

Observatoire du Milieu Marin Martiniquais

Evaluation de l'impact du cyclone DEAN
(Août 2007) sur les communautés benthiques et
de poissons du site Jardin Tropical en Martinique



Mars 2010



SOMMAIRE

I. INTRODUCTION	5
II. MATERIEL ET METHODES	6
1. PRESENTATION DU CADRE D'ETUDE : L'ILE DE LA MARTINIQUE	6
1.1 Climatologie	6
1.2 Les vents et la houle	6
2. CYCLONE DEAN	6
3. PLAN D'ECHANTILLONNAGE	8
3.1 Caractérisation du site d'étude.....	8
3.2 Suivi temporel	8
3.3 Caractérisation des communautés coraliennes	8
3.3.1. Richesse corallienne et biodiversité corallienne	9
3.3.2. Taux de nécrose	9
3.3.3. Taux de mortalité.....	9
3.4 Caractérisation des communautés ichtyologiques	10
3.4.1. Abondance, taille et biomasse des communautés ichtyologiques	10
III. RESULTATS	10
1. COMMUNAUTE CORALLIENNE.....	10
1.1 Diversité corallienne.....	10
1.2 Evolution de la couverture corallienne globale et par espèce.....	11
1.3 Evolution des couvertures coraliennes en fonction de leur forme	13
1.4 Taux de nécrose des colonies coraliennes	14
1.4.1. Taux de nécrose par espèce	14
1.4.2. Taux de nécrose selon la forme des colonies	15
1.4.3. Taux de mortalité.....	15
2. COMMUNAUTE ICHTYOLOGIQUE	16
2.1. Etat du peuplement par familles en juillet 2007	16
2.2. Evolution générale des densités et biomasses totales de la communauté de poissons avant et après passage du cyclone Dean	17
2.3. Evolution des densités et des biomasses de la communauté de poissons par famille	18
2.4. Evolution des densités et des biomasses de la communauté de poisson selon les régimes trophiques 20	
2.5. Evolution des densités et des biomasses de la communauté de poisson par classe de taille.....	23
IV. DISCUSSION.....	25
1. COMMUNAUTE CORALLIENNE.....	25
2. COMMUNAUTE ICHTYOLOGIQUE	27
V. CONCLUSION	29
REFERENCES	30
ANNEXE 2 : TRADUCTION DE LA PUBLICATION DE ROUSSEAU Y. EN 2010 (ACCEPTEE DANS CYBIUM).....	33

Liste des figures

Figure 1. Trajectoire du cyclone Dean dans l'arc des petites Antilles le 17 août 2007 (météo France) ..	7
Figure 2. Données du houlographe du canal de Sainte Lucie dans la nuit du 16 au 17 août 2007 (météo France)	7
Figure 3. Sites des suivis IFRECOR de Jardin Tropical et Pointe Borgnesse. A droite carte de la Martinique avec les différentes biocénoses (© OMMM), à gauche zoom sur les récifs coralliens du sud avec en rouge, la localisation des transects permanents	8
Figure 4. Evolution du taux de recouvrement corallien (%) sur le transect permanent du site de Jardin Tropical et Pointe Borgnesse selon les différentes périodes (<i>données IFRECOR</i>). T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08.....	12
Figure 5. Evolution du taux de recouvrement corallien (% de recouvrement par espèce) sur le transect permanent du site Jardin Tropical avant et après le passage du cyclone DEAN (août 2007). T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08	12
Figure 6. Evolution du taux de recouvrement corallien en fonction des différentes formes (% digité, encroûtant, foliacé, massif) sur le transect permanent du site Jardin Tropical avant et après le cyclone DEAN (août 2007). T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08.	13
Figure 7. Evolution du taux de nécrose par type de formes des colonies (%) sur le transect du site Jardin Tropical avant (saison humide et sèche de 2006) et après le cyclone DEAN (août 2007). Avec SS 06 = juillet 06, SS 06 = décembre 06 et T1= août 07.....	15
Figure 8. Classification de la mortalité des colonies coraliennes, exprimée en % de la longueur totale en corail sur le transect - août 2007 (T1).....	16
Figure 9. Composition du peuplement de poissons du site Jardin Tropical (répartition par familles) avant le passage du cyclone DEAN (point zéro = T0). a) Densités (ind/300 m ²) par familles et b) densités (ind/300 m ²) par familles sans les Pomacentridae et Scaridae.....	17
Figure 10. Evolution de la densité en poissons (ind/300m ²) sur le transect permanent du site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	18
Figure 11. Evolution de la biomasse (g/300 m ²) sur le transect permanent du site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	18
Figure 12. Evolution des abondances et biomasses des familles de poissons (sans les Pomacentridae) sur le transect permanent du site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage: a) densités (ind/300 m ²) et b) biomasse (g/300 m ²). T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	20
Figure 13. Evolution des densités en poissons (ind/300m ²) par régimes trophiques : des Pomacentridae (a) et des autres familles (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	21
Figure 14. Evolution des biomasses en poissons (g/300 m ²) des Pomacentridae (a) et des autres familles (b). T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	21
Figure 15. Evolution des densités en poissons (ind/300m ²) des Pomacentridae omnivores (a) et planctonophages (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	21
Figure 16. Répartition des densités (ind/300m ²) par classe de taille chez les Pomacentridae (a) et des autres familles (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	24
Figure 17. Répartition des biomasses (g/300m ²) par classe de taille chez les Pomacentridae (a) et des autres familles (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.	25
Figure 18. Photos illustrant les dégâts du cyclone Dean sur les colonies coraliennes : a) et b) destruction massive de <i>Madracis Mirabilis</i> et c) et d) <i>Montastrea annularis</i> © OMMM - JP Maréchal.	27
Figure 19. Photos de a) <i>Stegastes partitus</i> adultes et de b) <i>Stegastes planifrons</i> adultes et juvénile (jaune) © OMMM - Y Rousseau.....	29

Liste des tableaux

Tableau 1. Plan d'échantillonnage et attribution de codes aux différentes périodes et stations. Avec T0 comme point de référence, T1, T2, T3 et T4 témoin du cyclone Dean.	8
Tableau 2. Plan d'échantillonnage et attribution de codes aux différentes périodes et stations. Avec T0 comme point de référence, T1, T2, T3 et T4 témoin du cyclone Dean.	10
Tableau 3. Richesse spécifique et attribution de codes et de formes aux différentes espèces corallliennes. T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08.....	11
Tableau 4. Taux de nécrose moyens (%) par espèce sur le site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage. Avec SS 06 = juillet 06, SS 06 = décembre 06 et T1= août 07.	14

I. Introduction

Les récifs coralliens sont régulièrement exposés à des perturbations d'origines naturelles et anthropiques (Hugues et al., 2003), comme les cyclones, la surpêche, les pollutions (Zann, 1994 ; Wilby et al., 1997) et les dérèglements liés aux effets du changement climatique (Knowlton, 2001 ; Bellwood et al. 2004). Les perturbations naturelles majeures sont représentées essentiellement par les cyclones (Rogers 1993; Harmelin-Vivien 1994) et les événements de blanchissements coralliens (Gleason 1993; Hoegh-Guldberg 1999; Wilkinson *et al.*, 1999, 2005), dont les conséquences à court terme sont très importantes en terme de dégradations. Les perturbations cycloniques sont fréquentes et peuvent avoir un impact significatif sur la dynamique des communautés des récifs coralliens caribéens (Adams et Ebersole, 2004). Les espèces de Scléractiniaires (coraux durs) sont particulièrement sensibles aux cassures, fractures et renversements des colonies. La destruction de ces massifs crée de nouveaux espaces favorables au développement du turf ou des macroalgues (Littler et Littler, 1999 ; Lapointe, 1997 ; Hugues, 1994). Les dégâts physiques sur les récifs ont tendance à aplanir l'habitat, notamment celui des poissons, entraînant des variations de structure de peuplements (Woodley *et al.*, 1981; Edmunds et Witman, 1991; Hubbard *et al.*, 1991; Bythell *et al.*, 1993; Blair *et al.*, 1994). En effet, bien que certaines espèces de poissons puissent être redistribuées en fonction des changements d'habitats associés au cyclone, d'autres peuvent être résilientes au cyclone (Walsh, 1983; Fenner 1991; Bouchon et al., 1994). Dans les Caraïbes, la couverture corallienne des récifs a diminué d'environ 80% au cours des trois dernières décennies (Gardner et al., 2003, Wilkinson, 2008) et l'abondance de certaines espèces coraliennes a diminué fortement dans la région (Precht et al., 2002).

Le nombre de cyclones est relativement stable depuis plusieurs années mais les effets du changement climatique global semble avoir augmenté leur force et leur intensité (Walsh et Ryan, 2000 ; Webster et al., 2005). Ces perturbations naturelles longtemps considérées comme déterminantes pour la structure et la fonction des écosystèmes récifaux (Harmelin-Vivien, 1994), sont difficilement prévisibles, notamment du point de vue de leur impact sur les communautés récifales.

La Martinique est l'une des îles les moins touchées de la région Caraïbe avec en moyenne un cyclone tous les 15 ans. En 2007, l'île a été sévèrement frappée par le cyclone Dean dans la nuit du 16 au 17 août 2007. Le cyclone a eu un impact significatif sur les récifs du sud de l'île

principalement en raison de la forte houle sud/sud-est générée dans le canal de Sainte Lucie. L'objet de ce rapport est de donner des éléments d'évaluation des dégâts occasionnés par le passage du cyclone sur le site Jardin Tropical (site du suivi annuel IFRECOR), au sud de la Martinique, sur les communautés récifales benthiques et les peuplements ichthyologiques.

II. Matériel et méthodes

1. Présentation du cadre d'étude : l'île de la Martinique

La Martinique est une île d'origine volcanique (Montagne Pelée) localisée dans la mer des Caraïbes ($14^{\circ}50'$ N et $14^{\circ}23'$ N). Elle a une superficie de 1.128 km^2 . La Martinique est au centre de l'archipel des Petites Antilles, et se situe au sud de l'île de la Dominique et au nord de l'île de Sainte Lucie.

1.1 Climatologie

La Martinique bénéficie d'un climat tropical rythmé par l'alternance d'une saison sèche, le carême (de décembre à juin) et d'une saison pluvieuse, l'hivernage (de juillet à novembre). La saison des pluies est propice au passage d'ondes, de dépressions tropicales et certaines années de cyclones.

1.2 Les vents et la houle

Des vents d'alizé sont générés par l'anticyclone des Açores et soufflent régulièrement durant toute l'année de secteur Est. Ainsi, se forme une houle du secteur est à nord-est. Plus rarement, la côte caraïbe est soumise à une houle très puissante et dévastatrice de secteur nord-ouest, résultant de l'activité cyclonique dans le Golfe du Mexique.

2. Cyclone Dean

Une importante perturbation cyclonique nommée Dean a touché l'île de la Martinique en 2007. Le cyclone, de catégorie 2, a traversé l'arc antillais et touché la Martinique dans la nuit du 16 au 17 août 2007 (Fig.1). L'œil du cyclone est passé à quelques kilomètres du sud de la Martinique, dans le canal de Sainte Lucie, générant ainsi de fortes rafales supérieures à 170 km/h, d'importantes précipitations ainsi qu'une forte houle (orientation Sud-Sud-Est). D'après les données enregistrées par le houlographe du canal de Sainte Lucie (sud de la Martinique), les hauteurs maximales de houles enregistrées ont atteint 7 m de hauteur avant que le houlographe ne cède (Fig.2), impliquant une forte destruction parmi les plus riches récifs coralliens du sud de la Martinique.

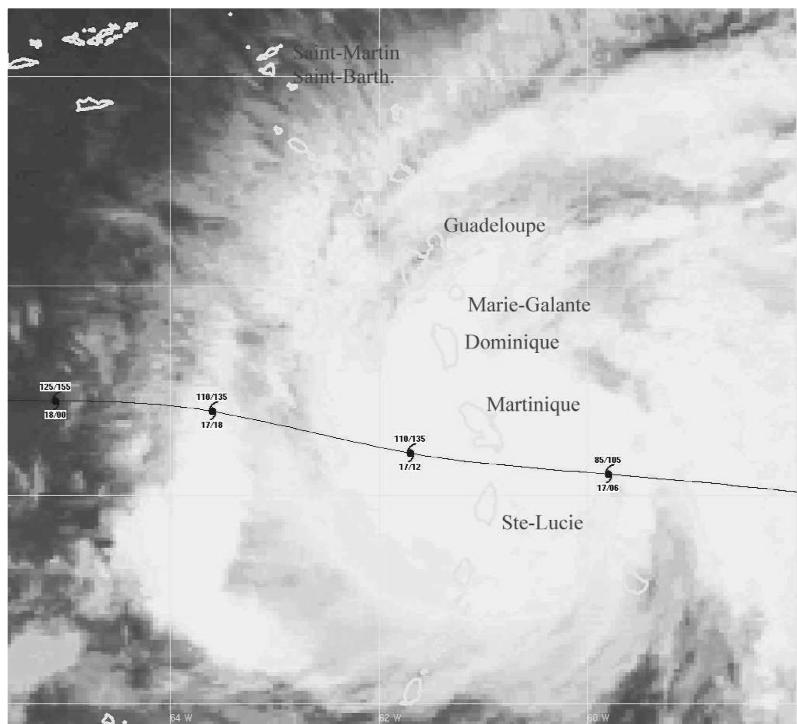


Figure 1. Trajectoire du cyclone Dean dans l'arc des petites Antilles le 17 août 2007 (météo France).



Figure 2. Données du houlographe du canal de Sainte Lucie dans la nuit du 16 au 17 août 2007 (météo France).

3. Plan d'échantillonnage

3.1 Caractérisation du site d'étude

Le site Jardin Tropical a été retenu pour mener une campagne d'échantillonnage rapide suite au passage du cyclone Dean. Les plongées ont été effectuées sur les transects permanents du suivi annuel IFRECOR (Fig.3). Le transect permanent a été mis en place en novembre 2004, à une profondeur de 12 m. Il s'agit d'un récif de type frangeant.

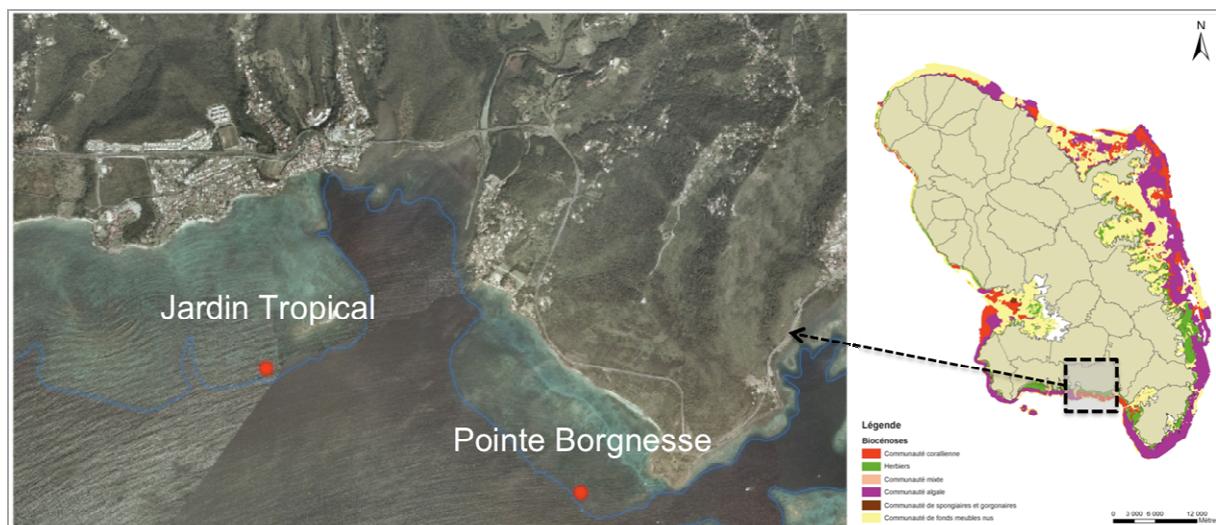


Figure 3. Sites des suivis IFRECOR de Jardin Tropical et Pointe Borgnesse. A droite carte de la Martinique avec les différentes biocénoses (© OMMM), à gauche zoom sur les récifs coralliens du sud avec en rouge, la localisation des transects permanents.

3.2 Suivi temporel

Chaque année, des suivis sont réalisés à la saison humide et à la saison sèche. Dans le cadre de cette étude, les plongées ont été effectuées 13 jours après le passage du cyclone (Tab.1).

Tableau 1. Plan d'échantillonnage et attribution de codes aux différentes périodes et stations. Avec T0 comme point de référence, T1, T2, T3 et T4 témoin du cyclone Dean.

Périodes d'échantillonnage	Code	Pré cyclone (= T0)	Après cyclone (= T1)	Après cyclone (= T2)	Après cyclone (= T3)	Après cyclone (= T4)
Jardin Tropical	JT	Juillet 2007	Août 2007	Novembre 2007	Juillet 2008	Décembre 2008

3.3 Caractérisation des communautés coraliennes

Seule la communauté corallienne a été prise en compte sur le transect permanent. Chaque colonie a été identifiée à l'espèce et mesurée (longueur, largeur, hauteur). Les taux de nécroses des tissus ont été évalués visuellement en pourcentage de la surface totale de la

colonie.

3.3.1. Richesse corallienne et biodiversité corallienne

La richesse spécifique est calculée à partir du nombre total d'espèces comptabilisées sur le transect. La part de chaque espèce est rapportée au total d'espèces comptabilisées. La diversité est estimée par l'indice de Shannon (H') calculé selon la formule :

$$H' = -\sum (ni/N) \log_2 (ni/N)$$

avec : ni = nombre d'individus de l'espèce i

N = nombre d'individus total

Le pourcentage de couverture de chaque espèce par rapport à la couverture totale de toutes les espèces sur le transect est calculé. Les données sont présentées par espèces.

3.3.2. Taux de nécrose

Le pourcentage de nécrose des colonies coraliennes peut être rapporté à la surface des colonies estimée selon la formule de la demi-sphère $S = 2/3 \pi \cdot R^3$. Deux indices sont calculés : le pourcentage de surface nécrosée par rapport à la surface totale en corail sur le site et le pourcentage moyen sur le site. Le nombre de colonies et les espèces touchées sont comptabilisés.

Les estimations de nécroses n'ont pas été effectuées en 2007. La comparaison est faite avec les données des saisons sèches et humides 2006.

3.3.3. Taux de mortalité

Une évaluation des taux de mortalité des colonies coraliennes a été réalisée à l'aide de transects de 10 m placés aléatoirement sur le site Jardin Tropical, en août 2007. La longueur des colonies coraliennes (corail vivant et corail mort) interceptées par le transect est notée et rapportée à la longueur totale du transect. L'état de santé de chaque colonie est estimée visuellement selon 3 catégories : vivant, mort récente et mort ancienne. L'évaluation de l'état de santé des colonies coraliennes a été faite selon la méthode AGRRA (Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment). La mort ancienne est définie pour une colonie corallienne dont les corallites ont été supprimées ou recouvertes par des organismes difficilement détachables (algues ou invertébrés). La mort récente est caractérisée par la présence de parties non vivantes sur le corail dans lequel les structures de corallites sont soit blanchies soit encore intactes, voire un peu érodées mais facilement identifiables. Le cumul des longueurs en corail mort ou vivant sur le transect permet de calculer une moyenne pour chaque état et d'évaluer la

mortalité engendrée par la perturbation cyclonique.

3.4 Caractérisation des communautés ichtyologiques

L'échantillonnage des peuplements de poissons a été réalisé sur 5 transects de 30 m de long et 2 m de large, soit une surface de 300 m². Le recensement est effectué par un plongeur nageant à vitesse régulière et qui déroule un fil dont la couleur change tous les 30 m.

Le recensement des espèces de poissons repose sur une liste d'espèces cibles (Annexe 1 – Bouchon et al., 2004), établie sur les connaissances du rôle écologique des espèces dans l'écosystème récifal. La sélection représente tous les régimes trophiques (herbivores, omnivores, carnivores I, carnivores II et piscivores). La présence de familles particulières peut donner une indication de l'état de santé du récif, plus ou moins dégradé. Par exemple, les poissons herbivores de la famille des Scaridae et des Acanthuridae ont un rôle important de régulation du développement des macroalgues. Certaines familles ont été choisies en raison de leur importance commerciale et de la pression de pêche à laquelle elles sont exposées (Serranidae).

3.4.1. Abondance, taille et biomasse des communautés ichtyologiques

Lors de la plongée, tous les poissons sont dénombrés (abondance) et classé par taille (classes de taille) (Tab. 2).

Tableau 2. Plan d'échantillonnage et attribution de codes aux différentes périodes et stations. Avec T0 comme point de référence, T1, T2, T3 et T4 témoin du cyclone Dean.

Abondance	<i>Classes</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	<i>Individus</i>	1	2	3_5	6_10	11_30	31_50	51_100	101_300	301_500	501_1000
Taille	<i>Classes</i>	1	2	3	4	5	6	7	8		
	<i>Individus</i>	<5	5_10	10_15	15_20	20_30	30_40	40_50	>50		

III. Résultats

1. Communauté corallienne

1.1 Diversité corallienne

Dix sept espèces de coraux ont été recensées sur le transect du site Jardin Tropical pour l'ensemble des échantillonnages, avec une variabilité de 12 à 15 espèces selon la période.

La période T1 donne la plus faible valeur de diversité (H'), avec un indice de Shannon de

2,61, en comparaison avec les périodes pré et post cycloniques équivalentes à 2,8 (Tab. 3).

Tableau 3. Richesse spécifique et attribution de codes et de formes aux différentes espèces corallines. T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08.

Espèces	Code	Morphologie	Période d'échantillonnage				
			T0	T1	T2	T3	T4
<i>Agaricia agaricites</i>	AAGA	Foliacé	*		*	*	*
<i>Agaricia sp.</i>	Agar sp.	Foliacé		*			
<i>Colpophyllia natans</i>	CNAT	Massif	*	*	*	*	*
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	DLAB	Massif	*	*	*	*	*
<i>Diploria stokesii</i>	DSTO	Massif					*
<i>Madracis decactis</i>	MDEC	Digité	*	*	*	*	*
<i>Madracis mirabilis</i>	MMIR	Digité	*	*	*	*	*
<i>Meandrina meandrites</i>	MMEA	Encroûtant					*
<i>Millepora alcicornis</i>	MALC	Encroûtant					*
<i>Millepora sp.</i>	MILL	Encroûtant	*			*	
<i>Montastrea annularis</i>	MANN	Massif	*	*	*	*	*
<i>Montastrea cavernosa</i>	MCAV	Massif	*	*	*	*	*
<i>Montastrea faveolata</i>	MFAV	Massif	*	*	*	*	*
<i>Montastrea franksi</i>	MFRA	Massif		*	*	*	*
<i>Porites astreoides</i>	PAST	Encroûtant	*	*	*	*	*
<i>Porites porites</i>	PPOR	Digité	*	*	*	*	*
<i>Siderastrea siderea</i>	SSID	Massif		*	*	*	*
Richesse spécifique			11	12	12	13	15
Indice de diversité (H')			2,81	2,61	2,82	2,66	2,76

1.2 Evolution de la couverture corallienne globale et par espèce

Après le passage de Dean, la couverture corallienne diminue jusqu'à fin 2007, de 29,3% à T0, à 26,3% à T1 puis 23% à T2 (Fig.4). Le pourcentage de couverture en corail est stable entre T2 et T3 (23% et 23,4%) mais atteint 20,2% en décembre 2008 (T4). La perte en corail vivant sur le site Jardin Tropical équivaut à 31%.

Trois espèces dominent le peuplement, *M. faveolata*, *M. mirabilis* et *P. astreoides* (Fig.5). Le taux de recouvrement de *M. faveolata* est de 47,4%, juste après le passage du cyclone Dean (T1). Entre T0 et T1, la couverture relative de l'espèce double (25,9% à 47,4%), puis rediminue à 40% en 2008. *P. astreoides* suit une tendance similaire, soit une augmentation après le passage du cyclone Dean, mais dans des proportions moindres. En effet, la couverture passe de 13,9% en juillet 2007 à 20,3% en décembre 2008. A l'inverse de ces deux espèces, le taux de couverture de *M. mirabilis* chute dès T1 (Fig.6), passant de 38,8% en juillet 2007 à 20,7% en août 2007, et atteignant seulement 12,5% à T4.

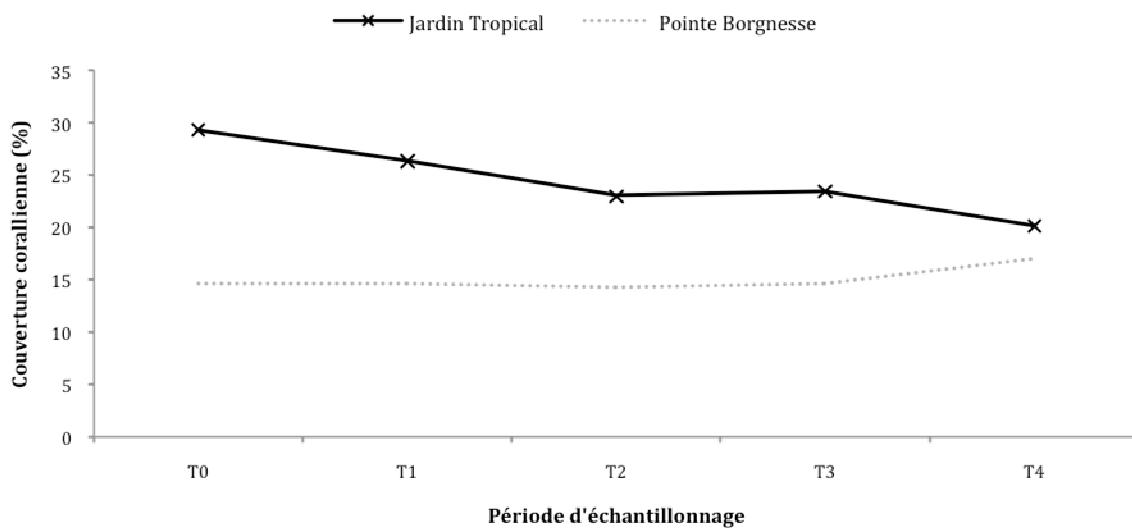


Figure 4. Evolution du taux de recouvrement corallien (%) sur le transect permanent du site de Jardin Tropical et Pointe Borgnesse selon les différentes périodes (*données IFRECOR*). T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08.

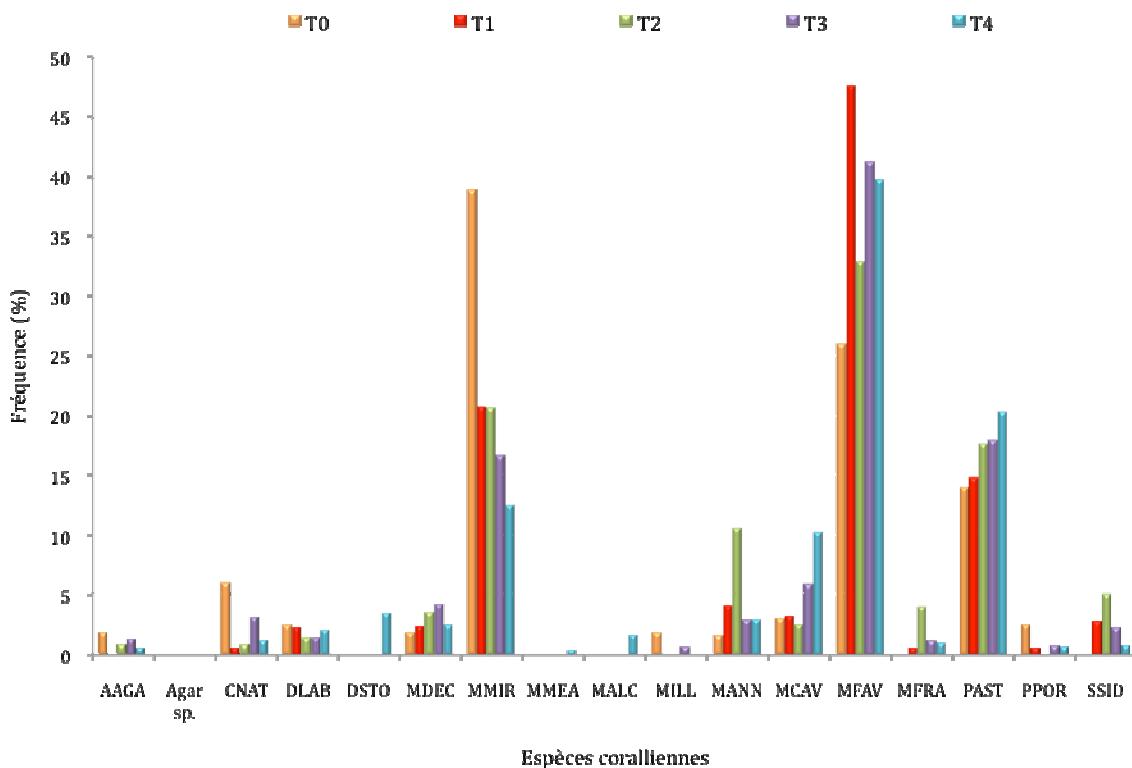


Figure 5. Evolution du taux de recouvrement corallien (% de recouvrement par espèce) sur le transect permanent du site Jardin Tropical avant et après le passage du cyclone DEAN (août 2007). T0= juillet 07, T1= août 07, T2= novembre 07, T3= juillet 08, T4= décembre 08.

Le taux de couverture de *M. annularis* (Fig.5) semble augmenter entre T1 et T2, passant de 14,1% à 10,5%, puis diminue à 2,9% entre T3 et T4. Enfin, la couverture de *C. natans* est réduite à 1,2% en décembre 2008 contre 6% en juillet 2007.

La couverture des autres espèces corallines, représentées à moins de 5%, est difficilement interprétable.

Etant donné la proximité du site Pointe Borgnesse (Fig.3), autre site du suivi IFRECOR, l'évolution de la couverture corallienne entre ces deux sites a été comparée. D'après les données des suivis IFRECOR, la couverture corallienne est stable entre les années 2007 et 2008 (15% et 17%). Le site Pointe Borgnesse a été moins affecté par le passage du cyclone, notamment du fait de la protection du site par la pointe Dunkerque, alors que Jardin Tropical ne présente aucune protection contre une houle d'orientation Sud-Sud Est.

1.3 Evolution des couvertures corallines en fonction de leur forme

La variabilité des réponses des différentes espèces de corail au passage du cyclone peut avoir des éléments de réponse dans l'analyse des formes des colonies.

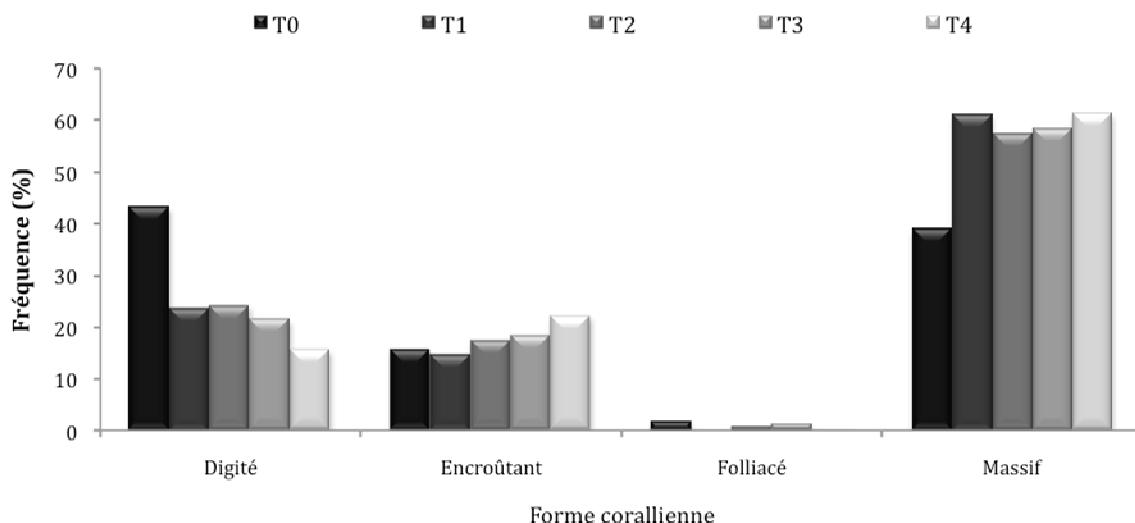


Figure 6. Evolution du taux de recouvrement corallien en fonction des différentes formes (% digité, encroûtant, foliacé, massif) sur le transect permanent du site Jardin Tropical avant et après le cyclone DEAN (août 2007). T0=juillet 07, T1=aôut 07, T2=novembre 07, T3=juillet 08, T4=décembre 08.

En classant les espèces par forme, deux catégories se distinguent en fonction de leur résistance : coraux digités et coraux massifs (Fig.6). Le taux de couverture de la première catégorie diminue de moitié juste après le passage du cyclone (43,3% à T0 contre 23,8% à T1). Ce déclin des espèces corallines digitées se poursuit jusqu'en décembre 2008 (15,7% à

T4). L'espèce *M. mirabilis* est la plus touchée parmi les espèces échantillonnées (Fig.5). Le taux de recouvrement des coraux de forme massive est de 61,2% du recouvrement total en corail à T1, contre 39,1% à T0, soit une augmentation relative de 56,5%. Ce taux est stable dans les campagnes suivantes. Les coraux de forme encroûtante (cf. Tableau 3), peu exposés, ont un taux de recouvrement évoluant progressivement au cours des différentes périodes d'échantillonnage, de 15,8% (T0) à 22,3% (T4).

1.4 Taux de nécrose des colonies coraliennes

1.4.1. Taux de nécrose par espèce

Sur un total de 77 colonies recensées à T1, 49 présentent des signes de nécrose, soit 63,6% (Tab.3) de colonies touchées. Les taux de nécrose observés aux saisons sèche et humide 2006 étaient respectivement de 60% et 19%.

Tableau 4. Taux de nécrose moyens (%) par espèce sur le site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage. Avec SS 06 = juillet 06, SS 06 = décembre 06 et T1= août 07.

<i>Espèces</i>	<i>Code</i>	<i>Morphologie</i>	<i>Période d'échantillonnage</i>		
			<i>SS 06</i>	<i>SH 06</i>	<i>T1</i>
<i>Colpophyllia natans</i>	<i>CNAT</i>	Massif	-	20	-
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	<i>DLAB</i>	Massif	40	10	80
<i>Eusmilia fastigiata</i>	<i>EFAS</i>	Digité	50	-	-
<i>Montastrea annularis</i>	<i>MANN</i>	Massif	30	15	-
<i>Montastrea cavernosa</i>	<i>MCAV</i>	Massif	80	-	30
<i>Madracis decactis</i>	<i>MDEC</i>	Digité	38	40	48
<i>Montastrea faveolata</i>	<i>MFAV</i>	Massif	55	37	47
<i>Montastrea franksi</i>	<i>MFRA</i>	Massif	-	-	40
<i>Madracis mirabilis</i>	<i>MMIR</i>	Digité	46	45	68
<i>Porites astreoides</i>	<i>PAST</i>	Encroûtant	41	39	27
<i>Porites porites</i>	<i>PPOR</i>	Digité	60	-	-
<i>Siderastrea siderea</i>	<i>SSID</i>	Massif	-	-	-
Pourcentage de colonies nécrosées			60	19	64
Pourcentage moyen de nécrose sur le site			48	35	59

A l'échelle du site, le pourcentage moyen de nécrose a été estimé par cumul des pourcentages de nécrose de chaque colonie. Ainsi, par rapport à la saison humide 2006, le pourcentage moyen de nécrose sur Jardin Tropical après le cyclone a augmenté de 28,6% (35% en saison humide 2006 contre 45% en août 2007). La proportion de surface nécrosée par rapport à la surface totale en corail sur le transect équivaut à 59,3% en août 2007, contre un taux de 36,9% en saison humide 2006, soit une hausse de 60,7%. Le pourcentage de nécrose observé en juillet 2006 (73,5%), le plus élevé, témoigne de la sévérité du

blanchissement et du développement des maladies bactériennes intervenues lors des évènements de températures anormalement élevées en 2005.

Deux espèces ont particulièrement été affectées: *Diploria labyrinthiformis* et *Madracis mirabilis*. La première espèce atteint 80% de nécrose (taux moyen) en août 2007, soit huit fois plus qu'en décembre 2006 (10%). *M. mirabilis* présente des taux de nécrose stables (~45%) en 2006 qui s'élèvent à 68% en août 2007 (T1), soit une augmentation de 51,1%.

1.4.2. Taux de nécrose selon la forme des colonies

Les coraux les plus affectés sont les formes digitées (Fig.7). La proportion de colonies digitées nécrosées atteint 58% de l'ensemble des colonies lors de l'échantillonnage à T1, soit un surplus de 36,2% et 19,1% par rapport aux saisons humide et sèche de 2006.

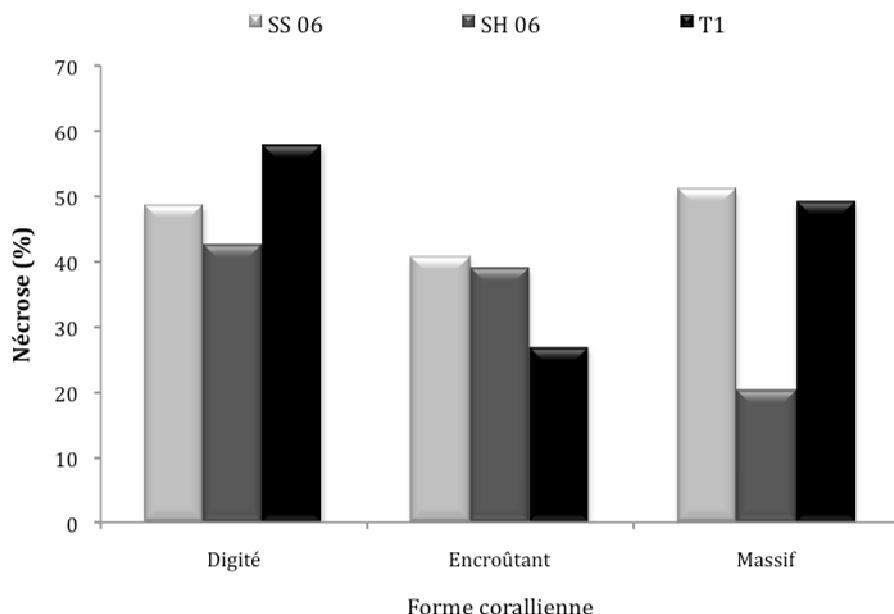


Figure 7. Evolution du taux de nécrose par type de formes des colonies (%) sur le transect du site Jardin Tropical avant (saison humide et sèche de 2006) et après le cyclone DEAN (août 2007). Avec SS 06 = juillet 06, SH 06 = décembre 06 et T1= août 07.

Les valeurs des taux de nécrose des coraux encroûtants baissent au cours du temps, passant de 40,7% en saison humide 2006 à 26,9% en août 2007.

Les valeurs calculées pour les coraux massifs sont de 49,3% à T1 contre 51,1% en saison humide 2006.

1.4.3. Taux de mortalité

L'évaluation des états de santé des colonies coraliennes sur le site Jardin Tropical indique un taux de mortalité récente de 21,9% ($192,13 \pm 172,4$ cm/transect. Fig.8). La plupart des

colonies (52,9%) présentent des surfaces nécrosées associées à une mortalité ancienne (recouvertes de turf). Les parties vivantes des coraux comptent pour 25% de la longueur totale en corail sur le transect.

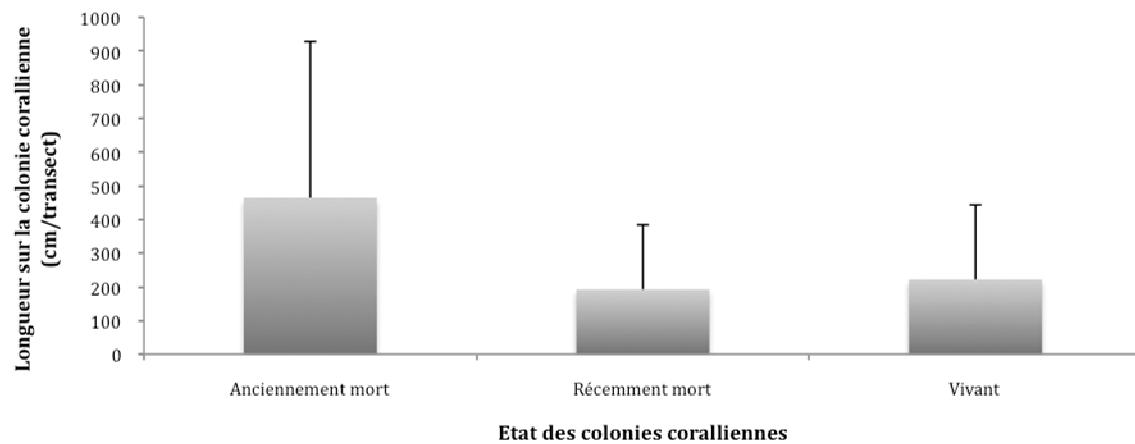


Figure 8. Classification de la mortalité des colonies coraliennes, exprimée en % de la longueur totale en corail sur le transect - août 2007 (T1).

2. Communauté ichtyologique

Lors de l'ensemble des campagnes d'échantillonnages, 4 364 poissons ont été dénombrés, appartenant à 11 familles et répartis en 34 espèces (*Annexe 1*). La richesse spécifique est relativement stable sur le site Jardin Tropical avec des valeurs comprises entre 20 et 22 espèces. En août 2007, juste après le cyclone, 17 espèces sont comptabilisées contre un maximum de 26 espèces en décembre 2008 (*Annexe 1*).

La campagne d'échantillonnage réalisée en juillet 2007 donne un état préalable de la composition des peuplements de poissons sur le site Jardin Tropical, avant le passage du cyclone.

2.1. Etat du peuplement par familles en juillet 2007

La répartition des densités par famille montre que les Pomacentridae contribuent très majoritairement à la structuration du peuplement avec 629 ind/300 m², équivalent à 78% de l'abondance totale (Fig.19a). Les Scaridae représentent également une part importante de la communauté avec 155 ind/300 m². Ces deux familles ont été analysées séparément du reste du peuplement, leurs abondances respectives pouvant masquer les informations relatives aux autres familles. Pour chaque analyse, les données sont traitées sans la famille des Pomacentridae, très largement majoritaire. Les Lutjanidae constituent la troisième famille la plus représentative du peuplement avec 8 ind/300 m², suivis des Serranidae et des Haemulidae

avec des valeurs identiques égales à 4 ind/300 m² (Fig.9b). Les Aulostomidae et les Acanthuridae sont faiblement représentés avec 3 ind/300 m² et 1 ind/300 m² respectivement.

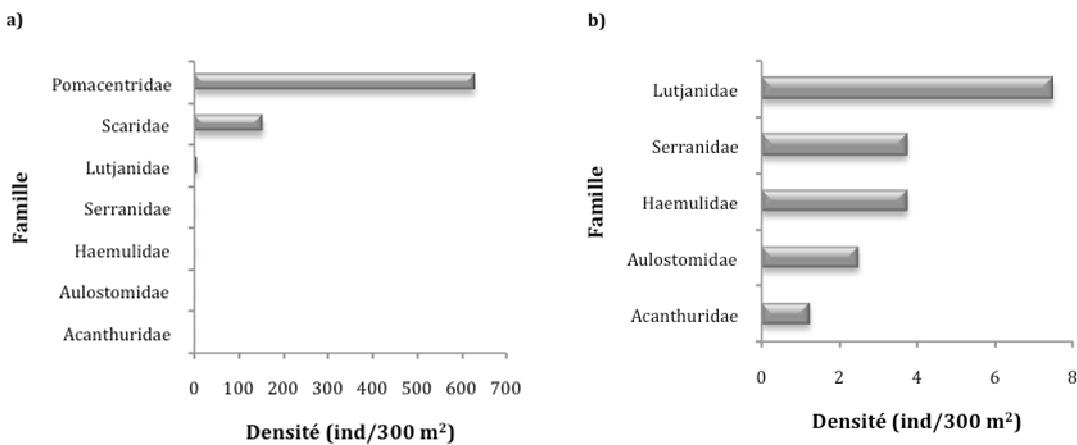


Figure 9. Composition du peuplement de poissons du site Jardin Tropical (répartition par familles) avant le passage du cyclone DEAN (point zéro = T0). a) Densités (ind/300 m²) par familles et b) densités (ind/300 m²) par familles sans les Pomacentridae et Scaridae.

2.2. Evolution générale des densités et biomasses totales de la communauté de poissons avant et après passage du cyclone Dean

Juste après le passage du cyclone en août 2007, les densités cumulées des différentes espèces (toutes familles confondues sans les Pomacentridae) diminuent (Fig.10). Les valeurs passent de 174 ind/300 m² à 99 ind/300 m², respectivement entre T0 et T1 et atteignent 96 ind/300 m² à T2. En décembre 2008, la densité totale augmente légèrement à 141 ind/300 m² (T4). Les espèces cumulées (sans les Pomacentridae) représentent 21,7% de l'abondance totale au point T0. Leur densité chute par la suite entre T1 et T4, ne constituant plus que 15% de l'abondance totale. A l'inverse, les espèces de Pomacentridae connaissent une augmentation dès T2, avec un pic d'abondance atteint en juillet 2008 (1125 ind/300 m² à T3), soit 90,4 % du peuplement.

La biomasse totale (sans Pomacentridae) est relativement stable au cours des quatre premières périodes (environ 9000 g/300 m²) puis augmente à 11 612,4 g/300 m² à T4 (Fig.11). Les valeurs de biomasses en Pomacentridae augmentent considérablement suite au passage de Dean avec des valeurs atteignant 9225,3 g/300 m² à T1. La biomasse des Pomacentridae augmente de 25% entre T0 et T1 (39,7% à T0 contre 49,6% à T1 et 47% à T2) puis se stabilise à 40%.

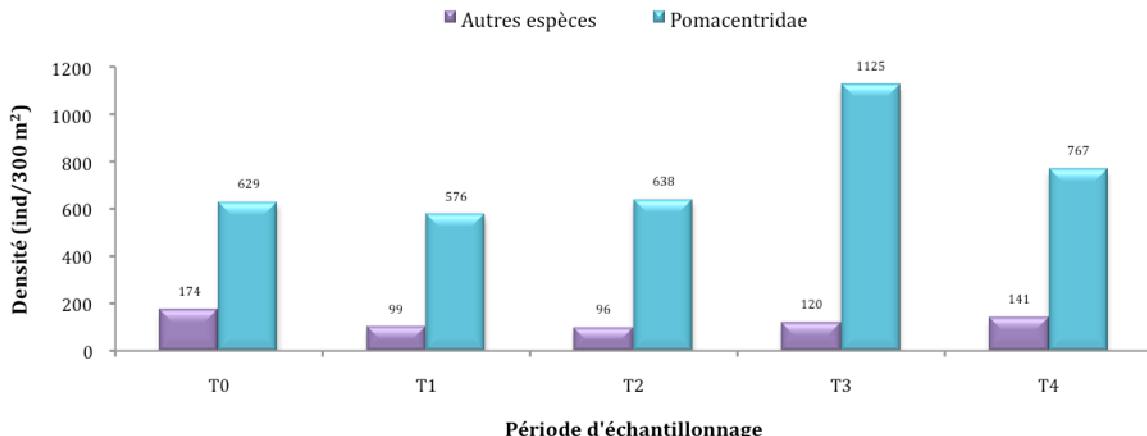


Figure 10. Evolution de la densité en poissons (ind/300m²) sur le transect permanent du site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

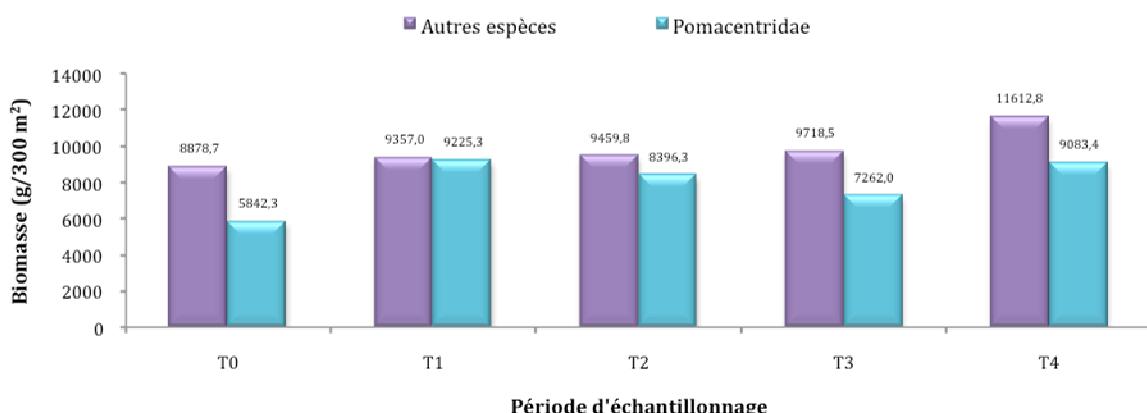


Figure 11. Evolution de la biomasse (g/300 m²) sur le transect permanent du site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

2.3. Evolution des densités et des biomasses de la communauté de poissons par famille

Le peuplement ichtyologique est principalement composé de Pomacentridae. Cette famille dépasse toujours 80% de l'abondance totale sur l'ensemble des campagnes d'échantillonnage. Les densités des Pomacentridae augmentent à partir de T2 avec 638 ind/300 m² et atteignent 1125 ind/300 m² à T3 (Fig.10). Plusieurs espèces composent la famille des Pomacentridae sur le site Jardin Tropical, notamment *Stegastes leucostictus*, *S. partitus* et *S. planifrons*. Les effectifs de *S. partitus* doublent à T2 (237 ind/300 m²) et triplent à T3 (653 ind/300 m²). Par contre la biomasse des Pomacentridae diminue jusqu'à T3 avec 7262 g/300 m² (Fig.11).

La densité des Scaridae, largement représentatifs de la communauté de poissons (19,3% du peuplement global à T0) diminue fortement après le passage du cyclone, de 155 ind/300 m² à T0 et 52 ind/300 m² à T3 (Fig.12a). Les Scaridae ne représentent alors plus que 7% de l'abondance totale du peuplement ichtyologique. La valeur de densité à T4 est équivalente à

celle évaluée avant le cyclone (111 ind/300 m²), représentant 12,2% de l'ensemble de la communauté. La biomasse des Scaridae diminue après le passage de Dean, avec 5378,3 g/300 m² à T0 et 3445,1 g/300 m² à T3 (Fig.12b). A T0, les Scaridae représentent 36,5% de la biomasse totale contre 20% à T1, T2 et T3. Au point T4, la valeur de biomasse remonte à 5827,5 g/300 m² soit 28,2% de la communauté ichtyologique.

Les Lutjanidae représentent une faible part de la communauté ichtyologique, environ 0,5%. La densité diminue d'un facteur 2 après le passage du cyclone de 8 ind/300 m² à T0 à 4 ind/300 m² à T2. En fin d'année 2007, la densité atteint 10 ind/300 m², puis se stabilise à 4 ind/300 m². La biomasse augmente de 1441,1 g/300 m² à T0 à 3282,6 g/300 m² à T2. A T3 la biomasse chute à 885,6 g/300 m² puis passe à 2350,6 g/300 m² à T4. Le faible nombre d'individus de cette famille rend difficile l'interprétation des variations observées.

La famille des Serranidae évolue peu au cours des différentes périodes d'échantillonnage, avec des densités variables, de 4 à 7 ind/300 m², équivalentes à environ 0,5% de la communauté totale. Cependant, à T3, la densité est plus élevée avec 19 ind/300 m². Les variations des densités s'expliquent par le recensement de six *Cephalopholis fulvus*, poissons habituellement rares dans les récifs de Martinique (données suivis IFRECOR). Les valeurs de biomasses sont très variables au cours des différentes périodes d'échantillonnage. La biomasse augmente considérablement suite au passage du cyclone avec des valeurs passant de 85,4 g/300 m² à T0 à 1405 g/300 m² à T1. En novembre 2007, la biomasse décline brusquement avec 431,3 g/300 m², avant d'augmenter une nouvelle fois de manière beaucoup plus marquée entre les périodes T2 et T3 avec respectivement 431,3 g/300 m² et 3903,8 g/300 m². Enfin, la biomasse obtenue à T4 (775,2 g/300 m²) se rapproche de la valeur initiale.

L'abondance des Haemulidae augmente légèrement après le passage de Dean, avec environ 4 ind/300 m² à T0 contre 9 ind/300 m² à T3. A T4, leur densité retrouve une valeur proche de l'état initial, égale à 5 ind/300m². Leur biomasse diminue suite au passage du cyclone avec 1238,4 g/300m² à T0 et 569,4 g/300 m² à T3. L'augmentation du nombre de *Haemulon flaviguttatum* adultes, dont la taille est comprise entre 10-20 cm explique cette évolution. La biomasse au point T4 se rapproche de la valeur initiale atteignant 1114,3 g/300 m².

Les autres familles sont très faiblement représentées. Les Labridae ne sont à nouveau observés qu'à partir de la période T2, mais à des densités faibles (valeurs comprises entre 1 et 4 ind/300 m²).

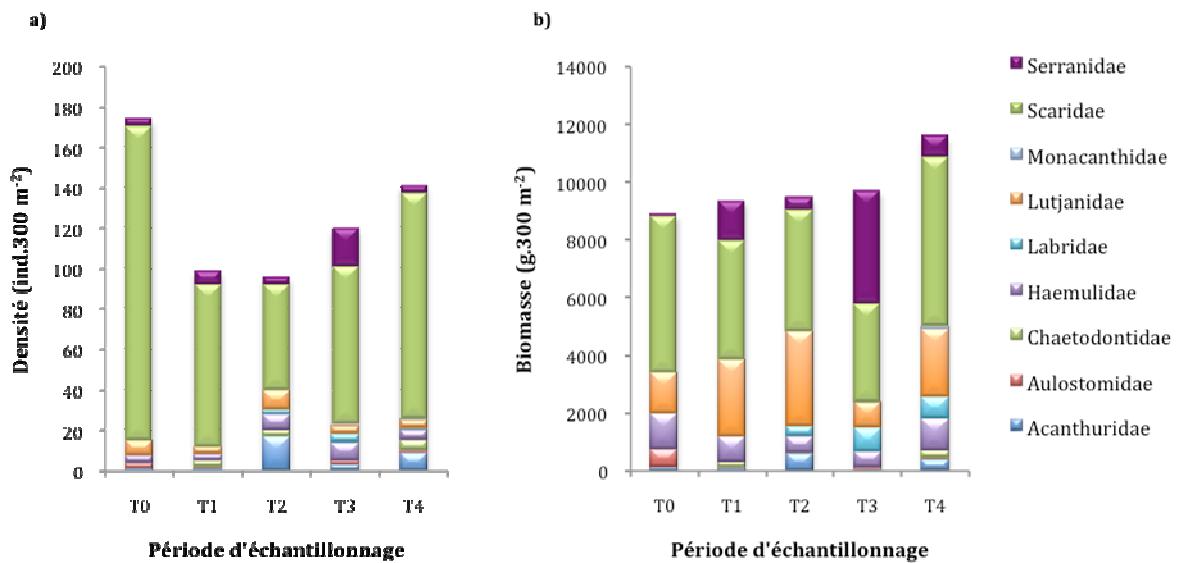


Figure 12. Evolution des abondances et biomasses des familles de poissons (sans les Pomacentridae) sur le transect permanent du site Jardin Tropical au cours des différentes périodes d'échantillonnage: a) densités (ind./300 m²) et b) biomasse (g/300 m²). T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

2.4. Evolution des densités et des biomasses de la communauté de poisson selon les régimes trophiques

Le peuplement ichtyologique étant largement dominé par les Pomacentridae (>80% de la DT), les omnivores et les planctonophages sont fortement représentés (Fig.13a), dans les deux premières périodes (T0 et T1). A partir de novembre 2007 (T2) le groupe trophique des omnivores augmente avec des taux de 67,6% à T2 et 77,8% à T4, totalisant respectivement 431 ind/300 m² et 597 ind/300 m². Ce groupe est majoritairement composé par deux espèces de Stegastes omnivores : *S. partitus* et *S. planifrons* représentatives des Pomacentridae à plus de 90% (Fig.15a). Dès décembre 2007 (T2), l'abondance des *S. partitus* s'accroît, passant de 237 ind/300 m² à T2 à 653 ind/300 m² à T3, soit 80% des omnivores. Les densités de *S. planifrons* sont relativement constantes pour la même période. Les biomasses relatives à ce groupe trophique suivent une nette augmentation à partir d'août 2007 (T1) (2350,7 g/300 m² à T0 contre 8964,4 g/300 m² à T4) (Fig.14a).

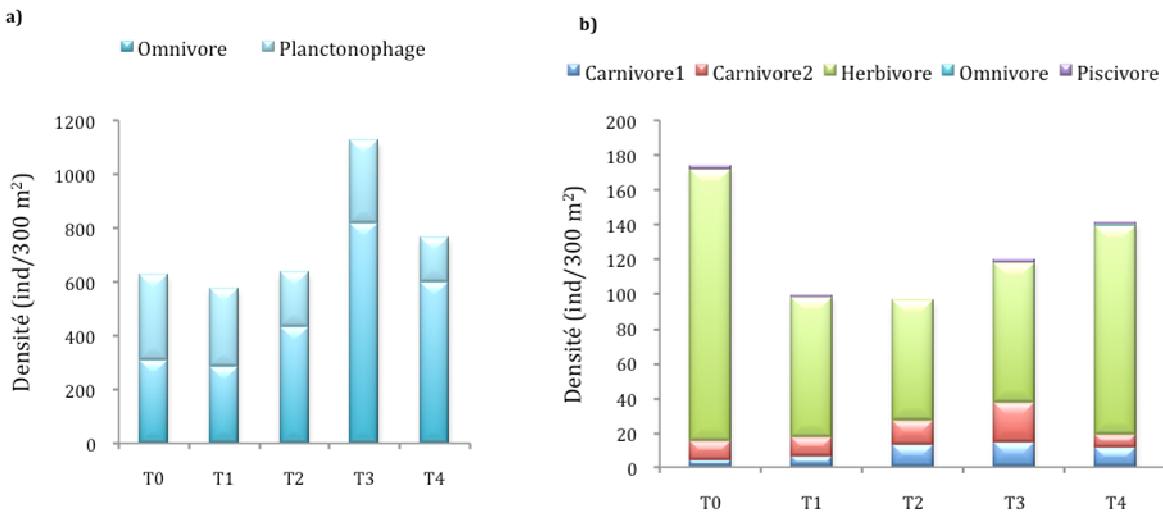


Figure 13. Evolution des densités en poissons (ind/300m²) par régimes trophiques : des Pomacentridae (a) et des autres familles (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

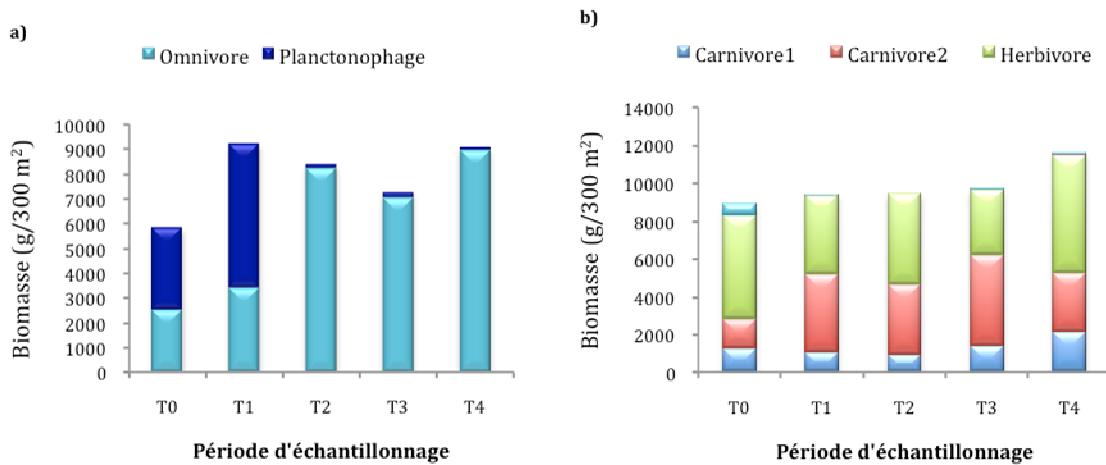


Figure 14. Evolution des biomasses en poissons (g/300 m²) des Pomacentridae (a) et des autres familles (b). T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

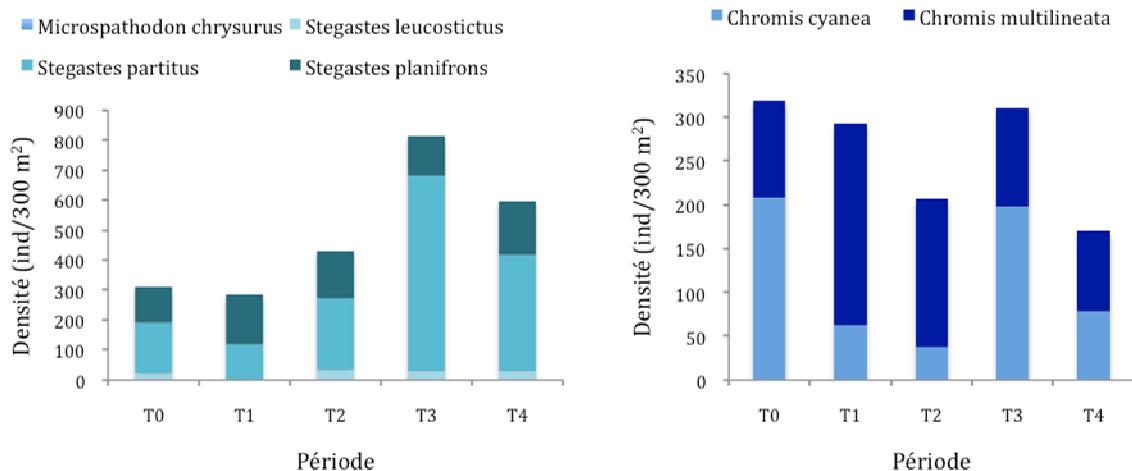


Figure 15. Evolution des densités en poissons (ind/300m²) des Pomacentridae omnivores (a) et planctonophages (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

A l'inverse, l'abondance des planctonophages diminue à partir de novembre 2007, soit quelques mois après le passage du cyclone, avec des taux atteignant les 19% de l'abondance totale en poissons en fin d'année 2008. Ce régime rassemble deux espèces, *Chromis cyanea* et *Chromis multilineata* (Fig.15b). *C. cyanea* dominent largement le groupe trophique des planctonophages avec une densité de 209 ind/300 m² à T0 soit 65,5% de la densité totale des planctonophages (DT). Après le passage du cyclone, la densité chute d'un facteur 3, avec 62 ind/300m² à T1 et 37 ind/300m² à T2 (respectivement 21,2% et 17,9% de la DT en planctonophages). En revanche, la perturbation semble avoir été favorable aux *C. multilineata* dont la densité double avec 110 ind/300m² à T0 et 231 ind/300 m² à T1, soit 34,5% et 78,8% de la DT. Lors de la deuxième période d'échantillonnage après Dean (T2), *C. multilineata* représente les planctonophages à 82,1% (170 ind/300 m²). Ce n'est qu'à partir de T3 que les deux populations de *Chromis* retrouvent des densités proches de la période initiale (T0), soit une proportion de 36,1% pour *C. multilineata* et 63,9% pour *C. cyanea*. La biomasse des planctonophages décroît au cours des différentes périodes post-cyclonique, en passant de 3311,8 g/300 m² à T0 à 119 g/300 m² à T4.

Les herbivores sont le troisième régime trophique le plus représentatif de la population ichtyologique. Leur abondance passe de 156 ind/300 m² à 81 ind/300 m² entre T0 et T1, puis reste constante jusqu'à T3, pour atteindre sa valeur initiale à T4 soit 120 ind/300 m² (Fig.13b). Ce groupe comprend exclusivement les poissons appartenant aux familles des Scaridae et des Acanthuridae. La première représente plus de 90% de l'abondance des herbivores sur l'ensemble des campagnes d'échantillonnage (Fig.11b). Les Acanthuridae constituent une faible part des herbivores avec une densité souvent inférieure à 5%. Une variation de la densité des Scaridae est observée en novembre 2007 (T2), soit quelques mois après le passage du cyclone Dean. Les valeurs de densités de Scaridae passent de 155 ind/300 m² à 52 ind/300 m² entre T0 et T2, période où ils ne représentent plus que 75% des herbivores. L'espèce *Scarus iserti* est principalement responsable de cette diminution, représentant 70 % du peuplement à T0. Leur densité chute de 108 ind/300 m² à T0 à 32 ind/300 m² à T3, soit une baisse de 70,4%. La densité des Acanthuridae augmente très fortement (d'un facteur 16) avec 1 ind/300 m² à T0 et T1, et 17 ind/300 m² à T2. Cette hausse est due à la présence de l'espèce *Acanthurus coeruleus* (6 ind/300 m² à T2) non présente dans les comptages précédents, et à l'augmentation du nombre d'individus d'*Acanthurus bahianus* qui passe de 1 à 11 ind/300 m² entre T0 et T2. La valeur de la biomasse en herbivores diminue suite au passage de Dean de 5489 g/300 m² en juillet 2007 (T0) à 3479,6 g/300 m² en juillet 2008 (T4) (Fig. 13b). Les herbivores ont la biomasse la plus élevée à T4 (6205,2 g/300 m²).

Enfin, l'ensemble des carnivores évolue à la hausse avec une densité qui double entre T0 et T2, respectivement 15 et 27 ind/300 m². Un pic d'abondance est atteint à T3 avec 37 ind/300 m². Les biomasses comptabilisées pour ce régime trophique augmentent également pour la même période avec 2764,9 g/300 m² à T0 et 6161,2 g/300 m² à T3.

Les carnivores de type 1 (C1) sont essentiellement représentés par des espèces de la famille des Haemulidae. Toutefois, le recensement de *Bodianus rufus* (Labridae) et de *Holacanthus tricolor* (Pomacanthidae) contribue à l'augmentation des valeurs de densité à T2. Globalement, la densité des C1 s'accroît de T0 à T4, passant de 4 ind/300 m² à 11 ind/300 m². Ils totalisent 27 % de l'ensemble des carnivores à T0 et 58 % à T4. La biomasse des C1 diminue entre T0 et T2, passant respectivement de 1238,4 g/300 m² à 923,1 g/300 m². A partir de T3, les valeurs de biomasses augmentent avec 1371,7 g/300 m² à T3 et 2117,5 g/300 m² à T4.

Les carnivores de type 2 (C2) sont représentés par les Lutjanidae et les Serranidae. L'abondance de cette famille est stable, avec des valeurs comprises entre 11 et 14 ind/300 m², à l'exception du comptage de T3 où la densité est de 23 ind/300 m². Les valeurs de biomasse associées à ce régime trophique évoluent après le passage de Dean, de 1526,5 g/300 m² à T0 et 4789,4 g/300 m² à T3.

2.5. Evolution des densités et des biomasses de la communauté de poisson par classe de taille

En juillet 2007 (T0), 60% des Pomacentridae appartiennent à la classe de taille 0-5 cm (Fig.16a). Après le cyclone (T1), ils ne représentent plus que 40% (229 ind/300 m²). A T3, soit presque un an après le cyclone, leur densité est de 977 ind/300 m² et 577 ind/300 m² à T4. Sur l'ensemble de la campagne d'échantillonnage la densité des individus de la classe de taille 0-5 cm augmente légèrement avec un pic à T3, qui pourrait être lié à un recrutement important de juvéniles de cette famille quelques mois avant. Le nombre d'individus de la classe 5-10 cm chute subitement fin 2007 de 308 ind/300 m² (T1) à 26 ind/300 m² (T2), représentant respectivement 53% et 4% de l'abondance des Pomacentridae. Cette catégorie d'individus est constante au cours des périodes d'échantillonnage suivantes avec 25 ind/300 m² à T3 et 28 ind/300 m² à T4. Le nombre d'individus de la classe de taille 10-15 cm augmente considérablement entre T1 et T2, passant de 39 à 151 ind/300 m², soit respectivement 6,8 % et 24 % de l'abondance totale des Pomacentridae. Entre T2 et T4 les densités de cette classe de taille sont relativement stables.

La répartition des densités des autres familles cumulées par classe de taille montre la

prédominance des individus de petites tailles (<15 cm), représentant au moins 60% de la densité totale (Fig.16b). La valeur de densité des individus de la classe de taille 0-5 cm chute de plus du tiers juste après le passage du cyclone Dean, avec 78 ind/300 m² à T0, 22 ind/300 m² à T1 et 13 ind/300 m² à T2. Le nombre d'individus de la classe 5-10 cm diminue également suite au passage du cyclone (T1), passant de 45 ind/300m² à 32 ind/300 m² (T1). Ce n'est qu'à T4 que l'abondance relative à cette classe de taille se rapproche de l'état état initial, avec 53 ind/300 m². Pour la classe 10-15 cm, le nombre d'individus est relativement constant sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. L'abondance des individus compris entre 15 et 30 cm diminue entre T0 et T1 en passant de 26 ind/300 m² à 14 ind/300 m². Entre les périodes T2 et T4 le nombre de poissons de cette catégorie augmente avec respectivement 38 ind/300 m² et 28 ind/300 m².

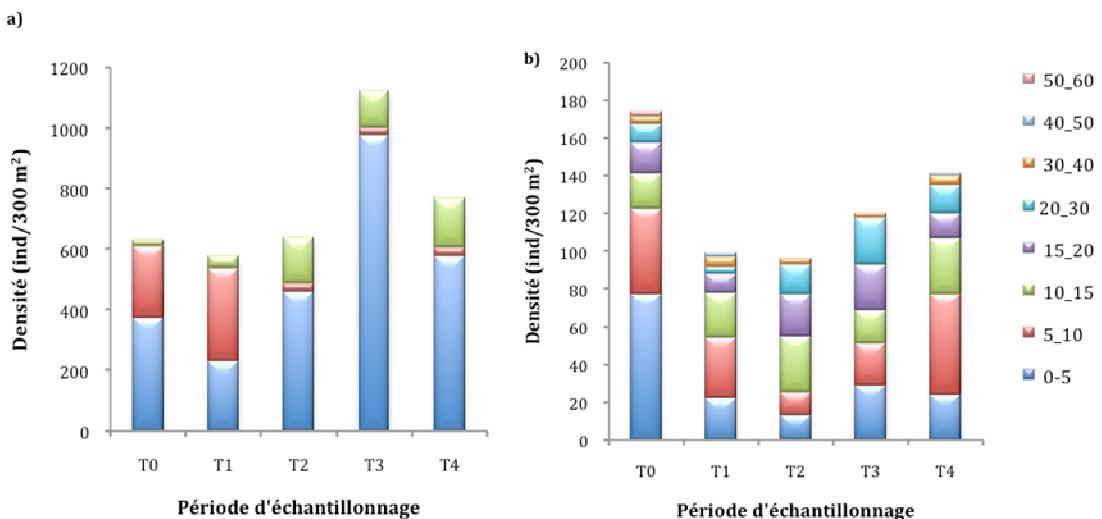


Figure 16. Répartition des densités (ind/300m²) par classe de taille chez les Pomacentridae (a) et des autres familles (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

Chez les Pomacentridae, les individus de la classe 5-10 cm sont majoritaires à T0 (4629 g/300 m²) et T1 (7015,2 g/300 m²), soit plus de 75% de la biomasse totale pour ces deux périodes (Fig.17a). La répartition par classe de taille s'inverse quelques mois après le passage du cyclone Dean (T2). Ainsi à T2, les individus de la classe 5-10 cm ne représentent plus que 3% de la biomasse totale. Les individus de la classe 10-15 cm sont alors largement représentés avec des biomasses comprises entre 6365 et 9083 g/300 m² entre T2 et T4, équivalent pour ces périodes (T2, T3 et T4) à environ 90% de la biomasse totale.

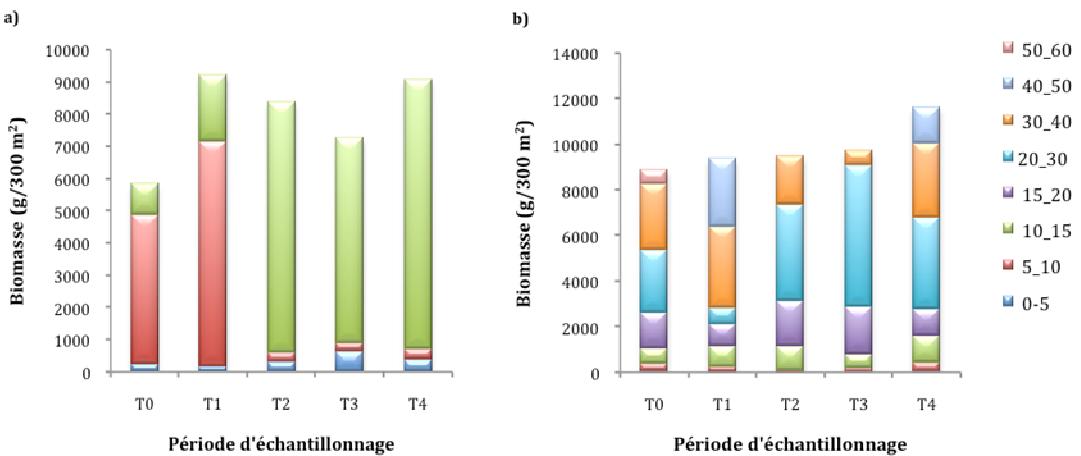


Figure 17. Répartition des biomasses (g/300m²) par classe de taille chez les Pomacentridae (a) et des autres familles (b) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. T0= 07/07, T1= 08/07, T2= 11/07, T3= 07/08, T4= 12/08.

Le peuplement ichtyologique (toutes familles confondues) comprend une majorité de poissons mesurant entre 10 et 40 cm, équivalent à environ 90% de la biomasse totale (T0 – Fig.17b). Au cours de la période d'échantillonnage, les biomasses réparties dans les classes 10-15 cm et 15-20 cm restent à des taux relativement stables, respectivement 9 % et 16 % de la biomasse totale. En juillet 2007 (T0), les individus des classes de taille 20-30 cm (2751 g/300 m²) et 30-40 cm (2893,6 g/300 m²) représentent chacun 30% de la BT. A T1 la biomasse des poissons de la classe 20-30 cm chute à 713,5 g/300 m², soit 7,6% de la BT. A T2, elle augmente à 4232,1 g/300 m² pour atteindre un pic à 6209,4 g/300 m² à T3, soit 64% de la BT. La biomasse relative à la classe de taille 30-40 cm est relativement stable en août 2007 (T1), avec 3579 g/300 m² (38,2% de la BT), mais baisse à 6,6% (638,4 g/300 m²) à T3. A T4, la répartition de la communauté ichtyologique par classes de taille est proche de son état initial à T0 (34,6% pour 20-30 cm et 28,1% pour 30-40 cm). A cette même période, un individu (*Lutjanus analis*) de la classe 40-50 cm a été comptabilisé, totalisant 1568,7 g/300 m², soit 13,5% de la BT. De même, à T1 un individu de l'espèce *Sparisoma viride* appartenant à la même classe de taille a été observé, représentant 31,6% (2957,3 g/300 m²) de la BT.

IV. Discussion

Le passage du cyclone Dean, notamment la houle cyclonique (7 m) sur le site Jardin Tropical, a détruit une partie importante du complexe récifal et entraîné un remodelage de la communauté ichtyologique.

1. Communauté corallienne

La couverture corallienne du site Jardin Tropical est réduite à 20,2% de la couverture totale des communautés benthiques en décembre 2008, contre 29,3 en juillet 2007, soit une baisse de 31% sur le transect permanent. Les coraux digités, principalement *Madracis mirabilis*, ont été les plus sévèrement affectés par le cyclone (Fig.6). Leur recouvrement a chuté de moitié, quelques jours après Dean (20,7% à T1) et atteint des taux de recouvrement très faibles en fin de campagne (12,5%), alors qu'ils étaient initialement l'une des espèces dominantes de la communauté corallienne (38,8% en juillet 2008). Ces observations sont en accord avec d'autres travaux relatifs à la tolérance des coraux aux perturbations naturelles selon leur morphologie, les espèces branchues étant plus sensibles (Harmelin-Vivien, 1994 ; Rogers et al., 1982). Les coraux de forme massive, surtout représentés par *Montastrea faveolata* sont beaucoup plus résistants (Fig.18) (Harmelin-Vivien, 1994 ; Rogers et al., 1982). Toutefois, *M. annularis*, qui est une forme massive composées de « pylônes » calcaires a subit directement les effets de la houle ayant cassé les colonies par leur base. L'augmentation relative de la couverture en espèces massives est essentiellement liée à la présence de colonies renversées, dont l'extrémité était toujours vivante.

Les taux de nécrose observés sur les colonies coraliennes, soit 64% du recouvrement total, sont nettement plus élevés que les valeurs de l'année 2006 (19% en saison humide 2006). Deux espèces ont particulièrement été affectées, *M. mirabilis* et *Diploria labyrinthiformis*. La première espèce présente des taux de nécrose de 23% lors de l'échantillonnage T1. Pour *D. labyrinthiformis* le taux de nécrose atteint 80% de la surface totale des colonies (40% en saison humide et 10% en saison sèche 2006). Toutefois, la mortalité directe induite sur les colonies est faible (22%), les taux de mortalité les plus élevés ayant été classés en "mortalité ancienne" à 53%.

La dégradation des communautés de *M. mirabilis* et les nombreux débris ont reconfiguré les peuplements coralliens du site Jardin Tropical. Le site Pointe Borgnesse également localisé au sud de la Martinique n'a pas subi les mêmes impacts du cyclone, les taux de recouvrement coralliens étant stables en 2007 (~ 14%). Les réponses différentes des deux sites sont expliquées par leur localisation géographique et par la composition de leurs communautés corallientes (forme, taille et caractéristiques biologiques). Pointe Borgnesse semble avoir été abrité de la houle Sud-Sud Est Atlantique générée par Dean, notamment par la Pointe Dunkerque, alors que Jardin Tropical est directement exposé.

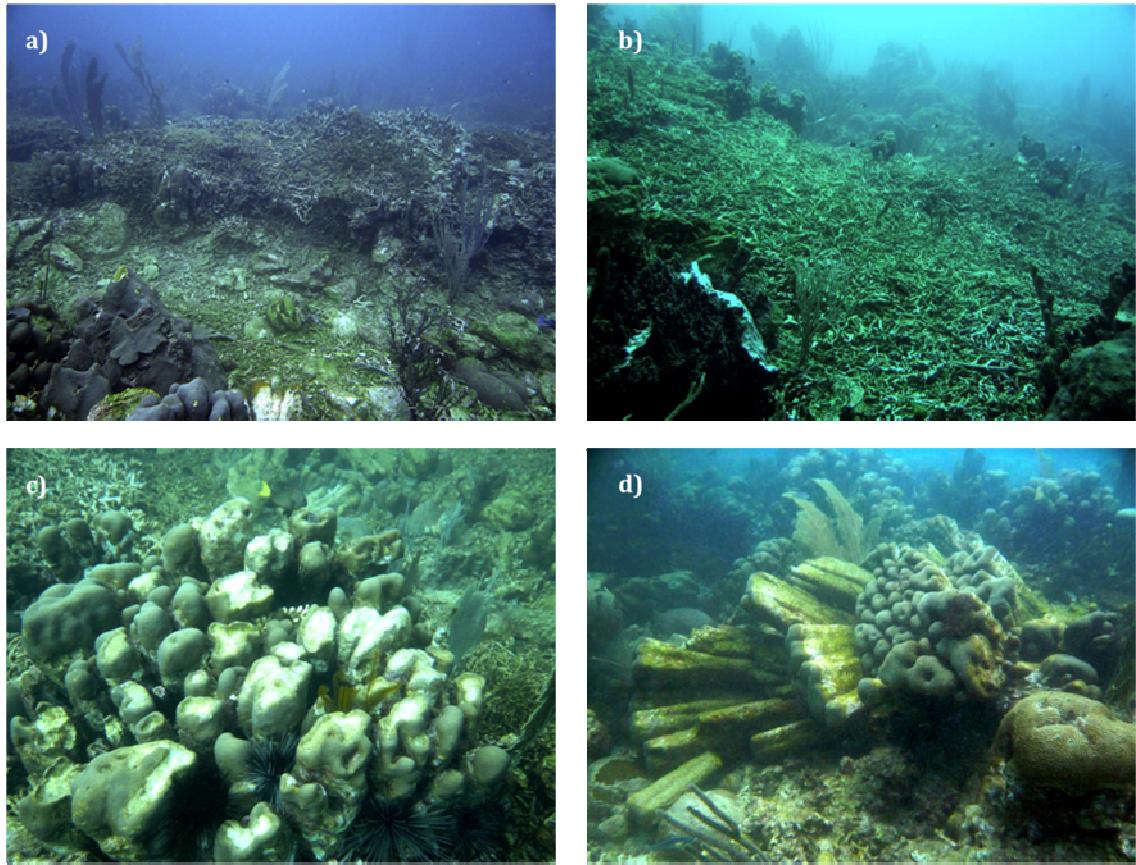


Figure 18. Photos illustrant les dégâts du cyclone Dean sur les colonies coralliniennes : a) et b) destruction massive de *Madracis Mirabilis* et c) et d) *Montastrea annularis* © OMMM - JP Maréchal.

2. Communauté ichtyologique

Le peuplement ichtyologique a subit d'importantes variations, rapidement après le passage de Dean.

La densité des poissons appartenant à la famille des Pomacentridae a fortement augmenté dès les premiers jours après le cyclone. Cette famille étant largement représentée sur Jardin Tropical (78% de la densité totale), a largement contribué au remodelage de la structure du peuplement ichtyologique du site. Ainsi, les espèces *Stegastes partitus* et *Stegastes planifrons* (Fig.19) qualifiées d'opportunistes et d'individus territoriaux au comportement agressif (Ebersole, 1977 ; Potts, 1977 ; Hourigan, 1986 ; Foster, 1987) ont définitivement colonisé le récif. Ces individus "cultivent" des algues (Kaufman, 1977), et occupent ainsi une part importante de l'espace. D'après une étude réalisée par Rousseau (*Annexe 2*) sur le site Jardin Tropical, il a été déduit que les poissons du genre *Stegastes* auraient pris avantage de la réorganisation de l'habitat et de la perte de la complexité récifale par le biais de la colonisation rapide des nouveaux espaces et par une stratégie de reproduction adaptée. Des

études antérieures relatent également une forte augmentation de l'abondance en Pomacentridae face à une perturbation cyclonique (Letourneur, 1991 ; Lewis, 1998). Cette capacité de colonisation proviendrait également de leur agression territoriale envers les autres espèces de poissons, notamment les herbivores (Robertson et al., 1976 ; Sammarco et Williams, 1982). Le pic de densité en Pomacentridae, observé en juillet 2008, est le résultat de l'effet conjugué du cyclone et de la colonisation effectuée en septembre-octobre 2007 (McGehee, 1995). Les densités de poissons appartenant au régime trophique des herbivores chute en réponse à la perturbation cyclonique, passant de 156 ind/300 m² en juillet 2007 à 69 ind/300 m² en novembre 2007, avec des répercussions sur la biomasse (5489,01 g/300 m² à T0 et 3479,6 g/300 m² à T4). Cette baisse est directement associée à la diminution d'abondance de *Scarus iserti*, représentatif à 90% des herbivores. L'abondance des Lutjanidae a diminué suite au passage du cyclone, mais dans des proportions moindres étant donné les faibles effectifs de cette famille au départ. Les densités de Serranidae sont restées stables en 2007 et 2008. L'abondance des individus de petites tailles (<15 cm) chute après le passage du cyclone tandis que l'abondance des individus de 15-30 cm augmente quelques mois après la perturbation. Lassig (1983) a remarqué que les poissons adultes étaient moins affectés par les cyclones que les poissons en phase intermédiaire (entre phase juvénile et adulte) ou juvéniles souvent déplacés ou touchés par une forte mortalité.

En décembre 2008, soit un an et demi après le cyclone, le peuplement de poissons est toujours en cours d'évolution. La population de Pomacentridae a augmenté par rapport à la période antérieure au cyclone. Les demoiselles ont colonisé plus d'espace et se sont maintenues, en partie du fait de leur comportement agressif. Même si les derniers comptages semblent montrer une diminution de leurs effectifs, leur installation sur le site est fortement marquée, pénalisant d'autant plus la restauration des communautés benthiques.

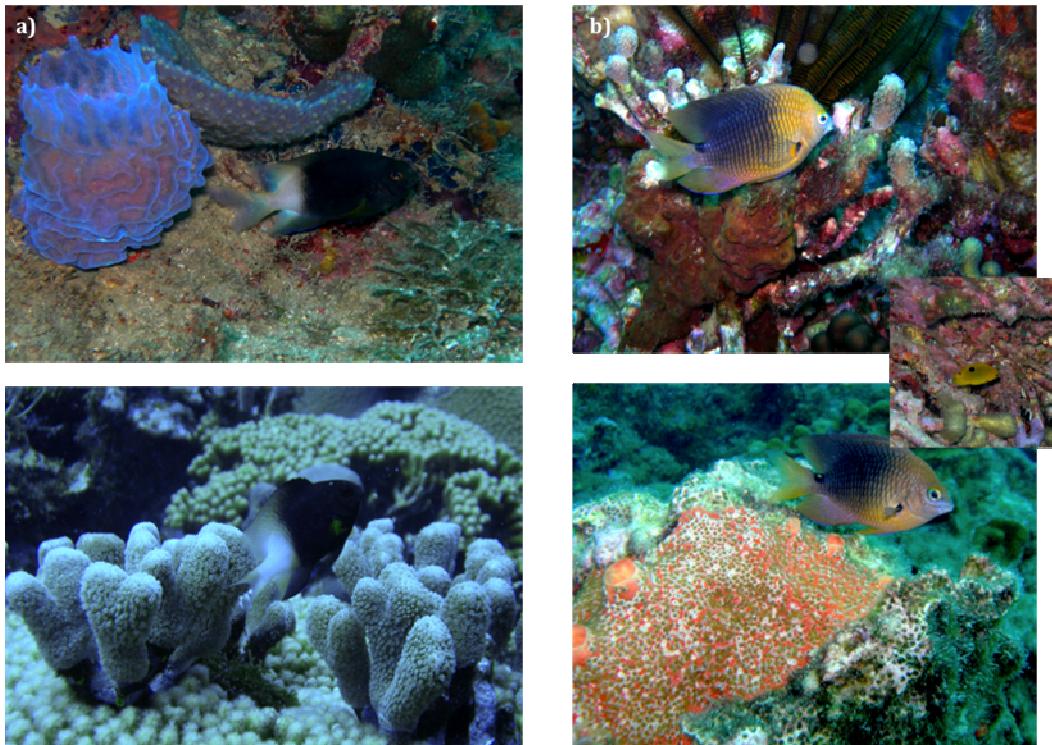


Figure 19. Photos de a) *Stegastes partitus* adultes et de b) *Stegastes planifrons* adultes et juvénile (jaune) © OMMM - Y Rousseau.

V. Conclusion

Selon Harmelin-Vivien (1994), l'une des principales causes du changement de structure du peuplement ichtyologique serait la perte d'habitat et de refuge. Le cyclone Dean a engendré des dégâts importants, principalement sur les espèces de coraux branchus (*Madracis mirabilis*), et les colonies de *Montastrea annularis*. La destruction de l'habitat et de sa complexité rend certaines espèces plus vulnérables à la prédation et la compétition. La capacité d'adaptation et la réactivité des espèces opportunistes comme *Stegastes* sont des facteurs importants de la réorganisation des peuplements de poissons. Le passage du cyclone sur le site Jardin Tropical a eu des répercussions sur les classes de taille/âge, la structure trophique des peuplements, les comportements territoriaux et la reproduction (Woodley et al., 1981 ; Kaufman, 1983 ; Lassig, 1983 ; Walsh, 1983 ; Fenner, 1991 et Jones et Syms, 1998). Un an et demi après la perturbation cyclonique, la communauté ichtyologique n'a pas retrouvé son état antérieur, notamment en raison de la prédominance et de l'installation permanente des Pomacentridae (demoiselles) et de la couverture corallienne qui continue de diminuer. Le cumul des pressions diverses s'exerçant sur ces sites de biodiversité récifale contribue nettement à leur dégradation, compromettant ainsi les capacités de résilience des récifs.

Références

- Adams AJ et Ebersole JP, 2004. Resistance of coral reef fishes in back reef and lagoon habitats to a hurricane. Bull. Mar. Sci., 75 : 101-113.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C et Nyström M, 2004. Confronting the coral reef crisis: supporting biodiversity, functional groups, and resilience. Nature, 429 :827-833.
- Blair SM, McIntosh TL et Mostkoff BJ, 1994. Impacts of Hurricane Andrew on the offshore reefs systems of central and northern Dade County, Florida. Bull. Mar. Sci., 54: 961–973.
- Bouchon C, Bouchon-Navaro Y. et Louis M, 1994. Changes in the coastal fish communities following Hurricane Hugo in Guadeloupe Island (French West Indies). Atoll Res. Bull., 422: 1-13.
- Bouchon-Navaro Y, 1997. Les peuplements ichtyologiques récifaux des Antilles. Distribution spatiale et dynamique temporelle. Thèse de doctorat , UAG, 242 pp.
- Bythell JC, Gladfelter EH et Bythell M, 1993. Chronic and catastrophic natural mortality of three common Caribbean reef corals. Coral Reefs, 12 : 143-152.
- Edmunds PJ et Witman JD, 1991. Effect of Hurricane Hugo on the primary framework of a reef along the south shore of St. John, US Virgin Islands. Mar. Ecol. Prog. Ser., 78 : 201-204.
- Fenner DP, 1991. Effects of hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, Mexico. Bull. Mar. Sci., 48: 719–730.
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A et Watkinson AR, 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. Science, 301 :958-960.
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A et Watkinson AR, 2005. Hurricanes and Caribbean Coral reefs: Impacts, Recovery Patterns, and Role in Long-Term Decline. Ecology, 86 : 174-184.
- Gleason M.G., 1993. Effects of disturbance on coral communities: Bleaching in Moorea, French Polynesia.
- Harmelin-Vivien ML, 1994. The effects of Storms and Cyclones on Coral Reefs : A Review. J. Coast. Res. Spec., 12 : 211-231.
- Hubbard DK, Parsons KM, Bythell JC et Walker ND, 1991. The effects of Hurricane Hugo on the reefs and associated environments of St. Croix, US Virgin Islands - a preliminary assessment. J. Coast. Res. Special, 8: 33–48.
- Hughes TP, 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science, 265 : 1547-1551.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg , Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J, 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. Science, 301 : 929- 933.
- Knowlton N., 2001. The future of coral reefs. Proc Natl Acad Sci USA 98:5419–5425.
- Lapointe BE, 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. Limnol. Oceanogr., 42 : 1119-1131.
- Lassig BR, 1983. The effect of a cyclonic Storm on coral reef fish assemblages. Environ Biol Fish, 9(1) : 53-63.
- Letourneur Y, 1991. Modifications du peuplement de poissons du platier récifal de Saint Pierre (île de la Réunion, océan Indien) consécutives au passage du cyclone Firinga. Cybium, 15 : 159-170.
- Lewis AR, 1998. Effects of experimental coral disturbance on the population dynamics of fishes on large patch reefs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 230 : 91-110.
- Littler MM et Littler DS, 1999. Disturbances due to cyclone Gavin parallel those caused by a

- ship grounding. *Coral reefs*, 18 :146.
- McGehee MA, 1995. Juvenile settlement, survivorship and in situ growth rates of four species of Caribbean damselfishes in the genus Stegastes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 393-401.
- Pretch WF, Bruckner AW, Aronson RB et Bruckner RJ, 2002. Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral reefs*, 21 :41-42.
- Robertson DR, Sweatman HPA, Fletcher EA et Cleland MG, 1976. Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. *Ecology*, 57 : 1208-1220.
- Rogers CS, 1993. Hurricanes and coral reefs: The intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12 : 127-137.
- Rogers CS, Suchanek TH et Pecora FA, 1982. Effects of Hurricanes on Shallow Acropora Palmata Reef Communities: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.*, 32 : 532-548.
- Sammarco PW et Williams AH, 1982. Damselfish territoriality: influences on Diadema distribution and implications for coral community structure. *Mar Ecol Prog Ser*, 8 : 53-59.
- Walsh WJ, 1983. Stability of a coral reef fish community following a catastrophic storm. *Coral Reefs*, 2 : 49-63.
- Walsh KJE et Ryan BF, 2000. Tropical cyclone intensity increase near Australia as a result of climate change. *J. Clim.*, 13 :3029-3036.
- Webster PJ, Holland GJ, Curry JA et Chang HR, 2005. Changes in Tropical Cyclone Number, Duration, and Intensity in a Warming Environment. *Science*, 309 : 1844-1846.
- Wilby R.L., Dalgleish HY, Foster I.D.L., 1997. The impact of weather patterns on historic and contemporary catchment sediment yields. *Earth Surf Process Landf*, 22:353–363.
- Wilkinson C.R., Lindén O., Cesar H., Hodgson G., Rubens J., Strong A.E., 1999. Ecological and socio-economic impacts of 1998 coral mortality in the Indian Ocean: An ENSO impact and a warning of future change? *Ambio*, 28 :188-196.
- Woodley JD, Chornesky EA, Clifford PA, Jackson JBC, Kaufman LS, Knowlton N, Lang JC, Pearson MP, Porter JW, Rooney MC, Rylaarsdam KW, Tunnicliffe VJ, Wahle CM, Wulff JL, Curtis ASG, Dallmeyer MD, Jupp BP, Koehl MAR, Neigel J et Sides EM, 1981. Hurricane Allen's Impact on Jamaican Coral Reefs. *Science*, 214 : 749-755.
- Zann L.P., 1994. The status of coral reefs in south western Pacific Islands. *Mar Pollut Bull*, 29:52–61.

Annexe 1 : Tableau des espèces cibles recensées aux cours des différentes périodes d'échantillonnage, pré et post-cyclonique.

Famille	Espèce	Régime trophique	Date d'échantillonnage				
			20/07/07	31/08/07	16/12/07	22/07/08	05/12/08
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>	Herbivore	*	*	*	*	*
	<i>Acanthurus chirurgus</i>	Herbivore					*
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	Herbivore		*	*	*	*
Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i>	Piscivore	*	*		*	*
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i>	Carnivore1			*		*
	<i>Chaetodon striatus</i>	Carnivore1		*			*
Haemulidae	<i>Haemulon carbonarium</i>	Carnivore1	*				
	<i>Haemulon chrysargyreum</i>	Carnivore1				*	*
	<i>Haemulon flavolineatum</i>	Carnivore1	*	*	*	*	*
	<i>Haemulon plumieri</i>	Carnivore1					
	<i>Haemulon sciurus</i>	Carnivore1	*	*			*
Labridae	<i>Bodianus rufus</i>	Carnivore1			*	*	*
Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i>	Carnivore2					*
	<i>Lutjanus apodus</i>	Carnivore2					*
	<i>Lutjanus griseus</i>	Carnivore2				*	
	<i>Lutjanus jocu</i>	Carnivore2	*				
	<i>Lutjanus mahogani</i>	Carnivore2	*	*	*	*	*
	<i>Ocyurus chrysurus</i>	Carnivore2	*	*	*	*	*
Monacanthidae	<i>Cantherhines pullus</i>	Omnivore					*
Pomacanthidae	<i>Holacanthus tricolor</i>	Carnivore1				*	
Pomacentridae	<i>Microspathodon chrysurus</i>	Omnivore			*	*	*
	<i>Stegastes adustus</i>	Omnivore					
	<i>Stegastes leucostictus</i>	Omnivore	*	*	*	*	*
	<i>Stegastes partitus</i>	Omnivore	*	*	*	*	*
	<i>Stegastes planifrons</i>	Omnivore	*	*	*	*	*
	<i>Chromis cyanea</i>	Planctonophage	*	*	*	*	*
	<i>Chromis multilineata</i>	Planctonophage	*	*	*	*	*
Scaridae	<i>Scarus iserti</i>	Herbivore	*	*	*	*	*
	<i>Scarus taeniopterus</i>	Herbivore	*	*	*	*	*
	<i>Scarus vetula</i>	Herbivore	*				*
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Herbivore	*	*	*	*	*
	<i>Sparisoma viride</i>	Herbivore	*	*	*	*	*
Serranidae	<i>Cephalopholis cruentatus</i>	Carnivore2	*	*	*	*	*
	<i>Cephalopholis fulvus</i>	Carnivore2	*	*	*	*	
<i>Richesse spécifique</i>			20	17	21	22	26

Impact du cyclone Dean sur la structure benthique et ichtyologique récifale de la Martinique (Antilles françaises)

Rousseau Y, Galzin R et Maréchal JP

Résumé

L'impact du cyclone Dean a été étudié sur le récif sud de la Martinique (Antilles françaises). Les communautés benthiques ont été étudiées grâce à la méthode du ligne-intercept et le peuplement de poissons analysé à partir de recensements visuels. Le traitement des données a été réalisé à l'aide d'outils statistiques univariés et multivariés. Les résultats ont montré des modifications des communautés benthiques et ichtyologiques jusqu'à 15 mois après le passage du cyclone. Cet évènement climatique a eu un impact en deux temps avec (1) des effets rapides et immédiats et (2) des effets progressifs à moyen terme. Le premier impact est lié à la destruction rapide et à la réorganisation de l'habitat récifal. Une baisse significative de la couverture corallienne moyenne (de 37% à 23%) associée à une colonisation rapide par les communautés algales a été observée. Les changements significatifs des communautés benthiques se sont accompagnés de modifications de la richesse spécifique, des densités globales et de la structure ichtyologique. Le second impact provient de la capacité des espèces récifales à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales. La restructuration de l'habitat récifal a eu un impact significatif sur le peuplement de

poissons, notamment sur deux espèces de demoiselles (Pomacentridae).

Mots clés : *Perturbation, dommages des coraux, bloom algal, communauté de poisson, Pomacentridae, Martinique.*

Introduction :

Les récifs coralliens ont dramatiquement déclinés dans le monde durant les 30 dernières années (Wilkinson, 2008). Les tempêtes, les précipitations, les apports terrestres, la sédimentation, les maladies, l'eutrophisation, la surpêche et les pratiques destructives employées, l'exploitation des coraux et les dommages physiques des ancrages sont des perturbations naturelles et anthropiques affectant la structure des communautés coralliniennes (Bellwood et al., 2004; Chabanet et al., 2005; Connell et al., 1997; Grigg and Dollar, 1990; Hodgson, 1999; Lapointe, 1997; Lapointe et al., 2004; Nyström and Folke, 2001; Nyström et al., 2000; Wilson et al., 2006b), et impactant positivement ou négativement les populations de poissons et d'invertébrés. La plupart des récifs coralliens de la Caraïbe sont confrontés à une disparition progressive des coraux au profit des macroalgues et du turf (McCook, 1999; McManus and Polsenberg, 2004) en raison des impacts cumulés de ces perturbations. L'île de

la Martinique a été continuellement soumise à ces pressions et les écosystèmes marins côtiers ont significativement été dégradés depuis les années 80 (Bouchon and Laborel, 1986). Les mortalités massives des *Acropora* durant les années 70 et des *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) en 1982-1984 ont aussi été observées en Martinique (Aronson et Precht, 2001; Bythell et Sheppard, 1993; Gladfelter, 1982; Hughes, 1994), modifiant l'écologie des récifs dans l'aire considérée.

L'état de santé des récifs coralliens en Martinique dépend des localisations et varit d'un état sain à très dégradé (Legrand, non publié). La hausse démographique en Martinique (364 hab.km^{-2}) et l'urbanisation associée sont probablement des facteurs importants. Les pratiques agricoles et les rejets industriels entraînent l'eutrophisation et l'hyper-sédimentation des eaux côtières, principalement dans les baies. La conséquence sur les communautés des eaux littorales est une rapide colonisation des coraux morts par les macroalgues (Littler and Littler, 1984; Littler et al., 1992), limitant ainsi le recrutement des larves de coraux (Box et Mumby, 2007; Titlyanov et al., 2005). Durant l'été 2005, des températures élevées de la surface de la mer ($>30^{\circ}\text{C}$, NOAA, 2009) dans les caraïbes ont été à l'origine d'un épisode massif de blanchissement des coraux, entraînant une perte corallienne de 15% en Martinique (Legrand et al., 2008), suivie par le développement de maladies responsables à leur tour d'une autre perte de 15% en juin 2006 (Maréchal JP, données non publiées).

La Martinique est frappée par des cyclones

tous les 15 ans en moyenne, ce qui est faible comparé aux autres îles caribéennes. Les impacts des cyclones sur les récifs coralliens peuvent être différents selon la trajectoire des tempêtes, la force, la vitesse, la hauteur et direction des vagues (e.g. Bythell et al., 2000; Gardner et al., 2005). Les dommages sur les récifs coralliens varient en conséquence (Wilkinson et Souter, 2008) avec des cas d'impacts minimes (e.g. Fenner, 1991; Glynn et al., 1998) et des cas de dégradations majeures (e.g. Bries et al., 2004; Harmelin-Vivien and Laboute, 1986). Cependant, alors que le nombre de cyclones est resté relativement constant, leur force semble avoir augmenté ces dernières années en raison du changement climatique global (Walsh et Ryan, 2000; Webster et al., 2005). Le cyclone Dean a récemment frappé la Martinique (18 août 2007) et sévèrement endommagé l'île. L'évènement a généré une forte houle Sud-Sud Est (amplitude de 7 m dans le chenal de S^{te} Lucie) qui a impacté les récifs sud de la côte caraïbe de la Martinique, habituellement protégés de la houle Est dominante. Les objectifs de cette étude étaient (1) d'évaluer l'impact immédiat du cyclone Dean sur les assemblages benthiques et ichtyologiques et (2) de suivre les changements des communautés récifales après une année.

Matériel et Méthodes :

Site d'étude

L'étude a été effectuée sur une période de 20 mois (avril 2007 à novembre 2008) sur les récifs Sud Caraïbes de la Martinique. La première campagne d'échantillonnage a été

réalisée 3 mois avant le cyclone Dean (avril 2007), suivie par 3 autres campagnes en novembre 2007, avril 2008 et novembre 2008. La surveillance a été effectuée sur le site de "Jardin Tropical" ($14^{\circ}27'18.7''N$; $60^{\circ}55'30.7''W$) qui a été gravement impacté par le cyclone (Fig.1). Le suivi a été réalisé sur la crête récifale (8 à 12 m de profondeur) où la houle a eu le plus d'impact.

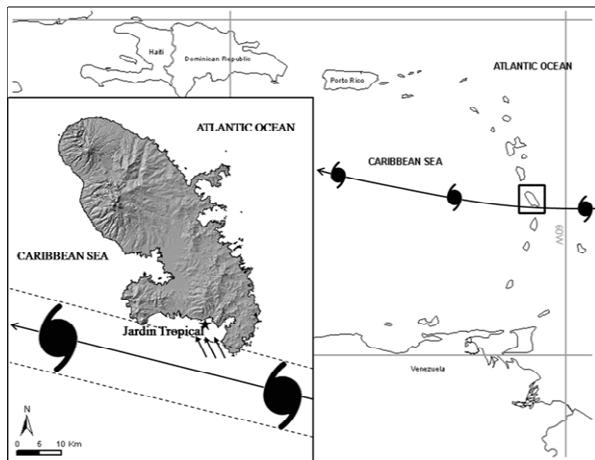


Figure 1 : Carte du site d'étude, montrant la localisation de la Martinique dans les Caraïbes et la trajectoire du cyclone Dean. La carte détaillée indique la localisation du site d'échantillonnage (Jardin Tropical). La ligne en pointillé représente les limites de l'œil du cyclone et les petites flèches la direction de la houle.

Protocole expérimental

Structure de la communauté benthique

La composition de la communauté benthique a été décrite grâce à l'utilisation de la méthode du transect ligne-intercept (LIT). Six transects linéaires (50 m) ont été déployés aléatoirement à 8-12 m de profondeur avec un espacement de 10 m. Les caractéristiques de l'habitat, telles que les coraux vivants, les coraux morts (substrat corallien mort et fragments nus), les invertébrés sessiles (corail mou, éponges, zoanthaires), les algues (macroalgues, turf, cyanophycées, algues calcaires encroûtantes et érigées) et le sable ont

été enregistrées chaque 0,50 m le long d'un transect (100 points par transect _ Table 1). Le pourcentage d'occurrence de chaque groupe benthique considéré comme un pourcentage de couverture dans cette étude, a été calculé par ces enregistrements.

Tableau 1 : Variables benthiques considérées pour l'étude et leurs codes correspondants pour les différentes analyses statistiques.

Benthic variables	Codes
Coral species (Live coral)	COR
<i>Agaricia</i> sp.	<i>Agaricia</i> sp.
<i>Colpophyllia natans</i>	<i>C. natans</i>
<i>Diploria clivosa</i>	<i>D. clivosa</i>
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	<i>D. labyrinthiformis</i>
<i>Diploria strigosa</i>	<i>D. strigosa</i>
<i>Favia fragum</i>	<i>F. fragum</i>
<i>Madracis decactis</i>	<i>M. decactis</i>
<i>Madracis mirabilis</i>	<i>M. mirabilis</i>
<i>Meandrina meandrites</i>	<i>M. meandrites</i>
<i>Millepora</i> sp.	<i>Millepora</i> sp.
<i>Montastraea annularis</i>	<i>M. annularis</i>
<i>Montastraea cavernosa</i>	<i>M. cavernosa</i>
<i>Montastraea faveolata</i>	<i>M. faveolata</i>
<i>Montastraea franksi</i>	<i>M. franksi</i>
<i>Porites astreoides</i>	<i>P. astreoides</i>
<i>Porites porites</i>	<i>P. porites</i>
<i>Siderastrea siderea</i>	<i>S. siderea</i>
Bare dead coral	SUB
Rubble	RUB
Macroalgae	MALG
Turf	TURF
Encrusting calcareous algac	CAI.Genc
Erected calcareous algae	CAI.Gere
Cyanophycae	CYANO
Sponges	SPON
Gorgonia	GORG
Zoanthids	ZOAN
Others invertebrates	INV

Recensement des poissons

Le recensement visuel sous-marin est la méthode non destructive la plus pratiquée pour estimer l'abondance des espèces de poissons récifaux, avec un temps sous l'eau relativement court, répllicable et peu coûteux (Bell and Galzin, 1984; Hill and Wilkinson, 2004; Sale and Sharp, 1983; Samoilys and Carlos, 2000). Cependant, les méthodes de recensements visuels comportent des

inconvénients potentiels, tels que des variations dans la durée et la vitesse de la nage (Kimmel, 1985; Lincoln Smith, 1988), dans l'estimation de la taille des poissons, dans l'identification des espèces, dans le comportement des poissons (Brock, 1982) et dans la largeur du transect (Cheal and Thompson, 1997). Malgré ces désavantages potentiels, la méthode permet d'estimer rapidement l'abondance relative et la richesse spécifique des poissons récifaux. Cette méthode est bien adaptée aux espèces de poissons récifaux démersaux (Abesamis et al., 2006; Lindeman and Snyder, 1999; Nagelkerken et al., 2000b). Pour cette raison, la structure de la communauté ichtyologique a été analysée suivant une technique de recensement visuel sous-marin adaptée de la méthode de Brock (1954). Le recensement des poissons a été effectué dans un couloir de 4 m de large (50×4 m) à la même localisation que le transect benthos (Berumen and Pratchett, 2006; Jones et al., 2004), couvrant ainsi une aire de 200 m^2 . Tous les individus reconnaissables, non cryptiques (à l'exception des Grammatidae et des Holocentridae), et les espèces actives diurnes ont été notés. Les poissons ont été identifiés à l'espèce et dénombrés. Le recensement par transect a été fait de jour, entre 10:00 et 16:00. Six transects répartis sur 2 jours ont été échantillonnés afin de minimiser l'impact de la variabilité journalière de la structure des poissons en accord avec les conditions environnementales.

Analyse des données

Les données des transects ont été exprimées en pourcentage de couverture de chaque variable benthique et la richesse spécifique des coraux a été évaluée. Les densités de poissons ont été obtenues en divisant le nombre total d'individus par espèces par l'aire totale prospectée et exprimées pour 200 m^2 . Les espèces de poissons ont été réparties selon des groupes trophiques en utilisant les données disponibles dans la littérature (Dominici-Arosemena and Wolff, 2005; Floeter et al., 2004). Les corrélations entre (1) les variables benthiques et (2) les densités de poissons et les couvertures benthiques ont été déterminées en calculant les coefficients de corrélation des rangs de Spearman.

Des analyses statistiques ont été effectuées pour comparer les tendances temporelles de la composition du peuplement de poissons et la couverture benthique entre avant et après le cyclone. Ces analyses permettent également d'identifier les espèces de poissons, ou les variables benthiques responsables des différences observées. Cette approche utilise des analyses univariées (ANOVA et test post-hoc de Fisher, test de Kruskal-Wallis) et multivariées (AFC, ACP, ACR).

Les effets du cyclone sur la composition benthique et sur la structure du peuplement de poissons (richesses spécifiques, abondances globales des poissons et abondances des groupes trophiques) ont été testés par une analyse de variance à un facteur (ANOVA). Si les résultats de l'ANOVA indiquent des différences significatives entre les quatre date d'échantillonnage (niveau de probabilité de 0,05), le test de comparaison multiple de

Turkey a été utilisé pour identifier les différences significatives. Avant chaque analyse, le test de Shapiro-Wilk a été effectué pour tester l'homogénéité des variances des données. Dans le cas de données hétérogènes, une transformation $\text{Log}_{10}(x+1)$ a été utilisée sur les données ichtyologiques et Arcsin(\sqrt{x}) sur les données de recouvrement benthique. Si après transformation les données n'étaient toujours pas homogènes, une analyse de variance non paramétrique (Kruskal-Wallis test) a été utilisée pour détecter les différences significatives.

L'éventuel changement de la composition benthique a été examiné grâce à une analyse en composantes principales (ACP). Tous les pourcentages de recouvrement des groupes benthiques ont été préalablement transformés par Arcsin \sqrt{x} et standardisés. Dans les figures, seulement le barycentre de chaque période d'échantillonnage n'est représenté (chacun synthétisant 6 transects). Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été effectuée en utilisant les densités des transects de chaque espèce de poissons pour étudier les changements de structure des communautés. Une transformation $\log_{10}(x+1)$ a été appliquée pour simplifier les projections des objets (transects) et des descripteurs (espèces) sur l'axe de facteur. Comme pour les variables benthiques, seul le barycentre de chaque période d'échantillonnage est affiché dans les figures (chacun représentant les 6 transects). Pour examiner les changements temporels au sein des communautés ichtyologiques en relation avec les modifications de l'habitat, une méthode d'ordination a été conduite. Une

analyse des correspondances redressée (DCA) a été préalablement réalisée sur la matrice d'abondance des espèces et a révélé une petite longueur de gradient en unité de déviation standard (<1 SD) suggérant que les espèces ne montraient pas de réponse unimodale aux gradients environnementaux. Selon la méthode du gradient direct (Ter Braak, 1996), une méthode d'ordination linéaire, l'analyse canonique de redondance (ACR) a donc été utilisée (Ter Braak, 1986). Les changements pre- et post-impact dans l'assemblage des espèces de poissons ont été examinés avec les tests de permutation de Monte Carlo intégrés à l'analyse de correspondance canonique (Ter Braak, 1986). Les analyses univariées ont été réalisées sous XLSTAT (version 2008.4.01) et les analyses multivariées et les figures sous CANOCO et CANODRAW (version 4.51; Ter Braak and Smilauer, 2003). Toutes les données sont présentées comme moyennes \pm l'écart-type.

Résultats :

Communautés benthiques

Les pourcentages de recouvrement des principales catégories benthiques obtenus des quatre campagne d'échantillonnage ont été analysés par ACP (Fig.2). Les deux premiers axes décrivent 41,5% de la variabilité rencontrée dans le recouvrement des groupes benthiques. Le barycentre issu des 6 transects pour chaque période d'échantillonnage montre une évolution de la couverture benthique en fonction du temps dans le sens du premier axe (30,0% de la variabilité), avec une phase de transition entre 3 et 8 mois. Ce premier axe est

caractérisé par quatre variables suggérant que les couvertures en corail vivant et en débris sont inversement corrélées aux couvertures d'algues calcaires encroûtantes et de macroalgues. Les résultats de l'ACP révèlent aussi les espèces de coraux les plus impactées par le cyclone (côté gauche du graphique) et celles moins affectées (côté droit du graphique). Les variables corail vivant et macroalgues sont orthogonales aux variables "turf" (gazon algal) et *Montastrea faveolata*, indiquant que ces composants benthiques ne sont pas corrélées.

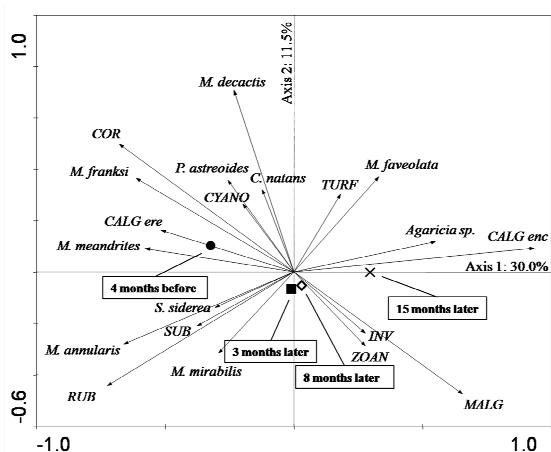


Figure 2 : Analyse en composantes principales sur les données de couvertures benthiques transformées et standardisées (arcsinus, racine carré). Les variables explicatives selon les deux axes sont représentées par des vecteurs étiquetés. Seules les espèces avec des contributions relatives ou absolues supérieures à 10% sur un des deux axes sont affichées. Les noms complets de chaque catégorie benthique sont donnés dans la Tab. I.

Parmi tous les groupes benthiques, seulement quatre catégories de l'ACP ont été significativement impactées par le cyclone Dean : corail vivant, débris, macroalgues et algues calcaires encroûtantes (Fig.3). La couverture corallienne décline significativement de $37,3 \pm 10,0\%$ en avril 2007 (Fig.3) à $23,2 \pm 4,7\%$ en novembre 2008 (test de Kruskal-Wallis, $p=0,003$), équivalent à une perte de

couverture de 37,9% sur toute la période d'étude. Une baisse rapide de la couverture corallienne a été notée en novembre 2007 (Mann-Whitney, $U=32.0$, $p=0,024$) montrant l'impact immédiat du cyclone. Par la suite, la couverture corallienne est restée relativement stable. La catégorie des débris a aussi diminuée graduellement de manière significative entre le premier et le dernier échantillonnage (ANOVA, $F = 4.186$, $p = 0.019$ _ Fig.3). La perte de couverture corallienne a été associée avec le bloom de macroalgues significatif (couverture doublée) en novembre 2007 (ANOVA, $F = 7.724$, $p = 0.001$). La balance corail/macroalgues reste stable en avril 2008 (Fig.3). La couverture corallienne a été négativement corrélée à la couverture totale des groupes de macroalgues et d'algues calcaires encroûtantes (coefficient de corrélation de Spearman: -0.758 , $R^2 = 0.575$, $p<0.0001$) mais la faible valeur du R^2 implique d'autres facteurs explicatifs. La couverture d'algues calcaires encroûtantes (Fig.3) diminue significativement (Kruskal-Wallis test, $p = 0.003$) et progressivement durant la période d'étude.

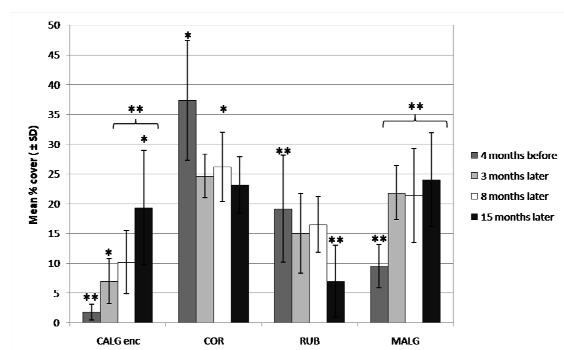


Figure 3 : Pourcentage de recouvrement moyen d'algues calcaires encroûtantes, de coraux, de débris coralliens et de macroalgues sur le site de Jardin Tropical, Martinique, lors des études réalisées 4 mois avant (avril 2007) et 3-8-15 mois après le passage du cyclone Dean (novembre 2007-avril 2008-novembre 2008). Les barres d'erreur

indiquent l'écart-type. Les résultats significatifs des comparaisons par paires entre les périodes d'échantillonnage sont précisés (* $p<0.05$; ** $p<0.01$).

Dix-sept espèces de coraux ont été identifiées durant l'étude avec un nombre constant d'espèces de 13 à 15 pour chaque campagne d'échantillonnage. La richesse spécifique est comprise entre $6,8 \pm 1,5$ et $9,0 \pm 1,3$ espèces par transect en accord avec les périodes d'échantillonnage mais ne varie pas significativement (ANOVA, $F = 2.794$, $p = 0.067$). Les résultats de l'ACP montrent que beaucoup des espèces coralliniennes ont été impactées par le cyclone (Fig.2), excepté pour *M. faveolata* et *Agaricia sp.* Cependant aucune différence significative n'a été trouvé quand les valeurs de couverture spécifique d'espèces ont été comparées (Kruskal-Wallis test; $p > 0.05$). Pour éviter la variabilité spécifique, les espèces coralliniennes ont été groupées dans des groupes forme-croissance (Fig.4). La catégorie la plus touchée par le cyclone Dean concerne les coraux digités (ANOVA, $F = 7.604$, $p = 0.001$) avec une augmentation au-delà des 50% observée en novembre 2007. La couverture des coraux massifs diminue progressivement durant la période d'étude, mais de manière non significative (Kruskal-Wallis test, $p = 0.250$). Aucunes différences marquées n'ont été observées pour les autres classes de coraux.

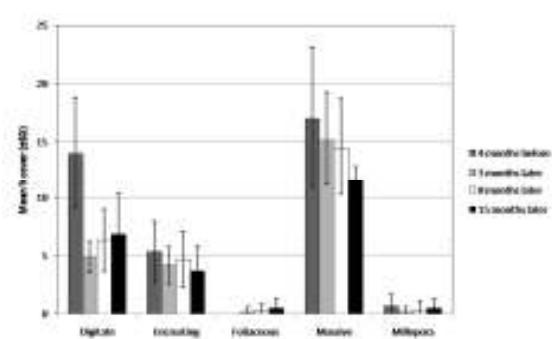


Figure 4 : Couverture moyenne (%) des cinq types morphologiques de coraux présents à Jardin Tropical, Martinique, pendant les études réalisées 4 mois avant (avril 2007) et 3-8-15 mois après le passage du cyclone Dean (novembre 2007-avril 2008-novembre 2008). Les barres d'erreur indiquent l'écart-type.

Communauté de poissons

Au total, 13 562 poissons ont été recensés durant l'étude, répartis en 71 espèces. La richesse spécifique a été identique en avril 2007 et novembre 2007, tandis qu'elle a atteint 54 espèces en novembre 2008 (15 mois après). Cette tendance a été calculée pour les valeurs de richesse spécifique moyennes par transect variant de manière significative (Kruskal-Wallis test, $p = 0.017$) de $23,7 \pm 4,4$ espèces (4 mois avant l'événement – Avril 2007) à $29,7 \pm 2,9$ espèces (15 mois après l'événement – Novembre 2008). La densité moyenne de poissons calculée en avril 2007 avant le cyclone était de 477 ± 157 ind. 200 m^{-2} et contre 637 ± 186 ind. 200 m^{-2} en novembre 2008, mais cette différence n'est pas significative (ANOVA, $F = 1.196$, $p = 0.337$). Les grandes fluctuations de densités spécifiques de planctivores entre les échantillonnages a biaisé les résultats (entre 10% et 66% du nombre total de poissons). Ces espèces ont donc été supprimées des données. Une ANOVA à un facteur a été effectuée et a révélé des différences significatives dans les densités de poissons moyennes contre le temps ($F = 7.963$, $p = 0.001$).

Une analyse de correspondance a été pratiquée sur les valeurs de densités de poissons globales pour chacun des transects avant et après le cyclone afin d'observer un impact possible sur la structure de la communauté ichtyologique (Fig.5). La

projection des transects sur les deux premiers axes (axes 1 et 2: 22.1% de l'inertie totale) a permis d'isoler les quatre périodes d'échantillonnage (Avril 2007-Novembre 2007-Avril 2008- Novembre 2008) le long du premier axe, de la droite vers la gauche, montrant un changement de structure de communauté durant les 20 mois d'études. Tandis que globalement une large part de la population n'a pas été affectée par le cyclone (centre de la Fig.5), certaines espèces comme *Lutjanus apodus*, *Diodon hystrix*, *Haemulon sciurus* et *Lutjanus griseus* ont diminuées en terme d'individus et entièrement disparues de l'étude (espèces sur le côté droit de l'axe 1). Inversement, des espèces qui étaient absentes ou très peu présentes en avril 2007 avant le cyclone, telles *Haemulon chrysargyreum*, *Mulloidichthys martinicus* et *Amblycirrhitus pinos*, se sont bien installées et/ou leur nombre a augmenté, après le cyclone en novembre 2008 (espèces sur le côté gauche de l'axe 1).

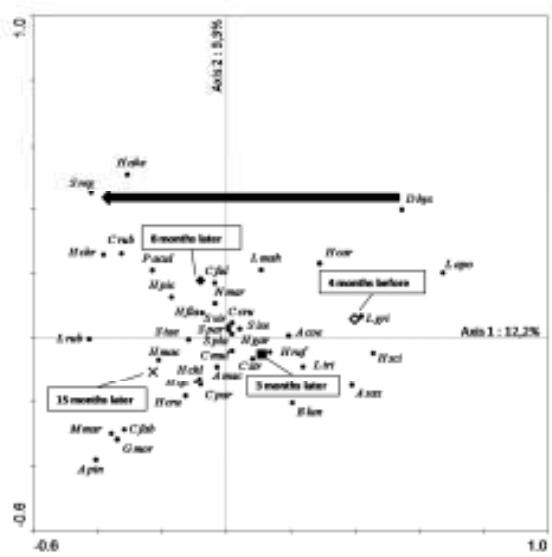


Figure 5 : Projection des transects sur les deux premiers axes déterminés par l'analyse factorielle des correspondances. Seuls les barycentres des points de tous les transects d'une même période d'échantillonnage sont affichés (\diamond : transects échantillonnés 4 mois avant Dean -

avril 2007, ■: transects échantillonnés 3 mois après – novembre 2007, ♦: transects échantillonnés 8 mois après – avril 2008, ×: transects échantillonnés 15 mois après – novembre 2008). Le pourcentage d'inertie de chaque axe est affiché. Seules les espèces présentant des contributions relatives ou absolues supérieures à 10% sur un des deux axes sont projetées. La flèche montre le sens de l'évolution de la structure de la communauté de poissons. Les noms complets des espèces de poissons sont donnés dans la Tab. II.

Une analyse de redondance a été effectuée sur la matrice « espèces-transects » pour évaluer la corrélation entre les dommages de la communauté benthique et des assemblages de poissons (Fig.6). Selon l'ACR (Fig.6), les valeurs de corrélation espèces-environnement étaient de 0.868 and 0.843 pour les deux premiers axes respectivement. Les deux premières valeurs propres représentent 24.0% de l'inertie totale (variance totale de la composition de la communauté de poissons) et 56.7% de la variance dans la moyenne pondérée des espèces avec les variables environnementales. Les résultats du test de Monte Carlo pour le premier et tous les axes canoniques étaient significatifs ($p = 0.02$) démontrant que le facteur couverture corallienne explique de manière significative la variabilité de la structure des poissons (Monte Carlo test, $p = 0.012$).

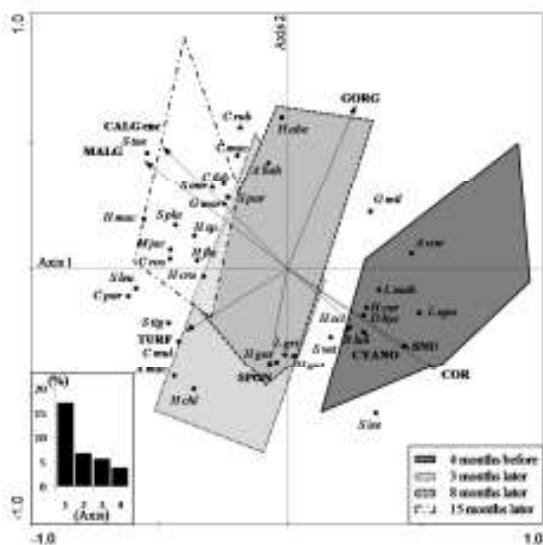


Figure 6 : Analyse canonique de redondance (RDA) montrant les dates d'échantillonnage regroupées par périodes d'échantillonnage (polygones) et les valeurs des espèces de poissons (cercles pleins) le long des principaux gradients environnementaux (flèches) (CALG enc = algue calcaire encroûtante, COR = corail vivant, CYANO = cyanophyceae, GORG = gorgone, MALG = macroalgue, SPON = éponge, SNU = tout type de substrat nu). Les noms complets des espèces de poissons sont donnés dans la Tab. II. Les valeurs propres des 4 premiers axes de l'analyse sont indiquées par l'histogramme.

Des résultats similaires à ceux de l'ACP sur les variables benthiques (Fig.2) ont été obtenus concernant la composition benthique en fonction du temps montrant des changements le long d'un axe MALG-COR, de la droite vers la gauche de l'axe 1. La communauté des espèces de poissons a changé le long d'un même gradient écologique 4 mois avant le cyclone (April 2007) jusqu'à 15 mois après Dean (November 2008) (coefficient de corrélation = 0.51 et -0.48 avec l'axe 2 de l'ACR pour COR et MALG respectivement). Une baisse de la couverture corallienne en fonction du temps apparaît sur l'ordination et est inversement corrélée à la couverture en macroalgues (coefficient de corrélation = -0.74). Le deuxième axe différencie la communauté de poissons de chaque période d'échantillonnage selon les autres

caractéristiques de l'habitat comme les recouvrements en gorgones et en algues calcaires encroûtantes (coefficients de corrélation de l'ACR sur l'axe 2 = 0.54 and 0.41 respectivement).

Quand les premières densités de poissons par groupes trophiques sont observées, il apparaît que seuls les herbivores territoriaux confirment un changement de population significatif après le cyclone Dean (ANOVA, $F = 5.981$, $p = 0.004$). L'abondance a triplé (+35.1%). Cette augmentation était positivement corrélée à l'augmentation des couvertures de macroalgues et d'algues calcaires encroûtantes (coefficient de corrélation de Spearman : 0.528, $R^2 = 0.279$, $p = 0.009$), tandis qu'elle était négativement corrélé à la couverture corallienne (coefficient de corrélation de Spearman : -0.500, $R^2 = 0.250$, $p = 0.014$). A l'intérieur de ce groupe, les densités de *Stegastes leucostictus* très faibles (3.3 ± 2.7 ind. 200 m^{-2}) en avril 2007 (Fig.7) ont augmenté significativement par un facteur 3 (14.7 ± 5.3 ind. 200 m^{-2}) en novembre 2008 (Kruskal-Wallis test, $p = 0.008$). Les valeurs d'abondances des *Stegastes planifrons* (Fig.7) ont significativement augmenté de 30% pour la même période (Kruskal-Wallis test, $p = 0.014$).

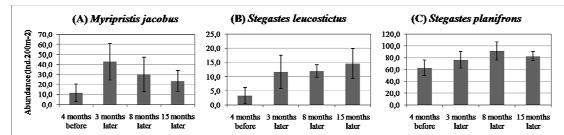


Figure 7 : Evolution des abondances de (A) *Myripristis jacobus*, (B) *Stegastes leucostictus* et (C) *Stegastes planifrons*, avant et après le cyclone Dean sur le site Jardin Tropical, Martinique.

Les couvertures de macroalgues et d'algues

calcaires encroûtantes ont positivement affecté l'abondance de *S. leucosticus* (coefficients de corrélation de Spearman : 0.639, $R^2 = 0.409$, $p = 0.001$), tandis que la couverture corallienne était négativement corrélée à l'abondance (coefficients de corrélation de Spearman : -0.636, $R^2 = 0.405$, $p = 0.001$). Bien qu'aucunes différences significatives entre les valeurs de densités n'ont pu être observées pour le groupe trophique des planctivores, *Myripristis jacobus* subit de sévères fluctuations de densité entre avril 2007 et novembre 2008 passant de 11.7 ± 8.6 ind. 200 m^{-2} en Avril 2007 (Fig.7) à 42.7 ± 18.2 ind. 200 m^{-2} en Novembre 2007 et 23.5 ± 10.5 ind. 200 m^{-2} en Novembre 2008.

Discussion:

Les dommages de cyclones sur les récifs coralliens peuvent être hautement variables selon de nombreux paramètres (Bries et al., 2004; Bythell et al., 2000; Harmelin-Vivien et Laboue, 1986; Massel et Done, 1993; McField, 2000 Álvarez-Filip et Gil, 2006; Gardner et al., 2005). Le cyclone Dean, fut la plus sévère perturbation tropicale de la saison 2007 en Atlantique (perturbation de catégorie 5). Bien que le cyclone était seulement de catégorie 2 quand il a touché la Martinique, les houles associées ont affectées de manière critique les récifs caribéens sud. Seulement 3 mois après cet événement, un déclin de 38% de la couverture corallienne a été observé tandis que la couverture macroalgale avait doublé. Une augmentation graduelle de la couverture en algues calcaires encroûtantes a aussi été observée dans le temps. Quinze mois après le cyclone la structure et la composition des

récifs étudiés n'ont montré aucun signe de recouvrement. Les organismes benthiques opportunistes associés avec la dégradation des récifs persistent et ont continué de coloniser le site. Un développement similaire de la couverture algale résultant de l'événement cyclonique a été décrit par Cheal et al. (2002) en Australie. L'auteur a suggéré que la colonisation est la conséquence d'une augmentation de substrats disponibles une fois les coraux morts. Selon Gardner et al. (2005), la couverture corallienne est réduite de 17% en moyenne après un événement cyclonique en Caraïbe. Une perte de 38% de la couverture corallienne a été observée dans notre période d'étude, mettant l'accent sur la force et l'effet dévastateur du cyclone Dean sur les récifs sud de la Martinique.

Cependant, la diminution de la couverture corallienne n'était pas statistiquement significative au niveau spécifique à cause des faibles valeurs de couvertures et aux fortes variabilités inter-transects. Par conséquent, seules des tendances ont pu être constatées et montrent que les espèces coraliennes ont été impactées différemment par le cyclone. Néanmoins, les différences significatives ont été notées entre les groupes croissances-formes des coraux. Des dommages majeurs ont été observés sur les coraux digités (*M. mirabilis*, *M. decactis*), tandis que les coraux massifs tels *M. faveolata* ont été moins impactés. Ces résultats sont en accord avec d'autres études, qui ont montré la tolérance des coraux durs massifs aux tempêtes par rapport aux formes branchues et digitées (Harmelin-Vivien, 1994; Mah et Stearn, 1986; Rogers, 1993; Rogers et

al., 1982; Woodley et al., 1981). Cependant, un effet retardé du cyclone a été observé chez les espèces de coraux massives, *M. annularis*, dans les données échantillonnées de novembre 2008. Ce phénomène à déjà été observé dans les Caraïbes (Knowlton et al., 1981). Les colonies de *M. annularis* croissent verticalement et développent un vaste nombre de colonnes où seulement le haut des colonies est vivant, la base étant composée de squelette de corail mort. Ces structures compactes relativement instables ont été détruites par la houle et des blocs entiers ont été transportés par un sévère mouvement d'eau. Le décalage des ces larges pièces a causé des dommages mécaniques considérables sur les petits coraux avoisinants (Cheal et al., 2002; Edmunds et Witman, 1991; Woodley et al., 1981) et une reconfiguration a été faite sur les parties vivantes des édifices récifaux. Cette nouvelle configuration peut être la cause d'une mortalité retardée par des parties vivantes du corail exposées à l'abrasion, l'étouffement et qui sont plus accessibles aux prédateurs, aux maladies, à la fragmentation et au stress (Knowlton et al., 1981).

Malgré cette rapide diminution de la couverture corallienne, aucune espèce n'a complètement disparue du site comme le résultat d'un événement climatique. La moitié des espèces coraliennes recensées en Martinique par Bouchon et Laborel (1986) ont été observées durant cette étude. Le cyclone a eu un effet négatif sur soit la richesse spécifique, soit les espèces digitées, tels *M. mirabilis* qui semble déjà recoloniser le récif (Martinique IFRECOR, données non publiées).

La croissance relativement rapide de cette espèce, variant de 6 à 12 mm selon les conditions du site (Nagelkerken et al., 2000a), pourrait expliquer la légère augmentation de la couverture des coraux digités 15 mois après le cyclone. Tandis que de nombreuses études ont montré une importante augmentation des débris après un cyclone (Adams et Ebersole, 2004; Álvarez-Filip and Gil, 2006; Harmelin-Vivien et Laboute, 1986; Mah et Stearn, 1986), le pourcentage de couverture des débris est survenu plus intensément plusieurs mois après Dean. Une augmentation progressive d'algues calcaires encroûtantes suggère que ces algues ont colonisé les débris et les coraux récemment morts ou qu'elles étaient déjà présentes sur les débris mais non comptées dans les surveillances pré-Dean.

D'après les analyses réalisées sur le peuplement de poissons, le cyclone Dean semble avoir affecté rapidement l'assemblage des poissons récifaux après son passage. Les modifications observées concernent notamment l'abondance totale, la composition structurelle, la richesse spécifique et l'abondance de certaines espèces. Le nombre d'espèces de poissons non cryptiques s'élève de 46 à 54 espèces. Plusieurs espèces rares (comme *Lutjanus apodus* and *Diodon hystrix*) qui ont été observées durant les surveillances pré-cyclone n'ont pas été recensées dans les comptages post-cycloniques et certaines espèces qui n'ont jamais été vues avant Dean ont été comptées suite à cet impact. Kaufman (1983) et Walsh (1983) ont déjà remarqué que certaines espèces de poissons qui quittent un site durant une tempête, reviennent quelques

mois après. Dans cette étude certaines espèces de poissons peuvent avoir temporairement disparues, cependant elles n'ont pas été observées dans la dernière surveillance de "Jardin Tropical". Ces espèces n'ont pas encore réapparues et peuvent avoir été relocalisées dans des récifs adjacents, mais des observations complémentaires seraient nécessaires pour l'affirmer. D'autres espèces opportunistes, tels que *S. planifrons* et *S. leucostictus* ont définitivement colonisé "Jardin Tropical", bénéficiant de la réorganisation d'habitat et de la perte de complexité récifale corallienne par la colonisation de nouveaux espaces et par la reproduction. La tendance de l'augmentation de l'abondance des Pomacentridae a déjà été observée dans des études antérieures qui évaluaient les effets des cyclones sur les populations de poissons récifaux (Letourneau, 1991; Lewis, 1998). McClanahan *et al.* (1999) ont montré que sous certaines perturbations, comme une intense pêche, les petits poissons comme les demoiselles peuvent bénéficier des circonstances pour coloniser un nouvel habitat. D'autres perturbations comme les cyclones peuvent générer des réponses semblables et pourraient expliquer les changements de densités observées pour les Pomacentridae. Les deux espèces du genre Stegastes, *S. leucostictus* et *S. planifrons* sont des demoiselles dominantes, territoriales et solitaires abondantes sur la crête récifale de la Martinique à 10 m de profondeur (Haley et Müller, 2002; Lawson *et al.*, 1999). Les individus de cette espèce maintiennent leur territoire en cultivant et en affichant une

agression face aux autres poissons (Ceccarelli *et al.*, 2001). Les demoiselles mordent le substrat pour empêcher les autres organismes, incluant les coraux vivants, et les algues de pousser, (Hata et Kato, 2002; 2003; Kaufman, 1977; Montgomery, 1980). Les demoiselles sont si agressives qu'elles peuvent affecter la distribution spatiale des espèces de poissons (Jones *et al.*, 2005) ainsi, les autres espèces telles que les Acanthuridae évitent leurs territoires (Risk, 1998). Par exemple, *Acanthurus coeruleus* était peu présent dans les surveillances après cyclone sur "Jardin Tropical".

Lewis (1986) et Morrison (1988) ont aussi annoncé une diminution rapide de la biomasse et de la diversité des assemblages d'algues due à un intense effet de broutage par d'autres herbivores que les poissons demoiselles après qu'ils les aient chassés de leurs territoires. L'augmentation de la population des demoiselles à "Jardin Tropical" pourrait expliquer l'absence d'espèces observées précédemment qui auraient normalement dû réapparaître après le cyclone. Il a aussi été exposé que les individus établissent leurs territoires très tôt durant la phase post colonisation et pré-adulte (Doherty, 1983; Kaufman *et al.*, 1992; Letourneau, 2000). En Martinique, la phase de colonisation de ces deux espèces apparaît en septembre-octobre (McGehee, 1995), quasiment un mois après que le cyclone Dean est frappé en 2007. Ce timing pourrait expliquer l'augmentation de leur abondance et la rapide propagation des communautés de macroalgues. La profonde modification de la structure de l'habitat récifal

causé par le cyclone Dean a aussi impacté le poisson soldat, *M. jacobus*, une espèce ubiquiste des récifs superficiels martiniquais. Ces espèces planctivores résident dans les abris des édifices coralliens durant le jour et ont une activité de nutrition essentiellement nocturne (Wyatt, 1983). Quand les structures coraliennes ont été détruites durant le cyclone, de nombreux individus ont été délogés de leurs abris, ce qui explique probablement l'augmentation des valeurs de densités calculées des données de novembre 2007. La diminution des valeurs de densités pourrait par la suite être le résultat de la prédation et de nouveaux abris disponibles.

Les cyclones induisent rarement des mortalités de poissons directes (Bell et Hall, 1994; Fenner, 1991; Nagelkerken et al., 2005; Walsh, 1983) mais beaucoup de poissons dépendent des habitats récifs coralliens pour leurs ressources vitales telles que la nourriture, l'abri et l'espace de vie, toutes essentielles à leur survie et à leur reproduction (Jones et Syms, 1998; Öhman et Rajasuriya, 1998; Steele, 1999). Comme montré dans cette étude et par d'autres auteurs, les richesses spécifiques et l'abondance des poissons seraient positivement corrélées à la complexité de l'habitat, le type de microhabitat et la couverture de corail vivant (Carpenter et al., 1981; Friedlander and Parrish, 1998; Hixon et Beets, 1993; Holbrook et al., 2002; Wilson et al., 2006a). La baisse de la couverture corallienne affecte négativement les espèces qui vivent en relation étroite avec les colonies coraliennes (*M. jacobus* en Martinique) et affecte positivement les espèces herbivores qui

bénéficient de la variation en macroalgues (Lewis, 1998). Suite à certaines perturbations, les communautés de poissons récifaux se réorganisent souvent elles-mêmes à cause de la compétition qui s'ensuit pour la nourriture et l'espace. Durant cette réorganisation certains genres, comme les *Stegastes spp.* dans notre cas, augmentent en densité (McClanahan et al., 1999; Williams, 1984) et accentuent l'impact du cyclone sur la mortalité corallienne en encourageant la colonisation et le développement des algues (Ceccarelli et al., 2001; Hixon and Beets, 1993).

La communauté scientifique est divisée au sujet des facteurs impliqués dans la dégradation des récifs coralliens. Tandis que certains auteurs suggèrent les perturbations physiques catastrophiques, tels les cyclones, comme constituant le majeur facteur induisant une mortalité massive des coraux (Bak and Luckhurst, 1980), d'autres attribuent la dégradation des récifs aux maladies des coraux, blanchissement (Bythell et al., 1993; Hughes et al., 2003) et à la surpêche (Pandolfi et al., 2003). D'autres auteurs imputent ce déclin par l'eutrophisation et l'enrichissement en nutriments (Lapointe and Bedford, 2007; Lapointe et al., 2004). Aronson et al. (2003) proposent que les causes sont différentes selon les localisations géographiques et que les maladies et les cyclones sont les principaux facteurs de dégradation dans les Caraïbes. En 2005, Gardner et al. ont spécifié que bien que les cyclones contribuent à la dégradation des récifs caribéens, d'autres stress ont d'avantage de conséquences sur les récifs coralliens. Manifestement, la dégradation à long terme

des récifs coralliens est causée par des effets successifs et cumulés de nombreux facteurs. Actuellement, il est reconnu qu'un effet combiné des pressions humaines et naturelles encouragent le déclin des récifs coralliens à travers le monde (Bellwood et al., 2004; Chabanet et al., 2005; Gardner et al., 2003; Hodgson, 1999; Hughes, 1994; Hughes et al., 2003). En général, les récifs sujets à peu de stress anthropiques peuvent récupérer après un cyclone (Connell et al., 1997). Quand la pollution marine est significative comme en Martinique (e.g. Bocquené et Franco, 2005; Coat et al., 2006; Littler et al., 1992) et d'autres îles Caraïbes, un recouvrement total des récifs coralliens à leur état intact devient irréaliste. La propagation rapide des macroalgues observée dans cette étude (augmentation du pourcentage de couverture de 9.5% à 21.8% en 3 mois) pourrait s'expliquer par une eutrophisation marine côtière et/ou par un contrôle insuffisant de la croissance des macroalgues par les brouteurs (Lirman, 2001; Mantyka et Bellwood, 2007), soulignant le problème de surpêche en Martinique.

Un suivi du site "Jardin Tropical", utilisant le même protocole, pourrait évaluer la capacité du récif à recouvrir des dommages causés par le cyclone Dean.

Références

- Abesamis, R.A., Russ, G.R., Alcala, A.C., 2006. Gradients of abundance of fish across no-take marine reserve boundaries: Evidence from Philippine coral reefs. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 16, 349-371.
- Adams, A.J., Ebersole, J.P., 2004. Resistance of coral reef fishes in back reef and lagoon habitats to a hurricane. *Bull. Mar. Sci.* 75, 101-113.
- Álvarez-Filip, L., Gil, I., 2006. Effects of Hurricanes Emily and Wilma on coral reefs in Cozumel, Mexico. *Coral Reefs* 25, 583-583.
- Aronson, R.B., Precht, W.F., 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460, 25-38.
- Aronson, R.B., Bruno, J.F., Precht, W.F., Glynn, P.W., Harvell, C.D., Kaufman, L., Rogers, C.S., Shinn, E.A., Valentine, J.F., Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G.A., Warner, R.R., Jackson, J.B.C., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B., Roughgarden, J., 2003. Causes of Coral Reef Degradation. *Science* 302, 1502-1504.
- Bak, R.P.M., Luckhurst, B.E., 1980. Constancy and change in coral reef habitats along depth gradients at Curaçao. *Oecologia* 47, 145-155.
- Bell, J.D., Galzin, R., 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15, 265-274.
- Bell, M., Hall, W.J., 1994. Effects of Hurricane Hugo on South Carolina's Marine Artificial Reefs. *Bull. Mar. Sci.* 55, 836-847.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C., Nyström, M., 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827-833.
- Berumen, M., Pratchett, M., 2006. Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs* 25, 647-653.
- Bocquené, G., Franco, A., 2005. Pesticide contamination of the coastline of Martinique. *Mar. Pollut. Bull.* 51, 612-619.
- Bouchon, C., Laborel, J., 1986. Les peuplements coralliens des côtes de la Martinique. *Ann. Inst. Oceanogr.* 62, 199-238.
- Box, S.J., Mumby, P.J., 2007. Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 342, 139-149.
- Bries, J.M., Debrot, A.O., Meyer, D.L., 2004. Damage to the leeward reefs of Curaçao and Bonaire, Netherlands Antilles from a rare storm event: Hurricane Lenny, November 1999. *Coral Reefs* 23, 297-307.
- Brock, R.E., 1982. A Critique of the Visual Census Method for Assessing Coral Reef Fish Populations. *Bull. Mar. Sci.* 32, 269-276.
- Brock, V.E., 1954. A Preliminary Report on a Method of Estimating Reef Fish Populations. *J. Wildl. Manage.* 18, 297-308.
- Bythell, J.C., Sheppard, C., 1993. Mass mortality of Caribbean shallow corals. *Mar. Pollut. Bull.* 26, 296-297.
- Bythell, J.C., Gladfelter, E.H., Bythell, M., 1993. Chronic and catastrophic natural mortality of three common Caribbean reef corals. *Coral*

- Reefs 12, 143-152.
- Bythell, J.C., Hillis-Starr, Z.M., Rogers, C.S., 2000. Local variability but landscape stability in coral reef communities following repeated hurricane impacts. Mar. Ecol. Prog. Ser. 204, 93-100.
- Carpenter, K.E., Miclat, R.I., Albaladejo, V.D., Corpuz, V.T., 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. In: Gomez, E.D., Birkeland, C.E., Buddemeier, R.W., Johannes, R.E., Marsh, J.A.J., Tsuda, R.T. (Eds.), Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Marine Science Center, University of the Philippines, Manila, Philippines, pp. 497-502.
- Ceccarelli, D., Jones, G., McCook, L., 2001. Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 39, 355-389.
- Chabanet, P., Adjeroud, M., Andréfouët, S., Bozec, Y.M., Ferraris, J., García-Charton, J.A., Schrimm, M., 2005. Human-induced physical disturbances and their indicators on coral reef habitats: A multi-scale approach. Aquat. Living Resour. 18, 215-230.
- Cheal, A.J., Thompson, A.A., 1997. Comparing visual counts of coral reef fish: implications of transect width and species selection. Mar. Ecol. Prog. Ser. 158, 241-248.
- Cheal, A.J., Coleman, G., Delean, S., Miller, I., Osborne, K., Sweatman, H., 2002. Responses of coral and fish assemblages to a severe but short-lived tropical cyclone on the Great Barrier Reef, Australia. Coral Reefs 21, 131-142.
- Coat, S., Bocquené, G., Godard, E., 2006. Contamination of some aquatic species with the organochlorine pesticide chlordcone in Martinique. Aquat. Living Resour. 19, 181-187.
- Connell, J.H., Hughes, T.P., Wallace, C.C., 1997. A 30-Year Study of Coral Abundance, Recruitment, and Disturbance at Several Scales in Space and Time. Ecol. Monogr. 67, 461-488.
- Doherty, P.J., 1983. Tropical Territorial Damselfishes: Is Density Limited by Aggression or Recruitment? Ecology 64, 176-190.
- Dominici-Arosemena, A., Wolff, M., 2005. Reef fish community structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama): Gradients in habitat complexity and exposure. Caribb. J. Sci. 41, 613-637.
- Edmunds, P.J., Witman, J.D., 1991. Effect of Hurricane Hugo on the primary framework of a reef along the south shore of St. John, US Virgin Islands. Mar. Ecol. Prog. Ser. 78, 201-204.
- Fenner, D.P., 1991. Effects of Hurricane Gilbert on Coral Reefs, Fishes and Sponges at Cozumel, Mexico. Bull. Mar. Sci. 48, 719-730.
- Floeter, S.R., Ferreira, C.E.L., Dominici-Arosemena, A., Zalmon, I.R., 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: Trophic structure and spatial use patterns. J. Fish Biol. 64, 1680-1699.
- Friedlander, A.M., Parrish, J.D., 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 224, 1-30.
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R., 2003. Long-Term Region-Wide Declines in Caribbean Corals. Science 301, 958-960.
- Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R., 2005. Hurricanes and Caribbean Coral reefs: Impacts, Recovery Patterns, and Role in Long-Term Decline. Ecology 86, 174-184.
- Gladfelter, W.B., 1982. White-band disease in *Acropora palmata*: Implications for the structure and growth of shallow reefs. Bull. Mar. Sci. 32, 639-643.
- Glynn, P.W., Lirman, D., Baker, A.C., Leyte Morales, G.E., 1998. First documented hurricane strikes on eastern Pacific coral reefs reveal only slight damage. Coral Reefs 17, 368-368.
- Grigg, R.W., Dollar, S.J., 1990. Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. In: Dubinsky (Ed.), Ecosystems of the world 25 : Coral Reefs. Elsevier, Amsterdam, pp. 439-452.
- Haley, M.P., Müller, C.R., 2002. Territorial behaviour of beaugregory damselfish (*Stegastes leucostictus*) in response to egg predators. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 273, 151-159.
- Harmelin-Vivien, M.L., 1994. The effects of Storms and Cyclones on Coral Reefs : A Review. J. Coast. Res. Spec. Issue 12, 211-231.
- Harmelin-Vivien, M.L., Laboute, P., 1986. Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). Coral Reefs 5, 55-62.
- Hata, H., Kato, M., 2002. Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 237, 227-231.
- Hata, H., Kato, M., 2003. Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. Mar. Ecol. Prog. Ser. 263, 159-167.
- Hill, J., Wilkinson, C., 2004. Methods for ecological monitoring of coral reefs: a resource for managers, Version 1. Australian Institute of Marine Science (AIMS), Townsville, Australia, pp. 117.
- Hixon, M.A., Beets, J.P., 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. Ecol. Monogr. 63, 77-101.
- Hodgson, G., 1999. A global assessment of human effects on coral reefs. Mar. Pollut. Bull. 38, 345-355.
- Holbrook, S.J., Brooks, A.J., Schmitt, R.J., 2002. Variation in structural attributes of patch-forming corals and in patterns of abundance of associated fishes. Mar. Freshw. Res. 53, 1045-

- 1053.
- Hughes, T.P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547-1551.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B., Roughgarden, J., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301, 929- 933.
- Jones, G.P., Syms, C., 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Aust. J. Ecol.* 23, 287-297.
- Jones, G.P., McCormick, M.I., Srinivasan, M., Eagle, J.V., 2004. Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, pp. 8251-8253.
- Jones, K.M.M., 2005. The effect of territorial damselfish (family Pomacentridae) on the space use and behaviour of the coral reef fish, *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1791) (family Labridae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 324, 99-111.
- Kaufman, L., 1977. The three spot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.* 1, 559- 564.
- Kaufman, L., Ebersole, J., Beets, J., McIvor, C.C., 1992. A key phase in the recruitment dynamics of coral reef fishes: post-settlement transition. *Environ. Biol. Fishes* 34, 109- 118.
- Kaufman, L.S., 1983. Effects of Hurricane Allen on reef fish assemblages near Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs* 2, 43-47.
- Kimmel, J.J., 1985. A new species-time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. *Environ. Biol. Fishes* 12, 23-32.
- Knowlton, N., Lang, J.C., Christine Rooney, M., Clifford, P., 1981. Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaican staghorn corals. *Nature* 294, 251-252.
- Lapointe, B.E., 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1119-1131.
- Lapointe, B.E., Bedford, B.J., 2007. Drift rhodophyte blooms emerge in Lee County, Florida, USA: Evidence of escalating coastal eutrophication. *Harmful Algae* 6, 421-437.
- Lapointe, B.E., Barile, P.J., Matzie, W.R., 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: Discrimination of local versus regional nitrogen sources. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 308, 23-58.
- Lawson, G.L., Kramer, D.L., Hunte, W., 1999. Size-related habitat use and schooling behavior in two species of surgeonfish (*Acanthurus bahianus* and *A. coeruleus*) on a fringing reef in Barbados, West Indies. *Environ. Biol. Fishes* 54, 19-33.
- Legrand, H., In press. Cartographie des biocénoses marines du littoral martiniquais et eutrophisation en zone côtière. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris. Legrand, H., Rousseau, Y., Pérès, C., Maréchal, J.-P., 2008. Suivi Ecologique des Récifs Coralliens des Stations IFRECOR en Martinique de 2001 à 2006. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 63, 67-84.
- Letourneur, Y., 1991. Modifications du peuplement de poissons du platier récifal de Saint- Pierre (île de la Réunion, océan Indien) consécutives au passage du cyclone Firinga. *Cybium* 15, 159- 170.
- Letourneur, Y., 2000. Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion Island). *Environ. Biol. Fishes* 57, 377-391.
- Lewis, A.R., 1998. Effects of experimental coral disturbance on the population dynamics of fishes on large patch reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 230, 91-110.
- Lewis, S.M., 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.* 56, 183-200.
- Lincoln Smith, M.P., 1988. Effects of observer swimming speed on sample counts of temperate rocky reef fish assemblages *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43, 223-231.
- Lindeman, K.C., Snyder, D.B., 1999. Nearshore hardbottom fishes of southeast Florida and effects of habitat burial caused by dredging. *Fishery Bulletin* 97, 508-525.
- Lirman, D., 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs* 19, 392- 399.
- Littler, M.M., Littler, D.S., 1984. Models of Tropical Reef Biogenesis: The Contribution of Algae. *Progress in Phycological research* 3, 323-364.
- Littler, M.M., Littler, D.S., Lapointe, B.E., 1992. Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication : the southwest coast of Martinique. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.* 1, 335-343.
- Mah, A.J., Stearn, C.W., 1986. The effect of Hurricane Allen on the Bellairs fringing reef, Barbados. *Coral Reefs* 4, 169-176.
- Mantyka, C., Bellwood, D., 2007. Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. *Coral Reefs* 26, 435-442.
- Massel, S.R., Done, T.J., 1993. Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: meteorology, hydrodynamics and demography. *Coral Reefs* 12 :153-166.
- McClanahan, T.R., Muthiga, N.A., Kamukuru, A.T., Machano, H., Kiambó, R.W., 1999. The effects of marine parks and fishing on coral reefs of northern Tanzania. *Biol. Conserv.*

- 89 :161-182.
- McCook, L.J., 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 18, 357-367.
- McField, M.D., 2000. Influence of disturbance on coral reef community structure in Belize. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* 1, 69-74.
- McGehee, M., 1995. Juvenile settlement, survivorship and in situ growth rates of four species of Caribbean damselfishes in the genus Stegastes. *Environ. Biol. Fishes* 44, 393-401.
- McManus, J.W., Polsonberg, J.F., 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: Ecological and environmental aspects. *Prog. Oceanogr.* 60, 263-279.
- Montgomery, W.L., 1980. The Impact of Non-Selective Grazing by the Giant Blue Damselfish, *Microspathodon Dorsalis*, on Algal Communities in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 30, 290-303.
- Morrison, D., 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology* 69, 1367-1382.
- Nagelkerken, I., Bouma, S., van den Akker, S., Bak, R.P.M., 2000a. Growth and survival of unattached *Madracis mirabilis* fragments transplanted to different reef sites, and the implication for reef rehabilitation. *Bull. Mar. Sci.* 66, 497-505.
- Nagelkerken, I., Dorenbosch, M., Verberk, W.C.E.P., Cocheret de la Moriniere, E., Van der Velde, G., 2000b. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: Patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202, 175-192.
- Nagelkerken, I., Vermonden, K., Moraes, O.C.C., Debrot, A.O., Nagelkerken, W.P., 2005. Changes in Coral Reef Communities and an Associated Reef Fish Species, *Cephalopholis cinctata* (Lacépède), After 30 years on Curaçao (Netherlands Antilles). *Hydrobiologia* V549, 145-154.
- NOAA, 2009. Coral Reef Watch. <http://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/index.html>
- Nyström, M., Folke, C., 2001. Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems* 4, 406-417.
- Nyström, M., Folke, C., Moberg, F., 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 413-417.
- Öhman, M.C., Rajasuriya, A., 1998. Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environ. Biol. Fishes* 53, 19-31.
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G., Warner, R.R., Jackson, J.B.C., 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301, 955-958.
- Risk, A., 1998. The effects of interactions with reef residents on the settlement. *Environ. Biol. Fishes* 51, 377-389.
- Rogers, C.S., 1993. Hurricanes and coral reefs: The intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs* 12, 127-137.
- Rogers, C.S., Suchanek, T.H., Pecora, F.A., 1982. Effects of Hurricanes David and Frederic, 1979, on Shallow Acropora Palmata Reef Communities: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 32, 532-548.
- Sale, P.F., Sharp, B.J., 1983. Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs* 2, 37-42.
- Samoilys, M.A., Carlos, G., 2000. Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environ. Biol. Fishes* 57, 289-304.
- Steele, M.A., 1999. Effects of shelter and predators on reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 233, 65-79.
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F., 1996. Unimodal models to relate species to environment., DLO- Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands. Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2003. CANOCO for Windows 4.51. Biometris, Plant Research International, Wageningen, The Netherlands.
- Titlyanova, E.A., Titlyanova, T.V., Yakovleva, I.M., Nakano, Y., Bhagooli, R., 2005. Regeneration of artificial injuries on scleractinian corals and coral/algal competition for newly formed substrate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 323, 27-42.
- Walsh, K.J.E., Ryan, B.F., 2000. Tropical Cyclone Intensity Increase near Australia as a Result of Climate Change. *J. Clim.* 13, 3029-3036.
- Walsh, W.J., 1983. Stability of a coral reef fish community following a catastrophic storm. *Coral Reefs* 2, 49-63.
- Webster, P.J., Holland, G.J., Curry, J.A., Chang, H.R., 2005. Changes in Tropical Cyclone Number, Duration, and Intensity in a Warming Environment. *Science* 309, 1844-1846.
- Wilkinson, C., 2008. Status of Coral Reefs of the World: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia, pp. 296.
- Wilkinson, C., Souter, D., 2008. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, pp. 152.
- Williams, A.H., 1984. The effects of Hurricane Allen on Back Reef populations of Discovery Bay, Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75, 233-243.
- Wilson, S.K., Graham, N.A.J., Polunin, N.V.C., 2006a. Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on

- coral reefs. *Mar. Biol.*
- Wilson, S.K., Graham, N.A.J., Pratchett, M.S., Jones, G.P., Polunin, N.V.C., 2006b. Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: Are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biol.* 12, 2220-2234.
- Woodley, J.D., Chornesky, E.A., Clifford, P.A., Jackson, J.B.C., Kaufman, L.S., Knowlton, N., Lang, J.C., Pearson, M.P., Porter, J.W., Rooney, M.C., Rylaarsdam, K.W., Tunnicliffe, V.J., Wahle, C.M., Wulff, J.L., Curtis, A.S.G., Dallmeyer, M.D., Jupp, B.P., Koehl, M.A.R., Neigel, J., Sides, E.M., 1981. Hurricane Allen's Impact on Jamaican Coral Reefs. *Science* 214, 749-755.
- Wyatt, J.R., 1983. The biology, ecology and bionomics of the squirrelfishes, Holocentridae. In: Munro, J.L. (Ed.), Caribbean Coral Reef Fishery Resources. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, pp. 50-58.