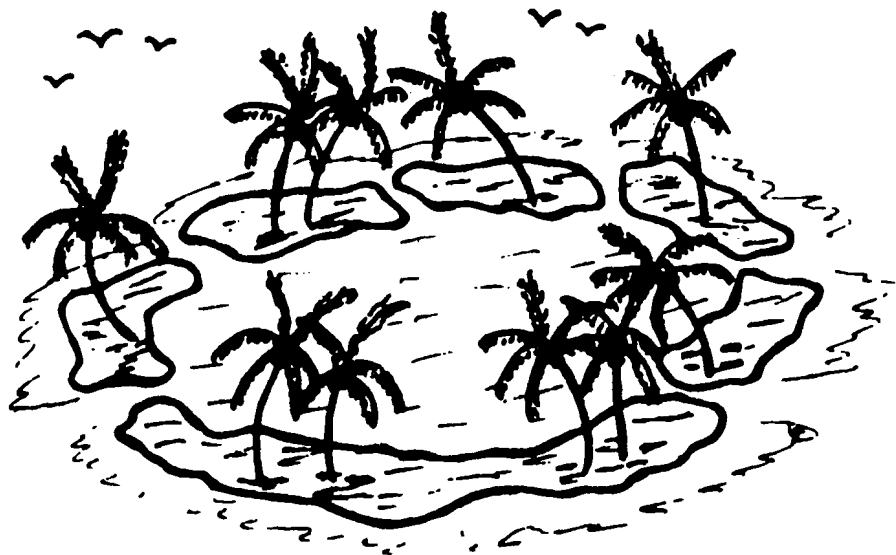


CA

# ATOLL RESEARCH BULLETIN

222. *Recherches sur les  
peuplements à dominance  
d'anthozoaires dans les  
récifs coralliens de Tuléar  
(Madagascar)*

by Michel Pichon



Issued by  
THE SMITHSONIAN INSTITUTION  
Washington, D.C., U.S.A.

ATOLL RESEARCH BULLETIN  
No. 222

*Recherches sur les  
peuplements à dominance  
d'anthozoaires dans les  
récifs coralliens de Tuléar  
(Madagascar)*

by **Michel Pichon**

Issued by  
THE SMITHSONIAN INSTITUTION  
Washington, D.C., U.S.A.

December 1978

## ACKNOWLEDGMENT

The Atoll Research Bulletin is issued by the Smithsonian Institution as a part of its Tropical Biology Program. It is supported by the National Museum of Natural History and produced and distributed by the Smithsonian Press. The editing is done by the Tropical Biology staff, Botany Department, Museum of Natural History and by D. R. Stoddart.

The Bulletin was founded and the first 117 numbers issued by the Pacific Science Board, National Academy of Sciences, with financial support from the Office of Naval Research. Its pages were largely devoted to reports resulting from the Pacific Science Board's Coral Atoll Program.

---

The sole responsibility for all statements made by authors of papers in the Atoll Research Bulletin rests with them, and statements made in the Bulletin do not necessarily represent the views of the Smithsonian nor those of the editors of the Bulletin.

---

### Editors

F. R. Fosberg  
M. -H. Sachet

Smithsonian Institution  
Washington, D. C. 20560

D. R. Stoddart

Department of Geography  
University of Cambridge  
Downing Place  
Cambridge, England

## SOMMAIRE

- ABSTRACT	i
- PREMIERE PARTIE : <i>INTRODUCTION</i>	1
HISTORIQUE	
Les premiers temps	2
Représentation cartographique des récifs	3
Première description des récifs malgaches	5
Les voyages des naturalistes	6
Expéditions et campagnes scientifiques	7
Les débuts de la bionomie récifale	8
BUTS DU TRAVAIL	10
1- Cadre bionomique	10
2- Les peuplements à base de Scléroractiniaires	19
3- Délimitation de la région étudiée	21
PROBLEMES METHODOLOGIQUES	22
1- Définition et numération des colonies	22
2- Morphologie du squelette	23
3- Problème des diverses strates	26
4- Différences d'échelle des colonies	26
5- Inclinaison du substrat	27
- DEUXIEME PARTIE : <i>LES CONDITIONS DE MILIEU</i>	34
STRUCTURE GEOLOGIQUE DE LA REGION COTIERE	35
1- Le plateau calcaire	35
2- La plaine côtière	36
3- Les hypothèses tectoniques	37
4- Le Quaternaire marin	38
5- Les manifestations volcaniques	45
BATHYMETRIE ET TOPOGRAPHIE PRECONTINENTALE	46

PHYSIOGRAPHIE RECIFALE	52
1- Le récif de Sarodrano	53
2- Les récifs de la baie de Tuléar	55
3- Les récifs littoraux entre la Pointe Anosy et Ifaty	62
CARACTERES MORPHOLOGIQUES	68
TEMPERATURES	75
SALINITES	83
LUMIERE	89
HOULES ET VAGUES	97
MAREE ET COURANTS DE MAREE	103
CLIMATOLOGIE	115
- TROISIEME PARTIE : <i>ETUDE ANALYTIQUE DES</i>	
<i>PEUPELEMENTS RECIFAux DE LA REGION</i>	
<i>DE TULEAR</i>	138
LES RECIFS CORALLIENS DE LA BAIE DE TULEAR	141
A. Le Grand Récif	141
I- La pente externe	142
II- Le platier externe	157
III- La levée détritique	167
IV- Les formations construites du platier interne et la dépression médiane	170
V- L'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames	178
VI- La pente interne	183
VII- Les formations construites de lagon	187
VIII- Les principales variations latérales	189
IX- Les peuplements récifaux liés aux accidents physiographiques	204
B. Les îlots coralliens et les récifs de lagon	213
C. Les bancs coralliens	223

LE RECIF FRANGEANT DE SARODRANO	227
LES RECIFS ENTRE LA FAUSSE PASSE D'IFATY ET LA POINTE DE BERAVINA	234
LES RECIFS ENTRE 23 15' S ET LA POINTE DE BERAVINA	246
- QUATRIEME PARTIE : <i>RESULTATS SYNTHETIQUES</i>	281
PROBLEMES FAUNISTIQUES ET ZOOGEOGRAPHIQUES	282
La faune de Scléactiniaires de Madagascar	282
Le problème du centre de dispersion	287
Le problème des régions marginales.	288
BIONOMIE DES PEUPEMENTS A DOMINANCE DE SCLERACTINIAIRES	290
I- Répartition des Scléactiniaires	290
II- Aspects bionomiques	300
EVOLUTION DES PEUPEMENTS RECIFAUX	307
I- Evolution progressive	308
II- Dégradation des peuplements récifaux	318
LES PEUPEMENTS DE SCLERACTINIAIRES LIBRES	325
I- Composition spécifique	325
II- Caractères des espèces libres	328
III- Rapports avec le sédiment	329
IV- Déplacement des espèces libres	331
V- Distribution et écologie	333
- CINQUIEME PARTIE : <i>CONCLUSIONS GENERALES</i>	347
POSITION DES PEUPEMENTS A DOMINANCE D'ANTHOZOAIRES DANS LE BENTHOS LITTORAL	347
I- Place dans l' étage ment	347
II- Zonation horizontale	350
COMPARAISONS BIONOMIQUES	355
Ensemble Frontorécifal	355
Ensemble Epirécifal	361
Ensemble Postrécifal	363

RESUME DES CONCLUSIONS	366
A. Caractéristiques physiographiques et morphologiques	366
B. Evolution des peuplements récifaux	370
C. Principaux résultats bionomiques	372
- BIBLIOGRAPHIE	375
- INDEX DES ESPECES	409
- TABLEAU GENERAL DE REPARTITION DES ESPECES	423

Studies on coral communities in the coral  
reefs of Tuléar (Madagascar)

PART I

INTRODUCTION

Historical Notes (fig. 1)

Although the coral reefs of the coasts of Madagascar were known to the great European sailors of the 16th century, their scientific study was not started until the beginning of the 20th century, when some naturalist travellers observed their morphology and collected some specimens of the fauna. Indeed, intensive reef studies, (reef ecology in particular) were developed only after a marine station was established in Tuléar, in 1961.

Aims of the Study

A coral reef system is composed of a number of categories of organismic assemblages which can be listed as follows:

- On hard substrates:
  - epibiotic, (sciaphilic or photophilic) communities
  - cryptobiotic communities
  - endobiotic communities
- On soft bottoms:
  - epibiotic and endobiotic communities
- Associated with an algal or phanerogamic vegetation:
  - sessile communities, on the leaves or thalli
  - mobile fauna. creeping on the leaves or thalli,  
swimming between the leaves or thalli
- Fish communities:
  - permanent stock
  - temporary stock.

The present paper is a study of the distribution and bionomy of hard bottom, photophilic communities. These organismic assemblages



include major limestone - secreting organisms such as Scleractinian corals and red calcareous algae, both categories playing a very important role in coral reef trophic structure. Such a study also provides a framework for subsequent research on other components of the reef ecosystem.

Methodology (fig. 4 & 5)

The methodology of coral reef quantitative ecology faces many problems. Some of these are a direct consequence of specific characters of Scleractinian corals: They are colonial organisms and they have a rigid, solid calcareous skeleton.

To overcome some of the difficulties encountered, we were led to introduce the concept of "supercolony", and to define several indexes, in relation with the morphology (growth form) of the colony: Height index, living tissue index, surface ratio index.

## PART II

## ENVIRONMENTAL FACTORS

Geological Structure of the Coastal Strip (fig. 3-10)

Two main features characterise the geology of the region around Tuléar: A limestone plateau, and the coastal plain.

The limestone plateau (average altitude 250m) is mainly constituted of marine deposits from the Eocene. These are mostly calcarenites where *Alveolina elleptica* is quite abundant. The western limit of the Eocene plateau is a steep slope which is often cuesta-shaped, and drops rapidly towards the coastal plain.

The coastal plain is basically a thick Pleistocene alluvial fluviatile (fluviomarine) aggradation, as shown by the results of several borings. Its surface shows extensive sand dune systems, the oldest of them being devoid of any calcium carbonate component, and more or less rubefied.

Airborne magnetism measurements and seismic surveys tend to prove that the western margin of the Eocene plateau corresponds to a major fault with a westward underthrow. The fault throw is about 1200m since the Upper Cretaceous, but no more than 150m since the Lutetian. There is some evidence that the fault has not been active during the quaternary. The coastal plain (which corresponds to the sunken sector) is obviously an area in which the formation of alluvial deposits has been very intense during the whole plioquaternary period. Results of various borings show that it has been affected by subsidence movements, more important north of Tuléar and which could explain, in particular, the transformation of a fringing reef into a barrier reef when going northward, then the fragmentation of the barrier in a number of isolated reefs further north.

Quaternary marine deposits are particularly well developed in both the far south and the far north of Madagascar. These deposits, which in the far north are always represented by elevated reefs, correspond, to two different periods of high sea level (Battistini, 1966): Tatsimian, which is the oldest, and Karimbolian (about 70,000 years B.P.).

In the vicinity of Tuléar, and along the whole western coast of Madagascar, only Karimbolian deposits have been found so far. The lack of any Tatsimian formation could be explained by the subsidence

affecting the coastal plain. Lastly, in various places, elevated reef formations (about 1m above present sea level) can be related to the Holocene transgression (maximum reached about 3,700 years B.P.). This Flandrian and postflandrian coral activity has been continued until the present times.

It is likely that in Tuléar, just as in the far north and far south of Madagascar, two periods of coral activity occurred, one during the Tatsimian, the other during the Karimbolian. Because of the subsidence phenomenon, remnants of older Tatsimian reefs, if any, could be below the present sea level. One must also consider the possibility that these Pleistocene reefs (Tatsimian and Karimbolian) may have been totally or partly eroded during subsequent periods of low sea level. Their remnants, if any, could be superposed (Weydert, 1968), and finally completely covered by the Holocene-reef formations.

Radiocarbon datations show that the first stages of the present reef structures are about 6,000 years B.P., old. They therefore started to develop just after the end of the Lavanonian (wet) climatic episode. The coral reef activity in Tuléar, probably uninterrupted since that period, became really important only during the Flandrian high sea levels and subsequently. It has been suggested (Picard, 1967) that the "Grand Récif" was originally composed of four distinct reef systems which, by developing gradually became coalescent. There are some volcanic phenomena in the vicinity of Tuléar, but these bear no direct connection with present coral reefs. However, the sand cay of Nosy-we, which is just on the edge of the Onilahy submarine canyon may have a basaltic basement.

#### Continental Shelf Topography and Bathymetry (fig. 3, 11, 12).

In the vicinity of Tuléar the continental shelf is narrow (the 200m depth contour is 3 to 4 nautical miles offshore). Two major features related to continental shelf topography are to be mentioned: The submarine canyon of the river Onilahy and coral reefs, barrier reefs in particular, with lagoons and boat channels in which numerous patch reef and coral patches occur. A series of echosoundings transects on the continental shelf show that, in front of the reef tract proper, two distinct topographical units are found:

- the forereef talus, which is a sedimentary accumulation, the inclination of which is steeper than that of the lower outer reef slope,
- the forereef platform (average inclination  $2^{\circ}30'$ ) which is sometimes very narrow (less than 75m) but has normally a width varying between 200 and 600m. In some instances the outer margin of this platform is shallower than the middle with a profile similar to that of the classical knee line,

the forereef platform being then gutter-shaped.

The depth of the margin of the continental shelf (outer edge of the forereef platform) varies between 65 and 80m. Beyond this, is the continental slope, with a very steep inclination (up to 50°), particularly between 100 and 200m. In the southern part of the area, the normal continental slope is replaced by the northern sidewall of the Onilahy canyon, and the inclination is even steeper with almost vertical drop-off continuing downwards the outer reef slope.

#### Reef Physiography (fig. 2, 3, and 13-15).

The main reef systems stretch parallel to the coastline, and they are well separated from the shore only in the case of major embayments. Therefore we find in the vicinity of Tuléar good examples of barrier reefs, or fringing reefs, and various types of intermediate reefs, where the lagoon (or boat channel) is shallow or almost non-existent. We will mention also Nossi-ve island, just south of the Onilahy estuary, and which is an excellent example of patch reef with a vegetated sand cay.

- Sarodrano reef - Sarodrano reef is a typical fringing reef without a boat channel, established on the western side of the sandy Sarodrano peninsula. It is about 3500m long and its width varies from 450 to 1000m. On its southern end, the reef is connected with an eocene rock platform, which is at the same level as the coral reef flat, and which shows a spur-and-groove morphology on its outer margin. According to Picard, Sarodrano reef shows evidence of a slight westward (offshore) sinking, that could be explained by the proximity of the Onilahy canyon.

#### The reefs in Tuléar Bay

Three very distinct physiographic reef types occur in Tuléar Bay: outer barrier, inner (or lagoon) reefs, coral banks.

The outer barrier is composed of Nosy Tafara, which is about 1000m long and 1000m wide, and which divides in two passages the southern entrance of Tuléar Bay. The "Grand Récif", 18km long and 980 to 3000m wide, is the major component of the outer barrier. It is likely that it was originally composed of four different reef nuclei which subsequently fused together, and behind which important quantities of sediments were deposited. This would account for some of the peculiar characters of the "Grand Récif", and for the sudden variations in width. (The narrowest parts correspond to the junction between two original reef nuclei.) Three major types of physiographic accidents are to be mentioned on the outer barrier reef: outer creeks, reef pools, enclaved lagoons (as defined by Clausade *et al.*, 1971). Behind the "Grand Récif" Tuléar Bay is

nothing else than the lagoon or backreef channel. Its maximum width is 8500m, but numerous lagoon reefs occur in its eastern half. The depth is rarely more than 10m, except in the surroundings of the northern and southern passes, where it reaches 17m.

The inner reefs. Three inner reefs occur in Tuléar Bay: Beloza, Norinkazo and Dimadimatsy. They are well separated from each other and between them and the coast is a littoral channel, about 1000m wide but no more than 2m deep. Differences in physiographic aspects between these reefs, are a consequence of the exposure of their front part to the swell diffracted in the southern entrance of Tuléar Bay. In particular, the more exposed reef (Norinkazo) tends to grow more rapidly than the others and has already totally engulfed small patch reefs of a series, some of which are just connected to the front part of Dimadimatsy and others still lying some distance off Beloza reef. It is assumed that these three inner reefs represent three different stages of evolution of an "inner reef type".

The coral banks. In the lagoon, in a very sheltered area, north of the inner reefs, are two coral banks, emerging at low spring tide. These formations are remarkable for the scarcity of coral activity, and for the abundance of sedimentary deposits, largely covered by thick seagrass beds.

#### The reefs between Anosy and Ifaty

Just north of Anosy Pt., the small reef of Nosy Vato has a position similar to that of Nosy Tafara, in the south. Two hundred years ago it was about 2000m off shore, but since then it has been connected to the mainland by the enormous amount of sediment deposited at the mouth of the River Fiherenana, and Nosy Vato is presently half buried under a line of littoral dunes.

North of the Fiherenana River, the reef at first extremely narrow, increases regularly in width. It is a former barrier reef, the lagoon of which has been filled up, and is now a swampy area. The reef flat itself has been invaded by fluvial terrigenous sandspits. North of the area influenced by the Fiherenana delta, the reef appears to be genuinely fringing, without a boat channel, but further north it tends to separate from the coast, and gradually becomes a barrier reef.

#### Reef Morphology

The morphology of the reefs in the vicinity of Tuléar has been studied by Clausade *et al.* (1971) whose terminology is adopted. We hereby suggest a hierarchical classification of both physiographical and morphological features: physiographical characters are ranked in "fundamental", "primary" and "secondary" categories, whereas morphological characters are classified as "elementary" and "derived".

Formation processes of morphological features are envisaged as biological, sedimentary or hydrodynamic phenomena. Biological processes involve: bioconstruction by calcium carbonate depositing organisms, retention of sediment by animals or plants (burrowing activity of endobiotic species). Sedimentary processes account for morphological features resulting from transportation (sedimentary trails) or deposit (permanent deposits such as sandbanks, constantly reshaped deposits such as sand cays) of skeletal or partly terrigenous sediments. Hydrodynamic processes refer to any theological influence, in particular mechanical erosion and scouring.

Most of the reef morphological features show some degree of evolution with the time, a process which can be continuous (progression of terrigenous deposits transported by rivers) for instance, cyclic (the shape and position of hydraulic dunes are modified at each tide) or accidental (apparition or destruction of morphological features on the reef flat, during cyclones).

#### Temperatures (fig. 16 and 17)

Sea surface temperatures in the lagoon vary between  $21.5^{\circ}\text{C}$  in July-August (southern winter) and  $30^{\circ}\text{C}$  in January-February (southern summer). The annual mean is close to  $25^{\circ}\text{C}$ , with an annual amplitude of variation averaging  $8.5^{\circ}\text{C}$ . Sea surface temperatures outside the barrier, in the open sea have a regime very similar to that of the lagoon: the minimum occurs in July ( $23^{\circ}\text{C}$ ) and the maximum is reached in February ( $30^{\circ}\text{C}$ ), the annual mean being slightly above  $25.5^{\circ}\text{C}$ . These temperatures are close to the optimum for a vigorous coral growth. The extreme temperatures on the reef flat may be noticeably different from that of the open sea, for short periods of time during extreme low water of spring tides. In summer, during the diurnal low tide, temperature is at its highest, for a few hours (up to  $41^{\circ}\text{C}$ ) and on the contrary, in winter, temperatures as low as  $13^{\circ}\text{C}$  have been recorded during the nocturnal low tide.

#### Salinity (fig. 18)

Monthly values of the salinity of surface waters, in the lagoon varies between 35,48‰ in July, and 34,19 in January. Outside the reefs, the salinity regime is very similar: minimum 34,15 in February, maximum 35,49 in May. The annual mean value being very close to 35‰. The maxima occur during the cool and dry winter months, whereas the minima take place during the hot and wet summer months. The salinity of the seawater surrounding the reefs is not significantly different from that of the open sea (Indian Ocean oceanic waters) at the same latitudes. Marked drops of salinity associated with heavy rainfalls and river flooding during the rain season have limited consequences both in time and space, and do not affect coral vitality.

Light Penetration (figs. 19 and 20)

Measurements have been made with a Secchi disc and a Steeman-Nielsen photometer. Lagoon waters are generally turbid, particularly during the summer season. However turbidity in the lagoon varies irregularly (tide currents and wind action largely influence the water clarity). The transmission coefficient (K) varies between 0.20 and 0.32, and the compensation depth varies between 13 and 21.5m. Outside the reef (open sea) the water is clearer: K varies between 0.066 and 0.072, and the compensation depth varies between 55 and 60m.

Photometric measurements show that in both cases (lagoon and outside), the surface layer (0-5m) is more turbid than the deeper layers. At 16m deep, 10% of the incidental light is transmitted, and at 50m more than 1% is transmitted. On an average, the seawater close to the reefs is not particularly clear, and the proximity of important landmasses accounts for this situation.

Swell and Waves (fig. 21)

Swell: A heavy swell of remote origin (Austral Ocean) is often observed in Tuléar, and this is largely independent of the local meteorological situation. Such an oceanic swell is characterised by a period of 6-8 seconds, with a wave length varying between 50 and 100-120m. The amplitude is most of the time between 1 and 3m, but amplitudes of more than 3m and even 5m are not exceptional.

Swell direction varies between SSW and W, with a maximum frequency between SW and WSW. Swells are refracted on both ends of the Grand Récif, and diffracted in the passes. The amplitude of the diffracted swell decreases rapidly in the lagoon, and in the most sheltered areas it is always less than 0.5m.

Wind and Waves

The dominant winds blow from the south west all the year round. They are particularly strong in winter, and especially during the afternoon when they are reinforced by a "thermic breeze" effect. In winter SW winds can blow uninterruptedly for several days or even weeks. During the southern summer calm periods are more frequent and longer. Easterlies or Northeasterlies can blow during any season. These winds which have all characters of a land breeze, blow mainly at night and early morning.

The effect of the waves induced by SW winds is to be added to the swell, outside the reefs and the outer part of the reefs is in very exposed conditions.

In the lagoon, waves risen by SW winds have a short wave length. The sea state is therefore very choppy and sailing is hazardous for small open boats.

### Cyclones

The region of Tuléar is not directly affected by cyclones. Although several of them occur in the Mozambique channel every summer. Under such circumstances rough seas, heavy swells and important rainfalls are to be observed in reef environment.

### Tide and Tide Currents (fig. 22-26)

The tide regime in Tuléar is typically semi-diurnal, with two high tides and two low tides for each period of 24h50m. Spring tides and neap tides alternate regularly. During spring periods the maximum tide range is 3.15m. During neap period the minimum tide range is 0.25m. (The average range is 2.4m in spring tides and 0.8m in neap tides.) Mean sea level is 2.1m above datum. As a consequence of this important tide range, the reef flats are emerged at each low spring tide (the mean level of the reef flat is 0.9m above datum). However the tide regime on the reef flat is modified by the fact that some water remains embanked at low tide between the higher parts of the reef flat. These residual sheets of water are essentially the outer moat and the inner moat.

In the lagoon, the general direction of tide currents is parallel to shore and to the backreef edge, with a speed up to one knot in spring tide. The tide current network is very complex on the reef structures, particularly during spring tides, where the dominant feature is the drainage (outgoing tide) and filling (rising tide) of the inner moat.

### Climatology

Air temperatures clearly show the existence of a cool winter (mean temp 21.9°C) and a warmer summer (mean 25.7°C). The difference between extreme temperature is as much as 36°, and the diurnal range of variation is always more than 10°C and sometimes more than 20°C.

Corals are exposed to extreme air temperatures, when emerged during low spring tides (low temperature during winter nights, high temperature during summer days), and this affects adversely coral growth on the reef flat.



The total annual rainfall is only 342mm, 80% of which falls during summer (November to April). Rainfalls are irregular and limited to a small number of days. Their influence on coral reefs is certainly extremely restricted, but on the shore, they account for the existence of a peculiar vegetation: the xerophytic bush.

## PART III

## ANALYSIS OF REEF COMMUNITIES

Coral Reefs of Tuléar BayA. The "Grand Récif" (figs. 27-60)

The outer slope is divided into two major biotopes: spur and groove system and lower coral flagstone. In the spur-and-groove system (0-20m) the following groups are dominant: Scleractinia, Alcyonaria (mainly Alcyonidae), crustose coralline algae. A conspicuous zonation is described: the upper zone (0-7m) owing to the exposed conditions, exhibits an impoverished aspect of the community found slightly deeper (7-14m). However, several species of *Acropora* are restricted to the reef margin (limit between reef flat and outer slope). Together with *Millepora platyphylla* they constitute the nucleus of a stock of species characteristic of the exposed upper slopes. The lower zone (14-20m) of the groove is an area of transition between the communities of the upper outer slope and of the coral flagstone. A zonation on the sidewalls of the spur-and-groove system is also described.

On the coral flagstone a markedly different community is to be found, in which the major components are: fleshy algae, Porifera, Hydroida, Gorgonaria, Antipatharia.

Three distinct zones have also been recognised on this coral flagstone. In the upper zone (20-25m) several species of Scleractinia appear, in particular in the family Pectiniidae. The dominant Alcyonaria are Nephtheids (genus *Spongodes* in particular) and numerous Porifera have been recorded. The intermediate zone (25-35m) shows a sharp decrease in species diversity and coverage of hermatypic corals. These are mostly Pectiniidae, several species of *Leptoseris* and of Mussidae. Fleshy algae are abundant (*Caulerpa brachypus*, *Halimeda*, *Trichogloea*, *Galaxaura*, *Mastophora*). Dominant invertebrates include Porifera (*Clathria foliascens*, *Petrosia testudinaria*, *Spirastrella inconstans*), Hydroida (*Halicornaria fertusi*, *H. hians*, *Thecocarpus* spp., *Solanderia crosslandi*), Gorgonaria (*Muricella* spp., *Bebryce densa*). In the lower zone of the coral flagstone (35-55m) the relative dominance of Antipatharia and Gorgonaria increases, whereas that of algae and Porifera is reduced.

On the outer reef flat twelve different "biotopes" have been investigated and for each of them the composition of the fauna and flora is considered. The most peculiar group of biotopes is that of the spur upper platform, which is exposed to swell and wave action

## XII

(surf zone):

- Spur margin: Various *Acropora* and *Millepora platyphylla*.
- Fore part of the spur platform: *Acropora humilis*,  
*Pocillopora brevicornis setchelli*. Crustose coralline algae.
- Middle part of the spur upper platform: A diversified coral fauna, together with Alcyonaria (genera *Sinularia* and *Lobophytum*), Zoanthidae (*Palythoa liscia*, *P. capensis*).

On the rest of the outer reef flat, fleshy algae, invertebrates (*Phyllospongia foliascens*, *Phyllospongia papyracea*), and even, but exceptionally, seagrasses (*Thalassodendron*) show a marked zonation.

The boulder tract is almost devoid of any coral life, apart from a few ahermatypic species, but there is a rich sessile fauna (Foraminifera, Porifera, Ascidiacea) on the under side of the blocks, and an important mobile fauna (Gastropods, Ophiuroids, Brachyurans) shelter amongst these blocks at low tide.

The coral formations of the inner reef flat include five major morphologically distinct components: the compact reef flat, the reef flat with coral alignments, the reef flat with scattered coral growth, the microatoll zone, the inner moat. The top of the coral-built formation is levelled, as a result of the emersion factor, hence its dead appearance. This is only a superficial aspect, and the inner reef flat biotopes are the second richest in the whole reef system, not only for corals, but also for the accompanying fauna and flora. Despite obvious morphological differences on the inner reef flat, there is no well-defined zonation of organisms. Most species are either widely scattered on the inner reef flat or show a regular gradient of abundance (positive or negative) from the boulder tract to the sandy accumulation. No coral species are exclusively characteristic of the inner reef flat.

Seagrass beds, emerging regularly at low spring tide settle on most of the sandy accumulation. Coral populations are scarce in that type of environment, with the exception of some species living in basins or hollows dug in the sediment, and of some free living species: *Diaseris distorta* (up to 1500/m<sup>2</sup> in some places), *Cycloseris cyclolites*, *Goniopora stokesi*, *Siderastrea radians*.

Two major types of organismic assemblages occur on the inner (back reef or lagoon) slope: seagrass beds and coral constructions.

Seagrasses show a distinct zonation with belts of *Syringodium isoetifolium* and *Thalassodendron ciliatum*, on the upper slope. They are then replaced by several species: *Cymodocea serrulata*, *Halodule uninervis*, *Thalassia hemprichii*, and, in the deeper zone only, *Halophila stipulacea* is observed. The coral communities of the lagoon slope have the highest species diversity of the whole reef system:

- Coral species can be divided into three major stocks:
  - Species restricted to the upper part of the slope (many *Acropora* and various *Seriatoporidae*).
  - Species restricted to the lower part of the slope. Most of these have massive growth forms.
  - Species occurring from the top to the bottom of the lagoon slope. They are extremely numerous, but a few of them may locally constitute monospecific populations at intermediate depths, such as *Porites somaliensis*, *Montipora foliosa*, *Acropora hyacinthus*.
- Coral knolls or patches scattered in the lagoon. They are basically composed of one very large colony, generally of a species with a massive growth form (*Diploastrea heliopora*, various species of *Porites*). Subsequently, a second generation of massive species settle on the original colony, followed by foliate or encrusting species. Lastly, species with a digitate growth form occur, particularly on the top of these knolls or patches. The vertical zonation is largely similar to that of the lagoon slope proper.

The analysis of coral reef communities along a transect across the "Grand Récif" is of general value. Some differences may however be encountered in some areas:

In the southern half of the "Grand Récif" the sandy accumulation is well developed, with a width of more than 2,000m. Seagrass beds are divided in two parts: one in front of the sand banks, with a tumuli-and-funnel type bottom topography, where *Thalassodendron ciliatum*, and *Thalassia hemprichii* are abundant, and one behind the sandbanks which is either a "mixed lawn", or, when the substrate does not emerge, a vegetation of *Thalassodendron* and *Syringodium*. The sandbanks themselves are well developed and, in their highest part, topped with retention benches built up by *Mesochaetopterus minutus*.

The general transversal zonation across the reef flat is less conspicuous on both the northern and southern extremities of the

"Grand Récif". In both places, the boulder tract and the sandy accumulation are not well developed, but on the contrary, the inner reef flat is covered with sand. This situation is a consequence of modifications in hydrodynamic conditions (swell refraction around the tips of the reef, and steady flow of water over the reef flat). These changes account for the unusual abundance of some species characteristic of water flow on the reef flat, such as *Phyllospongia* spp., *Mytilus auriculatus*, *Idanthyrsus pennatus*. These particular organismic assemblages represent a stage of retrogradation of the reef ecosystem, under the preponderant influence of an edaphic factor.

Organismic assemblages related to accidental physiographic features (enclosed reef pools and lagoons, outer creeks .  
 figs. 57-60)

---

Enclosed reef pools and lagoons represent a particular type of biotope in which the sedimentation of small sized particles is abundant, due to the absence of hydrodynamic actions. Coral assemblages show a marked zonation on the slopes which reach a depth of about 15m.

The upper slopes (0-2m) have a community structure very similar to that of upper back reef (inner reef) slope.

At intermediate depths, one frequently observes monospecific or paucispecific coral formations which vary, according to the inclination of the slope:

- Huge *Porites* heads on steep slope.
- *Montipora foliosa* or *Galaxea clavus* populations on gentle slopes, with little or no sediment deposits.
- *Millepora intricata* and *Pavona danai* on muddy slopes.
- *Fungia danai* or *Halomitra philippinensis* on very muddy slopes.

The last two formations often extend down to the lower limit of the slope (15m). In other instances the lower part of the slope shows an increase in corals coverage with massive colonies (*Porites*, *Favia*, *Diploastrea*, *Oulophyllia*, *Physogyra*) as well as flabello-meandroid colonies (*Lobophyllia*, *Plerogyra*). It is concluded that coral communities of reef pools and enclosed lagoons are very similar to that of the inner reef slope.

Outer creeks interrupt the outer reef structures (reef front, outer reef flat, boulder tract) and are major discontinuities of the reef tract. Despite differences in topography and in sedimentological condition, the zonation on their sidewalls is, once again, very similar to that of the back reef slope and of the reef pool and enclosed lagoon slopes.

The reef flat communities are deeply modified in the vicinity of these outer creeks. In particular they are connected with the inner reef flat by "spillways" of different structures, which correspond to various stages in the evolution of the constructions by calcium carbonate secreting organisms (crustose coralline algae in particular).

#### B. Coral islets and lagoon reefs (figs. 61-62)

Coral islets show several stages of development within one and the same reef evolutionary series. They are:

- Small patch reefs with a reef flat uniformly covered with *Acropora pharaonis* and *Acropora arbuscula*.
- Patch reef where the *Acropora* are dead in the central part of the reef flat.
- In the following stage, the living *Acropora* are restricted to reef rim. The dead *Acropora* are eroded and cemented together by Vermetid Gastropods (*Dendropoma*) and crustose coralline algae.
- The centre of the reef flat, is then covered by coarse sediment (fragments of dead *Acropora*) or by sandy sediments on which seagrasses settle (*Thalassodendron ciliatum*). At this stage the patch reefs lose their originally circular shape and tend to become kidney-shaped.
- In the bigger patch reef (which even lose their kidney-shape) mixed seagrass beds and secondary growth of coral develop. The differential growth of the reef front leads to the existence of outer creeks, and subsequently enclosed pools. In the most exposed areas of the reef front an embryonic groove-and-spur structure develops.

It is to be noticed that during such an evolution:

- There is a passage from an originally radial zonation to an axial (transversal) zonation.
- Seagrass beds settle before the secondary coral growth, (by opposition to the situation observed on the exposed outer

barrier reef). This is a consequence of the protected conditions prevailing on the lagoon reefs. Sediment transportation being reduced or non-existent, these accumulate where they have been produced or nearby.

Lagoon reefs only represent the last stage in the patch reef evolution above-mentioned. The community structure on the lagoon reef slopes are typical of an environment protected from hydrodynamic actions. The following zonation has been observed on the reef flat:

- Outer reef rim (*Acropora arbuscula*, *A. pharaonis*) slightly elevated above the mean level of the reef flat. On its outer margin some spur-and-groove structure can be observed, as well as the first stage of development of an *Acropora humilis* community. On the inner part of the rim, the *Acropora* are dead, eroded, and cemented together by *Dendropoma* and crustose coralline algae. Debris of broken branches of these *Acropora* constitute a shingle rampart, or a shingle spit. The system is exactly equivalent to the boulder tract of the outer barrier reef.
- Inner moat, with a dense cover of *Thalassodendron ciliatum* and some scattered corals.
- Coral zone on the reef flat, mostly composed of massive and microatoll-shaped colonies. Other conspicuous elements of this zone are the tall Porifera *Spirastrella poterionides* and Alcyonarians belonging to the genera *Lemmalia* and *Paralemmalia*.
- Sandy accumulation with a mixed vegetation of seagrasses (*Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Halodule uninervis*, *Halophila ovalis*). Seagrass beds show a marked zonation in the back reef area (slope towards the littoral channel). From the upper levels to the low water mark of spring tide the following succession is observed: *Halodule wrightii*, mixed lawns, *Syringodium isoetifolium* and *Thalassodendron ciliatum*.

The zonation pattern on the lagoon reefs show similarities with both the patch reefs (in the outer parts) and the barrier reef (inner parts). They represent an intermediate stage of evolution between the less advanced patch reef and the more advanced outer barrier reefs. Their lower exposure to hydrodynamic actions is the major cause that prevented them to reach the following and more achieved stage (outer reef type).

### C. Coral banks

These coral structures are not true reef structures, and the Scleractinian populations are minor components of their communities. There are evidences that at some stage, during the Quaternary, these banks were flourishing reefs, in a more exposed condition than they are at present. In the recent period (one century) they have been covered by terrigenous sediments from the Fiherenana River. Their community structure can be summarised as follows:

- Important development of seagrasses which invade all the biotopes:
  - Gentle lagoon slope with *Thalassodendron ciliatum*.
  - *Syringodium isoetifolium* belt on the reef flat margins.
  - Mixed vegetation and *Halophila ovalis* - *Halodule wrightii* in the upper part of the sediment accumulation.
- Secondary importance of Scleractinian corals. The colonies are always scattered, and no cementation (by coralline algae or Vermetid Gastropod) has been observed. Bioconstruction processes are reduced to the "colony" level, and coral built formation leading to a reef structure do not exist. Therefore, the coral banks represent a very primitive stage in the series of the coral communities of the tropical Infralittoral.

### The Fringing Reef of Sarodrano

The small fringing reef of Sarodrano experiences specific environmental conditions which make this reef very complex, and composed of a series of exceptional situations. Among the factors influencing this reef, we must quote:

1. Contact with the eocene abrasion platform, just below Barn Hill eocene cliff.
2. Transit of water masses entering and leaving Tuléar Bay, as well as swell refraction and diffraction.
3. Instability of the shore, which is a sandspit, with important sand dunes presently being eroded.
4. Slight tilting (basculage) of the whole area, in connection with the Onilahy submarine canyon.



5. The water of the river Onilahy is nutrient-rich but also brings on the reef important amounts of silt particles.

The outer reef flat, always narrow and without outer moat, is an area of active coral growth. Tall algae, in addition to the algal turf are well developed, and patches of *Thalassodendron ciliatum* occur here and there. In the northern part some populations of *Idanthyrus pennatus* indicate the importance of sediment transfers.

The boulder tract is of the rampart type, this rampart being divided into six major elements. A clear zonation is observed on the dead blocks which compose the rampart. From the lower level to the upper level we find:

- Tall brown algae (*Sargassum*) in particular.
- A belt of the Vermetid Gastropod *Dendropoma* sp.
- A belt of Zoanthids (*Palythoa capensis*, *Palythoa liscia*).
- A veneer of crustose coralline algae (? *Dermatolithon*) and, in the Mediollittoral Etage, *Tetraclita serrata*.

In the spillways, between the major rampart elements, thick beds of *Thalassodendron* settle, and they often invade the nearby outer reef flat. In the northern part of Sarodrano reef, important sand deposits exist in the spillways and *Idanthyrus pennatus* becomes common.

Sediment deposits are also important on the inner reef flat, and, as a consequence of this situation, seagrass beds occur immediately behind the boulder tract. (A similar situation is prevailing, in the coral reefs of North West Madagascar.) Scleractinian formations are scarce, and in poor conditions, except for the numerous microatolls which are well developed. The innermost zone of the reef flat is represented by largely eroded seagrass beds (mixed vegetation, and in the southern part of the reef, *Thalassodendron ciliatum*).

At the northern end of Sarodrano reef, the outer reef flat and part of the boulder tract are replaced by extensive formations of *Mytilus auriculatus* (as a consequence of the importance of water masses transit). The reef front itself is intensely eroded and takes the shape of a lobed reef margin, where *Acropora humilis* and *Acropora* cf. *penguins* are dominant.

The Reefs Between Ifaty False Pass and Beravina Point (fig. 63)

The coral reefs of the South-Ifaty region are characterised by the lack of boulder tract and of sandy accumulation. Instead, one can observe on the reef flat a continuous series of organismic assemblages where Scleractinian corals are dominant. It will be shown later that this situation corresponds to an early stage of development of coral reef communities.

On the outer slope, the spur-and-groove system is well developed, with wide grooves, and vertical or overhanging sidewalls. Coral growth is extremely lush, and Scleractinians are not uncommon on the groove floor.

As already mentioned, the reef flat exhibits quite a typical structure (no boulder tract, no sandy accumulation, and therefore no inner moat). The following organismic assemblages, have been recognised, the three first ones being characterised by an abundance of Scleractinian corals:

1. Fore reef flat, where crustose coralline algae (*Porolithon onkodes*, *Lithophyllum* sp.) are dominant. Scleractinian corals include *Acropora* cf. *danai*, *Acropora* cf. *penguinis*, *Acropora humilis*, *Goniastrea retiformis*, *Stylophora mordax*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora brevicornis setchelli*.
2. Field of branching Scleractinia. This is the dominant element - from both a morphological and ecological standpoint - of South-Ifaty reefs. This zone is about 250m across, and is composed almost exclusively of two species of branching *Acropora*: *A. pharaonis* and *A. arbuscula*, with a substrate cover of 100%. The field of branching *Acropora* is located just behind the fore reef flat, and where the latter is missing, it reaches the reef front. In the fore part of this zone, the uniformity of the *Acropora* cover is locally interrupted by couloirs in which detrital material is transferred from the reef front to the reef flat. These couloirs normally end up on the reef flat in sedimentary trails which prefigure the embryonic domes of the boulder tract.
3. Inner reef flat with small isolated colonies. Behind the field of branching *Acropora*, all corals tend to have small sized colonies with a massive growth form. A number of these colonies are free living in adult stage, although they originally developed on a small solid substratum (detrital fragment of *Acropora*). Substrate cover by Scleractinia is only 50% on an average, but the species diversity is very high, with species seldom found on an emerging reef flat, such as *Astreopora listeri*, *Alveopora* sp., and *Turbinaria* spp. Other major components of this organismic

assemblage include green algae (*Valonia macrophysa*, *Boodlea composita*), brown algae (*Hydroclathrus alathratus*, *Colpomenia sinuosa* are particularly abundant), several Echinoids (*Echinometra mathaei*, *Stomopneustes variolaris*) and *Tubipora musica*.

Scattered in this zone are small sedimentary trails composed of broken *Acropora* branches, encrusted by coralline algae. These sedimentary trails represent the transit towards the back reef of coarse material that will deposit on the innermost part of the reef flat and on the inner slope, where it constitutes the "ballast" which is the framework of the substratum on which seagrasses settle.

4. Seagrass beds. In the reefs of the South-Ifaty region seagrasses are in the process of settling on the back reef flat, on sediment deposits that are not abundant and not yet stabilised. In areas where the very coarse sediment (broken branches of *Acropora*) is dominant, *Thalassodendron ciliatum* settles first in discoidal, then annular patches. Later on, when enough fine sediment has been trapped, a mixed vegetation (*Halodule uninervis*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*) develops. In areas where deposits of fine particules are dominant, *Halophila stipulacea* settles first, and is followed in a subsequent stage by a mixed lawn, as above.

The inner slope is mostly composed of seagrass beds where, in addition to the species already mentioned on the reef flat, *Thalassia hemphrichii* is common.

#### The Reefs Between Beravina Point and 23°18'S (Songeritelo Region)

The specific ecological characters of the reefs of Songeritelo region are the consequence of the following local conditions:

- Lack of development of the original reef nuclei (as defined by Picard, 1967) independently of their own stage of evolution.
- Influence of the nearby Fiherenana estuary which implies:
  - Outflow of low-salinity water above the reef flat and presence of a complex system of spillways.
  - Input of terrigenous sediments which either deposit on the reef flat or transit towards the outer reef.

The outer slope is characterised by the importance of concretion processes which account for the development of a network

of cavities, caves and tunnels under the outer reef flat. It is likely that this indicates a phase of local and rapid seaward growth of the reef.

The boulder tracts are generally replaced by an organic structure composed of lamellar coralline algae cemented together with a Vermetid Gastropod (*Dendropoma*). The development of such a structure, is favoured by the permanent laminar flow of water of the reef flat, even at low tide. In some places, this construction is topped by formations of *Idanthyrus pennatus*. The back part of the whole structure is cemented by thick calcium carbonate deposits of *Neogoniolithon* cf. *fosliei*.

The generalised sediment depositions on the inner reef flat, have the following consequences:

- Reduction in Scleractinian species diversity.
- Development of Metaphyte populations (algae and sea-grasses).
- Effacement of the clear zonation which is replaced by patches of corals, algae or seagrasses.

The community structure of the numerous spillways varies as follows according to the relative importance of hydrodynamical and sedimentological factors:

- Slow and laminar flow of water at low tide, without sediment: dominance of *Jania* cf. *rubens*, *Phyllospongia papyracea* and *Phyllospongia foliascens*.
- Channeled outflows: barren reef rock when the current is rapid, *Thalassodendron ciliatum* when the current is less rapid.
- Important transport of sediment: development of *Idanthyrus pennatus*.

## PART IV

## SYNTHESIS AND RESULTS

Faunistic and Zoogeographic ProblemsThe malagasy Scleractinian fauna

The total number of hermatypic Scleractinia genera and subgenera so far recorded is 62 for Tuléar (general table in appendix) and 63 for Madagascar as a whole. These values are remarkably high and make Madagascar the region with the richest Scleractinian fauna throughout the Indopacific. The following comments must be made on these results:

1. The malagasy Scleractinian fauna is much richer than suggested by Wells' classical paper (1954) which was based on fragmentary data. Although Madagascar is laterally situated in the tropical Indo-Pacific region, the average sea temperature values allowed to predict a richer fauna.
2. It does not seem logical, however to consider Madagascar as the richest area for Indopacific Scleractinia. The lack of data in many areas does not mean low diversity and the high values obtained in Tuléar reflect the continuity and intensity of the collecting effort in this particular locality.
3. The present data complement those published by Rosen (1971b). It appears that the Western Indian Ocean, as a whole, shows a very high generic diversity which was so far unsuspected, with, in particular, a ridge extending from Madagascar to Ceylon, and including Aldabra, Seychelles and the Maldives.
4. From the present study, Rosen's considerations on Scleractinian generic distribution in Indian Ocean can be complemented as follows:
  - a. Genera widespread throughout tropical Indopacific (36 genera).
  - a<sup>1</sup>. 12 genera and subgenera recorded in more than 50% of Indian Ocean localities for which we have relevant information: *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites* (*Porites*), *Favia*, *Favites*, *Montipora*, *Pavona* (*Pavona*), *Galaxea*, *Platygyra*, *Fungia* (*Fungia*), *Cycloseris*, *Stylophora*. In Tuléar, these genera are abundant, with the exception of *Cycloseris*.
  - a<sup>2</sup>. 24 genera and subgenera recorded in 25 to 50% of Indian Ocean localities: *Goniastrea*, *Lobophyllia* (*Lobophyllia*), *Hydnophora*, *Cyphastrea*, *Turbinaria*, *Echinopora*, *Psammocora* (*Psammocora*), *Goniopora*, *Plesiastrea*, *Coscinaraea*, *Herpolitha*, *Leptastrea*, *Seriatopora*, *Pachyseris*, *Astreopora*, *Leptoria*,

*Fungia (Pleuractis)*, *Fungia (Verrillofungia)*, *Leptoseris*, *Alveopora*, *Acanthastrea*, *Psammocora (Plesioseris)*, *Fungia (Danafungia)*, *Symphylia*. Among these genera, *Astreopora* and *Plesiastrea* are not abundant in Tuléar.

- b. Genera and subgenera recorded throughout the Indopacific but scattered in Indian Ocean: *Fungia (Ctenactis)*, *Porites (Synaraea)*, *Merulina*, *Stylocoeniella*, *Mycedium*, *Oulophyllia*, *Echinophyllia*, *Podabacia*, *Diploastrea*, *Trachyphyllia*, *Oxypora*, *Plerogyra*, *Pectinia*, *Cynarina*.
  - c. Genera not widespread in Indian Ocean, and which seem to be more abundant in the Indo-Malayan region: *Caulastrea*, *Halomitra*, *Polyphyllia* (recorded from the N.W. of Madagascar), *Parascolymia*.
  - d. The last group is heterogeneous and includes:
    - d<sup>1</sup>. Genera probably restricted to the Western Indian Ocean: *Siderastrea*, *Horastrea*, *Gyrosmilia* (previously recorded by Pichon, 1964 as *Ctenella*), *Astraeosmilia*.
    - d<sup>2</sup>. Genera without precise zoogeographic significance: *Physogyra*, *Blastomussa*, *Agariciella*, *Montastrea*, *Anomastrea (Pseudosiderastrea)*.
5. The following genera and subgenera have not been recorded yet from Madagascar: *Anomastrea (Anomastrea)*, *Psammocora (Stephanaria)*, *Euphyllia*, *Pavona (Polyastra)*, *Anacropora*, *Ctenella*. The first three of them which occur in nearby localities, could be recorded in Madagascar. *Pavona (Polyastra)* and *Anacropora* are neither widespread nor abundant and *Ctenella* is recorded only from Chagos and Saya de Malha.

#### The problem of the dispersion centre

Both Rosen's studies (1971b) and our present results tend to prove that, in the present status of our knowledge, the generic diversity of the Western Indian Ocean Scleractinian fauna is at least the same as, or even higher than that of the "Classical" Indonesian dispersion centre. Rosen already formulated the hypothesis of two dispersion centres for the Indopacific Scleractinian fauna, the second one being the Central West Indian region. One cannot exclude, however the possibility of only one dispersion centre, but much larger than previously expected. This single centre would be apparently split in two parts due to the existence of the "east Indian barrier", South of Bengal Gulf (lack of insular relays).

#### The problem of marginal belts

From a biogeographical standpoint marginal belts for the Scleractinia are characterised as follows:

- Marked qualitative and quantitative decrease of the components.
- Existence of endemic forms in each of the marginal belts.

At a generic level, a specific marginal fauna is hardly detected: *Anomastrea* is characteristic of the South African region, and *Homophyllia* of the South Australian region.

In Madagascar, the Scleractinian fauna is strikingly homogeneous from North to South: with the exception of *Polyphyllia*, the same genera are found in both Nossi Bé and Tuléar, despite a latitude difference of 10 degrees. Tuléar, however is the southwestern most extension of the area of maximum diversity. South of the Onilahy the reefs show a very poor coral fauna, and are in a state of reduced vitality. This situation is a consequence of the rapid decrease in ocean temperatures.

#### Bionomy of Coral Communities

##### I. Distribution of Scleractinian corals (figs. 64 & 65)

###### A. Species diversity

Species number have been studied in the 25 biotopes in which the barrier reef system has been divided:

- The reef slopes show a higher species diversity than the reef flat.
- On the reef flat, biotopes with a low species diversity are those which are largely emerged at low tide (reef glaxis, boulder tract), or those where sediment deposits are important. On the contrary, inner and outer moat show a higher species diversity.
- In non-emerging biotopes, hydrodynamic factors play a major role in coral reef distribution, species diversity being higher in protected biotopes: lagoon slopes are richer than the outer slopes, the inner moat is richer than the outer moat. On the reef slopes, other factors also influence coral distribution: light on the outer slope, sedimentation on the lagoon slope (very muddy slopes show a low species diversity).

###### B. Surface coverage

The percentage of surface coverage by corals in each biotope shows a fairly good correlation with the species diversity.

Formations such as supercolonies, monospecific or paucispecific assemblages do not alter the general balance of the species composition. This does not apply, however, in early stages of reef development, such as those described from South Ifaty.

In biotopes which do not offer favourable conditions, coral coverage will remain very low, even when the species diversity shows average values (small sized colonies, in a state of reduced vitality).

### C. Action of the major ecological factors

#### 1. Light

Coral species have different requirements for light, and after discussing Laborel's classification (1967) they are grouped in the following categories:

- Strict photophilic species (on the reef flat and upper slopes).
- Tolerant photophilic species (reef flat and slopes except lower slopes).
- Hemisclaphilic species (lower slope).
- Sclaphilic species (hermatypic).

#### 2. Hydrodynamic factors

From the reef front, there is a decreasing gradient in hydrodynamic actions, on the reef flat (from the outer reef towards the lagoon) and along the slope, downwards. It has been noticed that given hydrodynamic conditions, are related to dominant coral growth forms:

- Very exposed conditions: thick encrusting colonies.
- Exposed conditions: digitate colonies (short and thick digitations).
- Partly protected conditions: tall branching colonies.
- Well protected conditions: massive and hemispherical colonies.

There is therefore a correspondence in the dominant growth forms in the communities of the reef flat and that of the slopes.

#### 3. Sedimentation

The influence of sediments deposits of coral communities is related to coral ability to clear away the particules falling on their tissue. Four cleaning mechanisms (Hubbard & Pocock, 1972) can be involved either independently or in combination:



Elimination by gravity, after the tissues are distended by ingestion of water, tentacular action, ciliary action, and continuous mucus secretion.

## II. Coral reef synecology

Species have been classified according to their ecological significance, and with respect to their "Fidelity" to an organismic assemblages in the following categories: exclusive characteristics, preferential characteristics, and, when edaphic factors are locally dominant: strict local characteristics and tolerant local characteristics.

### A. The coral flagstone

Exclusive characteristics: *Pectinia lactuca*, *Cynarina lacrymalis*, *Blastomussa merleti*, *Blastomussa* sp., *Dendrophyllia* n.sp. A number of species of algae, Porifera, Hydroids, Alcyonarians, Gorgonians, Antipatharian also fall in this category.

Preferential characteristics: *Echinophyllia aspera*, *Ocyropsa lacera*, *Horastrea indica*, *Gyrosmlia interrupta*, *?Parascolymlia vitiensis*, *Tubastrea micrantha* (the latter when currents are noticeable).

### B. The reef tract

1. Spur-and-groove zone: The only characteristic species are Alcyonarians: *Lithophytum arboreum*, *Simularia macropodia*, *Nephthea striata*.
2. Change of slope in exposed conditions (reef front).  
 Strict local characteristics: *Acropora danai*, *A. decipiens*, *A. rotumana*, *A. cf. penguins*.  
 Tolerant local characteristics: *Pavona clavus*, *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Millepora platyphylla*.
3. Outer reef flat:  
 Strict local characteristics: *Acropora humilis*, *Chlorodesmis* cf. *Hildebrandtii*, *Jania* cf. *rubens*, *Eucheuma edule*, *E. cf. speciosum*, *Lobophytum patulum*, *Simularia marenzelleri*.  
 Tolerant local characteristics: *Turbinaria decurrens*, *Lithophyllum* sp., *Porolithon onkodes*, *Lobophytum depressum*, *L. meandriforme*, *Palythoa liscia*, *P. capensis*.
4. Inner reef flat:  
 Strict local characteristics: *Turbinaria condensata*, *Sargassum* cf. *heterophyllum*, *Neogoniolithon* cf. *Fosliei*, *Lithophyllum moluccense*, *Lithothamnium erubescens*. (No Scleractinians).  
 Tolerant local characteristics: *Psammocora contigua*,

*Acropora palifera*, *Stylocoeniella guentheri*, *Millepora exaesa*, *Palythoa multisulcata*, *Zoanthus sansibaricus*.

5. Upper slopes and reef flat in protected conditions: *Acropora pharaonis*, *A. arbuscula*.
6. Lagoon slopes:  
Tolerant local characteristics: *Acropora echinata*, *Montipora foliosa*, *Merulina ampliata*, *Galaxea clavus*, *Halomitra philippinensis*, *Fungia danai*, *Favites* n.sp., *Lobophyllia hemprichii*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*, *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Oulophyllia* sp.
7. A number of species are widely distributed in reef biotopes. Among these are: *Amansia glomerata*, *Aglaophenia cupressina*, *Tubipora musica*, *Stylophora pistillata*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Favites virens*, *Goniastrea pectinata*, *G. retiformis*, *Platygyra daedalea*, *Hydnophora microconos*, *Echinopora gemmacea*, *Galaxea fascicularis*.

There is a complete gap between the organismic assemblages of the coral flagstone and of the reef tract proper, and the existence of two distinct biocoenoses is recognised:

- A reef biocoenose, where hermatypic Scleractinia and non-articulate coralline algae are dominant.
- A sub reef biocoenose, or coral biocoenose, fairly homogeneous in its composition where algae, Porifera, Gorgonian, Scleractinians and Antipatharian are dominant. This biocoenose is basically determined by and under the control of a climatic factor (light), but such a biocoenose exhibits a succession of different local aspects each of them being related to the moderate action of a particular edaphic factor.

#### Evolution of Coral Reef Communities (figs. 66-70)

Synecological studies in coral formations of Tuléar have shown that reefs have different biological structures, which correspond to various stages of one and the same evolutionary process.

Younger stages are characterised by a continuous zonation of Scleractinian corals across the reef flat. This zonation is in accordance with the succession of coral growth forms determined by the decreasing intensity of hydrodynamic phenomena. Juveniles stages are also characterised by the activity of limestone-secreting organisms, and by the quasi-absence of sedimentary deposits on the reef flat.

Coral reefs which have reached their maturity show a state of stable balance whereby reef building organisms and sedimentary deposits have approximately the same importance. Deposits of various sediments entail the existence of an inner moat and secondary coral-built formation in the inner reef flat. The existence of fine sediments also account for the settlement of seagrasses.

Degradation aspects depend upon the predominant influence of an edaphic factor, hydrodynamic factor essentially, intervening either directly (transit of water masses, spillways, uprush, sea state) or by controlling transportation and deposition of sediments. In any case, Scleractinian communities are much reduced, and they can even completely disappear in the most degraded stages. They are generally replaced by other Cnidarians (Millepora, Alcyonarians, Zoanthids) or by Metaphytes.

#### Free Living Scleractinian Coral Communities

Free living coral species are not infrequent in coral reef ecosystems. Most of these species are components of soft bottom reef communities, of which they represent an epibiotic aspect.

In Madagascar 23 species of free living Scleractinians are commonly found in the reef environment, out of which 12 belong to the family Fungiidae. Free living corals include species which are permanently free living (in adult stages) and species which are normally sessile but may occasionally be found free living. The colonies are then generally almost or completely spherical, with the corallum completely covered by the soft parts. (*Siderastrea*, *Goniopora*, *Cyphastrea*.) Most free living species lie on the surface of the sediment (with the exception of the root-taped *Trachyphyllia*) and are moved by tide currents, fish feeding activity, and sometimes by autonomous locomotary activity (*Diaseris distorta* in particular).

The existence of free living species within the reef system is largely dependant upon the nature and granulometric composition of the sediment. All major reef biotopes have populations of free living species, which are distributed as follows:-

#### A. Coarse clean sand

1. Outer slope:- *Leptoseris papyracea*, *Herpolitha limax* on the lower part of the spur-and-groove zone.
  - *Diaseris distorta*, *Trachyphyllia geoffroyi* and *Sphenotrochus* sp. in the deeper outer slope.

2. Passes: - *Trachyphyllia geoffroyi*, *Diaseris distorta*, *Sphenotrochus* sp., *Heteropsammia michelini* (up to 60 colonies/m<sup>2</sup> for the latter).
3. Reef Flat: - Several species of *Fungia*, and on the lagoon margin: *Goniopora stokesi*, *Siderastrea radians*, and occasionally *Diaseris distorta*, and *Cycloseris cyclolites*.

B. Muddy sand, sandy mud, and pure mud in lagoon biotopes

1. Muddy sand:- *Heteropsammia michelini* and *Heterocyathus aequicostatus*, (with densities up to 200 colonies/m<sup>2</sup> for the former). Although the two species are frequently found together, *H. michelini* also occurs on clean pure sand, whereas *H. aequicostatus* is more tolerant to a higher mud content, and is therefore to be found in deeper water and in areas where terrigenous deposits exist. *Diaseris distorta* also occurs on muddy sand, in many lagoons.
2. Sandy mud and pure mud: - In extremely sheltered areas, such as some parts of the back reef slope, as well as slopes of enclosed pools and lagoons, muddy substrates are covered with corals belonging to the family Fungiidae. *Herpolitha limax*, an ubiquitous species is found in that particular type of environment, together with the more characteristic *Halomitra philippinensis*, *Polyphyllia talpina*, *Fungia danai*.

It should be stressed that in many cases, reliable ecological data are still lacking, and the ecological significance of free living corals remains uncertain.

## PART V

## GENERAL CONCLUSIONS

Position of Reef Coral Communities in the Littoral BenthosI. Vertical zonation

The "subreefal biocoenose" actually corresponds to the *Echinophyllia* zone and the *Leptoseris* zone, defined by Wells (1954), of which the lower limit, in Bikini is 145m. Despite the water clarity, it is likely that this value is too deep to be included in the Infralittoral Etage, (which is characterised by the possible existence of seagrasses). In the Red Sea however, *Halophila stipulacea* has been collected down to about 70m, which also represents the lower limit of *Echinophyllia* in this area. It is likely, though, that *Halophila stipulacea* is an exception amongst seagrasses, by its tolerance to low illumination. The "subreefal biocoenose" of the lower outer slope (coral flagstone) actually belongs to the Circalittoral Etage, as shown by its overall composition.

The "reef biocoenose" which is composed of photophilic organisms: (hermatypic corals, crustose coralline algae) belongs to the Infralittoral Etage, and develops throughout the whole vertical range of this Etage.

One should also notice in this Etage:

- The paucity of non-reefal infralittoral hard bottoms.
- The ability of Scleractinian corals to develop either on hard bottoms or on soft bottoms.
- The role of climatic factors (light) in the establishment and progressive evolution of the reef biocoenose (although, at maturity, the surface aspects of the reef tract are largely under the control of edaphic factors).

The photophilic reef biocoenose is hereby considered as being the climax of the Infralittoral Etage in tropical seas.

In seas without tides, the reef biocoenose is best compared to the "photophilic algae" biocoenose of the Mediterranean infralittoral (although the latter is not the Infralittoral climax). In temperate seas with important tide ranges, the vertical extension of the reef biocoenose is similar to that of the Laminarian brown algae.

II. Horizontal zonation

The principles of an horizontal (or transversal, i.e. from shore to open sea) zonation have been introduced by Picard (1967) who defines an "Ensemble" as follows:

"An Ensemble is a unit of the benthic space, in which the conditions are homogeneous (or vary regularly between the limits of each unit) from the following standpoint: hydrodynamics, morphology, sedimentology, bionomy."

The application of the "Ensemble" concept to coral reefs leads to the definition of three units: Front-reef Ensemble, Epi-reef Ensemble, and Back-reef Ensemble.

- Front-reef Ensemble

The Front-reef Ensemble includes the sub-reef communities of the coral flagstone, the spur-and-groove zone, the upper spur platform.

- Epi-reef Ensemble

The Epi-reef Ensemble covers the following zones:

- Zone of transfer and deposit of blocks and very coarse particles (outer moat, reef glaxis, boulder tract).
- Zone of transfer and deposit of gravels, and more or less coarse sands (coral built formations of the inner reef flat).
- Zone of retention of fine sands (sandy accumulation and seagrass beds).

- Back-reef Ensemble

The Back-reef Ensemble includes all the lagoon biotopes which fall into three major categories:

- Coral (or at least skeletal) sands, largely contaminated, in Tuléar, by terrigenous elements.
- Seagrass beds (*Halophila stipulacea*, *Halophila ovalis*).
- Coral built formations (lagoon patch reefs, knolls, pinnacles).

When the lagoon is large enough to allow a sufficient fetch, lagoon reefs have a windward side which displays typically front-reef conditions. This is interpreted as an example of a front-reef enclave, within a post-reef Ensemble.

Comparative Bionomy- Front-reef Ensemble

A - The coral flagstone -

The "*Echinophyllia* and *Leptoseris*" community of the outer reef flagstone in Tuléar is similar to that described by Gardiner (1903) from Maldives and by Wells (1954) from Bikini. However, our studies, (both in the Red Sea and Indian Ocean) show:

- that there is no well defined limit between an *Echinophyllia* zone and a *Leptoseris* zone, both of them being present simultaneously, but with a local dominance of either *Echinophyllia* or *Leptoseris*;
- that other genera belonging to the same two families (Agariciidae and Pectiniidae) are consistently present together with the above-mentioned genera, in particular:

Agariciidae: *Pachyseris*

Pectiniidae: *Oxypora*, *Pectinia*.

Accordingly, we have suggested (Pichon, 1972a) that this lower zone of the outer slope be named the "Agariciidae and Pectiniidae zone";

- that some Mussidae, such as *Cynarina lacrymalis* and *Blastomussa merleti*, although not necessarily abundant, can be considered as characteristic of this zone.

The deep outer slope community has been recognised on all investigated Indo-pacific reefs, so long as the outer slope has been studied deep enough, its bathymetric limits and vertical extension being largely dependent upon water limpidity.

In the Caribbean (Jamaica), Goreau and Hartman (1963) recorded on the deeper outer slope, between 40 and 70m, an *Agaricia* community (*A. undata*, *A. fragilis*, *A. cucullata*) which is an excellent equivalent to the Indo-pacific Agariciidae (*Pachyseris*, *Leptoseris*) community.

The same authors, as well as Roos (1964) and Laborel (1967) did insist on some characteristics of Atlantic reef which we ourselves pointed out for the reefs of Tuléar (Fig. 36):

- Reduced activity of limestone-secreting organisms (crustose coralline algae, Scleractinian corals).
- Importance of the sponge fauna.

There is therefore a marked overall similarity in the community structure of the deep outer slope of the Atlantic and Indo-pacific reefs.

## B - Spur and groove zone and spur upper platform -

This is a very exposed part of the reef and data are very few in number. In many instances this zone is characterised by an algal ridge, but this is not a constant feature, as pointed out by Guilcher *et al.* (1965): "One must not consider the algal ridge as a character of oceanic reefs, exposed to a heavy swell. The algal ridge only exists in some regions of the tropical coral seas, and is missing in other regions." The latter is the case in Tuléar despite the existence of *Porolithon onkodes*. In the Caribbean, Wells (1957) considered that the algal ridge cannot develop as a consequence of a very low level of the reef flat (never emerged). The important difference between the level of the reef flat and the mean sea level could also explain the absence of algal ridge in Tuléar: During most of the tidal cycle the depth of water above the spur upper platform would ensure a protection from the swell action and the hydrodynamic balance would not be high enough to allow the development of an algal ridge.

In the Seychelles, Rosen (1971a) pointed out a correspondence between the hydrodynamic conditions and the average growth forms of corals (i.e. dominant species). Rosen defines three "assemblages" which are arranged in a vertical succession; from shallow to deeper water:

1. Exposed conditions: Species with thick and short digitations (*Pocillopora* assemblage).
2. Semi-protected conditions: Tall branching species (*Acropora* assemblage: *Acropora formosa*, *A. pharaonis*)
3. Protected conditions: Dominance of massive species (*Porites* assemblages).

This scheme applies to the zonation observed in the spur and groove zone of the reefs of Tuléar. However, the extremely exposed conditions of the reef front in Tuléar do not appear to exist in Seychelles where Rosen does not mention any aspect with *Acropora decipiens*, *A. danai*, *A. rotumana* (which can be included within category 1 above). To a large extent it appears that a correspondence between hydrodynamic actions and average growth form can also be defined, in Atlantic reefs from the results published by Goreau (1959), Lewis (1960), Roos (1964) and Laborel (1967). This scheme is, not unexpectedly, similar to the Indo-pacific one:

1. Upper zone (exposed conditions), with *Millepora alcicornis*, *Diploria* spp. and *Acropora palmata*, the latter being an equivalent of the *Acropora decipiens*, *A. danai* group of the Indo-pacific. This is an equivalent of Rosen's *Pocillopora* assemblage.



2. Intermediate zone (semi-exposed conditions): Tall branching species (*Acropora cervicornis*).
3. Lower zone (protected conditions): With a dominance of massive growth forms, particularly *Montastrea*.

- Epi-reef Ensemble

General features of reef flat community structures are more difficult to pinpoint than on the reef slopes, and there is a considerable range of local variations. This results from the fact that the surface features of the reef flat are largely determined by the local influence of edaphic factors, and also largely influenced by the recent geological reef history.

Coral reef communities of the inner reef flat seem to be widespread in the Indo-pacific, although they are rarely as developed as they are in South-west Indian Ocean. There is a common list of species amongst which the dominant ones are: *Acropora palifera*, *Porites somaliensis*, *P. lutea*, *P. andrewsi*, *Heliopora coerulea*. More importantly, the distribution of Scleractinian communities on the reef flat complies with the law of correspondence between hydrodynamic conditions and growth forms. Thus, from the more exposed conditions (seaward) to the more protected conditions is an assemblage where tall branching species are dominant (*Acropora pharaonis*, see Fig. 63, 66), followed by a zone of predominantly massive species (*Porites*, *Heliopora*). These correspond to Rosen's assemblages number 2 and 3, as mentioned above. On the reef flat, this general scheme can be locally altered, for instance when an inner moat develops.

Comparison with Atlantic reef flats are difficult:

- Atlantic reef flats are as a rule very narrow and Scleractinian corals are very few in number.
- These reef flats are never emerged (Brazil) or only exceptionally emerged: The lack of species able to withstand any prolonged emersion is likely to be a consequence of the relatively low species density of the Atlantic reef coral fauna. This particular ecological niche seems to remain practically empty.

- Back-reef Ensemble

In the back-reef ensemble, a vertical zonation of coral-built formations is not as conspicuous as on the outer slope. As a consequence of the more protected conditions, the "*Pocillopora* assemblage" which characterises the upper slopes in very exposed condition does not exist.

Tall branching growth forms (such as *Acropora pharaonis* and

*Acropora formosa*) are dominant on the reef flat margins and upper lagoon slopes, together with tabular species (*Acropora hyacinthus*).

Communities predominantly composed of massive species (*Porites*, *Diploastrea*) are found in a shallower situation in protected environment (lagoons) than on the outer slopes.

Such a situation which is the rule throughout the Indo-pacific also applies to Atlantic reefs: Goreau (1959) and Laborel (1970) record the existence in shallow depths, in the lagoons, of massive species (*Montastrea cavernosa*, *M. annularis* which live normally deeper on the outer slope). These authors also mention a fact which we have also pointed out in Tuléar: The richness (and density) of the Scleractinian fauna on the reef slopes in protected conditions.

### The Integrated Ecological Model of Coral Reefs

The reef formations, in the Indo-pacific, show a remarkable morphological and biological diversity. This is even more so when we include Atlantic reefs in the comparison. However, it appears that the major unifying principles of reef zonation which we have defined in Tuléar are valid on a world-wide basis. One can therefore propose an integrated model of reef bionomy, the basis of which is defined by the following general scheme:

#### A. Sub-reefal biocoenose (Cirralittoral Etage)

- Dominance of Agariciidae (and Pectiniidae in the Indo-pacific).
- Limestone-depositing activity very weak or nil.
- Importance of the sponge fauna.

#### B. Reef biocoenose (Infralittoral Etage)

- Very high activity of limestone-depositing organisms (mostly Scleractinia and crustose coralline algae).
- From the reef front, vertical succession (on the slopes), and horizontal succession (on the reef flat) of the following zones:
  1. Zone where the dominant growth form are encrusting (or) with short and thick digitations.
  2. Zone where branching forms are dominant (*Acropora pharaonis*, *Acropora formosa* in the Indo-pacific, *A. cervicornis* in the Atlantic).
  3. Zone where massive forms are dominant: (*Porites* spp., *Montastrea* spp.).

P R E M I E R E   P A R T I E

I N T R O D U C T I O N

## HISTORIQUE

### LES GRANDES ETAPES DE LA CONNAISSANCE DES RECIFS CORALLIENS A MADAGASCAR

---

L'historique de l'exploration scientifique de Madagascar est, pour ses phases principales, liée à celle de la Mer Rouge et de l'Océan Indien. Il était généralement admis, avant l'Expédition Internationale dans l'Océan Indien (1958), que cette exploration avait été comparative-ment quelque peu négligée. Cette affirmation de portée très générale ne vaut en fait que pour les dernières décennies ; encore verrons-nous que, durant cette période, les récifs coralliens n'ont pas cessé d'attirer l'attention des naturalistes.

#### LES PREMIERS TEMPS

Dans sa "Géographie", le célèbre astronome PTOLEEMEE mentionne sous le nom de Menuthias une île, fréquentée par des marins grecs au début du 2ème siècle après J.C., et située à plus de 5° dans l'Est Nord Est du Cap Prasum (côte orientale d'Afrique). Dix siècles plus tard, le géographe arabe EDRICI, synthétisant les récits des voyageurs arabes du Moyen Age, dénomme CHEZBEZAT la plus grande des îles Zanedj, elles-mêmes situées auprès du pays des Zendj (Afrique Orientale).

Il ne fait pas de doute aujourd'hui que les noms de Menuthias et de Chezbezat ont, l'un et l'autre, été employés pour désigner l'actuel-Madagascar.

Au **Moyen Age**, les connaissances géographiques des occidentaux (lesquels se sont dans la plupart des cas, contenté de recopier maladroitement EDRICI) étaient beaucoup moins précises et moins complètes que celles des arabes. Ceci est sans doute la raison pour laquelle la grande île africaine demeura inconnue des européens jusqu'au début du 16ème siècle.

C'est vers le milieu de l'année 1501, en effet, que Pedralvarez CABRAL ramena à Lisbonne - après un long voyage qui l'avait conduit, à la suite de Vasco de GAMA, jusqu'à Calicut- la nouvelle de la découverte de Madagascar. Celle-ci, aperçue pour la première fois par Diego DIAZ l'année précédente, allait ainsi être révélée au monde occidental.

#### REPRESENTATION CARTOGRAPHIQUE DES RECIFS

Les documents rapportés par Vasco de GAMA et Pedralvarez CABRAL permirent aux Portugais de cartographier aussitôt les régions explorées. C'est ainsi que, dès 1502, Madagascar figurait dans le planisphère de CANTINO, avec une forme et une position certes approchées, mais différent déjà radicalement des représentations fantaisistes de la Madagascar imaginée par BEHAIM (1492) par suite d'une mauvaise interprétation des récits de Marco Polo.

En même temps que les côtes de Madagascar, les navigateurs portugais en devaient découvrir les récifs coralliens auxquels ils allaient immédiatement prêter une grande attention. Ces récifs, en effet, représentaient à l'époque un danger considérable pour la navigation, déjà fort hasardeuse par ailleurs. Aussi ne doit-on pas s'étonner de voir que les formations coralliennes sont figurées de façon plus ou moins habiles sur les cartes qui furent dressées dès le début du 16ème siècle, à l'époque des grandes découvertes.

C'est ainsi que pour Madagascar, la carte de Peidro REINEL (1517) mentionne, très sommairement, cela va de soi, les récifs et îles à cayes de la côte Ouest, notamment entre l'Onilahy et le Cap Saint Vincent, d'une part et, plus au Nord, dans la région du banc Pracel et des îles Barren d'autre part.

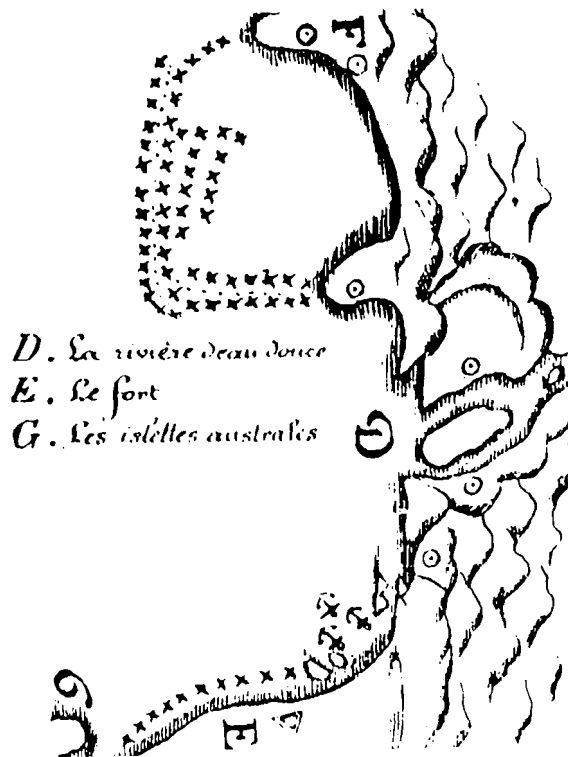


Fig. 1 Carte de la région de Tuléar  
et de la Baie de St Augustin  
( C. de HOUTMAN , 1595 )

Il en est de même pour la baie de Tuléar et de Saint Augustin : la première carte qui en fut donnée (Cornelius de HOUTMAN, 1595) indique déjà de façon approximative, l'existence de récifs dans le tracé desquels on peut reconnaître sans trop de difficultés, l'allure générale quoique très déformée du "Grand Récif".

A cette même époque, on trouve dans l'une au moins des éditions des voyages de Jean Hugues de LINSHOT (édition de DE BRY, 1601), le premier document scientifique concernant Madagascar : il s'agit d'une description du bétail et des fruits qui se trouvent à Saint Augustin, sur la côte Sud-Ouest, description accompagnée d'une planche représentant diverses plantes de cette région.

#### PREMIERE DESCRIPTION DES RECIFS MALGACHES

Il a fallu cependant attendre plus de 150 ans avant que le Chevalier de FLACOURT, commanditaire de la Société de l'Orient (qui devait devenir en 1664 la Compagnie des Indes Orientales ) ne fasse paraître, en 1658, son "Histoire de la Grande Ile", premier ouvrage sur Madagascar, dans lequel figurent de nombreux renseignements intéressant le naturaliste.

Et DE FLACOURT, esprit curieux et méthodique, fut intrigué par les formes étranges des Madréporaires qu'il observa et décrivit en ces termes :

*"Dans les roches de la Mer, il y a grande quantité de rocher qui est admirable à voir imitant les arbres, buissons et excroissances qu'on voit sur la terre ; il y en a comme des champignons, des Esponges, des Potirons, des grappes de raisins, des vesses de loup et tant de sorte qu'il est difficile de les nommer et ce rocher est comme espèce de corail blanc".*

## LES VOYAGES DE NATURALISTES

Un peu plus d'un siècle plus tard (1770), COMMERSON, un véritable homme de science cette fois, qui avait participé à l'expédition de BOUGAINVILLE, décrivait avec enthousiasme "les formes insolites et merveilleuses de la nature Malgache". A la même époque (1775), NIEHBUR publiait les notes que FORSKAL avait amassées au cours d'un voyage effectué quelques années auparavant en Mer Rouge et le long de la Côte d'Arabie, voyage au cours duquel, d'ailleurs, ce dernier devait mourir de la peste. FORSKAL, 1775 : un nom et une date importante dans l'histoire des recherches sur les coraux et les récifs coralliens ; car FORSKAL, le premier, rassembla et étudia une collection qui, pour incomplète qu'elle fut, n'en présentait pas moins une homogénéité géographique indiscutable et, le premier, formula des hypothèses scientifiques sur la formation des récifs coralliens de la Mer Rouge.

A partir du début du 19<sup>ème</sup> Siècle, les recherches sur les récifs et les coraux devaient s'intensifier dans l'Océan Indien et plus encore en Mer Rouge. Dans l'Océan Indien, il faut mentionner les observations ou les récoltes de DARWIN, tout d'abord, qui séjourna, en Avril 1836, aux Cocos-Keeling et à l'Île Maurice, puis ORTMANN sur la côte Est Africaine et à Ceylan, BOURNE à Diego-Garcia (Chagos). En Mer Rouge, ce sont surtout les naturalistes allemands qui s'intéressèrent aux coraux et récifs coralliens. Tous séjournèrent plus ou moins longtemps sur les côtes d'Arabie (EHRENBERG et HEMPRICH, 1823 - 1825), du Sinaï (HAECKEL, 1876) ou de l'Égypte (KLUZINGER) ; et certains mémoires, souvent fort volumineux qu'ils publièrent, à leur retour, sont encore d'un usage courant de nos jours.



Pendant cette période, Madagascar, sans doute rendue assez difficile d'accès en raison de son éloignement, demeura quelque peu dans l'ombre. Alfred GRANDIDIER lui-même, arrivé dans l'Ile en 1685, et que l'on considère, à juste titre, comme le fondateur de la connaissance scientifique de Madagascar, ne peut apporter aux coraux et récifs coralliens toute l'attention qu'ils méritaient.

### EXPEDITIONS ET CAMPAGNES SCIENTIFIQUES

A la fin du 19ème Siècle, cependant, et dans les premières années du 20ème siècle, quatre expéditions doivent retenir notre attention. Celle du voyageur allemand WOELTZKOW, tout d'abord, qui, outre Madagascar, visita également Europa, Juan de Nova, les Comores, Aldabra, etc, ...

Les travaux de cet auteur doivent être mentionnés tout particulièrement ici, car il fut le premier à donner une description, essentiellement géomorphologique d'ailleurs, de certains récifs malgaches et du Grand Récif de Tuléar notamment. Nous citerons ensuite les deux expéditions de GARDINER, la première aux Iles Laquedives et Maldives (1899-1900) étant suivie par la "Percy Sladen Trust Expedition" en 1905, qui engloba l'Archipel des Chagos, les Seychelles et plusieurs autres îles de l'Océan Indien. La quatrième expédition enfin, est celle d'Alexander AGASSIZ à bord de l'"Amra" qui, après avoir parcouru la plupart des récifs du monde, étudia, lui aussi, les Maldives en 1901-1902. Dans les années qui suivirent, de nombreux naturalistes s'intéressèrent aux récifs de diverses îles de l'Océan Indien. Une énumération très complète que nous ne reprendrons pas ici, en est donnée par STODDART (1971). Cet auteur fait remarquer, à juste titre, que les récifs coralliens bordant les masses continentales limitant l'Océan Indien ont été comparativement peu étudiés. On ne peut guère citer, en effet, que les travaux de CROSSLAND (qui avait une expérience personnelle considérable des récifs de Mer Rouge et de la côte Est Africaine), ceux de GRAVIER (1911) dans le golfe de Tdjoura, de SEWELL (1932) et très récemment de PILLAI (1967) sur les côtes Indiennes.

Pendant cette période, les récifs de Madagascar furent étudiés par F. GEAY tout d'abord, lequel rassembla, en 1906, d'importantes récoltes de matériel marin, effectuées dans les formations coralliennes de la baie de Tuléar. Il y a lieu de mentionner également H. POISSON dont les travaux, au demeurant assez disparates, portent souvent sur la faune littorale, et PERRIER DE LA BATHIE pour ses quelques observations d'ordre morphologique. Enfin nous n'aurions garde d'oublier G. PETIT qui s'intéressa particulièrement au domaine marin et R. DECARY, ce dernier ayant entre autres, réuni une fort belle collection de Scléractiniaires.

### LES DEBUTS DE LA BIONOMIE RECIFALE

Les recherches intensives sur les récifs coralliens de Madagascar sont du domaine d'un passé très récent. Ce n'est qu'après 1950, en effet, que GUILCHER d'abord et BATTISTINI ensuite publièrent des études très détaillées sur la géomorphologie des récifs de Madagascar. Quant aux travaux concernant l'écologie et la bionomie des récifs de la Grande Ile, leurs débuts seront contemporains de l'installation d'un Laboratoire permanent de Recherche à Tuléar, en 1961. Ce développement rapide des recherches sur les récifs de Madagascar s'inscrit, en fait, dans le cadre plus vaste d'un renouvellement de l'intérêt général porté aux récifs coralliens, à travers le monde. C'est ainsi qu'eurent lieu, en Mer Rouge et dans l'Océan Indien, outre les nombreux voyages de naturalistes isolés, les expéditions de la *Calypso* en Mer Rouge (1952), aux Seychelles et à Aldabra (1954), de la *Xafira* aux Maldives, Nicobar et détroit de Malacca (1957-1958), et, dans le cadre de l'Expédition Internationale dans l'Océan Indien, certaines croisières de l'*Anton Bruun* et du *Te Vega*.

Nous mentionnerons ici également des expéditions telles que les expéditions israéliennes dans l'Archipel de Dahlak, la "Yale Seychelles Expedition" (Maldives, Seychelles), l'expédition de l'Institut d'Etudes côtières de Baton Rouge (Cocos, Ile Maurice, Seychelles). Enfin et surtout, il convient de citer l'expédition de la "Royal Society" de 1967 à 1970, à Aldabra, expédition qui devait avoir pour conséquence, l'ouver-

ture d'un laboratoire permanent de recherches sur l'atoll, en Juin 1971. Il semble donc bien, ainsi que le montrent les deux exemples, d'ailleurs géographiquement proches, de Tuléar et d'Aldabra, que les recherches modernes effectuées sur les récifs coralliens se font et se feront de plus en plus avec l'appui de stations de recherches situées en zones récifales. La contribution apportée à la connaissance des récifs coralliens par des laboratoires moins spécifiquement orientés vers les recherches récifales, tel que ceux d'Inhaca (1951) ou d'Eilat (1968), sans oublier les institutions plus anciennes comme Al Ghardaqa (qui fut longtemps dirigée par CROSSLAND) ne doit cependant pas être négligée pour autant.

## BUTS DU TRAVAIL

L'objectif du présent travail est double : tout d'abord présenter un cadre bionomique, cadre dans lequel viendront se placer ultérieurement diverses études d'écologie récifale. Ensuite, exposer les résultats concernant la bionomie des peuplements à base de Scléractinaires, c'est-à-dire essentiellement -mais non exclusivement- des peuplements photophiles sur substrat solide de l'étage infralittoral.

### 1/ CADRE BIONOMIQUE

Un récif corallien surtout lorsqu'il est aussi développé et complet que le sont ceux de Tuléar, est bien loin de ne représenter qu'un seul biotope. Les peuplements dont la somme constitue le complexe récifal sont à la fois nombreux, très diversifiés, et ils s'interpénètrent parfois très largement au sein d'une même figure morphologique élémentaire : zone des éperons-sillons ou platier à alignements coralliens et couloirs sableux, par exemple. Leur analyse détaillée dépasse de beaucoup les limites du présent travail, mais il a semblé toutefois utile, dans ce préambule, d'en donner un panorama succinct. Celui-ci rassemble tous les types majeurs des biotopes, c'est-à-dire ceux qui couvrent des surfaces importantes ou ceux dont les peuplements jouent un rôle important dans l'équilibre de l'écosystème récifal (tableau n° I ci-dessous)

<u>Substrats solides</u>	{	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <u>Peuplements épibiotiques</u> <ul style="list-style-type: none"> <li>sciaphiles .....</li> <li>photophiles .....</li> </ul> </li> <li>- <u>Peuplements cryptobiotiques</u></li> <li>- <u>Peuplements endobiotiques</u></li> </ul>
<u>Substrats meubles</u>	{	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <u>Peuplements d'épibiose</u></li> <li>- <u>Peuplements d'endobiose</u></li> </ul>
<u>Végétation phanérogamique ou algale</u>	{	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <u>Peuplements sessiles des feuilles ou des thalles</u></li> <li>- <u>Faune vagile</u> <ul style="list-style-type: none"> <li>rampant sur les feuilles ..... ou les thalles</li> <li>nageant entre les feuilles ..... ou les thalles</li> </ul> </li> </ul>
<u>Poissons</u>	{	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <u>Peuplement permanent</u></li> <li>- <u>Peuplement temporaires</u></li> </ul>

Tableau I - Les biotopes du complexe récifal

a) Substrats solides

Peuplements épibiotiques sciaphiles

Les peuplements sciaphiles de substrat solide sont développés dans des biotopes se caractérisant par une certaine discontinuité de localisation ; dans la plupart des cas, y compris dans l'horizon le

plus profond de la pente externe, ils apparaissent comme des enclaves au sein de peuplements photophiles. Ces peuplements sciaphiles sont essentiellement limités aux tunnels et boyaux obscurs s'ouvrant sur la pente externe, à la face inférieure des blocs (de la levée détritique en particulier) et aux anfractuosités des formations construites organogènes.

Dans un ordre de sciaphilie croissante, on distingue (VASSEUR, 1964) :

- un peuplement à dominance algale (principalement des Rhodophycées) qui présente lui-même trois aspects (faces supérieures relativement éclairées et parois verticales, parois subhorizontales ou verticales en contact avec le fond),

- un peuplement à dominance animale : grands Foraminifères, *Distichopora violacea*, *Gelliodes sp*,

- enfin, un troisième peuplement à dominance animale, essentiellement caractérisé par de *Spongiaires* (Lithistides et Pharetronides).

#### Peuplements photophiles

Les peuplements photophiles occupent une place fondamentale dans l'écosystème récifal. Ceux-ci en effet renferment : d'une part, les peuplements qui, du fait de l'activité concrétionnante de leurs constituants (Scléroractiniaires, Corallinacées) sont à l'origine des formations construites organogènes (ces dernières étant la condition même d'existence des récifs) ; d'autre part, les peuplements composés en majorité d'espèces à activité photosynthétique directe (Algues) ou indirecte (Organismes à Zooxanthelles) et qui, par conséquent, occupent une place capitale dans la structure trophique des édifices coralliens.

L'essentiel du présent mémoire est consacré à l'étude bionomique de ces peuplements que nous ne détaillerons pas dès maintenant.

Les formations organogènes, largement répandues dans les édifices coralliens sont des milieux essentiellement cavitaires, donc très favorables à l'existence d'une *cryptofaune*. Son étude, abordée seulement récemment (CLAUSADE, 1970) montre que chacun des grands biotopes récifaux, sur le platier du moins, possède une faune cryptobiotique particulière. L'importance de la cryptofaune est liée à son rôle dans les réseaux trophiques : il a notamment été montré (VIVIEN, 1973 a) que 48 % des Poissons du platier interne utilisaient la cryptofaune comme nourriture.

#### Peuplements endobiotiques

Les formations construites récifales sont, du fait de leur position dans l'étagement et de leur nature géologique (calcaire organogène relativement poreux), particulièrement exposées à l'action des organismes destructeurs de calcaire. Sans parler des Echinides qui creusent des cupules comme *Echinometra mathaei*, ou plus encore *Echinostrephus molare*, il existe de nombreux Invertébrés menant une vie plus strictement endobiotique (Spongiaires du genre *Cliona*, Sipunculides, Annélides Polychètes, Gastéropodes, *Gastrochoena* (Pélécy-podes lithophages) et dont l'activité biologique a pour conséquence une dégradation des calcaires bioconstruits. Les observations, très fragmentaires, dont nous disposons actuellement semblent montrer l'existence de plusieurs peuplements endobiotiques distincts.

#### b) Substrats meubles

##### Peuplements d'épibiose

Très généralement, les épibiontes des sédiments ne représentent que l'aspect de surface des biocoenoses de substrat meuble. Parmi ces peuplements d'épibiose des substrats meubles récifaux, nous signalerons les peuplements de Scléractiniaux libres, hermatypiques pour la plupart (Agaricidae, Siderastraeidae, Fungiidae)

### Peuplements d'endobiose

La diversité des biocoenoses de substrat meuble est principalement liée à la variété des caractères sédimentologiques et notamment granulométrique du substrat. Presque tous les types granulométriques sont présents dans les récifs coralliens de la région de Tuléar, depuis les blocs de taille décimétrique de la levée détritique jusqu'aux vases des zones abritées (lagon, lagon enclavés et vasques par exemple.)

Par ailleurs, les apports liés aux fleuves Fiherenana et Onilahy entraînent l'existence d'intrusions terrigènes d'importance variable au sein de sédiments organogènes se différenciant eux-mêmes par la nature et l'origine des débris bioclastiques. Enfin, des phénomènes tels que la stratification des sédiments (sable grossier colmaté en profondeur par exemple) ou la présence d'un horizon réduit, contribuent également à la diversification des biotopes sédimentaires.

Dans le lagon, PICARD (1967) et GUERIN-ANCEY (1970) ont mis en évidence les unités de peuplement suivantes :

- sables coralliens purs à Céphalocordés et Pélécy-podes divers,
- sables peu envasés à *Heterocyathus aequicostatus* et *Heteropsammia michelini*,
- sables vaseux à *Ensiculus Philippianus*,
- Vases à *Macoma awajiensis*.

Sur le récif lui-même, THOMASSIN (1969-1973) a pu distinguer :

- un peuplement de type "sable grossier sous influence de courants de fond" et un peuplement de colmatage de la maille, dans les sédiments hétérométrique du platier interne,
- un peuplement identique à celui de "l'*Astropecten* Association" de McNae et Kalk, dans les dunes hydrauliques.



### c) Végétation phanérogamique (ou algale)

#### Peuplement épiphyte sessile

Le peuplement sessile des feuilles (ou des thalles) est constitué : d'une part par des Algues filamenteuses épiphytes, parfois très abondantes, et, d'autre part, par divers groupes d'Invertébrés parmi lesquels dominent les Hydraires Campanulariidae, Sertulariidae, Plumulariidae (GRAVIER, 1970). Beaucoup moins importants sont les Foraminifères (*Marginopora*, *Cycloclypeus*) ou Ascidies.

Sur les tiges des Phanérogames, au contraire, on trouve fréquemment des Spongiaires, Bryozoaires, Ascidies, Alcyonaires et même Scléractiniaires (*Pocillopora*, *Stylophora*).

#### Faune vagile de la frondaison

La faune vagile, liée à la présence même des frondes de Phanérogames, se divise en un peuplement d'espèces sédentaires rampant sur les feuilles et en un peuplement d'espèces nageant à proximité immédiate de la frondaison. Le premier de ceux-ci renferme surtout des Gastéropodes (*Smaragdia rangiana*, *S. sowerbyana*, *Columbella sp*, *Phasianella sp*), mais aussi des Anomoures (Paguridae), des Amphipodes (Caprellidae), des Isopodes.

Le deuxième de ces peuplements est remarquable par l'abondance des Caridea (Palemonidae notamment), de certains Amphipodes et de Poissons (Labridae, Syngnathidae, Gobiidae, Tetraodontidae).

### d) Poissons

L'ichtyofaune récifale ne peut, en toute rigueur, être considérée comme un peuplement strictement benthique. Cependant, les relations entre Poissons et peuplements benthiques récifaux sont particulièrement nombreuses sur le plan trophique notamment, et l'étude des uns doit nécessairement être complétée par celle des autres

Il existe pour chacun des grands biotopes récifaux (VIVIEN, 1973 a, 1973 b) un peuplement ichtyologique particulier, qui peut lui-même se subdiviser en un peuplement permanent, et en un peuplement temporaire, ce dernier étant constitué d'espèces présentant des migrations régulières liées aux marées. A l'intérieur de ces deux catégories on observe, de plus, un relai entre deux populations, l'une à activité diurne, l'autre à activité nocturne.

#### e) Stratification des peuplements récifaux

L'étude de la répartition des peuplements récifaux en diverses strates a été abordée par ROSEN (1971).

Cet auteur considère l'existence des trois strates suivantes :

Strate A : Endofaune des sédiments,

Strate B : - Plateforme rocheuse,

- Colonies isolées sur substrat meuble,

- Microatolls,

- Blocs et débris,

Strate C : - Coraux sur plateforme rocheuse,

- Coraux sur microatolls,

- Coraux sur blocs et débris.

D'un point de vue écologique, aussi bien que d'un point de vue méthodologique, il semble que l'on doive faire la distinction entre la stratification des *substrats* (il s'agit plutôt d'une hiérarchie) et la stratification des *peuplements* (tableau n II). Ainsi, substrats solides et substrats meubles doivent-ils être considérés comme équivalents et comme représentant le support *primaire* de peuplements qui dans l'un et dans l'autre cas peuvent être épibiotiques ou endobiotiques.

- Les peuplements d'endobiose (dénudés de Matréporaires hermatypiques) ont la signification d'une strate "interne".

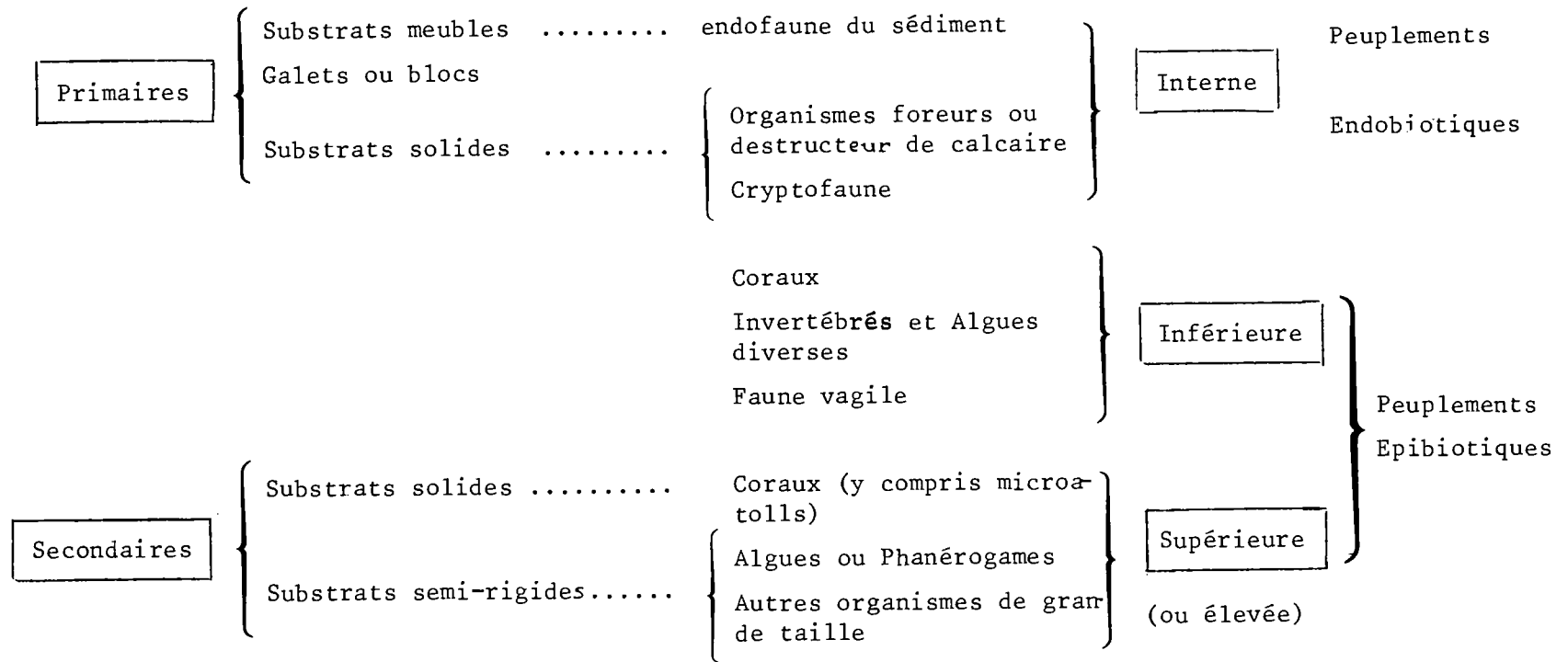


TABLEAU II : Correspondance entre stratification des peuplements et Stratification des substrats

- Les peuplements d'épibiose, au contraire renferment des Madréporaires hermatypiques, sur les substrats solides comme sur les substrats meubles. Sur ces derniers, il s'agit de formes libres à l'état adulte (plusieurs genres de Fungidae, et quelques espèces appartenant aux genres *Siderastrea*, *Goniopora*, *Leptoseris*, *Heteropsmmia*, *Heterocyathus*, etc, ...) . L'épibiose peut, en général, être divisée en deux strates de peuplement :

- la strate inférieure (ou sous-strate), composée le plus souvent d'organismes peu élevés au-dessus du substrat et parfois largement étalées sur celui-ci.

- la strate élevée, qui est constituée d'organismes de grande taille, à affinités plus nettement photophiles.

Les Madréporaires peuvent appartenir à l'une ou l'autre de ces deux strates. Certaines des colonies de la strate élevée peuvent, au même titre que les Phanérogames ou les grandes Algues, servir de support *secondaire* à une faune et une flore très variées.

L'ensemble est parfois si complexe qu'il peut constituer un véritable "microcosme" dont l'étude peut être réalisée indépendamment. On doit noter, enfin, que la strate inférieure est composée d'organismes présentant un degré de sciaphilie plus ou moins prononcé. Dans certains cas, (lorsque la strate élevée est dense, ou sous des colonies tabulaires ou en console) le peuplement de la sous-strate peut ne plus appartenir à la même biocoenose, voir au même étage que la strate élevée (phénomène d'enclave).

Les observations et les relevés que nous avons effectués depuis 1961, complétés par l'interprétation de plans photogrammétriques nous ont permis d'aboutir à une mise en place des principaux biotopes réceptifs, biotopes servant de cadre aux différentes unités de peuplement décrites ci-dessus. Cette mise en place se présente sous la forme :

- d'une analyse descriptive des peuplements, suivant des coupes transversales judicieusement choisies, échelonnées du nord au sud de la région étudiée,

- de cartes bionomiques dont l'échelle, variable d'une carte à l'autre est appropriée aux caractères particuliers des peuplements cartographiés.

On ne saurait nier que les limites entre les divers peuplements ne sont pas immuables. Des variations dans l'extension de certains biotopes, l'apparition ou la disparition de quelques autres ont été observés à plusieurs reprises depuis 1961. Ces variations, qui peuvent être quelquefois plus ou moins périodiques concernent surtout les milieux sédimentaires et sont à relier aux variations et à l'évolution du régime général hydrométéorologique. La cartographie présentée ne peut donc prétendre, à un instant donné, à une exactitude absolue. Elle reflète avant tout un "état moyen" des biotopes, tel qu'il se dégage d'observations échelonnées sur une douzaine d'années.

## 2/ LES PEUPELEMENTS A BASE DE SCLERACTINIAIRES

L'étude présentée dans ce mémoire, de la composition, de la distribution et de l'évolution des peuplements à base de Scléreactiniaux dans les récifs de Tuléar se veut être essentiellement *bionomique*. Elle se distingue, en cela, de la plupart des travaux précédemment effectués dans les récifs coralliens sur ces mêmes peuplements, travaux qui trop souvent ne concernaient qu'un groupe ou qu'un petit nombre de groupes faunistiques ou floristiques. Il en est ainsi, par exemple, des travaux de ABE (1937), ABE et *al* (1937), CLOUD (1959), GOREAU (1959) MAYOR (1918), ODUM et ODUM (1957); STEPHENSON et *al* (1931), LOYA (1971), et dans une certaine mesure de MANTON et STEPHENSON (1935) BARNES et *al*. (1971) pour ne citer que les plus importants.

Certes, les Scléractiniaires jouent, dans les édifices coralliens, un rôle fondamental, surtout dans les biotopes de substrat solide. Certes, il leur arrive souvent de former des peuplements purs mono ou paucispécifiques, recouvrant le substrat à 100 % sur des milliers de mètres carrés. Quelque importante que puisse être leur place dans les appareils récifaux, celle-ci ne doit pas faire oublier, cependant, l'existence, dans les mêmes biotopes, de représentants d'autres groupes faunistiques ou floristiques.

Pour notre part, nous avons tenté de conserver à cette étude un caractère aussi synécologique que possible, c'est-à-dire que nous avons essayé, chaque fois que cela était possible, de tenir compte des rapports mutuels entre ces différents composants faunistiques ou floristiques des peuplements.

En procédant ainsi, nous nous sommes heurté de façon permanente à une difficulté d'ordre systématique dont il convient de souligner l'importance et même la gravité : la faune et la flore benthiques de l'Océan Indien tropical sont, dans l'ensemble, mal connues, et même très mal connues. Cet état de fait est encore flagrant dans les milieux coralliens, et surtout sur les substrats solides, ainsi qu'en témoignent le nombre d'espèces, de genres, voire même de familles nouvelles, qu'il a fallu créer sur la base du matériel récolté à Tuléar. De plus, la carence aiguë de systématiciens, botanistes ou zoologistes, à l'échelle mondiale, jointe au fait que la taxonomie des groupes concernés est souvent d'un abord difficile, même lorsqu'elle est bien connue (ce qui est rarement le cas), rend la tâche de l'écologiste singulièrement ardue.

*Or, il n'est pas de bionomie valable sans une base systématiquement solide.*

Il y a là, un problème dont il convient d'être clairement conscient et que, pour notre part, nous avons essayé de résoudre au mieux, en faisant appel, chaque fois que cela fut possible, à des spécialistes de la taxonomie des divers groupes concernés.

*En l'état actuel de nos connaissances*, la base systématique du présent travail nous semble offrir un maximum de garanties. Cependant, malgré les précautions prises, elle ne peut, au moins sur certains points, être considérée comme définitive en raison des lacunes importantes qui subsistent dans la connaissance zoologique ou botanique des peuplements coralliens.

### 3/ DELIMITATION DE LA REGION ETUDIEE

Les récifs de la région de Tuléar fournissent le cadre de la présente étude, dont les buts ont été précisés ci-dessus. Tuléar se trouve près de l'extrémité méridionale d'une série presque ininterrompue de formations récifales, s'étendant sur près de 120 milles (plus de 200 km) au large du littoral du Sud Ouest de Madagascar, entre le delta du Mangoky et l'Onilahy (fig. 2). Il y a là un ensemble d'édifications coralliennes d'une extraordinaire variété et d'une très grande richesse.

Il n'était pas possible, dans le cadre de ce travail, d'étudier la totalité de ces formations, aussi nous sommes nous limité à un secteur centré sur Tuléar et d'une longueur de 22 milles environ. Plus précisément, nous avons pris en considération tous les récifs compris entre l'estuaire de l'Onilahy au Sud, et la fausse passe d'Ifaty, au nord (fig. 3).

La zone ainsi délimitée présente l'avantage d'offrir dans un espace restreint, une diversité qui n'est pas à dédaigner. Les récifs à cayes, malgré tout, sont absents ; il ne nous a pas été possible, par ailleurs, d'inclure dans ce mémoire, l'étude de Nozy Vé. Cette île pourtant relativement proche, représente un excellent exemple de ce type particulier de récif, que l'on retrouve plus au Nord, à partir de Nosy Hao.

## PROBLEMES METHODOLOGIQUES

Nous avons, dans le chapitre précédent, présenté un panorama succinct des principaux peuplements benthiques des récifs coralliens. Notre propos n'est pas de développer ici, la méthodologie propre à l'étude qualitative ou quantitative numérative de chacun des biotopes énumérés. Qu'il nous soit simplement permis de rappeler que le principe de la méthode (inspirée de celle de BRAUN-BLANQUET en phytosociologie terrestre) reste le même, qu'il s'agisse de substrat solide ou de substrat meuble, d'endobiose ou d'épibiose (PICHON, 1972 c).

Nous insisterons, par contre, dans les lignes qui suivent, sur quelques points particuliers, inhérents à l'étude bionomique des peuplements de Scléactiniaires.

### 1/ Définition et numération des colonies

D'un point de vue zoologique, une colonie de Scléactiniaires est une formation tirant son origine *d'une* et d'une seule *planula*. En général, les planulae se fixent sur un substrat solide préexistant (lequel peut être parfois un squelette de Scléactiniaire mort) et donnent naissance à des colonies parfaitement distinctes. Mais les planulae peuvent aussi se fixer sur les parties mortes (parties basales très souvent) de colonies de leur propre espèce. Après un certain temps de développement la nouvelle colonie va fusionner avec celle qui lui a servi de support, à l'origine. Un tel phénomène, lorsqu'il se répète fréquemment conduit à la création de formations continues de Scléactiniaires vivants. Ces formations que nous appellerons *super-colonies*, sont composées d'éléments sans parenté ou appartenant initialement à des générations distinctes, et qu'il ne devient plus possible de distinguer. Les super-colonies peuvent couvrir des surfaces de plusieurs dizaines de mètres carrés, et parfois même jusqu'à 100 m<sup>2</sup> ou plus.



Ceci est en particulier le cas pour plusieurs espèces appartenant aux genres *Acropora*, *Montipora*, *Pavona*, *Porites*.

Chez les formes branchues ou foliacées (certains *Acropora* ou *Pavona*) la partie basale des super-colonies peut à nouveau se nécroser, et il n'y a plus alors, continuité entre les parties vivantes. De plus, la partie inférieure est souvent colmatée et ennoyée par le dépôt d'une couche de sédiment ou par une cimentation due aux Algues Corallinacées. Dans de tels cas, il devient tout à fait impossible de savoir si l'on est en présence d'une super-colonie ou seulement d'une surface couverte par des colonies proches les unes des autres. MANTON (1935) considère qu'un pied carré (soit environ 0,1 m<sup>2</sup>) de madréporaire branchu correspond à *une* colonie. Ceci est sans doute valable pour un petit nombre d'espèces, mais ne paraît pas devoir être généralisé. Une estimation de l'importance d'une super-colonie peut être obtenue par comparaison de la surface qu'elle recouvre, avec la surface moyenne d'une colonie simple, normale, de la même espèce : le rapport des surfaces donne, pour chaque super-colonie, son équivalence "en colonie vraie" et l'utilisation de la méthode à double coefficient ne présente dès lors plus de difficulté particulière (rappelons que dans les relevés de type phytosociologique, chaque colonie, pour les espèces coloniales, est comptée comme correspondant à l'individu pour les espèces solitaires). Exceptionnellement, les super-colonies peuvent être si développées qu'elles constituent alors par elles-mêmes une véritable entité écologique (aspect, faciès, sous-communauté).

## 2/ Morphologie du squelette (fig. 4)

Les formes de croissance des Madréporaires sont très variables suivant l'espèce considérée, mais aussi, pour une même espèce, suivant les conditions de milieu.

La plupart des espèces ont, en général, un squelette dont la forme tend à se rapprocher de l'une des diverses formes-types caractéristiques, décrites depuis longtemps (notons cependant que l'on peut *toujours* trouver des intermédiaires).

Les diverses formes-types peuvent être classées en plusieurs catégories, en fonction des relations existant entre les différentes caractéristiques "géométriques" des colonies. Dans ce but, un indice de hauteur  $h$  a été défini de la façon suivante :

$$h = \frac{2 H}{D+d}$$

$H$  = hauteur de la colonie

$D$  = plus grande dimension horizontale de la colonie

$d$  = plus grande dimension de la colonie suivant une direction perpendiculaire à celle de  $D$ .

(Cette expression donne pour les colonies dendroïdes, qui ont souvent une forme "en éventail", des valeurs comparables à celles des autres colonies à croissance verticale importante).

On peut ainsi, suivant les valeurs de  $h$ , définir trois catégories de formes de colonies ( $h \geq 2$ ,  $0,5 \leq h \leq 1,5$ ,  $h < 0,5$ ) à l'intérieur desquelles une subdivision est établie en utilisant deux autres indices :

$$l_t = \frac{L}{S}$$

$$a = \frac{S}{s}$$

$L$  = surface couverte par les tissus vivants

$S$  = surface de la projection horizontale de la colonie

$s$  = surface en contact avec le substrat.

Catégorie 1 : Colonies à développement essentiellement vertical  
( $h \geq 2$ )

Cette catégorie renferme les formes de croissance suivantes :

- dendroïdes :  $h > 2$ ,  $l_t$  important ( $\geq 3$ ),  $a > 4$
- branchu (ou rameux) :  $h > 2$ ,  $l_t \geq 3$ ,  $a > 4$
- claviforme :  $h > 2$ ,  $l_t \geq 4$ ,  $a \geq 2$
- colonnaire :  $h > 2$ ,  $l_t \geq 4$ ,  $a \neq 1$

Catégorie 2 : Colonies également développées verticalement  
et horizontalement ( $0,5 \leq h \leq 1,5$ )

Les formes de croissance les plus importantes et les plus caractéristiques sont les suivantes :

- en "bouquets" :  $l_t$  important,  $2 < a < 9$
- fasciculés :  $l_t$  important,  $2 < a < 9$
- massives, allant depuis les lames encroûtantes épaisses jusqu'aux colonies hémisphériques, ou même pratiquement sphériques :
  - ° lames encroûtantes épaisses  $l_t \neq 1$ ,  $a \neq 1$
  - ° hémisphériques  $l_t = 2$ ,  $a = 1$
  - ° sphériques  $l_t = 4$ ,  $a$  important (les colonies en forme de sphères d'ailleurs irrégulières sont libres ; il n'y a donc pas de valeur théorique pour  $a$ )
  - ° en dôme (formes libres comme chez *Halomitra* par exemple) :  $l_t \neq 2$ , pas de valeur pour  $a$ .

Catégorie 3 : Colonies à développement essentiellement horizontal  
( $h < 0,5$ )

Cette catégorie renferme les formes de croissance suivantes :

- discoïdale (et ovale plus ou moins allongée)  $l_t \neq 1$
- tabulaire :  $l_t \neq 1$ , a important ( $\geq 10$ )
- digitée :  $l_t$  important, a important
- en console : (ce type pose le problème qui sera envisagé plus loin des substrats inclinés).

Une telle classification est nécessairement schématique et les valeurs données pour les indices  $h$ ,  $l_t$  et  $a$  ont seulement une valeur indicative. L'utilisation de  $l_t$ , en particulier est délicate, en raison de la difficulté qu'il y a pour connaître -autrement que par une estimation grossière- la surface des tissus vivants d'une colonie. Par ailleurs, l'existence de formes intermédiaires entre celles, bien caractéristiques, que nous avons mentionnées, fait que cette classification demeure incomplète.

### 3/ Problème des diverses strates

D'un point de vue méthodologique, l'étude des différentes strates est menée simultanément ; pendant l'exécution des relevés, chaque strate est identifiée grâce à un signe conventionnel qui permet ensuite la reconstitution des stocks faunistiques (ou floristiques) caractéristiques de chacune d'entre elles. Toutefois, dans le cas d'enclave en sous-strate, on effectuera un relevé différent pour chacune des deux strates, puisqu'il s'agit, dans ce cas précis, de deux peuplements distincts et indépendants.

### 4/ Différences d'échelle des colonies

Une importante difficulté d'ordre méthodologique réside dans les différences d'échelle entre les diverses colonies. Cette difficulté

est liée à l'existence que nous avons mentionnée précédemment, de colonies de grande taille et de super-colonies.

De façon à conserver des dimensions optimales, pour la surface des relevés, on est conduit à faire varier celle-ci dans une assez large mesure, en fonction de la nature du peuplement.

La plupart des colonies de Scléactiniaires hermatypiques sont de taille décimétrique, et un relevé effectué sur une surface homogène a, en général, dans ce cas, une taille métrique (de 1 à 5m<sup>2</sup> le plus souvent). Cependant, dans un grand nombre de biotopes, on rencontre des grandes colonies ou des super-colonies de taille métrique ou même décamétrique. On est alors conduit à réaliser des relevés sur des surfaces minimales beaucoup plus grandes que dans les autres cas (de 25 à 100 m<sup>2</sup> en moyenne). On observe même, parfois (certains peuplements à *Pavona* ou à *Acropora*), des super-colonies dont les dimensions **sont** telles que toute tentative de quantification, comparativement au reste du peuplement est dénuée de signification. Ces formations seront alors considérées, soit comme des "microcosmes", soit comme des peuplements monospécifiques.

## 5/ Inclinaison du substrat (fig.5)

### a) Substrat horizontal

La technique du relevé de type phytosociologique est une traduction de la vue en plan des peuplements couvrant la surface de référence. Il s'agit donc, d'une mesure de la projection verticale des colonies sur le substrat qui est, en général, sensiblement horizontal.

La projection est *perpendiculaire* à la surface de référence, préalablement délimitée sur le substrat.

---

b) Substrats peu inclinés (jusqu'à 45° environ)

Pour des raisons d'ordre pratique, la surface de référence  $S_r$  sur laquelle se fait le relevé est définie et mesurée sur le substrat. Lorsque celui-ci reste peu incliné (moins de 45°), la plupart des colonies conservent une croissance essentiellement verticale. (Ce sont surtout les formes de la catégorie 1 définie ci-dessus : colonies dendroïdes, branchues, columnaires ou claviformes). Pour cette raison, la surface qu'elles occupent est mesurée en projection horizontale. Si  $\alpha$  est l'angle **d'inclinaison** du substrat sur l'horizontale, ceci revient à effectuer un relevé sur une surface fictive horizontale  $S_h$  :

$$S_h = S_r \cos \alpha$$

Pour  $\alpha = 45^\circ$ , par exemple, tout se passe comme si le relevé était effectué sur une surface horizontale qui ne représente que 70 % de la surface de référence mesurée sur le substrat. On doit tenir compte de telles différences lorsque l'on compare des relevés exécutés sur des substrats d'inclinaison différente. Lorsque des substrats peu inclinés sont occupés par des colonies de Sclérectiniales appartenant aux catégories 2 et 3 définies ci-dessus, on mesure la surface de celles-ci par projection non plus horizontale, mais perpendiculaire au substrat. Il n'est pas alors nécessaire de faire intervenir un coefficient de correction lié à l'inclinaison

Dans le cas le plus général, on trouve, en mélange, des colonies de Sclérectiniales appartenant aux trois catégories. Le coefficient de correction à apporter doit alors tenir compte de l'inclinaison du substrat, et du rapport entre les surfaces couvertes par les colonies de la catégorie 1, et les colonies des catégories 2 et 3.

c) Substrats fortement inclinés (de 45° environ à la verticale)

Les pentes fortement inclinées montrent en général un peuplement dans lequel dominent les formes des catégories 2 et 3, celles de la catégorie 1 y étant exceptionnelles. La mesure de la surface occupée par les diverses colonies se fera donc par projection perpendiculaire au substrat. Pour les pentes subverticales ou verticales la seule difficulté provient des formes en console, pour lesquelles, en effet, une projection perpendiculaire au substrat perd toute signification. Dans ce cas, la mesure de la surface occupée se fera exceptionnellement en prenant en considération la surface *horizontale* des consoles, et non plus la surface projetée sur le substrat. (En procédant ainsi, on tend d'ailleurs, à prendre en considération la surface occupée par les tissus vivants des colonies).

Malgré ce traitement particulier, le taux de couverture par les Scléractiniales demeure toujours inférieur à 100 % pour deux raisons au moins :

- sur les pentes subverticales ou verticales les coraux, et notamment les formes en console, sont relativement dispersés,
- sous les formes en console la partie du substrat située dans l'ombre des colonies est généralement dépourvue de Scléractiniales. Lorsque s'y installent des Algues ou des Invertébrés, ceux-ci constituent en "sous-strate", un peuplement présentant des affinités sciaphiles très nettes et qui appartient à une autre biocoenose, justiciable d'une étude indépendante.

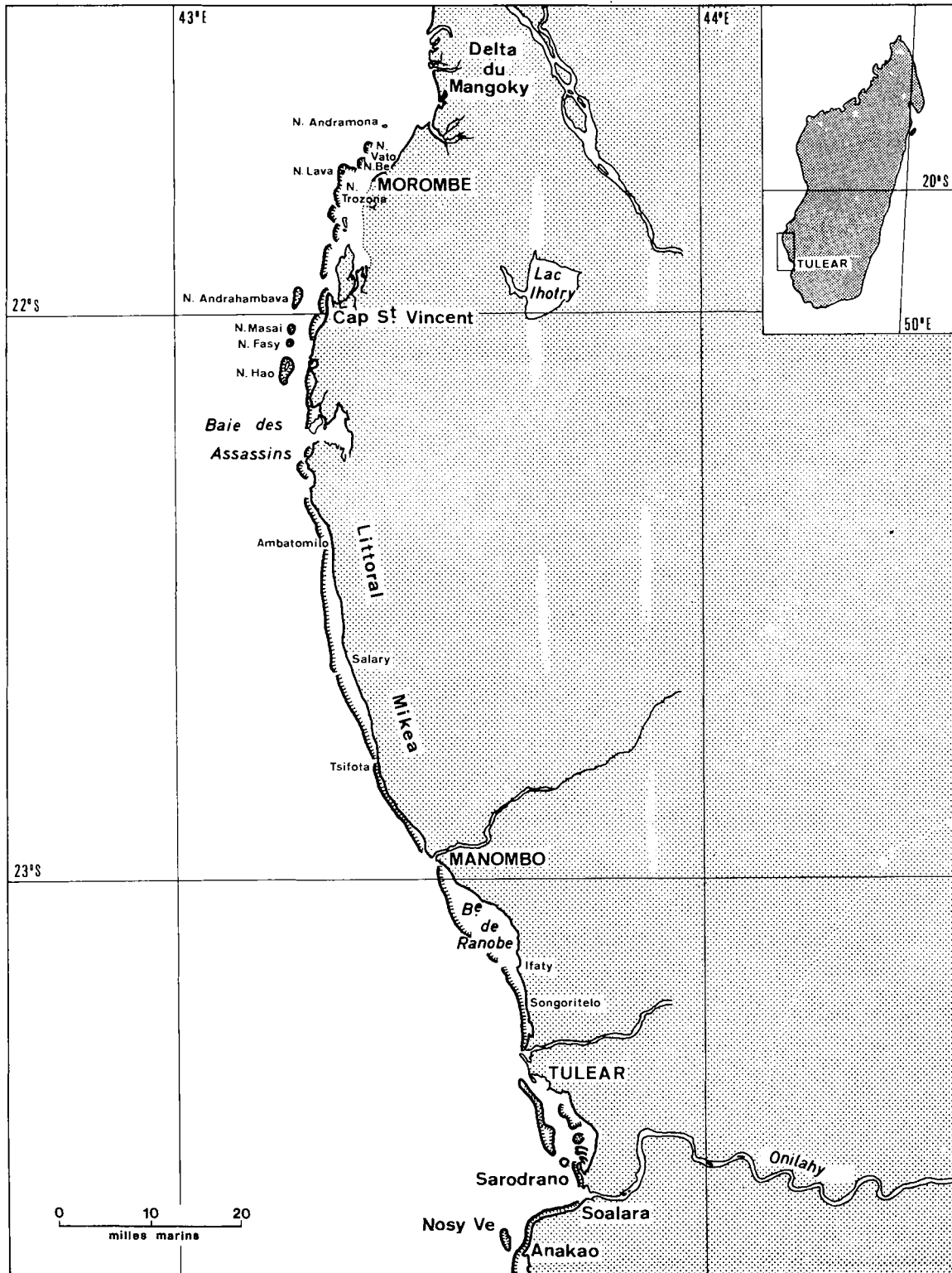


Fig 2 Carte des récifs du sud-ouest de Madagascar



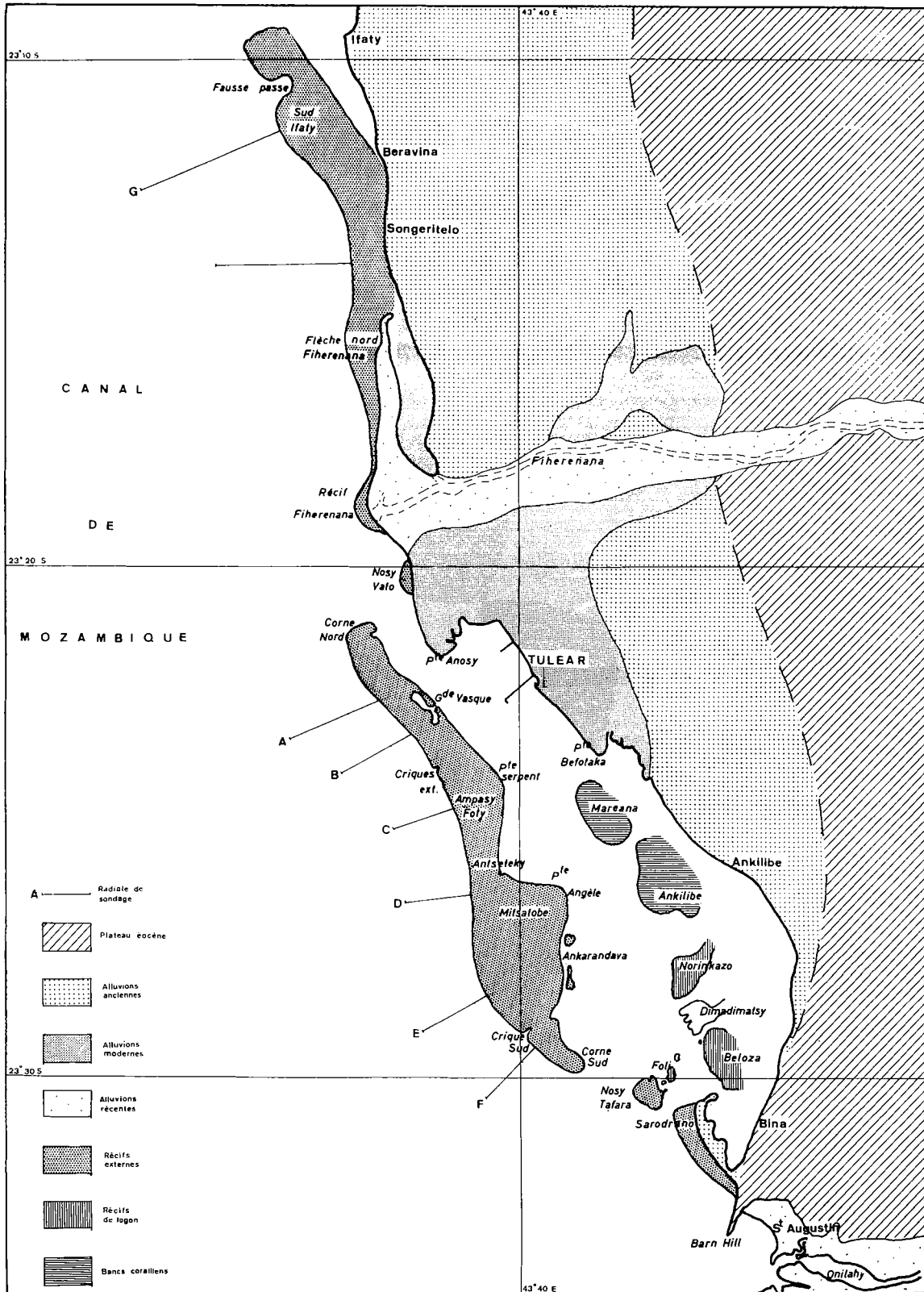


Fig. 3 Les récifs coralliens de la région de Tuléar

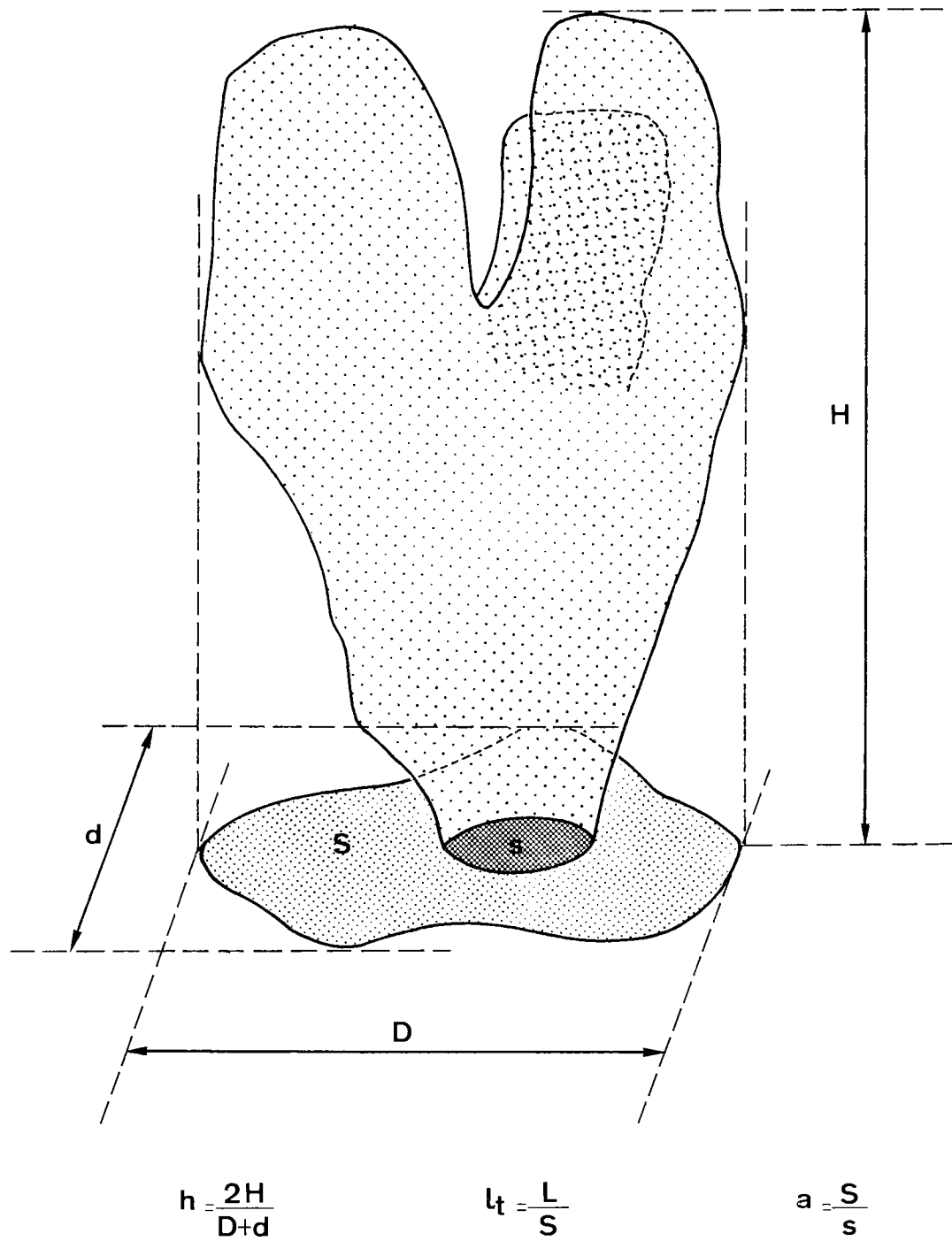


Fig:4 Mensurations et indices de forme des colonies de Madréporaires

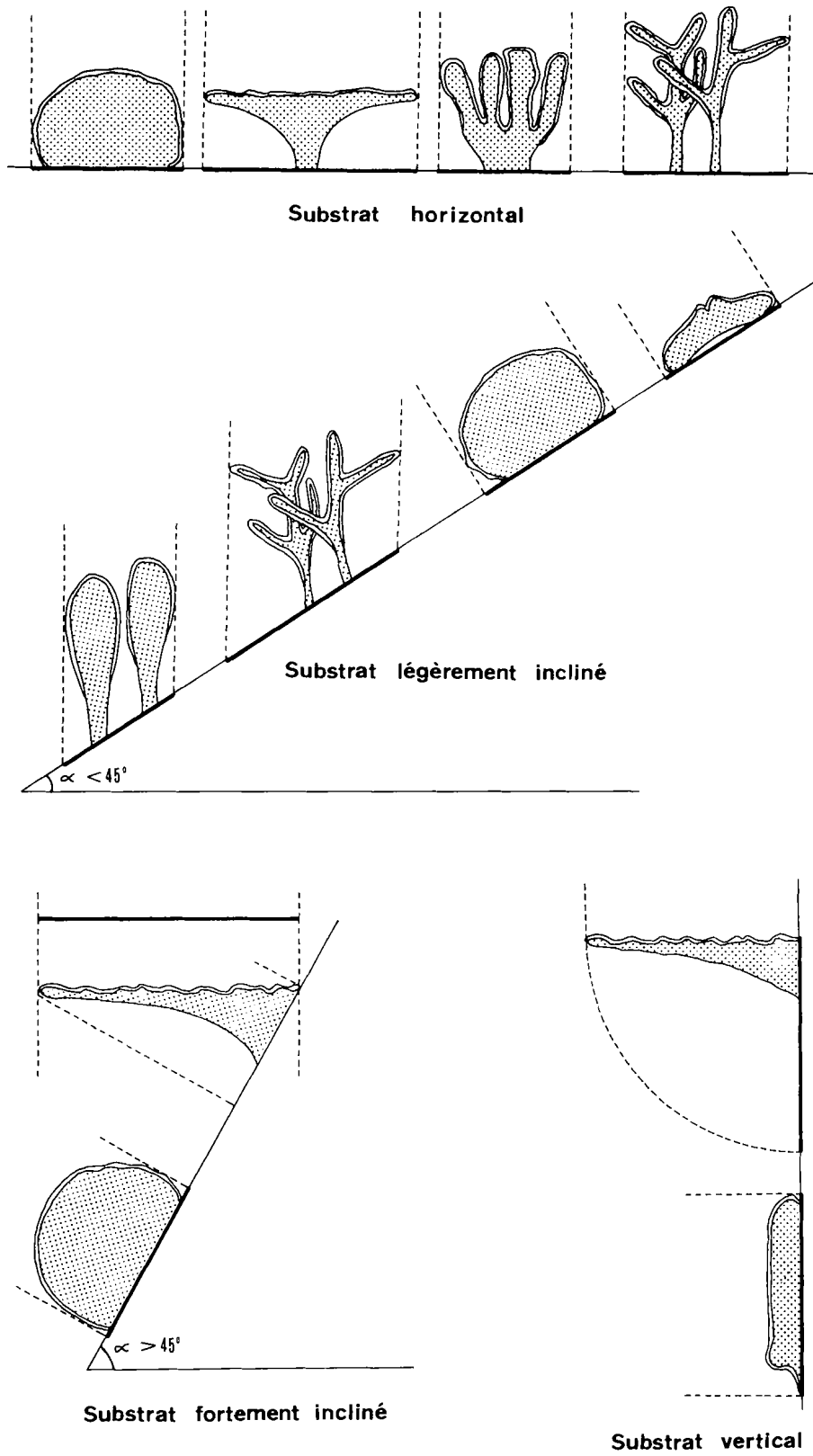


Fig 5 Projection des surfaces de diverses formes de colonies

DEUXIEME PARTIE

LES CONDITIONS DE MILIEU

## STRUCTURE GEOLOGIQUE DE LA REGION COTIERE

---

La géologie côtière de la région de Tuléar se caractérise par la juxtaposition de deux grands ensembles : vers l'intérieur, un plateau calcaire dont l'altitude varie de 200 à 300 m., et une plaine basse alluviale occupant la zone littorale.

### 1/ LE PLATEAU CALCAIRE

Le plateau calcaire, qui s'étend sur 50 kilomètres environ dans l'arrière pays (plateau Belomotra) est constitué par des dépôts marins en majorité éocènes.

Ces formations éocènes sont essentiellement représentées par des calcarénites à *Alveolina elliptica* et des grès marneux jaunes lutétiens, ainsi que par des calcaires marneux à Huîtres qui affleurent largement à la surface du plateau. Localement (montagne de la Table, à 12 km de Tuléar), cette série est surmontée par des calcaires à *Ostrea pelecydion* et des croûtes à chailles dont l'âge est incertain (probablement oligocène). Enfin, les calcaires grés-marneux à *Cyphus arenarius* et Echinides des environs de la cote 207 (16 km de Tuléar) sont attribués au Miocène. La bordure occidentale du plateau calcaire est constituée par un talus ou côte de 150 à 200 m. de hauteur, se présentant parfois sous l'aspect d'une falaise ou d'une cuesta dominant la plaine alluviale.

2/ LA PLAINE COTIERE

Immédiatement au Nord de l'estuaire de l'Onilahy, le plateau calcaire arrive jusqu'au littoral et les falaises de la Pointe Barn Hill sont taillées dans le calcaire éocène (voir fig. n°3). Lorsque l'on se dirige vers le Nord, la ligne de rivage d'abord SSW-NNE, prend rapidement une orientation SE-NW (baie de Tuléar, baie de Ranobé). Il en résulte que la bordure du plateau calcaire, qui garde une direction sensiblement SSW-NNE, s'éloigne dans l'arrière pays.

La largeur de la plaine alluviale, nulle à la latitude de la pointe Barn Hill, augmente donc régulièrement du Sud vers le Nord.

La stratigraphie de la plaine de Tuléar nous est connue grâce à deux sondages, l'un effectué par les services hydrogéologiques, dans la partie amont du delta du Fiherenana (sondage TU 1 bis) et l'autre par la Société des Pétroles de Madagascar dans la zone littorale (sondage TJ bis). Ces sondages montrent que la plaine de Tuléar est constituée par un épais remblaiement alluvial fluviatile et parfois fluvio-marin, d'âge essentiellement pleistocène, reposant sur le Lutétien Marneux. Ces dépôts quaternaires présentant, dans leurs détails, des faciès extrêmement variés.

Dans la plaine de Tuléar, en surface, on observe surtout des épandages sableux qui peuvent être classés en plusieurs systèmes dunaires, montrant une rubéfaction d'autant plus intense que les matériaux sont plus anciens :

- sables roux-rouges dépourvus de calcaire, parfois recouverts de croûtes multiples, reposant sur des grès calcaires beiges,

Ces dépôts pourraient correspondre à un remaniement en place des sédiments continentaux pliocènes.

- sables roux-orangés, également dépourvus de calcaire, formant des arcs dunaires paraboliques, localement grésifiés, d'orientation NW - SE,

- sables jaunes, plus ou moins foncés, disposés en dunes paraboliques d'orientation Nord-Sud.

Au nord de Tuléar, en dehors de la zone de remblaiement alluvial du Fiherenana, la plaine côtière est essentiellement constituée par des dépôts néogènes continentaux, et notamment pliocènes à l'état primitif (non remaniés). Ces dépôts sont fréquemment recouverts par une carapace argilo-sableuse.

### 3/ LES HYPOTHESES TECTONIQUES (Fig. 6)

Au grand talus constituant la bordure ouest du plateau calcaire Belomotra correspond une faille à regard occidental (la "faille de Tuléar": CLIQUET, 1957), reconnue par magnétisme aéroporté et sismique réflexion.

Les divers procédés employés ont permis d'attribuer à cette faille, en prenant comme repère les niveaux des basaltes crétacés, un rejet de l'ordre de 1200 m. depuis le Crétacé supérieur. La plaine côtière actuelle correspond au compartiment effondré de la faille de Tuléar ultérieurement remblayé par la sédimentation tertiaire et quaternaire.

La présence du Lutétien marneux dans la plaine de Tuléar, à des cotes très inférieures à celles que l'on observe dans la falaise éocène pourrait s'expliquer, sans qu'il soit nécessaire, compte tenu des pendages notamment, de faire intervenir un rejeu de la faille de plus de 150 m. environ depuis le Lutétien. On possède par ailleurs des preuves du non-rejeu de celle-ci au Quaternaire.

La plaine côtière du "bassin sédimentaire de Morondava" (CLIQUET, 1957) dont la plaine de Tuléar constitue l'élément méridional est une région dans laquelle l'alluvionnement a été très intense pendant tout le plioquaternaire (sédimentation détritique d'origine continentale).

La subsidence qui affecte cette plaine côtière est mise en évidence par les résultats des sondages : les sondages TU I bis et TJ I bis, auxquels nous avons déjà fait allusion indiquent respectivement un remblaiement qui serait essentiellement plioquaternaire ou quaternaire. Par ailleurs, près d'Andavadoaka (environ 150 km au Nord de Tuléar), un forage de la Société des Pétroles de Madagascar a recoupé 250 m. de quaternaire présentant un faciès "récifal", au-dessus de l'Aquitano-Burdigalien, l'Oligocène et l'Eocène supérieur.

CLIQUET considère que l'épaisseur de ces couches, ainsi que la profondeur du Crétacé supérieur semblent indiquer une subsidence peu importante pendant le Tertiaire. D'après BATTISTINI (1959), l'ampleur des mouvements de subsidence subactuels, plus grande vers le Nord que dans la région de Tuléar, pourrait expliquer la tendance à la transformation du récif frangeant en un récif barrière, puis à l'émiettement de ce dernier en un grand nombre de récifs isolés en mer (au Nord du Mangoky).

#### 4/ LE QUATERNAIRE MARIN : LES VARIATIONS RECENTES DU NIVEAU DE LA MER ET LE PROBLEME DE L'AGE DES RECIFS CORALLIENS

##### a) Rappel sur le Quaternaire marin de Madagascar

La chronologie des dépôts quaternaires à Madagascar a été précisée par BATTISTINI (1957, 1959, 1964), à la suite d'une étude stratigraphique de l'extrême Sud de l'île, lequel se trouve être tectoniquement stable. Ultérieurement (1965), ce même auteur a montré que la chronologie des épisodes sédimentaires établis pour l'extrême Sud pouvait être étendue aux formations quaternaires de la partie septentrionale de Madagascar. Nous rappellerons brièvement ci-dessous les principales conclusions dégagées par BATTISTINI à propos du Quaternaire marin de Madagascar.

On admet, au cours du Pleistocène, l'existence de deux épisodes transgressifs, au cours desquels, d'ailleurs, le niveau marin ne paraît avoir dépassé que de très peu le niveau actuel.



- L'oscillation positive la plus ancienne (Tatsimien) a laissé, dans l'extrême Sud, des dépôts de plages dont l'altitude ne dépasse pas 4 m., au-dessus du niveau des hautes mers actuelles. Ces dépôts sont soit des poudingues coquilliers à ciment calcaire, soit des calcaires très durs, riches en faune marine recristallisée, avec parfois des passées de quartz émoussés luisants.

Dans l'extrême Nord de Madagascar, le Tatsimien marin est notamment représenté -et ceci nous intéresse tout particulièrement- par un récif corallien fossile, parfois soulevé à des altitudes supérieures à 20 m. du fait des mouvements locaux de basculement, liés au volcanisme.

- Le second épisode transgressif du Pleistocène (Karimbolien) montre des traces de stationnement aux environs de 3 m. au dessus du niveau des hautes mers actuelles. Dans l'extrême Sud, les dépôts karimboliens sont représentés essentiellement par des grès calcaires à nombreuses coquilles, très riches en quartz, mais localement, ces derniers sont remplacés par des formations coralliennes en place.

Dans l'extrême Nord de Madagascar, un second récif corallien fossile, lui aussi déformé, est attribué au Karimbolien. Son altitude est toujours inférieure à celle du récif ancien que nous venons de mentionner, et elle ne dépasse pas 6 m. Des mesures d'âge absolu sur des coquilles de Gastéropodes terrestres extraites des dépôts continentaux recouvrant le Karimbolien marin (BATTISTINI, 1966) permettent de considérer celui-ci comme vraisemblablement contemporain du premier interstade Würmien qui est actuellement daté de 70 000 ans environ.

On ne sait pratiquement rien, actuellement, sur les variations du niveau marin pendant la fin du Pleistocène supérieur, auquel correspond, à Madagascar la majeure partie de la période climatique du pluvial "lavanonien". On manque en particulier totalement de données sur un éventuel stationnement marin à une cote voisine du niveau actuel entre

30 000 ans et 40 000 ans. Cet épisode (interstade ?) transgressif, signalé par STODDART (1972) et MONTAGGIONI (1972) dans l'Océan Indien (Aldabra et Maurice, notamment) et auquel certains auteurs accordent une valeur beaucoup plus générale (MILLIMAN et EMERY, 1968) n'aurait laissé aucune trace à Madagascar.

L'ampleur de la régression préflandrienne n'est pas connue avec précision. On possède cependant suffisamment de données à l'échelle mondiale pour avancer l'hypothèse qu'à Madagascar comme ailleurs elle fut très importante, le niveau du maximum régressif se situant probablement à plus de 80 m. en dessous du niveau actuel, il y a 15-18 000 ans. DANIEL et al (1971), après une étude détaillée des faciès sédimentaires de la marge continentale du Nord Ouest de Madagascar, aboutissent à la même conclusion.

Un sondage effectué par les Travaux Publics à Hiaraka a permis, grâce à une datation au radiocarbone, de montrer que le niveau était encore à 20 m. au-dessous du niveau actuel, il y a 9 000 ans environ. Par ailleurs, (BATTISTINI, 1963, 1970) de nombreuses mesures d'âge absolu indiquent que la transgression holocène avait atteint sa cote maximale (1 - 1,3 m. au-dessus du niveau actuel) aux environs de 3 700 B.P. et que la mer se serait maintenue à ce niveau pendant 1 500 ans environ.

Il est évident que la stabilité relative du niveau marin depuis près de 4 000 ans, liée au retour de conditions climatiques favorables à la vie des Scléactiniaires font des derniers millénaires une période propre à l'édification des récifs coralliens : les récifs vivants actuels sont le résultat d'une activité corallienne ininterrompue depuis le début du Flandrien.

b) Les différentes phases de l'édification des récifs coralliens dans la région de Tuléar

Le long de la côte Ouest de Madagascar dans son ensemble, seules les formations marines karimboliennes seraient représentées. L'absence de témoins de haut niveau de stationnement tatsimien peut s'expliquer par la subsidence qui affecte la plaine côtière occidentale, subsidence qui aurait entraîné sous le zéro actuel les dépôts marins les plus anciens. C'est ainsi que BATTISTINI (1964) émet l'hypothèse qu'au moins une partie du Quaternaire récifal recoupé par le sondage d'Andavadoaka pourrait correspondre au Tatsimien marin. On doit noter que la subsidence a été relativement faible pendant le Pleistocène supérieur car les formations marines karimboliennes demeurent actuellement émergées, et ne sont pas sensiblement déformées.

Dans la région de Tuléar même (entre l'Onilahy et Manombo) on ne retrouve pas localement de traces de hauts niveaux marins antérieurs au Flandrien. Il existe, cependant, en Baie de Tuléar des dépôts de grès quaternaires marins *en dessous* du plan actuel. Le plus récent de ces affleurements gréseux est situé au niveau des Grandes Basses Mers de Vive Eau ; il supporte un placage discontinu de Scléactiniaires récifaux. Les autres dépôts gréseux, situés à des profondeurs variées (25, 35, 90 m. ) présentent un même faciès pétrographique. Il s'agirait de grès de néoformation, très récents, ainsi que l'indique une datation effectuée au radiocarbonate sur l'un d'entre eux (1870 B.P ), et qui existent de façon très localisée à l'extérieur des récifs.

L'existence , au cours du Pleistocène, d'une et plus probablement de deux périodes favorables à l'édification de récifs

coralliens dans les régions Nord et Sud de Madagascar, permet d'avancer l'hypothèse qu'il en a été de même dans la région centrale, et notamment sur la côte Ouest. C'est ainsi que WEYDERT (1968) admet l'existence à Tuléar d'un édifice récifal  $B_1$  correspondant à la période d'activité corallienne tatsimienne, et d'un édifice  $B_2$  correspondant à la période d'activité corallienne karimbolienne. Cet auteur considère que, contrairement à ce qui a été observé dans l'extrême Nord où les déformations tectoniques ont décalé dans l'espace les deux constructions récifales, les ensembles  $B_1$  et  $B_2$  de Tuléar se seraient superposés en un même lieu. Enfin, pendant la période d'activité corallienne holocène, un bioherme  $B_3$  se serait établi à l'emplacement de  $B_1$  et  $B_2$ , ainsi que sur le banc de grès quaternaire le plus récent.

On ne possède, en fait, aucune preuve péremptoire d'une possible activité corallienne au Tatsimien, à Tuléar. En ce qui concerne la phase karimbolienne, nous signalerons les observations inédites suivantes : la partie la plus profonde de la pente externe du Grand Récif de Tuléar est constituée entre 20 et 50 m. environ, par une dalle de Scléractiniaires morts, présentant des traces évidentes d'érosion subaérienne (cuvettes de dissolution). Cette dalle se termine, à la profondeur de 50 m. par une encoche de corrosion taillée dans le calcaire corallien, d'une hauteur de 2 m. en moyenne, avec un encorbellement de 1,5 m. de profondeur (fig. 8).

Nous avons également observé quelques mètres en avant de la dalle, un témoin résiduel présentant une forme en "champignon" tout à fait remarquable (fig. n°9).

Ce modèle est caractéristique d'une érosion subaérienne impliquant une phase d'émersion de toute l'actuelle dalle corallienne.

L'hypothèse la plus vraisemblable consiste à rattacher cette phase d'émersion à la régression préflandrienne. Les formations coralliennes érodées par voie subaérienne pendant cette période seraient alors à attribuer à une phase antérieure d'activité récifale, probablement à la phase karimbolienne. Des mesures d'âge absolu, actuellement en cours, devraient permettre d'éclaircir cette question. Pour la période holocène, il a pu être établi que le développement des appareils récifaux n'est devenu véritablement important qu'après le maximum flandrien.

En effet, les dunes littorales antérieures à la période du maximum flandrien, âgées de 4 800 ans B.P. \*, et qui n'ont pas été décalcifiées, ne comportent pas de débris coralliens. Les dunes plus récentes (1530 ± 110 ans B.P.) renferment une teneur notable en calcaire d'origine récifale. Or, ce matériel n'a pu être transféré et accumulé sur le littoral que lorsque les récifs coralliens ont atteint un degré de développement tel qu'ils affleurent ou deviennent sub-affleurants à basse mer. En effet, ce n'est qu'à partir de ce moment là seulement, que la destruction du calcaire récifal par action mécanique (houles et vagues) est importante. Les platiers des récifs coralliens de la région de Tuléar ont donc commencé à s'individualiser entre 4 800 ans B.P. et 1 530 ans B.P.

---

\* Les datations ont été effectuées par Madame G. Delibrias (Centre des faibles radioactivités, Gif Sur Yvette).

Il s'agit donc d'un phénomène tout à fait récent. De plus, l'étude des carottes prélevées devant l'Onilahy, au cours de la croisière 7 de l'Anton Bruun, a permis de dater la fin de l'épisode du "pluvial lavanonien" à 6 000 ans B.P. environ (VINCENT, 1972).

*En raison des exigences écologiques des Scléactiniaires hermatypiques, ceux-ci n'ont pu s'installer qu'après la fin du pluvial lavanonien.*

*Ainsi, les appareils récifaux actuels sont le fruit d'une activité corallienne dont les premiers stades remontent à près de 6 000 ans B.P. et sans doute ininterrompue depuis cette époque. Cette activité corallienne n'est devenue réellement importante (édification de véritables récifs et individualisation des platiers) qu'à partir du maximum flandrien et postérieurement à celui-ci.*

En se basant sur l'existence d'accidents dans la morphologie de surface des platiers récifaux, PICARD (1967) considère également, mais sans toutefois préciser de repères géochronologiques, que le Grand Récif de Tuléar s'est édifié en plusieurs étapes :

- la phase primitive correspondrait à l'installation, sur la dalle de grès quaternaire à Amphistégines, de quatre "boucliers" récifaux originels, grossièrement alignés (fig. n° 10),

- ultérieurement les quatre "boucliers" principaux se seraient soudés, pour donner un récif continu, sur une longueur de 10 milles environ (c'est l'observation des cicatrices de ces soudures parfaitement visibles sur le platier récifal, qui a conduit à l'hypothèse des "boucliers" originels),

- enfin, le dernier stade correspondrait à une régularisation de l'alignement frontal vers le large, tandis que dans le lagon, les îlots et pâtés coralliens s'anastomosaient avec, localement, comblement des intervalles par dépôts de sédiments.

## 5/ LES MANIFESTATIONS VOLCANIQUES

Depuis l'Eocène, la région de Tuléar est à rattacher essentiellement à un vaste bassin sédimentaire ; aussi les roches volcaniques effusives ou intrusives y sont-elles très rares. Certes on retrouve bien dans les vallées du Fiherenana et de l'Onilahy, les basaltes crétacés sous la couverture sédimentaire mais ceux-ci, distants respectivement de 50 et 45 km. du littoral, n'ont pas de rapport direct avec les récifs coralliens actuels.

De même, au Nord de la région étudiée, les épanchements basaltiques (pleistocènes) d'Andrefarefo et de Betsioky, situés seulement à 25 et 42 km. du littoral Mikea, sont totalement indépendants des formations coralliennes établies le long du rivage actuel.

Beaucoup plus intéressant est pour nous le récif à caye de Nosy Vé, où l'on trouve des bombes volcaniques enchassées dans des grès de plage, d'ailleurs très bien développés. Nosy Vé, est, de plus située juste au Sud et à proximité immédiate du canyon de l'Onilahy dont on peut penser (notamment en raison de l'existence d'accroches sous-marines très importants) qu'il est, au moins en partie, d'origine tectonique. On pourrait donc grâce à cette situation, supposer un soubassement de nature éruptive à l'île corallienne de Nosy Vé, ce qui permettrait d'expliquer la présence de bombes volcaniques en surface. Il ne s'agit là, bien entendu, que de simples hypothèses.

On doit signaler enfin, sur la bordure du platier récifal de Norinkazo, en baie de Tuléar, l'existence de blocs volcaniques de taille décimétrique. Ces blocs sont disséminés dans une zone de 100 à 200 m. de longueur et de quelques dizaines de mètres de large, localisée légèrement au Nord de la partie médiane du récif de Norinkazo. Il n'ont pas été retrouvés sur les pentes coralliennes situées à proximité. Il s'agit d'une roche de couleur très foncée, vert violacé, riche en sphène. L'origine de ce matériel et les causes de sa localisation sont totalement inconnus.

## BATHYMETRIE ET TOPOGRAPHIE PRECONTINENTALE

---

La topographie du plateau précontinental de Madagascar demeure, dans l'ensemble, très mal connue. Dans la région de Tuléar, le précontinent est très étroit, et les fonds de 200 m sont distants de la côte de 3 à 4 milles marins en moyenne. La largeur du plateau est évidemment légèrement plus importante par le travers des baies (baie de Tuléar, baie de Ranobé) qui indentent le littoral. Dans cette même région de Tuléar, la séquence bathymétrique normale du plateau continental est altérée par l'existence de figures morphologiques et topographiques remarquables : Canyon sous-marin et récifs coralliens.

### LE CANYON DE L'ONILAHY

Vers le sud de la région étudiée, un accident topographique majeur interrompt la continuité du précontinent : le Canyon de l'Onilahy. Ce Canyon fait directement suite au cours terrestre de l'Onilahy, lequel se trouve être, de ce fait, le seul grand fleuve de la côte Ouest de Madagascar à ne pas posséder de delta. Le canyon de l'Onilahy entaille le précontinent sur toute sa largeur, et l'on note des profondeurs importantes à proximité immédiate du littoral : les fonds de 200 m. sont à 0,65 mille de la pointe Barn-Hill, et l'on atteint 1000 m. à 3,14 milles seulement du littoral.

Cette même profondeur de 1 000 m. n'est distante que de 2,1 milles du platier émergeant à basse mer de la partie sud du Grand Récif, ce qui correspond à une pente moyenne de 14 °.



## LES RECIFS CORALLIENS

La plus grande partie de la surface des fonds précontinentaux est occupée par des formations récifales et leurs dérivés (lagons et récifs de lagon). Celles-ci sont à l'origine de la topographie irrégulière, voire même accidentée, de toute la partie interne de la plateforme continentale. En particulier, l'existence de platiers coralliens asséchant à basse mer correspond à un accroissement de la zone intertidale, lié à l'existence des récifs. De même, la présence de lagons ou chenaux post-récifaux localement très larges et encombrés par la prolifération de construction organogènes entraîne une extension de la surface occupée par les "petits fonds" (profondeur inférieure à 20 m environ). Corrélativement, les fonds précontinentaux de profondeur plus importante ont une étendue réduite.

### PARTICULARITES MORPHOLOGIQUES DU PRECONTINENT EXTERNE : TALUS PRERECIFAL, PLATEFORME PRERECIFALE

Une série de profils de sondage continu nous permet d'apporter quelques précisions sur la topographie et la morphologie des fonds situés à l'extérieur des récifs coralliens ; (en nous basant sur des observations faites en plongée, nous considérons que le domaine récifal est limité à la profondeur de 50 m, tout au moins pour ceux des appareils récifaux situés à l'ouvert de la baie de Tuléar).

La topographie prérécifale est caractérisée tout d'abord par l'existence d'un talus sédimentaire détritique s'étendant jusqu'à 60-65 m. La pente de ce talus est sensiblement plus forte que celle de la partie la plus profonde de la pente externe du récif (dalle corallienne). L'origine du talus prérécifal est évidente : il s'agit d'une accumulation de sédiments mis en place par gravité ainsi que par les courants de décharge descendant la pente externe récifale.

Au-delà de 60 à 65 m, on observe de façon constante la présence d'un replat, ou plus exactement d'une plateforme, très faiblement inclinée vers le large (Fig. n° 11 et 12). La largeur de cette plateforme peut varier, en moyenne entre 200 et 600 m. Elle est exceptionnellement étroite sur la radiale D (40 à 75 m), mais on doit noter que la pente y est du même ordre de grandeur que celle qui a été calculée pour les autres radiales (moyenne 2° 30). Sur la radiale E, la plateforme pré-récifale, large de 240 m environ affecte une forme de cuvette en raison d'une légère remontée des fonds sur sa bordure extérieure.

#### LA PENTE CONTINENTALE

La limite externe de la plateforme pré-récifale, qui se situe à des profondeurs variant entre 65 et 90 m. environ, est marquée par une augmentation progressive de la pente du fond, indiquant un rebord arrondi. Au-delà, l'inclinaison du substrat est sensiblement constante et relativement forte jusqu'à la profondeur de 200 m en moyenne (jusqu'à 275 m. sur la radiale F). Dans certains secteurs (radiales C et D par exemple), la pente moyenne entre 100 et 200 m. dépasse même 45 °, ce qui est remarquable.

Ensuite, à partir d'une profondeur située entre 200 et 300 m, variable suivant la radiale considérée, l'inclinaison du substrat est à nouveau plus faible (exception faite pour la radiale A). Le changement de pente qui est parfois très important, se fait de façon rapide, en général.

L'analyse succincte des profils de sondage semble donc démontrer que le plateau continental ne s'étend pas au-delà de ce que nous avons appelé *plateforme pré-récifale* ; les fonds en forte pente situés en avant seraient alors référables au talus continental (ou pente continentale).

TABLEAU III

Topographie Prérécifale

Radiales	PLATEFORME PRERECIFALE				PENTE CONTINENTALE	
	Profondeur début (m)	Profondeur fin (m)	Largeur (m) plateforme	Pente plateforme	Pente moyenne 100-200 m	la pente Maximale
Pylones (A)	63,5 62	74 72	465 389	1° 16 1° 17	12° 10 10° 45	74-300 200-300
Inter n° 1 (B)	62	74	222	3° 06	09° 40	100-152
Inter n° 2 (C)	62 61	88 84	592 481	2° 30 2° 34	33° 30 50° 58	100-240 100-207
Antseteky (D)	61 61 61	68 63,5 63,5	74 74 37	5° 23 1° 54 3° 50	33° 30 - 50° 58	100-200 100-200 100-200
Ankarandava (E)	63,5	63,5 (maxi. à 66)	241	cuvette	30° 40	103-205
Sud Crique Sud (F)	61 63,5	73 72	203 222	3° 23 2° 12	18° 30 19° 50	74-274 72-274
Sud Ifaty (G)	58	70				

Le plateau continental tel que nous venons de le définir présente donc deux caractéristiques remarquables qu'il convient de rappeler :

- Il est bathymétriquement limité à la profondeur de 95 m. au maximum, valeur suffisamment faible pour qu'elle mérite d'être soulignée.

Il est très étroit dans son ensemble, et plus encore dans sa partie externe prérécifale : les grands appareils récifaux de la région de Tuléar sont établis à proximité du rebord précontinental, et, avec leurs annexes, ils encomrent donc la majeure partie du plateau.

On pourrait être tenté, *a priori*, de considérer ces caractéristiques du plateau continental comme des particularités locales liées à la présence toute proche du canyon de l'Onilahy. Deux profils de sondage, effectués par le travers de Songeritelo (radiale H) et au sud de la fausse passe d'Ifaty (radiale G) semblent montrer, en fait, que les caractéristiques topographiques et morphologiques du plateau continental mises en évidence devant la baie de Tuléar se retrouvent également plus au Nord. Malgré l'imperfection des deux enregistrements auxquels nous référons, on retrouve sur les deux radiales la plateforme prérécifale à laquelle fait suite une chute rapide des fonds, la pente la plus forte se situant entre 90 et 120 m. environ. On doit noter toutefois, et ceci tout particulièrement sur la radiale G (sud Ifaty) :

- que la plateforme prérécifale est relativement large, beaucoup plus en tout cas que devant le Grand Récif de Tuléar,

- que l'inclinaison de la pente continentale est faible comparée à celle de la pente située au large de la baie de Tuléar. En conséquence, les isobathes de 200 et 300 m se trouvent relativement éloignés des appareils récifaux (3 milles environ pour l'isobathe 200 m en face d'Ifaty, 1,1 mille seulement devant Tuléar).

On peut donc conclure que la proximité du Canyon de l'Onilahy ne modifie pas radicalement la morphologie et la bathymétrie du plateau continental prérécifal en face de la baie de Tuléar. Son influence ne se traduirait, en fait, que par l'existence d'une forte inclinaison de la pente continentale, laquelle semble représenter, au moins dans la moitié sud du Grand Récif, le versant N.E. du Canyon lui-même.

Les données structurales relatives au plateau continental font totalement défaut. Il serait en particulier fort utile de préciser par sismique légère les rapports qui peuvent exister sous le talus pré-récifal, entre la plateforme pré-récifale et la base des appareils récifaux. De même, l'étude de carottes effectuées sur la plateforme pré-récifale permettrait d'y rechercher d'éventuels faciès sédimentaires littoraux qui fourniraient de précieuses indications paléocéanographiques, notamment sur l'histoire des appareils récifaux.

En définitive, les édifications coralliennes apparaissent comme l'élément morphologique déterminant et fondamental du plateau continental considéré dans son ensemble. Au voisinage de Tuléar, ce plateau continental paraît être, de façon générale relativement étroit et bathymétriquement peu étendu. On peut le diviser en un plateau continental *récifal*, relativement large, et en un plateau continental *pré-récifal* (ou externe) proportionnellement plus étroit. Les profils de sondage nous ont permis de mettre en évidence sur ce dernier des caractéristiques morphologiques et topographiques originales : talus pré-récifal, plateforme pré-récifale.

## PHYSIOGRAPHIE RECIFALE

---

Les édifications coralliennes dans la région de Tuléar sont, ainsi que nous l'avons vu dans le chapitre précédent, établies sur un précontinent très étroit. Dans leurs grandes lignes, les principales formations récifales s'étendent plus ou moins parallèlement au littoral, et leur direction générale est celle de la ligne de rivage régularisée. En conséquence, les appareils récifaux ne sont réellement bien séparés du rivage qu'en face des principales baies (baies de Tuléar et de Ranobé notamment). Ils sont alors établis approximativement le long d'une ligne théorique joignant les extrémités de chacune de ces baies.

Malgré la disposition générale, grossièrement parallèle au littoral, la distance du front de récif à la côte peut varier d'un point à l'autre dans une assez large mesure (depuis une centaine de mètres jusqu'à près de 5 milles marins, soit 9 km environ). Les différences de largeur des platiers récifaux et plus encore les différences d'éloignement des récifs par rapport au littoral sont la cause de ces variations. Les fluctuations de ce dernier élément permettent, en fait, de distinguer plusieurs types physiographiques récifaux : récifs frangeants *sensu stricto*, dont le platier est en continuité directe avec les substrats littoraux exondables; récifs barrières, séparés du littoral par un lagon ou chenal postrécifal généralement profond de plusieurs mètres. Ainsi que nous le verrons dans les lignes qui suivent, on trouve, dans la région de Tuléar, de bons exemples de chacun de ces types physiographiques. Entre ces deux extrêmes se situe la catégorie très hétérogène et de beaucoup la plus importante des récifs "intermédiaires", dans laquelle le lagon ou chenal postrécifal est mal individualisé, et où les profondeurs sont souvent très faibles (nous incluons dans cette catégorie la plupart des "récifs frangeants à chenal d'embarcation" de divers auteurs). (Voir Fig. n° 13).

On doit signaler enfin que l'île de Nosy-Vé, qui est située juste au Sud de l'estuaire de l'Onilahy, correspond à un type physiographique tout à fait différent et très caractéristique : Nosy-Vé, en effet, est un excellent exemple de récif à cayes sableuses émergées.

Les récifs de la région étudiée se répartissent essentiellement en deux grands ensembles physiographiques : Récifs de la Baie de Tuléar, d'une part, et Récifs bordant le littoral entre l'embouche du Fiherenana et la région d'Ifaty d'autre part. Seules, les formations coralliennes établies le long de la presqu'île de Sarodrano n'entrent pas dans le cadre de ces deux grands ensembles. Aussi sommes-nous conduits à les considérer isolément.

#### 1/ LE RECIFS DE SARODRANO

La presqu'île de Sarodrano est constituée par une importante flèche sableuse dont la base vient s'appuyer sur une falaise éocène, disséquée par l'érosion marine, et qui se termine dans la baie de Saint Augustin par l'éperon rocheux de la pointe Barn Hill. Cette flèche sableuse présente une direction SSE-NNW, donc (en accord avec la loi de Schorr) sensiblement perpendiculaire à la direction des vents dominants. Les formations coralliennes constituant le récif de Sarodrano s'étendent tout le long de la façade occidentale de la presqu'île, soit sur près de 2 milles marins (3500 mètres environ). L'édifice récifal, de type frangeant, dépourvu de chenal d'embarcation, s'élargit régulièrement du Sud-Sud-Est au Nord-Nord-Ouest : la largeur du platier est de 450 m seulement près de la falaise éocène ; elle atteint, par contre, près de 1 000 m. par le travers de la pointe de Sarodrano. A ce niveau, le front récifal prend brusquement une direction SW-NE, et il rejoint le littoral près du crochon terminant au Nord-Est la pointe de Sarodrano.

Cette extrémité septentrionale du récif représente la rive sud de l'une des passes mettant en communication la baie de Tuléar avec la mer ouverte. (Il s'agit plus précisément de la passe située entre l'île de Nosy Tafara et Sarodrano). Toute la partie nord de ce récif est donc affectée par le transit de masses d'eau entrant ou sortant de la baie de Tuléar, en fonction des courants de marée.

Il convient enfin de faire deux remarques, à propos du récif de Sarodrano :

- d'une part il est situé dans une zone qui présenterait des traces d'un léger basculement, lequel correspond au rebord nord-est du canyon de l'Onilahy (PICARD, 1967),

- d'autre part, les formations construites organogènes ne s'appuient pas directement sur la falaise éocène : on observe, en effet, au pied de celle-ci une plateforme d'érosion façonnée dans le même matériel éocène. Cette plateforme, non-récifale, large de 150 à 180 m au maximum, a une direction générale sensiblement Sud-Nord. Elle est en parfaite continuité avec le platier du récif frangeant et située au même niveau que celui-ci. On l'en distingue cependant aisément, outre sa direction générale et la nature du substrat, par des caractères morphologiques et bionomiques. D'un point de vue morphologique cependant, on doit noter l'existence de figures d'érosion en "dents de peigne" sur le rebord externe du platier éocène (l'analogie avec les formations coralliennes est ici évidente). On remarque aussi la présence, plus vers l'intérieur, près du pied de la falaise, de vasques étagées telles que celles décrites par BATTISTINI (1964,) dans l'extrême sud de Madagascar.



## 2/ LES RECIFS DE LA BAIE DE TULEAR

Les récifs coralliens de la baie de Tuléar peuvent être classés en 3 catégories : Récif externe, Récifs internes et bancs coralliens.

### Le Récif externe

Le récif externe, ou plus précisément l'arc récifal externe est composé de deux appareils récifaux d'importance très inégale : l'île de Nosy Tafara, vers le Sud, et le Grand Récif de Tuléar barrant plus au Nord presque toute la baie de Tuléar (Fig. n°3)

#### a) Nosy Tafara .....

Nosy Tafara ("la dernière île") est l'élément le plus méridional de l'arc récifal externe. Il s'agit d'un récif de forme assez mal définie, de 1 100 m. de longueur environ et 1 000 m. de largeur, et dont la partie antérieure, exposée aux houles du large est régulièrement convexe. Nosy Tafara divise la sortie sud de la baie de Tuléar en deux passes : l'une (la seule qui soit pratiquée, en fait) large de 2 000 m. est située entre la corne sud du Grand Récif et Nosy Tafara (passe sud du Grand Récif) ; l'autre large de 450 m. sépare Nosy Tafara du récif de Sarodrano et donne accès, vers la baie de Tuléar à une zone encombrée de pâtes coralliens (passe de Sarodrano).

#### b) Le Grand Récif .....

Le Grand Récif de Tuléar est l'élément constitutif principal de l'arc récifal externe. Il barre vers le large la presque totalité de la baie de Tuléar, à l'exception de deux passes situées entre le récif et la côte, aux extrémités nord et sud de la baie.

Du fait de la présence de Nosy Tafara entre la corne sud du Grand Récif et la côte, la passe Sud est en fait double, ainsi que nous l'avons indiqué dans les lignes qui précèdent. La passe Nord, qui affecte la forme d'un canal large de 1 300 à 1 400 m. entre la corne nord du Grand Récif et la presqu'île d'Anosy, est orientée SE-NW.

Le Grand Récif s'étend sur une longueur de près de 10 milles nautiques (18 km) et sa largeur varie entre 950 et 3000 m environ. Ainsi que l'a suggéré PICARD (1967) le Grand Récif s'est probablement édifié à partir de "boucliers" récifaux originellement distincts (Fig. n° 10), qui se seraient soudés ensuite, et en arrière desquels se seraient déposées des quantités plus ou moins importantes de matériaux sédimentaires. Cette hypothèse explique certaines des particularités physiographiques du Grand Récif, et notamment les brusques variations de largeur de l'édifice d'un point à l'autre du récif. C'est ainsi que l'une des zones les plus étroites du Grand Récif (Antseteky) correspond indubitablement à une ancienne soudure (dont on peut d'ailleurs observer les traces) entre deux boucliers récifaux. La zone située immédiatement au sud de la précédente, et qui est la plus large du Grand Récif, correspond, au contraire à "un bouclier récifal" en arrière duquel s'est accumulée une grande quantité de sédiment.

Trois types d'"accidents" typiquement physiographiques, dont certains se retrouvent dans les récifs situés au nord de la baie de Tuléar, sont à signaler sur le Grand Récif : les criques externes, les vasques et un lagon enclavé improprement appelé "Grande Vasque". Les criques externes sont des échancrures de la partie frontale du récif, entaillant l'édifice corallien sur une distance qui peut atteindre une centaine de mètres. Il existe trois criques sur le Grand Récif (Crique Sud, Petite Crique et Grande Crique) dont l'une au moins, la crique Sud, correspond à une zone de soudure entre deux boucliers. Les vasques sont des dépressions à parois plus ou moins raides, de 50 à 100 m. de large et de 5 à 10 m. de profondeur, isolant aux basses mers de vives eaux d'importantes masses d'eau au sein du platier récifal. Il existe dans la moitié nord du Grand Récif, trois vasques situées à proximité immédiate les unes des autres et communiquant entre elles directement ou non. Ces trois vasques procèdent d'une seule et même vasque originelle de plus grandes dimensions, secondairement cloisonnée par les formations construites de colmatage. Cette vasque originelle représentait un accident physiographique majeur du Grand Récif

Le lagon enclavé ("Grande Vasque") est allongé suivant l'axe du Grand Récif, dans la partie la plus interne du platier. Il s'agit d'une dépression, longue de 1 800 m., large de 300 à 400 m. et profonde de 15 à 18 m, qui n'est reliée au lagon véritable (ou chenal postrécifal) que par une passe dont la profondeur du seuil est à peine inférieure au zéro des cartes. Le lagon enclavé du Grand Récif de Tuléar résulte d'une coalescence de pinacles et p<sup>â</sup>tés coralliens avec la bordure interne des boucliers récifaux primitifs, coalescence qui est le fait de l'extension des constructions organogènes et aussi d'un colmatage sédimentaire. Ce processus de formation est tout à fait analogue à celui qui a été décrit par GUILCHER (1959) pour les petits lagons multiples des récifs de la baie de Ramanetaka.

En arrière du Grand Récif, s'étend la baie de Tuléar, laquelle n'est autre qu'un lagon allongé entre le récif et la côte, d'où la dénomination de "chenal postrécifal" qui lui est parfois appliquée. La largeur du lagon est variable : 1 300 m. seulement au niveau de la passe Nord, 8 500 m. environ dans le secteur le plus large (au Sud du parallèle 23°24' S). Dans sa moitié interne et notamment dans sa partie méridionale, le lagon est encombré d'une série de bancs coralliens et de récifs côtiers qui affleurent aux basses mers de vives eaux, qui sont soit en continuité directe avec le littoral, soit reliés à la côte par des zones de très petits fonds (moins de 1,5 m), couverts d'herbiers de **P**hanérogames.

Les eaux libres du lagon sont donc véritablement limitées à un chenal dont la largeur n'est guère supérieure à 4 000 m. Les profondeurs généralement faibles, ne dépassent 10 m. que dans un sillon central occupant approximativement l'axe du chenal. Vers le centre du lagon, le sillon axial se trouve interrompu par deux larges rides, entre lesquelles le fond affecte une topographie en forme de cuvette. L'une de ces rides joint la pointe Angèle au Nord du Banc d'Ankilibé ; l'autre s'étend environ un mille plus au Nord entre la Pointe Serpent et la Pointe Befotaka. Ces rides définissent des seuils dont la profondeur est de 9 m. environ pour la ride Sud, et de 6 m. pour la ride Nord. On doit noter enfin que, dans l'axe du chenal, la profondeur croît légèrement vers les passes Nord et Sud où elle atteint, dans les deux cas, la valeur de 17 m.

### Les Récifs Internes

Les récifs internes, formations qu'en 1909 F.GEAY appelait déjà "récifs intérieurs", sont d'un point de vue physiographique, des récifs de lagon. Il s'agit donc d'édifications coralliennes dont la forme générale est assez mal définie. Leurs platiers, qui émergent aux B.M.V.E. ont des dimensions de l'ordre du kilomètre. Ces récifs internes sont parfaitement isolés les uns des autres par des passes, grossièrement perpendiculaires au littoral, larges de 300 m. environ et de 4 à 5 m. de profondeur, et qui sont parcourues par de vifs courants. Ils sont de plus, séparés du rivage par un "chenal littoral" de 1 000 m. de largeur environ, dont la profondeur ne dépasse jamais 2 m.

Du Sud au Nord, on distingue 3 récifs internes : BELOZA (ou Ambatomitzanga), DIMADIMATSY et NORINKAZO.

#### Beloza .....

Le récif de Beloza est situé juste au Nord de la presqu'île de Sarodrano, laquelle, ainsi d'ailleurs que Nosy Tafara, le protège des influences de la houle du large : Beloza est donc indubitablement en mode relativement calme. Sa bordure externe, assez régulièrement convexe vers le lagon est bordée par une série d'îlots coralliens dont certains ne sont distants que de quelques dizaines de mètres. Le récif de Beloza est relié au rivage par un pédoncule sédimentaire orienté S.E.-N.W. qui s'enracine à proximité de la source Bina ("Grotte" de Sarodrano) et qui marque l'extrémité Sud du chenal littoral. Grâce à ce pédoncule, Beloza est le seul des récifs internes que l'on puisse atteindre sans embarcations aux Basses Mers de Vives Eaux.

#### Dimadimatsy .....

Le récif de Dimadimatsy a une forme proche de celle d'un carré d'environ 1 000 m. de côté dont une des diagonales est orientée Nord-Sud. L'angle Est du récif se prolonge par une accumulation sableuse "sous le vent" qui s'étale et finit par se perdre dans le chenal du littoral. Le caractère lobé de la bordure externe de Dimadimatsy est très accusé.

De plus, dans la moitié Sud de ce récif, quatre îlots coralliens sont établis en avant du front récifal, dont ils ne sont séparés, pour certains d'entre eux du moins, que par une vingtaine de mètres.

#### Norinkazo .....

Norinkazo, le plus septentrional des récifs internes a grossièrement la forme d'un parallélogramme dont deux des côtés, d'environ 1 600 m. de longueur, sont orientés Nord-Sud. Sa largeur Est-Ouest est de l'ordre de 1 000 m. La bordure externe, qui correspond aux faces Ouest et Sud-Est de l'édifice récifal, n'est pas lobée-contrairement à ce que l'on observe à Dimadimatsy -mais est presque parfaitement régulière. Signalons également que l'on n'observe pas d'îlot corallien en avant de la bordure externe. Il existe, comme dans les récifs internes précédents une accumulation sableuse "sous le vent" qui, ici, est dans le N.N.E. de l'édifice récifal. Comme à Dimadimatsy, celle-ci se perd dans le chenal littoral.

Les récifs internes du lagon de Tuléar présentent un certain nombre de caractères physiographiques et morphologiques communs traduisant une adaptation aux conditions de mode et de rhéologie propres au lagon. D'un point de vue physiographique, on note une progression plus rapide des formations coralliennes internes suivant la direction des orthogonales des houles refractées ou diffractées au niveau de la passe Sud : les bordures frontales des récifs internes ont tendance à gagner vers le centre de cette passe, les courants de marées, canalisés entre les divers édifices coralliens venant dans une certaine mesure infléchir ou modifier la direction initiale de progression.

Par ailleurs, l'extension des récifs de type "interne" vers l'extérieur de la baie est liée au mode, et elle est d'autant plus rapide que ce dernier est agité. Ceci peut fournir une hypothèse explicative de la position relative des bordures frontales et des îlots coralliens situés juste en avant des récifs internes : Beloza, le plus abrité d'entre eux, est celui qui progresse le moins rapidement ; aucun des îlots coralliens qui sont établis en avant de sa bordure externe, sur les petits fonds du lagon, n'a été rejoint.

Le récif de Dimadimatsy, moins abrité que Beloza, doit le caractère lobé très accusé de son rebord externe à sa progression plus rapide ; celle-ci a eu pour résultat de provoquer le rattachement, puis l'incorporation, totale ou partielle, à l'édifice récifal d'îlots de lagon primitivement situés en avant de ce dernier. Ce phénomène se poursuit actuellement, et quelques uns des îlots situés près de Dimadimatsy sont en voie d'y être rattachés.

Norinkazo est celui des trois récifs internes qui est en mode le moins abrité ; c'est aussi celui qui a progressé le plus rapidement. Les îlots coralliens qui ont pu exister en avant du récif y sont déjà incorporés (on observe des traces sur le platier) et la bordure externe n'est même plus lobée. Elle est déjà presque totalement régularisée.

On est ainsi conduit à considérer les trois récifs internes du lagon de Tuléar comme trois stades successifs d'un seul et même processus de progression "centripète". Il s'agit, en fait, d'une progression en direction de l'axe de l'ouverture du plan d'eau, ou plus précisément en direction de l'origine des actions hydrodynamiques, le développement étant d'autant plus rapide que le mode est moins abrité. Ce phénomène n'est nullement caractéristique des récifs internes ou même des récifs de lagon en général. Il est propre aux récifs de mode semi-abrité proliférant dans des baies protégées des influences de la houle du large, mais dans lesquelles la rhéologie joue un rôle déterminant. Un excellent exemple est fourni par les récifs de la baie Ramanetaka (GUILCHER, 1958). Ici, à Tuléar, le lagon joue vis à vis des récifs internes le rôle d'une baie semi-abritée, avec un gradient d'agitation croissante, de Beloza à Norinkazo, et dont l'ouverture est représentée par la passe Sud.

Nous signalerons pour terminer les principaux caractères morphologiques communs aux récifs internes : absence d'éperons et de sillons sur leur bordure frontale, pente vers le lagon de faible hauteur mais relativement inclinée, absence de levée détritique, développement important des bourrelets d'*Acropora* branchus et des accumulations sédimentaires.

## LES\_BANCS\_CORALLIENS

Au nord des récifs internes, la partie médiane de la baie de Tuléar est occupée par deux bancs coralliens, Mareana et Ankilibé, avançant largement dans le lagon et découvrant à basse mer. Vers l'arrière, ils sont reliés directement à la côte, et il n'existe pas de chenal littoral comme c'est le cas en arrière des récifs internes. Toutefois, le plus septentrional de ces deux bancs, celui de Mareana, est légèrement décollé du rivage : il est séparé du large estran vaso-sableux faisant suite au cordon de mangrove et à la haute plage, par une légère dépression en forme de sillon orienté SE-NW, large de 150 à 200 m., et qui assèche presque complètement aux B M G V E. La partie interne, au moins, des bancs coralliens est constituée par une dalle de grès calcaire quaternaire.

L'une des différences les plus marquantes entre les récifs internes et les bancs coralliens réside dans l'absence quasi-absolue de formations bioconstruites actuelles au sein de ces derniers. En particulier, les Scléractiniaires, au demeurant peu nombreux, n'existent que sous la forme de colonies isolées, ou tout au plus juxtaposées.

On n'observe aucune coalescence entre les divers massifs coralliens même sur les bordures externes où ils sont cependant un peu plus abondants que sur la surface même des deux bancs. Les autres formations organogènes, celles qui résultent par exemple de l'activité des Algues Corallinacées ou des Gastéropodes Vermetidae, sont totalement absentes.

La majeure partie de la surface de Mareana et d'Ankilibé est recouverte d'un dépôt sédimentaire sablo-vaseux ou vaso-sableux sur lequel se sont implantées de vastes pelouses de Phanérogames marines. L'uniformité, voire même la monotonie, de l'aspect des peuplements d'herbiers rend compte de l'absence apparente de zonation sur les bancs coralliens. La médiocrité de l'activité corallienne actuellement observée sur ceux-ci est une conséquence des modes calmes favorisant à la fois la turbidité de l'eau et le dépôt des éléments en suspension. On doit aussi faire intervenir l'influence capitale qu'a eue le Fiherenana, il y a quelques décennies, lorsqu'il rejoignait la mer au niveau de l'actuelle pointe

Befotaka, apportant sur Mareana et Ankilibé une eau peu salée et riche en particules terrigènes.

### 3/ LES RECIFS LITTORAUX ENTRE LA POINTE ANOSY ET IFATY

Les formations coralliennes situées au Nord de la Baie de Tuléar se composent essentiellement d'un récif littoral continu depuis l'embouchure du Fiherenana jusqu'à la fausse passe d'Ifaty. A ce récif ininterrompu sur plus de 9 milles marins (17,2 km), on doit rajouter, juste au Nord de la Pointe Anosy, le petit récif de Nosy Vato, encore appelé Banc de Nosy Vato.

#### a) Nosy Vato

Nosy Vato se trouve au sortir de la passe Nord de la Baie de Tuléar. Il est largement rattaché, sur une longueur de 800 m. environ, à la flèche sableuse d'Anosy et affecte une forme approximativement semi-circulaire.

A la surface du récif de Nosy Vato, la vie corallienne est des plus réduites : le platier apparaît ensablé en maints endroits et les nombreux restes des formations organogènes de diverses origines sont envahis par une abondante végétation algale. Par ailleurs, la levée détritique n'apparaît qu'à l'état vestigial. La forme de Nosy Vato, le caractère transgressif de la flèche sableuse d'Anosy, mise en place par le Fiherenana que l'on sait avoir montré de nombreuses divagations au cours des derniers siècles, l'aspect senescent des peuplements enfin, nous incitent à penser *a priori*, en accord avec l'hypothèse émise par PICARD (1967) que Nosy Vato était originellement une île. Cette hypothèse a pu être confirmée par l'examen des cartes dressées par VAN KEULEN (1755), LE FER DE BEAUVAIS (1770) et SOLMINIHAC (1785). Ces documents montrent, en effet, sans ambiguïté, qu'il y a deux siècles Nosy Vato était bien un récif isolé (Fig. n° 14 et 15) et ils



s'accordent pour indiquer que cette île était alors située à environ 1 000 toises\* du littoral dont elle était séparée par des profondeurs de 9 à 10 brasses françaises\*\*. Ainsi existait alors à l'extrémité Nord de la Baie de Tuléar, un édifice corallien isolé montrant une disposition strictement analogue à celle que l'on observe encore aujourd'hui à l'extrémité Sud de la baie, avec Nosy Tafara. Depuis cette époque les apports terrigènes dus au Fiherenana sont venus combler la passe Nord-Est entre l'ancien rivage et Nosy Vato.

Ce comblement était presque totalement réalisé en un peu moins d'un siècle, ainsi que nous l'enseigne une carte de PONPON datant de 1866, sur laquelle Nosy Vato est représentée à proximité immédiate de la côte. De nos jours, Nosy Vato, incorporée au rivage, est à moitié enfouie sous le cordon littoral actuel.

---

\* La toise valait 1,949 m., ce qui place Nosy Vato à un peu plus d'un mille du rivage.

\*\* Le terme de brasse française est lui-même ambigu. On utilisait dans la marine, à cette époque, soit la brasse de cinq pieds (petite brasse : 1,648 m.), soit la brasse de 6 pieds (1,948 m.) On peut admettre que la profondeur maximale entre Nosy Vato et la côte était alors de 17 à 18 m.

b) Le récif littoral du Fiherenan à Ifaty

Les formations coralliennes qui s'étendent de façon ininterrompue entre l'embouchure actuelle du Fiherenana et la fausse passe d'Ifaty, bien que représentant un seul et même appareil récifal, peuvent d'un point de vue physiographique se diviser en trois secteurs : de l'embouchure du Fiherenana à la latitude 23°15' S ; de la latitude 23°15' S à Beravina ; de Beravina à la fausse passe d'Ifaty.

Secteur Nord Fiherenana (de l'embouchure du Fiherenana à la latitude 23°15' S).

Dans le sud du secteur Nord Fiherenana, le récif corallien est très étroit (une centaine de mètres tout au plus), à l'exception de la partie (appelée récif du Fiherenana) formant une légère avancée vers le large juste en avant de l'actuelle embouchure du fleuve. Vers le Nord, la largeur du platier augmente, d'abord lentement, sur 2,5 km environ, puis plus rapidement ensuite. En face de l'extrémité de la flèche sableuse du Nord Fiherenana, le récif atteint 1 200 m. de largeur. Malgré les apparences, ce récif qui demeure partout relativement étroit, n'est pas un véritable récif frangeant (PICHON, 1964) : il est, en effet, nettement décollé du rivage originel, marqué par un cordon dunaire, et que suit la route de Tuléar à Ifaty. Le parallélisme entre le tracé de ce rivage primitif et le tracé du front récifal est, d'ailleurs, tout à fait remarquable.

Comme cela fut le cas pour Nosy Vato, ce secteur récifal a d'abord été rattaché à la côte par comblement du lagon dont l'actuel marais à *Typha angustifolia* et *Acrostichum aureum* (dans lequel on observe des mares profondes de plusieurs mètres) représente un vestige. Le platier récifal a ensuite été envahi par les apports terrigènes fluviaux qui ont donné naissance à des dépôts de caractéristiques variées, plus ou moins éolisés, et notamment, à l'immense flèche sableuse du Nord Fiherenana laquelle représente le littoral actuel.

Par endroits, cette dernière recouvre et fossilise la levée détritique du récif. Ceci prouve que les édifications coralliennes, dans ce secteur, sont antérieures à la mise en place de la flèche sableuse et qu'il ne s'agit donc pas de véritables récifs frangeants établis en fonction de la ligne de rivage actuelle.

Pour cette raison, nous préférons le terme de "récif littoral" qui rend néanmoins compte de leur caractère physiographique principal, à celui de récif frangeant.

### Secteur de la latitude 23° 15' S à Beravina

Dans le secteur qui s'étend de l'extrémité de la flèche sableuse Nord Fiherenana à la pointe de Beravina, le récif apparaît comme étant originellement frangeant. Il est établi en avant d'une ligne de rivage qui paraît n'avoir subi, contrairement au secteur précédent, que des modifications très mineures, au cours de l'Holocène. Il en est séparé par un rideau de Mangrove discontinu.

La largeur du platier est assez constante dans tout ce secteur, long de 6 km environ : elle est partout comprise entre 1 000 et 1 200 m. Il n'existe pas à proprement parler de "chenal d'embarcation" ou tout au moins celui-ci n'est-il pas différencié d'un ensellement interne lui-même peu marqué. Dans le secteur considéré, le récif corallien présente deux particularités :

- d'une part, le front du récif, orienté sensiblement Nord-Sud, est en retrait dans l'ensemble de l'alignement des appareils récifaux situés plus au Nord et plus au Sud. Le récif tendrait, cependant, à se réaligner, l'aspect de progression vers le large se traduisant par une morphologie particulière de la zone frontale. On doit y noter, en outre, au Sud du village de Songeritelo la présence de deux criques externes comparables à celles que nous avons signalées à propos du Grand Récif de Tuléar,

- d'autre part, l'ensemble des platiers récifaux de ce secteur est perturbé par le transit et le dépôt de sédiments provenant de l'exutoire Nord Fiherenana. Une partie des sables apportés sur le récif traverse

totale­ment le platier et se dépose sur la pente externe, tandis qu'une autre partie s'accumule en bancs dans la partie médiane de l'édifice. Les éléments les plus fins, quant à eux, se déposent essentiellement sous la forme de banquettes vaseuses colonisées ou non par la mangrove, au pied de la haute plage, sur la bordure interne de l'édifice récifal.

#### De Beravina à la fausse passe d'Ifaty

Le caractère essentiel de ce secteur qui s'étend sur une longueur de 3 000 m. seulement, réside dans le décollement progressif du récif corallien par rapport au rivage. A partir de la pointe Beravina, en effet, le récif prend une orientation SE - NW et s'écarte de la côte qui garde une direction générale Sud Nord jusqu'au fond de la baie de Ranobé. Il s'agit donc là d'un exemple parfait de récif intermédiaire, lequel montre de plus un passage continu du type frangeant au type barrière. Le chenal post-récifal (ou lagon) n'est, au niveau de la pointe Beravina, qu'un simple sillon d'une centaine de mètres de large et où il ne reste que quelques dm d'eau à basse mer, qui vient se perdre dans la partie la plus interne du platier récifal. Vers le Nord, il s'élargit en même temps que sa profondeur augmente. Par le travers de la fausse d'Ifaty, il mesure environ 1 200 m. de large et sa profondeur est de 4 à 5 m. Les courants de marées, parallèles au littoral, y sont très vifs. L'édifice récifal lui-même est large de 1 500 m. à 2 000 m. Dans l'est de la fausse passe d'Ifaty, il se prolonge dans le lagon par une pointe ou langue sablo-vaseuse, orientée W-E, affleurant aux BMGVE, et longue de près de 800 m.

La fausse passe d'Ifaty est un accident physiographique majeur de la zone frontale des récifs de ce secteur. Elle interrompt en effet, la partie externe de l'édifice récifal sur une longueur de 400 m. environ et entaille le platier sur une distance de près de 600 m. Ses dimensions sont donc celles d'une passe beaucoup plus que celles d'une crique externe, avec laquelle elle présente cependant une nette similitude de formes. Le nom de fausse passe qui a été donné à cet accident, se justifie par le fait qu'il n'entaille pas le récif sur toute sa largeur, et ne débouche donc pas dans le lagon : la partie arrière de la fausse passe est

encombrée de formations coralliennes diverses (pinacles et pâtés coralliens) auxquelles fait suite un platier déprimé constituant un seuil peu profond, parcouru par de vifs courants. Nous n'avons pas actuellement d'hypothèses satisfaisantes à présenter quant à l'origine et à la signification de la fausse passe.

## CARACTERES MORPHOLOGIQUES

---

L'étude complète de la morphologie des formations récifales de Tuléar a donné lieu à une publication par CLAUSADE *et al.* (1971) ; il s'agit essentiellement d'un catalogue des formes du relief des récifs coralliens, chaque figure morphologique répertoriée étant nommée et accompagnée d'une description qui constitue sa définition. Cette étude ne tient pas compte des rapports existant entre les différents éléments caractérisant l'état de la surface des récifs coralliens.

Or, il existe, en réalité, entre ces éléments une hiérarchie que nous nous sommes efforcés de mettre en évidence. C'est ainsi, que certaines des figures décrites ont une signification non pas morphologique, mais plutôt physiographique, en ce sens que c'est leur présence ou leur absence, ainsi que leur extension qui déterminent les particularités physiographiques (géographiques) des édifices coralliens considérés.

Les caractères ayant une signification physiographique peuvent eux-mêmes se classer, du général au particulier en éléments d'ordre fondamental, d'ordre primaire et d'ordre secondaire \*.

Les figures ayant une signification proprement morphologique se divisent en figures *élémentaires* et figures *dérivées*.

Les figures *élémentaires* satisfont également à la règle de l'unicité à l'échelle d'un récif, à l'exception des éléments constitutifs des levées détritiques en dômes pour lesquelles on observe une alternan-

---

\* Cette hiérarchie est essentiellement basée sur un critère dimensionnel, l'unicité de chacun des éléments physiographiques étant de règle à l'échelle d'un récif donné (les éléments tels que criques externes, vasques et lagon enclavés dont la pluralité constitue le cas général, sont à considérer comme des *accidents physiographiques*.)

ce dôme / couloir de marée parallèlement au front récifal. Cette unicité se retrouve toutefois, sur une coupe perpendiculaire au front récifal, allant du large vers le lagon. De façon générale, les figures morphologiques élémentaires sont toujours présentes dans un édifice corallien normalement et complètement développé. Elles ne sont cependant pas nécessairement toutes présentes simultanément sur une même coupe transversale.

Les figures morphologiques *dérivées* apparaissent comme étant soit des subdivisions de détail des figures élémentaires (on retrouve ici un critère d'ordre dimensionnel), soit le plus souvent, des accidents localisés au sein de ces dernières. L'origine des figures dérivées est à rechercher dans la prépondérance locale d'un facteur, biotique ou abiotique.

### Processus de formation des figures morphologiques

Les phénomènes présidant à la mise en place des figures morphologiques récifales sont de nature diverse. Les trois plus importants sont les phénomènes biologique, sédimentaire et hydrodynamique, dont les actions peuvent jouer indépendamment, ou interférer en se complétant ou se contrariant.

#### Phénomènes Biologiques

Parmi les phénomènes biologiques pouvant donner naissance à des figures morphologiques nous signalerons :

- les actions de bioconstruction, dues essentiellement aux organismes secréteurs de calcaire, au premier rang desquels on doit citer les Scléroractiniaires et les Algues Corallinacées. D'un point de vue structural, la bioconstruction est, bien entendu, fondamentale en milieu corallien. Elle demeure très importante dans la détermination des formes du relief à la surface des récifs;

- la rétention de sédiment par les organismes marins, animaux ou végétaux, qui est à l'origine de figures telles que les banquettes de rétention, par exemple;

- les actions de fouissage et rejet de sédiment en surface par certains endobiontes (aboutissant à la formation de champs de tumuli et d'entonnoirs).

#### Phénomènes sédimentaires

Les phénomènes sédimentaires participent à la genèse des figures morphologiques liées au transport ou au dépôt de matériaux d'origine bioclastique, mais parfois aussi terrigène.

- Figures morphologiques liées au transport des sédiments. Exemple : trainées sédimentaires,

- Figures morphologiques dues à des dépôts de sédiments pas ou peu remaniés. Exemple : accumulation sableuse et bancs de sable,

- Figures morphologiques liées à des dépôts constamment remaniés. Exemple : dunes hydrauliques et cayes submersibles.

#### Phénomènes hydrodynamiques

Les phénomènes hydrodynamiques jouant un rôle dans l'élaboration des figures morphologiques sont avant tout les influences rhéologiques, et tout particulièrement les actions érosives. De tels phénomènes sont à l'origine de figures morphologiques telles que rainures, tranchées, déversoirs, cuvettes de l'herbier, chenaux de l'herbier.

#### Evolution dans le temps des figures morphologiques

Nous avons signalé précédemment que les limites entre les divers peuplements n'étaient pas immuables ; ces variations sont liées aux processus d'évolution des figures morphologiques élémentaires, processus qui font souvent entrer en jeu un ou plusieurs couples de facteurs antagonistes (par exemple, bioconstruction et destruction soit par action mécanique, soit par action biologique) ou qui, au contraire, sont étroitement liés à l'action d'un facteur du milieu bien déterminé (transport par les courants, par exemple). Deux types principaux d'évolution des



figures morphologiques peuvent être observés :

- évolution continue,
- évolution cyclique plus ou moins régulière.

### Evolution continue

L'un des principaux exemples d'évolution continue que l'on peut citer se rapporte aux modifications consécutives à la transgression des apports terrigènes par les fleuves, et notamment par le Fiherenana : dans le lagon, l'étude des thanatocoenoses (PICARD, 1967 ; GUERIN-ANCEY, 1970), montre qu'il s'agit d'un envasement, sans doute lent, mais régulier, progressant du Nord vers le Sud. Sur le Platier de la région de Songeritelo, on note par contre un ensablement gagnant vers le Nord.

Les figures morphologiques liées aux actions de transfert des sédiments (trainées sédimentaires, petites trainées sédimentaires) présentent aussi une évolution continue qui se caractérise par une migration régulière d'accumulations de matériaux organogènes, depuis la levée détrique (ou son équivalent) jusqu'au bord du lagon.

### Evolution Cyclique

Les processus d'évolution cyclique, régulière ou non, affectent essentiellement les milieux sédimentaires. Ils se matérialisent par des modifications de forme ou des déplacements, autour d'un état moyen (ou position d'équilibre), qui peuvent être d'amplitude et de périodicité très variable \*. Les accumulations de type "dune hydraulique", par

---

\* La période paraît être d'autant plus longue que le rang dans la classification est élevé.

---

exemple, sont remaniées sur place, à chaque marée ; les variations dans l'extension de dépôts tels que l'accumulation sableuse ou la levée détritique ne sont perceptibles qu'à l'échelle d'une dizaine d'années. De plus, pour une même figure morphologique, on peut observer en un même lieu, la superposition de variations d'amplitudes et de périodes très différentes. Si l'on reprend l'exemple des dunes hydrauliques que nous venons de citer, aux remaniements bi-quotidiens n'affectant guère la hauteur de ces dunes, s'ajoute une variation d'une amplitude de 1 à 1,5 m. et de 3 à 4 années de période : ainsi, à une série d'années pendant lesquelles une dune donnée sera très développée (allant jusqu'à émerger avant la mi-marée) succèdera une série d'années de démaigrissement et de "petite dune". Bien entendu, chaque figure morphologique d'un même édifice corallien évolue indépendamment.

Ces modifications à caractère cyclique plus ou moins accusé sont à mettre en relation avec les oscillations du régime hydrologique ou météorologique autour d'un état moyen.

Des phénomènes d'intensité exceptionnelle, tels que les cyclones (dont on notera toutefois qu'ils se répètent assez régulièrement) peuvent perturber localement et momentanément la séquence évolutive morphologique normale. Ils sont en particulier, capables en quelques heures, de provoquer la destruction totale, ou au contraire l'apparition, d'un certain nombre de figure morphologiques, élémentaires ou dérivées.

Le tableau IV présente une classification hiérarchisée des formes du relief des récifs coralliens. Il indique les relations de subordination et de correspondance existant entre les caractères physiographiques fondamentaux, primaires et secondaires et les figures morphologiques élémentaires et dérivées. Sur ce même tableau sont signalés les principaux processus de formation des figures morphologiques que nous venons d'énumérer.

## Elements Physiographiques

## Figures Morphologiques

fondamentaux	primaires	secondaires	élémentaires	dérivés
(1) RECIF CORALLIEN		(3) PENTE EXTERNE	(10) Dalle corallienne	Tombant profond Cuvettes sédimentaires Cuvettes à rhodolithes (11) Massifs coralliens
			(4) Zone éperons-sillons	(3) Accumulation sédimentaire de la partie inférieure de la zone éperons-sillons (5) Eperons majeurs/sillons majeurs (6) Verrous des sillons (7) Tunnel récifal (8) Boyau obscur récifal
	(2) FRONT RECIFAL		(22) CRIQUE EXTERNE	
		(13) PLATIER EXTERNE	(14) Plateforme supérieure des éperons	(17) Cheminées, trous souffleurs & fissures (20) Vasques témoins
			(15) Ensellement externe	(17) Cheminées, trous souffleurs & fissures (20) Vasques témoins (18) Rainures (19) Tranchées
			(16) Glacis récifal	(19) Tranchées
		(23) LEVÉE DÉTRITIQUE	En Dômes: (24) Dôme En rempart: Rempart de blocs (30) (25) Queue de gravelle Nappe de gravelle (31) (26) Couloir de marée Flaque résiduelle (32) (27) Digue filtrante (28) Mare résiduelle	(29) Déversoirs de la levée détritique
			(33) PLATIER INTERNE	(34) Platier compact
		(35) Platier à alignements coralliens et couloirs sableux		(39) Cuvettes d'obturation
		(36) Platier à éléments dispersés		
	PLATIER RECIFAL	(37) Platier à Microatolls		(38) Microatolls
		ACCUMULATION SEDIMENTAIRE	(40) Dépression médiane	
			(42) Accumulation sableuse et bancs de sables (41) Herbiers de Phanérogames	(50) Déversoirs de l'accumulation (44) Banquettes de rétention (43) Champs de tumuli et d'entonnoirs (45) Cuvettes de l'herbier (46) Banquettes d'érosion de l'herbier (47) Chenaux de l'herbier (48) Mares de l'herbier (43) Champs de tumuli et d'entonnoirs

(1) RECIF CORALLIEN	ACCUMULATION SEDIMENTAIRE		Sédiments remaniés sur place: (50)Caye submersible ----- (51)Caye émergée ----- Sédiments en transit: (52)Trainée sédimentaire ----- (53)Petite trainée sédimentaire
	(57) VASQUES ET LAGONS ENCLAVES		
	(61) PENTE INTERNE		(59)Collecteur de platier (60)Déversoir de l'accumulation sableuse
	(62) L A G O N	Dépôts sédimentaires	
Formations coralliennes			(41)Massifs coralliens (63)Pâtés coralliens (65)Pinacles (67)Knolls (68)Zone de massifs, knolls ou pâtés
(64)Ilot corallien et récif de lagon			
(66)Banc corallien			

## P A S S E

TABLE IV.

Classification des éléments morphologiques et physiographiques.

Les nombres entre parenthèses se rapportent au système de numérotation de Clausade et al. (1971)

## TEMPERATURES

Des données concernant l'hydrologie des eaux côtières de la région de Tuléar ont été publiées par TRAVERS et TRAVERS (1965), MAESTRINI et PIZARRO (1966) et GAUDY (1973). Les observations ayant donné lieu aux deux premières publications citées sont limitées dans le temps et ne portent que sur la fin de la saison fraîche australe. GAUDY, par contre, a effectué des observations à intervalles réguliers d'Octobre 1963 à Mai 1965. Les résultats obtenus par ces divers auteurs demeurent difficilement comparables, en raison de la disparité des profondeurs d'observation (surface exceptée).

Notre propos n'est pas de présenter ici une synthèse de ces observations hydrologiques. Nous avons seulement essayé de dégager les principales caractéristiques du régime des températures en tant que facteur de l'environnement des peuplements récifaux.

### Températures en mer ouverte et dans le lagon

#### Variations dans le temps (évolution annuelle)

#### Lagon

Données utilisées : GAUDY (1973). Stations

A	$\Phi = 23^{\circ} 20',9 \text{ S}$	Profondeur 20 m
	$G = 43^{\circ} 37,4 \text{ E}$	
B	$\Phi = 23^{\circ} 22,9 \text{ S}$	Profondeur 10 m
	$G = 43^{\circ} 39,4 \text{ E}$	

Les moyennes mensuelles des températures de surface aux points A et B ont été calculées d'après les résultats des observations de GAUDY et figurent dans le tableau n° V.

TABLEAU N° V

Moyennes mensuelles des températures de surface aux  
points A et B

Mois	A	B
Octobre 1963	24,31	24,60
Novembre	26,40	--
Décembre	27,35	27,90
Janvier 1964	27,88	28,62
Février	29,24	29,60
Mars	27,25	26,93
Avril	24,22	24,80
Mai	23,30	23,16
Juin	23,55	24,10
Juillet	22,18	21,83
Août	22,27	21,96
Septembre	22,99	23,02
Octobre	25,44	25,72
Novembre	26,26	26,88
Décembre	26,60	26,95
Janvier 1965	27,96	28,11
Février	28,55	28,70
Mars	27,68	27,31
Avril	26,01	25,60
Mai	22,97	23,10

(Températures en °C)

Les valeurs caractéristiques des températures de surface aux points A et B sont les suivantes:

	[A]	[B]
Maximum absolu	30,02 (20 fév. 1964)	30,25 (20 Fév. 1964)
Minimum absolu	22,05 (15 Juillet 1964)	21,45 (15 Juillet 1964)
	(et 18 Août)	
Maximum mensuel	29,24 (Fév. 1964)	29,60 (Fév. 1964)
Minimum mensuel	22,18 (Juillet 1964)	21,83 (Juillet 1964)
Moyenne des valeurs mensuelles		
- (Oct. 1963-Sept. 1964)	25,07	25,13
- (Juin 1964-Mai 1965)	25,20	25,27
Ecart des Moyennes mensuelles	7,06	7,77
Moyenne Annuelle	25,08	24,84
Ecart des extrêmes absolus	7,97	8,80

Mer ouverte (au large des récifs)

Les seules données sur l'évolution annuelle des températures en mer ouverte dont nous disposons sont celles qui concernent la station N de GAUDY, de coordonnées

$$\begin{aligned} \Phi &= 23^{\circ} 20,3' \quad \mathbf{S} \\ G &= 43^{\circ} 33' \quad \mathbf{E} \end{aligned}$$

La station S

$$\begin{aligned} \Phi &= 23^{\circ} 33,3 \quad \mathbf{S} \\ G &= 43^{\circ} 41 \quad \mathbf{E} \end{aligned}$$

doit être écartée en raison de sa position particulière, en face de l'embouchure de l'Onilahy et au-dessus du canyon de Saint Augustin.

Les résultats relatifs à la station N (températures en surface et à la profondeur de 100 m.) figurent dans le tableau VI ci-dessous.

TABLEAU N° VI

Températures mensuelles à la station N  
(profondeur 0 et 100 m.)

Mois	Surface	100 m.
Octobre 1963	24,95 °C	21,76 °C
Novembre	25,20	22,62
Décembre	26,30	21,82
Janvier 1964	28,80	23,12
Février	30,00	24,61
Mars	27,15	22,07
Avril	-----	-----
Mai	24,55	20,75
Juin	24,25	22,63
Juillet	23,00	21,83
Août	23,05	22,18
Septembre	23,92	22,30

De ce tableau on peut déduire les valeurs caractéristiques suivantes :

Maximum mensuel (Fév. 1964)	30,00 °C	24,61 °C
Minimum mensuel (Juillet)	23,00	20,75
Moyennes valeurs mensuelles	25,56	22,33
Ecart des valeurs mensuelles	7,00	3,86



L'ensemble des résultats qui précèdent montre que les températures de surface (aussi bien en mer ouverte que dans le lagon) évoluent régulièrement au cours de l'année, autour d'une valeur moyenne légèrement supérieure à 25° C. Le maximum (voisin de 30°) est atteint en Février et le minimum (23° en mer ouverte, un peu moins de 22° dans le lagon) en Juillet.

De façon schématique, on peut donc admettre une alternance régulière d'une saison "chaude" (températures supérieures à 25,5° C) d'Octobre à Mars et d'une saison "fraîche" (Avril à Septembre), la variation de température aux intersaisons s'effectuant toutefois de façon graduelle et non pas brutale.

Le régime des températures de surface à Tuléar est donc tout à fait favorable à la vie des Sclérectiniaires hermatypiques et les températures extrêmes observées demeurent elles-mêmes largement compatibles avec les exigences écologiques de ces derniers. L'écart annuel de températures (légèrement supérieur à 7°) peut cependant paraître un peu trop important à Tuléar, alors que l'on admet couramment que les récifs coralliens ne sont bien développés que lorsqu'il ne dépasse pas 4 à 5° C. Cette dernière valeur, fréquemment citée dans la littérature est le plus souvent tirée des cartes générales de distribution des températures de surface dans les océans. Elle se rapporte donc plutôt aux eaux océaniques au large des récifs, qu'aux eaux néritiques baignant les formations coralliennes (et pour lesquelles, il faut bien le reconnaître, on manque encore de données). D'après ces mêmes cartes générales, l'écart annuel de température est, pour Tuléar de 4° (mini. 22,5 - max. 26,5) ; cette valeur est identique à celle que l'on observe, par exemple, sur la côte orientale de l'Australie, au niveau du tropique du Capricorne.

Les températures mesurées à la profondeur de 100 m. au point N, montrent une évolution annuelle comparable, dans ses grandes lignes, à celle des températures de surface, quoique moins régulière (maximum en février 24°61, minimum en juillet 20°71, écart annuel 3°86).

Ces valeurs demeurent encore largement dans les limites de tolérance admises par les Scléroractiniaires hermatypiques. Ce n'est donc pas le gradient vertical de température qui limite l'extension en profondeur des formations récifales, lesquelles, à Tuléar, ne semblent pas descendre en dessous de 50 m.

### Variations géographiques

#### Lagon

Les données empruntées à TRAVERS et TRAVERS (1965) que nous avons utilisées, concernent la période hivernale (fin d'hiver austral). Ces auteurs ont effectué cinq stations échelonnées du Nord au Sud dans le chenal de Tuléar, les deux plus septentrionales étant occupées le 27 Août 1962, les trois autres deux jours plus tard.

Les résultats relatifs à ces stations sont les suivants :

Stations	Rb n° 10	Ra n° 11	n° 12	n° 13	n° 14
Températures					
de surface	24,14	24,51	24,31	24,27	24,80
Dates	27 Août 1962	27 Août	29 Août	29 Août	29 Août

(La légère augmentation de température observée à la station n° 14 la plus méridionale de toutes, n'est probablement pas significative).

D'autre part, si l'on se réfère aux deux stations A et B de GAUDY, situées toutes les deux dans le lagon, on constate que les températures de surface en B sont légèrement supérieures à celles de A (deux à trois

1/10° C) en saison chaude, légèrement inférieures en saison fraîche (la station B se trouve en eaux un peu plus abritées que la station A, cette dernière étant relativement proche de la passe Nord).

Nous concluerons en constatant qu'à une période donnée, il n'y a pas de différences notables dans les températures de surface d'un point à l'autre du lagon.

Il convient toutefois, de remarquer que les zones les plus abritées (partie centrale) présentent un écart annuel légèrement plus important que les zones voisines des passes Nord et Sud. Cette relative homogénéité des températures des eaux du lagon ne doit pas surprendre : l'amplitude du marnage (3 m. en vives eaux) comparée à la profondeur moyenne du lagon (environ 10 m.) et l'intensité des courants de marées attestent l'importance des échanges avec l'extérieur et suffisent à prouver que le lagon récifal de Tuléar n'est nullement un milieu confiné de type "lagune côtière".

### Mer ouverte

Nous utiliserons à nouveau les données de TRAVERS et TRAVERS, relatives à trois stations situées à l'extérieur des récifs et qui furent effectuées entre le 03-09-1962 et le 07-09-1962, donc, en fin de période hivernale.

Stations	L 17	18	19
Températures de surface	24,30° C	24,31° C	24,36° C
Températures 10 m.	24,30	24,23	-
Températures 60 m.	23,98	-	23,20
Dates	03-09- 1962	05-09-1962	07-09-1962

L'homogénéité des températures de surface est tout à fait remarquable, surtout si l'on tient compte du fait que les stations L17 et 19 sont distantes de 2,75 milles marins.

L'homothermie est encore très bonne à la profondeur de 10 m. puisque l'écart entre les stations L 17 et 19 est inférieur à 1/10 de degré.

On peut donc conclure à l'uniformité de la température des eaux de la région de Tuléar baignant les récifs, à une période donnée. Cette conclusion n'est d'ailleurs valable que dans ce cadre strictement régional. Il semble bien, en particulier, que l'on assiste à une chute relativement rapide des températures à partir de l'estuaire de L'Onilahy, lorsque l'on se dirige vers le Sud.

### Températures sur les platiers récifaux

La température des eaux sur les platiers récifaux n'est significativement différente de celle de la mer ouverte ou des lagons que pendant des périodes assez brèves, correspondant aux basses mers de vives eaux. Pendant ces périodes, les platiers récifaux assèchent presque complètement à l'exception de quelques dépressions, mares, cuvettes ou flaques.

Le faible volume d'eau retenu dans celles-ci, et surtout la faible épaisseur de ces nappes résiduelles autorise un échauffement important dû au rayonnement solaire. Celui-ci est d'autant plus important d'ailleurs que les B.M.V.E. se produisent aux environs de midi. L'amplitude de ce phénomène est surtout notable en saison chaude puisque, en Novembre et Décembre 1961, par exemple, des températures de 41° C ont été relevées dans les flaques du platier. De telles températures sont largement léthales pour un grand nombre d'espèces soumises pendant quelques heures seulement à ces conditions. Il y est d'ailleurs fréquent d'observer en fin de période de vive-eau un blanchiment des feuilles de Phanérogames ou des thalles d'Algues, blanchiment traduisant une dépigmentation sous l'action de trop fortes températures, ainsi que, sans doute par défaut de filtration des U.V.

Les données que nous possédons sont actuellement trop fragmentaires pour permettre d'apprécier l'importance exacte de ce phénomène d'échauffement des eaux sur l'ensemble du platier. Les travaux en cours de VASSEUR et JAUBERT permettront de combler cette lacune.

## SALINITES

Les données concernant les salinités sont essentiellement empruntées à GAUDY (1973). Celles-ci sont toutefois moins nombreuses que les observations de température. Cette insuffisance du nombre de données ne nous a pas permis d'envisager la distribution horizontale des salinités à une période donnée (variations géographiques).

### Salinités dans le lagon

(données utilisées : GAUDY, Station A).

Les moyennes mensuelles des salinités de surface au point A ont été calculées d'après les résultats des dosages de GAUDY, et figurent dans le tableau VII.

TABLEAU N° VII

Moyenne mensuelle des salinités de surface  
au point A

Mois	Salinités
Octobre 1963	35,47 ‰
Novembre	35,29
Décembre	34,89
Janvier 1964	35,40
Février	34,24
Mars	35,22
Avril	
Mai	35,28
Juin	35,43
Juillet	35,48
Août	35,27
Septembre	34,96
Octobre	34,92
Novembre	34,98
Décembre	35,04
Janvier 1965	34,19
Février	34,65
Mars	34,74
Avril	34,69
Mai	35,04

Les valeurs caractéristiques des salinités de surface, au point A, sont les suivantes :

Maximum absolu :	35,54 (03 Octobre 1963),
Minimum absolu :	32,85 (28 Janvier 1965),
Maximum mensuel :	35,48 ( Juillet 1964),
Minimum mensuel :	34,19 ( Janvier 1965),
Moyenne des va- leurs mensuelles:	
Octobre 1963 - Septembre 1964 :	35,17
Juin 1964 - Mai 1965 :	34,95
Moyenne annuelle:	
Ecart des moyennes mensuelles :	1,29 %.
Ecart des extrêmes absolus :	2,69 %.

La courbe obtenue à partir des données du tableau N° VII (voir Fig. n° 18) montre une variation relativement régulière des salinités si l'on excepte la valeur anormale et accidentelle de Janvier 1964. On peut, comme pour les températures, mais de façon moins nette que pour celles-ci, distinguer pour les salinités deux périodes : une période de salinités relativement faibles (généralement inférieures à 35‰) correspondant à la saison chaude, et une période de salinités relativement élevées ( $S \text{ ‰} > 35,25$ ). Les deux minima de Février 1964 et Janvier 1965 sont liés de toute évidence, aux maxima des crues des fleuves et aux moments des plus fortes pluies estivales. Il convient de noter que ces minima de salinités demeurent très relatifs : 34,24 ‰ en Février 1964 et 34,19 ‰ en Janvier 1965 (les minima absolus de chacun de ces deux mois sont respectivement de 32,92 ‰ et 32,85 ‰). Ceci peut d'ailleurs s'expliquer par la rareté relative des pluies à Tuléar (moins de 250 mm par an). On doit en conclure que les fortes dessalures observées parfois en période de crues des fleuves ou de fortes pluies demeurent très localisées dans le temps et dans l'espace. Sauf circonstances exceptionnelles, elles n'affectent pas, de façon globale, la vitalité des organismes constructeurs de récifs dans la région.

Salinités à l'extérieur des récifs

(données utilisées : GAUDY, Station N)

Les valeurs des salinités mesurées mensuellement à la station N, d'Octobre 1963 à Octobre 1964, aux profondeurs de 0 m. (surface) et de 100 m. figurent dans le tableau n° VII.

TABLEAU N° VIII

Salinités mensuelles, à la Station N (profondeurs  
0 et 100 m.)

Mois	Salinité	
	Surface	100 m.
Octobre 1963	35,19 ‰	35,78 ‰
Novembre	35,05	35,10
Décembre	35,15	35,10
Janvier 1964	35,01	35,04
Février	34,15	35,00
Mars	35,12	35,02
Avril	-	-
Mai	35,49	-
Juin	-	-
Juillet	35,33	35,35
Août	35,09	-
Septembre	-	-
Octobre	34,79	34,44



De ce tableau, on peut déduire les valeurs caractéristiques suivantes :

	Surface	100 m.
Maximum mensuel	35,49 (Mai 1964)	35,78 (Oct. 1964)
Minimum mensuel	34,15 (Fév. 1964)	34,44 (Oct. 1964)
Moyenne annuelle	35,06 ‰	35,19 ‰
Ecart annuel	1,34 ‰	1,34 ‰

Les courbes obtenues à partir des données du tableau N° VIII, sont tracées sur la figure N° 18 b et permettent de juger de l'évolution, au cours de l'année, de la salinité de l'eau de mer à l'extérieur des récifs.

Compte tenu de l'absence de données pour un certain nombre de mois, on peut considérer que, comme dans le lagon, les salinités de l'eau de mer à l'extérieur du récif sont maximales pendant la période fraîche (qui correspond également à la saison sèche) et minimales pendant la période chaude (correspondant à la saison humide). Le très net minimum de salinité observé dans le lagon en Février 1964 ( $S = 34,24 ‰$ ) se retrouve également au large des récifs ( $S = 34,15 ‰$ , au point N, en surface). Il s'agit là encore d'une nappe d'eau relativement peu salée, liée à de fortes pluies ou à une crue du fleuve Fiherenana, et s'écoulant en surface (la salinité à la profondeur de 100 m., n'accuse pas de minimum marqué à cette même période).

En conclusion, la salinité des eaux baignant les récifs coralliens de la région de Tuléar, qu'il s'agisse des eaux du lagon ou des eaux à l'extérieur des formations récifales, est, en moyenne, très voisine de celle des eaux océaniques de l'Océan Indien aux latitudes correspondantes ( $35,15 ‰$  pour  $\varphi = 20^\circ S$ ,  $35,45 ‰$  pour  $\varphi = 25^\circ S$ ).

Il existe une variation saisonnière se traduisant par une légère chute de la salinité pendant la saison humide. Cette dessalure relative demeure trop faible dans l'ensemble, pour pouvoir réduire la vitalité des organismes constructeurs, sauf accidentellement et de façon très localisée.

Beaucoup plus préjudiciable à la vitalité des coraux est l'influence de la teneur élevée des eaux dessalées en particules minérales en suspension, que celles-ci proviennent soit du ruissellement pendant les pluies, soit surtout des crues des fleuves. En effet, outre son action sur la pénétration de la lumière, une teneur élevée de particules minérales en suspension ralentit ou même inhibe totalement la croissance des coraux, par saturation des mécanismes ciliaires assurant à la fois le rejet des particules minérales et le renouvellement des particules alimentaires.

## LUMIERE

Deux types de mesures ont été réalisées à Tuléar, au voisinage des récifs, pour évaluer les caractéristiques optiques des eaux et la profondeur de pénétration de la lumière solaire :

- Mesures de la profondeur de disparition D d'un disque de Secchi (diamètre 30 cm), par TRAVERS et TRAVERS (1965) et GAUDY (1973).

- Mesures photométriques par MAESTRINI et PIZARRO (1966) qui utilisèrent un photomètre de profondeur de type STEEMAN-NIELSEN.

### Profondeur de disparition du disque de Secchi

#### 1/ Lagon

A partir des résultats des mesures hebdomadaires de GAUDY, nous avons calculé les moyennes mensuelles de profondeur de disparition aux points A et B, du disque de Secchi. Ces valeurs figurent sur le tableau N° IX et la figure N° 19 a.

TABLEAU N° IX

Profondeurs (en m.) de disparition du disque de Secchi

	Station A	Station B
Octobre 1963	10	6
Novembre	6	-
Décembre	3,5	2
Janvier 1964	8	5,5
Février	3	3
Mars	6	4,5
Avril	10,5	4,5
Mai	7	4,5
Juin	12	6
Juillet	11	7
Août	7,5	6
Septembre	11	7
Octobre	7	5
Novembre	12,5	5
Décembre	7,5	6,5
Janvier 1965	6,5	3
Février	7	5
Mars	10	6
Avril	9	6
Mai	8	7,5

La moyenne annuelle, calculée d'après toutes les observations de GAUDY, est la suivante :

	Station A	Station B
Octobre 1963-Septembre 1964	8,3	5 20
Juin 1964 - Mai 1965	8,8	5,30

Par ailleurs, TRAVERS et TRAVERS ont obtenu en différents points du lagon, les profondeurs de disparition D suivantes (toutes les mesures ont été effectuées en saison fraîche) :

Stations	1	2	5	10	11	12	13	14
D	10,5	12	13	10	7	7	5	6
Stations	15	20	21	28	29			
D	10	7	4,5	4,5	5			

Moyenne : 8,5 m.

A partir des valeurs moyennes de profondeur de disparition D du disque de Secchi, on peut obtenir une valeur moyenne pour toute la colonne d'eau du coefficient de transmission K, grâce à l'utilisation de la formule de Poole et Atkins

$$KD = 1,7$$

L'application de cette formule donne :

$K = 0,20$  (pour  $D = 8,5$  m. TRAVERS et TRAVERS, GAUDY Station A)

$K = 0,32$ , pour  $D = 5,25$  m (GAUDY, Station B).

L'ensemble de ces observations montre :

- que la turbidité des eaux de lagon est relativement importante,
- que celle-ci varie de façon très irrégulière. Il y a toutefois une légère tendance à une plus grande transparence pendant la période hivernale (qui est celle des maxima de salinité), les eaux relativement claires et salées, venues du large, étant alors prédominantes dans le lagon. De plus, on ne saurait oublier l'influence que peuvent avoir les courants de marées sur la turbidité, spécialement en période de vives eaux, ainsi que l'influence de l'agitation du plan d'eau sous l'action des vents de SW ou WSW, particulièrement forts et fréquents en saison fraîche.

Les résultats des mesures faites au disque de Secchi permettent de calculer l'épaisseur  $d$  de la couche euphotique, grâce à la relation :

$$d = 2,5 D$$

proposée par Strickland. On peut donc estimer que la profondeur de compensation se situe, dans le lagon entre 13 (pour  $D = 5,25$  m.) et 21,5 m. (pour  $D = 8,5$  m.).

Ces valeurs sont nettement supérieures aux profondeurs moyennes auxquelles se situent les fonds du lagon.

La turbidité de l'eau, malgré son importance ne saurait donc rendre qu'imparfaitement compte de la rareté de la vie corallienne que l'on peut observer sur ces derniers.

L'explication de ce phénomène doit plutôt être recherchée dans l'abondance des dépôts sédimentaires, et notamment de particules d'origine fluviatile .

2/ Mer ouverte (extérieur du récif) - Fig. 19 b

Les résultats des mesures de profondeur de disparition du disque de Secchi, effectuées mensuellement par GAUDY (Station N) sont reproduits dans le tableau ci-dessous :

Mois	D (profondeur Secchi en mètres)
Octobre 1963	28
Novembre	22
Décembre	28
Janvier 1964	23
Février	18
Mars	21
Avril	--
Mai	23
Juin	25
Juillet	19
Août	--
Septembre	30

La valeur moyenne 23,5 est très proche de celle (25,4 m.) fournie par la série de mesures effectuées en Août - Septembre 1962, par TRAVERS et TRAVERS, différents points situés à l'extérieur du Grand Récif.

Les valeurs moyennes de K pour toute la colonne d'eau, déduites des résultats précédents grâce à la formule de Poole et Atkins, sont de :

$$K = 0,072 \text{ (pour } D = 23,5 \text{ m.)}$$

et

$$K = 0,066 \text{ (pour } D = 25,4 \text{ m.)}$$

Les eaux qui baignent l'extérieur des récifs sont donc nettement plus claires que celles du lagon, ce qui confirme un fait d'observation courante, avec, là encore, une plus grande transparence en saison fraîche.

A partir de ces données, on peut, en utilisant la formule de Strickland, estimer que la profondeur de compensation se situe, à l'extérieur du récif aux environs de 55 à 60 m.

### Photométrie

Les mesures photométriques réalisées par MAESTRINI et PIZARRO (1966) et en particulier le calcul de la variation du coefficient d'extinction en fonction de la profondeur, viennent apporter d'intéressants compléments aux résultats de TRAVERS et TRAVERS, et de GAUDY. En particulier, l'existence d'une nappe superficielle (épaisseur 2 à 5 m.) plus turbide que la couche sous-jacente, a été mise en évidence, aussi bien dans le lagon qu'à l'extérieur du récif. Par ailleurs, les eaux du lagon, situées entre 5 m. et le fond, bien que plus claires que celles de la surface, le sont cependant nettement moins que les eaux de la couche superficielle à l'extérieur du récif.



Les valeurs moyennes du coefficient d'extinction K sont les suivantes :

	Lagon	Extérieur
0 - 5 m.	0,149	0,072
5 - 14 m.	0,108	0,061

Ces valeurs de K sont, pour le lagon, légèrement inférieures à celles qui ont été obtenues en utilisant le disque de Secchi (formule de Poole et Atkins).

Pour les eaux du large, la concordance est parfaite.

Si l'on se réfère aux valeurs de K pour divers types d'eaux marines fournies par STRICKLAND (1958) les eaux du lagon peuvent être considérées comme des eaux côtières de turbidité légèrement supérieure à la moyenne, alors que les caractéristiques optiques des eaux situées à l'extérieur du récif sont intermédiaires entre celles des "eaux côtières de turbidité moyenne" et celles des "eaux océaniques claires".

En ce qui concerne le pourcentage de lumière transmise en fonction de la profondeur (Fig. N° 20), on constate que les 10 % sont atteints à la profondeur de 16 m. (pour la seule lumière verte). Cette valeur est nettement supérieure à la moyenne communément admise, que l'on considère être de 10 % à 10 mètres et de 1,5 % à 50 mètres (PERES 1961, P. 154). Encore doit-on tenir compte du fait que MAESTRINI et PIZARRO ont effectué leur mesure de surface juste au-dessus de l'eau, d'où des pertes par réflexion, alors que l'on considère habituellement l'éclaircissement juste en-dessous de la surface.

On peut donc estimer qu'à l'extérieur des récifs, la profondeur correspondant à 1 % de lumière transmise se trouve en dessous de 50 m. valeur qui est en accord avec les résultats des mesures au disque de Secchi.

En conclusion, nous ferons remarquer que la transparence des eaux de la région de Tuléar n'est nullement exceptionnelle, en raison surtout de l'importance du volume du relief continental, ce qui n'empêche d'ailleurs pas les récifs coralliens d'y être parfaitement prospères. Nous avons cru déceler, au cours des dix dernières années, une légère augmentation de la turbidité moyenne des eaux. Les déboisements importants pratiqués dans le bassin du Fiherenana au cours de la décennie écoulée sont fort probablement la cause de cet état de fait. Il n'est bien entendu pas possible actuellement, de préjuger des conséquences à long terme que cette pratique pourrait avoir sur la vitalité des édifices coralliens de la région.

## HOULES ET VAGUES

### 1/ La Houle

On observe de façon quasi-permanente, au cours de l'année, au large des récifs coralliens de Tuléar, une houle d'origine lointaine, présentant des caractères océaniques très nets. Cette grande houle, issue de l'Océan Austral, est largement indépendante des conditions météorologiques locales (le Sud-Ouest de Madagascar et le Sud du Canal de Mozambique présentent, de façon anormale, une situation anticyclonique).

#### PARAMETRES CARACTERISTIQUES

Les valeurs des principaux paramètres ont été notées à l'extérieur du Grand Récif, en eau profonde (profondeur supérieure à la demi-longueur d'onde).

##### Période

Les périodes sont comprises entre 5 et 10 secondes, avec un maximum d'observations entre 6 et 8 secondes.

##### Longueur d'onde

Les longueurs d'onde varient entre 50 et 150 mètres environ, le maximum d'observations se situant entre 50 et 100 mètres. (Sur les photographies aériennes verticales, on mesure des longueurs d'onde de 100-120 mètres, à proximité du Grand Récif). Le tableau n° X ci-dessous indique la relation approximative, établie d'après nos observations, existant entre période et longueur d'onde. A titre de comparaison, nous avons également indiqué, pour chaque valeur de la période, la valeur de la longueur d'onde, calculée pour une houle théorique trochoïdale.

TABLEAU N° X

Période (s)	Longueur d'Onde observée (m)	Longueur d'onde calculée (m) - Houle Trochoïdale
6	50	56
7		77
8	100	100
10	150	156

La correspondance entre valeurs observées et valeurs calculées est donc très bonne, ce qui confirme le caractère océanique de la houle. (On sait en effet, qu'en pratique, les paramètres d'une houle océanique s'écartent peu de ceux d'une houle théorique trochoïdale).

#### Amplitude

L'amplitude est sans doute le paramètre le plus difficile à évaluer. Par ailleurs, nos observations sont nécessairement incomplètes, puisque toujours effectuées par un relatif beau temps ; elles n'ont donc pas de valeur statistique.

Les amplitudes sont inférieures à 2 m dans un peu plus de 50 % des observations ; le plus fréquemment elles sont comprises entre 1 et 3 m. On doit toutefois noter que des amplitudes supérieures à 3 m. ne sont pas rares, et l'on peut rencontrer des amplitudes de 5 m. ou plus, même en dehors des périodes cycloniques.

### Direction

Les houles de type océanique, observées en eau profonde à l'extérieur des récifs viennent d'un secteur compris entre le Sud-Sud-Ouest et l'Ouest.

Le plus souvent, elles sont orientées entre le Sud-Ouest et l'Ouest-Sud-Ouest. Les houles venant franchement de l'Ouest sont rares. Lorsque la profondeur diminue, à proximité des récifs, le sens de propagation, ainsi que les paramètres caractéristiques subissent des modifications liées à la topographie du fond. C'est ainsi que l'on observe des réfractations dans les passes (passe Sud, notamment). Les houles diffractées s'amortissent rapidement à l'intérieur du lagon, qui est, dans sa quasi-totalité, protégé de leur influence.

Dans les zones les plus abritées du lagon l'amplitude des oscillations liées aux houles venant du large demeure toujours inférieure à 0,5 m.

## 2/ Vents et Vagues

La houle océanique, dont nous venons de préciser ci-dessus les principaux paramètres est établie de façon presque constante à l'extérieur des récifs.

On l'y observe cependant assez rarement à l'état pur en raison de l'influence des vents, lesquels ont pour effet d'altérer plus ou moins profondément ses caractéristiques propres.

Le régime des vents à Tuléar est clairement défini par les données du tableau XI et des figures n° 21 a et n° 21 b.

TABLEAU N° XI

Vitesse des vents, au sol, en pourcentage et  
par secteur

03 h locales	6-25 km/h	25-50 km/h	50-75 km/h
N	2,7		
NE	16,2		
E	22,9	0,3	0,8
SE	1,9	0,7	0,8
S	1,9	0,7	
SW	0,5		
W	0,4		
NW	0,5		
Calme	26,8		
-----			
13 h 30 locales			
N	0,9	0,3	
NE	0,8	0,08	
E	1,3		
SE	2,6	1,1	
S	5,7	5,14	0,49
SW	22,4	17,7	1,2
W	30,2	3,8	
NW	4,3	1,9	
Calme	0,1		

On notera que le Sud-Ouest de Madagascar se trouve en dehors des zones d'influence de la mousson, et que cette région est, d'autre part, protégée des alizés du Sud-Est par les reliefs continentaux.

Les vents dominants soufflent du Sud-Ouest, en toutes saisons. Ils sont plus particulièrement violents pendant l'hiver austral, et surtout l'après-midi, période pendant laquelle ils se renforcent par effet de brise thermique. On remarquera que les directions du vent dominant (SW) et de la houle (SW à WSW) sont très voisines, et même assez souvent confondues.

A l'extérieur de ces récifs, les effets des vagues s'ajoutent à ceux de la houle. Dans les lagons, les vents du Sud Ouest soulèvent une mer très agitée, avec des vagues courtes, fortement cambrées, rendant la navigation difficile pour les pirogues et les petites embarcations. Une telle situation peut se rencontrer en permanence pendant plusieurs jours, voire même plusieurs semaines consécutives durant l'hiver austral, avec, ainsi que nous venons de le signaler, un renforcement du vent chaque après-midi. Pendant l'été austral les périodes de calme sont plus nombreuses et plus longues. Des vents de secteur Est à Nord-Est peuvent se rencontrer en toutes saisons. Ils sont rarement violents et présentent les caractères d'une brise thermique (brise de terre) qui s'établit vers le milieu de la nuit et souffle jusqu'aux premières heures du jour. En mer, ils ne se font guère sentir à plus de quelques milles des côtes et leur influence, au-delà des récifs, peut être considérée comme négligeable. Cette influence demeure faible dans les lagons, en raison d'une trop courte distance de fetch; tout au plus engendrent-ils un léger clapot à proximité de la pente interne.

Des considérations qui précèdent, on doit conclure que la partie antérieure des récifs coralliens de Tuléar (platier externe et partie supérieure de la pente externe, en particulier) est en mode battu et même très battu. On observe toujours un déferlement, lié à la remontée des fonds -au niveau du front externe. En mortes eaux, et aux pleines mers de vive-eau, un second déferlement se produit sur la partie antérieure de la levée détritique.

On ne doit pas oublier cependant que l'édifice récifal est couvert, à la pleine mer, par une couche d'eau dont l'épaisseur dépasse 3 m. en vive-eau. En raison de l'amortissement rapide de la houle avec la profondeur, amortissement qui concerne aussi bien l'amplitude verticale du mouvement que le déplacement horizontal des particules d'eau, l'agitation moyenne sur le récif externe est moins importante que ce que l'on peut estimer d'après les seules observations effectuées à marée basse.

Il apparaît cependant bien difficile d'en dresser un bilan, en l'absence de toute mesure physique (enregistrement des variations de pression).

### 3/ Cyclones

La région de Madagascar et du Canal de Mozambique est affectée par le passage de dépressions cycloniques tropicales de l'hémisphère Sud. Ces cyclones se manifestent pendant la saison chaude (été austral), et plus particulièrement en Janvier-Février.

Les trajectoires cycloniques ne traversent qu'exceptionnellement les parages de Tuléar, qui n'est pas pour autant à l'abri de leurs effets dévastateurs. Le passage d'un cyclone, même à plus d'une centaine de milles de distance, se traduit par des pluies et des vents violents, ainsi que par une aggravation brutale de l'état de la mer. L'amplitude et la direction de la houle engendrée par les cyclones sont essentiellement variables et dépendent de la configuration de leur trajectoire et de la situation de celle -ci par rapport au canal du Mozambique.



## MAREE

### La marée en mer ouverte et dans le lagon

La marée, à Tuléar, est de type semi-diurne (Fig. n°22), avec deux pleines mers et deux basses mers par période de 24 h 50 m, et avec alternance de périodes de vives eaux et de mortes eaux par révolution synodique). Les données fournies par le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine permettent d'indiquer les principales caractéristiques de la marée à Tuléar. (Les enregistrements marégraphiques effectués au port de Tuléar montrent une très bonne concordance entre les prédictions et la marée observée).

#### Caractéristiques de la marée

1) Niveau moyen : 2,10 m.

2) Etablissement :  $V^h$  29 m. Dans la région de Tuléar, l'établissement augmente régulièrement du Sud vers le Nord : il est de  $V^h$  en Baie de Saint Augustin, et de  $VI^h$  en Baie de Ranobé.

3) Analyse harmonique

- Ondes diurnes et semi-diurnes

Les constantes harmoniques des principales ondes diurnes et semi-diurnes sont les suivantes :

Ondes	Amplitude (cm)	Situation (TU + 3)
$M_2$	82,4	145,0
$S_2$	46,7	186,5
$N_2$	13,5	127,6
$K_2$	12,8	180,2
$K_1$	4,5	137,9
$O_1$	3,0	60,3
$P_1$	1,5	138,9

On remarque la faiblesse de la marée diurne par rapport à la marée semi-diurne

$$(f = \frac{K_1 + O_1}{M_2 + S_2} = 0,058)$$

et d'autre part l'importance relative de l'onde solaire par rapport à l'onde lunaire  $\frac{M_2}{S_2}$  ce dernier phénomène étant caracté-

$$(\frac{M_2}{S_2} = 1,78)$$

ristique des marées d'une grande partie de l'Océan Indien.

#### - Ondes à longues périodes

L'analyse harmonique des enregistrements marégraphiques de Tuléar a révélé que, parmi les ondes à longues périodes, une dizaine d'entre elles possédaient des amplitudes supérieures à 1 cm. C'est le cas, en particulier, de l'onde solaire annuelle  $S_a$  dont l'amplitude (13,7 cm) est *supérieure* à celle de l'onde elliptique lunaire  $N_2$  (13,5 cm) et à celle de l'onde semi-diurne luni-solaire  $K_2$  (12,8 cm). On doit également citer  $MS_m$  (amplitude 3,2 cm) et  $S_{sa}$  (amplitude 2,5 cm).

L'importance relative de certaines ondes à longues périodes rend compte de la plupart des singularités relevées dans le régime des marées de Tuléar et qui sont mentionnées dans l'analyse du phénomène qui figure ci-après.

#### 4) Amplitude moyenne

Vives eaux : 2,4 m (BM = 0,90, PM = 3,3)

Mortes eaux : 0,8m (BM = 1,70, PM = 2,5)

#### - Les grandes vives eaux

L'amplitude maximale, observée pendant les marées extraordinaires de vives eaux d'équinoxe, est de 3,15 m. Les hauteurs correspondantes de la basse mer et de la pleine mer sont respectivement BM = 0,45 et PM = 3,60.

On constate une légère dissymétrie de ces valeurs par rapport à celle du niveau moyen. Une des conséquences de ce phénomène, fréquent à Tuléar, (et qui s'explique par l'influence des ondes à très longue période) est que la plus grande basse mer et la plus grande pleine mer observables (BM = 0,45 m, PM = 3,75 m) ne se produisent pas au cours d'une même marée, ainsi que le montrent les exemples suivants :

- le 08 Février 1970 : PM = 3,75 BM = 0,70 Amplitude 3,05 m
- le 17 Septembre 1970 : PM = 3,60 BM = 0,45 Amplitude 3,15 m

- Les grandes mortes eaux

L'amplitude minimale de la marée pendant les périodes extraordinaires de mortes eaux est de 0,25 m. La légère dissymétrie par rapport au niveau moyen constatée à propos des grandes vives eaux, entre hauteur de la PM et la hauteur de la BM, se retrouve également en grandes mortes eaux ; ces hauteurs sont en effet, pour les marées d'amplitude minimale BM = 2,00 m PM = 2,25 m.

On doit remarquer aussi que la plus petite basse mer et la plus petite pleine mer observables ne se produisent pas au cours d'une même marée (phénomène identique à celui que nous avons constaté pour les plus grandes basses mers et les plus grandes pleines mers, en vives eaux). Les valeurs extrêmes de BM et PM en grandes mortes eaux sont, en effet, les suivantes :

- le 15 Février 1970 : PM = 2,35 m BM = 2,05 m. Amplitude 0,30 m.
- le 14 Mai 1970 : PM = 2,10 m BM = 1,65 m. Amplitude 0,45 m.

(Il est à noter que la hauteur de la PM du 14 Mai 1970 est identique à celle du niveau moyen, ce qui est évidemment un cas limite).

TABLEAU N° XII

Hauteurs des PM et des BM pour différents cas particuliers des Vives eaux et de mortes eaux

	Plus grandes vives eaux	:	3,75 m
	Plus petites vives eaux	:	3,15 m
PM	Plus petites mortes eaux	:	2,75 m
	Plus grandes mortes eaux	:	2,10 m
	Plus grandes vives eaux	:	0,45 m
	Plus petites vives eaux	:	1,05 m
BM	Plus petites mortes eaux	:	1,45 m
	Plus grandes mortes eaux	:	2,05 m

TABLEAU N° XIII

Variations des hauteurs des pleines mers et des basses mers entre les périodes de grandes vives eaux et mortes eaux, et de petites vives eaux et mortes eaux.

	Ecart des PM (en M)	Ecart des BM (en M)
GVE - GME	1,65	1,60
PVE - PME	0,40	0,40

L'importance des vives eaux ou des mortes eaux successives ne varie pas de façon régulière, ainsi que le montrent les figures n° 23 et n° 24. En période équinoxiale, cependant, on observe de façon à peu près constante une alternance d'une très grande vive eau et d'une vive eau moins importante. Pendant ces mêmes périodes équinoxiales, la marée présente une légère inégalité diurne au moment du revif de la moins importante des deux vives eaux d'une même révolution synodique.

Cette inégalité affecte surtout la pleine mer, celle du matin étant moins importante que celle du soir précédent. Au cours des périodes solsticiales au contraire, elle se produit pendant les moments de déchet. Cette inégalité demeure faible ; son amplitude est du même ordre que celle des variations accidentelles du niveau de la mer sous l'action de facteurs météorologiques (vents, pression atmosphérique).

#### Durée du flot et du jusant

La durée du flot et du jusant oscille en moyenne autour de 6 h 12 m. De façon générale, et surtout pendant les périodes équinoxiales, le temps de montée ou de baisse diminue légèrement en vives eaux : la durée minimale du flot est alors de 5 h 59 m. et l'intervalle de temps séparant deux pleines mers consécutives peut se réduire à 12 h 06 m.

Pendant les mortes eaux, au contraire, la durée du jusant mais surtout celle du flot augmentent, et peuvent même dépasser 7 h. au moment de la pleine morte eau (jusqu'à 7 h 48 m. pour le flot) l'intervalle de temps séparant deux basses mers consécutives peut alors atteindre 14 h 39 m. Ce phénomène, comme le précédent, est surtout sensible pendant les périodes équinoxiales, des exceptions notables demeurant toujours possibles (exemple du 14 Avril 1970, où le flot n'a duré que 5 H 49 m.).

## La marée sur les récifs coralliens

Nous avons indiqué que l'amplitude de la marée à Tuléar pouvait dépasser 3 m. en vives eaux. Des marnages de cet ordre sont observés sur presque toute la côte Ouest de Madagascar, dans l'Archipel des Comores, à Aldabra et sur la côte Est Africaine de Pemba (5° S) jusqu'aux environs de la Baie Delagoa (26° S). Des marées de cette importance sont cependant relativement rares sur les côtes bordées de récifs coralliens. Dans l'Océan Indien, on ne retrouve comme autre exemple que les zones récifales de la côte Sud Ouest du Golfe Persique et l'Archipel Mergui dans lequel la marée est d'ailleurs de type diurne. Dans l'Océan Pacifique, la seule région corallienne présentant des marnages importants, en dehors de quelques points très localisés de l'Archipel Indo-Malais, est la côte Nord-Ouest de l'Australie (Grande Barrière).

Une conséquence importante de la forte amplitude des marées dans la région de Tuléar, réside dans le fait que pendant les périodes de vives eaux, le platier récifal et le haut des pentes émergent à chaque basse-mer.

C'est donc la résistance plus ou moins grande à l'émersion des organismes récifaux sécréteurs de calcaire qui conditionne le niveau atteint par l'édifice récifal, donc sa limite supérieure dans le système d'étagement. La durée d'émersion en vive eau d'une région donnée du récif dépend de sa hauteur au-dessus du niveau des basses mers successives. Nous avons calculé, à l'aide des tables du Service Hydrographique la durée d'émersion pour des hauteurs de 0,8 m, 0,95 m et 1,10 m au-dessus de zéro, correspondant respectivement au niveau du rebord du platier externe, au niveau de la base de la levée détritique, et à celui du sommet de l'accumulation sableuse. Les calculs ont été faits en se basant sur une période de deux ans (années 1970 et 1971). Les résultats sont donnés en durée d'émersion *par mois* (les valeurs journalières sont dénuées de signification, puisque pendant les mortes eaux les récifs restent totalement immergés pendant plusieurs jours consécutifs).

Niveau	Nombre moyen d'émersions	Durée moyenne d'émersion	Durée totale	%
0,8	8,8	1 h 17 m	10 h 24 m	1,4
0,95	17,7	1 h 40 m	29 h 50 m	4,0
1,10	27	2 h 05 m	56 h 20 m	7,6

Il convient de point trop s'illusionner sur l'intérêt pratique de ces résultats. Ils ne peuvent être utilisés, en effet, que pour les zones des récifs communiquant largement avec la mer libre, ou le lagon lorsqu'il existe. On est donc limité au platier externe d'une part, et à la partie postérieure de l'accumulation sableuse (lorsqu'elle n'est pas bordée par un cordon de dunes hydrauliques) d'autre part. De plus, les durées d'émersion indiquées ci-dessus n'ont de sens que lorsque la mer est calme, condition rarement réalisée sur le platier externe, presque toujours balayé par le déferlement des houles.

Du fait de la morphologie particulière du platier de la plupart des récifs de Tuléar, les considérations relatives à la durée d'émersion développées ci-dessus, sont inapplicables au platier à formations construites et à la partie antérieure de l'accumulation sableuse. En effet, il existe sur ces zones, aux basses mers de vive eau, une retenue d'eau épirécifale, endiguée entre deux lignes de reliefs sensiblement parallèles au front du récif (levée détritique et accumulation sableuse). Lorsque à marée descendante ces reliefs sont émergés, l'évacuation de l'eau de la retenue épirécifale ne se fait plus que par les couloirs de marée et les déversoirs de la levée détritique vers le large, et par les chenaux de l'herbier, vers le lagon. La baisse du niveau de la retenue épirécifale est donc très lent; elle accuse un retard important par rapport au niveau de la marée à l'extérieur du récif ou dans le lagon et se poursuit après l'heure de la basse mer.

A marée montante, la retenue épirécifale ne se remplit effectivement que lorsque le flot a submergé la crête de l'accumulation sableuse. En grande vive eau ceci se produit parfois 2 h à 2 h 30 après la basse mer, mais le retard important -plusieurs dizaines de centimètres- de la marée dans la retenue épirécifale est alors rattrapé en quelques minutes ou en une dizaine de minutes au plus.

### Les courants de marée

Des marées de l'amplitude de celles de Tuléar ne sont pas sans provoquer l'existence de courants de marées notables dans les zones littorales où la topographie tourmentée et la faible bathymétrie sont dues à la présence de récifs coralliens, plus ou moins proches des côtes.

Dans l'ensemble, la courantologie des zones récifales et pré-récifales demeure très mal connue du fait d'un nombre de données très insuffisant, pour les vitesses en particulier.

### Les courants de marée dans les lagons

Les courants de marée dans le lagon ont fait l'objet de mesures en trois points A, B, C, dont les coordonnées sont les suivantes :

$$\begin{array}{l}
 A \\
 \\
 B \\
 \\
 C
 \end{array}
 \left\{
 \begin{array}{l}
 \varphi = 23^{\circ} 22' 15'' \text{ S} \\
 \\
 G = 43^{\circ} 38' 45'' \text{ E} \\
 \varphi = 23^{\circ} 26' 10'' \text{ S} \\
 \\
 G = 43^{\circ} 41' 10'' \text{ E} \\
 \varphi = 23^{\circ} 29' \text{ S} \\
 \\
 G = 43^{\circ} 41' 46'' \text{ E}
 \end{array}
 \right.$$



Les résultats de ces mesures figurent sur la carte marine Française n° 4 715. Ceux d'entre eux qui concernent les périodes de vives eaux sont reproduits dans le tableau n° XIV ci-dessous ainsi que sur la figure n° 25

TABLEAU N° XIV

Courants de marée dans le lagon

Heure	A		B		C	
	Direction	Vitesse	Direction	Vitesse	Direction	Vitesse
- 6 (BM)	NNW	0,4	NNE	0,3	NNE	0,4
- 5	Etale	-	NNE	0,7	NNE	0,5
- 4	SE	0,1	NE	1	NNE	0,6
- 3	SE	0,2	NE	0,9	NE	0,6
- 2	SSE	0,5	N	0,6	NE	0,4
- 1	SSE	0,6	Etale	-	Etale	-
0 (PM)	SSE	0,6	SSW	0,3	S	0,4
+ 1	SSE	0,4	SSW	0,9	SSW	0,5
+ 2	Etale	-	SSW	1,1	SSW	0,5
+ 3	NNW	0,2	S	0,9	SSW	0,5
+ 4	NNW	0,2	S	0,4	SSW	0,4
+ 5	NNW	0,4	NW	0,2	SSW	0,2
+ 6 (BM)	NNW	0,5	NNE	0,3	NNE	0,1

Dans le lagon de Tuléar, lequel prend d'ailleurs une morphologie caractéristique de chenal postrécifal, allongé entre le récif et la côte, les courants de marée, de type alternatif, ont une direction sensiblement parallèle à celle de l'axe de ce chenal.

Au voisinage des passes, la direction des courants de marée est évidemment parallèle à l'axe de celles-ci. On observe, comme c'est d'ailleurs le plus souvent le cas pour les courants de marée alternatifs une différence d'heure entre l'étale de niveau et étale de courant.

Dans la partie Nord du lagon, l'étale de jusant se produit 1 heure après la basse mer et l'étale de flot 2 heures après la pleine mer. Dans la partie Sud, l'étale de jusant a lieu environ 1/2 heure avant la basse mer, et l'étale de flot 1 heure avant la pleine mer.

Pendant les périodes de flot (coïncidant avec la plus grande partie de la marée montante) l'eau pénètre dans le lagon par les deux passes Nord et Sud. Pendant les périodes de jusant, au contraire, la sortie de l'eau par ces deux passes entraîne la "vidange" du lagon. On doit noter cependant qu'au voisinage des heures de Pleine Mer et jusqu'à PM + 1, l'eau continue à entrer dans le lagon par la passe Nord alors qu'elle sort par la passe Sud. Aux environs des heures de Basse Mer, on observe la situation inverse.

On constate enfin que l'intensité des courants de marée ne dépasse guère 1 noeud en vives eaux, valeur très modeste eu égard à l'amplitude du marnage. Ce fait tient à deux causes essentielles :

- la masse relativement faible des eaux du lagon,
- sauf aux environs de la Basse Mer, le plan d'eau du lagon peut se maintenir en équilibre avec celui du large, grâce aux très importantes communications existant au-dessus du récif corallien, lequel demeure immergé pendant la plus grande partie d'un cycle de marée.

### Courants de marée sur les récifs

En l'absence de toute mesure de vitesse, faute d'un appareillage adéquat, nous ne pouvons donner que quelques indications relatives à la direction des courants de marée sur les édifices récifaux.

Pendant les périodes de mortes eaux, et en vives eaux entre PM - 3 heures et PM + 3 heures environ, les courants ont une direction très proche de celle qu'on observe dans le lagon : dans la partie Nord du Grand Récif, le courant de jusant porte au NW et le courant de flot au SE. Dans la partie Sud du Grand Récif, le courant de jusant porte au S ou au SW, et le courant de flot au NE. Dans la partie médiane du récif, les courants de marée paraissent moins rapides et leur direction est sensiblement Est-Ouest. En morte eau, et par forte houle, le système des courants de marée plus ou moins alternatifs peut être masqué par le mouvement de transfert de l'eau jetée par le déferlement sur le platier. On observe alors, au-dessus du récif, un écoulement constant de l'eau jetée depuis la ligne des brisants jusqu'au lagon dans une direction sensiblement perpendiculaire au front récifal.

En vives eaux, lorsque le récif n'est plus couvert que par une couche d'eau de faible épaisseur, un système de courants très complexes liés à la morphologie de détail, apparaît sur le platier récifal, et notamment sur le platier interne :

A marée descendante, lorsqu'il ne reste plus que quelques décimètres d'eau sur les deux lignes de reliefs que constituent la levée détritique d'une part, et le sommet de l'accumulation sableuse de l'autre, les courants de marée normaux disparaissent. On observe alors (Figure n° 26), dans la partie antérieure du platier un courant en direction du large, par dessus la levée détritique, et, dans la partie postérieure, un courant en direction du lagon, par dessus l'accumulation sableuse et les dunes de bordures. Après l'émersion de la levée détritique, et de l'accumulation sableuse, l'écoulement du platier interne se poursuit dans des sens opposés, mais en étant canalisé dans les déversoirs et les couloirs de marée de la levée détritique (écoulement vers le large) et dans les chenaux de l'herbier (écoulement vers le lagon).

A la marée montante, le sens des courants s'inverse sur le platier jusqu'au moment où levée détritique et accumulation sableuse sont recouvertes par quelques décimètres d'eau. On retrouve alors le régime normal des courants de marée tel que nous l'avons analysé précédemment.

Les courants de marée peuvent être forts, en vives eaux sur le platier récifal, surtout lorsque les écoulements d'eau sont canalisés. Ils jouent un rôle fondamental dans le transport, la distribution et le dépôt des sédiments au sein de l'édifice récifal.

## CLIMATOLOGIE

Nous avons indiqué précédemment que les platiers des récifs coralliens de la région de Tuléar émergent régulièrement aux basses mers de vives eaux. Il n'est pas donc inutile de donner un bref aperçu climatologique, afin de préciser les conditions de milieu dans lesquelles se trouvent les organismes marins, lorsqu'ils sont émergés.

### Températures

Les valeurs caractéristiques des températures de l'air à Tuléar, figurent dans le tableau n° XV.

Le régime des températures se caractérise par l'alternance de deux saisons : une saison chaude de Novembre à Avril (moyenne  $26,3^{\circ}$ ) et une saison fraîche de Mai à Octobre (moyenne  $21,9^{\circ}$ ). Bien que l'écart des moyennes mensuelles soit de  $7,2^{\circ}$ , la différence entre les extrêmes absolus atteint  $36^{\circ}$  (climat de type mégathermique). Mais on remarquera surtout l'importance de l'écart diurne, qui est toujours supérieur à  $10^{\circ}$  et bien souvent atteint et même dépasse  $20^{\circ}$ , ce qui est considérable.

En saison fraîche, on peut observer, la nuit, des différences de l'ordre de  $16$  à  $18^{\circ}$  entre température de l'air et température de l'eau de mer en surface. La chute très rapide de température au moment de l'émersion (basse mer de nuit) est donc considérable et par ailleurs, des températures de l'ordre de  $6^{\circ}$  sont très mal tolérées par les organismes récifaux qui viennent à émerger, même pendant un laps de temps assez court (EDMONSON, 1928).

TABLEAU N° XV

## Températures de l'air à Tuléar

	Maximum absolu	Moyenne maxima	Minimum absolu	Moyenne minima	Amplit. * moy. var.	Moyenne mensuel.
Janvier	40	33,3	13	22	11,3	27,7
Février	42	31,9	12	21,7	10,2	26,8
Mars	40	31,9	13	20,4	11,5	26,2
Avril	39	31,4	10	18	13,4	24,7
Mai	37	28,9	9	16	12,9	22,5
Juin	35	27,1	8	16,1	11	21,6
Juil. <sup>t</sup>	35	27	6,5	14,5	12,5	20,8
Août	35	26,6	6	14,4	12,2	20,5
Septembre	35	28,3	7,5	16,7	12,1	22,3
Octobre	36,5	29,7	10	19,8	11,3	24,1
Novembre	38,5	30,9	12	21,1	10,5	25,7
Décembre	40	32,6	12	22	11,2	27,0

(Les valeurs des températures ont été calculées à partir de données couvrant une période de 16 ans, à l'exception des moyennes mensuelles qui se rapportent à 24 Années d'observations).

\* Amplt. moy. var. : Amplitude moyenne de la variation diurne

En saison chaude, au contraire, c'est l'émergence liée à la basse mer de jour qui peut présenter des conditions très défavorables à la vie des organismes récifaux. La différence entre température de l'air et température de l'eau est de l'ordre de 10 à 12°. Là encore, la variation de température au moment de l'émergence est très rapide, et son amplitude est trop grande pour pouvoir être supportées par la plupart des Invertébrés. De plus, à l'action par elle-même létale des fortes températures de l'air, s'ajoute celle de la dessiccation, d'autant plus intense que le soleil est relativement proche du zénith au moment des basses mers de jour, en vives eaux.

Les deux cas que nous venons d'évoquer ci-dessus, représentent des conditions extrêmes qui ne sont en fait réalisées que quelques jours par an tout au plus.

### Pluviométrie

Le tableau N° XVI ci-dessous donne les moyennes mensuelles des précipitations, établies sur une période de vingt ans, et les moyennes mensuelles du degré hygrométrique de l'air, pour une période de cinq ans.

La moyenne annuelle est de 342 mm, pour un nombre de jours de pluies ne dépassant pas 28. On constate que la saison chaude (Novembre à Avril) est aussi la saison humide (279 mm de précipitations), alors que la saison fraîche est beaucoup plus sèche (63 mm de précipitations, soit moins de 20 % du total annuel).

TABLEAU N° XVI

Précipitations et Hygrométrie

	Précipitations	Degré Hygrométrique
Janvier	73,1 mm	71
Février	67,7	71
Mars	46,2	68
Avril	7,3	68
Mai	18,7	66
Juin	11,5	62
Juillet	3,8	65
Août	3,7	64
Septembre	10,2	62
Octobre	15,5	66
Novembre	39,0	64
Décembre	45,7	64

Outre leur rareté, les pluies se caractérisent par une distribution irrégulière au cours de l'année : elles concernent un petit nombre de jours, eux-mêmes regroupés pendant les mois de saison chaude. Ce phénomène contribue à donner au climat de la région, une tendance à l'aridité qui se traduit sur le littoral par l'existence d'une formation végétale très particulière : le bush à xérophytes.

L'influence des précipitations sur les peuplements récifaux exondés pendant les basses mers de vives eaux paraît donc très limitée, pour ne pas dire fortuite.



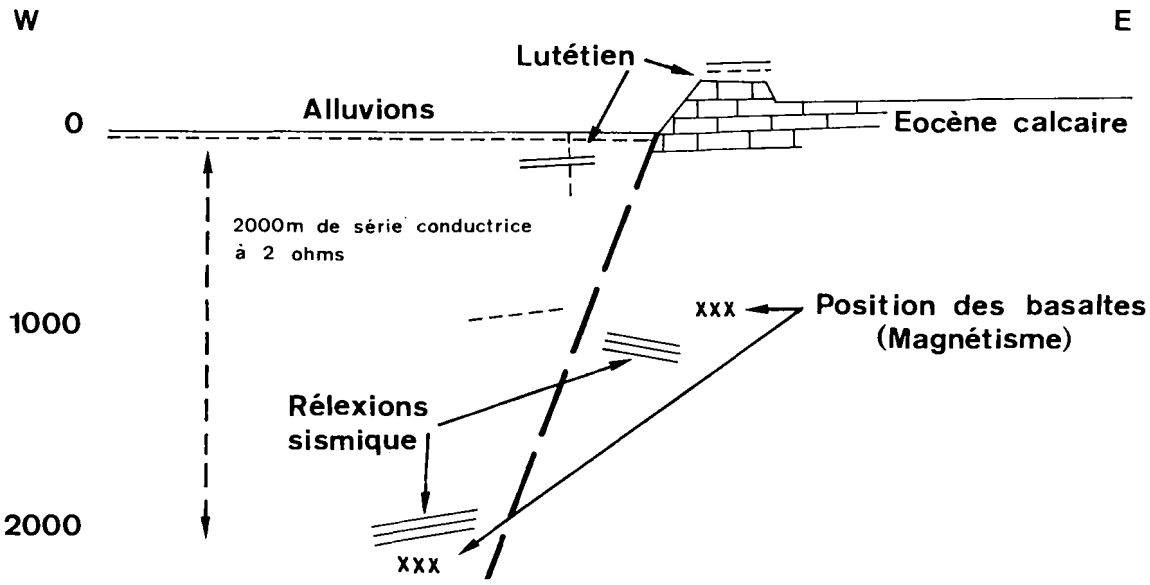


Fig 6 Structure de la région de Tuléar: Hypothèses tectoniques (d'après Cliquet, 1957)

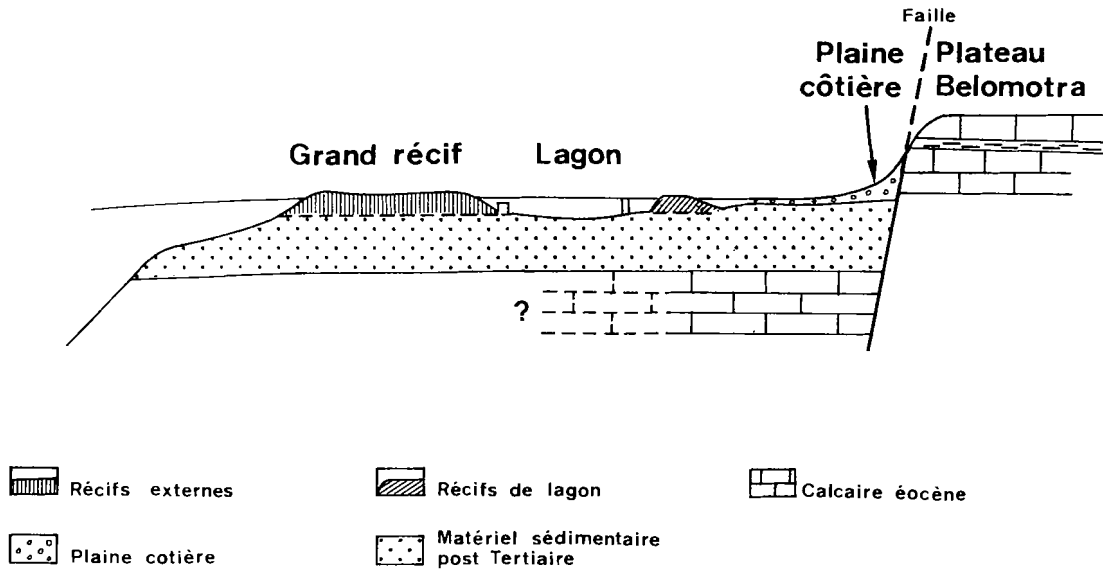
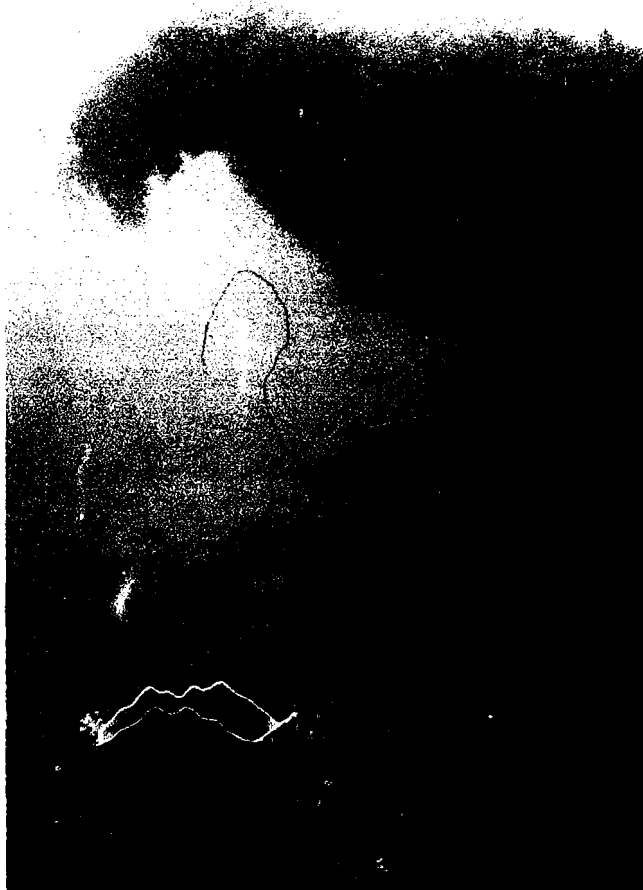


Fig: 7 Coupe géologique schématique de la baie de Tuléar



▲ Fig. 8. Encoche de la partie  
externe de la dalle corallienne  
(profondeur 52m)



◀ Fig. 9 Champignon-témoin en avant  
de la dalle corallienne  
(profondeur 53m)

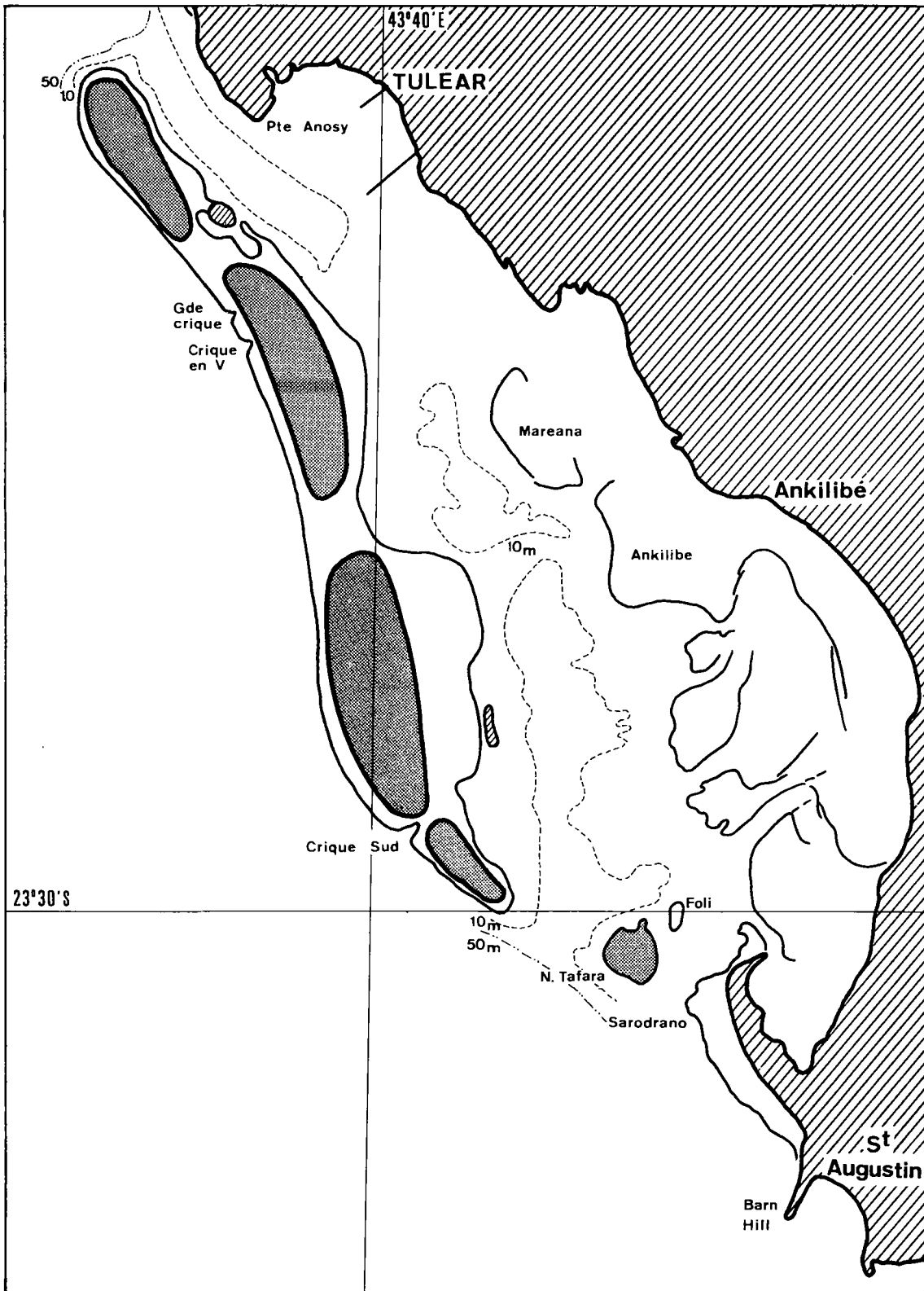
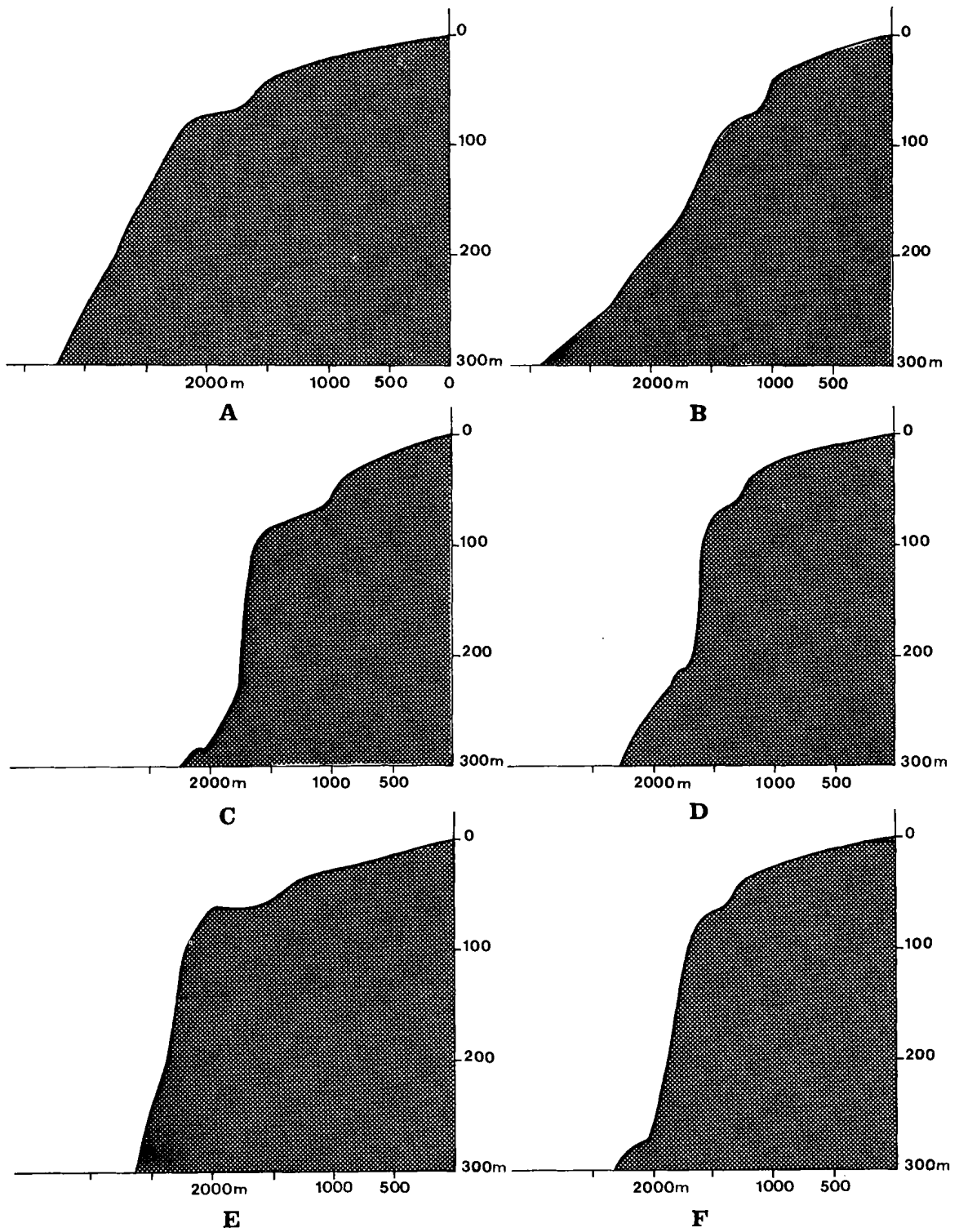
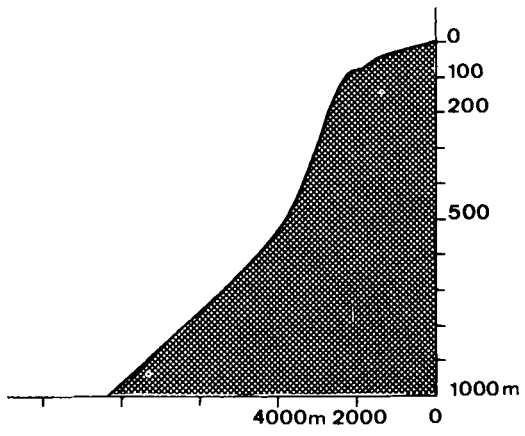
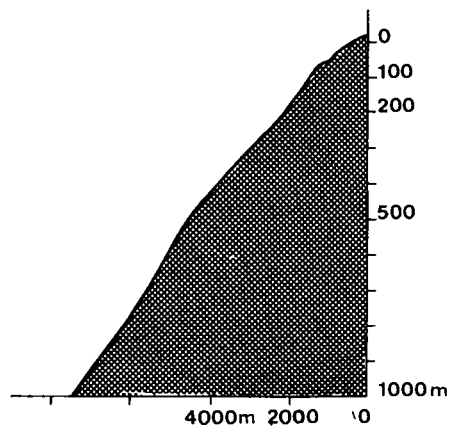
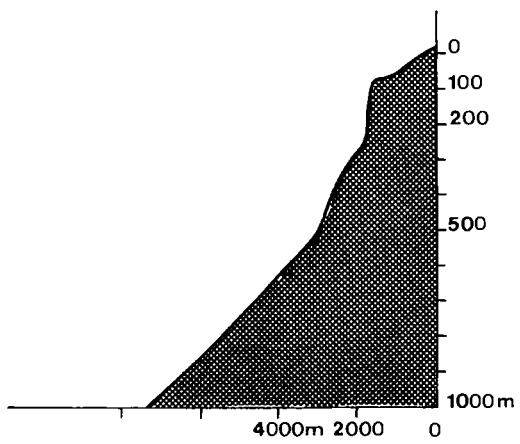
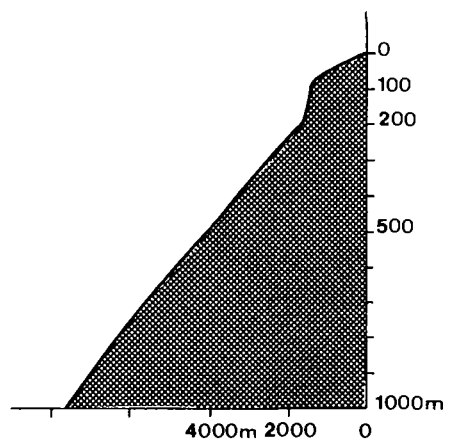
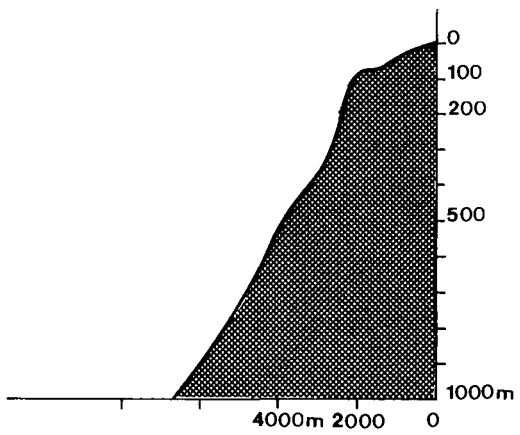
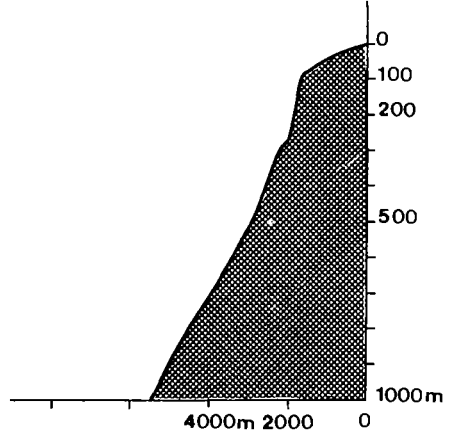


Fig 10 Les boucliers primitifs (Grand Récif) D'après Picard, 1966.



**Fig 11** Profils bathymétriques 0-300m  
(extérieur Grand Récif)

**A****B****C****D****E****F**

**Fig 12 Profils bathymétriques 0-1000m  
(extérieur Grand Récif)**

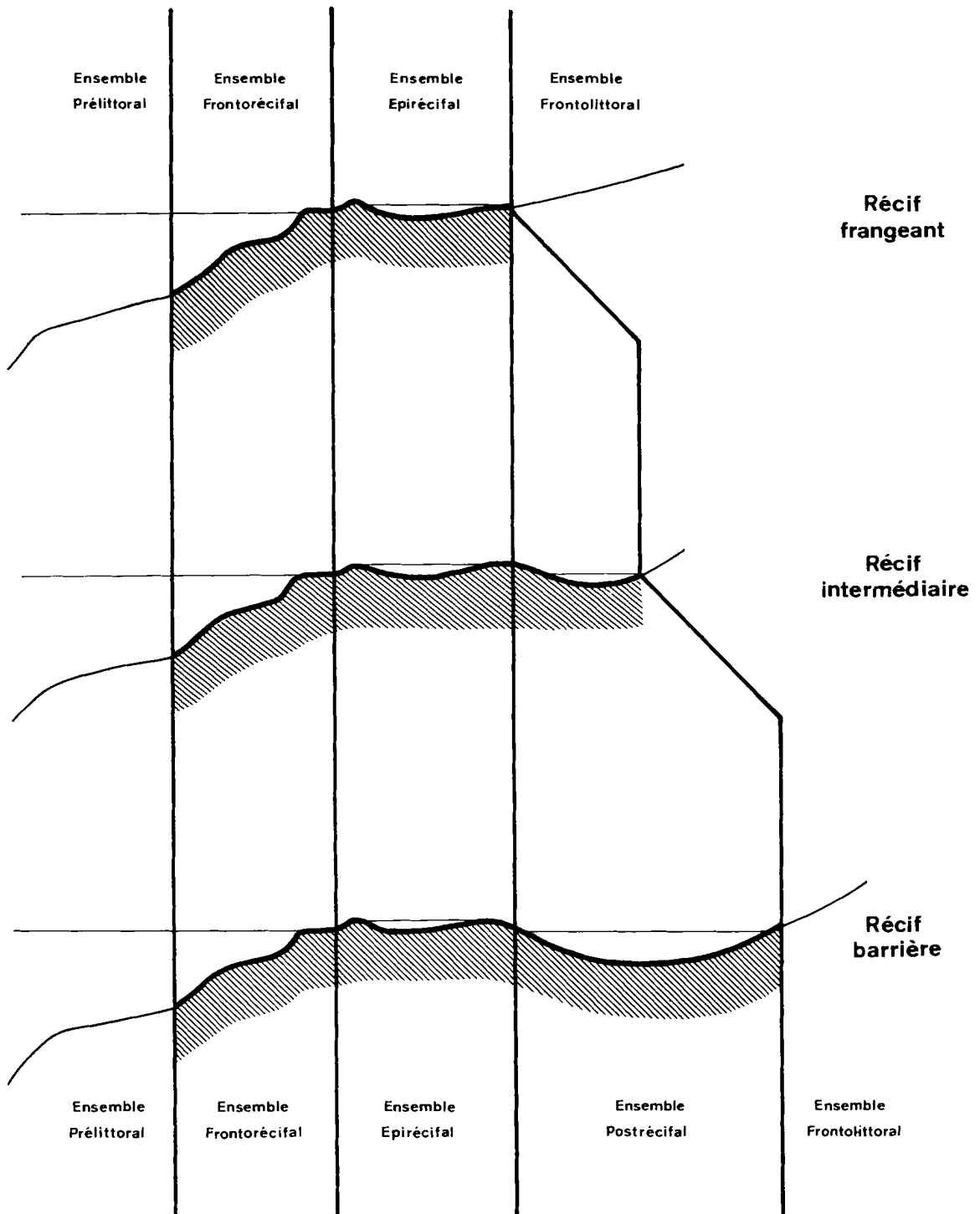


Fig:13 Passage d'un récif frangeant à un récif barrière

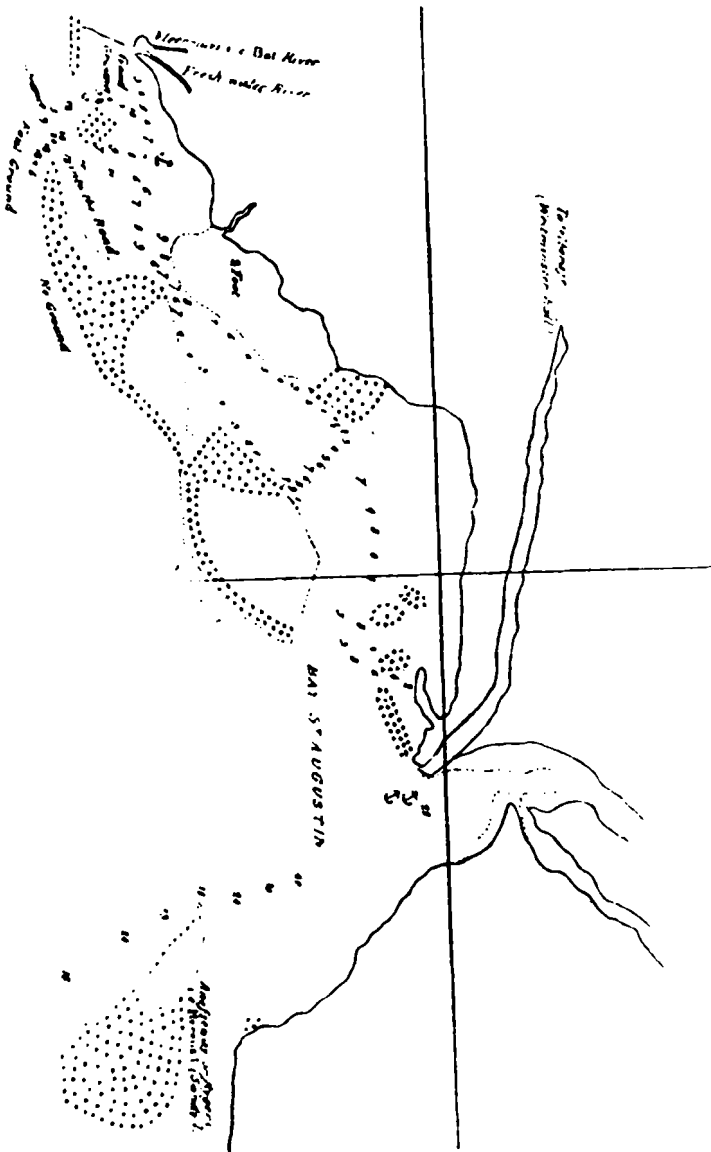


Fig.14 Carte de la baie de Tuléar (VAN KEULEN , 1755)

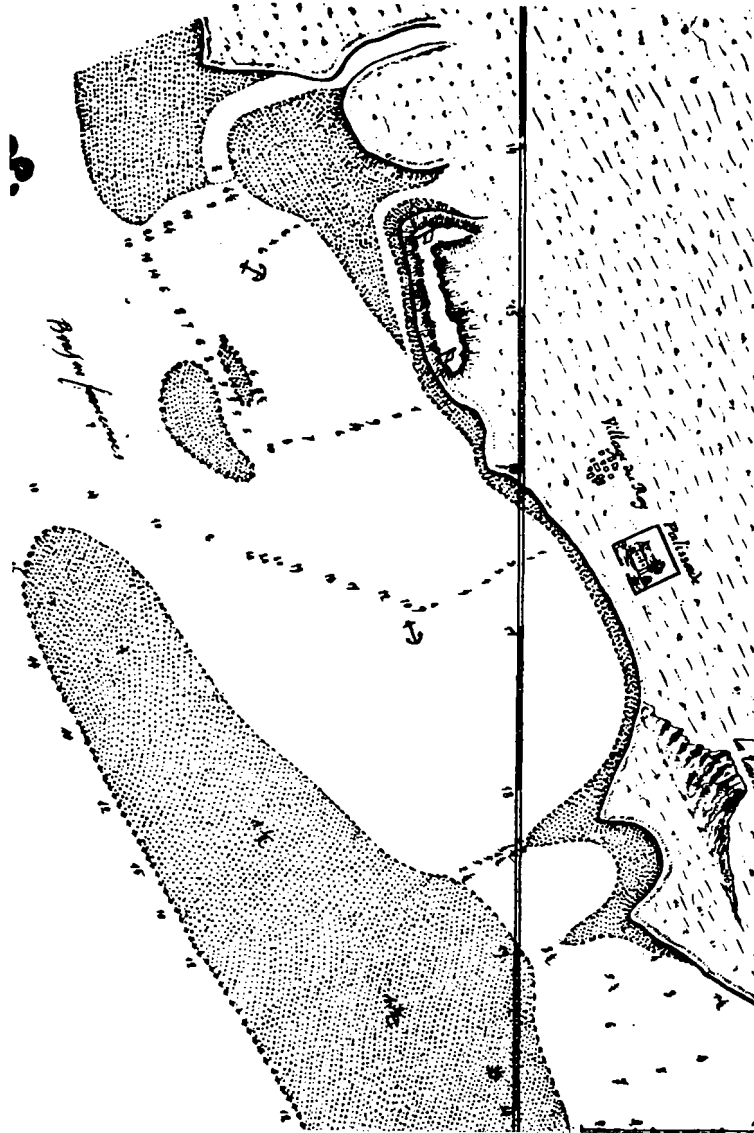


Fig. 15 Le mouillage de Tuléar et l'île de Nosy Vato  
(SOLMINIHAC , 1785)



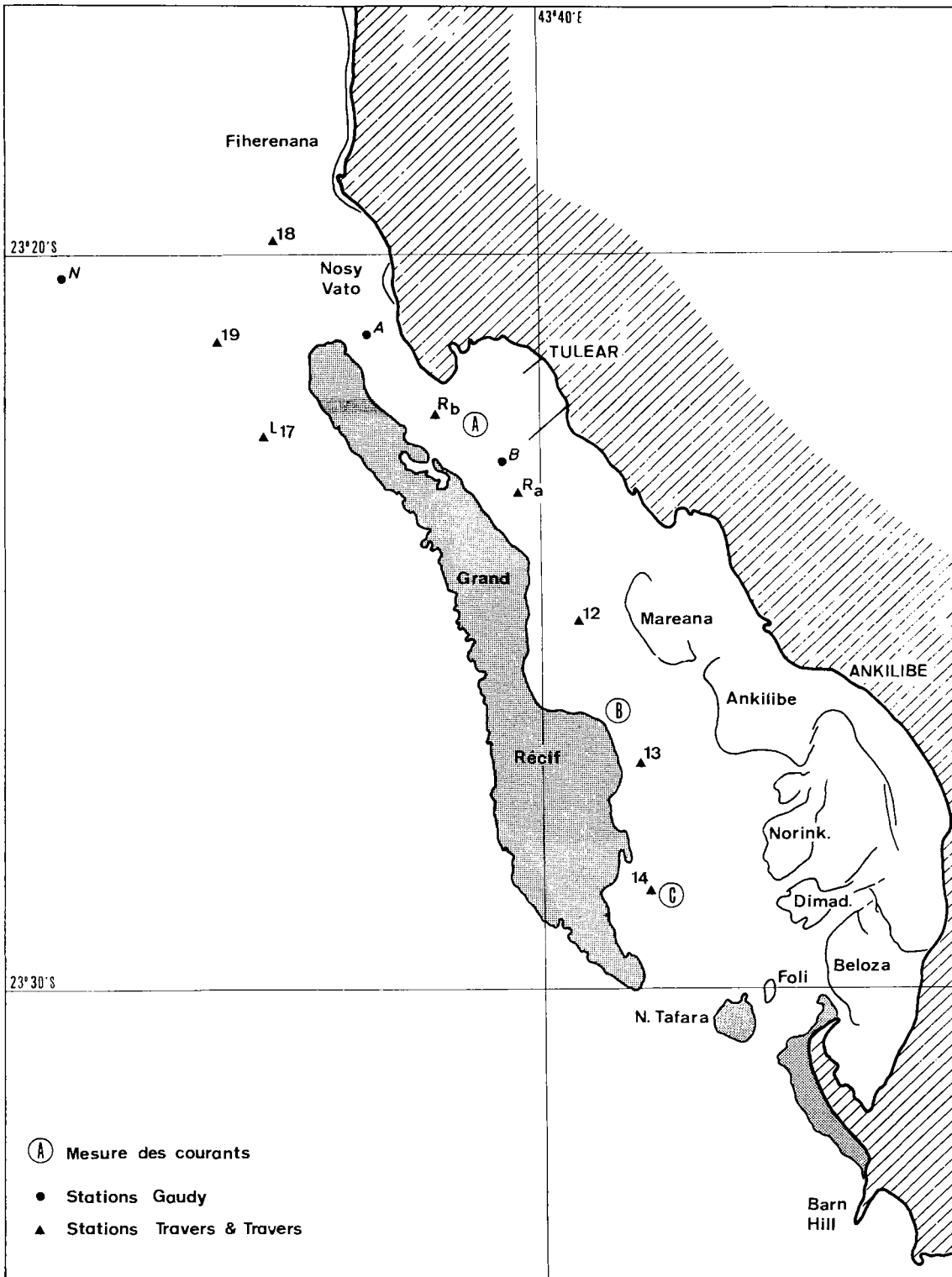


Fig 16 · Stations hydrologiques et courantologiques

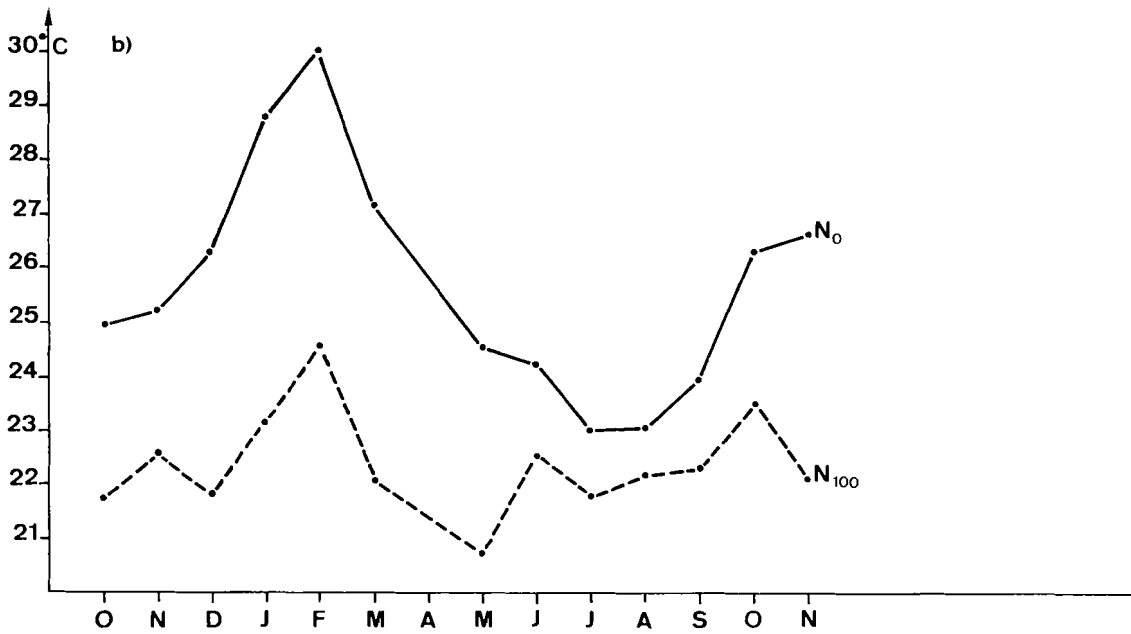
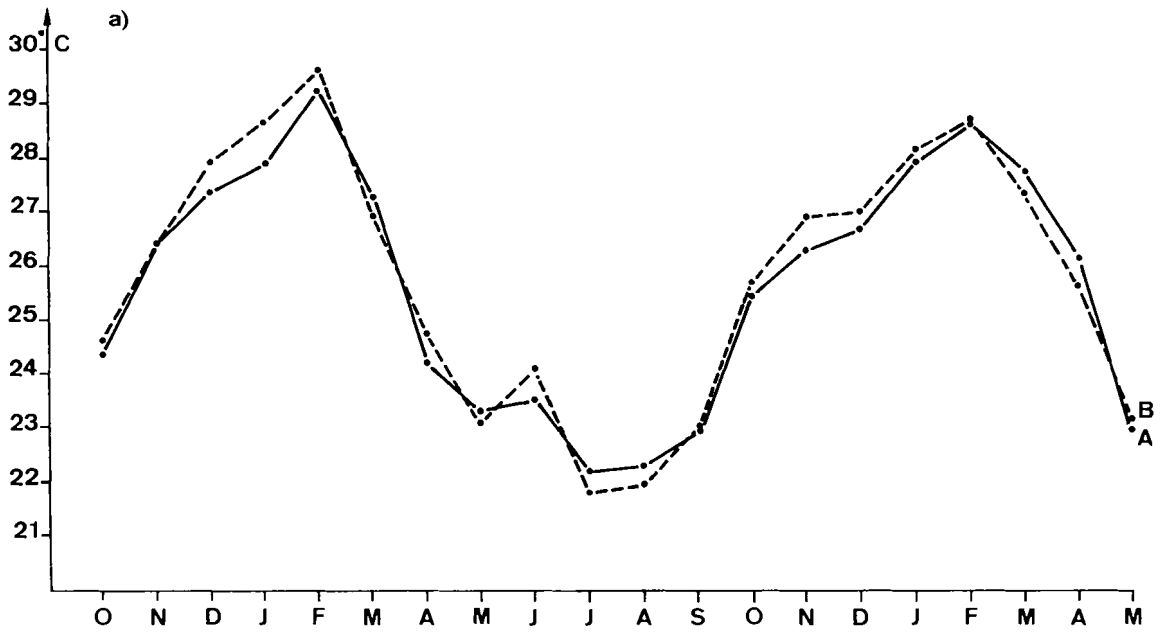


Fig: 17 Températures

a) températures de surface dans le lagon

b) température à l'extérieur du récif (point N)

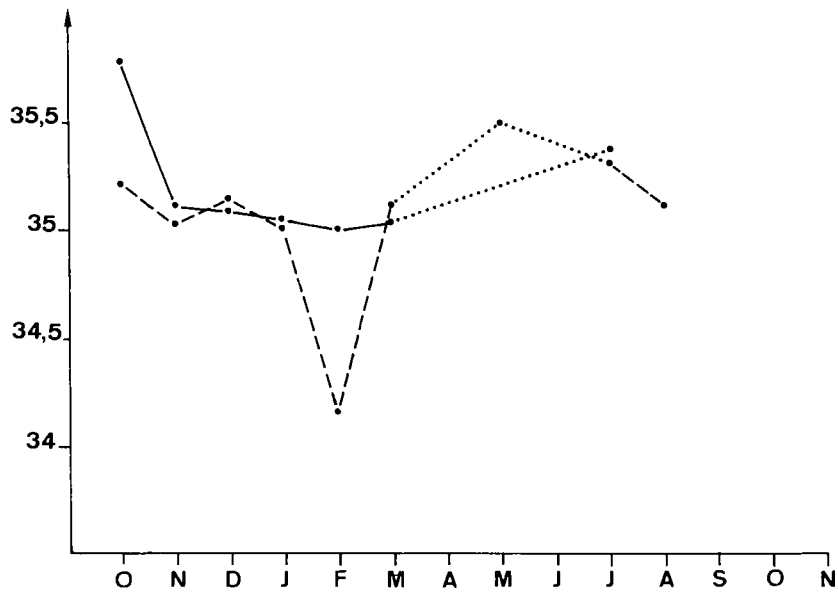
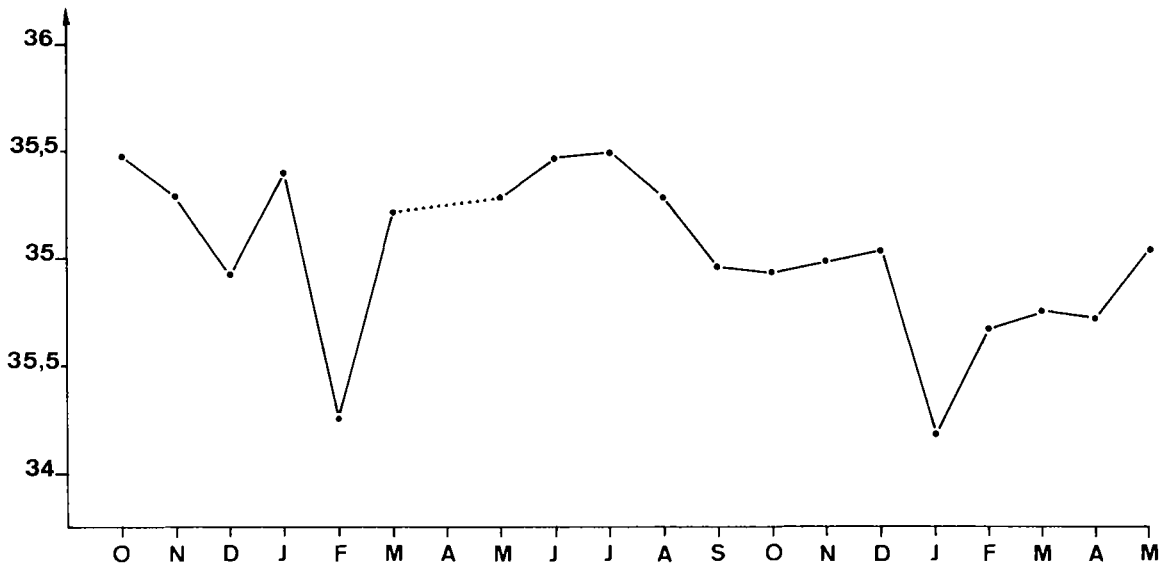


Fig:18 Salinités a) lagon (point A)  
b) extérieur des récifs (point N)

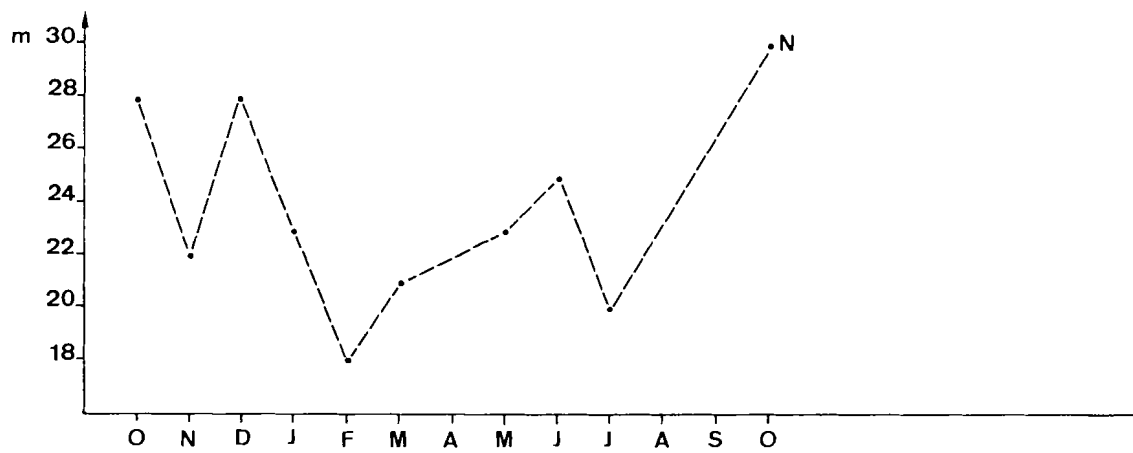
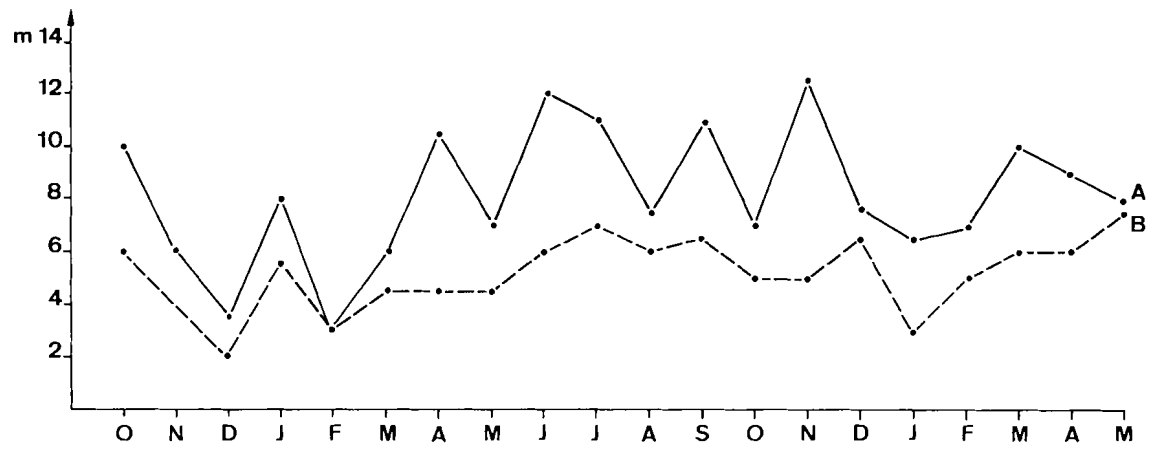


Fig: 19 Turbidité (Profondeur de disparition du disque de Secchi)

a) lagon points (A et B)

b) extérieur des récifs (point N)

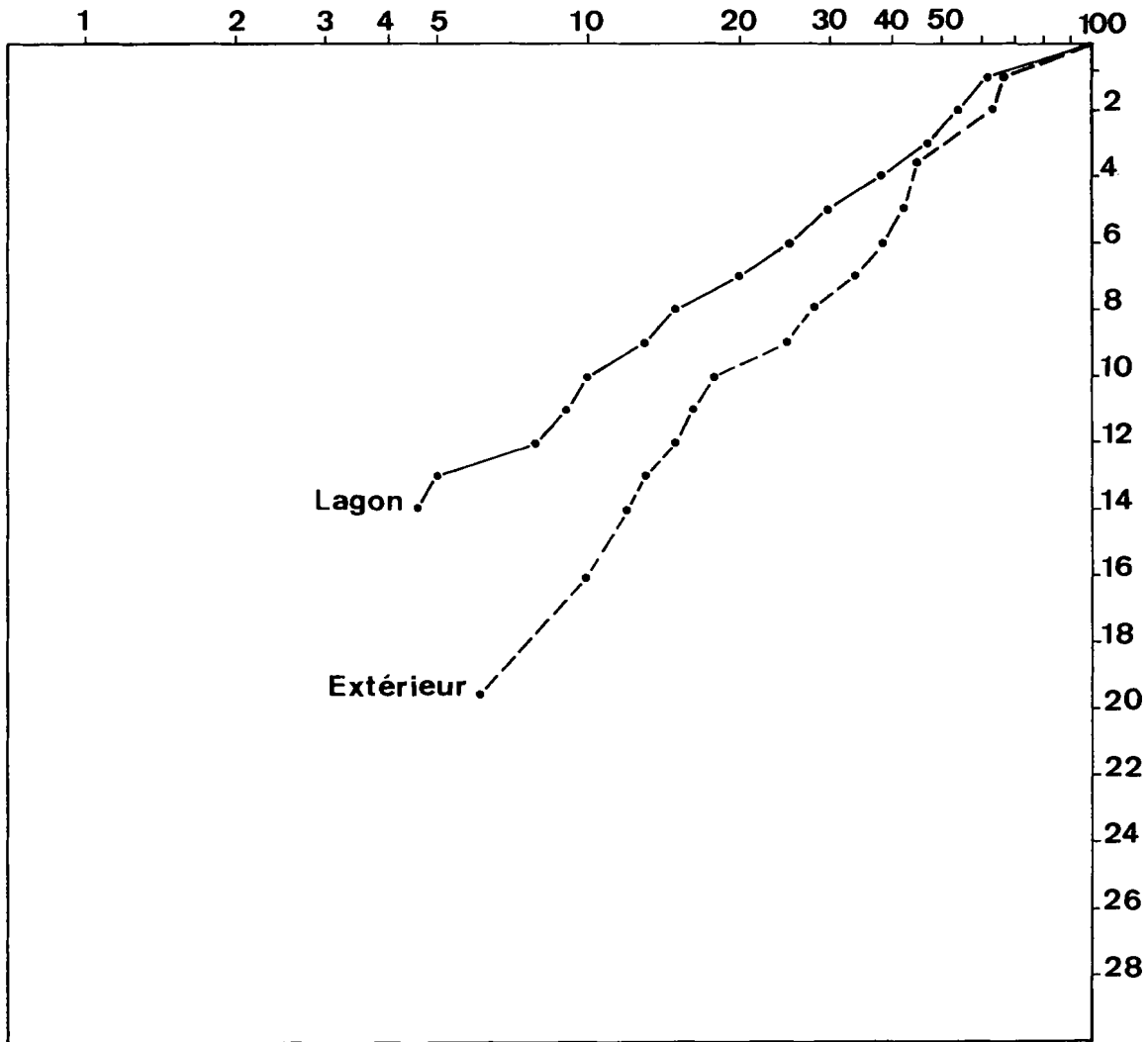
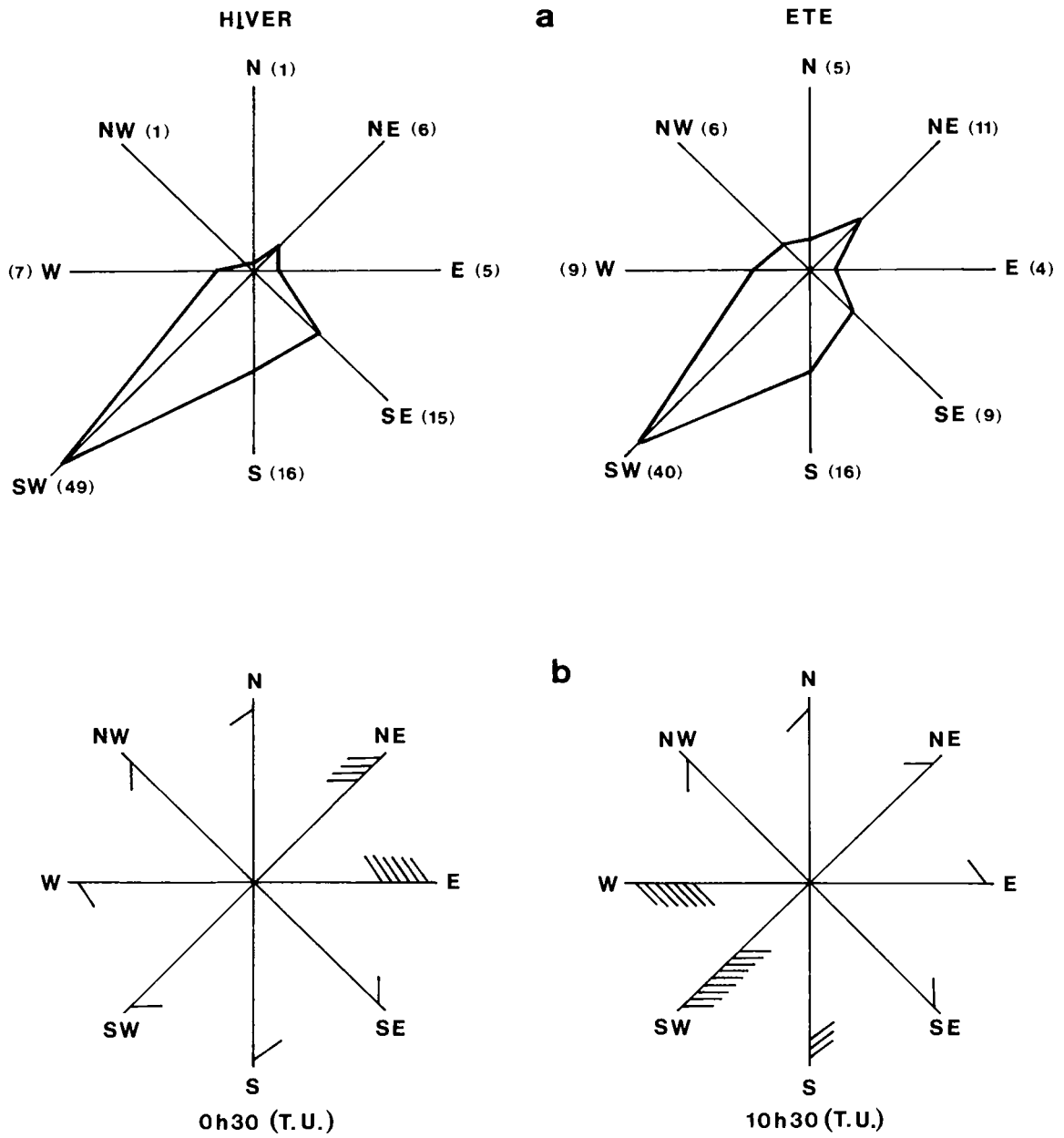


Fig: 20 Pourcentage de lumière transmise



**Fig:21 Régime des vents**  
 a) nombre de jours de vent  
 b) force des vents

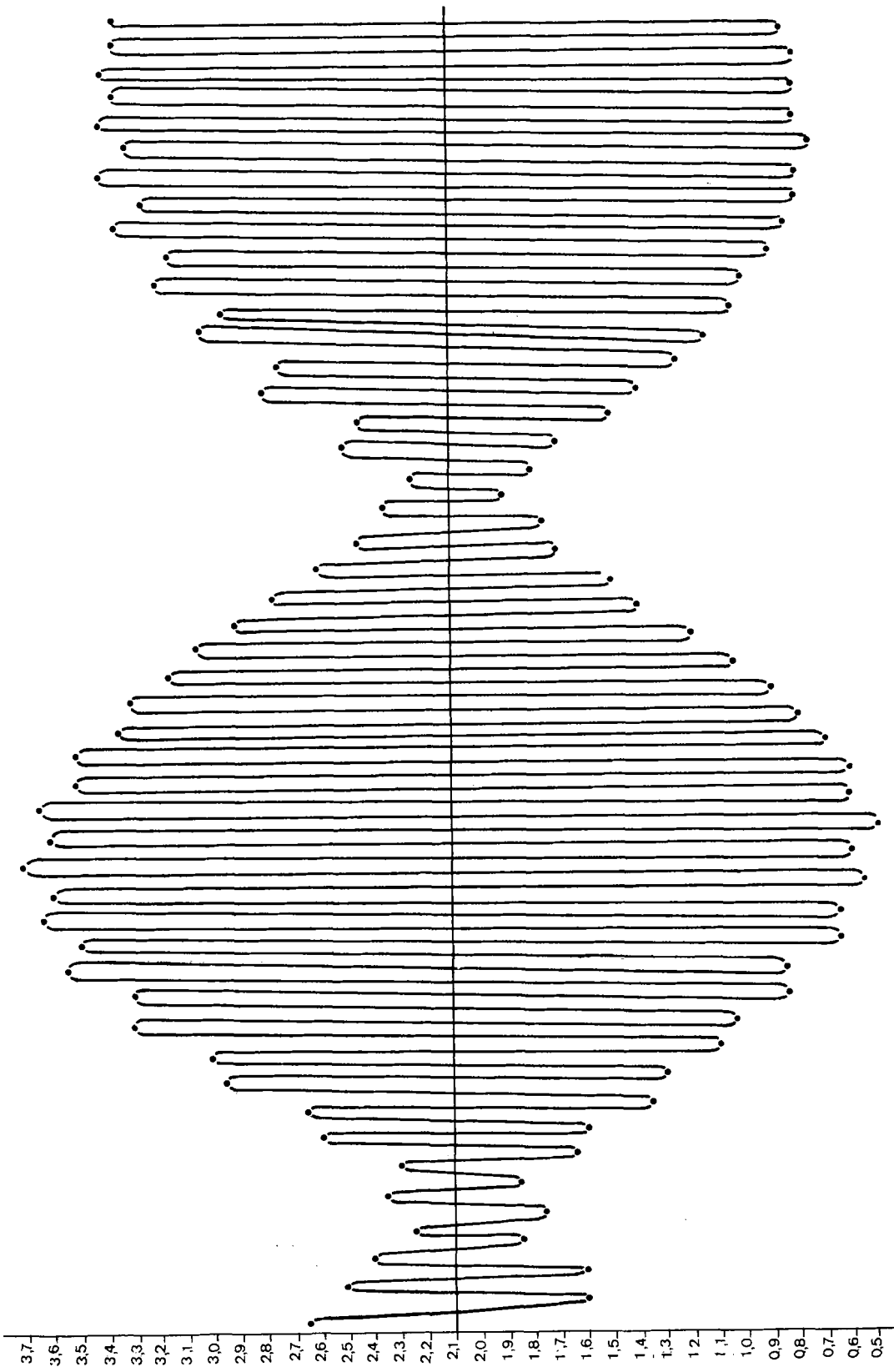


Fig:22 Courbe de marée (août sept. 1971)

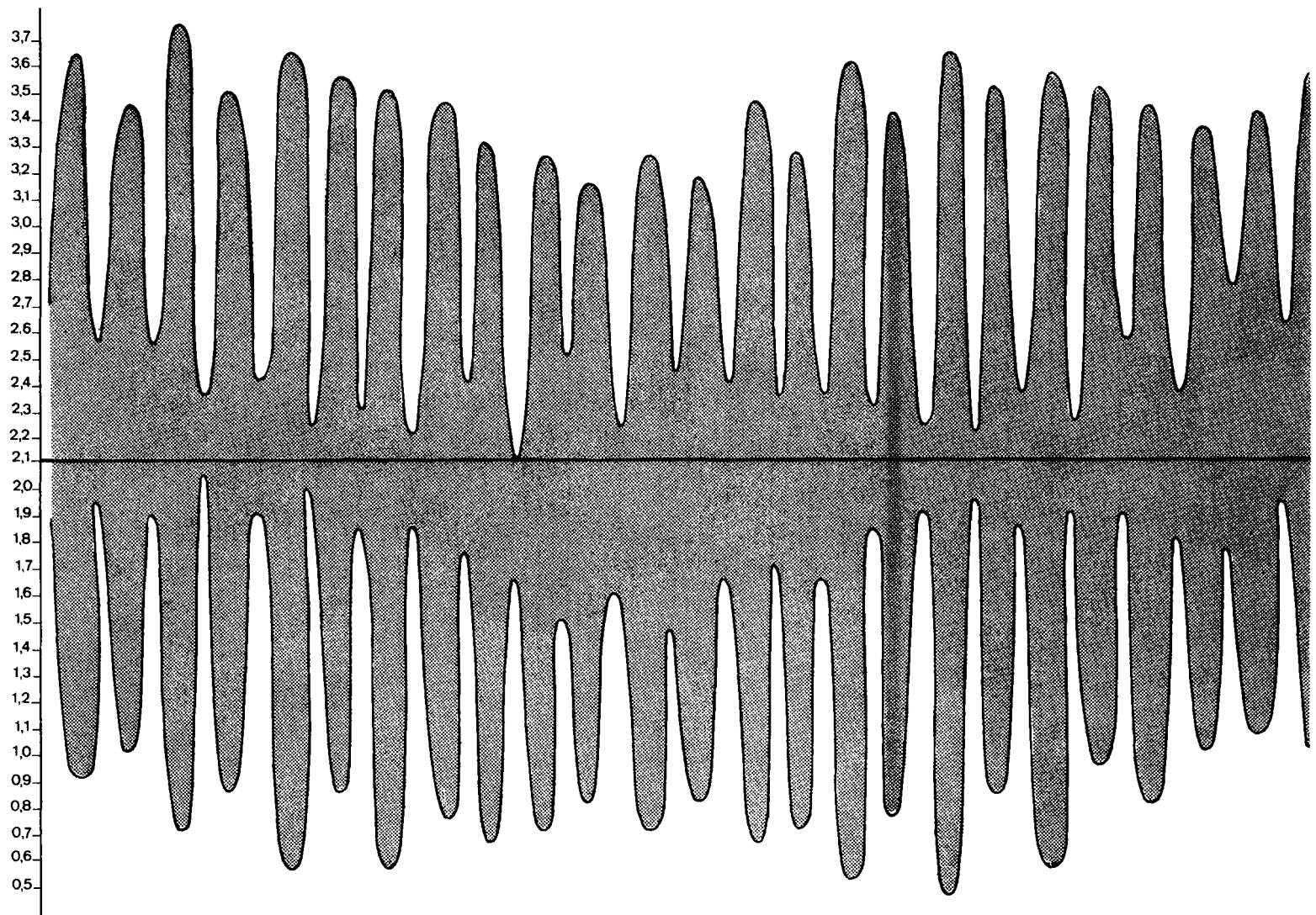


Fig:23 Enveloppes des hauteurs des P.M. et des B.M. en 1970



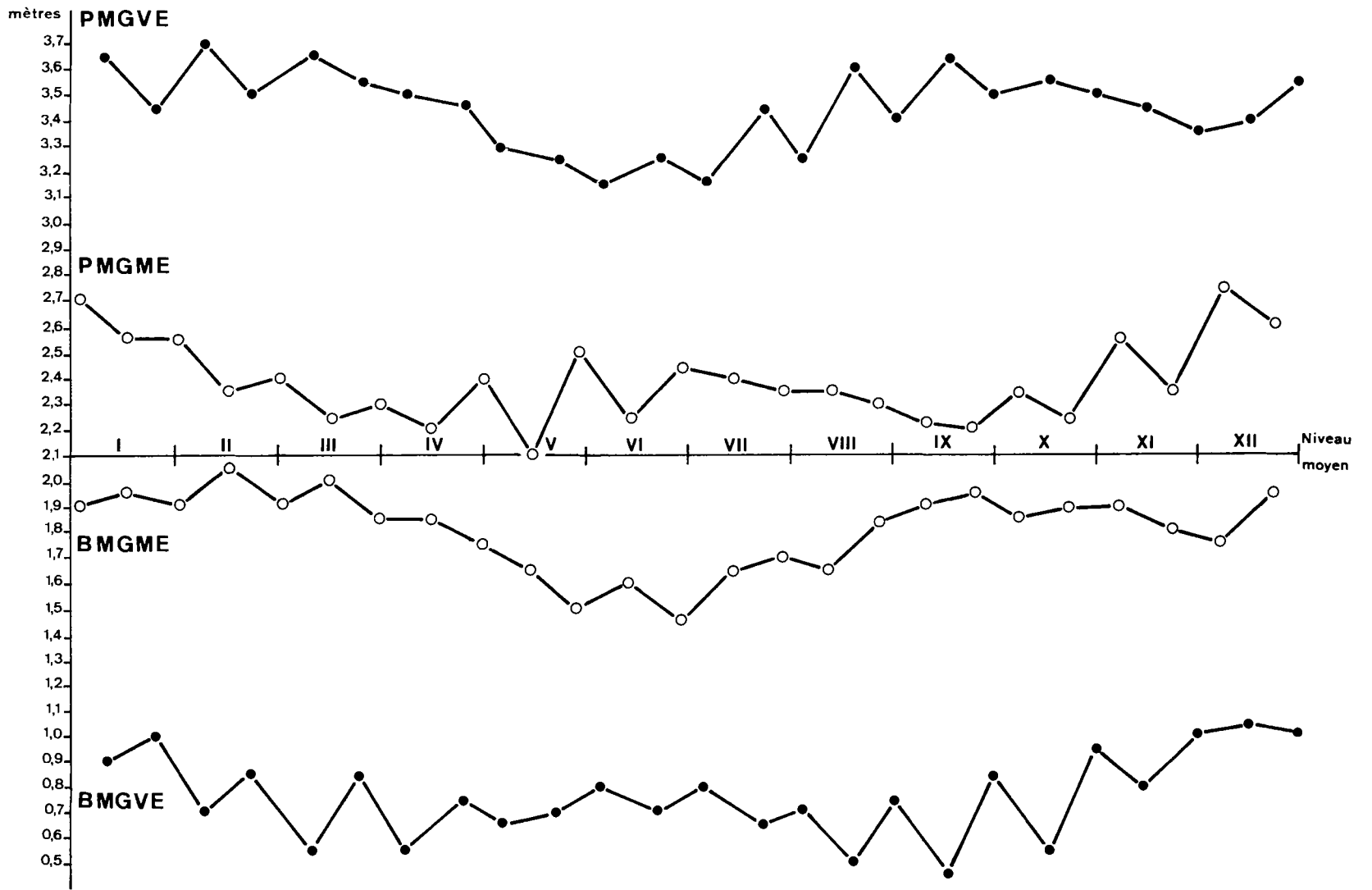


Fig:24 Variations des hauteurs maximales ou minimales en V.E. ou en M.E. (année 1970)

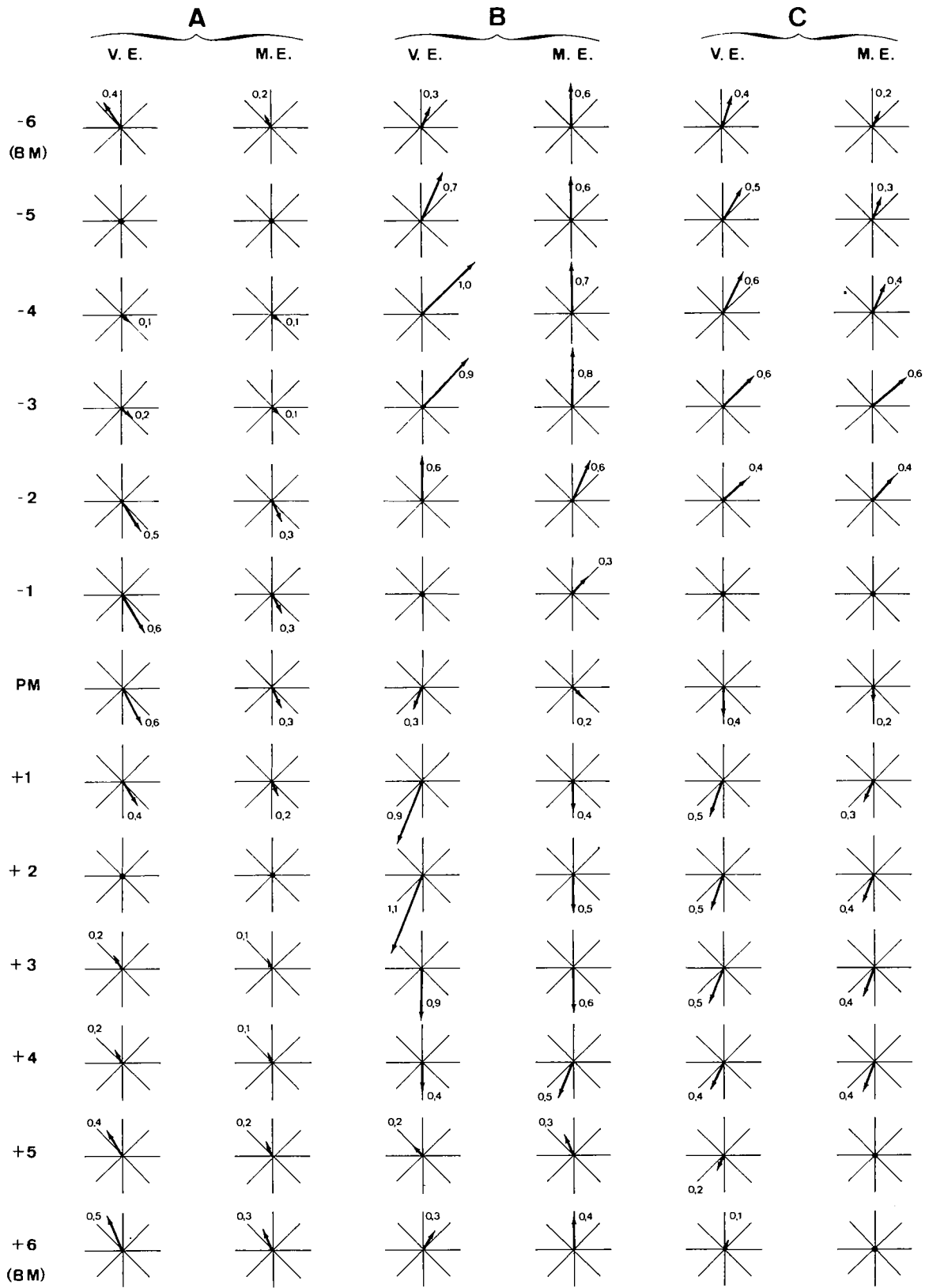


Fig: 25 Courants de marée dans le lagon

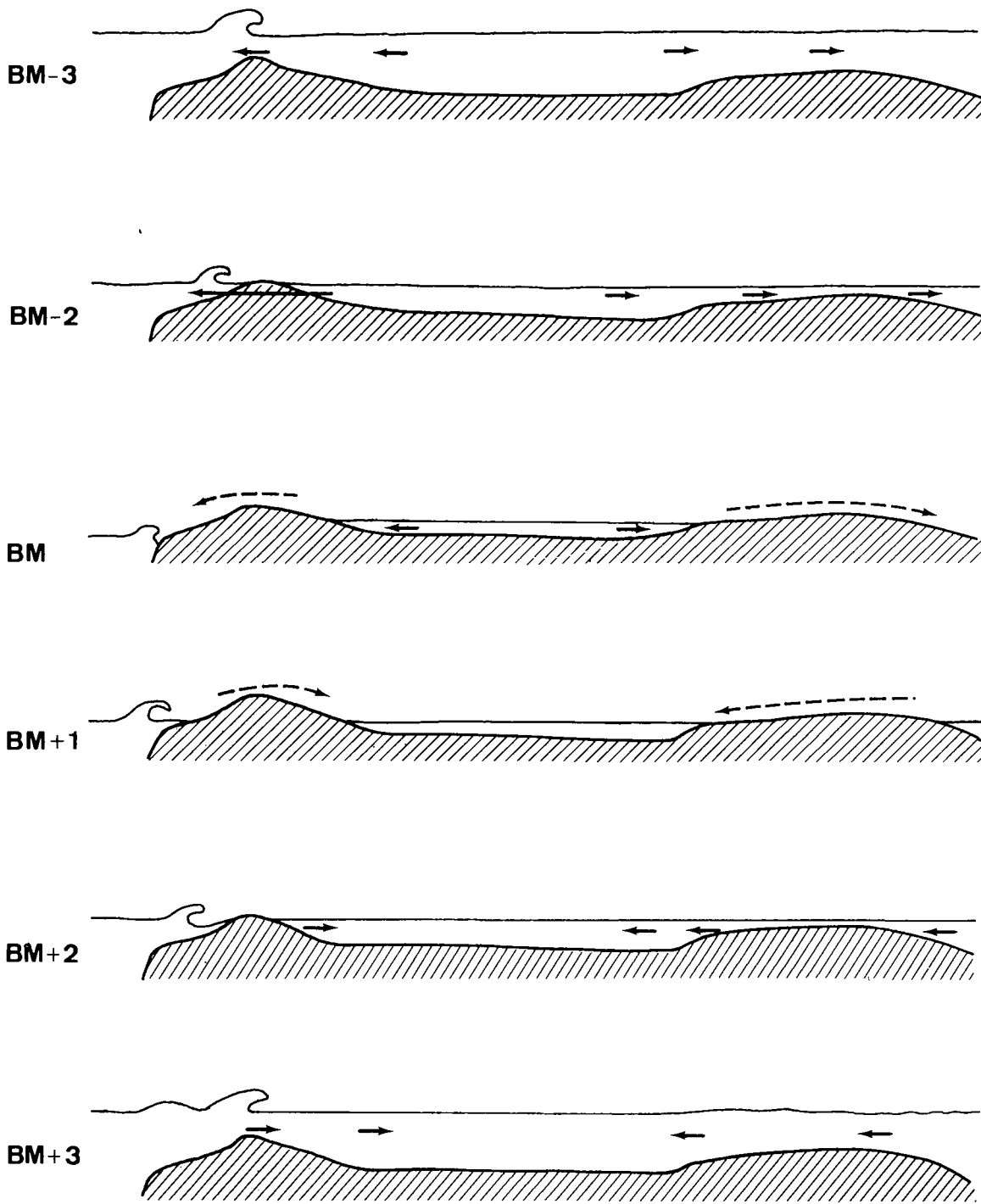


Fig:26 Courants de marée sur le platier

TROISIEME PARTIE

ETUDE ANALYTIQUE DES PEUPEMENTS RECIFEAUX

---

DE LA REGION DE TULEAR

---

Les formations récifales de la région de Tuléar présentent, dans leur grand ensemble, une structure bionomique remarquablement homogène.

Les grandes lignes de la zonation des biotopes majeurs à dominance d'Anthozoaires ont été précisées, à plusieurs reprises, notamment par PICHON (1962, 1964) et PICARD (1967).

Nous rappellerons brièvement que sur une coupe perpendiculaire au front récifal, on observe normalement, du large vers le littoral, la succession suivante, directement commandée par la distribution des figures morphologiques récifales (voir chapitre "Morphologie") :

- Pente externe  
*Dalle corallienne*  
*Zone éperons-sillons*
- Platier externe
- Levée détritique
- Platier interne  
*Formations construites du platier interne*  
*Accumulations sédimentaires*
- Pente interne
- Lagon  
*Fonds meubles du lagon*  
*Récifs de lagon*

Dans le détail cependant, cette zonation admet de nombreuses exceptions, et la composition faunistique ou floristique des peuplements, au sein d'un seul et même biotope, peut présenter des modifications locales importantes. Ces altérations sont à mettre en rapport avec la prépondérance ou les variations locales d'un facteur déterminé, tel que :

- changement de l'incidence de la houle ; houle diffractée,
- écoulement d'eaux dessalées,
- transfert ou dépôt de sédiments (terrigènes ou organogènes).

La présence d'accidents physiographiques, tels que criques, vases, lagon enclavés, zones de soudure entre les boucliers primitifs, créent aussi des micromilieus particuliers qui se traduisent par des "anomalies" dans la composition des peuplements.

Enfin, des différences dans le degré d'évolution des appareils récifaux laissent apparaître des modifications importantes de la structure bionomique.

L'étude analytique des peuplements à dominance d'Anthozoaires présentée ci-après, se réfère au découpage géographique des formations coralliennes adopté dans le chapitre traitant de la physiographie récifale. Pour chaque secteur récifal (c'est-à-dire pour chaque élément physiographique fondamental) la délimitation des grandes unités de peuplement, et en particulier l'analyse bionomique des peuplements à base de Scléactiniaires, est faite le long d'une coupe-type, allant du large au lagon. Les principales variations latérales des unités de peuplements sont ensuite envisagées, dans le cadre de chacun des secteurs étudiés. Lorsque cela s'avère nécessaire, une carte bionomique précise la localisation et l'extension des différents biotopes analysés.

## LES RECIFS CORALLIENS DE LA BAIE DE TULEAR

---

- A -

### LE GRAND RÉCIF

D'un point de vue bionomique, le Grand Récif de Tuléar peut être divisé en cinq grands secteurs de la façon suivante :

- 1 - Secteur de la corne Nord,
- 2 - Secteur de la Grande Vasque,
- 3 - Secteur Centre-Nord (depuis la balise Nord jusqu'à Antseteky
- 4 - Secteur Centre-Sud (d'Antseteky à la crique Sud),
- 5 - Secteur de la corne Sud (au Sud de la crique Sud).

Seuls, les secteurs 3 (Centre-Nord) et 4 (Centre-Sud) présentent des peuplements parfaitement typiques. Les secteurs 1 et 5 sont perturbés par l'action des houles réfractées et par des transferts et dépôts de sédiments qui peuvent être d'origine terrigène. Dans le secteur 2, la présence de la Grande Vasque, qui est un accident physiographique majeur, suffit à elle seule à expliquer les caractères particuliers des peuplements. L'analyse présentée ci-dessous se réfère essentiellement au secteur 3 (Centre-Nord). Les conclusions qui s'en dégagent peuvent s'appliquer dans une très large mesure également au secteur 4 (Centre-Sud).

## I - LA PENTE EXTERNE

Les peuplements de la pente externe présentent une relative uniformité dans toute la moitié Nord du Grand Récif. Aussi, l'analyse ci-dessous s'applique-t-elle aux secteurs 1 (Corne Nord), 2 (Grande Vasque) et 3 (Centre-Nord).

C'est dans la moitié Nord du Grand Récif que la pente externe se présente sous son aspect le plus typique, avec une zone à éperons et sillons jusque vers 20 m environ<sup>\*</sup>, et une dalle corallienne, entre 20 et 50 m. (GRAVIER et *al.* 1970).

### A/ La zone éperons sillons

#### a) Zonation le long d'une coupe transversale

Bien que la morphologie des éperons et sillons varie en fonction du lieu, et en fonction de la profondeur (cf. CLAUSADE et *al.*, 1971, p. 22), ce type particulier de structure demeure bien défini et caractéristique dans toute la moitié Nord du Grand Récif. Les peuplements présentent une zonation très nette, notamment entre 0 et 14 m., où les parois latérales des éperons-sillons sont, en règle générale, très fortement inclinées ou subverticales.

Cette zonation le long d'une coupe transversale des structures en éperons-sillons se présente de la façon suivante :

#### 1 - Partie inférieure des parois des éperons .....

La partie inférieure des éperons, est, sur une hauteur de 0,5 m. à 1 m., à partir du fond des sillons, dénuée de tout peuplement de Scléactiniaires.

---

\* Rappelons que la zone éperons-sillons s'étend sur une distance horizontale de 300 à 400 m. La pente moyenne du substrat dans cette zone est donc de 3° environ.



Le seul Invertébré présent , à la base des parois, est l'Echinide *Echinostrephus molare*, parfois très abondant, logé dans les cupules qu'il creuse dans le calcaire. On peut également observer localement soit un gazon très ras d'Algues filamenteuses, soit un placage de Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp.). Cette extrême pauvreté du peuplement de la partie inférieure des parois est due à l'action érosive des éléments détritiques (blocs, graviers, ou sables, suivant la profondeur) en tractation-saltation sous l'action des trains de houle et des courants de retour, et qui exercent en permanence un véritable décapage de la base des parois.

## 2 - Partie médiane de la paroi des éperons

.....

Les premiers Invertébrés sessiles qui s'installent au-dessus de la zone dénudée, sont des Scléractiniaux encroûtants :

<i>Favia pallida</i>	<i>Agariciella ponderosa</i>
<i>Favites abdita</i>	<i>Porites solida</i>
<i>Favites virens</i>	<i>Porites lichen</i>
<i>Acanthastrea echinata</i>	<i>Echinopora gemmacea</i>
<i>Cyphastrea microphthalma</i>	<i>Leptoria phrygia</i>

En remontant le long des parois, apparaissent ensuite des formes en consoles ou en auvents, constituées principalement par *Acropora hyacinthus*. L'extension verticale de cette zone de Scléractiniaux en consoles est directement liée à la hauteur des parois des sillons.

Entre les consoles, on retrouve, sur les parois, les espèces citées précédemment (mais dont les colonies peuvent devenir lamellaires), auxquelles il faut ajouter :

<i>Pocillopora verrucosa</i>	<i>Goniopora</i> sp.
<i>Pocillopora eydouxi</i>	<i>Hydnophora microconos</i>
<i>Pachyseris speciosa</i>	<i>Montipora verrucosa</i>
<i>Stylophora mordax</i>	<i>Montipora foliosa</i> .

Par ailleurs, la diversité faunistique et floristique augmente, au fur et à mesure que l'on se rapproche de la partie supérieure des éperons.

Les Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp) apparaissent d'abord. Il s'y adjoint ensuite des Algues molles (*Valonia utricularis*, *Anadyomene Wrightii*, *Caulerpa Freycinetii*, *C. racemosa*, *C. verticillata*, *Codium arabicum*, *Halimeda cuneata*, *H. platydisca*, *Dictyopteris delicatula*, *Dictyota dichotoma*, *Pocockiella variegata*, *Galaxaura* cf *breviarticulata*, *Peyssonnelia conchicola*, *Hypnea rosea*, *Amansia glomerata*, *Neurymenia fraxinifolia*) et des Alcyonaires (*Clavularia laxa*, *Scleranthelia musiva*, *Tubipora musica*, *Cladiella kempfi*, *Sarcophyton* spp, *Sinularia* spp, *Nephthea striata*, *Paralemmalia digitiformis*, *P. pichoni*, *Stereonephthya kukenthalii*, *Heteroxenia fuscescens* et *Xenia garciae*).

On peut également noter la présence de représentants de quelques autres groupes faunistiques, en général peu abondants : il s'agit essentiellement d'Hydroides (*Solanderia* sp, *Aglaophenia cupressina*, *Tyrosocyphus fruticosus*, *Dentitheca habereri*), de Gorgonaires (*Acabaria erythraea*, *Lophogorgia thomassini*, *Ellisella verrucosa*) des Antipathaires *Antipathes ericoïdes*, *Antipathes ulex* et *Cirripathes anguina* et des Zoanthaires *Palythoa capensis*, *Palythoa liscia* et *Zoanthus sansibaricus*.

### 3 - Partie supérieure des éperons .....

La partie supérieure des éperons renferme un peuplement qui est, qualitativement, le plus riche de la zone éperons-sillons. On retrouve toutes les espèces présentes sur les parois, espèces auxquelles s'adjoignent *Acropora reticulata*, *Galaxea fascicularis*, *Stylophora pistillata*, pour les Scléactiniaires et *Spirastrella* sp, *Hemiasporea complicata* pour les Spongiaires (les représentants de ce dernier groupe recensés sur les parois des sillons, sont pour la plupart, des espèces à affinités hémisciaphiles, que l'on retrouve plus bas, sur la dalle corallienne).

La physionomie particulière de la partie supérieure des éperons est due à la forte dominance d'un petit nombre d'espèces d'Algues, de Scléractiniaires et d'Alcyonaires :

Les Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp) sont omniprésentes et recouvrent toutes les surfaces non occupées par les Scléractiniaires vivants. *Turbinaria decurrens* est, en outre, la seule espèce d'Algue molle ayant une dominance notable. Bien qu'elle soit distribuée de façon irrégulière, elle est plus particulièrement fréquente entre 10 et 15 m.

Chez les Scléractiniaires, ce sont les espèces d'*Acropora* à colonies tabulaires (*A. hyacinthus*, *A. reticulata*) ou branchues (*A. pharaonis*) qui constituent l'essentiel du peuplement. Les Alcyonaires enfin, sont surtout représentés par des *Sarcophyton* (*S. crassocaule*, *S. elegans*, *S. glaucum*) et des *Sinularia* (*S. grayi*, *S. densa*, *S. macropodia*, *S. polydactyla*, *S. whiteleggei*).

b) Modifications des peuplements en fonction de la profondeur

La zonation suivant un profil transversal que nous venons de décrire, se rapporte à la partie médiane de la structure éperons-sillons (profondeurs variant de 7 à 14 m.). A cette zonation transversale, se superposent des variations longitudinales liées essentiellement à la décroissance de l'intensité des facteurs hydrodynamiques avec la profondeur.

1 - L'horizon supérieur de la zone éperons-sillons (0 à 7 m.)  
.....

montre un net appauvrissement qualitatif. Les Algues disparaissent, à l'exception des Corallinacées et de quelques *Turbinaria decurrens*. Les Alcyonaires ne sont plus représentés que par des

*Sinularia* (*S. grayi*, *S. whiteleggei*) et *Cladiella kempfi*.

Cette raréfaction des espèces est moins sensible chez les Scléractiniaires. Si un certain nombre d'entre eux sont effectivement absents (*Hydnophora microconos*, *Cyphastrea micropthalma*, *Agariciella ponderosa*, par exemple), on observe par contre un nouveau stock d'espèces colonisant le haut de la paroi et le rebord de la plateforme supérieure des éperons, lorsque ceux-ci arrivent au niveau des basses mers de grandes vives eaux. Ce stock d'espèces (comprenant *Pavona clavus*, *Acropora decipiens*, *A. danai*, *A. rotumana*, *A. cf penguins*) caractérise en fait la rupture de pente entre platier récifal et pente externe. Ces espèces de "bordure de pente", de mode battu, sont à l'origine de nombreux encorbellements sous lesquels le Scléractiniaire ahermatypique *Tubastrea aurea* est constamment présent.

L'Hydrocoralliaire *Millepora platyphylla*, largement dominant dans les premiers mètres, est également caractéristique de l'horizon supérieur de la zone éperons-sillons.

2 - L'horizon inférieur de la zone éperons-sillons (14 à 18-20m.)  
.....

Au-delà de 14 m. en moyenne, le relief des éperons s'adoucit fortement, et il finit par disparaître presque complètement entre 18 et 20 m. En conséquence, la zonation transversale tend à s'effacer, du fait de l'absence de surfaces verticales ou fortement inclinées. Le peuplement devient uniforme, mais en même temps se modifie graduellement du fait :

- de l'apparition de certaines espèces de Scléractiniaires (*Gyrosmlia interrupta*, *Horastrea indica*, *Seriatopora hystrix*) et, en particulier, d'espèces à grandes colonies massives (*Diploastrea heliopora*, *Porites somaliensis*, *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Leptoria phrygia*). Les formes tabulaires, par contre se raréfient.

- de la diminution des Corallinacées encroûtantes, alors que l'on retrouve au contraire toutes les Algues molles citées précédemment, mais avec une dominance plus forte.

- de l'importance prise par les Alcyonaires (*Sarcophyton acutangulum*, *S. regulare*, *Sinularia crassa*, *S. polydactyla*, *Cladiella ceylonica*, *Spongodes kollikeri*, *S. robusta*, et la plupart des espèces des horizons supérieurs) qui, bien souvent, ont une abondance dominance supérieure à celle des Madréporaires.

- enfin, apparaissent un Antipathaire (*Antipathes myriophylla*) et de nombreux Spongiaires (*Petrosia testudinaria*, *Theonella swinhoei*, *Axinella carteri*, *Ecionemia bacillifera*, *Tedanione wilsoni*, etc, ...).

A bien des égards, le peuplement de l'horizon inférieur de la zone éperons-sillons apparaît comme un terme de passage entre les peuplements des horizons supérieurs (prédominance des facteurs hydrodynamiques) et les peuplements de la dalle corallienne (prédominance du facteur éclaircissement).

En résumé, la zonation observée dans la zone éperons-sillons peut se schématiser de la façon suivante :

- Zonation suivant le profil transversal d'un éperon, à profondeur moyenne.
  - o Partie supérieure des éperons
    - .....
    - 1 - Scléractiniaires (tabulaires),
    - 2 - Corallinacées,
    - 3 - Alcyonaires.

- Partie médiane des parois
  - .....
  - 1 - Scléactiniaires (en auvent, encroûtants),
  - 2 - Corallinacées,
  - 3 - Algues molles. Alcyonaires
  
- Base des parois
  - .....
  - *Echinostrephus molare*
  - Corallinacées encroûtantes
  
- Zonation en fonction de la profondeur
  - Horizon supérieur ( 0 - 7 m.)
    - .....
    - Peuplement de rebord (*Acropora spp*)
    - Scléactiniaires (Acroporidae, Seriatoporidae)
    - Corallinacées
    - *Millepora platyphylla*
  
  - Horizon moyen ( 7 - 14 m.)
    - .....
    - Scléactiniaires
    - Corallinacées
    - Alcyonaires
  
  - Horizon inférieur ( 14-18 m. à 20 m.)
    - .....
    - Scléactiniaires - Alcyonaires
    - Spongiaires - Algues molles.

#### B/ La dalle corallienne

La dalle corallienne, qui s'étend entre 20 et 50 m., se présente comme une surface constituée par des Scléactiniaires morts, relativement unie, et en faible pente vers le large.

D'un point de vue bionomique, la différence fondamentale avec la zone éperons-sillons réside dans le remplacement des groupes dominants de cette zone (Sclérectiniaires, Algues calcaires, Alcyonaires) par les Algues molles, Spongiaires, Hydriaires, Gorgonaires, Antipathaires. Le peuplement de la dalle, toutefois, est loin d'être homogène, et on observe deux coupures bionomiques majeures, l'une aux environs de 25 m., et l'autre vers 35 m. Les limites assignées à ces subdivisions sont quelques peu artificielles, du fait de l'importance des marges de transition.

1 - Horizon supérieur (20-25 m.)  
 .....

Dans l'horizon supérieur de la dalle corallienne, on retrouve tout d'abord le peuplement de l'horizon précédent (horizon inférieur de la zone éperons-sillons) mais appauvri, pour les Sclérectiniaires et les Alcyonaires tout au moins. Cet appauvrissement est compensé par l'apparition d'espèces qui étaient absentes des relevés effectués dans la zone éperons-sillons (*Echynophyllia aspera*, *Herpolitha limax*, *Goniopora* sp., *Mycedium tubifex*, *Pocillopora damicornis*, *Lobophyllia costata*). Pour les Alcyonaires, on constate une diminution de l'importance des deux familles Xeniidae et Alcyoniidae, sauf *Sinularia notanda*, *S. querciformis* et *Sarcophyton glaucum*. Au contraire, les Nephtheidae tendent à se diversifier et à devenir dominants (*Morchellana pumilio*, *Spongodes roemeri*, *S. robusta*, *S. novaezeelandiae*).

En outre, la flore algale se compose :

- de la plupart des espèces recensées dans la zone éperons-sillons ; les formes dominantes, cependant, ne sont plus les mêmes, et parmi les plus importantes nous noterons : *Siphonocladus tropicus*, *Caulerpa brachypus*, *C. scalpelliformis*, *C. taxifolia*, *Udotea javensis*, *Actinotrichia rigida*, *Desmia* cf. *Hornemanni*, *Amphiroa* sp 2, *Titanophora* cf. *Weberae*, *Plocamium cincinnatum*, *Botryocladia* cf. *madagascariensis*, *Peyssonnelia indica*.

- de quelques espèces restreintes à la dalle corallienne ou même à son seul horizon supérieur (*Microdictyon Agardhianum*, *Galaxaura oblungata*, *G. tenella*). On remarquera que les Corallinacées encroûtantes ont disparu.

Enfin, et surtout, l'horizon supérieur de la dalle corallienne se caractérise par une véritable explosion de Spongiaires (très rares dans la zone éperons-sillons, sauf sous les surplombs) dont beaucoup sont des espèces de grande taille. Nous citerons principalement : *Cliona mucronata*, *Theonella swinhoei*, *Higginsia petrosioides*, *Clathriopsammia cercidochela*, *Petrosia testudinaria*, *Chelonaplysilla naevus*, *Iotrochota purpurea*, *I. baculifera*, *Haliclona cf madrepora*, *Bajalus laxus*, *Callyspongia cf diffusa*, *Axinella carteri*, *Clathria frondifera*, *Ecionemia bacillifera*, *Hemiasterella complicata*, *Tedanione wilsoni*, *Spirastrella inconstans*, *Spirastrella sp.*

Il est à noter que certains des Spongiaires rencontrés sur la dalle de façon régulière, existent aussi sur les parois les plus ombragées (surplombs) de la zone éperons-sillons (VACELET et VASSEUR, 1971).

## 2 - Horizon moyen ( 25-35 m.)

Le phénomène bionomique fondamental de l'horizon moyen de la dalle corallienne réside dans la brusque raréfaction des Scléractiniaires, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus. La liste des espèces rencontrées est constituée, en fait, de trois stocks distincts :

a) Espèces trouvées précédemment dans les horizons moins profonds de la pente externe : *Acropora spp*, *Pocillopora damicornis*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *Favites n. sp.*, *Acanthastrea echinata*, *Porites somaliensis*, *Diploastrea heliopora*, *Turbinaria spp.*, *Echinopora gemmacea*, *Montipora sp.*, *Pachyseris speciosa*, *Horastrea indica*.



b) Espèces propres à la dalle corallienne (*Leptoseris incrustans*, *L. scabra*, *L. hawaiiensis*, *L. mycetoseroides*, *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*, *Pectinia lactuca*, *Blastomussa merleti*, *Cynarina lacrymalis*,? *Parascolymia vitiensis*).

c) Espèces ahermatypiques ; *Dendrophyllia n. sp.*, *Tubastrea micrantha*.

En réponse à la diminution de l'éclairement, la plupart des espèces de Scléactiniaires ont des colonies qui tendent à s'étaler horizontalement. Ceci vaut aussi bien pour les formes branchues ou cespiteuses que pour les formes massives, ces dernières construisant même, lorsqu'elles sont de grande taille, non plus des colonies approximativement hémisphériques, mais de larges dômes aplatis.

Le même phénomène rend compte de la prédominance des espèces encroûtantes ou lamellaires, largement étalées sur le substrat, ou des espèces en coupes très évasées sur les formes se développant normalement dans un plan vertical.

A l'inverse de ce qui est observé pour les Scléactiniaires, l'abondance de la flore algale demeure tout à fait remarquable, dans l'horizon moyen de la dalle corallienne. En effet, l'appauvrissement constaté par rapport à l'horizon précédent (disparition de certaines espèces telles que *Siphonocladus tropicus*, *Caulerpa scalpelliformis*, *C. taxifolia*, *Halimeda cuneata*, *H. macroloba*, *Liagora sp.*, *Amphiroa sp 2*, *Plöcamium cincinnatum*) est compensé par l'apparition d'espèces qui n'existent pas à plus faible profondeur, en particulier *Pseudocodium Devriesii*, *Halimeda tuna*, *Dictyopteris cf plagiogramma*, *Mastophora sp.*, *Botryocladia sp 2*. Dans l'ensemble, la flore algale joue un rôle bionomique majeur grâce à la forte dominance de quelques espèces, en particulier : *Caulerpa brachypus*, *Halimeda micronesica*, *H. opuntia*, *Trichgloea Requierii*, *Galaxaura spp.*, *Mastophora sp.*,

*Coelarthrum Borgesenii*, *Botryocladia* spp., *Phacelocarpus tristichus*, *Neurymenia fraxinifolia*.

L'importance des Chlorophycées, des *Halimeda* très calcifiées notamment, vient confirmer les travaux de GOREAU (1963) attribuant aux *Halimeda*, en particulier, la possibilité de se développer sur des fonds où l'éclairement est 10-200 fois moindre qu'en surface.

Les Spongiaires que l'on avait vus apparaître brusquement dans l'horizon supérieur de la dalle corallienne, prennent une importance de premier ordre : c'est dans l'horizon moyen, en effet, que leur peuplement est le plus diversifié (augmentation du nombre des espèces) et le plus riche (par le nombre d'individus). On y retrouve les espèces citées dans l'horizon précédent, certaines d'entre elles cependant ne se rencontrant plus qu'exceptionnellement comme *Cliona mucronata*, *Iotrochota baculifera*, *Bajalus laxus*, *Callispongia diffusa* et *Ecionemia bacillifera*. Il s'y rajoute, par ailleurs, un certain nombre d'espèces qui correspondent à deux stocks différents :

a) Espèces caractéristiques de l'horizon moyen (*Tedaniopsammia*, *arenosa*, *Rhizochalina incrustatum*, *Inflatella dura*, *Cacospongia lamellosa*, *Clathria spicata*, *Echinodictyum conulosum*, *Asteropus simplex*, *Myxilla arenaria*, *Ircina* sp, *Psammaplysilla purpurea*, *Raphidophlus* sp. 3).

b) Espèces que l'on retrouvera également dans l'horizon inférieur de la dalle corallienne : *Raphidophlus cervicornis*, *Echinodictyum jousseauvei*, *Clathria foliascens*, *Plumohalichondria gardineri*, *Petrosia* sp.

Dans l'ensemble de la faune des Spongiaires de l'horizon moyen, *Clathria foliascens*, *Petrosia testudinaria*, *Spirastrella* sp., *Spirastrella inconstans*, *Petrosia* sp., *Ircina* sp., sont plus particulièrement remarquables par leur forte abondance-dominance moyenne.

Dans ce même horizon moyen de la dalle corallienne, un rôle fondamental est joué par divers groupes de Cnidaires, jusqu'alors peu

représentés : Hydraires, Gorgonaires et Antipathaires notamment.

Les Hydraires sont remarquables par la présence, au sein d'un peuplement riche aussi bien en nombre d'espèces que d'individus, de formes de grande taille : *Halicornaria ferlusi*, *H. gracilicaulis*, *H. hians*, *Thecocarpus flexuosus*, *Thecocarpus sp.*, *Lytocarpus phoeniceus*, *Halopteris buski*, *Solanderia crosslandi*, *Dentitheca habereri*.

Pour les Alcyonaires, il ne subsiste plus, entre 25 et 35 m. qu'un seul représentant de la famille des Alcyonidae (*Sinularia notanda*). Les Nephtheidae, surtout représentés par le genre *Morchel-lana* (*M. gilva*, *M. multispinosa*, *M. nova*, *M. varicolor*) sont par contre, hautement caractéristiques de cet horizon moyen, mais l'élément le plus constant est un Nidaliidae, *Siphonogorgia hicksoni*, que l'on retrouvera jusqu'à la limite inférieure de la pente récifale externe.

Les Gorgonaires sont pratiquement absents de l'horizon supérieur de la dalle corallienne. Ils deviennent, dans l'horizon moyen, l'un des éléments dominants du peuplement, du fait surtout du grand nombre de colonies. La liste des espèces, en effet, est relativement modeste, mais on peut distinguer encore trois stocks ayant chacun une signification particulière :

a) Espèces qui paraissent restreintes à l'horizon moyen : *Junceella juncea*, *Muricella rubra*, *M. perramosa*, *Ellisella ramosa*, *Bebryce acanthoïdes*.

b) Espèces qui sont déjà présentes dans l'horizon supérieur (et qui ne descendent pas au-dessous de 35 m.) : *Muricella arborea*, *M. complanata*.

c) Enfin, une espèce très abondante, et qui le demeure jusqu'au bas de l'horizon inférieur de la dalle : *Bebryce densa*.

La zonation présentée par les Antipathaires est moins nette que celle observée chez les groupes précédents :

- deux d'entre les espèces occasionnellement rencontrées dans la zone éperons-sillons (*Antipathes myriophylla*, *Cirripathes anguina*) se retrouvent sur la dalle corallienne, où elles sont surtout abondantes dans les horizons moyen et inférieur,

- quatre autres espèces limitées à la dalle corallienne (*Antipathes reticulata*, *A. abies*, *A. dichotoma*, *Aphanipathes pennacea*) sont elles aussi plus particulièrement représentées dans les horizons moyen et inférieur.

Du fait de cette coïncidence, des zones d'abondance-dominance maximale de leurs représentants, les Antipathaires sont un élément biotique majeur de la dalle corallienne (horizon moyen et horizon inférieur).

### 3 - Horizon inférieur (35 - 55 m.) .....

Le peuplement de la partie inférieure de la dalle est, dans son ensemble, assez semblable à celui de l'horizon moyen.

Les Scléactiniaires sont représentées par les espèces appartenant aux stocks b) et c) définis dans l'horizon moyen, auxquelles s'ajoutent un petit nombre d'espèces largement réparties sur la pente externe (*Pachyseris speciosa* et *Horastrea indica*, par exemple). Comme dans l'horizon précédent, les abondances-dominances moyennes demeurent faibles ; si l'on excepte les formes ahermatypiques, la quasi totalité du peuplement est représenté par trois familles et huit genres seulement :

- Agariciidae (*Leptoseria*, *Pachyseris*),
- Pectiniidae (*Echinophyllia*, *Oxypora*, *Pectinia*),
- Mussidae (*Blastomussa* et des formes solitaires : *Cynarina*,  
? *Parascolymia*).

La flore algale diffère peu de celle de l'horizon précédent. La plupart des espèces toutefois sont plus rares qu'entre 25 et 35 m., alors qu'au contraire *Halimeda micronesica*, *Caulerpa Brachypus*, *Peyssonellia conchicola*, *Botryocladia cf. madagascariensis*, *Botryocladia sp. 1*, *Botryocladia sp. 2*, gardent une forte dominance jusqu'à la limite inférieure de la dalle corallienne.

Les Spongiaires montrent une nette diminution du nombre des espèces, ils ne sont plus représentés que par le stock b) défini ci-dessus pour l'horizon moyen, auquel s'ajoutent des espèces à large répartition telles que *Theonella swinhoei*, *Clathriopsamma cercidocheila*, *Petrosia testudinaria*, *Haliclona cf. madrepora*, *Spirastrella sp.*

L'importance relative des Hydraires, déjà forte dans l'horizon précédent, s'accroît encore sensiblement. En particulier, vers la limite inférieure de la dalle corallienne apparaissent de nombreuses colonies de *Lytocarpus singularis*.

Les Gorgonaires représentent l'élément dominant du peuplement de l'horizon inférieur de la dalle corallienne, tant du fait de la diversification des espèces que du nombre des colonies. La plupart des espèces rencontrées (*Echinogorgia pseudosassapo*, *Echinomuricea ramosa*, *E. andamanensis*, *Gorgonia reticulatum*, *G. umbella*, *Villogorgia ceylonensis*, *Bebryce hicksoni*) paraissent restreintes à la partie la plus profonde de la dalle. Seule *Bebryce densa*, toujours très abondante, avait été rencontrée dans l'horizon moyen.

Les Alcyonaires sont peu importants en-dessous de 35 m. Trois espèces (*Stereacanthia indica*, *Umbellulifera striata*, *Telesto sp. 2*) paraissent limitées à cet horizon.

La composition de la faune d'Antipathaires est identique à celle de l'horizon précédent. On note toutefois, une diminution de l'abondance d'*Antipathes abies*, alors que les espèces à grandes colonies ramifiées sont comparativement plus nombreuses que dans l'horizon précédent.

Signalons enfin que la partie inférieure de la dalle corallienne se caractérise par la présence d'un curieux peuplement d'Echinodermes, constitué par l'Astérie *Mithrodia clavigera* et l'Holothurie *Pseudocolochirus bicolor*.

Ces deux espèces vivent sur le peu de sédiment "piégé" par les Invertébrés sessiles ou les Algues à port dressé. Bien que les substrats solides soient largement prépondérants, on observe néanmoins localement des dépôts sédimentaires sur la dalle, et notamment des cuvettes de sable biodétritique plus ou moins envasé. L'étude de l'endofaune de ces cuvettes sédimentaires n'entre pas dans le cadre du présent travail. Nous signalerons simplement, l'existence à la surface du sédiment, de nodules (Rhodolithes) de Corallinacées encroûtantes (*Sporolithon cf. sibogae*) et de Scléractiniales libres (*Diaseris distorta*, *Heteropsammia michelini*, *Sphenotrochus n. sp.*, *Trachyphyllia geoffroyi*).

La dalle corallienne se termine vers 50 m. par un tombant subvertical de 2 à 3 m. de hauteur, qui est localement entaillé par une encoche de plus de 1,5 m. de profondeur. Le rebord du tombant, présente, outre les espèces que nous venons de signaler, un curieux peuplement à dominance d'Hydrocoralliaires (*Stylaster duchassaingii*) et de Bryozoaires (*Tropidozoum sp.*).

Au-delà de 52-53 m., la dalle corallienne fait place à un talus détritique parsemé de blocs rocheux émergeant du sédiment. Sur ce dernier, on note la présence de Gorgonaires *Semperina brunnea* et *S. rubra*.

Les blocs portent un peuplement sessile tout à fait comparable à celui de la dalle corallienne (horizon inférieur), peuplement dont il apparaît, en fait, qu'il n'est pas spécifiquement récifal. On peut signaler en particulier, sur ces blocs du talus détritique, une faune de Spongiaires, avec, notamment, un aspect à *Axinella donnani*.

## II - LE PLATIER EXTERNE

La morphologie du platier externe est, dans ses grands traits, relativement homogène tout le long du Grand Récif, au moins pour ce qui concerne les figures morphologiques primaires. Par contre, il existe, dans le détail, des figures d'importance mineure du point de vue géomorphologique, mais qui constituent autant de biotopes différents, dont le peuplement est analysé séparément.

Ces figures mineures peuvent être soit constamment présentes sur le platier externe, soit au contraire, rares et très localisées. L'étude des peuplements du platier externe est faite sur un secteur "synthétique", rassemblant toutes ces figures morphologiques (Fig. 37 ). Enfin, la plateforme supérieure des éperons se divise, d'un point de vue bionomique, en quatre zones distinctes : périphérie de la partie externe de la plateforme, zone antérieure, zone médiane, zone postérieure.

#### A/ Périphérie de la partie externe des éperons

La périphérie de la plateforme supérieure des éperons correspond à la rupture de pente entre platier récifal et pente externe. Dans la partie externe, la plus exposée, on y retrouve donc le peuplement décrit à propos de la pente externe (horizon supérieur des éperons et sillons) et qui caractérise les "bordures de pente de mode battu", peuplement composé essentiellement d'*Acropora* très polymorphes (*A. decipiens*, *A. rotumana*, *A. danai*, *A. cf. penguins*), de *Pavona clavus* et de *Millepora platyphylla*.

#### B/ Partie antérieure de la plateforme supérieure des éperons

La partie antérieure de la plateforme supérieure des éperons présente un peuplement composé pratiquement exclusivement de Scléactiniaires et de Corallinacées encroûtantes, et il s'agit là encore d'un peuplement paucispécifique.

Pour les Scléactiniaires, *Acropora humilis* domine largement. Il est suivi de *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Pocillopora verrucosa*, *Goniastrea retiformis* (localement abondant) et *Stylophora mordax*.

Dans l'ensemble du Grand Récif, Scléactiniaires et Corallinacées encroûtantes, ont chacun un taux de recouvrement de l'ordre de 50 %, pour la zone considérée. Localement, l'un ou l'autre des deux groupes peut devenir plus important (le taux de recouvrement atteignant 60 à 65 % de la surface), sans que l'on puisse relier ces différences à une variation détectable de l'un quelconque des facteurs du milieu.



### C/ Partie médiane de la plateforme supérieure des éperons

Le peuplement de base de la partie médiane de la plateforme supérieure des éperons est identique à celui de la zone précédente. On note simplement :

- une tendance à la diversification, chez les Scléactiniaires,
- l'apparition d'un petit nombre d'autres groupes, représentés seulement par quelques espèces.

Scléactiniaires : Au peuplement de la zone précédente s'ajoutent : *Galaxea fascicularis*, *Echinopora gemmacea*, *Acropora corymbosa* et, de façon accidentelle, *Hydnophora microconos*, *Montipora informis* ;

Pour les autres groupes on doit signaler d'abord des Alcyonaires, avec principalement *Sinularia whiteleggei*, *S. marenzelleri*, *Lobophytum patulum*, *L. meandriforme*, *L. depressum*.

Ces espèces forment toutes de grandes colonies encroûtantes s'étalant largement sur les éperons, en recouvrant des surfaces de plusieurs mètres carrés. On trouve également un Zoanthaire, *Palythoa liscia* couvrant également de larges surfaces. Enfin, la Phéophycée *Turbinaria decurrens*, déjà présente sur la pente externe, subsiste dans ces modes très battus, mais sous un état rabougri.

### D/ Partie postérieure de la plateforme supérieure des éperons

La partie postérieure de la plateforme supérieure des éperons marque déjà, surtout dans sa moitié interne, le passage vers l'enselement externe :

- La dominance des Corallinacées encroûtantes, ainsi que celle d'*Acropora humilis*, de *Pocillopora brevicornis setchelli* et des Alcyonaires diminue, au profit des autres espèces de Scléractiniaires citées dans la zone précédente (voir C) et des Zoanthaires. Pour ceux-ci, outre *Palythoa liscia*, toujours abondant, on peut mentionner *Palythoa capensis* (couvrant aussi de grandes surfaces, grâce à la juxtaposition des colonies) ainsi que *Palythoa multisulcata* et *Zoanthus sansibaricus*, ces deux dernières espèces étant peu fréquentes.

- Dans cette même zone, l'Algue *Turbinaria decurrens* peut être localement abondante, particulièrement en saison chaude, saison pendant laquelle se développe également *Sargassum sp.*

- Il est à signaler que, sur l'ensemble de la plateforme supérieure des éperons (zones B, C, D, ci-dessus) existe un stock d'espèces vagiles de grande taille, dont la plupart des représentants sont, en fait "sédentaires", et vivent dans les nombreux interstices résultant de l'intensité et de l'irrégularité des processus de concrétionnement. Les principaux composants de cette faune vagile ou sédentaire sont les suivants :

Echinodermes :

*Heterocentrotus mamillatus* (zones B, C, D,)

L'Holothurie  $H_{12}$  (zone D)

*Linckia laevigata* (zone D)

*Linckia multifora* (zone D)

Gastéropodes :

*Vasum turbinellus* (zones B, C, D)

*Lambis crocata* (zones C et D)

*Cassis rufa* (zones C et D)

<i>Turbo petholatus</i>	(zones C et D)
<i>Turbo marmoratus</i>	(zones C et D)
<i>Turbo argyrostomus</i>	(zones C et D)
<i>Cypraea caput-serpentis</i>	(zones C et D)

On notera enfin, la présence du Gastéropode *Ovula ovum* sur les Alcyonaires (*Sinularia*), dont il se nourrit préférentiellement (zone C) et du grand Pélécyopode *Tridacna crocea* (zone D).

#### E/ L'ensellement externe

L'ensellement externe est caractérisé par la diminution de l'activité concrétionnante des organismes constructeurs (Corallinacées encroûtantes tout particulièrement). Les organismes destructeurs, au contraire, ont une action prépondérante qui se traduit par la topographie en creux et irrégulière de cette zone. Du fait de sa morphologie (rétention d'une nappe d'eau aux grandes basses mers) et du fait du mode (moins battu que sur la plateforme des éperons), l'ensellement externe présente un peuplement complètement différent de celui des zones précédentes.

Les Scléactiniaires (*Acropora humilis*, *Pocillopora brevicornis setchelli*), Alcyonaires (*Lobophytum*, *Sinularia*) et Corallinacées encroûtantes de mode battu jouent dans cette partie du platier un rôle mineur, l'essentiel du peuplement se composant de divers Anthozoaires et d'Algues molles.

Scléactiniaires : la faune est relativement diversifiée, mais composée d'espèces peu caractéristiques (*Montipora verrucosa*, *M. informis*, *Acropora corymbosa*, *Pavona varians*, *Hydnophora microconos*, *Platygyra daedala*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *F. pentagona*, *Acanthastrea echinata*, *Cyphastrea microphthalma*, *Turbinaria sp.*, *Goniopora sp.*

Alcyonaires : ils sont peu nombreux et représentés essentiellement par *Alcyonium molle*, *A. simplex* ainsi que *Lemnalía flava*, *L. elegans*, *L. laevis*.

Algues : Le peuplement végétal fondamental de l'ensellement externe est constitué par des Rhodophycées (*Liagora* spp., *Amphiroa* spp., *Plocamium glomeratum*, *Eucheuma edule*, *E. cf. speciosum*, *Gigartina* spp., *Jania cf. rubens*, *Amansia glomerata*, *Laurencia* spp.) généralement de petite taille formant un "gazon" plus ou moins dense. Les Phéophycées (*Pocockiella variegata*, *Padina gymnospora*, *Turbinaria decurrens*, *Sargassum* sp.) montrent, en particulier les deux dernières espèces citées, un maximum estival de développement très net. Il en est de même pour les Chlorophycées, moins abondantes, mais cependant présentes partout, avec notamment *Halimeda cuneata*, *H. opuntia* et *Chlorodesmis cf. Hildebrandtii*. Localement, l'ensellement externe est envahi par *Ulva* sp. 2 dont la densité est responsable de la couleur verte dominant dans cette partie du platier. En plus des variations d'abondance saisonnières, les peuplements d'Ulves présentent d'importantes fluctuations d'une année à l'autre. Leur abondance relative est peut-être à relier au régime des fleuves, dont les eaux chargées de matières organiques baignent les édifices récifaux, en période de crues estivales.

Sur les deux rebords de l'ensellement, se localisent quelques échantillons disséminés du Spongiaire *Phyllospongia foliascens*. Cette espèce, occasionnellement accompagnée d'*Ulva* sp. 2 transgresse parfois l'arrière de la zone D (partie postérieure de la plateforme supérieure des éperons).

On doit signaler enfin, au niveau de l'ensellement externe de la partie médiane du Grand Récif (Ampasy foty), l'existence d'un "îlot" d'*Acropora* branchus (*A. arbuscula*, *A. pharonis*) vivants, d'une surface de 150 m<sup>2</sup> environ.

Nous verrons ultérieurement quelle est la signification de la présence de ces *Acropora* dans l'ensellement externe.

Dans ce même secteur, la Phanérogame *Thalassodendron ciliatum* a pu s'établir sur le platier externe, où elle forme une tache d'une centaine de mètres carrés, en dehors de toute zone de déversoir. Cette implantation est exceptionnelle à Tuléar, et il n'y a, bien sûr, rien de comparable avec les installations de Phanérogames observées sur les platiers externes des récifs du Nord Ouest de Madagascar et qui forment de véritables "herbiers externes" (BATTISTINI, 1960, PICHON, 1971).

#### F/ Le glacis récifal

Le glacis récifal est une dalle organogène en pente faible vers le large, construite par des Corallinacées encroûtantes et par un petit Gastéropode Vermetidae du genre *Dendropoma*. Son peuplement se caractérise par une extrême pauvreté en Scléactiniaires (seules quelques espèces encroûtantes ou massives y sont régulièrement présentes : *Favia pallida*, *F. stelligera*, *Montipora sp.*).

De même, les Alcyonaires sont représentés uniquement par des petites colonies, plus ou moins disséminées de *Tubipora musica* (qui n'existe pas dans les zones situées plus à l'extérieur).

Seules les Algues, et plus particulièrement les Rhodophycées sont importantes. En fait, le peuplement algal du glacis récifal, dans lequel domine *Jania cf. rubens*, est très comparable à celui de l'"algal turf" des plateformes infralittorales non récifales. En dehors des Rhodophycées (parmi lesquelles les *Eucheuma* ont disparu) on retrouve également les Chlorophycées *Chlorodesmis cf. Hildebrandtii* et localement, *Ulva sp. 2*, à laquelle se mélange, vers le haut de la zone, *Ulva sp. 1*.

Le Spongiaire *Phyllospongia foliascens*, déjà présent dans la zone précédente, se retrouve sur le glacis récifal où il est, en règle générale, disséminé. Cette espèce est surtout abondante dans les zones d'écoulement laminaire de l'eau sur le platier externe, mais toutefois, dans la partie haute du glacis, elle est relayée par une autre *Phyllospongia* : *P. papyracea*. Dans les zones E et F du platier externe, se retrouvent quelques unes des espèces de la faune vagile présentes dans la zone supérieure des éperons et, en particulier, les Echinodermes : *Linckia laevigata*, *L. multifora*,  $H_{12}$ , auxquelles on peut rajouter l'Astérie *Nardoia alveolata*.

#### G/ Les fissures de jaillissement et les trous souffleurs

Nous ne reviendrons pas ici sur l'origine des fissures de jaillissement et trous souffleurs du platier externe, origine étudiée à Tuléar par PICHON (1964) et par VASSEUR (1964). D'un point de vue bionomique, la périphérie des orifices du platier externe se caractérise par un peuplement particulier qui varie avec l'intensité des coups de pression provoquant le jaillissement vertical de l'eau :

1) Ouvertures étroites, jaillissements violents (cas des trous souffleurs typiques) : le peuplement se réduit à deux espèces : *Millepora platyphylla* sur le rebord du trou souffleur ; *Palythoa liscia* formant une auréole autour de l'orifice, dans la zone d'écoulement de l'eau projetée sur le platier.

2) Ouvertures de taille modérée (fissures, certains trous souffleurs) : si quelques *Millepora platyphylla* subsistent encore sur le rebord, *Palythoa liscia* par contre, a totalement disparu. L'essentiel du peuplement est constitué par les espèces d'*Acropora* très polymorphes de la périphérie externe des éperons (*Acropora decipiens*, *A. danai*, *A. rotumana*, etc, ...). Il s'agit, rappelons le, du stock d'espèces caractéristiques des "bordures de pente de mode battu".

3) Ouvertures importantes, pas de véritables jaillissements (fissures de grande taille, cheminées) : le peuplement de la périphérie des orifices de grande taille est tout à fait analogue à celui de la bordure de figures morphologiques telles que vasques résiduelles. L'analyse de ce peuplement sera faite sous le paragraphe J, ci-dessous.

#### H/ Les banquettes résiduelles

Les banquettes résiduelles sont des parties du platier externe surélevées de 1 à 2 dm au-dessus du niveau normal. Elles ont une forme très allongée perpendiculairement au front récifal (plusieurs mètres) et sont relativement étroites (0,5 à 1 m.). L'origine et la signification de ces banquettes seront expliquées ultérieurement. Elles sont constituées par les restes en place d'*Aeropora* branchus, dont les extrémités sommitales ont été arasées, puis cimentées par une Corallinacée encroûtante. Le peuplement est essentiellement algal et tout à fait comparable à celui du glacis récifal (Rhodophycées diverses, plus ou moins gazonnantes, parmi lesquelles domine nettement *Jania cf. rubens*).

Dans la partie la plus externe de ces banquettes (et bien qu'elles découvrent totalement aux basses mers de vives eaux) on retrouve les *Eucheuma* (*E. edule*, *E. cf. speciosum*) de l'ensellement externe.

#### I/ Les cônes d'épandage

Les cônes d'épandage sont des zones situées dans les rentrants de la levée détritique, entre deux dômes consécutifs, juste en avant des digues filtrantes. Ce sont des formations en léger relief, un peu bombées, constituées de blocs issus de la levée détritique et cimentés en dalle organogène. Ils ne se distinguent du glacis que par leur possibilité d'exondation (à peine plus importante) et par les modalités -très complexes dans le détail- de l'écoulement des eaux, en période de jusant principalement.

Leur peuplement est celui des parties les plus hautes du glacis récifal (couverture de Rhodophycées à dominance de *Jania*, aspects à *Tubipora musica* et à *Phyllospongia papyracea*). On note, de plus une grande abondance de la Polychète *Eurythoe complanata*.

Les cônes d'épandage sont un des éléments des couloirs de marée, et, d'un point de vue purement morphologique, se rattachent aux formations de la levée détritique. Leur peuplement cependant, les rapproche davantage du platier externe, bien qu'il renferme occasionnellement des espèces caractéristiques des déversoirs ou des seuils (proximité des digues filtrantes) telles que *Tripneustes gratilla* ou *Mytilus auriculatus*.

#### J/ -a) Tranchées et J/ -b) Vasques témoins

Tranchées et vasques témoins présentent des parois verticales d'une hauteur modeste, ne dépassant pas 3 m. Le peuplement de ces parois se divise en :

- un peuplement de rebord (rupture de pente entre platier et paroi) qui se compose essentiellement d'*Acropora pharaonis*, auquel s'ajoutent divers Seriatoporidae : *Pocillopora danae*, *P. verrucosa*, *Stylophora pistillata*, *Stylophora mordax* ;

- un peuplement des parois proprement dites, qui est analogue à celui de la partie haute de la paroi des éperons, dans l'horizon supérieur de la pente externe. Cependant, le mode (plus calme dans les tranchées et les vasques témoins que sur la pente externe) autorise la prolifération de certaines espèces de Scléactiniaires, telles que *Echinopora gemmacea* et surtout *Montipora foliosa*.



### K/ Rigoles de drainage périphérique des dômes

Du fait de la permanence de l'écoulement à marée basse de l'eau de ressuyage de la levée détritique, le fond des rigoles de drainage des dômes est laissé à nu, montrant la dalle organogène du glaciais, ou est recouvert d'Ulves (*Ulva sp. 1* et *Ulva sp. 2*).

### L/ Couloirs d'alimentation de la levée détritique

Les couloirs d'alimentation de la levée détritique, composés de blocs en transit (ou en dépôt momentané, entre deux phases de transport) sont en fait, à rattacher à la levée détritique elle-même, tant par leur morphologie que par leur peuplement. Nous ne les signalons qu'en raison de leur position topographique, qui les fait traverser le platier externe dans toute sa longueur.

## III - LA LEVEE DETRITIQUE

Deux grands types de levée détritique existent sur le Grand Récif de Tuléar : levée détritique en dômes et levée détritique en remparts. Lorsqu'existent deux remparts successifs, le plus interne est généralement constitué d'éléments de taille centimétrique, et la faune sessile est totalement absente.

a) L'un des intérêts bionomiques majeurs de la levée détritique est de présenter un peuplement référentiel à l'étage Médiolittoral -et c'est le seul endroit du récif où il en soit ainsi. Un peuplement à *Ralfsia sp.* et *Tetraclita serrata* (horizon inférieur de l'étage Médiolittoral) est en effet, observé sur les blocs les plus gros (donc relativement immobiles) déposés au sommet des dômes.

b) Dans les parties périphériques, plus basses et fréquemment envahies par *Ulva* sp. 1, le peuplement infralittoral sessile de la paroi des blocs est constitué d'espèces (déjà trouvées sur le glacis récifal) supportant ou exigeant une certaine circulation de l'eau, telles que *Tubipora musica*, *Phyllospongia papyracea*, *Palythoa capensis*. D'autres espèces, comme *Isaurus spongiosus* recherchent les zones de transit de particules sédimentaires relativement grossières. Ce type de peuplement de la périphérie des dômes est un appauvrissement, ou un aspect larvé, de ce qui est observé à la fois sur le glacis récifal, et dans les couloirs de marée séparant les dômes. Par ailleurs, la base des blocs (sur leurs faces exposées) ainsi que le substrat entre les blocs présentent un encroûtement de *Dermatolithon* sp., souvent associé à *Dendropoma* sp.2.

c) Les faces inférieures des blocs abritent un peuplement sessile infralittoral à affinités sciaphiles (PLANTE, 1964 ; VASSEUR 1964) composé essentiellement :

- de Foraminifères (*Homotrema rubrum*, *Carpenteria monticularis*),
- de Spongiaires (une vingtaine d'espèces, avec principalement *Tethya seychellensis*, *Iotrochota purpurea*, *I. baculifera*, *Myrmekidium granolata*, *Chondrilla nucula*, *Chondrosia debilis*),
- de Tuniciers (*Polyclinum macrophyllum*, *Eudistoma moebiusi*, *Leptoclinides tulearensis*, *Trididemnum roseum*).

Les Hydraires (*Dynamena crisioides*), Cirripèdes (*Tetraclita costata*), Polychètes (*Salmacina dysteri*) et Pélécy-podes (*Chama asperella*, *Arca imbricata*, *Arca afra*) entrent pour une part plus réduite dans la composition de ce peuplement sciaphile. Il en est de même des Sclé raci-niaires, représentés par *Tubastrea aurea* (rare), *Culicia cuticulata*, (peu abondant mais toujours présent) *Paracyathus* sp. et (?) *Phyllangia pallida*, toutes ces espèces étant, bien entendu ahermatypiques.

Il existe également au niveau de la levée détritique toute une faune vagile qui, à marée basse, se réfugie sous les blocs, ou dans les interstices entre les éléments détritiques de plus petite

taille. Cette faune vagile comprend principalement :

- des Gastéropodes : *Bursa granifera*, *Cerithium moniliferum*, *Leptothyra gastroi*, *Columbella azora*, *Engina mendicaria*, *Trochus carinifer*, *Clanculus pharaonius* ;
- des Ophiures : *Macrophiotrix longipeda*, *Ophiocoma scolopendrina*, *Ophiarthrum pictum*, *O. elegans*, *Ophiarachnella septemspinosa*, *O. gorgonia*, *Ophionereis parrecta* ;
- des Décapodes Brachyours : *Menoethius monoceros*, *Schizophrys aspera*, *Kraussia rugulosa*, *Zozymus aeneus*, *Acaea tormentosa*, *Lachnopus subacutus*, *Liocarpilodes armiger*, *Epixanthus frontalis*, *Eriphia sebana* ;
- des Stomatopodes : *Gonodactylus lanchesteri*, *G. smithi*.

#### d) Les couloirs de marées

Le fond des couloirs de marée est le siège de processus intenses de concrétionnement organogène, dans le détail desquels nous n'entrerons pas, et qui conduisent notamment à la formation des digues filtrantes. Du fait de la quasi permanence d'un écoulement d'eau, le fond des couloirs de marée échappe presque totalement à l'exondation.

En conséquence, les Scléractiniaires y sont relativement bien représentés. On observe surtout des colonies de petite taille, encroûtantes ou massives : *Psammocora haimiana*, *Turbinaria* sp., *Hydnophora microconos*, *Porites somaliensis*, *Montipora* cf. *informis*, *Platygyra daedala*, *Favites abdita*, *Goniastrea retiformis*, *Stylophora pistillata*, *Galaxea fascicularis*.

Les couloirs de marée se caractérisent également par la présence d'un stock d'espèces qui est, en fait, lié aux écoulements laminaires de l'eau à basse mer.

Ce stock comprend : *Tubipora musica*, *Phyllospongia papyracea*, *Tripneustes gratilla*, *Mytilus auriculatus*.

Des aspects de ce même type de peuplement, qui revêt dans les couloirs de marée sa meilleure expression, ont été notés sur le platier externe (partie supérieure du glacis et cônes d'épendage) et dans la levée détritique, à la partie périphérique des dômes.

Signalons enfin, que les Echinodermes *Cyclita schmidelliana* et *Echinometra mathaei* (ce dernier creusant des cupules dans le calcaire organogène) sont régulièrement présents dans la partie interne des couloirs de marée (digue filtrante, mares résiduelles).

Dans certaines zones du Grand Récif, *Ulva* sp. 1 envahit la presque totalité des substrats solides disponibles.

#### IV - LES FORMATIONS CONSTRUITES DU PLATIER INTERNE ET LA DEPRESSION MEDIANE

Les formations construites du platier interne, qui s'étendent sur environ la moitié de la largeur de celui-ci, résultent de l'activité concrétionnante des Scléroractiniaires. Il s'agit, en fait, de peuplements établis secondairement sur le substrat récifal préexistant, grâce à l'existence, à basse mer, d'une retenue d'eau épircifale, entre la levée détritique et l'accumulation sableuse.

D'un point de vue morphologique, les formations construites du platier interne peuvent être classées en quatre types : platier compact, platier à alignements coralliens et couloirs sableux, platier à éléments dispersés, platier à microatolls (CLAUSADE & al 1971).

Nous rajouterons un cinquième type morphologique, le platier en réseau, surtout développé dans le secteur Centre Sud (d'Antseteky à la crique Sud). Si les différences d'ordre morphologique sont très marquées sur le platier interne il n'en est pas de même des peuplements qui, pour l'ensemble des formations construites du platier interne, sont relativement homogènes (ceci est surtout valable pour le platier

compact, le platier en réseau, le platier à alignements).

Il n'existe pas de coupure faunistique ou floristique majeure entre ces diverses subdivisions, et l'on observe seulement une modification progressive des rapports de dominance entre espèces et qui traduit une variation continue de la composition du peuplement. Celle-ci est liée, en dernière analyse, au gradient sédimentologique (diminution de la taille moyenne des particules et augmentation de l'importance des dépôts sédimentaires) existant entre la levée détritique et l'accumulation sableuse.

Les formations construites du platier interne sont arasées à leur sommet, du fait de l'exondation à basse mer, et leur partie supérieure est très nécrosée, conférant à toute cette zone un aspect de pauvreté faunistique accusé. Il ne s'agit là que d'une apparence : les concrétionnements dus aux Scléactiniaires sont extrêmement anfractueux, laissant entre eux de nombreux interstices aux formes compliquées, dans lesquels les coraux sont très abondants. Le platier à alignements, en particulier, est l'un des biotopes dans lequel la diversité spécifique des Scléactiniaires est maximale (58 espèces de Scléactiniaires).

Les espèces dominantes forment localement des taches tendant au "peuplement pur" (ou monospécifique) soit par prolifération de colonies isolées, soit par formation de supercolonies. Ces peuplements purs se relaient d'un endroit à l'autre.

#### A/ Platier compact et platier en réseau

Dans le platier compact et le platier en réseau dominent les formes massives (*Porites somaliensis*, *P. solida*, *P. (Synaraea) iwayamaensis*, diverses espèces de *Favia* et de *Favites*), ainsi que *Echinopora gemmacea*, *Goniastrea retiformis*, *Platygyra daedala*, *Leptoria phrygia*, *Leptastrea purpurea*, *L. bottae*, *L. immersa*. Quelques Fungidae (*Fungia scutaria*, *F. fungites*, *F. repanda*) vivent

en général en dehors de tout contact avec le sédiment, dans les interstices laissés libres par le concrétionnement. Celui-ci est d'ailleurs très intense, et une Corallinacée encroûtante *Neogoniolithon* cf. *Fosliei* y contribue fortement.

Cette espèce, en effet, est à l'origine de dépôts ou d'encroûtements calcaires atteignant plusieurs dm d'épaisseur, d'autant plus abondants que l'on est plus proche de la levée détritique (*Neogoniolithon* cf. *Fosliei* existe jusqu'au niveau du platier à éléments dispersés).

### B/ Platier à alignements coralliens

Les formes de croissance se diversifient, par apparition de nombreuses espèces branchues, lamellaires, cespiteuses ou encroûtantes.

- Espèces branchues (rebord ou paroi des couloirs sableux) :  
*Acropora pharaonis*, *A. palifera*, *Porites nigrescens*, *P. andrewsi*,  
*Montipora edwardsi*,

- Espèces lamellaires : *Mycodium elephantotum*, *Echinophyllia aspera*, *Merulina ampliata*, *Echinopora gemmacea*, *E. lamellosa*,  
*Turbinaria* cf. *stephensoni*, *Pachyseris speciosa*,

- Espèces cespiteuses : *Lobophyllia corymbosa*, *Galaxea fascicularis*.

On retrouve de plus, dans le platier à alignements, toutes les espèces du platier compact, ainsi que des espèces à très large répartition, telles que *Stylophora pistillata* et *Pocillopora danae*.

Il n'existe pas de véritable relai d'espèces dominantes, dans cette zone du platier interne, lorsque l'on se déplace de l'extérieur vers l'intérieur. Ainsi que nous l'avons déjà indiqué plus haut, certaines espèces sont particulièrement développées en diverses zones, suivant une distribution en mosaïque qui est d'ailleurs peu apparente,

en raison de la grande diversité spécifique rencontrée. Les espèces dominant localement sont les suivantes : *Goniastrea retiformis*, *Galaxea fascicularis*, (surtout près du platier compact), *Acropora palifera*, *Pavona divaricata*, *P. danai*, *P. decussata*, *P. cactus*, *Porites nigrescens*, *Psammocora contigua*.

Dans les interstices des formations construites du platier compact, du platier en réseau ou du platier à alignements, existe une petite espèce, *Stylocoeniella guentheri*, encroûtant les bases mortes des colonies plus grandes. Bien qu'elle passe souvent inaperçue, *Stylocoeniella guentheri* n'est, en fait, pas rare dans ces types de formations.

#### C/ Platier à éléments dispersés

Le platier à éléments dispersés représente un aspect appauvri du peuplement de la zone précédente. Ceci est essentiellement dû au fait que les alignements coralliens perdent leur unité et se fragmentent en un certain nombre d'amas coralliens de plus en plus petits, et de plus en plus éloignés les uns des autres. Les Scléractiniens sont surtout des formes massives ou encroûtantes, vivant en petites colonies isolées sur le substrat ou recouvrant un bloc mort : divers *Favites* et *Favia*, *Porites somaliensis*, *Platygyra daedala*, *Goniastrea retiformis*, *G. pectinata*, *Acropora palifera*, *Turbinaria* sp., *Hydnophora microconos*, *Pavona decussata*.

#### D/ Platier à microatolls

Le passage au platier à microatolls, dont le peuplement est à nouveau un appauvrissement de la zone précédente, se fait également de façon graduelle. Outre les microatolls caractéristiques, on observe diverses espèces de Scléractiniens, normalement massives, et à l'occasion capables, elles aussi, de former des microatolls (au même

titre d'ailleurs, qu'une forme foliacée comme *Pavona decussata*, ou même *Millepora platyphylla* !). Mais le type le plus achevé de microatoll est surtout réalisé par les *Porites* (*P. somaliensis* à Tuléar). Nous ne reviendrons pas sur le mode de formation de ces microatolls, problème que nous avons déjà traité par ailleurs (PICHON 1964).

Il est à noter que, sur une période de quelques années, le platier à microatolls peut être localement transgressé par les dépôts sédimentaires de la partie la plus interne du platier. Réciproquement des périodes de démaigrissement de l'accumulation sableuse mettent à nu d'anciennes zones de platier à microatolls.

#### E/ La dépression médiane

La dépression médiane peut remplacer tout ou partie des formations construites du platier interne, notamment platier à microatolls et platier à éléments dispersés. Elle présente, d'un point de vue bionomique, de nettes affinités avec ce dernier. Les formations construites n'y sont pas arasées (du fait de la hauteur d'eau plus importante que sur le platier construit) et la faible importance des dépôts sédimentaires est un facteur favorable au développement des Scléractiniaires.

En conséquence, la dépression médiane présente un peuplement corallien plus riche que celui du platier à éléments dispersés (*Favia fava*, *Favites virens*, *Symphyllia recta*, *Lobophyllia costata*, *Acropora hyacinthus*, *Coscinarea monile*, *Pocillopora danae*, *P. elegans* *Stylophora pistillata* sont parmi les espèces les plus fréquentes). Là encore, il n'apparaît cependant pas possible de dégager un stock d'espèces caractéristiques de cette zone.

En conclusion, l'étude de la répartition des Scléractiniaires sur le platier interne montre :



1) que malgré des différences morphologiques évidentes, il ne se dégage pas de zonation définie, pour les divers éléments du platier à formations construites : la plupart des espèces sont largement réparties sur l'ensemble du platier interne ;

2) qu'il n'existe pas d'espèces de Scléactiniaires caractéristiques des peuplements des formations construites du platier interne ; toutes ces espèces, en effet, ont été retrouvées sur les pentes récifales (pente interne et pente externe, à partir de l'horizon moyen).

#### Faune et flore d'accompagnement

Si la diversité spécifique est importante pour les Scléactiniaires, au niveau des formations construites du platier interne, il en est de même en ce qui concerne la flore et la faune d'accompagnement. Le rôle des divers groupes faunistiques ou floristiques dans le peuplement peut être schématisé de la façon suivante :

##### - Algues Corallinacées

Nous avons déjà indiqué l'abondance et l'importance des concrétions de *Neogoniolithon cf. Fosliei*, dans le platier interne et le platier en réseau, au voisinage de la levée détritique. Cette espèce disparaît graduellement lorsque l'on se déplace vers l'accumulation sableuse, mais d'autres Corallinacées (à thalles libres celle-ci) prennent le relai : *Lithophyllum molluccense* et *Lithothamnium erubescens*. A l'inverse du *Neogoniolithon*, l'abondance de ces deux espèces croît, lorsque l'on passe du platier compact à l'accumulation sableuse. On les retrouve localement dans les herbiers épircifaux de Phanérogames marines (PICARD 1967) où elles sont parfois dénommées "faux maërl" (THOMASSIN, 1971).

- Autres Algues

Nous signalerons tout d'abord l'existence, dans les formations construites du platier interne, de *Peyssonnelia calcea*, d'ailleurs assez rare.

Les autres Rhodophycées sont représentées par des espèces de petite taille (*Liagora ceranoides*, *L. valida*, *Galaxaura dilatata*, *Gelidiopsis rigida*, *Plocamium glomeratum*, *Hypnea rosea*, *Gigartina crassa*, *Amansia glomerata*). Dans l'ensemble, les Rhodophycées sont loin d'avoir l'importance qui est la leur sur la pente externe ou le platier externe. Il en est de même dans une moindre mesure cependant, pour les Chlorophycées, qui comprennent surtout quelques rares Caulerpes (*Caulerpa racemosa*, *C. verticillata*, *C. sertularioides*), *Halimeda cuneata* en taches localement très denses et *Chamaedoris Delphinii*. Les Phéophycées, par contre, jouent un rôle majeur dans le peuplement des formations construites du platier interne, (sauf le platier compact) et dans la dépression médiane. En fait, ce sont surtout les *Turbinaria* (*T. condensata*, *T. ornata*) et les Sargasses (*Sargassum* sp., *S.cf. heterophyllum*) qui dominent ; elles sont accompagnées par *Padina gymnospora*, *Dictyota pardalis*, *Digenea simplex* et parfois *Colpomenia sinuosa* et *Hydroclathrus clathratus*. Ces espèces (les *Turbinaria* et les Sargasses en particulier) présentent un très net maximum estival de végétation.

- Spongiaires

A quelques exceptions près, dont la plus spectaculaire est sans doute *Spirastrella poterionides*, les Spongiaires du platier interne (formations construites et dépression médiane) sont représentés par des espèces vivant surtout dans les cavités des formations organogènes, espèces qui, par conséquent, doivent être considérées comme héli-sciaphiles. Il est donc logique de retrouver dans ce même biotope les espèces existant sous les blocs de la levée détritique (*Tethya seychellensis*, *Aaptos aaptos*, *Myrmekeioderma granulata*, *Iotrochota* spp).

Dans l'ensemble du platier interne, il s'y ajoute de nombreuses espèces et notamment : *Isops sollasi*, *Erylus ledenfeldi*, *Chondrillastrea australiensis*, *C. mixta*, *Chondrosia debilis*, *Spirastrella inconstans*, *S. cunctatrix*, *S. pachyspira*, *Cliona mucronata*, *Terpios granulatus*, *Acanthella carteri*, *Higginsia petrosioides*, *Mycale* spp, *Acanthostylorella cornuta*, *Acanthocora styliifera*, *Agelas marmarica*.

#### - Cnidaires

Les Hydrozoaires sont mal représentés dans le platier interne. Les espèces les plus remarquables sont d'une part, un Hydraire, *Aglao-phenia cupressina*, et d'autre part, un Hydrocoralliaire, *Millepora exaesa*, ce dernier formant parfois des "nodules" libres sur le sédiment.

Les Alcyonaires sont présents sur le platier interne, mais ne sont jamais abondants. En dehors de *Tubipora musica*, omniprésent, les espèces dominantes appartiennent aux genres *Lemnalina* (*Lemnalina humesi*) et *Paralemnalia* (*Paralemnalia digitiformis*, *P. flabellata*).

On retrouve également dans cette zone, des espèces plus largement répandues telles que *Lemnalina flava*, *L. laevis*, *Aleyonium Cladiella tulearensis*, *Scleranthelia musiva*, *Parerythropodium fulvum*.

Zoanthaires : si *Isaurus spongiosus* est surtout abondant au voisinage de la levée des blocs et transgresse peu sur les formations construites du platier interne, deux espèces, par contre, *Zoanthus sansibaricus* et *Palythoa multisulcata* sont communes dans le platier compact, le platier en réseau, et dans une moindre mesure, dans le platier à alignements.

#### - Echinodermes

Le rôle des Echinodermes dans les peuplements du platier récifal interne est sensiblement plus important qu'il ne l'est sur la pente externe ou le platier externe, mais il demeure relativement

secondaire en dépit d'une augmentation du nombre des espèces, et l'existence d'"aspects de foule". Un certain nombre de ces Echinodermes d'ailleurs, sont des constituants de l'épibiose des sédiments coralliens et ne sont nullement inféodés aux peuplements à dominance d'Anthozoaires. C'est notamment le cas pour les Holothuries (*Microthele nobilis*, *Stichopus chloronotus*, *S. variegatus*, *Synapta maculata*) et pour l'Echinide *Diadema setosa* dont les individus s'assemblent en de véritables aggrégats. Toujours chez les Echinides, certaines espèces (*Tripneustes gratilla*, *Stomopneustes variolaris*) paraissent relativement indifférents à la nature du substrat, alors que d'autres au contraire (*Plococidaris verticillata*, *Prionocidaris pistillaris*, *P. baculosa*, *Echinometra mathaei*) sont liés aux substrats solides. *Echinometra mathaei*, en particulier, est spécialement abondant dans les concrétionnements organogènes du platier compact et du platier en réseau, où il peut forer des cupules. Les Astéries, enfin, sont représentées essentiellement par : *Culcita schmidelliana*, *C. coriacea* et occasionnellement par : *Acanthaster planci*, *Linckia laevigata*, *Protoreaster nodosus*.

Pour les Mollusques, nous indiquerons seulement la présence, limitée au platier à formations construites, d'un Gastéropode Vermetidae : *Serpulorbis* sp.

## V - L'ACCUMULATION SABLEUSE ET LES HERBIERS DE PHANEROGAMES

L'accumulation sableuse s'étend sur la moitié postérieure du platier interne. Elle est fréquemment colonisée par des herbiers de Phanérogames marines. L'essentiel des herbiers est formé par une pelouse mixte constituée par :

*Thalassia hemprichii*  
*Cymodocea rotundata*  
*Cymodocea serrulata*

*Halolude uninervis*  
*Syringodium isoetifolium*

Cette pelouse assèche complètement aux basses mers de vives eaux, sauf dans quelques zones déprimées ou dans des cuvettes. Ces herbiers qui n'émergent pas sont constitués par un peuplement pur, soit de *Thalassia hemprichii* lorsque le sédiment est relativement fin, soit de *Thalassodendron ciliatum* (espèce "pionnière", comme nous le verrons) lorsque le substrat est grossier. Dans les parties les plus hautes de l'herbier, qui se présentent sous la forme de vastes bombements, la pelouse mixte est remplacée par une végétation clairsemée d'*Halodule wrightii*. Enfin, *Halophila stipulacea* s'installe préférentiellement sur les sédiments encore mal stabilisés.

La continuité de la couverture phanérogamique peut être interrompue par la présence d'un certain nombre d'accidents :

- Accidents en creux : cuvettes, mares, chenaux de l'herbier,
- Accidents en relief : bancs de sable (correspondant à des butes d'hypersédimentation), banquettes de rétention.

L'absence des Phanérogames dans les accidents en creux est due au facteur rhéologie, soit directement, soit indirectement (érosion du substrat). Par contre, la disparition des Phanérogames (y compris celle de *Halodule wrightii*) sur les accidents en relief, est une conséquence des hauts niveaux atteints de ces zones. Le sédiment peut alors soit rester à nu, soit être fixé en "banquettes de rétention" par des Cyanophycées (*Lyngbya cf. majuscula*) lorsqu'il est vaseux, ou par des Phyllochaetopterinae (*Mesochaetopterus minutus*) lorsqu'il est sableux.

Dans la partie la plus interne des herbiers, sur le rebord de la pente interne (limite entre platier récifal et pente du lagon), la pelouse mixte est remplacée par deux ceintures monospécifiques : ceinture à *Syringodium isoetifolium*, sur le haut de la pente, et ceinture à *Thalassodendron ciliatum*, au niveau des basses mers de grandes vives eaux.

Les peuplements de Scléractiniaux sont évidemment très réduits dans les herbiers épirécifaux.

Ils apparaissent suivant quatre modalités :

1) Espèces fixées sur les tiges de *Thalassodendron ciliatum* : il s'agit exclusivement de *Stylophora pistillata* et de *Pocillopora danae*.

2) Espèces à colonies de petite taille et en état de vitalité plus ou moins réduite, clairsemées dans l'herbier. On peut citer principalement : *Porites somaliensis*, *Cyphastrea microphthalma*, *C. chalcidicum*, *Turbinaria* sp., *Psammocora contigua*, *Platygyra daedala*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora danae*, *Favia favius*.

3) Peuplements des cuvettes ou mares à fond sableux (accidents en creux) : la faune de Scléractiniaux est tout à fait analogue à celle qui a été analysée à propos du platier à éléments dispersés et de la dépression médiane, avec un léger appauvrissement quantitatif.

4) Peuplements à base de Scléractiniaux libres. Il s'agit essentiellement de faciès à *Diaseris distorta* (jusqu' à 1 500 par mètre carré), à *Cycloseris cyclolites*, à *Goniopora stokesi* et à *Siderastrea radians*. Ces peuplements sont localisés :

- aux parties les plus basses de l'herbier (et où, en conséquence, la pelouse mixte est remplacée par *Syringodium isoetifolium* et *Thalassodendron ciliatum*) ;

- aux ceintures formées par ces deux mêmes espèces sur le haut de la pente du lagon.

Nous aurons l'occasion de revenir sur ces peuplements particuliers dans le chapitre consacré aux Scléractiniaux libres.

En dehors des Scléractiniaires, la faune observée à la surface de l'accumulation sableuse se compose :

- d'espèces de substrat solide, fixées sur les blocs épars ou même sur les tiges de *Thalassodendron ciliatum*. En conséquence, elles sont localisées préférentiellement dans les cuvettes et les mares;
- d'espèces de substrat meuble (épibiose du sédiment, formes pivotantes)

Les espèces de substrat solide présentes dans les mares ou les cuvettes ne caractérisent en rien la zone de l'accumulation sableuse et des herbiers.

Celles-ci en effet, ne constituent qu'un aspect, appauvri qualitativement et quantitativement, de la faune des formations construites du platier interne. Il en est ainsi des Spongiaires (avec *Myrmekioderma granulata*, *Terpios granulatus*, *Acanthella carteri*, *Iotrochota baculifera*, *I. purpurea*), des Actiniaires (*Radianthus ritteri*), des Alcyonaires (*Lemmalia humesi*, *Paralemmalia digitiformis*) et des Algues (*Lithophyllum molluccense*, *Turbinaria condensata*). Seules exceptions à cette règle, *Clathria typica* qui n'a, jusqu'à présent, été récoltée que dans les herbiers (VACELET & VASSEUR, 1971) et un Gasteropode Vermetidae.

L'épifaune de substrat meuble est, par contre, davantage inféodée à l'accumulation sédimentaire que la faune de substrat solide. C'est le cas de certains Spongiaires (partiellement enfouis dans le sédiment) : *Gellius cymiformis*, *Toxadocia violacea*, *Dysidea* sp., *Amorphinopsis* sp., *Haliclona* sp., *Ophlitaspongia* sp., *Suberites* sp.. Il en est de même de beaucoup d'Echinodermes, dont les principaux sont les suivants :

- les Holothuries *Halodeima atra*, *H. edulis*, *H. parva*, *Holothuria scabra*, *H. leucospilota*, *Bohadschia drachi*, *B. tenuissima*, *Actinopygia mauritiana* ;

- les Echinides *Astropyga radiata*, *Echinothrix calamaris*, *Salmacis bicolor*, *Toxopneustes pileolus* ;

- les Astéries *Pentaceros renhardti*, *Pentaceraster mamillatus*, *Protoreaster lincki*, *Culcita schmidelliana*, *C. coriacea*.

A ce stock d'Echinodermes, qui paraît caractériser les herbiers, s'ajoutent quelques espèces existant déjà sur le platier à formations construites : *Tripneustes gratilla*, *Synapta maculata*, *Protoreaster nodosus*, notamment.

Les Mollusques sont représentés dans le peuplement d'épibiose du sédiment par des Gastéropodes de grande taille (*Fasciolaria trapezium* et diverses espèces de *Conus*).

Les espèces pivotantes, en général de grande taille, sont peu nombreuses : nous signalerons essentiellement des Pélécy-podes *Atrina vexillum*, *Pinna muricata*, *P. bicolor* et deux Actinies, localement abondantes, lorsque la couverture phanérogamique tend à être clairsemée : *Cryptodendron adhesivum* et *Actinodendron cf. plumosum*.

Nous ne détaillerons pas l'étude des divers compartiments faunistiques liés à l'existence des Phanérogames elles-mêmes. Signalons simplement, parmi les espèces sessiles, la présence d'Hydrides (GRAVIER, 1970) de Spongiaires (*Mycale sulevoidea*) et d'Ascidies (*Polyslinum constellatum*, *Didemnum ternatum*, *D. viride*, *Lissoclinum fragile*).



## VI - LA PENTE INTERNE

Avant d'aborder l'analyse des peuplements de la pente interne, il n'est pas inutile de rappeler qu'à son niveau interviennent des changements importants quant aux facteurs du milieu :

- modifications du régime rhéologique : les courants, en effet, dans l'ensemble du lagon ou chenal post-récifal sont longitudinaux (il s'agit essentiellement de courants de marée) ;

- modifications du régime sédimentologique : le matériel déposé au niveau de la pente interne présente une triple origine : épirécifale (sables coralliens grossiers), autochtone (sédiments organogènes), terrigène ; du fait des modes très calmes, d'une part, et du régime courantologique, d'autre part, les dépôts terrigènes fins sont importants sur la pente du lagon.

Les peuplements benthiques de la pente interne sont référables à deux grands types également représentés le long du Grand Récif : herbiers de Phanérogames et peuplements à base de Scléractiniales.

### A/ Herbiers de Phanérogames

Nous avons indiqué précédemment, dans les horizons supérieurs de la pente interne (partie découvrant aux basses mers de grandes vives eaux) l'existence de deux ceintures superposées de Phanérogames : ceinture de *Syringodium isoetifolium* et ceinture de *Thalassodendron ciliatum*. Immédiatement sous cette dernière, une couverture phanérogamique à dominance de *Cymodocea serrulata*, s'étend sur la plus grande partie de la pente interne. On retrouve aussi, dans ces herbiers de pente, *Syringodium isoetifolium*, *Halodule uninervis*, et moins fréquemment, *Thalassia hemprichi* et *Cymodocea rotundata*.

Par leur composition, ces derniers rappellent donc, tout à fait la pelouse mixte du platier récifal. En certains secteurs, des taches de peuplement pur de *Thalassodendron ciliatum* sont enclavées dans cet herbier.

Au-dessous de 5 m., l'espèce dominante, *Cymodocea serrulata*, est progressivement remplacée par *Halophila stipulacea*, les autres espèces disparaissant totalement. Vers le bas de la pente, *Halophila stipulacea* subsiste seule, en peuplement d'abord dense puis plus clairsemé. C'est à ce niveau qu'apparaissent des petites taches d'*Halophila ovalis* (que l'on retrouve sur le fond du lagon), cette dernière constituant par ailleurs la bordure inférieure des herbiers de pente.

#### B/ Peuplements à base de Scléroractiniaires

Les peuplements à base de Scléroractiniaires de la pente interne sont particulièrement riches en espèces. Considérée dans son ensemble, la pente interne est le biotope qui présente la plus grande diversité spécifique. De plus, le taux de couverture du substrat est toujours très important, et il atteint même 100 % en de nombreuses occasions. Cette diversité spécifique, jointe à la faible extension verticale de la pente interne (moins de 10 mètres) rend la zonation des peuplements particulièrement confuse. Par ailleurs, immédiatement en avant de la pente interne proprement dite, existent de gros blocs ou massifs coralliens dont la présence n'est pas indépendante de celle-ci. Leur peuplement présente des affinités à la fois avec ceux de la pente interne et avec ceux des formations coralliennes de lagons (pinacles, knolls et pâtés coralliens).

Trois composantes apparaissent dans ce peuplement :

1) Espèces localisées en haut de la pente interne, plus précisément au niveau de la rupture de la pente entre platier et pente interne.

Il s'agit d'un petit stock d'espèces dans lequel domine *Acropora pharaonis*, accompagné de divers Seriatoporidae (*Pocillopora damicornis*, *P. verrucosa*, *Stylophora pistillata*, *Seriatopora hystrix*).

2) Espèces restreintes à l'horizon inférieur de la pente interne. La plupart de celles-ci ont des colonies de forme massive : *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Diploastrea heliopora*, *Lobophyllia corymbosa*, *L. hemprichii*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichetns-teini*, *Horastrea indica*, *Siderastrea radians*, *Agariciella ponderosa*, *Galaxea clavus*.

3) Espèces existant sur toute la hauteur de la pente. Ce sont les plus nombreuses, mais elles n'apparaissent jamais en peuplements de très forte densité ou en peuplements profonds (*Echinopora gemmacea*, *Hydnophora microconos*, *Merulina ampliata*, *Pavona danai*, *P. frondifera*, *P. cactus*, *Goniastrea pectinata*, *Pachyseris speciosa*, *Acanthastrea echinata*, *Cyphastrea chalcidicum*, *Leptastrea purpurea*, *Coscinarea monile*, *Turbinaria crater*, *T. mesenterina*, *T. peltata*, *Galaxea fascicularis*). Localement certaines des espèces largement réparties sur la pente interne deviennent dominantes, dans l'horizon moyen, d'où l'existence "d'aspects" particuliers du peuplement :

- Aspects à grands massifs de *Porites* (*P. somaliensis*, *P. solida*) ;
- Aspects à *Montipora foliosa* (formant de très grandes colonies lamellaires ou en consoles emboîtées) ;
- Aspects à *Acropora hyacinthus*. Cette espèce peut être d'ailleurs accompagnée par *A. reticulata* et *A. palifera* ;
- Aspects à Fungiidae (*Fungia fungites*, *F. repanda*, *Herpolitha limax*), et dans les zones où les dépôts vaseux sont plus importants *Fungia danai* et *Halomitra philippinensis*.

### Flore et faune d'accompagnement

La flore d'accompagnement est relativement réduite et, à part quelques blocs sur lesquels est fixée la Phéophycée *Turbinaria condensata*, vers le haut de la pente, on ne peut guère observer que quelques Chlorophycées (diverses *Caulerpa* et *Halimeda*).

A l'exception des Alcyonaires, la faune d'Invertébrés, est également assez pauvre, si on la compare à celle des biotopes voisins. Sans doute, cette situation est-elle une conséquence de modes calmes et de l'importance de la sédimentation de particules fines, rencontrés sur la pente interne. Si l'on excepte les espèces montrant des affinités sciaphiles indiscutables, les Spongiaires ne sont représentés que par *Phyllospongia madagascariensis*, *P. dendyi*, *Hemiasterella complicata*, *Ircina ramosa*. Les Hydraires sont également peu nombreux, et ce sont surtout les espèces de grande taille qui sont les plus fréquentes : *Solanderia sp.*, *Solanderia crosslandi*, *Aglaophenia cupressina*. On doit également noter la présence de deux Hydrocoralliaires : *Millepora tenera*, *M. intricata*. Ces Hydrocoralliaires, sont localement abondants et, au même titre que les Scléractiniaires *Montipora foliosa* et *Acropora hyacinthus*, entraînent l'existence d'aspects particuliers du peuplement, du haut en bas de la pente interne.

Si la faune d'Alcyonaires est plus diversifiée, elle présente peu d'originalité. Elle est, en effet, très semblable à celle du platier interne. On doit toutefois signaler l'existence de quelques espèces également présentes sur la pente externe (*Sarcophyton glaucum*, *S. crassocaulis*) ou le platier externe (*Lobophytum depressum*). La physionomie particulière des peuplements d'Alcyonaires de la pente interne est essentiellement due à la présence de *Coelogorgia palmosa*.

Pour les Antipathaires, *Cirripathes anguina* est la seule espèce présente sur la pente interne, parfois avec une certaine abondance. Les Echinodermes sont représentés par des Holothuries vivant sur le sédiment (*Theleota ananas*, *Microthela nobilis*, *Bohadschia drachi*), des Astéries (*Linckia laevigata*, *Choriaster granulatus*) et des Echinides, soit foreurs (*Echinostrephus molare*) soit logés dans les anfractuosités du concrétionnement organogène (*Phyllacanthus imperialis*, *Prionocidaris pistillaris*).

## VII- LES FORMATIONS CONSTRUITES DE LAGON

Les peuplements à dominance d'Anthozoaires du lagon appartiennent à divers types morphologiques ou physiographiques :

- |  |             |
|--|-------------|
| - Massifs et pâtés coralliens,<br>pinacles et knolls         |             |
| - Récifs internes  | Formations  |
| - Bancs récifaux   | construites |
| - Peuplements de Scléracti-<br>niaires sur substrats meubles |             |

Nous envisagerons uniquement ici, le premier de ces types de peuplement, les trois autres étant traités par ailleurs.

Les massifs coralliens, qu'ils soient situés dans le lagon proprement dit, ou qu'ils soient localisés en bas de la pente interne, sont constitués fondamentalement par une colonie de très grande taille : *Diploastrea heliopora*, *Porites somaliensis*, *P. lutea*, *P. solida*, le plus souvent. D'autres espèces peuvent également donner naissance à des massifs coralliens ; c'est le cas, par exemple, de *Favia stelligera*, *Pavona clavus*, *Siderastrea radians*.

Ces grandes colonies, isolées, servent elles-mêmes de support à une seconde génération de Scléreactiniales, constituée elle aussi de formes essentiellement massives (*Oulophyllia*, *Platygyra*, *Goniatrea*, *Lobophyllia*). Les espèces foliacées ou encroûtantes (*Pavona*, *Echinopora*, *Hydnophora*, *Merulina*, *Montipora*) apparaissent ensuite et enfin, s'installent les formes digitées ou branchues (Acroporidae, Seriatoporidae).

Cette séquence dans le développement des pôtés ou pinacles se reflète également dans leur zonation verticale que l'on peut schématiser de la façon suivante :

#### A - Horizon inférieur

Dans la partie inférieure des formations coralliennes de lagon apparaissent essentiellement :

- les constructeurs fondamentaux (formes massives de grande taille : *Diploastrea*, *Porites*),
- les espèces massives de seconde génération,
- quelques formes encroûtantes ou lamellaires (*Pachyseris speciosa*, *Mycedium elephantotum*).

Il existe dans cet horizon inférieur de nombreux surplombs dont quelques uns sont importants et dans lesquels on retrouve une faune à affinités sciaphiles (*Tubastrea aurea*, *Tyrosocyphus fruticosus*).

#### B - Horizon moyen

L'horizon moyen est surtout caractérisé par la dominance :

- des espèces massives de seconde génération,
- des espèces encroûtantes ou lamellaires.

#### C - Horizon supérieur

L'horizon supérieur (qui comprend la partie supérieure des

parois et le sommet, plus ou moins plat des massifs et des pinacles) est celui qui présente le peuplement le plus diversifié. On y remarque, en effet, pour les Scléroractiniaires :

- les espèces massives de la seconde génération,
- des espèces encroûtantes ou lamellaires,
- des espèces branchues ou digitées (*Acropora pharaonis*,

*A. hyacinthus*, divers Seriatoporidae).

Par ailleurs, il existe, dans cet horizon supérieur une faune d'accompagnement, caractérisée par des Hydraires (*Aglaophenia cupressina*), des Hydrocoralliaires (*Millepora tenera*), des Alcyonaires (*Coelogorgia palmosa*). Enfin, certaines Algues (Corallinacées encroûtantes) notamment sont fréquemment présentes au sommet des formations coralliennes de lagon.

Pour conclure, on notera la similitude, surtout remarquable pour les horizons inférieurs, qui existe entre les peuplements de la pente interne récifale et ceux des formations coralliennes de lagon (massifs coralliens, mais surtout pâtés coralliens et pinacles) ; la différence principale réside dans l'absence de dépôt sédimentaire sur les parois, en général trop verticales, des pinacles et pâtés coralliens, entraînant, notamment l'absence d'espèces de Fungiidae. Par contre, les sédiments issus des formations coralliennes de lagon s'accumulent à leur pied où ils forment une auréole, et, éventuellement, un talus biodétritique sur lequel s'installe parfois la Phanérogame *Thalassodendron ciliatum*.

## VIII - LES PRINCIPALES VARIATIONS LATÉRALES

Nous traiterons dans ce paragraphe des structures bionomiques fondamentales des secteurs Centre-Sud, corne Nord et corne Sud, la coupe analysée dans les pages qui précèdent servant de base de référence. Nous incluons l'îlot de Nosy Tafara, qui est l'élément le plus méridional de l'arc récifal externe, dans la description du secteur

corne Sud. Les aspects particuliers des peuplements liés à la présence de la Grande Vasque ont été étudiés dans une publication précédente (PICHON, 1964) et ne sont pas abordés à nouveau dans le cadre du présent travail.

#### A/ Le Secteur Centre Sud (d'Antseteky à la Crique Sud)

Le Secteur centre Sud présente fondamentalement la même structure bionomique que le secteur centre Nord. C'est la partie du récif qui est la plus large (3 000 m. pour le platier) et qui offre la plus grande complexité. Tous les biotopes y sont représentés, et la plupart des biotopes *épirécifaux* atteignent leur maximum de développement.

##### 1 - La pente externe

Les considérations relatives à la pente externe s'appliquent non seulement au secteur centre Sud (d'Antseteky à la Crique Sud), mais aussi au secteur corne Sud, y compris Nosy Tafara.

La particularité essentielle de la pente externe, dans la moitié Sud du Grand Récif, réside dans l'existence au niveau de la zone éperons-sillons, de grandes cuvettes sédimentaires (50 à 250 m. de largeur) à partir de profondeurs variables, mais rarement inférieures à 10 m.

Ces grandes cuvettes sédimentaires modifient donc, complètement la morphologie de la zone éperons-sillons. Cependant, même en dehors de l'influence des cuvettes, cette zone n'a pas la structure régulière qui lui était propre, dans la moitié Nord du Grand Récif : les éperons ne sont bien constitués que dans la partie supérieure de la zone éperons-sillons (jusque vers 10 à 12 m.) ; au-delà de cette profondeur, ils perdent leur individualité et se résolvent en massifs coralliens, d'abord grossièrement alignés, puis lorsque la profondeur augmente, plus ou moins régulièrement dispersés. Dans les niveaux les plus bas de la zone éperons-sillons, ces massifs coralliens qui, jusqu'alors, étaient isodimensionnels, ont tendance à s'aplatir, phé-



mène déjà noté sur la dalle corallienne dans la moitié Nord du Grand Récif. En l'absence de toute influence perturbatrice due aux cuvettes sédimentaires dont nous venons d'indiquer l'existence, on aboutit donc, en-dessous de 10 m. à une structure dont la morphologie est celle d'une dalle corallienne irrégulière. Celle-ci est parsemée de dépôts sableux en taches ou en traînées (perpendiculaires au front récifal), traduisant une affinité avec la couverture sédimentaire tapissant le fond des véritables sillons. L'élément marquant du peuplement est constitué par des colonies de Scléactiniaires et des massifs coralliens d'autant moins nombreux qu'ils sont de plus grande taille. Cet aspect très particulier de la pente externe, dans la moitié sud du Grand Récif ne peut mieux être caractérisé que par l'expression "jardins de coraux" utilisée par BATTISTINI (1964,p456...) à propos de Nossi Vé, bien que les espèces branchues soient ici minoritaires.

Le peuplement de la zone éperons-sillons présente peu de différences avec celui de la partie nord du Grand Récif, et ces différences, dans la mesure où elles sont significatives, n'ont qu'une valeur locale.

La flore algale du "jardin de coraux" est elle-même très semblable à celle des horizons moyen et inférieur de la zone éperons-sillons dans la partie nord du Grand Récif. On y observe des peuplements d'*Halimeda* (*H. macroloba*, *H. micronescia*), accompagnés de diverses espèces, en général peu abondantes (*Caulerpa plumaris*, *Asparagopsis taxiformis*, *Liagora* sp., *Plocamium cornutum*, *Eucheuma* sp.). On retrouve de plus, dans cette zone, des espèces qui, dans le nord du Grand Récif, ne paraissent exister que sur la dalle corallienne (*Phaeo-locarpus tristichus*, *Coelarthrum Borgeseni*, *Botryocladia madagascariensis*).

Le peuplement d'Alcyonaires ne présente, lui aussi, que des différences mineures avec celui de la moitié septentrionale du Grand Récif. Quelques espèces qui n'ont pas été recensées dans la partie nord du Grand Récif, sont cependant localement abondantes.

C'est le cas de *Litophytum arboreum* à Nosy Tafara en particulier, et, dans une moindre mesure, d'*Alcyonium legitimum*, *Sinularia triaena*, *Stereonephthya acaulis*, *S. kukenthali* pour le Grand Récif (moitié Sud).

La partie inférieure de la zone éperons-sillons est caractérisée par l'existence d'une accumulation sédimentaire (à la profondeur de 19 m.) qui réalise la transition entre zone éperons-sillons et dalle corallienne. Cette accumulation sableuse présente un remarquable peuplement d'épibiose à *Sporolithon cf. sibogae* (thalles libres branchus) et *Leptoseris papyracea* (libre également).

La dalle corallienne possède un peuplement à dominance d'Algues, Spongiaires, Gorgonaires, Hydriaires, Antipathaires, analogue à celui qui a été analysé précédemment (moitié nord du Grand Récif). Les cuvettes sédimentaires y paraissent cependant plus importantes, et par voie de conséquence, les fonds à rhodolithes de *Sporolithon cf. sibogae* y sont plus répandus. Il en est de même des aspects à *Spathoglossum asperum*, cette Phéophycée se fixant souvent sur les petits substrats solides qui abondent à la surface du sédiment des cuvettes.

## 2 - Le platier externe

Le platier externe est, en règle générale, relativement étroit, sauf au voisinage de la Crique Sud (à partir de 500 m. au nord de celle-ci), l'ensellement externe étant lui-même mal individualisé. Les banquettes résiduelles et les couloirs d'alimentation sont bien développés.

a) Plateforme supérieure des éperons

La périphérie de la partie externe des éperons présente un très riche peuplement de *Millepora platyphylla*, formant parfois une ceinture monospécifique. L'abondance de cet Hydrocoralliaire traduit l'existence d'un mode particulièrement battu (le front récifal est, du fait de sa direction, particulièrement exposé aux grosses houles du Sud Ouest). Malgré ces conditions extrêmes de mode, les Scléactiniaires dominent nettement sur les Corallinacées encroûtantes, même dans la partie externe de la plateforme supérieure des éperons, où le peuplement à *Acropora humilis*, *Pocillopora brevicornis*, *Goniastrea retiformis* est particulièrement florissant.

La plateforme supérieure des éperons est également caractérisée par l'importance prise par les Alcyonaires (*Sinularia* spp., *Lobophytum* spp.) et par la présence de larges plaques d'un Zoanthaire qui est restreint à ce secteur, *Zoanthus pacificus*.

b) Ensellement externe et glacis récifal

Le peuplement de l'ensellement externe et du glacis récifal du secteur Centre-Sud ne présente pas de caractéristiques propres. La flore algale est très développée, avec localement une abondance particulière de *Chlorodesmis* cf. *Hildebrandtii* et *Eucheuma* spp.

3 - La levée détritique

Dans l'ensemble du secteur Centre-Sud, la levée détritique est bien développée. Si, dans la plupart des cas, elle présente une morphologie en dômes, séparés par des digues filtrantes relativement hautes, on observe aussi localement des levées à front régularisé (dérivant du type "en dômes" par coalescence de leurs parties antérieures), des levées à couloirs d'alimentation, des levées tendant vers le type rempart, et enfin, des levées qui ne sont que de simples champs d'épandage de blocs, sans structure organisée.

Dans tous les cas, le peuplement de la levée détritique, quel que soit son type morphologique est tout-à-fait analogue à celui qui a été analysé pour le secteur Nord, aussi n'insisterons-nous pas davantage sur ce point.

#### 4 - Formations construites du platier interne

La particularité essentielle de la zone des formations construites du platier interne réside dans l'existence de *deux* dépressions médianes. La dépression médiane principale, qui peut atteindre 1,5 m. de profondeur est située entre le platier à alignements (éventuellement le platier à éléments dispersés) et l'accumulation sableuse. La dépression médiane secondaire, moins large et moins profonde que la précédente, se localise entre l'arrière de la levée détritique et le platier compact ou le platier en réseau.

D'un point de vue bionomique, la dépression secondaire qui constitue un élément nouveau dans la zonation du platier, se caractérise par un important développement de concrétionnements de *Neogoniolithon cf. Fosliei*. Cette même espèce, d'ailleurs, déborde dans le platier en réseau et le platier à alignements où elle cimente les formations construites par les Scléroractiniaires, lesquelles deviennent solides et compactes, du fait de la disparition des cavités et interstices.

Le platier à éléments dispersés, lorsqu'il existe, présente un aspect à *Acropora palifera*, et la bordure interne de la dépression médiane principale (au voisinage de l'accumulation sableuse) renferme de nombreuses colonies de *Pocillopora danae*, libres sur le sédiment.

#### 5 - L'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames

L'accumulation sableuse du platier interne présente, dans le secteur Centre-Sud, un développement considérable, tant sous son aspect "herbiers de Phanérogames" que sous son aspect "bancs de sable", l'ensemble s'étalant sur une largeur de plus de 2 000 m.

En fait, les bancs de sable dépourvus de végétation sont localisés au milieu de l'accumulation sédimentaire et sont entourés de toutes parts par les herbiers. Le long d'une coupe transversale, on observe donc, la succession : herbiers antérieurs, bancs de sable, herbiers postérieurs.

a) Les herbiers antérieurs

Les premières implantations de Phanérogames, en bordure de la dépression médiane principale ou du platier à éléments clairsemés, sont celles de *Thalassodendron ciliatum* (qui, parfois, apparaît même en larges taches isolées au sein du platier à éléments clairsemés). La pelouse mixte (*Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Syringodium isoetifolium*, *Halodule uninervis*), assez peu dense, s'installe ensuite.

Au voisinage des bancs de sable, la topographie du substrat devient très irrégulière et on observe :

- des champs de tumuli et d'entonnoirs (en bordure immédiate des bancs de sable),
- des dépressions "en entonnoirs" larges de quelques dizaines de mètres et profondes de 1 m. à 1,2 m.,
- de nombreuses mares, en général, de faibles dimensions,
- des cuvettes d'érosion.

Toutes ces figures d'érosion dans lesquelles de l'eau subsiste à basse mer, sont couvertes par une végétation de *Thalassodendron ciliatum* ou, lorsque le substrat est plus vaseux, de *Thalassia hemprichii*. Des microatolls, en général bien constitués (*Porites* principalement), sont nombreux dans les mares et les dépressions en entonnoirs, de même d'ailleurs que des Scléractiniaux du genre *Turbinaria*, encroûtant les blocs morts. Pour la faune de sédiment, seule l'abondance du Spongiaire *Gellius cymiformis* est à noter.

b) Les bancs de sable

Les bancs de sable de Mitsatobé, dans la partie centrale de l'accumulation sableuse représentent l'une des zones les plus élevées du Grand Récif.

Ces bancs de sable sont constitués par une série de trois buttes sédimentaires alignées suivant une direction Nord-Sud, dont la position et la forme paraissent stables dans le temps.

Les trois bancs de sable de Mitsatobé sont étirés dans le sens Est-Ouest. Juste avant le début des herbiers de *Thalassia hemprichii* (et localement *Thalassodendron ciliatum*) ils sont reliés entre eux par deux tombolos, eux-mêmes très élevés, d'où l'existence, sur la bordure occidentale du dispositif, d'une zone de reliefs qui constitue en fait la ligne de crête de cet ensemble.

Les bancs de sable apparaissent comme étant de vastes bombements dont la surface a l'aspect d'un ancien champ de tumuli et d'entonnoirs (tumuli à relief adouci par l'érosion, très étalés). Cette structure ménage l'existence, même dans les zones les plus hautes, de nombreuses flaques, permanentes ou s'asséchant lentement au cours de la basse mer, et qui constituent autant d'enclaves d'herbiers. Les plus hautes de ces flaques sont occupées par *Halophila ovalis* ou *Halodule wrightii*.

La partie occidentale du banc central dont le niveau est très élevé, est coiffée par une série de banquettes de rétention à *Mesochaetopterus minutus* présentant un degré de développement remarquable et qui constituent le sommet de tout le dispositif. Les bancs de sable de Mitsatobé sont séparés par deux dépressions ou mares. La plus au Nord est entièrement tapissée de *Thalassodendron ciliatum*, alors que la seconde a un fond sableux avec quelques formations de Scléactiniaires (microatolls morts) portant des touffes de l'Algue *Turbinaria condensata*.

c) Les herbiers postérieurs

Les herbiers postérieurs se présentant suivant deux modalités essentielles qui se relaient du Nord au Sud : herbiers de bas niveaux à *Syringodium isoetifolium* ou *Thalassodendron ciliatum*, pelouse mixte clairsemée.

1 - Les herbiers des bas niveaux sont localisés en arrière ..... des bancs de sable exceptionnellement élevés de Mitsatobé. Ils sont implantés sur une zone qui, par rapport au niveau moyen du platier, est très basse et n'exonde qu'exceptionnellement et partiellement.

En arrière des bancs de sable, s'étend un herbier pur à *Thalassodendron ciliatum* n'émergeant jamais. Ces herbier est entrecoupé de mares généralement profondes, renfermant des formations de "microatolls géants" (12 à 15 m. de diamètre) dus à *Diploastrea heliopora*. D'autres espèces de Scléactiniaires (*Porites somaliensis*, *Hydnophora microconos*, *Turbinaria cf. stephensoni*, *Galaxea fascicularis*) existent aussi dans ces mares, où l'on note une abondance particulière de *Padina gymnospora* de l'Algue *Turbinaria condensata* et de *Sargassum sp.*

Au-delà de la zone à *Thalassodendron ciliatum* et à microatolls de *Diploastrea*, s'étend jusqu'au bord du lagon un herbier pur à *Syringodium isoetifolium*. Situé à un niveau légèrement plus haut que le précédent, il émerge aux basses mers de grandes vives eaux. L'épifaune du sédiment, dans les peuplements purs de *Syringodium isoetifolium*, se caractérise par l'existence d'un petit nombre d'espèces, représentées par un grand nombre d'individus : il en est ainsi des Spongiaires (*Gellius cymiformis*), des Scléactiniaires (*Montipora edwardsi*, *Cycloseris cyclolites*, *Siderastrea radians*, les deux derniers étant des formes libres), des Echinodermes (*Culcita schmidelliana*, *C. coriacea*) et des Mollusques (*Pinna muricata*, *Pinna bicolor*). Près du bord du lagon le tapis de *Syringodium isoetifolium* est interrompu par des chenaux de drainage, et vers le haut de la pente interne, cette espèce est remplacée par un herbier mixte.

2 - La pelouse mixte clairsemée. A l'inverse des herbiers précédents, les zones colonisées par la pelouse mixte, (entre Mitsatobé et Ankarandava) émergent largement. Conséquence de cette émer-sion, et aussi de la tendance dunaire des dépôts sédimentaires : la couverture phanérogamique est clairsemée. Localement, on observe, dans les zones les plus élevées, des taches d'*Halophila ovalis* et des banquettes de rétention à *Caulerpa cf. taxifolia*. Les Echinodermes (*Protoreaster nodosus*, *Astropyga radiata*) sont parmi les espèces d'épifaune les mieux représentées, tandis que *Cryptodendron adhesivum* est l'espèce pivotante dominante. Vers l'arrière du platier, la pelouse mixte disparaît, à proximité des systèmes de dunes hydrauliques de bordure de chenal à *Echinodiscus auritus* et *Astropecten hemprichii*. Certaines de ces dunes (Ankarandava par exemple) peuvent avoir, au moins à certaines périodes, un développement considérable.

#### B/ Le Secteur de la Corne Nord

Le secteur de la corne Nord du Grand Récif présente un certain nombre de particularités bionomiques qui traduisent l'influence prépondérante de facteurs agissant localement, tels que houles réfractées, apports d'eaux peu salées et riches en particules terrigènes, lors des crues saisonnières du Fiherenana.

Les houles réfractées au niveau de la Corne Nord, après un changement de direction très important, balayent, à marée haute, la partie du platier située en arrière de la levée détritique (ensemble du platier interne).

En conséquence, les sédiments qui transitent normalement d'avant en arrière, sous l'influence des houles directes, sont repris par les houles réfractées et largement étalés sur le platier interne. De ce fait, la séparation entre formations construites et accumulation sédimentaire est évanescence : dans l'ensemble, les formations construites du platier interne sont très ensablées, l'accumulation sableuse restant basse et mal individualisée, avec des herbiers maigres, érodés ou même démantelés.



L'ensablement du platier, ainsi que le dépôt des particules fines terrigènes (que l'on retrouve piégées sous les blocs de la levée détritique) contribuent à réduire la vitalité des organismes constructeurs ; leurs formations sont dégradées par voie biologique (action des Cliones principalement), ce qui leur confère une surface d'aspect "lapiazé" et non plus tabulaire (jusques et y compris dans une dépression médiane embryonnaire, située dans l'extrême nord du Grand Récif). De plus, le platier est envahi par de nombreuses Algues (surtout des Phéophycées) et l'importance des dépôts sableux favorise la présence de nombreuses Holothuries, tout particulièrement *Stichopus chloronotus*.

Il apparaît certain, cependant, qu'à un moment de l'évolution du Grand Récif, la zone de la corne Nord présentait une retenue d'eau épirécifale plus importante qu'actuellement, ou tout au moins dont le niveau était environ 0,25 m. plus haut que le niveau présent. En effet, bon nombre de formations **construites** du platier interne, (et notamment les microatolls, qui, du fait de leur structure compacte, résistent bien à la biodestruction) émergent largement au-dessus de la nappe résiduelle, à basse mer, leur partie supérieure étant totalement morte sur une hauteur de 0,25 m. environ. L'hypothèse d'une tectonique déformante ayant amené un gauchissement et un léger soulèvement du bouclier récifal originel le plus septentrional ne peut être retenue pour expliquer ce phénomène, et il paraît plus plausible d'y voir la trace d'une dépression médiane ou retenue d'eau épirécifale "fossile".

Du fait du mode plus agité que dans la partie centrale du récif, la bordure interne du platier et la pente récifale interne présentent des peuplements particuliers, ci-après décrits.

Sur la bordure interne du platier, en dehors des systèmes de dunes hydrauliques, apparaissent **des peuplements** de Scléreactiniaires alternant avec des banquettes d'érosion à *Thalassodendron ciliatum*.

Les Scléractiniaires sont surtout des espèces à colonies massives, se présentant souvent sous forme de microatolls, plus ou moins démantelés (*Porites somaliensis*, *Favia favus*, *Turbinaria cf. stephensoni*). Au niveau de la rupture de pente, on observe une véritable ceinture à *Acropora pharaonis*, *A. palifera* et divers Seriatoporidae.

La pente interne est du type "à dominance de Scléractiniaires" telle qu'elle a été décrite à propos de la zone Centre-Nord. Son inclinaison moyenne est cependant plus forte que dans la zone Centre-Nord et, en raison également du mode relativement agité, on n'y observe que de rares dépôts de sédiments fins. De ce fait, les aspects à Fungidae signalés précédemment ne s'y retrouvent pas. Pour la même raison, les peuplements de Phanérogames sont rares sur la pente interne (seule *Halophila stipulacea* s'installe, localement, en bas de la pente à Scléractiniaires).

Au voisinage des dunes de bordure, ou au droit des déversoirs de l'accumulation sableuse, les peuplements de Scléractiniaires sont interrompus par des langues ou talus dunaires à *Siphonocetes erythraeus*, retombant brutalement sur les fonds du lagon.

Les massifs et pâtés coralliens, pinacles ou knolls, sont nombreux au voisinage immédiat de la pente interne. Ils ont tendance à s'organiser en deux rangées parallèles à celle-ci, aux abords de la passe Nord.

La partie externe du récif (pente externe, platier externe, levée détritique) est peu affectée -et c'est logique- par les perturbations liées aux houles réfractées. On observe simplement des indices témoignant d'un mode moins battu que pour le reste du Grand Récif, du fait d'une incidence oblique de la houle de Sud Ouest. C'est ainsi que la levée détritique est basse, la structure en dômes ayant tendance à faire place à un simple champ d'épandage, bien que les couloirs d'alimentation soient présents sur le platier externe. Enfin, les peuplements à *Acropora humilis*, *A. corymbosa*, *Pocillopora brevicornis*, *Goniastrea retiformis* de la plateforme supérieure des

éperons sont peu florissants, et les Corallinacées encroûtantes y sont très largement dominantes.

### C/ Secteur de la Corne Sud et Nosy Tafara

Beaucoup plus encore que le secteur de la corne Nord, le secteur de la corne Sud et Nosy Tafara sont des zones soumises à un régime rhéologique particulier.

- Les houles réfractées au niveau de la corne Sud pénètrent dans le chenal post récifal (et à marée haute) balayent le platier du secteur corne Sud et de Nosy Tafara, après une modification du sens de propagation beaucoup plus faible que dans le Nord du Grand Récif. Les houles réfractées (et diffractées) pénètrent dans le chenal et affectant les récifs de lagon les plus méridionaux conservent donc, une énergie notable; et on retrouve des formes d'adaptation à la houle, telles que des structures en éperons et sillons embryonnaires, jusqu'au niveau de l'extrémité sud de l'îlot d'Ankarandava et du récif de Norinkazo.

- Les courants de marée sont également plus rapides dans la partie sud de la baie de Tuléar, qu'au niveau de la corne Nord. Sous l'influence de ces courants, il existe (sauf aux basses mers de vives eaux) des transferts permanents de masses d'eau sur les platiers de Nosy Tafara et du secteur corne Sud. Ces platiers fonctionnent donc comme d'immenses radiers de déversoirs.

Les analogies de peuplements du secteur corne Sud et de Nosy Tafara avec le secteur corne Nord sont flagrantes comme le montrent les remarques suivantes :

- les formations construites du platier interne présentent le même aspect démantelé que dans l'extrême nord du Grand Récif. De même, l'absence de vitalité des organismes constructeurs et la rareté des

zones arasées (alignements ou platier compact) y sont tout aussi remarquables. Sur le platier interne, très ensablé, prolifèrent les Phéophycées et les Echinodermes (Echinides surtout : *Diadema setosa*, *Echinometra mathaei*, *Stomopneustes variolaris*).

Vers l'arrière, la couverture d'herbier (pelouse mixte, assez maigre) est très discontinue. En bordure du lagon, on retrouve des lambeaux d'un herbier à *Thalassodendron ciliatum*, très érodé, et, en dehors des accumulations de type "dune hydraulique", le rebord interne du platier présente un peuplement de Scléreactiniaires qui est là parfaitement prospère. Ce peuplement est constitué soit par des espèces massives, les formes en microatolls n'étant d'ailleurs pas rares, soit par des espèces branchues comme *Acropora Pharaonis*, ce dernier étant largement dominant aux abords de la corne Sud. La pente interne, relativement raide, est du même type que celle du secteur corne Nord (aspects à - *Montipora foliosa* et à grands massifs de *Porites* dominants).

Au voisinage immédiat de cette dernière, les formations coralliennes de lagon (pâtés, pinacles et knolls) sont extrêmement nombreuses et bien développées.

Du fait des conditions de milieu très particulières signalées précédemment, la partie externe (levée détritique, platier externe) du secteur corne Sud et de Nosy Tafara présentent des caractères qui ne s'observent pas dans le secteur corne Nord.

La levée détritique est du type en rempart. Bien qu'il n'y ait rien de commun avec les remparts de certains récifs ou atolls du Pacifique, cette structure est parfaitement individualisée. On observe même, notamment à Nosy Tafara, un double rempart, le plus interne étant constitué exclusivement d'éléments de taille centimétrique (ramures brisées d'*Acropora*). L'influence des houles réfractées est ici manifeste : ce sont elles, en effet, qui sont responsables du transfert de ces ramures brisées d'*Acropora*, depuis la bordure du

lagon jusqu'à l'arrière du rempart à éléments de taille décimétrique, où elles s'accumulent\*. Sur l'avant de la levée détritique, existent des peuplements denses de *Mytilus auriculatus*, localisés dans des rentrants de forme semi-circulaire. Immédiatement en avant et légèrement plus bas, on retrouve les aspects à *Phyllospongia* (*P. foliascens*, *P. papyracea*) normalement présents sur le glacis récifal, dans les zones d'écoulements, et qui sont ici très développés.

*Les particularités bionomiques du secteur corne Sud et de Nosy Tafara apparaissent comme étant une réponse des peuplements aux caractères locaux du régime hydrodynamique : houles réfractées, transits et écoulement de masses d'eau. A ce titre, elles représentent un stade de dégradation de l'écosystème récifal, sous l'influence d'un facteur édaphique.*

Cet état dégradé, déjà clairement perceptible dans les secteurs corne Nord (où seul, le platier interne est concerné) se manifeste dans le secteur corne Sud, sous un aspect plus généralisé. Nosy Tafara, enfin où (en plus de *Mytilus auriculatus* et des *Phyllospongia*) apparaît *Idanthyrsus pennatus*,\*\* montre un stade encore plus complexe et plus avancé sur la voie de cette évolution régressive.

---

\* Il est à noter qu'une partie de ces fragments de taille centimétrique peut également former une accumulation, qui est d'ailleurs, plus un crochon de réfraction qu'une dune hydraulique, à proximité de la pente interne sur le platier.

\*\* Des peuplements à *Idanthyrsus pennatus* se retrouvent dans les récifs de Songeritelo, sur lesquels s'écoulent les masses d'eaux du Fiherenana.

## IX - LES PEUPELEMENTS RECIFEAUX LIÉS AUX ACCIDENTS PHYSIOGRAPHIQUES

Les accidents physiographiques considérés sont, d'une part les vasques et lagons enclavés, et d'autre part, les criques externes. En raison de leur importance, des accidents physiographiques, et les structures qui leur sont liés, entraînent l'existence de peuplements particuliers (PICHON, 1964) que nous analyserons sommairement.

### A/ Vasques et lagons enclavés

Bien qu'étant d'origine différente, les vasques et les lagons enclavés présentent des peuplements tout à fait comparables. Ceci s'explique par la similitude des conditions de milieu, caractérisées surtout par des modes très calmes qui permettent le dépôt de sédiments fins dans le fond, mais aussi sur les pentes, de ces biotopes particuliers. Les peuplements à dominance de Sclérectiniaires peuvent recouvrir les pentes du haut en bas, c'est-à-dire jusqu'à une profondeur de 15 à 16 m.

#### 1) Horizon supérieur

Entre 0 et 2 m. domine un peuplement à *Acropora pharaonis*, *Pocillopora danae*, *P. damicornis*, *Stylophora pistillata*, *S. cf. subseriata*. On y observe également, en moindre abondance, *Galaxea fascicularis*, *Acropora palifera*, *Goniastrea retiformis*. Par ailleurs, les deux Hydrocoralliaires *Millepora platyphylla* et *M. tenera* se localisent préférentiellement dans le haut de cette zone, au niveau de la rupture de pente.

Le peuplement de l'horizon supérieur des pentes des vasques et lagons enclavés est donc très analogue à celui de la partie supérieure de la pente interne.

## 2) Horizon moyen

Les peuplements de l'horizon moyen sont très diversifiés, et, de même que sur la pente interne, on peut distinguer des groupements mono ou paucispécifiques qui constituent des aspects locaux. Ceux-ci se relaient en fonction de l'inclinaison de la pente et de son degré d'envasement. C'est ainsi que l'on observe :

- un aspect à grands massifs de *Porites* (pentes très inclinées),
- un aspect à *Montipora foliosa* (pentes d'inclinaison modérée, dépôts de sédiments faibles ou nuls)
- un aspect à *Galaxea clavus*
- un aspect à *Millepora intricata* et *Pavona danai*, accompagnés par l'Alcyonaire *Coelogorgia palmosa* (pentes envasées),
- un aspect à Fungidae (*Fungia danai* ou *Holomitra philippinensis*), ce dernier pouvant localement recouvrir la quasi-totalité du substrat, depuis le haut de l'horizon moyen, jusqu'au bas de la pente lorsque celle-ci est très envasée,
- enfin, les formations "en buissons" dues aux Millepores branchus (*Millepora tenera*) sont caractéristiques de la partie supérieure de l'horizon moyen.

## 3) Horizon inférieur

L'existence d'un horizon inférieur, dans la zonation observée sur les pentes des vasques et lagons enclavés est facultative et, en de nombreux endroits, les peuplements de l'horizon moyen s'étendent jusqu'au bas de celles-ci. (C'est en particulier le cas de l'aspect à *Millepora intricata* et *Pavona danai*, ces deux espèces s'accommodant assez bien d'un dépôt vaseux important).

Lorsqu'il est individualisé, l'horizon inférieur est caractérisé par la présence de Scléractiniaires à colonies massives : *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Platygyra lamellina*, *Leptoria phrygia*, *Oulophyllia crispa*, *Lobophyllia costata*, *L. hemprichii*, *Diploastrea heliopora*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*. Cette brève énumération montre que le peuplement de l'horizon inférieur des vasques et lagons enclavés présente une analogie flagrante avec le peuplement de l'horizon inférieur de la pente interne.

#### 4) Espèces largement réparties sur les pentes

En dehors des Scléractiniaires caractérisant chacun des trois horizons définis ci-dessus, il existe un grand nombre d'espèces accessoires, en général dispersées et irrégulièrement réparties dans l'horizon moyen et l'horizon inférieur. (Certaines d'entre elles se rencontrent aussi, mais seulement accidentellement, dans l'horizon supérieur).

Les plus fréquentes sont surtout : *Echinopora gemmacea*, *E. lamellosa*, *Porites nigrescens*, *P. andrewsi*, *P. (Synarea) iwayamaensis*, *Lobophyllia corymbosa*, *Acropora echinata*, *Merulina ampliata*, *Herpolitha limax*, *Pachyseris speciosa*, *Leptosera mycetoseroides*, *Favia pallida*, *Favites n. sp.*

#### 5) Faune d'accompagnement

La faune d'accompagnement renferme surtout des Hydraires (*Aglaophenia cupressina*, dans les horizons supérieur et moyen), des Alcyonaires (en particulier *Coelogorgia palmosa* déjà cité), des Antipathaires (*Cirripathes anguina*, surtout dans l'horizon inférieur) et des Tuniciers (*Eudistoma coeruleum*, *E. mobiusi*, *E. pyriforme*, *Microcosmus madagascariensis*, *Ascidia (Phallusia) julinea*). On note également la présence de quelques espèces vagiles de grande taille, en particulier des Echinodermes (*Choriaster granulatus*, *Diadema setosa*) et des Mollusques (*Tritonalia tritonis*, *Cypraea tigris*)



La plupart des formations construites qui peuplent les pentes des vasques et lagons enclavés renferment, à leur partie inférieure, des petits surplombs et microcavités, abritant une faune à affinités sciaphiles. Outre *Tubastrea aurea*, *Distichopora violacea*, *D. fisheri* et parfois, *Stylaster duchassaingii*, cette faune comprend de nombreuses Eponges (*Geodia littoralis*, *Paratetilla bacca*, *Craniella australiensis*, *Plakina monolopha*, *Acanthella aurantiaca*, *Biemna anisotoxa*, *Tedania anhelans*, *Aplysilla sulfurea*, *Ircina ramosa*) et des Ascidies (*Didemnum candidum*, *Polycitorella peresi*).

#### 6) Peuplement de la passe de la "Grande Vasque"

La "Grande Vasque" du récif de Tuléar qui, d'un point de vue physiographique, est le type même du lagon enclavé, est en communication avec le chenal postrécifal par une passe étroite, dont le seuil n'émerge jamais (profondeur : 0,5 m.). Cette passe est le siège de vifs courants (en particulier, courants de vidange, pendant le jusant) et, en raison de ce régime rhéologique, le peuplement se présente sous un aspect très particulier. On y observe, au niveau du seuil, une absence complète des Sclérectiniaires, la totalité du substrat étant recouverte par des formations denses de *Millepora tenera*, accompagnées par l'Alcyonaire *Coelogorgia palmosa*, lui aussi très abondant. Dans les zones où les courants sont moins vifs, aux abords de la passe, *Millepora tenera* disparaît et le relai est pris par *Millepora intricata*, puis divers Sclérectiniaires.

*Nous concluerons en soulignant la similitude du peuplement des pentes des vasques et lagons enclavés avec celui de la pente interne.*

#### B/ Les criques externes

Les criques qui entaillent les structures récifales externes (platier externe, levée détritique) sur toute leur largeur, représentent

des discontinuités importantes de l'édifice corallien.

L'existence même des criques externes fait disparaître, à leur voisinage, la zonation normale du platier, du fait des conditions particulières de milieu qui sont créées. Les peuplements observés sont liés à l'existence :

- de modes moins battus que sur le platier externe ;
- d'écoulements laminaires d'eau sur tout le pourtour de la crique, laquelle fonctionne comme un véritable petit bassin de réception ;
- d'écoulements turbulents et ruissellements à l'arrière de la crique : l'interruption de la levée détritique met en communication le platier interne (retenue d'eau épircifale) avec le plan d'eau externe.

#### 1) Le peuplement des parois des criques

Les parois immergées des criques externes sont toujours fortement inclinées (subverticales et fréquemment verticales). On peut, dans leur peuplement, distinguer trois horizons :

a/ horizon supérieur à très forte dominance d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* (généralement accompagnés de Seriatoporidae) ;

b/ horizon moyen, dans lequel la faune de Scléactiniaires est très diversifiée (*Montipora foliosa*, *Echinopora gemmacea*, *Pachyseris speciosa*, etc...).

c/ horizon inférieur à dominance de formes massives (*Porites somaliensis*, *Platygyra lamellina*, *Lobophyllia corymbosa*, *Diploastrea heliopora*).

Malgré les différences topographiques (parois subverticales) et sédimentologiques (pas de dépôts de sédiments fins), la zonation observée est très comparable à celle de la pente interne et des vasques et lagons enclavés.

## 2) Peuplement du platier au voisinage des criques

### a/ Zone externe

.....

A l'ouverture des criques, la zone éperons-sillons présente un aspect de progression rapide, qui est dû à la prédominance des phénomènes de bioconstruction, surtout au niveau des basses mers de vives eaux, sur les phénomènes d'érosion. (Il y a tendance à une régularisation -réalignement- du front récifal, au niveau des interruptions que constituent les criques).

Ce processus, s'il est mené à son terme, provoque la fermeture des criques, et leur transformation en vasques enclavées dans la partie antérieure du platier. Cet aspect de progression se traduit par une morphologie particulière de la plateforme supérieure des éperons morphologie que l'on retrouve dans les récifs de la région de Songeritelo, et, notamment, par une abondance particulière de fissures de jaillissement et de trous souffleurs.

### b/ Périphérie

.....

Le platier récifal montre en bordure des criques, un bourrelet d'*Acropora pharaonis*, recouvrant la totalité du substrat, ou localement, une ceinture mixte à *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*. Ce peuplement de rebord, fréquemment en encorbellement au-dessus de la paroi des criques, est, en fait, l'aspect de surface du peuplement de l'horizon supérieur des parois.

Autour de la ceinture à *Acropora*, s'étend, sur une dizaine de mètres, une zone sensiblement horizontale, dans laquelle ces mêmes *Acropora* sont morts. Les sommets des branches sont arasés et cimentés par *Lithophyllum* sp. et *Porolithon onkodes*, ce dernier étant largement dominant. C'est l'arrasement des branches d'*Acropora* dans cette zone qui, par comparaison, donne au bourrelet de bordure un aspect bombé, en léger relief. De larges surfaces sont recouvertes par les Zoanthaires *Palythoa capensis* et *P. liscia*. Enfin, vers le fond de la Grande crique (ou Ankolatzy Bé) apparaissent quelques touffes de *Turbinaria decurrens*.

Entre ce replat à *Acropora* morts et les crochons de réfraction qui terminent la levée détritique au Nord et au Sud de chacune des criques on retrouve une dalle organogène en faible pente, tout à fait comparable au glacis récifal du platier externe, ou, plus précisément, aux cones d'épandage situés en avant des dômes de la levée. Cette similitude est confirmée par l'identité des peuplements : gazon algal à *Jania cf. rubens*, *Eurythoe complanata*, *Phyllospongia foliascens*, relayée par *P. papyracea* dans les parties les plus hautes.

#### c/ Les déversoirs de l'arrière des criques

La partie arrière des criques est la zone qui maintient en communication, à basse mer, le platier interne (retenue d'eau épircifale) et la mer ouverte (par l'intermédiaire des criques elles-mêmes). Toute cette zone fonctionne donc, comme un déversoir. On observe, en fait, deux types de déversoirs correspondant à deux degrés différents dans l'évolution des constructions organogènes liées aux écoulements d'eau :

##### 1 - Grande Crique (Ankolatsy Bé)

La partie arrière de la Grande Crique présente, en fait, *deux* déversoirs successifs, séparés localement par une zone de replat. Par ailleurs, du fait du niveau encore insuffisant du seuil du déversoir supérieur, les écoulements abondants, véritables ruissellements, sont canalisés. Du platier interne vers la crique, on observe la succession suivante

... Seuil du déversoir supérieur. Relativement étroit, il est bordé du côté interne par un talus de blocs détritiques, mobiles ou partiellement cimentés par des Corallinacées encroûtantes. Les espèces dominantes de Scléactiniaires (*Cyphastrea chalcidum*, *Porites somaliensis*, *Turbinaria cf. stephensoni*) y forment de petits microatolls. Elles sont accompagnées par *Stylophora pistillata*, *Galaxea fascicularis*, *Montipora sp.* L'Echinide *Tripneustes gratilla* y est très abondant.

ooo Déversoir supérieur. Le déversoir supérieur, en pente relativement accentuée, est constitué par un ballast fortement cimenté par les Corallinacées encroûtantes, et dans lequel se réfugie la Polychète *Eurythoe complanata*. On y retrouve les Scléractiniaires présents sur le seuil, auxquels s'ajoutent *Favia pallida*, *Favites virens*, *F. abdita*, *Hydnophora microconos*, *Acropora palifera*.

ooo Replat intermédiaire. Le replat intermédiaire n'existe qu'au Sud des écoulement canalisés ; il est occupé en son centre, par un petit herbier de *Thalassodendron ciliatum* installé sur un mince dépôt de sédiment grossier (type "ballast"), injecté d'éléments fins. L'Echinide *Tripneustes gratilla* est également très abondant sur la partie arrière de ce replat.

ooo Déversoir inférieur. Le déversoir inférieur, en pente relativement forte également, est une dalle résultant d'un intense concrétionnement dû aux Corallinacées encroûtantes. Les Scléractiniaires y sont très diversifiés et, pour certaines espèces, en peuplements denses (jusqu'à 30 colonies par m<sup>2</sup> pour *Galaxea fascicularis*). Les écoulements permanents à basse mer paraissent favoriser certaines espèces telles que *Leptastrea purpurea*, *Goniastrea retiformis*, *Pocillopora verrucosa*, *Acanthastrea echinata*. On retrouve également sur ce déversoir inférieur, les deux espèces de *Phyllospongia* déjà citées dans les écoulements d'intensité modérée du glacis et des cones d'épandage . Ceci atteste l'équivalence de niveau entre le haut du glacis récifal et le déversoir inférieur (légèrement plus haut que la zone des *Acropora* branchus morts cimentés par les Corallinacées).

ooo Les écoulements canalisés. Dans les rigoles d'écoulement, s'individualise un stock particulier d'espèces de Scléractiniaires caractérisé par *Acropora corymbosa*, *A. digitifera*, *Goniastrea pectinata*, *Leptoria phrygia*, *Favites abdita*, *Porites somaliensis*.

## 2 - Crique en "V" (Ankolatsy Kely)

La zone située à l'arrière de la crique en "V" ne comporte qu'un unique déversoir, dont le seuil est à la fois plus large et surtout plus haut que dans le cas de la Grande Crique. En conséquence, les écoulements d'eau sur le déversoir (en pente relativement faible) conserveront une intensité modérée et ne seront pas canalisés.

Sur le seuil, relativement large, on retrouve le même peuplement à petits microatolls que sur celui de la Grande Crique.

Sur l'unique déversoir, réapparaît un peuplement de type glacis récifal avec, en particulier, l'aspect à *Jania cf. rubens*.

*L'existence d'un seuil mieux défini (plus large et plus haut) et le profil complètement régularisé du déversoir montrent que les structures et les peuplements liés à la Crique en "V" représentent un stade plus évolué que ceux de la Grande Crique.*

- B -

## LES ILOTS CORALLIENS ET LES RECIFS DE LAGON

On peut considérer qu'il existe, dans la partie méridionale du lagon de Tuléar, des représentants de chacun des termes de la série évolutive des formations coralliennes de lagon, série allant des îlots coralliens dont le platier ne présente pas de structure différenciée, jusqu'aux récifs internes qui sont des édifications coralliennes très élaborées.

### I - ILOTS CORALLIENS (fig. 61-62)

Par ordre de complexité croissante, on distingue les stades suivants :

A - Ilots de petite taille dont le platier présente un peuplement indifférencié d'*Acropora* branchus vivants (*A. pharaonis* et *A. arbuscula*) couvrant toute la surface émergeant à basse mer.

B - Ilots dont la surface porte un peuplement indifférencié d'*Acropora Pharaonis* et *A. arbuscula* vivants, sauf au centre du platier où ils sont nécrosés en place.

C - Le stade suivant voit la partie nécrosée s'agrandir notablement, les *Acropora* vivants ne constituant plus qu'une couronne périphérique. La surface des *Acropora* morts est arasée et cimentée par des Vermetidae (*Dendropoma*) et localement par des Corallinacées encroûtantes.

Nous concluerons sur la bionomie des îlots coralliens par deux constatations :

1/ Au cours de l'évolution de la structure bionomique des îlots coralliens *les herbiers de Phanérogames apparaissent avant les formations construites de Scléactiniaires de type platier interne.* C'est évidemment l'inverse de ce qui est observé en mode battu. Cette particularité est effectivement une conséquence des modes calmes permettant un ensablement rapide du platier dès le stade de nécrose des *Acropora* : il n'y a pas de possibilité de transport des sédiments organogènes, lesquels s'accumulent sur les lieux même et au voisinage de leur production.

2/ Au cours de cette même évolution, on observe le *passage d'une structure bionomique radiale* (peuplements disposés en anneaux concentriques) à une *structure axiale* (peuplements en bandes allongées parallèlement au front récifal).

## II - RECIFS DE LAGON

Les récifs de lagon, qui ne représentent que le dernier terme de l'évolution des îlots de lagon, sont appelés récifs internes, en raison de leur localisation au voisinage du littoral. Le développement de formations de cette importance, dans cette situation, fait probablement intervenir un facteur de nature géologique (existence d'un soubassement non récifal ayant facilité l'implantation et le démarrage des premiers stades coralliens).

Les trois récifs internes de Beloza, Dimadimatsy et Norinkazo présentent dans leurs grandes lignes la même structure bionomique. C'est la raison pour laquelle nous n'analyserons les peuplements que du seul récif de Norinkazo, celui-ci étant d'ailleurs le plus complet des trois.



## A - La pente du lagon

La pente du récif dirigée vers le centre du lagon tient lieu de pente externe (par opposition à la pente interne, qui est située vers le chenal littoral). La pente du lagon présente les caractéristiques propres aux tombants de mode calme : inclinaison relativement faible du substrat, fort envasement, très grande diversité spécifique.

### 1/ Horizon supérieur

L'horizon supérieur est, dans la plupart des cas, caractérisé par un peuplement à forte dominance d'*Acropora pharaonis*, jusqu'à la profondeur de 2 m. environ.

Celui-ci est accompagné par diverses espèces de Seriatoporidae (*Stylophora pistillata*, *S. mordax*, *Pocillopora damicornis*).

### 2/ Horizon moyen

Les peuplements de l'horizon moyen (2-6 m.) se présentent suivant deux modalités parfaitement distinctes :

a) Aspects à grandes colonies, qui elles-mêmes peuvent être de plusieurs types :

- colonies massives (*Porites somaliensis*, *Diploastrea heliopora* ) ;
- colonies tabulaires (*Acropora hyacinthus* ) ;
- colonies de formes diverses : en auvents successifs (*Montipora foliosa*, *Merulina ampliata*), claviformes (*Favia stelligera*, *Pavona clavus*) ou en grands encroûtements (*Pachyseris speciosa*, *Echinopora gemmacea*, *Merulina ampliata*).

b) Aspects à colonies de petite taille, très diversifiées.

Ce type de peuplement, extrêmement riche en espèces fait localement place à des faciès particuliers : faciès à *Galaxea clavus*, à *Halomitra philippinensis* (pente très envasée), à *Fungia danai* et *Herpolitha limax*, à *Fungia paumotensis*, et également faciès à *Pavona danai* et *Millepora intricata*.

Des dépôts sédimentaires envahissent le centre du platier : il s'agit soit de sédiments grossiers (éléments de taille centimétrique, constitués par des ramures brisées d'*Acropora*) s'appuyant sur la partie interne de la zone d'*Acropora* nécrosés, soit de sédiments sableux sur lesquels se font les premières implantations de Phanérogames marines (*Thalassodendron ciliatum*, en général). A ce stade, les îlots coralliens qui étaient primitivement subcirculaires, tendent à devenir réniformes, l'ombilic situé au milieu de la partie sous le vent de l'édifice étant en fait un déversoir, ou plus exactement un collecteur de platier (cf. CLAUSADE & al. 1971, p. 54).

D - Dans les îlots coralliens plus importants (et qui finissent par perdre leur morphologie réniforme) apparaissent :

- des formations secondaires de Scléactiniaires (formations construites de platier) à dominance d'*Acropora* (*A. paliifera*, *A. corymbosa*), de *Porites* et de Faviidae ;

- des dépôts de sable plus ou moins fins, colonisés par un herbier à *Halodule uninervis*, *Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Halophila stipulacea*. Ces sables fins, encore mal stabilisés, ainsi que l'atteste la présence d'*Halophila stipulacea*, se superposent au ballast qui constitue l'essentiel des sédiments de platier ;

- la croissance différentielle du front des îlots coralliens, au cours de leur évolution, conduit à la formation de criques externes (îlot Nord Beloza), puis de vasques (Foli). Par ailleurs, lorsque le front externe des îlots est soumis à l'influence des houles pénétrant dans le lagon, la couronne ou bordure externe à *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* disparaît pour faire place à une ébauche de structure en éperons et sillons (extrémité Sud de l'îlot d'Ankarandava).

En dehors de ces faciès particuliers, nous citerons seulement les espèces les plus fréquentes de cet horizon moyen de la pente du lagon : *Pocillopora danae*, *P. verrucosa*, *Diaseris distorta*, *Podabacia crustacea*, *Porites nigrescens*, *P. (Synaraea) iwayamaensis*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *Favites n. sp.*, *Montastrea curta*, *Leptastrea purpurea*, *L. immersa*, *Leptoria phrygia*, *Platygyra lamellina*, *Caulastrea tumida*, *Hydnophora microconos*, *Galaxea fascicularis*, *Acanthastrea echinata*, *Lobophyllia costata*, *L. hemprichii*, *Mycedium tubifex*, *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*.

Localement sur les replats de la pente, on peut observer des taches de *Thalassodendron ciliatum*. La faune d'accompagnement comprend essentiellement des Hydrocoralliaires (*Millepora tenera*, *M. intricata*), des Hydraires (*Aglaophenia cupressina*) et des Alcyonaires (*Telesto sp. 1*, *Alcyonium simplex*, *Lemmalia madagascariensis*, *L. tixierae*, *Paralemmalia flabella*, *Roxasia gravieri*, *Spongodes hemprichi*, *Anthelia elongata*).

### 3/ Horizon inférieur

L'horizon inférieur n'est pas toujours parfaitement différencié du précédent, et un certain nombre des espèces que nous venons de citer pour l'horizon précédent s'y retrouvent assez régulièrement ; c'est le cas des Seriatoporidae et des Pectinidae notamment.

Cet horizon inférieur se caractérise surtout par l'apparition de quelques espèces à colonies d'allure massive : *Oulophyllia crispata*, *Symphyllia recta*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*, ces deux derniers étant plus particulièrement abondants. On doit également signaler la présence constante de l'Antipathaire *Cirripathes anguina*.

En certaines zones, la pente du lagon peut être constituée par un éboulis très envasé de fragments de branches d'*Acropora pharaonis*. Ce talus de débris, injecté de sédiments fins, est envahi soit par l'Alcyonaire *Parerythropodium fulvum*, soit par la Squamariacée *Peyssonnelia indica*.

La pente du lagon ne s'étend pas au-delà de 9 à 10 mètres. Il s'agit là d'un maximum, et dans la plupart des cas, elle se termine aux environs de 6 - 7 mètres, laissant place aux fonds sablo-vaseux du lagon. Il peut exister localement, au pied de cette pente, un dépôt de sédiments biodétritiques permettant l'installation de maigres touffes de *Thalassodendron ciliatum*.

## B - Le platier

### 1/ Le bourrelet externe et ses dérivés

La partie périphérique des récifs de lagon est constituée par une ceinture d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*, formant un "bourrelet" large de 10 à 25 m., en léger relief par rapport au reste du platier.

Ce bourrelet externe est développé le long de la bordure du lagon et parfois, sur le rebord des passes séparant les récifs. Il présente lui-même, sur l'extérieur, un trottoir périphérique légèrement surbaissé, qui, dans les zones les moins protégées, montre une amorce de structure en éperons et sillons (pointe S.W. de Norinkazo). Sur la plateforme supérieure des éperons embryonnaires apparaissent les premières installations d'*Acropora humilis*, lesquels prennent tout leur développement sur la partie externe des récifs de mode battu.

Le bourrelet externe à *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* qui est un peuplement très dense et homogène, recouvrant le substrat à 100 % présente deux types de discontinuités mineures :

- zones où les *Acropora* morts sont en place, l'extrémité des branches ayant toutefois été arasée (d'où l'aspect en creux de ces zones),

- petites dépressions, correspondant à des manques localisés dans la couverture d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* ; ces dépressions sont occupées secondairement par d'autres espèces d'*Acropora* (*A. corymbosa*, *A. digitifera*) et par des *Fungia* (*F. fungites*, *F. scutaria*).

Immédiatement en arrière du bourrelet à *Acropora* vivants, sont emboîtés deux dispositifs s'étendant soit en bandes parallèles au bourrelet, soit en trainées s'étirant vers l'intérieur du platier. Il s'agit :

- = d'une zone d'*Acropora* morts, en place, dont le sommet des branches est cimenté par des Corallinacées encroûtantes et par des Vermetidae (*Dendropoma* sp. 2).

- = d'une accumulation détritique composée de ramures brisées de ces mêmes *Acropora*. Cette accumulation qui peut avoir la forme soit d'une levée en rempart, soit d'une flèche, est superficiellement consolidée par un revêtement de Corallinacées encroûtantes et de *Dendropoma*, dans la partie externe.

Ce dispositif est, en fait l'équivalent exact de la levée détritique des récifs de mode battu. Il existe, d'ailleurs, dans la moitié Nord de Norinkazo, près de la bordure du lagon, des vestiges d'une ancienne levée détritique (témoignant d'une période pendant laquelle ce récif se trouvait en mode plus battu qu'il ne l'est actuellement ; cette période pourrait être celle qui a précédé la soudure des boucliers du Grand Récif). Les blocs qui subsistent sont pour la plupart de nature volcanique (roche grenue riche en sphène). Leur origine et leur présence sur le récif de Norinkazo n'ont pu, jusqu'à maintenant, recevoir une explication satisfaisante.

## 2/ La dépression à *Thalassodendron ciliatum*

En arrière du bourrelet externe d'*Acropora* et des figures qui lui sont associées, existe une dépression ou ensellement envahi par *Thalassodendron ciliatum*. Ces herbiers sont installés sur un sédiment très grossier et ils s'étendent jusque dans les passes ou déversoirs qui interrompent de place en place le bourrelet externe. Quelques Scléactiniaires sont présents dans cette dépression, où il subsiste toujours 0,2 - 0,3 m. d'eau à basse mer : il s'agit surtout, de *Stylophora pistillata*, et accessoirement, de *Galaxea fascicularis*, *Platygyra lamellina*, *Fungia fungites*, *Siderastrea radians* (colonies sphériques libres).

## 3/ Les formations de Scléactiniaires

Les formations construites du platier interne ne présentent jamais un très grand développement et l'essentiel du platier est du type "à éléments dispersés". Entre les constructions organogènes, le substrat sédimentaire est de nature très variable : pavage des blocs, graviers ou ballast, sédiments plus fins portant des passées d'herbier maigres. Les Scléactiniaires (*Porites somaliensis*, *P. (Synarea) iwayamaensis*, *Pocillopora danae*, *Stylophora pistillata*, *Montipora edwardsi*) donnent des colonies massives en forme de microatolls.

Les Alcyonnaires, relativement nombreux, appartiennent aux genres *Lemnalia* (*L. elegans*, *L. humesi*, *L. laevis*) et *Paralemnalia* (*P. digitiformis*, *P. flabella*).

On doit signaler enfin, la présence très localisée, de populations d'Actinies (*Radianthus ritteri*) et de Spongiaires (*Spirastrella poterionides*), ces derniers émergeant largement à basse mer.

Par endroit, dans l'ensemble de la dépression à *Thalassodendron* et de la zone des formations construites de Scléractiniaires, s'étend un faciès à blocs détritiques couverts de grandes Phéophycées (*Turbinaria condensata*) dans lequel sont dispersées des formations à microatolls de *Porites*.

#### 4/ L'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames

L'accumulation sableuse affecte la forme d'un vaste bombement dont la plus grande partie (à l'exception des bancs de sable) est colonisée par des herbiers. Ceux-ci forment en général, une couverture assez discontinue, la densité des Phanérogames étant elle-même faible. Il s'agit, essentiellement, d'une pelouse mixte à *Cymodocea rotundata*, *C. serrulata* (rare) et *Halodule uninervis*, localement remplacée par des peuplements purs d'*Halophila ovalis*. Au voisinage des bancs de sable qui constituent le sommet de l'accumulation sédimentaire, la pelouse mixte fait place à un herbier d'*Halodule wrightii*, puis la couverture phanérogamique disparaît totalement.

A partir du sommet des bancs de sable, la partie interne du platier est en pente régulière vers le chenal littoral. Sur cette pente, on observe à nouveau la succession altitudinale : herbiers à *Halodule wrightii*, puis pelouse mixte. En bordure même du chenal littoral, cette zonation est complétée par l'existence d'une ceinture de *Syringodium isoetifolium*, puis (au niveau des basses mers de vives eaux) de *Thalassodendron ciliatum*.

Les bancs de sable atteignent les niveaux les plus élevés dans la partie Nord de chacun des récifs internes, où ils sont alors coiffés par des banquettes de rétention à *Mesochaetopterus minutus* et à *Modiolus* sp.

Enfin, le long du rebord nord ou nord-ouest, des récifs de Norinkazo et de Dimadimatsy, se localisent des dunes hydrauliques de bordure à *Astropecten granulatus* et *Echinodiscus auritus*, particulièrement développées.

En définitive, les récifs internes possèdent des caractères bionomiques qui les apparentent d'une part, aux îlots coralliens, et d'autre part, aux édifications récifales de l'arc externe. Ils possèdent avec les îlots coralliens une identité de zonation dans la partie frontale (bourrelet externe d'*Acropora* et figures dérivées) qui traduit la similitude des modes (relativement protégés) régnant dans le lagon. Par contre, la zonation des structures internes (platier à formations construites, accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames) montre une analogie frappante avec celle du platier interne du Grand Récif. Là encore, cette analogie s'explique par l'identité de mode (très calme) auquel ces structures sont soumises dans les deux cas.

L'existence de bourrelets à *Acropora* dans les zones les moins battues de la partie externe du Grand Récif (rebord des criques externes) d'une part, l'ébauche de formations en éperons-sillons dans les parties les plus exposées des récifs internes (Sud de Norinkazo) d'autre part, vient confirmer la similitude de structure bionomique qui se dessine entre le Grand Récif (récif externe) et les récifs de lagon. Les seules différences significatives dans la zonation de ces deux types de récifs résultent des différences de mode auxquels sont soumises leurs zones frontales respectives.

*On peut finalement, considérer qu'un récif interne est un récif qui n'a pu parvenir au stade "Grand Récif", stade qui représente le plus haut degré d'évolution, et ceci du fait d'une agitation insuffisante.*



- C -

## LES BANCS CORALLIENS

---

Les bancs coralliens d'Ankilibé et de Mareana ne renferment pas, à proprement parler de biotopes à dominance d'Anthozoaires. Il nous a cependant paru nécessaire de les inclure dans cette étude pour deux raisons essentielles :

- La périphérie des bancs coralliens, en pente faible vers le centre du lagon porte un peuplement clairsemé de Scléactiniaires.
- Ces bancs furent probablement, à une certaine période, des récifs très florissants, ainsi qu'en témoigne l'abondance de débris coralliens en arrière de la mangrove littorale actuelle, et l'affleurement en certains endroits, de vestiges d'un platier mort bioconstruit. Cette activité corallienne était liée à l'existence d'un mode plus battu qu'actuellement, cette condition étant nécessaire pour expliquer le transfert d'éléments coralliens jusqu'au rivage. Le passage à des modes calmes, par suite de la soudure des boucliers primitifs du Grand Récif, et plus récemment l'influence du Fiherenana (apport d'eau douce et de particules terrigènes) auraient contribué à la dégradation totale de ces édifices.

La structure bionomique actuelle des bancs coralliens est très simple :

### I - PENTE EXTERNE

La pente externe est très peu inclinée. Il s'agit essentiellement d'un talus sablo-vaseux passant insensiblement aux fonds du lagon.

Sur cette pente se rencontrent :

- une couverture d'*Halophila stipulacea* (bas de la pente) ;
- des taches de *Thalassodendron ciliatum* ;
- des blocs détritiques portant de grandes Phéophycées (*Turbinaria condensata*, *Sargassum* sp.) ;
- des Scléactiniaires ; les principales espèces observées sont les suivantes : *Goniopora stokesi*, *Turbinaria* sp. *Acropora pharaonis*, *A. palifera*, *A. hyacinthus*, *Pavona clavus*, *Caulastrea tumida*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Platygyra lamellina*, *Galaxea fascicularis*, *Horastrea indica*, *Siderastrea radians* (forme libre, en boule) ; chaque espèce est représentée par un petit nombre de colonies, très dispersées.

Les espèces accompagnatrices sont essentiellement les Spongiaires *Spiratrella poterionides*, l'Hydraire *Aglaophenia cupressina*, l'Alcyonaire *Coelogorgia palmosa* et des Echinodermes (Oreasteridae).

La partie haute de la pente est localement interrompue, à Mareana, par un replat correspondant à l'ancien platier mort ensablé, sur lequel sont installés des Scléactiniaires : microatolls de *Porites* surtout, accompagnés par divers Echinodermes (*Echinometra mathaei*, *Diadema setosa*, *Tripneustes gratilla*) et des peuplements de *Sargassum* sp.

L'horizon supérieur de la pente d'Ankilibé est couvert par un herbier mixte (*Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Halodule uninervis*) dans lequel sont enclavées de nombreuses taches de *Thalassodendron ciliatum*. Quelques scléactiniaires (*Pocillopora danae*, *Stylophora pistillata* et surtout *Psammocora contigua*) sont disséminés dans ces herbiers, où apparaît l'Actinie *Actinodendron* cf. *plumosum*.

## II - LE PLATIER EMERGEANT A BASSE MER

Juste au-dessus du niveau des basses mers de vives eaux, s'étend, à la périphérie des bancs coralliens, une large ceinture de *Syringodium isoetifolium* qui apparaît surbaissée par rapport au niveau du reste du platier. Cette plateforme périphérique à *Syringodium* renferme les mêmes Sclérectiniaires que le haut de la pente (*Psammocora contigua*, , principalement) ainsi que des Echinodermes (*Oreasteridae*, *Tripneustes gratilla*) et des Pélécy-podes Pinnidae.

Le reste du platier est assimilable à une vaste accumulation sédimentaire envasée (sable parfois très vaseux) colonisée par les herbiers, sauf dans ses parties les plus hautes. On rencontre successivement : une maigre pelouse mixte, puis un herbier clairsemé d'abord à *Halophila ovalis*, puis à *Halodule wrightii*. Ces herbiers sont parfois érodés en banquettes.

Dans les flaques résiduelles à marée basse, réapparaissent des peuplements de *Cymococca rotundata* et même *Thalassodendron ciliatum*. Enfin, le sommet des bancs de sable dénués de végétation est fréquemment occupé par des banquettes de rétention : banquettes à *Lyngbya*, à *Modiolus* sp. et même à *Vaucheria* sp. (Ankilibé).

Il existe, dans toute l'accumulation sédimentaire, et plus particulièrement dans le faciès d'herbier, une curieuse faune de Spongiaires sabulicoles (*Amorphinopsis* sp., *Dysidea* sp.).

En résumé, les caractéristiques bionomiques essentielles des bancs récifaux sont les suivantes :

A - Grande importance des peuplements de Phanérogames qui envahissent tous les biotopes :

- Pente du lagon peu inclinée à dominance de *Thalassodendron ciliatum* ;

- ceinture de *Syringodium isoetifolium* à la périphérie surbaissée du platier ;

- Pelouse mixte et herbiers de hauts niveaux de l'accumulation sédimentaire.

B - Rôle secondaire des peuplements de Scléactiniaires sur la pente du lagon, et plus encore sur la plateforme périphérique à *Syringodium isoetifolium*.

Les colonies demeurent toujours dispersées, et, bien que parfois de grande taille, ne présentent jamais de phénomènes de coalescence ni de cimentation secondaire par des organismes tels que Coralinaacées ou Gastéropodes Vermetidae.

Les processus de bioconstruction ne dépassant jamais le stade des colonies, on ne peut en toute rigueur, parler de formations construites.

*En raison de l'absence actuelle de véritable édification de la part des coraux et de la faune qui leur est associée, on ne peut considérer que les bancs de Mareana et d'Ankilibé représentent un type particulier de récif.*

*Les implantations limitées de Scléactiniaires que l'on y observe, représentent un stade très primitif dans la série des peuplements tropicaux infralittoraux à dominance d'Anthozoaires.*

## LE RECIF FRANGEANT DE SARODRANO

Le petit récif frangeant de Sarodrano se trouve soumis à des conditions de milieu atypiques, qui font de cet édifice corallien, très complexe dans le détail, une juxtaposition de cas particuliers :

- Vers le Sud, au pied de la falaise de Barn Hill, les formations récifales viennent buter sur une plateforme d'abrasion, taillée dans le calcaire éocène, située sensiblement au même niveau que le platier.

- L'extrémité Nord de Sarodrano est soumise aux houles réfractées et diffractées au niveau de la passe de Nosy Tafara, et surtout, est influencée par le transit des masses d'eau entrant et sortant de la baie de Tuléar en fonction des marées. A cet égard, la partie nord de Sarodrano est dans une situation tout à fait comparable à celle de Nosy Tafara et du secteur de la Corne Sud du Grand Récif, d'où une certaine identité dans les peuplements.

- Le récif de Sarodrano est établi le long d'une flèche sableuse (surmontée d'importants appareils dunaires) qui, du fait de sa nature même, présente des caractères d'instabilité. Le pédoncule qui réunit la presqu'île de Sarodrano à la falaise éocène, et, dans une moindre mesure, toute la face occidentale de la presqu'île, sont en voie d'érosion (recul de la plage). L'étroit platier récifal présente en conséquence, les marques d'un fort ensablement.

- La zone du récif de Sarodrano serait également (PICARD, 1967) affectée par un léger basculement d'ensemble, lié à la proximité du canyon de l'Onilahy.

- Enfin, les eaux de l'Onilahy (dont le débit est permanent) influencent les peuplements récifaux par l'apport d'éléments nutritifs (favorisant la végétation algale) et par l'apport de matériaux terrigènes se déposant localement sous la forme d'une fine pellicule vaseuse.

## I - LE PLATIER EXTERNE

Les Scléroractiniaires sont peu actifs sur le platier externe, y compris sur la plateforme supérieure des sillons ; celle-ci présente des structures émoussées et arrondies, traduisant le manque de vitalité des organismes constructeurs.

Le platier externe demeure partout très étroit, et l'ensellement externe n'est pas individualisé. Le glacis récifal est envahi par une végétation algale composée :

- de grandes Phéophycées (*Turbinaria decurrens*, Sargasses),
- de Rhodophycées diverses (*Plocamium glomeratum*, *Hypnea rosea*, *H. horrida*, *Galaxaura* sp., *Jania* cf. *rubens*),
- de Chlorophycées (*Ulva* sp. 2).

Localement, le gazon à *Jania* peut piéger un peu de sédiment, ce qui explique la présence, un peu partout sur le platier externe, de pieds épars ou de petites taches de *Thalassodendron ciliatum*.

Dans la moitié nord, on peut observer de plus, quelques formations à *Idanthyrsus pennatus* qui témoignent de l'importance de transferts de sédiment, jusqu'à ce niveau.

## II - LA LEVÉE DÉTRITIQUE

La levée détritique se rapproche du type en rempart du fait de l'absence de couloirs de marée, mais il s'agirait plutôt d'une levée en dômes ayant perdu sa structure caractéristique. Sur l'ensemble du récif de Sarodrano, le rempart détritique est scindé en six éléments séparés par des passes fonctionnant à basse mer comme des déversoirs. Il existe, de l'avant à l'arrière de la levée détritique, un tri dimensionnel des blocs particulièrement poussé, les plus gros étant vers l'avant. On peut observer sur ces blocs, une zonation très nette qui peut se schématiser comme suit.

- Base des blocs et partie inférieure de la levée : Algues Phéophycées (notamment Sargasses),

- Partie moyenne des blocs (ou sommet des blocs plus bas, situés en avant de la levée) : placages et, parfois, formations construites de *Dendropoma sp.*

- Au-dessus des *Dendropoma* s'installent les Zoanthaires *Palythoa liscia* et *P. capensis*, qui peuvent être parfois remplacés par un tapis de petites Rhodophycées.

- Enfin, la partie supérieure des blocs (et le sommet de la levée détritique) montrent un placage de Corallinacées encroûtantes (? *Dermatolithon*), et dans l'étage médiolittoral, *Tetraclita serrata*.

Cette zonation est identique à celle qui a été décrite, sur le Grand Récif, pour le platier externe et la base de la levée détritique. Un tel décalage dans la zonation indique que le niveau du platier récifal de Sarodrano est légèrement inférieur à celui du Grand Récif. L'explication de cette différence peut être recherchée dans l'hypothèse d'un basculement localisé à la région de Sarodrano, du fait du canyon de l'Onilahy, hypothèse à laquelle nous avons déjà fait allusion.

Signalons enfin, que localement, il existe, entre les blocs, des placages en banquettes de *Mytilus auriculatus*. Cette même espèce se retrouve également sur le platier externe, juste en avant de la levée détritique où elle occupe la même position que sur le Grand Récif (secteur de la corne Sud).

### III - LES DEVERSOIRS DE LA LEVEE DETRITIQUE

Les interruptions de la levée détritique jouent, à marée basse, un rôle de déversoir, permettant l'écoulement de l'eau du platier interne.

Dans la partie méridionale du récif de Sarodrano, le premier de ces déversoirs est envahi par une végétation de *Thalassodendron ciliatum*, parsemée de nombreux blocs détritiques. Au droit du déversoir, l'herbier déborde largement sur le platier externe. Du fait de l'action érosive des écoulements, l'implantation des Phanérogames subsiste sous la forme de banquettes résiduelles affectant une forme très arquée.

Dans la partie Nord, l'ensablement des déversoirs est plus important et des formations d'*Idanthyrsus pennatus* apparaissent.

### IV - LE PLATIER INTERNE

L'une des particularités bionomiques du platier interne du récif de Sarodrano est de présenter des implantations de Phanérogames (*Cymodocea rotundata*, *C. serrulata*, *Syringodium isoetifolium*) en banquettes, immédiatement en arrière de la levée détritique. Ceci dénote l'importance de l'ensablement du platier interne, pour les raisons exposées ci-dessus, et qui sont aggravées du fait de l'étroitesse du platier. Cette caractéristique du récif de Sarodrano le rapproche des formations frangeantes du nord-ouest de Madagascar, dans lesquelles les Phanérogames arrivent toujours jusqu'au niveau de la levée détritique (PICHON, 1971, 1972).



En arrière de cet herbier, s'étend un platier à alignements coralliens et couloirs sableux, dans lequel les Scléactiniaires sont en état de vitalité très réduite. On passe ensuite à une zone de microatolls (*Porites somaliensis* et plus rarement, *Favona decussata*), par ailleurs, envahie par les grandes Phéophycées (*Turbinaria condensata*). Les microatolls sont secondairement colonisés par divers Faviidae et *Acropora*, et ils constituent en fait de véritables "microcosmes" de Scléactiniaires.

La zone la plus interne du platier est couverte par un herbier de Phanérogames. Dans la partie sud du récif de Sarodrano, on observe d'abord une large bande de *Thalassodendron ciliatum* implantée sur un ballast, et érodée en banquettes. Vers la plage, *Thalassodendron ciliatum* est remplacée par une maigre pelouse mixte, elle aussi très érodée, et laissant localement apparaître dans les zones mises à nu, un ancien système de microatolls qui semble se poursuivre sous la plage actuelle.

Dans la partie septentrionale du récif de Sarodrano, la bande de *Thalassodendron* disparaît, et la quasi-totalité du platier interne est envahie par une pelouse mixte maigre, fréquemment érodée, et largement interrompue par des bancs de sable fin à ripple marks. Au sein de cette alternance d'herbiers et de bancs de sable, se trouvent enchâvés des "îlots" de peuplements à Scléactiniaires de type platier tabulaire, renfermant de nombreux microatolls. Ces formations construites sont, là encore, en état de vitalité réduite, voire même, parfois, totalement mortes.

Enfin, un vaste épandage de matériel détritique de taille centimétrique s'appuyant sur l'arrière de l'élément le plus septentrional de la levée détritique traverse presque tout le platier interne.

## V - LE FRONT NORD DU RECIF DE SARODRANO

Le front nord du récif de Sarodrano présente de profondes différences morphologiques et bionomiques avec ce qui vient d'être analysé ci-dessus, et qui s'applique à toute la partie de l'édifice corallien organisée en fonction d'un front récifal orienté à l'Ouest-Sud-Ouest.

La structure en éperons-sillons disparaît totalement, ainsi que la levée détritique dont l'extrémité Nord est encapuchonnée par un placage de *Mytilus auriculatus*. Il n'y a donc plus de platier externe bien individualisé. Le front externe, qui montre au niveau des basses mers de vives eaux un peuplement à *Acropora humilis* et *A. cf. penguins* est l'objet d'une érosion active qui se traduit par l'existence de larges rentrants.

L'équivalent du platier externe est une zone complexe constituée d'une succession de déversoirs, d'amas de petits blocs ou de ramures brisées d'*Acropora* (embryons de dunes hydrauliques de matériel grossier).

Les zones de transit des masses d'eau (sans ruissellement ni dépôts importants de sédiments) montrent des peuplements denses de *Mytilus auriculatus*.

Dans les déversoirs véritables (écoulements parfois vifs, à basse mer, canalisés ou non), on retrouve des herbiers de *Thalassodendron ciliatum* établis sur un sédiment grossier (ballast) parsemé de petits blocs détritiques.

Vers l'Est, en se rapprochant de l'extrémité de la presqu'île de Sarodrano, les déversoirs, moins fonctionnels, sont ensablés et des lambeaux de pelouse mixte y apparaissent.

Localement, on observe, sur le rebord du platier, des banquettes de *Syringodium isoetifolium* et des "îlots" d'*Acropora* branchus.

Le récif de Sarodrano présente donc, dans l'ensemble, une zonation et des peuplements qui sont la conséquence des particularités (ou des anomalies) locales des facteurs du milieu.

La partie nord de ce récif, notamment, montre plusieurs modalités de peuplements liés aux aspects locaux du régime hydrodynamique : (peuplements de *Mytilus auriculatus*, déversoirs à *Thalassodendron ciliatum* et *Idanthyrsus pennatus*).

D'un point de vue bionomique, l'extrémité Nord du récif de Sarodrano est donc, à rattacher à Nosy Tafara et au secteur corne Sud du Grand Récif qui présentent, en effet, les mêmes types de peuplements.

## LES RECIFS ENTRE LA FAUSSE PASSE D'IFATY ET LA POINTE DE BERAVINA (REGION SUD IFATY)

---

La caractéristique bionomique fondamentale des récifs de la région Sud Ifaty est de présenter une *zonation continue de peuplements à dominance de Scléactiniaires*, depuis la pente externe jusqu'au lagon.

Cette continuité est surtout remarquable sur le platier récifal, où les "interruptions" que constituent habituellement la levée détritique et l'accumulation sableuse n'existent pas. Nous démontrerons plus loin qu'une telle zonation caractérise des formations récifales qui, d'un point de vue bionomique peuvent être considérées comme à un stade peu avancé de l'évolution des peuplements, voire même à un stade embryonnaire.

### I - LA PENTE EXTERNE

La zone à éperons et sillons est très bien individualisée ; les éperons et les sillons sont, en moyenne, relativement larges quoique les uns et les autres n'aient pas une forme très régulière. Les sillons apparaissent souvent comme de petites criques externes, encombrées d'îlots coralliens et de presqu'îles qui représentent des éperons embryonnaires. Vers le platier, les sillons se terminent fréquemment par des fissures et des vasques témoins. Les parois des éperons sont verticales et leur hauteur est très importante (5 à 10 m.) . Ces parois forment une succession d'auvents, de surplombs et de petits tombants subverticaux se caractérisant par un très fort taux de recouvrement par les Scléactiniaires.

Le nombre d'espèces est toutefois réduit, puisque l'on ne peut guère citer que :

*Stylophora mordax*

*Montastrea curta*

*Pocillopora verrucosa*

*Echinopora gemmacea*

ainsi que plusieurs espèces de *Montipora*, *Acropora* et *Porites*.

Sur le fond des sillons, dans la partie supérieure de ceux-ci, (jusqu'à 10 - 12 m.), on observe localement la présence de Sclérectiniaires bien développés, notamment *Favona clavus* et *Porites sp.*

La présence de colonies vivantes de Sclérectiniaires sur le fond même des sillons est tout à fait exceptionnelle (nous ne l'avons retrouvée nulle part ailleurs dans la région) et traduit, dans une certaine mesure, l'exubérance de la vie corallienne propre au secteur Syd Ifaty. Dans la partie inférieure de la zone à éperons-sillons (12 - 14 m.) apparaissent les Pectiniidae (*Mycedium tubifex*, *Oxypora lacera*, *Echinophyllia aspera*) surtout localisés à la base des parois des éperons. Les sillons, toujours très larges, sont tapissés d'un sédiment corallien (sable relativement grossier) présentant des ripples marks d'une dizaine de cm. de hauteur.

En dehors des Sclérectiniaires, les éléments photophiles des autres groupes faunistiques ou floristiques sont peu représentés, à l'exception des Corallinacées encroûtantes qui entrent pour une part importante dans la constitution (et le revêtement) des parois des éperons.

Les Algues molles sont rares (sauf quelques Rhodophucées : *Actinotrichia rigida*, *Peyssonnelia conchicola*, *Amphiroa sp. 2*, *Corallina polydactyla*, *Phacelocarpus tristichus*, *Hypnea horrida*, *Amansia glomerata*) ainsi que les Spongiaires, Hydraires (*Solanderia sp.*) et Alcyonaires (pour ces derniers, nous n'avons observé que *Lemmalia cervicornis* et *Paralemmalia flabella*).

Les dragages effectués au-delà de la zone éperons-sillons révèlent l'existence d'un peuplement à base de Mussidae ( ?*Parascolymia vitiensis*), d'Algues (*Neurymenia fraxinifolia*, *Botryocladia* spp. *Halimeda opuntia*, *H. tuna*) et d'Eponges siliceuses.

## II - LE PLATIER RECIFAL

Ainsi que nous l'avons indiqué au début du présent chapitre, le platier des récifs de la zone Sud-Ifaty montre des caractères morphologiques et bionomiques remarquables. On doit signaler essentiellement :

- L'absence de levée détritique bien individualisée (on note seulement, de temps à autre, la présence d'un embryon isolé de dôme) ;
- L'absence d'accumulation sableuse sur la partie postérieure du platier récifal (herbiers épirécifaux rudimentaires).

En conséquence, on n'observe pas de retenue d'eau épirécifale (aux basses mers de vives eaux) et les formations construites secondaires à base de Scléactiniaires sont réduites.

La zonation continue de peuplements à dominance de Scléactiniaires que nous avons mentionnés se traduit par la succession, du large vers le lagon de 3 biotopes :

- Platier frontal,
- Champ de Scléactiniaires branchus,
- Platier à petites colonies isolées.

Vers le chenal postrécifal (lagon), un quatrième biotope dans lequel les Scléactiniaires ont presque totalement disparu (herbiers épirécifaux) complète la zonation du platier récifal.

Le peuplement est composé presque exclusivement de Sclérectiniaux et de Corallinacées encroûtantes, ces dernières ayant souvent d'ailleurs, le plus fort taux de recouvrement.

Les Corallinacées sont représentées par deux espèces : *Porolithon onkodes* et *Lithophyllum* sp., cette dernière localement très abondante. Pour les Sclérectiniaux, par ordre d'abondance décroissante, nous indiquerons : *Acropora humilis*, *Goniastrea retiformis*, *Stylophora mordax*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora brevicornis setchelli*.

Sur le pourtour de la plateforme supérieure des éperons, au niveau des B.M.W.E., on note la présence quasi-exclusive de plusieurs espèces d'*Acropora*, tels que *A. cf. danai* et *A. cf. penguins*.

En dehors des Sclérectiniaux et des Corallinacées encroûtantes, le seul élément remarquable est constitué par l'Echinide *Heterocentrotus mammilatus*, qui vit dans les anfractuosités résultant du concrétionnement organogène.

#### B/ Le champ de Sclérectiniaux branchus (fig. 63)

Le champ de Sclérectiniaux branchus est l'élément physiographique et bionomique le plus remarquable des récifs du secteur Sud Ifaty. Il s'agit d'une vaste zone de près de 1 000 m. de longueur, large de 200 à 250 mètres au maximum, occupée essentiellement, pour ne pas dire exclusivement, par un peuplement dense d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*. Lorsque le peuplement est à son maximum de développement, ce qui est le cas général dans toute cette zone, l'ensemble de ces deux espèces montre un taux de recouvrement de 100 % (fig. n° 63 ). Le champ d'*Acropora* branchus est situé immédiatement en arrière du platier frontal et, lorsque ce dernier est absent, il arrive jusqu'au niveau du front externe.

Dans sa partie antérieure, une tendance à une réduction de vitalité des deux espèces d'*Acropora* s'accompagne d'une diminution très légère du taux de recouvrement : quelques taches très isolées de l'ordre du mètre carré, sont alors occupées par une Corallinacée encroûtante (*Lithophyllum* sp.) sur laquelle s'implante souvent le Scléactiniaire *Goniastrea retiformis*. L'uniformité du peuplement est localement interrompue, toujours dans la partie antérieure du champ de Scléactiniaux branchus, par des couloirs, très généralement en relation avec l'extrémité d'un sillon de la pente externe. Dans ces couloirs, les éléments détritiques transitent d'avant en arrière, à marée haute, sous l'effet de la houle du large. Ces matériaux viennent s'accumuler à l'extrémité des couloirs d'alimentation en trainées allongées perpendiculairement au front récifal, enclavées dans le champ d'*Acropora* branchus ; ces trainées préfigurent les dômes d'une levée déritique, dont elles représentent le premier stade embryonnaire.

Partout ailleurs, le peuplement de cette zone est très homogène et remarquablement paucispécifique : outre les deux espèces fondamentales d'*Acropora*, et le *Goniastrea retiformis* déjà cité, on ne peut mentionner que *Fungia fungites* et *Fungia danai*, assez rares l'une et l'autre, et, sur la base nécrosée des *Acropora*, des Corallinacées encroûtantes ainsi que, localement, l'Alcyonaire *Lemnalina*.

### C/ Le platier à petites colonies isolées

Au champ d'*Acropora* branchus, fait suite une zone nettement plus large (500 m. en moyenne), dans laquelle le peuplement montre encore, une nette dominance de Scléactiniaux. Ce peuplement, toutefois, diffère radicalement du précédent aussi bien par sa physionomie que par sa composition.



### Physionomie

Les deux *Acropora* (*A. pharaonis* et *A. arbuscula*) qui constituent le champ de Sclérectiniaires branchus ont totalement disparu, et aucune autre espèce de même forme de croissance n'est venue les remplacer. Les diverses espèces présentes ont toutes, ou presque, des colonies de petite taille, et de forme massive, digitée ou en croûte épaisse. Nombre de ces colonies, qui sont d'ailleurs mortes dans la proportion de 30 à 50 %, sont fixées, au départ, sur un petit substrat solide (généralement un fragment de Sclérectiniaire mort, encroûté par les Algues calcaires), lui-même libre par rapport au substratum du platier. Beaucoup de Sclérectiniaires bien que sessiles, ont donc acquis ainsi une mobilité relative.

### Composition

Le taux de recouvrement par les Sclérectiniaires n'est plus, dans cette zone, que de 50 % en moyenne (alors qu'il était de 100 % dans le champ d'*Acropora* branchus). Par contre, la diversité spécifique est très élevée : c'est dans cette zone du platier que le nombre d'espèces recensées est le plus important, et nous verrons ultérieurement qu'il en est de même dans les zones correspondantes des autres récifs. La liste des espèces présentes dans le platier à petites colonies s'établit ainsi :

<i>Acropora palifera</i>	<i>Alveopora</i> sp.
<i>Montipora edwardsii</i>	<i>Porites somaliensis</i>
<i>Stylophora pistillata</i>	<i>Astreopora listeri</i>
<i>Echinopora gemmacea</i>	<i>Cyphastrea microphthalma</i>
<i>Echinopora lamellosa</i>	<i>Cyphastrea chalcidium</i>
<i>Platygyra daedala</i>	<i>Favia favius</i>
<i>Leptoria phrygia</i>	<i>Favia pallida</i>
<i>Hydnophora microconos</i>	<i>Favites pentagona</i>
<i>Cycloseris cyclolites</i>	<i>Turbinaria mesenterina</i>
<i>Fungia paumotensis</i>	<i>Turbinaria</i> cf. <i>stephensoni</i> .

Il convient de noter la relative abondance des espèces de *Turbinaria*, ainsi que la présence, assez exceptionnelle sur un platier, d'*Astreopora listeri* et *Alveopora* sp. Notons également qu'*Acropora palifera* est plus fréquent dans la moitié antérieure de cette zone à petites colonies isolées, alors que *Porites somaliensis* est localisé préférentiellement dans la moitié postérieure, où il a tendance à former des microatolls.

Les autres groupes faunistiques ou floristiques sont représentés principalement par : Algues Chlorophycées (*Valonia macrophysa*, *Boodlea composita* et diverses *Caulerpa*) ; Phéophycées, avec essentiellement *Sargassum* sp., *Hydroclathrus clathratus* et *Colpomenia sinuosa* (ces deux dernières localement abondantes) ; un Alcyonaire à très large répartition écologique : *Tubipora musica* ; et des Echinides, *Echinometra mathaei*, *Stomopneustes variolaris*, *Diadema setosa*.

Le platier à petites colonies isolées laisse apparaître, entre les Scléactiniaires, morts ou vivants, un substratum solide d'origine organogène, fréquemment tapissé de sédiment sableux, ou même recouvert de gravelle grossière d'origine également organogène.

De plus, dans toute cette zone, on observe des petites traînées sédimentaires, ayant une morphologie de dôme en miniature, et qui sont constituées de ramures brisées de taille centimétrique d'*Acropora* provenant du champ de Scléactiniaires branchus.

Ces fragments d'*Acropora* sont très fortement encroûtés par des Corallinacées allant parfois jusqu'à former de véritables nodules ou "rhodolithes". Ces petites traînées sédimentaires de matériel très grossier, représentent en fait, le transit d'avant en arrière des éléments issus du champ de Scléactiniaires branchus, par destruction mécanique ou biologique. Ces éléments vont se déposer sur la partie la plus interne du platier et sur la pente du lagon, en constituant ainsi le ballast qui sert de soubassement aux herbiers épircifaux.

## A/ Le Platier frontal

Le platier frontal (large d'une à deux dizaines de mètres tout au plus) est très inégalement développé, d'un endroit à l'autre du secteur considéré. Ceci tient au fait que, dans la région Sud Ifaty le front récifal est dans l'ensemble mal régularisé. Le contour externe du platier est sinueux : en effet, on observe au niveau du front, des décrochements brusques qui sont à rapprocher de criques externes embryonnaires d'une part, et des presqu'îles, ou petits îlots, totalement détachés de l'édifice et situés en avant du platier proprement dit, d'autre part.

Lorsqu'il existe, le platier frontal correspond à la plateforme supérieure des éperons et à l'équivalent d'une partie de l'ensellement externe (nous prenons comme base de comparaison, une coupe - type dans laquelle se succèdent les biotopes correspondants aux figures morphologiques élémentaires énumérées dans le tableau n° IV

## D/ Les herbiers épirécifaux

Les herbiers épirécifaux de la région Sud Ifaty, sont relativement développés. Il s'agit de toute évidence, d'un peuplement actuellement en voie d'installation sur des sédiments peu abondants, venant seulement de se déposer, mal stabilisés et n'ayant pas encore pu constituer des accumulations importantes. Ceci est de nature à expliquer la discontinuité et la faible densité de la couverture phanérogamique.

Nous avons signalé, dans le paragraphe précédent, l'existence d'un ballast de taille centimétrique, qui se met en place sur la partie interne du récif, après transit et affinage sur le platier à petites colonies isolées. Il existe, parallèlement, un transit d'éléments plus fins qui, pour l'essentiel, viennent également se déposer dans la même zone que le ballast. Cette dualité d'origine des sédiments rend compte de la dualité observée dans les modalités d'installation d'herbiers de Phanérogames.

- Dans les zones de ballast, *Thalassodendron ciliatum* s'installe d'abord soit seule, soit plus rarement accompagnée de *Syringodium isoetifolium*, sous la forme de taches discoïdales ou annulaires. Dans un second stade (lorsque les premières Phanérogames implantées ont pu piéger suffisamment de sédiments fins) se développe une pelouse mixte à *Halodule uninervis* (forme à feuilles larges et forme à feuilles étroites), *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*.

- Dans les zones de dépôt de sédiments fins, plus ou moins en relief, c'est l'Hydrocharitacée *Halophila stipulacea* qui s'installe la première. Ultérieurement, la pelouse mixte à *Halodule uninervis*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata* prend le relai.

- Dans tous les rares cas où l'on peut observer des herbiers suffisamment denses, donc suffisamment anciens, ceux-ci sont constitués par la pelouse mixte. Localement, on y retrouve des vestiges des stades d'implantation à *Thalassodendron ciliatum* avec parfois de grosses colonies libres de *Goniopora stokesi*.

- Enfin, entre les zones de sédiments accumulés et stabilisés par les Phanérogames subsistent des cuvettes ou des mares, dans lesquelles on retrouve *Thalassodendron ciliatum* et *Syringodium isoetifolium* ainsi que divers Scléroractiniaires : *Aeropora palifera*, *Stylophora pistillata*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*.

### III - LA PENTE INTERNE

Du fait de la faible profondeur du lagon, la pente interne est presque inexistante. Il s'agit essentiellement d'un herbier dense, dont le sédiment est enrichi en éléments fins et où apparaît, outre la totalité des espèces citées pour le platier, *Thalassia hemprichii*.

Les massifs coralliens (*Porites somaliensis*, *Diploastrea heliopora*, *Favia stelligera*) dispersés dans cet herbier ont, sur le haut de la pente, une forme en microatolls.

Vers l'axe du chenal postrécifal, ils tendent à prendre des formes plus régulièrement hémisphériques, mais aussi à devenir polyspécifiques.

#### IV - LES PRINCIPALES VARIATIONS LATÉRALES

L'ensemble récifal de la région Sud Ifaty correspond à un seul bouclier récifal originel, et présente une morphologie et un peuplement relativement homogènes.

De fait, les variations latérales par rapport à la coupe moyenne présentée ci-dessus, sont peu importantes, et concernent exclusivement le platier récifal.

Dans la partie nord du dispositif étudié, juste au Sud de la fausse passe, le champ d'*Acropora* branchus est remplacé par un crochon de réfraction de matériel détritique de taille centimétrique. En arrière et au sud de ce crochon, s'étend une zone qui, d'un point de vue rhéologique, demeure influencée par la fausse passe et caractérisée par une abondance particulière de *Tubipora musica*, *Lemnalina humesi*, et *Phyllospongia papyracea*.

Dans la moitié sud de l'ensemble récifal Sud-Ifaty la largeur du champ de Scléractiniaux branchus diminue (elle n'est plus que de 100 à 150 m.) mais immédiatement en arrière de celui-ci, on observe une bande de quelques dizaines de mètres de large couverte, même en saison fraîche, par un peuplement très dense et quasi monospécifique de *Sargassum cf. densifolium*. La continuité du champ de Scléractiniaux branchus et de la bande de Sargasses est localement interrompue par un élément de levée détritique constitué d'une série de cinq dômes détritiques bien individualisés et très effilés vers l'arrière.

Dans le platier à petites colonies isolées, il existe, en arrière de la bande de Sargasses, une importante vasque, de plus de 100 m. de longueur.

Dans cette partie sud de la région Sud Ifaty, les colonies de Scléactiniaires sont en moyenne plus grosses que sur la coupe-type analysée précédemment. Comme elles sont également plus nombreuses, les formations construites tendent à s'organiser en un réseau d'abord lâche, vers l'intérieur du récif, puis en un réseau plus serré, et même, localement, en un platier tabulaire compact.

Les herbiers épirécifaux se développent relativement loin sur le platier et sous forme de tâches isolées, ils arrivent jusqu'à proximité de la vasque.

Tous ces indices (réduction de la largeur du champ de Scléactiniaires branchus, apparition locale de dômes détritiques, bien individualisés, tendance à l'existence de véritables formations construites s'organisant en un réseau tabulaire, progression des herbiers sur le platier) prouvent que la partie sud de l'ensemble récifal considéré montre un degré d'évolution plus avancé que la partie nord.

LES RECIFS ENTRE 23°15 S  
(EXTRÉMITÉ DE LA FLÈCHE NORD FIHERENANA)

ET LA POINTE DE BERAVINA  
(RÉGION DE SONGERITelo)

---

Les caractères bionomiques si particuliers des récifs de la région de Songéritelo sont le résultat d'une situation locale commandée par :

1) la faible étendue des "boucliers" récifaux originels, *sensu* PICARD 1967, quel que soit leur propre degré d'évolution ;

2) l'influence de l'embouchure toute proche du Fiherenana qui a pour conséquence :

- un écoulement de nappes d'eau (peu salées) sur le platier récifal, entraînant sur celui-ci l'existence d'un système complexe de déversoirs ;

- un apport de sédiments d'origine terrigène, lesquels, soit se déposent contre le littoral ou sur le platier, soit transitent vers l'extérieur du récif.

Dans ces conditions, la zonation des peuplements se présente sous un aspect atypique, caractérisé essentiellement par l'absence généralisée de levée détritique, cette dernière étant remplacée par un biotope à dominance de Corallinacées (nous continuerons à appeler platier externe, la partie du platier située en avant du biotope de substitution de la levée détritique, et platier interne, celle qui est située en arrière).



Les récifs de la région de Songéritelo représentent en fait, différents stades d'une modalité de type édaphique de régression des peuplements récifaux. Ces différents stades seront précisés dans le chapitre traitant de l'évolution des peuplements récifaux. Nous avons simplement tenté, dans l'analyse ci-dessous, de distinguer : d'une part, les éléments généraux de la zonation ; et d'autre part, les aspects plus particulièrement liés à l'existence des déversoirs.

## I - LA PENTE EXTERNE ET LE FRONT RECIFAL

Le front des formations récifales de la région de Songeritelo est, dans l'ensemble, en retrait par rapport à l'alignement des appareils récifaux situés plus au Nord et plus au Sud.

La morphologie particulière des éperons (conformation très irrégulière, rebords en encorbellement), dans laquelle les processus de concrétionnement jouent un grand rôle, dénote une progression rapide vers le large. Le récif tendrait donc à se réaligner. Cet aspect de progression se traduit aussi par le développement d'un important système de grottes, tunnels et boyaux obscurs, qui n'existe, dans les autres récifs, que de façon très localisée.

Les peuplements de la zone éperons et sillons, paraissent proches de ceux qui ont été analysés en détail à propos du Grand Récif. On doit cependant noter, au-delà de 15 m. environ, un ennoyage rapide des formations construites sous des sédiments en grande partie d'origine terrigène (dépôts d'une partie des apports du Fiherenana).

## II - LE PLATIER EXTERNE

L'ensemble des platiers des récifs de la région de Songeritelo, et le platier externe notamment, est caractérisé par l'importance des dépôts sableux, d'une part, et par le grand développement de la végétation algale d'autre part.

### a) La plateforme supérieure des éperons

Le peuplement de la plateforme supérieure des éperons est très comparable à celui qui a été observé dans la région Sud Ifaty. Les Corallinacées encroûtantes ou massives ont un taux de recouvrement sensiblement égal à celui des Scléactiniaires, parmi lesquels on retrouve, par ordre d'abondance décroissante : *Acropora humilis*, *Acropora corymbosa*, *Goniastrea retiformis*, *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Stylophora pistillata*, *Stylophora mordax* et, localement, *Galaxea fascicularis*.

Sur le rebord de cette plateforme supérieure, au niveau des B.M.V.E. s'installent préférentiellement diverses espèces d'*Acropora* plus ou moins encroûtantes (*Acropora cf. penguins*, *Acropora danai*) ainsi que *Millepora platyphylla*, présentant dans les modes les plus battus le faciès "honeycomb" et *Pavona clavus*, dont les colonies prennent une forme d'auvent épais.

La partie la plus interne de la plateforme supérieure, près de l'enracinement des éperons montre une réduction de la vitalité des Scléactiniaires dont les colonies sont arasées au sommet, et sont attaquées à leur base par des organismes foreurs, Sipunculides notamment. En même temps, apparaissent :

-La Phéophycée *Turbinaria decurrens* qui montre de plus, un très net maximum estival de développement;

- Les Zoanthaires *Palythoa capensis* et *Neozoanthus tullearensis*, ces deux dernières espèces étant localisées en arrière de *P. viscia*.

### b) L'ensellement externe

L'ensellement externe n'est pas un élément constant de la zonation des récifs de la région de Songeritelo. Il n'est pas individualisé, en général, au voisinage des criques et des déversoirs, et par ailleurs, son peuplement caractéristique peut disparaître à la suite d'un colmatage par des dépôts sableux.

On retrouve dans l'ensellement externe les restes des colonies des espèces de Scléactiniaires qui prolifèrent sur la plateforme supérieure des éperons. Presque toutes sont mortes, et fortement dégradées par une action biologique (Sipunculides foreurs) qui est à l'origine de la topographie "en ensellement" de cette zone. D'autres espèces de Scléactiniaires assurent le relai, en particulier : *Hydnophora excesa*, *Echinopora gemmacea*, *Platygyra daedala*, *Galaxea fascicularis*, *Acanthastrea echinata*, *Montipora* spp., *Favites pentagona*, *Favia pallida*, *Porites somaliensis*, *Porites solida*, *Synarea* spp.

L'élément bionomique le plus remarquable de l'ensellement externe est constitué par la végétation algale : outre la Phéophycée *Turbinaria decurrens*, déjà présente dans la zone précédente, on doit signaler diverses Chlorophycées : *Anadymone Wrightii*, *Halimeda cuneata* et surtout *Ulva* sp.1 (espèce à thalle aplati en forme de lame), très abondante. Les Rhodophycées sont également nombreuses, en particulier les espèces suivantes : *Liagopora* sp., *Gelidiopsis rigida*, *Eucheuma edule*, *Eucheuma* cf. *speciosum*, *Eucheuma* sp.1, *Amansia glomerata*.

### c) Le glacis récifal

Le glacis récifal est une zone bien individualisée mais étroite. Il est constitué essentiellement par un revêtement de Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp.) en faible pente vers le large, sur lequel s'installent diverses Chlorophycées (surtout développées en période estivale) avec une abondance particulière d'*Ulva* sp. 2 (espèce à thalle "crispé"). Les Scléactiniaires sont

rares sur le glacis récifal à l'exception de *Montipora sp.* et *Goniastrea retiformis*.

### III - LES LEVEES DETRITIQUES OU LEURS BIOTOPES DE SUBSTITUTION

Les levées détritiques occupent des surfaces très restreintes, dans l'ensemble des récifs de la région de Songeritelo du fait, notamment de l'insuffisance d'alimentation en blocs coralliens provenant du front externe. Par ailleurs, la généralisation des écoulements d'eaux vers la mer, à marée basse, permet à une formation organogène de s'installer à la place de la levée détritique. Il s'agit d'un concrétionnement en léger relief, constitué par l'empilement des thalles lamellaires d'une espèce de Corallinacée et qui entraîne l'existence sur le platier interne d'une retenue d'eau épirécifale, au même titre qu'une levée détritique.

Cette structure en relief, à base de Corallinacées lamellaires dont les thalles cimentent les tubes d'un Gastéropode Vermetidae (*Dendropoma sp. 1*, espèce à ouverture rétrécie) dans les parties les plus hautes, est généralement recouverte par une végétation d'*Ulva sp. 2*.

Un autre élément constant, et très commun dans ce biotope, est le Zonithaire *Isaurus spongicus*. Localement, ce dispositif peut être coiffé, et même totalement envahi parfois, par des formations construites sableuses dues au Sabellariidae *Idanthyrus pennatus*, ce dernier agglomérant les particules sédimentaires en suspension pour construire son tube (de façon analogue à la *Sabellaria alveolata*).

La partie interne de la structure à Corallinacées lamellaires est l'objet d'une attaque intense de la part de Spongiaires (plusieurs espèces de *Cliona*) et, vers l'intérieur, est bordée par un concrétionnement plus ou moins tabulaire de Corallinacées massives (*Neogoniolithon cf. fosliei*) dont l'activité est à l'origine de la formation de nombreuses cuvettes d'obturation.

Cette zone concrétionnée par *Neogoniolithon cf. Fosliei* est elle-même, sur sa partie arrière (où les Corallinacées sont en état de vitalité réduite et parfois mortes) en voie de destruction par l'action de l'Echinide *Echinometra mathaei*, très abondant qui creuse des cupules.

On doit mentionner, par ailleurs, la présence de Phéophycées (*Cystoseira sp.*, *Sargassum cf. heterophyllum*, *Padina gymnospora*) et de Scléractiniaires encroûtants (*Montipora sp.*, *Porites somaliensis*, *Goniastrea pectinata*, *Favites abdita*, *Platygyra daedala*, *Turbinaria mesenterina*, *Cyphastrea chalcidum*).

#### IV - LE PLATIER INTERNE

Le platier interne montre, tout comme les biotopes que nous venons d'étudier, un ensablement qui a pour conséquences :

- Une réduction de la diversité des espèces de Scléractiniaires,
- Un développement des peuplements de Métaphytes (végétation algale et phanérogamique),
- Un certain effacement de la zonation, qui se traduit par l'existence de taches d'herbier plus ou moins isolées, jusqu'au niveau de la zone tabulaire concrétionnée à *Neogoniolithon cf. Fosliei*.

##### a) Le platier construit

D'un point de vue morphologique, le platier construit des récifs de la région de Songeritelo représente un stade intermédiaire entre un platier en réseau lâche et un platier à alignements. Les formations secondaires dues aux Scléractiniaires sont arasées (aspect tabulaire).

Les espèces sont celles déjà citées pour la zone précédente, auxquelles s'ajoutent : *Psammocora contigua*, *Psammocora nierstraszi*, *Pavona divaricata*, *Echinopora lamellosa*, *Acropora palifera*.

Beaucoup de colonies sont chétives, ou même mortes. On observe très souvent une recolonisation des colonies mortes par *Porites somaliensis* qui paraît être une espèce résistant mieux aux "frottements" du sédiment en transit.

Localement, le Zoanthaire *Zoanthus sansibaricus* est abondant. L'astéride *Acanthaster planci* est régulièrement rencontrée dans ce biotope, où elle demeure toutefois assez rare.

#### b) Le platier à éléments dispersés et à microatolls

Le peuplement du platier à éléments dispersés et à microatolls ne représente que l'appauvrissement du peuplement précédent : les microatolls de *Porites somaliensis* constituent l'élément dominant, avec quelques colonies très dispersées d'*Acropora palifera* ou de *Stylophora pistillata*.

Dans cette même zone on observe, en mélange avec les formations de Scléractiniaires (ou se distribuant en taches isolées) des peuplements algaux et des éléments d'herbiers. Les peuplements algaux sont dominés par les grandes Phéophycées *Cystoseira* sp., *Sargassum* cf. *heterophyllum* et *Turbinaria ornata*. En outre, les espèces suivantes ont été recensées : *Bornetella spherica*, *Caulerpa lentillifera*, *Caulerpa racemosa*, *Chamaedoris delphini*, *Colpomenia sinuosa*, *Padina gymmospora*, *Pocockiella variegata*, *Liagora ceranoides*. Au voisinage des herbiers, *Avrainvillea erecta* et *Liagora* cf. *valida* sont plus particulièrement abondantes.

Les passées d'herbiers (pelouse mixte à *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Halodule uninervis*, ou peuplements purs à *Thalassodendron ciliatum*) se présentent sous forme de banquettes d'érosion qui traduisent localement l'intensité des écoulements d'eau sur le platier.

## V - LES HERBIERS DE PHANEROGAMES

Nous avons déjà signalé que des passées d'herbiers de Phanérogames pouvaient se trouver sur le platier interne jusqu'au voisinage de la levée détritique ou de ses biotopes de substitution. Il existe, de plus, une large zone de transition entre le platier à éléments dispersés -microatolls et les herbiers proprement dits, ces derniers occupant la moitié interne du platier récifal.

A l'exception de quelques taches de peuplements purs de *Thalassodendron ciliatum* (dans les zones déprimées ou les mares d'érosion) les herbiers sont constitués par une pelouse mixte à *Syringodium isoetifolium*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Thalassia hemprichii*, *Halodule uninervis*. Cette pelouse mixte, qui renferme de nombreuses Oreasteridae (*Protoreaster nodosus*, *Pentaceraster mammilatus*, *Culcita schmidelliana*) et des blocs morts portant des Phéophycées (*Cystosira* sp., *Sargassum* cf. *heterophyllum*) est fréquemment disséquée en banquettes d'érosion, par les courants dus au Fiherenana principalement. Les herbiers sont d'ailleurs encombrés, dans leur partie médiane, par les dépôts, vaso-sableux, d'origine fluviatile dont les parties les plus hautes sont stabilisées par une végétation de *Lyngbya* cf. *majuscula*. Cet apport de particules terrigènes vaseuses ou sableuses paraît favorable à l'implantation d'*Halophila ovalis*, ainsi qu'à *Thalassia hemprichii*, qui prolifère dans la partie interne des herbiers.

Enfin, au voisinage de la vasière littorale à *Vaucheria*, qui marque la fin du domaine récifal, se développent des taches d'*Halophila stipulacea* dans un herbier clairsemé à *Halodule uninervis* et *Thalassia hemprichii*.

## VI - LES PRINCIPALES VARIATIONS LATÉRALES

Il existe, par rapport à la zonation analysée ci-dessus, un certain nombre de variations qui portent, avant tout, sur la partie antérieure des récifs (platier externe, équivalent de la levée détritique). Ces variations sont liées à l'existence soit de petits "boucliers" récifaux originels, soit de diverses modalités de déversoirs.

a) Les boucliers originels, de dimensions réduites, sont au nombre de deux, l'un étant situé par le travers du village de Songeritelo, l'autre environ 2 km plus au Sud. Ces zones de "boucliers" sont en légère avancée par rapport au reste du récif, ce qui provoque un décalage de la zonation vers le large. Par ailleurs, il existe une levée détritique embryonnaire dans la plus septentrionale de ces deux zones, normalement constituée (levée en dômes) dans la seconde.

b) Peuplements de déversoirs.

La composition des peuplements de déversoirs est fonction de la résultante d'un certain nombre de facteurs qui sont principalement :

- hydrodynamiques : nature (écoulement canalisé, écoulement en nappe) et vitesse de l'écoulement des eaux ;
- sédimentologiques : transport de sédiment, débit solide ;
- écologiques : position dans l'étagement.

### Prédominance des facteurs hydrodynamiques

Des écoulements canalisés existent dès le platier construit, dans la partie terminale des couloirs sableux. Le fond de ces couloirs est tapissé de sédiments coralliens mal calibrés, généralement sans Métaphytes, alors que le rebord des parois porte une végétation dense de *Sargassum cf. heterophyllum*.



Les couloirs d'écoulement peuvent entailler sur toute leur largeur les biotopes de substitution de la levée détritique et se terminer au niveau du glacis récifal, ou même de l'ensellement externe, par un épandage de sédiment colonisé par la Phanérogame *Thalassodendron ciliatum*.

Les déversoirs véritables constituent des interruptions plus ou moins larges dans les formations à base de Corallinacées lamellaires qui se substituent à la levée détritique. Ces déversoirs peuvent être envahis, soit par un herbier de *Thalassodendron ciliatum*, débordant plus ou moins largement sur le platier externe, soit, dans le cas d'écoulements moins rapides, par une pelouse mixte, établie sur un sable relativement fin.

Les actions rhéologiques peuvent être importantes dans certaines zones, très localisées, des bas niveaux du platier externe : c'est le cas autour des trous souffleurs et des fissures de jaillissement, d'une part, et à la périphérie (rebord) des criques externes, d'autre part. Dans ces biotopes particuliers, s'installe un peuplement paucispécifique dominé par des Zoanthaires : *Palythoa liscia* autour des trous souffleurs, *Palythoa capensis* en bordure des criques.

#### Prédominance des facteurs sédimentologiques

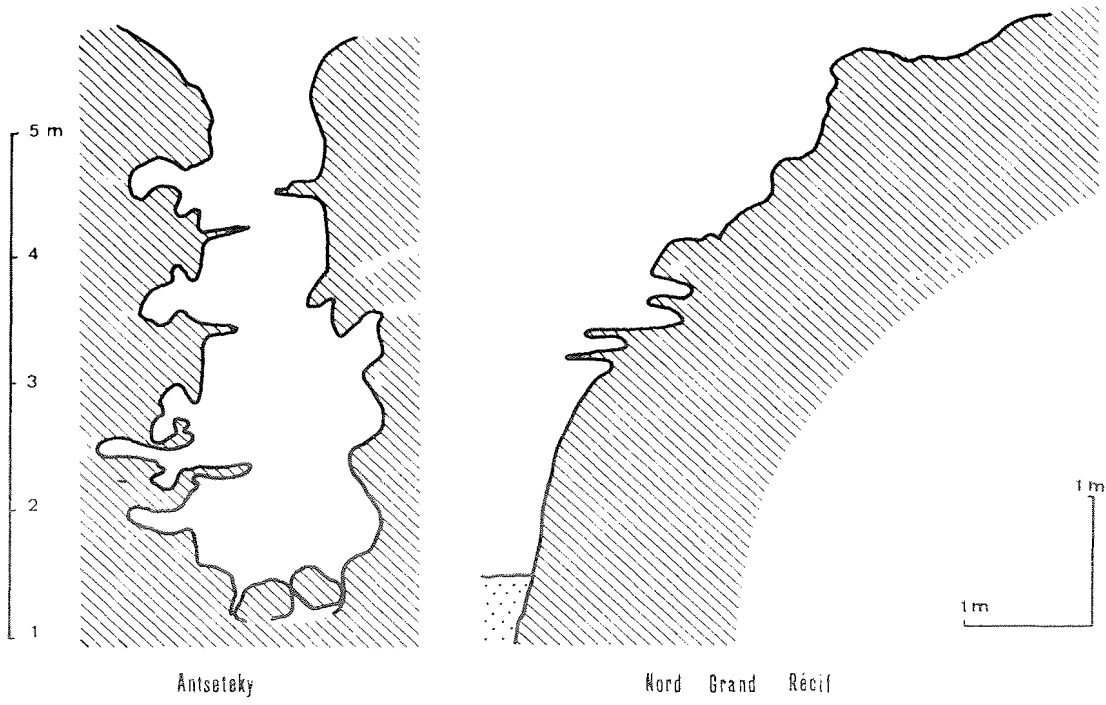
Lorsque les transports de sédiment sont constants et importants des formations à *Idanthyrus pennatus* comparables aux massifs d'Hermelles des côtes d'Europe, s'installent dans les déversoirs, couvrant parfois plusieurs dizaines de mètres carrés. Il apparaît de plus, qu'une partie des sédiments transportés par les eaux transitant pendant le jusant au-dessus du platier, ne peut franchir la crête que constitue les formations de Corallinacées lamellaires, et reste bloquée en arrière de celle-ci. Sur les dépôts ainsi piégés, peut localement s'amorcer une installation d'herbier mixte.

Prédominance des facteurs écologiques

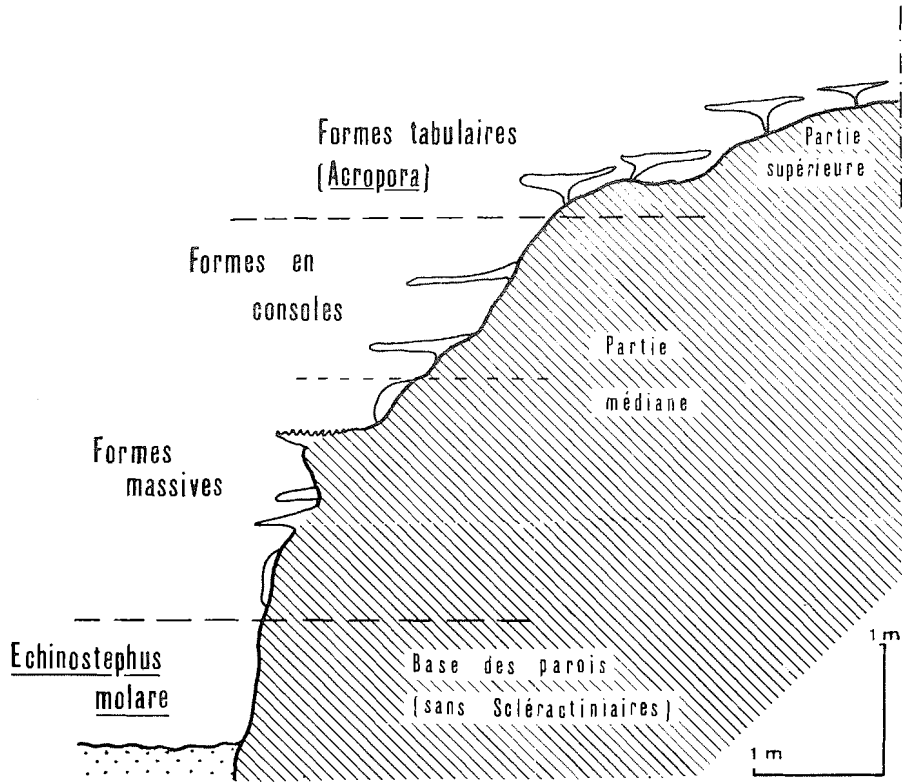
Sur le platier externe, l'écoulement de l'eau à basse mer est en général laminaire (écoulement en nappe à faible vitesse). A la limite, il peut n'être que le simple ressuyage des eaux d'imbibition des formations organogènes existant à proximité et plus haut situées dans l'étagement (levée détritique ou équivalent). Par ailleurs, le transport de matériaux sédimentaires est réduit sur le platier externe, car la plus grande partie des éléments figurés s'est déposée en amont.

Dans ces conditions, qui sont réalisées sur le glacis récifal et dans le périmètre d'influence des criques externes (au voisinage des criques mais pas sur le rebord même), se développe un peuplement à *Jania cf. rubens*, *Phyllospongia papyracea* et *Phyllospongia foliascens*.

En définitive, les écoulements d'eau et les transferts et dépôts de sédiments liés à l'embouchure du Fiherenana sont, dans l'ensemble des récifs de la région de Songeritelo, des facteurs favorisant le développement des Algues (Corallinacées aussi bien qu'Algues molles) et des Zoanthaires pour lesquels, outre celles déjà citées, les espèces suivantes ont été récoltées : *Neozoanthus tulearensis*, *Palythoa cf. heideri*, *Palythoa multisulcata*.



a. Profils des éperons-sillons



b. Zonation sur la paroi d'un sillon

Fig 27a Peuplement de la zone éperons-sillons

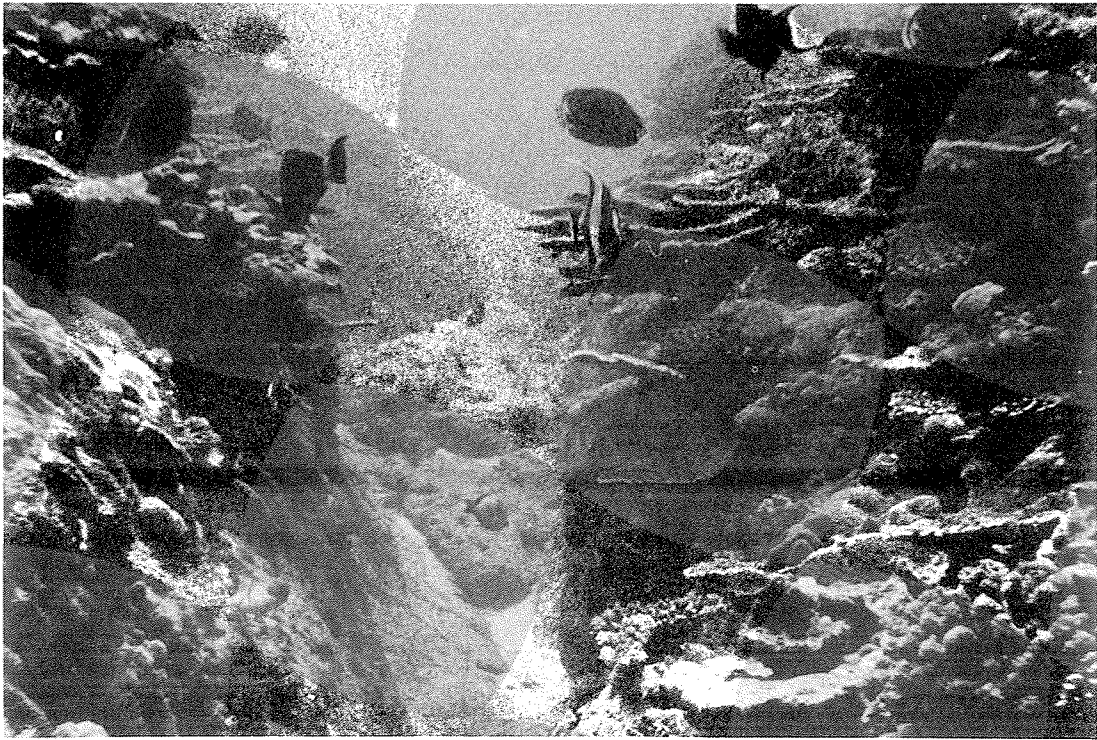


Fig 27 b. Pente externe, zone eperons-sillons. Profondeur 12 m.

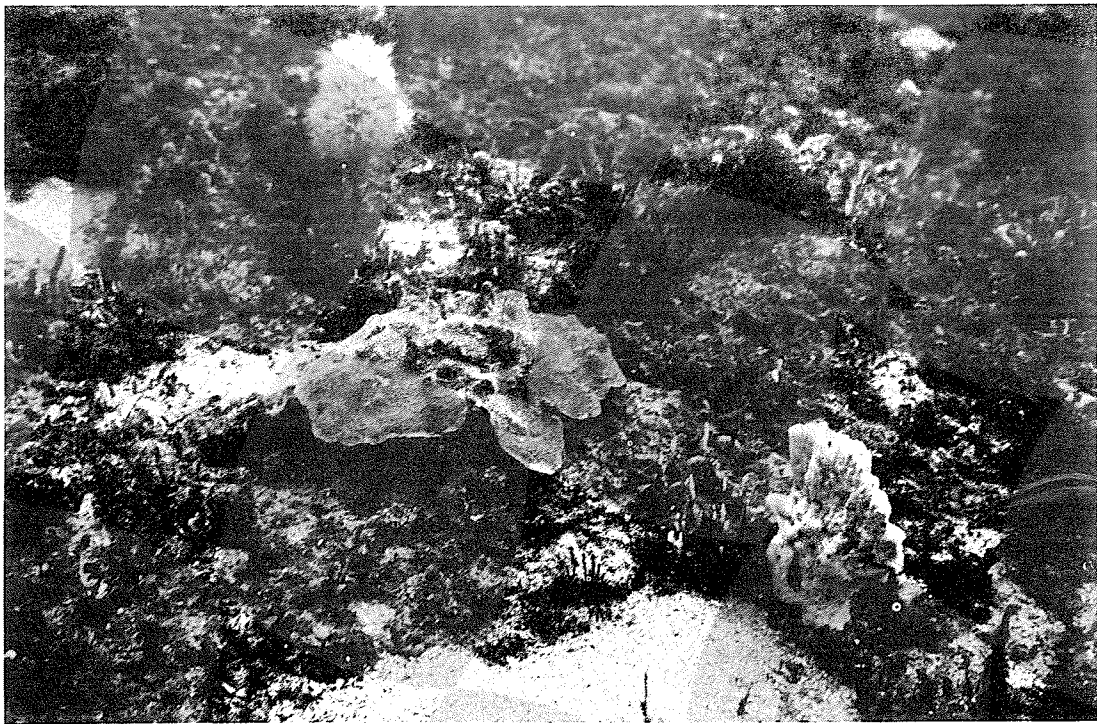


Fig 28. Dalle corallienne. Aspect à *Antipathes abies*, *Spirastrella inconstans* et *Turbinaria sp.* Profondeur 26 m.

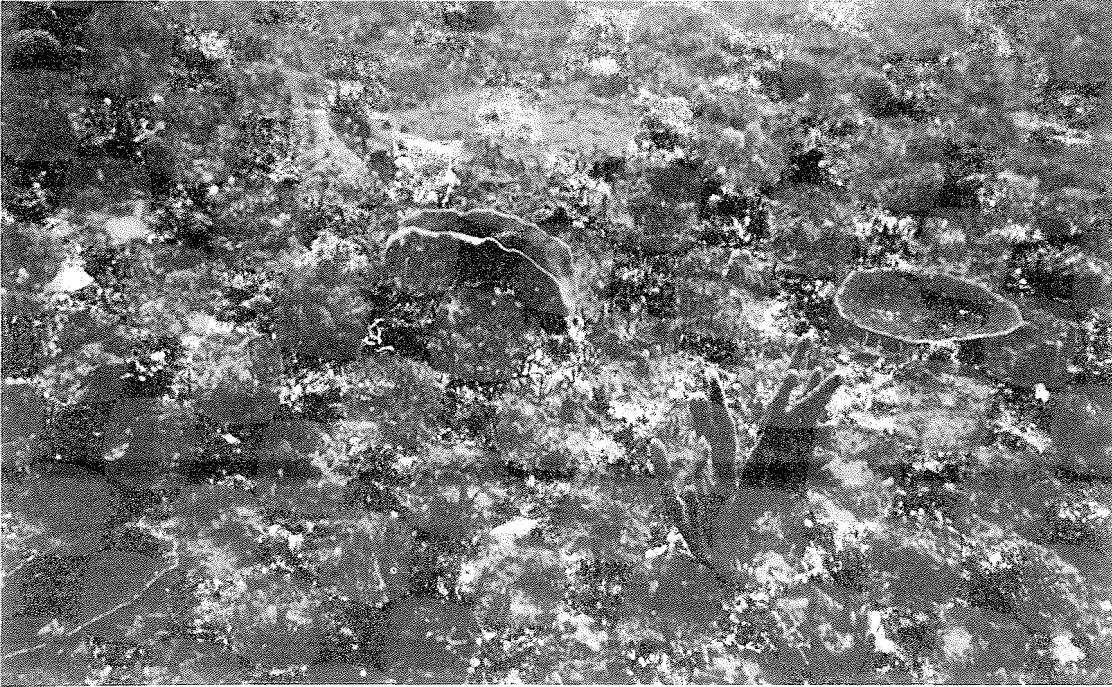


Fig. 29 Dalle corallienne. Aspect à *Leptoseris*, Algues molles et Spongiaires divers. Profondeur 29 m.



Fig.30 Dalle corallienne. Peuplement de grands Spongiaires (*Petrosia testudinaria*, *Petrosia sp.*) Profondeur 32 m.



Fig. 31 Dalle corallienne. Peuplement à dominance d' Algues et de Spongiaires (?*Spirastrella* sp., *Clathria foliascens*)



Fig. 32 Dalle corallienne. Aspect à *Lytocarpus* spp. et *Antipathes abies*. Profondeur 45 m.

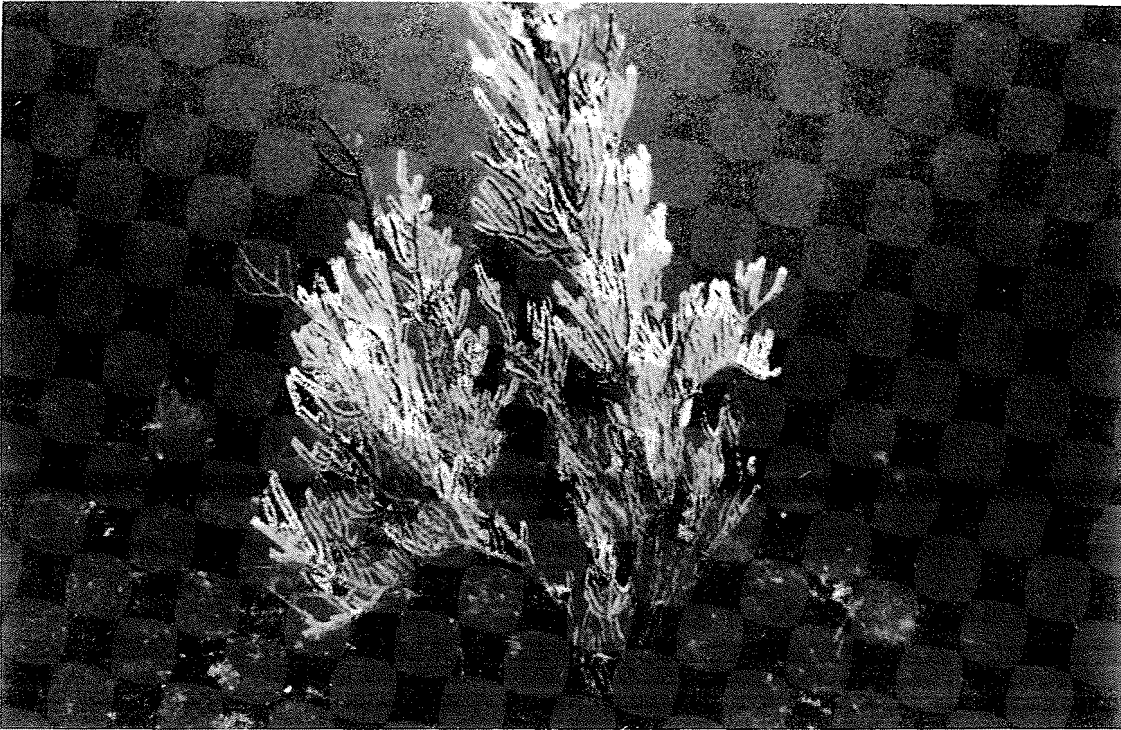


Fig. 33 Dalle corallienne. *Antipathes* sp. Profondeur 50 m.

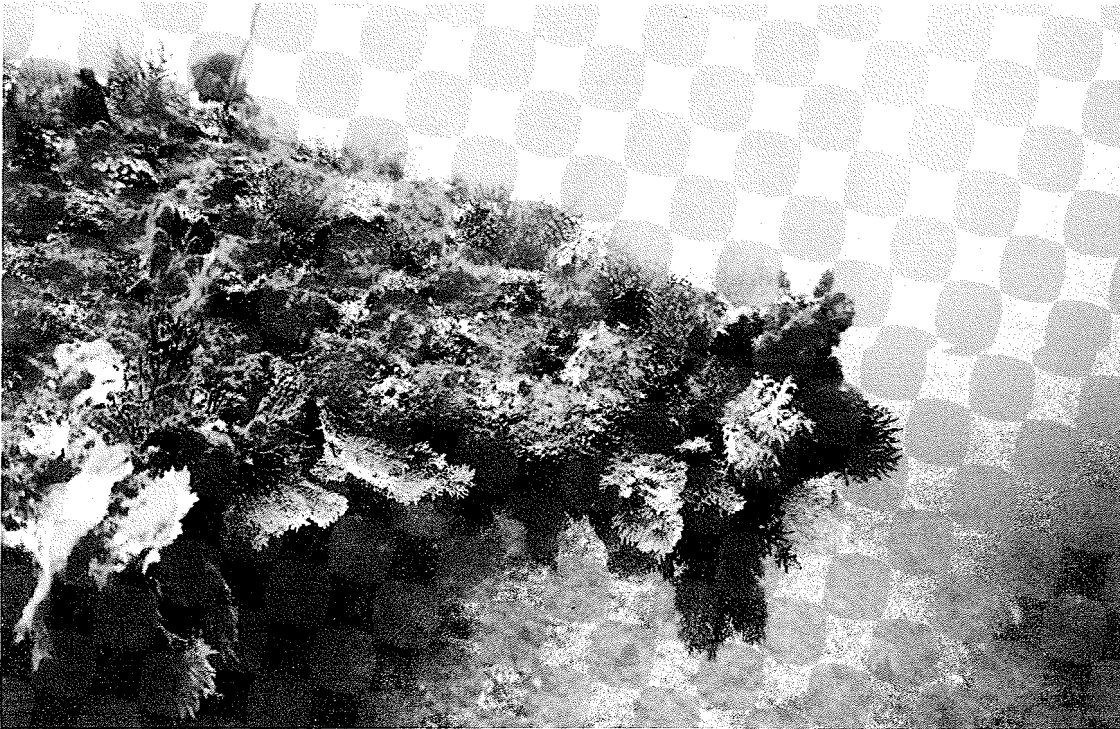


Fig. 34 Rebord inférieur de la dalle corallienne. Aspect à *Bebryce densa*, *Tropidozoum* sp., *Stylaster duchassaingii*. Profondeur 52 m .



Fig. 35 Dalle corallienne. Aspect à *Antipathes abies* et *Cirripathes anguina*. Profondeur 50 m.



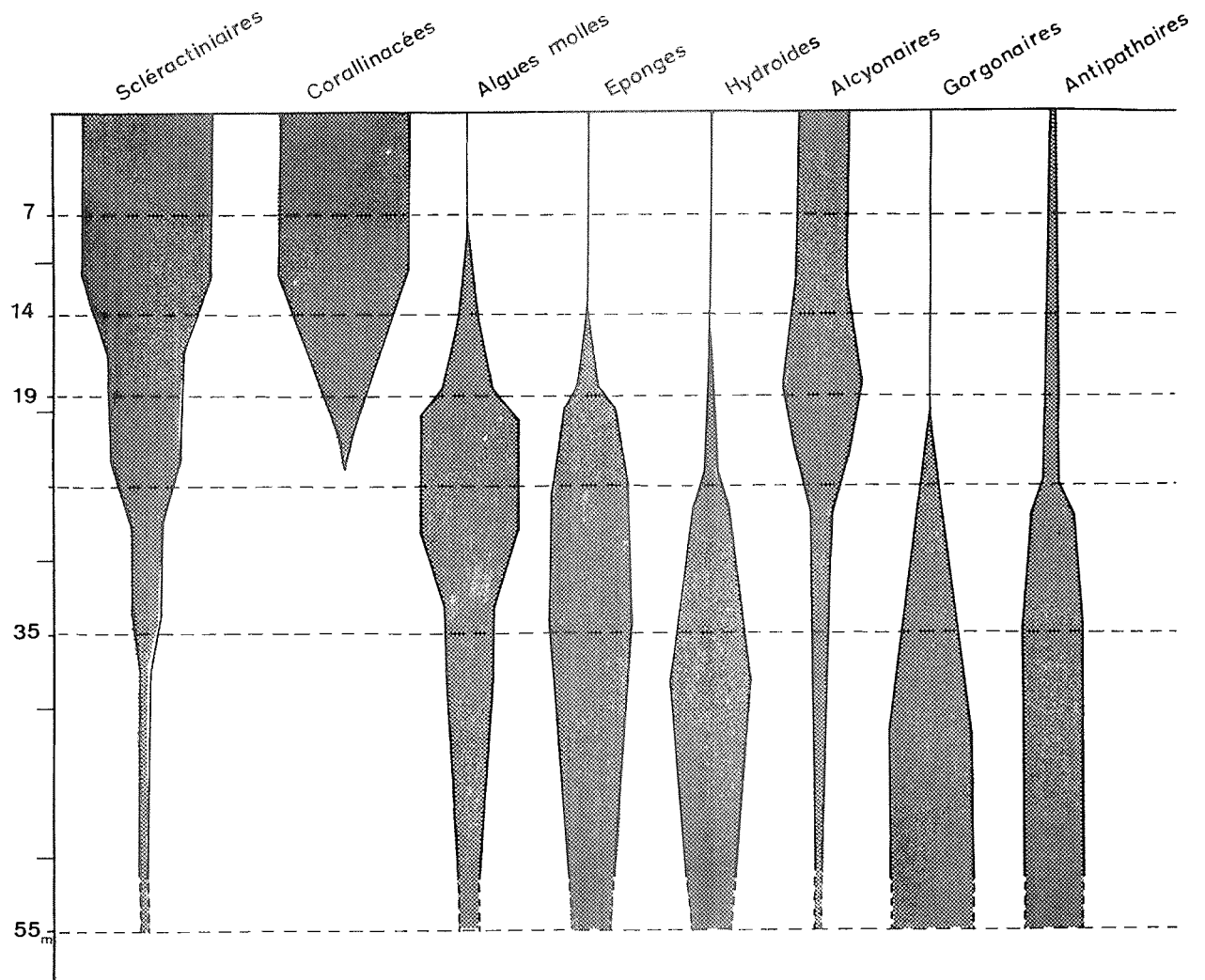
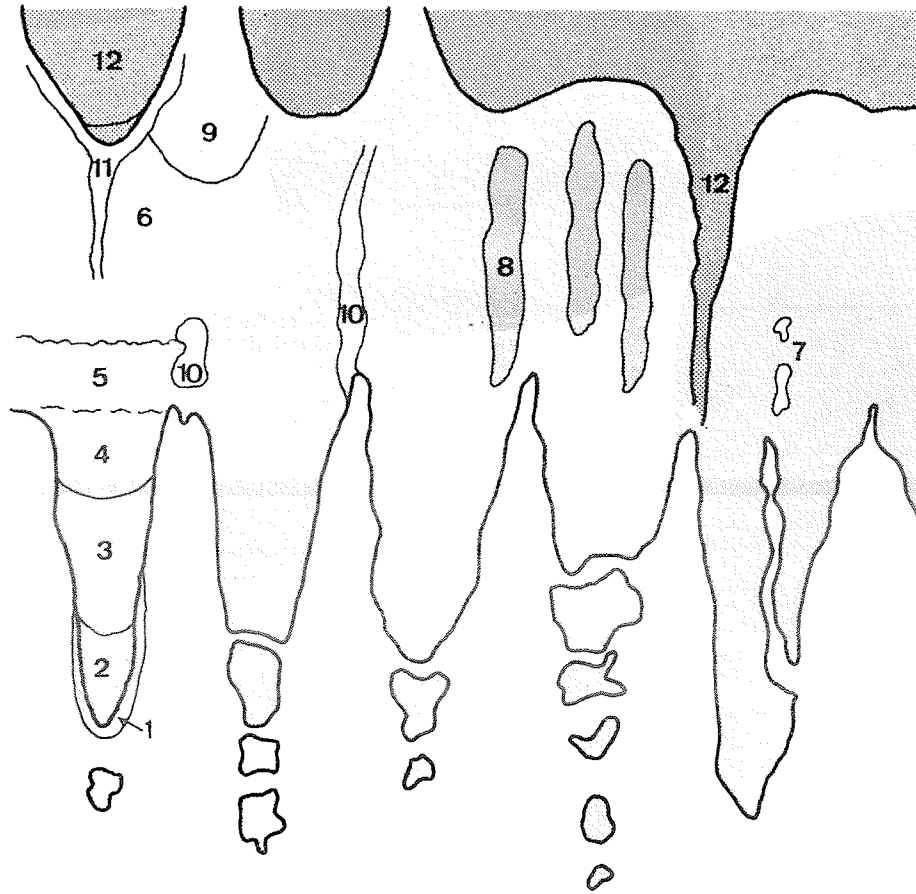


Fig 36 Variations de la composition du peuplement en fonction de la profondeur (Pente externe)



1	Périphérie et recort des éperons	1
2	Partie antérieure des éperons	2
3	Partie médiane des éperons	3
4	Partie basale des éperons	4
5	Ensemblement externe	5
6	Glacis récifal	6
7	Trous soufleurs	7
8	Banquettes résiduelles	8
9	Cônes d'épandage	9
10	Rainures ou tranchées	10
11	Rigoles de drainage des dômes	11
12	Couloir d'alimentation	12

Fig. 37 a Les biotopes du platier externe.



Fig.37b Aspect général du platier externe (glacis, ensellement, plateforme supérieure des éperons).



Fig.37c Plateforme supérieure des éperons, à basse mer de grande vive eau.

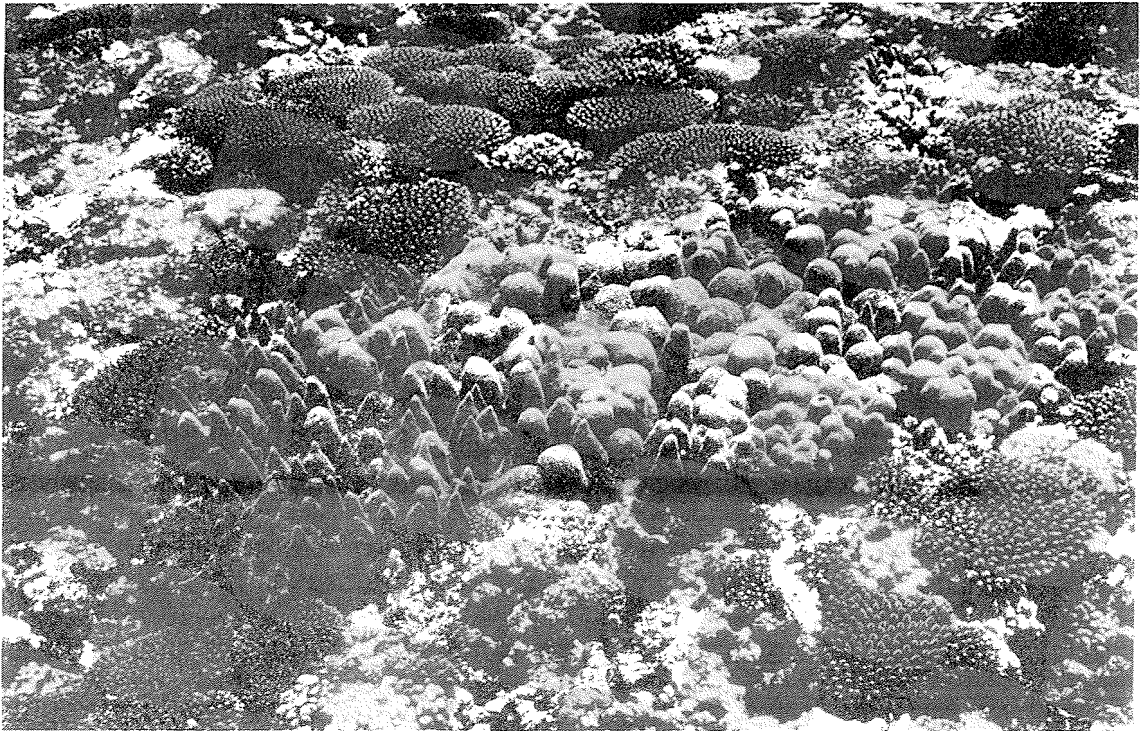


Fig. 38 Plateforme supérieure des éperons. Peuplement à *Acropora cf penguins* et *Acropora humilis*.

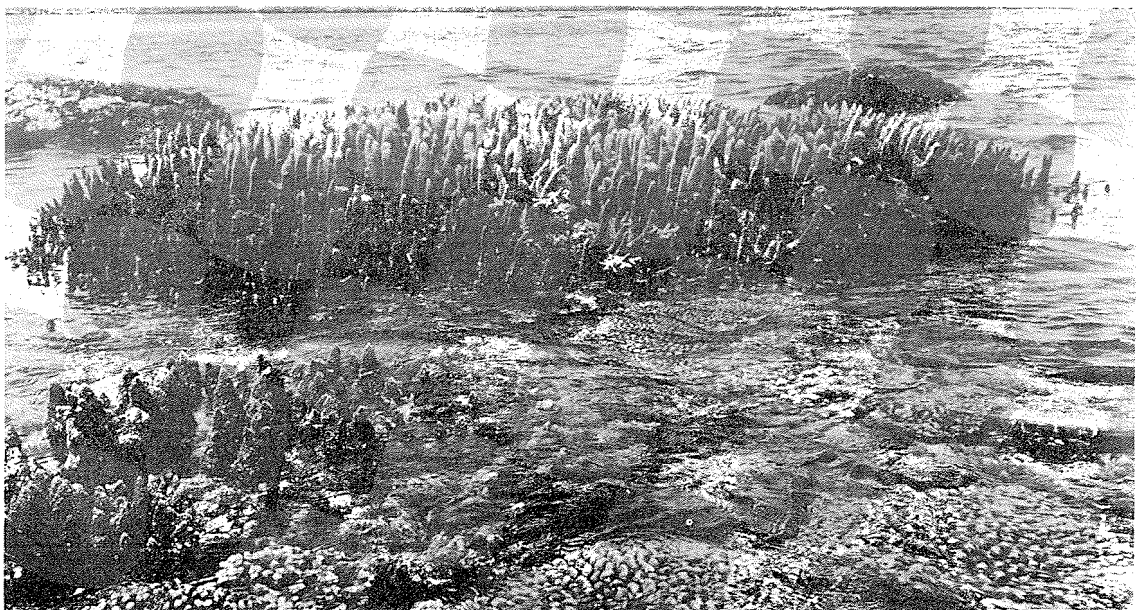


Fig. 39 Rebord de la plateforme supérieure des éperons. Aspect à *Acropora decipiens*.

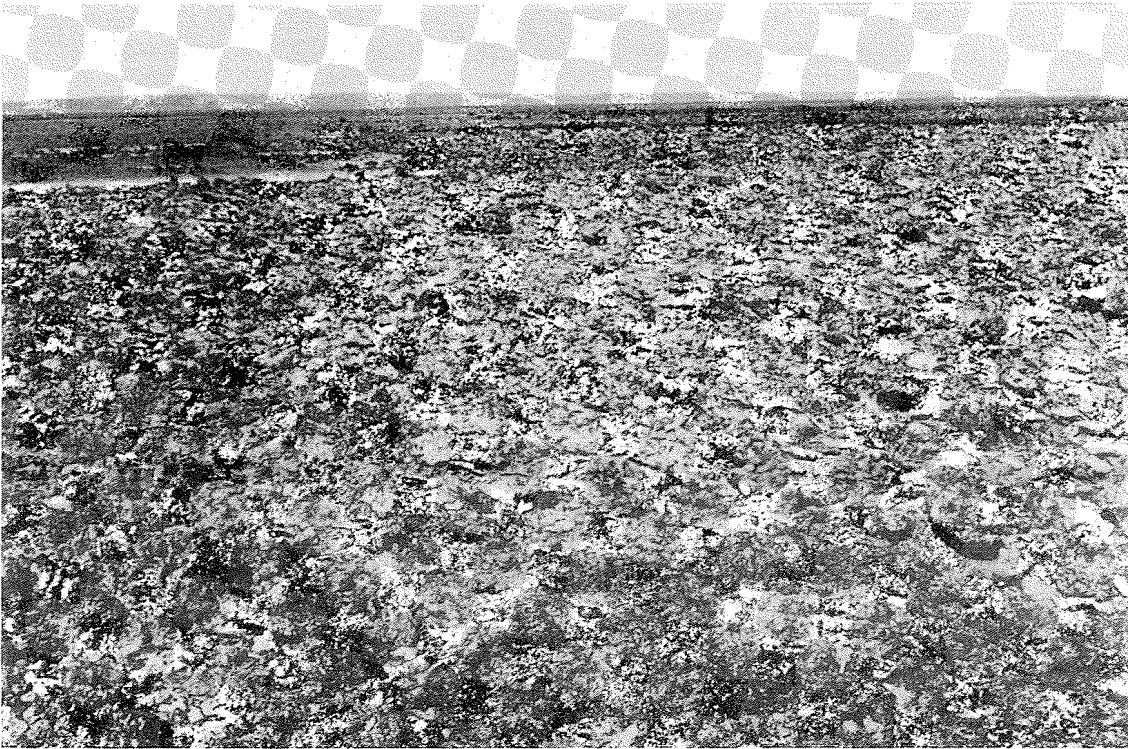


Fig.40 Levée détritique. Grand Récif, secteur centre-Sud.



Fig. 41 Platier interne : Platier compact (Antseteky).



Fig.42 Platier interne en réseau (Grand Récif).



Fig.43 Platier interne à alignements coralliens (Zone centrale du Grand Récif).



Fig. 44 Platier interne construit et dépression médiane secondaire (Secteur centre-Sud).



Fig. 45 Platier à éléments dispersés.



Fig. 47 Herbiers épiphytiques à *Thalassodendron ciliatum*.

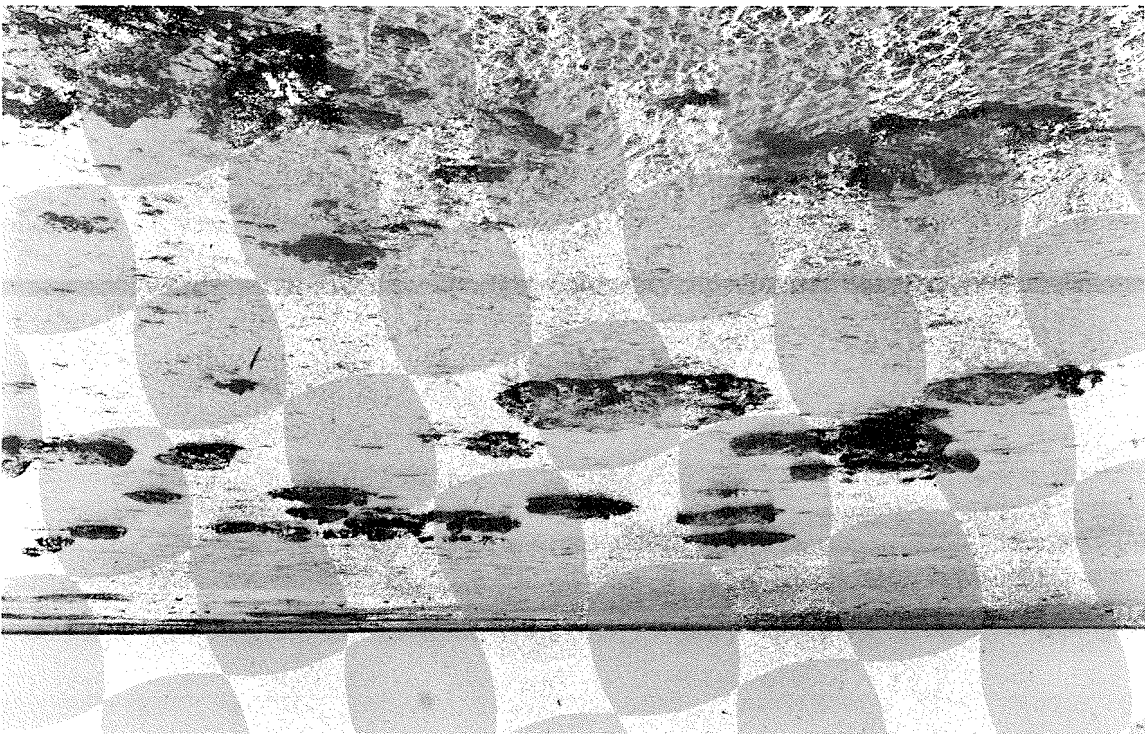


Fig. 46 Platier à microatolls (Zone centrale Grand Récif).



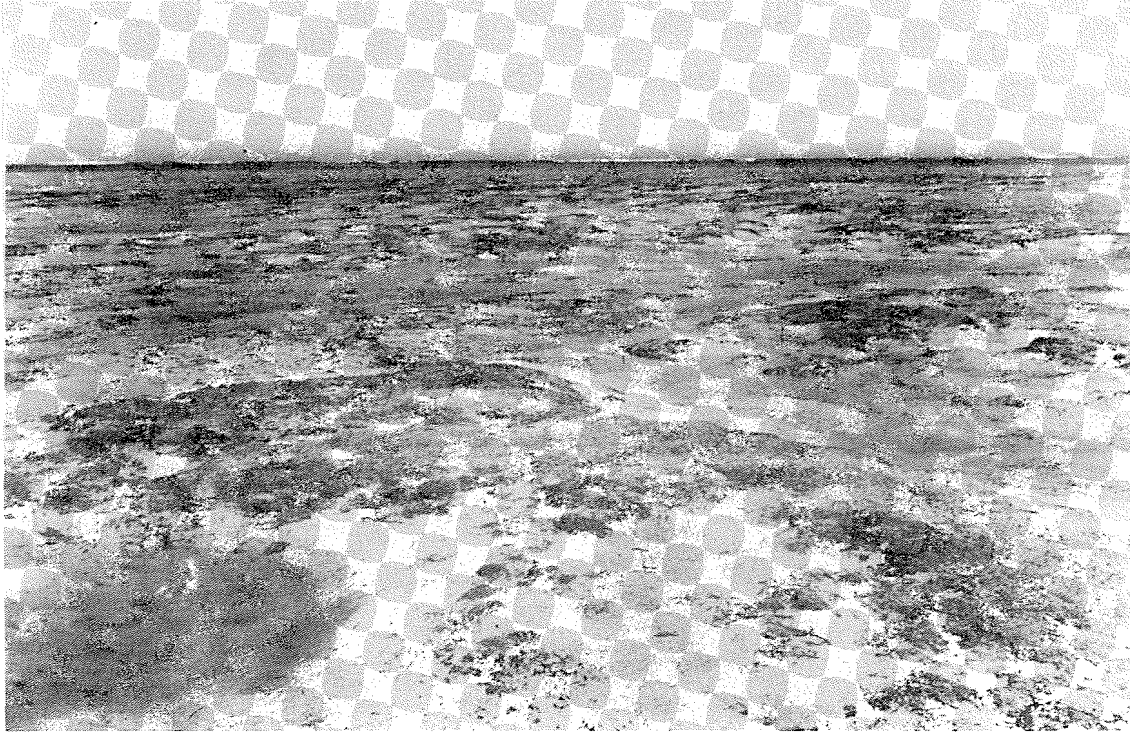


Fig. 48 Banc de sable et banquettes de rétention à *Mesochaetopterus minutus* (Mitsatobe).

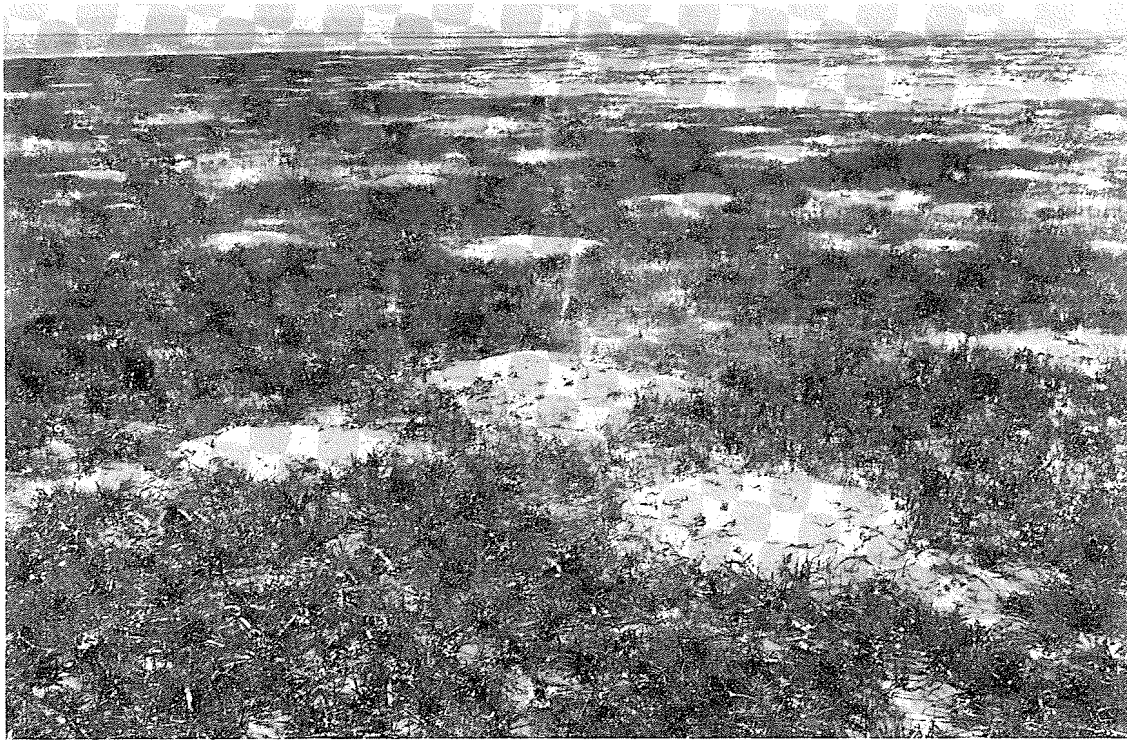


Fig. 49 Herbiers à *Syringodium isoetifolium*, sur la partie la plus interne du platier.

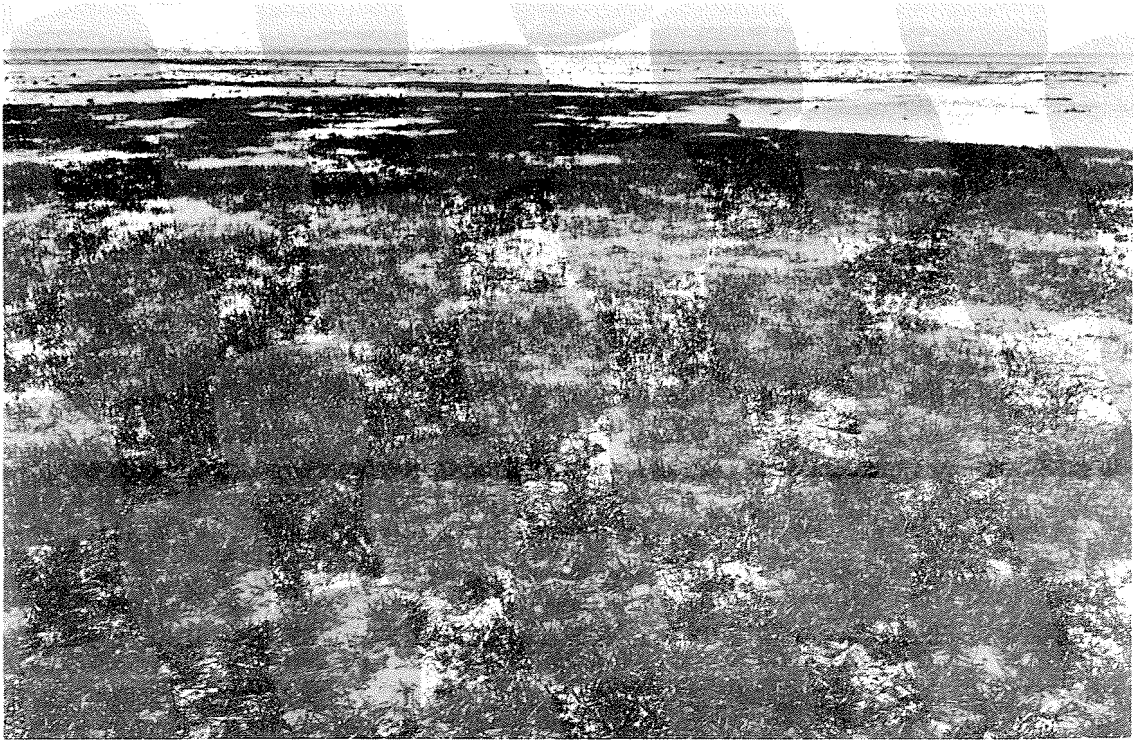


Fig. 50 Herbiers épirécifaux. Pelouse mixte à *Thalassia hemprichii*, *Syringodium isoetifolium*, *Halodule uninervis*.



Fig. 51 Peuplement de *Goniopora stokesi* dans un herbier à *Thalassodendrum ciliatum*.



Fig. 52 Pente interne : Herbier à *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Halodule uninervis*. Profondeur 4 m.



Fig. 53 Pente interne : Herbier à *Halophila stipulacea*. Profondeur 7 m.

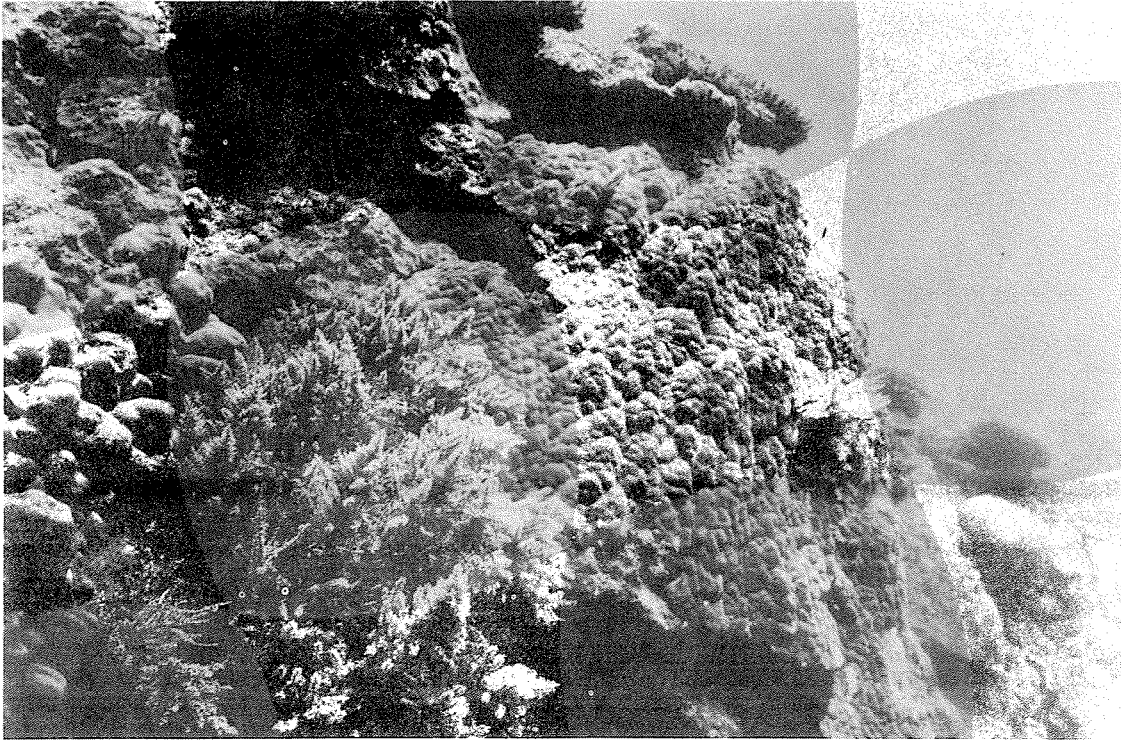


Fig. 54 Pente interne à *Porites somaliensis*. Profondeur 6 m.

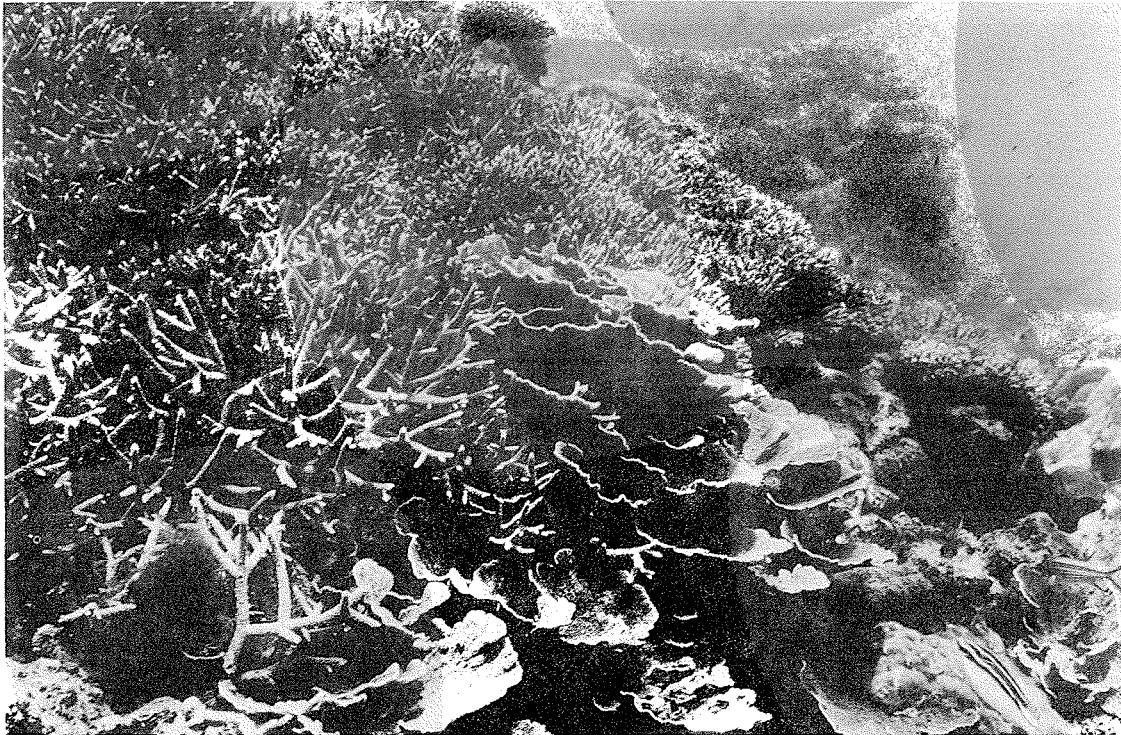


Fig. 55 Pente interne : Peuplement à *Acropora pharaonis*,  
et *Montipora foliosa*. Profondeur 2 m.

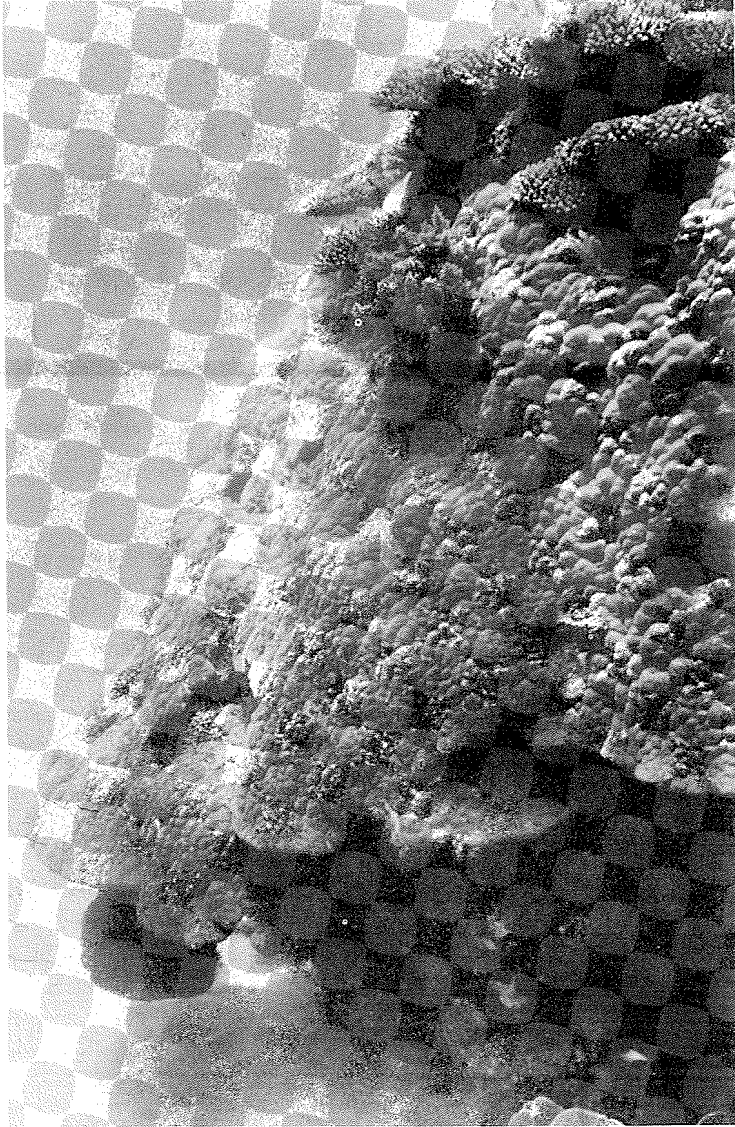


Fig.56 Formation corallienne de lagon :  
Massif de *Porites somaliensis*.  
Profondeur 5 m.

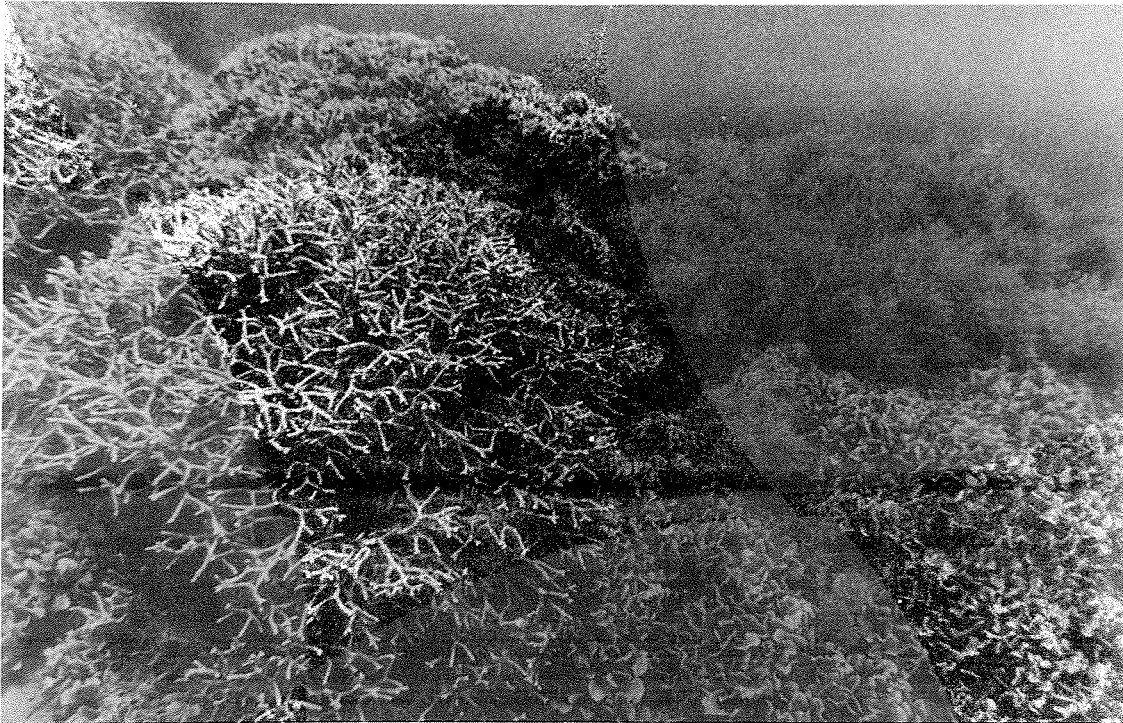


Fig.57 Pente des vasques et lagons enclavés: Peuplement à *Millepora intricata*, *Coelogorgia palmosa*, *Pavona* sp. Profondeur 5 m.



Fig. 58 Pente des vasques et lagons enclavés ; Peuplements à *Halomitra philippinensis*. Profondeur 8 m.

Fig 59 Déversoirs de la Grande crique (Ankolatsy bé)

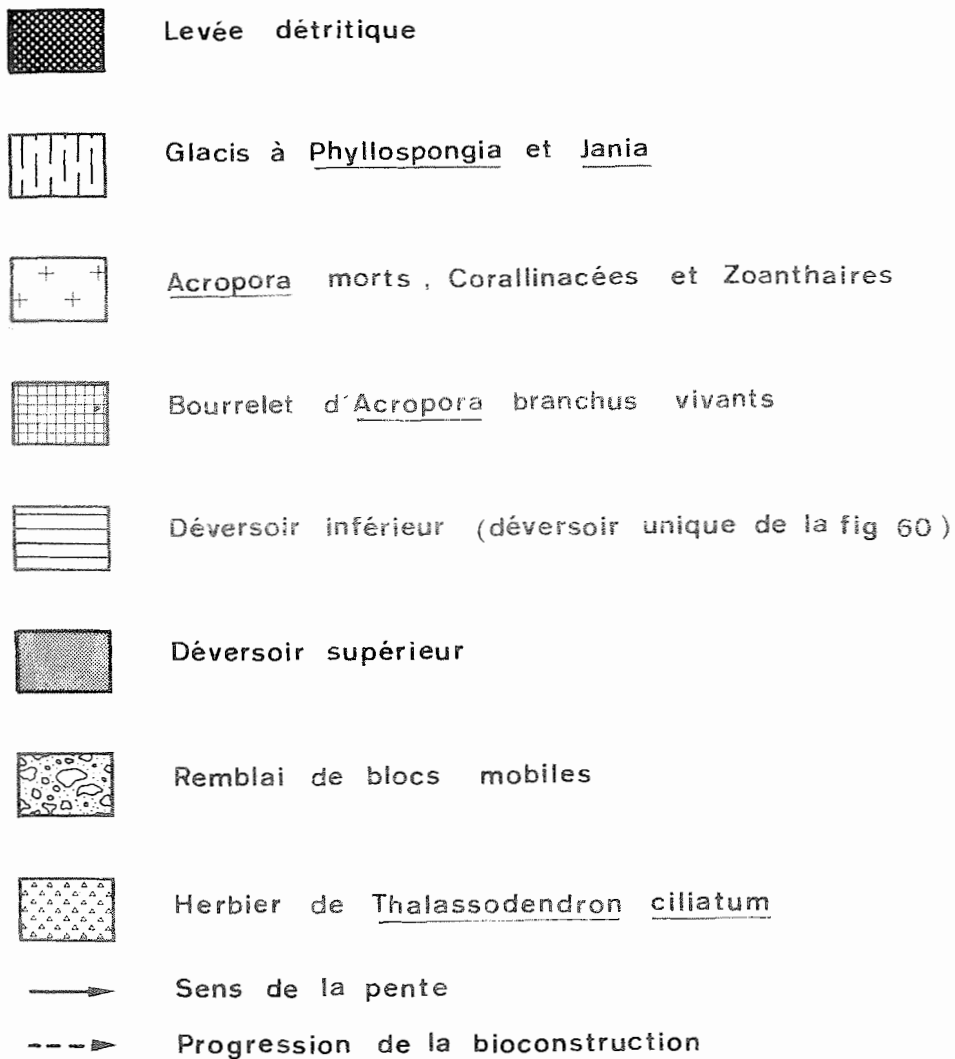
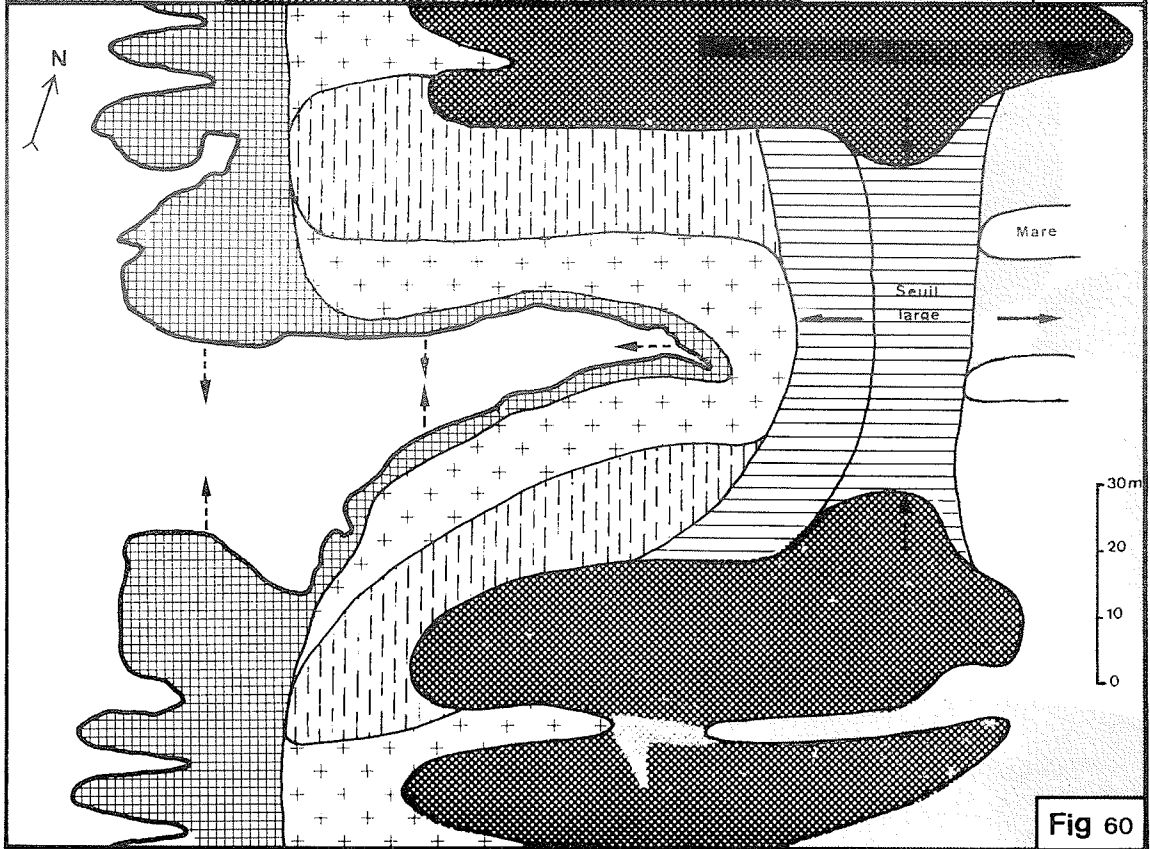
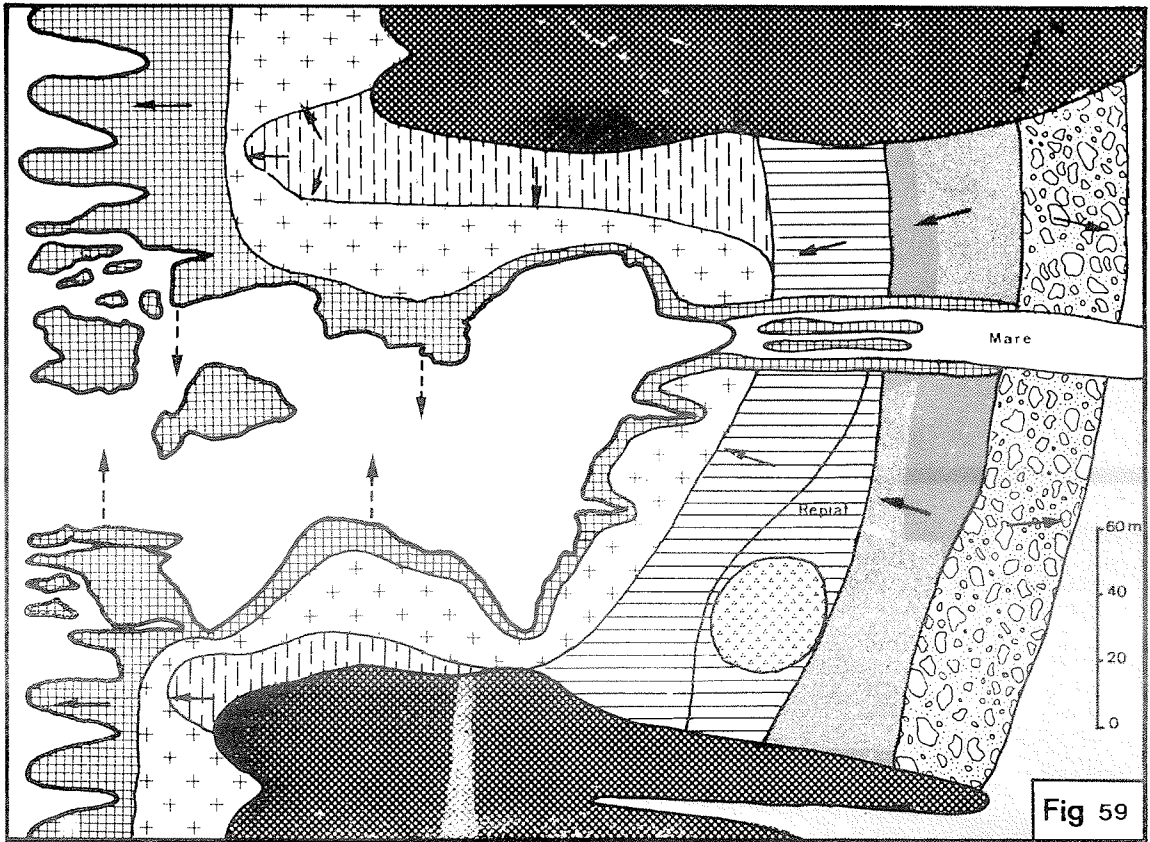


Fig 60 Déversoir de la crique en V (Ankolatsy kely)





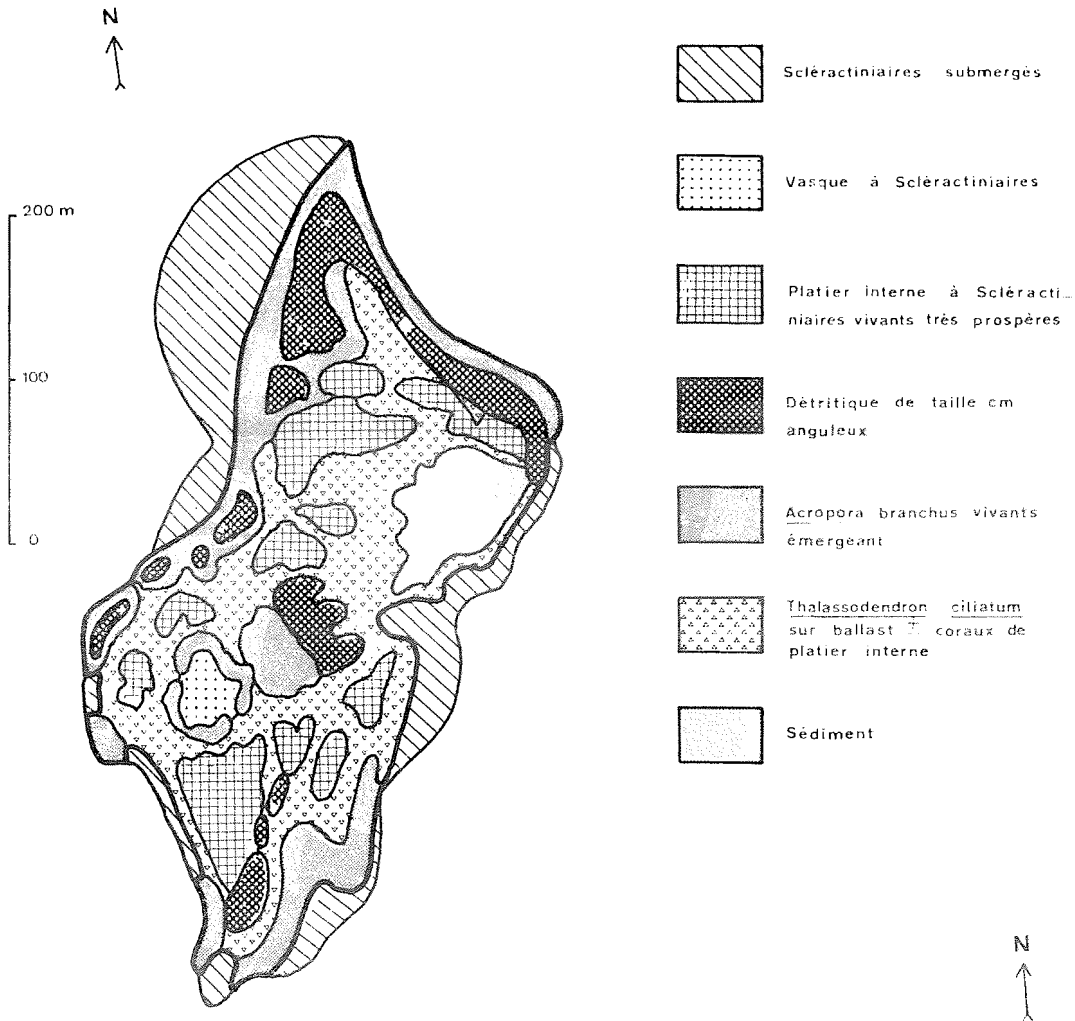


Fig 61 Îlot de Foli

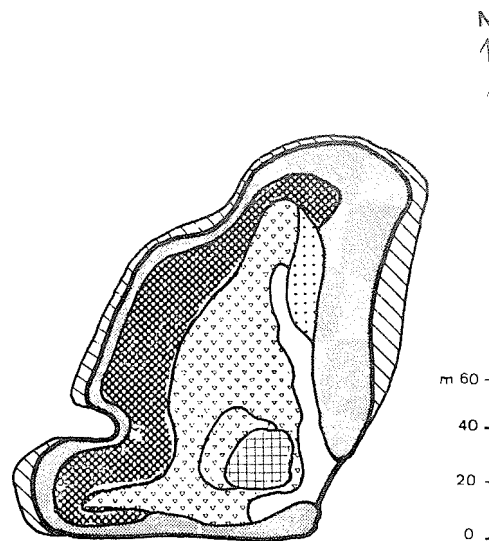


Fig 62 Îlot nord de Beloza



Fig. 63 Champ de Scléactiniaires branchus  
(Récif sud-Ifaty)

QUATRIEME PARTIE

RESULTATS SYNTHETIQUES

## PROBLEMES FAUNISTIQUES ET ZOOGEOGRAPHIQUES

---

### LA FAUNE DE SCLERACTINIAIRES DE MADAGASCAR

En raison des imperfections de la systématique des Sclérectiniaux, les considérations d'ordre biogéographique doivent être limitées au niveau des genres, ou à la rigueur, des sous-genres.

Dans l'état actuel de nos travaux, le nombre de genres et sous-genres hermatypiques est de 61, à Tuléar, et de 62 pour l'ensemble de Madagascar. (Le genre *Polyphyllia*, présent dans les récifs du Nord Ouest, n'a jamais été observé à Tuléar).

Ces valeurs sont tout à fait remarquables, car elles font de Tuléar la localité, et de Madagascar la région, renfermant la faune de Sclérectiniaux la plus riche de l'ensemble de l'Indopacifique.

Ces résultats appellent un certain nombre de commentaires :

1 - La faune de Sclérectiniaux est, de beaucoup, plus diversifiée que ne le laissait prévoir le travail classique de WELLS (1954), qui est, tout au moins pour l'Océan Indien, basé largement sur des données incomplètes et des extrapolations.

En fait, bien que Madagascar occupe une position latérale par rapport à l'ensemble de la zone tropicale indo-pacifique, (ce qui pourrait expliquer une certaine pauvreté, dans l'hypothèse d'un "noyau de dispersion" centré sur l'Archipel malais), la simple valeur des températures moyennes des eaux permettait de prévoir l'existence d'une faune plus riche.

On ne doit pas oublier que Tuléar est à la même latitude que Heron Island (groupe du "Capricorne"), dans la partie Sud de la Barrière du Queensland où, toujours d'après Wells, il existe 34 genres et sous-genres de Scléroractiniaires.

2 - Il ne paraît pas logique de considérer Madagascar comme la région présentant le maximum de diversité générique (PICHON, 1971). L'état de nos connaissances sur la zoogéographie des Scléroractiniaires est notoirement insuffisant, et les diverses régions ont été très inégalement prospectées, ce qui confère un caractère fragile et provisoire à toutes les hypothèses que l'on peut échafauder dans ce domaine.

L'absence d'information relative à une région donnée fait inévitablement, et souvent à tort, considérer celle-ci comme pauvre, ainsi que l'a souligné récemment FAURE (1973 b) : "Parallèlement au manque d'informations relatives à la morphologie des Mascareignes jusqu'à ces dernières années, le manque de données sur la composition faunistique a pu faire croire à une pauvreté relative en Madréporaires de ces îles".

On peut, tout au moins, affirmer que les valeurs élevées obtenues à Madagascar prouvent le profit que l'on peut tirer d'études suivies, menées à partir de laboratoires établis en zone récifale.

3 - Des informations zoogéographiques du plus grand intérêt peuvent être extraites des travaux plus récents de ROSEN (1971 b) et de PILLAI (1972). ROSEN indique l'existence de 60 genres et sous-genres de Scléroractiniaires hermatypiques dans les Maldives méridionales, 57 aux Seychelles, 55 à Aldabra, 52 pour Aden Djibouti, 51 en mer Rouge (Soudan).

L'Océan Indien occidental, dans son ensemble, présente donc, une diversité générique très forte, et qui était jusqu'à maintenant demeurée insoupçonnée, avec en particulier, une "dorsale" allant de Madagascar à Ceylan et à l'Inde méridionale, en passant par le groupe Aldabra, les Seychelles, les Maldives. On doit d'ailleurs remarquer que les îles sont rares dans l'Océan Indien oriental, et les côtes continentales ne sont pas favorables à l'existence de formations coralliennes (Golfe du Bengale, par exemple).

4 - Une analyse de la composition de la faune de Scléactiniaires hermatypiques de Tuléar, et sa comparaison, en particulier, avec celle du foyer de dispersion indonésien permet d'isoler plusieurs groupes de genres et sous-genres, ayant chacun une signification zoogéographique particulière :

a) Genres largement répandus dans tout l'Indo-Pacifique tropical : 36 genres et sous-genres se répartissant en deux groupes :

Groupe I. 12 genres et sous-genres présents dans plus de 50 % des localités de l'Océan Indien pour lesquelles on possède des informations pertinentes : *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites* (*Porites*), *Favia*, *Favites*, *Montipora*, *Pavona* (*Pavona*), *Galaxea*, *Platygyra*, *Fungia* (*Fungia*), *Cycloseris*, *Stylophora*.

Ces formes présentes dans la majorité des localités sont celles qui, dans les récifs de Tuléar, présentent la plus forte abondance-dominance ; il en est d'ailleurs de même dans les autres régions.

Une exception toutefois : *Cycloseris*, qui est rare aussi bien à Tuléar que dans l'ensemble des récifs coralliens de Madagascar. Aucune cause manifeste ne peut, en l'état actuel de nos recherches, expliquer cette anomalie. Signalons également que ce groupe renferme des formes à colonies massives qui figurent parmi les constructeurs récifaux primaires dans les zones de mode agité ou battu.

Groupe II. 24 genres et sous-genres répartis dans tout l'Indo-Pacifique tropical, présents dans 25 à 50 % des localités de l'Océan Indien :

*Goniastrea*, *Lobophyllia* (*Lobophyllia*), *Hydnophora*, *Cyphastrea*, *Turbinaria*, *Echinopora*, *Psammocora* (*Psammocora*), *Goniopora*, *Plesias-trea*, *Coscinarea*, *Herpolitha*, *Leptastrea*, *Seriatopora*, *Pachyseris*, *Astreopora*, *Leptoria*, *Fungia* (*Pleuractis*), *Fungia* (*Verrillofungia*), *Leptoseria*, *Alveopora*, *Acanthastrea*, *Psammocora* (*Plesioseria*), *Fungia* (*Danafungia*), *Symphyllia*.

Là encore, on doit noter, dans les récifs que nous avons étudiés, la rareté de 2 genres : *Astreopora* et *Plesiaastrea*, (qui est souvent confondu avec d'autres Faviidae, et qui n'est jamais très abondant, bien qu'il supporte des températures sensiblement plus basses que beaucoup d'autres Sclérectiniaires hermatypiques ; *Plesiaastrea* existe, par exemple, le long de la côte méridionale de l'Australie).

b) Groupe III . Genres et sous-genres répandus à travers tout l'Indo-Pacifique, mais présents dans moins de 25 % des localités de l'Océan Indien (distribution dispersée) :

*Fungia* (*Ctenactis*), *Porites* (*Synaraea*), *Merulina*, *Stylocoeniella*, *Mycedium*, *Oulophyllia*, *Echinophyllia*, *Fodabacia*, *Diploastrea*, *Trachyphyllia*, *Oxyopora*, *Plerogyra*, *Pectinia*, *Cynarina*.

c) Le Groupe IV renferme 4 genres, peu répandus dans l'Océan Indien, et qui paraissent se répartir en fonction d'un foyer de dispersion indo-malais. (Présence et abondance plus forte lorsque l'on se rapproche de la région indo-malaise : localités de l'Est de l'Océan Indien) : *Caulastrea*, *Halomitra*, *Polyphyllia* (dans le N.W. de Madagascar, 'seulement), *Parascolymia*.

d) Le Groupe V enfin, est plus hétérogène. Il renferme :

- les genres dont la distribution paraît être limitée à l'Ouest de l'Océan Indien : *Siderastrea*, *Horastrea*, *Gyrosmlia* (que nous avons mentionné, en 1964, sous le nom de *Ctenella*) ;

- les genres dont la signification zoogéographique ne peut encore être précisée : *Physogyra*, *Blastomussa*, *Agariciella*, *Montastrea*, *Anomastrea* (*Pseudosiderastrea*).

Il convient de noter que quelques uns des genres appartenant à ce dernier groupe sont bien représentés à Tuléar : *Horastrea*, *Gyrosmlia*, *Blastomussa* tout particulièrement, et, dans une moindre mesure, *Agariciella* et *Physogyra*.

5 - La faune de Scléactiniaux de Tuléar se signale par l'absence d'un certain nombre de genres ou sous-genres que l'on pouvait, logiquement, espérer rencontrer dans les édifices récifaux de cette région :

- *Anomastrea* (*Anomastrea*) qui existe aux Seychelles, sur la côte Mozambique, sur celle du Natal, et très probablement à Aldabra,

- *Psammocora* (*Stephanaria*) qui est un sous-genre assez largement répandu dans l'Indo-Pacifique, présent aux Maldives, aux Seychelles, sur la côte Est Africaine, en Mer Rouge, à Ceylan, etc, ...

- *Euphyllia*, qui est lui aussi largement répandu (Mer Rouge, Djibouti, Ceylan, Maurice, Maldives) mais, qui curieusement, manque également aux Seychelles et à Aldabra.

L'absence de *Pavona* (*Polyastra*) et de *Anacropora*, qui existent, l'un et l'autre, aux Seychelles et à Aldabra, est moins surprenante car ils sont assez peu répandus.

Il en est de même de *Ctenella* qui n'est connu que des Chagos et de Saya de Malha.



## LE PROBLEME DU CENTRE DE DISPERSION

Les résultats de ROSEN (1971 b), ainsi que ceux que nous avons présentés dans ce mémoire, concourent à démontrer la très grande richesse en Scléroractiniaires de l'Ouest de l'Océan Indien, richesse au moins égale, sinon supérieure à celle du foyer de dispersion indonésien.

On est donc, conduit à poser la question de savoir si, pour l'ensemble de l'Indo-Pacifique tropical, il existe *un* (archipel indonésien) ou *deux* (archipel indonésien et région Ouest indienne) foyers de dispersion de la faune de Scléroractiniaires. Cette hypothèse de l'existence possible de deux centres de dispersion, déjà formulée par ROSEN (1971 b) mérite d'être mentionnée à nouveau ici, car nos propres résultats seraient un argument en sa faveur. Il ne paraît cependant pas possible de trancher de façon définitive, tant nos connaissances biogéographiques sont incomplètes. On ne peut, en effet, exclure la possibilité de l'existence d'un unique foyer de dispersion indo-pacifique, centré sur l'Archipel indonésien, *mais beaucoup plus étendu qu'on ne l'avait supposé primitivement*, puisqu'il engloberait au moins Madagascar et les archipels s'étendant entre cette île et le Sud de l'Inde.

Cet unique foyer serait apparemment scindé en deux du fait de l'existence d'une "barrière est-indienne", au Sud du Golfe de Bengale (absence de guirlandes insulaires servant de relai). L'Ouest de l'Océan Indien serait alors à considérer comme une sous-province géographique.

La solution définitive de cette question réside dans l'Archipel indonésien lui-même, en particulier dans sa région occidentale où il serait souhaitable d'intensifier les recherches ayant trait à ce problème.

## PROBLEME DES REGIONS MARGINALES

D'un point de vue *biogéographique*, les régions marginales de distribution de la faune de Scléreactiniaires se caractérisent :

- par un net appauvrissement qualitatif et quantitatif des composants (trop faibles valeurs des températures minimales),
- par l'apparition des formes "endémiques" propres à chacune des régions marginales.

Ainsi que le souligne ROSEN, les régions véritablement marginales sont peu développées dans l'Océan Indien : on ne peut guère prendre en considération, en effet, que la côte Sud Ouest de l'Australie, la côte Sud Africaine et, dans une certaine mesure, le golfe persique. Dans ce dernier, c'est la combinaison des hautes températures et des fortes salinités qui contribue à l'appauvrissement de la faune de Scléreactiniaires.

Au niveau générique, l'existence d'une faune marginale spécifique est à peine décelable (*Anomastrea* caractériserait la région Sud Africaine, et *Homophyllia* la région Sud Ouest de l'Australie).

A Madagascar, la faune de Scléreactiniaires est remarquablement homogène du Nord au Sud de l'île, puisque à une exception près (*Polyphyllia*), il y a une parfaite identité au niveau générique, entre Nossi Bé et Tuléar, malgré une différence de latitude de 10 degrés entre ces deux localités. Il ne fait aucun doute cependant que Tuléar représente l'extrême Sud Ouest de la zone de diversité maximale de l'Ouest de l'Océan Indien. Bien que nos données soient fragmentaires, il est néanmoins évident qu'au Sud de l'Onilahy, les récifs sont très pauvres en espèces, et de plus en état de vitalité réduite. (Cette pauvreté en Scléreactiniaires hermatypiques est liée aux valeurs minimales relativement faibles des températures de surface).

On ne peut actuellement affirmer que la zone située au Sud de l'Onilahy constitue réellement une région "marginale" au sens zoogéographique. Elle pourrait ne représenter que l'aspect normal d'appauvrissement à la frontière du domaine géographique d'extension des Scléactiniaires hermatypiques. (Il serait intéressant d'y rechercher la présence éventuelle d' *Anomastrea irregularis*).

Quoiqu'il en soit, on doit noter l'extrême rapidité de cet appauvrissement (lié à la rapide diminution des températures) puisque on passe presque sans transition d'une zone où la faune est très diversifiée à une zone où elle est, au contraire, très raréfiée. Ce caractère serait une des particularités de la faune malgache de Scléactiniaires.

Nous en terminerons avec les questions d'ordre faunistique, en faisant remarquer que la richesse particulière en Scléactiniaires de la région de Tuléar est due à la conjonction de facteurs zoogéographiques (qui ne représentent qu'une potentialité d'existence) et de facteurs écologiques, la diversité des biotopes permettant à chaque Scléactiniaire "possible" de trouver la niche écologique qui lui convient et de s'installer effectivement.

## BIONOMIE DES PEUPEMENTS A DOMINANCE D'ANTHOZOAIRES

---

### I - REPARTITION DES SCLERACTINIAIRES

#### A - Diversité spécifique

Nous considèrerons, en accord avec PORTER (1971 a) que, pour les Scléreactiniaux hermatypiques, le nombre d'espèces est le plus simple et l'un des meilleurs indices de diversité spécifique.

Le nombre d'espèces de Scléreactiniaux présents dans chaque biotope est indiqué dans la figure n° 64. Sur cette figure, apparaît nettement une certaine irrégularité dans la diversité spécifique des biotopes ou groupes de biotopes, (alternance de biotopes riches en espèces et de biotopes pauvres). On remarque notamment les deux faits suivants :

- en moyenne, les platiers sont moins riches que les pentes;
- les biotopes de platier les plus pauvres en espèces sont ceux qui, soit assèchent le plus (glacis, levée détritique), soit correspondent à des zones de dépôts sédimentaires importants (accumulation sableuse du platier interne). A l'inverse, les biotopes du platier dans lesquels on observe une rétention d'eau à basse mer (ensellement externe, formations construites de platier interne et dépression médiane) seront plus riches en espèces.

Ainsi, se dégagent d'ores et déjà deux facteurs qui limitent le développement des Scléreactiniaux et donc, des récifs coralliens : exondation et facteur sédimentation.

Par ailleurs, dans les zones n'émergeant pas (élimination du facteur exondation) apparaît très nettement l'influence du mode, la diversité spécifique étant d'autant plus grande que le mode est plus protégé.

C'est ainsi que la faune de Scléroractiniales des biotopes du platier à formations construites et de la dépression médiane (à l'abri de la levée détritique) est plus diversifiée que celle de l'ensellement externe. Le même phénomène est observé sur les pentes récifales : l'ensemble des biotopes de pente de lagon (pente interne, vasques et lagons enclavés, pente des récifs internes) est beaucoup plus riche en espèces que les horizons de même profondeur (zone éperons-sillons) de la pente externe.

D'autres facteurs interviennent aussi sur les pentes, pour modifier la diversité spécifique d'un biotope à l'autre :

- le facteur lumière sur la pente externe, facteur dont l'influence se traduit par une diminution régulière du nombre d'espèces en fonction de la profondeur, sur la dalle corallienne ;
- le facteur sédimentation pour les pentes de lagon, les plus envasées d'entre elles (pente des récifs internes) présentant la faune la moins riche.

La diversité spécifique des Scléroractiniales dans les différents biotopes est donc directement liée à l'influence prépondérante des facteurs exondation, sédimentation, mode, pénétration de la lumière.

	Zone éperons-sillons	Influence prépondérante du mode
Pente externe		
	Dalle corallienne	Influence prépondérante de la lumière
• Platier		Influence prépondérante du mode
Pente interne		Influence secondaire de la sédimentation

## B - Abondance- dominance des Sclérectiniaires dans les divers biotopes

Le pourcentage de surface recouverte par les Sclérectiniaires dans les divers biotopes est représenté graphiquement par la figure n° 65. On constate qu'il existe une bonne corrélation entre nombre d'espèces et pourcentage de surface couverte : les constructions de type "super-colonies" et les formations mono ou paucispécifiques, mentionnées précédemment dans l'étude analytique, apparaissent donc, essentiellement, comme des aspects locaux, ne modifiant pas l'équilibre de la composition spécifique des peuplements.

Ces considérations valent surtout pour un édifice corallien tel que le Grand Récif. Dans certains cas particuliers, correspondant à des platiers de mode relativement protégé (récif Sud Ifaty, périphérie des récifs internes), apparaissent des formations paucispécifiques (champ de Sclérectiniaires branchus) qui constituent la totalité du peuplement de certains biotopes et qui peuvent, à la limite, n'être constitués que deux espèces (*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*).

Par ailleurs, dans certains biotopes réunissant des conditions peu favorables à la vie des Sclérectiniaires, ceux-ci ne construisent que des colonies de petite taille ; en conséquence, la surface recouverte est plus faible que le nombre d'espèces présentes ne permettrait de le prévoir *a priori*. Un tel phénomène s'observe, par exemple, sur le glacis récifal (influence du facteur exondation) ou dans l'accumulation sableuse (influence du facteur sédimentation).

Enfin, dans les variations d'abondance-dominance des Sclérectiniaires, intervient une compétition avec d'autres organismes. Au niveau des constructeurs primaires, il y a essentiellement compétition avec les Corallinacées encroûtantes, mais celle-ci s'exerce sur le haut des pentes non exondables et dans l'extrême horizon inférieur de la zone intertidale, en mode battu.

Ceci ne peut être observé en fait, qu'au niveau du front récifal (plateforme supérieure des éperons, horizon supérieur de la zone éperons-sillons). A Tuléar, cette compétition ne paraît pas très sévère, et les Corallinacées encroûtantes n'occupent en moyenne guère plus de 50 % de la surface disponible, valeur très faible, et sur laquelle il nous faudra revenir, lorsqu'on la comparera à celle constatée sur d'autres récifs de mode battu (récifs à "algal ridge").

Au niveau des constructeurs secondaires une compétition, d'ailleurs d'importance assez relative, s'exerce en mode calme (platier interne) entre Scléractiniaires et Corallinacées, *Neogoniolithon cf. Fosliei* notamment. En cas de déséquilibre des facteurs du milieu (prépondérance du facteur hydrodynamique, en particulier), les Scléractiniaires sont éliminés soit par les Hydrocoralliaires, soit par les Alcyonaires.

### C - Action des principaux facteurs écologiques

Nous venons de mentionner brièvement dans les pages qui précèdent, comment divers facteurs pouvaient intervenir sur la composition des peuplements coralliens.

Il paraît nécessaire d'apporter des indications complémentaires quant aux exigences des Scléractiniaires, vis-à-vis de certains de ces facteurs.

#### 1) - Lumière

L'action de la lumière sera surtout marquée sur les peuplements de pente externe, lesquels d'ailleurs, sont, de façon générale, les moins bien connus. Il faut cependant convenir que les pentes de Tuléar, trop limitées dans leur extension bathymétrique (18 m. au plus pour les lagons, 50 m. pour la pente externe), ne constituent pas, pour cette étude, un modèle idéal.

Le tableau n°XVII donne pour les neuf principales familles, le nombre d'espèces présentes dans chacun des horizons de la pente externe.

On peut ainsi distinguer trois groupes.

a) Familles présentant une décroissance du nombre d'espèces en fonction de la profondeur : Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae, Fungiidae. Ce phénomène de décroissance du nombre d'espèces est, bien entendu, observable à l'intérieur des principaux genres de chacune des familles. Celles-ci sont composées d'une majorité d'espèces photophiles strictes.

b) Familles qui sont largement réparties sur les pentes mais présentent un maximum d'espèces à des profondeurs moyennes (horizon inférieur de la zone éperons-sillons, horizon supérieur de la dalle corallienne). Ces familles renferment une majorité d'espèces photophiles strictes ou tolérantes, mais dont le développement est limité, dans les niveaux supérieurs par le facteur agitation (Faviidae, Fungiidae, Siderastreidae).

c) Familles présentant un accroissement du nombre d'espèces avec la profondeur: Pectiniidae, Agariciidae, et dans une moindre mesure, Mussidae. Nous qualifierons d'hémisciaphiles les espèces existant préférentiellement dans les horizons les plus profonds de la pente externe (dalle corallienne). Il nous paraît, en effet, hasardeux, et tout au moins prématuré de suivre la terminologie employée par LABOREL (1967) pour caractériser les exigences des Scléactiniaires vis-à-vis du facteur lumière. Cet auteur, en effet, adopte les dénominations suivantes : photophiles stricts, photophiles tolérants, euryphotiques, sciaphiles stricts, sciaphiles tolérants et ahermatyptiques.



TABLEAU XVII

Répartition des principales familles sur la pente  
externe

	DALLE			ZONE EPERONS - SILLONS		
	Inf.	Moy.	Sup.	Inf.	Moy.	Sup.
Pocilloporidae	1	3	5	5	5	5
Acroporidae	0	1	1	1	8	9
Agariciidae	5	6	6	4	4	3
Siderastreidae	1	1	2	2	1	0
Fungiidae	0	1	4	3	2	0
Poritidae	0	3	3	4	5	4
Faviidae	1	7	14	16	11	6
Mussidae	4	5	5	5	3	2
Pectiniidae	3	3	4	0	0	0
	15	30	44	40	41	29

Pour notre part, nous considérons que les formes ahermatypiques sont les seuls Scléactiniaires à affinités sciaphiles, parmi lesquels on peut reconnaître d'ailleurs des espèces sciaphiles strictes (*Balanophyllia* des grottes) et des espèces sciaphiles tolérantes (*Tubastrea aurea*, par exemple).

De même une catégorie d'espèces "euryphotiques" peut difficilement être mise en évidence à Tuléar.

En ce qui concerne la réponse des Scléactiniaires hermatypiques vis-à-vis du facteur lumière, nous admettons donc l'existence des catégories suivantes :

-- Espèces photophiles strictes (beaucoup d'*Acropora* et la plupart des *Fungia*) qui sont surtout bien représentées sur les platiers et les horizons supérieurs des pentes.

-- Espèces photophiles tolérantes (existant aussi bien sur les platiers que sur les pentes, sauf dans les horizons les plus profonds de la pente externe) : dans cette catégorie, entrent la plupart des Pocilloporidae, des Faviidae et des Mussidae.

-- Espèces hémisciaphiles, normalement restreintes à la dalle corallienne, ou même seulement aux horizons moyen et inférieur de celle-ci : *Echinophyllia*, *Pectinia*, la plupart des espèces du genre *Leptoseris*, *Turbinaria*. Les colonies de Scléactiniaires hémisciaphiles ont tendance à prendre des formes très étalées horizontalement : formes lamellaires (*Oaxypora*, *Echinophyllia*), formes en coupes très évasées (*Leptoseris* spp, *Turbinaria peltata*).

2) - Mode

La zone récifale soumise au mode le plus battu correspond à la rupture de pente entre platier externe et pente externe, laquelle présente d'ailleurs une morphologie très compliquée (périphérie de la plateforme supérieure des éperons). A partir de cette zone, on observe deux principaux gradients d'agitation décroissante : un gradient vertical, le long des pentes, un gradient horizontal, de l'extérieur vers l'intérieur des récifs suivant une direction perpendiculaire au front récifal. Il existe également, dans un plan horizontal, un gradient secondaire d'agitation décroissante (en théorie normal au précédent), et qui traduit un changement de mode du fait de la modification de l'orientation du front récifal par rapport à la houle incidente (cas des extrémités Nord et Sud du Récif, et des criques externes).

Or, statistiquement, à des conditions déterminées de mode, correspondent des formes de croissance bien définies. Ces formes sont les suivantes :

- mode extrêmement battu (front récifal) : colonies encroûtantes épaisses;
- mode battu : colonies digitées (digitations courtes et épaisses);
- mode relativement protégé : colonies branchues de grande taille;
- mode calme : prédominance des colonies massives hémisphériques.

On observe donc, du fait de l'existence du double gradient vertical et horizontal d'agitation décroissante, *une correspondance physiologique entre les peuplements de pente et les peuplements de platier* :

- Les *Pocillopora* de l'horizon supérieur de la zone éperons-sillons (mode battu) se retrouvent (avec *Acropora humilis*) sur la plateforme supérieure des éperons.

- Les formes branchues du haut de la pente interne (mode relativement protégé) existent, dans les mêmes conditions de mode, sur la périphérie des platiers des récifs internes, sur le rebord des criques, et en position médiane, sur le platier Sud Ifaty. (Sur le Grand Récif, le champ de Scléactiniaires branchus est remplacé par la levée détritique).

- Aux formes essentiellement massives de bas de pente interne, ou de l'horizon inférieur de la zone éperons-sillons (mode calme) correspondent enfin, les colonies surtout massives du platier interne.

On doit remarquer que (pour les formes massives ou hémisphériques tout au moins) les espèces peuvent ne pas être les mêmes dans les divers biotopes.

L'adaptation des formes des colonies aux conditions de mode explique également pourquoi les constructeurs primaires originaux (les premiers stades d'implantation récifale démarrant toujours à une certaine profondeur) sont toujours des espèces de formes massives, lesquelles sont relayées ultérieurement (en mode plus battu) par des espèces de formes branchues ou même digitées.

### 3) - Autres facteurs (exondation, sédimentation)

L'aspect parfaitement horizontal du platier corallien construit par les Scléactiniaires est un des caractères les plus frappants des édifices récifaux. Il traduit le fait que la très grande majorité des espèces admet la même limite vis-à-vis du facteur exondation et qu'il n'existe pas, dans la zone intertidale, de véritable relai entre les divers Scléactiniaires.

Nous n'aborderons pas ici la question des formations construites par les Corallinacées et divers Invertébrés, pouvant prendre la suite des coraux lorsque la croissance de ces derniers est inhibée par l'émer-  
mersion.

S'il existe un petit nombre d'espèces un peu plus tolérantes que les autres au facteur émerision (*Acropora arbuscula*, *A. pharaonis*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *F. virens*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora danae*, *Acropora palifera*, *Platygyra lamellina*, *Turbinaria cf stephensoni*), ce facteur n'intervient que de façon accessoire dans les causes de différenciation des peuplements.

L'action des sédiments sur les peuplements récifaux est liée à l'aptitude des Scléactiniaires à se débarrasser des particules sédimentaires se déposant sur leurs tissus. Quatre mécanismes de rejet de ces particules peuvent intervenir (HUBBARD & POCOCK, 1972)

1/ Elimination par gravité impliquant une distension des tissus par ingestion d'eau par le stomodeum ; ce phénomène permet aux coraux de se débarrasser des particules les plus grossières.

2/ Action des tentacules.

3/ Mouvements ciliaires (éliminant principalement les particules les plus fines).

4/ Sécrétion continue de mucus.

Ces quatre mécanismes sont développés à des degrés divers chez les différentes espèces et ils peuvent intervenir soit seuls, soit en combinant leurs actions.

Il en résulte, chez les Scléactiniaires, une très grande variété dans la résistance aux dépôts sédimentaires, quelle que soit la composition granulométrique de ceux-ci, et, en conséquence, on peut en trouver sur tous les types de substrats meubles.

En règle générale, les espèces à grands calices (et à grand nombre de septes) ont une plus grande capacité de distension de leurs tissus (*Diaseris distorta*, par exemple) et ils pourront se débarrasser plus facilement des éléments grossiers que les espèces à petits calices et à nombre réduit de septes (Acroporidae). Bien qu'ils aient des calices de petite taille, les *Porites* éliminent très efficacement les particules sédimentaires par action tentaculaire.

Ceci explique l'abondance et la forte dominance de *Porites somaliensis* par exemple, dans des milieux déjà très ensablés tels que la zone des microatolls.

## II - ASPECTS BIONOMIQUES

La comparaison des peuplements des divers biotopes récifaux entre eux (et, lorsque cela est possible, avec les peuplements de substrats solides non récifaux, occupant la même position dans l'étagement) permet de définir, pour certains de ces biotopes, un stock d'espèces caractéristiques exclusives ou préférentielles.

En fait, on doit considérer avec la plus grande prudence, le terme "caractéristique exclusive", appliqué aux organismes autres que les Scléroractiniaires. Les informations que nous avons pu recueillir dans l'ensemble de l'Océan Indien occidental (régions tropicales) tendraient à prouver que la plupart des végétaux et des Invertébrés vivant dans les formations coralliennes existent également en dehors des édifices récifaux. (C'est le cas des Algues, des Phanérogames marines, des Hydraires, des Gorgonaires).

Il est cependant, difficile d'apporter une réponse définitive à cette question du fait de la rareté des biotopes de substrats solides non occupés par les Scléroractiniaires et du caractère fragmentaire des observations les concernant. Il nous a paru utile, toutefois, sur la base des résultats obtenus dans les récifs de Tuléar, de conserver la distinction entre espèces "caractéristiques exclusives" et "caractéristiques préférentielles", étant entendu qu'il s'agit, avant tout, de comparaison entre biotopes récifaux.

Par ailleurs, les espèces sous influence de facteurs édaphiques ou donnant localement lieu à des faciès seront dénommées "caractéristiques locales strictes" ou "caractéristiques locales tolérantes", suivant leur degré de liaison avec le biotope considéré.

## A - La dalle corallienne

### 1) Espèces caractéristiques exclusives

+ Scléractiniaires : *Pectinia lactuca*, *Cynarina lacrymalis*,  
*Blastomussa merleti*, *Blastomussa* sp., *Dendrophyllia* n. sp.

+ Algues : *Spathoglossum asperum*, *Botryocladia* sp 2,  
*Sporolithon sibogae*, *Udotea javensis*, *Pseudocodium Devriesii*.

+ Spongiaires : *Spirastrella inconstans*, *Bubaris conulosus*,  
*Echinodictyum jousseaumei*, *E. conulosum*, *Plumohalichondria gardineri*,  
*Clathria foliascens*, *Raphidophlus cervicornis*, *Haliclona* cf *madrepora*,  
*Petrosia* sp.

+ Hydraires : *Lytocarpus singularis*.

+ Alcyonaires : *Telesto* sp. 2, *Morchellana pumilio*,  
*M. varicolor*, *Siphonogorgia hicksoni*, *Stereacanthia indica*, *Umbellulifera*  
*striata*.

+ Gorgonaires : *Muricella rubra*, *M. perramosa*, *M. arborea*,  
*M. complanata*, *Ellisella ramosa*, *Bebryce acanthoides*, *B. densa*.

+ Antipathaires : *Antipathes reticulata*, *A. abies*, *A. dichotoma*,  
*Aphanipathes pennacea*.

### 2) Espèces caractéristiques préférentielles

+ Scléractiniaires : *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*,  
*Horastrea indica*, *Gyrosmlia interrupta*, ? *Parascolymia vitiensis*,  
*Tubastrea micrantha* (ce dernier surtout développé dans les zones de  
transit des masses d'eau).

+ Algues : *Caulerpa brachypus*, *Halimeda micronesica*,  
*Trichogloea Requienni*, *Galaxaura* cf. *oblungata*, *G. tenella*, *Botryocladia*  
cf. *madagascariensis*.

+ Spongiaires : *Spirastrrella* sp. *Petrosia testudinaria*, *Ecionemia bacillifera*, *Axinella carteri*, *Hemiasterella complicata*, *Tedanione wilsoni*.

+ Hydriaires : *Lytocarpus phoeniceus*, *Thecocarpus flexuosus*, *T. brevirostris*, *Halicornaria hians*, *H. ferlusi*, *H. gracilicaulis*.

+ Alcyonaires : *Sarcophyton elegans*, *S. regulare*, *Sinularia crassa*, *Spongodes kollikeri*, *S. novaezeelandiae*, *S. robusta*.

+ Antipathaires : *Antipathes myriophylla*.

(Un certain nombre d'espèces d'Ophiures appartenant aux genres *Ophiactis* et *Ophiothrix* paraissent inféodées à divers Spongiaires de la dalle corallienne et pourraient être considérées comme des caractéristiques préférentielles).

## B - L'édifice récifal

### 1) La zone éperons-sillons

Nous avons indiqué dans l'étude de l'action des facteurs écologiques qu'il existait un double gradient d'intensité décroissante du mode, depuis le front récifal : gradient horizontal (sur le platier) gradient vertical (sur la pente externe).

Ce double gradient entraîne, à niveau d'agitation égal, une correspondance déjà signalée, entre peuplement de la zone éperons-sillons, et peuplement du platier ou des pentes internes : les niveaux supérieurs renferment (comme le platier externe), des espèces (plus ou moins encroûtantes, ou digitées) liées à un mode battu.

Les niveaux inférieurs, en mode calme, présentent un peuplement assez analogue à celui des pentes internes. Ces niveaux inférieurs de la zone éperons-sillons demeurent en profondeur trop faible pour que le facteur lumière puisse avoir une action sur les peuplements.



Ces raisons expliquent la rareté des espèces caractérisant la zone éperons-sillons. On ne peut guère citer, en effet, que des Alcyonaires (*Lithophytum arboresum*, *Sinularia macropodia*, *Nephthea striata*).

## 2) Les ruptures de pente de mode battu

Les ruptures de pente de mode battu sont caractérisées par un petit nombre d'espèces de Cnidaires :

- Caractéristiques locales strictes : *Acropora danai*, *A. decipiens*, *A. rotumana*, *A. cf. penguinis*.

- Caractéristiques locales tolérantes : *Pavona clavus*, *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Millepora platyphylla*.

## 3) Le platier externe

- Caractéristiques locales strictes : *Acropora humilis*, *Chlorodesmis cf. Hildebrandtii*, *Jania cf. rubens*, *Euchema edule*, *E. cf. speciosum*, *Lobophytum patulum*, *Sinularia marenzelleri*.

- Caractéristiques locales tolérantes : *Turbinaria decurrens*, *Lithophyllum sp.*, *Porolithon onkodes*, *Lobophytum depressum*, *L. meandriforme*, *Palythoa liscia*, *P. capensis*.

Ce stock renferme des espèces qui, au même titre que celles caractérisant le front récifal, tolèrent ou exigent des modes battus ou très battus.

## 4) Formations construites du platier interne

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, il n'existe pas de Scléractiniales caractérisant (de façon exclusive) les peuplements des formations construites du platier interne.

Cette remarque vaut pour la plupart des autres Invertébrés que l'on peut retrouver, soit dans les zones ombragées (dessous des blocs de la levée, surplombs des pentes) comme les Spongiaires, soit sur les récifs internes et bancs coralliens (Alcyonaires), soit même sur l'accumulation sableuse (Echinodermes).

On peut cependant dégager un petit stock d'espèces :

- Caractéristiques locales strictes : *Turbinaria condensata*, *Sargassum cf heterophyllum*, *Neogoniolithon cf. Fosliei*, *Lithophyllum molluccense*, *Lithothamnium erubescens*.

- Caractéristiques locales tolérantes : *Psammocora contigua*, *Acropora palifera*, *Stylocoeniella guentheri*, *Millepora exaesa*, *Palythoa multisulcata*, *Zoanthus sansibaricus*.

#### 5) Hauts de pentes et platiers en mode relativement protégé

Deux espèces caractérisent les hauts de pente et les platiers en mode relativement protégé : *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* lesquelles forment parfois de véritables ceintures (rebord des pentes) ou des peuplements purs (périphérie du platier des récifs internes, platier médian des récifs Sud Ifaty).

#### 6) Pentes de lagon

Les pentes de lagon (qui se trouvent placées dans des conditions de mode calme) renferment un certain nombre d'espèces caractéristiques tolérantes :

+ Scléractiniaires. Ceux-ci peuvent se classer en deux groupes :

- Espèces à colonies de forme variable, largement réparties sur les pentes : *Acropora echinata*, *Montipora foliosa*, *Merulina ampliata*, *Galaxea clavus*, *Halomitra philippinensis*, *Fungia danai*, *Favites n. sp.*

- Espèces à colonies de grande taille, massives ou d'aspect général massif : *Lobophyllia hemprichii*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*, *Diploastrea heliopora*, *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Oulophyllia sp.*

+ Spongiaires : *Ircina ramosa*, *Phyllospongia dendyi*, *P. madagascariensis*.

+ Hydrocoralliaires : *Millepora intricata*, *M. tenera*.

+ Alcyonaires : *Coelogorgia palmosa*, *Spongodes hemprichi*.

+ Mollusques : *Pycnodonta hyotis*.

+ Echinodermes : *Phyllacanthus imperialis*, *Choriaster granulatus*, *Lamprometra klunzingeri*, *Tropiometra carinata*.

Quelques espèces existent dans la plupart des biotopes récifaux, ou elles sont, en général, assez bien représentées.

Ce sont les espèces à "large répartition" qui comprennent : l'Algue *Amansia glomerata*, l'Hydraire *Aglaophenia cupressina*, l'Alcyonaire *Tubipora musica*, les Sclérectiniaires *Stylophora pistillata*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Favites virens*, *Goniastrea pectinata*, *G. retiformis*, *Platygyra daedala*, *Hydnophora microconos*, *Echinopora gemmacea*, *Galaxea fascicularis*.

Enfin, de nombreuses espèces entrent, au moins provisoirement, dans la catégorie -de loin la plus importante- des espèces "sans signification écologique précisée". Il s'agit de celles pour lesquelles les données que nous possédons sont insuffisantes pour permettre de les considérer comme inféodées à un biotope donné, ou pour définir

leur signification écologique. Dans l'état actuel de nos connaissances, elles se répartissent en général de façon plus ou moins régulière dans un nombre variable de biotopes.

Les résultats exposés ci-dessus, montrent qu'il existe dans les peuplements des récifs de Tuléar, une coupure profonde qui sépare le peuplement de la dalle corallienne d'une part, et le peuplement du reste des formations récifales.

Nous admettrons donc, sur les substrats solides à dominance d'Anthozoaires, l'existence de deux biocoenoses distinctes, à prépondérance de facteurs climatiques :

- Une biocoenose récifale, à dominance de Scléactiniaires et de Corallinacées non articulées.

Elle montre, d'une zone du récif à l'autre, des différences importantes que l'on peut interpréter comme étant une juxtaposition de faciès provoqués localement par l'intervention modérée de facteurs édaphiques divers.

La multiplicité des aspects sous lesquels apparaît le peuplement photophile de la biocoenose récifale, n'est pas sans rappeler un phénomène du même ordre, observé à propos de la biocoenose des Algues Photophiles de la roche infralittorale méditerranéenne.

- Une biocoenose subrécifale (ou corallienne) à dominance d'Algues molles, de Spongiaires, de Gorgonaires, de Scléactiniaires et d'Antipathaires. Cette biocoenose subrécifale de la dalle corallienne présente un peuplement plus homogène, et la zonation qu'on y observe est une conséquence de l'action d'un facteur climatique (lumière).

## EVOLUTION DES PEUPEMENTS RECIFAUX

---

Les Scléractiniaires et les autres organismes secréteurs de calcaire (Algues ou Invertébrés) peuvent donner naissance, en fonction des conditions de milieu, à divers types de formations construites (microcosmes ou écosystèmes). La complexité de celles-ci va en croissant, depuis les massifs coralliens (qui, à la limite, ne sont constitués que d'une seule et unique colonie massive) jusqu'aux édifices les plus importants tels que les récifs barrière, en passant par les pâtés coralliens, les pinacles, les îlots coralliens et récifs de lagon.

Une telle série suggère l'idée d'une évolution structurale continue des peuplements coralliens, depuis les constructions les plus simples jusqu'aux plus élaborées. Ceci ne signifie pas pour autant que chacun des types de formations construites que nous venons d'énumérer doive évoluer vers le stade immédiatement supérieur de complexité, et ainsi de suite jusqu'au stade terminal.

Il semble plutôt, que l'on doive admettre que ces différents types structuraux sont actuellement bloqués à un stade, représentant dans chaque cas, un état d'équilibre avec les facteurs biotiques et abiotiques (climatiques ou édaphiques).

Nous avons déjà indiqué, à propos des formations coralliennes de lagon, comment évoluait la structure bionomique des îlots coralliens et récifs de lagon (évolution des peuplements des récifs de mode calme). Nous examinerons maintenant, les différents aspects de l'évolution des peuplements des récifs de mode battu (évolution progressive, évolution régressive ou dégradation).

## I - EVOLUTION PROGRESSIVE

Les modalités d'évolution progressive se dégagent de la comparaison de deux types de zonation des peuplements, correspondant l'un à un stade jeune (récifs de la région Sud Ifaty), l'autre à un stade de maturité (Grand Récif). Il paraît, avant toutes choses, nécessaire de rappeler, dans l'un et l'autre cas, les caractères principaux de cette zonation.

### A/ Récif parvenu à l'état de maturité

(exemple du Grand Récif)

#### 1) Pente externe (zone éperons-sillons)

Dans la zone éperons-sillons, le fond des sillons est, en général, dépourvu de sédiment juste sous la zone de déferlement, exception faite, localement, de quelques gros blocs ou d'un pavage de blocs. La partie inférieure des parois des éperons est elle-même dépourvue de toute trace de vie corallienne et les processus de concrétionnement n'ont d'importance réelle que sur le sommet des éperons.

#### 2) Platier récifal

Du large vers le lagon, on observe les zones suivantes :

a - Plateforme supérieure des éperons. Il s'agit de la .....  
partie périphérique du platier externe, correspondant au sommet, affleurant à basse mer, des éperons de la pente externe.

b - Ensellement externe. L'ensellement externe est une dé-  
pression peu profonde du platier externe, permettant une rétention d'eau aux basses mers de vives eaux.

c - Glacis récifal. Le glacis est une zone étroite où on observe un actif concrétionnement organogène dû aux Corallinacées encroûtantes.

d - La levée détritique. La levée détritique est une accumulation de blocs organogènes provenant de la partie externe du récif. Elle est constituée soit d'une série de dômes, soit d'un ou plusieurs remparts.

e - Le platier interne à formations construites est une zone d'intense activité concrétionnante (dans laquelle les Scléractiniaires jouent un rôle majeur) qui conduit à la mise en place de formations tabulaires (arasement dû à l'émersion).

f - Dépression médiane. La dépression médiane qui peut remplacer tout ou partie des formations tabulaires du platier interne est une zone de rétention d'eau, à basse mer, par endiguement entre la levée détritique et l'accumulation sableuse.

g - L'accumulation sableuse qui s'étend sur la moitié postérieure du platier interne est le plus important des dépôts sédimentaires. A l'exception, des bancs de sables qui atteignent des niveaux élevés, elle est recouverte et fixée par des herbiers de Phanérogames. Le substratum fondamental sur lequel s'installent ces dépôts est constitué par un "ballast" de taille centimétrique qui est encore apparent en certains endroits.

On remarque que, dans une zonation de ce type, il existe deux zones très actives de croissance et de bioconstruction corallienne : la zone frontale (qui englobe l'horizon supérieur de la structure en éperons-sillons, et la plateforme supérieure des éperons) d'une part, et le platier interne à formations construites d'autre part, (ce dernier correspondant à une implantation secondaire d'organismes constructeurs sur le substratum récifal originel).

Il y a, en définitive, une certaine équivalence sur le platier récifal, entre les surfaces occupées par les organismes constructeurs, et les surfaces occupées par les dépôts sédimentaires d'origine biodétritique. Des observations portant sur une période de douze ans ne montrent pas de modifications sensibles de l'importance de ces derniers. Il semble donc, y avoir, au sein de l'édifice récifal, un état d'équilibre des processus sédimentaires (production d'éléments détritiques, dépôts sur le platier, transfert à l'extérieur du récif) par rapport aux facteurs hydrodynamiques. Cet état d'équilibre est tel que la quantité de sédiments biodétritiques produite correspond à la quantité transportée hors du récif, l'importance des dépôts ne variant pas sensiblement.

Nous considérons qu'un édifice corallien montrant un tel type de structure morphologique et écologique, édifice dans lequel les organismes bioconstructeurs et les dépôts de sédiments ont une importance équivalente, représente un état d'équilibre stable caractérisant les récifs parvenus à un stade de maturité dans la séquence évolutive des peuplements.

B/ Structure bionomique d'un récif de mode battu  
à l'état "juvénile" (Récif Sud Ifaty)

Les récifs de la région Sud Ifaty présentent une structure morphologique et bionomique qui présente deux caractéristiques majeures :

- L'absence de tout dépôt permanent de sédiment (y compris la levée détritique et l'accumulation sableuse) ; en conséquence, la dépression médiane ou ses biotopes de substitution (formations tabulaires du platier interne) n'est pas individualisée ;

- L'existence d'un peuplement de Scléactiniaires recouvrant la totalité du platier (zonation continue) et se présentant sous trois aspects seulement.

En effet, du large vers le lagon, on observe la zonation suivante :



### 1) Zone éperons-sillons

Cette zone éperons-sillons présente une structure très irrégulière, traduisant l'intensité de la construction corallienne : les éperons sont encore mal individualisés et apparaissent sous la forme de séries d'ilôts coralliens en avant de l'édifice récifal proprement dit, séries séparées par de larges sillons.

Les parois de ces éperons, subverticales et très souvent surplombantes, se développent sur des hauteurs importantes (plus de 5 m., en général). Les Scléactiniaires sont très abondants sur toute la hauteur des parois, et ils s'installent même parfois sur le plancher des sillons, ce qui n'a pu être observé que dans ce secteur.

### 2) Le platier frontal

Le platier frontal correspond à la plateforme supérieure des éperons, et ne montre que peu de différence avec celle du Grand Récif.

### 3) Le champ de Scléactiniaires branchus

Le champ de Scléactiniaires branchus composé essentiellement de deux espèces d'*Acropora* (*A. pharaonis*, *A. arbuscula*) recouvrant le substrat à près de 100 % donne au récif Sud Ifaty sa physionomie caractéristique. Il s'agit d'un peuplement très uniforme, interrompu seulement localement par des petits dômes de matériel détritique, généralement reliés à l'extrémité d'un sillon par un couloir d'alimentation. Sur sa bordure externe, le champ de Scléactiniaires branchus est interrompu par des bandes d'*Acropora* morts et érodés, créant des sillons d'environ 1 m. de large et de quelques mètres de long, perpendiculaires au front de récif.

Entre ces sillons subsistent des banquettes résiduelles en relief (Fig. n° 68) d'*Acropora* vivants.

### 4) Le platier à petites colonies isolées

Le peuplement du platier à petites colonies isolées est principalement composé de Scléactiniaires à petites colonies (massives,

digitées, encroûtantes ou cespiteuses) couvrant moins de 50 % du substrat. Ces colonies demeurent isolées les unes des autres, et toute cimentation ou coalescence est impossible. En conséquence, on n'observe pas d'installation de platier de type tabulaire.

Un autre élément important de cette zone est représenté par de petites trainées sédimentaires, constituées à l'origine par des fragments brisés d'*Acropora*, ultérieurement encroûtés par des Corallinacées et qui, parfois, prennent l'aspect de véritables nodules ou rhodolithes. Ces trainées sédimentaires représentent le transfert, vers l'arrière du platier, du matériel détritique très grossier issu du champ d'*Acropora* branchus. Ces éléments détritiques grossiers s'accumulent sur la partie la plus interne du platier (éventuellement sur la pente du lagon) où ils constituent le "ballast" sur lequel s'installent primitivement les herbiers de Phanérogames.

#### 5) Les herbiers de Phanérogames

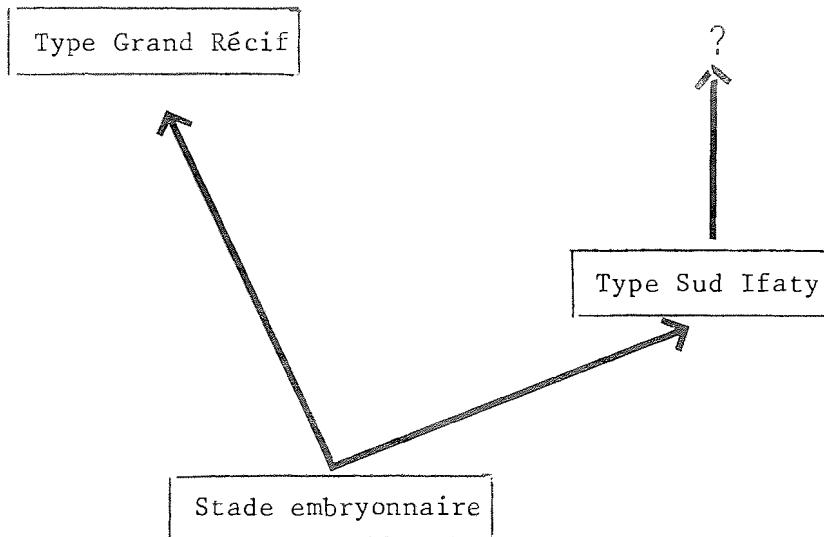
Les herbiers sont très mal représentés dans les récifs Sud Ifaty et la couverture phanérogamique est clairsemée et discontinue. Les herbiers sont, de toute évidence, en voie d'installation sur des sédiments peu épais, déposés récemment et mal stabilisés.

D'un point de vue écologique, un tel récif, montrant une zonation continue de Sclérectinières, des peuplements peu différenciés et une absence quasi totale de dépôts de sédiments à sa surface, est à considérer comme peu évolué (stade immature).

On peut avancer l'hypothèse suivant laquelle les récifs Sud Ifaty représentent un type d'édification corallienne qui n'est parvenue que récemment à un niveau voisin de celui des basses mers de vives eaux (platier en voie de structuration).

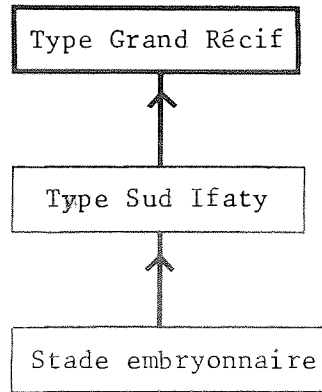
C/ Corrélation entre les biotopes des deux récifs  
et possibilité d'évolution

On pourrait admettre *a priori* que le stade peu élaboré qui vient d'être décrit, correspond lui aussi à un état d'équilibre stable, sans possibilité d'évolution ultérieure. Ce stade peu élaboré pourrait également être considéré comme l'un des premiers stades d'une série évolutive qui à partir d'un même stade embryonnaire conduirait à une structure inconnue mais différente du type "Grand Récif".



Ces hypothèses ne peuvent être soutenues, car il existe un certain nombre de faits prouvant que la structure morphologique et biologique du Grand Récif dérive directement d'une structure moins évoluée, du type Sud Ifaty. Ces deux modèles d'organisation sont donc deux stades d'une seule et unique série évolutive.

Ainsi que nous l'avons montré précédemment, le stade "Grand Récif" correspond à un état d'équilibre stable qui représente le terme de l'évolution progressive (stade le plus élaboré).



Les principaux arguments que l'on peut avancer à l'appui de cette thèse sont les correspondances suivantes observées entre les biotopes :

- Eperons et sillons

La largeur et la profondeur des sillons de la zone Sud Ifaty sont graduellement réduites du fait de l'activité ininterrompue des organismes constructeurs. Ceci conduit à une canalisation de plus en plus étroite des masses d'eau en déplacement (courants de retour en particulier), qui, elle-même provoque une régularisation de la topographie et limite le développement des coraux (sur le fond des sillons notamment).

- Platier externe

Nous avons signalé précédemment que la bordure antérieure du champ de Sclérectiniaux branchus était partiellement nécrosée, et que les zones vivantes se présentaient sous la forme de banquettes résiduelles allongées perpendiculairement au front récifal. Des traces de ces banquettes peuvent être observées sur le platier externe,

tout le long du Grand Récif. Les *Acropora* sont morts et leur sommet arrasé et encroûté par des Corallinacées.

Il existe même sur le Grand Récif, dans la région d'Ampasy-foty, un "îlot" d'*Acropora* branchus vivants dans l'ensellement externe.

Les banquettes résiduelles d'*Acropora* se trouvent à la fois sur le glacis et dans l'ensellement externe. Ceci prouve clairement que ces deux biotopes (glacis récifal et ensellement) dérivent du champ de Scléroractiniaires branchus.

#### - Levée détritique

Nous avons déjà indiqué que des petits dômes de matériel sédimentaire très grossier sont enclavés au milieu du champ de Scléroractiniaires branchus.

Un apport constant d'éléments biodétritiques provoque la croissance, dans toutes les dimensions, de ces dômes embryonnaires dont la juxtaposition est à l'origine de la levée détritique. (Lorsqu'ils sont très développés, ces dômes s'étirent vers l'arrière jusqu'à la limite interne du champ de Madréporaires branchus). Il apparaît, de plus, que les levées "en dômes" représentent un stade moins évolué que les levées en remparts, lesquelles ne se rencontrent que dans les récifs soumis, en permanence ou temporairement, à des conditions hydrodynamiques particulièrement sévères (mise en place accidentelle par les cyclones, action des houles réfractées).

A bien des égards, les levées en remparts apparaissent comme un des premiers stades d'évolution régressive (dégradation) des édifices récifaux.

- Accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames

Les récifs Sud Ifaty montrent comment le "ballast" produit par la destruction du champ de Scléactiniaires branchus est transféré sur la partie interne du platier, où il s'accumule. Ce ballast est ensuite recouvert par des sédiments de granulométrie variée, et en grande partie d'origine biodétritique.

Les récifs Sud Ifaty montrent également ( p. 261 ) quelles sont les modalités d'installation des Phanérogames sur ces dépôts sédimentaires.

La simple continuation de ces phénomènes, au cours de l'évolution récifale, est de nature à expliquer l'importance des surfaces couvertes par l'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames dans les formations coralliennes plus évoluées.

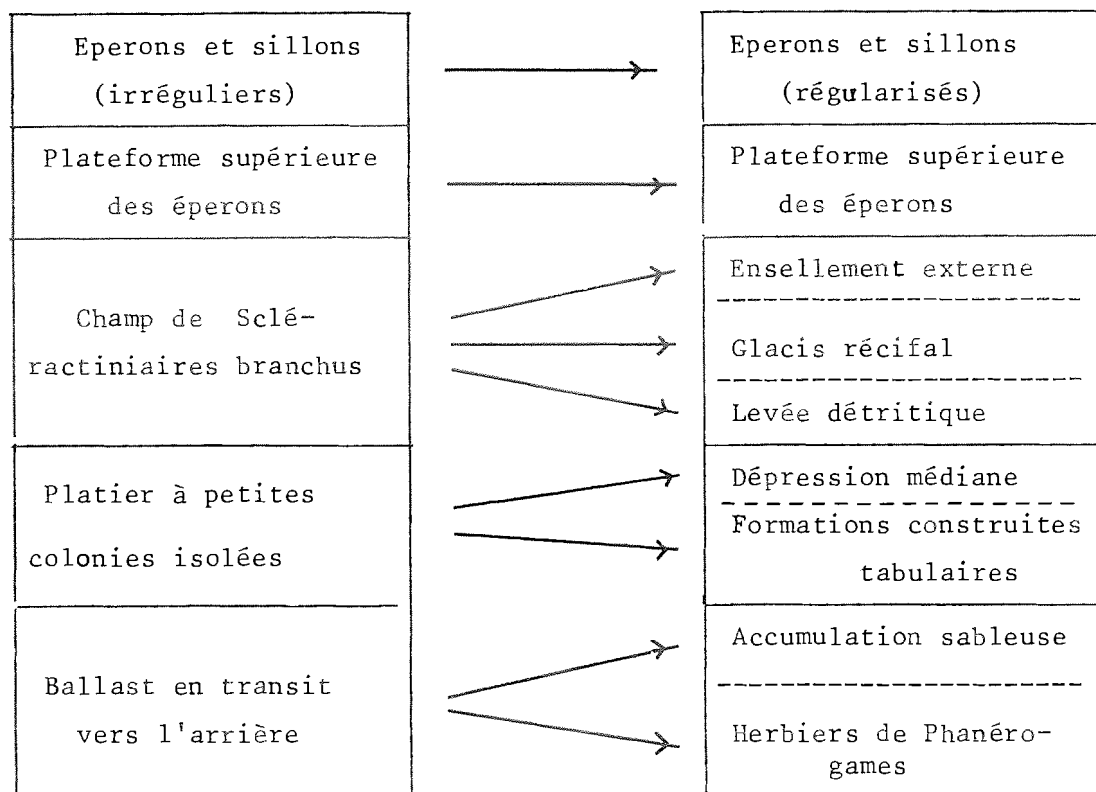
- Dépression médiane et formations construites du platier interne

Dès que s'individualisent une levée détritique d'une part, et une accumulation sableuse, d'autre part, une nappe d'eau résiduelle demeure endiguée, à basse mer, entre ces deux éléments qui constituent des lignes de relief. Cette nappe résiduelle crée des conditions très favorables à une croissance active des Scléactiniaires du platier à petites colonies isolées. Cette prolifération donne naissance soit aux formations construites de la dépression médiane, soit au platier construit de type tabulaire.

La dépression médiane se substitue aux zones où les colonies sont, au départ, très isolées, et où la nappe d'eau résiduelle est relativement profonde (jusqu'à 1,3 m).

Les formations construites de type tabulaire se développent dans les zones où les Scléactiniaires primitivement proches les uns des autres, peuvent devenir coalescents, et où la faible épaisseur de la nappe d'eau résiduelle provoque un arasement de leur surface supérieure.

La succession des biotopes, au cours de l'évolution des structures récifales de mode battu se présente, en définitive de la façon suivante :



Les principales tendances observées au cours de la série évolutive peuvent être résumées ainsi :

- modifications mineures sur la pente externe et le front récifal,
- diversification des peuplements sur le platier récifal,
- développement des dépôts sédimentaires et diminution corrélative des peuplements de Scléroractiniaux conduisant, dans les récifs parvenus à maturité, à un équilibre stable entre substrats solides bio-construits et substrats meubles.

## II - DEGRADATION DES PEUPELEMENTS RECIFAUX (EVOLUTION REGRESSIVE)

La stabilité du stade de maturité, dans laquelle il y a équilibre non seulement entre bioconstruction et biodestruction mais également entre quantité de sédiments produits et quantité de sédiments transférés hors du récif, traduit l'équilibre général de l'écosystème récifal vis à vis des facteurs du milieu.

L'influence prépondérante de facteurs édaphiques peut provoquer un déplacement de cet état d'équilibre qui correspond à une dégradation des peuplements à dominance de facteurs climatiques.

L'action des facteurs édaphiques peut se modifier au cours du temps soit du fait d'un changement des conditions générales (régime hydrométéorologique, variations du cours et du débit des fleuves), soit sous l'influence de circonstances locales (canalisation des écoulements d'eau à basse mer, installation ou développement d'une flèche sableuse par exemple).

Les principaux facteurs qui interviennent sont les facteurs hydrodynamiques, soit seuls, soit en temps qu'agent de transport et de dépôt de sédiments.

### A/ Facteurs hydrodynamiques (sans transfert ou dépôt de sédiment)

#### 1) Transit de masses d'eau

Les extrémités Nord et Sud du Grand Récif offrent un bon exemple de dégradation des peuplements sous l'influence des transits des masses d'eau. Il s'agit, en l'occurrence, d'écoulements plus ou moins laminaires (à basse mer du moins) résultant de la réfraction des houles ou des mouvements d'entrée et sortie de l'eau du lagon en fonction des marées.



Deux modalités peuvent être observées :

- Corne Nord du Grand Récif : les sédiments sont largement étalés sur le platier interne ; le platier à formations construites lui-même très ensablé, ne montre plus que des peuplements de Scléactiniaires en état de vitalité réduite ; l'accumulation sableuse, mal individualisée, ne porte que des formations d'herbiers maigres et très érodés.

- Corne Sud du Grand Récif, Nosy Tafara, Nord du récif de Sarodrano. Dans cette région, les platiers présentent les mêmes caractères généraux qu'au niveau de la corne Nord du Grand Récif.

On y observe de plus :

+ une levée détritique en rempart (mal structurée à Sarodrano) traduisant l'importance des houles réfractées ;

+ des peuplements de *Mytilus auriculatus*, surtout dans les zones où les transits de masse d'eau sont canalisés à basse mer ; l'installation de ces moulières est favorisée par la richesse en plancton des eaux sortant de la baie de Tuléar, à marée descendante.

## 2) Courants liés aux jaillissements et aux déversoirs

Des courants intenses peuvent localement provoquer le remplacement des peuplements normaux à dominance de Scléactiniaires :

- par des formations à dominance de Millepores (*Millepora tenera*) dans les passes à seuil peu profond mettant en communication vasques ou lagons enclavés avec le lagon principal ;

- par des formations de *Millepora platyphylla* et *Palythoa liscia* autour des trous souffleurs et des fissures de jaillissement (coups de pression) ;

- par des peuplements d'Alcyonaires (*Sinularia whiteleggei*, *S. marenzelleri*, *Lobophyllum patalum*) et des Zoanthaires (*Palythoa capensis*) sur la plateforme supérieure des éperons (uprush et backwash).

Dans tous les cas, les peuplements se substituant aux Scléractiniaires sont des peuplements paucispécifiques (ce qui est, d'ailleurs, la règle générale en cas d'intervention intense d'un facteur édaphique).

### 3) Houles et vagues (agitation de la mer)

La levée détritique ne peut s'établir et se maintenir sur un platier récifal que lorsqu'existe une alimentation régulière en matériaux détritiques grossiers. Ceci ne peut se produire lorsque les récifs sont à un stade d'évolution peu avancé (stade dans lequel les sillons sont larges et profonds, et où l'énergie des houles n'est pas suffisamment canalisée pour avoir une action destructrice).

Une alimentation régulière de la levée ne peut, non plus, s'effectuer dans les récifs très évolués, lorsque les sillons sont totalement ou presque totalement colmatés par les actions de bioconstruction ou les dépôts de sédiments. En effet, la zone des éperons-sillons n'est plus alors qu'une pente unie, d'inclinaison régulière sur laquelle les actions hydrodynamiques n'ont plus aucun effet destructeur.

Dans la mesure où elle n'est plus alimentée de façon régulière, la levée détritique est détruite par action mécanique ou biologique, et elle disparaît de la surface du platier.

En conséquence, la nappe d'eau résiduelle du platier interne ne peut se maintenir et les formations construites du platier interne sont détruites à leur tour. On aboutit à un récif presque totalement mort, indifférencié, dans lequel coexistent sur toute la largeur du platier des dépôts de sédiments et des restes de formations construites démantelées. Ce stade ultime d'évolution n'existe pas dans la région que nous avons étudiée, mais il est représenté au Nord de celle-ci, ainsi que dans certains édifices récifaux du Nord Ouest de Madagascar. (Il s'agit d'une structure très regressée qui est l'équivalent, mais en mode battu, des bancs coralliens du lagon).

## B/ Transferts et dépôts de sédiments

A l'exception des déversoirs de la levée détritique du Grand Récif, seules les formations coralliennes du Nord Fiherenana et de la région de Songeritelo sont directement soumises à l'influence des transferts et dépôts de sédiments.

Ceux-ci sont liés à la proximité du Fiherenana, laquelle a, en fait, deux conséquences :

- Balayage permanent des platiers par des eaux relativement peu salées ;
- Apport de matériaux d'origine terrigène qui, soit se déposent sur le platier, soit sont entraînés jusqu'au niveau de la pente externe ou même au-delà.

Deux cas principaux se présentent suivant qu'il y a seulement transfert de sédiments ou qu'au contraire, les dépôts sont prédominants.

### 1) Ecoulement d'eaux et transfert de sédiment par les déversoirs

Les platiers de la région de Songeritelo peuvent être considérés comme une série de larges déversoirs, présentant divers types de structure de complexité croissante, et que nous interpréterons comme différents stades de dégradation des biotopes récifaux. ( Rappelons que les récifs de cette région sont dépourvus de levée détritique, mais que celle-ci est parfois remplacée par une formation organogène faisant office de seuil surélevé, dans les déversoirs.)

#### - Stade 1 - (Déversoirs de type primitif)

.....

Le fond du déversoir est tapissé de sédiment grossier, voire même de ballast, sur lequel s'installe *Thalassodendron ciliatum*. Cette dernière tend à gagner sur le platier externe, à partir des déversoirs.

Lorsque les écoulements sont très vifs, on n'observe qu'un dépôt de sédiment grossier sans couverture phanérogamique. Les écoulements sont parfois canalisés, et ils peuvent creuser des sillons d'érosion dans le substrat primitif sous-jacent.

- Stade 2  
.....

Lorsque les courants (à basse mer, surtout) transportent des particules sableuses de taille moyenne, *Thalassodendron ciliatum* disparaît et est remplacé par des formations du Sabellariidae *Idanthyrus pennatus*, dont les tubes sableux s'agglomèrent en banquettes de quelques mètres, et parfois en formations continues sur plus de 150 m<sup>2</sup>. Les constructions dues aux *Idanthyrus* peuvent, dans quelques cas extrêmes, être renforcées par l'action des Corallinacées.

- Stade 3-(Déversoirs à seuils bioconstruits)  
.....

Le stade le plus évolué de déversoir est celui dans lequel des Corallinacées à thalles lamellaires construisent une formation légèrement mais distinctement surélevée, par rapport au niveau du platier avoisinant (seuil bioconstruit). Cette formation à base de Corallinacées lamellaires, dans laquelle le Zoanthaire *Isaurus spongiosus* est abondant, est à considérer comme un biotope de substitution de la levée détritique (permettant au même titre que cette dernière, l'existence d'une retenue d'eau à basse mer, sur le platier interne). Lorsque les sédiments transportés par les écoulements d'eaux sont abondants, les constructions de Corallinacées lamellaires sont surmontées de bourrelets d'*Idanthyrus*.

La plupart des déversoirs de la levée détritique du Grand Récif, ainsi que des récifs de Nosy Tafara et de Sarodrano, sont à rattacher au stade 1 (présence de *Thalassodendron ciliatum* facultative) ou au stade 2 (*Thalassodendron* et surtout *Idanthyrus*). Les déversoirs situés en arrière des criques externes représentent un type de structure plus complexe, proche du stade 3 ci-dessus (importance de la bioconstruction par les Corallinacées) mais dans lequel l'absence de transfert notable de sédiment ne permet ni à *Isaurus spongiosus*, ni à *Idanthyrus pennatus* de se développer.

## 2) Prépondérance des dépôts de sédiment

Le dernier stade d'évolution régressive concerne les régions affectées par une hypersédimentation d'origine essentiellement terrigène. Un tel exemple de régression est présenté par les récifs Nord Fiherenana, dans lesquels les dépôts de sédiment sont devenus si importants qu'il inhibent toute vie corallienne, même sur la pente externe. De plus, la plus grande partie du récif interne (et, lorsque l'on se dirige vers le Sud, de la levée détritique) est ensevelie sous la flèche sableuse et le système des dunes bordières du delta du Fiherenana. Dans les zones du platier non recouvertes par les alluvions deltaïques, il ne subsiste plus que deux types de peuplement :

- herbiers de Phanérogames, d'ailleurs très érodés ;
- végétation algale incluant une liste d'espèces qui n'ont pas été retrouvées sur les platiers normaux ou seulement très exceptionnellement : *Caulerpa crassifolia*, *C. Freycinetii*, *Bornetella sphaerica*, *Cladophora prolifera*, *Borgesenia Forbesii*, *Dictyosphaeria cavernosa*, *Corallopsis opuntia*.

Les peuplements de Scléactiniaires ont totalement disparu : le récif est mort, et, là encore, on aboutit à une structure de *bancs coralliens* (dont le peuplement ne serait pas différent de celui de n'importe quelle plateforme rocheuse de même niveau, recouverte par les sédiments).

En conclusion, les divers stades d'organisation (structuration ou régression) des édifices récifaux observés dans la région de Tuléar ne sont que différents aspects d'une évolution continue de la structure morphologique et biologique des formations coralliennes.

Les facteurs biotiques (processus de concrétionnement) prédominent dans les stades jeunes. Il y a équilibre entre facteurs biotiques et édaphiques dans les récifs parvenus à maturité. Enfin, dans les récifs dégradés on observe une prédominance d'un ou d'un petit nombre de facteurs édaphiques.

Au cours de cette évolution, l'importance des Scléroractiniales qui est maximale dans les stades jeunes (existence d'une zonation continue sur le platier) ne cesse de décroître et ils finissent par disparaître complètement. A l'inverse, les dépôts permanents de sédiments qui sont nuls dans les stades peu évolués, deviennent de plus en plus abondants, et peuvent envahir la totalité du platier dans certains stades dégradés.

L'augmentation des dépôts sédimentaires favorise un certain nombre d'organismes, Phanérogames marines (dont le rôle ne cesse de croître pendant la séquence évolutive), en particulier. Les aspects de régression sous influence du facteur hydrodynamique (seul ou lié aux transferts de dépôts de sédiment) sont caractérisés par le développement de divers Cnidaires (certains Millépores, Alcyonaires et Zoanthaires), de Sabellariidae (*Idanthyrus*) et de quelques Métaphytes.

La série évolutive dont nous venons de retracer les principales étapes paraît pouvoir s'inscrire dans une période de durée très faible, à l'échelle des temps holocènes. De toute évidence, les principales étapes de l'évolution progressive sont référables au niveau des mers actuelles, et nos connaissances sur la vitesse de croissance de certains organismes récifaux permettent de penser qu'une telle évolution peut se réaliser au cours de périodes d'une centaine d'années (il ne s'agit là, bien sûr, que d'un ordre de grandeur). De même, les données sédimentologiques relatives à l'histoire récente du Fiherenana semblent indiquer que l'on peut aboutir à la mort complète d'un édifice récifal (envahi par les dépôts terrigènes) en moins d'un siècle.

## LES PEUPELEMENTS DE SCLERACTINIAIRES LIBRES

---

Il paraît superflu de rappeler que les Sclérectiniaires sessiles hermatypiques sont des constructeurs fondamentaux des édifices coralliens. Ces constructeurs primaires sont en général, soit des colonies massives, soit des colonies à croissance rapide. Mais outre ces espèces jouant un rôle fondamental dans l'élaboration des édifices coralliens, un certain nombre d'autres Sclérectiniaires peuvent être trouvés en milieu récifal.

En particulier, quelques Sclérectiniaires libres existent dans les formations coralliennes, mais ceux-ci ont seulement des relations indirectes avec les organismes ayant un rôle de premier plan dans la dynamique récifale (tels que constructeurs de calcaire ou producteurs de sédiment).

La plupart des Sclérectiniaires libres sont des composants des peuplements des substrats meubles dont ils représentent, le plus souvent, un aspect d'épibiose. En tant qu'organismes de substrat meuble, ils ne sont pas obligatoirement limités aux milieux récifaux. On les trouve cependant régulièrement dans les récifs de Tuléar et, de plus, pratiquement toutes les espèces sont représentées dans un seul appareil récifal. Pour cette raison, il nous paraît utile d'indiquer quelques particularités de leur biologie et écologie.

### I - COMPOSITION SPECIFIQUE

D'un point de vue taxonomique, des Sclérectiniaires libres peuvent exister dans les cinq sous-ordres. La liste des espèces récoltées figure dans le tableau n° XVIII.

TABLEAU N° XVIII

Principaux Scléractiniaires Libres

	Permanent (P) Accidental(A)	Solitaire (S) Colonial (C)	Taille maxi. moyenne (cm)	Extension bathymétrique
<b>ASTROCOENILNA</b>				
<i>Stylophora pistillata</i>	A	C	12-15	(platier)
<i>Pocillopora danae</i>	A	C	12-15	(platier)
<b>FUNGIINA</b>				
<i>Siderastrea radians</i>	A	C	10	(platier)
<i>Leptoseris papyracea</i>	A	C	8	18 - 45
<i>Diaseris distorta</i>	P	S	5	0 - 36
<i>Cycloseris cyclolites</i>	P	S	7	0 - 3
<i>Fungia fungites</i>	P	S	13-18	0 - 18
<i>Fungia repanda</i>	P	S	10-15	0 -15
<i>Fungia danai</i>	P	S	40	5 - 12
<i>Fungia horrida</i>	P	S	10-15	0 - 12
? <i>Fungia somervillei</i>	P	S	25	3 - 10
<i>Fungia paumotensis</i>	P	S	20	0 - 8
<i>Fungia scutaria</i>	P	S	15	0 - 18
<i>Herpolitha limax</i>	P	C	50 -60	0 - 26
<i>Halomitra philippinensis</i>	P	C	50-60	1 - 15
<i>Polyphyllia talpina</i> (*)	P	C	50-60	1 - 4
<i>Porites somaliensis</i>	A	C	8-10	(platier)
<i>Goniopora stokesi</i>	A	C	10-18	0 - 2

\* Présent seulement dans le N.W. de Madagascar



TABLEAU N° XVIII (suite)

	Permanent (P) Accidentel(A)	Solitaire (S) Colonial (C)	Taille maxi. moyenne (cm)	Extension bathymétrique
FAVIINA				
<i>Cyphastrea microphthalma</i>	A	C	6 - 10	(platier)
<i>Trachyphyllia geoffroyi</i>	(P)	C	10	12 - 35
CARYOPHYLLIINA				
<i>Heterocyathus aequicostatus</i>	P	S	2	10 - 70
<i>Sphenotrochus n.sp.</i>	P	S	0,5	15 - 35
DENDROPHYLLIINA				
<i>Heteropsammia michelini</i>	P	C	3	8 - 40

12 espèces sur un total de 23 appartiennent à la famille des Fungiidae qui occupe une position spéciale parmi les Scléroractiniaires libres, tant par le grand nombre d'individus et de colonies chez quelques espèces, que par la taille importante et l'écologie particulière de certaines d'entre elles.

## II - CARACTERES DES ESPECES LIBRES

Dans la liste du tableau n°XVIII, on doit distinguer entre les espèces qui sont libres de façon *permanente et obligatoire*, à l'état adulte (ce sont les véritables espèces libres), et celles qui ne sont libres que secondairement et accidentellement (espèces libres *facultatifs*) : *Pocillopora danae* et *Siderastrea radians*, par exemple, sont normalement sessiles.

On remarquera également, que les espèces libres sont soit solitaires (*Diaseris distorta*, *Cycloseris cyclolites*, toutes les espèces de *Fungia*, *Heterocyathus aequicostatus* et *Sphenotrochus n. sp.*), soit coloniales, les espèces libres facultatives étant toujours coloniales.

L'un des phénomènes les plus frappants des Scléroractiniaires libres est l'énorme variation que l'on peut observer dans la taille des squelettes : *Sphenotrochus sp.* est la plus petite espèce libre, et la largeur du polypiérite ne dépasse pas 4-5 mm à l'état adulte.

Au contraire, quelques espèces de la famille des Fungiidae atteignent (qu'elles soient coloniales ou solitaires) des tailles importantes. *Fungia danae* peut avoir un diamètre de 40 cm., et des formes coloniales telles que *Herpolitha limax* et *Halomitra philippinensis* sont encore plus grandes.

### III - RAPPORTS AVEC LE SEDIMENT

Nous avons déjà indiqué que la plupart des Scléractiniales libres étaient des composants des peuplements de substrat meuble des milieux récifaux. Ceci ne s'applique pas toujours à certains Fungiidae, qui peuvent exister dans les milieux coralliens dépourvus de sédiment. Ces espèces parmi lesquelles nous trouvons principalement *Fungia fungites*, *F. scutaria*, *F. horrida*, vivent dans les nombreuses cavités des formations construites du platier interne, où elles sont fréquemment "piégées" dans les formations de coraux branchus. On doit, à ce propos, remarquer qu'une telle situation n'a rien d'obligatoire, et ces mêmes espèces peuvent tout aussi bien être présentes sur substrat meuble.

Les espèces solitaires, à colonies aplaties appartenant aux Fungiidae (genres *Diaseris*, *Cycloseris*, *Fungia*) sont simplement posées sur le sédiment, avec lequel une partie plus ou moins grande de leur surface aborale reste en contact. Pour les espèces dont le squelette est arqué, et plus ou moins convexe, seule la périphérie est en contact avec le sédiment (*Halomitra*).

*Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus* ont une base aplatie, mais leur hauteur est, en général, de même ordre de grandeur que leur diamètre.

Il est donc probable qu'ils peuvent rester par eux-mêmes en position normale. A cet égard, le rôle du Sipunculide commensal *Aspidosiphon corallicola*, lequel (dans les deux espèces) possède une ouverture à la face inférieure du pol piérite paraît fondamental ; il aide les coraux à se maintenir en position habituelle ou à se redresser lorsqu'ils ont été renversés par les courants.

Le cas de *Trachyphyllia geoffroyi* est également particulier, quant à ses relations avec le substrat. A l'origine la jeune colonie s'installe sur un petit substrat dur (petit gravier, fragment de coquille). Au cours de sa croissance, elle atteint des tailles importantes en comparaison du petit substrat solide sur lequel elle se fixe primitivement, et peut alors être considérée comme libre, par rapport au substrat meuble dans lequel elle vit. En fait, cette espèce reste en position verticale dans le sédiment dans lequel elle est partiellement enfouie et on peut la considérer comme pivotante ("semi-burrower").

Il ne m'a pas été possible d'observer *in situ* la position de *Sphenotrochus n. sp.* et sa position réelle demeure hypothétique. Il est probable qu'il se pose sur le sédiment, sur l'une de ses faces aplaties, position fréquemment remaniée par les courants. Il pourrait être également une forme pivotante, ainsi que le présument VAUGHAN et WELLS (1943). Ceci toutefois me paraît peu probable, du fait notamment de sa taille, très voisine de celle des particules sableuses, et des courants de fond intenses au niveau de son biotope d'élection.

On doit enfin prendre en considération la situation particulière des espèces libres accidentelles, *Pocillopora danae*, *Stylophora pistillata*, lorsqu'ils sont libres.

Ces espèces commencent par se fixer et se développer sur les tiges de Phanérogames (*Thalassodendron ciliatum* en particulier) ; après la mort de la plante, elles sont libérées et deviennent secondairement libres.

*Siderastrea radians*, *Goniopora stokesi*, *Porites somaliensis* et *Cyphastrea microphthalma* ont également des colonies libres sphériques.

En règle générale, les faces inférieures posées sur le sédiment ou partiellement enfouies, sont mortes et légèrement aplaties. Cependant, de nombreuses colonies appartenant à ces espèces sont, parfaitement sphériques, le squelette étant totalement recouvert par des tissus vivants. Ceci n'est possible que dans les zones où les colonies peuvent être fréquemment déplacées.

#### IV - DEPLACEMENT DES ESPECES LIBRES

Toutes les espèces libres sont --en principe-- capables de se déplacer soit de façon active (phénomène de locomotion autonome, soit de façon passive (influence d'un facteur externe).

*Trachyphyllia geoffroyi*, du fait de sa position pivotante, est la seule exception.

Les espèces libres accidentelles sont toujours déplacées passivement, en raison de leur situation normale (sessile), celles-ci ne développent pas de mécanisme de locomotion spécialisé. Elles ont cependant, en général, un squelette subsphérique ou sphérique qui les rend particulièrement mobile et permet leur transport par les courants suffisamment intenses dans les zones où elles vivent.

De fréquents changements de position sont évidemment nécessaires pour permettre le développement de tissus vivants tout autour du squelette sphérique. L'activité alimentaire des Poissons peut aussi être rendue responsable du déplacement des formes à colonies sphériques. En effet, on observe, sur toute la surface de celles-ci des lésions qui paraissent être les traces de broutage par les poissons "mangeurs de coraux". Ce phénomène de "bioturbation" a été récemment signalé par GLYNN (1973) dans les récifs de Panama.

Il paraît évident que *Sphenotrochus n. sp.*, espèce de petite taille, est également déplacée par les courants de fonds (courants de marée ou courants permanents) qui conditionnent l'existence de son biotope (sables grossiers).

*Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus* peuvent se déplacer à la surface du sédiment. Cependant, leur locomotion n'est pas réellement autonome : leur Sipunculide commensal, *Aspidosiphon corallicola*, en effet, est responsable de leurs mouvements : celui-ci tracte le Scléractiniaire sur des distances variables, en laissant un petit sillon à la surface du sédiment. Ce comportement est tout à fait semblable à celui de nombre d'espèces de Sipunculides (*Phascolion strombi*, par exemple) qui se déplacent en traînant la coquille de Gastéropodes dans laquelle ils habitent.

On doit d'ailleurs rappeler qu'*Aspidosiphon corallicola* s'installe d'abord lui-même dans une coquille morte, coquille sur laquelle se fixe ensuite la planula du Scléractiniaire (FEUSTEL, 1965).

Les Scléractiniaires de la famille des Fungiidae ont acquis un mécanisme locomoteur plus ou moins efficace, en particulier en utilisant leurs tentacules périphériques (c'est la seule région du squelette -en général convexe- qui soit en contact avec le fond). Il semble que l'activité locomotrice soit en relation inverse de la taille moyenne du squelette : les Fungiidae coloniaux, avec un squelette de grande taille (*Herpolitha limax*, *Halomitra philippinensis* par exemple) n'ont que des mouvements de faible amplitude, si toutefois ils en ont. (Il peuvent être déplacés passivement cependant, lorsque les sédiments accumulés sur les pentes où ils vivent, sont brutalement transportés par des vagues ou courants de tempête, ou à l'occasion d'autres "catastrophes").

Les mêmes remarques s'appliquent aux espèces les plus grandes du genre *Fungia*. Il nous a été impossible de mettre en évidence des déplacements autonomes significatifs chez les *Fungia danai*, par exemple.

Les autres espèces de *Fungia* (à l'exception de celles qui sont "piégées" dans les interstices des formations construites) sont plus ou moins mobiles. Certains individus de *Fungia fungites*, notamment, peuvent se déplacer de quelques dizaines de centimètres en 24 heures, alors que *Fungia scutaria*, au contraire, est considérée, même lorsqu'elle est sur substrat meuble, comme une espèce "paresseuse" (HUBBARD & POCOCCO, 1972).

L'activité motrice est particulièrement remarquable chez *Diaseris distorta* l'une des espèces les plus petites, parmi les Fungiidae.

De plus, cette espèce est capable d'escalader (par exemple, le bord d'une boîte de Petri) ou de creuser un trou dans le sédiment pour se remettre à l'endroit, lorsqu'elle a été renversée, ainsi que cela a été décrit par HUBBARD (1972) et HUBBARD & POCOCCO (1972).

Nous avons pu également provoquer des réactions de "retournement" chez quelques espèces de *Fungia*, en aquarium, mais ce comportement est exceptionnel, et demeure probablement très rare, dans les conditions naturelles.

## V - DISTRIBUTION ET ECOLOGIE

Nous avons déjà indiqué que les Scléractiniaux libres n'étaient pas restreints aux milieux récifaux. Cependant, toutes les espèces citées ci-dessus peuvent exister sur substrats meubles récifaux, à l'exception (d'ailleurs facultative) de quelques espèces de *Fungia*.

Les différentes espèces libres sont généralement inféodées à des types de sédiment très bien définis (quoiqu'elles puissent s'accommoder d'une certaine marge de variation dans leur composition granulométrique). En conséquence, leur répartition est commandée par celle des différents types sédimentaires. On pourra donc trouver des Scléroractiniales libres inféodés à chacun des grands groupes de biotopes récifaux, la seule exception étant constituée par *Herpolitha limax* qui paraît être très tolérante vis à vis du sédiment et qui présente une large répartition.

#### A - Sables grossiers plus ou moins propres

##### 1) La pente externe

Les sédiments relativement grossiers existant sur la pente externe, vers 18 - 20 m. (accumulation sédimentaire de la partie inférieure de la zone éperons-sillons), renferment en grande abondance une forme libre de *Leptoseris papyracea*, ainsi que que le Fungiidae *Herpolitha limax*, qui est toutefois beaucoup moins fréquent.

A une profondeur légèrement plus grande, les cuvettes de la dalle corallienne sont tapissées de sables grossiers auxquels s'ajoutent des éléments terrigènes plus fins. On y rencontre *Sphenotrochus n. sp.* et *Diaseris distorta*, ces deux espèces étant constamment présentes sans être jamais très abondantes. *Trachyphyllia geoffroyi* est également localisée aux cuvettes de la dalle corallienne où il demeure très rare.

##### 2) Passes

Des sables grossiers tapissent le fond des passes entre les édifices récifaux, ou entre les récifs et le littoral. Ce milieu particulier est caractérisé par l'existence, en permanence, de courants de fond qui maintiennent le sédiment dépourvu de toute particule fine .



Ainsi, dans la passe Sud du lagon de Tuléar, retrouve-t-on *Sphenotrochus* n. sp. Dans les récifs du Nord Ouest de Madagascar, *Trachyphyllia geoffroyi*, *Diaseris distorta* et *Heteropsammia michelini* existent dans le même type de biotope : sur les sables moyens propres, *Heteropsammia michelini* peut être localement abondant (60 colonies / m<sup>2</sup>).

Ce peuplement à *Trachyphyllia geoffroyi*, *Diaseris distorta* et *Heteropsammia michelini* est semblable à celui décrit par GOREAU & YONGE (1968) à Lizard Island (Australie). Le sédiment paraît être cependant moins grossier à Lizard Island. La même remarque s'applique aux peuplements décrits par SALVAT (1964, 1965), dans le lagon de Nouvelle Calédonie, où le sédiment possède une teneur encore plus forte en éléments fins, ce qui provoque le remplacement d'*Heteropsammia michelini* par *Heterocyathus* sp. (Ces deux exemples concernent des peuplements de lagon, et il est tout à fait normal d'y trouver des sédiments légèrement envasés).

### 3) Platier récifal

En dernier lieu, il existe des sables grossiers, hétérométriques, dans les couloirs du platier à alignements. Ceux-ci renferment plusieurs espèces de *Fungia* (*F. fungites*, *F. repanda*, *F. horrida*, *F. scutaria*). Ces espèces toutefois, présentent une répartition plus large, et elles ne sont pas rares sur les pentes abritées, plus ou moins envasées du lagon.

Les formes libres de *Goniopora stokesi* et de *Siderastrea radians* se localisent sur la bordure interne du platier récifal et (pour la dernière espèce) sur le rebord des bancs récifaux, où des écoulements d'eau plus ou moins laminaires persistent à basse mer. Elles sont généralement restreintes aux zones d'herbiers à *Thalassodendron ciliatum* et *Syringodium isoetifolium*, lesquels, en général, s'établissent sur des sables grossiers.

Ces deux espèces ont une distribution en taches, et *Goniopora stokesi* est localement si abondant qu'il provoque une disparition complète des Phanérogames. (Dans les récifs du Nord Ouest de Madagascar, *Goniopora stokesi* n'est pas rare sur les substrats sableux recouverts par la Phanérogame *Enhalus acoroides*, malgré l'ombre provoquée par les larges feuilles rubannées. Une telle situation est tout à fait semblable à celle décrite par ROSEN & TAYLOR (1968), dans le lagon d'Aldabra, où des peuplements de *Goniopora stokesi* vivent dans l'ombre des palétuviers).

*Diaseris distorta* et *Cycloseris cylolites* se trouvent aussi dans ce même type de biotope (bordure des herbiers épirécifaux). *Cycloseris cylolites*, assez rare, se localise préférentiellement dans les écoulements canalisés (chenaux de drainage, déversoirs). La distribution de *Diaseris distorta*, espèce commune, est irrégulière. En certaines zones où l'herbier est particulièrement clairsemé, on peut compter jusqu'à 1 500 individus par m<sup>2</sup>.

Les espèces libres facultatives, et tout particulièrement *Stylophora pistillata* et *Pocillopora danae* existent dans les cuvettes ou flaques des herbiers de Phanérogames, localisées dans la partie antérieure de l'accumulation sableuse épirécifale, au voisinage de la dépression médiane, dans la partie centrale du Grand Récif. Nous avons déjà indiqué que ces deux espèces se fixent parfois sur les tiges de Phanérogames (en fait *Thalassodendron ciliatum* est la seule espèce à posséder des tiges d'une longueur suffisante pour permettre une telle fixation), et deviennent libres lorsque la Phanérogame meurt.

*Stylophora pistillata* et *Pocillopora danae* n'ont pas été observées, sous forme libre, dans les autres biotopes à *Thalassodendron* (bordure interne du platier, pente du lagon).

La proximité de la dépression médiane où vivent de nombreuses colonies de ces deux Scléractiniaires, pourrait expliquer leur abondance, sous forme libre, dans les cuvettes de l'herbier situées au voisinage.

B - Sables vaseux, vases sableuses et vases dans les biotopes de lagon (pentes et fond de lagon)

1) Sables vaseux

Nous ne prenons pas en considération ici les sables grossiers, localisés aux passes, ou juste en arrière de celles-ci.

Dans les biotopes spécifiques des lagons, les peuplements de Scléractiniaires libres les plus caractéristiques et les plus répandus sont les peuplements à *Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus*.

Ils sont surtout présents dans les sables peu vaseux. Dans les meilleures conditions, une densité de 200 colonies par m<sup>2</sup> a été notée pour *Heteropsammia michelini* et 70 individus par m<sup>2</sup> pour *Heterocyathus aequicostatus*. Nous avons déjà indiqué qu' *Heteropsammia michelini* pouvait également être présent dans les sables grossiers. Il paraît, à ce sujet, nécessaire de préciser que les exigences des deux espèces sont notablement différentes, bien qu'il y ait un recoupe-ment dans leurs marges de tolérance. En fait, *Heterocyathus aequicos-tatus* se trouve dans des sédiments allant des sables légèrement vaseux aux vases sableuses. Ceci explique pourquoi on peut le rencontrer à des profondeurs plus grandes qu' *Heteropsammia michelini*, ainsi que dans les zones du lagon plus directement influencées par les apports estua-riens ou deltaïques (dans ces deux cas, au contraire, *Heteropsammia michelini* disparaît, du fait de la teneur importante en éléments fins).

La présence simultanée de *Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus* correspond à un type bien défini de sédiment (sables peu vaseux) lequel se trouve, du fait de la combinaison des divers facteurs du milieu, être largement répandu sur les fonds du lagon.

On doit également signaler que des peuplements de *Diaseris distorta* existent dans le lagon, sur les mêmes types de fonds, mais de façon moins constante (*Diaseris distorta* serait alors restreinte aux zones de sable très peu vaseux).

## 2) Vases sableuses et vases

Les pentes de lagon (pente interne du Grand Récif, pente des récifs de lagon pentes des vasques et lagons enclavés) sont fréquemment tapissées de vases sableuses ou même de vase pure, lorsqu'elles sont en zone abritée. Dans ces milieux extrêmes, les seuls Scléactiniaires libres présents appartiennent à la famille des Fungiidae. Nous avons déjà indiqué le caractère ubiquitaire de *Herpolitha limax* qui peut vivre sur les vases sableuses des pentes du lagon, où elle est accompagnée par plusieurs espèces de *Fungia* (*F. fungites*, *F. paumotensis*) toutes ces espèces étant disséminées sur le fond. Cependant les peuplements de Scléactiniaires libres les plus caractéristiques des pentes vaseuses de lagon sont constitués par *Halomitra philippinensis*. Cette espèce est irrégulièrement distribuée, mais peut localement constituer la seule espèce d'épifaune sur une centaine de mètres carrés, avec un taux de recouvrement supérieur à 80 %. (fig n°58 )

Enfin, sur les pentes très vaseuses, deux espèces peuvent être rencontrées, mais elles demeurent rares : *Fungia danai* et (dans les récifs du Nord Ouest de Madagascar seulement) *Polyphyllia talpina*. L'une et l'autre paraissent jusqu'à maintenant être limitées à ces milieux extrêmes.

## VI - DISCUSSION

Toutes les espèces que nous avons mentionnées, ont déjà été trouvées, en différentes régions de l'Indo-Pacifique, mais pas nécessairement en milieu corallien.

Ceci est valable, en particulier, pour les deux espèces ahermaty-piques *Heterocyathus aequicostatus* et *Sphenotrochus n. sp.* Celles-ci ne sont, en aucune façon, restreintes aux biotopes récifaux, et peuvent être trouvées plus profondément.

*Sphenotrochus n. sp.*, comme la plupart des espèces de ce genre a des exigences strictes en ce qui concerne la granulométrie du sédiment, et est exclusivement présente dans les sables grossiers remaniés en permanence par les courants de fond.

Suivant la région géographique considérée, différentes espèces se retrouvent dans ce type de milieu : *Sphenotrochus gilchristi* en Afrique du Sud (GARDINIER, 1904), *Sphenotrochus intermedius* en Méditerranée (PICARD, 1963) et Atlantique Nord (GLEMAREC, 1969), *Sphenotrochus auritus* sur les côtes du Brésil (KEMPF, 1970).

De même, *Leptoseris papyracea* a été récoltée par diverses expéditions océanographiques, notamment l'expédition du Siboga à Banda, Sulu, Andamans, et cette même espèce a été signalée plus récemment aux Seychelles (TAYLOR, 1968). Les signalisations concernant les sables à *Heteropsammia* et *Heterocyathus* sont encore plus nombreuses : Golfe de Tadjourah (BOUVIER, 1895), Iles Maldives (GARDINIER & WAUGH, 1939), Seychelles (TAYLOR, 1968), Iles Nicobar (SCHEER, 1971), Afrique du Sud (GARDINIER, 1904). Cependant, les indications écologiques et en particulier les données concernant la nature des sédiments (y compris une analyse granulométrique), font le plus souvent défaut et les comparaisons que l'on pourrait faire n'ont qu'une valeur approximative. Nous avons montré qu'à Madagascar *Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus* présentaient des exigences différentes vis-à-vis des sédiments. Cette remarque est probablement valable à l'échelle de l'ensemble indo-pacifique, mais cela demanderait à être confirmé par un plus grand nombre d'observations et d'analyses granulométriques.

A l'exception des travaux de GOREAU & YONGE (1968) et de SALVAT (1964-1965) mentionnés ci-dessus, on ne possède que peu d'indications sur les exigences de *Diaseris distorta* et de *Cycloseris cyclolites*. La même remarque s'applique à de nombreux autres Fungiidae, et en particulier aux espèces qui, à Madagascar, paraissent restreintes à des sédiments vaseux particuliers (*Halomitra philippinensis*, *Fungia danai*, *Polyphyllia talpina*).

En définitive, le manque de données comparatives ne nous permet donc pas, dans la majorité des cas, de définir la signification écologique précise de la plupart des espèces de Scléroractiniaires libres présentes dans les formations récifales.

LISTE DES BIOTOPES

- |       |   |                      |
|-------|---|----------------------|
| I     | Talus prérécifal                                    |                      |
| II    | Horizon inférieur                                   |                      |
| III   | Horizon moyen                                       | Dalle corallienne    |
| IV    | Horizon supérieur                                   |                      |
| V     | Horizon inférieur                                   |                      |
| VI    | Horizon moyen                                       | Zone éperons-sillons |
| VII   | Horizon supérieur                                   |                      |
| VIII  | Plateforme supérieure des éperons                   |                      |
| IX    | Ensellement externe                                 |                      |
| X     | Glacis récifal                                      |                      |
| XI    | Ecoulements, déversoirs, couloirs de marée          |                      |
| XII   | Levée détritique                                    |                      |
| XIII  | Platier compact                                     |                      |
| XIV   | Platier à alignements coralliens                    |                      |
| XV    | Platier à éléments dispersés                        |                      |
| XVI   | Platier à microatolls                               |                      |
| XVII  | Dépression médiane                                  |                      |
| XVIII | Accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames   |                      |
| XIX   | Mares de l'herbier                                  |                      |
| XX    | Pente interne                                       |                      |
| XXI   | Pente des vasques et lagons enclavés                |                      |
| XXII  | Pente des récifs internes                           |                      |
| XXIII | Platier des récifs internes et des bancs coralliens |                      |
| XXIV  | Platiers très ensablés                              |                      |
| XXV   | Fonds meubles de lagon                              |                      |

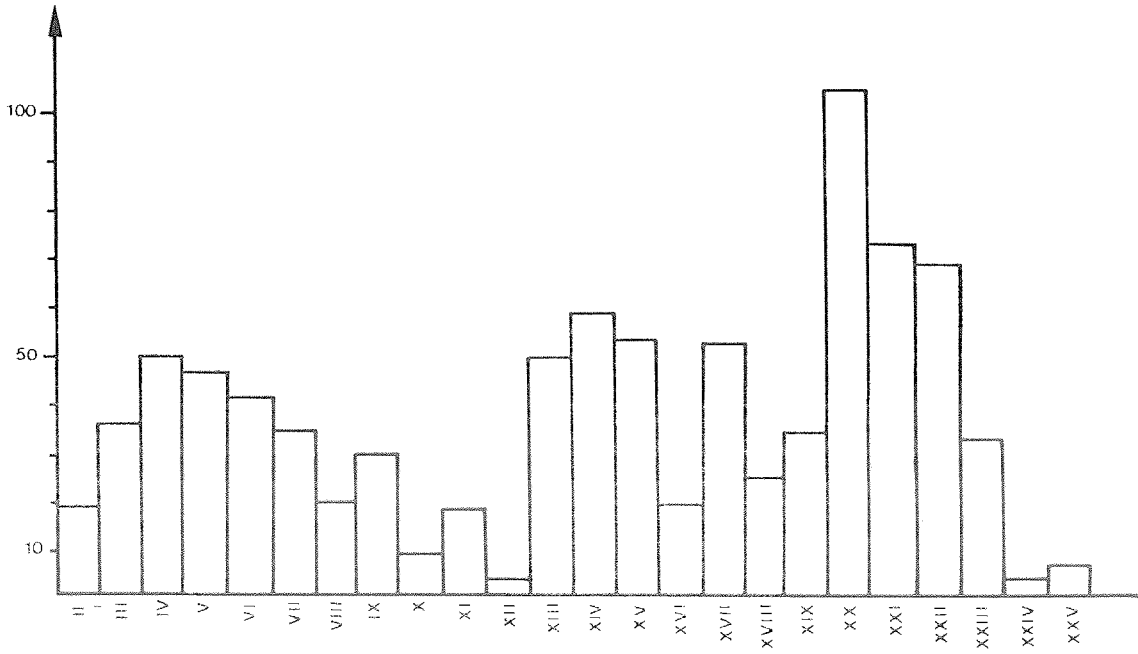


Fig 64 Nombre d'espèces de Scléractiniaires dans les différents biotopes

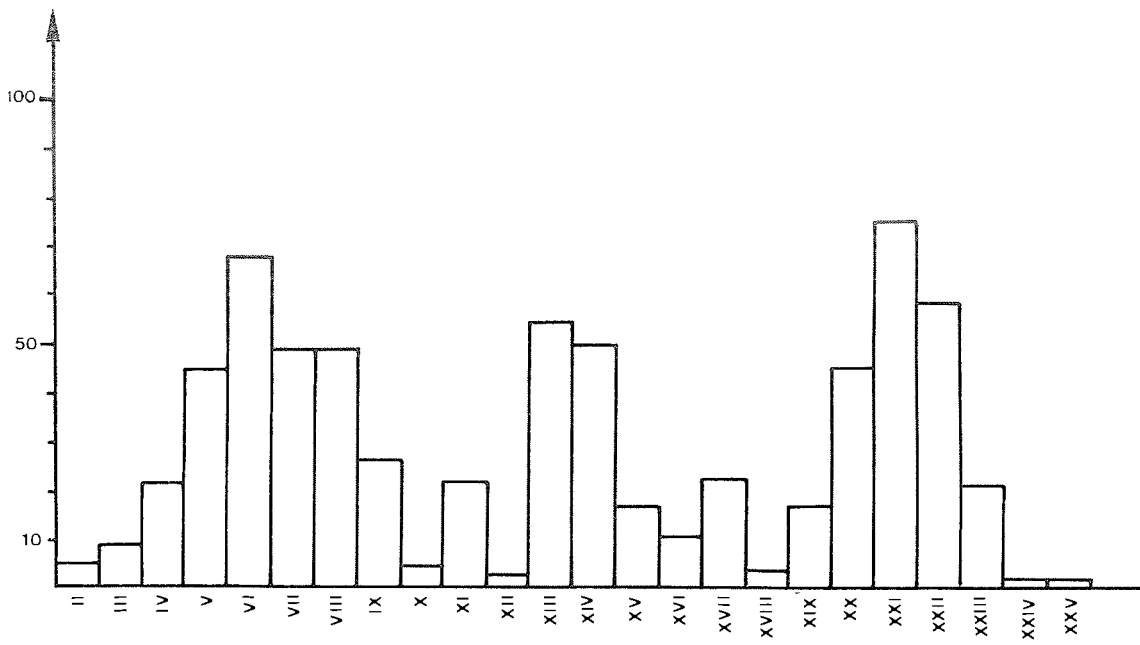


Fig 65 Pourcentage par biotopes des surfaces recouvertes par les Scléractiniaires



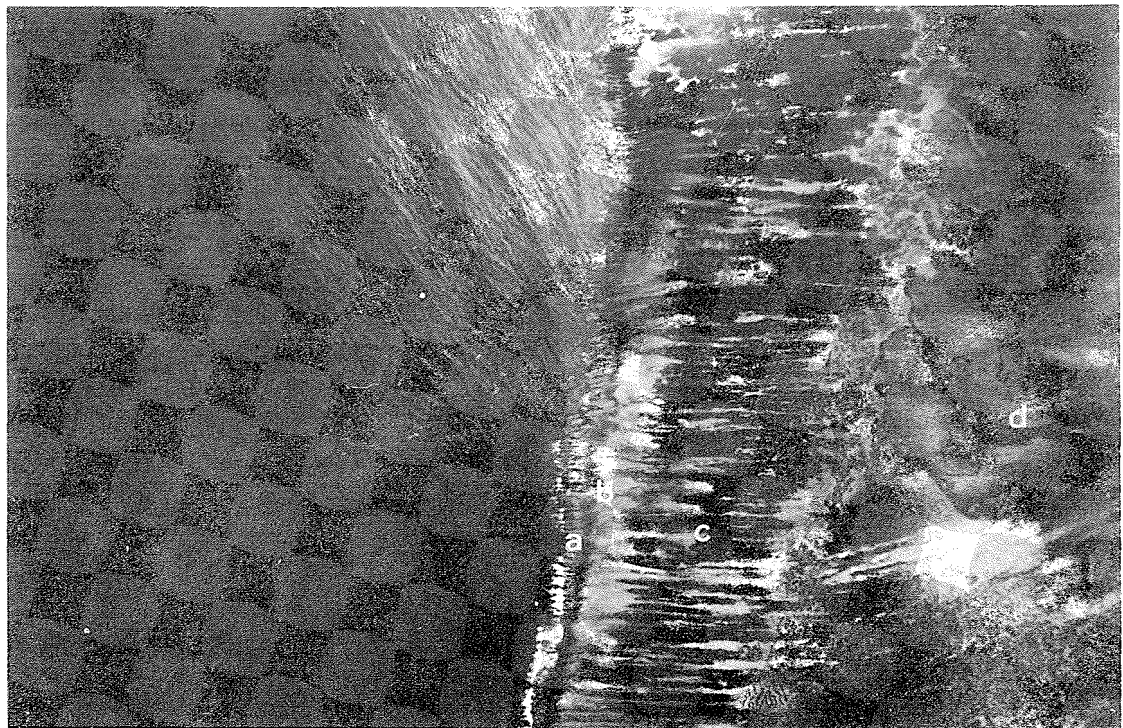
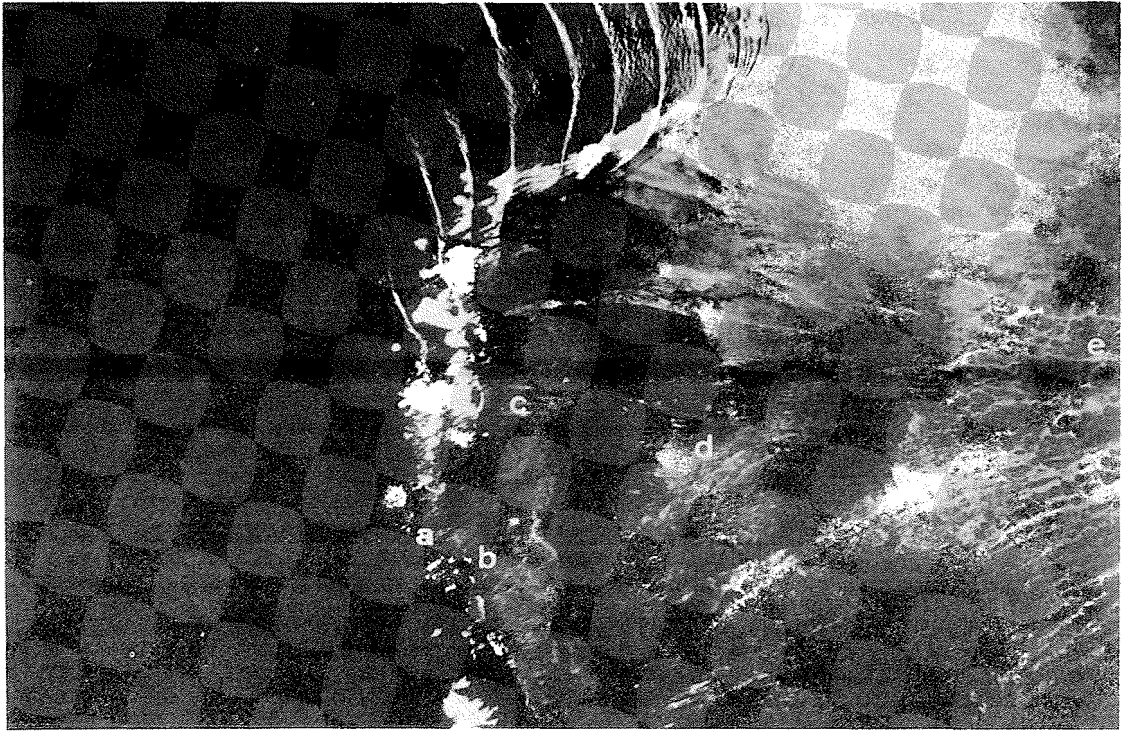
## Légende des figures 66 &amp; 67

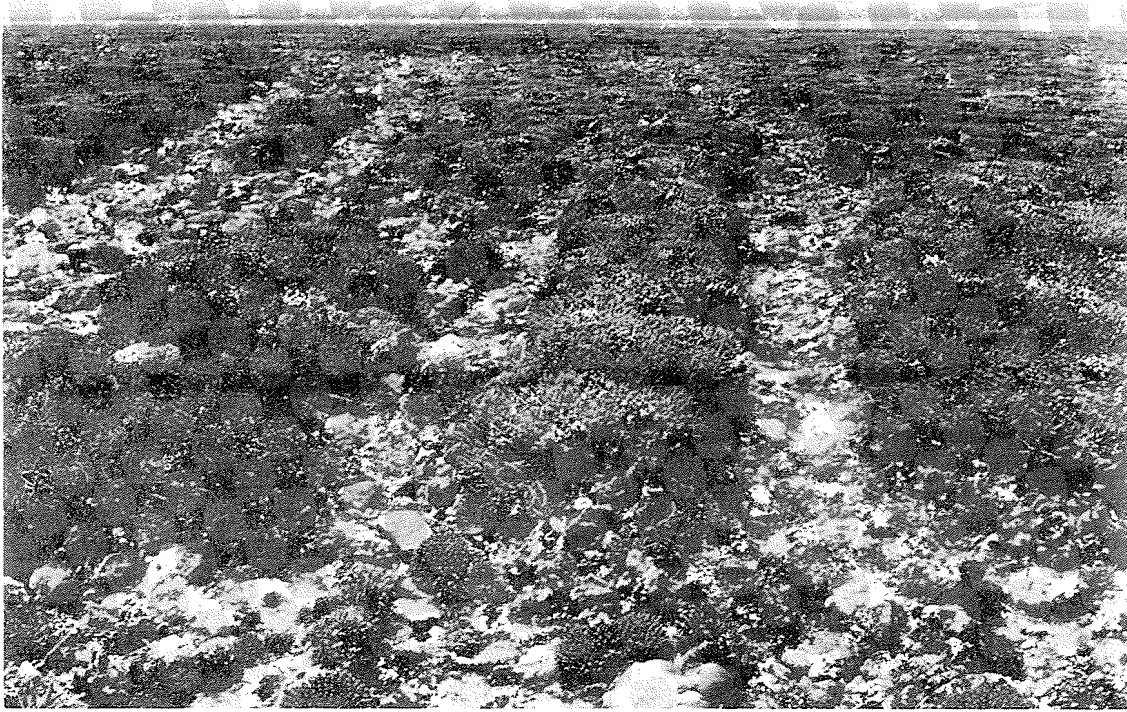
Fig 66 Zonation sur le platier d'un récif immature

- A Front récifal
- B Champ de Scléroractiniaires branchus
- C Dômes embryonnaires
- D Platier à petites colonies isolées
- E Premiers stades d'implantation des herbiers

Fig 67 Aspect de la zonation normale sur un récif parvenu à maturité

- A Platier externe
- B Levée détritique
- C Formations construites du platier interne
- D Herbiers de Phanérogames







ATOLL RESEARCH BULLETIN 222

Errata

Captions were accidentally omitted from Figures 68-70 of this ARB. They are as follows:

Page 345

Fig. 68: Banquettes résiduelles d'*Acropora* branchus (partie antérieure du champ de Scléactiniaires branchus)

Fig. 69: Traces partiellement érodées des banquettes d'*Acropora* branchus, sur le platier externe.

Page 346

Fig. 70: Petites trainées sédimentaires de fragments d'*Acropora* en transit vers l'arrière du platier.

CINQUIEME PARTIE

CONCLUSIONS GENERALES

POSITION DES PEUPEMENTS  
A DOMINANCE D'ANTHOZOAIRE  
DANS LE BENTHOS LITTORAL

---

I - PLACE DANS L'ETAGEMENT

Le problème se pose de savoir si l'on doit considérer la biocoenose subrécifale de la dalle corallienne comme référable à l'étage Circalittoral.

Remarquons tout d'abord que cette biocoenose subrécifale correspond aux deux horizons à *Echinophyllia* et à *Leptoseris*, définis par WELLS (1954) à Bikini, et dont la limite inférieure est de 145 m. Malgré la clarté des eaux océaniques tropicales, cette valeur paraît nettement trop élevée pour se situer dans l'étage Infralittoral. On doit cependant rappeler que les formations de Phanérogames marines sont propres à l'étage Infralittoral, et les correspondances latérales entre peuplements subrécifaux et herbiers devraient fournir la réponse à cette question.

Nous avons même constaté en Mer Rouge (observations inédites) que la Phanérogame *Halophila stipulacea* existait jusqu'à la profondeur de 70 m., en même temps que les *Echinophyllia* dont c'est, par ailleurs, la limite inférieure probable. Le caractère fragmentaire de nos observations (s'agissait-il d'un herbier dense, de quelques pieds isolés ?) ne permet malheureusement pas de trancher.

Il semble bien, d'autre part, qu'*Halophila stipulacea* constitue une exception parmi les Phanérogames, par sa grande tolérance à des éclaircissements réduits, et des indices de plus en plus nombreux tendraient à prouver que cette espèce peut exister au moins dans la partie supérieure de l'étage Circalittoral.

La composition globale de la biocoenose subrécifale de la dalle corallienne (présence d'Algues dont le caractère hémisciaphile est indiscutable) et les données relatives à la pénétration de la lumière (l'éclairement est de l'ordre de 1 % de celui de la surface vers 50 m.) nous conduisent à considérer, au moins provisoirement, *la biocoenose subrécifale de la dalle corallienne comme référable à l'étage Circalittoral.*

Cette biocoenose n'est cependant pas du tout l'homologue du Coralligène méditerranéen.

En effet, bien qu'étant située dans le même étage, et bien que renfermant des organismes à squelette calcaire (coraux) elle est dénuée de l'intense activité concrétionnante qui est la caractéristique fondamentale du Coralligène de Méditerranée.

La biocoenose récifale, composée d'organismes photophiles, est référable à l'étage Infralittoral. Nous avons montré précédemment que les blocs les plus élevés de la levée détritique atteignent la base de l'étage Médiolittoral. La biocoenose récifale à dominance de Scléractiniales s'étend donc sur presque toute la hauteur de l'étage Infralittoral.

On doit remarquer de plus :

- la rareté des substrats solides infralittoraux non récifaux;
- l'aptitude des Scléractiniales à se développer aussi bien à partir d'un substrat meuble (espèces libres, parfaitement adaptées à la vie en milieu sédimentaire ou se fixant sur les petites substrats figurés) qu'à partir d'un substrat solide ;
- l'importance des facteurs climatiques (lumière) dans son installation et dans les stades progressifs de son évolution (en dépit d'un aspect périphérique ou aspect de surface modelé par les facteurs édaphiques à maturité).



Ces caractères nous font considérer la biocoenose photophile récifale comme le *climax* de l'étage Infralittoral des mers tropicales.

Par ailleurs, si l'on cherche à comparer la place occupée dans l'étagement par cette biocoenose, on doit, pour les mers sans marée, faire le rapprochement avec la biocoenose des Algues Photophiles de Méditerranée.

Rappelons cependant, qu'en Méditerranée, le climax n'est pas représenté par la biocoenose des Algues Photophiles, mais est transféré au niveau de l'herbier de Posidonies qui représente (comme la biocoenose récifale) le biotope d'exhaussement du substrat.

Dans les mers tempérées à fortes marées, il semble qu'un bon équivalent de la position occupée par la biocoenose récifale soit constitué par les peuplements de Laminaires.

L'existence de la biocoenose récifale à dominance de Sclérectini-aires dans l'étage Infralittoral des mers tropicales ne représente pas une véritable exception à la loi de la dominance de la végétation dans les fonds les plus éclairés. Nous avons vu, en effet, que les Algues étaient omniprésentes dans cette biocoenose, et on ne doit pas oublier l'existence de Zooxanthelles chez bon nombre d'Anthozoaires récifaux et d'Algues endosquelettiques, chez les Sclérectini-aires, même si l'on n'attribue pas à ces dernières l'importance que certains auteurs leur avaient prêtée.

## II - ZONATION HORIZONTALE

Les principes d'une zonation horizontale des peuplements en unités se succédant au littoral vers le large et appelés "Ensembles" ont été définis par PICARD (1967) sur la base de l'exemple de la région de Tuléar, précisément.

Nous ne rappellerons donc, dans les lignes qui suivent, que les principaux résultats relatifs aux peuplements à dominance d'Anthozoaires.

Un "Ensemble" est une unité du domaine benthique présentant des conditions homogènes (ou variant dans le même sens, entre les limites de chaque unité) d'un triple point de vue :

- morphologique,
- hydrodynamique et sédimentologique,
- bionomique.

Les peuplements à dominance d'Anthozoaires de la région de Tuléar s'inscrivent dans trois ensembles :

Ensemble Frontorécifal,  
Ensemble Epirécifal,  
Ensemble Postrécifal.

Ceux-ci sont encadrés par un Ensemble Prélittoral (vers le large) et un Ensemble Frontolittoral (vers la côte) ; en l'absence de formation récifale, il y a passage direct de l'un à l'autre de ces deux Ensembles.

#### A - L'ensemble Frontorécifal

L'ensemble Frontorécifal comprend les zones suivantes :

- Peuplements subrécifaux de la dalle corallienne,
- Zone éperons-sillons,
- Plateforme supérieure des éperons.

On doit faire, à propos de cet Ensemble Frontorécifal, deux remarques :

1) Il y a une parfaite identité dans l'extension tant verticale qu'horizontale des zones définies comme suit par PICARD (1967) :

- Zone non structurée de la pente récifale à *Echinophyllia* et *Leptoseris*, (classée dans l'Ensemble Frontorécifal et dans l'étage Infralittoral),

- Zone des Mélobésiées dominantes, (classée dans l'Ensemble Prélittoral et dans l'étage Circalittoral).

Des observations nombreuses ont montré depuis lors que ces deux zones ne représentent, en fait, que l'aspect "substrats solides" et "substrats meubles" des peuplements de la dalle corallienne. Il est donc nécessaire de modifier légèrement le schéma proposé par PICARD, en rangeant ces deux types de formations de la dalle corallienne dans l'Ensemble Frontorécifal et dans l'étage Circalittoral.

2) Dans les récifs brésiliens (LABOREL, 1967), les peuplements subrécifaux de la plateforme externe, entre 40 et 70 m., qui correspondent à ceux de la dalle corallienne de Tuléar, se trouvent en position pré-littorale. En fait, il n'y a pas nécessairement correspondance réciproque entre Ensemble Prélittoral et étage Circalittoral, ainsi que l'admet LABOREL (p. 192) : cette interprétation erronée de la signification des "Ensembles" d'une part, les modifications apportées ci-dessus au schéma de PICARD d'autre part, pourraient expliquer à la fois l'"anomalie" brésilienne, et les difficultés rencontrées par LABOREL pour interpréter la zonation décrite par WELLS sur la pente externe de Bikini (zonation tout à fait comparable d'ailleurs, à celle de Tuléar).

## B - L'ensemble Epirécifal

L'ensemble épirécifal regroupe les zones et biotopes suivants :

- Zone de transfert et dépôt de blocs et éléments très grossiers (ensellement externe, glacis, levée détritique),
- Zone de transfert et dépôt de graviers et sables plus ou moins grossiers (formations construites du platier interne),
- Zone de rétention des sédiments fins (accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames).

## C - L'Ensemble Postrécifal

L'ensemble Postrécifal renferme la totalité des peuplements de lagon, lesquelles se classent en trois grandes catégories :

- Sédiments coralliens (fortement contaminés, dans le lagon de Tuléar, par des intrusions terrigènes),
- Herbiers de Phanérogames (*Thalassodendron ciliatum*, *Halophila stipulacea*, *H. ovalis*),
- Formations construites par les Scléactiniaires.

On doit remarquer que, lorsque le lagon est très large, les conditions de mode peuvent ne plus être homogènes et l'on distingue, dans celui-ci une partie "sous le vent" et une partie "au vent". Il en est de même lorsque certaines des formations construites de lagon sont soumises à l'influence des houles diffractées ou réfractées des passes.

On retrouve dans les deux cas, sur la partie exposée des récifs de lagon, des conditions typiquement frontorécifales, du triple point de vue hydrodynamique et sédimentologique, morphologique et bionomique. Cette situation est simplement ébauchée à Tuléar, où des amorces seulement de structures en éperons et sillons apparaissent à Norinkazo et Ankarandava.

Les considérations ci-dessus développées, à propos de la partie frontale des récifs de lagon valent également pour le platier de ces mêmes récifs dont l'essentiel est placé dans des conditions typiquement épirécifales.

L'Ensemble Postrécifal peut donc localement renfermer des secteurs référables à l'Ensemble Frontorécifal, ou à l'Ensemble Epirécifal. Ceci n'a rien de surprenant en soi. Il s'agit d'un phénomène d'*enclave* d'un Ensemble dans un autre Ensemble, phénomène tout à fait analogue à celui des enclaves observées dans l'étagement.

## COMPARAISONS BIONOMIQUES

Dans l'ensemble, les études consacrées aux milieux récifaux ont jusqu'à maintenant, été beaucoup plus morphologiques ou physiographiques que biologiques.

Par ailleurs, les études proprement écologiques sont souvent restées au stade de monographies ou de descriptions locales, fortement influencées par le "cadre" physiographique, en général rigide (pente externe, platier, lagon).

L'absence générale de considérations bionomiques n'a pas non plus permis aux auteurs de dégager les éléments de l'étagement ou de la zonation récifale pouvant avoir une valeur générale, à l'échelle de l'Indopacifique.

### L'ENSEMBLE FRONTO-RECIFAL

#### A - La dalle corallienne

Les peuplements "à *Echinophyllia* et *Leptoseris*" de la dalle corallienne de Tuléar sont directement comparables à ceux décrits par GARDINER (1903) des Maldives et par WELLS (1954) de Bikini.

Les observations que nous avons pu faire, tant dans l'Océan Indien qu'en Mer Rouge tendent à prouver que :

- Il n'y a pas, en général, de subdivision entre une zone à *Echinophyllia* et une zone à *Leptoseris*. Le plus souvent, ces deux genres se trouvent en mélange, avec une dominance locale tantôt de l'un tantôt de l'autre.

- Il s'y ajoute toujours d'autres genres appartenant aux mêmes familles, Agariciidae et Pectiniidae :

Agariciidae : *Pachyseris*,

Pectiniidae : *Oxypora*, *Pectinia*.

Pour cette raison nous avons proposé (PICHON, 1972 a) de dénommer cette partie de la pente externe : "zone à Agariciidae et Pectiniidae".

Ses composants (auxquels s'ajoutent parfois quelques Mussidae : *Cynarina lacrymalis*, *Blastomussa merleti*) ont été signalés sur toutes les pentes externes des récifs indopacifiques lorsqu'elles ont été étudiées à des profondeurs suffisantes, même si l'individualité du peuplement n'a pas été reconnu en tant qu'entité fondamentale.

Les différences dans l'extension bathymétrique de la zone à Agariciidae - Pectiniidae, à Tuléar d'une part, et à Bikini d'autre part, sont évidemment liées à la différence de clarté des eaux.

Le cas de Tuléar est un bon exemple de zonation observée dans les récifs établis à proximité des masses continentales. (Très souvent les eaux y sont encore plus turbides qu'à Tuléar et la zonation y apparaît plus condensée, en même temps que décalée vers les faibles profondeurs). L'exemple de Bikini, au contraire, est caractéristique des récifs océaniques baignés par des eaux limpides.

Il est intéressant de noter qu'en Atlantique, GOREAU & HARTMAN (1963) ont observé sur la partie profonde des récifs de la Jamaïque (40 - 70 m) des peuplements à *Agaricia undata*, *A. fragilis*, *A. cucullata*, lesquels paraissent représenter un équivalent parfait des Agariciidae indopacifiques, *Leptoseris* et *Pachyseris*.

Ces mêmes auteurs, ainsi d'ailleurs que ROOS (1964), et dans une certaine mesure LABOREL (1967), ont insisté sur deux caractères que nous avons nous-même mentionné, à propos de la dalle corallienne de Tuléar :

- Faible activité constructrice des organismes secréteurs de calcaire,
- Importance des peuplements de Spongiaires.

En dépit des différences faunistiques considérables entre le peuplement des deux provinces atlantique et indo-pacifique, il existe donc un parallèle étroit dans les peuplements de la pente externe récifale profonde qui mérite d'être souligné.

#### B - Zone éperons-sillons et plateforme supérieure des éperons.

Les données comparatives font défaut pour ces biotopes qui sont en mode très battu. Il semble que l'on doive distinguer deux cas, suivant qu'il existe ou non une crête algale.

Celle-ci est absente des récifs de Tuléar, malgré l'existence d'espèces du genre *Porolithon* (*P. onkodes*, *P. craspedium*).

Il n'est peut-être pas inutile de rappeler ce que GUILCHER & al. (1965, p. 65) écrivaient à ce sujet à propos de Mayotte : "Depuis les études américaines sur les îles Marshall, on a plus ou moins pris l'habitude de considérer comme un trait caractéristique des récifs océaniques la "crête algale", constituée d'Algues calcaires, et en particulier de *Porolithon*, de couleur rose, qui couronne les récifs du côté externe, dans leur partie la plus battue... On ne doit pas considérer la crête algale comme un trait caractéristique des récifs océaniques battus par la houle du large : elle n'existe qu'en certaines régions des mers coralliennes et manque en d'autres, en particulier à Mayotte".



Ces considérations rejoignent d'ailleurs celles formulées précédemment par WELLS (1954, p. 404), à propos de Yonge Reef, sur la Grande Barrière d'Australie : "From this, it appears that although algae are abundant here, an algal ridge, similar to those of the reefs previously analyzed does not occur in spite of the favorable situation".

Le cas des récifs de la région de Tuléar est tout à fait semblable à celui de Mayotte et de Yonge Reef. Les causes de la prolifération des Algues calcaires (*Porolithon*) sur le front externe de certains récifs de mode battu demeurent mal connues.

Dans les récifs atlantiques, ou tout au moins Caraïbes, qui n'émergent jamais, WELLS (1957) admet que la crête algale ne peut se développer du fait du niveau du platier trop bas par rapport au niveau moyen du plan d'eau. Il en est probablement de même à Tuléar, où, à cause du marnage important, il existe une forte différence de hauteur entre le niveau moyen de la mer et le niveau de la plateforme supérieure des éperons (qui n'émerge qu'exceptionnellement). La marée viendrait ainsi, à Tuléar, atténuer pendant une bonne partie du temps l'effet du déferlement des grandes houles (d'où l'existence, en définitive d'un mode moins violemment battu que dans les zones où une marée faible ne peut exercer d'effet protecteur et laisse le rebord récifal soumis en permanence au déferlement).

#### - Présence d'une crête algale

Lorsqu'il existe une crête algale, sa partie sommitale correspond à la plateforme supérieure des éperons de Tuléar, et elle s'étend vers l'extérieur jusqu'aux environs de 18-20 m., c'est-à-dire sur l'équivalent de la zone éperons-sillons. D'après les données de WELLS (1954) et celles plus récentes de CHEVALIER & *al.* (1969), la dominance des Algues et tout particulièrement des Corallinacées (*Porolithon onkodes*, auquel s'ajoute *Chevaliericrusta polynesiae* aux Tuamotu)

est totale. A l'inverse, les coraux sont pratiquement absents, ou tout au moins très rares dans cette zone, sauf dans une certaine mesure, dans sa partie inférieure.

Au-delà de 18-20 m., la crête algale en éperons et sillons de certains récifs du Pacifique est parfois suivie par la "terrasse des 20 m". Le peuplement de cette terrasse est mal connu, mais il paraît très analogue à celui de la région de transition entre la zone éperons-sillons de Tuléar et la dalle corallienne.

- Absence de crête algale

Un grand nombre de récifs coralliens de l'Océan Indien, ne présentent pas de crête algale, même lorsqu'ils sont en mode battu. On retrouve, en général, dans le haut de l'Ensemble Frontorécifal, une zonation analogue à celle de Tuléar. C'est le cas, par exemple, de l'Archipel des Mascareignes, où FAURE (1973 b), FAURE & MONTAGGIONI (1970, 1971 a) décrivent des peuplements analogues à ceux de la zone éperons-sillons de Tuléar.

En raison des caractéristiques géomorphologiques locales, ces auteurs distinguent cependant :

- + Des éperons-sillons d'origine morpho-récifale (jusque vers 15 m.)
- + Des éperons-sillons d'origine morpho-structurale, dont le peuplement, très comparable à celui de l'horizon inférieur de la zone à éperons et sillons de Tuléar, constitue la transition vers les peuplements de type "dalle corallienne" situés plus profondément.

Par ailleurs, ROSEN (1971 a), étudiant les récifs de Mahé (Seychelles) a noté la correspondance entre les conditions de mode et les formes de croissance (c'est-à-dire les espèces dominantes). Cet auteur définit ainsi trois "assemblages".

oo Mode battu : "*Pocillopora* assemblage" (espèces à digitations courtes et épaisses)

oo Mode relativement protégé : "*Acropora* assemblage" (colonies branchues de grande taille). Il s'agit, aux Seychelles, de l'espèce *Acropora formosa*, très voisine d'*Acropora pharaonis*.

oo Mode calme : "*Porites* assemblage" (prédominance des colonies massives).

Ces différents "assemblages" se succèdent du haut en bas de la structure éperons-sillons, en donnant une zonation qui est similaire à celle décrite de Tuléar. L'aspect du peuplement correspondant aux modes les plus battus (front récifal) paraît toutefois manquer aux Seychelles, où ROSEN ne signale pas de rebord de pente à *Acropora danai*, *A. decipiens*, *A. rotumana*.

Ce schéma de la correspondance entre les conditions de mode et les formes de croissance, serait également valable dans les récifs atlantiques. En effet, la synthèse des observations de GOREAU (1959), LEWIS (1960), ROOS (1964), LABOREL (1967) permet de reconnaître sur la pente externe récifale, la zonation suivante :

-- Zone inférieure à dominance de formes massives, surtout *Montastrea* (*M. annularis* aux Caraïbes, *M. cavernosa* au Brésil),

-- Zone intermédiaire (de 8 à 15 m. environ) à dominance d'*Acropora cervicornis* (forme branchue de grande taille),

-- Zone supérieure à dominance de *Millepora alcicornis*, de *Diploria spp* et d'*Acropora palmata*, lorsqu'il existe (ce dernier serait dans une certaine mesure l'équivalent du groupe *Acropora decipiens*, *A. danai* de l'Indo-Pacifique).

Il est à noter que, du fait des variations faunistiques locales importantes, cette zone supérieure est plus difficile à mettre en parallèle avec la zone la plus battue des pentes externes indopacifiques.

### L'ENSEMBLE EPIRECIFAL

Paradoxalement, c'est sans doute dans l'ensemble Epirécifal que les comparaisons bionomiques entre les différents récifs sont les plus difficiles. Il est certain que les platiers récifaux présentent, dans les différentes régions, des variations considérables (platiers asséchants ou restant immergés, présence ou absence d'une levée détritique, d'une accumulation sableuse, d'une nappe d'eau résiduelle à basse mer, d'herbiers de Phanérogames, etc, ...).

Ces différences traduisent la prépondérance locale d'un ou d'un petit nombre de facteurs du milieu, en même temps qu'elles reflètent l'histoire géologique récente des formations coralliennes considérées.

L'existence d'un platier interne à formations construites paraît fréquente : il existerait dans certains atolls des îles Marshall (WELLS , 1954), sur la Grande Barrière (STEPHENSON, 1931), aux Nouvelles Hébrides (BAKER, 1925), dans les Mascareignes (FAURE, 1973 b).

Dans la plupart des cas, ces formations construites de platier interne ne paraissent pas avoir, sauf à Rodrigue, une importance relative aussi grande qu'à Tuléar. C'est, par exemple, le cas des récifs du Nord Ouest de Madagascar où les formations construites de platier interne (PICHON, 1971, 1972 d) n'apparaissent que sous un aspect larvé, en petits îlots totalement enclavés dans un herbier de Phanérogames s'étendant jusqu'à la levée détritique.

La synthèse effectuée par WELLS (1954) à propos des récifs du Pacifique, et les données plus récentes de ROSEN (1971a), FAURE (1973b) PICHON (1964, 1971, 1972 d) concernant l'Océan Indien, montrent que les peuplements des platiers présentent un fond faunistique identique avec une dominance d'*Acropora palifera*, de *Porites* (*P. somaliensis*, *P. lutea* et *P. andrewsi*) et d'*Heliopora coerulea* (ce dernier n'existant pas à Madagascar).

D'une façon plus générale, *la distribution des peuplements de Scléactiniaires sur les platiers récifaux obéit à la loi de correspondance entre les conditions de mode et les formes de croissance (c'est-à-dire les espèces dominantes).*

C'est ainsi que des modes les plus battus vers les modes les moins battus, on observe, dans l'ensemble Epirécifal :

- Une zone où prédominent les formes à grandes colonies branchues (*Acropora pharaonis* ou *Acropora formosa*), correspondant sur le platier, à l'"*Acropora* assemblage" de ROSEN ;
- Une zone où prédominent les formes à colonies massives (*Porites*, *Heliopora*) correspondant au "*Porites* assemblage" de ROSEN.

Cette succession est particulièrement évidente sur les platiers de récifs encore à l'état juvénile (tels que le récif sud-Ifaty). Dans les formations parvenues à maturité, et en particulier lorsqu'il existe une retenue d'eau épirécifale, ce schéma peut être particulièrement masqué par la prolifération de colonies de formes diverses, digitées, cespiteuses et surtout lamellaires, s'intercalant entre la zone à colonies branchues et la zone à colonies massives. Il ne s'agit en fait, que d'une modification *physionomique* superficielle, qui n'altère pas le principe de l'universalité (à l'échelle indopacifique du moins) du schéma ci-dessus proposé.

Les comparaisons avec les peuplements épircifaux de la province atlantique se heurtent à deux obstacles majeurs :

- D'une part, les platiers récifaux y sont, dans l'ensemble très étroits et très pauvres en Scléractiniaires ;

- D'autre part, ils n'émergent jamais (Brésil) ou seulement très exceptionnellement (Caraïbes). L'absence d'espèces capables de résister à un certain degré d'exondation est sans doute une conséquence de la pauvreté en espèces de la faune atlantique de Scléractiniaires : il y a là une niche écologique qui paraît demeurer vide.

#### L'ENSEMBLE POSTRECIFAL

Dans les formations construites de l'ensemble Postrécifal (pente récifale interne, pâtés coralliens, pinacles, récifs de lagon), la zonation apparaît, en général, de façon moins nette que sur la pente externe.

Le fond faunistique semble cependant très homogène, dans toute la province indopacifique. Du fait de l'existence de modes plus calmes dans les lagons que sur l'extérieur, on observe, en général, une remontée des zones de peuplements liés au mode (du fait de la disparition de la zone supérieure -"Pocillopora assemblage"- caractérisant les modes battus).

- Les peuplements à dominance de formes branchues (*Acropora pharaonis* ou *Acropora formosa*) occupent le rebord des tombants et la partie supérieure des pentes, où elles sont accompagnées par des formes tabulaires (*Acropora hyacinthus*).

- Les peuplements à dominance de formes massives (*Porites*, *Diploastrea*) existent sur les pentes de mode calme à des profondeurs plus faibles que sur la pente externe.

Ces considérations qui valent pour les lagons d'atolls et de récifs barrière de l'Indopacifique s'appliquent également aux récifs coralliens atlantiques.

C'est ainsi que GOREAU (1959) et LABOREL (1967) mentionnent la remontée, à faible profondeur, dans les lagons, des espèces massives (*Montastrea cavernosa*, *M. annularis*) existant plus profondément sur la pente externe.

Ces auteurs insistent également sur une caractéristique des peuplements des pentes de mode calme que nous avons nous-même soulignée à Tuléar : la richesse de la faune de Scléroractiniaires.

En conclusion, malgré des différences morphologiques et bionomiques en apparence considérables, on peut définir pour les peuplements à dominance d'Anthozoaires des mers tropicales un schéma de zonation, valable à l'échelle mondiale, admettant les bases suivantes :

#### A - Peuplements subrécifaux (*Circalittoraux*)

- °°° Dominance d'Agariciidae (et Pectiniidae dans l'Indopacifique)
- °°° Activité constructrice très faible ou nulle
- °°° Importance de la faune de Spongiaires.

#### B - Edifices récifaux (*Infralittoraux*)

+ Forte activité constructrice des Scléroractiniaires et Coralli-nacées,

+ A partir du front récifal (crête algale lorsqu'elle existe), succession verticale (Ensemble Frontorécifal, Ensemble Postrécifal) et horizontale (Ensemble Epirécifal) des zones suivantes :

1) Zone à dominance de formes encroûtantes, à digitations courtes (présente seulement dans l'Ensemble Frontorécifal),

2) Zone à dominance de grandes formes branchues (*Acropora pharaonis*, *A. cervicornis*),

3) Zone à dominance de formes massives (*Porites spp.*, *Montastrea spp.*)

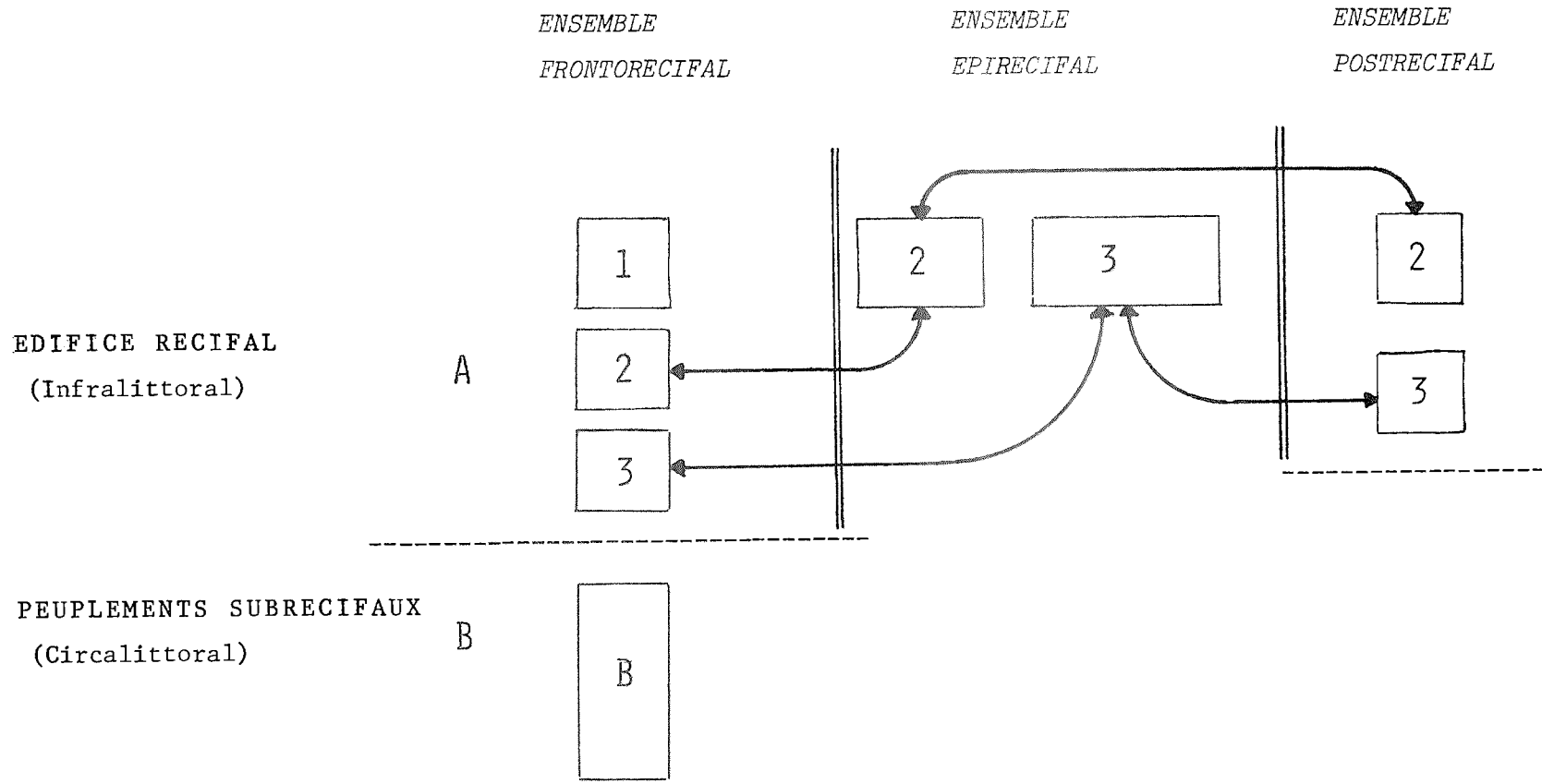


Schéma général de la zonation des peuplements à dominance d'Anthozoaires



## RESUME DES CONCLUSIONS

### A - CARACTERISTIQUES PHYSIOGRAPHIQUES ET MORPHOLOGIQUES ORIGINALES DES RECIFS CORALLIENS DE LA REGION DE TULEAR

L'étude des peuplements à dominance d'Anthozoaires, a montré que les formations coralliennes de Tuléar présentent un certain nombre de caractères physiographiques et morphologiques particuliers.

Ceux-ci sont une conséquence de l'histoire géologique récente de ces formations récifales, des conditions de milieu, et de leur degré propre d'évolution.

#### 1) Histoire Géologique

Les récifs coralliens actuels existant le long de la côte sud-ouest de Madagascar, ont une histoire géologique très récente, entièrement holocène. Ces formations n'auraient commencé à se développer qu'après la fin de la période lavanonienne, et ne se seraient structurées (individualisation d'un platier sub-affleurant à basse mer) qu'au moment du maximum flandrien ou postérieurement à celui-ci.

Ces récifs se sont donc façonnés en fonction d'un niveau du plan d'eau très peu différent du niveau actuel.

#### 2) Facteurs du milieu

Certains facteurs du milieu présentent, dans la région de Tuléar des caractéristiques qui sont rarement rencontrées en zone corallienne. Nous signalerons essentiellement le phénomène de marée, dont l'amplitude (3,2 m.) a de multiples conséquences, directes ou indirectes, sur les biotopes coralliens.

a) Exondation

L'importance des marnages provoque une exondation (qui peut durer près de deux heures) de la totalité des platiers récifaux pendant les basses mers de vives eaux. L'émergence est le principal facteur limitant la croissance verticale des Scléractiniaires, et donc de l'ensemble de la formation corallienne. Par ailleurs, aux effets propres de l'émergence s'ajoutent les effets dus à des fortes variations de température : échauffement (pendant la basse mer diurne, en saison chaude), ou refroidissement (pendant la basse mer nocturne, en saison fraîche).

Ces variations sont d'autant plus importantes que le climat de la région de Tuléar est de type mégathermique. La plupart des espèces rencontrées sur les platiers exondables sont donc à la fois résistantes à la dessiccation et relativement eurythermes.

b) Courants de marées

Du fait de l'amplitude du marnage d'une part, et de la profondeur à la fois faible et très irrégulière des zones récifales d'autre part, les courants de marées sont en général très vifs, et constituent un système particulièrement complexe. Ils jouent un rôle majeur dans le transport, le tri et le dépôt des sédiments d'origine bioclastique.

L'abondance et la variété des dépôts sédimentaires est une des caractéristiques les plus remarquables des récifs du sud-ouest de Madagascar, et les courants de marées, plus encore que les houles, sont responsables de l'accumulation des sédiments sur toute la partie interne des édifices récifaux.

Par ailleurs, les éléments d'origine terrigène apportés par les fleuves (Fiherenana et Onilahy, pour la région de Tuléar) sont repris par les courants de marées et largement étalés dans les lagons et sur une partie des platiers. Ceci entraîne donc une véritable contamination des édifices récifaux, mais plus encore des lagons, par des sédiments d'origine terrigène, contamination dont les effets se font sentir sur la nature des peuplements. Par exemple, l'extension et la variété des herbiers de Phanérogames sont

une conséquence importante des intrusions terrigènes dans les milieux récifaux.

### 3) Types physiographiques

Si l'on excepte l'île à cayes de Nosy-Vé, située juste au Sud de l'Onilahy, les formations coralliennes de la région de Tuléar appartiennent soit au type frangeant, soit au type barrière, mais bien entendu, on peut observer tous les stades intermédiaires entre formation frangeante et formation barrière.

Les récifs barrières, dont le front externe est proche du rebord précontinental, ne sont jamais très éloignés de la côte, en raison de l'étroitesse même du précontinent (quelques milles tout au plus).

Les lagons, étirés entre les récifs et la côte, prennent donc la forme allongée qui caractérise les "chenaux postrécifaux" (CLAUSADE & *al.* 1971). Ceux-ci conservent toujours une profondeur modérée, inférieure à 20 m. en général.

Les formations coralliennes de cette région présentent cependant des platiers que l'on pourrait qualifier d'anormalement larges : 2 000 m. en moyenne, pour le Grand Récif de Tuléar, par exemple.

Bien peu de récifs indopacifiques ont des platiers atteignant un tel degré de développement. Dans la plupart des cas, en effet, leur largeur ne dépasse pas 1000 m. (Mururoa : 600 m., Bikini 1000 m., Yonge Reef : 900 m, Diego Garcia 800 m). Par contre, les platiers de Mayotte (Comores)avoisinent 1 800 m. Cette particularité des récifs du sud ouest de Madagascar a été signalée par BATTISTINI (1959, p. 342) qui l'explique par un recul rapide de la ligne de rivage le long de la plaine côtière basse, permettant l'étalement des matériaux détritiques par la grande houle de Sud-Ouest.

#### 4) Morphologie

D'un point de vue morphologique, on doit distinguer deux formations très différentes :

- La dalle corallienne d'une part, située dans la partie plus profonde de la pente externe et que l'on pourrait être tenté de comparer à la "terrasse des 20 m." observée dans plusieurs atolls du Pacifique. En fait, elle diffère profondément, tant par sa morphologie que par son peuplement.

- L'édifice récifal proprement dit, d'autre part. Cet édifice récifal présente sur sa partie externe (zone éperons-sillons) un réseau de tunnels et de boyaux obscurs, creusés au sein de la formation corallienne sous le platier externe, et s'ouvrant sur l'extérieur à quelques mètres de profondeur. Ce réseau de cavités frontorécifales paraît exister dans certains autres récifs, mais il n'a été que rarement mentionné, et les auteurs qui l'ont observé ne semblent pas en avoir apprécié l'importance. On doit signaler que ce réseau de cavités n'est bien développé, ainsi que le montre l'exemple de Tuléar, que dans les structures récifales récentes (ou même inachevées) qui présentent généralement un aspect de progression rapide (grande importance des phénomènes de bioconstruction).

Sur les platiers des récifs parvenus à maturité, deux éléments morphologiques prennent un développement considérable ; ce sont la levée détritique, d'une part, et l'accumulation sableuse d'autre part, l'un et l'autre de ces deux éléments constituant une ligne de reliefs qui, à marée descendante, émerge largement avant le reste du platier. Les levées détritiques des récifs du sud-ouest de Madagascar sont des levées à alimentation régulière (par opposition aux levées de tempêtes ou de cyclones, fréquentes sur de nombreux récifs, et dont l'alimentation présente un caractère essentiellement occasionnel). Elles peuvent se présenter soit sous l'aspect d'une juxtaposition d'une série de dômes détritiques, étirés perpendiculairement au front des récifs, soit sous forme de remparts détritiques plus ou moins continus.

L'accumulation sableuse s'étale sur toute la moitié interne des platiers récifaux. Sauf dans ses parties les plus hautes, elle est couverte d'herbiers de Phanérogames marines diverses qui jouent un rôle important dans la stabilisation et la fixation des sédiments.

La présence quasi constante dans les récifs de la région de Tuléar de levées détritiques d'une part, et d'une accumulation sableuse d'autre part, entraîne entre ces deux lignes de reliefs, l'existence, à basse mer, d'une nappe d'eau résiduelle épircifale favorable à une installation secondaire de formations construites à base de Scléroractiniaires.

Localement, ces formations construites peuvent être en totalité ou en partie remplacées par une dépression médiane qui est à considérer, dans la plupart des cas, comme l'équivalent de l'"inner moat" des auteurs de langue anglaise.

Signalons qu'il existe aussi, en avant de la levée déritique, entre celle-ci et la plateforme supérieure des éperons, une dépression ou ensellement externe. Aux basses mers de vives eaux, cet ensellement externe reste occupé, lui aussi, par une nappe d'eau résiduelle qui correspond en partie à l'"outer moat" des auteurs anglo-saxons. L'ensellement externe n'est pas un élément constant des récifs coralliens de la région de Tuléar, il est fréquemment mal individualisé, et en de nombreux endroits, il fait même totalement défaut.

## B - EVOLUTION DES PEUPEMENTS RECIFAUX

L'étude bionomique des formations coralliennes de la région de Tuléar a montré que les récifs se présentent sous divers aspects correspondant à des stades différents d'un même processus d'évolution bionomique.

- Les stades jeunes sont caractérisés par l'existence d'une zonation continue de Scléactiniaires sur le platier, depuis le large vers le lagon. Cette zonation satisfait clairement à la règle de la succession des formes de croissance en fonction de la diminution de l'agitation (formes digitées, formes branchues, formes massives). Les récifs à l'état juvénile sont également caractérisés par l'activité des organismes bioconstructeurs et, sur les platiers, par la quasi-absence des dépôts sédimentaires, qui elle-même entraîne la faible extension des herbiers de Phanérogames épirécifaux.

- Les récifs parvenus à maturité montrent un état d'équilibre stable dans lequel les organismes bioconstructeurs et les dépôts de sédiments présentent une importance équivalente. Ces dépôts de sédiments conditionnent l'existence d'une retenue d'eau épirécifale, qui est à l'origine des formations construites du platier interne, celles-ci représentent une implantation secondaire de Scléactiniaires au sein de l'édifice récifal. Le développement de sédiments fins épirécifaux permet par ailleurs l'implantation de Phanérogames marines.

- Les aspects de dégradation sont provoqués par la prépondérance locale d'un facteur édaphique et essentiellement par l'action des facteurs hydrodynamiques, intervenant soit seuls (transit de masses d'eau, courants de jaillissements et de déversoirs, agitation de la mer) soit en tant qu'agents de transport et de dépôt de sédiments (déversoirs divers, platiers ensablés).

- Dans tous les cas, on observe une nette réduction de l'importance des Scléactiniaires, qui peuvent même disparaître complètement dans les stades les plus dégradés. Ils sont en général remplacés soit par d'autres Cnidaïres (Millepores, Alcyonaires, Zoanthaires) soit par des Metaphytes.

## C - PRINCIPAUX RESULTATS BIONOMIQUES

L'étude comparative des peuplements à dominance d'Anthozoaires de la région de Tuléar, montre que ceux-ci se répartissent dans deux biocoenoses distinctes : *biocoenose récifale* et *biocoenose subrécifale* (ou *corallienne*).

### 1 - La biocoenose récifale

La biocoenose récifale est située dans l'étage Infralittoral, et elle s'étend dans les ensembles Frontorécifal, Epirécifal et Postrécifal. Elle est fondamentalement composée d'organismes photophiles (Scléractiniaires et Algues Corallinacées principalement), possédant une forte capacité de production de calcaire, ce qui entraîne un exhaussement important du substrat.

Cette biocoenose récifale, qui a envahi la totalité de l'espace infralittoral présentant des conditions favorables de milieu représente le *climax* de l'étage infralittoral dans les mers tropicales.

Elle apparaît sous une série d'aspects qui sont en fait des "états de surface", au voisinage des limites de l'étage Infralittoral. Ces aspects ne sont que des faciès périphériques liés à l'action de facteurs édaphiques (mode principalement, sédimentation accessoirement) agissant en tant que facteurs limitant le développement de la biocoenose.

### 2 - La biocoenose subrécifale

La biocoenose subrécifale ou corallienne est située dans l'étage Circalittoral et dans l'ensemble Frontorécifal. Elle est composée essentiellement d'Algues molles, de Spongiaires, d'Hydraires, de Gorgonaires, de Scléractiniaires et d'Antipathaires, lesquels pour la plupart sont à considérer comme hémisciphiles.

L'influence du facteur lumière se traduit par l'existence de trois aspects (horizons) se succédant bathymétriquement.

La biocoenose subrécifale se caractérise :

- Par la très faible activité constructrice des organismes secré-  
teurs de calcaire,
- Par l'importance considérable prise par les peuplements des  
Spongiaires.

Elle ne représente donc pas l'équivalent tropical de la biocoenose coralligène méditerranéenne. Elle se compare davantage à certains types de peuplements "précoralligènes" de méditerranée orientale ou au peuplement de certains fonds rocheux de l'entrée de la Manche (L. CABIOCH, communication personnelle), lesquels ne seraient d'ailleurs qu'un coralligène appauvri et privé de ses organismes constructeurs.

### 3 - Comparaisons bionomiques

Les formations récifales ou coralliennes indopacifiques présentent entre elles et avec leurs équivalents atlantiques (Caraïbes et Brésil) des différences physiologiques considérables. Cependant, les grands principes de la zonation des peuplements à dominance d'Anthozoaires que nous avons mis en évidence à Tuléar paraissent devoir être valables à l'échelle mondiale. On peut ainsi proposer un schéma bionomique général de ces peuplements, schéma dont les bases sont les suivantes :

#### A - Peuplements subrécifaux (circalittoraux)

- + dominance d'Agariciidae (et Pectiniidae dans l'Indopacifique)
- + Activité constructrice très faible ou nulle
- + Importance de la faune de Spongiaires



B - Peuplement des édifices récifaux (Infralittoraux)

- + Forte activité constructrice (principalement des Scléroractiniaires et des Corallinacées),
- + A partir du front récifal (de la crête algale lorsqu'elle existe) succession verticale sur les pentes et horizontale sur le platier, des zones suivantes :
  - 1 - Zone à dominance de formes encroûtantes ou à digitations courtes et épaisses,
  - 2 - Zone à dominance de formes branchues (*Acropora pharaonis*, *A. formosa* dans l'indopacifique, *A. cervicornis* dans l'atlantique).
  - 3 - Zone à dominance de formes massives (*Porites* spp., *Montastrea* spp.).

Bien entendu, en l'absence de données quantitatives numériques suffisantes, on ne peut actuellement affirmer que les peuplements correspondants à ceux qui ont été définis à Tuléar sont aussi de véritables biocoenoses, bien que cela soit fort probable.

Il y a là un champ de recherche à peine exploré et nous espérons que les résultats de nos travaux pourront servir de point de départ aux études qui demeurent à entreprendre dans ce domaine.

## BIBLIOGRAPHIE

---

*La liste de références bibliographiques présentée ci-après ne renferme qu'une sélection des principaux ouvrages consultés, à l'exclusion des publications traitant uniquement de taxonomie des Scléractiniales.*

---

- ABE N. 1937 - Ecological survey of Iwayama Bay, Palao.  
*Palao Trop. Biol. Station Stud.*, (2), 217-324.
- ABE N., EGUCHI M. & HIRO F. 1937 - Preliminary survey of the coral reefs of Iwayama Bay, Palao.  
*Palao Trop. Biol. Station Stud.*, (1), 17-35.
- ADAMS R.D. 1968 - The leeward reefs of St Vincent, West Indies.  
*Journ. Geol.*, 76, 5, 587-595.
- AGASSIZ A. 1899 - The Fidji Islands and coral reefs.  
*Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 33, 1-167.
- AGASSIZ A. 1903 - The coral reefs of the Maldives.  
*Mem. Mus. comp. Zool. Harvard*, 29, 1-168, 82 pl.
- ALLOITTEAU J. 1957 - Prolégomènes à une monographie des Madréporaires de Madagascar.  
*C.C.T.A. Géologie. C.R. Conférence Tananarive*, 2, *Serv. Géol. Madagascar*, 367-371.
- ANDREWS C.W. 1900 - A monograph of Christmas Islands (Indian Ocean) physical features and geology, with descriptions of the fauna and flora by numerous contributors.  
*London : Trustees of the British Mus (Nat. Hist).*
- ANTONIUS A. 1972 - Occurrence and distribution of stony corals (Anthozoa and Hydrozoa) in the vicinity of Santa Marta, Colombia.  
*Mitt. Inst. Colombo. Aleman. Invest. Cient.* 6, 89-103.
- AUBERT DE LA RUE 1964 - Remarques sur les atolls de l'Archipel des Tuamotu (Polynésie française).  
*Bull. Soc. vaud. Sci. Nat.*, 68, (9), 409-426.
- AVIAS J. 1959 - Les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie et quelques uns de leurs problèmes.  
*Bull. Soc. Géol. France*, 7<sup>ème</sup> sér., I, 4, 424-430.
- BAKER J.R. 1925 - A coral reef in the New Hebrides.  
*Proc. Zool. Soc. London*, 1007-1019.
- BANNER A.M. & BAILEY J.M. 1970 - The effect of urban pollution upon a coral reef system. A preliminary report.  
*Hawaii Inst. Mar. Biol. Technical Rept.*, 25.
- BARNES D.J. 1970 - Coral skeletons : an explanation of their growth and structure.  
*Science*, 170, (3964), 1305-1308.
- BARNES D.J., BELLAMY D.J., JONES D.J., WHITTON B.A., DREW E.A. & LYTHGOE J. 1970 - Sublittoral reef phenomena of Aldabra. *Nature, London*, 225, 268-269.

- BARNES D.J., BELLAMY D.J., JONES D.J., WHITTON B.A., DREW E.A.,  
KENYON L., LYTHGOE J.N. & ROSEN B.R. 1971 - Morphology  
and ecology of the reef front of Aldabra.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean  
coral reefs. Sympos. Zool. Soc. London, 28, 87-116.*
- BATTISTINI R. 1957 - Note préliminaire sur le niveau marin de 3 m. et  
les séries dunaires de l'extrême Sud de Madagascar.  
*Bull. Soc. Géol. France, 6 ème sér., VII, fasc.1-3, 83-90.*
- BATTISTINI R. 1958 - Note sur l'existence d'encoches fossiles de  
corrosion marine dans la baie des Galions (extrême Sud  
de Madagascar), et sur les variations récentes du niveau  
de la mer.  
*Mem. Inst. Sci. Madagascar, F, II, 79-87.*
- BATTISTINI R. 1959 a - Observations sur les récifs coralliens du  
Sud Ouest de Madagascar.  
*Bull. Soc. Géol. France, 7 ème sér., I, 4, 341-346.*
- BATTISTINI R. 1959 b - Quelques aspects de la morphologie du littoral  
Mikea (côte Sud Ouest de Madagascar).  
*Bull. inf. C.O.E.C., XII, (8)*
- BATTISTINI R. 1959 c - Définition du Tatsimien dans le Quaternaire  
littoral de l'extrême Sud de Madagascar.  
*C.R. somm. Soc. Géol. France, fasc. 2(16 fev 1959), 43-45.*
- BATTISTINI R. 1960 a - Description géomorphologique de Nosy Bé, du  
delta du Sambirano et de la baie d'Ampasindava.  
*Mém. I.R.S.M. sér. F, III, 121-343.*
- BATTISTINI R. 1960 b - Quelques aspects de la morphologie du littoral  
Mikea (côte Sud Ouest de Madagascar).  
*Cahiers Océanogr., XII, (8), 548-571.*
- BATTISTINI R. 1963 - L'âge absolu de l'encoche de corrosion marine  
flandrienne de 1-1,3 m. de la baie des Galions (extrême  
Sud de Madagascar).  
*C.R. Somm. Soc. Géol. France, (1), 16-17.*
- BATTISTINI R. 1964a- Etude géomorphologique de l'extrême Sud de Mada-  
gascar.  
*Ed. Cujas, Paris, (448-483).*
- BATTISTINI R. 1964 b - Note préliminaire sur le quaternaire littoral de  
l'extrême Nord de Madagascar.  
*C.R. Sem. Géol. Tananarive, 9-12.*
- BATTISTINI R. 1965 - Une datation au radiocarbone des œufs des derniers  
*Aepyornis* de l'extrême Nord de Madagascar.  
*C.R. Somm. Soc. Géol. France, (6 déc. 1965), 309.*

- BATTISTINI R. 1966 - Un essai de datation par la méthode du radiocarbone du Lavanonien (dépôt du dernier "pluvial" de l'extrême Sud de Madagascar).  
*C.R. Somm. Soc. Géol. France*, 8, (7 nov. 1966), 281.
- BATTISTINI R. 1968 - Sur l'inexistence de hauts stationnements marins quaternaires.  
*C.R. Somm. Soc. Géol. France*, 2, (fev. 1968), 46-48.
- BATTISTINI R. 1970a -Etat des connaissances sur la géomorphologie de l'île Maurice.  
*Rev. Géogr. Madagascar*, 17, 63-117.
- BATTISTINI R. 1970 b - Deux datations absolues du Haut-Flandrien de Fenerive Est (côte orientale de Madagascar).  
*Rev. Géogr. Madagascar*, 16, 159-161.
- BATTISTINI R. 1970 c - Etat des connaissances sur les variations du niveau marin à Madagascar, depuis 10 000 ans.  
*C.R. Sem. Géol. Madagascar*, 13-15.
- BATTISTINI R. 1970 d - Les relations entre rivages et plateforme continentale à Madagascar, Océan Indien.  
*Quaternaria*, XII, 129-136.
- BATTISTINI R. 1972 - L'hypothèse de l'absence de hauts stationnements marins quaternaires : Essai d'application à Madagascar et au Sud Ouest de l'Océan Indien.  
*Bull. Assoc. française Etude Quaternaire*, (2), 75-81.
- BELLAMY D.J., DREW E.A., JONES D.J. & LYTHGOE J. 1969 - A preliminary report of the work of Phase VI of the Royal Society Expedition.  
*Underwater Assoc. Rep.*, 100-104.
- BIEWALD D. 1964 - Die Ansatztiefe der rezenten Korallenriffe im Indischen Ocean.  
*Z. Geomorph. (N.F.)*, 8, 351-361.
- BONIFAY E. & MARS P. 1959 - Le Tyrrhénien dans le cadre de la chronologie quaternaire méditerranéenne.  
*Bull. Soc. Géol. France*, sér. 7, 1, 62-78.
- BOOLOOTIAN 1963 - Biology of coral atolls.  
*Biol. Sci. curr. Stud.*, pamphlet n°10, 1-26.
- BOSCHMA H. 1923 - Über die Bildung der jungen Kolonien von *Goniopora stokesi* durch ungeschlechtliche Fortpflanzung.  
*Zool. Anz.*, 56, 284-287.

- BOUDOURESQUE C.F. 1970 - Recherches sur les concepts de biocoenose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles.  
*Vie et Milieu*, sér. B (Océanogr.), XXI, (1-B), 103-136.
- BOUDOURESQUE C.F. & LUCK H.B. 1972 - Recherches de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile.  
*J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, (8), 133-144.
- BOURNE G.C. 1888 - The atoll Diego Garcia and the coral formations in the Indian Ocean.  
*Proc. Roy. Soc. London*, XLIII, pl. IV.
- BOUVIER E.L. 1895 - Le commensalisme de certains polypes Madréporaires.  
*Ann. Sci. Nat. Paris*, (20), 1-32.
- BRAITHWAITE C.J.R. 1971 - Seychelles reefs : Structure and development.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 39-64.
- BRAITHWAITE C.J.R. 1971 - Aldabra, late Pleistocene history of "reef" development.  
*Abst. 8<sup>th</sup> Internat. Sedimentol. Congr. Heidelberg*, Aug. Sept. 71, 12.
- BRANDER K.M., Mc LEOD A.A.Q.R. & HUMPHREYS W.F. 1971 - Comparison of species diversity and ecology of reef living Invertebrates on Aldabra atoll and at Watamu, Kenya.  
*in : STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 397-432.
- BRAXMEYER G. & DARDENNE M. 1957 - Rapport du sondage T.J. 1 bis.  
*Doc. Moneo. Soc. Pétroles Madagascar*.
- BULLOCH D.K. 1972 - Diving in Bermuda and Bermudan corals.  
*Underwat. Nat.*, 7, (3), 14-21.
- CAMPOS R.A. 1972 - Contribution to the study of corals (Coelenterata) in the Mochima Bay, State of Sucre.  
*Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 29, (122/128), 545-582.
- CATALA-STUCKI R. 1970 - Longévité d'organismes marins à l'aquarium de Nouméa.  
*Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2<sup>ème</sup> sér., 42, 6, 1311-1314.
- CEBULSKI D.E. 1969 - Foraminiferal populations and faunas in Barrier Reef Tract and lagoon, British Honduras.  
*Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 11, 311-328.
- CHAVE K.E., SMITH S.V. & ROY K.J. 1972 - Carbonate production by coral reefs.  
*Mar. Geology*, 12, (2), 123-140.

- CHEVALIER J.P., DENIZOT M., MOUGIN J.L., PLESSIS Y. & SALVAT B. 1969-  
Etude géomorphologique et bionomique de l'atoll de  
Mururoa (Tuamotu).  
*Cahiers du Pacifique*, 12, 1-144, pl. I-XXIV.
- CHERBONNIER G. 1970 - *Pseudocolochinus bicolor* n. sp., nouvelle  
holothurie dendrochirote de Madagascar.  
*Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 2<sup>nde</sup> sér., 42 (2), 424-427.
- CHUANG SHOU-HWA 1966 - The bathymetric distribution of the Madrepora-  
ria ( stony corals) of the fringing reefs near Singapore.  
*Proc. 11 th Pacific Sci. Congress*, 5-7, 264.
- CLAPP R.B. 1972 - The natural history of Gardner Pinnacles, North-  
western Hawaiian islands.  
*Atoll Research Bull.*, 163, 1-25.
- CLARE P. 1971 - The struggle for the Great Barrier Reef.  
*London & Sydney : Collins*. 1-244.
- CLAUSADE M., GRAVIER N., PICARD J., PICHON M., ROMAN M.L., THOMASSIN B.,  
VASSEUR P., VIVIEN M., WEYDERT P. 1971 - Morphologie  
des récifs coralliens de la région de Tuléar (Madagas-  
car) : Eléments de terminologie récifale.  
*Tethys*, suppl. 2, 1-76.
- CLIFTON H.E. 1973 - Role of reef fauna in sediment transport and  
distribution. Studies from Tektite I & Tektite II.  
*Helgolander Wissensch. Meeresuntersuchungen*, 24, (1-4),  
91-101.
- CLIQUET P.L. 1957 - La tectonique profonde du bassin de Morondava.  
*2<sup>ème</sup> Réunion géol. C.C.T.A. Tananarive*, 199-218.
- CLOUD P.E.Jr 1959- Geology of Saipan, Mariana islands. Pt 4 :  
Submarine topography and shoal water ecology.  
*U.S. Geol. Survey Prof. Papers*, 280 K, 361-441.
- COLLIGNON M. 1959 - Calcaires à polypiers, récifs et atolls du Sud  
de Madagascar.  
*Bull. Soc. Géol. France*, 7<sup>ème</sup> sér., I, 4, 403-408.
- COOKSEY K.E. & COOKSEY B. 1972 - Turnaer of photosynthetically fixed  
carbon in reef corals.  
*Mar. Biol.*, 15, (4), 289-292.
- COUTIERE H. 1898 - Observations sur quelques animaux des récifs  
madréporiques de Djibouti.  
*Bull. Mus. Hist. Nat.*, IV, 38-41, 87-90, 155-157.

- CROSSLAND C. 1907 - Reports on the marine biology of the sudanese Red Sea. II : Narrative of the Expedition.  
*Journ. Linn. Soc., Zool., XXXI, 203.*
- CROSSLAND C. 1928 - The coral reefs of Tahiti, Moorea and Rarotonga.  
*Journ. Linn. Soc. London, Zool., XXXVI, 577-620, pl.35-39*
- CROSSLAND C. 1931a- The coral reefs of Tahiti compared with the Great Barrier Reef.  
*Geogr. Journ. London, 77, 395-396.*
- CROSSLAND C. 1931 b - The reduced bulding power and others variations in the Astraeans corals of Tahiti, with note on *Herpetholitha limax* and *Fungia spp.*  
*Proc. Zool. Soc. London, 351-392, pl. I-XXII.*
- CROSSLAND C. 1935 a - Corals fauna of the Red Sea and Tahiti.  
*Proc. Zool. Soc. London, 499-504, 3pl.*
- CROSSLAND C. 1935 b - Reports on the preliminary Expedition for the exploration of the Red Sea. III :Some coral formations.  
*Publ. Mar. Biol. Stat. Ghardaqa, 1, 21-36.*
- CROSSLAND C. 1938 - Coral reefs at Ghardaqa, Red Sea.  
*Proc. Zool. Soc. London, 108, 513-523.*
- CROSSLAND C. 1939 - Further notes on the Tahitian barrier reefs and lagoons.  
*Journ. Linn. Soc. London, Zool., XL, 459-474, pl.XII-XIII*
- CURRAY J.R., SHEPARD F.D. & VEEM H.M. - 1970- Late quaternary sea level studies in Micronesia CARMARSEL exp.  
*Bull. Geol. Soc. Amer., 81, 1865-1880.*  
*Scripps Contribution n° 2781.*
- DANIEL J., DUPONT J. & JOUANNIC C. 1971 - Les sédiments récents et actuels de la marge continentale du Nord Ouest de Madagascar.  
*Abstr. 8 th Internat. Sedimentol. Congr. Heiðelberg, Aug. Sept. 71, 20.*
- DAKIN W.J. 1950 - The Great Barrier Reef.  
*Angus & Robertson, London, 372 p.*
- DARDENNE P. 1957 - Microfacies et microfaunes dans la partie Sud du bassin de Morondava.  
*C.C.T.A. Géol., C.R. Conf. Tananarive, II, Serv. géol. Madagascar, 375-396.*
- DART J.K.G. 1972 - Echinoids, algal lawn and coral recolonization.  
*Nature, London, 239, (5366), 50-51.*



- DECARY R. 1946 - Animaux de Madagascar.  
*Ann. Mus. Col. Marseille*, (6), 4, 197-222.
- DENIZOT M. 1969 - Mesure de la lumière sous-marine.  
*Bull. Soc. Phycol. France*, 13-14, 40-43.
- DOMM S.B. 1971 - The uninhabited cays of the Capricorn Group, Great Barrier Reef, Australia.  
*Atoll Research Bull.* 142, 1-27.
- DONQUE G. 1972 - The climatology of Madagascar.  
*in : Biogeography and ecology in Madagascar ( BATTISTINI R. & RICHARD-VINDARD G., Ed.); 87-144.*
- DOTY M.S. & MORRISON J.P.E. 1954 - Interrelationship of the organisms on Raroia, aside from man.  
*Atoll Research Bull.*, 35,
- EDMONSON C.H. 1928 - The ecology of an Hawaiian coral reef.  
*Bull. Bernice P Bishop Mus., Honolulu*, 45, 1-64.
- FAIRBRIDGE R.W. 1962 - World sea level and climatic changes.  
*Quaternaria*, VI, 111-134.
- FARROW G.E. 1971 - Back reef and lagoonal environments of Aldabra atoll distinguished by their Crustacean burrows  
*in : STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean Coral Reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 455-500.
- FARROW G.E. & BRANDER K.M. 1971 - Tidal studies on Aldabra.  
*Phil. Trans. Roy. Soc., B*, 260, 93-122.
- FAURE G. 1973 - Morphology and bionomy of the coral reef discontinuities in Rodriguez island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean).  
*Proc. 2 nd Internat. Symp. coral Reefs, Brisbane (sous presse).*
- FAURE G. 1973 b - Etude comparative des récifs coralliens de l'Archipel des Mascareignes (Océan Indien).  
*Colloque Commerson, St Denis (La Réunion), Oct. 1973, 18 p., 5 pl. (sous presse).*
- FAURE G. & MONTAGGIONI L. 1970 - Le récif corallien de Saint Pierre de la Réunion (Océan Indien): Géomorphologie et répartition des peuplements.  
*Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, Hors sér., suppl.10*, 271-284.
- FAURE G. & MONTAGGIONI L. 1971 - Les récifs coralliens sous le vent de

l'île Maurice (Archipel des Mascareignes, Océan Indien):  
morphologie et bionomie de la pente externe.  
*C.R. Acad. Sci. Paris*, 273, 1914-1916.

- FAURE G. & MONTAGGIONI L. 1971 - The coral reefs of Rodriguez island  
(Mascarene Archipelago, Indian Ocean) : Geomorphology  
and associated invertebrates communities.  
*Proc. Symp. Indian Ocean & adjacent Seas, Jan 1971, Coch.*
- FAUROT L. 1886 - Voyage au golfe de Tadjoura (Obock-Tadjoura-Goubbet-  
Kharab).  
*Rev. Afr. franç. 6pl.*
- FAUROT L. 1888 - Une mission dans la Mer Rouge (île de Kamarane) et  
dans le golfe d'Aden (Aden et golfe de Tadjoura).  
*Arch. Zool. exp. et gen., 2 ème sér., IV, 117-133.*
- FAUSTINO L.A. 1931 - Coral reefs of the Philippine island.  
*Philippine Journ. Sci., 44, 3, 291-307, 3pl.*
- FEUSTEL H. 1965 - Anatomische Untersuchungen zum Problem der *Aspido-*  
*siphon Heterocyathus* symbiose.  
*Verhand. Deutschen Zool. Gessell., 131-143.*
- FISHELSON L. 1971 - Ecology and distribution of the benthic fauna in  
the shallow waters of the Red Sea.  
*Marine Biol., 10, 2, 113-133.*
- FISHELSON L. 1973 - Ecological and biological phenomena influencing  
coral species composition on the reef tables at Eilat  
(Gulf of Aqaba, Red Sea).  
*Marine Biol., 19, 183-196.*
- FISCHER P.H. 1969 - Observations d'écologie littorale concernant une  
île de la région de Nha Trang (Viet Nam).  
*Journ. Conchylol., 107, (4), 144-146.*
- FLACOURT E. de 1658 - Histoire de la Grande Isle de Madagascar.  
*Jean Henault, Paris, 114-170.*
- FORBES H.O. 1879 - Notes on the Cocos or Kelling Islands.  
*Geogr., I, 1, 777-784.*
- FORSKAL P. 1775 - Descriptiones Animalium Avium, Amphibiorum, Piscium,  
Insectorum, Vermium quae in Itinere Orientali  
observavit P. Forsk<sup>o</sup>.  
*Havniae, XXVIII-XXIX, 131-139.*
- FOSBERG F.R. 1962 - Qualitative description of the coral atoll  
ecosystem.  
*Proc. 9 th Pacific Sci. Congr. Pacific Sci. Assoc.  
Bangkok, 1957, IV, 161-167.*

- FRANZISKET L. 1964 - Die Stoffwechselintensität der Riffkorallen und ihre ökologische phylogenetische und soziologische Bedeutung.  
*Z. Vergl. Physiol.*, 42, (2), 91-113.
- FRANZISKET L. 1968 - Zur Ökologie der Fadenalgen im skelett lebender Riffkorallen (Filamentous algae in the skeleton of living corals).  
*Zool. Jb. Physiol.*, 74, (S), 246-253.
- FRANZISKET L. 1970 - The atrophy of hermatypic reef corals mounted in darkness and subsequent regeneration in light.  
*Int. Revue der Gesam. Hydrobiol.*, 55, (1), 1-12.
- FRICKE H.W. 1973 - Behaviour as part of ecological adaptation. In situ studies in the coral reef.  
*Helgolander Wissensch. Meeresuntersuchungen*, 24, (1-4), 120-124.
- GARDINER J.S. 1903 - The Maldive and Laccadive groups, with notes on other coral formations in the Indian Ocean.  
*Fauna & Geogr. Maldive and Laccadive Archipelagoes*, I, 146-183, 313-346, 376-423.
- GARDINER J.S. 1904 - The Turbinolid corals of South Africa.  
*Mar. Invest. South Africa Cape Town*, III, 93-130.
- GARDINER J.S. 1931 - Coral reefs and atolls.  
*Mac Millan London*, 181 p.
- GARDINER J.S. 1936 - The reefs of the western Indian Ocean.  
I- Chagos archipelago  
II- The Mascarene region  
*Trans. Linn. Soc. London*, 2<sup>nd</sup> ser., 19, 393-436.
- GARDINER J.S. 1939 - The ecology of solitary corals.  
*Sci. Rept. John Murray Exp. (1933-1934)*, 6, 5, B, 243-250.
- GARDINER J.S. & WAUGH P. 1939 - Madreporaria excluding Flabellidae et Turbinolidae.  
*Sci. Rept. John Murray Exp. (1933-1934)*, (6), 225-242.
- GASKELL T.F. 1964 - La limite des océans et la formation des atolls et des îles volcaniques.  
*B.P. Review (B.P. Belgium, Anvers)*, 13, *L'Océanogr.* 13-27.
- GAUDY R. 1973 - Les copépodes pélagiques de la région de Tuléar (Madagascar). I- L'environnement physique (Oct. 1963- Juin 1964)  
*Tethys suppl.* 5, 117-132.
- GEAY F. ? 1909 - Rapport d'explorations aux régions Nord Est, Sud Sud Ouest, Sud et Sud Sud Est de Madagascar 1904-1907;  
*Paris, chez l'auteur*, 1-109.

- GEISTER J. 1972 - Zur ökologie und wuchsform der Säulenkoralle  
*Dendrogyra cylindricus* Ehrenberg.  
Beobachtungen in den Riffen der Insel san Andres  
(Koribisches Mer, Kolumbien).  
*Mitt. Inst. Colombo Alleman Invest. Cient.*, 6, 77-87.
- GEORGE V. 1955 - Quelques remarques concernant les côtes de Madagascar.  
*Bull. inform. C.O.E.C.*, VII, (10), 442-448.
- GIBBS P.E., STODDART D.R. & VEVERS H.G. 1971 - Coral reefs and  
associated communities in the Cook islands.  
*Bull. Roy. Soc. New Zealand*, 8, 91-105.
- GIBSON-HILL C.A. 1950 - Papers on the fauna of the Cocos Keeling Islands.  
*Bull. Raffles Mus.*, 22, 1-298.
- GILLET K. & MAC NEILL F. 1959 - The Great Barrier Reef and adjacent  
isles.  
*Murray, Sydney*, 1-209.
- GLEMAREC M. 1969 - Les peuplements benthiques du plateau continental  
Nord Gascogne.  
*Thèse Doc. Sci., Paris, C.N.R.S.* 3422.
- GLYNN P.W. 1968 - Mass mortalities of echinoids and other reef flat  
organisms coincident with midday low water exposures  
in Puerto Rico.  
*Marine Biol.*, 1, (3), 226-243.
- GLYNN P.W. 1972 - Observations on the ecology of the caribbean and  
Pacific coasts of Panama.  
*Bull. Biol. Soc. Washington*, 2, 13-30.
- GLYNN P.W. 1973 - Ecology of a caribbean coral reef. The *Porites*  
reef flat biotope. Pt 1 : Meteorology & Oceanography.  
*Marine Biol.*, 20, (4), 297-318.
- GLYNN P.W., STEWART R. & Mc COSKER J. 1972 - Pacific coral reefs of  
Panama : structure, distribution, and predators.  
*Geol. Rundschau*, 61, 2, 483-519.
- GOREAU T.F. 1959 - The ecology of Jamaican coral reefs (Species  
composition and zonation).  
*Ecology*, 40, (1), 67-90.
- GOREAU T.F. 1961 - The structure of the jamaican reef communities.  
Geological aspects.  
*Final Progr. Rept. Biol. branch. ONR Under Contact Nonr*  
*(G)-0003-60 (NR 104-556).*

- GOREAU T.F. 1963 - Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reefs builders.  
*Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 109, 127-167.
- GOREAU T.F. 1964 - Fore reef slope : structure, sediment, and community relationships.  
*Abstract Paper present. Geol. Soc. America, Annual Meeting.*
- GOREAU T.F. 1969 - Post pleistocene urban renewal in reef corals.  
*Micronesica*, 5, (2), 323-326.
- GOREAU T.F. & HARTMAN W.D. 1963 - Baring Sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs.  
*Publ. Amer. Assoc. Advanc. Sci.*, 75, 25-54.
- GOREAU T.F. & HARTMAN W.D. 1966 - Sponge : effects on the form of reef coral.  
*Science*, 151, 3708, 343-344.
- GOREAU T.F., LANG J.C., GRAHAM E.A. & GOREAU P.D. 1972 - Structure and ecology of the Saipan reefs in relation to predation by *Acanthaster planci* (L.).  
*Bull. Mar. Sci.*, 22, (1); 113-152.
- GOREAU T.F. & YONGE C.M. 1968 - Coral community on muddy sand.  
*Nature*, 217, 5127, 421-423.
- GRANDIDIER G. 1905-1935 - Bibliographie de Madagascar.  
*Paris*, Vol.1 : Comité de Madagascar, 1-905.  
Vol.2 : Soc. Edit. géogr. maritimes et coloniales 760-1350.
- GRANDIDIER A. & G. 1903-1920 - Collections des ouvrages anciens concernant Madagascar.  
*Paris*, Vol. 1-5 : Comité de Madagascar  
Vol. 6-9 : Union coloniale.
- GRAVIER C. 1910 - Sur quelques particularités biologiques des récifs Madréporiques de la Baie de Tadjourah.  
*C.R. Ass. franç. Avanc. Sci.*, 39, 167-169.
- GRAVIER C. 1911 - Les récifs de coraux et les Madréporaires de la baie de Tadjoura. (Golfe d'Aden).  
*Ann. Inst. Océanogr.*, II, 3, 1-101, pl. I-XII.
- GRAVIER C. 1910 - Sur le rôle des Algues calcaires dans les récifs coralliens.  
*C.R. Assoc. franç. Avanc. Sci.*, 38, 702-703.

- GRAVIER N. 1970 - Etude des Hydraires epiphytes des Phanérogames marines de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 10*, 111-162.
- GRAVIER N., HARMELIN J.G., PICHON M., THOMASSIN B., VASSEUR P. & WEYDERT P. 1971 - Les récifs coralliens de la région de Tuléar : Morphologie et bionomie de la pente externe. *C.R. Acad. Sci. Paris, D*, 270, 1130-1131.
- GUERIN-ANCEY O. 1970 - Etude des intrusions terrigènes fluviales dans les complexes récifaux : Délimitation et dynamique des peuplements des vases et sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 10*, 3-46.
- GUILCHER A. 1954 - Les récifs coralliens du Nord Ouest de Madagascar. Note préliminaire. *Bull. Assoc. Géogr. franç.*, 147-156.
- GUILCHER A. 1956 - Etude géomorphologique des récifs coralliens du Nord Ouest de Madagascar. *Ann. Inst. Océanogr.*, XXXIII, 2, 1-136, pl. 1-8.
- GUILCHER A. 1958 - Mise au point sur la géomorphologie des récifs coralliens de Madagascar et dépendances. *Mem. Inst. Sci. Madagascar, sér. F, II*, 89-115.
- GUILCHER A. 1959 - Les récifs coralliens à petits lagons multiples de la baie de Ramanetaka (côte Nord Ouest de Madagascar). *Bull. Soc. Géol. France, 7 ème sér., I*, 4, 337-340.
- GUILCHER A. 1964 - Recherches sur les récifs coralliens et leurs lagons dans les Océans Indien et Pacifique. *20 ème Congr. Internat. Géogr. Roy. Uni*, 75.
- GUILCHER A. 1965 - Coral reefs and lagoons of Mayotte island, Comoro Archipelago, Indian Ocean, and of New Caledonia, Pacific Ocean. in " Submarine geology and geophysics", edited by W.F. WHITTARD & R. BRADSHAW. *Proc. 17 th Symp. Colston Research Soc. Bristol*, 21-45.
- GUILCHER A. 1967 - Les îles Gilbert comparées aux Tuamotus. *J. Soc. Océanistes*, XXIII, 23, 101-113.
- GUILCHER A. 1968 - Transport de sédiments par-dessus les couronnes d'atolls et les récifs barrières dans le Pacifique Sud. (en russe). *Osnovnye Problemy Okeanologii. Inst. Okeanol. Akad. Nauk. SSSR, Moscou*, 242-250.

- GUILCHER A. 1969 a - Formation et caractères des atolls de l'Océan Pacifique.  
*Palais Découv. (Confér.) A, 347.*
- GUILCHER A. 1969 b - Sedimentation and sediments in atoll, lagoons and behind barrier reefs in coral seas.  
*Symp. Lagunas Costeras, UNAM - UNESCO, 28-30, Mexico, 193-220.*
- GUILCHER A. 1970 a - Quaternary events on the continental shelves of the world.  
*Inst. Geol. Sci. Rept. 70, 13, 31-46.*
- GUILCHER A. 1970 b - Les variations relatives du niveau de la mer au quaternaire en Mélanésie et en Polynésie.  
*Quaternaria, XII, 137-143.*
- GUILCHER A. 1971 - Mayotte Barrier Reef and Lagoon, Comoro islands, as compared with other Barrier reefs, atolls and lagoons in the world.  
*in : STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 65-86.*
- GUILCHER A., BERTHOIS L., BATTISTINI R. & FOURMANOIR P. 1958 - Les récifs coralliens des îles Radama et de la baie Ramanetaka (côte Nord Ouest de Madagascar). Etude géomorphologique et sédimentologique.  
*Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. F, II, 117-199.*
- GUILCHER A., BERTHOIS L., LE CALVEZ Y., BATTISTINI R. & CROSNIER A. 1965 - Les récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien). Géomorphologie, sédimentologie, hydrologie, Foraminifères.  
*Mém. ORSTOM, 11, 1-210, pl. 1-26.*
- GUPPY H.B. 1899 - The Cocos Keeling islands.  
*Scott. geogr. Mag., 5, 281-297, 457-474, 569-588.*
- HAECKEL E. 1876 - Arabische Korallen.  
*G. Reimer, Berlin, 1-49.*
- HARTOG C. den 1971 - The dynamic aspect in the ecology of sea grass communities.  
*Thalassia Jugoslavica, 7, (1), 101-112.*
- HERBERTS C. 1972 - Contribution à l'étude écologique de quelques zoanthaires tempérés et tropicaux.  
*Marine Biol., 13, (2), 127-136.*
- HERRING P.J. 1972 - Observations on the distribution and feeding habits of some littoral echinoid from Zanzibar.  
*J. Nat. Hist., 6, (2), 169-175.*

- HERVIEU J. 1968 - Contribution à l'étude de l'alluvionnement en milieu tropical.  
*Mem. ORSTOM*, 24, 1-465.
- HIATT R.W. 1958 - Factors influencing the distribution of corals on the reefs of Arro atoll, Marshall islands.  
*Proc. 8 th Pac. Sci. Congress, Manila*, 929-970.
- HOUTMAN C. 1598 - De erste Schep vaert gedaen van de Hollanders near ost Indien.  
*Amsterdam*.
- HUBBARD J.A.E.B. 1972 - *Diaseris distorta*, an "acrobat" coral.  
*Nature*, 236, (5348), 457-459.
- HUBBARD J.A. & POCOCK Y.P. 1972 - Sediment rejection by recent scleractinian corals : a key to paleo-environmental reconstruction.  
*Geol. Rundschau*, 61, 2, 598-626.
- HUNTSMAN G.R. & MAC INTYRE I.G. 1971 - Tropical coral patches in Onslow Bay.  
*Underwater Naturalist. Highlands, N.J.*, 7, (2), 32-34.
- JAKOVLEV N. 1913 - Quelques résultats des études les plus récentes des récifs coralliens de l'Océan Indien et de la Mer Rouge. (*en Russe*).  
*Izvest. Geol. Kom.* 32, 251-269, 272-274.
- JAUBERT J. & VASSEUR P. 1973 - Essai d'interprétation de la répartition de certains peuplements sciaphiles du Grand Récif de Tuléar (Madagascar), à partir d'enregistrements des variations de l'éclairement.  
*C.R. Acad. Sci.*, 276, sér. D, 2059-2062.
- JOHANNES R.E. & al. 1972 - The metabolism of some coral reef communities A team study of nutrient and energy flux at Eniwetok.  
*Bioscience U.S.A.*, 22, (9), 541-543.
- JOHANNES R.E. & WIEBE W.J. 1970 - Method for determination of coral tissue biomass and composition.  
*Limnol. & Oceanogr.*, 15, (5), 822-824.
- JOUSSEAUME F. 1899 - La philosophie aux prises avec la Mer Rouge, le darwinisme et les trois règnes des corps organisés.  
*A. Maloine, Ed.*
- KAMMERER A. 1949 - La découverte de Madagascar par les Portugais et la cartographie de l'île. (1500-1667).  
*Bol. Soc. Geogr. Lisboa, ser. 67 a*, (9-10), 517-630.



- KEEN M. 1960 - Vermetid Gastropods and marine intertidal zonation.  
*The Veliger*, III, (1), 2 p.
- KELLY M.G. & CONROD A. 1971 - Aerial photographic studies of shallow water benthic ecology.  
*in* : Philip JOHNSON Ed : *Remote sensing in Ecology*.  
Univ. Georgia Press, 173-184.
- KEMPF M. 1970 - Notes on the benthic bionomy of the N.N.E. Brazilian shelf.  
*Mar. Biol.*, (5), 213-224.
- KHAMALA C.P.N. 1971 - Ecology of *Echinometra mathaei* (Echinoidea, Echinodermata) at Diani Beach, Kenya.  
*Mar. Biol.*, 11, (2), 167-172.
- KIRTLEY D.W. 1968 - The reef builders.  
*Natural Hist.*, 77, 1, 40-45.
- KISSLING D.L. 1965 - Coral distribution on a shoal in Spanish harbor Florida keys.  
*Bull. Mar. Sci. (U.S.A.)*, 15, 3, 599-611.
- KLAUSEWITZ W. 1966 - Lebende Korallen im Aquarium.  
*Die Aquarien und Terrarien Zeitchrift (Datz)*, 19, (1), 16-18
- KOHN A.J. 1961 - The biology of atolls.  
*Bios*, 32, (3), 113-126.
- KOHN A.J. 1964 - Notes on Indian Ocean atolls visited by the Yale-Seychelles Expedition.  
*Atoll Research Bull.*, 101, 1-12, 1 pl.
- KOHN A.J. 1967 - Environmental complexity and species diversity in the gastropod genus *Conus* on Indo West Pacific reef platforms.  
*Amer. Natural.*, 101, 251-259.
- KOHN A.J. 1968 - Microhabitats, abundance and food of *Conus* on atoll reefs in the Maldive and Chagos islands.  
*Ecology*, 49, 1046-1062.
- KURNICKER L.S., BONET F., CANN R. & HOSKIN C.M. 1959 - Alacran reef, Campeche Bank, Mexico.  
*Publ. Inst. Mar. Sci. (Univ. Texas, Port Aransas, Texas)* 6, 1-22.
- KRASNOV E.B. 1971 - On modi evolution of Caryophylliina.  
*Symp. intern. Coraux fossiles, Novossibirsk.*
- KÜHLMANN D.H.H. 1970 - Studien über physikalische und chemische Faktoren in kubanischen riffgebieten.  
*Acta Hydrophysica*, XV, (2), 105-152.

- KUHLMANN D.H.H. 1970 - Westindische Korallen als Biofaziesarten.  
*Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.*  
*Reihe, Dtsch.*, 19, (2-3), 162-164.
- KUHLMANN D.H.H. 1971a- Untersuchungen zur Ökologie und Entstehung  
kubanischer Bank Riffe.  
*Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.*  
*Reihe*, 4-5, 721-776.
- KUHLMANN D.H.H. 1971b- Zur Methodik der Korallenriffuntersuchung.  
*Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.*  
*R.*, XX, 697-705.
- KUHLMANN D.H.H. 1971c- Die Entstehung des westindischen Korallen-  
riffgebietes.  
*Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.*  
*Reihe*, 4-5, 675-695-.
- KUHLMANN D.H.H. 1971d- Die Korallenriffe Kubas. II Zur Ökologie der  
Bankriffe und ihrer Korallen.  
*Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 56, (2), 145-199.
- LABEYRIE J. LALOU C. & DELIBRIAS G. 1969 - Etude des transgressions  
marines sur l'atoll de Mururoa par la datation des  
différents niveaux de corail.  
*Cahiers Pacifique*, 12-13, 203-212.
- LABOREL J. 1965 - Note préliminaire sur les récifs de grès et les  
récifs de coraux dans le Nord Est brésilien.  
*Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 53, (37), 341-344.
- LABOREL J. 1967 - Les peuplements de Madréporaires des côtes tropicales  
du Brésil.  
*Thèse Doc. Sci. non publ. Univ. Marseille, A.O. 1856*,  
1-313.
- LABOREL J. 1969-1970 - Madréporaires et Hydrocoralliaires récifaux  
des côtes brésiliennes. Systématique, écologie, réparti-  
tion verticale et géographique.  
*Res. Sci. Campagne Calypso*, IX, 171-229.
- LANG J. 1971 - Interspecific aggression by scleractinian corals.  
I - The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Edw. & H.).  
*Bull. Mar. Sci.*, 21, (4), 952-959.
- LANGENBECK R. 1897 - Die neueren Forschungen über die Korallenriffe.  
*Geogr. Zeitsch.* 3<sup>o</sup> Jahrg.
- LAY E.P. 1969 - Coral reefs and how they are built.  
*Ocean Magazine*, 1, 4, 46-47.
- LEGENDRE R. 1966 - Le peuplement de l'île Europa.  
*Mem. Mus. nat. Hist. natur.*, ser. A (Zool.), XLI, 213-220.

- LEONTIEV O.K. & MEDVEDEV B.C. 1972 - Evolution des atolls de l'Océan Pacifique (en russe).  
*Priroda*, 9, 80-89.
- LEWIS J.B. 1960 - The coral reefs and coral communities of  
Bardados, W.I.  
*Canadian J. Zool.*, 38, 1133-1145.
- LEWIS J.B. 1970 - Spatial distribution and pattern of some Atlantic  
reef corals.  
*Nature*, 227 (5236), 1158.
- LEWIS J.B., AXELSEN F., GOODBODY I., PAGE C. & CHISLETT G. - 1968 -  
Comparative growth rates of some reef corals in the  
Caribbean.  
*Mc Gill Univ. Mar. Sci. Center, Manuscript rept.* 10, 27p.
- LEWIS M.S. 1968 - The morphology of the fringing coral reefs, along  
the East coast of Mahé, Seychelles.  
*J. Geol.*, 76, 2, 140-153.
- LEWIS M.S. & TAYLOR J.D. 1966 - Marine sediments and bottom communities  
of the Seychelles.  
*Philos. Trans. R. Soc. London, A*, 259, 1099, 279-290.
- LINSCHOT J.H. Von 1595 - Itinerario Voyage ofte schipvaert naar oost  
ofte Portugaels Indien.  
*Amsterdam*.
- LOYA Y. 1972 - Community structure and species diversity of herma-  
typic corals at Eilat, Red Sea.  
*Mar. Biol.*, 13, (2), 100-123.
- LOYA Y. & SLOBODKIN L. 1971 - The coral reefs of Eilat (Gulf of  
(Eilat, Red Sea) .  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian  
Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 117-140.
- MA T.Y. 1937 - Growth rate of reef coral and its relation to sea  
water temperature.  
*Paleontol. sinica., sér. B*, 16, 1-226, 100 pl.
- MA T.Y. 1959 - The effect of water temperature on growth rate of  
reef corals.  
*Oceanogr. sinica*, 1-116, 321 pl.
- Mc CLOSKEY L.R. 1970 - The dynamics of the community associated with  
a marine scleractinian coral.  
*Int. Rev. der Gesam. Hydrobiol.*, 55, (1), 13-81.

- MAC INTYRE I.G. 1972 - Submerged reefs of Eastern Caribbean.  
*Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*; 56, (4), 720-738.
- MAC INTYRE I.G. 1969 - Tropical reef corals : Tolerance of low temperatures on the North Carolina continental shelf.  
*Science*, 166, 374-375.
- MAC INTYRE I.G. & SMITH S.V. 1972 - A model of inorganic carbon flux through a coral reef ecosystem.  
*AAPG/SEPM, Annual Meeting, Denver, Apr.17-19 1972, 1-14.*
- MAC INTYRE W.G. 1964 - Evidence of stillstand from Coralfringed Indian Ocean islands.  
*20 th Congr. Intern. Geogr. Roy. Uni, London, 113-114.*
- MAC NEIL F.S. 1954 - Organic reefs and banks and associated detrital sediments.  
*Amer. J. Sci.*, 252, 385-401.
- MAC NEIL F.S. 1972 - Physical and biological aspects of atolls in the northern Marshall.  
*Proc. Symp. Corals & coral reefs, Mandapam Camp, Jan.1969, 507-567.*
- MAIKLEM W.R. 1968 - The Capricorn reef complex, Great Barrier Reef, Australia.  
*J. Sed. Petrology*, 38, 3, 785-798.
- MAILHE A.R. 1972 - Terminologia relacionada con la geomorfologia litoral y submarina.  
*Mus. Argentino de Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Public. extension cultural y Didactica*, 19, 1-3.
- MANTON S.M. 1935 - Ecological surveys of coral reefs.  
*Sci. Rept. Great Barrier Reef Exp. 1928-29, British Mus. (Nat. Hist.)*, III, (10), 274-312.
- MARSH J.A. Jr. 1970 - Primary productivity of reef building calcareous red Algae.  
*Ecology*, 51, (2), 255-263.
- MAXWELL W.G.H. 1968 - Atlas of the Great Barrier Reef.  
*Elsevier Publishing Company, N.Y.*, 1-249.
- MAYOR A.G. 1918 - Ecology of the Murray island coral reefs.  
*Papers Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington*, 9, (213), 1-48.
- MAYOR A.G. 1924 - Structure and ecology of Samoan reefs.  
*Papers Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington*, 19, 1-25.

- MERGNER H. 1967 - Über den Hydroidenbewuchs einiger Korallenriffe des Roten Meeres. I Die Ökologischen gegebenheiten der untersuchten Riffgebiete und ihre Auswirkungen auf verteilung und Besiedlungsdichte des Hydroidenbewuchses. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 60, 35-104.
- MERGNER H. 1971 - Structure, ecology and zonation of Red Sea reefs (in comparison with South Indian and Jamaican reefs). in : STODDART & YONGE : *Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 141-162.
- MILLIMAN J.D. 1966 - Caribbean and Indo Pacific coral reefs. *Proc. 11 th Pacif. Sci. Congr.*, 5-7, 263.
- MILLIMAN J.D. & EMERY K.O. 1968 - Sea levels during the past 35 000 years. *Science, N.Y.*, 162, 1121-1123.
- MOBIUS K. 1880 - Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen. *Berlin*.
- MOKIEVSKI O.B. 1965 - Les récifs coralliens de l' Indonésie. *Le développ. Rech. sous mar., Comm. Océanogr. Ed. "Science" Moscou 1965*, 15-20.
- MONTAGGIONI L. 1970 a - Répartition et zonation géomorphologique des structures récifales de l'île de la Réunion (Océan Indien). *C.R. Acad. Sci., sér. D*, 270, 663-665.
- MONTAGGIONI L. 1970 b - Essai de chronologie relative des épisodes récifaux à l'île de la Réunion (Océan Indien) ; leur incidence sur la morphologie récifale actuelle. *C.R. Acad. Sci., sér. D*, 270, 1869-1871.
- MONTAGGIONI L. 1972 - Essai de chronologie relative des stationnements marins quaternaires à l'île Maurice (Archipel des Mascareignes, Océan Indien). *C.R. Acad. Sci.*, 274, 2936-2939.
- MONTAGGIONI L. 1973 - Coral reefs and quaternary shorelines in the Mascarene Archipelago (Indian Ocean). *Proc. 2 nd Internat. Symp. Coral reefs, Brisbane (sous presse)*.
- MOORE W.S. & KRISHNASWAMI S. 1972 - Coral growth rates using <sup>228</sup>Ra and <sup>210</sup>Pb. *Earth and planetary Sci. letters, Amsterdam*, 15, (2), 187-190.

- MORELOCK J. & KOENIG K.J. 1967 - Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment.  
*J. Sediment. Petrol. USA*, 37, 4, 1001-1005.
- MORRISON J.P.E. 1954 - Animal ecology of Raroïa atoll, Tuamotus :  
1- Ecological notes on the mollusks and other animals of Raroïa. 2- Notes on the birds of Raroïa.  
*Atoll Research Bull.*, 34,
- MUSCATINE L. 1971 - Calcification in corals.  
*Exp. Coelenterate Biol., Univ. Hawai Press*, 227-238.
- NAUMOV D.V. 1959 - Récifs coralliens de l'île de Haïnan. ( en russe)  
*Priroda*, 9, 83-90.
- NAUMOV D.V., IAN-KIN-SOUN & KUOAN-MIN-SAN 1960 - Principaux types de récifs coralliens de l'île de Haïnan. (en russe)  
*Oceanol. Limnol. Sinica*, III, 3, 157-176.
- NESTEROFF W.D. 1965 - Sur l'état de développement des Madréporaires des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie.  
*C.R. Acad. Sc. Paris*, 260, 2278-2279.
- NEWELL N.D. 1954 - Reef and sedimentary processes of Raroïa.  
*Atoll Research Bull.*, 36,
- NEWELL N.D. 1956 - Geological reconnaissance of Raroïa (Kon Tiki), atoll Tuamotu Archipelago.  
*Bull. Amer. Mus., Nat. Hist.*, 109, 317-372.
- NEWELL N.D. 1959 - Coral reefs.  
*Nat. Hist. N.Y.*, 119-131, 227-235.
- NEWELL N.D. 1971 - An outline history of tropical organic reefs.  
*Amer. Mus. Novitates*, 2465, 1-37.
- NEWELL N.D. 1972 - The evolution of reefs.  
*Scientific Amer. N.Y.*, 226, (6), 54-65.
- NEWELL N.D. & BLOOM A.L. 1970 - The reef flat and two meter eustatic terrace of some Pacific atolls.  
*Bull. Geol. Soc. Amer.*, 81, (7), 1881-1894.
- ODUM M.T. & ODUM E.P. 1955 - Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll.  
*Ecol. Monogr.*, 25, 291-320.
- OLÍVARES M.A. & LEONARD A.B. 1971 - Algunos corales petreos de la Bahía de Mochima, Venezuela.  
*Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, Venezuela*, 10, (1), 49-70.

- ORTMANN A. 1888 - Studien über systematik und geographische veirbreitung der steinkorallen.  
*Zool. Jahrb. (Syst.)*, ( )
- PAULIAN R. 1961 - La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines.  
*Publ. I.R.S.M., Faune de Madagascar*, 13, 1-483.
- PEARSE V.B. 1970 - Incorporation of metabolic CO<sub>2</sub> into coral skeleton.  
*Nature*, 228, (5269), 383.
- PEARSE V.B. & MUSCATINE L. 1971 - Role of symbiotic algae (Zooxanthellae) in coral calcification.  
*Biol. Bull.*, 141, (2), 350-363.
- PERES J.M. & PICARD J. 1969 - Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux.  
*Mar. Biol.*, 3, 3, 227-232.
- PETIT G. 1930 - L'industrie des pêches à Madagascar.  
*Soc. Edit. Geogr. Mar. & Col., Paris*, 1-390.
- PICARD J. 1965 - Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région de Marseille.  
*Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, 36, (52), 1-160.
- PICARD J. 1967 - Essai de classement des grands types de peuplements marins benthiques tropicaux, d'après les observations effectuées dans les parages de Tuléar.  
*Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 6*, 3-24.
- PERRUDON A. 1971 - Les provinces pétrolières de type paralique et récifal.  
*Rev. Inst. franç. Pétrole*, XXVI, (6), 521-537.
- PICHON M. 1962 - Note préliminaire sur la topographie et la géomorphologie des récifs coralliens de la région de Tuléar.  
*Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 1*, 153-168.
- PICHON M. 1964 - Contribution à l'étude de la répartition des Madréporaires sur le récif de Tuléar (Madagascar).  
*Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 2*, 79-203.
- PICHON M. 1967 - Caractères généraux des peuplements benthiques des récifs et lagons de l'Île Maurice.  
*Cahiers ORSTOM, Océanogr.*, V, 4, 31-45.
- PICHON M. 1971 - Comparative study of the main features of some coral reefs of Madagascar, La Réunion and Mauritius.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 185-216.

- PICHON M. 1972 a - Les peuplements à base de Scléactiniaires dans les récifs coralliens de la baie de Tuléar ( Sud Ouest de Madagascar).  
*Proc. Symp. Corals and Coral Reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 135-154.*
- PICHON M. 1972 b - Problems of measuring and mapping coral reef colonies.  
*Rept SCOR , Working group 35, 11 th SCOR Gen. Meeting, Oban, Sept. 1972, 1-13.*
- PICHON M. 1972 c - Coral reef studies in Tuléar : Methodological aspects of quantitative benthic ecology.  
*Rept. SCOR, Working group 35, 11 th SCOR Gen. Meeting, Oban, Sept. 1972, 1-17.*
- PICHON M. 1972 d - The coral reefs of Madagascar.  
*in BATTISTINI & RICHARD-VINDARD : Madagascar, W. Junk, The Hague, 367-410.*
- PICHON M. 1973 a - Dynamics of benthonic communities in the coral reefs of Tuléar (Madagascar). Succession and transformation of the biota through reef evolution.  
*Proc. 2 nd Intern. Symp. coral reefs, Brisbane , (sous presse).*
- PICHON M. 1973 b - Free living scleractinian coral communities in the coral reefs of Madagascar.  
*Proc. 2 nd Intern. Symp. coral reefs, Brisbane, (sous presse).*
- PICHON M. 1973 c - Sur quelques caractéristiques morphologiques et écologiques des récifs coralliens de la région de Tuléar (Madagascar).  
*Bull. Mus. Hist. Nat., 3 ème sér., 162, Ecol. gén., 18, (sous presse).*
- PILLAI C.S.G. 1967 - Studies on South Indian corals.  
*Ph. D. Thesis, Univ. Kerala.*
- PILLAI C.S.G. 1971 a - The distribution of shallow water stony corals at Miniroy atoll in the Indian Ocean, with a check-list of species.  
*Atoll Research Bull., 141,*
- PILLAI C.S.G. 1971 b - Composition of the coral fauna of the southeastern coast of India and the Laccadives.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 301-328.*



- PILLAI C.S.G. 1972 - Stony corals of the seas around India.  
*Proc. Symp. corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan 1969*, 191-216.
- PILSON M.E.Q. 1972 - The coral atoll is a unique laboratory.  
*Maritimes*, 16, (2), 1-4.
- PLESSIS Y. 1969 - Les atolls des Tuamotus en tant qu'écosystème marin.  
*Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 40, (6), 1232-1236.
- PLESSIS Y. 1971 - Un exemple d'écosystème marin tropical : le récif corallien.  
*Cybiuim Lab. Pêches O.M., Mus. Hist. Nat. Paris*, 52, 24-27.
- PORTER J.W. 1972 a - Patterns of species diversity in Caribbean reef corals.  
*Ecology*, 53, (4), 745-748.
- PORTER J.W. 1972 b - Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the isthmus of Panama.  
*Bull. Biol. Soc. Washington*, 2, 89-116.
- POWERS D. 1970 - A numerical taxonomic study of Hawaiian reef corals.  
*Pacific Science*, 24, (2), 180-186.
- POWERS D. & ROMIF F.J. 1972 - A numerical taxonomic study of Caribbean and Hawaiian reef coral .  
*Syst. Zool. (USA)*, 21, 1, 53-64.
- PRESSICK M.L. 1970 - Zonation of stony coral of a fringe reef southeast of Icacos Island, Puerto Rico.  
*Caribb. J. Sci.*, 10, (3-4), 137-139.
- PRICE J.M. 1971 - The shallow sublittoral marine ecology of Aldabra.  
*Phil. Trans. Roy. Soc., B*, 260, 123-172.
- PUGH W.E. 1950 - Bibliography of organic reefs, bioherms and biostomes.  
*Tulsa : Seismic Serv. Corporation*, 1-139.
- QASIM S.Z., BHATTATHIRI P.M.A. & REDDY C.V.G. 1972 - Primary productivity of an atoll in the Laccadives.  
*Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 57, (2), 207-295.
- RANSON G. 1958 - Coraux et récifs coralliens (Bibliographie).  
*Bull. Inst. Océanogr.*, 1121, 1-80.
- REDDIAH K. 1971 - The Appa island and its fringing reef in the gulf of Mannar.  
*Mar. Biol. Assoc. India*, 12, (1-2), 57-63.

- RICHARD G. & SALVAT B. 1970 - Bilan comparatif qualitatif et quantitatif des Mollusques de récifs extérieurs d'atolls ou d'îles hautes de Polynésie française.  
*Congr. Soc. franç. Malacologie,*
- RICHARD G. & SALVAT B. 1972 - Ecologie quantitative des Mollusques du lagon de Tiahura, île de Moorea, Polynésie française.  
*C.R. Acad. Sci., 275, D, 1547-1550.*
- RIGBY J.K. & MAC INTYRE W.G. 1966 - The isla de Lobos and associated reefs, Veracruz, Mexico.  
*Brigham Young Univ. Stud. (Geol.), 13, 3-46.*
- ROBERTS H.H. 1971 - Deep reef geometry with regard to distribution of wave power around an island.  
*2nd coastal and shallow water Research Conf. (abstract only).*
- ROOS P.J. 1964 - The distribution of reef corals in Curaçao.  
*Stud. Fauna Curaçao & other Caribbean islands, 20, 1-51.*
- ROSEN B.R. 1971 a - Principal features of reef coral ecology in shallow water environments, Mahé, Seychelles.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 163-184.*
- ROSEN B.R. 1971 b - The distribution of reef coral genera in the Indian Ocean.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 263-300.*
- ROSEN B.R. & TAYLOR J.D. 1969 - Reef coral from Aldabra : new mode of reproduction  
*Science, N.Y., 166, 119-121.*
- ROY K.J. & SMITH S.V. 1971 - Sedimentation and coral reef development in turbid water Fanning island lagoon.  
*Pacific Science, 25, (2), 234-247.*
- SALVAT B. 1964 - Prospections faunistiques en Nouvelle-Calédonie, dans le cadre de la mission d'étude des récifs coralliens.  
*Cahiers Pacifique, (6), 3-24.*
- SALVAT B. 1965 - Etude préliminaire de quelques fonds meubles du lagon calédonien.  
*Cahiers Pacifique, (7), 101-106.*
- SALVAT B. 1970 a - Données bionomiques sur les peuplements benthiques à prédominance de Mollusques d'un lagon d'atoll fermé polynésien.  
*Congr. Soc. franç. Malacol. Caen, 2p.*

- SALVAT B. 1970 b - Etudes quantitatives et qualitatives (comptages et biomasses) sur les Mollusques récifaux de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu, Polynésie).  
*Cahiers du pacifique*, 13, 1-54.
- SALVAT B. 1971 - Evaluation quantitative totale de la faune benthique de la bordure lagunaire d'un atoll de Polynésie française.  
*C.R.Acad. Sci., sér. D*, 272, 211-214.
- SARGENT & AUSTIN T.A. 1954 - Biologic economy of coral reefs. Bikini and nearby atolls, Marshall islands.  
*U.S. Geol. Survey Prof. Papers*, 260, E, 293-300.
- SCHÄFER W. 1969 - Sarso, modell der biofacies. Sequenzen im korallenriff. Bereich des schelfs.  
*Senckenbergiana maritima*, (1), 50, 165-188.
- SCHEER G. 1959 - Contribution to a german reef terminology.  
*Atoll Research Bull.*, 69, 1-4.
- SCHEER G. 1960 a - Der lebensraum der riffkorallen.  
*Ber. 1959/60 Naturwiss. Ver. Darmstadt*, 29-44.
- SCHEER G. 1960 b - Die Formenvielfalt der riffkorallen.  
*Zool. Abt. Mess. Landesmuseum, Darmstadt*
- SCHEER G. 1964 - Bemerkenswerte korallen aus dem Roten Meer.  
*Seckenb. Biol.* 45, 613-620.
- SCHEER G. 1967 - Über die methodik der untersuchung von korallenriffen.  
*Z. Morphol. Okol. Tiere*, 60, 1-3, 105-114.
- SCHEER G. 1971 - Coral reefs and coral genera in the Red Sea and Indian Ocean.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 329-370.
- SCHEER G. 1972 - Investigations of coral reefs in the Maldive islands with notes on lagoon patch reefs and the method of coral sociology.  
*Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan 1969*, 87-120.
- SCHIEDEGGER G. 1972 - *Heterocyathus*, an ahermatypic madreporarian in the *Halophila* environment of the gulf of Eilat, Red Sea.  
*Scientific Newsletter*, 2, Mar. Biol. Lab. Eilat.
- SCHOTT G. 1935 - Geographie des Indischen und Stillen ozeans.  
*C. Baysen, Hamburg*, 1-413.

- SCHUHMACHER H. 1973 - Die lichtabhängige Besiedlung von Hafenstütz-  
pfeilern durch sessile Tiere und Algen aus dem  
Korallenriff bei Eilat (Rotes Meer).  
*Helgolander Wissen. Meeresuntersuchungen*, 21, (1-4),  
307-326.
- SETCHELL W.A. 1926 - Nullipore versus coral in reef formation.  
*Proc. Amer. Phil. Soc.*, 65, 136-140.
- SETCHELL W.A. 1928 - A botanical view of coral reefs, especially  
those of the Indo-Pacific region.  
*Proc. 3rd Pacif. Sci. Congr.*, (2), 1837-1843.
- SEWELL R.B.S. 1932 - The coral coasts of India.  
*Geogr. J.*, 79, 449-465.
- SEWELL R.B.S. 1935 - Studies on corals and coral formations in  
Indian waters.  
*Mem. Asiat. Soc. Beng.*, 9, 461-540.
- SHEPARD F.P. 1970 - Lagoonal topography of Caroline and Marshall  
islands .  
*Bull. Geol. Soc. Amer.*, 81, 1905-1914.
- SHIBATA K. & HAXO F.T. 1969 - Light transmission and spectral distri-  
bution through epi and endozoic algal layers in the  
brain coral *Favia*.  
*Biol. Bull.*, 136, 3, 461-468.
- SMITH S.V., CHAVE K.E. & KAM D.T.O. 1973 - Atlas of Kaneohe Bay : A  
reef ecosystem under stress.  
*UNIHl-seagrass TR 72-01*, 1-128.
- SPENCER-DAVIES P., STODDART D.R. & SIGEE D.C. 1971 - Reef forms of  
Addu atoll, Maldivian islands.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean  
coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 217-262.
- SQUIRES D.F. 1964 - The southern Ocean. A potential for coral studies.  
*Ann. Rept. of the board of regents. Smithsonian Inst. Publ.*  
4550, 447-459.
- STEARNS C.E. & THURBER D.L. 1967 - Th<sup>230</sup> / U<sup>234</sup> dates of late Pleisto-  
cene marine fossils from the Mediterranean and Moroccan  
littorals.  
*Progress Oceanogr.*, (4), 293-305.
- STEHLI F.G. & WELLS J.W. 1971 - Diversity and age patterns in  
hermatypic corals.  
*Syst. Zool. (USA)*, 20, (2), 115-126.

- STEPHENSON W., ENDEAN R. & BENNETT J. 1958 - An ecological survey of the marine fauna of Low isles, Queensland.  
*Austr. J. Mar. Freshwater Research*, 9, (2), 261-318.
- STEPHENSON T.A., STEPHENSON A., TANDY G. & SPENDER M. - 1931 - The structure and ecology of Low isles and other reefs.  
*Sci. Rept. Great Barrier Reef Exp. (1928-29)*, *British Mus. (Nat. Hist.)*, III, (2), 17-112.
- STODDART D.R. 1962 - Three Caribbean atolls : Turneffe islands, Lighthouse Reef and Glover's Reef, British Honduras.  
*Atoll Research Bull.*, 87, 1-151.
- STODDART D.R. 1965 - The shape of atolls.  
*Mar. Geol.*, 3, 369-383.
- STODDART D.R. 1966 - Reef studies at Addu atoll, Maldive islands. Preliminary results of an expedition to Addu atoll in 1964.  
*Atoll Research Bull.*, 116, 1-122.
- STODDART D.R. 1967 - Ecology of Aldabra atoll, Indian Ocean.  
*Atoll Research Bull.*, 118, 1-8.
- STODDART D.R. 1968 - Catastrophic human interference with coral atoll ecosystem.  
*Geography (G.B.)*, 53, 238, Pt 1, 25-40.
- STODDART D.R. 1969 a - Ecology and morphology of recent coral reefs.  
*Biol. Review*, 44, 433-498.
- STODDART D.R. 1969 b - Geomorphology of the Salomon islands coral reefs.  
*Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B)*, 255, 800, 355-382, 54-59 pl.
- STODDART D.R. 1971 a - Sea level changes and the origin of sand cays : radiometric evidence.  
*J. Mar. Biol. Assoc. India*, 11, (1969), 44-58.
- STODDART D.R. 1971 b - Environment and history in Indian Ocean reefs: Morphology.  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 3-38;
- STODDART D.R. 1971 c - Rainfall on Indian Ocean coral atoll islands.  
*Atoll Research Bull.*, 147, 1-21.
- STODDART D.R. 1972 a - Field methods in the study of coral reefs.  
*Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp.*, Jan. 1969, 71-86.

- STODDART D.R. 1972 b - Regional variation in Indian Ocean coral reefs.  
*Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan. 1969, 155-174.*
- STODDART D.R., DAVIES P.S. & KEITH A.C. 1966 - Geomorphology of Addu atoll.  
*Atoll Research Bull., 114-117, 13-41, 16 pl.*
- STODDART D.R. & FOSBERG F.R. 1972 - Reef islands of Karotonga.  
*Atoll Research Bull., 160, 1-21.*
- STODDART D.R. & TAYLOR J.D. 1971 - Geography and ecology of Diego Garcia atoll, Chagos Archipelago.  
*Atoll Research Bull., 149, 1-237.*
- STODDART D.R., TAYLOR J.D., FOSBERG F.R. & FARROW G.E. 1971 - Geomorphology of Aldabra atoll.  
*Phil. Trans. Roy. Soc., B, 260, 31-65.*
- STORR J.F. 1964 - Ecology and oceanography of the coral reef tract, Abaco island, Bahamas.  
*Geol. Soc. Amer. Spec. Paper 79, 98 p., 8 pl.*
- STRAUGHAN R.P.L. 1972 - Pollution, dredging decimating Florida's reefs.  
*Nat. fisherman, Camden Me, 52, (13), 46-48.*
- STRICKLAND J.D.H. 1958 - Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements, data and methods of measurement, with particular references to photosynthetic productivity.  
*J. Fish. Research Board Canada, 15, (3).*
- TALBOT F.H. 1965 - A description of the coral structure of Tutia reef (Tanganika Territory, East Africa) and its fish fauna.  
*Proc. Zool. Soc. London, 145, 4, 431-470.*
- TAYAMA R. 1935 - Table reefs, a particular type of coral reefs.  
*Proc. Imp. Acad. Japan, 11, (7), 268-270.*
- TAYAMA R. 1935 - Distribution of coral reefs in the south seas.  
*Proc. Imp. Acad. Japan, 11, (8), 326-328.*
- TAYLOR D.L. 1973 - Symbiotic pathways of carbon in coral reef ecosystems. Present status and future prospects.  
*Helgolander Wissen. Meeresuntersuchungen, 24, (1-4), 276-283.*
- TAYLOR J.D. 1968 - Coral reefs and associated invertebrate communities (mainly Molluscan) around Mahé, Seychelles.  
*Phil. Trans. Roy. Soc., (B), 254, 129-206.*
- TAYLOR J.D. 1971 a - Reef associated Molluscan assemblages in the Western Indian Ocean .in STODDART & YONGE : *Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. S . London, 28, 501- 534.*

- TAYLOR J.D. 1971 b - Intertidal zonation at Aldabra atoll.  
*Phil. Trans. Roy. Soc., (B), 260, 173-214.*
- TAYLOR J.D. & LEWIS M.S. 1970 - The fauna, flora and sediments of the marine grass beds of Mahé, Seychelles.  
*J. Nat. Hist., (4), 199-220.*
- TAYLOR W.R. 1965 - A new *Turbinaria* from the Red Sea district.  
*Israel J. Botany, 14, 97-100.*
- THOMASSIN B. 1969 - Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le grand Récif de Tuléar, Sud Ouest de Madagascar.  
*Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, hors sér., suppl. 9, 59-134.*
- THOMASSIN B. 1971 - Les facies d'épifaune et d'épiflore des biotopes sédimentaires des formations coralliennes dans la région de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).  
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 371-396.*
- THOMASSIN B. 1972 - Les biotopes de sables coralliens dérivant des appareils récifaux de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar).  
*Proc. Symp. corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan. 1969, 291-313.*
- THOMASSIN B. 1973 - Peuplements des sables fins sur les pentes internes des récifs coralliens de Tuléar (S.W. de Madagascar). Essai d'interprétation dynamique des peuplements des sables mobiles infralittoraux dans un complexe récifal, soumis ou non aux influences terrigènes.  
*Tethys, suppl. 5, 157-220.*
- THOMSON J. & WALTON A. 1972 - Redetermination of chronology of Aldabra atoll by <sup>230</sup>Th/<sup>234</sup>U dating.  
*Nature, 240, (5377), 145-146.*
- TOKIOKA T. 1966 - Reef coral communities and problems of their conservation on the west coast of Kii peninsula.  
*Proc. 11 th Pacific Sci. Congr., 5-7, 404.*
- TRACEY J.I.Jr 1967 -Recent reef features in the Carolines and Marshall islands.  
*Geol. Soc. Amer. Ann. Meeting, Progr. & Abstr., 223-224.*
- TRAN NGOC LOI 1967 - Peuplements animaux et végétaux du substrat dur intertidal de la baie de Nha Trang (Viet Nam).  
*Inst. Océanogr. Nha Trang, 11, 1-236, 17 pl.*

- UMAMAHESWARA RAO M. 1972 - Coral reef flora of the gulf of Mannar and Palk Bay.  
*Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 217-230.*
- UMBGROVE J.H.F. 1947 - Coral reefs of the East Indies.  
*Geogr. Soc. Amer., 1, 58, (8), 729-778, 7 pl.*
- UTINOMI H. 1971 - Scleractinian corals from Kamoe Bay, Oita Prefecture, Northeast of Kyushu, Japan.  
*Publ. Seto Mar. Biol. Lab., XIX, (4), 203-229.*
- VACELET J. & VASSEUR P. 1971 - Eponges des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar).  
*Tethys, suppl. 1, 51-126.*
- VAN DER HORST 1921 - The Madreporaria of the Siboga Expedition.  
II. Madreporaria Fungida.  
*Siboga Exp. Monogr., 16, b, 53-98.*
- VASSEUR P. 1964 - Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrat dur dans les récifs de Tuléar (Madagascar).  
*Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, hors sér., suppl.2, 1-77.*
- VAUGHAN T.W. 1919 - Corals and the formation of coral reefs.  
*Ann. Rept. Smithsonian Inst. for 1917, 189-276, 1-37 pl.*
- VAUGHAN T.W. & WELLS J.W. 1943 - Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia.  
*Geol. Soc. Amer., Spec. Paper, 44, 1-363, 1-51 pl.*
- VEEM M.H. 1966 - Th<sup>230</sup> / U<sup>238</sup> and U<sup>234</sup> / U<sup>238</sup> ages of Pleistocene high sea level stand.  
*J. Geophysic. Research, 7, 1, 3379-3386.*
- VILLALOBOS A. 1971 - Estudios ecologicos en un arrecife coraline en Veracruz, Mexico.  
*Symp. Invest. Resources Caribbean & adjacent regions, UNESCO & FAO, 531-545.*
- VINCENT E.S. 1972 - Oceanography and late quaternary planctonic Foraminifera, Southwest Indian Ocean.  
*Ph.D. Thesis, Univ. Southern California, 1-353.*
- VINOGRADOV M.E. 1969 - Exploration of the Great Barrier Reef (en russe)  
*Priroda, 12, 43-49.*
- VIVIEN M. 1973 a - Contribution à l'éthologie alimentaire de l'ichtyofaune du platier interne des récifs coralliens de Tuléar.  
*Tethys, suppl. 5, 221-309.*



- VIVIEN M. 1973 b - Ichtyofaune des herbiers du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) I. Les peuplements et leur distribution écologique.  
*Tethys*,
- VOELTZKOW A. 1897 - Wissenschaftliche Ergebnisse der Reisen im Madagascar und Ostafrika in den Jahren 1889-1895.  
*Abhandl. Senckenbergischen naturforsch. ges. Frankfurt*, 21, 1-76.
- VOELTZKOW A. 1905 - Berichte über eine Reise nach Ost Afrika zur untersuchung der Bildung und des Aufbaues der Riffe und inseln des westlichen Indischen Ozeans. VI Madagascar.  
*Zeitsch. Gesell. für Erdk. Berlin*, 89-159, 183-211, 285-296.
- VOELTZKOW A. 1917 - Flora and fauna des Comoren.  
*Voeltzkow's Reise Ostafr., Stuttgart*, 3, 429-480.
- WAINWRIGHT S.A. 1962 - Reef communities visited by the Israel South Red Sea Expedition (1962).  
*Israel South Red Sea Exp. (1962), Rept. 9*, 40-53.
- WALTHER J. 1888 - Die Korallenriffe der Sinaihalbinsel, (abhandl.).  
*Abhandl. Sächs. Ges. Wissen.*, 24, 9.
- WALTHER J. 1891 - Die Adamsbrücke und die korallenriffe der Palkstrasse.  
*Petermanns. Geogr. Mittheil. (Ergänzungsheft)*, 102, 1-40.
- WELLS J.M., WELLS A.M. & VANDERWALKER J.G. 1973- In situ studies of metabolism in benthic reef communities.  
*Helgolander Wissen. Meeresuntersuchungen*, 24, (1-4), 78-81.
- WELLS J.W. 1954 - Recent corals of the Marshall island.  
*Prof. Paper US Geol. Survey*, 260, 1, 385-486, 94-185 pl.
- WELLS J.W. 1957 - Coral reefs. Treatise on marine ecology and paleoecology.  
*Geol. Soc. Amer. Mem.*, 67, 1, 1-609.
- WELLS J.W. 1966- Evolutionary development in the Scleractinian family Fungidae.  
*The Cnidaria & their evolution. Symp. Zool. Soc. London*, 16, 223-246.
- WELLS J.W. 1969 - Aspects of Pacific coral reefs.  
*Micronesica*, 5, (2), 317-322.
- WELLS J.W. 1972 - Some shallow water ahermatypic corals from Bermuda.  
*Postilla (Yale Univ.)*, 156, 1-10.
- WERTH E. 1901 - Zur Frage der bildung der korallenriffe.  
*Sitzungsber. Ges. Naturf., Berlin*.

- WERTH E. 1901 - Lebende und jungfossile Korallenriffe in Ost Africa.  
*Z. Ges. Erdk., Berlin*, 36, 115-144.
- WEYDERT P. 1968a- Zonation des ensembles récifaux internes de la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).  
*C.R.Acad. Sci. Paris*, 266, 1367-1369.
- WEYDERT P. 1968b- Relation entre les formations quaternaires et les ensembles récifaux de la baie de Tuléar (Madagascar).  
*C.R.Acad. Sci. Paris*, 266, 194-196.
- WEYDERT P. 1969 - Les variations récentes du niveau marin et leurs influences sur la morphologie récifale dans la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).  
*C.R.Acad. Sci. Paris*, 268, D, 482-484.
- WEYDERT P. 1970 - Interprétation granulométrique d'un modèle actuel : les ensembles sédimentaires récifaux de la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).  
*C.R.Acad. Sci. Paris*, 271, D, 1748-1751.
- WEYDERT P. 1973 - Morphologie et sédimentologie de la partie méridionale du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) : Les ensembles sédimentaires de la pente externe.  
*Tethys, suppl.* 5, 133-156.
- WIENS H.J. 1962 - Atoll environment and ecology.  
*Yale Univ. Press. New Haven*, 532.
- WISSMAN-BEST M. 1972 - Systematics and ecology of New Caledonian Faviinae (Coelenterata, Scleractinia)  
*Bijdragen tot der Dierkunde*, 42, (1), 4-76, I-XIV pl.
- WOOD-JONES F. 1910 - Coral and atolls : A history and description of the Keeling Cocos islands, with an account of their fauna and flora, and a discussion of the method of development and transformation of coral structures in general.  
*L. Reeve, London*.
- WOODWARD P.W. 1972 - The natural history of Kure atoll, Northwestern Hawaiian island.  
*Atoll Research Bull.*, 164, 1-318.
- YAMAZATO K. 1972 - Bathymetric distribution of corals in the Ryukyu islands.  
*Proc. Symp. Corals and coral Reefs, Mandapam Camp, Jan 1969*, 121-133.
- YONGE C.M. 1963 - The biology of coral reefs.  
*Adv. Mar. Biol.*, 1, 209-260.

- YONGE C.M. 1968 - Living corals.  
*Proc. Roy. Soc., B*, 169, 1017, 329-344.
- YONGE C.M. 1969 - Conservation of coral reefs.  
*Micronesica*, 5, (2), 307-310.
- YOUNG S.D. 1969 - Studies on the skeletal organic material in hermatypic corals with emphasis on *Pocillopora damicornis*.  
*Ph. D. Dissert., Univ. Calif. Los Angeles*, 1-101.
- ZANEVELD J.S. 1957 - Microatolls in the Netherlands Antilles.  
*Rept. Intern. Mar. Biol. Conf. Inst. Mar. Biol. Univ. Puerto Rico*, 18-19.
- ZANS V.A. 1958 - Recent coral reefs and reef environments of Jamaica.  
*Geonotes*, I, (1-2), 18-25.

## INDEX DES ESPECES

---

Les principales espèces récoltées sont classées par ordre alphabétique.

Le groupe systématique auquel appartient chaque espèce est indiqué au moyen des abbréviations suivantes :

Alg	Algues
Asc	Ascidies
Cep	Cephalocordés
Cni	Cnidaires
Cru	Crustacés
Ecm	Echinodermes
For	Foraminifères
Mol	Mollusques
Pol	Annelides Polychètes
Sip	Sipunculides
Spo	Spongiaires

<i>Aaptos aaptos</i> Schmidt	Spo
<i>Acabaria erythraea</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Acanthancora stylifera</i> Burton	Spo
<i>Acanthaster planci</i> (Linné)	Ecm
<i>Acanthastrea echinata</i> (Dana)	Cni
<i>Acanthella aurantiaca</i> Keller	Spo
<i>Acanthella carteri</i> Dendy	Spo
<i>Acanthophiothrix purpurea</i> Von Martens	Ecm
<i>Acanthophora</i> cf <i>muscoides</i> (L. Bory)	Alg
<i>Acanthostyлотella cornuta</i> Topsent	Spo
<i>Acropora arbuscula</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora corymbosa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Acropora</i> cf <i>danaei</i> (Milne Edwards & Haime)	Cni
<i>Acropora decipiens</i> (Brook)	Cni
<i>Acropora digitifera</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora echinata</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora humilis</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora hyacinthus</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora palifera</i> (Lamarck)	Cni
<i>Acropora</i> cf <i>penguic</i> Wells	Cni
<i>Acropora pharaonis</i> (Milne Edwards)	Cni
<i>Acropora</i> cf <i>reticulata</i> Brook	Cni
<i>Acropora rotumana</i> Gardiner	Cni
<i>Actaea tormentosa</i> (Milne Edwards)	Cru
<i>Actinodendron</i> cf <i>plumosum</i> Haddon	Cni
<i>Actinopyga mauritiana</i> (Quoy & Gaimard)	Ecm
<i>Actinopyga</i> n sp	Ecm
<i>Actinotrichia rigida</i> Dcne.	Alg
<i>Agariciella ponderosa</i> (Gardiner)	Cni
<i>Agelas marmarica</i> Lévi	Spo
<i>Aglaophenia cupressina</i> Lamouroux	Cni
<i>Alcyonium legitimum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Alcyonium molle</i> Thomson & Dean	Cni
<i>Alcyonium simplex</i> Thomson & Dean	Cni
<i>Alveopora</i> sp	Cni
<i>Amansia glomerata</i> C.Ag.	Alg
<i>Amorphinopsis</i> sp	Spo
<i>Amphiroa foliacea</i> Lamx.	Alg
<i>Amphiroa</i> sp	Alg
<i>Amphistegina madagascariensis</i> d'Orbigny	For
<i>Anadyomene wrightii</i> Gray	Alg
<i>Ancorina radix</i> (Marenzeller)	Spo
<i>Antenella</i> sp	Cni
<i>Anthelia elongata</i> Roxas	Cni
<i>Antipathes abies</i> (Linné)	Cni
<i>Antipathes dichotoma</i> Pallas	Cni
<i>Antipathes ericoides</i> Pallas	Cni
<i>Antipathes myriophylla</i> Pallas	Cni
<i>Antipathes reticulata</i> Esper	Cni
<i>Antipathes ulex</i> Ellis & Solander	Cni
<i>Aphanipathes pennacea</i> (Pallas)	Cni

<i>Aplysilla sulfurea</i> Schulze	Spo
<i>Arca afra</i> Gmelin	Mol
<i>Arca imbricata</i> Bruguière	Mol
<i>Ascidia (Phallusia) julinea</i> (Sluiter)	Asc
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Del.) Coll. & Her.	Alg
<i>Aspidosiphon corallicola</i> Sluiter	Sip
<i>Asterina burtoni</i> (Gray)	Ecm
<i>Asteropus simplex</i> (Carter)	Spo
<i>Astreopora listeri</i> Bernard	Cni
<i>Astroboa nuda</i> (Lyman)	Ecm
<i>Astropecten hemprichii</i> Müller & Troschel	Ecm
<i>Astropyga radiata</i> (Leske)	Ecm
<i>Asymmetron lucayanum</i> Andrews	Cép
<i>Atrina vexillum</i> (Born)	Mol
<i>Aurainvillea erecta</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Axinella carteri</i> Dendy	Spo
<i>Axinella donnani</i> Bowerbank	Spo
<i>Axinosa incrustans</i> Burton	Spo
<i>Bajalus laxus</i> de Ledenfelds	Spo
<i>Bajalus</i> sp	Spo
<i>Balanophyllia</i> sp	Cni
<i>Bebryce acanthoides</i> Thomson & Russell	Cni
<i>Bebryce densa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Bebryce hicksoni</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Biemna anisotoxa</i> Lévi	Spo
<i>Blastomussa merleti</i> Wells	Cni
<i>Blastomussa</i> sp	Cni
<i>Bohadschia drachi</i> Cherbonnier	Ecm
<i>Bohadschia tenuissima</i> (Semper)	Ecm
<i>Boodlea composita</i> (Harv. & Hook.fils) Brand.	Alg
<i>Borgesenia Forbesi</i> (Harv.) Feld.	Alg
<i>Bornetella sphaerica</i> Zan.	Alg
<i>Botryocladia &amp; madagascariensis</i> Feld.	Alg
<i>Botryocladia</i> sp 1	Alg
<i>Botryocladia</i> sp 2	Alg
<i>Bubaris conulosus</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Bursa granifera</i> Röding	Mol
<i>Cacospongia lamellosa</i> (Esper)	Spo
<i>Callyspongia ? diffusa</i> Ridley	Spo
<i>Carpentaria monticularis</i> (Carter)	For
<i>Caryophyllia</i> sp	Cni
<i>Cassis rufa</i> (Linné)	Mol
<i>Caulastrea tumida</i> Matthai	Cni
<i>Caulerpa brachypus</i> Harv.	Alg
<i>Caulerpa crassifolia</i> (Ag.) J. Ag.	Alg
<i>Caulerpa cupressoides</i> (Vahl.) Web.v.B.	
var. <i>lycopodium</i> Web.v.B.	Alg
<i>Caulerpa Freycinetii</i> (Ag.) Web.v.B.	Alg
<i>Caulerpa lentillifera</i> J. Ag.	Alg
<i>Caulerpa plumaris</i> (Forsk.) Web. v.B.	Alg
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsk.) Web.v.B.	Alg
<i>Caulerpa scalpelliformis</i> Rbld	Alg

<i>Caulerpa sertularioides</i> Gmel.	Alg
<i>Caulerpa</i> cf <i>taxifolia</i> Vahl	Alg
<i>Caulerpa</i> cf <i>verticillata</i> J. Ag.	Alg
<i>Caulerpa webbiana</i> Mont.	Alg
<i>Cerianthus maui</i> Carlgren	Cni
<i>Cerithium moniliferum</i> Kiener	Mol
<i>Cespitularia mollis</i> (Brundin)	Cni
<i>Chama asperella</i> Lamarck	Mol
<i>Chamaedoris Delphini</i> (Hariot) Feld. & Borg.	Alg
<i>Chelonaplysilla noevus</i> (Carter)	Spo
<i>Chlorodesmis</i> cf <i>Hildebrandtii</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Chondrilla nucula</i> Schmidt	Spo
<i>Chondrilla sacciformis</i> Carter	Spo
<i>Chondrillastra australiensis</i> (Carter)	Spo
<i>Chondrillastra mixta</i> (Schulze)	Spo
<i>Chondrosia debilis</i> Thiele	Spo
<i>Choriaster granulatus</i> Lütken	Ecm
<i>Cirripathes anguina</i> (Dana)	Cni
<i>Cladiella ceylonica</i> (Pratt)	Cni
<i>Cladiella krempfi</i> (Hickson)	Cni
<i>Cladiella tulearensis</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Cladophora prolifera</i> (Roth.) Kütz.	Alg
<i>Clanculus pharaonius</i> (Linné)	Mol
<i>Clathria foliascens</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Clathria frondifera</i> (Bowerbank)	Spo
<i>Clathria spicata</i> Hallman	Spo
<i>Clathria typica</i> (Carter)	Spo
<i>Clathriopsamma cercidochele</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Clavularia laxa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Cliona celata</i> Grant	Spo
<i>Cliona margaritifera</i> Dendy	Spo
<i>Cliona mucronata</i> Sollas	Spo
<i>Codium</i> cf <i>arabicum</i> Kütz.	Alg
<i>Coelarthrum Borgesenii</i> Web. v. B.	Alg
<i>Coelogorgia palmosa</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derb. & Sol.	Alg
<i>Columbella azora</i> Duclos	Mol
<i>Columbella</i> sp	Mol
<i>Corallina polydactyla</i> Mont. & Mill.	Alg
<i>Corallopsis opuntia</i> J. Ag.	Alg
<i>Coscinarea columna</i> (Dana)	Cni
<i>Coscinarea monile</i> (Forsk.)	Cni
<i>Craniella australiensis</i> (Carter)	Spo
<i>Cryptodendron adhesivum</i> Klunzinger	Cni
<i>Dendrophyllia</i> n sp	Cni
<i>Dendrophyllia</i> sp	Cni
<i>Dendropoma</i> sp 1	Mol
<i>Dendropoma</i> sp 2	Mol
<i>Dentitheca habereri</i> (Stechow)	Cni
<i>Dermatolithon</i> sp	Alg
<i>Desmia</i> cf <i>hornemanni</i> Lyngb.	Alg
<i>Diadema setosa</i> (Leske)	Ecm

<i>Diaseris distorta</i> (Michelin)	Cni
<i>Dictyopteris delicatula</i> Lamx	Alg
<i>Dictyopteris</i> cf <i>plagiogramma</i> Vickers	Alg
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forsk.) Borg.	Alg
<i>Dictyosphaeria Versluysi</i> Web.v.B.	Alg
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds) Ag.	Alg
<i>Dictyota pardalis</i> Kütz	Alg
<i>Didemnum candidum</i> Savigny	Asc
<i>Didemnum ternatum</i> (Gottschaldt)	Asc
<i>Didemnum viride</i> (Herdman)	Asc
<i>Digenea simplex</i> (Wulf.) Ag.	Alg
<i>Diploastrea heliopora</i> (Lamarck)	Cni
<i>Distichopora fisheri</i> Broch	Cni
<i>Distichopora violacea</i> (Pallas)	Cni
<i>Dynamena crisioides</i> Lamouroux	Cni
<i>Dysidea</i> sp	Spo
<i>Echinodictyum conulosum</i> Kieschnick	Spo
<i>Echinodictyum jousseaumei</i> Topsent	Spo
<i>Echinodiscus auritus</i> Leske	Ecm
<i>Echinogorgia pseudosassapo</i> (Esper)	Cni
<i>Echinometra mathaei</i> Blainville	Ecm
<i>Echinomuricea andamanensis</i> Thomson & Simpson	Cni
<i>Echinomuricea ramosa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Echinophyllia aspera</i> Ellis & Solander	Cni
<i>Echinopora gemmacea</i> Lamarck	Cni
<i>Echinopora lamellosa</i> (Esper)	Cni
<i>Echinostrephus molare</i> Blainville	Ecm
<i>Echinothrix calamaris</i> (Pallas)	Ecm
<i>Ecionemia bacillifera</i> Carter	Spo
<i>Ellisella ramosa</i> Simpson	Cni
<i>Ellisella verrucosa</i> (Simpson)	Cni
<i>Engina alveolata</i> Tryon	Mol
<i>Engina mendicaria</i> (Linné)	Mol
<i>Epixanthus frontalis</i> Milne Edwards	Cru
<i>Eriphia sebana</i> Show & Nodden	Cru
<i>Erylus lendenfeldi</i> Sollas	Spo
<i>Eucheuma edule</i> Kütz	Alg
<i>Eucheuma</i> cf <i>speciosum</i> J. Ag.	Alg
<i>Eucheuma</i> sp 1	Alg
<i>Eucheuma</i> sp 2	Alg
<i>Eudistoma coeruleum</i> (Sluiter)	Asc
<i>Eudistoma möbiusi</i> (Hartmeyer)	Asc
<i>Eudistoma pyriforme</i> (Herdman)	Asc
<i>Eurythoe complanata</i> (Pallas)	Pol
<i>Fasciolaria trapezium</i> (Linné)	Mol
<i>Favia favius</i> (Forskäl)	Cni
<i>Favia pallida</i> (Dana)	Cni
<i>Favia stelligera</i> (Dana)	Cni
<i>Favites abdita</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Favites halicora</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Favites pentagona</i> (Esper)	Cni
<i>Favites virens</i> (Dana)	Cni
<i>Favites</i> n sp	Cni



<i>Fungia</i> ( <i>Danafungia</i> ) <i>danaei</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Fungia</i> ( <i>Danafungia</i> ) <i>horrida</i> Dana	Cni
<i>Fungia</i> ( <i>Fungia</i> ) <i>fungites</i> (Linné)	Cni
<i>Fungia</i> ( <i>Pleuractis</i> ) <i>paumotensis</i> Stutchburry	Cni
<i>Fungia</i> ( <i>Pleuractis</i> ) <i>scutaria</i> Lamarck	Cni
<i>Fungia</i> ( <i>Verrillofungia</i> ) <i>repanda</i> Dana	Cni
<i>Fungia</i> ? <i>somervillei</i> Gardiner	Cni
<i>Galaxaura</i> cf <i>breviarticulata</i>	Alg
<i>Galaxaura</i> cf <i>oblongata</i> (Ell. & Sol.) Lamx	Alg
<i>Galaxaura</i> <i>tenella</i> Kjellm.	Alg
<i>Galaxea</i> <i>clavus</i> (Dana)	Cni
<i>Galaxea</i> <i>fascicularis</i> (Linné)	Cni
<i>Gelidiopsis</i> <i>rigida</i> (Vahl.) Web. v. B.	Alg
<i>Gellius</i> <i>cymiformis</i> (Esper)	Spo
<i>Gellius</i> <i>sagittarius</i> Sollas	Spo
<i>Geodia</i> <i>littoralis</i> Stephens	Spo
<i>Goniastrea</i> <i>pectinata</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Goniastrea</i> <i>retiformis</i> (Lamarck)	Cni
<i>Goniopora</i> <i>stokesi</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Goniopora</i> sp	Cni
<i>Gonodactylus</i> <i>lanchesteri</i> Manning	Cru
<i>Gonodactylus</i> <i>smithi</i> Pocock	Cru
<i>Gorgonia</i> <i>reticulatum</i> Pallas	Cni
<i>Gorgonia</i> <i>umbella</i> (Esper)	Cni
<i>Gyrosmlia</i> <i>interrupta</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Haliclona</i> cf <i>madrepora</i> Dendy	Spo
<i>Haliclona</i> sp	Spo
<i>Halicornaria</i> <i>ferlusi</i> Billard	Cni
<i>Halicornaria</i> <i>gracilicaulis</i> (Jäderholm)	Cni
<i>Halicornaria</i> <i>hians</i> (Busk)	Cni
<i>Halimeda</i> <i>cuneata</i> Her.	Alg
<i>Halimeda</i> <i>macroloba</i> Dec.	Alg
<i>Halimeda</i> cf <i>micronesica</i> Yamada	Alg
<i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> Lamx	Alg
<i>Halimeda</i> <i>platydisca</i> (Dec.) Bart.	Alg
<i>Halimeda</i> <i>tuna</i> (Lamx) Bart.	Alg
<i>Halocordyle</i> <i>disticha</i> (Goldfuss)	Cni
<i>Halodeima</i> <i>atra</i> (Jaeger)	Ecm
<i>Halodeima</i> <i>edulis</i> (Lesson)	Ecm
<i>Halodeima</i> <i>parva</i> (Lampert)	Ecm
<i>Halodule</i> <i>uninervis</i> (Forsk.) Aschers.	Pha
<i>Halodule</i> <i>wrightii</i> Aschers.	Pha
<i>Halomitra</i> <i>philippinensis</i> Studer	Cni
<i>Halophila</i> <i>decipiens</i> Ostenfeld	Pha
<i>Halophila</i> <i>ovalis</i> (R. Br.) Hook f.	Pha
<i>Halophila</i> <i>stipulacea</i> (Forsk.) Aschers.	Pha
<i>Halopteris</i> <i>buski</i> (Bale)	Pha
<i>Hemiassterella</i> <i>complicata</i> Topsent	Spo
<i>Herpolitha</i> <i>limax</i> (Esper)	Cni
<i>Heterocentrotus</i> <i>mamillatus</i> (Linné)	Ecm
<i>Heterocyathus</i> <i>aequicostatus</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Heterometra</i> <i>africana</i> (A.H. Clark)	Ecm

<i>Heteropsammia michelini</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Heterostegina depressa</i> (d' Orbigny)	For
<i>Heteroxenia fuscescens</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Hexadella</i> sp	Spo
<i>Higginsia petrosioides</i> Dendy	Spo
<i>Holothuria leucospilota</i> (Brandt)	Ecm
<i>Holothuria scabra</i> Jaeger	Ecm
<i>Homotrema rubrum</i> Lamarck	Ecm
<i>Horastrea indica</i> Pichon	Cni
<i>Hydnophora exaesa</i> (Pallas)	Cni
<i>Hydnophora microconos</i> (Lamarck)	Cni
<i>Hydroclathrus clathratus</i> (Bory) Howe	Alg
<i>Hypnea horrida</i> (Ag.) J. Ag.	Alg
<i>Hypnea rosea</i> Papenfus	Alg
<i>Idanthyrus pennatus</i> (Peters)	Pol
<i>Idiellana pristis</i> (Lamouroux)	Cni
<i>Igemella mirabilis</i> Lévi	Spo
<i>Inflatella dura</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Iotrochota baculifera</i> Ridley	Spo
<i>Iotrochota purpurea</i> (Bowerbank)	Spo
<i>Ircina</i> ( <i>Sarcotragus</i> ) <i>ramosa</i> Keller	Spo
<i>Ircina</i> sp	Spo
<i>Isaurus spongiosus</i> (Andres)	Cni
<i>Isops sollasi</i> Ledenfeld	Spo
<i>Jania</i> cf <i>rubens</i> (L.) Aresch.	Alg
<i>Junceella juncea juncea</i> (Pallas)	Cni
<i>Keratoisis</i> sp	Cni
<i>Kraussia rugulosa</i> (Krauss)	Cru
<i>Lachnopus subacutus</i> Stimpson	Cru
<i>Lambis crocata</i> (Link)	Mol
<i>Lamprometra klunzingeri</i> (Harlaub)	Ecm
<i>Laurencia distichophylla</i> J. Ag.	Alg
<i>Laurencia flexilis</i> Setchell	Alg
<i>Laxosuberites arenosus</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Leiaster coriaceus</i> Peters	Ecm
<i>Lemnalia cervicornis</i> May	Cni
<i>Lemnalia elegans</i> (May)	Cni
<i>Lemnalia flava</i> (May)	Cni
<i>Lemnalia humesi</i> Verseveldt	Cni
<i>Lemnalia laevis</i> Thomson & Dean	Cni
<i>Lemnalia madagascariensis</i> Verseveldt	Cni
<i>Lemnalia tixierae</i> Verseveldt	Cni
<i>Leptastrea bottae</i> (Milne Edwards & Haime)	Cni
<i>Leptastrea immersa</i> Klunzinger	Cni
<i>Leptastrea purpurea</i> (Dana)	Cni
<i>Leptoclinides tulearensis</i> Plante & Vasseur	Asc
<i>Leptoria phrygia</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Leptoseris hawaiiensis</i> Vaughan	Cni
<i>Leptoseris incrustans</i> (Quelch)	Cni
<i>Leptoseris mycetoseroides</i> Wells	Cni
<i>Leptoseris papyracea</i> (Dana)	Cni
<i>Leptoseris scabra</i> Vaughan	Cni

<i>Leptoseris solida</i> (Quelch)	Cni
<i>Leptothyra gestroi</i> Caramagna	Mol
<i>Liagora ceranoides</i> Lamx	Alg
<i>Liagora</i> cf <i>valida</i> (Harv.)	Alg
<i>Liagora</i> sp	Alg
<i>Linckia laevigata</i> (Linné)	Ecm
<i>Linckia multiflora</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Liocarpilodes armiger</i> Nobili	Cru
<i>Lissoclinum fragile</i> (Van Name)	Asc
<i>Lithophyllum mollucense</i> Fosl.	Alg
<i>Lithophyllum</i> sp	Alg
<i>Lithothamnium erubescens</i> Fosl.	ALg
<i>Litophyton arboreum</i> Forskäl	Cni
<i>Lobophyllia corymbosa</i> (Forskäl)	Cni
<i>Lobophyllia costata</i> (Dana)	Cni
<i>Lobophyllia hemprichii</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Lobophytum depressum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lobophytum meandriforme</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lobophytum patulum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lobophytum schoedei</i> Moser	Cni
<i>Lophogorgia rubrotincta</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Lophogorgia thomassini</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lyngbya</i> cf <i>majuscula</i> Harv.	Alg
<i>Lytocarpus phoeniceus</i> (Busk)	Cni
<i>Lytocarpus singularis</i> Billard	Cni
<i>Macrophiothrix longipeda</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Macrorhynchia</i> sp	Cni
<i>Madracis</i> cf <i>deactis</i> (Lyman)	Cni
<i>Marginopora vertebralis</i> Blainville	For
<i>Mastophora</i> cf <i>variegata</i>	Alg
<i>Mastophora</i> sp	Alg
<i>Melithaea laevis</i> (Wright & Studer)	Cni
<i>Menaethius monoceros</i> (Latreille)	Cru
<i>Merulina ampliata</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Mesochaetopterus minutus</i> Potts	Pol
<i>Microciona</i> sp 1	Spo
<i>Microciona</i> sp 2	Spo
<i>Microcosmus madagascariensis</i> Michaelsen	Asc
<i>Microdictyon Agardhianum</i> Dec	Alg
<i>Microthele difficilis</i> (Semper)	Ecm
<i>Microthele nobilis</i> (Selenka)	Ecm
<i>Millepora exaesa</i> Forskäl	Cni
<i>Millepora intricata</i> Milne Edwards	Cni
<i>Millepora platyphylla</i> Ehrenberg & Hemprich	Cni
<i>Millepora tenera</i> Boschma	Cni
<i>Mithrodia clavigera</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Modiolus</i> sp	Mol
<i>Monotheca spinulosa</i> (Bale)	Cni
<i>Montastrea curta</i> (Dana)	Cni
<i>Montipora edwardsi</i> Bernard	Cni
<i>Montipora foliosa</i> (Pallas)	Cni
<i>Montipora</i> cf <i>informis</i> Bernard	Cni

<i>Montipora verrucosa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Montipora</i> sp	Cni
<i>Morchellana gilva</i> (Henderson)	Cni
<i>Morchellana mirifica</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Morchellana multispinosa</i> (Henderson)	Cni
<i>Morchellana nova</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Morchellana pumilio</i> (Studer)	Cni
<i>Morchellana varicolor</i> (Henderson)	Cni
<i>Muriceides dubia</i> Nutting	Cni
<i>Muricella arborea</i> Thomson & Simpson	Cni
<i>Muricella complanata</i> Wright & Studer	Cni
<i>Muricella perramosa</i> Ridley	Cni
<i>Muricella rubra</i> Thomson	Cni
<i>Mycale cleistochela</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Mycale crassissima</i> (Dendy)	Spo
<i>Mycale grandis</i> (Gray)	Spo
<i>Mycale gravelyi</i> Burton	Spo
<i>Mycale imperfecta</i> Baer	Spo
<i>Mycale sulevoidae</i> (Sollas)	Spo
<i>Mycale</i> sp 1	Spo
<i>Mycale</i> Sp 2	Spo
<i>Mycedium elephantotum</i> (Pallas)	Cni
<i>Mycedium tubifex</i> (Dana)	Cni
<i>Myrmekioderma granulata</i> Esper	Spo
<i>Mytilus auriculatus</i> (Krauss)	Mol
<i>Myxilla arenaria</i> Dendy	Spo
<i>Nardoia alveolata</i>	Ecm
<i>Neogoniolithon</i> cf <i>fosliei</i> (Heydr.) Strech & Mason	Alg
<i>Neozoanthus tulearensis</i> Herberts	Cni
<i>Nephthea striata</i> Kukenthal	Cni
<i>Nephthea tixierae</i> Verseveldt	Cni
<i>Neurymenia fraxinifolia</i> (Mert.) J. Ag.	Alg
<i>Operculina granulosa</i> (Leymerie)	For
<i>Ophiactis</i> ? <i>hemiteles</i> H.L.Clark	Ecm
<i>Ophiactis savignyi</i> (Müller & Troschel)	Ecm
<i>Ophiarachnella gorgonia</i> (Müller & Troschel)	Ecm
<i>Ophiarachnella septemspinosa</i> (Müller & Troschel)	Ecm
<i>Ophiarthrum elegans</i> Peters	Ecm
<i>Ophiarthrum pictum</i> Müller & Troschel	Ecm
<i>Ophiocoma brevipes</i> Peters	Ecm
<i>Ophiocoma scolopendrina</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Ophiomaza cacaotica</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiomyxa brevispina</i> Von Martens	Ecm
<i>Ophionereis degeneri</i> A.H. Clark	Ecm
<i>Ophionereis porrecta</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiothrix exigua</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiothrix</i> ( <i>Keystonea</i> ) <i>propinqua</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiothrix trilineata</i> Lütken	Ecm
<i>Ophiothrix</i> sp	Ecm
<i>Ophlitaspongia</i> sp	Spo
<i>Oulophyllia crispa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Oulophyllia</i> sp	Cni

<i>Ovula ovum</i> (Linné)	Mol
<i>Oryzopora lacera</i> (Verrill)	Cni
<i>Pachyseris rugosa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Pachyseris speciosa</i> (Dana)	Cni
<i>Padina gymnospora</i> (Kütz.) Vickers	Alg
<i>Palythoa capensis</i> Haddon & Duerden	Cni
<i>Palythoa cf heideri</i> Carlgren	Cni
<i>Palythoa liscia</i> Haddon & Duerden	Cni
<i>Palythoa multisulcata</i> Carlgren	Cni
<i>Paracyathus</i> sp	Cni
<i>Paralemnalia digitiformis</i> Mac Fadyen	Cni
<i>Paralemnalia flabella</i> (Quoy & Gaimard)	Cni
<i>Paralemnalia pichoni</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Parascolymia vitiensis</i> (Brueggemann)	Cni
<i>Paratenaciella microsea</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Paratetilla bacca</i> (Selenka)	Spo
<i>Parazoanthus gracilis</i> Lwowsky	Cni
<i>Parerythropodium fulvum</i> (Forskäl)	Cni
<i>Parerythropodium spinosum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Pavona cactus</i> (Forskäl)	Cni
<i>Pavona clavus</i> Dana	Cni
<i>Pavona danai</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Pavona decussata</i> Dana	Cni
<i>Pavona divaricata</i> (Lamarck)	Cni
<i>Pavona explanulata</i> (Lamarck)	Cni
<i>Pavona frondifera</i> Lamarck	Cni
<i>Pavona varians</i> Verrill	Cni
<i>Pectinia lactuca</i> (Pallas)	Cni
<i>Pentaceraster mammillatus</i> (Audouin)	Ecm
<i>Pentaceros renhardii</i> (Lütken)	Ecm
<i>Petrosia densissima</i> Dendy	Spo
<i>Petrosia seriata</i> (Hentschel)	Spo
<i>Petrosia testudinaria</i> (Lamarck)	Spo
<i>Petrosia</i> n sp	Spo
<i>Peyssonnelia calcea</i>	Alg
<i>Peyssonnelia conchicola</i> Grun. & Picc.	Alg
<i>Peyssonnelia indica</i> (Web.v.B.)	Alg
<i>Phacelocarpus tristichus</i> J. Ag.	Alg
<i>Phasianella</i> sp	Mol
<i>Phyllacanthus imperialis</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Phyllangia pallida</i> Klunzinger	Cni
<i>Phyllospongia dendyi</i> Ledenfeld	Spo
<i>Phyllospongia foliascens</i> (Pallas)	Spo
<i>Phyllospongia madagascariensis</i> (Hyatt)	Spo
<i>Phyllospongia papyracea</i> (Esper)	Spo
<i>Physogyra lichtensteini</i> (Milne Edwards & Haime)	Cni
<i>Pinna bicolor</i> Gmelin	Mol
<i>Pinna muricata</i> Linné	Mol
<i>Placospongia carinata</i> (Bowerbank)	Spo
<i>Plakina monolopha</i> Schulze	Spo
<i>Plakinastrella ceylonica</i> (Dendy)	Spo
<i>Platygyra daedala</i> (Ellis & Solander)	Spo

<i>Platygyra lamellina</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Plerogyra sinuosa</i> (Dana)	Cni
<i>Plesiastrea urvillei</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Plesiastrea versipora</i> (Lamarck)	Cni
<i>Plocanium cincinatum</i> Kütz.	Alg
<i>Plocanium cornutum</i> (Turn.) Harv.	Alg
<i>Plocanium glomeratum</i> Ag.	Alg
<i>Plococidaris verticillata</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Plumigorgia hydroides</i> Nutting	Cni
<i>Plumohalichondria gardineri</i> Dendy	Spo
<i>Plumularia setacea</i> Ellis	Cni
<i>Pocillopora brevicornis setchelli</i> Hoffmeister	Cni
<i>Pocillopora bulbosa</i> Ehrenberg	Cni
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linné)	Cni
<i>Pocillopora danae</i> Verrill	Cni
<i>Pocillopora elegans</i> Dana	Cni
<i>Pocillopora eydouwi</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Pocockiella variegata</i> (Lamx) Papenf.	Alg
<i>Podabacia crustacea</i> (Pallas)	Cni
<i>Polycitorella peresi</i> Plante & Vasseur	Asc
<i>Polyclinum constellatum</i> Savigny	Asc
<i>Polycyathus</i> sp	Cni
<i>Porites andrewsi</i> Vaughan	Cni
<i>Porites lichen</i> Dana	Cni
<i>Porites nigrescens</i> Dana	Cni
<i>Porites pukoensis</i> Vaughan	Cni
<i>Porites somaliensis</i> Gravier	Cni
<i>Porites (Synaraea) iwayamaensis</i> Eguchi	Cni
<i>Porolithon cf craspedium</i> (Fosl.) Fosl.	Alg
<i>Porolithon onkodes</i> (Heydr.) Fosl.	Alg
<i>Prianos aurantiaca</i> Lévi	Spo
<i>Prionocidaris baculosa</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Prionocidaris pistillaris</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Protoreaster lincki</i> (Blainville)	Ecm
<i>Protoreaster nodosus</i> (Linné)	Ecm
<i>Psammaplysilla purpurea</i> (Carter)	Spo
<i>Psammocora (Psammocora) contigua</i> (Esper)	Cni
<i>Psammocora (Psammocora) nierstraszi</i> Van der Horst	Cni
<i>Psammocora (Psammocora) haimiana</i> M. Edwards & Haime	Cni
<i>Pseudocodium Devriesei</i> Web. v. B.	Alg
<i>Pseudocolochirus bicolor</i> Cherbonnier	Ecm
<i>Pseudosiderastrea tayamai</i> Yabe & Sugiyama	Cni
<i>Pycnodonta hyotis</i> (Linné)	Mol
<i>Radianthus ritteri</i> Kwietniewski	Cni
<i>Ralfsia</i> sp	Alg
<i>Raphidophlus cervicornis</i> Thiele	Spo
<i>Raphidophlus</i> sp 1	Spo
<i>Raphidophlus</i> sp 2	Spo
<i>Raphidophlus</i> sp 3	Spo
<i>Raphidophlus</i> sp 4	Spo
<i>Raphidophlus</i> sp 6	Spo

<i>Rhizochalina incrustatum</i> (Dendy)	Cni
<i>Roxasia gravieri</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Salmacina dysteri</i> (Huxley)	Pol
<i>Salmacis bicolor</i> Agassiz	Ecm
<i>Sarcophyton acutangulatum</i> Marenzeller	Cni
<i>Sarcophyton crassocaule</i> Moser	Cni
<i>Sarcophyton elegans</i> Moser	Cni
<i>Sarcophyton glaucum</i> (Quoy & Gaimard)	Cni
<i>Sarcophyton regulare</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sargassum cf densifolium</i> Zan.	Alg
<i>Sargassum cf elegans</i> Grunow	Alg
<i>Sargassum cf heterophyllum</i> (Turn.) Ag.	Alg
<i>Sargassum</i> sp	Alg
<i>Schizophrys aspera</i> (Milne Edwards)	Cru
<i>Scleranthelia musiva</i> Studer	Cni
<i>Semperina brunnea</i> Nutting	Cni
<i>Semperina rubra</i> Kölliker	Cni
<i>Seriatopora hystrix</i> (Dana)	Cni
<i>Serpulorbis</i> sp	Mol
<i>Sertularella cf mediterranea</i> Hartlaub	Cni
<i>Siderastrea radians</i> (Pallas)	Cni
<i>Sinularia crassa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sinularia densa</i> (Whitelegge)	Cni
<i>Sinularia dura</i> (Pratt)	Cni
<i>Sinularia erecta</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sinularia flexuosa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sinularia grayi</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sinularia leptoclados</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Sinularia macropodia</i> (Hickson & Hiles)	Cni
<i>Sinularia marenzelleri</i> (Wright & Studer)	Cni
<i>Sinularia notanda</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sinularia pedunculata</i> Tixier-Durivault	Cbi
<i>Sinularia polydactyla</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Sinularia querciformis</i> (Pratt)	Cni
<i>Sinularia triaena</i> Kolonko	Cni
<i>Sinularia whiteleggei</i> Lüttschwager	Cni
<i>Siphonocladus tropicus</i> (Crovan) J. Ag.	Alg
<i>Siphonoecetes erythraeus</i> Ruffo	Cru
<i>Siphonogorgia hicksoni</i> Thomson & Mackinnon	Cni
<i>Siphonogorgia robusta</i> Thomson & Mackinnon	Cni
<i>Smaragdia rangiana</i> (Recluz)	Mol
<i>Smaragdia sowerbyana</i> (Monrouzier)	Mol
<i>Solanderia crosslandi</i> (Thornely)	Cni
<i>Solanderia</i> sp	Cni
<i>Sorites marginalis</i> (Lamarck)	For
<i>Spathoglossum asperum</i> J. Ag.	Alg
<i>Sphenotrochus</i> n sp	Cni
<i>Spirastrella cunctatrix</i> Schmidt	Spo
<i>Spirastrella inconstans</i> Dendy	Spo
<i>Spirastrella pachyspira</i> Lévi	Spo
<i>Spirastrella poterionides</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Spirastrella vagabunda</i> Ridley	Spo
<i>Spirastrella</i> sp	Spo

<i>Spongodes hemprichi</i> Klunzinger	Cni
<i>Spongodes kollikeri</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Spongodes novaezeelandiae</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Spongodes robusta</i> Kükenthal	Cni
<i>Spongodes roemeri</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Sporadotrema cylindricum</i> (Carter)	For
<i>Sporolithon</i> cf <i>sibogae</i> (Web. & Fosl.)	Alg
<i>Stereacanthia indica</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Stereonephthya acaulis</i> Verseveldt	Cni
<i>Stereonephthya kukenthalii</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Stichopus chloronotus</i> Brandt	Ecm
<i>Stichopus monotuberculatus</i> (Quoy & Gaimard)	Ecm
<i>Stichopus variegatus</i> Semper	Ecm
<i>Stoeba extensa</i> Dendy	Spo
<i>Stoeba</i> sp	Spo
<i>Stoichactis giganteum</i> Forskäl	Cni
<i>Stomopneustes variolaris</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Stylaster duchassaingii</i> de Pourtales	Cni
<i>Stylaster sanguineus</i> Valenciennes	Cni
<i>Stylocoeniella guentheri</i> (Basset-Smith)	Cni
<i>Stylophora mordax</i> (Dana)	Cni
<i>Stylophora pistillata</i> (Esper)	Cni
<i>Stylophora subseriata</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Suberites</i> sp	Spo
<i>Symphyllia recta</i> (Dana)	Cni
<i>Synapta maculata</i> (Chamisso & Eysenhardt)	Ecm
<i>Syringodium isoetifolium</i> (Aschers.) Dandy	Pha
<i>Tedania anhelans</i> (Lieberkuhn)	Spo
<i>Tedania</i> sp	Spo
<i>Tedanione wilsoni</i> Dendy	Spo
<i>Tedaniopsamma arenosa</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Telesto</i> sp 1	Cni
<i>Telesto</i> sp 2	Cni
<i>Terpios granulatus</i> Bergquist	Spo
<i>Tethya seychellensis</i> (Wright)	Spo
<i>Tetraclita costata</i> Darwin	Cru
<i>Tetraclita serrata</i> Darwin	Cru
<i>Thalassia hemprichii</i> (Ehr.) Aschers.	Pha
<i>Thalassodendron ciliatum</i> (Forsk.) den Hartog	Pha
<i>Thecocarpus brevirostris</i> (Busk)	Cni
<i>Thecocarpus flexuosus</i> Lamouroux	Cni
<i>Thecocarpus</i> sp 1	Cni
<i>Thelenota ananas</i> (Jaeger)	Ecm
<i>Theonella conica</i> (Kiersch)	Spo
<i>Theonella swinhoei</i> Gray	Spo
<i>Timea unistellata</i> Topsent	Spo
<i>Titanophora</i> cf <i>weberae</i> Borg	Alg
<i>Toxadocia violacea</i> De Laubenfels	Spo
<i>Toxopneustes pileolus</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Trachyphyllia geoffroyi</i> Audouin	Cni
<i>Trichogloea Requienni</i> (Mont.) Kütz.	Alg
<i>Tridacna crocea</i> Lamarck	Mol
<i>Tridacna elongata</i> Lamarck	Mol



<i>Trididemnum roseum</i> Plante & Vasseur	Asc
<i>Tripneustes gratilla</i> (Linné)	Ecm
<i>Tritonalia tritonis</i> (Linné)	Mol
<i>Trochus carinifer</i> Beck	Mol
<i>Tropiometra carinata</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Tubastrea aurea</i> (Quoy & Gaimard)	Cni
<i>Tubastrea micranthus</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Tubipora musica</i> Linné	Cni
<i>Turbinaria condensata</i> Sond.	Alg
<i>Turbinaria crater</i> (Pallas)	Cni
<i>Turbinaria decurrens</i> Bory	Alg
<i>Turbinaria mesenterina</i> (Lamarck)	Cni
<i>Turbinaria ornata</i> J. Ag.	Alg
<i>Turbinaria peltata</i> Esper	Cni
<i>Turbinaria</i> cf <i>stephensoni</i> Crossland	Cni
<i>Turbinaria</i> sp	Cni
<i>Turbo</i> ( <i>Marmarostoma</i> ) <i>argyrostomus</i> Linné	Mol
<i>Turbo</i> ( <i>Olearia</i> ) <i>marmoratus</i> Linné	Mol
<i>Tyroscyphus fruticosus</i> (Esper)	Cni
<i>Udotea argentea</i> Zan.	Alg
<i>Udotea indica</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Udotea javensis</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Udotea orientalis</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Ulosa rubra</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Ulva</i> sp 1	Alg
<i>Ulva</i> sp 2	Alg
<i>Umbellulifera striata</i> (Thomson & Henderson)	Cni
<i>Valonia</i> cf <i>macrophysa</i> Kütz.	Alg
<i>Valonia utricularis</i> Ag.	Alg
<i>Vasum turbinellus</i> (Linné)	Mol
<i>Vaucheria</i> sp	Alg
<i>Verrucella sanguinolenta</i> (Gray)	Cni
<i>Verrucella verseveldti</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Villogorgia ceylonensis</i> (Thomson & Henderson)	Cni
<i>Wrightella braueri</i> Kükenthal	Cni
<i>Xenia garciae</i> Bourne	Cni
<i>Zoanthus pacificus</i> Walsh & Bowen	Cni
<i>Zoanthus sansibaricus</i> Carlgren	Cni
<i>Zozymus aeneus</i> (Linné)	Cru
<i>Zygophylax</i> sp	Cni

## TABLEAU GENERAL DE REPARTITION DES ESPECES

---

La répartition des espèces dans les principaux biotopes (dont la liste figure à la page suivante) est indiquée au moyen d'indices semi-quantitatifs tenant compte à la fois de la présence des espèces dans les relevés effectués dans chaque biotope, et de leur abondance - dominance. L'échelle utilisée est la suivante :

- + Exceptionnellement rencontré dans le biotope considéré
- 1 Rare à peu abondant
- 2 Peu abondant à moyennement abondant
- 3 Moyennement abondant à abondant
- 4 Abondant à très abondant
- 5 Très abondant, et pouvant constituer des peuplements purs
- (x) Espèce présente dans le biotope considéré, et pour laquelle on ne possède pas d'indication semi-quantitative.

LISTE DES BIOTOPES

I	Talus prérécifal	
II	Horizon inférieur	
III	Horizon moyen	Dalle corallienne
IV	Horizon supérieur	
V	Horizon inférieur	
VI	Horizon moyen	Zone éperons-sillons
VII	Horizon supérieur	
VIII	Plateforme supérieure des éperons	
IX	Ensellement externe	
X	Glacis récifal	
XI	Écoulements, déversoirs, couloirs de marée	
XII	Levée détritique	
XIII	Platier compact	
XIV	Platier à alignements coralliens	
XV	Platier à éléments dispersés	
XVI	Platier à microatolls	
XVII	Dépression médiane	
XVIII	Accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames	
XIX	Mares de l'herbier	
XX	Pente interne	
XXI	Pente des vasques et lagons enclavés	
XXII	Pente des récifs internes	
XXIII	Platier des récifs internes et des bancs coralliens	
XXIV	Platiers très ensablés	
XXV	Fonds meubles de lagon	



	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV		
<i>Codium cf. arabicum</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Pseudocodium Devriesii</i>	.	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halimeda cuneata</i>	.	.	+	1	1	+	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.		
<i>Halimeda macroloba</i>	.	.	+	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halimeda cf. micronesica</i>	.	2	2	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halimeda opuntia</i>	.	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.		
<i>Halimeda platydisca</i>	.	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halimeda tuna</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Vaucheria sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(x)	.	.	.	.	+	.		
<i>Borgesenia Forbesii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+		
<i>Chamaedoris Delphinii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Cladophora prolifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+		
<b>PHEOPHYCEES</b>																											
<i>Digenea simplex</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(x)	(x)	.	.	.	.	.	.	.	(x)	.	
<i>Colpomenia sinuosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	+	.	.	.	.	1	.	.	
<i>Hydroclathrus clathratus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	1	1	.	.	.	1	.	.	
<i>Cystoseira myrica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(x)	(x)	.	.	.	.	.	.	.	(x)	.	.	
<i>Cystoseira sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	+	1	.	.	.	.	.		
<i>Turbinaria condensata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	3	2	4	1	2	.	.	.	.	.	
<i>Turbinaria decurrens</i>	.	.	.	.	.	1	2	2	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Turbinaria ornata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	2	1	3	+	1	.	.	.	.	.	
<i>Sargassum cf. densifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
																(Italy)											
<i>Sargassum cf. elegans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(x)	(x)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sargassum cf. heterophyllum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sargassum sp.</i>	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Padina gymnospora</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	.	1	.	.	.	1	.	.	
<i>Spathoglossum asperum</i>	.	2	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dictyopteris delicatula</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dictyopteris cf. plagiogramma</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dictyota dichotoma</i>	.	1	+	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dictyota pardalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	
<i>Pocockiella variegata</i>	.	.	1	1	1	1	+	.	1	+	.	.	.	.	(x)	(x)	(x)	.	.	.	.	.	1	.	.		





Homotrema rubrum	.	.	2	2	2	2	2	.	.	.	.	3	2	2	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	
Sporadotrema cylindricum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Operculina granulosa	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	
Marginopora vertebralis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	1	.	.	1	
Cyclolypeus carpenteri	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
Sorites marginalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
SPONGIAIRES																										
Theontella conica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	
Theonella swinhoei	.	1	1	1	2	+	(x)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Geodia littoralis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
Isops sellasi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Erylus ledenfeldi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Ancorina radix	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(x)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Ecionemia bacillifera	.	.	+	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Stoeba extensa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Steoba sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Paratetilla bacca	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
Craniella australiensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
Chondrilla sacciformis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
Chondrilla nucola	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Chondrillastra australiensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Chondrillastra mixta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Chondrosia debilis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
Asteropus simplex	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Plakina monolopha	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
Plakinastrella ceylonica	+?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Spirastrella inconstans	.	1	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Spirastrella cunctatrix	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Spirastrella poterionides	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	+	.	.	.	2	
Spirastrella pachyspira	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Spirastrella vagabunda	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	
Spirastrella sp.	.	2	2	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	







	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV		
<i>Petrosia seriata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Petrosia n.sp.</i>	.	2	3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Rhizochalina incrustatum</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Inflatella dura</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Gellius cymiformis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	3	.	.	.	
<i>Gellius sagittarius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Toxadocia violacca</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	3	.	.	.	
<i>Hexadella sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
<i>Bajalus laxus</i>	.	.	+	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Bajalus sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	1	.	.	.	.	.	
<i>Aplysilla sulfurea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	
<i>Chelonaplysilla moevus</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Psammaplysilla purpurea</i>	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
<i>Igernella mirabilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Cacospongia lamellosa</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ircina (Sarcotragus) ramosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	
<i>Ircina sp.</i>	.	+	2	+	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Phyllospongia dendyi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	
<i>Phyllospongia foliascens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Phyllospongia madagascariensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	
<i>Phyllospongia papyracea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dysidea sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	2	.	.	.	
HYDROIDES																											
<i>Halocordyle disticha</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Solanderia crosslandi</i>	.	1	1	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	
<i>Solanderia sp.</i>	.	.	1	1	1	2	3	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	
<i>Plumularia setacea</i>	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dentitheca habereri</i>	.	1	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Antenella sp.</i>	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Monothecha spinulosa</i>	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Halopteris buski</i>	.	3	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Aglaophenia cupressina</i>	.	.	.	.	1	2	1	.	1	.	.	.	1	2	2	1	2	+	2	2	2	1	1	.	.	.	

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV		
<i>Lytocarpus phoeniceus</i>	.	3	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Lytocarpus singularis</i>	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Macrorhynchia</i> sp.	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Thecocarpus flexuosus</i>	.	3	2	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Thecocarpus brevisrostris</i>	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Thecocarpus</i> sp. 1	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halicornaria hians</i>	.	3	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halicornaria gracilicaulis</i>	.	3	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Halicornaria ferlusi</i>	.	3	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Tyrosocyphus fruticosua</i>	.	.	.	1	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	.	.	.	.		
<i>Sertularella</i> cf. <i>mediterranea</i>	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Dynamena crisioides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Idiellana pristis</i>	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Zygophylax</i> sp.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<b>HYDROCORALLIAIRES</b>																											
<i>Millepora exaesa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Millepora intricata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	4	2	.	.	.	.	
<i>Millepora platyphylla</i>	.	.	.	.	.	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	+	.	.	.	
<i>Millepora tenera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	4	3	.	.	.	.	
<i>Distichopora violacea</i>	.	.	+	+	1	1	2	.	.	.	1	3	3	2	1	1	.	1	1	1	1	1	.	.	.	.	
<i>Distichopora fisheri</i>	.	.	+	1	1	1	2	.	.	.	.	+	3	3	2	1	1	.	1	1	1	1	.	.	.	.	
<i>Stylaster duchassaingii</i>	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Stylaster sanguineus</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<b>ALCYONAIRES</b>																											
<i>Clavularia laxa</i>	.	1	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Scleranthelia musiva</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Tubipora musica</i>	.	.	1	1	1	1	1	+	1	2	1	+	1	1	2	2	1	+	1	2	1	1	1	.	.	.	
<i>Telesto</i> sp. 1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
<i>Telesto</i> sp. 2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Coelogorgia palmosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	3	3	2	.	.	1	.	
<i>Alcyonium legitimum</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	
<i>Alcyonium molle</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alcyonium simplex</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.
<i>Cladiella ceylonica</i>	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladiella kempfi</i>	.	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladiella tulearensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(x)	(x)	(x)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lobophytum depressum</i>	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.
<i>Lobophytum meandriforme</i>	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lobophytum patulum</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lobophytum schoedei</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Parerythropodium fulvum</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	3	3	2	.	.	.	.
<i>Parerythropodium spinosum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sarcophyton acutangulum</i>	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Sarcophyton crassocaule</i>	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Sarcophyton elegans</i>	.	.	.	+	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sarcophyton glaucum</i>	.	.	.	2	1	1	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.
<i>Sarcophyton regulare</i>	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia crassa</i>	.	.	.	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia densa</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia dura</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia erecta</i>	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia flexuosa</i>	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia grayi</i>	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia leptoclados</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia macropodia</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia marenzelleri</i>	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia notanda</i>	.	.	1	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia pedunculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia polydactyla</i>	.	.	.	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia querciformis</i>	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia triaena</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sinularia whiteleggei</i>	.	.	.	.	1	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lemnalia cervicornis</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV
<i>Lemnalia elegans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	.	1	.	.	1	.	.
<i>Lemnalia flava</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	1	+	1	.	+	1	.	.	.	.
<i>Lemnalia humesi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	1	2	1	1	1	.	.	3	.
<i>Lemnalia laevis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	+	1	1	+	+	.	1	1	.	.	1	.
<i>Lemnalia madagascariensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Lemnalia tixierae</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Litophyton arboreum</i>	.	.	.	.	2	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Morchellana gilva</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Morchellana multispinosa</i>	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Morchellana mirifica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Morchellana nova</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Morchellana pumilio</i>	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Morchellana varicolor</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nephtea striata</i>	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nephtea tixierae</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Paralemmalia digitiformis</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	1	2	1	1	.	.	.	3	.
<i>Paralemmalia flabellata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	1	1	1	.
<i>Paralemmalia pichoni</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Roxasia gravieri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Spongodes Memprichi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
<i>Spongodes kollikeri</i>	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spongodes novaezeelandiae</i>	.	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spongodes robusta</i>	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spongodes roemeri</i>	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stereonephthya acaulis</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stereonephthya kukenthali</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Umbellulifera striata</i>	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Siphonogorgia hicksoni</i>	1	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Siphonogorgia robusta</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stereacanthia indica</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Anthelia elongata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Cespitularia mollis</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.







	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV
<i>Acropora pharaonis</i>	.	.	.	.	.	1	2	1	+	5(Sud Ifaty)	.	3	2	1	2	.	1	5	5	5	5	.	.	.	.
<i>Acropora cf. reticulata</i>	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.
<i>Acropora rotumana</i>	.	.	.	.	.	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Montipora edwardsi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1	1	.	.	2	1	.	.	.	1	.	.	.
<i>Montipora foliosa</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	5	5	.	.	.	.
<i>Montipora cf. informis</i>	.	.	.	.	.	+	.	+	1	.	1	.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Montipora verrucosa</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	.	1	1	1	.	1	.	1	2	1	1	.	.	.	.
<i>Montipora sp.</i>	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Astreopora listeri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Agariciella ponderosa</i>	.	.	.	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.
<i>Pavona cactus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
<i>Pavona clavus</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.
<i>Pavona danai</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	.	.	.	2	3	2	.	.	.	.
<i>Pavona decussata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	3	2	1	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Pavona divaricata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	2	.	2	.	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Pavona explanulata</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Pavona frondifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.
<i>Pavona varians</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	2	2	2	.	.	.	.
<i>Pachyseris speciosa</i>	.	3	3	3	2	2	1	.	+	.	1	.	1	2	1	.	2	.	1	2	2	2	.	.	.
<i>Pachyseris rugosa</i>	.	.	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Leptoseris hawaiiensis</i>	.	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Leptoseris incrustans</i>	.	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Leptoseris cf. mycetoseroides</i>	.	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.
<i>Leptoseris pyapyracea</i>	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Leptoseris scabra</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Leptoseris cf. solida</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Siderastrea radians</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	1	2	.	.
<i>Coscinarea monile</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	+	.	.	1	1	1	.	1	.	1	1	1	1	1	1	.	.
<i>Coscinarea columna</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.
<i>Horastrea indica</i>	.	1	2	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	.	.
<i>Anomastrea (Pseudostrea) rastrea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>tayamai</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cycloseris cyclolites</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.

<i>Diaseris distorta</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	1	.	.	.
<i>Fungia (Danafungia) danai</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	1	.	.
<i>Fungia (Fungia) fungites</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	1	2	1	.	1	.	1	3	2	2	1	.	
<i>Fungia (Danafungia) horrida</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	
<i>Fungia (Ctenactis) paumotensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	1	1	1	.	.	.	
<i>Fungia (Verrillofungia) repanda</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
<i>Fungia (Ctenactis) scutaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	1	.	.	.	1	.	.	1	.	.	
<i>Fungia ? somervillei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	
<i>Herpolitha limax</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	1	.	1	2	2	2	.	.	
<i>Halomitra philippinensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	5	3	.	.	
<i>Podabacia crustacea</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	1	1	1	.	.	
<i>Porites somaliensis</i>	.	.	1	1	2	+	+	.	1	+	1	.	3	3	3	4	3	1	2	4	3	3	2	
<i>Porites solida</i>	.	.	.	1	2	+	.	.	.	.	.	2	1	1	2	1	.	.	1	.	.	.	.	
<i>Porites andrewsi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	2	.	1	1	1	.	.	.	
<i>Porites pukoensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	
<i>Porites nigrescens</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	6	5	3	1	3	+	1	3	2	2	1	
<i>Porites lichen</i>	.	.	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Porites (Synaroea) iwayamaensis</i>	.	.	.	1	1	1	.	+	.	.	.	4	4	3	.	3	+	1	2	3	2	1		
<i>Goniopora stokesi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	2	.	1	.	.	1		
<i>Goniopora sp.</i>	.	.	+	1	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Alveopora sp.</i>	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	1	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.		
<i>Favia fava</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	2	2	2	.	2	1	2	.	.	.	.		
<i>Favia pallida</i>	.	.	1	2	2	2	1	.	2	1	.	3	3	3	1	2	+	2	2	2	2	1		
<i>Favia stelligera</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.	1	2	2	2	.		
<i>Plesiastrea urvillei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.		
<i>Plesiastrea versipora</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Favites abditata</i>	.	.	1	1	1	1	1	.	1	.	1	.	1	2	2	1	.	2	.	1	2	2		
<i>Favites halicora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	1	1	.	.		
<i>Favites pentagona</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.		
<i>Favites virens</i>	.	.	1	1	3	2	1	.	.	.	1	.	2	2	2	1	2	.	1	1	1	1		
<i>Favites sp.</i>	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	.		
<i>Goniastrea pectinata</i>	.	.	.	1	1	1	+	.	1	.	1	.	1	1	2	.	1	.	.	1	.	.		
<i>Goniastrea retiformis</i>	.	.	.	1	1	.	3	1	.	1	.	3	3	2	.	1	.	.	1	1	1	1		

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	
<i>Caulastrea tumida</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	
<i>Oulophyllia crispa</i>	.	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2	2	.	.	
<i>Oulophyllia</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	
<i>Platygyra lamellina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	1	2	.	1	1	1	1	2	.	
<i>Platygyra doedala</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	2	.	1	.	2	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	.	
<i>Leptoria phrygia</i>	.	.	.	.	+	1	1	.	1	.	.	.	1	1	1	.	1	.	1	2	1	1	+	.	.	
<i>Hydnophora exaesa</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	.	1	.	.	.	.	
<i>Hydnophora microconos</i>	.	.	.	1	1	2	.	+	1	.	1	.	+	+	1	.	+	.	.	1	1	1	+	.	.	
<i>Montastrea curta</i>	.	.	.	(x)	(x)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	
<i>Diploastrea heliopora</i>	.	.	1	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	1	3	3	3	3	.	.	.	
<i>Leptastrea bottae</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	
<i>Leptastrea immersa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	1	.	.	
<i>Leptastrea purpurea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	1	.	.	.	.	2	1	1	.	.	
<i>Cyphastrea chalcidicum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	1	.	1	.	.	.	.	
<i>Cyphastrea microphthalma</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	+	.	.	.	.	.	
<i>Echinopora gemmacea</i>	.	.	1	1	1	2	1	1	1	1	.	.	.	2	2	2	.	1	.	2	2	2	2	.	.	
<i>Echinopora lamellosa</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1	1	.	.	.	
<i>Trachyphyllia geoffroyi</i>	(x)	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Culicia cuticulata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Galaxea fascicularis</i>	.	.	.	.	1	2	1	2	1	1	4	.	1	2	2	.	2	1	2	2	2	2	1	.	.	
<i>Galaxes clavus</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	3	3	3	.	.	
<i>Merulina ampliata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	.	2	2	2	.	.	
<i>Acanthastrea echinata</i>	.	.	1	1	1	1	1	.	1	.	.	.	1	.	.	.	1	.	1	1	1	1	.	.	.	
<i>Lobophyllia corymbosa</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	1	2	2	2	.	.	.	
<i>Lobophyllia costata</i>	.	.	.	2	1	1	1	.	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	1	1	1	1	.	.	.	
<i>Lobophyllia hemprichii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	1	1	.	.
<i>Symphyllia recta</i>	.	.	.	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	2	2	2	.	.	.	
<i>Cynarina lacrymalis</i>	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
? <i>Parascolymia vitiensis</i>	.	2	2	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
<i>Blastomussa merleti</i>	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Blastomussa</i> sp.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Mycedium elephantotum</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	





<i>Tridacna crocea</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	1	1	+	+	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Tridacna elongata</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
GASTEROPODES																											
<i>Clanculus pharaonius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trochus carinifer</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Turbo (Marmarostoma) argyrostomus</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Turbo (Olearia) marmoratus</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Turbo (Turbo) petholatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Leptothyra gestroi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Phasianella</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Smaragdia rangiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Smaragdia sowerbyana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Dendropoma</i> sp. 1	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dendropoma</i> sp. 2	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Serpulorbis</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Cerithium monoliferum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lambis crocata</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cypraea caputserpentis</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	.
<i>Cypraea tigris</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	+	.	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	2	1	.	.	.
<i>Ovula ovum</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cassis rufa</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tritonalia tritonis</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	1	+	.	.
<i>Bursa granifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Columbella azora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Columbella</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Engina alveolata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Engina mendicaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fasciolaria trapezium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	3	1	.	.	.	.	.	2	.
<i>Vasum turbinellus</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
ECHINIDES																											
<i>Plococidaris verticillata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	
<i>Prionocidaris baculosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	
<i>Prionocidaris pistillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	+	.	.	1	.	.	.	.	.	
<i>Phyllacanthus imperialis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	.	.	.	
<i>Astropyga radiata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	.	.	.	.	
<i>Diadema setosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	3	2	2	1	2	1	1	1	1	1	.	
<i>Echinothrix calamaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	1	.	.	
<i>Salmacis bicolor</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+	.	.	
<i>Toxopneustes pileolus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1	2	1	+	.	.	1	.	.	
<i>Tripneustes gratilla</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	+	1	1	1	1	2	3	2	+	+	+	1	.	.	
<i>Echinostrephus molare</i>	.	.	.	1	3	3	.	.	.	.	1	1	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Echinometra mathaei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	3	3	2	1	2	.	1	1	1	1	1	1	.	.	
<i>Heterocentrotus mamillatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Echinodiscus auritus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	
<b>HOLOTHURIDES</b>																										
<i>Bohadschia drachi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	1	.	.	.	1	.	.	
<i>Bohadschia tenuissima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	+	.	.	.	.	.	.	
<i>Actinopygia mauritiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	+	.	.	.	.	.	.	
<i>Actinopygia sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Microthele difficilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Microthele nobilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.	.	1	.	.	
<i>Halodeima atra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	3	1	.	.	.	1	.	.	
<i>Halodeima edulis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	2	1	.	.	.	.	.	.	
<i>Halodeima parra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Holothuria leucospilota</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	
<i>Holothuria scabra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	3	2	.	.	.	3	.	.	
<i>Stichopus chloronotus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	1	2	2	1	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	
<i>Stichopus monotuberculatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Stichopus variegatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Pseudocolochirus bicolor</i>	(x)	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Thelenota ananas</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1	.	1	2	2	1	.	.	.	
<i>Synapta maculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	1	1	2	1	.	.	.	.	.	.	





	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	
<i>Linckia multifora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	1	1	1	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	
<i>Nardoa alveolata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Acanthaster planci</i>	.	.	.	+	+	1	+	.	.	.	+	.	1	1	1	.	1	.	1	+	+	.	.	.	.	
<i>Mithrodia clavigera</i>	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
CRINOIDES																										
<i>Lamprometra Klunzingeri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	2	2	2	.	.	.
<i>Tropiometra carinata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	2	2	2	.	.	.
<i>Heterometra africana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.
CIRRIPEDES																										
<i>Tetraclita costata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tetraclita serrata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
HOPLOCARIDES																										
<i>Gonodactylus lanchesteri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Gonodactylus smithii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
AMPHIPODES																										
<i>Siphonocetes erythraeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
DECAPODES BRACHYOURES																										
<i>Menaethius monoceros</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Schizophrys aspera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Kraussia rugulosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Zozymus aeneus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Actaea tormentosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lachnopodus subacutus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	?	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Liocarpilodes armiger</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Epixanthus frontalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eriphia sebana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
TUNICIERS																										
<i>Polyclinum constellatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Didemnum candidum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	1	1	.	1	.	.	.

