6 cm de diamètre) sous les tentacules. Le conditionnement, le stockage et le traitement des sédiments destinés aux mesures de chlorophylle *a*, de carbone organique et d'azote sont présentés dans le chapitre 1 ([paragraphe 2.3.1](#)). Concernant les bactéries des sédiments, un travail spécifique leur a été consacré, il est présenté dans le [paragraphe 3.4.1](#) de ce troisième chapitre.

L'évolution des teneurs en carbone organique et azote des sédiments durant la nutrition d'*H. atra* et d'*H. leucospilota* a été suivie au cours de l'été 2003 et l'hiver 2004 dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Trou d'Eau. Cependant, afin de ne pas affecter dangereusement les populations *H. atra* présentes en faibles densités dans la station de Trou d'Eau, nous avons choisi de ne pas travailler sur cette espèce en hiver.

Le devenir de la chlorophylle *a* et des bactéries, au cours de la nutrition de *H. atra* a été suivi à Planch'Alizé arrière-récif, en été 2004 et en hiver 2004. Un suivi a également été

⁸ Des symboles anglo-saxons ont été choisis par soucis de cohérence avec ceux utilisés dans les publications présentées dans ce manuscrit.

mené chez *H. leucospilota*, dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et Trou d'Eau durant l'hiver 2004.

3.2. ACTIVITES LIEES A LA NUTRITION

3.2.1. VITESSE DE DEPLACEMENT

La vitesse de déplacement permet, avec d'autres indicateurs comme le taux d'ingestion (paragraphe 3.3), d'estimer l'activité générale de l'holothurie. Les distances moyennes parcourues par heure entre chaque prélèvement sont résumées dans les figures 43 et 44. Beaucoup d'holothuries présentent un schéma d'activité alternatif entre le jour et la nuit (Hammond 1982). À l'échelle journalière, aucune périodicité particulière n'est cependant décelable dans l'activité de déplacement des holothuries comme l'ont précisé Yamanouti (1939) et Trefz (1958), même si il existe des périodes plus ou moins longues d'immobilité.

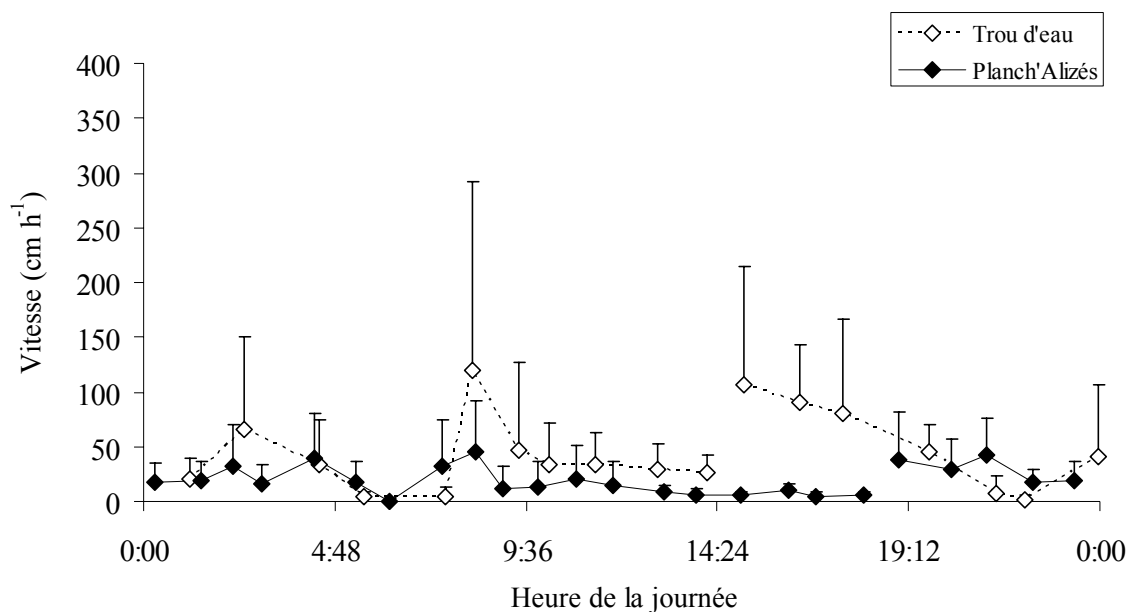


Figure 43 : Vitesse moyenne atteinte entre chaque prélèvement par *H. atra* sur chacune des stations. Les barres verticales indiquent les écarts-types.

Les vitesses moyennes de déplacement sont plus élevées à Trou d'Eau ($58.5 \pm 46.4 \text{ cm h}^{-1}$) qu'à Planch'Alizé ($22.0 \pm 16.5 \text{ cm h}^{-1}$). Cependant, cette différence n'est significative ni pour *H. atra* (test t, $p = 0.09$) ni pour *H. leucospilota* (test U, $p = 0.10$). Enfin, il n'y a pas de différence significative pour les vitesses de déplacement entre espèces (test U, $p = 0.19$). Quels que soient l'espèce et le site considérés, la vitesse moyenne est de l'ordre de $38.3 \pm$

31.8 cm h⁻¹. Pour *H. atra*, Bakus (1973) rapporte des vitesses de l'ordre de 52 m j⁻¹, qui est de l'ordre de grandeur de la vitesse maximale enregistrée à Trou d'Eau pour *H. leucospilota* : 41.5 m j⁻¹.

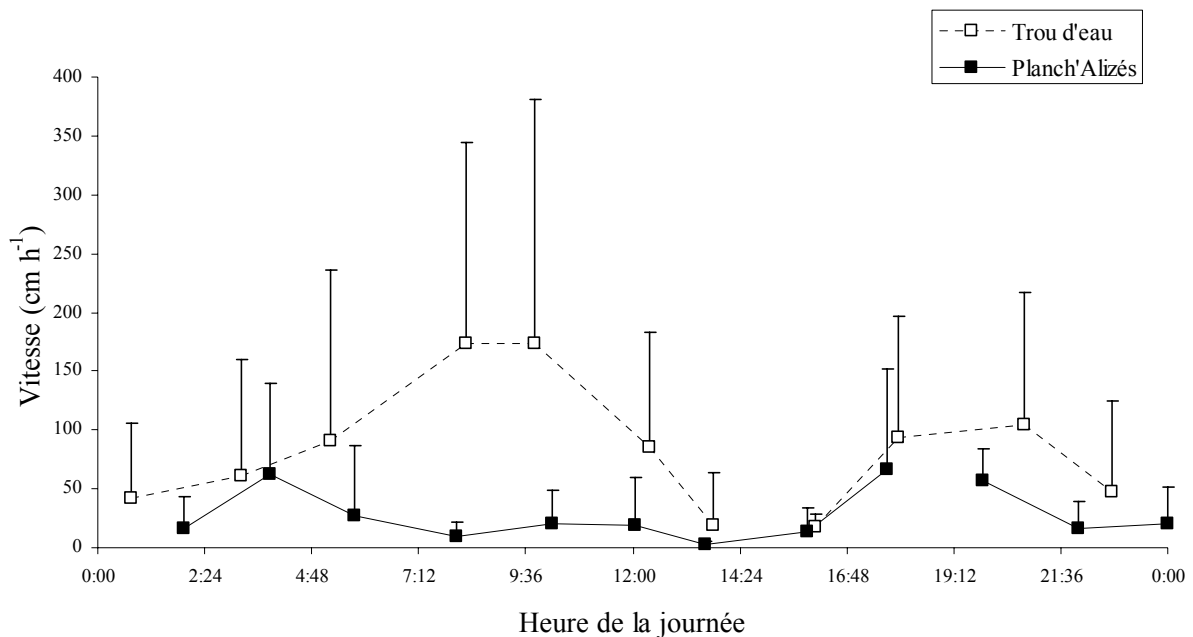


Figure 44 : Vitesse moyenne atteinte entre chaque prélèvement par *H. leucospilota* sur chacune des stations. Les barres verticales indiquent les écarts-types

3.2.2. SUIVI ETHOLOGIQUE

Les deux espèces d'holothuries étudiées ne présentent pas les mêmes caractéristiques de nutrition. *H. leucospilota* déploie ses tentacules, très mobiles, hors de sa bouche alors que *H. atra* les contient à l'intérieur de sa bouche, rendant les observations très difficiles.

Il résulte de cette expérimentation quelques informations importantes. Les périodes de déplacement correspondent à des phases de recherche de nourriture pendant lesquelles les tentacules reviennent peu à la bouche, ou à intervalles de temps relativement longs. En effet, les holothuries semblent "goûter" le sable en différents endroits. Cela suggère qu'elles choisissent leur nourriture, mais le critère de sélection n'a pas pu être validé d'après les observations *in situ*.

De plus, les holothuries prélèvent préférentiellement la couche superficielle (jusqu'à 1 cm) mais il peut leur arriver fréquemment d'atteindre la couche de couleur plus sombre et de se nourrir jusqu'à 3 cm. C'est surtout le cas de *H. atra*. En effet, *H. leucospilota* sont plus mobiles et mangent plus en surface, tandis qu'*H. atra* déplace beaucoup moins la partie antérieure du corps et a tendance à creuser davantage le sédiment.

3.3. TAUX D'INGESTION ET DE BIOTURBATION

Rythme d'alimentation et impact du remaniement du sédiment par deux dépositivores *Holothuria leucospilota* et *Holothuria atra* d'un récif frangeant (La Réunion, Océan Indien).

P. Mangion, D. Taddei, P. Frouin & C. Conand

Article publié dans Echinoderms: München - Heinzeller & Nebelsick (eds), Taylor & Francis Group, London, pp 311-317. 2004

Résumé - Des expériences ont été menées sur les espèces communes *Holothuria leucospilota* et *Holothuria atra* à deux stations de récifs frangeants de La Réunion, pour étudier la qualité et la quantité de sédiment ingéré par les holothuries dépositivores. Une relation a été établie entre le niveau d'enrichissement en éléments nutritifs et la densité en holothuries : les holothuries sont abondantes (densités atteignant 3 ind m⁻²) dans les zones eutrophisées alors que les faibles densités caractérisent les zones oligotrophes. Les observations de terrain montrent que *Holothuria leucospilota* et *Holothuria atra* ingèrent respectivement en moyenne 79.7 g PS de sédiment ind⁻¹ j⁻¹ et 88.8 g PS ind⁻¹ j⁻¹ aux 2 stations. Nous avons montré qu'une population de ces deux espèces peut remanier 82 kg PS m⁻² an⁻¹ de sédiment dans la zone eutrophisée, tandis que 3 kg seulement sont remaniés dans la zone oligotrophe. La teneur en matière organique n'est pas significativement différente entre les deux stations, mais les fortes densités d'holothurie trouvées dans les zones eutrophes reflètent une plus forte production benthique. L'analyse des contenus digestifs a montré que la matière organique du sédiment ingéré est utilisée avec une efficacité de 10 % pour les 2 espèces. Le rapport C_{org}/N augmente le long du tube digestif ce qui témoigne de la dégradation de la matière organique. Cela montre la capacité de ces holothuries à dégrader la matière organique du sédiment et à la rendre disponible pour d'autres organismes.

Feedin rate and impact of sediment reworking by two deposit feeders *Holothuria leucospilota* and *Holothuria atra* on a fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean)

Abstract - To investigate the quality and the quantity of sediment ingested by deposit-feeding holothurians, experiments were conducted with the common species *Holothuria atra* and *Holothuria leucospilota* at two stations on Reunion fringing reefs. A relation has been

established between enrichment level of the area and holothurian densities: holothurians are abundant (densities up to 3 ind m⁻²) in eutrophic areas whereas low densities characterize oligotrophic areas. During field observations, *H. atra* and *H. leucospilota* consumed an average of 79.7 g dw ind⁻¹ d⁻¹ and 88.8 g dw ind⁻¹ d⁻¹ of sediment respectively in both stations. We showed that a mixed population of both species in a eutrophic area can rework 82 kg dw m⁻² y⁻¹ whereas in the oligotrophic area 3 kg dw m⁻² y⁻¹ only are reworked. There was no significant difference in sediment organic matter between the stations, nevertheless the high densities found in the eutrophic area indicate a higher benthic production. Gut content analysis showed that the organic matter ingested from the sediment was used with 10 % efficiency for both species. C_{org}/N ratio increased along the gut showing organic matter degradation. This shows the ability of these holothurians to break down the organic matter from the sediment and to make it easily available for other organisms.

INTRODUCTION

Close to the shore, the back-reef sandy areas are the first ones to endure run off and submarine ground water discharge. Because of human activities, those terrestrial inputs are often enriched with nutrients. This input of nutrients in the marine ecosystem is an important source of perturbations and can induce eutrophication. As a response to those anthropogenic disturbances, benthic communities can alter specifically their functioning and structure. Therefore, their ability in integrating the environment changes makes them good indicators of perturbations (Frouin 2000). Many studies relate to the identification and use of such bioindicators (Pocklington et Wells 1992; Symstad et al. 1998; Wilson 1994), but holothurians have never been used that way. Nevertheless, in Reunion Island, it has been observed that some eutrophic areas are characterized by a high productivity (Cuet et al. 1988; Mioche 1998) but also by high densities of holothurians whereas oligotrophic areas are inhabited only by few individuals (Conand et Mangion 2002). Although very abundant in some sectors of Reunion reefs, holothurians have paradoxically never been studied for nutrition aspects. As the main deposit-feeders of the reef, they should play a key role in the benthic trophic network, through various processes such as transformation, storage, transfer or recycling of the organic matter. Also, their heterogeneous distribution could be linked to the quantity or the quality of organic matter present in the sediments.

Therefore, in a larger context directed at understanding the carbon cycle in the sediment, the present work aims to determine the impact of holothurians nutrition on the

organic matter. The study focuses only on the back reef zone because it is covered mainly by sand. The two dominant species of holothurians (*Holothuria atra* and *H. leucospilota*) are studied and the results will provide information on their nutrition.

Moreover, a comparison of two holothurians communities inhabiting an eutrophic and an oligotrophic site will allow us to discuss the value of these organisms as indicators of organic matter enrichment in the sediment.

MATERIAL AND METHODS

Study area

Located in the western Indian Ocean, at about 800 km east of Madagascar (Figure 45), La Réunion is a young volcanic Island. Its mountainous and very rough topography extends into a narrow insular shelf (max. 7 km width). As a result, coral formations are limited to small and discontinuous fringing coral reefs, lying along the western coast (Montaggioli et Faure 1980).

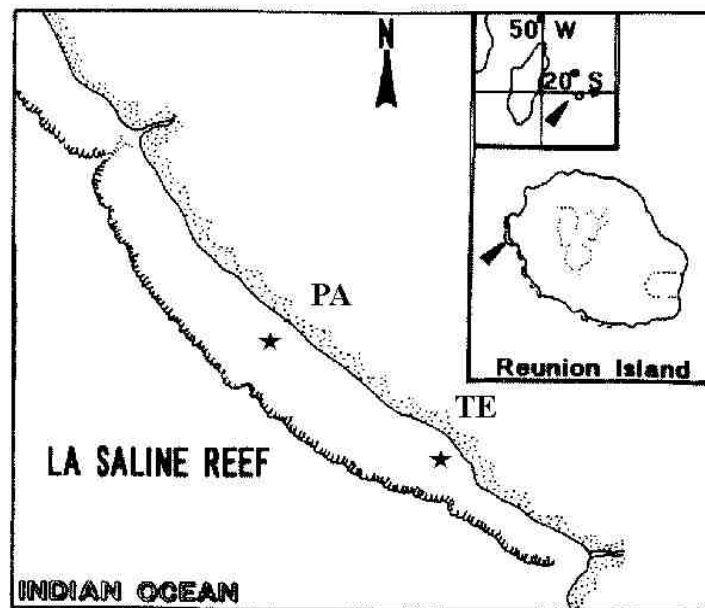


Figure 45 : Location of the two study sites in Saint-Gilles - La Saline fringing reef (Reunion Island). PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau.

Our study took place in the reef complex of “Saint-Gilles - La Saline”, which is the most extensive of the Island. Two sites studied are in the back reef: “Planch'Alizé” is affected by eutrophication, due to groundwater discharge and direct human impact whereas “Trou d'Eau” is considered as an oligotrophic area (Cuet et al. 1988).

Samples collection and treatment

Three types of in situ sampling were carried out by snorkeling, during the warm season, in April 2003, for each species and on each site.

Densities and biomasses were first measured using the quadrat method. Three quadrats of 100 m², randomly chosen, were sampled on each site. All the individuals present in the quadrats were counted and weighed.

Then, the ingestion rate of each species was estimated. This rate corresponds to the amount of sediment ingested per individual per day. This measurement proved to be impossible to measure directly in situ. However, according to Yamanouti (1939) and Hammond (1981), both working on coralline sand, the quantities of ingested sediment are similar to the quantities of ejected sediment because there is no dissolution of sand grains along the digestive tract. Therefore, as in previous work (Ong Che 1990; Uthicke 1999), an indirect measurement of ingestion was carried out, based on the quantities of faeces collected. This in situ experiment lasted 24 h and consisted in a regular collecting of the faeces of 6 marked individuals per species, every hour for *H. atra* and every two hours for *H. leucospilota*.

The third experiment was intended to define the nutritive composition of the sediment in different compartments: in the sediment underneath holothurians tentacles, in the foregut, in the hindgut and in the faeces. Nine specimens of *H. atra* and *H. leucospilota* were sampled during the day. Individuals with fresh faeces next to them were chosen and all the faeces were collected. A sediment sample of the two first centimetres depth directly underneath holothurians tentacles was collected with a small core (diameter 1.6 cm). Indeed, literature data (Klinger et al. 1994; Powell 1977; Uthicke 1999) and our own observations permitted us to estimate that holothurians feed on the sand layer between 0 and 2 cm depth. After sampling, holothurians were immediately dissected and fresh sediments were sampled from the foregut and hindgut. All the sediment samples were analyzed with a CHN analyzer (Auto-analyser NA 1500, CARLO-ERBA) for total organic carbon and total nitrogen.

Statistical analysis

Data homogeneity of variance and normality were assessed using Levene's and Kolmogorov-Smirnov's tests, respectively. A t-test was done to compare two independent samples and a U-test (Mann-Whitney) was used when normality and homogeneity of variance were not assessed. A Wilcoxon test was done to compare two dependant samples. Differences in carbon concentrations between 1/ site, 2/ species and 3/ compartment of sampling (adjacent

sediment, gut contents and faeces), were analysed with a 3-factor ANOVA. Then, we chose the LSD test as a post-hoc test for comparison of means. A log (x) transformation was realised on those data because variances were significantly heterogeneous. Assumption of normality on carbon concentration log-transformed was not checked. However, according to Underwood (1981), ANOVA is strong enough to allow data analysis on non normal data.

RESULTS

Population structure

Results for densities and biomasses (Figure 46) show that both species are unevenly distributed between the two sites. Statistical tests show that densities are significantly greater in Planch'Alizé than in Trou d'Eau, especially for *H. atra* (U test, $p < 0.001$ for *H. atra* and $p = 0.006$ for *H. leucospilota*).

Biomasses follow the same trends as densities and present significantly higher values in Planch'Alizé than in Trou d'Eau for *H. atra* (U test, $p < 0.046$) and *H. leucospilota* (U test, $p = 0.049$).

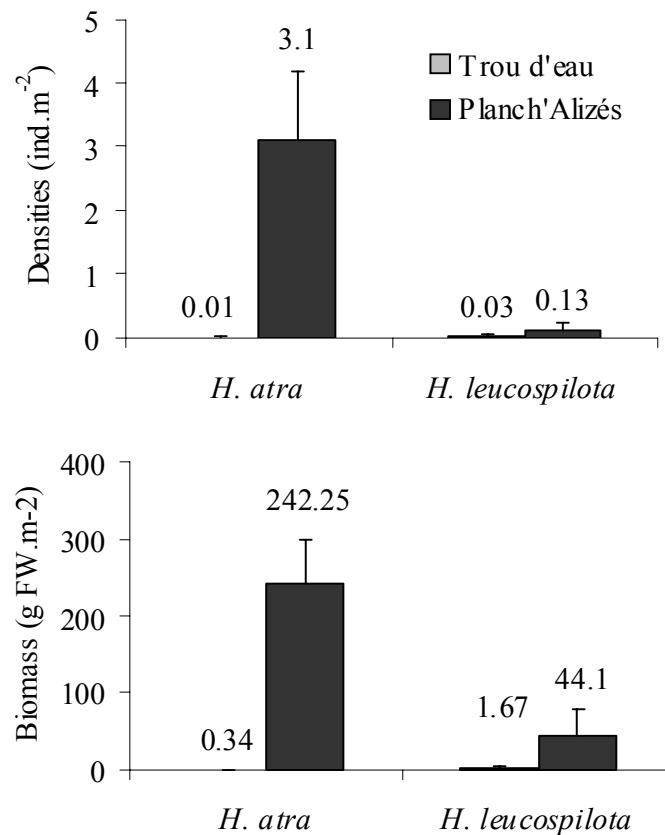


Figure 46: Densities and biomasses of *H. atra* and *H. leucospilota* at Planch'Alizé and Trou d'Eau. fw: fresh weight; ind: individual.

Therefore, these results show a marked spatial heterogeneity of holothurians distribution between the two sites on the Saint-Gilles - La Saline reef complex. Sea cucumber populations appear to be particularly abundant at the eutrophic site of Planch'Alizé.

Ingestion and bioturbation rates

The mean ingestion rates (Table 36) vary between 69 and almost 100 g of dry weight sediment ingested per individual per day ($\text{g dw ind}^{-1} \text{d}^{-1}$). It is apparent that, for both species, the ingestion rate is lower in Planch'Alizé than in Trou d'Eau, but these differences are not significant (t-test, $p = 0.159$ for *H. atra* and $p = 0.137$ for *H. leucospilota*).

The bioturbation rate corresponds to the amount of sediment reworked by a population in one year. It is calculated from ingestion rate and density of either population. Our results show a high bioturbation rate at Planch'Alizé. Indeed, a mixed population of both species ingests $82 \text{ kg dw m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in Planch'Alizé, whereas only $3 \text{ kg dw m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ are reworked in Trou d'Eau. As we observed that holothurians feed on the upper two centimetres layer and that the sediment density was 2.5 g cm^{-3} (unpubl. data), we can assume that one square meter is reworked in 255 days at Planch'Alizé whereas 15 years are necessary in Trou d'Eau.

Table 36: Mean ingestion and bioturbation rates of *H. atra* and *H. leucospilota* at Trou d'Eau (TE) and Planch'Alizé (PA). SD: standard deviation; dw: dry weight; ind: individual; d: day; y: year; T: total bioturbation rate.

Site	Species	Ingestion rate \pm SD ($\text{g dw ind}^{-1} \text{d}^{-1}$)	Bioturbation rate ($\text{g dw m}^{-2} \text{y}^{-1}$)
TE	<i>H. atra</i>	90.14 ± 46.09	82.22
	<i>H. leucospilota</i>	98.87 ± 30.39	3068.37
			T=3150.59
PA	<i>H. atra</i>	69.18 ± 16.21	78299.80
	<i>H. leucospilota</i>	78.79 ± 29.69	3834.93
			T=82134.73

Organic carbon and Nitrogen

The average levels of total organic carbon, total nitrogen and C_{org}/N ratio present in the sediment underneath holothurians tentacles are detailed in Table 37 for both sites, Trou d'Eau and Planch'Alizé.

Both carbon and nitrogen levels were not significantly different in the sediment of the two sites (t-test, $p = 0.625$ for C_{org} and $p = 0.514$ for N), with average concentrations of $2.44 \mu\text{g mg}^{-1}$ for organic carbon, and $0.315 \mu\text{g mg}^{-1}$ for nitrogen. It is also important to notice that

standard deviations values are very low and that variances are homogeneous ($p = 0.323$ for C_{org} , $p = 0.574$ for N). Therefore, these results show homogenous sediments at small and large scales. However, the C_{org}/N ratio is significantly higher at Trou d'Eau than at Planch'Alizé (U test, $p < 0.001$).

Table 37: Mean \pm standard deviation of organic carbon (C_{org}), nitrogen (N) and C_{org}/N ratio in sediment samples collected underneath holothurians tentacles in Trou d'Eau (TE) and Planch'Alizé (PA).

Site	C_{org} ($\mu\text{g mg}^{-1}$)	N ($\mu\text{g mg}^{-1}$)	C_{org}/N
TE	2.482 ± 0.540	0.308 ± 0.076	8.103 ± 0.687
PA	2.407 ± 0.347	0.322 ± 0.043	7.478 ± 0.342

Organic carbon concentrations in the various compartments of sampling are presented in figure 47, for each species at both sites. The 3-factor ANOVA reveals that only the compartment of sampling, and neither the site nor the species, has a significant effect on organic carbon concentrations ($F = 17.547$, $p < 0.001$).

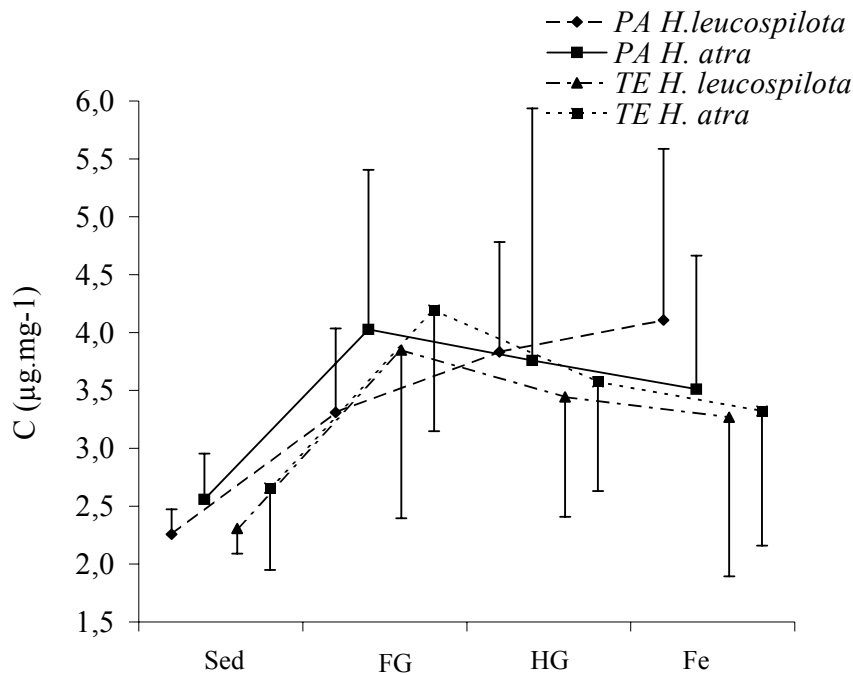


Figure 47: Variations of organic carbon concentrations during nutrition of *H. leucospilota* and *H. atra*. C_{org} : carbon, Fe: faeces, FG: foregut, HG: hingut, PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau, Sed: sediment underneath holothurians tentacles.

Therefore, the variations of organic carbon during the transit were studied in details. Post-hoc tests seem to separate the sediment samples collected under the holothurians tentacles from

those collected in the gut and in the faeces. The significance of the factor compartment of sampling in the ANOVA is, thus, likely due to this main difference. Indeed, figure 47 shows that organic carbon concentrations significantly increase in foregut sediments compared with sediments beneath the tentacles (Wilcoxon test, $p < 0.05$ for each species on each sites). Then, concentrations decrease during the transit in the hindgut. The absorption rates, being based on the difference between hindgut and foregut organic carbon concentrations, reached 10.5 % and 10.8 % for *H. leucospilota* and *H. atra* respectively.

Variations of nitrogen levels along the different compartments (Figure 48) follow the same trend than organic carbon concentrations (Figure 47). An increase appears between the adjacent sediment and foregut, whatever species or site, and then, concentrations tend to decrease in the hindgut and stabilize in the faeces. Statistical analysis show that the increase of N levels between the adjacent sediment and the hindgut is significant for each species on both sites (Wilcoxon test, $p < 0.05$), but not the decrease between foregut and hindgut (Wilcoxon test, $p > 0.05$ for each species on both sites).

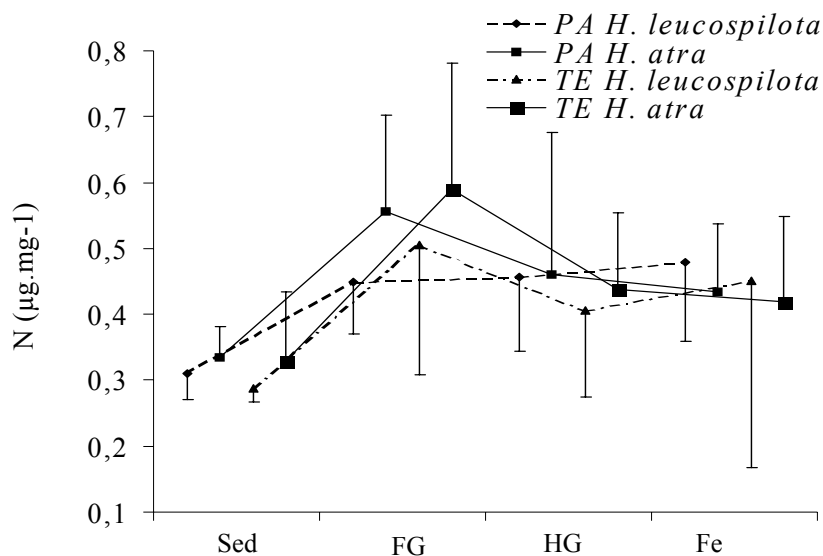


Figure 48: Variations of nitrogen concentrations during nutrition of *H. leucospilota* and *H. atra*. C_{org} : carbon, Fe: faeces, FG: foregut, HG: hindgut, PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau, Sed: sediment underneath holothurians tentacles.

C_{org}/N ratio tends to decrease between the sediment underneath holothurians tentacles and the foregut, and then, increases during gut passage (Figure 49). Statistical analysis (Table

38) shows that the C_{org}/N ratio increases significantly between foregut and hindgut for most of the individuals.

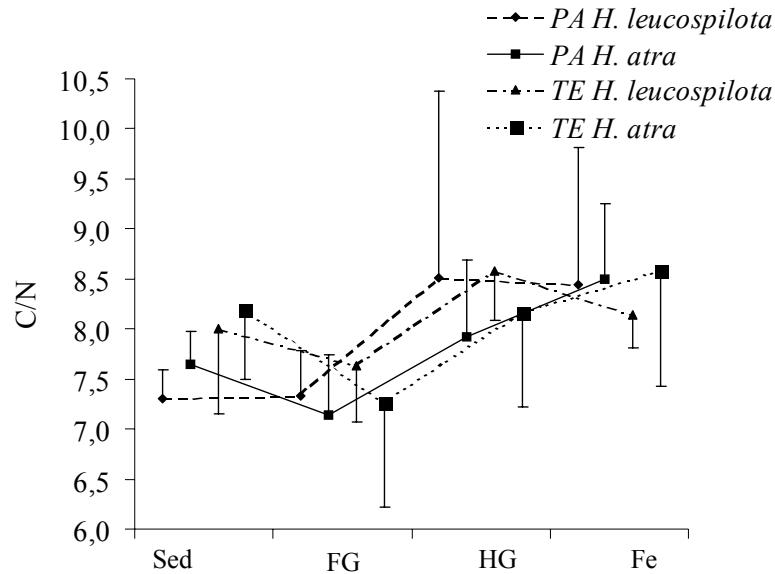


Figure 49: Variations of C_{org}/N ratio during nutrition of *H. leucospilota* and *H. atra*. C_{org} : carbon, Fe: faeces, FG: foregut, HG: hindgut, PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau, Sed: sediment underneath holothurians tentacles.

Table 38: Results of the Wilcoxon tests realised on C_{org}/N ratio between foregut and hindgut for each species on each site.

Site	species	p value
Trou d'Eau	<i>H. atra</i>	0.008
	<i>H. leucospilota</i>	0.008
Planch'Alizé	<i>H. atra</i>	0.038
	<i>H. leucospilota</i>	0.110

DISCUSSION

Populations structure

The data for population structure reveal a spatial heterogeneity of holothurian distribution on Reunion reefs. This had been observed by Conand et Mangion (2002) but is more precisely shown here. Planch'Alizé is characterized by high densities and biomasses of holothurians, especially *H. atra* which reach densities of 3 ind m⁻². Such high values are rarely reported by authors and most of the studies provide data on densities lower than 1 ind m⁻² (Coates et al. 1984; Conand 1989; Uthicke 1994). According to Conand (1996) this

abundance is caused by the presence of asexual reproduction in this population. Fission indeed allows rapid multiplication and leads to reduced specimen weights and high densities. But reasons for the development of this reproductive strategy at this site only, are still unknown and could be linked to food availability. We confirmed that *H. leucospilota* are also significantly more abundant in Planch'Alizé and considered that sediment enrichment of this site may explain the development of dense holothurian populations.

Nutrition

The present work revealed some characteristics of holothurian nutrition on Reunion reefs. With a mean of $80 \text{ g dw ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$, the individual consumption rate of *H. atra* is similar to those reported by several authors. Yamanouti (1939) found an average amount of $86 \text{ g dw ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$ while Uthicke (1999) measured $67 \text{ g dw ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Higher rates were, however, recorded by Bakus (1973) who found values reaching $155 \text{ g g dw ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$. But, surprisingly, absorption rates are low (about 10%) compared to those measured by Yingst (1976), reaching a value of 22 % of assimilation efficiency for the species *Parastichopus parvimensis*.

The high bioturbation rate calculated in Planch'Alizé shows, like density data, the specificity of this site. Bioturbation rates found in Trou d'Eau ($3151 \text{ g dw m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) are not very different from those found by Uthicke (1999) for a mixed population of *H. atra* and *Stichopus chloronotus* on the Great Barrier Reef. Data from Planch'Alizé ($82135 \text{ g dw m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) are much higher. Francour (1989) estimates bioturbation rate of $19500 \text{ g dw m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ for a population of *H. polii* and *H. tubulosa*, which is still much lower than our values on Planch'Alizé. Therefore, this high reworking activity in Planch'Alizé should have significant environmental importance.

As shown by the post-hoc and Wilcoxon tests, organic carbon and nitrogen concentrations show a significant increase between the adjacent sediment and foregut for both species, at both sites. These enhanced levels in the foregut could be due to the presence of bacteria or secretions, like mucus, aiming to protect the digestive tract, as reported by Lawrence (1982). On the other hand, they could be due to holothurian selection of organically rich particles of sediments. Selectivity has been observed in many studies for different species. Webb et al. (1977), Moriarty (1982) and Wiedmeyer (1992) observed this behavior for *H. atra* and Ong Che (1990) for *H. leucospilota*. Further investigations are needed to test these hypotheses.

Impact of holothurians on the environment

The intense reworking carried out by holothurians in Planch'Alizé may have a great impact on other benthic communities as infauna, meiofauna, and microbenthos. This hypothesis is supported by the work of Frouin (unpubl. data) on macrofauna. He observed that densities and biomass of infauna were significantly lower in Planch'Alizé than in Trou d'Eau. Therefore, on this site, high densities of holothurians are associated with low densities of infauna whereas the opposite situation is apparent in Trou d'Eau. These observations permit us to formulate the hypothesis that holothurians could have a negative influence on the rest of macrofauna. As holothurians do not feed on macrofauna, this inhibition cannot be linked to predation but to their bioturbation activity which perpetually destabilizes the sediment stratification and prevents macrofauna settlement. This kind of ammensalism between holothurians and other communities has already been observed by Riddle et al. (1990) on infauna and by Renaud-Mornand & Helléouet (1977) and Moriarty (1982) on meiofauna.

Another objective was to determine if the heterogeneous distribution of these species between the two sites was linked to the enrichment of sediment with organic matter. Previous studies have shown that Planch'Alizé is eutrophic (Cuet et al. 1988) and heterotrophic (Mioche 1998) whereas Trou d'Eau is oligotrophic and autotrophic. Our results show that there is no significant difference in the total organic carbon content between the sediment of the two stations. The values are, indeed, really close with a mean of $2.41 \mu\text{g mg}^{-1}$ in Planch'Alizé and $2.48 \mu\text{g mg}^{-1}$ in Trou d'Eau. We calculated that holothurians remove about 10 % of the organic matter in the ingested sediment. Consequently, the value found in Planch'Alizé could be maintained at an average level, by high densities and high bioturbation rates. Therefore, holothurians seem to play an important role in the benthic trophic network by controlling the organic matter content in the sediment. Benthic organic matter in an enriched area is stored as holothurian biomass. Therefore, in Planch'Alizé, holothurians appear as indicators of organic enrichment in sediments.

Furthermore, holothurian distribution could also depend on the quality of the organic matter. Holothurians are known to feed on detritus (Hammond 1982; Moriarty 1982), bacteria (Hammond 1983; Moriarty 1982; Moriarty et al. 1985) and microalgae (Uthicke 1999; Uthicke 2001b; Uthicke et Klumpp 1998) and it is legitimate to think that their distribution depends not only on the amount of total organic carbon, but also on the composition of this organic matter. For instance, we notice that C_{org}/N ratio is significantly higher in the sediment of Trou d'Eau than Planch'Alizé. This ratio depends upon the biological composition of the original organic material, combined with the state of degradation of the organic matter

(Andrews et al. 1998). According to Savoye (2001), for marine primary producers, C_{org}/N ratio is inferior to 10, which correspond to our values, whereas terrestrial material present C_{org}/N ratios superior to 12. Therefore, in marine sediment, this ratio should increase upon the degradation of organic matter because the remaining refractory material becomes dominant as degradation proceeds (Andrews et al. 1998) and also because there is a preferential dissolution of nitrogen upon degradation (Savoye 2001). Therefore, our results could signify that the organic matter is more decayed in Trou d'Eau and could explain the lower densities observed on this site. We indeed noticed that C_{org}/N ratio tend to decrease between the adjacent sediment and foregut (Figure 49). Therefore, if we agree to the selectivity hypothesis stated previously, it would mean that the individuals collect, preferably, particles with fresh organic matter, meaning that they do not really feed on detritus. Moriarty (1982) supposed that the ability of holothurians to assimilate detritus depends on its origin. Detrital plant material may not be readily digestible by holothurians whereas detrital mucus or slime may be so. Our observations suggest that holothurians distribute preferentially in areas where sediments are rich in benthic microalgae, rather than in areas enriched with detritic matter. Therefore, there would be an important link between the sediment enrichment with nutrients, the presence of microalgae and holothurians densities, as suggested by Uthicke (2001a) and Uthicke and Klumpp (1998). He showed that the presence of holothurians is beneficial to in situ benthic microalgae production in coral reefs: faeces enriched with ammonium increase the availability of nutrients. Therefore, he concluded that holothurians are important components of a benthic recycling system that may have some similarity to the planktonic microbial loop. This suggests that holothurians would be both indicators and cause of sediment enrichment with benthic microalgae.

Furthermore, the decrease of C_{org}/N ratio along the gut could be explained by the degradation of the organic matter during nutrition. This shows the ability of holothurians to break down the organic matter which is then probably easier available for other organisms such as bacteria. This hypothesis would confirm the key role of holothurians in the benthic recycling system but further studies are required to improve knowledge on the exact origin and composition of the organic matter in the sediments.

The present work demonstrates that feeding of holothurians significantly affects ecosystem functioning in Reunion Island in terms of organic matter control and decay. The influence of holothurians on the organic composition (detritus, bacteria, microalgae) and on other benthic communities (macrofauna, meiofauna) remains to be investigated. Also,

sampling along broader enrichment gradients is now required for validation of the use of holothurians as bioindicators.

Acknowledgments - We thank J. Flye Sainte Marie for technical assistance and advice and the two reviewers, Sven Uthicke and David J. W. Lane for english corrections and helpful comments, which greatly improved the original manuscript. This research was financially supported by the Conseil Regional de la Reunion and Fond Social Européen.

3.4. NUTRITION DES HOLOTHURIES – IMPORTANCE DU MICROBENTHOS

3.4.1. *HOLOTHURIA ATRA*

Importance du microbenthos dans la nutrition des holothuries dépositives (*Holothuria atra* Jaeger, 1883) en récif coralliens

Dorothee Taddei, Jean Blanchot, Adeline Pouget, Patrick Frouin

Article soumis à Marine Ecology Progress Series (Mars 2006)

Résumé - Afin d'évaluer l'importance du microbenthos dans le régime alimentaire de l'holothurie dépositrice *Holothuria atra* (Jaeger, 1883), nous avons quantifié la chlorophylle *a* et les bactéries dans le sédiment et le long du tractus digestif, pendant les saisons d'hiver et d'été. Quatre compartiments ont été étudiés : le sédiment sous les tentacules des holothuries (Sed), l'intestin antérieur (FG), l'intestin postérieur (HG) et les fèces (Fe). Une technique appropriée a été mise au point pour extraire les cellules bactériennes du sédiment récifal qui ont ensuite été comptées, pour la première fois, par la méthode de cytométrie en flux. *H. atra* sélectionne les bactéries et la chlorophylle *a* durant la phase d'ingestion, avec, respectivement, une augmentation de 271 % et 642 % entre Sed et FG. La digestion du microbenthos est réalisée entre FG et le HG où seulement 47 % des bactéries et 75 % de la chlorophylle *a* sont encore présents dans HG. Par contre, les abondances bactériennes et les teneurs en chlorophylle *a* sont restées constantes entre HG et Fe. Le microbenthos n'est pas le principal composant du carbone organique total dans le sédiment, cependant l'efficacité de la sélectivité dont fait preuve *H. atra* a pour résultat une assimilation de carbone essentiellement issu de cette matière organique d'origine vivante. La disponibilité en microbenthos apparaît donc très importante dans la régulation de la distribution et de la dynamique des ces

dépositivores. Avec des densités de l'ordre de 3.1 ind m^{-2} , l'effet négatif sur le microbenthos dû à l'ingestion, pourrait être compensé par la bioturbation et l'excrétion qui favorisent la production benthique. Les holothuries représentent donc un groupe qui joue un rôle probablement important dans le cycle du carbone des sédiments récifaux.

Mots-clé: *Holothuria atra*, bactéries, microphytobenthos, cytométrie de flux, récifs coralliens, la Réunion

Importance of microbenthos in the nutrition of a deposit feeder Holothurian (*Holothuria atra* Jaeger, 1883) in coral reef sediments

Abstract - In order to evaluate the importance of microbenthos in the diet of the deposit feeder *Holothuria atra* (Jaeger, 1883), we quantified chlorophyll *a* and bacteria in sediments and along the gut during the summer and winter seasons. Four compartments were studied: sediment under holothurian tentacles (Sed), the foregut (FG), the hindgut (HG) and the faeces (Fe). An appropriate bacterial extraction technique was designed, and, for the first time, bacterial cells in coral reef sediments were counted by flow cytometer method. *H. atra* have selected bacteria and chlorophyll *a* during ingestion with a significant increase of 271 % and 642 % respectively between Sed and FG. The digestion of microbenthos occurred between FG and HG: only 47 % of bacteria abundance and 75 % of chlorophyll *a* load were still present in HG. On the contrary, bacteria and chlorophyll *a* load were remained unchanged between HG and Fe. Microbenthos is not the main component of total organic carbon in sediment but the efficiency of the *H. atra* selectivity resulted in a carbon uptake essentially depending on this living organic matter. Availability of microbenthos therefore appears to be very important in regulating distribution and dynamics of these deposit feeders. With relatively high density (3.1 ind m^{-2}), the negative effect on microbenthos due to food harvesting could be balanced by bioturbation and excretion by *H. atra* which enhance benthic productivity. Holothurians therefore play an important role in the carbon cycling through soft-bottoms of the coral reef ecosystem.

Key words: *Holothuria atra*, Bacteria, Microphytobenthos, Flow cytometer, Coral reef, Reunion Island

INTRODUCTION

Deposits feeding holothurians, belonging to the order of Aspidochirotida, are among the most conspicuous invertebrates in many marine benthic coral reef communities. Yet, little attention has been paid on their role in reef carbon cycle (Moriarty et al. 1985).

However, sea cucumbers have an important function in organic matter recycling. Bioturbation is induced by holothurian feeding activity consisted of either alteration of sediment (Bakus 1973) and increase of both oxygen level in deeper layers and nutrients fluxes at the water-sediment interface. Bioturbation may also modify the community structure by facilitating amensalism process: indeed it prevents or restricts the development of some species due to the burrying of settling larvae (Renaud-Mornant et Helléouet 1977) or due to the clogging of the filtering apparatus of suspension feeders (Massin 1982a). In the fringing reef of Reunion Isl. the relatively low macrofauna density (Taddei et Frouin 2006), especially in area with high holothurian density, has been related to trophic group amensalism (Mangion et al. 2004).

As an important portion of energy flow in aquatic environment is channelled through decomposer food chain (Chardy et Clavier 1988; Sorokin 1990), role of deposit feeding holothurians may not be neglected in the carbon budget. During nutrition, deposit feeders collect sediment and remove organic matter or organisms through digestion. Several studies have demonstrated that holothurians select materials particularly rich in organic matter (Hammond 1983; Mangion et al. 2004; Moriarty 1982). However these echinoderms feed neither on macrofauna (Mangion et al. 2004; Riddle et al. 1990) nor on meiofauna (Hammond 1983; Uthicke 1999). Some authors claimed that holothurians fed, for the most part, on detrital organic matter (Hammond 1983; Moriarty 1982). However, according to the literature holothurians first use sediment-associated with microorganisms and particularly bacteria as food source (see Bakus 1973; Massin 1982b; see Yingst 1976 for a review). Availability of this living material, which is a valuable source of food (Grémare 1994), can be very important in regulating distribution and dynamics of deposit feeders (Massin 1982b).

Despite several methods have been developed to estimate bacterial densities, they were all time consuming. A method frequently used to assess microbial density is fluorescence microscopy with direct counting of cells stained with dyes like acridine orange (Epstein et Rossel 1995) or DAPI (Torréton et al. 1997; Velji et Albright 1986). However, this technique still requires a sizeable effort and a long time to obtain satisfactory results. Moreover, enumeration with direct microscopy is prone to error because of the patchy distribution on the filter surface. Muramic acid measurement (Moriarty 1982; Moriarty et al. 1985) or colony forming units (CFU) estimated by surface spread plate technique (Anderson et al. 1981) were not much used due to an overestimation or underestimation (respectively) of bacteria. Finally, flow cytometry (FCM) is a tool with a great potential for use in

environmental microbiology because of the quantity (size and number of samples) and quality of data it rapidly provides in a timely fashion. DeLeo and Baveye (1996) have demonstrated the effectiveness of this technique: sample sizes were 700 times larger than those used for direct counting and required 1/10th the time. Initially used to discriminate and enumerate phytoplanktonic populations (Olson et al. 1985), it was more recently applied to analysis of planktonic bacterial communities (Marie et al. 1999). Few reports also exist on the use of FCM with organisms associated with soils or other solid matrices such as compost or aquifer material (Christensen et al. 1995; Deleo et Baveye 1996; Diaper et Edwards 1994), and there is to our knowledge no reference of FCM use for microorganisms from coral reef sediments. To evaluate the abundance of bacteria, we have used therefore a flow cytometer which is more accurate and less time consuming than counting using a microscope.

At Reunion Island *Holothuria atra* (Jaeger, 1883) is the most abundant holothurian species (Conand et Mangion 2002), as often reported for other coral reefs (Bakus 1973; Conand 1989; Conand 2004; Uthicke 1999). Therefore, in a larger context to understand carbon cycle in coral reef soft-bottoms, the objective of this study was to test the hypothesis that bacteria and microalgae were important dietary components for *H. atra*. This goal was achieved with the development of flow cytometer measurement newly applied to sediment bacterial counting.

MATERIALS AND METHODS

Study site

Reunion Isl. (21°07'S, 55°32'E), is located in the south-western Indian Ocean close to the tropic of Capricorn (Figure50). It is a young volcanic island with a very rough topography extending into a narrow insular shelf (max. 7 km width). As a result, coral formations are mostly limited to small and discontinuous fringing coral reefs along the western coast. The present study was conducted in the back reef area of Planch'Alizé site, located in the most extensive coral reef of the island (9 km long, up to 500 m wide, 1 to 1.5 m deep). The soft-bottoms were composed of coarse sand scattered with coral fragments without seagrass beds.

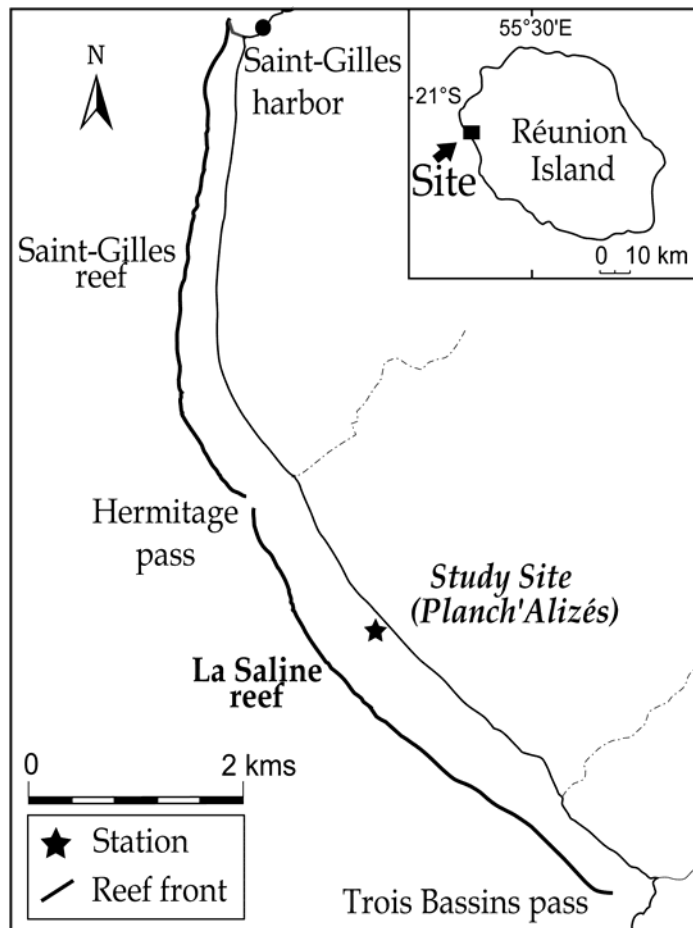


Figure 50: Location of the sampling station in Reunion Island.

Sampling design

To characterise surface sediment in the site, two sets of three cores (5 cm deep) were collected in summer 2001: one to determine silt and clay fraction and the other for mean grain size. Core diameters were respectively 2.9 cm and 4.3 cm. At each season (summer and winter 2004), nine specimens of *Holothuria atra* were sampled along with the faeces (Fe) recently produced and present next to the anus of the sampled individual. A sediment sample of two centimetres depth was also collected with a small core (diameter 1.6 cm) very close to the holothurian tentacles (Sed). Indeed, literature data (Klinger et al. 1994; Uthicke et Karez 1999) and our own observations (Mangion et al. 2004) led us to conclude that this holothurian species feeds on the sand layer down to 2 cm depth. Sediment in the digestive tract was collected by dissection. Sediment was collected in the foregut (FG) and the hindgut (HG), respectively in the first and last ten cm of the digestive tract. In summer, sampling was restricted to Sed, FG and Fe for bacterial counting and to Sed and Fe compartments for

chlorophyll *a* analysis. In winter, all four compartments were sampled for bacterial counting, chlorophyll *a* and total organic carbon and nitrogen analysis (CHN).

Sediment processing

After sampling, sediments for chlorophyll *a*, total organic carbon and nitrogen analyses were maintained in dark and fresh condition ($< 10^{\circ}\text{C}$) until their storage at -18°C at the laboratory. Sediments for diatom observations were fixed with Lugol's iodine (I_2KI) and maintained in darkness. In the laboratory, samples were stored at 6°C before counting. Sediments for the enumeration of bacteria were fixed on the field with 4 % formaldehyde with borax. Samples fixed were kept at ambient temperature during 15 min then frozen in liquid nitrogen (Marie et al. 1999). Use of formaldehyde was advised to strengthen the bacterial cells (Velji et Albright 1986). Back to the laboratory, to prevent the loss of bacteria, samples were kept at -80°C (Gundersen et al. 1996) until flow cytometry analysis. All materials used for bacterial analysis were sterile and solutions were made with milliQ water passed through a $0.2\ \mu\text{m}$ pore size filter. Sediment mean size was calculated using formula from Folk and Ward (1957). Silt and clay fraction was expressed as dry weight after wet sieving through a $63\ \mu\text{m}$ sieve. Chlorophyll *a* was extracted from sediment by 90 % acetone (12 h at 5°C). After centrifugation, pigment concentrations were measured according to Lorenzen (1967) and expressed as mg per g of ash free dry sediments. Diatom observations were carried out with phase contrast microscopy. After decarbonation (HCl), sample was analysed with a CHN analyser (Auto-analyser NA 1500 CARLO-ERBA) for total organic carbon and total nitrogen contents.

Before enumeration of bacteria using a flow cytometer, bacteria extraction from the sediment was necessary. The procedure of extraction was adapted from a method described by Velji and Albright (1993) and Epstein and Rossel (1995) using both chemical and physical extraction. A chemical dispersant, NaPPi ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7, 10\text{H}_2\text{O}$) was used to remove organisms from sand particles. With a final NaPPi concentration between 0.5 and $10\ \text{mmol L}^{-1}$ (Velji et Albright 1993), 5 mL was added to the sample and incubated in ice water bath for 20 min. Samples were homogenised every 4 min using a vortex mixer. Then, samples were sonicated with ultrasound probe (3 mm diameter; UP 200 S Hielscher; 200 W; frequency 24 kHz) immersed in the sample to 1 or 2 cm above the bottom. To prevent warming of the sample, exit power and active cycle was fixed to 90 % (190 μm amplitude) and 50 % respectively, and sample was always placed into an ice water bath. To improve extraction procedure three

major factors have been tested on sediments to extract bacteria: duration for ultrasonic disruption, type of filter used to prevent cytometer obstruction and volume of sediment. Each condition was tested with triplicate sub-samples from cores. The factor volume of sediment was tested with the better duration of sonication and the appropriate type of filter. The supernatant after sonication was removed and sediment was rinsed twice with filtered sea water at 0.2 μm . To prevent cytometer obstruction, extract was filtered (see results for the type of filter). Finally, it was stored in sterile 4 % formaldehyde with borax. The remaining sediment was dried for 24 h at 60°C to obtain dry weights of sediment.

For bacterial counting by FCM, 485 μL of the extract solution was added to 10 μL of microsphere (Fluorsbrite® YG microsphere) and 5 μL of SYBRGREEN I (dilution 1/100 of the commercial stock solution) used for staining the nucleic acid of heterotrophic bacteria (Marie et al. 1999). The samples were incubated for 15 min in the dark and then analysed for 2 min at a rate of 1300 to 1500 $\mu\text{L min}^{-1}$ with a FACScan instrument (Becton-Dickinson) equipped with laser argon (for 488 nm, power: 15 mW). The discriminator was set on their SSC (Size Side Scatter) versus their green-DNA fluorescence, and red versus green fluorescence. Data were analysed using CYTOWIN (Vaulot 1989) available at www.sb-roscoff.fr/Phyto/cyto.html. Bacterial abundance was expressed as number per g of ash free dry sediments.

Microphytobenthos carbon was calculated from chlorophyll *a* concentrations and derived from diatoms (Heil et al. 2004; Uthicke 1999). Bacterial carbon and carbon:chlorophyll ratio assessments used average conversion factors from literature on coral reef: respectively 25.4 fgC cell⁻¹ (Ducklow 1990; Moriarty et al. 1985) and 40 (Hammond 1983). Finally, the difference between concentrations in total organic carbon and living organic carbon (bacteria and microalgae) indicated the proportion of detritus (Hammond 1983). The error due to integrating protists in detrital carbon was minor as organisms are present in low abundance in sediments (Bak et Nieuwland 1989; Hansen et al. 1987). Moreover, detritus did not take into account neither macrofauna as it was not collected by holothurians in this study (Mangion et al. 2004) and nor meiofauna because it has a negligible role in the diet of holothurians (Hammond 1983). The amount of sediments sampled in Sed and in the gut of holothurian was too small to collect macrofauna or meiofauna, therefore the term detritus was appropriate whatever the compartment studied. C_{org}/N ratio was used as an indicator of the quality of organic matter: it increases with organic matter decay (Andrews et al. 1998).

Data analyses

One or two way analyses of variances were performed on the data concerning the extraction of bacteria and the stage of nutrition. Data transformations were applied when necessary for homogeneity of variances. Data homogeneity of variance was assessed using Levene's test. Normality was not checked, as according to Underwood (1981), ANOVA was strong enough to allow data analysis on non normal data. Newman-Keuls test was done as a post-hoc test for comparison of means.

The calculation of percent changes in bacterial abundances and chlorophyll *a* content were derived from the terminology of Hymel & Plante (2000). 'Selection' was defined as the percent changed from Sed to FG, 'digestion' from FG to HG, and 'colonisation' the percent changed from HG to Fe. An increase (percentage change higher than 100) was expected for selection and colonisation, and a decrease for digestion. Since it was not always possible to calculate this percent changes measures for each replicate due to the heterogeneous sampling between the two seasons, digestion and colonisation calculations were based on winter data, selection analysed on both seasons.

RESULTS

Environmental parameters

Mean grain size of sediment was 0.75 mm and corresponded to coarse sand on the Wentworth' scale (1922). Silt and clay fraction content reached 4.60 ± 0.72 % of the sediment mass. Microphytobenthos was essential composed by pennate diatoms with dominance of *Amphora sp.* (Cymbellaceae) and *Berkeleya sp.* (Naviculaceae).

Extraction parameters for bacterial counting

The duration for ultrasonic disruption and the pore size filter affected significantly bacterial count (Table 39). With a counting seven fold higher between 0 and 90 s (with 20 μm pore size filter), the sonication was an essential step to improve bacterial extraction. The best bacterial counting ($5.9 \cdot 10^7 \text{ g}^{-1}$) was obtained from 90 s for ultrasonic disruption (Table 39). The best counting was also obtained with 20 μm pore size filter whatever the duration for ultrasonic disruption: the enumeration of bacterial increased by 19 % compared to 10 μm filter. After sonication, the production of fine particles probably got the 10 μm pore size filter clogged.

Table 39 : Results of two way analysis of variance on bacterial counting with $\log_{10}(x + 1)$ data transformation. *D*: duration for ultrasonic disruption; *S*: pore size filter effects; *df*: degrees of freedom; *F*: Fisher ratio; *p*: p-value; *a*: Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$.

<i>Factors</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>Groups^a</i>
<i>D</i>	4	13.98	< 0.001	90' > 180' 270' 360' > 0
<i>S</i>	1	83.67	< 0.001	20 μ m > 10 μ m
<i>D x S</i>	4	2.52	0.07	-

The relation between the weight of sediment analysed and bacterial counting is presented in figure 51. For weight ranging from 0.23 to 2.09 g, no significant difference was found between bacterial counts (one-way ANOVA $df = 4$; $F = 2.01$; $p = 0.17$). Before analysing bacterial abundance, all sediment samples were sonicated during 90 s and then the extracts were sieved through a 20 μ m mesh size filter whatever the weight of sediment analysed.

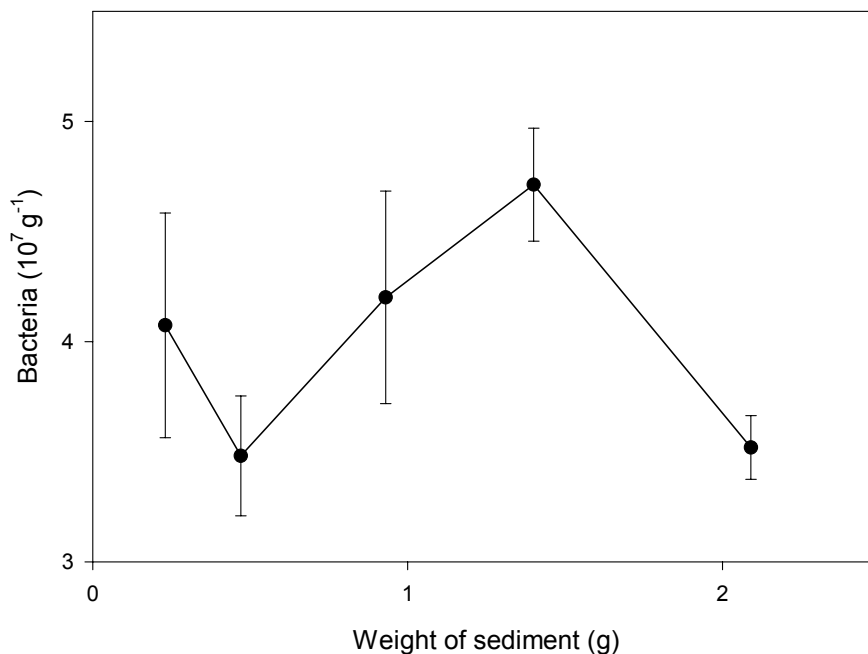


Figure 51: Effect of the weight of sediment analysed on bacterial counting. Vertical bars are for standard error.

Selection, digestion and colonisation

No significant difference on bacterial abundance was found between the two seasons (two-way ANOVA with $\log_{10}[x + 1]$ transformation $df = 1$; $F = 0.09$; $p = 0.76$). Therefore summer and winter data were pooled for statistical analyses (Table 40). However, bacterial abundance was significantly different among compartments (two-way ANOVA with $\log_{10}[x$

+ 1] transformation $df = 2$; $F = 6.40$; $p = 0.003$). FG bacterial abundance was significantly greater than Sed and Fe abundance (Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$). When focusing on winter data with 4 compartments studied the higher bacterial abundance in FG compared to HG and Fe (one-way ANOVA with $\log_{10}(x + 1)$ transformation $df = 3$; $F = 6.50$; $p = 0.001$; Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$) led to confirm a bacterial selection followed by bacterial digestion and no colonisation of faeces.

Table 40: Means of bacterial abundance and chlorophyll *a* content in sediment (Sed), foregut (FG), hindgut (HG) and faeces (Fe). The means were calculated on winter and summer data ($N = 18$) excepted for bacterial abundance in the HG and chlorophyll *a* content in the FG and HG ($N = 9$). SE are given in brackets.

Compartment	Bacterial abundance (10^7 g^{-1})	Chlorophyll <i>a</i> content ($\mu\text{g g}^{-1}$)
Sed	1.50 (0.11)	3.72 (0.65)
FG	3.66 (0.79)	12.46 (3.41) ^a
HG	1.10 (0.16) ^a	6.30 (0.84) ^a
Fe	1.91 (0.25)	7.06 (0.91)

^a winter means

Chlorophyll *a* content displayed the same trend than bacterial abundance (Table 40). Any significant difference was found between the two seasons (two-way ANOVA $df = 1$; $F = 3.82$; $p = 0.06$), but a significant effect of the compartment (two-way ANOVA $df = 1$; $F = 8.22$; $p = 0.007$) was highlighted: pigment content was significantly higher in Fe than in Sed (Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$). The selection and the digestion for chlorophyll *a*, with no faeces colonisation, were confirmed by the gut content data available for the winter season. FG chlorophyll *a* content was significantly higher than HG and Fe contents and Sed content significantly lower than FG, HG and Fe contents (one-way ANOVA with $\log_{10}[x + 1]$ transformation $df = 3$; $F = 10.63$; $p < 0.001$; Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$).

Percent changes in bacterial abundances and chlorophyll *a* contents are presented in figure 52. *Holothuria atra* selected bacteria and chlorophyll *a* during ingestion with an increase of 271 % and 642 % respectively between Sed and FG. The digestion for bacteria and chlorophyll *a* occurred between FG and HG: respectively only 47 and 75 % of these were still present in HG. On the contrary bacteria and chlorophyll *a* remained unchanged between HG and Fe (102 and 95 % respectively).

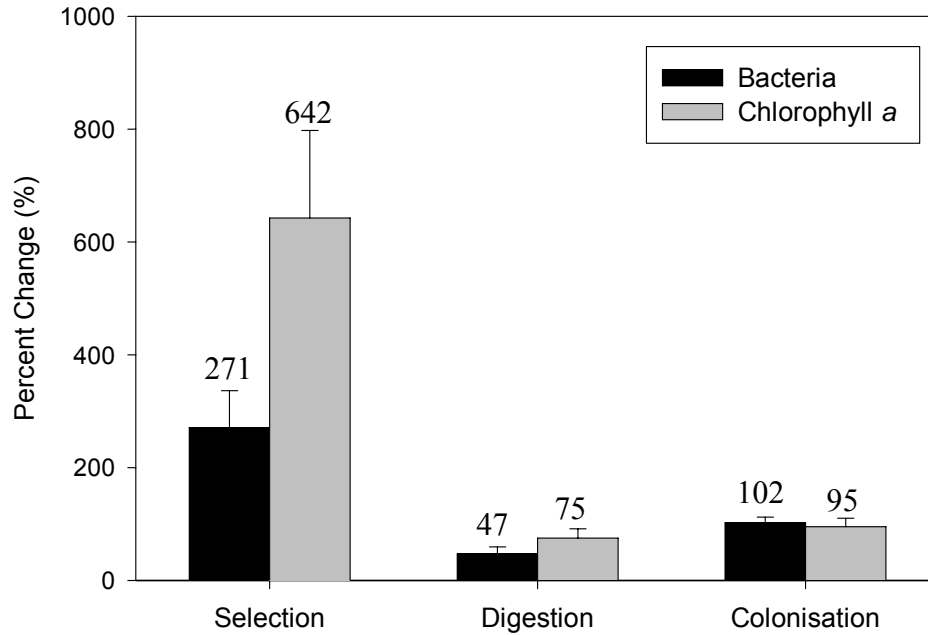


Figure 52: Mean percent change in bacterial abundance and chlorophyll a content, calculations derived from Hymel & Plante (2000). Selection = percent increase from Sediment (Sed) to Foregut (FG); digestion = percent decrease from FG to Hindgut (HG); colonisation = percent increase from FG to Faeces (Fe). Vertical bars are for standard error.

Food source

The microalgal and the bacterial carbon made up 7.02 ± 1.49 % of the sediment organic matter. The process of living organic matter selection is confirmed by the significant increase of total organic carbon between Sed and FG in association with the significant decrease of C_{org}/N ratio between Sed and FG (Table 41). Percent change in total organic carbon between FG and HG reached 89.9 %. Microalgae and bacteria represented 54.5 % of carbon uptakes. The remaining carbon absorbed during digestion was originated from detritus.

Table 41: Means of total organic carbon content and C_{org}/N ratio in sediment (Sed), foregut (FG), hindgut (HG) and faeces (Fe) for winter season ($N=9$) and results of one way analyses of variance. SD are given in brackets. df: degrees of freedom; F: Fisher ratio; p: p-value. a: Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$; b: $\log_{10}(x + 1)$ transformation. SE are given in brackets.

Compartment	Total organic carbon content ($\mu\text{g mg}^{-1}$)	C_{org}/N^b
Sed	2.78 (0.22)	8.94 (0.25)
FG	4.49 (0.22)	7.46 (0.33)
HG	4.03 (0.24)	9.66 (0.93)
Fe	3.88 (0.22)	9.86 (0.47)
One-way ANOVA	df = 3; F = 10.25; p < 0.001	df = 3; F = 4.15; p = 0.014
Groups^a	FG > Sed, HG, Fe	FG < Sed, HG, Fe

DISCUSSION

Methods

By using the nucleic acid dye *SYBRGREEN I* FCM technique has appeared successful here for enumerating bacteria in sediments. The relative values between compartments were valid, although the absolute values will need to be confirmed by further studies with microscope counting. The target of the stain represents a limit for FCM. Abiotic particles such as clay minerals may indeed interact with fluorochromes which are supposedly cell-specific (Resina-Pelfort et al. 2003). A further step to improve the enumeration of bacteria may be a centrifugation of the extract on density gradient (Christensen et al. 1993) to allow inorganic particle elimination before staining

Development of a suitable enumeration technique does not constitute the only requirement for the best estimation of bacterial density in sediments. Because the majority of benthic bacteria are not suspended in interstitial water but attached to sediment particles (Dale 1974) and form colonies and aggregates, an efficient extraction technique is necessary. The necessity of dislodgement prior to enumeration was repeatedly shown in the past (Chevaldonné et Godfroy 1997; Epstein et Rossel 1995; Gough et Stahl 2003; Torréton et al. 1997; Velji et Albright 1986). This dislodgement could be achieved by chemical (dispersant) and/or physical (using a blender, a sonic bath or sonic probe) treatments. In our study, the addition of dispersant (sodium pyrophosphate) to the carbonate coarse sand following by sonication (90 s) with a sonic probe was used to improve bacterial extraction. This finding corresponds well to the earlier study of Velji and Albright (1986) who found that both treatments resulted in the optimal bacterial counting. The dislodgement efficiency by physical methods remains the subject of some debate. Epstein and Rossel (1995) tested various dislodgement techniques and concluded that the use of a sonic probe yielded the highest numbers of bacteria in sandy sediments. However, the use of a sonic probe might result in the destruction of some bacterial cells (Epstein et Rossel 1995) and the best duration for sonic disruption need to be adapted.

Selection

Selection occurs among many deposit feeding species of different taxa, such as polychaeta (Hymel et Plante 2000). However the selection process gives rise to controversy.

As regards to holothurians, some reports in the literature have found no selective feeding based on particle size (Klinger et al. 1994; Roberts 1979; Uthicke 1994) while Wiedmeyer (1992) has found reverse pattern. On one hand, the selection of organically rich components in sediments was considered by several authors (Hammond 1983; Massin 1982b; Moriarty 1982; Uthicke et Karez 1999; Wiedmeyer 1992) and more especially at Reunion Isl. for *Holothuria atra* (Mangion et al. 2004) with an increase of organic carbon content between the sediment around the holothurian and the one inside the foregut. The existence of chemosensory receptors on the tentacles may allow food selection (Massin 1982b; Moriarty 1982). On the other hand, the higher load of total organic material in the foregut of deposit feeders may be due to the presence of secretions, like mucus aiming to protect the digestive tract (Lawrence 1982) or to enhance bacterial development in the HG. This hypothesis was rejected by Massin (1980) who showed that the gut secretions of holothurians were poor in organic carbon. Furthermore, duration of gut transit would not be enough for bacteria to grow in the first centimetres of the gut, as reported by (Moriarty 1982). Finally, in this study, the higher organic matter content found in the foregut of *H. atra* has to be related to selective feeding. This hypothesis is reinforced by the increase in chlorophyll *a* content in the FG compared to sediment load. The selection of organic matter regardless of particle size selection may be explained by non-uniform distribution of organic matter among sediment constituents of various size (Hammond 1983; Moriarty 1982).

Little information is available for holothurians selection on microorganisms. While the selectivity for microphytobenthos is not really certain (Uthicke 1999; Wigham et al. 2003), holothurians appear to be selective for bacteria (Amon et Herndl 1991; Bakus 1973; Deming et Colwell 1982; Moriarty 1982). Only the study by Ward Rainey et al. (1996) is in contradiction to the selection of bacteria by *H. atra*, with higher abundance of bacteria than in Fe than in FG. However, this study was carried out in aquaria on two individuals only, with colony forming unit technique. The analysis of the organic matter composition in microalgal carbon, bacterial carbon and detrital carbon in the present study emphasizes the selection of microorganisms to the detriment of detrital organic matter; with an efficiency of 642 % for microphytobenthos and 271 % for bacteria. Finally this study confirms the selective feeding by *H. atra* on benthic microorganisms.

Digestion

The changes in organic carbon content between FG and HG has given an overall measure of digestion. Carbon digestion averages 89.9 % for *Holothuria atra* therefore absorption rate reaches 10 %. It has remained unchanged since summer 2003 at Reunion Isl. (Mangion et al. 2004), and was included in a scale ranging from 10 to 39 % (Hammond 1983; Khripounoff et Sibuet 1980; Mangion et al. 2004; Massin 1980; Moriarty 1982; Yingst 1976). Even if the digestion of organic matter is generally low (Massin 1980), holothurian with high densities impact their environment. The mean sediment ingestion rate for *H. atra* at the site of Planch'Alizés (Reunion Isl.) is 69.2 g ind⁻¹ d⁻¹ (Mangion et al. 2004) and this species feeds continuously over 24h (Trefz 1958; Uthicke 1994; Yamanouti 1939). With these information and taking into account the rate of carbon uptake found in this study (460 µgC g⁻¹) we can calculate the amount of carbon stocked as holothurian biomass. For this site, with 3.1 ind m⁻² (Mangion et al. 2004), 99 mgC m⁻² was removed from sediments and used by holothurians.

Digestion of bacteria is supported by the presence of very numerous cells with phagocytic activity in the gut, these cells appear to ingest bacteria, and are selective with respect to the substance ingested (Trefz 1958). The digestion of bacteria has already been reported by (Amon et Herndl 1991) and (Moriarty et al. 1985) with similar efficiency, close to 40 % (Moriarty 1982). Some studies have also demonstrated the digestion of microphytobenthos and more particularly for diatoms cells (Hammond 1983; Uthicke 1999; Yingst 1976). During this present study, dominant diatoms cells were also counted and the number between FG and Sed drastically decreased from 6955 to 632 cells DWg⁻¹. Both bacterial and microalgae carbon reached 54 % of carbon uptake during digestion. The uptake of bacterial carbon by holothurians could be underestimated as bacterial growth between midgut and HG may occur. This process has been demonstrated for holothurians (Deming et Colwell 1982) and annelids (Plante et al. 1989). The use of conversion factors to estimate the amount of microbial and microalgae carbon consumed introduces also a degree of uncertainty into the carbon budget (Cammen 1980). Finally, microphytobenthos and heterotrophic bacteria are not the main components of total organic carbon sediment but the efficiency of the *H. atra* selectivity results in carbon uptake essentially from this living organic matter. Availability of fresh organic matter appears therefore very important in regulating distribution and dynamics of these deposit feeders.

Key role of holothurians

On one hand, by harvesting food, holothurians negatively impact the microbenthic communities, considering that the gut transit alters bacterial and microalgae. On the other hand, holothurians have positive effects on these microbenthic communities. With 4 ind m⁻², Uthicke (2001a) has demonstrated that the excretion of ammonium by holothurians (through the body wall or respiratory water) increases significantly the microalgal biomass and balances or exceeds the loss due to grazing (Uthicke 2001b). With a density of 3.1 ind m⁻² (Mangion et al. 2004) *Holothuria atra* in Reunion Isl. could therefore have a beneficial effect on benthic microalgae. In the same way, expulsion of concentrated detrital organic matter with the holothurian faeces could locally enhanced bacterial production. Aerobic respiration (with oxygen as terminal electron acceptor) is the most efficiency energetic metabolism in sediments (Nedwell 1984), but oxygen is generally rapidly consumed and is usually only present in the upper millimetres of sediments (Wild et al. 2004b). In the field, we noticed that holothurians buried their faeces under sediment with expulsion of respiratory water. Therefore, the subsurface aerobic bacterial production could also be increased by oxygenation of deeper sediment reached in organic matter. On the top of positive effect on microalgae, the presence of holothurians could be also beneficial to bacterial communities. Given importance of sedimentary bacteria and microalgae to biogeochemical processes, the resulting impact of holothurian deposit-feeding activities can be of major importance.

Conclusion

This study has demonstrated, with the development of a new method for enumeration of bacteria, that holothurians select food with high organic matter content in which living organic material is the key. Questions regarding effects of deposit feeding remain at the forefront of understanding sediment ecology. Holothurians stock a great amount of carbon which is not available for other consumers due to the lack of adult holothurian predators. In parallel the benthic production seem to be controlled by holothurian activities such as nutrition, excretion and displacement. Holothurians play therefore an important role in the carbon cycling through the soft-bottom coral reef ecosystem.

Acknowledgements - We thank I. Biegala, L. Charpy and M.J. Langlade for laboratory assistance during bacterial counting in IRD. We are grateful to G. Bucas for technical

assistance, C. Conand, J.P. Torrétion and S. Gaudron for corrections and advices. This research was financially supported by the Conseil Regional of la Reunion and Fond Social Européen.

3.4.2. HOLOTHURIA LEUCOSPILOTA

Les résultats concernant *Holothuria leucospilota*, sont confrontés à ceux obtenus pour *H. atra*, pour détecter une éventuelle variabilité interspécifique. Dans tous les compartiments étudiés, la concentration en carbone organique particulaire (C_{org}) chez *H. leucospilota* est significativement plus élevée que chez *H. atra* (tableau 42). À l'inverse, la variation de la teneur en azote particulaire (N) est due au facteur compartiment, sans influence du facteur espèce (tableau 43).

Tableau 42 : Analyse de variance à deux facteurs (espèces x compartiments) réalisée sur les teneurs en carbone organique particulaire le long du tube digestif des *Holothuria leucospilota* (Hl) et *H. atra* (Ha) peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé. Données d'hiver. Sed : sédiments échantillonnés sous les tentacules, FG : tube digestif antérieur, HG : tube digestif postérieur, Fe : fèces. *p* : probabilité; *F* : statistique de Fisher; *ddl* : degrés de liberté. *a* : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$.

	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>ddl</i>	Groupes homogènes ^a
<i>Espèce</i>	< 0.001	29.89	1	Hl > Ha
<i>Compartiment</i>	< 0.001	28.43	3	FG > HG, Fe > Sed
<i>Compartiment x espèce</i>	0.036	3.02	3	Hl (FG) > Hl (Fe, HG), Ha (FG) > Ha (Fe, HG, Sed), Hl (Sed)

Les jeux de données C_{org}/N , teneur en chlorophylle *a* et abondances bactériennes n'ont pas permis de réaliser des analyses de variance à deux facteurs. La comparaison entre les espèces a alors été effectuée à partir des moyennes calculées sur l'ensemble des compartiments.

Tableau 43 : Analyse de variance à deux facteurs (espèces x compartiments) réalisée sur les teneurs en azote particulaire le long du tube digestif de *H. leucospilota* et *H. atra*, peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé. Données d'hiver. Sed : sédiments échantillonnés sous les tentacules, FG : tube digestif antérieur, HG : tube digestif postérieur, Fe : fèces. *p* : probabilité; *F* : statistique de Fisher; *ddl* : degrés de liberté. *a* : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$.

	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>ddl</i>	Groupes homogènes ^a
<i>Espèce</i>	0.084	0.04	1	-
<i>Compartiment</i>	< 0.001	11.38	3	FG > HG, Fe > Sed
<i>Compartiment x espèce</i>	0.37	1.06	3	-

Le rapport C_{org}/N est significativement plus faible dans les sédiments échantillonnés chez *H. leucospilota* (test-t ; $t = 4.36$; $ddl = 70$; $p < 0.001$). Les plus importantes teneurs en chlorophylle *a* ont été mesurées chez cette même espèce (test U ; $U = 278$; $N = 60$; $p = 0.02$). Enfin, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence pour les abondances bactériennes entre les deux espèces (test U ; $U = 482$; $N = 64$; $p = 0.77$).

Les teneurs en chlorophylle *a*, en C_{org} et en N, l'abondance bactérienne et le rapport C_{org}/N , dans les différents compartiments du tube digestif de *H. leucospilota* peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé, sont détaillés dans le tableau 44. Le tube digestif antérieur (FG) présente les sédiments ayant, significativement, les plus fortes abondances en bactéries et en teneurs en chlorophylle *a*, en C_{org} et N par rapport aux autres compartiments (tableau 45). Entre le sédiment présent sous les tentacules (Sed) et FG, l'augmentation des teneurs en C_{org} et N (198 ± 17 et 192 ± 33 % respectivement) s'accompagne d'une augmentation de la chlorophylle *a* et de l'abondance bactérienne de 935 ± 301 % et 235 ± 80 % respectivement (figure 53).

Tableau 44 : Abondance bactérienne, teneur en chlorophylle *a*, en carbone organique, en azote et rapport C_{org}/N moyens (\pm erreur type) dans les sédiments sous les tentacules (Sed), dans le tube digestif antérieur (HG), dans le tube digestif postérieur (FG) et dans les fèces (Fe) de *H. leucospilota* ; mesures réalisées en hiver dans l'arrière récif de Planch'Alizé. $N = 9$ sauf pour les abondances bactériennes ($N = 7$) et les teneurs en chlorophylle *a* ($N = 6$).

	<i>Sed</i>	<i>FG</i>	<i>HG</i>	<i>Fe</i>
C_{org} ($\mu\text{g mg}^{-1}$)	2.84 ± 0.14	5.50 ± 0.33	4.52 ± 0.25	4.61 ± 0.26
N ($\mu\text{g mg}^{-1}$)	0.38 ± 0.06	0.63 ± 0.07	0.50 ± 0.03	0.55 ± 0.05
C_{org}/N	9.43 ± 0.70	10.75 ± 0.90	10.45 ± 0.25	10.08 ± 0.53
<i>Chl a</i> ($\mu\text{g g}^{-1}$)	2.87 ± 1.17	18.74 ± 7.65	11.28 ± 4.61	11.34 ± 4.63
<i>Bact</i> (10^7 g^{-1})	2.59 ± 0.98	4.46 ± 1.68	1.01 ± 0.38	0.87 ± 3.27

La diminution significative du C_{org} (tableau 45) entre FG et le tube digestif postérieur (HG), de l'ordre 83 ± 4 %, traduit une digestion qui concerne les microorganismes : seulement 57 ± 9 % des teneurs en chlorophylle *a* et 21 ± 6 % des bactéries enregistrées dans FG sont encore présentes dans HG. Un test de Wilcoxon, réalisé en complément du test post-hoc de Newman-Keuls, confirme la diminution significative du N entre FG et HG ($N = 18$; $p = 0.04$).

Tableau 45 : Analyse de variance à un facteur (compartiments) réalisée sur les teneurs en chlorophylle *a* (*Chl a*), en carbone organique (C_{org}) et azote (*N*), sur le rapport C_{org}/N et les abondances bactériennes le long du tube digestif des *H. leucospilota* peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé. Données d'hiver. *Sed* : sédiments échantillonnés sous les tentacules, *FG* : tube digestif antérieur, *HG* : tube digestif postérieur, *Fe* : fèces. *p* : probabilité; *F* : statistique de Fisher; *ddl* : degrés de liberté. *a* : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$.

	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>ddl</i>	Groupes homogènes ^a
C_{org}	< 0.001	19.02	3	FG > HG, Fe > Sed
<i>N</i>	0.018	3.90	3	FG, Fe, HG > Fe, HG, Sed
C_{org}/N	0.51	0.79	3	-
<i>Chl a</i>	< 0.001	9.78	3	FG > Fe, HG > Sed
<i>Bactérie</i>	< 0.001	10.74	3	FG > Sed, HG, Fe

L'ensemble des valeurs des paramètres mesurés reste inchangé entre le HG et les fèces (Fe, tableau 45 et figure 53). Les fèces ne semblent pas avoir été soumises à un développement ou à une colonisation par les microorganismes pendant le laps du temps séparant leur éjection dans le milieu de leur récolte. Le paramètre restant, C_{org}/N , ne présente pas de variabilité entre les quatre compartiments étudiés (tableau 45).

Dans l'arrière-récif de Planch'Alizé, les microorganismes (chlorophylle *a* et bactéries) constituent 30.25 % du carbone assimilé par *H. leucospilota* entre FG et HG.

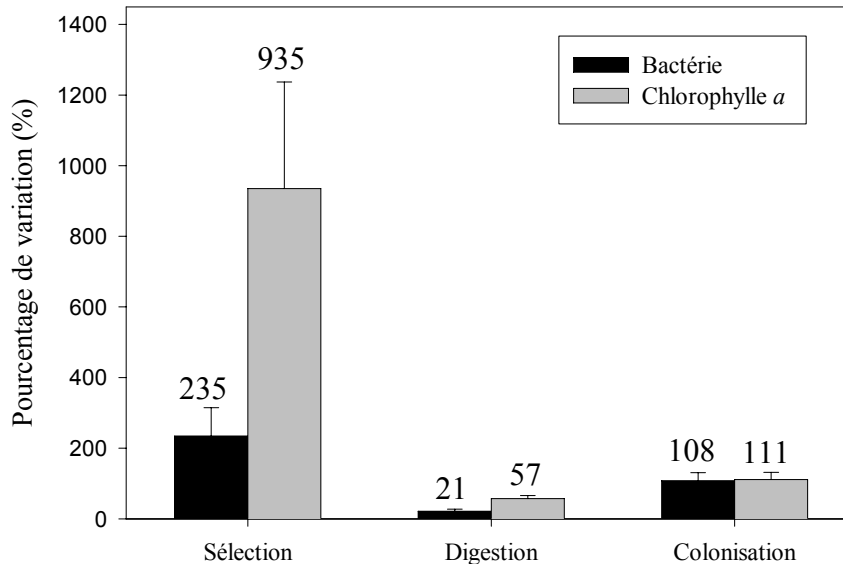


Figure 53 : Pourcentage de variation de l'abondance bactérienne et de la teneur en chlorophylle *a* pour *H. leucospilota* peuplant les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Trou d'Eau en hiver. Sélection = pourcentage d'augmentation entre le sédiment sous les tentacules (*Sed*) et le tube digestif antérieur (*FG*), digestion : pourcentage de diminution entre *FG* et le tube digestif postérieur (*HG*), colonisation : pourcentage d'augmentation entre *FG* et les fèces (*Fe*). Les barres verticales indiquent l'erreur type.

3.5. DISCUSSION

Les quatre principaux résultats de cette étude portant sur la nutrition des holothuries, invertébrés psammivores très répandus dans les sédiments récifaux (Bakus 1973; Conand et al. 2003; Conand et Mangion 2002), peuvent se résumer ainsi :

- elles ingèrent d'importantes quantités de sédiment pour se nourrir et constituent des bioturbateurs très actifs,
- elles sélectionnent efficacement la matière organique présente dans le milieu (l'augmentation entre les sédiments du milieu environnant et le tube digestif antérieur peut atteindre 198 %), avec une préférence pour l'ingestion de matière organique d'origine vivante (diatomées, bactéries),
- elles sont capables de digérer et d'assimiler la matière organique, et plus spécifiquement d'origine vivante, lors de son passage dans le tube digestif,
- elles rejettent dans le milieu des fèces riches en carbone, en microalgues et bactéries.

L'ingestion des sédiments et la sélection de matériel organique ont été discutées dans les publications de ce chapitre ([paragraphes 3.3 et 3.4](#)), aussi les deux derniers points indiqués ci-dessus seront plus particulièrement développés ici. La question posée est : au-delà de la bioturbation, quel est l'impact de ce mode de nutrition sur l'écosystème sédimentaire ? Les holothuries font partie des *consommateurs gaspilleurs* au sens de Frontier et Pichod-Viale (1998) puisqu'elles prélèvent plus de matière organique qu'elles ne peuvent en assimiler. En effet, nous avons trouvé que seule une faible fraction de la matière organique (vivante ou non), de l'ordre de 10 % environ en terme de carbone, était réellement assimilée par les holothuries. Cet ordre de grandeur reste toutefois en accord avec les valeurs citées dans la littérature (Massin 1980; Moriarty 1982; Webb et al. 1977), ce point a été discuté dans les publications Mangion et al. (2004) et Taddei et al. (soumis) de ce chapitre. La sélectivité nutritionnelle associée à cette efficacité d'assimilation limitée n'est pas sans conséquence sur la structure et le fonctionnement des communautés des substrats meubles. C'est cet aspect qui sera particulièrement abordé dans le reste de la discussion.

Hétérogénéité spatiale à petite échelle et influence sur la production benthique

Alors que la variabilité des communautés à large échelle est souvent gouvernée par les facteurs abiotiques tels que la température, l'hydrodynamisme (Defeo et Mclachlan 2005) ou la nature physique des sédiments (Dale 1974), les facteurs biotiques comme la nutrition des

dépositives peuvent affecter la variabilité spatiale des communautés benthiques à petite échelle. Ainsi, les holothuries rejettent dans le milieu des fèces riches en matière organique. Les concentrations en carbone y sont supérieures à celles mesurées dans les sédiments, soit $4.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ contre $2.84 \mu\text{g mg}^{-1}$ respectivement chez *Holothuria leucospilota*. Ces invertébrés peuvent ainsi se définir comme des concentrateurs de matière organique responsables de sa distribution hétérogène dans les sédiments, à petite échelle (celle des fèces, de poids moyenne 5.7 ± 0.27 g toutes espèces et tous sites confondus). Par ailleurs, la distribution de ces holothuries est elle-même liée à une hétérogénéité locale de la qualité nutritionnelle des sédiments : elles sont en effet capables de sélectionner pour se nourrir de petites zones riches en matière organique. C'est le phénomène de « sediment patch selectivity » mis en évidence par Uthicke et Karez (1999), qui entretient vraisemblablement cette variabilité spatiale à petite échelle.

Cette augmentation localisée de la matière organique favorise le comportement agrégatif de la faune et de la flore. En effet, les travaux de Plante et Wild (2001) ont permis de démontrer qu'après leur expulsion dans le milieu environnant, les fèces d'entéropneustes et d'annélides polychètes étaient colonisés par des microorganismes. La vitesse de déplacement des bactéries ($50 \mu\text{m s}^{-1}$; Vaituzis et Doetsch 1969) leur confère un potentiel d'expansion conséquent, puisque moins de 10 min leur suffisent pour parcourir 3 cm. De nombreux travaux ont récemment mis en évidence l'existence d'une migration verticale chez les microalgues benthiques (Barranguet et Kromkamp 2000; Underwood 2002). Les diatomées benthiques sont capables de se déplacer dans la colonne de sédiment sur une profondeur de 8 cm, en réponse à des changements de température, de lumière ou d'état de la marée (Saburova et Polikarpov 2003). Ces algues migreraient en profondeur, dans la zone euphotique et anaérobie, pour y trouver une eau interstitielle riche en éléments nutritifs, surtout en ammonium, et en matériel organique dissous (Saburova et Polikarpov 2003). Les holothuries rejettent des fèces riches en matériel organique particulaire, mais aussi dissous. L'ammonium et dans une moindre mesure les phosphates expulsés (Uthicke 2001a; Webb et al. 1977) stimulent la production primaire benthique (Boucher et al. 1994b; Clavier et al. 2005; Uthicke et Klumpp 1998). Douées d'une vitesse de déplacement relativement rapide ($5 \mu\text{m s}^{-1}$, Hay et al. 1993), les diatomées, tout comme les bactéries benthiques, pourraient réaliser des migrations horizontales, en réponse à une augmentation localisée et pulsée de matériel particulaire et dissous, liée à l'activité des holothuries. L'augmentation des abondances en microorganismes induit très certainement une modification des flux à l'interface eau-

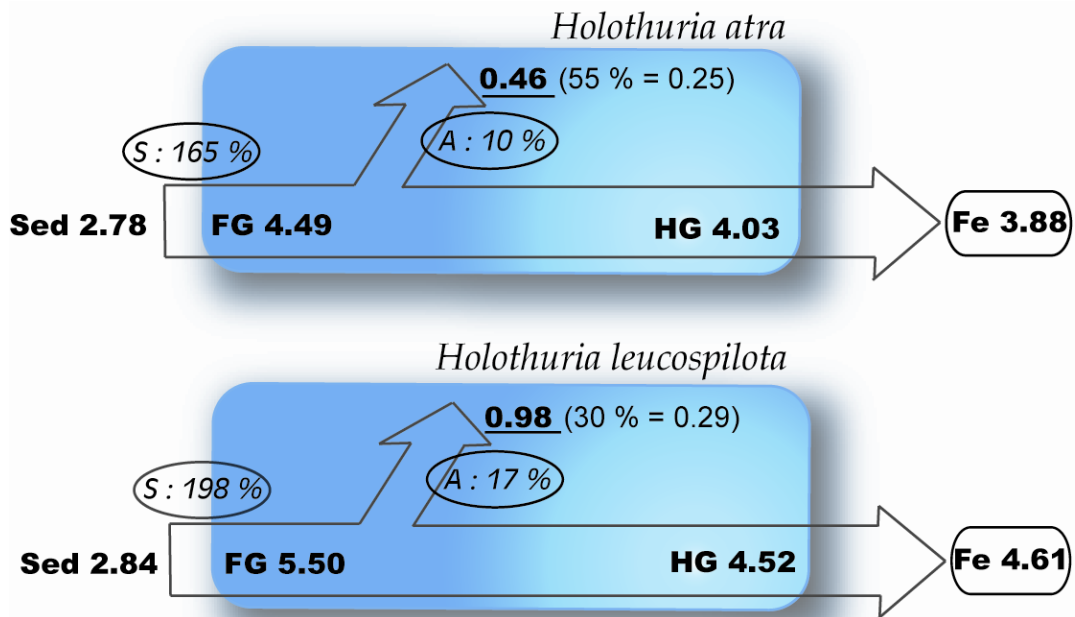
sédiment. Le rôle des holothuries dans la biogéochimie des sédiments du récif n'est donc pas négligeable.

Concernant les communautés de microorganismes, une modification de la structure (on comprendra diversité) est également envisagée. En effet, durant la digestion, une fraction est assimilée par les holothuries tandis que la fraction restante comporte des individus qui sont capables de résister à un environnement contraignant chimiquement (acide) et mécaniquement (mouvements péristaltiques). Après ce passage, la composition des communautés de microorganismes vivants est différente de celle des sédiments adjacents. Cette différence de diversité a été évoquée par Plante et Wilde (2001), sans qu'ils aient réellement pu la mettre en évidence. Il serait alors intéressant d'intégrer l'outil moléculaire dans l'étude de la diversité des microorganismes pour confirmer cette hypothèse. Même si les modalités des relations entre diversité et fonction sont encore actuellement discutées (Boucher 1997; Pfisterer et Schmid 2002; Schulze et Mooney 1993), il en résulte probablement une modification des flux à l'interface eau-sédiment.

Influence de l'espèce

L'influence de la nutrition des deux espèces *H. atra* et *H. leucospilota* sur l'assimilation et la dégradation du carbone issu du matériel vivant (microalgues et bactéries) a été étudiée pour déterminer les variations saisonnières éventuelles. Cependant en été aucune différence n'a pu être mise en évidence entre les espèces pour le facteur carbone. À cette saison, la variabilité est importante et masque probablement les différences entre les deux espèces. En hiver, elles ne présentent pas exactement les mêmes caractéristiques de nutrition : au cours de la digestion, *Holothuria leucospilota* assimile environ 2 fois plus de carbone que *H. atra* (figure 54). Cette distinction est certainement due à la différence de tailles, entre les deux espèces étudiées. L'absorption de matière organique se fait tout le long de l'intestin (Massin 1980) et *H. leucospilota* avec un poids individuel plus important (Conand et Mangion 2002) possède un tube digestif plus long qui autorise un temps de résidence plus important, amplifiant ainsi l'efficacité d'assimilation. Trefz (1958) souligne l'importance de la taille de l'animal sur la quantité de carbone assimilé. Cependant les fèces de *H. leucospilota* sont plus chargées en carbone que celles de *H. atra*. L'explication réside dans l'efficacité de sélection, qui apparaît supérieure chez *H. leucospilota* (figure 54). Le comportement alimentaire et la morphologie des tentacules seraient à l'origine de cette différence d'efficacité. En effet, *H.*

atra maintient ses tentacules à l'intérieur de sa bouche, qui est souvent dirigée vers bas et semble creuser le sédiment. Trefz (1958) a également observé ce comportement particulier. Son aire de prospection, au moment de la collecte de sédiment, est donc beaucoup moins vaste, que celle de *H. leucospilota*. Cette dernière, en état d'immobilité soulève et déplace plus volontiers la partie antérieure de son corps tout en prospectant le sédiment, avec ses tentacules plus mobiles et plus longs.



Concentration en carbone ($\mu\text{g mg}^{-1}$) et quantité assimilée (μg)

Pourcentage et quantité de carbone d'origine vivante (μg), indiqué entre parenthèses

Figure 54: Évolution de la concentration en carbone organique durant la nutrition de *H. atra* et *H. leucospilota*. Les valeurs correspondent aux moyennes hivernales. Sed : sédiment sous les tentacules, FG : sédiment dans le tube digestif antérieur, HG, sédiment dans le tube digestif postérieur, Fe : fèces, S : pourcentage de sélection de carbone et A : pourcentage d'absorption de carbone.

Aucune relation entre l'ultra-structure du tube digestif et sa fonction dans le régime alimentaire des holothuries n'a pu être mise en évidence (Feral et Massin 1982). Les quantités de matière organique d'origine vivante (microalgues et bactéries) ont donc été détaillées dans chacun des compartiments étudiés (figure 54). Des deux espèces, *H. atra* est la plus efficace dans l'assimilation du carbone issu du matériel vivant : 55 % du carbone assimilé, contre 30 % pour *H. leucospilota*. *H. atra* se démarque probablement de *H. leucospilota* par le nombre important de phagocytes présent dans l'épithélium de son tube digestif (Trefz 1958). Le manque d'information concernant *H. leucospilota* ne nous permet pas de tirer de conclusion sur ce point. Cependant, grâce à une efficacité d'assimilation du carbone supérieure chez *H.*

leucospilota (17 % contre 10 % chez *H. atra*), les deux espèces assimilent des quantités de carbone issu de matériel vivant relativement similaires ($0.25 \mu\text{g g}^{-1}$ pour *H. atra* et $0.29 \mu\text{g g}^{-1}$ pour *H. leucospilota*, figure 54). La quantité d'azote le long du tube digestif, représentative de la quantité de matériel vivant, n'est pas significativement différente entre les deux espèces quel que soit le compartiment considéré. Cela nous conforte dans l'idée qu'elles assimilent quasiment les mêmes quantités de microalgues et bactéries. Cependant, *H. leucospilota* présente la particularité de rejeter des fèces plus riches en microalgues et bactéries, et ceci en raison d'une efficacité de sélection supérieure. Finalement, les deux espèces exercent une pression de 'broutage' équivalente, mais *H. leucospilota* se démarque de *H. atra* par l'importance des quantités prélevées et rejetées dans le milieu.

La différence spécifique se traduit également au niveau du devenir des fèces. *H. leucospilota* les dépose généralement à la surface du substrat. A l'inverse, *H. atra* les injecte plus en profondeur. Cette bioturbation accroît l'activité microbienne par redistribution du matériel organique inclus dans les fèces tout en favorisant le transport et l'oxydation des composés réduits et de la matière organique non consommée vers les sédiments plus profonds (Hansen et al. 1987). Cette activité microbienne est d'autant plus stimulée que des sédiments riches en matière organique y sont injectés. Ainsi, la production en milieu aérobie est favorisée dans ces zones, qui sont généralement le siège d'un métabolisme peu énergétique (Marty et al. 1989; Nedwell 1984). Ce point a déjà été abordé (Taddei et al soumis, [paragraphe 3.4.1](#)) dans ce chapitre, cependant il était important de le souligner lors de la comparaison des deux espèces.

En conclusion, l'importance du rôle joué par les holothuries dépositives dans les flux de carbone, à l'interface eau-sédiment est modulée par la composition spécifique de ces communautés : *H. leucospilota* présente (1) un potentiel de concentration supérieur à *H. atra* qui induit une plus forte hétérogénéité spatiale à petite échelle et (2) un devenir différent du matériel concentré (enfouissement).

Échelle des populations

En tenant compte des taux d'ingestion, des quantités de carbones assimilées par individu et par espèce et des densités dans deux stations contrastées, les quantités de carbone assimilées par les populations d'holothuries sont très hétérogènes à l'échelle du récif (tableau 46).

Tableau 46 : Quantité de carbone (C) assimilée par les populations d'holothuries, *Holothuria atra* et *H. leucospilota*, présentes dans deux arrière-récifs aux densités très contrastées. Le carbone d'origine vivante se compose ici du carbone bactérien et microalgal, il est indiqué entre parenthèse. Ces calculs ont été réalisés sur les données d'hiver. ind : individus, j : jour.

	Planch'Alizé arrière-récif		Trou d'Eau arrière-récif	
	<i>H. atra</i>	<i>H. leucospilota</i>	<i>H. atra</i>	<i>H. leucospilota</i>
Densité en ind m ⁻²	3.10	0.13	0.01	0.03
Taux d'ingestion en g ind ⁻¹ j ⁻¹	69.18	78.79	90.14	98.87
C (% d'origine vivante) en µg mg ⁻¹	0.46 (55 %)	0.98 (30 %)	0.46 (55 %)	0.98 (30 %)
C (C d'origine vivante) en mg m ⁻² j ⁻¹	98.65 (54.25)	10.04 (3.01)	0.41 (0.23)	2.91 (0.87)
C total (C d'origine vivante) en mg m ⁻² j ⁻¹	108.69 (57.27)		3.32 (1.10)	

En effet, les densités des différentes espèces sont très variables dans l'espace, comme le montrent les résultats obtenus pour les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Trou d'Eau, qui ne sont éloignés que de quelques centaines de mètres. Les populations de *H. leucospilota* et *H. atra*, peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizés assimilent 108.66 mgC m⁻² j⁻¹ alors que dans l'arrière-récif de Trou d'Eau, la quantité assimilée atteint seulement 3.32 mgC m⁻² j⁻¹. Les facteurs permettant d'expliquer cette répartition hétérogène des densités d'holothuries à l'échelle du récif, et par voie de conséquence les quantités de carbones stockées sous formes de biomasse, seront abordés dans la conclusion de ce chapitre (paragraphe 4) générale de ce manuscrit.

Le constat déjà ancien Webb et al (1977) qui énoncent que le principal rôle écologique des holothuries se trouve dans le remaniement des sédiments n'est pas remis en cause. Il doit cependant être revisité à la lumière de ces nouveaux résultats qui dénotent l'importance du rôle de ces dépositivores sur les flux de carbone à l'interface eau-sédiment.

4. CONCLUSIONS

L'étude de la composante biologique des sédiments a permis de révéler l'importance des holothuries (mégafaune) par rapport à la macrofaune. Dans certains sites du récif de La Saline, la biomasse de *Holothuria atra* peut dépasser 242.92 ± 57.21 g de poids frais par mètre carré (Planch'Alizé arrière-récif). Les études qui intègrent les poids secs des holothuries sont rares en raison des difficultés techniques inhérentes à ces mesures (Conand 1988). Toutefois, quelques mesures réalisées à la Réunion par Kolasinski (2005) donnent un poids

sec moyen pour cette espèce, à cette même station, de 2.64 ± 0.68 g, correspondant donc à une biomasse moyenne de 7.92 ± 1.06 g m⁻² de poids sec. Par comparaison, la biomasse maximale de la macrofaune, mesurée au cours de cette étude atteint seulement 1.16 g m⁻².

La figure 55 présente les valeurs de productions brutes des sédiments (en mmolC m⁻² j⁻¹) tirées du chapitre 2 et des valeurs de biomasses de macrofaune et d'holothuries (*H. atra*) tirées de jeux de données d'origines diverses. Les biomasses de macrofaune sont celles présentées dans cette étude, sauf dans les arrière-récifs de Trou d'Eau et de Club Med où elles ont été tirées des travaux de Mondon (2001). La station commune aux deux études (Planch'Alizé arrière-récif) a permis de recalculer les biomasses présentées par Mondon (2001) en poids secs sans cendres. Concernant les holothuries, les valeurs de densités de *H. atra* acquises postérieurement à notre étude (Fabianeck et Turpin) ont été transformées en biomasses à l'aide du facteur de conversion utilisé ci-dessus (2.64 g ind⁻¹, Kolasinski 2005). Les densités dans notre étude (paragraphe 3.3) sont inférieures à celles présentées dans la figure 55 pour les mêmes stations de Planch'Alizé et Trou d'Eau arrière-récifs et cela en raison d'un échantillonnage différent (quadrat de 1 m² alors que nous avons travaillé sur des aires de 100 m²). Cependant, les tendances restent les mêmes et nous permettent de discuter ces résultats.

La juxtaposition des informations (figure 55) permet d'étayer le résultat obtenu précédemment : l'hétérogénéité spatiale de la macrofaune n'est pas conditionnée par les ressources nutritives. En effet, les productions brutes des sédiments, indicatrices des ressources disponibles, et les biomasses de macrofaune n'évoluent pas de manière corrélée. Le cas extrême est illustré par Trou d'Eau arrière-récif (forte biomasse et faible production brute). Inversement, les biomasses d'holothurie semblent être plus dépendantes des productions brutes. Une relation (de type puissance, non présentée) tend à confirmer cette hypothèse même si le coefficient de corrélation, égal à 0.5, n'est pas élevé. Ce type de relation entre biomasses des consommateurs primaires et niveau de production autotrophe a déjà été mis en évidence dans les récifs coralliens. Russ (2003) a effet démontré que les densités de poissons herbivores étaient corrélées, non pas à la biomasse, mais à la production du gazon algal. Par ailleurs, il est important de noter que les biomasses d'holothurie les plus importantes ont été trouvées dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Grand Trou d'Eau, les deux stations soumises aux apports en éléments nutritifs véhiculés par les résurgences eaux douces.

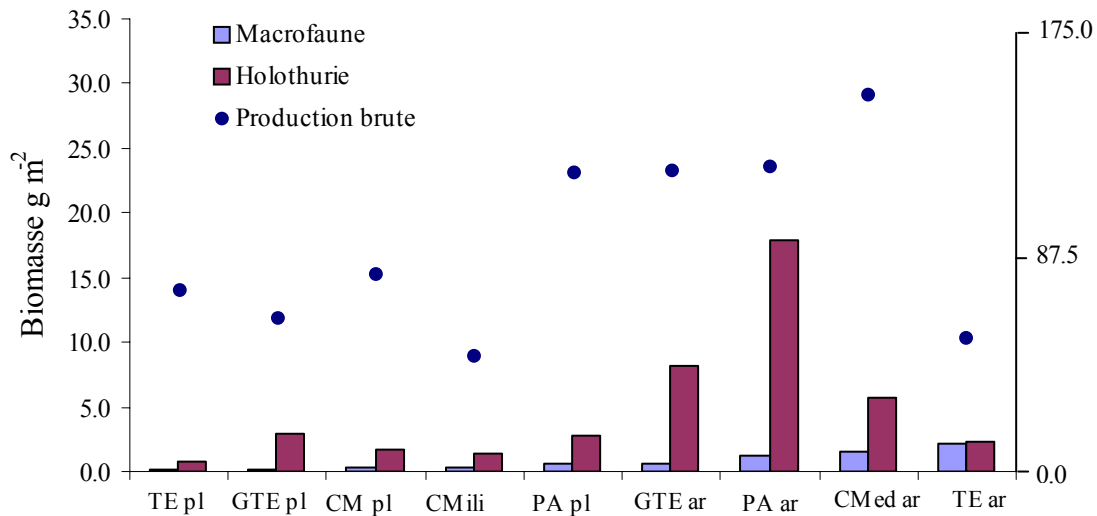


Figure 55 : Biomasses de la macrofaune et de *Holothuria atra* en g m⁻², et production brutes des communautés des sédiments en mmolC m⁻² j⁻¹ pour les sites d'étude. Données acquises en été. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier.

Pour la zone d'arrière-récif, c'est également dans ces dernières stations que les biomasses de macrofaune sont les plus faibles. Par opposition, c'est à Trou d'Eau qu'ont été mesurées les plus fortes biomasses de macrofaune, ainsi que les biomasses en holothuries parmi les plus faibles. Deux hypothèses peuvent être proposées. Premièrement, une relation d'amensalisme entre ces deux composantes de la faune pourrait expliquer la répartition antagoniste des biomasses dans l'arrière-récif. Les holothuries qui ne se nourrissent pas de macrofaune (nos observations, Riddle et al. 1990), ne semblent pas être en compétition avec cette macrofaune pour la nourriture. Le remaniement perpétuel des sédiments serait à l'origine de cette relation biotique, déjà observée entre les holothuries et la méiofaune (Renaud-Mornant et Helléouet 1977). Divers travaux penchent pour un effet positif de la bioturbation sur les communautés des sédiments (Frouin 2000; Widdicombe et al. 2004) mais ils se sont basés sur des organismes sédentaires. À l'inverse, les holothuries sont mobiles et parcourent des distances pouvant atteindre plusieurs dizaines de mètres par jour. Avec des densités importantes (> 3 ind m⁻²) l'effet de la bioturbation est certainement trop destructeur pour que des larves d'invertébrés puissent s'installer et se développer. Riddle et al. (1990) aboutissent à la même conclusion avec le modèle crevette (famille des callianassidés) où les communautés de macrofaune seraient limitées par la bioturbation et non pas par la disponibilité en matière

organique. La seconde hypothèse propose un effet de l'évolution de la concentration en oxygène au cours de la journée. Les pourcentages de saturation peuvent atteindre des valeurs faibles, voire critiques (Planch'Alizé arrière-récif, [chapitre 2](#)), interdisant l'installation de certaines espèces. Ce phénomène a déjà été évoqué pour des milieux eutrophisés (Grall et Chauvaud 2002). Ainsi, la macrofaune serait plus sensible que les holothuries à des environnements régulièrement soumis à de faibles concentrations en oxygène.

Sans pouvoir le démontrer statistiquement, la comparaison qualitative des données de biomasse et de production apporte des informations d'intérêt sur le fonctionnement des communautés des sédiments. Les tendances doivent être cependant confirmées par des études plus spécifiques portant sur les relations biotiques entre la macrofaune, la méiofaune et holothuries, cette problématique pourrait être également élargie aux poissons de la famille des mullidés (capucins) qui, pour se nourrir, fouissent le sédiment. L'effet négatif des faibles pourcentages de saturations en oxygène sur la macrofaune n'est pas à exclure et demande à être vérifié dans les stations les plus hétérotrophes comme Grand Trou d'Eau arrière-récif et Club Med arrière-récif.

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS

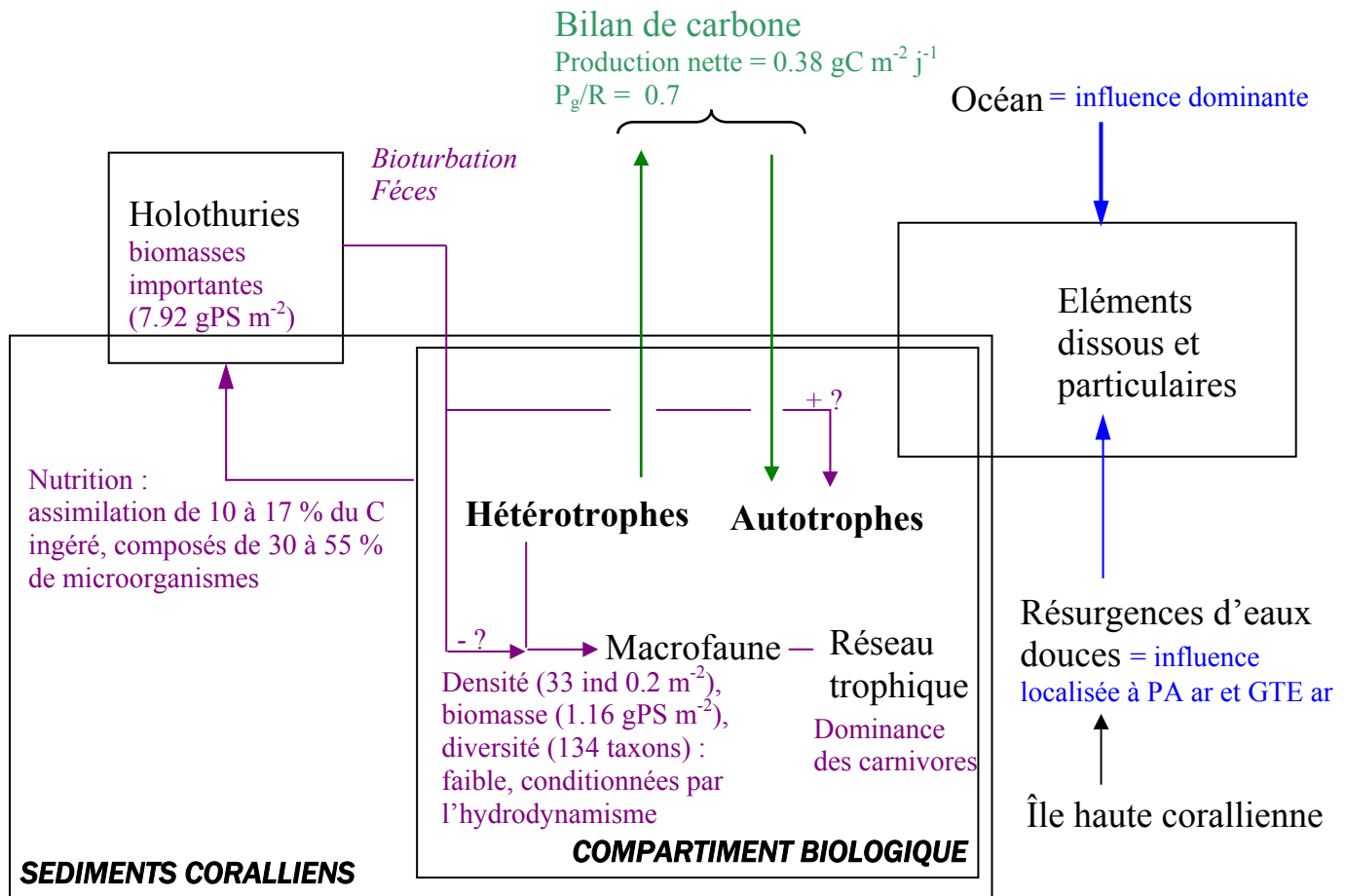
L'étude du compartiment sédimentaire des récifs est très récente à la Réunion. Elle a débuté en 2001 et ce travail peut être considéré comme une première approche extensive, et servira de base de travail et de questionnement pour les recherches futures.

L'objectif ici était d'évaluer la place des sédiments dans le devenir de la matière et dans le transfert d'énergie au sein de l'écosystème récifal, et sa réponse aux perturbations d'origine anthropique. Trois axes principaux ont ainsi été développés portant sur : la caractérisation de la zone d'étude *via* l'analyse physicochimique des compartiments eau et sédiment récifaux (chapitre 1), l'étude du métabolisme et l'estimation de la production et du statut trophique des sédiments (chapitre 2), et la caractérisation de la composante biologique de ces sédiments par l'étude de la macrofaune et du rôle fonctionnel joué par les holothuries de la mégafaune (chapitre 3). Cette synthèse, après avoir rappelé les principaux résultats (figure 56), va s'attacher à détailler le rôle écologique des substrats meubles dans le fonctionnement du récif et plus particulièrement dans le cycle de carbone.

Le chapitre 1 a été l'occasion, grâce aux mesures physicochimiques (nitrates, ammonium, silicium, phosphates ...) de mettre en évidence un état de perturbation limité pour le récif corallien de La Saline, même si localement, des enrichissements en éléments nutritifs par les eaux douces sont présents (arrière-récifs de Planch'Alizé et de Grand Trou d'Eau). La comparaison de différentes zones du complexe (échelle des stations) a permis de dégager l'existence d'une double influence des milieux terrestre (enrichissement par résurgence d'eaux douces) et océanique, conditionnant, en association avec l'hydrodynamisme, l'hétérogénéité spatiale à l'intérieur du récif. Enfin, les caractéristiques physicochimiques des eaux et des sédiments ont montré une tendance saisonnière, avec des valeurs des paramètres étudiés généralement plus élevées en été.

Le principal résultat du chapitre 2 est d'avoir établi le statut d'hétérotrophie des sédiments, définissant ce compartiment comme un puits de matière organique pour le récif de La Saline. À l'échelle des stations, l'hétérogénéité du métabolisme est en adéquation avec la variabilité spatiale des caractéristiques physicochimiques générée par l'hydrodynamisme à l'intérieur du récif. Par ailleurs, cette étude a permis de démontrer l'existence, dans les sédiments de Planch'Alizé arrière-récif, d'une variabilité à court terme de la respiration sur une période de 24 heures, corrélée à l'évolution des teneurs en oxygène dans l'eau (Clavier et

al. soumis). Sur cette station, les communautés sont soumises à des conditions d'hypoxie à la fin de la nuit.



Chapitre 1 : Caractérisation du site d'étude et enrichissement

Chapitre 2 : Flux d'énergie dans les sédiments récifaux : métabolisme et calcification

Chapitre 3 : Transfert de matière dans le réseau trophique : rôle de la faune

Figure 56: Synthèse des principaux résultats faisant référence aux questions posées en figure 1. PA : Planch'Alizé, GTE : Grand Trou d'Eau, ar : arrière-récif, P : production nette, P_g : production brute, R : respiration, PS : poids sec.

Le chapitre 3 a mis en évidence le rôle plus limité de la macrofaune dans le réseau trophique benthique, par comparaison avec les holothuries qui peuvent, par endroits, représenter des biomasses importantes (7.92 g de poids sec m^{-2} contre 1.16 g m^{-2} pour la macrofaune). Alors que la structure de la macrofaune ne répond à aucune des variables environnementales étudiées, la répartition des holothuries apparaît conditionnée par la production du milieu. Ces dernières se développent préférentiellement dans les zones enrichies en éléments nutritifs où elles ingèrent des quantités importantes de sédiments (Mangion et al. 2004) et assimilent une fraction non négligeable de microorganismes

(bactéries, algues). Elles jouent également le rôle de concentrateur de matière organique dans les sédiments et stimulent probablement le métabolisme à l'interface eau-sédiment (Taddei et al. soumis). L'hypothèse d'une relation d'amensalisme a été proposée entre la macrofaune et les holothuries.

Au vu de ce bilan, trois axes majeurs sont discutés. Il s'agit en premier lieu de distinguer le rôle intégrateur des sédiments, puis de mettre en évidence le poids de deux variables environnementales contraignant l'écosystème : l'hydrodynamisme et l'enrichissement en éléments nutritifs.

1. LE ROLE DE RETENTION DU COMPARTIMENT SEDIMENTAIRE

1.1. LA PLACE DU COMPARTIMENT SEDIMENTAIRE AU SEIN DE L'ECOSYSTEME RECIFAL

Les récifs coralliens se développent généralement dans des environnements pauvres en matériels dissous et particulaire (Crossland 1983), mais comptent parmi les écosystèmes les plus productifs de la biosphère (Birkeland 1997). L'efficacité d'assimilation en association avec des processus de recyclage performants (Erez 1990) sont à l'origine d'une productivité élevée. Cette efficacité de recyclage se déroule aussi bien à l'échelle des organismes (zooxanthelles - scléactiniaires) que de l'écosystème. Pour ce dernier, il faut appréhender le récif corallien comme une mosaïque de régions autotrophes et hétérotrophes, celles-ci se nourrissant sur les premières. Les mesures de métabolisme dans les sédiments, réalisées pour la première fois à la Réunion, montrent clairement qu'ils sont hétérotrophes à l'échelle du récif de La Saline, quelle que soit la saison. La production nette⁹, déficitaire, est égale à $0.38 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, et le rapport P_g/R égal à 0.7 (moyenne des mesures journalières). Ce statut trophique signifie que le compartiment benthique sédimentaire est nécessairement soumis aux apports des zones plus productives dans la mesure où il n'y a pas d'apport terrigène de carbone organique ou dissous par les ravines. Les récents travaux menés par Wild et al. (2004b; 2005a) ont permis de dégager le rôle important des sédiments dans la dégradation du mucus sécrété par les scléactiniaires. Celui-ci peut représenter des quantités de matériel perdues par les systèmes autotrophes équivalentes à la moitié du carbone fixé par les

⁹ Un signe positif indique une perte de carbone pour le système, alors qu'un signe négatif indique une accumulation de carbone dans les autotrophes.

zooxanthelles des scléactiniaires (Crossland et al. 1980). Les détritiques comme les fèces de poissons (Lison De Loma 2000) et les macroalgues dégradées (Hatcher 1997) constituent également des sources potentielles de matériel exportable. Dans le récif de La Saline, Mioche (1998) a mesuré une production nette excédentaire sur le platier de Trou d'Eau, équivalente à $-0.40 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Cette zone constitue une source importante mais tout juste suffisante pour alimenter la zone hétérotrophe des sédiments dont la consommation atteint $0.38 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Il existe peut être une source complémentaire constituée par le picoplancton océanique (Cuet com. pers.).

À l'échelle de l'écosystème étudié, le facteur principal qui conditionne les entrées de matière dans le compartiment sédimentaire, et par conséquent l'efficacité du recyclage, est l'hydrodynamisme. Il permet de distribuer les masses d'eaux à l'intérieur du récif et constitue donc un moyen de transport pour le matériel particulaire et dissous. L'action de ce facteur est bien perceptible dans le récif de La Saline où les caractéristiques physicochimiques des eaux récifales reflètent les lieux de passage et temps de résidence de eaux. En effet, les stations de platier, et plus particulièrement Trou d'Eau, Toboggan et Camp Militaire sont sous influence océanique : les teneurs en carbone total et azote particulaire et les concentrations en nitrates+nitrites y sont plus faibles qu'en arrière-récif. Ce dernier, proche du rivage, présente des caractéristiques opposées. L'arrière-récif reçoit des eaux chargées en matériel particulaire, comme par exemple à Planch'Alizé et Club Med arrière-récif, qui ont longuement transité sur le récif, et qui ont été exposées à de nombreux échanges et apports entre la colonne d'eau et la composante biologique. Par ailleurs, les productions nettes et les respirations les plus importantes ont été mesurées dans les arrière-récifs et plus particulièrement en été, sauf à Trou d'Eau, avec un gradient croissant allant de Trou d'Eau vers les passes. À l'inverse, les productions et les respirations les plus faibles ont été enregistrées sur la radiale de Trou d'Eau ([chapitre 2](#), figure 31). Ces gradients peuvent être associés à l'hydrodynamisme récifal (Cuet 1989). La radiale de Trou d'Eau est un lieu préférentiel d'entrée des eaux venues du large. Ainsi, un hydrodynamisme irrégulier est donc le facteur responsable de l'hétérogénéité des caractéristiques physicochimiques redistribuant le matériel à l'intérieur du récif, ce qui conditionne, par conséquent, la variabilité spatiale du métabolisme dans les sédiments. Quelques travaux, peu nombreux, se sont penchés sur l'évaluation du transport et du dépôt du matériel particulaire à l'intérieur des lagons. Les valeurs sont très variables, en particulier dans les systèmes plus ou moins fermés (de 350 à $1500 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et dans les systèmes plus

ouverts où le taux de déposition est inférieur à $100 \text{ mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Alongi 1998; Charpy et Charpy-Roubaud 1991; Hatcher 1990; Koop et Larkum 1987).

Le compartiment sédimentaire à la Réunion joue, grâce à l'effet de l'hydrodynamisme, un rôle déterminant à l'échelle de l'écosystème dans le transfert de matière et d'énergie. À l'image d'un filtre, il accumule et retient le matériel excédentaire produit par le récif. En retour, les organismes benthiques qui peuplent les sédiments produisent, en le dégradant, les éléments nutritifs qui pourront à nouveau être véhiculés par les masses d'eaux et soutenir une production autotrophe élevée en aval. En effet, dans l'arrière-récif, il a été mesuré un gradient de productions brutes de Trou d'Eau en direction des passes qui reflète probablement les apports d'éléments nutritifs liés à la minéralisation de la matière organique importée dans les sédiments.

1.2. LES HÉTÉROTROPHES DANS LES SÉDIMENTS

De par leur fonction de minéralisation, les hétérotrophes des sédiments occupent également une place déterminante dans l'efficacité du recyclage à l'échelle du récif corallien. La matière qui sédimente sur les fonds benthiques constitue une source de nourriture pour les organismes hétérotrophes qui s'y développent. Une fois piégée dans les sédiments, elle est rapidement dégradée et minéralisée par la faune et les microorganismes (Alongi et al. 2006; Hatcher 1997; Wild et al. 2004a). Les sédiments carbonatés se composent classiquement de microbenthos (Ducklow 1990; Hansen et al. 1987), de méiofaune, de macrofaune (Frouin et Hutchings 2001; Moriarty et al. 1985; Renaud-Mornand et Helléouet 1977) et de mégafaune (Conand et al. 2003). Durant la présente étude trois catégories d'organismes peuplant les sédiments ont été abordés : la macrofaune, les holothuries (mégafaune), et les bactéries.

Le macrofaune, avec des densités avoisinant 165 ind m^{-2} pour des biomasses comprises entre 0.02 et 1.2 g de poids sec m^{-2} n'apparaît pas, surtout par rapport aux holothuries, comme une composante majeure dans le fonctionnement des sédiments. Avec des valeurs aussi faibles, le récif réunionnais ne confirme pas la considération d'Alongi (1989b) qui classe, en comparaison avec les milieux tempérés, les communautés de macrofaune des écosystèmes coralliens comme comptant parmi les plus développées. Toutefois, parfois présents en fortes densités, le groupe trophique des suspensivores a son importance. En effet, son principal représentant, l'actiniaire des sables (*Edwardsia sp3*), peut atteindre une densité

de 1804 ind m⁻² dans l'arrière-récif de Trou d'Eau. Ainsi, localement, la macrofaune joue un rôle certainement central dans le couplage pélagos-benthos avec des suspensivores, en fortes densités, vecteurs du transfert de la matière organique de la colonne d'eau vers les sédiments (Dame et al. 2001). Des taxons peuvent avoir une activité intense (nutrition) qui ne se traduit pas en termes de biomasse suite à l'effet de contraintes externes (prédation, exportation ...). Il serait judicieux de développer une approche en termes de traits de vie ciblés sur ces groupes.

L'étude de la nutrition des holothuries revêt une importance toute particulière dans les récifs coralliens où elles sont fréquemment rencontrées (Conand 1989; Conand et Mangion 2002; Yamanouti 1939). Ces organismes psammivores sont capables d'ingérer d'importantes quantités de sédiments pour en assimiler le carbone. Dans certaines stations du récif de La Saline, elles assimilent plus de 100 mgC m⁻² j⁻¹ dont une bonne partie est constituée de microorganismes. À Planch'Alizé arrière-récif, les densités de *Holothuria atra* et de *Holothuria leucospilota* dépassent 3 ind m⁻² pour des biomasses de 7.92 ± 1.06 gPS m⁻². Il a été mesuré, dans cette même station, une consommation de carbone (production nette) de l'ordre de 598 mgC m⁻² j⁻¹ en été. Ainsi, ces invertébrés stockent des quantités de carbone non négligeables (1/6). Par ailleurs, les holothuries représentent des organismes-clés dans la chaîne trophique des sédiments. Elles rejettent des fèces en quantité importante, jusqu'à 82 kgPS m⁻² an⁻¹ dans l'arrière-récif de Planch'Alizé, qui sont particulièrement riches en matériel organique. Ces *organismes gaspilleurs* (selon la définition de Frontier et Pichod-Viale 1998) réinjectent de la matière sous forme concentrée (200 % par rapport aux sédiments présents sous leurs tentacules) dans le milieu environnant, stimulant très certainement la production benthique localement. Par exemple, *Holothuria leucospilota* rejette des fèces contenant en moyenne 4.61 µgC mg⁻¹ de sédiments, par rapport à 2.84 µgC mg⁻¹ dans les sédiments présents sous leurs tentacules. De plus, cette matière organique remise à disposition reste de bonne qualité comme le montre sa teneur en chlorophylle *a* (7.06 à 11.34 µg g⁻¹) et son rapport C_{org}/N faible (9.86 à 10.8). Les holothuries représentent donc un maillon important dans le réseau trophique des substrats meubles à la Réunion, en termes de quantités de carbone prélevées et de transfert de matériel vers les autres composantes de la faune.

Une dernière composante biologique a été abordée lors de l'étude de la nutrition des holothuries : les bactéries des sédiments. Leur rôle prépondérant dans les flux de matière et d'énergie est souvent évoqué (Hatcher 1997). Les bactéries occupent une place de choix dans

la décomposition de la matière organique et sont à l'origine de la minéralisation de l'essentiel du matériel qui sédimente (Ducklow 1990). Seules de très faibles portions sont alors enfouies dans le substrat (Alongi et al. 2006). Leur production peut être équivalente à 40 % de la production primaire dans les sédiments (Moriarty et al. 1985). Le temps de génération rapide (inférieur à 24 heures dans les sédiments de Davies Reef, Grande Barrière australienne [GBR], Hansen et al. 1987) et leur rapport surface / volume élevé permet à ces populations de répondre rapidement et efficacement aux changements de qualité et de quantité de la matière organique (Sherr et Sherr 1984 in Hatcher 1997). Leur biomasse est relativement élevée en milieu corallien, de 2.9 à 38.1 10^9 cellules g^{-1} dans les sédiments de l'île de Hinchinbrook (GBR, Alongi 1992) et en moyenne 1.3 10^9 cellules g^{-1} dans ceux de Davies Reef (Hansen et al. 1987). Moriarty (1982) a estimé une biomasse microbienne équivalente à 3 à 8 % de la matière organique dans les sédiments du platier récifal de Heron Island (GBR).

À La Saline, le compartiment bactérien représente à peine 1 % de la matière organique ce qui correspond aux valeurs estimées en rivière (0.7 %, Fischer et al. 2002), et les abondances sont faibles, de l'ordre de 1.5 à 2.59 10^7 cellules g^{-1} . Cependant, les bactéries ont été comptées dans le cadre spécifique de l'étude de la nutrition des holothuries, et les concentrations présentes sous les tentacules ne reflètent pas forcément la moyenne récifale. Ainsi, cette première étude menée tend à minimiser l'importance du compartiment bactérien dans les sédiments, toutefois, l'hypothèse d'une sous-estimation du comptage par cytométrie n'est pas écartée, et sera vérifiée prochainement.

En résumé, à ce niveau de connaissances, les principaux hétérotrophes, acteurs de la dégradation de la matière organique et donc de la facilitation de sa minéralisation dans les sédiments du récif de La Saline, sont les holothuries.

2. L'HYDRODYNAMISME : FACTEUR LIMITANT

L'hydrodynamisme est reconnu comme étant un facteur-clé dans la productivité, à tous les niveaux d'organisation (Hatcher 1990). À l'échelle des organismes, les turbulences influencent la diffusion des nutriments (Atkinson 1992). Les quantités d'éléments nutritifs assimilées, qui peuvent se définir comme un potentiel de production nette, sont donc largement dépendantes de l'hydrodynamisme local. Par exemple, l'assimilation de nitrate et d'ammonium par les phanérogames marines ainsi que leurs communautés associées

(épiphytes, diatomées des sédiments) est accrue lorsque l'hydrodynamisme est important (Cornelisen et Thomas 2006). Le paragraphe précédent a souligné l'importance, à l'échelle de l'écosystème, des flux hydrodynamiques dans la connexion entre les zones très productives et celles qui le sont moins où ils conditionnent les apports de matériel particulaire au milieu benthique (Pearson et Rosenberg 1978) et par conséquent l'hétérotrophie du milieu. Cependant, ce facteur physique est également un facteur limitant pour la productivité du récif et pour les phénomènes de recyclage. C'est cet aspect qui va être particulièrement développé dans ce paragraphe, afin d'en préciser le rôle structurant pour le récif de La Saline.

Lorsque l'hydrodynamisme est important, il génère des pertes de matériel dissous et particulaire pour le récif corallien. Dans les sédiments, il favorise la remise en suspension des particules (Rhoads et Young 1970), et parfois sur une grande profondeur (jusqu'à 30 cm, Alongi et Christoffersen 1992). Ce facteur, à l'origine d'importants échanges de sédiments, provoque une érosion des fonds jusqu'à 20 m de profondeur comme, par exemple, dans le lagon de Nouvelle Calédonie (Douillet et al. 2001). Cordier et al. (2005) ont récemment mesuré dans le récif des vitesses de courant comprises entre 9 et 32 cm s⁻¹ par condition de beau temps et des vitesses maximales de l'ordre de 77 cm s⁻¹ lors d'épisode de houle. La présente étude a parallèlement permis de détecter l'impact de ce facteur physique au niveau des caractéristiques physicochimiques, de la faune et du métabolisme.

Un des principaux indicateurs de l'hydrodynamisme est la granulométrie. À la Réunion, le sable, de type grossier, présente une faible charge en particules fines, ce qui indique que les grains les plus fins sont continuellement remis en suspension et transférés vers d'autres zones internes ou externes au récif. La charge en particules fines est particulièrement faible sur les platiers ($< 1.99 \pm 0.33$ %), où le déferlement de la houle est le plus important. De plus, des observations que nous avons réalisées suite à des événements de forte houle révèlent un véritable « décapage » du substrat meuble, faisant affleurer sur de larges zones la couche calcaire indurée. En effet, avec des vitesses de courant de l'ordre de 15 cm s⁻¹, Koh et al. (2006) ont pu enregistrer de remises en suspension, ce qui indique, à la vue de nos valeurs (maximum de 32 cm s⁻¹) que ce phénomène est certainement fréquent dans le récif de La Saline. Alors que la production brute apparaît relativement importante (-0.94 ± 0.08 gC m⁻² j⁻¹ en moyenne), la matière ne s'accumule pas dans les sédiments, puisque les teneurs en matière organique sont faibles (0.36 ± 0.68 % en moyenne), et dans la faune qui présente des biomasses peu importantes (excepté dans quelques stations dans les arrière-récifs comme

Planch'Alizé où les holothuries sont abondantes). Ainsi, comme le laisse présager la relation entre le p_{max} des courbes production - irradiance et les teneurs en chlorophylle a dans la colonne d'eau (page 82), il apparaît que la production locale, si elle n'est pas consommée rapidement, est remise en suspension et certainement exportée. Comme dans de nombreuses études (Koh et al. 2006; Mitbavkar et Anil 2002; Moreno et Niell 2004), Cuet (com. pers.) a mesuré des pics de concentration en chlorophylle a dans la colonne d'eau à La Saline lors d'épisodes de houles. Le comportement de la station Camp Militaire est un bon exemple pour illustrer cet aspect de l'influence de l'hydrodynamisme. Les productions et les respirations les plus faibles y ont été mesurées à la suite d'un épisode de fort hydrodynamisme. Ce dernier, augmentant les remises en suspension, aurait contribué de façon non négligeable à l'exportation de microphytobenthos. Un autre aspect négatif de l'impact de l'hydrodynamisme, qui se combine peut être à celui évoqué précédemment, est lié à des modifications de la direction de la houle et de l'intensité des courants à l'intérieur du récif induisant probablement des apports différents de ceux en général. La macrofaune représente un indicateur supplémentaire de l'importance de l'hydrodynamisme. En effet, à La Saline sa biomasse n'apparaît pas être contrôlée par les ressources alimentaires, à la différence du constat généralement fait (Frouin 2000; Pearson et Rosenberg 1978; Ramey et Snelgrove 2003). Dans les arrière-récifs, les biomasses les plus importantes ont été répertoriées à Trou d'Eau alors que cette station se caractérise par une production brute ($- 0.67 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), des teneurs en chlorophylle a (43.68 mg m^{-2}) et en matière organique (4.43 %) relativement faibles comparativement à Club Med ou Planch'Alizé, qui ne montrent qu'une biomasse de macrofaune peu importante (été). Les communautés de macrofaune se définissent au contraire comme un assemblage sous l'influence de l'hydrodynamisme comme en témoigne leur résistance face à des tempêtes tropicales (Dina en 2002 : Taddei et Frouin 2006). Cette faune conditionnée par le facteur hydrodynamique présente de faibles densités et biomasses. La même tendance a été observée sur une plage au nord de l'Espagne où les densités et les biomasses diminuent avec l'augmentation de la taille des grains et donc de l'hydrodynamisme (Rodil et Lastra 2004). Une remise en suspension continue à l'interface eau-sédiment peut excéder le seuil de tolérance de certains organismes et provoquer leur disparition (Rhoads et Young 1970).

En conclusion, le compartiment sédimentaire est au centre du processus de recyclage permettant au récif de maintenir une productivité élevée (Hatcher 1997). Dans un système idéalement fermé, le matériel est utilisé et réutilisé de nombreuses fois, et, théoriquement, les

apports en matériel (dissous et particulaire) ne sont pas nécessaires, seules des entrées d'énergie suffisent à soutenir la production. Cependant, comme tous les écosystèmes, le récif frangeant n'est pas un système fermé. Il est au contraire ouvert où l'hydrodynamisme entraîne des pertes de matière particulaire et dissoute. Lorsque le temps de résidence des eaux est peu important les éléments nutritifs, issus de la minéralisation, et particulaires sont évacués rapidement vers le milieu extérieur et ne peuvent être réinjectés dans le cycle de la matière. Andrew et Muller (1983, in Erez 1990) ont calculé une exportation de 240 et 17.5 mg m⁻² pour l'azote et le phosphate inorganiques dissous respectivement. À la Réunion, le rôle des sédiments dans le maintien d'une productivité élevée n'est certes pas négligeable mais probablement atténué en raison de l'étroitesse du récif qui favorise l'impact de la houle. Ainsi, le recyclage des éléments nutritifs peut être moins important, en particulier dans les récifs frangeants, que sur d'autres récifs mieux protégés de la houle.

3. L'ENRICHISSEMENT EN ELEMENTS NUTRITIFS

L'enrichissement en éléments nutritifs du milieu récifal est essentiellement attribué à des apports d'origine terrestre, véhiculés par les eaux douces souterraines ou de surface, comme par exemple à Kaneohe Bay à Hawaii (Smith et al. 1981), au Japon (Umezawa et al. 2002), ou aux Barbades (Lewis 1987). La structure des communautés récifales peut être affectée à long terme, comme à Kaneohe Bay, où Smith et al. (1981) attribuaient les profondes modifications subies par l'écosystème suite à l'enrichissement en sels nutritifs. La couverture corallienne des pentes des récifs frangeants et des pâtés coralliens avait pratiquement disparu dans la partie de la baie la plus proche de l'émissaire d'effluent urbain, au profit de divers hétérotrophes. Le développement conséquent d'algues vertes a recouvert et étouffé la majeure partie des organismes coralliens.

Une dégradation des communautés benthiques a été observée dès le début des années 1980 dans le récif de La Saline (Guillaume et al. 1983) et rapidement mise en relation avec des apports en éléments nutritifs d'origine terrestre issus des résurgences d'eaux douces (Cuet 1989; Cuet et al. 1988). Ce travail de thèse a permis de confirmer l'hétérogénéité spatiale de ces apports, dont la distribution sur le récif, sous l'effet des courants conditionne la structure des communautés benthiques. À l'échelle globale, les concentrations en éléments nutritifs (nitrates, phosphates, ammonium ...) et la charge particulaire (carbone, azote et chlorophylle

a) dans la colonne d'eau deviennent faibles et bien inférieures à celles mesurées dans d'autres récifs perturbés (Smith et al. 1981). La macrofaune des sédiments, intégrant des modifications du milieu (Frouin 1996), ne gardent pas de traces des perturbations antérieures. Cependant, localement, l'enrichissement en éléments nutritifs peut être très sensible. Les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Grand Trou d'Eau sont soumis à des apports de nitrates et de silicium. Les concentrations maximales ont été mesurées en été, lorsque les précipitations sont abondantes, et atteignent $4.19 \mu\text{mol L}^{-1}$ pour les nitrates et $11.77 \mu\text{mol L}^{-1}$ pour le silicium contre 0.06 et $2.35 \mu\text{mol L}^{-1}$ respectivement dans les eaux prélevées à 1 mille au large du récif de l'Hermitage (Chiffoleau et al. 2005).

La production brute et nette ainsi que la respiration sont fortes dans ces stations témoignant d'une activité métabolique stimulée par des apports en éléments nutritifs (Abel et Drew 1985; Done 1992). En comparaison, nous avons mesuré des valeurs de production brute et de respiration globalement plus faibles sur les platiers par rapport aux arrière-récifs. Un cas particulier illustre bien l'augmentation du métabolisme en réponse à des apports en éléments nutritifs : Planch'Alizé platier. Cette station, localisée à proximité d'un déversoir reçoit les eaux de l'arrière-récif qui au cours de leur transit ont été sujettes à la nitrification (Mioche et Cuet 1999). Ainsi, l'impact des éléments nutritifs ne se limite pas aux seuls secteurs affectés directement par les eaux douces, mais se répercute sur d'autres localisés en fin de trajet des eaux récifales (Planch'Alizé platier, Club Med arrière-récif). De plus, nous avons mesuré la nuit des conditions d'hypoxie modérée dans l'arrière-récif de Planch'Alizé, car l'eau qui y passe présente de faible teneur en oxygène dissous. Ce processus affecte probablement les communautés en place interdisant l'installation d'espèces sensibles. Les holothuries, très présentes dans les arrière-récifs de Planch'Alizé, Grand Trou d'Eau et Club Med, répondent vraisemblablement positivement à une production benthique importante (Russ 2003) et se montrent particulièrement résistantes à des faibles teneurs en oxygène. Elles peuvent donc, pour le récif de La Saline, représenter des indicateurs de perturbations. Dans un contexte plus large, les holothuries jouent également un rôle important dans le stockage et le recyclage de la matière organique se définissant comme des organismes compensant - d'une certaine manière - les pertes liées à l'hydrodynamisme et cela d'autant plus si elles sont présentes avec des fortes densités. En retour, l'excrétion d'ammonium (Uthicke 2001a; Uthicke 2001b) en association avec la bioturbation liée à leur activité de nutrition (collecte de sédiments, expulsion de fèces), stimulent très certainement la production benthique (Clavier et al. 2005; Uthicke et Klumpp 1997). Ainsi, les holothuries psammivores, en raison (1) de leur résistance

à des environnements fluctuants (hypoxie modérée quotidienne), (2) de leur probable capacité à répondre positivement à une production brute importante et (3) de l'étroit couplage entre producteurs (microalgues benthique) et consommateurs, joueraient un rôle dans le maintien d'une productivité élevée dans un système ouvert où l'hydrodynamisme conditionne des pertes conséquentes de matière et donc d'énergie.

4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

En conclusion, l'analyse des paramètres physicochimiques dans les eaux et dans les sédiments, les mesures de métabolisme et la structure de la faune indiquent que le récif de La Saline est sous une double influence océanique - terrestre. Les sédiments jouent le rôle de filtre et permettent la minéralisation la matière organique importée depuis les zones les plus productives (platier récifaux et zones de résurgences d'eaux douces). Ils assurent ainsi la fonction importante de recycleur pour le matériel particulaire qui va permettre de soutenir, en retour, une forte productivité. Cependant, l'étroitesse du récif et la faible profondeur d'eau renforce l'effet négatif de l'hydrodynamisme. La remise en suspension des sédiments favorise la perte de matière et donc d'énergie pour le récif. Seules deux stations (arrière-récifs de Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau) subissent un enrichissement direct en éléments nutritifs d'origine terrestre. Les holothuries seraient capables de profiter de ces apports qui provoquent une augmentation de la production benthique. En retour, leur présence, en biomasses importantes, pourrait limiter les pertes de matière liées à l'hydrodynamisme, et permettre par ailleurs le maintien d'une production élevée grâce à l'excrétion d'éléments nutritifs (ammonium, phosphate) et à la bioturbation (collecte de nourriture, expulsion de fèces). Ce fonctionnement du récif est résumé sur la figure 57.

Divers axes de recherches sont d'ores et déjà envisageables à la suite de ce travail de thèse. Les paramètres classiquement étudiés dans les eaux (nitrates, phosphates ...) et dans les sédiments (matière organique totale, chlorophylle *a*) ne sont pas suffisants pour caractériser l'état de perturbation du système. Il serait par la suite essentiel d'intégrer de nombreuses autres mesures, telles que la composition biochimique (lipides, protéines ...), la présence de macromolécules issues de l'agriculture ou de métaux lourds etc. Ce résultat est néanmoins original puisqu'il apporte une vision plus large de la dynamique temporelle du récif de La

Saline, qui, il y a une trentaine d'années était soumis à des perturbations essentiellement dues à des apports d'eaux douces, très enrichies en éléments nutritifs. Finalement, ce résultat, au-delà de son utilité ici, ouvre des perspectives intéressantes concernant l'étude de la dynamique d'un écosystème initialement perturbé en réponse à une amélioration de la qualité de l'eau. Les travaux de Cuet et al. (1988) et de Naim (1993a) développés autour de la cartographie des biocénoses benthiques en relation avec les concentrations en éléments nutritifs des eaux récifales apportent pour cela une base de travail intéressante.

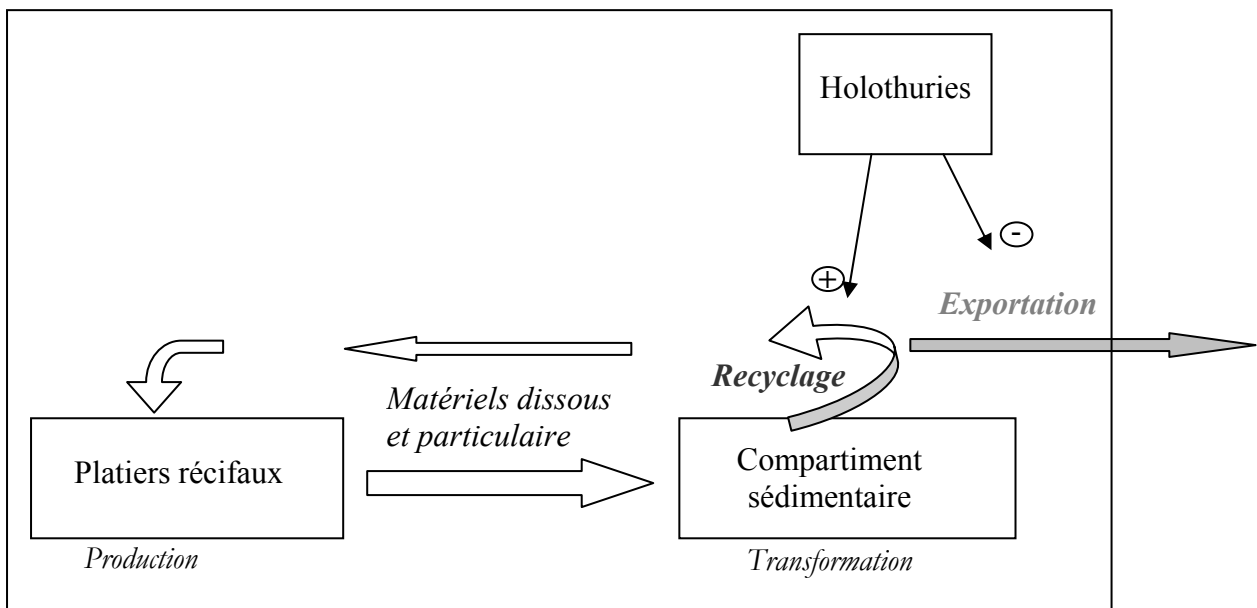


Figure 57 : Relation entre les zones productives du récif (platiers) et les zones de transformation de la matière (compartiment sédimentaire), et importance des holothuries qui atténuent les pertes de matériel et d'énergie induites par l'hydrodynamisme.

Les travaux sur le métabolisme demandent également à être développés afin d'enrichir nos connaissances à l'échelle systémique comme à l'échelle des unités fonctionnelles (platiers récifaux, herbiers ...). Les apports d'origine terrestre viennent affecter l'homogénéité spatiale de la production dans les sédiments. Les stations de Planch'Alizé et de Grand Trou d'Eau présentent des productions brutes élevées qui ne sont pas sans relation avec les apports de nitrates, nitrites et silicium dus aux eaux douces. Il ne nous a pas été possible d'estimer l'importance relative des apports dus à l'hydrodynamisme et aux eaux douces. Même si développer cette piste de travail reste difficile dans la pratique, en raison de la faible profondeur (1 mètre) qui conduit à un mélange des apports extérieurs et de la remise en suspension locale, la question mérite d'être posée. Il serait également intéressant de quantifier

les sorties de matériels dissous et particulaires, ainsi que la productivité des eaux océaniques aux abords des passes. Cela permettrait de confirmer le rôle primordial de l'hydrodynamisme dans les pertes d'énergie pour l'écosystème récifal.

Faisant suite à l'étude de la composante biologique dans les sédiments, de nombreuses pistes de travail sont envisageables. Pour enrichir nos connaissances sur les groupes-clés dans le réseau trophique, il devient essentiel de cibler le travail sur la meiofaune et les protozoaires pour lesquels aucune donnée n'est encore disponible à la Réunion. Il est également important d'élargir les résultats obtenus sur les bactéries, en réalisant des mesures de productivité et en améliorant la technique de comptage au cytomètre en flux. Plus spécifiquement, plusieurs études restent à mener sur les holothuries. Il serait ainsi intéressant (1) de confirmer leur rôle d'indicateur de milieux perturbés, en élargissant la zone d'étude à d'autres récifs, (2) de tester leur résistance à des conditions d'hypoxie soutenue. Concernant le métabolisme, des expériences d'exclusion seraient particulièrement pertinentes, pour vérifier l'influence de la bioturbation due aux holothuries, mais aussi celles des poissons de la famille des mullidés (capucins), sur les flux à l'interface eau-sédiment. Enfin, les relations biotiques d'amensalisme entre macro- meiofaune et holothuries demandent à être confirmées.

LITTÉRATURE CITÉE

- ABEL, K. M., and E. A. DREW. 1985. Response of *Halimeda* metabolism to various environmental parameters. Proceedings of 5th International Coral Reef Congress **5**: 21-26.
- ABERG, P., and H. PAVIA. 1997. Temporal and multiscale variation in juvenile and adult abundance of brown alga *Ascophyllum nodosum*. Marine Ecology Progress Series **158**: 111-119.
- ADINA, P., G. G. SHELLENBARGER, J. H. STREET, M. E. GONNEEA, K. DAVIS, M. B. YOUNG, and W. D. MOORE. 2006. Submarine groundwater discharge: An important source of new inorganic nitrogen to coral reef ecosystems. Limnology and Oceanography **51**: 339-342.
- AL-HORANI, F. A., S. M. AL-MOHRABI, and D. DE BEER. 2003. The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. Marine Biology **142**: 419-426.
- ALONGI, D. M. 1989a. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. Rev. Biol. Trop. **37**: 85-100.
- . 1989b. The role of soft-bottom benthic communities in tropical mangroves and coral reef ecosystems. CRC Critical Review in Aquatic Science, CRC Press, Inc. **1**: 243-280.
- . 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. Oceanography and Marine biology: an Annual Review **28**: 381-496.
- . 1992. Vertical profiles of bacterial abundance, productivity and growth rates in coastal sediments of the Central Great Barrier reef lagoon. Marine Biology **112**: 657-663.
- . 1998. Coastal ecosystem processes. CRC Press, Boca Raton, FL.
- ALONGI, D. M., and P. CHRISTOFFERSEN. 1992. Benthic infauna and organism-sediment relations in a shallow, tropical coastal area: influence of outwelled mangrove detritus and physical disturbance. Marine Ecology Progress Series **81**: 229-245.
- ALONGI, D. M., J. PFITZNER, and L. A. TROTT. 2006. Deposition and cycling of carbon and nitrogen in carbonate mud of the lagoons of Arlington and Sudbury Reefs, Great Barrier Reef. Coral Reefs **25**: 123-143.
- AMINOT, A. 1983. Element nutritifs minéraux dissous: prélèvement, conservation, résultats, p. 95-190. In CNEXO [ed.], Manuel des analyses chimiques en milieu marin.
- AMINOT, A., and M. CHAUSSEPIED. 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin.
- AMINOT, A., and R. KEROUEL. 2004. Hydrologie des écosystèmes marins: paramètres et analyses.
- AMON, R. M. W., and G. J. HERNDL. 1991. Deposit feeding and sediment: I. Interrelationship between *Holothuria tubulosa* (Holothurioida, Echinodermata) and the sediment microbial community. Marine Ecology **12**: 163-174.
- ANDERSON, J. G., P. BOONRUANG, and P. S. MEADOWS. 1981. Interrelationships between chlorophylls, carbon, nitrogen and heterotrophic bacteria in an intertidal sediment transect. Marine Ecology Progress Series **6**: 277-283.
- ANDREWS, J. E., A. M. GREENWAY, and P. F. DENNIS. 1998. Combined carbon isotope and C/N ratios as indicators of source and fate organic matter in a poorly flushed, tropical estuary: Hunts Bay, Kingston Harbour, Jamaica. Estuarine Coastal and Shelf Science **46**: 743-756.
- AREGA, F., and J. H. W. LEE. 2005. Diffusional mass transfer at sediment-water interface of cylindrical sediment oxygen demand chamber. Journal of Experimental Engineering - ASCE **131**: 755-766.
- ARNOSTI, C., and M. HOLMER. 2003. Carbon cycling in a continental margin sediment: contrasts between organic matter characteristics and remineralization rates and pathways. Estuarine, Coastal and Shelf Science **58**: 197-208.
- ATKINSON, M. J. 1992. Productivity of Enewetak Atoll reef flats predicted from mass transfer relationships. Continental Shelf Research **12**: 799-807.
- ATKINSON, M. J., and R. W. GRIGG. 1984. Model of a coral reef ecosystem. II. Gross and net primary production at Frigate Shoals, Hawaii. Coral Reefs **3**: 13-22.
- ATKINSON, M. J., and S. V. SMITH. 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants. Limnology and Oceanography **28**: 568-574.
- BAK, R. P. M., and G. NIEUWLAND. 1989. Seasonal fluctuation in benthic protozoan population at different depths in marine sediments. Netherlands Journal of Sea Research **24**: 37-44.
- BAKUS, G. J. 1973. The biology and ecology of tropical holothurians, p. 325-367. In O. A. Jones and R. Endean [eds.], Biology and Geology of Coral Reefs. Academic Press.

- BARNES, D. J., and B. E. CHALKER. 1990. Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae, p. 109-131. *In* Z. Dubinsky [ed.], Coral Reefs. Ecosystems of the world. Elsevier.
- BARNES, D. J., and B. LAZAR. 1993. Metabolic performance of a shallow reef patch near Eilat on the Red Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **174**: 1-13.
- BARRANGUET, C., and J. KROMKAMP. 2000. Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* **204**: 39-52.
- BATTISTINI, R. and others. 1975. Éléments de terminologie récifale indopacifique. *Thetys* **7**: 1-111.
- BENDSCHNEIDER, K., and R. J. ROBINSON. 1952. A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea water. *Journal of Marine Research* **11**: 87-96.
- BENSOUSSAN, N., J. C. ROMANO, B. EL HAİKALI, and M. G. LAFONT. 2004. Relevant time scales in studying coastal marine ecosystems functioning. *Compte Rendus Geoscience* **336**: 909-918.
- BENTON, T. G., C. T. LAPSLEY, and A. P. BECKERMAN. 2002. The population response to environmental noise: population size, variance and correlation in an experimental system. *Journal of Animal Ecology* **71**: 320-332.
- BERELSON, W. M., D. HEGGIE, A. LONGMORE, T. KILGORE, G. NICHOLSON, and G. SKYRING. 1998. Benthic Nutrient Recycling in Port Phillip Bay, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **46**: 917-934.
- BIRKELAND, C. 1997. Implication for resource management, p. 411-435. *In* C. Birkeland [ed.], Life and Death of Coral Reef. Chapman & Hall.
- BLANCHARD, G., J. M. GUARINI, J. M. GROS, and P. RICHARD. 1997. Seasonal effect on the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *Journal of Phycology* **33**: 723-728.
- BOLAM, S. G., P. WHOMERSLEY, and M. SCHARTZBERGER. 2004. Macrofauna recolonization on intertidal mudflats: effects of sediment organic and sand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **306**: 157-180.
- BONNEVILLE, A., J. P. BARRIOT, and R. BAYER. 1988. Evidence from geoid data of a Hot Spot origin for the southern Mascarene Plateau and Mascarene islands (Indian Ocean). *Journal of Geophysical Research* **93**: 4199-4212.
- BORGES, A. V. 2005. Do We Have Enough Pieces of the Jigsaw to Integrate CO₂ Fluxes in the Coastal Ocean? *Estuaries* **28**: 3-27.
- BOS, O. 1998. Biodiversité du macrobenthos d'une baie sous influence anthropique (Nouméa, Nouvelle Calédonie), p. 39. Rapport de stage de Master, ORSTOM, Nouméa.
- BOUCHER, G. 1997. Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes: revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine. *Vie et Milieu* **47**: 307-316.
- BOUCHER, G., and J. CLAVIER. 1990. Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments. *Marine Ecology Progress Series* **64**: 271-280.
- BOUCHER, G., J. CLAVIER, and C. GARRIGUE. 1994a. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Marine Ecology Progress Series* **107**: 185-193.
- . 1994b. Estimation of bottom ammonium affinity in the New Caledonia lagoon. *Coral Reefs* **13**: 13-19.
- BOUCHER, G., J. CLAVIER, C. HILY, and J. P. GATTUSO. 1998. Contribution of soft-bottom to the community metabolism (primary production and calcification) of a barrier reef flat (Moorea, French Polynesia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **225**: 269-283.
- BOUCHON, C. 1978. Etude quantitative des peuplements à base de scléactiniaires d'un récif frangeant de l'île de la Réunion (Océan Indien). Université Aix-Marseille 2.
- CAMMEN, L. M. 1980. The significance of microbial carbon in the nutrition of the deposit feeding polychaete *Nereis succinea*. *Marine Biology* **61**.
- CHABANET, P., V. DUFOUR, and R. GALZIN. 1995. Disturbance impact on reef fish communities in Reunion Island (Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **188**: 29-48.
- CHABANET, P., M. MOYNE-PICARD, and K. POTHIN. 2005. Cyclones as mass-settlement vehicles for groupers. *Coral Reefs* **24**: 138-138.
- CHARDY, P., C. CHEVILLON, and J. CLAVIER. 1988. Major benthic communities of the south-west lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* **7**: 69-75.

- CHARDY, P., and J. CLAVIER. 1988. An attempt to estimate the carbon budget for the south west lagoon of New Caledonia, p. 541-546, International Coral Reef Symposium.
- CHARPY-ROUBAUD, C. 1988. Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française). *Oceanologica Acta* **11**: 241-248.
- CHARPY-ROUBAUD, C., L. CHARPY, and G. SARRAZIN. 1996. Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* **132**: 181-190.
- CHARPY, L. 2001. Phosphorus supply for atoll biological productivity. *Coral Reefs* **20**: 357-360.
- CHARPY, L., and C. J. CHARPY-ROUBAUD. 1990. Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia* **207**: 43-52.
- . 1991. Particulate organic matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* **71**: 53-63.
- CHAZOTTES, V., T. LE CAMPION-ALSUMARD, M. PEYROT-CLAUSADE, and P. CUET. 2002. The effects of eutrophication-related alterations to coral reef communities on agents and rates of bioerosion (Reunion Island, Indian Ocean). *Coral Reefs* **21**: 375-390.
- . 2003. The effects of eutrophication-related alterations to coral reef communities on agents and rates of bioerosion (Reunion Island, Indian Ocean). *Coral Reefs* **21**: 375-390.
- CHEVALDONNÉ, P., and A. GODFROY. 1997. Enumeration of microorganisms from deep-sea hydrothermal chimney samples. *FEMS Microbiology Letters* **146**: 211-216.
- CHEVILLON, C. 1990. Biosédimentologie du grand lagon nord de la Nouvelle-Calédonie. Université d'Aix Marseille II.
- . 1996. Skeletal composition of modern lagoon sediments on New Caledonia: coral, a minor constituent. *Coral Reefs* **15**: 199-207.
- CHIFFOLEAU, J.-F., J.-P. QUOD, P. CUET, and A. LIEUTAUD. 2005. Le RNO à La Réunion, Bilan de deux ans d'étude préliminaire, p. 11-15. Bulletin RNO.
- CHISHOLM, J. R. M., and D. J. BARNES. 1998. Anomalies in coral reef community metabolism and their potential importance in the reef CO₂ source-sink debate. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**: 6566-6569.
- CHRISTENSEN, B., L. R. BAKKEN, and R. A. OSLEN. 1993. Soil bacterial DNA and biovolume profiles measured by flow-cytometry. *FEMS Microbiology Letters* **102**: 129-140.
- CHRISTENSEN, H., R. A. OLSEN, and L. R. BAKKEN. 1995. Flow cytometric measurements of cell volumes and DNA contents during culture of indigenous soil bacteria. *Microbial Ecology* **29**: 49-62.
- CLARK, A. M., and F. W. E. ROWE. 1971. Monograph of shallow water Indo-West Pacific echinoderms. Trustees of the British Museum.
- CLARKE, K. R., and M. AINSWORTH. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* **92**: 205-219.
- CLARKE, K. R., and R. M. WARWICK. 1994. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory.
- CLAVIER, J., G. BOUCHER, L. CHAUVAUD, R. FICHEZ, and S. CHIFFLET. 2005. Benthic response to ammonium pulses in a tropical lagoon: implication for coastal environmental processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **316**: 231-241.
- CLAVIER, J., G. BOUCHER, and C. GARRIGUE. 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *Compte Rendus Académie des Sciences Paris* **217**: 937-942.
- CLAVIER, J., L. CHAUVAUD, P. CUET, C. ESBELIN, P. FROUIN, D. TADDEI, and G. THOUZEAU. soumis. Diel variation of benthic respiration in a coral reef sediment (Reunion Island, Indian Ocean).
- CLAVIER, J., and C. GARRIGUE. 1999. Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Marine Ecology Progress Series* **191**: 79-89.
- CLOERN, J. E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* **210**: 223-253.
- COATES, M., H. F. CHAPMAN, and D. W. CONNELL. 1984. Effects of grazing by deposit feeders on biogenic hydrocarbons in coral reef surface sediment. *Marine Biology* **81**: 87-75.
- COLEMAN, N., A. S. H. GASON, and G. C. B. POORE. 1997. High species richness in the shallow marine waters of south east Australia. *Marine Ecology Progress Series* **154**: 17-26.

- CONAND, C. 1989. Les holothuries aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie - biologie, écologie, exploitation, p. 393. Etude et Thèse, O.R.S.T.O.M. Paris.
- . 1994. Les holothuries, ressource halieutique du lagon - Rapports scientifiques et techniques, sciences de la mer, biologie marine. ORSTOM, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, p. 86.
- . 1996. Asexual reproduction by fission in *Holothuria atra*: variability of some parameters in populations from tropical Indo-Pacific. *Oceanologica Acta* **19**: 209-216.
- . 2002a. Marine ecology of la Réunion: an overview of recent research. *Ambio* **31**: 602-605.
- . 2002b. Sea cucumber on La Reunion Island fringing reef: diversity, distribution, abundance and structure of the populations. *SPC beche-de-mer* **17**: 27-33.
- . 2004. Monitoring a fissiparous population of *Holothuria atra* on a fringing reef on Reunion Island (Indian Ocean). *SPC bêche-de-mer* **20**: 22-25.
- CONAND, C., P. CHABANET, P. CUET, and Y. LETOURNEUR. 1997. The carbonate budget of fringing reef in la Réunion Island (Indian Ocean): sea urchin and fish bioerosion and net calcification. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **1**: 953-958.
- CONAND, C., P. CHABANET, and N. GRAVIER-BONNET. 2003. Biodiversité du milieu récifal réunionnais: échinodermes, poissons et hydraires - Echinodermes, Annexe 1, p. 128. Rapport au Conseil Régional.
- CONAND, C., M. LARUE, J. P. QUOD, and J. TURQUET. 2000. Bleaching in a Western Indian Ocean Island, La Réunion: a multi-scale approach, p. 1155-1159, *Proceedings of 9th International Coral Reef Symposium*.
- CONAND, C., and P. MANGION. 2002. Sea cucumber on La Reunion Island fringing reef: diversity, distribution, abundance and structure of the populations. *SPC bêche-de-mer* **17**: 27-33.
- CONAND, C., S. UTHICKE, and T. HOAREAU. 2002. Sexual and asexual reproduction of the holothurian *Stichopus chloronotus* (Echinodermata): a comparison between La Reunion (Indian Ocean) and east Australia (Pacific Ocean). *Invertebrate Reproduction and Development* **41**: 235-242.
- CONAND, F., F. MARSAC, E. TESSIER, and C. CONAND. soumis. Ten Years of daily sea surface temperature at a coastal station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993-April 2004): Patterns of variability and biological responses. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*.
- CONNELL, J. H., and M. J. KEOUGH. 1985. Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata, p. 125-151. *In* S. T. A. Pickett and P. D. White [eds.], *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*.
- COPIN-MONTEGUT, G. 1989. Le système gaz carbobique - bicarbonates- carbonates, p. 1-142, *Oceanis*.
- CORDIER, E., R. TROADEC, B. MILLET, and J. COUDRAY. 2005. Sedimentary processes in shallow fringing reef ecosystem at La Reunion Island. 4th WIOMSA Symposium.
- CORNELISEN, C. D., and F. I. M. THOMAS. 2006. Water flow enhances ammonium and nitrate uptake in a seagrass community. *Marine Ecology Progress Series* **312**: 1-13.
- CROSSLAND, C. J. 1983. Dissolved nutrients in coral reefs, p. 56-58. *In* D. J. Barnes [ed.], *Perspectives on Coral Reefs*. Australian Institute of Marine Science, Townsville.
- . 1987. *In situ* release of mucus and DOC-lipid from the corals *Acropora variabilis* and *Stylophora pistillata* in different light regimes. *Coral Reefs*: 35-42.
- CROSSLAND, C. J., D. J. BARNES, and M. BOROWITZKA. 1980. Diurnal lipid and mucus production in the staghorn coral *Acropora acuminata*. *Marine Biology* **60**.
- CROWE, T. P. 1999. Limits to generality: seasonal and temporal variation in dispersal of an intertidal gastropod. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **232**: 177-196.
- CUET, P. 1989. Influence des ressources d'eaux douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à la Réunion (Océan Indien), p. 295. Université d'Aix-Marseille III.
- CUET, P., O. NAIM, G. FAURE, and J. Y. CONAN. 1988. Nutrient-rich groundwater impact on benthic communities of La Saline fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean): preliminary results. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**: 207-212.
- DAHLGREN, C. P., and J. MARR. 2004. Back reef systems: important but overlooked components of tropical marine ecosystems. *Bulletin of Marine Science* **75**: 145-152.

- DALE, N. G. 1974. Bacteria in intertidal sediments; factors related to their distribution. *Limnology and Oceanography* **19**: 509-518.
- DAME, R. F., D. BUSHEK, and T. C. PRINS. 2001. Benthic suspension feeders as determinants of ecosystem structure and function in shallow coastal waters, p. 11-37. *In* K. Reise [ed.], *Ecological Studies - Ecological comparisons of sedimentary shores*. Springer-Verlag.
- DAUER, D. M., A. J. J. RODI, and J. A. RANASINGHE. 1992. Effects of low dissolved oxygen events on the macrobenthos of the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* **15**: 384-391.
- DEFEO, O., and A. MCLACHLAN. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* **295**: 1-20.
- DELEO, P. C., and P. BAVEYE. 1996. Enumeration and biomass estimation of bacteria in aquifer microcosm studies by flow cytometry. *Applied and Environmental Microbiology* **62**: 4580-4586.
- DEMING, J., and R. COLWELL. 1982. Barophilic bacteria associated with digestive tracts of abyssal holothurians. *Applied and Environmental Microbiology* **44**: 1222-1230.
- DEXTER, D. M. 1992. Sandy beach community structure: the role of exposure and latitude. *Journal of Biogeography* **19**: 59-66.
- DIAPER, J. P., and C. EDWARDS. 1994. Flow cytometric detection of viable bacteria in compost. *FEMS Microbiology Ecology* **14**: 213-220.
- DIAZ, R. J. 1992. Ecosystem assessment using estuarine and marine benthic community structure, p. 67-84. *In* G. A. Burton [ed.], *Sediment toxicity assessment*. Lewis Publishers inc.
- . 2001. Overview of hypoxia around the world. *Journal of Environmental Quality* **30**: 275-281.
- DICKSON, A. G. 1981. An exact definition of total alkalinity and a procedure for the estimation of alkalinity and total inorganic carbon from titration data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research* **28**: 609-623.
- DIZON, R. M., and H. T. YAP. 1999. Short-term responses of coral reef microphytobenthic communities to inorganic nutrient loading. *Limnology and Oceanography* **44**: 1259-1267.
- DOE. 1994. Handbook of methods for the analysis of the various parameters of the carbon dioxide system in sea water. *In* A. G. Dickson and C. Goyet [eds.], *ORNL/CDIAC-74*.
- DONE, T. J. 1992. Phase shifts in coral reefs communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* **247**: 121-132.
- DOUILLET, P., S. OUILLO, and E. CORDIER. 2001. A numerical model for fine suspended sediment transport in the southwest lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* **20**: 361-372.
- DROMGOOLE, F. I. 1978. The effects of oxygen on dark respiration and apparent photosynthesis of marine macro-algae. *Aquatic Botany* **4**: 281-297.
- DRUMM, D. J., and N. R. LONERAGAN. 2005. Reproductive biology of *Holothuria leucospilota* in the Cook Islands and the implications of traditional fishing of gonads on the population. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **39**: 141-156.
- DUCKLOW, H. W. 1990. The biomass, production and fate of bacteria in coral reefs, p. 265-289. *In* Z. Dubinsky [ed.], *Coral Reefs. Ecosystems of the world*. Elsevier.
- EFRON, B., and R. TIBSHIRANI. 1993. *An Introduction to the Bootstrap*. Chapman and Hall, London, UK.
- EHRENHAUSS, S., U. WITTE, F. JANSSEN, and M. HUETTEL. 2004. Decomposition of diatoms and nutrient dynamics in permeable North Sea sediments. *Continental Shelf Research* **24**: 721-737.
- EPPING, E. H. G., and B. B. JORGENSEN. 1996. Light-enhanced oxygen respiration in benthic phototrophic communities. *Marine Ecology Progress Series* **139**: 193-203.
- EPSTEIN, S. S., and J. ROSSEL. 1995. Enumeration of sandy sediment bacteria: Search for optimal protocol. *Marine Ecology Progress Series* **117**: 289-298.
- EREZ, J. 1990. On the importance of food sources in coral-reef ecosystems, p. 411-418. *In* Z. Dubinsky [ed.], *Coral Reefs. Ecosystems of the world*. Elsevier.
- EYRE, B. D., and A. J. P. FERGUSON. 2002. Comparison of carbon production and decomposition, benthic nutrient fluxes and denitrification in seagrass, phytoplankton, benthic microalgae- and macroalgae-dominated warm-temperate Australian lagoons. *Marine Ecology Progress Series* **229**: 43-59.

- FABIANECK, F., and A. TURPIN. 2005. Etude de la distribution des populations d'holothuries peuplant le récif de Saint Gilles - La Saline à l'île de La Réunion, p. 39. Mémoire de Maîtrise, Université de La Réunion.
- FABRICIUS, K. E. 2005. Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef. *Marine Pollution Bulletin* **51**: 324-398.
- FALTER, J. L., M. J. ATKINSON, and C. LANGDON. 2001. Production-respiration relationships at different timescales within the Biosphere 2 coral reef biome. *Limnology and Oceanography* **46**: 1653-1660.
- FAURE, G. 1982. Recherche sur les peuplements des scléactiniaires des récifs coralliens de l'archipel des Mascareignes, Faculté des Sciences de Lumigny. Université d'Aix-Marseille II.
- FAURE, G., and L. F. MONTAGGIONI. 1980. Les récifs coralliens de Saint-Pierre de la Réunion (Océan Indien): géomorphologie et répartition des peuplements., p. 271-284, Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume.
- FERAL, J. P., and C. MASSIN. 1982. Digestive systems: Holothuroidea, p. 191-212. In M. Jangoux and J. Lawrence [eds.], *Echinoderm nutrition*. A.A. Balkema.
- FISCHER, H., S. C. WANNER, and M. PUSCH. 2002. Bacterial abundance and production in river sediments as related to the biochemical composition of particulate organic matter (POM). *Biochemistry* **61**: 37-55.
- FOLK, R. L., and N. C. WARD. 1957. Brazos River Bar: a study of the significance of grain size parameter. *Journal of Sedimentary Petrology* **27**: 3-26.
- FORJA, J. M., T. ORTEGA, T. A. DELVALLS, and A. GOMEZ-PARRA. 2004. Benthic fluxes of inorganic carbon in shallow coastal ecosystems of the Iberian Peninsula. *Marine Chemistry* **85**: 141-156.
- FRANCOUR, P. 1989. Le taux d'ingestion de sédiment par *Holothuria atra* et *H. tubulosa* (Echinodermata: Holothuroidea) dans un herbier à *Posidonia oceanica*. *Posidonia newsletter* **2**: 33-43.
- FRONTIER, S., and D. PICHOD-VIALE. 1998. *Ecosystèmes - structure, fonctionnement, évolution*, Dunod ed.
- FROUIN, P. 1996. Structure et fonctionnement des écosystèmes benthiques dans les lagons soumis aux perturbations anthropiques - Le lagon de Tahiti, Polynésie française, p. 206. Université Française du Pacifique.
- . 2000. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic community. *Marine Ecology Progress Series* **194**: 39-53.
- FROUIN, P., and P. HUTCHINGS. 2001. Macrobenthic communities in a tropical lagoon (Tahiti, French Polynesia, central Pacific). *Coral Reefs* **19**: 277-285.
- GABRIE, C., and L. MONTAGGIONI. 1986. II - Erosion des plages (In: Définition, origine et impact des pollutions sur le littoral marin réunionnais - rapport 1985-1986), p. 55. Université de la Réunion.
- GACIA, E., H. KENNEDY, C. DUARTE, J. TERRADOS, N. MARBA, S. PAPADIMITRIOU, and M. FORTES. 2005. Light-dependence of the metabolic balance of a highly productive Philippine seagrass community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **316**: 55-67.
- GARRIGUE, C., J. CLAVIER, and C. CHEVILLON. 1998. Investigations on the soft bottom benthos in a southwest Pacific atoll lagoon (Uvea, New Caledonia). *Atoll Research Bulletin* **452**: 1-18.
- GATTUSO, J. P., M. FRANKIGNOULLE, and S. V. SMITH. 1999. Measurement of community metabolism and significance in the coral reef CO₂ source-sink debate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 13017-13022.
- GATTUSO, J. P., M. FRANKIGNOULLE, and R. WOLLAST. 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**: 405-434.
- GATTUSO, J. P., C. PAYRI, M. PICHON, and B. DELESALLE. 1997. Primary production, calcification, and air-sea CO₂ fluxes of a macroalgal-dominated coral reef community (Moorea, French Polynesia). *Journal of Phycology* **33**: 729-738.
- GATTUSO, J. P., M. PICHON, B. DELESALE, B. CANON, and M. FRANKIGNOULLE. 1996. Carbon fluxes in coral reefs. I. Lagrangian measurement of community metabolism and resulting air-sea CO₂ disequilibrium. *Marine Ecology Progress Series* **145**: 109-121.

- GAZEAU, F., S. V. SMITH, B. GENTILI, M. FRANKIGNOULLE, and J. P. GATTUSO. 2004. The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **60**: 673-694.
- GIMENEZ, L., and B. YANNICELLI. 2000. Longshore patterns of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Marine Ecology Progress Series* **199**: 111-125.
- GOUGH, H. L., and D. A. STAHL. 2003. Optimization of direct cell counting in sediment. *Journal of Microbiological Methods* **52**: 39-46.
- GOUT, B. 1991. Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagunaires de Mayotte et de Nouvelle Calédonie (Province Indopacifique). Impact sur les peuplements benthiques, p. 1-251. Montpellier II.
- GRALL, J., and L. CHAUVAUD. 2002. Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* **8**: 83-830.
- GRANT, J. 1986. Sensitivity of benthic community respiration and primary production to changes in temperature and light. *Marine Biology* **90**: 299-306.
- GRAY, J. S., R. S. WU, and Y. Y. OR. 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series* **238**: 249-279.
- GRÉMARE, A. 1994. What describes fecundity of *Capitella* sp. I better: macro or micronutrient availability? *Marine Biology* **119**: 367-374.
- GRIGG, R. W., and S. J. DOLLAR. 1990. Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs, p. 439-452. *In* Z. Dubinsky [ed.], *Coral Reefs. Ecosystems of the world*. Elsevier.
- GUARINI, J. M., G. F. BLANCHARD, C. BACHER, P. GROS, P. RIERA, P. RICHARD, D. GOULEAU, R. GALOIS, J. PROU, and P. G. SAURIAU. 1998. Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series* **166**: 131-141.
- GUILLAUME, M., C. PAYRI, and G. FAURE. 1983. Blatant degradation of coral reefs at La Reunion Island (West Indian Ocean). *Int. Soc. for Reef Studies*.
- GUNDERSEN, K., B. GUNNAR, and M. HELDAL. 1996. Factors influencing the loss of bacteria in preserved seawater samples. *Marine Ecology Progress Series* **137**: 305-310.
- HAMMOND, L. S. 1981. An analysis of grain size modification in biogenic carbonate sediments by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata). *Limnology and Oceanography* **26**: 898-906.
- . 1982. Pattern of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bulletin of Marine Science* **32**: 549-571.
- . 1983. Nutrition of deposit-feeding holothuroids and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Marine Ecology Progress Series* **10**: 297-305.
- HANSEN, J. A., D. M. ALONGI, C. M. MORIARTY, and P. C. POLLARD. 1987. The dynamics of benthic microbial communities at Davies Reef, central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **6**: 63-70.
- HANSEN, J. A., D. KLUMPP, D. M. ALONGI, P. K. DAYTON, and M. J. RIDDLE. 1992. Detrital pathways in a coral reef lagoon II. Detritus deposition, benthic microbial biomass and production. *Marine Biology* **113**: 363-372.
- HARBORNE, A. R., D. C. AFZAL, and M. ANDREWS. 2001. Honduras: Caribbean Coast. *Marine Pollution Bulletin* **42**: 1221-1235.
- HARRIS, J. O., G. B. MAGUIRE, S. J. EDWARDS, and D. R. JOHNS. 1999. Low dissolved oxygen reduces growth rate and oxygen consumption rate of juvenile greenlip abalone, *Haliotis laevis* Donovan. *Aquaculture* **174**: 265-278.
- HATCHER, B. G. 1990. Coral reef primary productivity: a hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology and Evolution* **5**: 149-155.
- . 1997. Organic production and decomposition, p. 140-174. *In* C. Birkeland [ed.], *Life and Death of Coral Reef*. Chapman & Hall.
- HAY, S. I., T. C. MAITLAND, and D. M. PATERSON. 1993. The speed of diatom migration through natural and artificial substrata. *Diatom Research* **8**: 371-384.

- HEIL, C. A., K. CHASTON, A. JONES, P. BIRD, B. LONGSTAFF, S. COSTANZO, and W. C. DENNISON. 2004. Benthic microalgae in coral reef sediments of the southern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* **23**: 336-343.
- HOLMER, M., F. O. ANDERSEN, S. L. NIELSEN, and H. T. S. BOSCHKER. 2001. The importance of mineralization based on sulfate reduction for nutrient regeneration in tropical seagrass sediments. *Aquatic Botany* **71**: 1-17.
- HOSKINS, D. L., S. E. STANCYK, and A. W. DECHO. 2003. Utilization of algal and bacterial extracellular polymeric secretions (EPS) by the deposit-feeding brittlestar *Amphipholis gracillima* (Echinodermata). *Marine Ecology Progress Series* **247**: 97-101.
- HUETTEL, M., and I. T. WEBSTER. 2001. Porewater flow in permeable sediments, p. 144-179. In B. P. Boudreau and B. B. Jorgensen [eds.], *The benthic boundary layer: transport processes and biogeochemistry*. Oxford University Press.
- HUNTER, C. L., and C. W. EVANS. 1995. Coral reefs in Kaneohe Bay, Hawaii: Two centuries of western influence and two decades of data. *Bulletin of Marine Science* **57**: 501-515.
- HYMEL, S. N., and C. J. PLANTE. 2000. Fate of bacteria transiting the gut of the deposit feeder *Abarenicola pacifica*: influence of temperature and sediment food concentration. *Aquatic Microbial Ecology* **22**: 93-101.
- JAHNKE, R. A., M. RICHARDS, J. NELSON, C. ROBERTSON, C. RAO, and D. JAHNKE. 2005. Organic matter remineralization and porewater exchange rates in permeable South Atlantic Bight continental shelf sediments. *Continental Shelf Research* **25**: 1433-1452.
- JANSSEN, F., M. HUETTEL, and U. WITTE. 2005. Pore-water advection and solute fluxes in permeable marine sediments (II): Benthic respiration at three sandy sites with different permeabilities (German Bight, North Sea). *Limnology and Oceanography* **50**: 779-792.
- JAQUEMET, S., V. ROUSSET, and C. CONAND. 1999. Asexual reproduction parameters and the influence of fission on a *Holothuria atra* sea cucumber population from a fringing reef on Reunion Island (Indian Ocean). *SPC beche-de-mer* **11**: 12-18.
- JOHNSTONE, R., K. KOOP, and V. LARKUM. 1989. Fluxes of inorganic nitrogen between sediments and water in a coral reef lagoon. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* **110**: 219-227.
- JOHNSTONE, R. W., K. KOOP, and A. W. D. LARKUM. 1990. Physical aspects of coral reef lagoon sediments in relation to detritus processing and primary production. *Marine Ecology Progress Series* **66**: 273-283.
- JOIN, J. L. 1991. Caractérisation hydrologique du milieu volcanique insulaire le Piton des Neiges, p. 187. Montpellier II.
- JOIN, J. L., J. B. POMME, J. COUDRAY, and M. DAESSLE. 1988. Caractérisation des aquifères basaltiques en domaine littoral. Impact d'un récif corallien. *Hydrogéologie* **2**: 107-115.
- KARLSON, R. H., and L. E. HURD. 1993. Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms. *Coral Reefs* **12**: 117-125.
- KHRIPOUNOFF, A., and M. SIBUET. 1980. La nutrition d'échinodermes abyssaux: 1. Alimentation des holothuries. *Marine Biology* **60**.
- KINSEY, D. W. 1978a. Alkalinity changes and coral reef calcification. *Limnology and Oceanography* **23**: 989-991.
- . 1978b. Productivity and calcification estimates using slack-water periods and field enclosures, p. 439-468, *Monographs on Oceanographic Methodology (UNESCO)*. 5 - Coral Reefs: Research Methods.
- . 1985a. Metabolism, calcification and carbon production. I. Systems level studies. *Proceedings of 5th International Coral Reef Congress* **4**: 505-526.
- . 1985b. The functional role of back-reef and lagoonal systems in the Central Great Barrier Reef. *Proceedings of 5th International Coral Reef Congress* **6**: 223-228.
- KLINGER, T. S., C. R. JOHNSON, and J. JELL. 1993. Sediment utilization, feeding-niche breadth, and feeding-niche overlap of Aspidochirotida (Echinodermata: Holothuroidea) at Herson Island, Great Barrier Reef, p. 523-528. In B. David, A. Guille, J. P. Féral and M. Roux [eds.], *Proceeding of the eighth international echinoderm conference*. A.A. Balkema, Rotterdam.
- . 1994. Sediment utilization, feeding-niche breadth, and feeding-niche overlap of Aspidochirotida (Echinodermata: Holothuroidea) at Herson Island, Great Barrier Reef, p. 523-528. In B.

- David, A. Guille, J. P. Féral and M. Roux [eds.], Proceeding of the eighth international echinoderm conference. A.A. Balkema, Rotterdam.
- KOH, C. H., J. S. KHIM, H. ARAKI, H. YAMANISHI, H. MOGI, and K. KOGA. 2006. Tidal resuspension of microphytobenthic chlorophyll a in a Nanaura mudflat, Saga, Ariake Sea, Japan: flood-ebb and spring-neap variations. *Marine Ecology Progress Series* **312**: 85-100.
- KOLASINSKI, J. 2005. Impact de la nutrition des holothuries (Echinodermes) sur le microbenthos d'un récif corallien anthropisé et évaluation *in situ* de biomarqueurs de toxicité, p. 53. Rapport de DEA Toxicologie de l'Environnement, Université de Metz.
- KOOP, K. and others. 2001. ENCORE: The effect of nutrient enrichment on coral reefs. Synthesis of results and conclusions. *Marine Pollution Bulletin* **42**: 91-120.
- KOOP, K., and A. W. D. LARKUM. 1987. Deposition of organic material in a coral reef lagoon, One Tree Island, Great Barrier Reef. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **25**: 1-9.
- KOROLEFF, F. 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Int. Cons. Explor. Sea* **9**: 19-22.
- KRAINES, S., Y. SUZUKI, T. OMORI, K. SHITASHIMA, S. KANAHARA, and H. KOMIYAMA. 1997. Carbonate dynamics of the coral reef system at Bora Bay, Miyako Island. *Marine Ecology Progress Series* **156**: 1-16.
- KRISTENSEN, E. 1993. Seasonal variations in benthic community metabolism and nitrogen dynamics in a shallow organic poor Danish lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **36**: 565-586.
- KRISTENSEN, E., M. HOLMER, and N. BUSSARAWIT. 1991. Benthic metabolism and sulfate reduction in a southeast Asian mangrove swamp. *Marine Ecology Progress Series* **73**: 93-103.
- KRUMBEIN, W. C. 1936. Application of logarithmic moments to size frequency distribution of sediments. *Journal of Sedimentology and Petrology* **6**: 35-47.
- LANGDON, C., W. S. BROECKER, D. E. HAMMOND, E. GLENN, K. FITZSIMMONS, S. G. NELSON, T.-H. PENG, I. HAJDAS, and G. BONANI. 2003. Effect of elevated CO₂ on the community metabolism of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles* **17**.
- LAPOINTE, B. E., P. J. BARILE, and W. MATZIE. 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **308**: 23-58.
- LAWRENCE, J. 1982. Digestion, p. 283-316. *In* M. Jangoux and J. Lawrence [eds.], *Echinoderm nutrition*. A.A. Balkema.
- LEROY, C., and O. BARBAROUX. 1980. Observation physiques et chimiques effectuées sur le milieu marin autour de l'île de la Réunion. Université de Nantes: 1-62.
- LE LOCH', F. 2004. Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne, p. 326. Université de Bretagne Occidentale.
- LEGENDRE, P., and L. LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*, second english edition. Elsevier.
- LETOURNEUR, Y., M. HARMELIN-VIVIEN, and R. GALZIN. 1993. Impact of hurricane Firingia on fish community structure on fringing reefs of reunion Island, S.W. Indian Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **37**: 109-120.
- LEVIN, L. A. 2003. Oxygen minimum zone benthos: Adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology* **41**: 1-45.
- LEVIN, S. A. 1988. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**: 1843-1967.
- LEWIS, E., and D. W. R. WALLACE. 1998. Program Developed for CO₂ System Calculations. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy.
- LEWIS, J. B. 1977. Processes of inorganic production on coral reefs. *Biol. Rev.* **52**: 305-347.
- . 1987. Measurements of groundwater seepage flux onto a coral reef; spatial and temporal variation. *Limnology and Oceanography* **32**: 1165-1169.
- LINARES, F. 2006. Effect of dissolved free amino acids (DFAA) on the biomass and production of microphytobenthic communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**: 469-481.
- LISON DE LOMA, T. 2000. Transfert de matière et d'éléments nutritifs sur les récifs coralliens de l'île de la Réunion par deux herbivores, *Tripneustes gratilla* (Echinodermata, Echinoidea) et *Stegastes nigricans* (Pisces, Pomacentridae), p. 306. Université de la Réunion.

- LITTLE, C., and J. A. KITCHING. 1996. The biology of rocky shores. Oxford University Press.
- LITTLER, M. M., and K. E. ARNOLD. 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems. *Aquatic Botany* **8**: 141-156.
- LITTLER, M. M., S. N. MURRAY, and K. E. ARNOLD. 1979. Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. *Aquatic Botany* **7**: 35-46.
- LONG, B. G., and I. R. POINER. 1994. Infaunal benthic community structure and function in the Gulf of Carpentaria, Northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **45**: 293-316.
- LOREAU, M., S. NAEEM, P. INCHAUSTI, J. BENGTTSSON, J. P. GRIME, A. HECTOR, D. U. HOOPER, M. A. HUSTON, D. RAFFAELLI, B. SCHMID, D. TILMAN, and D. A. WARDLE. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- LORENZEN, C. J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* **12**: 343-346.
- LORRAIN, A., N. SAVOYE, L. CHAUVAUD, Y. M. PAULET, and N. NAULET. 2003. Decarbonation and preservation method for analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytical Chimica Acta* **491**: 125-133.
- MACDONALD, R. W., F. A. MCLAUGHLIN, and C. S. WONG. 1986. The storage of reactive silicate sample by freezing. *Limnology and Oceanography* **31**: 1139-1142.
- MANGION, P., D. TADDEI, P. FROUIN, and C. CONAND. 2004. Feeding rate and impact of sediment reworking by two deposit feeders *Holothuria leucospilota* and *Holothuria atra* on a fringing reef (Reunion Island, Indian Ocean), p. 311-317. *In* Heinzeller and Nebelsick [eds.], Echinoderms. Taylor & Francis Group.
- MARIE, D., C. BRUSSAARD, G. BRATBAK, and D. VAULOT. 1999. Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by flow cytometry. *Applied and Environmental Microbiology* **65**: 45-52.
- MARTIN, S., J. CLAVIER, J. M. GUARINI, L. CHAUVAUD, C. HILY, J. GRALL, G. THOUZEAU, F. JEAN, and J. RICHARD. 2005. Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquatic Botany* **83**: 161-174.
- MARTY, D., J. C. BERTRAND, and P. CAUMETTE. 1989. Les métabolismes bactériens dans les systèmes sédimentaires marins, p. 101-151. *In* M. Bianchi, D. Marty, P. Caumette, J. C. Bertrand and M. Gautier [eds.], Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques. Paris, Milan, Barcelone, Mexico.
- MASSIN, C. 1980. The sediment ingested by *Holothuria tubulosa* Gmel (Holothurioidea: Echinodermata), p. 205-208. *In* M. Jangoux [ed.], Proceedings of the European Colloquium on Echinoderm, Brussels.
- . 1982a. Effect of feeding on the environment: Holothuroidea, p. 493-497. *In* M. Jangoux and J. Lawrence [eds.], Echinoderm nutrition. A.A. Balkema.
- . 1982b. Food and feeding mechanisms: holothuroidea, p. 43-55. *In* M. Jangoux and J. Lawrence [eds.], Echinoderm nutrition. A.A. Balkema.
- MASSIN, C., and C. DOUMEN. 1986. Distribution and feeding of epibenthic holothuroids on the reef flat of Laing Island (Papua New Guinea). *Marine Ecology Progress Series* **31**: 185-195.
- MCCANN, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* **405**: 228-233.
- MCCREE, K. J. 1981. Photosynthetically active radiation, p. 41-55. *In* O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler [eds.], Physiological Plant - Ecology I, Encyclopedia of Plant Physiology. Springer-Verlag.
- MENGE, B. A., and J. P. SUTHERLAND. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* **130**: 730-756.
- MÉTÉO FRANCE. 2006. http://www.meteofrance.com/FR/climat/fiche_reun.jsp.
- MIDDELBURG, J. J., C. M. DUARTE, and J. P. GATTUSO. 2005. Respiration in coastal benthic communities. *In* P. A. del Giorgio and L. P. J. Williams [eds.], Respiration in aquatic ecosystems. Oxford University Press.
- MIOCHE, D. 1998. Aspect du cycle de la matière sur les récifs frangeants de l'île de la Réunion (Océan Indien): signature des dégradations des mécanismes d'eutrophisation, p. 197. Université de la Réunion.

- MIOCHE, D., and P. CUET. 1999. Métabolisme du carbonate, des carbonates et des sels nutritifs en saison chaude, sur un récif frangeant soumis à une pression anthropique (Ile de la Réunion, Océan Indien). *Compte Rendus Académie des Sciences Paris* **329**: 53-59.
- MITBAVKAR, S., and A. C. ANIL. 2002. Diatoms of the microphytobenthic community: population structure in a tropical intertidal sand flat. *Marine Biology* **140**: 41-57.
- MONDON, T. 2001. Variabilité spatiale des communautés benthiques des sédiments sur un récif frangeant (île de la Réunion, océan Indien), p. 32. Rapport de DEA Océanologie Biologique, Paris VI.
- MONTAGGIONI, L. 1978. Recherches géologiques sur les complexes récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien Occidental), p. 212. Aix-Marseille II.
- MONTAGGIONI, L., and G. FAURE. 1980. Les récifs corallines des Mascareignes (Océan Indien). Collections des Travaux du Centre Universitaire.
- MONTAGGIONI, L. F. 1981. Les associations de foraminifères dans les sédiments récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien). *Annales de l'Institut Océanographique, Paris* **57**: 41-62.
- MORENO, S., and F. X. NIELL. 2004. Scales of variability in the sediment chlorophyll content of the shallow Palmones River Estuary, Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **60**: 49-57.
- MORIARTY, D. J. W. 1982. Feeding of *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus* on bacteria, organic carbon and organic nitrogen in sediments of the Great Barrier Reef. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **33**: 255-263.
- MORIARTY, D. J. W., P. C. POLLARD, W. G. HUNT, C. M. MORIARTY, and T. J. WASSENBERG. 1985. Productivity of bacteria and microalgae and effect of grazing by holothurians in sediments on coral reef flat. *Marine Biology* **85**.
- MORRISEY, D. J., L. HOWITT, A. J. UNDERWOOD, and J. S. STARK. 1992. Spatail variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series* **81**: 197-204.
- MULLIN, J. B., and J. P. RILEY. 1955. The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Analytical Chimica Acta* **12**: 162-170.
- MURPHY, J., and J. P. RILEY. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural water. *Analytical Chimica Acta* **27**.
- NAEEM, S. 2002. Biodiversity equals instability? *Nature* **416**: 23-24.
- NAIM, O. 1993a. Seasonal responses of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Marine Ecology Progress Series* **99**: 137-151.
- . 1993b. Les récifs coralliens de l'île de la Réunion: état de l'environnement biologique et hydrologique, dégradations et perspectives de restauration. Programme opérationnel Envireg (rapport intermédiaire) Université de la Réunion - Conseil Régional, p 1-12.
- NAIM, O., P. CUET, and V. MANGAR. 2000. The Mascarene Islands, p. 353-379. *In* T. R. McClanahan, C. R. C. Sheppard and D. O. Obura [eds.], *Coral reefs of the Indian ocean: Their ecology and conservation*. Oxford University Press.
- NAKAMURA, Y. 2003. Sediment oxygen consumption and vertical flux of organic matter in the Seto Inland Sea, Japan. *Estuarine and Coastal Marine Science* **56**: 213-220.
- NEDWELL, D. B. 1984. The input and mineralization of organic carbon in anaerobic aquatic sediments. *Advances in Microbiology* **7**: 93-132.
- NEWELL, P. F., J. CLAVIER, and J. RIPLEY. 1997. Comparisons between the benthic community structure of two tropical lagoons. *Proceedings 8th International Coral Reef Symposium* **1**: 839-842.
- NILSSON, G. E., and S. OSTLUND-NILSSON. 2004. Hypoxia in paradise: widespread hypoxia tolerance in coral reef fishes. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B- Biological sciences* **271**: S30-S33.
- NIXON, S. W. 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* **41**: 199-216.
- NOBEL, P. S. 1999. *Physicochemical & Environmental Plant Physiology*. Academic Press.
- ODUM, E. P. 1971. Fundamentals of ecology, p. 574. *In* W. B. Saunders [ed.].
- ODUM, H. T., R. B. GUZON DU REST, R. J. BEYERS, and C. AUBAUGH. 1963. Diurnal metabolism, total phosphorus, Ohle anomaly and zooplankton diversity of abnormal marine systems of Texas. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ Texas* **9**: 404-453.

- OLABARRIA, C., and M. G. CHAPMAN. 2002. Inconsistency in short-term temporal variability of microgasteropods within and between two different intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **article in press**: article in press.
- OLSON, R. J., D. VAULOT, and S. W. CHISHOLM. 1985. Marine phytoplankton distributions measured using shipboard flow cytometry. *Deep Sea Research* **32**: 1273-1280.
- OMUNDSEN, S. L., M. J. SHEAVES, and B. W. MOLONY. 2000. Temporal population dynamics of the swarming shrimp, *Acetes sibogae australis*, in a tropical near-shore system. *Marine Freshwater Research* **51**: 249-254.
- ONG CHE, R. G. 1990. Aspects of the feeding biology of *Holothuria leucospilota* Brandt (Echinodermata: Holothuroidea) in Hong Kong. *Asian Marine Biology* **7**: 133-146.
- ORTEGA, T., R. PONCE, J. M. FORJA, and A. GÓMEZ-PARRA. 2002. Inorganic carbon fluxes at the water-sediment interface in five littoral systems in Spain (southern Europe). *Hydrobiologia* **469**: 109-116.
- OSBORNE, P. L. 2000. The tropical environment, p. 1-17, *Tropical ecosystems and ecological concepts*. Press Syndicate of the University of Cambridge.
- OVIATT, C. A., D. T. RUDNICK, A. A. KELLER, P. A. SAMPOU, and G. T. ALMQUIST. 1986. A comparison of system (O₂ and CO₂) and C-14 measurements of metabolism in estuarine mesocosms. *Marine Ecology Progress Series* **28**: 57- 67.
- PAYRI, C. 2000. Production primaire et calcification des algues benthiques et milieu corallien. *Océanis* **26**: 427-463.
- PEARSON, T. H., and R. ROSENBERG. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine biology: an Annual Review* **16**: 229-311.
- PFISTERER, A. B., and B. SCHMID. 2002. Diversity-dependend production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* **416**: 84-86.
- PICHON, M. 1971. Comparative study of the main feature of some coral reefs of Madagascar, la Réunion and Mauritius, p. 31-45, *Symposium of the Zoological Society of London*.
- PITON, B. 1992. Variation du niveau moyen de la mer à la Réunion. Causes et conséquences. *Bulletin d'Océanographie et Pêches* **23**: 1-8.
- PLANTE, C. J., P. A. JUMARS, and J. A. BAROSS. 1989. Rapid bacterial growth in the hindgut of a marine deposit feeder. *Marine Biology* **18**: 26-44.
- PLANTE, C. J., and S. B. WILDE. 2001. Bacterial recolonization of deposit-feeder egesta: In situ regrowth or immigration? *Limnology and Oceanography* **46**: 1171-1181.
- POCKLINGTON, P., and P. G. WELLS. 1992. Polychaetes, key taxa for marine environmental quality monitoring. *Marine Pollution Bulletin* **24**: 593-598.
- POWELL, N. E. 1977. Particle size selection and sediment reworking in a funnel feeder, *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea: Synaptidae). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol* **61**: 385-408.
- PRECHT, E., U. FRANKE, L. POLERECKY, and M. HUETTEL. 2004. Oxygen dynamics in permeable sediments with wave-driven pore water exchange. *Limnology and Oceanography* **49**: 693-705.
- PURCELL, S. W., B. F. BLOCKMANS, and J. N. WARWICK. 2006. Efficacy of chemical markers and physical tags for large-scale release of an exploited holothurian. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **in press**.
- PURWATI, P., and J. T. LUONG-VAN. 2003. Sexual reproduction in fissiparous holothurian species, *Holothuria leucospilota*. *SPC beche-de-mer* **18**: 33-38.
- QUIJÓN, P., and E. JARAMILLO. 1993. Temporal variability in the intertidal macroinfauna in the Queule River estuary, South-central Chile. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **37**: 655-667.
- QUOD, J. P., and L. BIGOT. 2000. Coral bleaching in the Indian Ocean islands: Ecological consequences and recovery in Madagascar, Comoros, Mayotte and Reunion, p. 108-113. *In* D. Souter, D. O. Obura and O. Linden [eds.], *Coral reef degradation in the Indian Ocean (CORDIO)*, status report.
- RAMEY, P. A., and P. V. R. SNELGROVE. 2003. Spatial patterns in sedimentary macrofaunal communities on the south coast of Newfoundland in relation to surface oceanography and sediment characteristics. *Marine Ecology Progress Series* **262**: 215-227.

- RASHEED, M., C. WILD, U. FRANKE, and M. HUETTEL. 2004. Benthic photosynthesis and oxygen consumption in permeable carbonate sediments at Heron Island, Great Barrier Reef, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**: 139-150.
- REIMERS, C. E., H. A. STECHER, G. L. TAGHON, C. M. FULLER, M. HUETTEL, A. RUSCH, N. RYCKELYNCK, and C. WILD. 2005. In situ measurements of advective solute transport in permeable shelf sands. *Continental Shelf Research* **24**: 183-201.
- RENAUD-MORNAND, J., and M. N. HELLÉOUET. 1977. Rapport micro-méiobenthos et *Halodeima atra* (Holothurioidea) dans un lagon Polynésien (Tiahura, Moorea, île de la Société). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* **474**: 853-865.
- RESINA-PELFORT, O., M. GARCIA-JUNCO, J. J. ORTEGA-CALVO, J. COMAS-RIU, and J. VIVES-REGO. 2003. Flow cytometry discrimination between bacteria and clay-humic acid particles during growth-linked biodegradation of phenanthrene by *pseudomonas aeruginosa* 19SJ. *FEMS Microbiology Ecology* **43**: 55-61.
- REVSBECH, N. P., and B. B. JORGENSEN. 1981. Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofile, $H_4CO_3^-$ fixation, and oxygen exchange methods. *Limnology and Oceanography* **26**: 717-730.
- RHOADS, D. C., and D. K. YOUNG. 1970. The influence of Deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* **28**: 150-178.
- RICCIARDI, A., and E. BOURGET. 1998. Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Marine Ecology Progress Series* **163**: 245-251.
- RICHARDS, F. A. 1965. Dissolved gases other than carbon dioxide, p. 197-225. *In* J. P. Riley and G. Skirrow [eds.], *Chemical Oceanography*. Academic Press.
- RICHMOND, C., N. H. MARCUS, C. SEDLACEK, G. A. MILLER, and C. OPPERT. 2006. Hypoxia and seasonal temperature: short-term effects and long-term implications for *Acartia tonsa* dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **328**: 117-196.
- RIDDLE, M. J. 1988a. Cyclone and bioturbation effects on sediments from coral reefs lagoons. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **27**: 687-695.
- . 1988b. Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediment on the central Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* **47**: 281-292.
- RIDDLE, M. J., D. M. ALONGI, P. K. DAYTON, J. A. HANSEN, and D. W. KLUMPP. 1990. Detrital pathways in a coral reef lagoon. *Marine Biology* **104**: 109-118.
- RITTER, C., and P. A. MONTAGNA. 1999. Seasonal Hypoxia and Models of Benthic Response in a Texas Bay. *Estuaries* **22**: 7-20.
- ROBERT, R. 1980. Aperçu géographique. *Encyclopédie "A la découverte de la Réunion"*.
- ROBERTS, D. 1979. Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **37**: 43-56.
- RODIL, I. F., and M. LASTRA. 2004. Environmental factors affecting benthic macrofauna along a gradient of intermediate sandy beaches in northern Spain. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **61**: 37-44.
- ROY, H., M. HUETTEL, and B. B. JORGENSEN. 2005. The influence of topography on the functional exchange surface of soft sediments, assessed from sediment topography measured *in situ*. *Limnology and Oceanography* **50**: 106-112.
- ROY, R. N., L. N. ROY, K. M. VOGEL, C. PORTER-MOORE, T. PEARSON, C. E. GOOD, F. J. MILLERO, and D. M. CAMPBELL. 1993. The dissociation constants of carbonic acid in seawater at salinities 5 to 45 and temperatures 0 to 45°C. *Marine Chemistry* **44**: 249-267.
- RUSS, G. R. 2003. Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral Reefs* **22**: 63-67.
- SABUROVA, M. A., and I. G. POLIKARPOV. 2003. Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological process. *Marine Ecology Progress Series* **251**: 115-126.
- SAMLL, A. M., and W. H. ADEY. 2001. Reef corals, zooxanthella and free-living algae: a microcosm study that demonstrates synergy between calcification and primary production. *Ecological Engineering* **16**: 443-457.
- SANTOS, S. L., and J. L. SIMON. 1980. Response of soft-bottom benthos to annual catastrophic disturbance in a south Florida estuary. *Marine Ecology Progress Series* **3**: 347-355.

- SAVOYE, N. 2001. Origine et transfert e la matière organique particulaire dans les écosystèmes littoraux macrotidaux, p. 324, Thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale.
- SCHERRER, B. 1984. Biostatistique.
- SCHRIMM, M., R. BUSCAIL, and M. ADJEROUD. 2004. Spatial variability of the biogeochemical composition of surface sediments in an insular coral reef ecosystem: Moore, French Polynesia. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **60**: 515-528.
- SCHULZE, E. D., and H. A. MOONEY. 1993. Ecosystem function of biodiversity: a summary, p. 497-510. *In* E. D. Schulze and H. A. Mooney [eds.], *Biodiversity and ecosystem function*. Ecological Studies 99. Springer-Verlag.
- SEMPLE, S. 1997. Algal growth on two sections of a fringing coral reef subject to different levels of eutrophication in Réunion Island. *Oceanologica Acta* **20**: 851-861.
- SMITH, K. L. J. 1973. Respiration of a sublittoral community. *Ecology* **54**: 1065-1075.
- SMITH, S. V. 1978. Coral-reef area and the contributions of reef to processes and ressources of the world's oceans. *Nature* **273**-226.
- SMITH, S. V., W. J. KIMMERER, E. A. LAWS, R. W. BROCK, and T. W. WALSH. 1981. Kaneohe Bay Sewage Diversion Experiment: Perspectives on Ecosystem Responses to Nutritional Perturbation. *Pacific Science* **35**: 279-395.
- SMITH, S. V., and D. W. KINSEY. 1978. Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide., p. 469-484. *In* D. R. Stoddart and R. E. Johannes [eds.], *Monographs on Oceanographic Methodology*. UNESCO.
- SOKAL, R. R., and F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. Freeman and Company.
- SOROKIN, Y. I. 1990. Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral-reef ecosystems, p. 401-410. *In* Z. Dubinsky [ed.], *Coral Reefs. Ecosystems of the world*. Elsevier.
- STRICKLAND, J. D. H., and T. R. PARSONS. 1972. A practical handbook of sea water analysis. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.*: 167-311.
- SUCHANEK, T. H., and P. L. COLIN. 1986. Rates and effects of bioturbation by invertebrates and fishes at Enewetak and Bikini atolls. *Bulletin of Marine Science* **39**: 25-34.
- SUZUMURA, M., T. MIYAJIMA, H. HATA, Y. UMEZAWA, H. KAYANNE, and I. KOIKE. 2002. Cycling of phosphorus maintains the production of microphytobenthic communities in carbonate sediments of a coral reef. *Limnology and Oceanography* **47**: 771-781.
- SYMSTAD, A. J., D. TILMAN, J. WILLSON, and J. M. H. KNOPS. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* **81**: 389-397.
- SZMANT, A. M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* **25**: 734-766.
- TADDEI, D., J. BLANCHOT, A. POUGET, and P. FROUIN. 2002. Importance of microbenthos in the nutrition of a deposit feeder Holothurian (*Holothuria atra* Jaeger, 1883) in coral reef sediments.
- TADDEI, D., and P. FROUIN. 2006. Short-term temporal variability of macrofaunal reef communities (Réunion Island, Indian Ocean). 10th International Coral Reef Symposium.
- TORRÉTON, J. P., O. FOUQUET, and P. FROUIN. 1997. Bacteriobenthos biomass and productivity in relation to organic matter in the lagoon of Tahiti, p. 1857-1862. *In* H. A. Lessios and I. G. MacIntyre [eds.], *Proceedings of the 8th international coral reef symposium*.
- TREFZ, S. M. 1958. The physiology of digestion of *Holothuria atra* Jager with special reference to its role in the ecology of coral reefs, p. 124. University of Hawaii.
- TREGUER, P., and P. LE CORRE. 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur II Technicon). Université de Bretagne Occidentale.
- TUOMINEN, L., K. MAKELA, K. K. LEHTONEN, H. HIETANEN, and J. KUPARINEN. 1999. Nutrients fluxes, porewater profiles and denitrification in sediment influenced by algal sedimentation and bioturbation by *Monoporei affinis*. *Estuarine and Coastal Marine Science* **49**: 83-97.
- TYSON, R. V. 1995. *Sedimentary organic matter*. Chapman & Hall, London.
- UMEZAWA, Y., H. KAYANNE, and I. KOIKE. 2002. Significance of groundwater nitrogen discharge into coral reefs at Ishigaki Island, southwest of Japan. *Coral Reefs* **21**: 346-356.
- UNDERWOOD, A. J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **19**: 513-605.

- . 1984. Vertical and seasonal patterns in competition for microalgae between intertidal gastropods. *Oecologia* **64**: 211-222.
- . 1991. Beyond BACI: experimental designs for detecting human environmental patterns on temporal variation in natural population. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **42**: 569-587.
- . 1999. Physical disturbances and their direct effect on an indirect effect: responses of an intertidal assemblage to as severe storm. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **232**: 125-140.
- UNDERWOOD, A. J., and M. G. CHAPMAN. 1998. Spatial analyses of intertidal assemblages on rocky sheltered shores. *Australian Journal of Ecology* **23**: 138-157.
- UNDERWOOD, G. J. C. 2002. Adaptations of tropical marine microphytobenthic assemblages along a gradient of light and nutrient availability in Suva Lagoon, Fiji. *European Journal of Phycology* **37**: 449-462.
- UNDERWOOD, G. J. C., M. BOULCOTT, C. A. RAINES, and K. WALDRON. 2004. Environmental effects on exopolymer production by marine benthic diatoms: Dynamics, changes in composition, and pathways of production. *Journal of Phycology* **40**: 293-304.
- UTHICKE, S. 1994. Distribution patterns and growth of two reef flat holothurians, *Holothuria atra* and *Stichopus chloronopus*, p. 569-576. In B. David, A. Guille, J. P. Féral and M. Roux [eds.], *Echinoderms through time: Proceeding of 8th International Echinoderm conference*.
- . 1999. Sediment bioturbation and impact of feeding activity of *Holothuria (Halodeima) atra* and *Stichopus chloronopus*, two sediment feeding holothurians, at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Bulletin of Marine Science* **64**: 129-141.
- . 2001a. Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **265**: 153-170.
- . 2001b. Interactions between sediment-feeders and microalgae on coral reefs: grazing losses versus production enhancement. *Marine Ecology Progress Series* **210**: 125-138.
- UTHICKE, S., and R. KAREZ. 1999. Sediment patch selectivity in tropical sea cucumbers (Holothurioidea: Aspidochirotida) analysed with multiple choice experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **236**: 69-87.
- UTHICKE, S., and D. W. KLUMPP. 1997. Ammonium excretion by holothurians enhances production and turnover of benthic diatom communities, p. 873-876, 8th International Coral Reef Symposium. Smithsonian Tropical Reserach Institute, Balboa, Republic of Panama.
- . 1998. Microbenthos community production at a near-shore coral reef: seasonal variation and response to ammonium recycled by holothurians. *Marine Ecology Progress Series* **169**: 1-11.
- VAITUZIS, Z., and R. N. DOETSCH. 1969. Motility tracks: Technique for quantitative study of bacterial movement. *Applied in Microbiology* **17**: 584-588.
- VAULOT, D. 1989. CytoPC: processing software for flow-cytometric data, Signal Noise 2.8.
- VELJI, M. I., and L. J. ALBRIGHT. 1986. Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter, and kelp blade samples following pyrophosphate and ultrasound treatment. *Canadian Journal of Microbiology* **32**: 121-126.
- . 1993. Improved sample preparation for enumeration of aggregated aquatic substrate bacteria, p. 139-142, *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers.
- VIAROLI, P., and R. R. CHRISTIAN. 2004. Description of trophic status, hyperautotrophy and dystrophy of a coastal lagoon through a potential oxygen production and consumption index - TOSI: Trophic Oxygen Status Index. *Ecological Indicators* **3**: 237-250.
- VILLIERS, L., D. CHRISTIEN, and A. SEVERE. 1987. Investigations sur l'écologie des sables coralliens biogènes de l'atoll de Mururoa (Tuamotu, Polynésie française). *Notes et Documents Océanographiques de l'ORSTOM* **36**: 98p.
- WARD RAINEY, N., F. A. RAINEY, and E. STACKEBRANDT. 1996. A study of the bacterial flora associated with *Holothuria atra*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **203**: 11-26.
- WEBB, K. L., W. DUPAUL, and C. F. D'ELIA. 1977. Biomass and nutrient flux measurments on *Holothuria atra* populations on windward reef flats at Enewetak, Marshall Island. *Proceedings of the 3th International Coral Reef Symposium*: 409-415.

- WEBSTER, I. T., P. W. FORD, and B. HODGSON. 2002. Microphytobenthos contribution to nutrient-phytoplankton dynamics in a shallow coastal lagoon. *Estuaries* **25**: 540-551.
- WELSCHMEYER, N. A. 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnology and Oceanography* **39**: 1985-1992.
- WENTWORTH, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of geology* **30**: 377-392.
- WENZHÖFER, F., and R. N. GLUD. 2004. Small-scale spatial and temporal variability in benthic O₂ dynamics of coastal sediments: Effects of fauna activity. *Limnology and Oceanography* **49**: 1471-1481.
- WENZHOFER, F., W. RIESS, and U. LUTH. 2002. In situ macrofaunal respiration rates and their importance for benthic carbon mineralization on the northwestern Black Sea shelf. *Ophelia* **56**: 87-100.
- WIDDICOMBE, S., M. C. AUSTEN, M. A. KENDALL, F. OLSGARD, M. T. SCHAANNING, S. L. DASHFIELD, and H. R. NEEDHAM. 2004. Importance of bioturbators for biodiversity maintenance: indirect effects of fishing disturbance. *Marine Ecology Progress Series* **275**: 1-10.
- WIEDMEYER, W. L. 1992. Feeding behaviour of two tropical holothurians, *Holothuria (Metriatyla) scabra* and *H. (Halodeima) atra* from Okinawa, Japan, p. 854-860. In R. H. Richmond [ed.], *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*.
- WIGHAM, B. D., I. R. HUDSON, D. S. M. BILLET, and G. A. WOLFF. 2003. Is long-term change in the abyssal Northeast Atlantic driven by qualitative changes in export flux? Evidence from selective feeding in deep-sea holothurians. *Progress in Oceanography* **59**: 409-441.
- WILD, C., M. HUETTEL, A. KLUETER, S. KREMB, M. RASHEED, and B. B. JORGENSEN. 2004a. Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. *Nature* **428**: 66-70.
- WILD, C., M. RASHEED, C. JANTZEN, P. COOK, U. STRUCK, M. HUETTEL, and A. BOETIUS. 2005b. Benthic metabolism and degradation of natural particulate organic matter in carbonate and silicate reef sands of the northern Red Sea. *Marine Ecology Progress Series* **298**: 69-78.
- WILD, C., M. RASHEED, U. WERNER, U. FRANKE, R. JOHNSTONE, and M. HUETTEL. 2004b. Degradation and mineralization of coral mucus in reef environments. *Marine Ecology Progress Series* **267**: 159-171.
- WILD, C., R. TOLLRIAN, and M. HUETTEL. 2004c. Rapid recycling of coral mass-spawning products in permeable reef sediments. *Marine Ecology Progress Series* **271**: 159-166.
- WILD, C., H. WOYT, and M. HUETTEL. 2005a. Influence of coral mucus on nutrient fluxes in carbonate sands. *Marine Ecology Progress Series* **287**: 87-98.
- WILSON, J. G. 1994. The role of bioindicators in estuarine management. *Estuaries* **17**: 94-101.
- WOLFSTEIN, K., J. F. C. DE BROUWER, and L. J. STAL. 2002. Biochemical partitioning of photosynthetically fixed carbon by benthic diatoms during short-term incubations at different irradiances. *Marine Ecology Progress Series* **245**: 21-31.
- WOOD, E. D., F. A. J. ARMSTRONG, and F. A. RICHARDS. 1967. Determinations of nitrate in sea water by cadmium copper reduction to nitrite. *Journal of Marine Biology Association U.K.* **47**: 23-31.
- WOOSTER, W. S., A. J. LEE, and G. DIETRICH. 1969. Redefinition of salinity. *Limnology and Oceanography* **14**: 437.
- WU, R. S. S. 2002. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin* **45**: 35-45.
- YAMANOUTI, T. 1939. Ecological and physiological studies on the holothurians in the coral reef of Palao Island. *Palao Tropical Biology Studies* **4**: 603-636.
- YAP, H. T., A. R. F. MONTEBON, and R. M. DIZON. 1994. Energy flow and seasonality in a tropical coral reef flat. *Marine Ecology Progress Series* **103**: 35-43.
- YATES, K. K., and R. B. HALLEY. 2003. Measuring coral reef community metabolism using new benthic chamber technology. *Coral Reefs* **22**: 247-255.
- . 2006. CO₃²⁻ concentration and pCO₂ thresholds for calcification and dissolution on the Molokai reef flat, Hawaii. *Biogeosciences Discussions* **3**: 123-154.

- YINGST, J. Y. 1976. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit feeding holothurian. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **23**: 55-69.
- ZEEBE, R. E., and D. WOLF-GLADROW. 2001. *CO₂ in seawater: equilibrium, kinetics, isotopes*. Elsevier Oceanographic Series.

LISTES DES TABLEAUX ET FIGURES

Liste des Tableaux

- Tableau 1 : Paramètres physicochimiques des eaux océaniques de sub-surface localisées à 1 mille au large du récif de l'Hermitage. Les valeurs correspondent à la moyenne de 12 mois (\pm écart-types). Chl : chlorophylle, COP : carbone organique particulaire, PSS : Practical Salinity Scale. D'après Chiffolleau et al. (2005). - 15 -
- Tableau 2 : Calendrier des prélèvements pour l'analyse des eaux récifales. Les heures de prélèvement sont à 9h45 et à 15h45 en été et de 9h08 et 15h08 en hiver. MB : marée basse ; MH : marée haute. - 26 -
- Tableau 3 : Concentrations moyennes (\pm écart-type) par saison et annuelles en éléments nutritifs dissous, en carbone total et azote particuliers, en chlorophylle a, salinité, température et pH moyens dans les eaux récifales de La Saline pour l'ensemble de la campagne de prélèvements. Entre parenthèses : nombre de réplicats. Chl a: chlorophylle a, C_t: carbone total particulaire, N : azote particulaire, NH₄: ammonium, NO₃+NO₂: nitrates+nitrites, PO₄: phosphates, PSS : Practical Scale Salinity, Si : silicium, T : température. p : probabilité que les deux saisons soient significativement différentes (test U de Mann-Whitney) est précisée à la suite des deux moyennes (n.s. si non significatif). . - 39 -
- Tableau 4 : Coordonnées des variables actives (coefficient de corrélation de Pearson entre les facteurs F1 et F2 et les différentes variables ; sur fond gris : $p < 0.001$). - 41 -
- Tableau 5 : Concentrations moyennes (\pm écart-type) en nitrates+nitrites, en silicium, salinité moyenne des eaux récifales et teneurs en chlorophylle a des sédiments moyens dans les arrière-récifs de Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau. Pour chaque saisons N = 6, sauf pour la chlorophylle a, N = 9. - 42 -
- Tableau 6 : ACP partielle intragroupe (variabilité temporelle écartée), coordonnées des variables actives (coefficient de corrélation de Pearson modifié entre les facteurs F1 et F2 et les différentes variables ; sur fond gris : $p < 0.001$). - 45 -
- Tableau 7 : Analyse de variance à deux facteurs réalisée sur les concentrations en carbone total particulaire (C_t). ddl : degrés de liberté ; F : statistique de Fisher ; p : probabilité. ^a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$. CMili : Camp Militaire, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan, ar : arrière-récif et pl : platier. - 46 -
- Tableau 8 : Analyse de variance à deux facteurs réalisée sur les concentrations en phosphates. ddl : degrés de liberté ; F : statistique de Fisher ; p : probabilité. ^a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, ar : arrière-récif et pl : platier. - 47 -
- Tableau 9 : ACP intragroupe, partielle normée par groupe, (variabilité de la station écartée), coordonnées des variables actives (coefficient de corrélation de Pearson modifié entre les facteurs F1 et F2 et les différentes variables ; sur fond gris : $p < 0.001$). - 49 -
- Tableau 10 : Taille moyenne (T_m) et type de sédiment (selon la classification de Wentworth, 1922) dans les différentes stations. - 50 -
- Tableau 11 : Teneur en particules fines ($< 0.63 \mu\text{m}$) pour chacune des stations (N = 9). Les groupes homogènes (test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$) sont réunis par des accolades. - 51 -
- Tableau 12 : Teneur moyenne (\pm écart-type) en matière organique pour chacune des stations. Les groupes homogènes (test des comparaisons multiples, $\alpha = 0.05$) sont réunis par des accolades qui se réfèrent aux moyennes annuelles. * : prélèvements réalisés en 2001. Entre parenthèses : nombre de réplicats. - 52 -

- Tableau 13 : *Analyses de variances à un facteur (profondeur) réalisées sur les concentrations en chlorophylle a, en carbone organique (C_{org}) et azote (N) particulaires). ddl : degrés de liberté ; F : statistique de Fisher ; p : probabilité. - 55 -*
- Tableau 14 : *Moyenne des valeurs de respiration mesurées in situ (± erreur type) pour chacune des stations en été et en hiver. Entre parenthèses : nombre de réplicats. Les groupes homogènes (test U de Mann-Whitney, p < 0.05) sont réunis par des accolades. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que le quotient respiratoire est égal à 1. - 75 -*
- Tableau 15 : *Valeurs moyennes (± erreur type) des paramètres p_{max} (production nette maximale des communautés), I_K (irradiance optimale) et r (respiration des communautés) des courbes production - irradiance ($p = p_{max} (1 - \exp(-I/I_K) + r)$) pour chacune des stations en été et en hiver. Les groupes homogènes (bootstraps seuil 5 %, résultats présentés en Annexe 3) sont réunis par des accolades. r² : coefficient de corrélation, N : nombre d'échantillons. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients photosynthétique et respiratoire sont égaux à 1. 81*
- Tableau 16 : *Paramètres des régressions linéaires réalisées entre la production nette maximale (p_{max}) et la respiration (r) des communautés des sédiments et les teneurs en chlorophylle a, silicium, nitrates+nitrites et salinités des eaux récifales (chapitre 1) en été (N = 9). a : pente de la droite, b : ordonnée à l'origine. * : p < 0.05, p < 0.01... - 82 -*
- Tableau 17 : *Moyenne (± erreur type) des productions nettes (P), brute (P_g) et des respirations journalières (R) des communautés, en mmolC m⁻² j⁻¹, toutes stations confondues. N = 9 pour chacune des saisons et N = 18 pour la moyenne annuelle. p : probabilité que les deux saisons soient significativement différentes est précisée à la suite des deux moyennes. ^a : test t, ^b : test U de Mann-Whitney. - 83 -*
- Tableau 18 : *Production nette journalière des communautés (P), respiration journalière des communautés (R) et production brute journalière des communautés (P_g), en mmolC m⁻² j⁻¹, pour chacune des stations en été et en hiver. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients respiratoire et photosynthétique sont égaux à 1. - 85 -*
- Tableau 19 : *Résultats des tests statistiques réalisés sur les moyennes (± erreur type) des productions nettes journalières des communautés en mmolC m⁻² j⁻¹, calculées à partir des 500 valeurs produites par la méthode statistique de Monte Carlo, entre les stations pour chacune des saisons. Les accolades réunissent les groupes homogènes au seuil p = 0.05 (test t). * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients respiratoire et photosynthétique sont égaux à 1. - 86 -*
- Tableau 20 : *Valeur des paramètres des relations calcification - irradiance selon le modèle exponentiel ($g = g_{max} (1 - \exp(-I/I_K) + g_{nuit})$) ou linéaire ($g = aI + g_{nuit}$) pour chacune des stations en été et en hiver, avec g_{max} : calcification nette maximale des communautés (mmolCaCO₃ m⁻² h⁻¹), I_K : irradiance optimale (μmol m⁻² s⁻¹), g_{nuit} : calcification nocturne des communautés (mmolCaCO₃ m⁻² h⁻¹), a : pente de la droite (mmolCaCO₃ μmolphoton⁻¹). En cas d'absence de relation calcification - irradiance, des moyennes journalières (g_{jour}) et nocturnes (g_{nuit}), en mmolCaCO₃ m⁻² h⁻¹, ont été réalisées ; et testée significativement pas rapport à zéro, avec * : moyenne significativement différente de zéro (test de Kolmogorov-Smirnov au seuil p < 0.01). Une valeur positive indique une précipitation alors qu'une valeur négative une dissolution. 88*
- Tableau 21 : *Moyenne (± erreur type) des calcifications journalières nettes (G), nocturnes et diurnes (G_{nuit} et G_{jour}), en mmolCaCO₃ m⁻² j⁻¹, toutes stations confondues. N = 6 pour chacune des saisons et N = 12 pour la moyenne annuelle. p : probabilité que les deux*

saisons soient significativement différentes (test t) est précisée à la suite des deux moyennes. - 89 -

Tableau 22 : Calcifications journalières nettes (G), nocturnes et diurnes (G_{nuit} et G_{jour}), en $\text{mmolCaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, pour chacune des stations en été et en hiver. - 90 -

Tableau 23 : Moyenne (\pm erreur type) des productions saisonnières nettes (P), brutes (P_g) et des respirations (R) des communautés, toutes stations confondues. $N = 9$ pour chacune des saisons et $N = 18$ pour la moyenne annuelle. p : probabilité que les deux saisons soient significativement différentes est précisée à la suite des deux moyennes. ^a : test t, ^b : test U de Mann-Whitney. - 91 -

Tableau 24 : Production nette des communautés (P), respiration des communautés (R) et production brute des communautés (P_g) en été, en hiver et pour l'année. * : stations échantillonnées en été 2001 et hiver 2002, flux d'oxygène transformés en flux de carbone en considérant que les quotients respiratoire et photosynthétique sont égaux à 1. - 92 -

Tableau 25 : Calcification nette (G) et rapport de la production brute des communautés (P_g) à la calcification en été, en hiver et pour l'année. - 93 -

Table 26 : Net dissolved oxygen and DIC fluxes ($\text{mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) and average irradiance in ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), during incubations with clear domes. SD are in parentheses. - 101 -

Tableau 27 : Valeurs moyennes (\pm erreur type) des paramètres p_{max} (production brute maximale des communautés en $\text{mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), I_K (irradiance optimale $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de la courbe production brute - irradiance ($p_g = p_{\text{max}} (1 - \exp(-I/I_K))$ tenant compte de la fluctuation de la respiration sur 24 h. Comparaison de productions nettes (P), brute (P_g) et des respirations (R) journalières des communautés en $\text{mmolO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Exemple des flux en oxygène mesurés en été à Planch'Alizé arrière-récif. - 114 -

Table 28: Density and taxa richness of macrofauna at Trou d'Eau station in back reef area. Ind: individual, m-2: per square meter, Nb: number of taxa per phylum. - 130 -

Table 29: Results of a nested analysis of variance for Arthropoda and Gastropoda. Degrees of freedom = 64; p is for p-value ; F is the Fisher ratio; a: double square root transformation ; b: Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$.- 131 -

-

Tableau 30 : Densité, biomasse et nombre de taxons, par phylum, pour les différentes campagnes de prélèvements. Nb : nombre. - 135 -

Tableau 31 : Densité, biomasse et nombre de taxons par groupe trophique pour les différentes campagnes de prélèvements. Nb : nombre. - 136 -

Tableau 32 : Densité moyenne (\pm écart-type) par station en été et en hiver. Les accolades réunissent les groupe homogènes (test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$). Transformation racine carrée. - 139 -

Tableau 33 : Biomasse moyenne (\pm écart-type) par station en été et en hiver. Les accolades réunissent les groupe homogènes (test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$). Transformation double racine carrée. - 142 -

Tableau 34 : Comparaison de biomasses (poids secs) mesurées à la Réunion à celles d'autres sites. - 146 -

Tableau 35 : Classification des holothuries *Holothuria atra* et *Holothuria leucospilota*. - 150 -

Table 36: Mean ingestion and bioturbation rates of *H. atra* and *H. leucospilota* at Trou d'Eau (TE) and Planch'Alizé (PA). SD: standard deviation; dw: dry weight; ind: individual; d: day; y: year; T: total bioturbation rate. - 161 -

Table 37: Mean \pm standard deviation of organic carbon (C_{org}), nitrogen (N) and C_{org}/N ratio in sediment samples collected underneath holothurians tentacles in Trou d'Eau (TE) and Planch'Alizé (PA). - 162 -

Table 38: Results of the Wilcoxon tests realised on C_{org}/N ratio between foregut and hindgut for each species on each site. - 164 -

- Table 39 : Results of two way analysis of variance on bacterial counting with $\log_{10}(x + 1)$ data transformation. D: duration for ultrasonic disruption; S: pore size filter effects; df: degrees of freedom; F: Fisher ratio; p: p-value; a: Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$. - 176 -
- Table 40: Means of bacterial abundance and chlorophyll a content in sediment (Sed), foregut (FG), hindgut (HG) and faeces (Fe). The means were calculated on winter and summer data (N = 18) excepted for bacterial abundance in the HG and chlorophyll a content in the FG and HG (N = 9). SE are given in brackets. - 177 -
- Table 41: Means of total organic carbon content and C_{org}/N ratio in sediment (Sed), foregut (FG), hindgut (HG) and faeces (Fe) for winter season (N=9) and results of one way analyses of variance. SD are given in brackets. df: degrees of freedom; F: Fisher ratio; p: p-value. a: Newman-Keuls's test with $\alpha = 0.05$; b: $\log_{10}(x + 1)$ transformation. SE are given in brackets. - 178 -
- Tableau 42 : Analyse de variance à deux facteurs (espèces x compartiments) réalisée sur les teneurs en carbone organique particulaire le long du tube digestif des *Holothuria leucospilota* (Hl) et *H. atra* (Ha) peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé. Données d'hiver. Sed : sédiments échantillonnés sous les tentacules, FG : tube digestif antérieur, HG : tube digestif postérieur, Fe : fèces. p : probabilité; F : statistique de Fisher; ddl : degrés de liberté. a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$ - 183 -
- Tableau 43 : Analyse de variance à deux facteurs (espèces x compartiments) réalisée sur les teneurs en azote particulaire le long du tube digestif de *H. leucospilota* et *H. atra*, peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé. Données d'hiver. Sed : sédiments échantillonnés sous les tentacules, FG : tube digestif antérieur, HG : tube digestif postérieur, Fe : fèces. p : probabilité; F : statistique de Fisher; ddl : degrés de liberté. a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$ - 183 -
- Tableau 44 : Abondance bactérienne, teneur en chlorophylle a, en carbone organique, en azote et rapport C_{org}/N moyens (\pm erreur type) dans les sédiments sous les tentacules (Sed), dans le tube digestif antérieur (HG), dans le tube digestif postérieur (FG) et dans les fèces (Fe) de *H. leucospilota* ; mesures réalisées en hiver dans l'arrière récif de Planch'Alizé. N = 9 sauf pour les abondances bactériennes (N = 7) et les teneurs en chlorophylle a (N = 6). - 184 -
- Tableau 45 : Analyse de variance à un facteur (compartiments) réalisée sur les teneurs en chlorophylle a (Chl a), en carbone organique (C_{org}) et azote (N), sur le rapport C_{org}/N et les abondances bactériennes le long du tube digestif des *H. leucospilota* peuplant l'arrière-récif de Planch'Alizé. Données d'hiver. Sed : sédiments échantillonnés sous les tentacules, FG : tube digestif antérieur, HG : tube digestif postérieur, Fe : fèces. p : probabilité; F : statistique de Fisher; ddl : degrés de liberté. a : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$ - 185 -
- Tableau 46 : Quantité de carbone (C) assimilée par les populations d'holothuries, *Holothuria atra* et *H. leucospilota*, présentes dans deux arrière-récifs aux densités très contrastées. Le carbone d'origine vivante se compose ici du carbone bactérien et microalgal, il est indiqué entre parenthèse. Ces calculs ont été réalisés sur les données d'hiver. ind : individus, j : jour. - 191 -

Liste des Figures

- Figure 1 : *Problématique de la thèse : détail des principales questions posées, précisées par des points d'interrogation, sur le fonctionnement des substrats meubles récifaux de la Réunion. Les couleurs font référence aux différents chapitres dans lesquels seront traitées ces questions.*..... - 6 -
- Figure 2 : *Localisation géographique de l'île de La Réunion dans l'archipel des Mascareignes.* - 11 -
- Figure 4 : *Géomorphologie du récif, radiale Planch'Alizé.*..... 17
- Figure 5 : *Localisation des stations étudiées.* - 20 -
- Figure 6 : *Résumé du plan d'échantillonnage adopté pour caractériser les sites d'étude.* - 25 -
- Figure 7 : *ACP normée, cercle des corrélations des variables selon les facteurs F1 et F2. Abréviations : se référer au tableau 3.*..... - 40 -
- Figure 8 : *Corrélations (modèle 2) entre le silicium et la salinité (N = 44) et entre les nitrates+nitrites et la salinité (N = 44) dans les eaux récifales de La Saline. Les moyennes ont été calculées en fonction de la saison, de la station et de l'état de marée (3 valeurs pas stations). (nitrates+nitrites) = f(salinité) avec $a = -7.92 \pm 0.58$; $b = 277.85$ et $r^2 = 0.77$. (silicium) = f(salinité) avec $a = -22.49$; $b = 760.60$ et $r^2 = 0.91$.*- 42 -
- Figure 9 : *ACP normée, projection des données (se référer au tableau 3) dans le plan factoriel F1 - F2 (respectivement 39.5 + 19.7 % de l'inertie totale). Chaque carré correspond à la moyenne par station, saison et par état de la marée (trois valeurs). Les lettres (figure 9.1.) représentent le barycentre des stations et les chiffres (figure 9.2) les barycentres des conditions de prélèvements (marée et saison). CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan. ar : arrière-récif, pl : platier, MB : marée basse, MH : marée haute.* - 43 -
- Figure 10 : *ACP partielle intragroupe (variabilité temporelle écartée), cercle des corrélations des variables selon les facteurs F1 et F2. Abréviations : se référer au tableau 3.* - 44 -
- Figure 11 : *ACP partielle intragroupe (variabilité temporelle écartée), projection des données (se référer au tableau 3) dans le plan factoriel F1 - F2 (respectivement 37.3 + 18.3 % de l'inertie totale). Chaque carré correspond à la moyenne par station, saison et par état de la marée (trois valeurs). Les points représentent le barycentre des stations, les platiers sont de couleur bleue et les arrière-récifs de couleur jaune. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan, ar : arrière-récif et pl : platier.*..... - 45 -
- Figure 12 : *Corrélation (modèle 2) entre le carbone total particulaire et l'azote total particulaire (N = 44) dans les eaux récifales de La Saline. Les moyennes ont été calculées en fonction de la saison, de la station et de l'état de marée (trois valeurs). (azote particulaire) = f(carbone total particulaire) avec $a = 0.07$ et $r^2 = 0.69$.* - 46 -
- Figure 13 : *ACP intragroupe, partielle normée par groupe, (variabilité de la station écartée) cercle des corrélations des variables selon les facteurs F1 et F2. Abréviations : se référer au tableau 3.*..... - 48 -
- Figure 14 : *ACP intragroupe, partielle normée par groupe, (variabilité de la station écartée), projection des données (se référer au tableau 3) dans le plan factoriel F1 - F2 (respectivement 38.4 + 20.0 % de l'inertie totale). Chaque carré correspond à la moyenne par station, saison et par état de la marée (trois valeurs). Les points représentent le barycentre des stations. MB : marée basse, MH : marée haute.* - 49 -
- Figure 15 : *Concentrations en chlorophylle a dans les différentes stations en été et en hiver. Les barres verticales représentent l'écart-type, les valeurs correspondent aux moyennes*

pour chacune des stations. Les trait horizontaux symbolisent les groupes homogènes (été : test des comparaisons multiples bilatérales, $\alpha = 0.05$; hiver : test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$). CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan, ar : arrière-récif, pl : platier. - 53 -

- Figure 16 : Diatomées peuplement les sédiment du récif de La Saline : frustule vide de *Amphora* sp. de la famille des Cymbellaceae (a) et *Berkeleya* sp. de la famille des Naviculaceae (b). Photographie : D. Taddei - ARVAM. - 54 -
- Figure 17 : Evolution des teneurs en chlorophylle a (Chloro , $\mu\text{g g}^{-1}$), en carbone organique particulaire (C_{org} , $\mu\text{g mg}^{-1}$), en azote particulaire (N , $\mu\text{g mg}^{-1}$), du rapport en carbone organique particulaire sur l'azote particulaire ($\text{C}_{\text{org}}/\text{N}$) et de l'abondance bactérienne (Bact , 10^7 cellules g^{-1}) dans les deux premiers centimètres de sédiment de l'arrière-récif de Planch'Alizé. Les barres horizontales (positives ou négatives) correspondent aux écarts types. - 54 -
- Figure 18 : Évaluation de la production nette et du statut trophique des sédiments. - 65 -
- Figure 19 : Localisation des stations d'étude. - 67 -
- Figure 20 : Dispositif expérimental permettant de mesurer les flux à l'interface eau-sédiment. Les flèches blanches indiquent le sens de circulation de l'eau. La pompe est alimentée par une batterie située à la surface. - 68 -
- Figure 21 : Influence des processus de respiration, de photosynthèse et de calcification sur l'alcalinité totale (TA) et sur la concentration en carbone inorganique dissous total (DIC). Les lignes continues et en pointillés indiquent, respectivement, la concentration en CO_2 dissous ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) et le pH. D'après Zeebe et Wolf-Gladrow (2001). - 71 -
- Figure 22 : Corrélation entre les respirations ($\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) mesurées in situ (moyenne par station et par saison) et celles fournies par la modèle ($p = p_{\text{max}} (1 - \exp(-I/I_k) + r)$. (respiration modélisée) = $f(\text{respiration mesurée})$ avec $a = 1$ et $r^2 = 0.97$ - 77 -
- Figure 23: Courbes production (p en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) - irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour chaque station en été. - 79 -
- Figure 24: Courbes production (p en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) - irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour chaque station en hiver. - 80 -
- Figure 25: Relation entre la production nette maximale (p_{max} en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) et la respiration (r en $\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) des communautés des sédiments (moyennes estivales par station) et les teneurs moyennes ($N = 9$) en chlorophylle a, silicium, nitrates+nitrites et salinités des eaux récifales (chapitre 1) en été. Les paramètres des régressions linéaires sont précisés dans le tableau 16. - 82 -
- Figure 26 : Corrélation (modèle 2) entre les irradiances ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mesurées in situ et celles fournies par Météo France. (Irradiance mesurée par Météo France) = $f(\text{Irradiance mesurée in situ})$ avec $a = 0.66$ et $r^2 = 0.97$ - 91 -
- Figure 27 : Location of the sampling station in Reunion Island. - 97 -
- Figure 28: Daily evolution of oxygen concentration in ambient water. Night is indicated by shaded areas. - 100 -
- Figure 29 : Daily evolution of community respiration in dissolved inorganic carbon (ΔDIC) and oxygen. Vertical bars correspond to SD. Night is indicated by shaded areas. ... - 101 -
- Figure 30: Relationships between respiration and oxygen concentration in ambient water. Lines indicate linear regression between parameters. - 102 -
- Figure 31 : Réparation spatio-temporelle des productions nettes (P), brutes (P_g) et des respirations (R) journalières des sédiments en $\text{mmol m}^{-2} \text{j}^{-1}$ dans le récif de La Saline. - 109 -
- Figure 32 : Comparaison des courbes journalières de productions brute et nette en fonction de l'évolution de la respiration sur 24 h, arrière-récif de Planch'Alizé en été. - 113 -

Figure 33 : Location of the study site in Saint-Gilles - La Saline fringing reef (Reunion Island).....	- 128 -
Figure 34: Hierarchical temporal sampling design nesting month, week and day scales. In the last line: the date for each month.....	- 128 -
Figure 35: Variations in mean density for weeks and days. Ind.: individual, m ⁻² : per square meters. Vertical bars are for standard errors.	- 130 -
Figure 36 : Densité moyenne relative des phyla par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Echi : Echinodermata, Cho : Chordata, Sip : Sipuncula, Plat : Plathelmynta, Hemi : Hemichordata, Moll : Mollusca, Cni : Cnidaria, Arthro : Arthropoda, Ann : Annelida.	- 137 -
Figure 37 : Valeurs des indices de diversité H' (Shannon-Wiener) pour chaque station en été et en hiver. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier.....	- 138 -
Figure 38 : Densité moyenne relative des groupes trophiques par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Her : herbivores, Nsdif : déposivores non sélectifs, Car : carnivores, Sdf : déposivores sélectifs, Sus : suspensivores.....	- 140 -
Figure 39 : Biomasse moyenne relative des phyla par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Echi : Echinodermata, Cho : Chordata, Sip : Sipuncula, Plat : Plathelmynta, Hemi : Hemichordata, Moll : Mollusca, Cni : Cnidaria, Arthro : Arthropoda, Ann : Annelida.....	- 141 -
Figure 40 : Biomasse moyenne relative des groupes trophiques par station. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. indet : indéterminé, Her : herbivores, Nsdif : déposivores non sélectifs, Car : carnivores, Sdf : déposivores sélectifs, Sus : suspensivores.....	- 143 -
Figure 41 : <i>Holothuria leucospilota</i> (a) et <i>Holothuria atra</i> (b) de l'arrière-récif de Planch'Alizé.	- 151 -
Figure 42 : Localisation des différents compartiments étudiés durant l'activité de nutrition des holothuries déposivores. Sed : sédiments présents sous les tentacules, FG : 'foregut' ou tube digestif antérieur, HG : 'hindgut' ou tube digestif postérieur et Fe : fèces. D'après Conand (1994).....	- 153 -
Figure 43 : Vitesse moyenne atteinte entre chaque prélèvement par <i>H. atra</i> sur chacune des stations. Les barres verticales indiquent les écart-types.....	- 154 -
Figure 44 : Vitesse moyenne atteinte entre chaque prélèvement par <i>H. leucospilota</i> sur chacune des stations. Les barres verticales indiquent les écart-types.....	- 155 -
Figure 45 : Location of the two study sites in Saint-Gilles - La Saline fringing reef (Reunion Island). PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau.	- 158 -
Figure 46: Densities and biomasses of <i>H. atra</i> and <i>H. leucospilota</i> at Planch'Alizé and Trou d'Eau. fw: fresh weight; ind: individual.	- 160 -
Figure 47: Variations of organic carbon concentrations during nutrition of <i>H. leucospilota</i> and <i>H. atra</i> . C _{org} : carbon, Fe: faeces, FG: foregut, HG: hingut, PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau, Sed: sediment underneath holothurians tentacles.	- 162 -
Figure 48: Variations of nitrogen concentrations during nutrition of <i>H. leucospilota</i> and <i>H. atra</i> . C _{org} : carbon, Fe: faeces, FG: foregut, HG: hingut, PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau, Sed: sediment underneath holothurians tentacles.	- 163 -

- Figure 49: Variations of C_{org}/N ratio during nutrition of *H. leucospilota* and *H. atra*. C_{org} : carbon, Fe: faeces, FG: foregut, HG: hingut, PA: Planch'Alizé, TE: Trou d'Eau, Sed: sediment underneath holothurians tentacles. - 164 -
- Figure 50: Location of the sampling station in Reunion Island. - 172 -
- Figure 51: Effect of the weight of sediment analysed on bacterial counting. Vertical bars are for standard error. - 176 -
- Figure 52: Mean percent change in bacterial abundance and chlorophyll a content, calculations derived from Hymel & Plante (2000). Selection = percent increase from Sediment (Sed) to Foregut (FG); digestion = percent decrease from FG to Hindgut (HG); colonisation = percent increase from FG to Faeces (Fe). Vertical bars are for standard error. - 178 -
- Figure 53 : Pourcentage de variation de l'abondance bactérienne et de la teneur en chlorophylle a pour *H. leucospilota* peuplant les arrière-récifs de Planch'Alizé et de Trou d'Eau en hiver. Sélection = pourcentage d'augmentation entre le sédiment sous les tentacules (Sed) et le tube digestif antérieur (FG), digestion : pourcentage de diminution entre FG et le tube digestif postérieur (HG), colonisation : pourcentage d'augmentation entre FG et les fèces (Fe). Les barres verticales indiquent l'erreur type. - 185 -
- Figure 54: Évolution de la concentration en carbone organique durant la nutrition de *H. atra* et *H. leucospilota*. Les valeurs correspondent aux moyennes hivernales. Sed : sédiment sous les tentacules, FG : sédiment dans le tube digestif antérieur, HG, sédiment dans le tube digestif postérieur, Fe : fèces, S : pourcentage de sélection de carbone et A : pourcentage d'absorption de carbone. - 189 -
- Figure 55 : Biomasses de la macrofaune et de *Holothuria atra* en $g\ m^{-2}$, et production brutes des communautés des sédiments en $mmolC\ m^{-2}\ j^{-1}$ pour les sites d'étude. Données acquises en été. CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire, GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, et TE : Trou d'Eau. ar : arrière-récif, pl : platier. - 193 -
- Figure 56: Synthèse des principaux résultats faisant référence aux questions posées en figure 1. PA : Planch'Alizé, GTE : Grand Trou d'Eau, ar : arrière-récif, P : production nette, P_g : production brute, R : respiration, PS : poids sec. - 198 -
- Figure 57: Relation entre les zones productives du récif (platiers) et les zones de transformation de la matière (compartiment sédimentaire), et importance des holothuries qui atténuent les pertes de matériel et d'énergie induites par l'hydrodynamisme. - 209 -

ANNEXES

ANNEXE 1

Préparation des tampons TRIS/HCl et AMP/HCl pour la mesure du pH dans l'eau de mer d'après Doe (1994)

I. Préparation des produits et solutions :

- 1- Sécher au dessiccateur pendant 4 heures sur du peroxyde de phosphore 4 g de 2-aminopyridine (AMP) ($C_5H_6N_2$) et 5 g de Tris (hydroxyméthyl) aminomethane ($CH_2N(CH_2OH)_3$),
- 2- Préparer 200 ml de nitrate d'argent ($AgNO_3$) à $0,1 \text{ mol.l}^{-1}$ (soit $16,989 \text{ g.l}^{-1}$) : introduire 3,3978 g de produit dans une fiole jaugée de 200 ml, compléter au trait de jauge avec de l'eau fraîchement distillée,
- 3- Préparer 500 ml de solution de chlorure de calcium ($CaCl_2$) anhydre à $23,8628 \text{ g.l}^{-1}$ [ou 500 ml de solution de chlorure de calcium hydraté ($CaCl_2, 2H_2O$) à $31,6094 \text{ g.l}^{-1}$] : introduire 11,9314 g de $CaCl_2$ dans une fiole jaugée de 500 ml, compléter au trait de jauge avec de l'eau fraîchement distillée [introduire 15,8047 g de $CaCl_2, 2H_2O$ dans une fiole jaugée de 500 ml, compléter au trait de jauge avec de l'eau fraîchement distillée],
- 4- Préparer 500 ml de solution de chlorure de magnésium ($MgCl_2$) à $222,5838 \text{ g.l}^{-1}$: introduire 111,2919 g de produit dans une fiole jaugée de 500 ml, compléter au trait de jauge avec de l'eau fraîchement distillée,
- 5- Sécher à l'étuve à $110^\circ C$ pendant une heure 24 g de chlorure de sodium (NaCl), 1 g de chlorure de potassium (KCl) et 5 g de sulfate de sodium (Na_2SO_4).

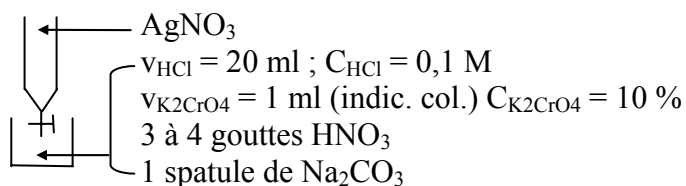
II. Pesées exactes des produits séchés :

- 1- 3,7616 g de 2- aminopyridine,
- 2- 4,8419 g de Tris (hydroxyméthyl) aminomethane,
- 3- Préparer 2 fois 11,3223 g de chlorure de sodium,
- 4- Préparer 2 fois 0,3942 g de chlorure de potassium,
- 5- Préparer 2 fois 2,0782 g de sulfate de sodium,
- 6- Placer tous ces produits dans le dessiccateur.

III. Dosages du nitrate d'argent, du chlorure de calcium et du chlorure de magnésium pour déterminer le volume exact à prélever :

1- $AgNO_3$:

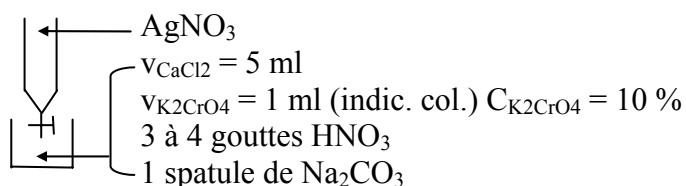
Burette 50 ml
Becher 50 ml
Agitateur magnétique
Pipette 20 ml
Pipette auto 1 ml



Virage jaune à jaune orangé, v_E autour de 20 ml

2- $CaCl_2$:

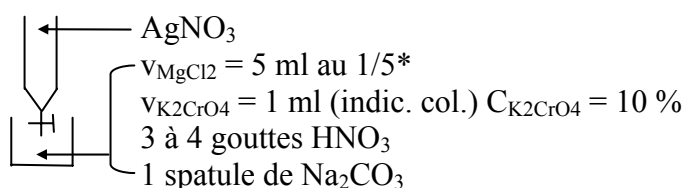
Burette 50 ml
Becher 50 ml
Agitateur magnétique
Pipette 5 ml
Pipette auto 1 ml



Virage jaune à jaune orangé, v_{E1} autour de 20 ml]

3- $MgCl_2$:

Burette 50 ml
Becher 50 ml
Agitateur magnétique
Pipette 5 ml et 10 ml
Pipette auto 1 ml
Fiole 50 ml



* dilution de la solution au 1/5 : 10 ml dans 50 ml d'eau fraîchement distillée.

Virage jaune à jaune orangé, v_{E2} autour de 20 ml

IV. Détermination des concentrations :

1- $AgNO_3$:



$$n_{HCl} = n_{AgNO_3} \Rightarrow C_{HCl} \times v_{HCl} = C_{AgNO_3} \times v_E$$

$$C_{AgNO_3} = 0,1 \times 20 / v_E$$

2- $CaCl_2$:



$$n_{CaCl_2} = 1/2 n_{AgNO_3} \Rightarrow C_{CaCl_2} \times v_{CaCl_2} = 1/2 C_{AgNO_3} \times v_{E1}$$

$$C_{CaCl_2} = 1/2 C_{AgNO_3} \times v_{E1} / 5$$

Nous voulons faire 500 ml de tampon, or pour 1 litre il faut mettre 0,01075 moles de $CaCl_2$, donc 0,01075/2 pour 500 ml ;

Nous voulons savoir le volume (en ml) de solution CaCl_2 à introduire dans la solution tampon : $v_{\text{CaCl}_2} = 1000 \times 0,01075 / (2 C_{\text{CaCl}_2})$

3- MgCl_2 :



$$n_{\text{MgCl}_2} = 1/2 n_{\text{AgNO}_3} \Rightarrow C_{\text{MgCl}_2} \times v_{\text{MgCl}_2} = 1/2 C_{\text{AgNO}_3} \times v_{\text{E2}}$$

$$C_{\text{MgCl}_2} = 1/2 C_{\text{AgNO}_3} \times v_{\text{E2}} / 5 \times 5^*$$

* A été dilué au 1/5.

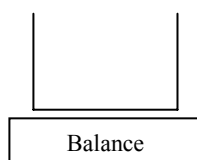
Nous voulons faire 500 ml de tampon, or pour 1 litre il faut mettre 0,05474 moles de MgCl_2 , donc 0,05474/2 pour 500 ml ;

Nous voulons savoir le volume (en ml) de solution MgCl_2 à introduire dans la solution tampon : $v_{\text{MgCl}_2} = 1000 \times 0,05474 / (2 C_{\text{MgCl}_2})$.

V. Préparation des solutions tampons par pesée :

1- Tampon 2-aminopyridine

Fiole 200 ml
Becher plastique de 800 ml



HCl : $v = 200$ ml ; $C_{\text{HCl}} = 0,1$ M

AMP : $m = 3,7616$ g

CaCl_2 : v_{CaCl_2}

MgCl_2 : v_{MgCl_2}

NaCl : $m = 11,3223$ g

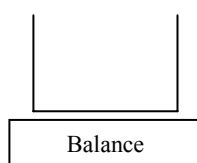
KCl : $m = 0,3942$ g

Na_2SO_4 : $m = 2,0782$ g

Poids total pour un litre : 1041,93 g ; donc pour 500 ml : 520,965 g. Compléter avec de l'eau fraîchement distillée pour atteindre ce poids.

2- Tampon tris (hydroxymethyl) aminomethane

Fiole 200 ml
Becher plastique de 800 ml



HCl : $v = 200$ ml ; $C_{\text{HCl}} = 0,1$ M

AMP : $m = 4,8419$ g

CaCl_2 : v_{CaCl_2}

MgCl_2 : v_{MgCl_2}

NaCl : $m = 11,3223$ g

KCl : $m = 0,3942$ g

Na_2SO_4 : $m = 2,0782$ g

Poids total pour un litre : 1044,09 g ; donc pour 500 ml : 522,045 g. Compléter avec de l'eau fraîchement distillée pour atteindre ce poids.

ANNEXE 2

Mesure de l'alcalinité totale dans l'eau de mer Matériel et préparation des solutions d'après Doe (1994)

I. Principe :

L'alcalinité totale correspond à la quantité d'acide fort, en milliéquivalent, nécessaire à la neutralisation d'un kilo d'eau de mer.

L'alcalinité a été déterminée par titrage potentiométrique. Cette méthode repose sur le dosage d'un échantillon d'eau de mer par une solution d'acide chlorhydrique (HCl 0.01 mol L^{-1}) pour déterminer les points équivalents des carbonates et bicarbonates (électrode pH). La température doit être maintenue constante durant la titration.

II. Liste du matériel et des solutions :

- 1 cryostat à circulation (F34-MD Julabo)
- 1 titrimètre (Radiometer TIM 865) équipé d'une burette de 25 ml (échantillon), de 10 ml (HCl) et d'une cellule thermostastée pour doser 20 ml d'échantillon ; une sonde pH et une sonde de température.
- HCl à $0,01 \text{ mol.l}^{-1}$ (+ NaCl)
- Tampon NBS pH 7 et pH 4
- Eau milliQ
- Eau de mer filtrée (GF/C)

III. Préparation solution HCl :

Préparer 1 litre d'acide chlorhydrique (HCl) à $0,01 \text{ mol L}^{-1}$ dans du chlorure de sodium (NaCl) afin de retrouver la force ionique de l'eau de mer ($0,72275 \text{ mol kg}^{-1}$ de solution). Pour une salinité de 35 : $\text{NaCl} = 0,69 \text{ mol L}^{-1}$ et $\text{HCl} = 0,01 \text{ mol L}^{-1}$.

A. Avec une solution mère $\text{HCl} = 0,1 \text{ M}$:

- 1-** Dans une fiole jaugée de 1 litres (rincée 3 fois à l'eau distillée), introduire 40,3257 g de NaCl . Ajouter un peu d'eau distillée (500 mL). Remuer jusqu'à parfaite dissolution.
- 2-** Dans une fiole jaugée de 100 mL (rincée trois fois à l' HCl $0,1 \text{ mol L}^{-1}$), introduire de l' HCl à $0,1 \text{ mol L}^{-1}$, jusqu'au trait de jauge.
- 3-** Ajouter les 100 mL d' HCl dans la fiole de 1 litre contenant le NaCl dissous, puis ajuster jusqu'au trait de jauge avec de l'eau distillée, introduire un barreau aimanté et agiter pendant 10 minutes.

B. Avec une solution mère HCl concentrée :

Attention, pour augmenter la précision, il faut préparer 5 litres minimum.

- 1- Dans une fiole jaugée de 5 litres (rincée 3 fois à l'eau distillée), introduire 201,6285 g de NaCl. Ajouter un peu d'eau distillée (1 litre ou 2). Remuer jusqu'à parfaite dissolution.
- 2- Prendre une micropipette 1000-5000 μL , la régler sur 4290 μL , dans un Becher de 10 mL (rincée trois fois à l'HCl concentré), introduire environ 5 ml de l'HCl concentré.
- 3- Pipeter le volume, puis l'introduire dans la fiole de 5 litres. Enlever la pointe de la micropipette et la rincer plusieurs fois à l'eau distillée au dessus de la fiole.
- 4- Compléter jusqu'au trait de jauge avec de l'eau distillée, introduire un barreau aimanté et agiter pendant 20 minutes.

IV. Etalonnage :

La solution d'acide chlorhydrique est dosée par une solution de carbonate de sodium (Na_2CO_3).

4 conditions :

20,1629 g NaCl dans 500 ml d'eau distillée	20,1629 g NaCl & 26,497 mg Na_2CO_3 dans 500 ml d'eau distillée	20,1629 g NaCl & 52,994 mg Na_2CO_3 dans 500 ml d'eau distillée	20,1629 g NaCl & 66,2425 mg Na_2CO_3 dans 500 ml d'eau distillée
--	---	---	--

- 1- Peser le plus précisément possible le carbonate de sodium après l'avoir passé 1 heure à l'étuve à 105°C et mis en attente dans un dessiccateur (silicagel)
- 2- Bien homogénéiser chacune des préparations
- 3- Stocker les solutions dans des flacons alcalinité au réfrigérateur. Après ouverture d'un étalon, le jeter.
- 4- Doser les étalons (4 conditions différentes) avec l'HCl ayant servi aux mesures de l'alcalinité selon la même procédure.

ANNEXE 3

Résultats des Bootstraps réalisés sur les courbes production - irradiance (courbe *pl*)
 Entre parenthèse : Fobs, puis valeur de p, CMed : Club Med, CMili : Camp Militaire,
 GTE : Grand Trou d'Eau, PA : Planch'Alizé, TE : Trou d'Eau et Tob : Toboggan. ar :
 arrière-récif, pl : platier.

Hiver	CMed pl	CMed ar	TE pl	TE ar	GTE pl	GTE ar	PA pl	PA ar	CMili
CMed pl	-								
CMed ar	(5.21) ; <0 10 ⁻³	-							
TE pl	(0.47) ; 570 10 ⁻³	(4.42) ; <0 10 ⁻³	-						
TE ar	(2.65) ; 16 10 ⁻³	(10.12) ; <0 10 ⁻³	(2.39) ; 26 10 ⁻³	-					
GTE pl	(2.79) ; 10 10 ⁻³	(2.00) ; 28 10 ⁻³	(3.01) ; 6 10 ⁻³	(9.69) ; <0 10 ⁻³	-				
GTE ar	(3.43) ; 10 10 ⁻³	(11.46) ; <0 10 ⁻³	(2.69) ; 12 10 ⁻³	(11.40) ; 4 10 ⁻³	(3.62) ; 28 10 ⁻³	-			
PA pl	(5.15) ; 6.7 10 ⁻³	(2.84) ; 24 10 ⁻³	(2.78) ; 13.3 10 ⁻³	(4.91) ; <0 10 ⁻³	(4.66) ; 2 10 ⁻³	(15.16) ; <0 10 ⁻³	-		
PA ar	(4.92) ; 10 10 ⁻³	(10.22) ; 4 10 ⁻³	(6.40) ; 10 10 ⁻³	(5.55) ; <0 10 ⁻³	(9.28) ; 2 10 ⁻³	(15.67) ; <0 10 ⁻³	(9.16) ; <0 10 ⁻³	-	
CMili	(4.71) ; 4 10 ⁻³	(1.52) ; 116 10 ⁻³	(5.40) ; 2 10 ⁻³	(7.08) ; <0 10 ⁻³	(4.77) ; 10 10 ⁻³	(10.96) ; 2 10 ⁻³	(3.91) ; 6 10 ⁻³	(2.00) ; 45 10 ⁻³	-

Été	CMed pl	CMed ar	TE pl	TE ar	GTE pl	GTE ar	PA pl	PA ar	CMili
CMed pl	-								
CMed ar	(12.52) ; 2 10 ⁻³	-							
TE pl	(0.46) ; 528.3 10 ⁻³	(16.96) ; 4 10 ⁻³	-						
TE ar	(3.27) ; 24 10 ⁻³	(27.67) ; <0 10 ⁻³	(1.70) ; 60 10 ⁻³	-					
GTE pl	(3.17) ; 20 10 ⁻³	(14.86) ; 2 10 ⁻³	(3.01) ; <0 10 ⁻³	(5.18) ; 2 10 ⁻³	-				
GTE ar	(5.44) ; 10 10 ⁻³	(2.07) ; 34 10 ⁻³	(9.10) ; 6 10 ⁻³	(18.75) ; 2 10 ⁻³	(11.89) ; 2 10 ⁻³	-			
PA pl	(15.13) ; 1.7 10 ⁻³	(10.42) ; 4 10 ⁻³	(22.62) ; 3.3 10 ⁻³	(28.49) ; 0 10 ⁻³	(25.60) ; <0 10 ⁻³	(5.38) ; <0 10 ⁻³	-		
PA ar	(8.04) ; 24 10 ⁻³	(1.28) ; 156 10 ⁻³	(12.05) ; 2 10 ⁻³	(21.71) ; <0 10 ⁻³	(10.50) ; <0 10 ⁻³	(0.54) ; 556 10 ⁻³	(7.52) ; <0 10 ⁻³	-	
CMili	(3.67) ; 6 10 ⁻³	(15.38) ; <0 10 ⁻³	(2.86) ; 24 10 ⁻³	(2.24) ; 42 10 ⁻³	(1.21) ; 156 10 ⁻³	(11.27) ; <0 10 ⁻³	(16.33) ; 6 10 ⁻³	(10.28) ; <0 10 ⁻³	-

Eté Hiver	CMed pl	CMed ar	TE pl	TE ar	GTE pl	GTE ar	PA pl	PA ar	CMili
CMed pl	(2.29) ; 64 10 ⁻³								
CMed ar		(6.48) ; <0 10 ⁻³							
TE pl			(2.04) ; 48 10 ⁻³						
TE ar				(3.06) ; 6 10 ⁻³					
GTE pl					(11.18) ; <0 10 ⁻³				
GTE ar						(16.80) ; <0 10 ⁻³			
PA pl							(3.47) ; 6 10 ⁻³		
PA ar								(10.13) ; 2 10 ⁻³	
CMili									(4.23) ; <0 10 ⁻³

ANNEXE 4

Inventaire des espèces récoltées durant l'étude de la variabilité spatio-temporelle à large échelle (platiers de Club Med, Planch'Alizé, Trou d'Eau, Grand Trou d'Eau ; arrière-récifs de Grand Trou d'Eau, Planch'Alizé ; Camp Militaire, été et hiver). car : carnivore, fil : filtreur, her : herbivore, indet : indéterminé, nsdf : dépositore non sélectif, sdf : dépositores sélectif. Groupes trophiques d'après Frouin 1996.

<i>Phylum</i>	<i>'Groupe'</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Groupe Trophique</i>
Annelida	Polychaeta	Amphinomidae	<i>Chloeia</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Amphinomidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Amphinomidae	<i>indet.</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	<i>cf. microcephala</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Aphroditidae	<i>Laetmonice</i>	<i>sp.1</i>	car
Annelida	Polychaeta	Capitellidae	<i>Dasybranchus</i>	<i>indet.</i>	nsdf
Annelida	Polychaeta	Capitellidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	nsdf
Annelida	Polychaeta	Capitellidae	<i>Leiochrides</i>	<i>indet.</i>	nsdf
Annelida	Polychaeta	Capitellidae	<i>Leiochrus</i>	<i>indet.</i>	nsdf
Annelida	Polychaeta	Capitellidae	<i>Notomastus</i>	<i>sp.1</i>	nsdf
Annelida	Polychaeta	Chaetopteridae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	sus
Annelida	Polychaeta	Chaetopteridae	<i>Phyllochaetopterus</i>	<i>cf. herdmani</i>	sus
Annelida	Polychaeta	Chaetopteridae	<i>Spiochaetopterus</i>	<i>vitriarius</i>	sus
Annelida	Polychaeta	Cirratulidae	<i>Cirratulus</i>	<i>africanus</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Cirratulidae	<i>Cirratulus</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>	<i>cf. saxatilis</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Cirratulidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Dorvilleidae	<i>Dorvillea</i>	<i>angolana</i>	car
Annelida	Polychaeta	Dorvilleidae	<i>Dorvillea</i>	<i>sp.2</i>	car
Annelida	Polychaeta	Glyceridae	<i>Glycera</i>	<i>tesselata</i>	car
Annelida	Polychaeta	Glyceridae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Annelida	Polychaeta	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris</i>	<i>hartmani</i>	car
Annelida	Polychaeta	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris</i>	<i>latreilli</i>	car
Annelida	Polychaeta	Maldanidae	<i>Maldanella</i>	<i>cf. fibrillata</i>	nsdf
Annelida	Polychaeta	Nereidae	<i>Namanereis</i>	<i>sp.1</i>	car
Annelida	Polychaeta	Nereidae	<i>Namanereis</i>	<i>sp.2</i>	car
Annelida	Polychaeta	Nereidae	<i>Nematonereis</i>	<i>unicornis</i>	car
Annelida	Polychaeta	Oeononidae	<i>Arabella</i>	<i>tricolor coerulea</i>	car
Annelida	Polychaeta	Phyllodocidae	<i>Notophyllum</i>	<i>sp.1</i>	car
Annelida	Polychaeta	Poecilochaetidae	<i>Poecilochaetus</i>	<i>serpens</i>	car
Annelida	Polychaeta	Poecilochaetidae	<i>Poecilochaetus</i>	<i>indet.</i>	car
Annelida	Polychaeta	Polynoidae	<i>Halosydna</i>	<i>cf. alleni</i>	car
Annelida	Polychaeta	Questidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Sabellidae	<i>Sabella</i>	<i>indet.</i>	sus
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Aonides</i>	<i>oxycephala</i>	sdf

<i>Phylum</i>	<i>'Groupe'</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Groupe Trophique</i>
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Chaetozone</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	<i>sp.2</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	<i>sp.3</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Scolelepis</i>	<i>sp.2</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Spio</i>	<i>indet.</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Spionidae	<i>Spio</i>	<i>sp.2</i>	sdf
Annelida	Polychaeta	Syllidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Annelida	Polychaeta	Syllidae	<i>Spermosyllis</i>	<i>sp.2</i>	car
Annelida	Polychaeta	Syllidae	<i>Syllides</i>	<i>sp.2</i>	car
Annelida	Polychaeta	Syllidae	<i>Trypanosyllis</i>	<i>sp.1</i>	car
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i>	<i>sp.2</i>	sus
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i>	<i>sp.3</i>	sus
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i>	<i>sp.4</i>	sus
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i>	<i>sp.5</i>	sus
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i>	<i>sp.6</i>	sus
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>Edwardsia</i>	<i>sp.7</i>	sus
Cnidaria	Actiniaria	Edwardsiidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	sus
Echinodermata	Holothuroidea	Holothuridae	<i>Holothuria</i>	<i>sp.2</i>	sdf
Mollusca	Bivalvia	Leptonidae	<i>indet.</i>	<i>sp.1</i>	sus
Mollusca	Bivalvia	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>rhomboides</i>	sdf
Mollusca	Bivalvia	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>semen</i>	sdf
Mollusca	Bivalvia	Veneridae	<i>indet.</i>	<i>sp.1</i>	sus
Mollusca	Gastropoda	Aplustridae	<i>Aplustrium</i>	<i>amplustre</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Cerithiidae	<i>Bittium</i>	<i>zebrum</i>	sdf
Mollusca	Gastropoda	Cerithiidae	<i>indet.</i>	<i>sp</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Conidae	<i>Conus</i>	<i>coronatus</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Cypraeidae	<i>Cypraea</i>	<i>annulus</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Eulimidae	<i>Melanella</i>	<i>dufresnei</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Haminoeidae	<i>Lamprohaminoea</i>	<i>cymbalum</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Nassariidae	<i>Hebra</i>	<i>horrida</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>albenscens</i>	
Mollusca	Gastropoda	Pyramidellidae	<i>Derjuginella</i>	<i>rufofasciata</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Pyramidellidae	<i>Mormula</i>	<i>rissoina</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Pyramidellidae	<i>Pyramidella</i>	<i>acus</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Pyramidellidae	<i>Pyramidella</i>	<i>ventricosa</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Pyramidellidae	<i>Syrnola</i>	<i>jaculum</i>	car
Mollusca	Gastropoda	Rissoidae	<i>Rissoina</i>	<i>erythraea</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Rissoidae	<i>Rissoina</i>	<i>rosea</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Trochidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	her
Mollusca	Gastropoda	Turridae	<i>Pseudodaphnella</i>	<i>maculosa</i>	car
Plathelmynta	Nemertea	Haploneurta	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Sipuncula	Sipuncula	Aspidosiphonidae	<i>indet.</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Vertebrata	Osteichthyes	Blenniidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Vertebrata	Osteichthyes	Serranidae	<i>Epinephelus</i>	<i>merra</i>	car
Vertebrata	Osteichthyes	Synodontidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Vertebrata	Osteichthyes	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.1</i>	sdf
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.2</i>	sdf
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.3</i>	sdf

<i>Phylum</i>	<i>'Groupe'</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Groupe Trophique</i>
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.4</i>	sdf
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.5</i>	sdf
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.6</i>	sdf
Crustacea	Amphipoda	Gammaridé	<i>indet.</i>	<i>sp.7</i>	sdf
Crustacea	Anomura	Paguridae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Anomura	Paguridae	<i>indet.</i>	<i>sp.1</i>	car
Crustacea	Anomura	Paguridae	<i>indet.</i>	<i>sp.2</i>	car
Crustacea	Brachyura	Portunidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Brachyura	Portunidae	<i>Portunus</i>	<i>cf. longispinosus</i>	car
Crustacea	Brachyura	Portunidae	<i>Portunus</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Brachyura	Portunidae	<i>Portunus</i>	<i>sp.1</i>	car
Crustacea	Brachyura	Portunidae	<i>Portunus</i>	<i>sp.2</i>	car
Crustacea	Brachyura	Xanthidae	<i>Etisus</i>	<i>cf. bifrontalis</i>	her
Crustacea	Brachyura	Xanthidae	<i>Etisus</i>	<i>indet.</i>	her
Crustacea	Brachyura	Xanthidae	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	her
Crustacea	Copepoda	Harpacticoidea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	sdf
Crustacea	Isopoda	Oniscoidea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	her
Crustacea	Macroura	Thalassinidea	<i>Callianassa</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Macroura	Thalassinidea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Stomatopoda	Lysiosquillidae	<i>Lysiosquilla</i>	<i>tridecimdentata</i>	car
Crustacea	Stomatopoda	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	car
Crustacea	Tanaidacea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	<i>sp.3</i>	sdf
Crustacea	Tanaidacea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	<i>sp.4</i>	sdf
Crustacea	Tanaidacea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	<i>sp.5</i>	sdf
Crustacea	Tanaidacea	<i>indet.</i>	<i>indet.</i>	<i>sp.6</i>	sdf

- Résumé -

Les récifs coralliens sont des écosystèmes très productifs. Lieu de stockage, transformation, et production de matière, les sédiments pourraient également jouer un rôle dans le fonctionnement du récif. L'objectif était d'évaluer ce rôle dans le transfert de matière et d'énergie du récif de La Saline (île de la Réunion). Trois axes de recherches ont été développés : la caractérisation de la zone *via* des analyses physicochimiques, l'étude du métabolisme des sédiments (production et statut trophique), et, de la composante biologique, macrofaune et mégafaune (holothuries). Les mesures physicochimiques ont montré un état de perturbation limité, même si localement, des enrichissements par les eaux douces en éléments nutritifs sont bien réels (arrière-récifs de Planch'Alizé et Grand Trou d'Eau). À l'échelle du récif (9 stations, 2 saisons), les sédiments sont hétérotrophes (production nette = 31.6, respiration $R = 109.6$, production brute $P_g = 77.9 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et $P_g/R = 0.7$). La macrofaune ne constitue pas un groupe important dans le réseau trophique (134 taxons, avec en moyenne, 32.86 individus 0.2 m^{-2} et $0.059 \text{ gPS } 0.2\text{m}^{-2}$). Par comparaison, les biomasses des populations de *Holothuria atra* et *H. leucospilota*, atteignent 7.92 gPS m^{-2} . L'hétérogénéité spatiale du métabolisme des stations est en accord avec des caractéristiques physicochimiques du milieu reflétant la double influence océan - terre (enrichissement par eaux douces). Les stations les plus productives et hétérotrophes se situent dans l'arrière-récif où l'influence océanique est minime. La macrofaune est sous l'influence du facteur hydrodynamisme alors que les holothuries se développent dans les zones très productives. Le compartiment sédimentaire joue donc un rôle essentiel de filtre pour la matière organique importée. Ce fonctionnement est influencé par l'hydrodynamisme qui conditionne les pertes de matière et d'énergie. Ces pertes sont limitées par l'action des holothuries (forte densité 3 ind m^{-2}) qui stockent la matière organique sous forme de biomasse, et stimulent probablement la production locale (excrétion et bioturbation). En conclusion, à l'échelle de l'écosystème, les sédiments assurent un recyclage essentiel, fonction renforcée par les holothuries qui limitent les pertes de matière et d'énergie dues à l'hydrodynamisme.

Mots clés : récifs coralliens, compartiment sédimentaire, éléments nutritifs, métabolisme, holothurie, macrofaune

- Abstract -

Coral reefs are very productive ecosystems. Soft-sediment plays generally a role in storing place, in transforming and in producing of matter, and therefore it could play a key role in coral reefs ecosystems. The goal of this study was to evaluate the role of soft-bottom compartment during the transfer of matter and energy in the reef of La Saline (Reunion Island). Three main lines of research were developed: the physicochemical characterisation of studied site, the metabolism of soft bottom in view to estimate the trophic production and its status and finally, the characterisation of biological component by the study of macrobentos and megabentos (i.e. Holothurians). A limited disturbance was detected by physicochemical data although locally enrichment of freshwater by nutrients (nitrates+nitrites+silicates) were measured (reef back hollow of Planch'Alizé and Grand Trou d'Eau). At the reef scale (9 stations and 2 seasons), the soft-sediment was found heterotrophic (net production = 31.6, respiration $R = 109.6$, gross production $P_g = 77.9 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ et $P_g/R = 0.7$). Opposite to the two holothurians studied population *Holothuria atra* et *H. leucospilota*, macrobenthos ($> 1 \text{ mm}$) did not constitute a major group in the food web (134 taxa, with a mean of 32.86 individuals per 0.2 m^{-2} et $0.059 \text{ gPS } 0.2\text{m}^{-2}$) compared to Echinoderm biomass that could reach 7.92 gPS m^{-2} . At the station scale, spatial heterogeneity of metabolism was in agreement with the physicochemical characteristics of environment reflecting the double influence of both ocean and continent (freshwater enrichment). The most productive and heterotrophic stations were located in the reef back hollow where the oceanic influence was the lowest. Finally, macrofauna was under hydrodynamic influence although holothurians are growing in the most productive area. The soft-bottom sediment played a key role in filtrating organic matter provided from the back reef. This mechanism was deeply influenced by the high hydrodynamism (narrow reef and low water level) which modulated the loss of mater and energy of the reef. These losses were however limited by the action of holothurians (high density ind m^{-2}), which store organic matter such as biomass and enhanced probably local production via excretion and bioturbation. To conclude, at the ecosystem scale, soft-bottom was responsible of recycling, which was reinforced by holothurians that limited the loss of matter and energy due to hydrodynamism.

Key words : coral reef, soft-bottom compartment, nutrients, metabolism, holothurians, macrobenthos.