

Méthodes d'estimation des surfaces développées de coraux scléactiniaires à l'échelle d'une colonie ou d'un peuplement

Yannick CHANCERELLE *

École pratique des hautes études, URA CNRS 1453, centre de recherches insulaires et observatoire de l'environnement, B.P. 1013, 98729, Papetoai, Moorea, Polynésie française

Reçu le 1^{er} septembre 1999; révisé le 4 janvier 2000; accepté le 7 janvier 2000

Abstract – Methods to estimate actual surface areas of scleractinian coral at the colony- and community-scale.

This study presents an original method for the determination of the actual surface area of Scleractinian corals at colony-scale and at the scale of a whole reef. Firstly, at colony-scale, the technique consists of dipping coral colonies in a liquid paraffin bath and measuring the weight of the coral before and after the dipping. It is based on the relationship between the weight and the surface area of paraffin deposited and allows one to obtain the actual surface area of coral colonies in the laboratory. The main advantages of this method compared to others is that it uses easily obtainable materials and it is adaptable to all colony shapes. It was used on coral colonies representing the six most frequently seen colony shapes on the reefs of the island of Moorea (French Polynesia). It is shown that, within a wide range of sizes of any given shape, the relationship between vertical projection surface area and actual surface area is linear for most of the colony shapes. The shapes tested were: branching (*Synaraea rus*), encrusting (*Montipora aequituberculata*), massive (*Porites lobata*), sub-massive (*Pocillopora verrucosa*), mushroom (*Fungia scutaria*) and tabular (*Acropora hyacinthus*). Conversion indices for each shape (vertical projection surface area versus actual surface area) were determined from this preliminary study. Secondly, to estimate the actual surface area of coral colonies at the scale of the reef for nine different coral communities, the conversion indices determined above were used to convert vertical projection percent cover to actual surface area. Because of differences in shape composition among the studied coral communities, differences between communities in classical planar percentage cover are not proportional to differences observed in actual coral surface area. These results show that actual surface area may provide a more appropriate measure than planar percentage cover for future quantitative studies of coral communities. © 2000 Ifremer/CNRS/IRD/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

actual surface area / coral colony / coral reef

Résumé – Une méthode de calcul des surfaces développées des coraux scléactiniaires est présentée. Les principaux avantages de la technique utilisée sont sa mise en œuvre à partir de matériaux d'accès facile et son adaptabilité à toutes les formes de colonies. Elle est appliquée sur les formes de colonies coralliennes les plus fréquemment rencontrées sur les récifs de l'île de Moorea (Polynésie française). Pour une gamme de taille étendue et pour chaque forme de colonies, une relation linéaire lie la surface projetée et la surface développée des colonies. Des coefficients de conversion (surface corallienne en projection plane et verticale – surface corallienne développée) sont déterminés pour chacune de ces formes. Ils sont utilisés pour évaluer le recouvrement développé de l'ensemble des colonies vivantes à l'échelle de neuf peuplements distincts. Les résultats

* Correspondance et tirés à part : criobe@mail.pf

montrent que, dans les études quantitatives des peuplements coralliens, la mesure des surfaces réelles est mieux adaptée que le classique pourcentage de recouvrement plan. © 2000 Ifremer/CNRS/IRD/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS © 2000 Ifremer/CNRS/IRD/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

surface développée / colonie corallienne / récif corallien

1. INTRODUCTION

La notion de surface a une signification fonctionnelle dans beaucoup de processus biologiques et écologiques. Les surfaces sont souvent des frontières traversées par des flux entre des compartiments définis. La notion de surface est aussi liée à une hétérogénéité spatiale d'un milieu qui influe sur sa biodiversité [21]. Enfin, la valeur des surfaces réelles traduit le degré de fonctionnement de l'écosystème. Elle conditionne, par exemple, la capacité d'un récif à utiliser certaines ressources de base (lumière, nourriture...). La mesure des surfaces et l'analyse de leur signification est donc un support utile dans l'étude de certains aspects structurels et fonctionnels fondamentaux d'un écosystème [8], en particulier pour les récifs coralliens, où la complexité morphologique rend difficile l'emploi des autres techniques de mesures quantitatives. Actuellement les approches quantitatives de l'écosystème corallien concernent en majorité le recouvrement des surfaces des peuplements de coraux, exprimé en pourcentage plan où seules les surfaces occupées par les coraux en projection plane et verticale (surfaces projetées) sont considérées. De telles approches sont celles d'études descriptives [2, 6, 12, 22, 28], de programmes de surveillance récifale [25], d'études d'impacts d'aménagements sur l'environnement [24] ou de recherches sur la biomasse et la production du récif [1, 17, 20]. Les recouvrements plans représentent des surfaces en deux dimensions alors que les colonies coralliennes se développent dans les trois dimensions de l'espace. À partir de recouvrements plans il est difficile d'évaluer des biomasses coralliennes pour les comparer sur différentes zones. Il en est ainsi pour toutes les problématiques en rapport avec la surface développée des tissus vivants des colonies coralliennes d'un peuplement : métabolisme (respiration, photosynthèse des algues symbiotiques, excrétion...), production carbonatée, disponibilité des surfaces par d'autres organismes après mortalité, etc. Les indices de surface foliaires [27], spécifiques de l'évaluation des surfaces foliacées

par unité de surface de terrain, sont communément utilisés pour l'étude des végétations en recherche agricole en particulier. Des indices similaires pourraient être utilisés dans un contexte écologique tel que celui des récifs coralliens et permettre d'obtenir un recouvrement développé prenant en compte le relief des colonies. Les comparaisons spatiales de peuplements coralliens seraient mieux interprétées et les applications relatives aux surfaces développées occupées par les tissus coralliens à l'échelle récifale seraient possibles.

La diversité des surfaces développées en fonction des formes de colonies a été abordée par Pichon [23] et plusieurs auteurs ont proposé des méthodes d'évaluation des surfaces coralliennes développées [8, 13, 15, 17, 19] mais leur application est limitée à l'échelle de la colonie pour des expériences de physiologie [3, 7, 9, 19]; elles n'ont pas été adaptées à la taille du peuplement corallien et ne sont pas aisées à mettre en œuvre comme, par exemple, la méthode colorimétrique de Hoegh-Guldberg [15] dont les matériaux sont difficiles à trouver dans le commerce. La méthode proposée par Gattuso [13] qui nécessite l'utilisation d'un scanner médical, semblerait adaptée mais n'a pas été mise en œuvre par son auteur pour des raisons de coût et de technicité. Marsh [17] propose une méthode simple basée sur l'enveloppement par du papier aluminium. Meyer et Shultz [18] utilisent le même principe en remplaçant l'aluminium par du latex souple. Ces deux méthodes conviennent aux surfaces coralliennes simples mais ne sont pas adaptées aux surfaces plus complexes comme celles des colonies branchues ou foliacées. Dahl [8] propose des conversions de surfaces projetées en surfaces développées à partir d'indices obtenus par comparaison des formes étudiées avec des surfaces théoriques. Cette méthode reste très approximative et aucune estimation de sa précision n'est donnée. Le *tableau 1* résume les avantages et les inconvénients de chacune de ces méthodes. Il montre qu'elles ne permettent pas le calcul simple et peu coûteux de surfaces développées des colonies de formes quelconques.

Sur la base de cette analyse bibliographique, le présent travail a pour objectifs : a) mettre au point une méthode d'évaluation des surfaces développées des colonies coralliennes à partir d'un matériel facilement disponible, afin d'évaluer les surfaces de toutes les formes de colonie ; b) élaborer sur la base de cette méthode, une technique d'évaluation in situ des surfaces développées de l'ensemble des colonies constituant un peuplement corallien.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Estimation du recouvrement plan des colonies coralliennes

À l'échelle de la colonie, la méthode photographique est utilisée. Les colonies étudiées sont placées au laboratoire sur un quadrat dans lequel une trame de carrés de 10 cm sur 10 cm est matérialisée par du fil de Nylon. Cet ensemble est photographié et le tirage papier est scanné pour être traité à l'aide d'un logiciel de traitement d'image (Topos Macintosh) afin de déterminer la surface projetée de chaque colonie. Les valeurs obtenues seront utilisées pour définir les relations entre surface développée et surface projetée à l'échelle des colonies coralliennes.

À l'échelle récifale, la surface de recouvrement projetée des colonies coralliennes est exprimée en pourcentage de recouvrement plan. La méthode [16] consiste à mesurer, le long d'une corde tendue entre deux piquets, les longueurs de colonies coralliennes vivantes sous-jacentes à la corde et l'interceptant en projection verticale. L'addition des longueurs de corde interceptant chaque colonie puis la division de cette somme par la longueur totale de corde utilisée, donne un pourcentage de recouvrement en corail vivant. En fonction d'une stratégie d'échantillonnage adaptée [28], trois cordes de 25 m chacune sont utilisées sur le terrain. Ces mesures ont été effectuées autour de l'île de Moorea (Polynésie française) sur neuf zones récifales distinctes (*figure 1*), sélectionnées car elles sont représentatives de la variabilité paysagère corallienne des récifs de l'île [4, 5]. Les estimations de recouvrement plan par les deux méthodes précédemment décrites sont compatibles [28].

2.2. Estimation des surfaces développées des colonies coralliennes et des surfaces de référence

La méthode utilisée consiste à vernir les colonies exemptes de leurs tissus vivants (après nettoyage à l'eau sous pression et séchage à l'air). Le vernissage rend les colonies non poreuses et élimine les diffé-

Tableau I. Comparaison des différentes méthodes décrites dans la littérature scientifique pour l'évaluation des surfaces réelles de colonies coralliennes.

Table I. Comparison of the different methods used for estimating actual surface areas of coral colonies.

Auteurs	Hoegh-Guldberg, 1988	Gattuso, 1987	Meyer & Shultz, 1985	Dahl, 1973	Marsh, 1969
Procédés	Colorimétrie	Scanner	Latex	Calcul théorique	Aluminium
Avantages	Adapté aux formes complexes	Précision Adapté aux formes complexes	Rapidité Simplicité	Pas de manipulation en laboratoire	Rapidité Simplicité Faible coût Matériaux très communs
Inconvénients	Mise en œuvre très difficile Matériaux très peu courants	Appareillage peu courant Coût élevé	Matériaux peu courants Mal adapté aux formes complexes	Marges d'erreur importantes sur les formes complexes	Mal adapté aux formes complexes

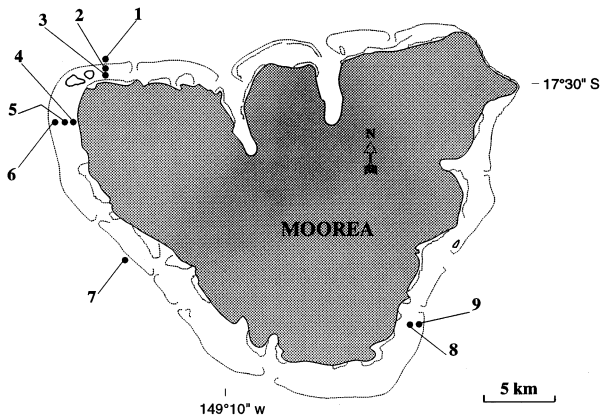


Figure 1. Localisation des neuf récifs échantillonnés sur l'île de Moorea pour l'évaluation des surfaces développées coralliennes.

Figure 1. Location of the nine sampled reefs in Moorea, for the evaluation of actual surface areas.

ences de propriétés de surface [14]. Trois couches de vernis extérieur bois (Tollens Long Life) sont appliquées sur les squelettes par trempage (séchage 24 h entre les couches). Ceci permet de rendre le squelette totalement imperméable (contrôle par visualisation de bulles d'air par trempage dans l'eau). Les espaces morts trop importants (cavités de bio-érodeurs par exemple), sont bouchés avec du plâtre. Les colonies sont ensuite pesées puis trempées durant 3 min dans un bain de paraffine chauffée à 20 °C au-dessus de son point de fusion. Puis elles sont égouttées durant 1 min, de manière analogue par agitation à bout de bras, jusqu'à ce que la paraffine fige sur la colonie en une mince couche uniforme. Les réplicats sont réalisés en replongeant la colonie dans le bain chaud et en laissant à la première couche le temps de se liquéfier. Parallèlement, la même manipulation est réalisée avec de fines plaques étalons de surfaces connues, en plastique lisse résistant à la chaleur. Le même protocole de trempage et d'égouttage est observé. Le poids de paraffine déposé sur les colonies et les plaques est déduit par différence entre le poids des objets après et avant trempage. La paraffine étant uniformément répartie sur les surfaces des objets trempés, son poids est proportionnel à la surface de ces objets. Ce protocole appliqué aux plaques étalon de surfaces connues permet d'établir la courbe de référence entre le poids de paraffine déposé sur un objet et sa surface développée (figure 2).

La précision de la mesure a été testée sur les échantillons pour deux formes très différentes de coraux : la forme champignon (*Fungia scutaria*) et la forme submassive (*Pocillopora verrucosa*). Pour trois tailles de colonies de chacune de ces deux formes, la variance cumulée des poids de paraffine déposée lors des bains successifs a été analysée. Les résultats montrent que la variance est stabilisée à partir de 14 bains pour toutes les colonies. La valeur de la variance stabilisée est prise en compte dans le calcul du nombre optimal de bains à faire subir à une colonie pour obtenir une précision voulue sur la valeur moyenne du poids de paraffine déposée. La formule utilisée [10] pour ce calcul est :

$$N_p = S^2 / (p^2 \times M^2)$$

avec :

N_p : Nombre de réplicats à réaliser pour obtenir une précision p ($p \times 100$ pour obtenir une valeur en pourcentage) sur la moyenne obtenue avec ces N_p réplicats.

S^2 : Variance estimée sur un nombre d'échantillons suffisant (14) pour approcher la variance vraie de la population statistique.

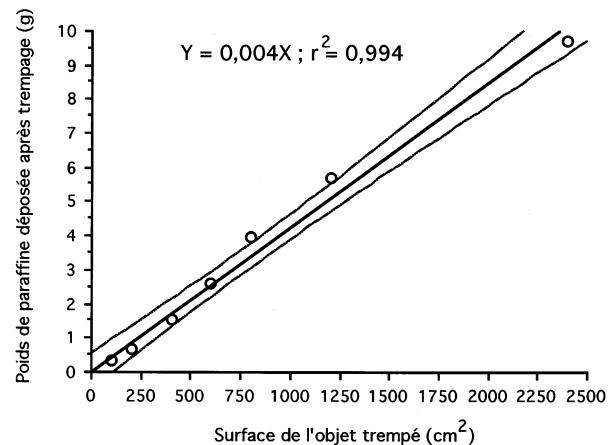


Figure 2. Abaque de référence utilisé pour la conversion du poids de paraffine déposé sur un objet après trempage, en surface développée de cet objet. Les limites de l'intervalle de confiance sont représentées au seuil de 90 %.

Figure 2. Reference curve used for converting the weight of paraffin deposited on an object into actual surface area of the object. The confidence bands are at the 90 % level.

p : Précision sur la moyenne obtenue avec les N_p réplicats.

M : Moyenne estimée sur un nombre d'échantillons suffisant pour approcher la moyenne de la population statistique. Ici la moyenne utilisée correspond à celle calculée avec le même nombre de réplicats que pour l'estimation de S.

Les résultats montrent que le nombre de réplicats nécessaires à une précision (p) de 20 % sur la moyenne des poids de paraffine mesurés est toujours inférieur à 3. Aussi, un minimum de quatre bains sera effectué pour chaque colonie. Ces résultats servent aussi à établir la courbe étalon et chaque plaque de plastique a subi quatre bains.

La relation entre la surface projetée des colonies et leur surface développée a été étudiée pour six formes coralliennes définies [11], parmi lesquelles se classent toutes les colonies rencontrées sur le terrain. Pour chaque forme, une espèce représentative a été choisie et une série d'individus couvrant une large gamme de taille a été récoltée. Ces formes sont : la forme branchue (*Synaraea rus*), la forme champignon (*Fungia scutaria*), la forme encroûtante (*Montipora aequituberculata*), la forme massive (*Porites lobata*), la forme sub-massive (*Pocillopora verrucosa*) et la forme tabulaire (*Acropora hyacinthus*). L'ensemble des colonies de chacune de ces six formes est traité selon les deux méthodes décrites plus haut (paraffine et photographie) afin d'obtenir la surface développée estimée de chacune des colonies (moyennes sur quatre réplicats) et leur surface en projection plane et verticale. Une étude de régression entre ces deux surfaces est alors menée pour chacune des formes afin de rechercher la relation mathématique qui les lie.

2.3. Estimation des surfaces coralliennes développées à l'échelle récifale

Si la relation entre surface projetée et surface développée pour une forme de colonie est du type (cf. *tableau II* dans la partie Résultats) :

$$S_r = k \times S_p \quad (1)$$

avec :

S_r : surface développée des colonies d'une forme donnée.

k : coefficient de conversion de surface projetée en surface développée.

S_p : surface projetée des colonies d'une forme donnée.

La formule classique du pourcentage de recouvrement plan (% R) pour une forme de colonie est :

$$\% R = 100 \times (S_p)/S_{tp} \quad (2)$$

avec :

S_p : surface projetée des colonies d'une forme donnée sur la zone échantillonnée.

S_{tp} : surface totale projetée de la zone échantillonnée.

On déduit des relations (1) et (2) :

$$\% R \times k = 100 \times S_r/S_{tp} = \% R \text{ développé}$$

Cette formule donne, en multipliant un pourcentage de recouvrement plan d'un ensemble de colonies de forme donnée par le coefficient de conversion approprié, un pourcentage de recouvrement développé (% R développé). L'aire de référence est la surface totale projetée (S_{tp}) de la zone considérée pour l'étude. Le

Tableau II. Équations des droites reliant la surface réelle (SR) à la surface projetée (SP) des différentes formes de colonies. Les coefficients de détermination r^2 sont mentionnés dans la deuxième colonne. Les pentes des droites sont toutes significativement différentes de zéro au seuil de 0,000 1 %.

Table II. Equations of curves of actual surfaces areas (SR) vs. planar projection surface areas (SP) for the different colony shapes. Determination coefficients (r^2) are presented in the second column. The slopes of the curves are all significantly different from zero. ($P = 0.000 1$).

Formes/espèces	Relations SR = f (SP)	Coefficients de détermination r^2
Champignon/ <i>Fungia scutaria</i>	SR = 23,47 × SP	0,955
Branchue non intriquée/ <i>Pocillopora verrucosa</i>	SR = 20,87 × SP	0,985
Tabulaire/ <i>Acropora hyacinthus</i>	SR = 16,40 × SP	0,989
Massive/ <i>Porites lobata</i>	SR = 11,86 × SP	0,966
Branchue intriquée/ <i>Synaraea rus</i>	SR = 9,48 × SP	0,907
Encroûtante/ <i>Montipora aequituberculata</i>	SR = 3 × SP*	–

* : la relation donnée pour la forme encroûtante est une relation empirique minorante.

* : The relationship given for the encrusting shape is an empirical minoring relationship.

rapport Sr/S_{tp} étant le rapport d'une surface développée sur une surface projetée, les valeurs obtenues peuvent être supérieures à 100.

Les colonies sont de formes variées dans la zone échantillonnée. Il faut donc les distinguer lors des relevés sur le terrain pour réaliser ensuite les conversions forme par forme en fonction des pourcentages de recouvrement et des coefficients de conversion respectifs. Il est alors possible, en faisant la somme des pourcentages de recouvrement développés obtenus pour chaque forme, d'obtenir un pourcentage de recouvrement développé total pour la zone échantillonnée selon la formule ci-dessous :

$$\% R \text{ développé total} = \sum_{i = 1 \dots n} (k_i \times \% R_i)$$

avec :

k_i : coefficient de conversion des colonies de forme i sur la zone échantillonnée.

R_i : pourcentage de recouvrement plan des colonies de forme i sur la zone échantillonnée.

3. RÉSULTATS

Pour les échantillons des six formes étudiées, les surfaces développées et les surfaces projetées correspondantes sont déterminées et les courbes de régression entre les surfaces développées des colonies et les surfaces projetées sont tracées. Le modèle de régression simple utilisé est de type I [26].

Les relations trouvées entre les surfaces développées et les surfaces projetées des colonies sont représentées par des droites, toujours caractérisées par des coefficients de détermination (r^2) supérieurs à 0,90 pour une forme donnée de colonie, à l'exception de la forme encroûtante. L'analyse des résidus à partir de l'examen des diagrammes de dispersion confirme que les conditions d'application des régressions sont suffisamment respectées. Dans le cas général, cela implique qu'il existe une relation linéaire simple entre la surface développée et la surface projetée des colonies pour une forme donnée, quelle que soit la taille des colonies. Les équations des droites obtenues ainsi que les coefficients de corrélation correspondants sont présentés dans le *tableau II*. La forme encroûtante représentée par le genre *Montipora aequituberculata*

est une exception. La relation entre la surface projetée et la surface développée n'est pas linéaire pour cette forme. Les rapports de proportion entre ces deux surfaces varient en fonction de la taille de la colonie. En effet, pour cette forme, ces rapports sont au minimum égaux à 3,21 (cas de la plus petite colonie) et augmentent de manière exponentielle jusqu'à une valeur supérieure à 30 pour la plus grande colonie. Aussi, un coefficient minorant égal à 3 a été choisi pour la suite de l'étude. Bien que cette forme encroûtante ne soit pas dominante sur la majorité des zones prospectées, ce coefficient évalué permet de ne pas la négliger dans les calculs lorsque, à l'échelle récifale, l'ensemble des formes est considéré.

4. DISCUSSION

Afin de situer ces résultats dans le contexte des travaux antérieurs, une comparaison de méthodes a été réalisée. La méthode de Marsh [17], la plus citée dans la littérature, a été choisie. Elle consiste à envelopper la colonie de papier aluminium dont le poids par unité de surface est connu, pour ensuite en déduire la surface à l'aide du poids du papier enveloppant. Seules les colonies de forme massive (*Porites lobata*) ont été testées. La relation entre surface projetée (SP) et surface réelle (SR) est représentée par une droite ($SR = 4,58 SP$, $r^2 = 0,998$). Le coefficient de conversion (4,58) est plus faible que celui trouvé avec la méthode à la paraffine (11,86). En effet, la méthode à la paraffine est plus apte à couvrir de manière uniforme l'ensemble de la surface étudiée. La feuille d'aluminium ne suit les reliefs que très grossièrement. Le relief de petite taille (structures de diamètres inférieurs à 2 cm) n'est pas pris en compte par cette méthode dont l'intérêt est ainsi limité. Logiquement les différences vont s'amplifier avec la complexité des formes. La taille des calices varie selon les genres et les espèces de coraux entre quelques dixièmes de millimètre et quelques centimètres. L'observation à la loupe des colonies paraffinées montre que les contours des plus petits calices (quelques dixièmes de millimètre de diamètre dans le cas de cette étude) sont respectés. En revanche, les structures de tailles inférieures à celle du calice (septes, columelles...) sont souvent noyées dans la paraffine. La méthode atteint alors ses limites, car le principe de

proportionnalité entre le poids de paraffine déposé et la surface du support n'est plus respecté. On considère à partir de ces observations que la surface recouverte par la paraffine approche celle qu'occupe la partie vivante du corail.

En ce qui concerne la phase de vernissage, l'épaisseur des couches successives ne dépasse pas quelques dixièmes de millimètres (0,1 à 0,5 mm) ce qui est très faible par rapport au volume des squelettes. Le vernissage influe donc de manière négligeable sur l'estimation de surface.

Le choix de la matière utilisée pour construire l'abaque de conversion entre le poids de paraffine déposé sur un objet et sa surface développée est un élément important de la manipulation. Dans ce travail, des films plastiques de surface lisse ont été utilisés. En raison de l'aspect lisse des films, leur aire calculée mathématiquement (longueur \times largeur \times 2) constitue une référence absolue de surface. Ce ne serait pas le cas avec des objets de texture rugueuse. Des essais réalisés en remplaçant les plaques de plastique lisses par des plaques en bois montrent que le pouvoir couvrant de la paraffine est 1,6 fois plus important sur le plastique.

Les résultats présentés dans le *tableau II* montrent que les formes les plus complexes d'un point de vue architectural (forme tabulaire *Acropora Hyacinthus* et

forme branchue non intriquée *Pocillopora verrucosa*) ont des coefficients de conversion élevés. La forme champignon pourtant d'apparence simple présente le plus fort coefficient. Ceci s'explique par la complexité des structures du squelette, avec des septes très développés autour de la bouche et des protubérances sur la face opposée. La forme branchue intriquée *Synaraea rus* présente un coefficient assez faible parce que seule l'épaisseur superficielle de la colonie est constituée de branches sur lesquelles les structures internes et externes aux calices sont peu développées. La partie sous-jacente est compacte.

L'évaluation des surfaces coralliennes à l'échelle récifale est possible, car la relation qui lie la surface projetée d'un ensemble de colonies de forme donnée et la surface développée de leur squelette est, dans la plupart des cas, définie par une droite. Les valeurs de surfaces développées présentées dans le *tableau III* doivent être considérées comme minorantes en raison du problème posé par les colonies encroûtantes pour lesquelles aucune relation de conversion de surface projetée en surface développée utilisable rationnellement dans les calculs n'a pu être mise en évidence. Cependant la proportion relative de forme encroûtante est faible sur la majorité des peuplements échantillonnés (*figure 1*) et influe donc peu sur les valeurs obtenues. Les résultats présentés dans le *tableau III* montrent que les valeurs classiques de

Tableau III. Comparaison des valeurs de pourcentages de recouvrements coralliens plans et des valeurs de pourcentages de recouvrements développés obtenues sur neuf zones récifales distinctes de l'île de Moorea (voir localisation *figure 2* en fonction des numéros). La profondeur moyenne des zones est précisée entre parenthèses.

Table III. Comparative values of vertical projection coral percentage cover and actual coral percentage cover of nine distinct reef areas around the island of Moorea (see corresponding number on *figure 1*). The average depth on the reef areas is given in brackets.

Zone récifale (profondeur moyenne)	Pourcentage de recouvrement corallien en projection plane	Pourcentage de recouvrement corallien développé
1- Pente externe côte nord (15 m)	20,32	321,34
2- Avant crête récifale côte nord (2 m)	7,86	95,03
3- Milieu barrière côte nord (2 m)	11,29	118,99
4- Frangeant côte nord-ouest (1 m)	3,67	42,34
5- Milieu barrière côte nord-ouest (2 m)	0,38	1,14
6- Avant crête récifale côte nord-ouest (2 m)	3,35	32,66
7- Pente externe côte ouest (20 m)	7,89	207,77
8- Milieu barrière côte sud-est (2 m)	3,87	45,89
9- Avant crête côte sud-est (2 m)	1,55	20,35

pourcentage de recouvrement plan ne sont pas représentatives en regard des valeurs de recouvrement développé. On note par exemple que les pentes externes du récif présentent les plus fortes valeurs de recouvrement corallien en projection plane et verticale et que ces différences sont très amplifiées lorsque l'on considère les valeurs de surfaces réelles. Ceci résulte de la proportion relative des formes, différente selon les peuplements. Les peuplements de pentes externes sont composés de formes de colonies plus complexes avec des coefficients de conversion en général plus forts que pour les colonies recensées dans le lagon. La proportion relative en formes est un élément déterminant à considérer. La surface réelle d'un peuplement corallien dépend donc de deux facteurs fondamentaux : d'une part le recouvrement en projection plane des colonies et d'autre part la proportion relative des différentes formes de coraux composant le peuplement.

5. CONCLUSIONS

Ce travail a permis d'élaborer une méthode de détermination précise des surfaces développées de colonies de coraux, praticable à partir de matériaux simples et s'adaptant à toutes les formes de colonies. Les surfaces ainsi mesurées sur les colonies doivent être considérées comme celles occupées par les polypes coralliens. Cette échelle de mesure est utilisée par une grande partie des auteurs en écologie et en physiologie. La méthode présentée ici est mieux adaptée que la méthode de Marsh [17] utilisée dans la plupart des travaux antérieurs. Elle prend mieux en compte les reliefs de petites tailles et les structures grossières des calices.

Ce travail démontre aussi qu'il est possible d'obtenir, à l'échelle du peuplement corallien, les surfaces développées des colonies traduites sous la forme d'un pourcentage de recouvrement développé. Ce pourcentage est obtenu à partir d'un coefficient prédéterminé et de valeurs de pourcentage de recouvrement en projection plane et verticale classiquement mesurées sur le terrain. Les différences observées entre peuplements à partir de valeurs de pourcentage de recouvrement en projection plane et verticale ne sont pas proportionnelles aux différences observées lorsque l'on considère le pourcentage de recouvrement en surface développée. Ceci s'explique par la

composition en forme de colonies, différente d'un peuplement à l'autre. La composition en forme est donc un facteur fondamental à prendre en compte avec le recouvrement plan, pour évaluer quantitativement les surfaces développées d'un peuplement corallien.

L'évaluation des surfaces développées à l'échelle d'un peuplement corallien laisse entrevoir diverses perspectives dans l'approche écologique et physiologique des récifs coralliens :

- appréciation affinée des variations quantitatives spatiales ou temporelles des peuplements coralliens ;
- évaluation des surfaces réellement disponibles aux organismes associés (e.g. zooxanthelles, macroalgues en cas de mortalité...);
- élargissement des études physiologiques (productivité, biomasse, métabolisme...) de la colonie à l'échelle de l'écosystème.

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec l'aide de J. Boutler, L. Laubier, M. Pichon et B. Salvat.

RÉFÉRENCES

- [1] Arias J.E., Fonctionnement trophique d'un écosystème récifal : secteur de Tiahura, île de Moorea, Polynésie française, thèse, E.P.H.E., Perpignan, 1994, 358 p.
- [2] Bouchon C., Étude quantitative des peuplements de Scléractiniaires du récif de Tiahura (Moorea, Polynésie française), Proc. 5th Int. Coral Reef Symp. 6, 1985, pp. 279–284.
- [3] Burris J.E., Porter J.W., Laing W., A. Effect of CO₂ concentration on coral photosynthesis, Mar. Biol. 75 (1983) 113–116.
- [4] Chancerelle Y., Caractérisation des paysages sous-marins récifaux de l'île de Moorea (Polynésie française), thèse, univ. Française du Pacifique, Papeete, 1996, 165 p.
- [5] Chancerelle Y., Salvat B., Characterising reefscapes, Abstracts of Proc. 7th Int. Coral Reef Symp. 1996, 34.
- [6] Chevalier J.P., Kuhlmann D.H., Les Scléractiniaires de Moorea, îles de la Société (Polynésie française), Bull. Soc. Océanistes 77 (23) (1983) 55–75.
- [7] Crossland C.J., In situ release of mucus and DOC-lipid from the corals *Acropora variabilis* and *Stylophora pistillata* in different light regimes, Coral Reefs 6 (1987) 35–42.

- [8] Dahl A.L., Surface area in ecological analysis: quantification of benthic coral-reef algae, *Mar. Biol.* 23 (1973) 239–249.
- [9] Davies P.S., Respiration in some Atlantic reef corals in relationship to vertical distribution and growth form, *Biol. Bull.* 9 (1980) 187–194.
- [10] Elliot J.M., Descamps H., Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques, *Ann. Limnol.* 9 (1973) 79–120.
- [11] English S., Wilkinson C., Baker V., Survey Manual for Tropical Marine Resources, Asean-Australia Marine Science Project, A.I.M.S. (Ed.), Townsville, 1997, 390 p.
- [12] Faure G., Degradation of coral reefs at Moorea island (French Polynesia) by *Acanthaster planci*, *J. Coast. Res.* 5 (2) (1989) 295–305.
- [13] Gattuso J.P., Écomorphologie, métabolisme, croissance et calcification du Scléactiniaire à zooxanthelles *Stylophora pistillata* (golfe d'Aqaba, Mer Rouge), Influence de l'éclaircissement, thèse, univ. Nice, 1987, 289 p.
- [14] Harold J.J., Hall R.E., A method for determining the surface areas of various aquatic plants, *Hydrobiologia* 20 (1962) 173–178.
- [15] Hoegh-Guldberg O., A method for determining the surface area of corals, *Coral Reefs* 7 (1988) 113–116.
- [16] Loya Y., Plotless and transect method, in: Stoddart D.R., Johannes R.E. (Ed.), *Coral reefs research methods*, Unesco, Monogr. Oceanogr. Methodol. Paris, 1978, pp. 197–217.
- [17] Marsh J.A., Primary productivity of reef-building calcareous red algae, *Ecology* 51 (2) (1970) 255–263.
- [18] Meyer J.L., Shultz E.T., Tissues condition and growth rate of corals associated with schooling fish, *Limnol. Oceanogr.* 30 (1985) 157–166.
- [19] Muscatine L., Falkowski P.G., Porter J.W., Dubinski Z., Fate of photosynthetically fixed carbon in light- and shade adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*, *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B* 222 (1984) 181–202.
- [20] Dum H.T., Odum E.P., Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll, *Ecol. Monogr.* 25 (3) (1955) 291–320.
- [21] Pianki E.R., Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts, *Am. Nat.* 100 (1966) 33–46.
- [22] Pichon M., Morrissey J., Benthic zonation and community structure of south island reef, Lizard Island, *Bull. Mar. Sci.* 31 (3) (1981) 581–593.
- [23] Pichon M., Problem of measuring and mapping coral colonies, in: Stoddart D.R., Johannes R.E. (Ed.), *Coral reefs research methods*, Unesco, Monogr. Oceanogr. Methodol. Paris, 1978, pp. 219–230.
- [24] Porcher M., Milieu tropical et intertropical et aménagement, ministère Environnement, (Ed.), Neuilly, 1992, 138 p.
- [25] Salvat B., Blanchissement et mortalité des Scléactiniaires sur les récifs de Moorea (archipel de la Société), *C. R. Acad. Sci. Série III* 314 (1992) 105–111.
- [26] Scherrer B., Biostatistiques, Gaëtan Morin (Ed.), Chicoutimi, Québec, 1984, 850 p.
- [27] Watson D.J., Comparative physiological studies on the growth of field crops, 1. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years, *Ann. Bot.* 11 (1967) 41–76.
- [28] Weinberg S., A comparison of coral reef survey methods, *Bijdragen tot de Dierkunde* 51 (2) (1981) 199–218.